

ASPECTOS ESTRUTURAIS DE FOLHAS DE INDIVÍDUOS DE *Guapira opposita* (VELL) REITZ (NYCTAGINACEAE) OCORRENTES EM RESTINGA E NA FLORESTA OMBRÓFILA DENSA

STRUCTURAL ASPECTS OF LEAVES OF *Guapira opposita* (VELL) REITZ (NYCTAGINACEAE) PLANTS OCCURRING IN THE SANDBANK AND IN THE FLORESTA OMBRÓFILA DENSA

**Marisa Santos^{1,4}, Paulo Cesar Poeta Fermino Junior^{2,3},
Morgana Garcia Vailati² & Maria Terezinha Silveira Paulilo¹**

Enviado em julho de 2010. Aceito em novembro de 2010.

RESUMO

Guapira opposita é uma espécie arbórea encontrada em ambiente sombreado e úmido da Floresta Ombrófila Densa e em áreas abertas ensolaradas e com baixa disponibilidade hídrica como as de restinga. Este trabalho teve como objetivo comparar as folhas de plantas da floresta e da restinga, buscando conhecer as características morfoanatômicas que favorecem a sobrevivência da espécie em ambientes tão distintos. Os resultados mostraram que variação de algumas características entre folhas de floresta e restinga ajuda a explicar a adaptação da espécie a estes ambientes tão diferentes, como área foliar, densidade estomática, espessura das células epidérmicas, espessura da membrana cuticular, espessura da lâmina foliar, em especial do parênquima paliçádico, e teor de clorofilas. Entretanto, a variação na forma e nas dimensões das células-guarda e do poro estomático ocorrida, parece não favorecer a adaptação das plantas aos diferentes ambientes.

Palavras-chave: Floresta Atlântica, Restinga, Anatomia foliar, *Guapira opposita*.

ABSTRACT

Guapira opposita is a tree species that occurs in the shaded and humid environment of the Floresta Ombrófila Densa and in sunny and dry sandbank areas. This work had as objective to compare the anatomical characteristics of the leaves from forest and

Doi: 10.5007/2178-4574.2010v39p59

¹ Departamento de Botânica, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 88 040-900, Brasil.

² Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, 88 040-900, Brasil

³ Professor Assistente do Departamento de Ciências Agrárias – UFAC

⁴ Corresponding author: marint@mbx1.ufsc.br

 Este artigo é de Acesso Livre, disponibilizado sob os termos da Creative Commons Attribution 3.0 Unported License (<http://creativecommons.org/licenses/by/3.0/>) que permite uso não-comercial, distribuição e reprodução em qualquer meio, desde que este trabalho original seja devidamente citado.

sandbank, looking for differences that can favor the survival of the species in such different environments. The results showed that the variation of some characteristics between forest and sandbank leaves help to explain the adaptation of the species to these environments, as leaf area, stomatal density, chlorophyll contents and thickness of epidermal cells, cuticle membrane and leaf blade. The form of leaves, the guard cell dimensions and stomatal pore size, on the other hand, did not show clear behaviour related to the variation in the light intensity.

Key words: Atlantic forest, Sandbank, Leaf anatomy, *Guapira opposita*.

INTRODUÇÃO

As restingas sul-brasileiras podem ser definidas como um conjunto de ecossistemas que compreende comunidades florística e fisionomicamente distintas, situadas em terrenos de idade quaternária, predominantemente arenosos, de origens marinha, fluvial, lagunar, eólica ou combinações destas origens com solos geralmente pouco desenvolvidos (Falkenberg 1999). A vegetação característica da restinga litorânea envolve dunas já mais estabilizadas, cobertas por uma vegetação arbustiva, em geral com porte rasteiro ou baixo, e que devido à insolação direta e a reverberação intensa pelos areais, precisa desenvolver medidas adaptativas de proteção (Bresolin 1979).

A Floresta Ombrófila Densa situa-se em elevações montanhosas com variações fisionômicas o que lhe permite altíssima riqueza e diversidade, é sempre verde e apresenta um dossel formado por árvores de 20 a 30 metros de altura, além de densa vegetação arbustiva (Veloso & Goes-Filho 1982). O caráter ombrotérmico está relacionado a fatores climáticos tropicais de elevadas temperaturas (médias de 25°C) e de alta precipitação, em torno de 1500 mm/ano, bem distribuída durante o ano (Rizzini 1997).

As espécies que ocorrem na restinga litorânea, em sua maior parte são características e exclusivas desse tipo de vegetação, verificando-se o mesmo com as espécies que ocorrem na Floresta Ombrófila Densa (Bresolin 1979). Entretanto, algumas espécies ocorrem em ambos os ecossistemas, como é o caso de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz. (Reitz 1970).

Para que uma mesma espécie possa sobreviver em ambientes mais iluminados e mais secos de restinga, ou mais sombreados e úmidos da Floresta Ombrófila Densa, as adaptações morfoanatômicas da folha, em resposta à variação ambiental, especialmente da epiderme e do mesófilo, podem ter um papel relevante na sobrevivência da espécie em cada ambiente (Aranda *et al.* 2001).

Como *G. opposita* é de ocorrência freqüente na restinga e na floresta, ou seja, está presente em locais sombreados e bem iluminados, o objetivo deste trabalho foi comparar aspectos qualitativos e quantitativos das folhas de *G. opposita*, procedentes de indivíduos localizados em restinga e na Floresta Ombrófila Densa,

procurando relacionar as possíveis diferenças estruturais encontradas com o ambiente de ocorrência das plantas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Guapira opposita (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) é árvore ou arbusto perenefoliada de 1 a 25 m de altura, com diâmetro de até 0,5 ou 0,7 m. Os ramos são dicótomos, cilíndricos, glabros. Suas folhas são muito variáveis em tamanho e forma, sendo opostas, pecioladas, oblongas, agudas, 4-17 cm de comprimento, 1,5-5 cm de largura, glabras, subcoriáceas, com nervura principal forte e nervuras laterais bem oblíquas, e com pecíolo canaliculado, 1-3 cm de comprimento (Reitz 1970).

Para o desenvolvimento do trabalho foram utilizadas as folhas, totalmente expandidas (3º ao 5º nó), de indivíduos adultos de *G. opposita* ocorrentes na vegetação de restinga do Parque Florestal do Rio Vermelho - PFRV e na Floresta Ombrófila Densa da Unidade de Conservação Ambiental Desterro (UCAD), sendo ambos ambientes localizados na Ilha de Santa Catarina, município de Florianópolis, Estado de Santa Catarina, localizada entre as latitudes 27°22'45" e 27°50'10" e longitudes 48°21'37" e 48°34'49". As coletas foram feitas em dois períodos sazonais: primavera/verão e outono/inverno. Exsiccatas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz coletadas nos dois ecossistemas foram depositadas no Herbário FLOR –UFSC (nº 15.258).

