



UNIVERSIDADE  
ESTADUAL DE LONDRINA

JAQUELINE DIAS

**Aspectos Morfoanatômicos e Fisiológicos de  
Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea  
molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)**

Foto: F. Fávoro

Londrina  
2005

**JAQUELINE DIAS**

**Aspectos Morfoanatômicos e Fisiológicos de  
Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea  
molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação em Ciências Biológicas com área de concentração em botânica e zoologia, da Universidade Estadual de Londrina, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre.

Orientador: Professor Dr. José Antonio Pimenta

Londrina  
2005

**Catálogo na publicação elaborada pela Divisão de Processos Técnicos da  
Biblioteca Central da Universidade Estadual de Londrina.**

**Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)**

D541a Dias, Jaqueline.

Aspectos morfoanatômicos e fisiológicos de folhas de sol e de sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) / Jaqueline Dias. – Londrina, 2005. xiii, 60f. : il.

Orientador: José Antonio Pimenta.

Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Universidade Estadual de Londrina, 2005.

Inclui bibliografia.

1. Aroeira branca – Teses. 2. Anacardiaceae – Teses. 3. Morfologia vegetal – Teses. 4. Anatomia vegetal – Teses. 5. Fisiologia vegetal – Teses. 6. Botânica – Teses. I. Pimenta, José Antonio. II. Universidade Estadual de Londrina. III. Título.

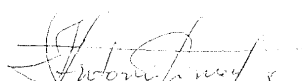
COORDENADORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
DIRETORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO  
Divisão de Admissão e Registro

PROGRAMA DE MESTRADO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE MESTRADO

Aos onze dias do mês de fevereiro do ano de dois mil e cinco na Sala 202 do Centro de Ciências Biológicas desta Universidade, às 14:30 horas, reuniu-se a Banca Examinadora indicada pela Comissão Coordenadora do Curso, aprovada pelo Colegiado de Cursos de Pós-Graduação *Stricto sensu*, nomeada pela Portaria nº 0467 / 05 e composta pelo Dr. José Antonio Pimenta e pelos doutores Maria Regina Torres Boeger e Moacyr Eurípedes Medri. A reunião teve por objetivo julgar o trabalho da candidata Jaqueline Dias, do Mestrado em Ciências Biológicas, sob o título "Aspectos Morfoanatômicos e Fisiológicos de Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)". Os trabalhos foram abertos pelo Dr. José Antonio Pimenta. A seguir, foi dada a palavra à candidata para apresentação de seu trabalho, no tempo de 50 minutos. Após, iniciou-se a arguição pelo Dra. Maria Regina Torres Boeger, seguido pelo Dr. Moacyr Eurípedes Medri e Dr. José Antonio Pimenta. Cada examinador dispôs de trinta minutos e, a candidata, de igual tempo para responder a cada um dos arguidores. Terminadas as arguições, procedeu-se o julgamento do trabalho. Computadas as notas, a presidente da Banca Examinadora proclamou a candidata () APROVADA () REPROVADA, com a média 10, conceito A, completando assim as exigências regimentais para a obtenção de título de Mestre em Ciências Biológicas - Área de Concentração Botânica. Nada mais havendo a tratar, foi lavrada a presente, que vai assinada pelos membros da Banca Examinadora.

Londrina, 11 de fevereiro de 2005.



Dr. José Antonio Pimenta

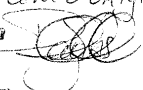


Dra. Maria Regina Torres Boeger



Dr. Moacyr Eurípedes Medri

Este documento confere com o original



Douglas dos Santos Chanani  
Chapa Funcional: 0405665  
Técnico Administrativo  
Mestrado em C. Biológicas-CCB-UEL.

A candidata deverá reformular seu trabalho de Dissertação, no prazo de 30 (trinta) dias, a contar desta data. ( ) SIM (  ) NÃO

Aos meus pais, **Palmira** e **Reinaldo**,  
pelo constante apoio e por toda  
compreensão.

Dedico

# AGRADECIMENTOS

**A**o Prof. Dr. José Antonio Pimenta pela orientação, apoio e confiança depositada em nosso trabalho.

**A**o Prof. Dr. Moacyr Eurípedes Medri pela constante colaboração e incentivo na realização deste trabalho.

**A** todos os professores do curso de Mestrado por enriquecer nosso conhecimento científico e pela amizade, em especial ao coordenador do curso de Pós-graduação Prof. Dr. Edmilson Bianchini.

**À** amiga Profa. Msc. Vera Bahl de Oliveira e ao seu esposo Prof. Paulo Roberto de Oliveira pela convivência nesse período, apoio e confiança depositada. Pela prontidão em ajudar, me convidando a morar com eles, mesmo me conhecendo superficialmente, e, com isso, possibilitaram que eu pudesse estudar e concretizar este objetivo.

**À** minha especial amiga e, carinhosamente orientadora “number one”, Viviane Maria Davanso, por propiciar a oportunidade inicial para que os meus objetivos começassem a ser concretizados, pelo estímulo, dicas essenciais, críticas e pelo incentivo tanto pessoal como profissional.

**A**os amigos da turma 2003 do mestrado, Ivan, Fábio Bruschi, Márcio, Horácio, Hugo e, em especial ao Edson Varga Lopes e ao Fernando Fávaro, pelas fotos profissionais tiradas da minha espécie de trabalho no Parque Ecológico da Klabin e também à amiga Júlia e ao Fábio Nishidate em contato mais direto nas disciplinas.

**A**os amigos do laboratório de anatófisiologia da UEL, Ellen Piotto no auxílio à confecção de lâminas histológicas, à Sirlei que se tornou uma grande amiga, à Léo, ao Prof. Dr. Geraldo T. Corrêa, pela história de luta e dedicação, que me auxiliou a enfrentar as dificuldades iniciais, ao técnico Dário, ao Valdecir, da casa de vegetação, Manoel, Rogério, Douglas, secretário da Pós e aos amigos que sempre passavam para nos visitar no laboratório, Heitor, Jonas, Rosana, Simone e Melissa.

**À** amiga Renata Stolf pela intermediação que oportunizou o estágio na EMBRAPA Soja e pelo incentivo durante as disciplinas, críticas e, principalmente, por ficar responsável por cronometrar meu tempo nos seminários, qualificação e, inclusive na defesa. Também pela maravilhosa convivência juntamente com sua mãe Vera e o Nick, claro, e pelas noites em que lá dormi.

**Às** inseparáveis, Cris e Carla, da turma de mestrado anterior à minha, que se tornaram grandes amigas e, muitas vezes nos tornamos o trio inseparável. Pela maravilhosa e alegre convivência tanto na UEL, shopping, mata dos Godoy como nos congressos; inesquecíveis as nossas aventuras.

**Ao** pesquisador da EMBRAPA Soja Dr. Alexandre Nepomuceno por me conceder a oportunidade de utilizar os equipamentos do laboratório de biotecnologia e a todos os amigos do laboratório que me receberam com todo carinho.

**Aos** técnicos do laboratório de Ecofisiologia da EMBRAPA Soja, Claudinei de Freitas Toledo e Nelson Delattre, pelas análises fisiológicas e pela prontidão em atender às minhas solicitações.

**Aos** representantes da Empresa Klabin, em especial ao biólogo Vlamir, pela permissão de trabalho no Parque Ecológico da Klabin e também pela boa acolhida.

**Às** pessoas que virtualmente solicitei artigos e, que gentilmente me atenderam, especialmente, Danielle Waldhoff, da Tropical Working Group, Max-Planck – Institute for Limnology, Germany; Professora Dra. Maria Regina T. Boeger, do Departamento de Botânica da UFPR, que tive a oportunidade de conhecer pessoalmente e o prazer de tê-la em minha banca; Gerardo Avalos, da University of Missouri – St. Louis, USA; Riichi Oguchi da University Tohoku, Japão, Álvaro Vilela de Resende, da EMBRAPA de Brasília- DF, ao mestrando da UFV, Evander Alves Ferreira e a Jennifer Read, da Monash University, Austrália.

**Às** amigas Angelita, Ivone, Elisete, Alia, Gisele, Andréia, Daiane, Alessandra, Adriana, Rose e Cris Santiago e Tia Luzia por toda confiança depositada em meu trabalho e por sempre torcerem por mim.

**Aos** professores, aos meus “bioalunos”, que carinhosamente assim os denomino, e aos amigos da FAFIJA, em especial, Juarez, Laércio, Glória, Fernando, Graça, Dalva e Renato que sempre cederam as suas disponibilidades de horários para priorizar a minha disponibilidade de horário de aula, de acordo com as aulas do mestrado.

**Aos** meus pais, Palmira e Reinaldo, que indiretamente fizeram o mestrado comigo, ao levantarem sempre de madrugada para as viagens e por permitirem o meu constante “isolamento” para dar conta de todas as atividades da FAFIJA e do mestrado.

Com todas estas pessoas e com as demais que colaboraram na realização desde trabalho, divido as alegrias que ora estou tendo com a concretização de mais esta importante e significativa etapa de minha vida profissional.

## Resumo

Face à heterogeneidade dos estratos arbóreos, plantas de florestas tropicais apresentam mudanças estruturais e fisiológicas significativas em resposta às diferentes condições de luminosidade. Adaptações de folhas de um mesmo indivíduo às diferentes intensidades luminosas, constituem a base da diferenciação entre folhas de sol e folhas de sombra e estão associadas a características morfoanatômicas e fisiológicas distintas. O objetivo deste estudo foi comparar a morfoanatomia e a fisiologia de folhas de sol e de sombra de um único indivíduo de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). O indivíduo se encontra no Parque Ecológico da Klabin, Fazenda Monte Alegre, pertencente ao município de Telêmaco Borba- PR, segundo planalto paranaense. *L. molleoides* é uma espécie arbórea nativa, heliófita, pioneira, conhecida vulgarmente como aroeira-branca; ocorre naturalmente nos estados de Minas Gerais, São Paulo e Mato Grosso do Sul até o Rio Grande do Sul. Apresenta folhas compostas alternas, imparipinadas, alado-pecioladas. Para os estudos morfológicos foram coletadas sete folhas da porção superior periférica do indivíduo (folhas de sol) e sete da porção inferior interna, protegida do sol (folhas de sombra). As áreas foliolares e foliares foram obtidas com o auxílio do aparelho ÁREA METER, Li-Cor. Secções transversais de folíolos e pecíolos foram obtidas em micrótomo de mesa para a preparação de lâminas permanentes, conforme metodologia usual e todas as medidas histológicas foram obtidas com o auxílio do software Image Pro-Plus. A área foliar de sol foi 56,6% menor que a área foliar de sombra não apresentando diferenças em relação ao número de folíolos por folha. A face adaxial da epiderme de folíolos de sol foi 22,2% mais espessa que a face adaxial dos folíolos de sombra, não havendo diferença na espessura da face abaxial da epiderme. A espessura cuticular da epiderme, tanto na face adaxial como na face abaxial, apresentou-se maior em folíolos de sol, bem como a espessura de parênquima paliçádico e lacunoso. O número de estômatos, por unidade de área, foi maior nos folíolos de sol, não havendo diferença em relação ao diâmetro. O diâmetro e o número dos elementos traqueais não foram diferentes. A diferença anatômica dos tecidos peciolares ocorreu apenas na espessura do parênquima cortical, maior em folhas de sol e feixes vasculares, mais espessos em folhas de sombra. Para os estudos fisiológicos foram coletadas dez folhas de cada porção da árvore. O equipamento utilizado para as medidas de taxa fotossintética, condutância estomática, taxa transpiratória e concentração intercelular de CO<sub>2</sub> foi o Portable Photosynthesis System, a extração de clorofila seguiu a metodologia de Arnon e as análises de nutrientes foram realizadas de acordo com a metodologia do laboratório de análises da EMBRAPA Soja, Londrina- PR. A taxa fotossintética, razão clorofila a/ clorofila b, condutância estomática, concentração intercelular de CO<sub>2</sub> e conteúdo de Ca e Mg foram os mesmos para as folhas de sol e sombra, diferindo-se quanto aos teores de clorofila, taxa transpiratória e demais conteúdo de nutrientes, que foram maiores em folhas de sombra. Os resultados indicam que as folhas de sol apresentam adaptações que dificultam a perda de água nos períodos desfavoráveis aumentando a eficiência no uso da água. As folhas de sombra apresentam maior área foliar e maiores teores de clorofilas, cutícula e face adaxial da epiderme menos espessas, maior área das lacunas do parênquima lacunoso em relação à área do próprio parênquima para aproveitar a energia luminosa incidente na porção inferior interna da árvore.

## Abstract

Focusing on the heterogeneity of the tree extracts, we are going to find meaningful physiologic and structural changes in the rainforests as a response to the different luminosity conditions. The leaves adaptation of a same individual to the different luminosity intensities make up the base of the differentiation between sun leaves and shade leaves, and they are associated to distinct morpho-anatomic and physiologic features. The goal of this study was to compare the morpho-anatomy and the physiology of sun and shade leaves of an individual of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). This one is localized in the Ecological Klabin Park, Monte Alegre farm, in Telemaco Borba city – PR. *L. molleoides* is an arboreous native species, helophyte, pioneer, it is popularly known as aroeira-branca; it is originally from Minas Gerais, São Paulo, and Mato Grosso do Sul until Rio Grande do Sul state. The species presents alternated, odd follicles, alado-etiolated compound leaves. Seven leaves from the superior, peripheral portion of the individual (sun leaves) and seven leaves from the inferior, internal portion, protected from the sun (shade leaves) were harvested for the morphological study. Folio-ares and foliates areas were measured with an AREA METER apparatus, Li-Cor. Transversal sections of follicles and piccolos were obtained with a table macrodome for permanent plates preparation, according to usual methodology and all histological measures were realized with the Image Pro-Plus software. The area of sun leaves was 56.6% smaller than the shade one not presenting any difference in relation to the number of follicles by leaf. The skin adaxial side of sun follicles was 22.2% thicker than the adaxial side of the shade follicles and there was no thickness difference of the skin abbatial side. The cuticle thickness of the skin, in the adaxial side and in the abbatial one, was larger in sun follicles as well as the thickness of the palisade and spongy parenchyma. The number of stomata, for area's unit, was larger in the sun follicles with no difference related to the diameter. The diameter and the number of vases were not different. The anatomic difference of etiolate tissues occurred only in the thickness of the cortical parenchyma, larger in the sun leaves and vascular sheaves, thicker in shade leaves. Ten leaves of each portion of the tree were harvested for the physiological studies. The applied tool for measuring the photosynthetic rates, stomata conductance, transpiration rate and intercellular concentration of CO<sub>2</sub> was the Portable Photosynthesis System. The extraction of chlorophyll followed Arnon's methodology and the nutrients analyses were realized according to the lab methodology of EMBRAPA Soybeans analyses, Londrina – PR. The Photosynthetic rate, chlorophyll a/ chlorophyll b ratio, stomata conductance, intercellular concentration of CO<sub>2</sub>, and Ca and Mg content were the same for the sun and shade leaves, differing themselves as the chlorophyll level, transpiration rate, and the other nutrients content, that were larger in the shade leaves. The results show that the sun leaves present adaptations that become harder the loss of water in the unfavorable periods increasing the efficiency in the use of water. The shade leaves present larger foliar area and larger chlorophyll levels, less thick cuticle and skin adaxial side, larger area of the spongy parenchyma blanks in relation to the area of the own parenchyma to take advantage from the incident luminous energy in the inferior internal portion of the tree.

