

Variabilidade morfológica foliar entre estágios de desenvolvimento em *Allophylus edulis* e *Cupania vernalis* (Sapindaceae) de floresta ombrófila mista

Leaf morphological variability between stages of growth of Allophylus edulis and Cupania vernalis (Sapindaceae) of araucaria forest

João Carlos Ferreira de **MELO JÚNIOR**^{1,4}; Maria Regina Torres **BOEGER**²; Willyan **VIEIRA**³ & Maiara **MATILDE-SILVA**²

RESUMO

A radiação luminosa pode ser considerada, dentre os fatores ambientais aos quais as plantas estão expostas, aquele que apresenta maior heterogeneidade espacial e temporal, impulsionando nas plantas alterações morfológicas e anatômicas que melhoram a captação e a utilização desse recurso. O presente trabalho teve como objetivo discutir, numa perspectiva funcional, as alterações estruturais e de plasticidade em folhas de duas espécies dominantes em floresta ombrófila mista, encontradas em distintos níveis de exposição à luz, em diferentes estágios de crescimento. Parâmetros morfológicos e anatômicos foram medidos em dez folhas de cada espécie, para cada estágio de crescimento, sendo utilizada Anova para comparação das médias. Plantas adultas mais expostas à radiação, quando comparadas com plântulas, apresentaram menor área foliar, maiores densidades foliar e estomática e de espessura do parênquima paliçádico. Algumas inversões observadas em indivíduos jovens e em fase de plântulas sugerem que há um maior investimento em crescimento do que em produção fotossintética. Os caracteres mais plásticos foram a área e o peso foliar e a densidade estomática. Os resultados indicam, para as duas espécies, variações morfoanatômicas e fisiológicas que podem melhorar a captação de luz e maximizar o aproveitamento de tal recurso para o pleno desenvolvimento do vegetal.

Palavras-chave: anatomia foliar; floresta de araucária; morfologia foliar; plasticidade fenotípica.

ABSTRACT

The light radiation can be considered, among environmental conditions to which the plants are exposed, the one that presents greater spatial and temporal heterogeneity, boosting morphological and anatomical alterations in plants that improve the capacity to capture and use this resource. This work aimed to discuss, in a functional perspective, the structural variations and the plasticity in leaves of two dominant species in the Araucaria Forest, at different levels of sunlight and growth. Morphological and anatomical parameters were measured in 10 leaves of each species for each stage of growth, using Anova to compare the averages. Adult plants more exposed to radiation, when compared to seedlings, had smaller leaf area, greater leaf density and stomatal density and thickness of palisade parenchyma. Some inversions observed in young plants and in seedling phases suggest a greater investment in growth than in photosynthetic production. The most flexible characters were leaf area and leaf weight, and stomatal density. The results indicate, for the two species, morphological, anatomical and physiological variations, that can increase the capture of light and maximize of this resource for full plant development.

Keywords: araucaria forest; leaf morphology; leaf anatomy; phenotypic plasticity.

Recebido em: 9 fev. 2018

Aceito em: 28 ago. 2018

¹ Universidade da Região de Joinville (Univille), Departamento de Ciências Biológicas, Laboratório de Anatomia e Ecologia Vegetal, Rua Paulo Malschitzki, n. 10, Zona Industrial – CEP 89219-710, Joinville, SC, Brasil.

² Universidade Federal do Paraná (UFPR), Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Curitiba, PR, Brasil.

³ Universidade do Oeste Paulista (Unoeste), Centro de Estudo em Ecofisiologia de Plantas do Oeste Paulista, Presidente Prudente, SP, Brasil.

⁴ Autor para correspondência: joao.melo@univille.br.

INTRODUÇÃO

A interação das plantas com os distintos fatores abióticos do ambiente, tais como clima, luminosidade, solo, precipitação e altitude (GRATANI, 2014), é referida na literatura como precursora de respostas adaptativas (HARIDASAN, 2008; AMORIM & MELO JR., 2017), promovendo o desenvolvimento de estruturas especializadas e estratégias anatômicas e fisiológicas que permitem às plantas adequar-se ao meio físico e sobreviver em diferentes condições (GRATANI, 2014). Tais fatores ambientais variam no tempo e no espaço e podem ser limitantes ao estabelecimento e desenvolvimento da vegetação (TEIXEIRA & ASSIS, 2009).

Entre os distintos fatores ambientais aos quais as plantas estão submetidas, a radiação luminosa constitui um dos mais importantes recursos para o desenvolvimento vegetal (GIVNISH, 1988), pois impulsiona as plantas a realizar alterações foliares fisiológicas e arquiteturais para melhor captar e utilizar esse recurso.

Tal alteração, resultante da interação do genótipo com o ambiente, é denominada plasticidade fenotípica e constitui um mecanismo por meio do qual um organismo modifica o seu fenótipo em resposta ao ambiente, influenciando a sua adaptação (GRATANI, 2014).