Para a determinação da área foliar, o contorno das folhas foi delineado em papel e os moldes foram recortados e medidos em balança digital. A massa desses moldes foi relacionada com a massa de área conhecida em cm² do mesmo papel.

Para determinação da densidade estomática e dimensões das células-guarda e dos poros estomáticos, terços médios da lâmina foliar de amostras *in vivo* foram seccionadas paradermicamente com lâmina de barbear e montadas entre lâmina e lamínula com gelatina-glicerina (Kaiser 1880 – *apud* Kraus & Arduin 1997). A contagem do número de estômatos por área, em zonas intercostais da lâmina foliar, foi obtida projetando as imagens, com câmara clara acoplada a microscópio óptico, sobre área delimitada conhecida. Imagens das células-guarda projetadas foram medidas para determinar as dimensões.

Testes histoquímicos, em material *in vivo* foram utilizados, conforme Costa (1982): reativo de Steimetz, para identificação de suberina, lignina, cutina, celulose, mucilagem, amido; Sudan IV, para detecção de óleos, cutina e suberina; floroglucinol/HCl, para detecção de lignina.

Lâminas permanentes foram confeccionadas para os estudos estruturais e das espessuras dos tecidos da lâmina foliar. Amostras fixadas em glutaraldeído 2,5%, tamponadas com fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2, foram desidratadas em série etílica gradual (Ruzin 1999), infiltradas em parafina e coradas com safranina e verde firme (Johansen 1940). Outras amostras foram infiltradas em hidroxietilmetacrilato e coradas com azul de toluidina 0,25% aquoso (Kraus & Arduin 1997). As espessuras dos tecidos foram determinadas utilizando ocular com escala micrometrada.

Para investigação ultraestrutural, as amostras fixadas e desidratadas, conforme descrito acima, foram imersas em HMDS (hexametildesilazane), como meio substitutivo de ponto crítico de CO₂ que, pelo processo de sublimação, reduz a tensão superficial, evitando o colapso das estruturas (Bozzola & Russel 1991). As amostras secas foram aderidas sobre suportes de alumínio, com auxílio de fita de carbono dupla face, e cobertas com 20 nm de ouro, foram observadas e documentadas em MEV (Microscópio Eletrônico de Varredura), marca Phillips, modelo XL30.

As medidas do teor de clorofilas foram realizadas com a maceração de discos foliares em acetona 80%, centrifugados, e alíquotas foram tomadas para a verificação da absorvância, em Espectrofotômetro Digital Micronal B342 II, conforme metodologia descrita por Arnon (1949).

O número mínimo amostral foi calculado pela equação $n=(t^2 \cdot s^2) \cdot d^{-2}$, onde “t” é dado pela tabela de Student (considerando n-1, para significância de 0,05), “s” é o desvio padrão e “d” é igual a E/100. Média, onde E=10 para 10% de probabilidade, valor considerado satisfatório (Sokal & Rohlf 1969). As médias obtidas para cada um dos parâmetros investigados, nos seis tratamentos (folhas de sol e sombra nos indivíduos da vegetação de restinga, e folhas de sombra nos indivíduos da Floresta Ombrófila Densa, em dois períodos do ano), foram comparadas por análise de variância multifatorial e teste Tukey ao nível de significância de 5%, através do programa computacional Statgraphics (1993).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

As variações morfoanatômicas ocorridas foram mais evidentes entre indivíduos de restinga e floresta na época de intensidade luminosa mais intensa, correspondente ao período de primavera e verão, que as diferenças ocorridas entre diferentes estações do ano ou entre folhas de sol e sombra de um mesmo indivíduo. Nestes dois últimos casos, quando diferenças ocorreram, estas foram de valor intermediário entre os valores apresentados por folhas de indivíduos de restinga e floresta no período correspondente à primavera e verão.

A arquitetura das copas mostrou-se diferente entre os indivíduos de restinga e floresta. Segundo Colinvaux (1993), para plantas de sol, o modelo mais eficiente da arquitetura da copa é aquele em que as ramificações do caule mais curtas e as folhas dispõem-se em arranjo perfurado, em multicamadas, possibilitando a penetração de diferentes intensidades de luz, enquanto nas espécies de ambiente sombreado as folhas são organizadas em uma ou mais camadas, maximizando a área foliar total coletora de luz, as são folhas grandes, sem sobreposição, e com ramificações do caule mais longas. Estes distintos modelos de copa foram apresentados pelos indivíduos de *G. opposita* observados. Quando sombreados pelo dossel da floresta, a forma da copa mostrou-se mais aberta, com muitas ramificações do caule, apresentando uma arquitetura de modo a constituir uma única camada coletora de luz. Nos indivíduos da restinga, expostos diretamente à luz, a forma da

copa mostrou-se mais fechada, também com muitas ramificações do caule, porém mostrando as folhas dispostas em diversas camadas coletoras de luz.

As folhas de indivíduos dos ecossistemas restinga e floresta apresentaram algumas características morfológicas distintas (Tab. 1). Em folhas de indivíduos da restinga, a forma da lâmina, além dos tipos oblongo e elíptico, que também ocorrem em folhas de indivíduos da floresta, apresentaram-se obovada (Fig. 1). Folhas de indivíduos tanto da floresta como da restinga apresentam ápices do tipo arredondado e atenuado, porém o tipo de ápice agudo só ocorre em folhas da floresta. Já a margem, textura, forma do pecíolo, tipo de nervação e base foliar foram semelhantes entre as folhas dos dois ecossistemas.

Tabela 1. Características morfológicas de folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz de indivíduos da restinga e da Floresta Ombrófila Densa.

Características morfológicas	Ecossistema de restinga	Ecossistema de floresta ombrófila densa
Organização	Simple	Simple
Lâmina	Simétrica Oblonga (2:1) ou Elíptica (2:1) ou Obovada (2:1)	Simétrica Oblonga (3:1) ou Elíptica (2:1) ou Elíptica (1,5:1)
Ápice	Arredondado ou Atenuado	Arredondado ou Agudo ou Atenuado
Base	Simétrica ou Assimétrica Aguda ou Obtusa	Simétrica ou Assimétrica, Aguda ou Obtusa
Margem	Inteira (lisa)	Inteira (lisa)
Textura	Coriácea	Coriácea
Pecíolo	Canaliculado (sulcado)	Canaliculado (sulcado)
Tipo de nervação	Camptódroma (Brochidódroma)	Camptódroma (Brochidódroma)

Indivíduos da floresta e restinga apresentaram diferentes valores de área foliar (Tab. 2). Os maiores valores ocorreram em folhas de indivíduos da floresta e os menores valores em folhas de indivíduos da restinga. As folhas de indivíduos da floresta estavam sujeitas à cerca de 2% da luz solar total, enquanto na restinga as folhas de sol podiam receber até 100% da luz solar e as de sombra entre 10% 20% da luz solar. As folhas de sol tendem a ser menor do que as folhas de sombra (Vieira 1995), como ocorrido em indivíduos de restinga e maiores em ambiente sombreado, como em indivíduos da floresta. O ambiente de restinga, além da alta insolação



Figura 1. Morfologia das folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz. Barra = 2cm.

