

Variações morfo-anatômicas dos folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. em relação a diferentes estratos da floresta

Maria Regina Boeger
Luiz Carlos Alves*
Raquel Rejane Bonatto Negrelle

Laboratório de Ecologia, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Caixa Postal 19031, CEP 81531-970, Curitiba, PR, Brasil. *Bolsista PIBIC-CNPq.

Aceito para publicação em 09/06/98

Resumo

Foram analisados os folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. – espécie parcialmente tolerante à sombra – com o objetivo de avaliar as alterações morfométricas e anatômicas ao longo do processo de crescimento de indivíduos jovens do sub-bosque até quando estes atingem sua maturidade e alcançam o dossel. O material vegetal foi coletado na Reserva Volta Velha, Município de Itapoá, SC, em remanescente de Floresta Ombrófila Densa de Planície Quaternária. Observou-se que as folhas dos indivíduos adultos, pertencentes ao dossel, apresentam menor área foliar, maior densidade estomática, maior espessura total da folha e da cutícula, parênquima lacunoso menos espesso e formação de uma nova camada de tecido paliçádico, em relação à classes etárias mais jovens. Tais modificações são associadas, provavelmente, com fatores ambientais tais como luz,

temperatura e umidade, que caracterizam diferentes compartimentos do gradiente vertical da floresta.

Unitermos: *Tapirira guianensis*; anatomia foliar; área foliar; Floresta Atlântica, estratificação.

Summary

In order to evaluate changes in leaf size and morphology during the process of growth from young plants of the lower canopy to adult trees, leaflets of *Tapirira guianensis* were analysed. The plant material was collected at Volta Velha Reserve, Itapoá County, a native tropical forest, located on the coastal plain of the State of Santa Catarina, Brazil. The results indicate that adult trees present reduction in size and spongy mesophyll, increase in stomata density, total leaf and cuticle thickness and addition of a new layer of palisade mesophyll. These modifications are probably related to environmental factors, such as light, temperature and humidity.

Key words: *Tapirira guianensis*, leaf anatomy, leaf area, Atlantic Forest, stratification.

Introdução

Sabe-se que em ecossistemas florestais a energia radiante decai exponencialmente, à medida que atravessa a folhagem e os ramos, em sua trajetória até o solo. Em geral, somente 1 a 2% da energia radiante que incide sobre o dossel atinge a superfície do solo (Chazdon, 1987). Também é notório que, ao longo do eixo vertical de uma floresta, a temperatura e o movimento do ar decrescem sensivelmente, enquanto que a umidade tende a aumentar (Chiarello, 1984), promovendo ao longo deste eixo vertical fortes gradientes ambientais (Martinez-Ramos, 1991).

Desta forma, diferentes grupos de plantas encontram sua máxima diversidade e/ou produtividade em distintos níveis do dossel (Popma et al., 1988), possivelmente refletindo diferentes ajustes morfológicos e fisiológicos ao gradiente vertical de fatores físicos (Givnish, 1978) e bióticos (Terborgh, 1985).

Neste contexto, num grupo bastante distinto, estão as chamadas espécies “pioneiras”, heliófitas obrigatórias, dependentes de insolação direta em todas as fases de seu crescimento. Se contrapondo a estas, está o grupo das chamadas “não pioneiras”, que engloba uma gama bastante variada de níveis de tolerância e dependência de luz, culminado pelas ditas “tolerantes à sombra” – espécies que não necessitam de luz direta para germinar, crescer ou atingir a fase reprodutiva (Clark e Clark, 1987).

Especialmente interessantes são as ditas “espécies persistentes”. Estas espécies toleram a sombra enquanto plântulas ou arvoretas, crescem lentamente durante períodos prolongados no sub-bosque, sendo seu crescimento estimulado pela abertura de uma clareira que expõe sua copa ao sol (Coley, 1980; Clark e Clark, 1987). Desde sua germinação, junto ao solo, até alcançar o dossel, a copa destas plantas ocupa diferentes níveis do eixo vertical da floresta. De maneira geral, durante o crescimento destas plantas, suas folhas devem possuir a habilidade de compensar as diferenças de radiação solar incidente, sofrendo alterações morfológicas, fisiológicas ou de propriedades bioquímicas (Bazzaz e Pickett, 1980).