Os estudos de plasticidade fenotípica vegetal geralmente enfocam aspectos morfológicos e estruturais dos vegetais, permitindo acessar o grau de variabilidade expressado pelas espécies. Tais pesquisas possibilitaram o melhor entendimento de como as plantas podem ajustar o seu fenótipo às condições ambientais e, conseqüentemente, do sucesso dessas espécies na ocupação de ambientes distintos, o que pode influenciar a seleção natural e a diversificação entre as populações e espécies (SULTAN, 2004).

Avalia-se a plasticidade fenotípica em diferentes escalas, desde a variação foliar intraindividual, em que as folhas apresentam variações morfoanatômicas e histoquímicas de acordo com sua posição na planta (HEERDT & MELO JR., 2016), até o nível específico, no qual os indivíduos de uma mesma espécie podem evidenciar diferentes atributos associados às diferenças de micro-habitats em que estão inseridos e aos diferentes estágios de desenvolvimento (MELO JR. & BOEGER, 2016). Por outro lado, diferentes espécies podem exibir similaridades em atributos foliares em virtude da adaptação direcional causada pelas condições ambientais (AMORIM & MELO JR., 2017).

A maioria dos estudos nessa linha de pesquisa usa as folhas por causa de sua alta plasticidade (GIVNISH, 1988; BOEGER *et al.*, 2006; MELO & BOEGER, 2016; MATILDE-SILVA & MELO JR., 2017), sendo a luminosidade um dos principais fatores que afetam a estrutura do órgão, com o fim de aumentar a sua capacidade de captação luminosa (GIVNISH, 1988). Abordagens ecológicas sobre alterações arquiteturais e fisiológicas em folhas buscam, de forma geral, estabelecer tendências estruturais, tais como densidade estomática, espessura cuticular, presença de hipoderme, quantidade de camadas de parênquima paliádico e lacunoso, que possam indicar o tipo de ambiente no qual a planta se desenvolve.

As conclusões gerais dessas abordagens ecológicas sugerem que a quantidade de luz que penetra nos tecidos pode alterar as taxas de crescimento da planta (WANG & FOLTA, 2013), por meio da variação das características foliares, como a mudança no tamanho e na forma das células que compõem a epiderme e o mesofilo (GIVNISH, 1988).

Diante do exposto, o presente trabalho tem como objetivo analisar comparativamente as variações morfológicas e anatômicas, assim como a plasticidade fenotípica, das folhas de *Allophylus edulis* e *Cupania vernalis* (Sapindaceae), nos estágios de desenvolvimento plântula, juvenil e adulto, em um remanescente de floresta ombrófila mista, a fim de identificar as estratégias de desenvolvimento e fornecer dados sobre a ecologia de tais espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

A área de estudo compreende um remanescente com aproximadamente 2,5 ha de floresta ombrófila mista (FOM) (floresta com araucária), localizado no Centro Politécnico da Universidade

Federal do Paraná (UFPR), região leste do município de Curitiba, estado do Paraná (25°25'S e 49°17'W) (figura 1). A cidade, situada a uma altitude de 900 m, apresenta clima temperado (Cfb), segundo classificação de Köppen, com temperatura média anual de 17,8°C (MAACK, 1968). Registram-se na área uma precipitação pluviométrica de 1.175,7 mm/ano, 85% de umidade relativa do ar e inexistência de deficiência hídrica ao longo do ano. Predominam os solos Hidromórficos, próximos aos canais de drenagem, e os Cambissolos e Podzólicos, nas regiões mais drenadas.



Figura 1 – Localização do fragmento florestal utilizado como área de coleta das espécies *Allophylus edulis* e *Cupania vernalis* (Sapindaceae), na cidade de Curitiba, Paraná.

A floresta apresenta estrutura estratificada, sendo composta por um dossel, com altura aproximada de 8-9 m, e um estrato mais sombreado. O chão da floresta é coberto por plântulas em diferentes estágios de desenvolvimento; *Araucaria angustifolia* (Bertol.) Kuntze (Araucariaceae) destaca-se como espécie emergente. Segundo Rondon Neto *et al.* (2002), *Allophylus edulis* (A.St.-Hil. *et al.*) Hieron. ex Niederl. (Sapindaceae) e *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae) são consideradas as espécies com maior valor de importância nesse ambiente. *Allophylus edulis* é a espécie com a maior distribuição geográfica do Brasil registrada em altitudes variando de 10 a 2.200 metros (SOMNER *et al.*, 2015). Em virtude de sua ampla distribuição e da quantidade de frutos produzidos, tem importante papel na manutenção da fauna (SANCHOTENE, 1989). *Cupania vernalis*, por sua vez, tem grande importância ecológica por causa de seu uso em reflorestamento de áreas degradadas e por ser fonte alimentar para insetos antófitos e aves frugívoras (FERREIRA, 2009).