Tabela 2. Área foliar (AF-cm²), Densidade estomática (DDE-est./mm²) e em folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz da restinga (R) e da Floresta Ombrófila Densa (F), no outono-inverno e primavera-verão.

	AF	DDE
OUTONO-INVERNO		
R-sol	15±3,1 ^a	176±20,7 ^c
R-sombra	16±2,9 ^a	150±18,6 ^b
F-sombra	35±6,3 ^c	125±18,6 ^a
PRIMAVERA-VERÃO		
R-sol	14±3,4 ^a	177±21,1 ^c
R-sombra	15±3,1 ^a	154±22,8 ^b
F-sombra	31±6,1 ^b	126±22,7 ^a

Nota: n=30 para cada parâmetro. Letras diferentes comparadas na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste de Tukey (ao nível de 5% de significância).

apresenta também menor disponibilidade hídrica que o ambiente de florestas (Scarano 2002) e folhas pequenas podem minimizar os prejuízos fisiológicos de estresse de água que seriam causados por uma grande área de transpiração (Poorter 1999). Na floresta, maiores áreas foliares aumentam as superfícies receptoras de luz, proporcionando aumento na captação da luz solar, como ocorre em plantas de locais sombreados (Lee *et al.* 1997).

A epiderme apresentou-se uniestratificada e aclorofilada, em ambas as faces. As paredes celulares anticlinais das células epidérmicas (Fig. 2-4) apresentaram-se retas, tanto em ambiente de floresta como de restinga. As paredes celulares periclinais externas apresentaram-se convexas. De acordo com Vogelmann *et al.* (1996), a camada celular mais externa, a epiderme, é tipicamente transparente à luz visível e suas células são com frequência, convexas. Ainda o mesmo autor, explica que as células epidérmicas convexas podem atuar como lentes e concentrar a luz, de modo que a quantidade que atinge alguns dos cloroplastos pode ser muitas vezes maior do que a quantidade de luz do ambiente.

Nas faces adaxial e abaxial das folhas provenientes dos dois ecossistemas ocorreram tricomas pluricelulares filiformes, descritos por Metcalfe & Chalk (1957) para a família Nyctaginaceae. Souza (2003) comenta que os tricomas tectores podem evitar a perda excessiva de água, porém, em *G. opposita*, os tricomas filiformes eram pouco frequentes, devendo possuir ação reduzida contra a perda de água. Solereder (1908) descreve para o gênero *Pisonia*, sinônimo de *Guapira*, a ocorrência de tricomas glandulares. Entretanto, nos indivíduos de floresta ou restinga não foram detectados através da morfologia ou de testes histoquímicos tricomas glandulares.

Nas folhas de indivíduos da floresta e restinga, os estômatos apresentaram-se no mesmo nível das células epidérmicas adjacentes, restritos à face abaxial, caracterizando folhas do tipo hipoestomáticas, como descrito por Solereder (1908) para o gênero *Pisonia*, sinônimo de *Guapira*. Duas células subsidiárias paralelas às células-guarda foram observadas, caracterizando estômatos do tipo paracítico (Fig. 2-4). Metcalfe & Chalk (1957) mencionam que os estômatos na família Nyctaginaceae são variáveis em sua distribuição e tipo. Para o gênero *Pisonia*, Solereder (1908) descreve estômatos paracíticos.

Os valores obtidos para a densidade estomática (Tab. 3) foram diferentes em folhas de floresta e restinga. Em condições de maior luminosidade e menor disponibilidade de água, como na restinga, a densidade mostrou-se maior, e em condições de menor luminosidade e maior disponibilidade de água, como na floresta, a densidade estomática mostrou-se menor. O aumento da densidade estomática com a elevação da intensidade luminosa tem sido registrado por diversos autores (Vieira 1995; Cao 2000; Duz *et al.* 2004), como também há registro do aumento da densidade estomática com a diminuição na disponibilidade de água (Moratelli *et al.* 2007). Através dos estômatos ocorre o fluxo de gás carbônico e de vapores de água e o compartilhamento desse caminho submete a planta a um dilema funcional, ou seja, a

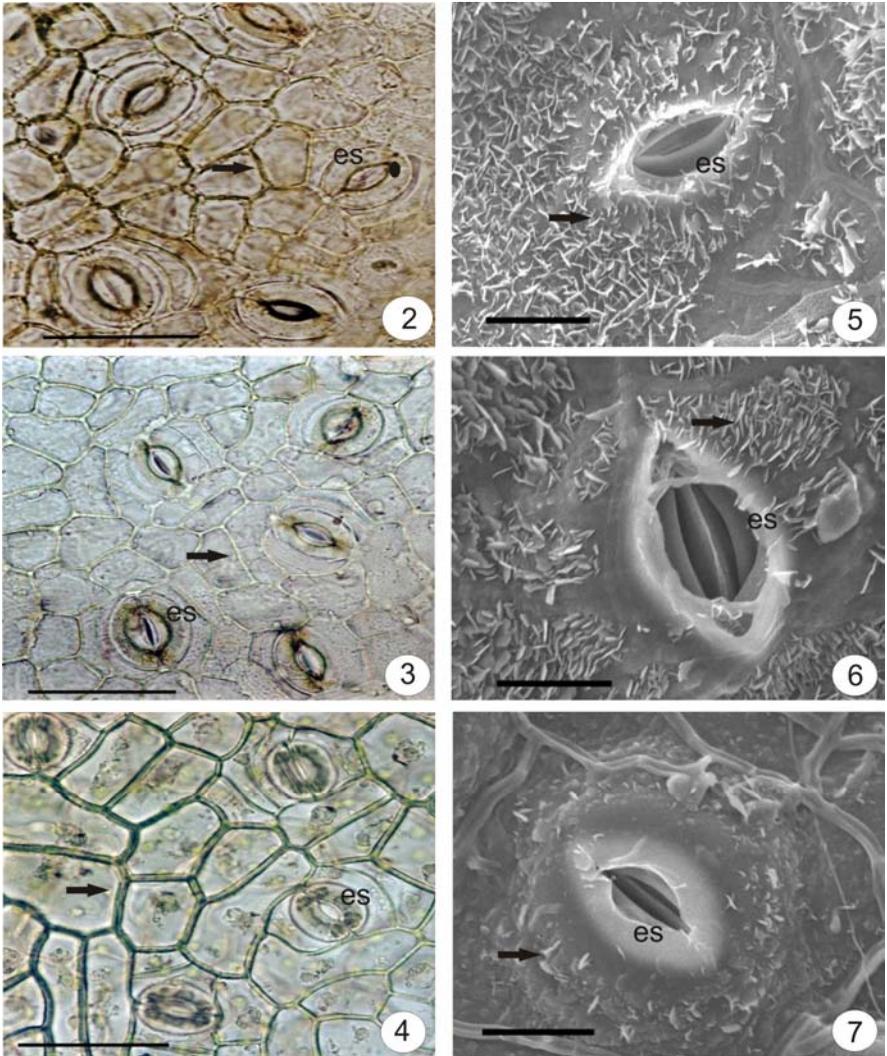
maior absorção de gás carbônico é acompanhada inevitavelmente por substancial perda de água. O aumento da densidade estomática em restinga pode ser considerado uma adaptação que aumenta a captação de gás carbônico (Schlüter *et al.* 2003) e, concomitante diminui o efluxo de vapor de água, ocasionado pela formação de arcos de transpiração mais próximos entre si (Larcher 2000).