# LISTA DE FIGURAS

## Metodologia

- Figura 1-** Localização do Parque Ecológico da Klabin. Fazenda Monte Alegre – Telêmaco Borba – PR, onde se encontra o indivíduo estudado (A). Em destaque os municípios de abrangência da empresa Klabin – PR (B). ..... 29
- Figura 2-** Indivíduo de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) estudado, localizado no Parque Ecológico da Klabin ..... 30
- Figura 3-** Folhas de *Lithraea molleoides* (Lorenzi, 2002) ..... 31
- Figura 4-** Frutos (A) e sementes (B) de *Lithraea molleoides* (Lorenzi, 2002)..... 31

## Capítulo I

- Figura 1** - Localização do Parque Ecológico da Klabin. Fazenda Monte Alegre – Telêmaco Borba – PR, onde se encontra o indivíduo estudado (A). Em destaque os municípios de abrangência da empresa Klabin – PR (B)..... 47
- Figura 2** – Folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol (A) e na sombra (B)..... 48
- Figura 3** – Número de folíolos por folha de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (A). (CV 10,39%). Área foliolar de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (B). (CV 15,24%). Área foliar de *Lithraea molleoides* desenvolvida no sol e na sombra (C). (CV 17,45%). Razão comprimento e largura (Razão C/L) dos folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (D). (CV 4,93%) (n=7). Letras distintas acima das barras significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão..... 48
- Figura 4** – Folíolos de diferentes folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol (A) e na sombra (B)..... 49
- Figura 5** – Área foliar específica (AFE) de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra. Letras distintas acima das barras significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 7,49%, n=7). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão..... 49
- Figura 6** – Espessura do limbo foliolar de *Lithraea molleoides* desenvolvido no sol e na sombra. Letras distintas acima das barras significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 11,69%, n=7). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão..... 50

- Figura 7** - Espessura da face adaxial (Fad) e da face abaxial (Fab) da epiderme de folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (A). (CV 7,39% e 18,94%). Espessura da cutícula da face adaxial e da face abaxial da epiderme de folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (B). (CV 17,20% e 13,92%). Espessura do parênquima paliçádico e parênquima lacunoso de folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (C). (CV 14,11% e 15,91%) (n=7). Letras distintas acima de cada dupla de barras unidas significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão..... 50
- Figura 8** – Razão da área dos espaços intercelulares do parênquima lacunoso pela área total do parênquima lacunoso (Razão EI/PL) de folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra. Letras distintas acima das barras significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 21,86%, n=7). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão..... 51
- Figura 9** – Secções transversais do limbo de folíolos desenvolvidos no sol (A) e na sombra (B) de *Lithraea molleoides* com destaque para os estômatos (es) localizados na face abaxial da epiderme (seta). 400  $\mu\text{m}$ . cu=cutícula, ei= espaços intercelulares, fab=face abaxial da epiderme, fad=face adaxial da epiderme, pl= parênquima lacunoso e pp= parênquima paliçádico..... 51
- Figura 10** – Micrografia ótica da face adaxial da epiderme de folíolos desenvolvidos no sol (A) e na sombra (B), da face abaxial da epiderme de folíolos desenvolvidos no sol (C) e na sombra (D) e micrografia eletrônica de varredura da face adaxial da epiderme de folíolos desenvolvidos no sol (E) e na sombra (F) e da face abaxial da epiderme de folíolos desenvolvidos no sol (G) e na sombra (H) de *Lithraea molleoides*. cce= células comuns da epiderme, cu= cutícula, es=estômato e tr= tricoma..... 52
- Figura 11** – Secções transversais da nervura mediana foliolar de sol (A) e de sombra (B). (200  $\mu\text{m}$ ). co= colênquima, cs= canal secretor, ep= epiderme, fl= floema e xi= xilema..... 53
- Figura 12** – Secções transversais de pecíolo de folhas desenvolvidas no sol (A) e na sombra (B) (100  $\mu\text{m}$ ).cs = canal secretor, ep= epiderme, pc= parênquima cortical e pm= parênquima medular..... 54

## Capítulo II

**Figura 1** - Localização do Parque Ecológico da Klabin. Fazenda Monte Alegre – Telêmaco Borba – PR, onde se encontra o indivíduo estudado (A). Em destaque os municípios de abrangência da empresa Klabin – PR (B)..... **60**

**Figura 2** - Taxa fotossintética de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (A). Letras iguais acima das barras significam que não diferem pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 15,45%). Teores de clorofilas a, b e totais de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (B). Letras distintas acima de cada dupla de barras unidas significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 24,47%, para clorofila a, CV 24,24% para clorofila b e CV 24,13% para clorofilas totais). Razão clorofila a/ clorofila b (Razão Chl a/b) de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (C). Letras iguais acima das barras significam que não diferem pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 8,13%) (n=10). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão..... **61**

**Figura 3** – Taxa transpiratória de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (A). (CV 16,73%). Condutância estomática de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (B). (CV 19,87%). Concentração intercelular de CO<sub>2</sub> de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (C). (CV 6,32%) (n=10). Letras iguais acima das barras significam que não diferem pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão..... **62**

## Lista de Tabelas

### Capítulo I

**Tabela 1** – Número (NE) e diâmetro (DE) dos estômatos, diâmetro do xilema (DX) e elementos traqueais por folíolo (ET.F<sup>-1</sup>). Médias seguidas de uma mesma letra nas linhas não diferem pelo teste de F ( $p \leq 0,05$ ). Os valores entre parênteses correspondem ao erro padrão (n=7)..... **53**

**Tabela 2** – Espessura da epiderme do pecíolo (EPE), parênquima cortical (PC), feixe vascular (FV), parênquima medular (PM) e diâmetro do pecíolo (DP). Médias seguidas de uma mesma letra nas linhas não diferem pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ ). Os valores entre parênteses correspondem ao erro padrão (n=7)..... **54**

### Capítulo II

**Tabela 1-** Concentração de nutrientes em folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra. Médias seguidas de uma mesma letra nas linhas não diferem pelo teste de F ( $p \leq 0,05$ , n=10). Os valores entre parênteses correspondem ao erro padrão..... **63**

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	<b>16</b>
<b>2 REVISÃO DE LITERATURA</b> .....	<b>19</b>
<b>3 METODOLOGIA</b> .....	<b>28</b>
3.1 Espécie Estudada.....	<b>29</b>
3.2 Aspectos Morfológicos.....	<b>31</b>
3.3 Anatomia Ecológica.....	<b>32</b>
3.3.1 Avaliações Histológicas.....	<b>33</b>
3.4 Avaliações Ultraestruturais.....	<b>33</b>
3.5 Estudos Fisiológicos.....	<b>34</b>
3.5.1 Trocas Gasosas nas Folhas.....	<b>34</b>
3.5.2 Quantificação das Clorofilas a, b e Totais.....	<b>34</b>
3.5.3 Quantificação dos Nutrientes.....	<b>35</b>
3.6 Análise Estatística.....	<b>35</b>
<b>4 REFERÊNCIAS</b> .....	<b>36</b>

### Capítulo I

Aspectos Morfoanatômicos de Folhas de Sol e de Sombra de <i>Lithraea molleoides</i> (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)	
Abstract.....	<b>45</b>
Introdução.....	<b>45</b>
Material e Métodos.....	<b>46</b>
Resultados e Discussão.....	<b>47</b>
Agradecimentos.....	<b>55</b>
Resumo.....	<b>55</b>
Referências.....	<b>55</b>

## Capítulo II

Aspectos Fisiológicos de Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl.  
(Anacardiaceae)

Abstract.....	58
Introdução.....	58
Material e Métodos.....	59
Resultados e Discussão.....	61
Agradecimentos.....	65
Resumo.....	65
Referências.....	66
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>68</b>
<b>6. REFERÊNCIAS.....</b>	<b>70</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Plantas de florestas tropicais apresentam mudanças estruturais e fisiológicas significativas em resposta às diferentes condições de luminosidade, dada a heterogeneidade dos estratos arbóreos (Avalos & Mulkey, 1999). A luz é um fator determinante e apresenta funções importantes para o desenvolvimento das plantas e é também o recurso de energia para assimilação de CO<sub>2</sub> e formação de biomassa (Lüttge, 1997). Segundo Larcher (2000), uma cobertura vegetal funciona como um sistema de assimilação, no qual as camadas de folhas estão sobrepostas e se sombreiam mutuamente. Estudos comparativos da estrutura foliar têm revelado que a maioria das espécies de plantas apresenta capacidade de desenvolver características morfoanatômicas e fisiológicas distintas em resposta às diferentes intensidades luminosas (Vogelmann & Martin, 1993; Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994). As folhas são diretamente submetidas às variações ambientais, como a luminosidade, clima e altitude, e, dessa forma, são importantes órgãos para estudos de anatomia ecológica porque envolvem estratégias específicas para as diversas características ambientais (Pykko, 1979 apud Boeger & Wisniewski, 2003). A troca de energia e de matéria no dossel de florestas tropicais ocorre primariamente através da superfície foliar (Holbrook & Lund, 1995). Assim, a intensidade de luz promove alterações na estrutura das folhas, resultando em folhas denominadas folhas de sol e folhas de sombra (Cutter, 1978).

A diferença de características no uso da luz de plantas de sol e de sombra ou folhas de sol e de sombra de um mesmo indivíduo é fundamentalmente essencial para entender os distintos estádios da dinâmica de florestas tropicais (Lüttge, 1997), uma vez que a radiação incidente chega ao interior da cobertura vegetal através de clareiras, pelas margens e como radiação difusa proveniente da reflexão de folhas e da superfície do solo, ou ainda como radiação transmitida pelas folhas (Larcher, 2000).

Algumas plantas apresentam capacidade de desenvolvimento para se adaptarem a uma amplitude de regimes de luz, crescendo como plantas de sol em áreas ensolaradas e como plantas de sombra em habitats sombrios (Taiz & Zeiger, 2004). Para Nultsch (2000), a folha é um órgão que apresenta uma enorme plasticidade e isso diz respeito não só à forma externa e à estrutura interna, mas também em relação à função.

As folhas apresentam grande variedade de formas e têm como funções principais a fotossíntese e a transpiração. É considerada como órgão com crescimento determinado, mas há exceção, como a folha de *Guarea kunthiana* (figo-do-mato ou peloteira), uma espécie da família Meliaceae das matas brasileiras, que periodicamente acrescenta novos folíolos aos já existentes (Souza, 2003).

As plantas são geneticamente determinadas para o crescimento em baixa ou alta intensidade luminosa. Neste caso, as plantas podem ser verdadeiramente distinguidas em espécies de sol e de sombra. Entretanto, as plantas podem aclimatar-se ou adaptar-se ecofisiologicamente para a baixa e a alta intensidade de luz (Lüttge, 1997).

Segundo Holbrook & Lund (1995), a estrutura das copas das árvores proporciona condições ambientais distintas para as folhas e, assim, formas extremas de folhas de sol e de sombra podem ser encontradas em um mesmo indivíduo (Raven et al., 2001).

As adaptações evolutivas das plantas aos diferentes habitats, especialmente no que se refere à disponibilidade de água, incidência luminosa, disponibilidade de nutrientes no solo, temperatura, umidade relativa do ar, podem estar diretamente associado a características morfoanatômicas e fisiológicas diferenciadas (Esau, 1974). Selleck & Shuppert (1957) apud Martinez & Medri (1985) evidenciaram características mais xéricas em folhas situadas em porções superiores de um indivíduo, decorrentes de maior luminosidade, maior temperatura e menor umidade relativa do ar.

Bradshaw (1965), Supurr & Barners (1973), Levin (1987) e Schlichting (1986) destacam que as plantas são aptas a mudar-se bioquímica, fisiológica e morfológicamente em resposta a variações ambientais. Alguns estudos com espécies lenhosas indicam que mesmo aquelas plantas que na fase adulta são essencialmente heliófilas, apresentam um crescimento insatisfatório quando plantadas a pleno sol (Gomes, 1992).

A folha é um órgão que, dadas as suas características de forma e função, apresenta uma alta capacidade adaptativa aos diferentes ambientes, o que é importante para os estudos de anatomia ecológica (Mendes & Paviani, 1997). Para entender as estratégias adaptativas das plantas nos seus distintos estádios na dinâmica da floresta tropical e considerando também à contínua devastação, são necessárias a elaboração e execução de projetos de recuperação. Os projetos devem estar embasados em informações obtidas a partir de estudos sistematizados das características do ambiente e das espécies vegetais que poderão colonizar áreas a serem recuperadas. A ausência de estudos envolvendo espécies vegetais tropicais, especialmente arbóreas, com respeito às variações morfoanatômicas e fisiológicas de folhas de um mesmo indivíduo provocadas pelas condições distintas de luminosidade, evidencia a necessidade de um quadro de informações científicas, que poderá subsidiar os projetos de reflorestamento.

Com o objetivo de comparar folhas de sol e folhas de sombra de um único indivíduo de *Lithraea molleoides* o presente trabalho visou responder a seguinte questão:

- Existem diferenças na morfoanatomia e na fisiologia de folhas de *L. molleoides* desenvolvidas ao sol comparadas com aquelas desenvolvidas à sombra?

## 2 REVISÃO DE LITERATURA

A folha é um órgão que tem a sua origem exógena nas gemas caulinares apicais ou laterais, geralmente de forma laminar e de estrutura dorsiventral (Souza, 2003). A análise clonal tem revelado que os primórdios foliares são iniciados por grupos de células na região periférica do meristema apical e estas células são referidas como as células fundadoras da folha (Raven et al., 2001). Este órgão vegetativo da planta alcançou extensa variedade de estruturas; tais variações estão na dependência de fatores externos e internos: desde as folhas inferiores e incolores, tais como os cotilédones das sementes e as escamas dos órgãos subterrâneos, até as folhas superiores normais e verdes, para não se referir à metamorfose das folhas em flores ou às adaptações a condições extremas de vida, como as folhas insetívoras das plantas carnívoras (Vidal & Vidal, 2000).

Durante seu desenvolvimento, as plantas podem apresentar tipos sucessionais de folhas que desempenham funções bem definidas nas diferentes fases de crescimento (Souza, 2003; Menezes et al., 2003): cotiledonar, primeira folha que aparece na planta, pode ser folha de reserva ou fotossintetizante; de formatos e tamanhos diferentes, conforme a espécie; eófilos ou protofilos, folhas das plântulas e nomofilos ou metafilos, folhas definitivas, especializadas na fotossíntese (Menezes et al., 2003).

O limbo é a porção laminar da folha, geralmente ampla, com função essencialmente fotossintética (Souza, 2003). Morretes & Ferri (1959) salientam que a lâmina foliar é a estrutura que mais se modifica em resposta às alterações ambientais e, constitui o principal sítio na produção de fotoassimilados (Dale, 1992). Em razão da sua forma achatada, a folha apresenta a superfície adaxial e abaxial (Menezes et al., 2003). As folhas podem ser simples, quando o limbo se apresenta inteiro, ou compostas, quando o limbo é dividido em unidades denominadas folíolos (Souza, 2003).