Indivíduos de *A. edulis* e *C. vernalis* foram selecionados em três diferentes estágios de crescimento: plântulas (com altura inferior a 1 m), indivíduos jovens (com altura de 1,01 a 2 m) e indivíduos adultos (com altura superior a 8 m). A incidência de luz correspondente a cada estágio de crescimento foi medida com auxílio de um luxímetro digital (light meter Li-250A LICOR, USA).

Para cada estágio de crescimento, selecionaram-se 15 indivíduos, totalizando 45 indivíduos por espécie. Para cada indivíduo, dez folhas totalmente expandidas foram coletadas na mesma estação do ano, totalizando 150 folhas por estágio de desenvolvimento para cada espécie. Dessas dez folhas por indivíduo, oito foram usadas para estimar a massa fresca (g), sendo em seguida prensadas e secas em estufa para determinação da massa seca foliar (g); área foliar (AF, cm²), por

meio de imagem digitalizada em escâner de mesa acoplado Sigma Scan Pro (version 4.0, SPSS Inc., Chicago IL, USA); área específica foliar (AEF, $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) e densidade foliar (DF, $\text{mm}^3 \text{mg}^{-1}$) (PÉREZ-HARGUINDEGUY *et al.*, 2013). O tamanho foliar seguiu a classificação de Raunkiaer modificada por Webb (1959).

Nas folhas previamente desidratadas, a densidade estomática (DE) foi calculada mediante a projeção de imagem, em câmara clara, da superfície foliar a partir de preparações histológicas paradermicas obtidas pela técnica da modelagem em esmalte incolor (ESPÍNDOLA JR. *et al.*, 2009).

As duas folhas restantes de cada indivíduo foram fixadas em FAA 70 para análise anatômica (JOHANSEN, 1940), realizada com 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%. Mensuraram-se os tecidos que compõem a lâmina foliar em microscópio fotônico com ocular micrometrada.

As médias e os respectivos erros-padrão foram calculados para todas as variáveis quantitativas. Efetuou-se análise de variância (Anova) entre os estágios para todas as variáveis, tendo sido testada a normalidade dos resíduos e comparadas as médias por intermédio do teste de Tukey, com $p < 0,05$. Calculou-se o índice de plasticidade fenotípica (IPF, *sensu* VALLADARES *et al.*, 2006) pela seguinte fórmula: $\text{IPF} = (\text{valor médio máximo} - \text{valor médio mínimo}) / (\text{valor médio máximo})$ para cada variável quantitativa. O índice varia de 0 a 1.

RESULTADOS

Os resultados do presente estudo evidenciaram que ambas as espécies tiveram variação morfoanatômica entre os diferentes estágios de desenvolvimento, com pouca similaridade entre as espécies em cada estágio. A intensidade luminosa variou pouco entre os estágios, e o estágio adulto recebeu três vezes mais luz do que as plântulas. Ela foi baixa, menor do que 5% da luz a pleno sol, em todos os estágios (tabela 1).

Os indivíduos jovens de *A. edulis* apresentaram os maiores valores em AF, comprimento foliar (CF) e AEF. Para massa seca foliar (MSF), largura foliar (LF) e DF, os valores foram iguais entre os estágios jovem e adulto. Os atributos espessura do parênquima paliçádico (EPP), DE e DF foram maiores em adultos; a espessura do parênquima esponjoso (EPE) foi maior em plântulas; a espessura total do limbo (ETL) foi semelhante entre adultos e plântulas e menor em jovens, enquanto a razão EPE/EPP foi menor em adultos.

As plântulas de *C. vernalis* evidenciaram os menores valores para todos os parâmetros morfológicos, com exceção de AEF, que foi maior em indivíduos nesse estágio de desenvolvimento, e da razão CF/LF, a qual demonstrou valores iguais entre indivíduos jovens e plântulas. O estágio de desenvolvimento jovem apresentou maiores AF, MSF, CF e LF. Os atributos DF, DE, EPP e ETL foram maiores nos adultos de *C. vernalis*, enquanto EPE não diferiu entre os estágios de desenvolvimento. A razão EPE/EPP de *C. vernalis* teve o mesmo padrão que a de *A. edulis*, sendo o menor valor em adultos (tabela 1).

Tabela 1 – Valores médios e respectivos desvios-padrão (sobrescrito) dos caracteres morfoanatômicos nos distintos estágios de crescimento de *A. edulis* e *C. vernalis*. Legenda: PAR – *photosynthetically active radiation*; AF – área foliar; MSF – massa seca foliar; CF – comprimento foliar; LF – largura foliar; AEF – área específica foliar; DF – densidade foliar; DE – densidade estomática; EPP – espessura do parênquima paliçádico; EPE – espessura do parênquima esponjoso; ETL – espessura total do limbo.