Tabela 3. Comprimento (CCG) e largura (LCG) das células-guarda, comprimento (CP) e largura (LP) do poro estomático, em μm , em folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz da restinga (R) e da Floresta Ombrófila Densa (F), no outono-inverno e primavera-verão.

	CCG	LCG	CP	LP
OUTONO-INVERNO				
R-sol	41,1±2,8 c	10,1±0,8 ab	20,4±2,1 b	12,0±1,1 c
R-sombra	44,9±3,2 d	11,2±0,9 d	23,1±2,3 c	11,2±1,6 bc
F-sombra	27,9±2,8 a	9,9±0,8 ab	11,4±1,7 a	5,1±0,9 a
PRIMAVERA-VERÃO				
R-sol	39,0±2,1 b	10,8±0,9 cd	20,5±1,6 b	11,6±1,4 bc
R-sombra	41,0±2,2 bc	10,2±1,0 bc	21,0±1,9 b	11,0±1,4 b
F-sombra	28,8±2,7 a	9,5±1,0 a	11,6±1,5 a	6,0±1,6 a

Nota: n=30 para cada parâmetro. Letras diferentes comparadas na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste de Tukey (ao nível de 5% de significância).

As dimensões das células-guarda e do poro estomático, comprimento e largura, nas folhas de indivíduos restinga e floresta mostraram variações (Tab. 3). O comprimento das células-guarda e do poro estomático foi maior em folhas de indivíduos da restinga e menor em indivíduos da floresta, já a largura das células-guarda não mostrou diferença entre os diferentes ambientes. Surpreendentemente, a largura do poro estomático mostrou-se maior em folhas de indivíduos da restinga do que nos de floresta, pois se esperava menor largura em restinga para evitar perda de água. Diversos trabalhos indicam uma tendência contrária aos resultados obtidos. Por exemplo, Abrans *et al.* (1992), comentam que a perda excessiva de água pode ser minimizada com a redução do tamanho das células-guarda e do poro estomático, quando há aumento da intensidade luminosa. Duz *et al.* (2004) registram, para *Bathysa australis* (St. Hil.) Hook, a redução das dimensões das células-guarda com o aumento da luminosidade. A redução da dimensão das células-guarda em função do aumento da luminosidade foi observada em *G. opposita* entre folhas de sol de sombra da restinga e entre folhas de diferentes épocas do ano.



Figuras 2-7. Epiderme de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz. Seções paradermicas (2). Restinga Sol (3). Restinga Sombra (4). Floresta. Microscópio eletrônico de varredura (5). Restinga Sol (6). Restinga Sombra (7). Floresta (es = estômato). Seta (2, 3 e 4 = paredes retas). Seta (5, 6 e 7 = ceras epicuticulares). Barra = 50µm (1, 2, 3), 10µm (5, 6, 7)

A espessura das células epidérmicas tanto na face adaxial quanto abaxial das folhas, apresentam diferenças (Tab. 4) em folhas de indivíduos de floresta e restinga. Nas faces adaxial e abaxial, a maior espessura das células epidérmicas ocorreram em folhas de restinga e a menor em folhas de floresta. O aumento na espessura da epiderme na face adaxial, da parede celular e da cutícula, sob condições de alta luminosidade, podem desempenhar importante papel na reflexão da luz solar, para manutenção dos níveis ótimos de temperatura foliar e, conseqüentemente para efetivação dos processos fisiológicos (Dickison 2000). Portanto, o maior espessamento das células epidérmicas, em ambas as faces, nas folhas de restinga deve estar relacionado à proteção contra o excesso de luminosidade, devido a propriedade de reflexão, principalmente na face adaxial exposta à luz incidente. Nas folhas de sombra da floresta, onde pouca luz atinge as lâminas, o espessamento foi o menor. Os dados para *G. opposita* concordam com os de Cao (2000), que comparou a anatomia foliar de doze espécies arbóreas, em diferentes condições luminosas, e constatou que numa mesma espécie, as células epidérmicas da face adaxial apresentam maior espessura em folhas de sol do que nas folhas de sombra.

Tabela 4. Espessura das células epidérmicas da face adaxial (CEAD) e da face abaxial (CEAB) em μm e espessura da membrana cuticular da face adaxial (MCAD) e da face abaxial (MCAB), em μm , em folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz da restinga (R) e da Floresta Ombrófila Densa (F), no outono-inverno e primavera-verão.

	CEAD	CEAB	MCAD	MCAB
OUTONO-INVERNO				
R-sol	31,0 \pm 2,2 ^c	22,2 \pm 1,7 ^c	5,5 \pm 0,7 ^c	3,9 \pm 0,4 ^b
R-sombra	25,3 \pm 2,6 ^b	18,6 \pm 1,6 ^b	4,5 \pm 0,7 ^b	3,9 \pm 0,5 ^b
F-sombra	22,2 \pm 2,4 ^a	15,1 \pm 2,1 ^a	2,3 \pm 0,5 ^a	2,2 \pm 0,5 ^a
PRIMAVERA-VERÃO				
R-sol	31,7 \pm 2,5 ^c	21,6 \pm 2,6 ^c	5,5 \pm 0,7 ^c	3,9 \pm 0,4 ^b
R-sombra	24,1 \pm 1,9 ^b	18,1 \pm 2,2 ^b	4,2 \pm 0,8 ^b	3,9 \pm 0,6 ^b
F-sombra	21,4 \pm 2,1 ^a	14,7 \pm 1,6 ^a	2,3 \pm 0,5 ^a	2,1 \pm 0,5 ^a

Nota: n=30 para cada parâmetro. Letras diferentes comparadas na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste de Tukey (ao nível de 5% de significância).