As folhas de árvores de florestas tropicais mais expostas à intensidade luminosa apresentam características xeromórficas (Waldhoff & Furch, 2002), especialmente identificadas pela maior espessura de cutícula, grandes células epidérmicas, estômatos aprofundados, parênquima paliçádico mais espesso, parênquima lacunoso com poucos espaços intercelulares e alto grau de esclerofilia (Esau, 1974; Boeger & Wisniewski, 2003). Plantas que, ao longo do processo evolutivo, se estabeleceram em vários ambientes com disponibilidade diversificada de luminosidade, água, temperatura, umidade relativa do ar, desenvolveram adaptações morfoanatômicas e fisiológicas, que em conjunto, resultaram no sucesso adaptativo às condições hostis e diversificadas que tais ambientes oferecem (Eames & McDaniels, 1947; Fahn & Cutler, 1992).

Para Leite & Lleras (1978) e Medri & Lleras (1980), em condições xéricas, a folha tende a aproveitar o tempo limitado de alta umidade relativa para realizar trocas gasosas, o que poderá ser mais eficiente quanto maior for a área estomática útil. Em *Coffea arabica*, Morais et al. (2004) destacaram a presença de estômatos na face abaxial da epiderme e a sua presença foi maior em cafeeiros desenvolvidos a pleno sol, corroborando os dados de Voltan et al. (1992) e Paiva e Guimarães (2001) em cafeeiros sob sombreamento artificial e outras espécies estudadas e descritas por diversos autores (Larcher, 2000; Esau, 1974; Wylie, 1951). Carvalho et al. (2001) também estudando cafeeiro, verificaram diferenças em relação ao tipo e número de estômatos nas cultivares *Coffea arabica* e *Coffea canephora*. *Coffea arabica* apresentou estômatos paracíticos e uma menor quantidade, uma vez que eles apresentaram um maior diâmetro, ao contrário do *Coffea canephora* que apresentou estômatos actinocíticos e menor diâmetro, conseqüentemente em maior quantidade.

Em folhas de espécies arbóreas como *Persea americana*, Martinez & Medri (1985) verificaram em condições diferenciadas de luminosidade a presença de maior quantidade de estômatos e estes com menor diâmetro. Em *Ocotea pulchella*, *Ilex theezans* e

outras, estudadas por Boeger & Wisniewski (2003) em três estádios sucessionais, as espécies também apresentaram variações em relação ao número e tipo de estômatos, destacando maior quantidade de estômatos nas espécies que recebem uma maior luminosidade, demonstrando estratégias adaptativas à sobrevivência em ambientes com maior intensidade luminosa, porém não houve variação no comprimento destes estômatos.

Outra especialização da epiderme relacionada à proteção diz respeito aos tricomas e as papilas (Waldhoff & Furch, 2002) relacionados também a adaptações aos ambientes xéricos, uma vez que mantêm uma atmosfera saturada em vapor de água em torno da folha (Fahn, 1986; Fahn & Cutler, 1992; Larcher, 2000). Elias et al. (2003) destacaram presença de tricomas tectores bicelulares, estrelados e tricomas glandulares em *Solanum lycocarpum*. Além do efeito direto reduzindo a transpiração, os tricomas podem influenciar indiretamente a economia de água das plantas através da regulação da temperatura pela reflexão da radiação solar que chega até as folhas (Salatino et al., 1986; Fahn, 1986; Larcher, 2000). Assim como os tricomas, as papilas e a cutícula também podem representar uma adaptação morfológica que favorece a manutenção da assimilação de CO<sub>2</sub>, pois promovem a redução da temperatura foliar em períodos de elevada temperatura ambiental e baixa disponibilidade de água (Ehleringer & Mooney, 1978).

O formato de uma folha é determinado por diversos fatores relacionados com o desenvolvimento. Destacam-se o formato do primórdio durante o seu início, o número, distribuição e orientação das subseqüentes divisões celulares (Esau, 1974). As condições macro e microclimáticas do ambiente atuando em conjunto são fundamentais na determinação dessas variações. Boeger & Poulson (2003), verificaram diferenças morfoanatômicas em folhas de *Veronica anagallis-aquatica*, espécie anfíbia, sob baixa e alta velocidade da água. As folhas emersas apresentaram características morfológicas similares às folhas de sol enquanto que as folhas submersas para a baixa velocidade da água foram similares às folhas

de sombra terrestres. Dependendo da posição em que a folha é inserida no caule, diferentes características podem ser observadas no mesofilo, por exemplo, em folhas localizadas em posições superiores da planta, uma expressividade do parênquima paliçádico. Em folhas mais tardias, o tecido paliçádico pode apresentar um número maior de divisões anticlinais, conter maior número de camadas celulares e possuir células mais longas do que as das folhas que primeiro se formaram (Scheneider, 1952 apud Esau, 1974).

Medri e Lleras (1979) estudando folhas de *Bertholletia excelsa* em diferentes alturas divididas em três porções arbóreas, Martinez e Medri (1985) no estudo com *Persea americana* em duas porções, identificaram a variação fenotípica de um mesmo genótipo, expressando folhas menores, parênquima paliçádico mais espesso, estômatos menores e em maior número, à medida em que se direcionava à porção superior da árvore, onde há uma maior intensidade luminosa e menor disponibilidade de água.

Souza (2003) salienta que a variação de tipos de folhas é denominada heterofilia. A heterofilia num sentido mais amplo consiste desde a grande diversidade foliar encontrada na natureza até folhas diferentes, como escamas nas gemas, nomofilos, brácteas que ocorrem na mesma planta. Entretanto, uma das formas evidentes de heterofilia é a provocada simplesmente pelas condições ambientais, às quais podem ser evidenciadas num mesmo indivíduo, como as folhas denominadas de sol e de sombra ou em indivíduos localizados em ambientes diferentes.

As porções foliares superior e inferior de um mesmo indivíduo contribuem com quantidades bem diferenciadas em relação ao total da fotossíntese de toda associação vegetal. Nas florestas e nas densas copas das árvores, somente a fotossíntese das folhas situadas nas porções mais externas podem ser saturadas, algumas vezes, pela radiação. No interior e abaixo da cobertura vegetal, a intensidade da taxa fotossintética tende a diminuir proporcionalmente à diminuição da intensidade luminosa (Larcher, 2000).

A heterogeneidade da luz impõe um limite significativo levando às plantas a modificar sua capacidade fotossintética, representada pela história de vida das espécies tropicais (Denslow, 1980; 1987; Fetcher et al., 1994), especialmente em florestas onde a água é um fator limitante (Wright & Van Shaik, 1994; Wright, 1996).

Além do efeito da luz sobre o processo fotossintético em si, a síntese e degradação de clorofilas são também diretamente associadas à intensidade luminosa, à qual está diretamente relacionada à eficiência fotossintética e mostra adaptabilidade a diversos ambientes (Engel & Poggiani, 1991). Vários estudos observaram teores de clorofilas por unidade de massa seca mais elevados em folhas sombreadas, em relação àquelas expostas ao sol (Johnson et al., 1982; Sarracino et al., 1992; Chartzoulakis et al., 1995; Lei & Lechowicz, 1998). Contudo alguns autores não encontraram diferenças entre essas proporções (Inoue, 1983; Graça, 1983; Kappel & Flore, 1983). Boardman (1977) e He et al. (1996) relatam que o teor de clorofilas por unidade de área foliar é frequentemente maior em folhas expostas a níveis mais elevados de radiação. Entretanto, as respostas do teor de clorofilas por unidade de área de diferentes espécies não são uniformes, conforme demonstram os trabalhos de Shirley (1929); Bjorkman & Holmgren (1963); Graça (1983); Nygren & Kellomaki (1983, 1984); Tinoco & Vasquez-Yanes (1982) e Lee (1988).

Whately & Whately (1982) apud Engel & Poggiani (1991) reforçam que uma maior proporção relativa de clorofila b em plantas sombreadas é uma característica importante, pois possibilita a captação de energia de outros comprimentos de onda e transferência para uma molécula específica de clorofila a, que efetivamente toma parte das reações luminosas da fotossíntese.

O número de estômatos pode ser afetado pelas condições de luminosidade do ambiente, uma vez que as trocas gasosas, em folhas, ocorrem principalmente através dos estômatos. O aumento da frequência estomática em folhas expostas a elevadas luminosidades

pode ser um mecanismo importante de adaptação a condições mais áridas, já que a frequência de estômatos está associada à condutância estomática (Boardman, 1977; Medri & Lleras, 1980; Abrams, 1987; Wiebel et al., 1994; Boeger & Wisniewski, 2002).

O bom funcionamento do aparelho estomático é essencial para a entrada de CO<sub>2</sub> possibilitando que ocorra a fotossíntese. Esta depende de estômatos abertos, o que significa possibilidade de maior transpiração. As plantas que vivem em ambientes de climas secos são munidas de grande número de estômatos, aproveitando todo momento propício para dar entrada ao CO<sub>2</sub> e fazer fotossíntese (Rawitscher, 1972).

Tanto os macronutrientes como os micronutrientes estão diretamente relacionados ao processo fotossintético, uma vez que fazem parte da constituição das principais moléculas envolvidas na transferência de elétrons durante as reações luminosas e também afetam as características anatômicas das folhas (Clark, 1981; Castro et al., 2001). O Fe, por exemplo, faz parte da redutase do nitrato e constituição de moléculas relacionadas ao transporte de elétrons na fase fotoquímica da fotossíntese. O Mg faz parte da molécula de clorofila e é também considerado importante na ativação de diversos sistemas enzimáticos, tais como ativação de enzimas relacionadas com o metabolismo dos carboidratos (Camargo & Silva, 1975). O Cu participa de ativação enzimática e da constituição da plastocianina, molécula fundamental à transferência de elétrons da fase fotoquímica da fotossíntese e tem influência no processo de fixação biológica de N; o Mn também participa da fotossíntese, agindo na liberação fotoquímica do O<sub>2</sub> e o Zn participa, principalmente, na síntese do AIA e na divisão celular (Malavolta et al., 1997).

Neves et al. (2004), estudando crescimento e sintomas visuais de deficiências de micronutrientes em umbuzeiros, espécie adaptada à intensa luminosidade, verificaram um comprometimento no desenvolvimento destas plantas e também alterações morfológicas em suas folhas, como diminuição do tamanho, coloração, clorose, enrugamento e deformação.

Leitão & Silva (2004), no estudo de variação sazonal de macronutrientes em *Ouratea spectabilis*, espécie arbórea de cerrado, verificaram um comportamento altamente eficiente desta espécie na utilização de água e nutrientes, refletindo padrões fenológicos e de distribuição que garantem a sua sobrevivência em ambientes de cerrado. Segundo os autores, fatores edáficos, aliados ao regime climático da área, são importantes como pressão de seleção, sendo determinantes na evolução de características morfológicas e fisiológicas especializadas em toda a biota, para que possa melhor aproveitar os recursos e garantir a continuidade de cada espécie neste habitat.

De acordo com Esau (1974), as folhas de sol apresentam características xeromórficas, oriundas de uma maior intensidade luminosa, menor disponibilidade de água no solo, deficiência de nutrientes no solo ou mesmo pelo frio. As características observadas nessas folhas são a presença de abundante cutícula, paredes celulares mais espessas, endoderme mais espessa, além de se verificar folhas pequenas e compactas, parênquima paliçádico mais desenvolvido que o parênquima lacunoso, grande frequência de estômatos, e algumas vezes, células menores e abundante esclerênquima, ao contrário do que se observa, geralmente, em folhas de sombra, que por receberem uma menor intensidade luminosa não apresentam estas características.

A textura da folha também pode variar consideravelmente entre as espécies, e pode ser característica de tipos de vegetação diferentes ou do estrato de uma mesma espécie arbórea. Por exemplo, folhas de plantas de florestas tropicais podem apresentar menor textura em relação às folhas de plantas de ambientes xeromórficos. Embora existam algumas controvérsias em relação a definição de esclerofilia, o termo está diretamente relacionado à presença de folhas coriáceas, duras ou resistentes (Read & Sanson, 2003) causadas pelo excesso de luz e por menor disponibilidade de nutrientes no solo. Dessa forma, as folhas de sol tendem a ser mais esclerófilas em relação às folhas de sombra.

Medri & Lleras (1979) e Martinez & Medri (1985), estudando folhas em diferentes estratos arbóreos, identificaram características mais xéricas para as folhas do estrato superior, denominadas folhas de sol, demonstrando grande capacidade adaptativa das espécies às diferentes condições de luminosidade. Para o ambiente florestal essa capacidade adaptativa é fundamental, dada a dinâmica da floresta, o que permite a sobrevivência da espécie. Waldhoff & Furch (2002) estudando onze espécies das Florestas Inundáveis da Amazônia Central, verificaram que as folhas, mesmo estando inundadas, por aproximadamente seis meses, apresentaram características xéricas, ou seja, estômatos aprofundados, grande espessura cuticular, camadas de cera, além de células epidérmicas expressivas. Segundo as autoras, isso ocorre pela redução das atividades das raízes devido às condições anaeróbias em solos alagados, e ainda ressaltaram a importância da cutícula para se evitar o influxo de água nas folhas submersas.

As folhas de sombra por suas propriedades morfoanatômicas e fisiológicas são capazes de utilizar eficientemente menores intensidades de luz. Segundo Boardman (1977), as folhas de sombra são geralmente mais delgadas e extensas que folhas de sol. Diversos autores têm constatado que níveis elevados de luz causam um maior desenvolvimento dos parênquimas paliçádico e lacunoso, resultando em folhas mais espessas (Boardman, 1977; Medri & Lleras, 1980; Abrams, 1987; Wiebel et al., 1994; Hlwatika & Bhat, 2002).

Em relação às diferenças de luminosidade no estrato arbóreo, observa-se em folhas de sol características anatômicas tais como tricomas e cera epicuticular que aumentam a reflexão da luz pela superfície foliar e reduzem a transpiração e alocam seus estômatos em cavidades profundas, reduzindo a absorção luminosa (Ricklefs, 2003). A presença de maior espessura do parênquima paliçádico em folhas de sol é importante para evitar a fotoinibição, ao contrário das folhas de sombra, que apresentam uma maior área foliar, menor espessura de

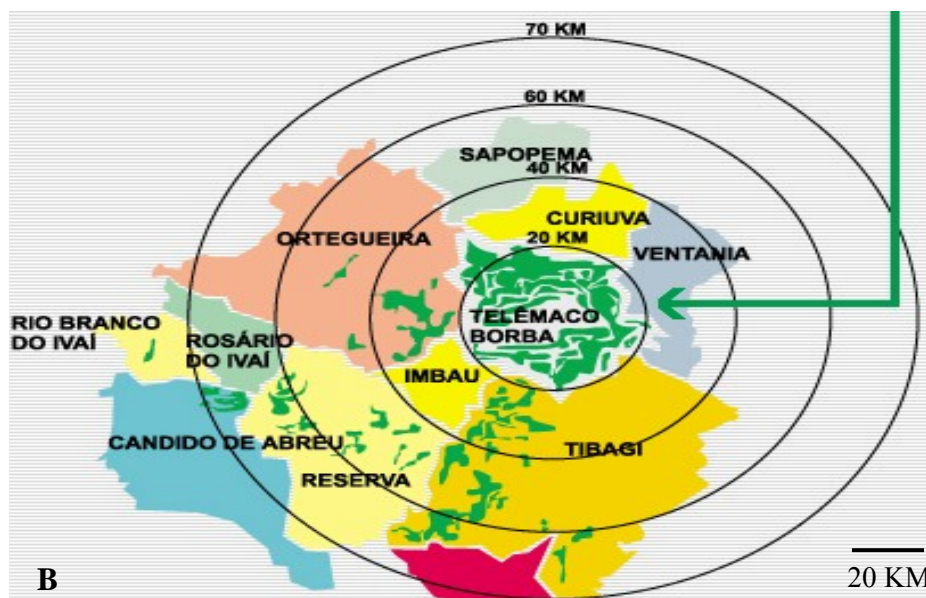
parênquima paliçádico e menor espessura de cutícula para permitir a difusão luminosa (Syvertsen, 1995).