Atributos	ESPÉCIES					
	<i>Allophylus edulis</i>			<i>Cupania vernalis</i>		
	Plântula	Jovem	Adulto	Plântula	Jovem	Adulto
Ambientais						
PAR $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	21,62 ^{7,37}	36,21 ^{32,64}	73,66 ^{22,79}	21,62 ^{7,37}	36,21 ^{32,64}	73,66 ^{22,79}
PAR (%)	1,30	1,60	3,25	1,30	1,60	3,25
Morfológicos						
Altura (cm)	0,31 ^{0,15}	1,35 ^{0,22}	7,70 ^{0,54}	0,42 ^{0,21}	1,31 ^{0,14}	9,75 ^{0,26}
AF (cm ²)	7,16 ^{3,17 c}	25,55 ^{9,44 a}	22,49 ^{5,26 b}	15,23 ^{5,08 c}	47,78 ^{9,85 a}	27,37 ^{8,12 b}
MSF (g)	0,04 ^{0,02 b}	0,09 ^{0,04 a}	0,10 ^{0,03 a}	0,09 ^{0,04 c}	0,37 ^{0,09 a}	0,25 ^{0,09 b}
AEF (cm ² .g ⁻¹)	177,10 ^{23,87 c}	274,34 ^{26,99 a}	228,33 ^{36,05 b}	168,40 ^{18,23 a}	132,92 ^{22,59 b}	110,93 ^{15,98 c}
CF (mm)	61,08 ^{17,81 c}	118,58 ^{26,05 a}	108,16 ^{16,29 b}	85,48 ^{15,52 c}	146,55 ^{18,57 a}	103,68 ^{17,27 b}
LF (mm)	38,81 ^{4,43 a}	40,14 ^{6,60 a}	21,01 ^{5,28 b}	25,97 ^{4,67 c}	44,85 ^{4,99 a}	37,38 ^{5,40 b}
Razão CF/LF	2,79 ^{0,32 b}	2,95 ^{0,34 a}	2,94 ^{0,62 a}	3,32 ^{0,52 a}	3,29 ^{0,41 a}	2,79 ^{0,36 b}
DF (mm ³ .g ⁻¹)	0,52 ^{0,58 bc}	0,69 ^{0,20 ab}	0,60 ^{0,10 a}	0,30 ^{0,05 c}	0,50 ^{0,09 b}	0,68 ^{0,11 a}
DE (n/mm ²)	175,16 ^{43,55 c}	219,39 ^{32,46 b}	391,52 ^{61,46 a}	162,42 ^{28,87 c}	465,15 ^{74,10 b}	659,39 ^{97,25 a}
Anatômicos						
EPP (μm)	29,03 ^{7,76 b}	22,08 ^{3,15 c}	36,38 ^{8,91 a}	29,12 ^{8,53 b}	29,90 ^{2,47 b}	44,89 ^{10,85 a}
EPE (μm)	45,79 ^{8,75 a}	33,79 ^{6,92 b}	35,52 ^{10,49 b}	47,20 ^{9,43 a}	48,10 ^{6,24 a}	46,62 ^{8,61 a}
ETL (μm)	90,25 ^{8,59 ab}	84,24 ^{9,55 b}	98,42 ^{18,58 a}	98,27 ^{18,82 c}	107,58 ^{7,00 b}	121,60 ^{14,79 a}
Razão EPE/EPP	1,58 ^{0,58 a}	1,55 ^{0,36 a}	0,99 ^{0,22 b}	1,68 ^{0,36 a}	1,62 ^{0,24 a}	1,12 ^{0,43 b}

Letras diferentes entre estágios de crescimento, da mesma espécie, indicam valores diferentes pelo teste de Tukey ($p < 0,05$).

A plasticidade morfológica foi maior para AF em *A. edulis* e para MSF e DE em *C. vernalis*. Os atributos anatômicos foram menos plásticos que os morfológicos em ambas as espécies, o que foi evidenciado pelas médias de plasticidade (tabela 2).

Tabela 2 – Índice de plasticidade fenotípica para os atributos morfológicos e anatômicos de *A. edulis* e *C. vernalis*, nos três estágios de crescimento. Legenda: AF – área foliar; MSF – massa seca foliar; CF – comprimento foliar; LF – largura foliar; AEF – área específica foliar; DF – densidade foliar; DE – densidade estomática; EPP – espessura do parênquima paliçádico; EPE – espessura do parênquima esponjoso; ETL – espessura total do limbo.