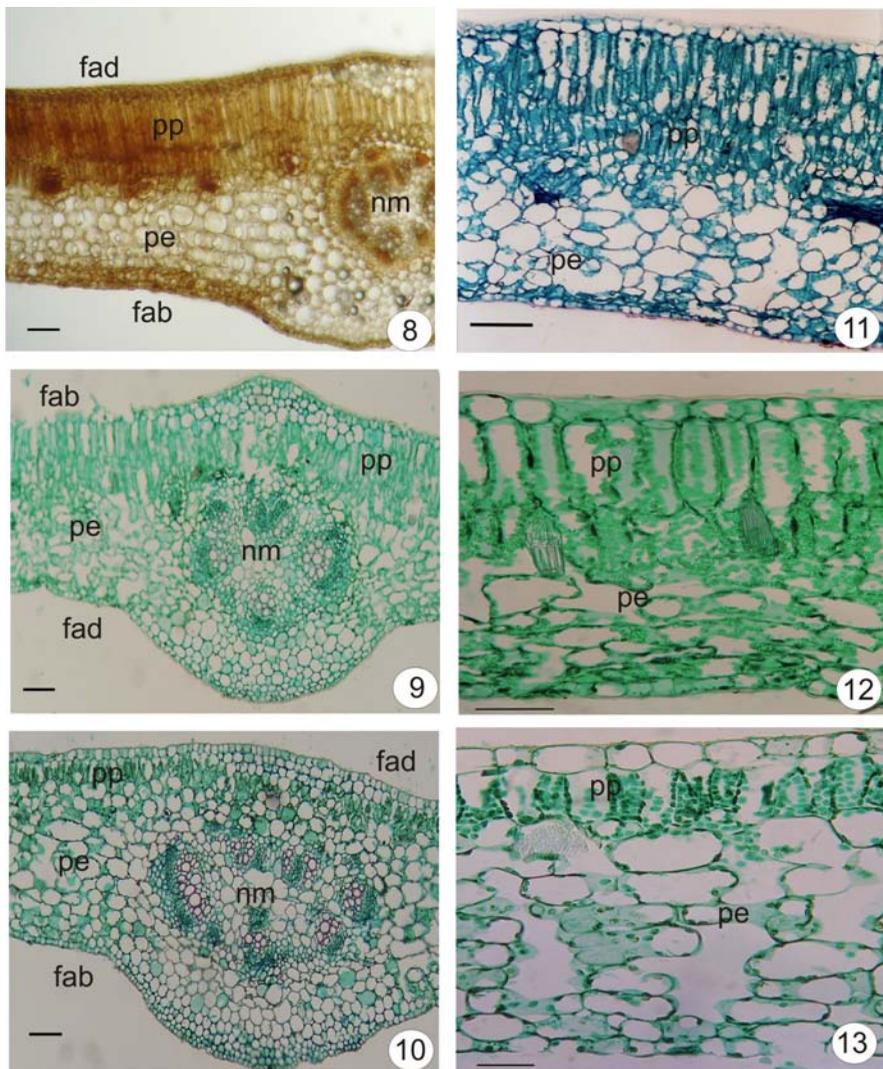
A deposição de ceras epicuticulares, foi mais abundante nas folhas de indivíduos da restinga, do que nas folhas de indivíduos da floresta (Fig. 5-7).

Mohammadian *et al.* (2007) observaram que ceras epicuticulares podem diminuir a temperatura da folha, diminuindo a transpiração, além de ajudar a prevenir dano por alta insolação em plantas habitando ambientes áridos, como é o caso das plantas de *G. opposita* em restinga.

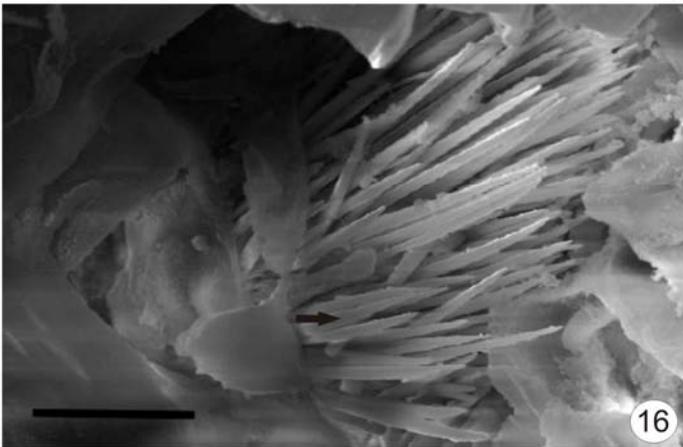
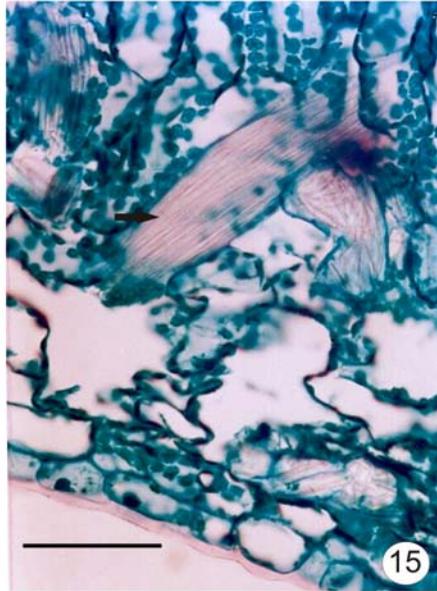
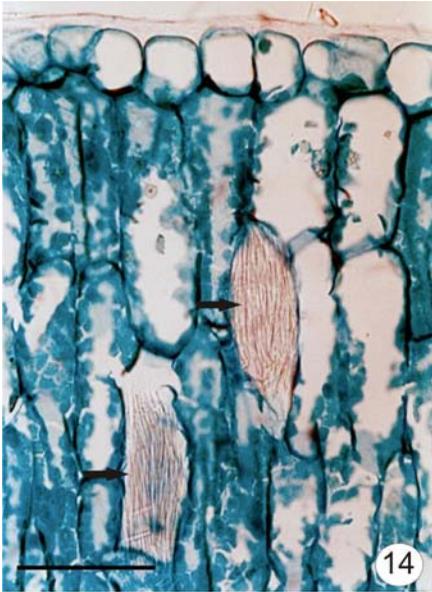
A membrana cuticular, nas faces adaxial e abaxial, apresentou variação na espessura entre indivíduos da floresta e da restinga (Tab. 4). Na face adaxial, a maior espessura da membrana cuticular ocorreu em folhas de restinga e a menor em folhas de floresta. Na face abaxial, a maior espessura ocorreu nas folhas da restinga e a menor nas folhas da floresta. Outro fator abiótico atuante na restinga são os ventos constantes, que aumentam a transpiração. Nesse sentido, o aspecto ecológico do espessamento da cutícula relaciona-se à redução da perda de água, principalmente, nas folhas expostas diretamente à radiação solar (Ristic & Jenks 2002).