Para Larcher (2000), as folhas de sombra aproveitam melhor a radiação em baixas intensidades que as folhas de sol e alcançam bem mais rapidamente o ponto de saturação fotossintético à radiação, em comparação às heliófitas que estão aptas a utilizar melhor altas intensidades de radiação, graças à elevada capacidade de transporte do sistema eletrônico e, espera-se um maior ganho fotossintético. Taiz & Zeiger (2004) salientam que a fotossíntese e respiração são inibidas pela alta luminosidade, mas com o aumento da temperatura, a taxa fotossintética decresce antes da taxa respiratória, o que implica na queda de reserva de carboidratos. As folhas adaptadas à sombra exercem função de compensação importante, pois aproveitam melhor a fraca luminosidade em relação às folhas não adaptadas. As folhas de sombra realizam a modesta taxa fotossintética, mas como estão menos expostas ao ar seco, ao calor intenso e ao vento, sua contribuição pode suprir a demanda energética básica da planta em condições climáticas flutuantes (Larcher, 2000).

### 3 METODOLOGIA

Este estudo foi realizado em um indivíduo de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) localizado no Parque Ecológico da Klabin, da Fazenda Monte Alegre, pertencente ao município de Telêmaco Borba, a 250 Km de Curitiba – PR, segundo planalto paranaense, região centro-leste (figura 1). A escolha de apenas um indivíduo ocorreu com o objetivo de quantificar vários parâmetros morfoanatômicos e fisiológicos para que se possa compreender com maior homogeneidade possível a variabilidade genética de folhas de sol e de sombra deste indivíduo.





**Figura 1-** Localização do Parque Ecológico da Klabin. Fazenda Monte Alegre – Telêmaco Borba – PR, onde se encontra o indivíduo estudado (A). Em destaque os municípios de abrangência da empresa Klabin (B).

O Parque Ecológico conta com uma área de mosaico vegetacional dominada pela Floresta Ombrófila Mista. Em determinados sítios a vegetação é exuberante e composta pelas espécies típicas dos estádios mais avançados de sucessão com uma grande riqueza florística, inferindo-se que ocorra devido à faixa de ecótono (Nakajima et al., 1996).

O Parque Ecológico é a principal área de visitação da Klabin, do qual faz parte o Centro de Interpretação da Natureza, inaugurado em 1992, além de criadouros científicos para reprodução de espécies da fauna regional ameaçadas de extinção. Vários trabalhos vêm sendo desenvolvidos com a Klabin e a Universidade Estadual de Londrina, especialmente no Parque Ecológico, com o objetivo de recuperar a fauna e a flora da região.

### 3.1 ESPÉCIE ESTUDADA

*Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) é uma espécie arbórea nativa, conhecida vulgarmente como aroeira (aroeira-branca, aroeira-brava, aroeira-do-brejo, aroeirinha, dentre outras) (figura 2). A espécie mede de 6 a 12 m de altura e é dotada de copa

arredondada. Seu tronco é tortuoso, de 30-40 cm de diâmetro e a casca é grossa e fissurada (Lorenzi, 2002).

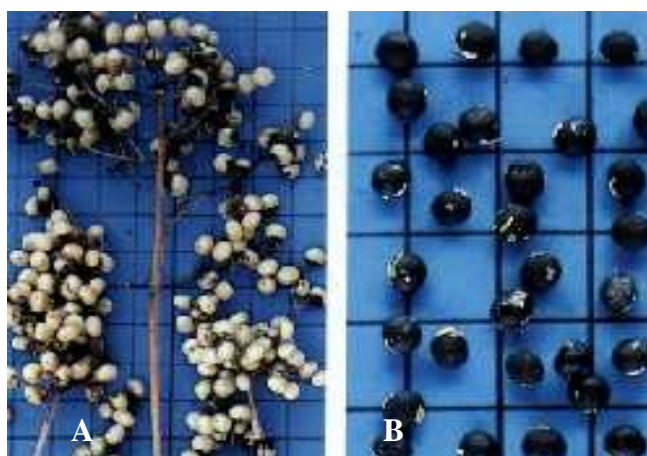


**Figura 2-** Indivíduo de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) estudado, localizado no Parque Ecológico da Klabin.

As folhas são compostas alternas, imparipinadas, alado-pecioladas (Barroso, 1984), com 3-11 folíolos de 5-8 cm de comprimento por 1,5-2,5 cm de largura (Lorenzi, 2002) (figura 3). Ocorre em Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso do Sul até o Rio Grande do Sul, em várias formações vegetais. Apresenta características perenefólia, heliófita e pioneira e é comum em florestas situada em regiões de altitude, tanto em terrenos secos quanto úmidos. Floresce durante os meses de agosto-setembro. A maturação dos frutos verifica-se nos meses de novembro-janeiro, contudo permanecem na árvore por mais algum tempo (figura 4). Suas folhas são aromáticas e medicinais. A árvore é bastante ornamental podendo ser usada com sucesso em parques e jardins (Lorenzi, 2002).



**Figura 3-** Folhas de *Lithraea molleoides* (Lorenzi, 2002).



**Figura 4-** Frutos (A) e sementes (B) de *Lithraea molleoides* (Lorenzi, 2002).

### 3.2 ASPECTOS MORFOLÓGICOS

Para os estudos morfológicos foram utilizadas sete folhas de sol e sete folhas de sombra de mesma idade fisiológica. As folhas de sol foram coletadas na porção superior periférica do indivíduo e as folhas de sombra na porção inferior interna do indivíduo. Foram realizadas as medidas de comprimento e largura das folhas e posteriormente elas foram

levadas ao laboratório de Ecofisiologia da EMBRAPA Soja de Londrina para determinar as áreas foliolares e foliares no aparelho ÁREA METER, Li-Cor, modelo Li-3100. O índice de esclerofilia, definido pela Área Foliar Específica (AFE) (Witkowski & Lamont, 1991) foi calculado pela seguinte fórmula:  $AFE = \text{área foliar (cm}^2\text{) / massa seca (g)}$ . A massa seca das folhas foi obtida após secagem em estufa a 60°C por 72 horas e pesada em balança de precisão.

### 3.3 ANATOMIA ECOLÓGICA

Para os estudos anatômicos foram utilizadas sete folhas de sol e sete folhas de sombra de mesma idade fisiológica. As folhas de sol foram coletadas na porção superior periférica do indivíduo e as folhas de sombra na porção inferior interna do indivíduo. Para a confecção de lâminas permanentes foram realizados cortes de 0,5 cm<sup>2</sup> da região mediana do limbo do 3º folíolo, contado a partir do ápice para a direita da folha, os quais foram submetidos à preparação de lâminas pelo método de parafina de Johansen (1940), que consiste na fixação em FAA 50% (formaldeído, ácido acético e álcool etílico), lavagem em álcool etílico, desidratação e clarificação em série alcoólica-xilol. Os cortes foram emblocados e secções transversais de 10 micrômetros de espessura foram realizadas com micrótomo rotativo manual. Estas secções passaram por etapas em colagem em lâminas com adesivo Haupt (Johansen, 1940), distensões em placa aquecida, coloração pela combinação de azul-de-astra e fucsina básica, e lamínula foi aderida com bálsamo-do-Canadá.

Para contagem e determinação do diâmetro dos estômatos, delimitado pela média do comprimento e largura do complexo estomático, foi realizado o procedimento de dissociação epidérmica, utilizando sete repetições, que consistiu em segmentos de 0,5 cm<sup>2</sup> da

região mediana do limbo do 3º folíolo da porção superior periférica e porção inferior interna do indivíduo. Os segmentos foram submetidos a hipoclorito de sódio 50% durante seis dias. As faces da epiderme de cada folíolo passaram pela coloração em azul-de-astra e fucsina básica e, lamínulas foram aderidas à lâmina com esmalte incolor.

### **3.3.1 Avaliações Histológicas**

As contagens e determinação do diâmetro dos estômatos e as medidas de espessura do limbo foliolar foram realizadas com o auxílio do software Image Pro-plus, onde o computador é diretamente acoplado a um microscópio com câmera digital que captura a imagem da lâmina e permite a realização de todas as medidas citadas.

### **3.4 AVALIAÇÕES ULTRAESTRUTURAIS**

Para observações em microscópio eletrônico de varredura, segmentos de 0,5 cm<sup>2</sup> de folíolos da porção superior periférica e porção inferior interna do indivíduo foram fixados em FAA 50% e passaram pela desidratação alcoólica. Após a secagem das amostras via ponto crítico com CO<sub>2</sub> em equipamento Bal-tec CPD-030, as mesmas foram montadas em suporte metálico, fixadas com uma mistura de esmalte incolor e grafite, metalizada a vácuo com ouro, em equipamento Balzers Union FL9496 SCD-030 do laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP/Botucatu-SP.

### **3.5 ESTUDOS FISIOLÓGICOS**

#### **3.5.1 Trocas Gasosas nas Folhas**

Para determinação da taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração e concentração intercelular de CO<sub>2</sub> foram utilizadas dez folhas de sol e dez folhas de sombra. As medidas ocorreram no 3º folíolo contado da ponta da folha para a base. As avaliações foram feitas em um analisador de gases por infravermelho portátil (Portable Photosynthesis System, modelo Li-6400 (LI-COR, USA, Lincoln, NE). A intensidade luminosa utilizada para a avaliação da taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração e concentração intercelular de CO<sub>2</sub> foi de 1.200  $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Esta intensidade luminosa foi escolhida após elaboração de uma curva de saturação.

#### **3.5.2 Quantificação das Clorofilas a, b e totais**

Nas mesmas folhas em que se avaliou os parâmetros descritos no item 3.5.1 foi feita a quantificação das clorofilas, considerando a área foliar. As folhas foram lavadas em água deionizada, colocadas em sacos pretos devidamente etiquetados e transportadas, em gelo, do campo ao laboratório de Ecofisiologia da EMBRAPA Soja de Londrina- PR. A extração e a determinação dos teores de clorofilas seguiram a metodologia de Arnon (1949), que consiste na extração com acetona 80% no escuro; os extratos obtidos foram centrifugados a uma rotação de 2500 rpm (rotações por minuto) durante 10 minutos e os sobrenadantes foram colocados em tubos de ensaio de 25 ml, envolvidos com papel alumínio, completando-se o volume. A densidade ótica da substância foi lida em espectrofotômetro a 645 e 663 nm.

A partir das leituras, determinou-se a concentração das clorofilas por meio das fórmulas recomendadas por Arnon (1949):

$$\text{Clorofila total (mg.cm}^{-2}\text{)} = [(A645.20,2) + (A663.8,02)].0,025 / \text{área (cm}^2\text{)}$$

$$\text{Clorofila a (mg.cm}^{-2}\text{)} = [(12,7. A663 - 2,7.A645).0,025] / \text{área (cm}^2\text{)}$$

$$\text{Clorofila b (mg.cm}^{-2}\text{)} = [(22,9. A645 - 4,7.A663).0,025] / \text{área (cm}^2\text{)}$$

### 3.5.3 Quantificação dos Nutrientes

Dez folhas de sol e dez folhas de sombra foram lavadas em água deionizada e colocadas em sacos pretos devidamente etiquetados, em gelo, e foram transportadas ao laboratório de Ecofisiologia da EMBRAPA Soja – Londrina-PR. As amostras ficaram em estufa a 60°C por 72 horas, e depois desse período, os macronutrientes (P, K, Ca e Mg) e os micronutrientes (Zn, Mn, Fe, Cu e B) foram analisados de acordo com a metodologia adotada pelo laboratório de análises minerais da EMBRAPA Soja, no aparelho ICP-AES, modelo Optima 3300 DV. A digestão das amostras, exceto para o N, foi feita com ácido nítrico 6N e foi utilizado 0,5g de cada amostra. Para análise do nitrogênio foi utilizado o aparelho Kjeltex, modelo 1035 Analyser Foss Tecator e a digestão destas amostras foi feita com ácido sulfúrico (PA) e peróxido de hidrogênio, sendo usado 0,1g de cada amostra.

### 3.6 ANÁLISE ESTATÍSTICA

As análises estatísticas foram realizadas no programa excel, baseadas na ANOVA (análise de variância) em nível de significância de 5%.

#### 4 REFERÊNCIAS

- ABRAMS, M. D. Leaf structural and photosynthetic pigment characteristics of three gallery-forest hardwood species in Northeast Kansas. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, 22 : (3/4), p. 261-266, 1987.
- ARNON, D. I. Cooper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Maryland, 24 : (1), p. 1-15, 1949.
- AVALOS, G. e MULKEY, S. S. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest canopy. **Oecologia**, 120 : p. 475-484, 1999.
- BARROSO, G. M. **Sistemática de Angiospermas do Brasil**. UFV, Viçosa, v.2. pp. 266-267, 1984.
- BJORKMAN, O. e HOLMGREN, P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, 16: p. 899-915, 1963.
- BOARDMAN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. **Annual Review of Plant Physiology**, Palo Alto, 28, pp. 355-377, 1977.
- BOEGER, M. R. T. e POULSON, M. E. Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. **Aquatic Botany** 75 : p. 123-135, 2003.
- BOEGER, M. R. T. e WISNIEWSKI, C. Estrutura e teores de nutrientes foliares de seis espécies arbóreas ao longo de um gradiente sucessional da planície litorânea do estado do Paraná, Brasil. **Iheringia, Ser. Bot.**, 57 : (2), p. 243-262, 2002.
- BOEGER, M. R. T. e WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Rev. Bras. Bot.**, 26 : (1), p. 61-72, 2003.
- BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, 13: p. 115-155, 1965.
- CAMARGO, P. N. e SILVA, O. **Manual de adubação foliar**. Herba, São Paulo. p.258, 1975.
- CARVALHO, L. M. de; MONTEIRO, E. A. da e ALVES, A., Aspectos morfofisiológicos das cultivares de café Catuaí-Vermelho e Conilon. **Pesq. Agropec. Bras.**, 36 : (3), p. 411-416, 2001.

CASTRO, C. R. T. de; GARCIA, R.; CARVALHO, M. M. e FREITAS, V. de P., **Rev. Bras. Zootec.**, 30: (6S), p. 1959-1968, 2001.