Atributos	ESPÉCIES	
	<i>A. edulis</i>	<i>C. vernalis</i>
Morfológicos		
AF (cm ²)	0.72	0.68
MSF (g)	0.59	0.75
CF (mm)	0.48	0.42
LF (mm)	0.48	0.42
AEF (cm ² .g ⁻¹)	0.35	0.34
DF (mm ³ .g ⁻¹)	0.24	0.57
DE (n/mm ²)	0.55	0.75
Média	0.48	0.55

continua...

Continuação da tabela 2

Atributos	ESPÉCIES	
	<i>A. edulis</i>	<i>C. vernalis</i>
Anatômicos		
EPP (µm)	0.39	0.35
EPE (µm)	0.48	0.19
ETL (µm)	0.33	0.19
Média	0.40	0.24

DISCUSSÃO

As variáveis morfológicas e anatômicas não apresentaram o mesmo padrão entre as espécies, considerando o estágio de desenvolvimento. De uma maneira geral, as plântulas tiveram os menores valores médios para as características morfológicas. Provavelmente, os menores valores observados para alguns atributos foliares refletem o maior investimento no crescimento em altura, em detrimento da produção de massa verde. O investimento em crescimento em altura, denominado estiolamento, tem sido entendido como uma estratégia da planta para alcançar o dossel da floresta onde a luz é um recurso disponível (MORAIS *et al.*, 2003; SILVA, 2010). O estiolamento em espécies exigentes em luz, quando estão sob condição de sombreamento, foi observado por Silva (2010) em *Schinus terebinthifolia* Raddi. (Anacardiaceae), *Pseudobombax grandiflorum* (Cav.) A. Robyns (Malvaceae) e *Joannesia princeps* Vell. (Euphorbiaceae). Assim, o presente estudo corrobora outros resultados da literatura.

As características foliares nos três estágios de desenvolvimento evidenciaram padrão de resposta esperado para a relação entre disponibilidade luminosa e desenvolvimento morfoanatômico, exceto para as plântulas. A área foliar foi maior nos indivíduos jovens nas duas espécies. Em função do maior sombreamento, esperava-se que a maior área foliar fosse encontrada em plântulas, no entanto o investimento em crescimento vertical do caule provavelmente reduziu o investimento em matéria verde nesse estágio de crescimento. Inversamente, os indivíduos jovens ocorrentes em sub-bosque investem em aumento de área foliar para otimizar a captura de luz, tendo em vista que já passaram dos primeiros estágios de desenvolvimento e se encontram mais próximos ao dossel (MORAIS *et al.*, 2003).

Avaliando espécies de sub-bosque na floresta ombrófila mista, Boeger *et al.* (2006) encontraram área foliar de 30.79 cm² em indivíduos de *C. vernalis* sob uma intensidade luminosa de 9%, mostrando um aumento na área foliar influenciado pela menor intensidade luminosa naquele estrato da floresta. A redução da área foliar de indivíduos adultos em plena luz solar constitui uma estratégia para reduzir a área de transpiração, uma vez que o microclima do dossel é influenciado pela maior incidência de ventos e pela maior temperatura, em virtude da luz direta que o alcança (GIVNISH, 1988). Para *A. edulis*, Vieira (2011) encontrou o mesmo padrão de maior AF em indivíduos jovens sombreados do que a AF de indivíduos adultos em plena luz.

A densidade estomática foi crescente entre os estágios de desenvolvimento e a intensidade luminosa. No dossel, por causa do aumento da intensidade luminosa e da temperatura e da diminuição da umidade, as plantas apresentam uma menor área foliar no estágio adulto e, consequentemente, um maior número de estômatos por unidade de área, para não limitar a fotossíntese (LIMA JR. *et al.*, 2006; BOEGER *et al.*, 2009). A menor área foliar, associada à baixa densidade de estômatos nas plântulas, está relacionada ao microclima do interior da floresta ombrófila mista, que possui alta umidade do ar e menor temperatura e cujas plantas têm menor taxa fotossintética, resultando na menor densidade estomática (GIVNISH, 1988; BOEGER *et al.*, 2006).

Em plântulas de *A. edulis*, a área foliar reduzida e o valor de peso seco relativamente alto (se comparados à AF e MSF no estágio jovem) revelam o maior investimento em tecido mecânico em plântulas, a fim de aumentar a longevidade das folhas, enquanto os indivíduos jovens investem mais em tecido fotossintético. Em *C. vernalis*, o padrão diferiu, tendo as plântulas investido mais em tecido

fotossintético, enquanto os indivíduos dos estágios jovem e adulto diminuíram o investimento em tecido fotossintético. Tal relação pode ser mais bem observada e interpretada por meio dos valores de AEF, a qual representa o investimento em tecido estrutural por unidade de área foliar. Assim, os menores valores de AEF representam maior investimento em tecido mecânico, em detrimento do tecido fotossintético (HODGSON *et al.*, 2011). Conforme observado no presente estudo, os indivíduos jovens e plântulas de *A. edulis* e *C. vernalis*, respectivamente, apresentaram maior AEF, provavelmente em decorrência da menor intensidade luminosa que ocorre nesses estratos da floresta. Ou seja, há maior investimento em tecido fotossintético para maximizar o aproveitamento da luz, corroborando estudos realizados em outros ecossistemas (BOEGER *et al.*, 2009; ESPÍNDOLA JR. *et al.*, 2009; SABBI *et al.*, 2010; MELO JR. & BOEGER, 2015).