Vários trabalhos já retrataram alterações quanto ao tamanho da lâmina foliar de uma mesma espécie arbórea, em relação ao estrato que ela ocupa temporalmente na floresta. Frequentemente, as folhas dos indivíduos do sub-bosque apresentam-se maiores do que as folhas de indivíduos que ocupam o dossel (Richards, 1952; Givnish, 1984). A grande maioria destes estudos tem procurado quantificar o número de espécies que

apresentam tal comportamento (Thomas e Ickes, 1995; Roth, 1984). Entretanto, são praticamente inexistentes os estudos que avaliam qualitativamente, sob este mesmo enfoque, as alterações morfo-anatômicas.

Tapirira guianensis Aubl. é uma espécie arbórea que, quando adulta, apresenta altura variando entre 15 a 30 m e diâmetro entre 30 a 60 cm. Ocorre espontaneamente desde a América Central (Blackwell e Dodson, 1967) e tem seu limite austral nas planícies quaternárias na costa centro-sul do Estado de Santa Catarina, sul do Brasil (Klein, 1980). Espécie esciófita ou de luz difusa quando jovem, heliófita quando adulta e seletiva xerófito, pode ser enquadrada como espécie persistente (sensu Coley, 1980) ou parcialmente tolerante à sombra (sensu Schulz, 1960).

No Estado de Santa Catarina, esta espécie é característica e exclusiva da Floresta Ombrófila Densa das Terras Baixas e Submontanas. Nestes locais, está entre as espécies dominantes, não raro perfazendo aproximadamente 60% da cobertura superior (Klein, 1980; Fleig, 1989). Especificamente no local onde procedeu-se a coleta do material refenciado neste trabalho, *T. guianensis* é característica do dossel em sua fase adulta (altura máxima = 25m), salientando-se como espécie arbórea de maior valor de importância estrutural (Negrelle, 1995).

Neste sentido, este trabalho apresenta dados relativos às alterações morfométricas e anatômicas dos folíolos de *Tapirira guianensis* Aubl. em relação a plantas em diferentes estágios de crescimento, visando contribuir para o melhor entendimento das espécies “não pioneiras”, especialmente aquelas chamadas parcialmente tolerantes à sombra.

Material e Métodos

O material foi coletado na Reserva Volta Velha, (26°04'S, 48°38'W Gr), Município de Itapoá, S.C., localizada na planície

litorânea, com 583 ha, em remanescente de Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas, com predominância de solo podzol não-hidromórfico, sem evidências visuais de corte raso ou mesmo seletivo intenso. O clima local é classificado como superúmido, mesotérmico, com pouco ou nenhum déficit hídrico e a evapotranspiração potencial anual que ocorre no verão é abaixo de 48% (Negrelle, 1995).

Para se proceder às análises morfo-anatômicas foram coletados ramos da parte mais externa da copa de 3 indivíduos representativos de diferentes estágios de crescimento relacionadas às seguintes alturas: 1 m, 3 m, 5 m, 10 m, 15 m e 20 m. A altura das árvores foi estimada com o auxílio de uma vara telemétrica. Utilizaram-se, para as análises, os folíolos a partir do quarto nó, contando do ápice, que foram interpretados como folha simples (Bongers e Popma, 1988). Parte do material foi fixado em FAA 50% e parte exsiccado. As exsiccatas foram utilizadas na análise da morfologia externa, seguindo a classificação proposta por Hickey (1973) e no cálculo da área foliar. A área foliar, medida em cm^2 , foi calculada utilizando-se um scanner de mesa e o programa Scan-Pro (Jandel Scientific). Foram medidos 12 folíolos de cada classe de altura. As áreas foliares foram classificadas de acordo com a classificação de Raunkiaer modificada por Webb (1959). A densidade estomática foi determinada através de contagem dos estômatos situados numa área de 1 mm^2 (dez campos para cada classe de altura considerada), na face abaxial da folha, na região do terço médio, tendo em vista a característica hipoestomática da espécie. Para a análise da anatomia foliar, utilizaram-se secções transversais da região do terço-médio que foram montadas como lâminas semi-permanentes, coradas com azul de toluidina 0,5% aquoso. Analisaram-se os seguintes parâmetros anatômicos do mesofilo: espessuras das faces abaxial e adaxial da epiderme, incluindo a cutícula; espessura do parênquimas paliçádico e lacunoso; número de camadas de células que compõem cada tecido e ocorrência de esclerênquima. Os valores mé-