CHARTZOULAKIS, K.; THERIOS, I. e NOITSAKIS, B. Effects of shading on gas exchange specific leaf weight and chlorophyll content in four kiwifruit cultivars under field conditions. **Journal of Horticultural Science**, Ashford Kent, 68 : (4), p. 605-611, 1995.

CUTTER, E. G. **Plant anatomy**: Cells and Tissues Part I, London. William Clowes and Sons, p. 315, 1978.

CLARK, R. B. Effect of light and water stress on mineral elements composition of plants. **J. Plant Nut.**, 3 : (5), p. 853-885, 1981.

DALE, J. E. How do leaves grow? **BioScience**, 42 : (6), p. 423-432, 1992.

DENSLOW, J. S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica**, 12 : p. 47-55, 1980.

DENSLOW, J. S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annu Rev. Ecol. Syst.**, 18 : p. 432-451, 1987.

EAMES, A. J. e MCDANIELS, L. H. **An introduction to plant anatomy**, 2<sup>nd</sup> ed. McGraw-Hill, New York, 1947.

EHLERINGER, J. R. e MOONEY, H. A. Leaf hairs: effect on physiological activity and adaptative value to a desert shrub. **Oecologia**, 37: p. 183-200, 1978.

ELIAS, S. R. M.; ASSIS, R. M.; STACCIARINI-SERAPHIN E REZENDE, M. R. Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. (Solanaceae). **Rev. Bras. Bot.**, 26 : (2), p. 169-174, 2003.

ENGEL, V. L. e POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento de quatro espécies florestais nativas. **Rev. Bras. de Fisiol. Veg.**, 3 : (1), p. 39-45, 1991.

ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. Tradução: Berta Lange de Morretes. Brasil: Edgard Bücher., 1974.

FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany**, 57: p. 631-637, 1986.

FAHN, A. e CUTLER, D. **Xerophytes**. Gebruder Borntraeger, Berlin, 1992.

FETCHER, N.; OBERBAUER, S. F. e CHAZDON, R. L. *Physiological ecology of plants*, In: Mcdade L. A., Bawa, K. S.; Hespeneide, H. A.; Hartshorn, G. S. (eds) **La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest**. University of Chicago Press, Chicago, pp. 128-141, 1994.

GOMES, D. M. S. **Anatomia Foliar de *Gomidesia spectabilis* (DC) Berg. E *G. nitida* (Vell.) Legr. (Myrtaceae)**. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, p. 102, 1992.

GRAÇA, M. E. C. **Influence of light intensity on growth nodulation and nitrogen fixation of selected woody actinorhizal species**. (*Philosophy Doctor Thesis*) – Purdue University, Purdue, p. 109, 1983.

HE, J.; CHEE, C.W. e GOH, C. J. Photoinhibition of *Heliconia* under natural tropical conditions: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, 19 : (4), p. 1238-1248, 1996.

HLWATIKA, C. N. M. e BHAT, R. B. An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. **Annals of Botany** , 89: p. 109-114, 2002.

HOLBROOK, N. M. e LUND, C. P. **Photosynthesis in forest canopies**. In: M. D. Lowman and N. M. Nadkarni, (eds.). *Forest Canopies*, Academic Press, California, pp. 430 e 441, 1995.

INOUE, M. T. Bases fisiológicas para a silvicultura de espécies nativas. In: INOUE et al. (Ed). **A silvicultura de espécies nativas**. Fupef, Curitiba, pp. 1-8, 1983.

JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. USA: McGraw-Hill, 1940.

JOHNSON, C. R.; NELL, T. A. e ROSENBAUM, S. E. Influence light intensity and drought stress on *Ficus benjamina* L. **Journal of the American Society for Horticultural Science**. Mount Vernon, 107:( 2), p. 252-255, 1982.

KAPPEL, F. e FLORE, J. A. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight chlorophyll content of leaves and morphology of young peach trees. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Mount Vernon, 108 : (3), p. 541-544, 1983.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. Tradução: Carlos H. B. A. Prado. Rima, São Paulo. 2000.

- LEE, D. W. Simulating forest shade to study the development ecology of tropical plants: Juvenile growth in three vines in India. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, 4 : p. 281-292, 1988.
- LEI, T. T. e LECHOWICZ, M. J. Diverse responses of maple saplings to Forest light regimes. **Annals of Botany**, London, 82 : (1), p. 9-19, 1998.
- LEITÃO, A. C. e SILVA, A. O. Variação sazonal de macronutrientes em uma espécie arbórea de cerrado, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. **Rodriguésia**, 55 : (84), p. 127-136, 2004.
- LEITE, A. M. C. e LLERAS, E. **Ecofisiologia de plantas da Amazônia: anatomia foliar e ecofisiologia de *Pogonophora schomburgkiana* Miers** (Euphorbiaceae). *Acta Amazônica*, 8: 365-370, 1978.
- LEVIN, A. D. **Plasticity canalization e evolutionary stasis in plants**. In: A. J. Davy; M. J. Hutchings & A. R. Watkinson (eds.), *Plant Population Ecology*, Blackwell Scientific, Oxford. pp. 35-45, 1987.
- LORENZI, H. **Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil**. 4. ed. Plantarum, v. 1, Nova Odessa, p. 20, 2002.
- LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Springer-Verlag, Berlin, 1997.
- MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C. e OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações**. Potafos, Piracicaba. p. 32, 1997.
- MARTINEZ, M. M. e MEDRI, M. E. Alguns aspectos da anatomia-ecológica de *Persea americana* Mill (abacateiro) e interpretações fisio-ecológicas. **Semina**, 6 (3): p. 140-146, 1985.
- MEDRI, M. E. e LLERAS, E. Anatomia foliar e ecofisiologia de *Bertholletia excelsa* Humb. & Benpl. (castanha-do-pará) – Lecythidaceae. **Acta Amazônica**, 9: (1), p. 15-23, 1979.
- MEDRI, M. E. e LLERAS, E. Aspectos de anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell Arg. **Acta Amazônica**, 10: p. 463-493, 1980.
- MENDES, I. DA C. e PAVIANI, T. I. Morfo-anatomia comparada de folhas do par vicariante *Plathymentia foliolosa* Benth. E *Plathymentia reticulata* Benth. (Leguminosae – Mimosoideae). **Rev. Bras. Bot.**, 20: (2), p. 185-195, 1997.
- MENEZES, N. L. de; SILVA, D. da C. e PINNA, G. F. De A. M. de. **Folha**. In: Appezzato-da-Glória, B. e Carmello-Guerreiro, S. M. Viçosa, p. 303-325, 2003.

MORAIS, H.; MEDRI, M. E.; MARUR, C. J.; CARAMORI, P. H., RIBEIRO, A. M. de A.; e GOMES, J. C. Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). **Brazilian Archives of Biology and Tecnology**, 47: (6), p. 863-871, 2004.

MORRETES, B. L. e FERRI, M. G. Contribuição ao estudo da anatomia de folhas de plantas do cerrado. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP**, 16: p.7-70, 1959.

NAKAJIMA, J. N.; SOARES, L. H.; MEDRI, M. E.; GOLDENBERG, R. e CORREA, G. T. (1996), Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ripárias da Bacia do Rio Tibagi: 5. Fazenda Monte Alegre, Município de Telêmaco Borba, Paraná. **Arq. Biol. Tecnol.**, 39 : (4), p. 933-948.

NEVES, O. S. C.; SÁ, J. R. de e CARVALHO, J. de. Crescimento e sintomas visuais de deficiências de micronutrientes em umbuzeiros. **Rev. bras. Frutic.**, 26 : (2), p. 306-309, 2004.

NULTSCH, W. **Botânica Geral**. 10. ed. Artmed, Porto Alegre. 2000.

NYGREN, M. e KELLOMAKI, S. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young firches, *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh. **Forest Ecology and Management. Amsterdam**, 7: p. 119-132, 1983/1984.

PAIVA, L. C. e GUIMARÃES, R. J. Efeitos dos níveis de irradiância sobre a anatomia foliar de mudas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.). In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 27, 2001. Uberaba, MG. **Resumos...** Uberaba: MA/Procafé, pp. 110-112, 2001.

RAVEN, P. H.; EVERT, R. F. e EICHHORN, S. E. **Biologia Vegetal**. 6. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2001.

RAWITSCHER, F. **Elementos Básicos de Botânica**: introdução ao estudo da botânica. 6. ed. Nacional, São Paulo, 1972.

READ, J. e SANSON, G. D. Characterizing sclerophyll: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. **New Phytologist**, 160 : p. 81-99, 2003.

RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. Tradução: Pedro P. de Lima e Silva & Patrícia Mousinho. 5. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 2003.

SALATINO, A.; MONTENEGRO, G. e SALATINO, M. L. F. Microscopia eletrônica de varredura de superfícies foliares de espécies lenhosas do cerrado. **Rev. Bras. Bot.**, 9: p. 117-124, 1986.

SCHLICHTING, C. D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 17 : p. 667-693, 1986.

SARRACINO, J. H.; MERRITT, R. e CHIN, C. K. **Morphological anphysiological characteristics of *Leea coccina rubra* in responde to light flux**. Hortscience, Alexandria, 27 : (5), p. 400-403, 1992.

SHIRLEY, H. L. The influence of light intensity and light quality upon the growth of plants. **American Journal of Botany**, New York, 16: 358-389, 1929.

SOUZA, L. A. **Morfologia Anatomia Vegetal**. UEPG, Ponta Grossa, pp. 125-150, 2003.

SUPURR, S. H. e BARNES, B. V. (1973), Forest tree variability and diversity. In: **forest Ecology**. Ronald Press company, 2. ed. New York, pp. 15-54.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S. e BERYLIN, G. P. Leaf anatomical responses to light in lefe tropical Moaraceae of different successional status. **Am. J. Botany**, 81 : (12), p. 1572-1591, 1994.

SYVERTSEN, J. P.; LLOYD, J.; MCCONCHIE, C.; KRIEDEMANN, P. E. e FARQUHAR, G. On the relationship between leaf anatomy e CO<sub>2</sub> diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant Cell Environ.** 18 : p. 149-157, 1995.

TAIZ, L. e ZEIGER, E., **Fisiologia Vegetal**. 3. ed. Artmed, Porto Alegre, 2004.

TINOCO, C. O. e VASQYEZ-YANES, C. **Diferencias en problaciones de *Piper hispidum* bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta pernenifolia**. In: Whately, J. M. and Whately, F. R. A luz e a vida das plantas. EPU-EDUSP. São Paulo. p. 101, 1982, (temas de biologia, 30).

VIDAL, W. N.; VIDAL, M. R. R. **Organografia**. 4. ed. UFV, Minas Gerais. 2000.

VOGELMANN, T. C. e MARTIN, G. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus difuse light. **Plant, Cell Environ.**, 16, p. 65-72, 1993.

VOLTAN, R. B. Q.; FAHN, J. I. and CARELLI, M. L. C. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Rev. Bras. Fisiol. Veg.**, 4: p. 99-105, 1992.

WALDHOFF, D. e FURCH, B. Leaf morphology and anatomy in eleven tree species from Central Amazonian floodplains (Brazil). **Rev. Amazoniana**, XVII : (1/2), p. 79-94, 2002.

WIEBEL, J.; CHACKO, E. K.; DOWNTOWN, W. J. S. e LUDDERS, P. Influence of irradiance on photosynthesis, morphology and growth of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) seedlings. **Tree Physiology**, Vitoria, 14 : (3), p. 263-274, 1994.

WITKOWSKI, E. T. F. e LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, Berlin, 88 : p. 486-493., 1991.

WRIGHT, S. J. **Phenological responses to seasonality in tropical forest plants**. In: Mulkey, S. S.; Chazdon, R. L.; Smith, A. P. (eds) Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall, New York, pp. 440-460, 1996.

WRIGHT, S. J. e VAN SHAIK, C. P. Light and the phenology of tropical trees. **Am. Nat.**, 143: p.192-199, 1994.

WYLIE, R. B. Principles of foliar organization shown by sunshade leaves from ten species of deciduos dicotyledons trees. **American Journal of Botany** 38: p. 355-361, 1951.

**Os resultados serão apresentados sob a forma de dois artigos  
que seguirão as normas da Revista BRAZILIAN ARCHIVES OF  
BIOLOGY AND TECHNOLOGY (anexo)**

## **Capítulo I**

### **Aspectos Morfoanatômicos de Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)**

# Aspectos Morfoanatômicos de Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)

Jaqueline Dias<sup>1\*</sup>, José A. Pimenta<sup>2</sup> e Moacyr E. Medri<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidade Estadual de Londrina, Curso de Pós-Graduação, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas; <sup>2</sup>Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Caixa Postal: 6001; 86051-970; Londrina- PR, Brasil.

## ABSTRACT

Trying to understand the capacity of adaptation of the sun and shade leaves as the morpho-anatomic aspects, we harvested some leaves from an individual of *Lithraea molleoides*, commonly known as aroeira-branca, that lies in the Ecological Klabin Park – Telemaco Borba – PR. The leaves from the superior peripheral portion, named sun leaves, showed more xeromorphic features like smaller folio-ares and foliates areas, larger thickness of cuticle in the skin adaxial side as in the abbatial one, larger stomata quantity, larger thickness of palisade and spongy parenchyma, but with a minor ratio between intercellular spaces of the spongy parenchyma to its total area, on the opposite of the leaves from the inferior internal portion, named shade leaves. The sun leaves present changes that indicate major difficulty of water loss in the unfavorable periods increasing the efficiency in the water use. Therefore, the shade leaves also present a larger area taking better advantage of the luminous energy. The noticed differences between the sun and shade leaves show considerable adaptation capacity of this species of keeping themselves active within different luminosity conditions.

**Key words:** ecological anatomy, sun leaves, shade leaves, leaf morphology, light intensity, *Lithraea molleoides*

## INTRODUÇÃO

Em florestas tropicais, diferentes características estruturais das folhas das árvores são evidenciadas pelas variações nas condições de luminosidade incidente (Goryshina, 1980; Avalos & Mulkey, 1999). As espécies arbóreas estão expostas a fases alternativas de alta e baixa luminosidade no decorrer de sua vida (Rijkers et al., 2000). A diferença de características no uso da luz de plantas de sol e de sombra ou, folhas de sol e de sombra de um mesmo indivíduo, é fundamentalmente essencial para entender os distintos estádios da dinâmica de florestas tropicais (Lüttge, 1997), uma vez que a radiação incidente chega ao interior da cobertura vegetal através de clareiras, pelas margens e como radiação difusa proveniente da reflexão de folhas e da superfície do solo, ou ainda como radiação transmitida pelas folhas (Larcher, 2000).

Segundo Holbrook & Lund (1995), a estrutura das copas das árvores proporciona condições ambientais distintas para as folhas. Assim, formas extremas de folhas de sol e de sombra

podem ser encontradas em um mesmo indivíduo (Raven et al., 2001).