A densidade foliar é um atributo que varia de acordo com a produção de tecido mecânico ou com a compactação do tecido fotossintético (NIINEMETS, 2001). Segundo Wright *et al.* (2004), a densidade foliar, diretamente influenciada pela MSF, AF e ETL, representa uma adaptação/aclimação à intensidade luminosa recebida. Em *C. vernalis*, a DF foi inversamente proporcional à AEF, conforme esperado, uma vez que uma menor AEF significa maior investimento em tecido mecânico e, por conseguinte, torna a folha mais densa (HODGSON *et al.*, 2011). Por outro lado, as folhas de indivíduos adultos aparentam ter tecido fotossintético mais compacto em comparação aos indivíduos jovens, pois adultos têm menor MSF e menor AEF e, ainda assim, possuem maior DF. Em *C. vernalis*, a DF é proporcional à ETL, ou seja, as plântulas têm folhas mais finas e menos densas, fato já esperado, visto que folhas que estão em ambientes com menor intensidade luminosa são mais finas, por causa da menor espessura de parênquima paliçádico e do maior desenvolvimento do tecido esponjoso, que apresenta maior quantidade de espaços intercelulares (MELO JR. *et al.*, 2017).

Em *A. edulis*, os indivíduos em estágio juvenil apresentaram maior AEF e DF e menor ETF, evidenciando que os tecidos fotossintetizantes nessa planta são mais compactos, e o aumento da AF resultou no *trade-off* com a ETF, uma relação comum entre plantas sombreadas (ESPÍNDOLA JR. *et al.*, 2009; MELO JR. & BOEGER, 2015).

A espessura total do limbo variou de acordo com o esperado, de forma que os indivíduos adultos evidenciaram maior espessura, em detrimento da área foliar, como uma estratégia para evitar a perda de água (LIMA JR. *et al.*, 2006; BOEGER *et al.*, 2009). A ETL é fortemente influenciada pela espessura dos parênquimas clorofilianos. Ambas as espécies, no estágio juvenil e plântula, demonstraram uma razão EPE/EPP $>1,50$. Ajustes de determinados atributos foliares, tais como espessuras dos parênquimas, possibilitam melhor aproveitamento da luz difusa que chega ao sub-bosque e ao chão da floresta (GIVNISH, 1988; MELO JR. & BOEGER, 2015). Diferentemente, os adultos, que estão sob luz direta, apresentam uma razão EPE/EPP ≤ 1 . Isso ocorre porque o parênquima paliçádico aproveita melhor a luz direta, enquanto o parênquima esponjoso reaproveita a luz que entra no mesófilo (GIVNISH, 1988; LIMA JR. *et al.*, 2006).

O índice de plasticidade fenotípica (VALLADARES *et al.*, 2006) foliar nessas espécies mostrou, pela média, que *C. vernalis* é mais plástica nos atributos morfológicos que *A. edulis*. Quanto aos atributos anatômicos, *A. edulis* é mais plástica, sendo esse o padrão encontrado por Vieira (2011).

Observando cada atributo individualmente, *A. edulis* apresentou AF como característica mais plástica, que variou de 7 a 25 cm², influenciada principalmente pela intensidade luminosa associada aos estágios de desenvolvimento. No estudo de Vieira (2011), a AEF e a AF de *A. edulis* foram os atributos mais plásticos. Os atributos MSF e DE, detentores de altos valores de plasticidade, estão diretamente relacionados a alocação de recursos e controle da perda de água, respectivamente (NIINEMETS, 2001; SENA *et al.*, 2007). Sobre a anatomia foliar, mesmo a espécie *A. edulis* sendo mais plástica que *C. vernalis*, os valores para cada atributo foram $<0,50$, ou seja, tiveram plasticidade mediana. Entretanto o atributo anatômico mais plástico em *A. edulis* foi a EPE (IPF 0,48), conforme esperado, haja vista que o aumento no sombreamento influencia diretamente o desenvolvimento desse tecido, que é mais eficaz no aproveitamento da luz difusa.

Assim como em *A. edulis*, a MSF, a DE e a AF de *C. vernalis* exibiram altos valores de plasticidade e foram significativamente maiores do que no estudo de Vieira (2011). Em *C. vernalis* também é possível destacar a DF como um atributo plástico, o qual foi inversamente proporcional à razão EPE/

EPP, confirmando a hipótese de que a maior DF em tal espécie decorre da maior compactação do parênquima paliçádico. O maior valor de plasticidade da EPP também corrobora a hipótese.