dios das espessuras dos tecidos foram calculados com base nas medições em 3 secções transversais, de 3 indivíduos diferentes, para cada altura, com auxílio de microscópio óptico. As medidas são apresentadas em micrômetros (μm).

A significância das diferenças observadas foram determinadas através da Análise de Variância clássica, após a verificação da Gaussianidade, homogeneidade (Teste de Cochran) das variáveis e independência dos resíduos.

Resultados e Discussão

Em todos os estratos da floresta, os folíolos dos indivíduos de *T. guianensis* se apresentam elípticos, inteiros, com margem lisa, glabros, base aguda e ápice variando de acuminado a agudo, não existindo predominância de um determinado tipo por estágio de crescimento (Figura 1). Entretanto, a textura que inicialmente é membranácea, torna-se coriácea nas fases mais avançadas do crescimento.

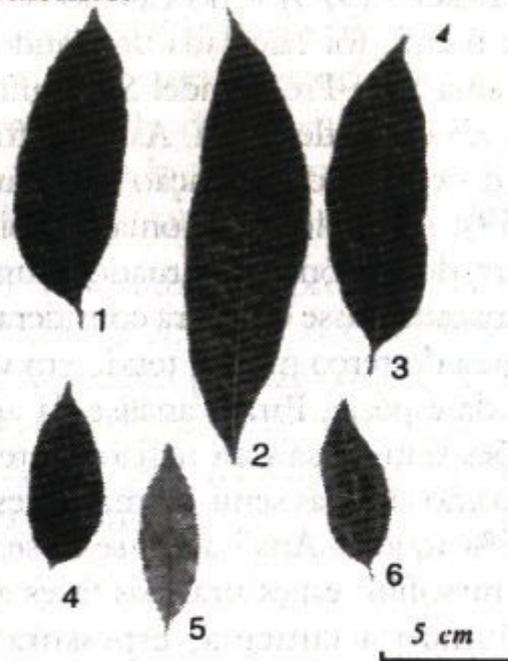


FIGURA 1 - Tamanho dos folíolos de *Tapirira guianensis* em diferentes alturas. 1 = 1m; 2 = 3m; 3 = 5m; 4 = 10m; 5 = 15m; 6 = 20m

O resultado relativo à área foliar (Tabela 1) sustenta a hipótese de que árvores do sub-bosque possuem folhas maiores (notófilas) e que árvores do dossel apresentam folhas micrófilas (Whitmore 1984; Givnish, 1984). Entretanto, para esta espécie, o decréscimo em área foliar não é diretamente proporcional à altura relativa da árvore. Os folíolos dos indivíduos jovens (1 m de altura) são maiores em área do que os folíolos do dossel. Entretanto, são menores do que os folíolos das árvores do estágio mais avançado do crescimento, que ainda pertencem ao sub-bosque (3 m de altura), (Figura 1). Isto, provavelmente, ocorre porque estes indivíduos ainda estão em fase de alongamento e existe um alto investimento energético no crescimento primário da planta.

TABELA 1 – Valores médios e desvio padrão, entre parênteses, das áreas foliares (n=12), densidades estomáticas (n=10) e classificação de Raunkiaer, quanto ao tamanho foliar.