Vários estudos têm observado que folhas expostas a uma maior intensidade luminosa apresentam características xeromórficas, em geral, menor área foliar, folhas mais espessas, uma grande espessura de cutícula, estômatos menores e em maior quantidade e parênquima paliçádico bem desenvolvido (Medri & Lleras, 1980; Martinez & Medri, 1985). A menor área foliar, espessura maior da folha e maior espessura da cutícula, bem como maior eficiência estomática e estômatos aprofundados são importantes para evitar a perda de água na porção superior mais exposta à luminosidade (Waldhoff & Furch, 2002). Além disso, a maior quantidade de parênquima paliçádico permite que a luz seja transmitida diretamente e, assim, evita a fotoinibição (Taiz & Zeiger, 2004; Majerowicz, 2004). A espécie *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) é uma fanerógama nativa, conhecida vulgarmente como aroeira (aroeira-branca, aroeira-brava, aroeira-do-brejo, aroeirinha, dentre outras). Mede de 6 a 12m de altura e é dotada de copa

arredondada. As folhas são compostas alternas, imparipinadas, alado-pecioladas (Barroso, 1984), com 3-11 folíolos de 5-8 cm de comprimento por 1,5-2,5 cm de largura (Lorenzi, 2002). Esta espécie ocorre em Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso do Sul até o Rio Grande do Sul, em várias formações vegetais. Apresenta características perenefólia, heliófita e pioneira e é comum em florestas situadas em regiões de altitude, tanto em terrenos secos quanto úmidos.

*Lithraea molleoides* é uma espécie encontrada em vários tipos de ambientes e, com isso, torna-se importante o seu estudo, tanto para entender os distintos estádios da dinâmica de uma floresta tropical bem como certificar a importância desta espécie para o reflorestamento de áreas degradadas.

O objetivo deste trabalho foi identificar as estratégias adaptativas de folhas de *L. molleoides* diante das diferenças de luminosidade respondendo à seguinte questão:

- Existe diferença na morfoanatomia de folhas de *L. molleoides* desenvolvidas ao sol

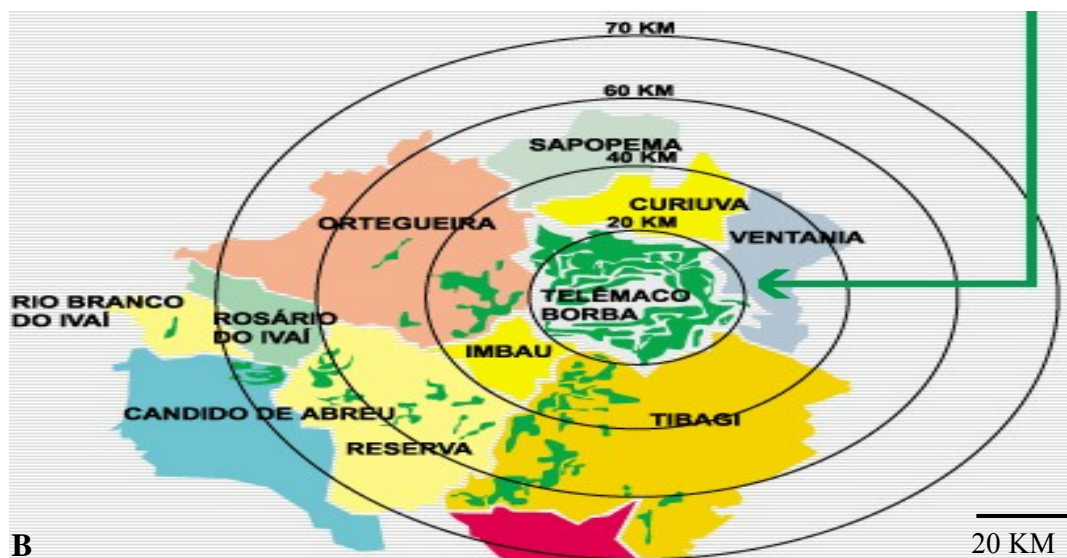
comparadas com aquelas desenvolvidas à sombra?

## MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi realizado em um indivíduo de *L. molleoides* no Parque Ecológico da Klabin, localizado na Fazenda Monte Alegre, pertencente ao município de Telêmaco Borba – PR – a 250 Km de Curitiba-PR, segundo planalto paranaense, região centro-leste (Fig. 1). A escolha de apenas um indivíduo ocorreu com o objetivo de quantificar vários parâmetros morfoanatômicos e fisiológicos para que se possa compreender com maior homogeneidade possível a variabilidade genética de folhas de sol e de sombra deste indivíduo.

O Parque Ecológico conta com uma área vegetacional dominada pela Floresta Ombrófila Mista. Em determinados sítios, a vegetação é exuberante e composta pelas espécies típicas dos estádios mais avançados de sucessão com uma riqueza florística, inferindo-se que ocorra devido à faixa de ecótono (Nakajima et al., 1996).





**Figura 1** – Localização do Parque Ecológico da Klabin, Fazenda Monte Alegre – Telêmaco – Borba, PR, onde se encontra o indivíduo estudado (A). Em destaque os municípios de abrangência da empresa Klabin – PR (B).

Para os estudos morfoanatômicos foram utilizadas sete folhas de sol e sete folhas de sombra, considerando a idade fisiológica. As folhas de sol foram coletadas da porção superior periférica do indivíduo e as folhas de sombra da porção inferior interna. Foram realizadas as medidas de comprimento e largura das folhas e posteriormente elas foram levadas ao laboratório de Ecofisiologia da EMBRAPA Soja de Londrina para determinar as áreas foliulares e foliares no aparelho ÁREA METER, Li-Cor, modelo Li-3100. O índice de esclerofilia, definido pela Área Foliar Específica (AFE) (Witkowski & Lamont, 1991) foi calculado pela seguinte fórmula:  $AFE = \text{área foliar (cm}^2\text{)}/\text{massa seca (g)}$ . A massa seca das folhas foi obtida após secagem em estufa a 60°C por 72 horas e pesada em balança de precisão.

Para a confecção de lâminas permanentes, foram realizados cortes de 0,5 cm<sup>2</sup> da região mediana do limbo do 3º folíolo, contado do ápice para a direita da folha, os quais foram submetidos à preparação de lâminas pelo método de parafina de Johansen (1940). A coloração utilizada foi a combinação de azul-de-astrea e fucsina básica. Para a contagem e determinação do diâmetro dos estômatos, determinado pela média do comprimento e largura do complexo estomático, utilizou-se a metodologia de dissociação epidérmica, em que os cortes de 0,5 cm<sup>2</sup> da região mediana do limbo do 3º folíolo da porção

superior periférica e porção inferior interna do indivíduo foram colocados em placa de Petri com hipoclorito de sódio a 50% e, após seis dias, as faces de cada epiderme foram dissociadas e coradas pela combinação de azul-de-astrea e fucsina básica.

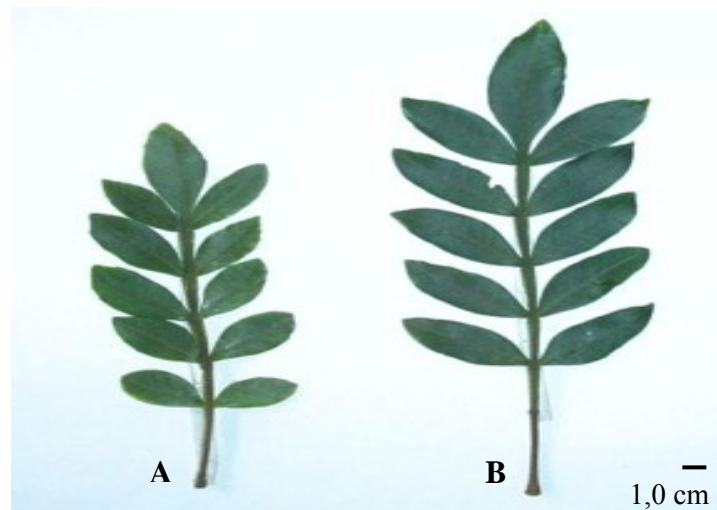
Todas as medidas histológicas foram feitas utilizando o software Image Pro-Plus. As imagens foram digitalizadas, a partir de uma câmera acoplada a um microscópio óptico que é conectado ao computador. Para a microscopia eletrônica de varredura, segmentos de 0,5 cm<sup>2</sup> do limbo foliolar da porção superior periférica e porção inferior interna do indivíduo foram colocados em FAA 50% e desidratados em série alcoólica. Após secagem das amostras, via ponto crítico com CO<sub>2</sub>, as mesmas foram montadas em suporte metálico, fixadas com uma mistura de esmalte incolor e grafite, metalizada à vácuo com ouro, de acordo com o laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP/Botucatu-SP. As análises estatísticas foram realizadas no programa excel, baseadas na análise de variância (ANOVA) em nível de significância de 5%.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

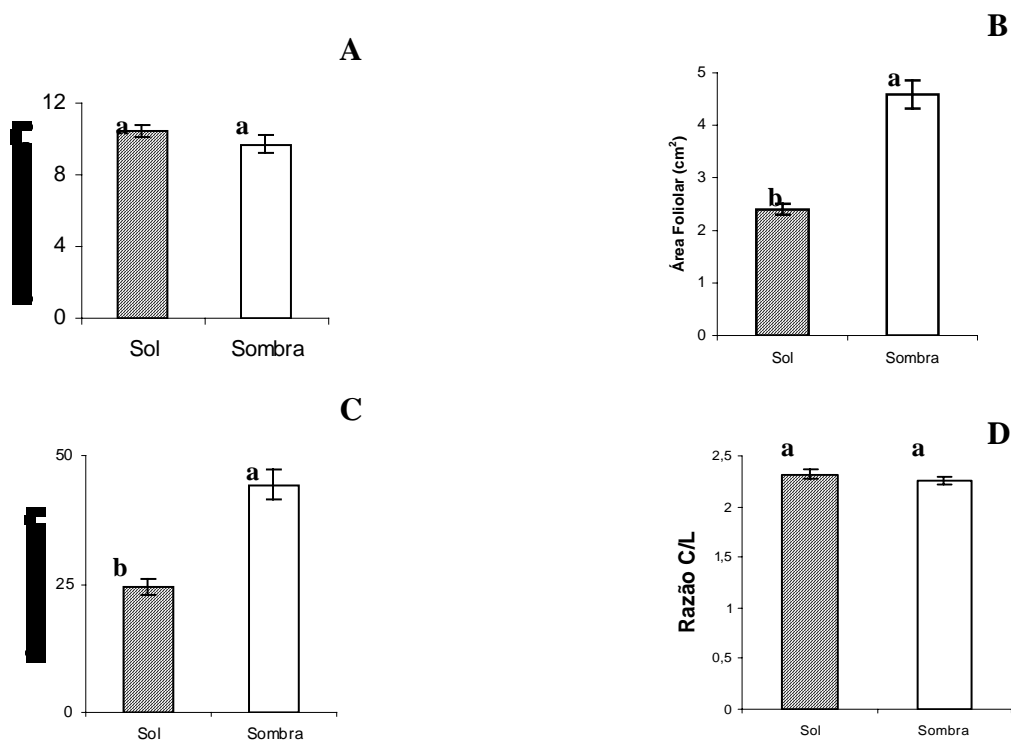
As folhas de sol e de sombra apresentaram o mesmo número de folíolos (Figs. 2 e 3A). As áreas foliolar e foliar foram maiores em folhas de sombra comparadas com as de sol (Figs.3B e

3C), mas não houve diferença na razão comprimento e largura entre os folíolos de sol e de sombra, apenas no tamanho dos mesmos. (Figs. 3D e 4). Estes resultados permitem afirmar que as folhas de sombra apresentam

maior área fotossinteticamente ativa, o que possibilita um maior aproveitamento da luz que chega na porção inferior interna da árvore, de acordo com o observado por Syvertsen et al. (1995).



**Figura 2** – Folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol (A) e na sombra (B).



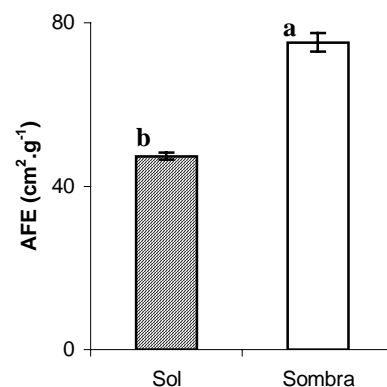
**Figura 3** – Número de folíolos por folha de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (A). (CV 10,39%). Área foliolar de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (B). (CV 15,24%). Área foliar de *Lithraea molleoides* desenvolvida no sol e na sombra (C). (CV 17,45%). Razão comprimento e largura (Razão C/L) dos folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (D). (CV 4,93%) (n=7). Letras distintas acima das barras significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão.



**Figura 4** – Foliolos de diferentes folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol (A) e na sombra (B).

As folhas de sol apresentaram uma menor AFE comparadas às folhas de sombra, pois a área foliar de sol foi menor em relação à área das folhas de sombra, mas não houve diferença na massa seca entre estas folhas. Resultados semelhantes foram observados por Boeger & Wisniewski (2002) e Boeger & Wisniewski (2003) nos estádios iniciais de sucessão, onde as folhas recebem uma maior luminosidade devido à grande presença de clareiras. As folhas de sol de *L. molleoides* apresentaram um índice de esclerofilia, definido pela AFE, cerca de 37% maior que as folhas de sombra, indicando características mais xéricas. A menor área foliar e maior esclerofilia em folhas de sol ocorrem em função da maior compactação dos tecidos, especialmente o parênquima paliçádico (Kubínová, 1991) e estão relacionadas à maior intensidade luminosa que chega na porção superior periférica do indivíduo de *L. molleoides* (Fig. 5).

Modificações morfológicas foliares também foram observadas por Assis & Giulietti (1999), no estudo de populações de *Psychotria ipecacuanha*. De acordo com a distribuição geográfica das plantas, onde se variava também a intensidade luminosa, verificavam-se alterações tanto das formas das folhas, desde elípticas até ovais, oblongo-lanceoladas ou obovais como variações associadas ao comprimento e a largura.

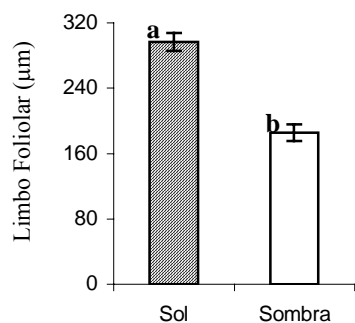


**Figura 5** – Área foliar específica (AFE) de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra. Letras distintas acima das barras significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 7,49%,  $n=7$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão.

No estudo com folhas de *Pogonophora schomburgkiana*, em três porções de uma mesma árvore, Leite & Lleras (1978), observaram uma maior área foliar na porção inferior, denominada de base da árvore, não havendo diferença entre as porções superiores. De acordo com Cutter (1987), a luz, temperatura e fotoperíodo afetam o primórdio foliar em desenvolvimento e altera a forma da folha. Dale (1992), salienta que a variação no tamanho e forma do primórdio foliar é comparativamente pequena, e o tamanho final ou forma da folha

não podem ser predeterminados pelo tipo de primórdio.