Os resultados encontrados neste estudo para os atributos morfoanômicos foliares reforçam a importância da resposta plástica das plantas, uma vez que as alterações foliares nas plantas dos estágios plântula e juvenil ocorrentes no sub-bosque da FOM representam estratégias de maximização da captação e de uso da luz. Ou seja, a plasticidade fenotípica permite aos vegetais exigentes em luz se manterem e se desenvolverem, em ambientes sob condição de sombreamento do sub-bosque, nos estágios iniciais de desenvolvimento até alcançarem o dossel da floresta, onde há disponibilidade luminosa. Sugerimos que tais variações fenotípicas entre os indivíduos podem influenciar a diversidade funcional da floresta. Finalmente, infere-se que as espécies diferiram nas estratégias de desenvolvimento, mas ambas manifestaram adequações que lhes permitiram maximizar a fotossíntese.

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) o suporte dado aos autores deste trabalho.

REFERÊNCIAS

- Amorim, M. W. & J. C. F. de Melo Jr. Functional diversity of restinga shrub species on the coastal plain of southern Brazil. *International Journal of Development Research*. 2017; 7(6): 13189-13201.
- Boeger, M. R. T.; A. Espíndola Jr.; A. Maccari Jr.; C. B. Reissmann; A. C. A. Alves & F. L. Rickli. Variação estrutural foliar de espécies medicinais em consórcio com erva-mate, sob diferentes intensidades luminosas. *Floresta*. 2009; 39(1): 215-225. doi: 10.5380/rf.v39i1.13741.
- Boeger, M. R. T.; M. Kaehler; J. C. F. de Melo Jr.; M. Z. Gomes; L. S. Oliveira; C. R. M. Chaves & E. S. Schottz. Estrutura foliar de seis espécies do sub-bosque de um remanescente de floresta ombrófila mista. *Hoenea*. 2006; 33(4): 521-531.
- Espíndola Jr. A.; M. R. T. Boeger; A. Maccari Jr.; C. B. Reissmann & F. L. Rickli. Variação na estrutura foliar de *Mikania glomerata* Spreng. (Asteraceae) sob diferentes condições de luminosidade. *Revista Brasileira de Botânica*. 2009; 32(4): 749-758. doi: 10.1590/S0100-84042009000400013.
- Ferreira, D. L. Interações entre *Cupania vernalis* Camb. (Sapindaceae) e insetos antófilos em fragmentos florestais no sul do Brasil [Dissertação de Mestrado]. Porto Alegre: Pontifícia Universidade Católica do Rio Grande do Sul; 2009.
- Givnish, T. J. Adaptations to sun shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*. 1988; 15: 63-92.
- Gratani, L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*. 2014; 313: 1-17. doi: <http://dx.doi.org/10.1155/2014/208747>.
- Haridasan, M. Nutritional adaptations of native plants of the *cerrado* biome in acid soils. *Brazilian Journal Plant Physiology*. 2008; 20(3): 183-195. doi: <http://dx.doi.org/10.1590/S1677-04202008000300003>.
- Heerd, S. T. & J. C. F. de Melo Jr. Estratégias de defesa e nível de herbivoria entre estratos da copa de *Inga edulis* Mart. (Fabaceae) em ambiente florestal. *Acta Biológica Venezuelica*. 2016; 39: 101-117.
- Hodgson, J. G.; G. Montserrat-Martí; M. Charles; G. Jones; P. Wilson; B. Shipley; M. Sharafi; B. E. L. Cerabolini; J. H. C. Cornelissen; S. R. Band; A. Bogard; P. Castro-Díez; J. Guerrero-Campo; C. Palmer; M. C. Pérez-Rontomé; G. Carter; A. Hynd; A. Romo-Díez; L. de Torres Espuny & F. Royo Pla. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annal Botany*. 2011; 108(7): 1337-1345.
- Johansen, D. A. Plant microtechnique. New York: McGraw-Hill; 1940. 523 p.
- Lima Jr., E. C.; A. A. Alvarenga; E. M. Castro; C. V. Vieira; J. P. R. A. D. Barbosa. Aspectos fisioanatômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*. 2006; 30(1): 33-41.