O mesofilo mostrou-se composto por tecidos clorofilados, organizados em parênquimas paliçádico e esponjoso (Fig. 8-13), apresentando idioblastos contendo ráfides (Fig. 14-16). O parênquima paliçádico apresentou-se voltado para a face adaxial, formado por três a quatro estratos de células colunares, nas folhas de sol da restinga (Fig. 8 e 11); por um ou dois estratos de células colunares, nas folhas de sombra da restinga (Fig. 9 e 12); e por um estrato de células não colunares, nas folhas de floresta (Fig. 10 e 13). O desenvolvimento do parênquima paliçádico em múltiplas camadas, com células longas, aumenta a superfície da membrana plasmática possibilitando proximidade de maior número de cloroplastos, levando a maior difusão de gás carbônico, pois esta é mais rápida na fase gasosa do que na líquida (Oguchi *et al.* 2003). Em folhas de restinga também se observou maior compactação do parênquima paliçádico em relação às folhas de floresta. Para Terashima & Hikosaka (1995), a anatomia da folha é altamente especializada para a absorção de luz. Segundo Vogelmann *et al.* (1993), a forma colunar das células do parênquima paliçádico facilita a penetração de luz no parênquima esponjoso, atuando como guias de luz, transmitindo-a através dos vacúolos tubiformes e dos espaços de ar intercelulares. A localização dos cloroplastos paralela ou perpendicular à incidência da radiação luminosa pode maximizar a taxa fotossintética e reduzir a susceptibilidade à fotoinibição (Nishio & Whitmarsh 1993). Os cloroplastos no parênquima paliçádico mostraram-se alinhados paralelamente à incidência da luz, levando a uma redução na absorção de luz, e no parênquima esponjoso os cloroplastos mostraram-se dispostos perpendicularmente à incidência da luz maximizando a absorção. O parênquima esponjoso apresentou células com espaços intercelulares, mais conspícuos em folhas da floresta do que naquelas da restinga (Fig. 13), mostrando um gradiente correspondente ao que ocorre com aumento de luminosidade (Givnish 1988). Solereder (1908) cita a ocorrência freqüente de ráfides e estilóides nas células do mesofilo de *Pisonia*.

Dados referentes à espessura da lâmina foliar (Tab. 5) mostraram variações entre os indivíduos de restinga e os da floresta. Folhas de sol da restinga mostraram-se mais espessas que as de floresta. O mesmo ocorreu com relação a algumas estruturas constituintes da lâmina foliar avaliadas, como o parênquima paliçádico e por consequência o mesofilo. O parênquima esponjoso mostrou-se mais desenvolvido em folhas de sol da restinga e menos desenvolvido em folhas de sombra da restinga.



Figuras 8-13. Anatomia da folha de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz. Secções transversais (8). Restinga Sol (9). Restinga Sombra (10). Floresta (11). Restinga Sol (12). Restinga Sombra (13). Floresta (nm = nervura mediana, pp = parênquima paliçadico, pe = parênquima esponjoso, fad= face adaxial, fab = face abaxial). Barra = 200µm (8, 9, 10), 100µm (11, 12), 150µm (13).



Figuras 14-16. Idiobastos em folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz. Seções transversais de folhas com idiobastos (14-15). Setas indicam idiobastos contendo ráfides. Detalhe de ráfides (16). Seta indica ráfides. Barra = 50 μ m (14, 15), 20 μ m (16).

Proporcionalmente ao volume ocupado no mesofilo, o parênquima paliçádico também mostrou um gradiente com relação à variação de luminosidade, sendo que este tecido ocupa 43% nas folhas de sol da restinga, 38% nas folhas de sombra da restinga e 20% nas folhas de sombra da floresta. Essa diferença na ocupação do parênquima paliçádico na lâmina foliar, bem como sua estruturação referida anteriormente, evidencia a plasticidade e a capacidade de conquistar ambientes sob distintas condições luminosas e de disponibilidade de água. Diversos trabalhos (Lambers *et al.* 1998; Dickison 2000; Gregoriou 2007) têm mencionado que a maior exposição das folhas à luz eleva a espessura da lâmina foliar e do mesofilo. O maior espessamento da lâmina foliar está relacionado ao maior desenvolvimento do parênquima paliçádico (Oguchi *et al.* 2003), o que é constatado quando comparadas folhas de sol e sombra da mesma espécie (Rôças *et al.* 2001; Zhang *et al.* 2003), bem como em folhas de espécies de sol em relação às folhas de espécies de sombra (Givnish 1988). O aumento na camada paliçádica é citado por Zagdanska & Kozdoj (1994) como estratégia utilizada por vegetais para manter a capacidade fotossintética em potenciais de água muito baixos. Aumentando a espessura da lâmina foliar os indivíduos de restinga de *G. opposita*, protegem-se tanto contra o excesso de luminosidade como contra a seca.

As espessuras do parênquima esponjoso, em valores absolutos, mostraram maior valor em folhas de restinga e menor valor em folhas de floresta, entretanto, proporcionalmente ao volume do mesofilo, o parênquima esponjoso nas folhas de restinga ocupa menor proporção do mesofilo, 56%, que em folhas de floresta, onde ocupa 79% do mesofilo. As folhas de sombra costumam ser mais delgadas, com reduzido número de camadas paliçádicas e, proporcionalmente, com mais parênquima esponjoso (Gregoriou *et al.* 2007). DeLucia *et al.* (1996) salientam que o significado funcional da maior proporção de parênquima esponjoso no mesofilo, em folhas de sombra, ainda não está esclarecido. Porém, os autores referem que os feixes de luz que entram colimados no mesofilo tornam-se difusos, por múltiplas reflexões, nos numerosos espaços intercelulares. Em *G. opposita*, o parênquima esponjoso apresenta espaços intercelulares mais conspícuos, quando a intensidade luminosa é reduzida. A maior proporção de espaços intercelulares e a forma arredondada das células do parênquima esponjoso de folhas de sombra devem aumentar a dispersão dos raios luminosos e aumentar o comprimento de onda (DeLucia *et al.* 1996), podendo ser capturados pelos pigmentos fotossintéticos que absorvem em comprimento de onda mais longo. O aumento da absorção devido à maior dispersão da luz pode ser uma estratégia adaptativa de *G. opposita*, em habitats sombreados com limitação de luz, como na floresta.

Tabela 5. Espessura da lâmina foliar (LF), mesofilo (MS), parênquima paliçádico (PP), parênquima esponjoso (PE), em μm , em folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz da restinga (R) e da Floresta Ombrófila Densa (F), no outono-inverno e primavera-verão.

	LF	MS	PP	PE
OUTONO-INVERNO				
R-sol	696 \pm 44 ^c	634 \pm 42 ^c	275 \pm 26 ^c	359 \pm 24 ^c
R-sombra	419 \pm 28 ^b	354 \pm 17 ^b	153 \pm 16 ^b	218 \pm 16 ^a
F-sombra	377 \pm 14 ^a	320 \pm 13 ^a	65 \pm 6 ^a	255 \pm 14 ^b
PRIMAVERA-VERÃO				
R-sol	700 \pm 30 ^c	642 \pm 31 ^c	284 \pm 23 ^c	352 \pm 23 ^c
R-sombra	421 \pm 34 ^b	348 \pm 21 ^b	154 \pm 14 ^b	216 \pm 18 ^a
F-sombra	362 \pm 23 ^a	307 \pm 19 ^a	67 \pm 8 ^a	228 \pm 19 ^a

Nota: n=30 para cada parâmetro. Letras diferentes comparadas na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste de Tukey (ao nível de 5% de significância).