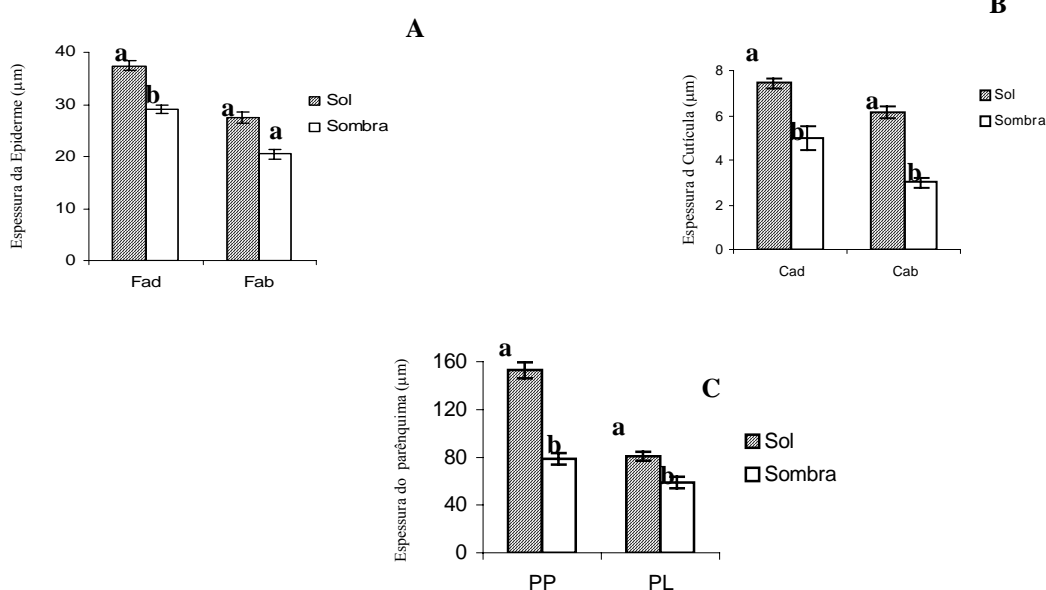
Os folíolos de sol de *L. molleoides* apresentaram uma espessura maior do limbo em relação à espessura do limbo dos folíolos de sombra (Fig. 6).



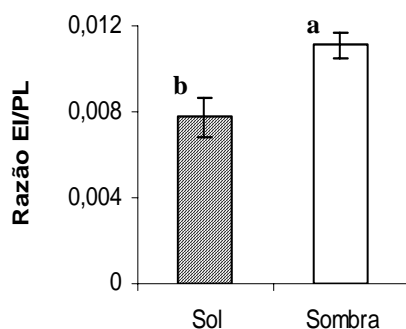
**Figura 6** – Espessura do limbo foliolar de *Lithraea molleoides* desenvolvido no sol e na sombra. Letras distintas acima das barras significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 11,69%,  $n=7$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão.

Isto indica diferenças estruturais importantes para a sobrevivência num ambiente florestal. Paiva et al. (2003) estudando a influência de várias condições de intensidade luminosa sobre a estrutura anatômica de folhas de *Tradescantia pallida* evidenciaram também uma alta plasticidade das folhas que apresentaram maior espessura do limbo à medida que a intensidade luminosa aumentava.

A face adaxial da epiderme dos folíolos de sol de *L. molleoides* foi maior comparada com os folíolos de sombra e não houve diferença entre as faces abaxiais das epidermes de sol e de sombra (Fig. 7A). A cutícula tanto da face adaxial como abaxial da epiderme foi maior em folíolos de sol comparados aos de sombra (Fig. 7B). Os parênquimas paliádico e lacunoso foram maiores em folíolos de sol comparados aos folíolos de sombra (Fig. 7C). A razão área dos espaços intercelulares do parênquima lacunoso pela área total do parênquima lacunoso foi maior em folíolos de sombra (Fig. 8).



**Figura 7** – Espessura da face adaxial (Fad) e da face abaxial (Fab) da epiderme de folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (A). (CV 7,39% e 18,94%). Espessura da cutícula da face adaxial e da face abaxial da epiderme de folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (B). (CV 17,20% e 13,92%). Espessura do parênquima paliádico e parênquima lacunoso de folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra (C). (CV 14,11% e 15,91%). ( $n=7$ ). Letras distintas acima de cada dupla de barras unidas significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão.

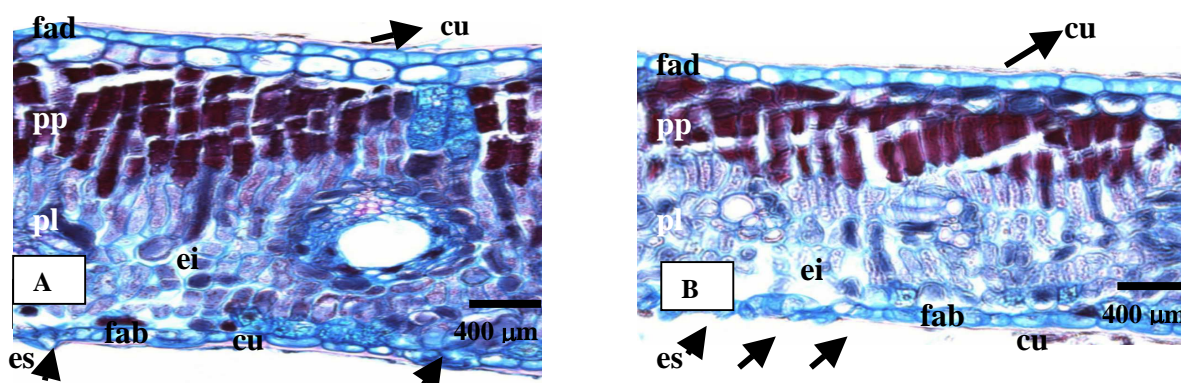


**Figura 8** – Razão da área dos espaços intercelulares do parênquima lacunoso pela área total do parênquima lacunoso (Razão EI/PL) de folíolos de *Lithraea molleoides* desenvolvidos no sol e na sombra. Letras distintas acima das barras significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 21,86%) ( $n=7$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão.

Comparadas com as folhas de sombra, a maior espessura do limbo de folíolos de sol (Figs. 6 e 9) evidenciada pela maior espessura da face adaxial da epiderme (Figs. 7A e 9), maior espessura de cutícula (Figs. 7B e 9) e parênquimas (Figs. 7C e 9), indicam a capacidade adaptativa de folhas de *L. molleoides* a condições xéricas.

A maior espessura de parênquima paliçádico é importante para evitar a fotoinibição nas folhas com exposição a maior intensidade luminosa (Dale, 1992; Taiz & Zeiger, 2004). Isso permite que a luz seja transmitida mais diretamente

evitando o maior aproveitamento do excesso de luz que incide na porção superior da árvore (Majerowicz, 2004). A maior razão da área dos espaços do parênquima lacunoso pela área total deste mesmo parênquima em folíolos de sombra (Figs. 8 e 9) permite um maior aproveitamento da luz incidente na porção inferior interna do indivíduo, uma vez que os espaços intercelulares geram interfaces ar-água, que refletem e refratam a luz possibilitando a difusão luminosa (Syvertsen, 1995; Majerowicz, 2004).



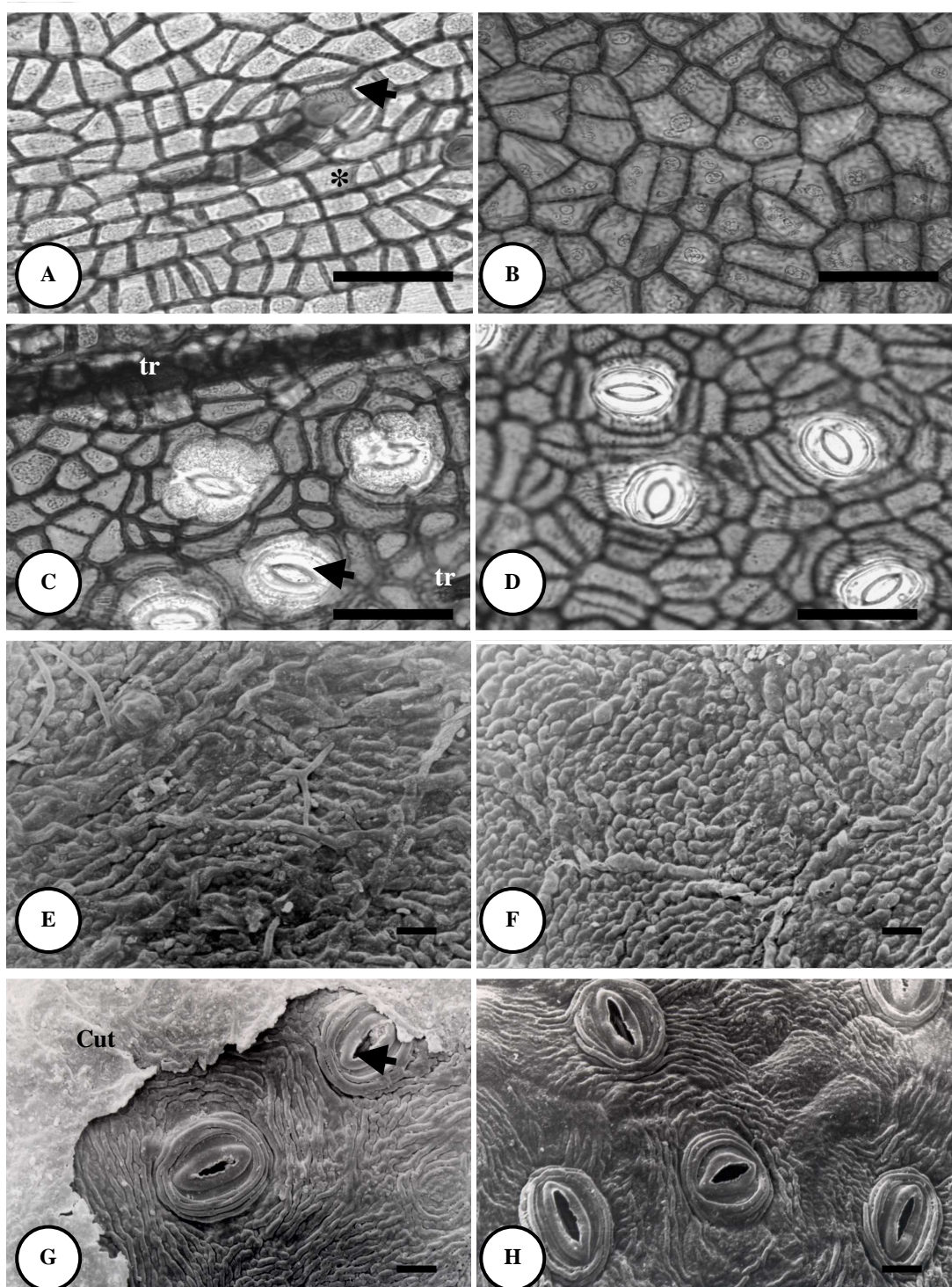
**Figura 9** – Secções transversais do limbo de folíolos desenvolvidos no sol (A) e na sombra (B) de *Lithraea molleoides* com destaque para os estômatos (es) localizados na face abaxial da epiderme (seta). 400  $\mu\text{m}$ . cu=cutícula, ei= espaços intercelulares, fab=face abaxial da epiderme, fad=face adaxial da epiderme, pl= parênquima lacunoso e pp= parênquima paliçádico.

Em secção transversal, os folíolos de *L. molleoides* apresentaram uma camada epidérmica e uma subepidérmica (Fig. 9), tanto

na face adaxial como abaxial. As folhas de *L. molleoides* são hipoestomáticas (Figs. 10C, 10D, 10G e 10H) e os estômatos paracíticos,

localizados num nível levemente superior à epiderme tanto em folhas de sol como em folhas

de sombra (Figs. 9 e 10).



**Figura 10** –Micrografia óptica da face adaxial da epiderme de folíolos desenvolvidos no sol (A) e na sombra (B), da face abaxial da epiderme de folíolos desenvolvidos no sol (C) e na sombra (D). Barras=50  $\mu$ m. Micrografia eletrônica de varredura da face adaxial da epiderme de folíolos desenvolvidos no sol (E) e na sombra (F) e da face abaxial da epiderme de folíolos desenvolvidos no sol (G) e na sombra (H) de *Lithraea molleoides*. Barras= 10 $\mu$ m. asterisco= células comuns da epiderme, cut= cutícula, seta=estômato e tr= tricoma.

Morais et al. (2004) estudando cafeeiros desenvolvidos a pleno sol e sombreados com guandu também verificaram a presença de estômatos paracíticos, mas localizados no mesmo nível à epiderme. O fato de os estômatos de *L. molleoides* estarem localizados num nível levemente superior à epiderme, provavelmente, não compromete a eficiência no uso da água de folhas de sol devido às adaptações morfoanatômicas apresentadas. A cutícula mais espessa em folíolos de sol (Figs. 7B e 10G) está relacionada à proteção à perda de água e também proporciona maior reflexão do excesso de luz (Leite & Scatena, 2001).

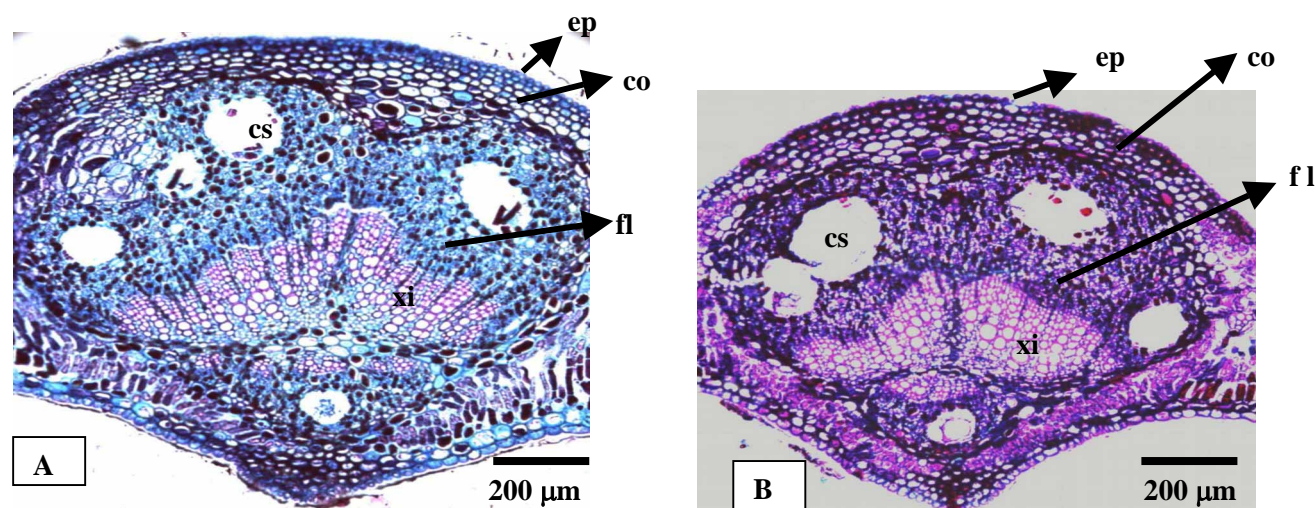
Em *L. molleoides* a quantidade de estômatos, por unidade de área, foi maior em folíolos

desenvolvidos no sol quando comparados com aqueles desenvolvidos à sombra, mas não houve diferença no diâmetro destes estômatos (Tab. 1). Martinez & Medri (1985), em *Persea americana*, além de confirmarem uma maior quantidade de estômatos em folhas de sol também verificaram estômatos menores nesta espécie e diferenças na forma das células comuns da epiderme destas folhas, que apresentaram células menores e menos sinuosas em folhas de sol e células maiores e geometricamente mais sinuosas em folhas de sombra.