Altura (m)	Área foliar (cm ²)	Classificação	Densidade estomática (n°/mm ²)
1	39,06 (15,69)	Notófila	70,2 (7,82)
3	63,36 (12,51)	Mesófila	73,60 (9,99)
5	26,48 (5,57)	Notófila	88,00 (10,99)
10	24,59 (6,11)	Notófila	74,00 (6,01)
15	21,52 (6,81)	Notófila	92,60 (9,91)
20	18,65 (5,62)	Micrófila	97,00 (8,81)

A densidade estomática tende a ser inversamente proporcional à diminuição da área foliar (Tabela 1). Ocorre um aumento na densidade estomática ao longo do gradiente de crescimento e a diferença entre a densidade estomática das folhas do sub-bosque e as folhas de dossel é significativa ($p = 0,00$). Estes dados estão de acordo com a hipótese proposta por Larcher (1983) de que, devido ao aumento da intensidade luminosa e consequentemente da temperatura e redução da umidade, o número de estômatos seja maior nas folhas de dossel. A menor

densidade estomática das folhas do sub-bosque seria compensada pela maior superfície foliar que estes indivíduos possuem.

Em relação à anatomia foliar, observou-se que a espessura da epiderme tanto na face abaxial como da adaxial são estatisticamente diferentes ($p = 0,00$) entre as plantas dos estágios iniciais do crescimento (sub-bosque) e dos estágios mais avançados (dossel), conforme Tabela 2. Este fato deve-se ao incremento do complexo célula epidérmica-cutícula, que por estar mais exposto ao sol, tende a aumentar em espessura. Apesar da cutícula não ter sido medida isoladamente das células epidérmicas, devido a sua irregularidade, observou-se através da análise em microscópio óptico, que houve um acréscimo na sua espessura nos estágios mais avançados. A espessura do parênquima paliçádico também apresenta diferenças entre estes estágios de crescimento, principalmente associadas ao aparecimento de uma segunda camada de parênquima paliçádico nas plantas dos últimos estágios, próximos ao dossel (Figura 2B). Nestes estágios, observa-se também a presença de esclerênquima ao redor dos feixes condutores menores (Figura 2). Para o parênquima lacunoso, entretanto, apesar da compactação deste tecido, não houve redução significativa ($p = 0,37$) na sua espessura (Tabela 2). Para a espessura total da folha, observou-se um incremento considerável e significativo ($p = 0,00$) entre o primeiro estágio e o último (Tabela 2), devido ao aumento em espessura das cutículas e do desenvolvimento da segunda camada de parênquima paliçádico, citados anteriormente. Observações semelhantes foram feitas por Roth (1990), estudando a estrutura foliar ao longo de um gradiente microclimático e por Leite e Lheras (1978) que avaliaram os caracteres anatômicos foliares de *Pogonophora schomburgkiana*, em três diferentes estratos na floresta amazônica.

Variações morfológicas foliares de *Tapirira guianensis* Aubl..