As concentrações de clorofilas *a*, *b* e total nas folhas de *G. opposita* (Vell.) Reitz, nos indivíduos de restinga e Floresta Ombrófila Densa, mostram variações (Tab. 6).

As concentrações de clorofilas *a*, *b* e total são maiores em folhas de sombra de indivíduos da Floresta Ombrófila Densa e menores em folhas de sol da restinga. As concentrações de clorofilas nas folhas de sombra da restinga mostram ou valores intermediários às demais condições, ou similares, ora com as folhas de sombra da floresta, ora com as de sol da restinga. Tais variações, nas concentrações de clorofilas, parecem evidenciar a oscilação de luminosidade (12-15 % da luz total) que atinge as folhas de sombra da restinga, através das manchas de luz, a qual é proporcionada pela ação dos ventos movimentando a copa. Por conseguinte, em *G. opposita*, as concentrações de clorofilas *a*, *b* e total mostram um gradiente com relação à luminosidade, ou seja, quanto menor é a luminosidade maiores são as concentrações de clorofilas.

A luz é um importante recurso para organismos fotoautotróficos na sua sobrevivência, desenvolvimento e distribuição (Chazdon *et al.* 1996; Whitmore 1996). Nos diferentes habitats, a densidade do fluxo de fótons fotossintéticos varia temporal (sazonal e diurnamente) e espacialmente, provocando nas plantas o desenvolvimento de mecanismos de plasticidade para o estabelecimento em locais sob diferentes regimes de luminosidade (Zhang *et al.* 2003). A fotossíntese em folhas sob baixa intensidade luminosa requer maximização na absorção de luz e tomada de gás carbônico, enquanto minimiza a perda de carbono por respiração (Zhang, *op cit.*).

Segundo Paulilo (2000), em ambientes com menor luminosidade, há modificações na folha para aumentar a captação de luz e, por conseqüência, leva a um

aumento no teor de clorofila e diminuição na razão *Cl*a/*b*. Nas folhas de *G. opposita*, as maiores concentrações de clorofilas, em ambientes mais sombreados, como o de floresta e de sombra de restinga, podem funcionar como um importante mecanismo fisiológico adaptativo que permite maior captação da baixa intensidade luminosa. Nesse sentido, segundo Barber & Anderson (1992), altas intensidades de luz podem levar a um decréscimo na eficiência fotossintética, fenômeno conhecido como fotoinibição, sendo o principal alvo deste processo a proteína D1, presente no centro de reação do fotossistema II. A fotoinibição leva a perdas na produtividade agrícola e em ecossistemas naturais (Ögren 1994). A diminuição da antena coletora de luz pode ser um mecanismo para reduzir o aporte de energia para os fotossistemas, ao contrário do que ocorre em baixas intensidades luminosas (Kirk 1994). Portanto, em *G. opposita*, a menor concentração de clorofilas, em folhas de sol, talvez atue como um mecanismo redutor da fotoinibição.

Folhas de sombra são relativamente enriquecidas em clorofila *b* e possuem a relação clorofila *a/b* reduzida (Chow *et al.* 1991; Chazdon 1992). A redução da relação clorofila *a/b* tem sido interpretada como uma adaptação cromática auxiliando o balanço de absorção de luz entre os fotossistemas I e II (Björkman, 1981; Anderson, 1986). A diminuição na quantidade de luz incidente nas folhas resulta na diminuição da proporção de clorofila *a* em relação à clorofila *b*, devido ao aumento das antenas coletoras de luz do fotossistema II, as quais são ricas em clorofila *b* (Anderson 1986; Chow & Anderson 1987; Givnish 1988; Paulilo 2000). Observando os resultados obtidos para a razão entre clorofila *a/b* percebe-se que a variação de luz não foi suficiente para alterar tal razão.

Tabela 6. Teor de clorofila *a* (*Cl*a), clorofila *b* (*Cl*b), clorofila total (*Cl* total), em $\mu\text{g}/\text{mg}$, e razão *a/b*, em folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz da restinga (R) e da Floresta Ombrófila Densa (F), no outono-inverno e primavera-verão.

	Cl a	Cl b	Cl total	Razão a/b
OUTONO-INVERNO				
R-sol	0,7±0,04 ^a	0,3±0,04 ^a	0,9±0,03 ^a	2,53
R-sombra	0,7±0,04 ^{ab}	0,5±0,07 ^{bcd}	1,2±0,07 ^{bc}	1,64
F-sombra	0,9±0,07 ^c	0,4±0,05 ^b	1,3±0,06 ^c	2,42
PRIMAVERA-VERÃO				
R-sol	0,7±0,10 ^a	0,4±0,11 ^{bc}	1,1±0,20 ^b	1,78
R-sombra	0,8±0,05 ^b	0,5±0,05 ^{cd}	1,3±0,08 ^c	1,71
F-sombra	1,1±0,04 ^d	0,5±0,03 ^d	1,5±0,05 ^d	2,1

Nota: n=09 para cada parâmetro. Letras diferentes comparadas na vertical indicam diferenças estatisticamente significativas pelo teste de Tukey (ao nível de 5% de significância)

REFERÊNCIAS

- Abrams, M.C.; Kloeppel, B.D. & Kubiske, M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus serotina*. **Tree Physiology** **10**: 343-355.
- Anderson, I.M. 1986. Photoregulation of the composition, function and structure of the thylacoid membranes. **Annual Review of Plant Physiology** **37**: 93-136.
- Aranda, I.; Bergasa, L.F.; Gil, L. & Pardos, J.A. 2001. Effects of relative irradiance on the leaf structure of *Fagus sylvatica* L. seedlings planted in the understory of a *Pinus sylvestris* L. stand after thinning. **Annals Forestry Sciences** **58**: 673-680.
- Arnon, D.J. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplasts polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology** **24**: 1-15.
- Barber, J.; Anderson, B. 1992. Too much of a good thing: light can be bad for photosynthesis. **Trends in Biochemical Sciences** **17**: 61-66.
- Björkman, O. 1981. 1. Responses to different quantum densities. In: Lange, O.L.; Nobel, P.S.; Osmond, C.B.; Ziegler, H. (Eds.). **Physiological Plant Ecology**. New York: Springer. p. 57-108. (Encyclopedia of Plant Physiology, new series, vol.12A).
- Bresolin, A. 1979. Flora da restinga da Ilha de Santa Catarina. **Insula** **10**: 1-54.
- Bozzola, J.J. & Russel, L.D. 1991. **Electron Microscopy: principles and Techniques for Biologists**. Boston: Jones and Barlett Publishers.
- Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany** **78**: 1245-1253.
- Chazdon, R.L.; Percy, R.W.; Lee, D.W.; Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. In: Mulkey, S.S.; Chazdon, R.L.; Smith, A.P. (Eds.). **Tropical Forest Plant Ecophysiology**. New York: Chapan and Hall. p. 5-55.
- Chow, W.S. & Anderson, J.M. 1987. Photosynthetic responses of *Pisum sativum* to an increase in irradiance during growth I. Photosynthetic activities. **Australian Journal of Plant Physiology** **14**: 1-18.
- Chow, W.S.; Adamson, H.Y.; Anderson, J.M. 1991. Photosynthetic acclimation of *Tradescantia albiflora* to growth irradiance: lack of adjustment of light-harvesting components and its consequences. **Physiologia Plantarum** **81**: 175-182.
- Colinvaux, P.A. 1993. **Ecology** **2**. 2nd. ed. New York: John Wiley & Sons.
- Costa, A.F. 1982. Farmacognosia Experimental. In: Costa, A.F. **Farmacognosia**. 2. ed. Lisboa: Fundação Calouste Gulbenkian. vol. III.
- Delucia, E.H.; Nelson, K.; Vogelmann, T.C.; Smith, W.K. 1996. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. **Plant, Cell and Environment** **19**: 159-170.