- Maack, R. Geografia física do estado do Paraná. Rio de Janeiro: José Olympio; 1968. 350 p.
- Matilde-Silva, M. & J. C. F. de Melo Jr. Plasticidade da folha e lenho de cinco espécies lenhosas em duas áreas de restinga no Sul do Brasil. *Iheringia, Série Botânica*. 2017; 72(2): 173-180.
- Melo Jr., J. C. F. de; M. Matilde-Silva; M. W. Amorim & E. G. R. Tussolini. Adaptações estruturais de sete espécies ciófitas arbustivas de floresta ombrófila densa. *Hoehnea*. 2017; 44(2): 193-201.
- Melo Jr., J. C. F. de & M. R. T. Boeger. Leaf traits and plastic potential of plant species in a light-edaphic gradient from restinga in southern Brazil. *Acta Biológica Colombiana*. 2016; 21: 51-62.
- Melo Jr., J. C. F. de & M. R. T. Boeger. Riqueza, estrutura e interações edáficas em um gradiente de restinga do Parque Estadual do Acaraí, estado de Santa Catarina, Brasil. *Hoehnea*. 2015; 42: 207-232. doi: 10.1590/2236-8906-40/2014.
- Morais, H.; C. J. Marur; P. H. Caramori; A. M. A. Ribeiro & J. C. Gomes. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*. 2003; 38(10): 1131-1137. doi: 10.1590/S0100-204X2003001000001.
- Niinemets, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*. 2001; 82(2): 453-469. doi: 10.2307/2679872.
- O'Brien, T. P.; N. Feder & M. McCully. Polychromatic staining of cell walls by toluidine blue. *Protoplasma*. 1965; 59: 368-373.
- Pérez-Harguindeguy, N.; S. Diaz; E. Garnier; S. Lavorel; H. Poorter; P. Jaureguiberry; S. Aquino & J. H. C. Cornelissen. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 2013; 61: 167-234. doi: 10.1071/BT12225.
- Rondon Neto, R. M.; L. F. Watzlawick; M. V. W. Caldeira & E. R. Schoeninger. Análise florística e estrutural de um fragmento de floresta ombrófila mista montana, situado em Criúva, RS, Brasil. *Ciência Florestal*. 2002; 12(1): 29-37.
- Sabbi, L. B. C.; A. C. Ângelo & M. R. T. Boeger. Influência da luminosidade nos aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae) implantadas em duas áreas com diferentes graus de sucessão, nas margens do Reservatório Iraí, Paraná, Brasil. *Iheringia, Série Botânica*. 2010; 65(2): 171-181.
- Sanchotene, M. C. C. Frutíferas nativas úteis à fauna na arborização urbana. Porto Alegre: Sagra; 1989. 163 p.
- Sena, J. O. A.; H. A. Zaidan & P. R. C. Castro. Transpiration and stomatal resistance variations of perennial tropical crops under soil water availability conditions and water deficit. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 2007; 50(2): 225-230. doi: 10.1590/S1516-89132007000200007.
- Silva, L. A. Plasticidade e aclimação foliar à irradiância em espécies da floresta atlântica [Tese de Doutorado]. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa; 2010.
- Somner, G. V.; M. S. Ferrucci; P. Acevedo-Rodríguez & R. L. G. Coelho. *Allophylus*. In: JBRJ – Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Lista de espécies da flora do Brasil. 2015. [Acesso em: 4 abr. 2018]. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB20873>.
- Sultan, S. E. Promising directions in plant phenotypic plasticity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 2004; 6(4): 227-233. doi: 10.1078/1433-8319-00082.
- Teixeira, A. P. & M. A. Assis. Relação entre heterogeneidade ambiental e distribuição de espécies em uma floresta paludosa no município de Cristais Paulista, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 2009; 23(3): 843-853.
- Valladares, F.; D. Sanchez-Gomes & M. A. Zavala. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Ecological Society, Journal of Ecology*. 2006; 94: 1103-1116. doi: 10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x.
- Vieira, W. L. Variações estruturais foliares de quatro espécies arbóreas em dois estágios de desenvolvimento num remanescente de floresta ombrófila mista [Dissertação de Mestrado]. Curitiba: Universidade Federal do Paraná; 2011.
- Wang, Y. & K. M. Folta. Contributions of green light to plant growth and development. *American Journal of Botany*. 2013; 100: 70-78.
- Webb, L. J. A physiognomic classification of Australian rain forest. *Journal of Ecology*. 1959; 47: 551-570. doi: 10.2307/2257290.
- Wright, I. J.; P. B. Reich; M. Westoby; D. D. Ackerly; Z. Baruch; F. Bongers; J. Cavender-Bares; T. Chapin; J. H. C. Cornelissen; M. Diemer; J. Flexas; E. Garnier; P. K. Groom; J. Gulias; K. Hikosaka; B. B. Lamont; T. Lee; W. Lee; C. Lusk; J. J. Midgley; M. Navas; Ü. Niinemets; J. Oleksyn; N. Osada; H. Poorter; P. Poot; L. Prior; V. I. Pyankov; C. Roumet; S. C. Thomas; M. G. Tjoelker; E. J. Veneklaas & R. Villar. The leaf economics spectrum worldwide. *Nature*. 2004; 428: 821-827. doi: 10.1038/nature02403.