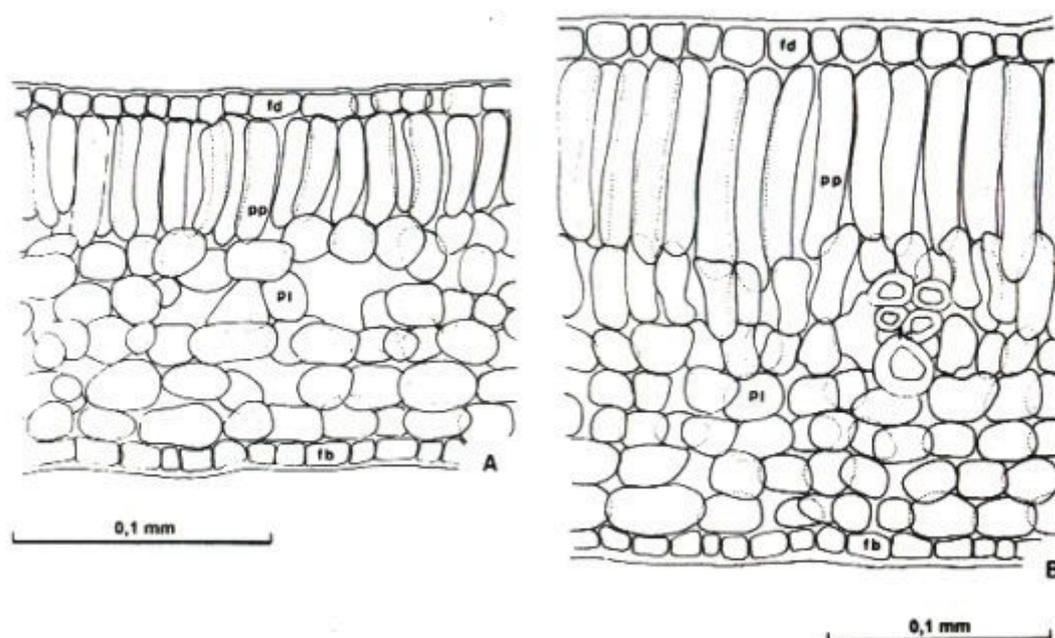


FIGURA 2 - Estrutura anatômica dos folíolos de *Tapirira guianensis*, em secção transversal. A = 3m e B = 20m. fd = face adaxial da epiderme; pp = parênquima paliçádico; pl = parênquima lacunoso; fb = face abaxial da epiderme; fc = feixe condutor.

TABELA 2 – Espessuras médias e desvio padrão, entre parênteses, dos tecidos que compõem a lâmina foliar, para cada classe de altura. Medidas em μm (n=3).

Altura (m)	Epiderme Adaxial	Epiderme Abaxial	Parênquima Paliçádico	Parênquima Lacunoso	Espessura total
1	13,93 (1,14)	11,14(1,20)	40,40 (1,20)	86,38(24,75)	151,87(22,54)
3	18,11(1,20)	11,84(1,20)	82,20 (7,33)	77,30 (2,09)	188,78(9,87)
5	20,90 (2,09)	12,51(2,04)	83,60 (12,54)	95,44 (6,38)	203,92 (25,98)
10	22,90 (2,09)	15,32(3,19)	76,63 (11,51)	91,26 (4,35)	203,42(13,43)
15	19,50 (1,20)	15,32(1,20)	87,08 (11,51)	77,33(5,54)	195,76(4,35)
20	25,77 (3,19)	18,81(2,09)	126,79 (8,03)	83,60 (11,05)	289,73(29,66)

Tais modificações sugerem a influência direta da luz sobre o desenvolvimento das folhas quando no sub-bosque, permitindo a expansão da área foliar para maior absorção de energia luminosa. Entretanto, a medida que a copa aproxima-se do dossel, fatores como temperatura e umidade passam a ser mais determinantes no tamanho da folha, ocorrendo uma redução da área foliar que minimiza, provavelmente, os custos na transpiração. Para compensar a redução da área, as folhas aumentam sua espessura, representado pelo maior número de camadas do parênquima paliçádico e compactação do parênquima lacunoso (Roth, 1984; Givnish, 1984). Porém, as adaptações desenvolvidas por *T. guianensis* exemplificam apenas algumas das estratégias para o crescimento das espécies arbóreas em diferentes situações ambientais. Pouco se conhece sobre o comportamento de outras espécies, principalmente da Floresta Atlântica, tornando-se, assim, necessários estudos adicionais para o entendimento da dinâmica das florestas tropicais.

Agradecimentos

Os autores agradecem à família Machado, proprietários da Reserva Volta Velha, pela permissão para a coleta do material botânico, ao Sr. Jorge Dias pelo auxílio no trabalho de campo, ao Dr. Walter A. Boeger pela versão final dos desenhos em câmara clara, ao Dr. Anselmo Chaves Neto, pelo auxílio nas análises estatísticas, aos dois consultores anônimos pelas sugestões e críticas e a FUNPAR/UFPR pelo financiamento deste trabalho.

Referências Bibliográficas

- Bazzaz, F.A; Pickett, S.T.A 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Ann. Rev Ecol. Syst.*, 11: 287-310.