- Dickison, W.C. 2000. **Integrative Plant Anatomy**. Burlington, USA: Academic Press.
- Duz, S.R.; Siminski, A.; Santos, M. & Paulilo, M.T. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação de luz. **Revista Brasileira de Botânica** 3: 587-596.
- Falkenberg, D.B. 1999. Aspectos da flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, Sul do Brasil. **Insula** 28: 1-30.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole perspective. **Australian Journal of Plant Physiology** 15: 63-92.
- Gregoriou, K.; Pontikis, K.; Vemmos, S. 2007. Effects of reduced irradiance on leaf morphology, photosynthetic capacity, and fruit yield in olive (*Olea europaea* L.). **Photosynthetica** 45: 172-181
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York: McGraw Hill Book.
- Kirk, J.T.O. 1994. **Light and photosynthesis in aquatic ecosystems**. 2nd. ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kraus, J.E. & Arduin, M. 1997. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica, RJ: Editora Universidade Rural.
- Lambers, H.; Chapin III, F.S. & Pons, T.L. 1998. **Plant Physiological Ecology**. New York: Springer-Verla.
- Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima Artes e Textos.
- Lee, D.W.; Oberbauer, S.F.; Krishnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H. & Yap, S.K. 1997. Effects of irradiance and spectral quality on seedling development of two Southeast Asian *Hopea* species. **Oecologia** 110: 1-9.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1957. **Anatomy of the Dicotyledons**. Oxford: University Press. vol. II. p. 725-1500.
- Mohammadian, M.A.; Watling, J.R. & Hill, R.S. 2007. The impact of epicuticular wax on gas-exchange and photoinhibition in *Leucadendron lanigerum* (Proteaceae). **Acta Oecologica** 31: 93-101.
- Moratelli, E.M.; Dalla Costa, M.; Lovato, P.E.; Santos, M. & Paulilo, M.T.S. 2007. Efeito da disponibilidade de água e de luz na colonização micorrízica e no crescimento de *Tabebuia avellanedae* Lorentz ex Griseb. (Bignoniaceae). **Revista Árvore** 31: 555-566.
- Nishio, J.N. & Whitmarsh, J. 1993. Dissipation of the Proton Electrochemical Potential in Intact Chloroplasts (II. The pH Gradient Monitored by Cytochrome f Reduction Kinetics). **Plant Physiology** 101: 89-96
- Ögren, E. 1994. The significance of photoinhibition for photosynthetic productivity. In: Baker, N.R. & Bowyer, J.R. **Photoinhibition of photosynthesis: from Molecular Mechanisms to the Field**. Oxford: Bios Scientific publishers. p. 433-447.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K. & Hirose, T. 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? **Plant, Cell and Environment** 26: 505-512.

- Paulilo, M.T.S. 2000. Ecofisiologia de plântulas e plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae): Comportamento em relação à variação de radiação solar. **Sellowia** **49-52**: 93-105.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology** **13**: 396-410.
- Reitz, R. 1970. **Flora Ilustrada Catarinense, Nictagináceas**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues.
- Ristic, Z. & Jenks, M.A. 2002. Leaf cuticle and water loss in maize lines differing in dehydration avoidance. **Journal of Plant Physiology** **159**: 645-651.
- Rizzini, C.T. 1997. **Tratado de Fitogeografia do Brasil**: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos. Rio de Janeiro: Âmbito Cultural Edições.
- Rôças, G.; Scarano, F.R. & Barros, C.F. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society** **136**: 231-238.
- Ruzin, S.E. 1999. **Plant microtechnique and microscopy**. New York: Oxford University Press.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany** **90**: 517-524.
- Schlüter, U.; Muschak, M.; Berger D. & Altmann, T. 2003. Photosynthetic performance of an *Arabidopsis* mutant with elevated stomatal density (*sdd1-1*) under different light regimes. **Journal of Experimental Botany** **54**: 867-874.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1969. **Biometry**. San Francisco: Freeman and Company, Clarendon Press.
- Solereder, H. 1908. **Systematic anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press. vol. II.
- Souza, L.A. 2003. **Morfologia e Anatomia Vegetal**: célula, tecidos, órgãos e plântula. Ponta Grossa, PR: Editora UEPG.
- Statistical Graphics Corporation. 1993. **Statgraphics: Statistical Graphics System**. Version 7. USA.
- Terashima, I. & Hikosaka, K. 1995. Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. **Plant, Cell and Environment** **18**: 1111-1128.
- Terashima I., Miyazawa, S.I. & Hanba, Y.T. 2001. Why are Sun Leaves Thicker than Shade Leaves? Consideration based on Analyses of CO₂ Diffusion in the Leaf. **Journal of Plant Research** **114**: 93-105
- Veloso, H.P. & Góes-Filho, L. 1982. Fitogeografia brasileira: classificação fisionômico-ecológica da vegetação neotropical. **Boletim Técnico do Projeto Radambrasil, Série Vegetação** **1**: 1-80.
- Vieira, R.C. 1995. Anatomia da folha de *Bauhinia radiata* Vell. em diferentes ambientes. **Arquivos de Biologia e Tecnologia** **38**: 63-107.

- Vogelmann, T.C. 1993. Plant tissue optics. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** **44**: 231–51.
- Vogelmann, T.C.; Bornman, J.R. & Yates, D.J. 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. **Physiologia Plantarum** **98**: 43-56.
- Whitmore, T.C. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. In: Swaine, M.D.(Eds.). **The Ecology of tropical Forest Tree Seedlings**. Paris: Parthenon Publishing Group. p. 3-39.
- Zagdanska, B. & Kozdoj, J. 1994. Water stress-induced changes in morphology and anatomy of flag leaf of spring wheat. **Acta Societatis Botanicorum Poloniae** **63**: 61-66.
- Zhang S.; Ma, K.; Chen, L. 2003. Response of photosynthetic plasticity of *Paeonia suffruticosa* to changed light environments. **Environmental and Experimental Botany** **49**: 121-133.