- Blackwell, W. H.; Dodson, C. H. 1967. Anacardiaceae. *In*: Woodson, R. E.; Schery, R. W. (eds.). Flora do Panamá. **Ann. Mo. Bot. Gard.**, **54**(3): 351-372.
- Bongers, F.; Popma, J. 1988. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los tuxtlas, Mexico. **Bot. Gaz.**, **151**:354-365.
- Chadzon, R. 1987. Aspectos importantes para el estudio de los regímenes de luz en bosques tropicales. **Revista de Biología Tropical**, **35**: 191-211.
- Chiarello, N. 1984. Leaf energy balance in the wet lowland tropics. *In*: Medina, E.; Mooney, H.; Vazquez-Yanes, C. (eds.). **Physiological ecology of plants in the wet tropics**. Junk, The Hague, p. 85-98.
- Clark, D.A.; Clark, D.B. 1987. Análisis de la regeneracion de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos. **Rev. Biol. Trop.**, **35** (supl. 1): 41-54.
- Coley, P.B. 1980. Effects of leaf age and plant life history patterns on herbivory. **Nature**, **284**: 545-546.
- Fleig, M. 1989. Anacardiáceas. **Flora Ilustrada Catarinense**. Parte 1. Itajaí, SC, p. 50-55.
- Givnish, T. J. 1978. On the adaptative significance of compound leaves with special reference to tropical trees. *In*: Tomlinson, P.B.; Zimmerman, M. H. (eds). **Tropical trees as living systems**. Cambridge Univ. Press., Cambridge, p. 351-380.
- Givnish, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. *In*: Medina, E.; Mooney, H.A.; Vazques-Yanes, C. (eds). **Physiological ecology of plants in the wet tropics**. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, p. 1-84.
- Hickey, L. J. 1973 Classification of the arquitetura of dicotyledoneous leaves. **American Journal of Botany**, **60**: 17-33.
- Klein, R.M. 1980. Ecologia da flora e vegetação do vale do Itajaí. **Sellowia**, **32**: 165-388.
- Larcher, W. 1983. **Physiological Plant Ecology**. 2. ed. Springer-Verlag, Berlin, 303 pp.

- Leite, M. Ma. C.; E. Lheras. 1978. Ecofisiologia de plantas da Amazônia. I – Anatomia foliar e ecofisiologia de *Pogonophora schomburgkiana* Miers (Euphorbiaceae). *Acta Amazonica*, 8 (3): 365-370.
- Martinez-Ramos, M. 1991. **Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plantulas de una selva humeda neotropical**. Tese de doutorado, UNAM, Mexico D.F., Mexico, 142 pp.
- Negrelle, R.R.B. 1995. **Composição florística, estrutura fitossociológica e dinâmica de regeneração da floresta Atlântica na Reserva Volta Velha, Município de Itapoá, SC**. Tese de doutorado, Universidade Federal de São Carlos, São Carlos, Brasil, 222 pp.
- Popma, J.; Bongers, F.; Meave del Castillo, J. 1988. Patterns in the vertical structure of the lowland tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, 74: 81-91.
- Richards, P.W. 1952. **The Tropical Rain Forest: an ecological study**. University Press, Cambridge, 529 pp.
- Roth, I. 1984. **Stratification of tropical forests as seen in leaf structure**. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 507 pp.
- Roth, I. 1990. **Leaf structure of a Venezuelan cloud forest in relation to the microclimate**. Gebrüder Borntraeger, Berlin, Stuttgart, 244 pp.
- Schulz, J.P. 1960. Ecological studies on rain forest in northern Suriname. *Verh. K. ned. Akad. Wet (A natkd.)*, 53: 1-267.
- Terborgh, J. 1985. The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *The American Naturalist*, 126(6): 760-776
- Thomas, S. C.; Ickes, K. 1995. Ontogenetic changes in leaf size in Malaysian rain forest trees. *Biotropica*, 27(4): 427-434.
- Webb, L.J. 1959. A physiognomic classification of Australian rain forests. *Journal of Ecology*, 47: 551-570.
- Whitmore, T.C. 1984. **Tropical rain forest of the far east**. Clarendon Press, Oxford, England, 282 pp.