O diâmetro do xilema bem como o número de elementos traqueais não diferiram entre os folíolos de sol e de sombra (Tab. 1 e Fig. 11).

**Tabela 1** – Número (NE) e diâmetro (DE) dos estômatos, diâmetro do xilema (DX) e elementos traqueais por folíolo ( $ET.F^{-1}$ ). Médias seguidas de uma mesma letra nas linhas não diferem pelo teste de F ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses correspondem ao erro padrão ( $n=7$ ).

Parâmetros	Sol	Sombra	CV (%)
NE ( $mm^{-2}$ )	278,0 ( $\pm 5,36$ ) a	252,4 ( $\pm 5,74$ ) b	5,54
DE ( $\mu m$ )	26,0 ( $\pm 0,49$ ) a	24,7 ( $\pm 0,56$ ) a	5,51
DX ( $\mu m$ )	203,0 ( $\pm 19,02$ ) a	209,6 ( $\pm 28,65$ ) a	31,18
$ET.F^{-1}$	161,0 ( $\pm 22,57$ ) a	126,7 ( $\pm 19,64$ ) a	38,91



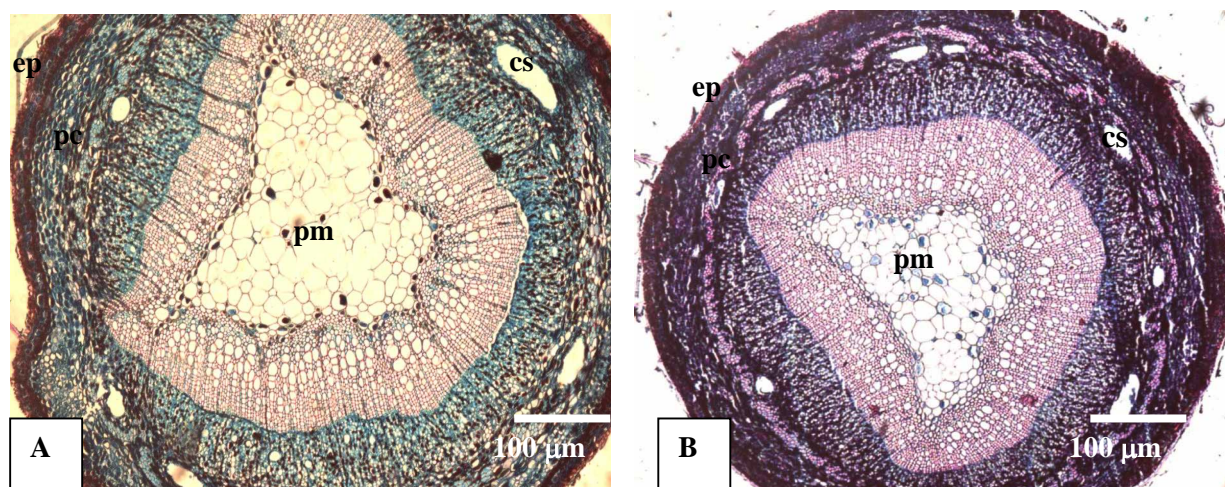
**Figura 11** – Secções transversais da nervura mediana foliolar de sol (A) e de sombra (B). (200  $\mu m$ ). co= colênquima, cs= canal secretor, ep= epiderme, fl=floema e xi=xilema.

Embora os folíolos de sol tenham apresentado o mesmo diâmetro do xilema e o mesmo número de elementos traqueais que os folíolos de sombra, eles provavelmente perdem menos água para a atmosfera pelo fato de apresentarem adaptações importantes, como, por exemplo, maior espessura de cutícula associada à maior espessura do limbo foliolar.

O pecíolo de *L. molleoides* apresentou a mesma espessura de epiderme entre folhas de sol e de sombra. O parênquima cortical foi maior no pecíolo de folhas de sol e a espessura dos feixes vasculares foi maior em folhas de sombra. A espessura do parênquima medular foi igual entre as folhas de sol e de sombra, não havendo diferença no diâmetro do pecíolo (Tab. 2 e Fig. 12).

**Tabela 2** – Espessura da epiderme do pecíolo (EPE), parênquima cortical (PC), feixe vascular (FV), parênquima medular (PM) e diâmetro do pecíolo (DP). Médias seguidas de uma mesma letra nas linhas não diferem pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ ). Valores entre parênteses correspondem ao erro padrão ( $n=7$ ).

Parâmetros	Sol	Sombra	CV (%)
EPE ( $\mu\text{m}$ )	55 ( $\pm 6,85$ ) a	51 ( $\pm 3,42$ ) a	26,98
PC ( $\mu\text{m}$ )	440 ( $\pm 34,14$ ) a	217 ( $\pm 17,70$ ) b	21,91
FV ( $\mu\text{m}$ )	460 ( $\pm 46,07$ ) b	569 ( $\pm 15,26$ ) a	17,65
PM ( $\mu\text{m}$ )	721 ( $\pm 48,12$ ) a	760 ( $\pm 27,21$ ) a	13,96
DP ( $\mu\text{m}$ )	1676 ( $\pm 48,12$ ) a	1597 ( $\pm 42,13$ ) a	7,31



**Figura 12** – Secções transversais de pecíolo de folhas desenvolvidas no sol (A) e na sombra (B). (100  $\mu\text{m}$ ). cs = canal secretor, ep= epiderme, pc= parênquima cortical e pm= parênquima medular.

Essas adaptações nos pecíolos de sol e de sombra são importantes, especialmente, em relação à maior espessura dos feixes vasculares em folhas de sombra que permite, um maior suprimento de água nestas folhas, que apresentam menor espessura de cutícula e limbo foliolar e, assim, pode levar a uma maior perda de água em relação às folhas de sol (cap. 2).

As adaptações morfoanatômicas apresentadas pelas folhas de *L. molleoides* evidenciam a

dificuldade na perda de água em folhas de sol nos períodos desfavoráveis aumentando a eficiência no uso da água. Além disso, as folhas de sombra apresentaram também uma maior área aproveitando mais a energia luminosa. Esta variabilidade de respostas morfoanatômicas apresentadas pelas folhas desta espécie pioneira, quando expostas às diferentes condições de luminosidade, contribui também para o entendimento da importância da espécie para o

uso em reflorestamentos. Pois, estes resultados indicam uma considerável capacidade adaptativa das folhas às diferentes condições de luminosidade a que as plantas desta espécie podem ficar expostas nos estádios iniciais de sucessão florestal.

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao apoio financeiro do PROAP/CAPEs em parte deste estudo, ao Dr. Alexandre Nepomuceno, da EMBRAPA Soja - Londrina- PR pela utilização dos equipamentos do laboratório de Biotecnologia e Ecofisiologia e aos representantes da Empresa Klabin, em especial ao biólogo Vlamir, pela permissão de trabalho no Parque Ecológico da Klabin (Telêmaco Borba-PR).

## RESUMO

Visando entender a capacidade de adaptação de folhas de sol e de sombra quanto aos aspectos morfoanatômicos, folhas foram coletadas de um indivíduo de *Lithraea molleoides*, conhecida popularmente como aroeira-branca, localizado no Parque Ecológico da Klabin – Telêmaco Borba –PR. As folhas da porção superior periférica, denominadas folhas de sol, apresentaram características mais xéricas como, menores áreas foliolar e foliar, maior espessura de cutícula, tanto da face adaxial como abaxial da epiderme, maior quantidade de estômatos, por unidade de área, maior espessura de parênquima paliçádico e lacunoso, mas com razão menor entre espaços intercelulares do parênquima lacunoso pela área total do parênquima lacunoso, ao contrário das folhas da porção inferior interna, denominadas folhas de sombra. As folhas de sol apresentam adaptações que indicam maior dificuldade na perda de água nos períodos desfavoráveis aumentando a eficiência no uso da água. Além disso, as folhas de sombra apresentaram também uma maior área aproveitando mais a energia luminosa. As diferenças observadas entre as folhas de sol e de sombra indicam considerável capacidade adaptativa desta espécie de se manterem ativas a diferentes condições de luminosidade.

## REFERÊNCIAS

- Assis, M. C. de e Giulietti, A. M. (1999), Diferenciação morfológica e anatômica em populações de “ipecacuanha” – *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). Rev. Bras. Bot., **22** : (2), 205-216.
- Avalos, G. e Mulkey, S. S. (1999), Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest canopy. Oecologia, **120** : 475-484.
- Barroso, G. M. (1984), *Sistemática de Angiospermas do Brasil*. UFV, Viçosa, v.2. pp. 266-267.
- Boeger, M. R. e Wisniewski, C. (2002), Estrutura e teores de nutrientes foliares de seis espécies arbóreas ao longo de um gradiente sucessional da planície litorânea do estado do Paraná, Brasil. Iheringia, Ser. Bot., **57**: (2), 243-262.
- Boeger, M. R. T. e Wisniewski, C. (2003), Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. Rev. Bras. Bot., **26** : (1), 61-72.
- Cutter, E. G. (1987), *Anatomia Vegetal*. Parte II. Órgãos. Roca, São Paulo. p. 336.
- Dale, J. E. (1992), How do leaves grow? BioScience, **42** : (6), 423-432.
- Goryshina, T. K. (1980), Structural and functional features of the leaf assimilatory apparatus in plants of a forest-steppe Oakwood. Geocol. Plant., **1** : (15), 47-54.
- Holbrook, N. M. e Lund, C. P. (1995), *Photosynthesis in forest canopies*. In: M. D. Lowman and N. M. Nadkarni, (eds.). Forest Canopies, pp. 430 e 441, Academic Press, California.
- Johansen, D. A. (1940), *Plant Microtechnique*. USA: McGraw-Hill.
- Kubínová, L. (1991), Stomata and mesophyll characteristics of barley leaf as affected by light: Stereological analysis. J. Exp. Botany, **42** : (241), 995-1001.
- Larcher, W. (2000), *Ecofisiologia Vegetal*. Tradução: Carlos H. B. A. Prado. Rima, São Paulo.
- Leite, A. M. C. e Lleras, E. (1978), Ecofisiologia de plantas da Amazônia: anatomia foliar e ecofisiologia de *Pogonophora schomburgkiana* Miers (Euphorbiaceae). Acta Amazônica, **8**: 365-370.
- Leite, K. R. B. e Scatena V. L. (2001), Anatomia do segmento foliar de espécies de Syagrus Mart. (Arecaceae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. Sitientibus série ciências biológicas **1** : (1), 3-14.
- Lorenzi, H. (2002), *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. 4. ed. Plantarum, v. 1, Nova Odessa, p. 20.
- Lüttge, U. (1997), *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag, Berlin.

- Majerowicz, N. (2004), *Fotossíntese. In: Kerbauy, G. B. Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Martinez, M. M. e Medri, M. E. (1985), Alguns aspectos da anatomia-ecológica de *Persea americana* Mill (abacateiro) e interpretações fisiológicas. *Semina*, **6** (3):140-146.
- Medri, M. E. e Lleras, E. (1980), Aspectos de anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell Arg. *Acta Amazônica*, **10**: 463-493.
- Morais, H.; Medri, M. E.; Marur, C. J.; Caramori, P. H., Ribeiro, A. M. de A.; e Gomes, J. C. (2004), Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). *Brazilian Archives of Biology and Tecnology*, **47**: (6), 863-871.
- Nakajima, J. N.; Soares, L. H.; Medri, M. E.; Goldenberg, R. e Correa, G. T. (1996), Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ripárias da Bacia do Rio Tibagi: 5. Fazenda Monte alegre, Município de Telêmaco Borba, Paraná. *Arq. Biol. Tecnol.*, **39** : (4), 933-948.
- Paiva, E. A. S.; Isaias, R. M. dos S.; Vale, F. H. A. e Queiroz, C. G. de S. (2003), The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *Purpurea Boom* (Commelinaceae) Leaves. *Brazilian Archives of Biology and Tecnology*, **46** : (4), 617-624.
- Raven, P. H.; Evert, R. F. e Eichhorn, S. E. (2001), *Biologia Vegetal*. 6. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Rijkers, T.; Pons, T. L. e Bongers, F. (2000), The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Ecological Society*, **14** : 77-86.
- Syvertsen, J. P.; Lloyd, J.; McConchie, C.; Kriedemann, P. E. e Farquhar, G. (1995), On the relationship between leaf anatomy e CO<sub>2</sub> diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. *Plant Cell Environ.* **18** : 149-157.
- Taiz, L. e Zeiger, E. (2004), *Fisiologia Vegetal*. 3. ed. Artmed, Porto Alegre.
- Waldhoff, D. e Furch, B. (2002), Leaf morphology and anatomy in eleven tree species from Central Amazonian floodplains (Brazil). *Amazoniana*, Kiel **XVII (1/2)** : 79-94.
- Witkowski, E. T. F. e Lamont, B. B. (1991), Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, Berlin, **88** : 486-493.

## **Capítulo II**

### **Aspectos Fisiológicos de Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)**

# Aspectos Fisiológicos de Folhas de Sol e de Sombra de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae)

Jaqueline Dias<sup>1\*</sup>, José A. Pimenta<sup>2</sup> e Moacyr E. Medri<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Universidade Estadual de Londrina, Curso de Pós-Graduação, Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas; <sup>2</sup>Departamento de Biologia Animal e Vegetal, Centro de Ciências Biológicas, Caixa Postal: 6001; 86051-970; Londrina- PR, Brasil.

## ABSTRACT

This work focused upon the assessment of some physiologic parameters of the sun and shade leaves from an individual of *L. molleoides*, popularly known as aroeira-branca, that lies in the Ecological Klabin Park –Telemaco Borba – PR. The leaves from the superior peripheral portion, named sun leaves, presented equal photosynthetic rate, minor level of chlorophyll (a, b, and totals), same a/ chlorophyll, b/ chlorophyll ratio, minor transpiration rate, same stomata conductance and intercellular concentration of CO<sub>2</sub> in relation to the leaves from the inferior internal portion, named shade leaves. The content of Ca and Mg was the same for sun and shade leaves. The content of the other nutrients analysed was larger in shade leaves. The answers of the assessed physiologic parameters indicated that shade leaves, in despite of receiving less luminous intensity, are able to produce food and develop with the same capacity of the sun leaves.

**Key words:** photosynthesis, sun leaves, shade leaves, light intensity, chlorophyll, *Lithraea molleoides*

## INTRODUÇÃO

Em florestas tropicais eventos como abertura de dossel, tanto pela ação antrópica como pela queda natural de árvores ou mesmo o fechamento do dossel, cria uma condição de heterogeneidade luminosa que se reflete morfoanatômica e fisiologicamente nas folhas (Chazdon & Fetcher, 1984; Kira & Yoda, 1989). Conseqüentemente as espécies arbóreas estão submetidas a variações de luminosidade e isso pode ser evidenciado na porção superior e inferior de um mesmo indivíduo (Holbrook & Lund, 1995). As respostas foliares para as diferentes condições de luminosidade variam amplamente entre as espécies (Rijkers et al., 2000).

Em geral, folhas que crescem expostas à intensa luminosidade apresentam maiores: espessura do mesofilo, cutícula e taxa fotossintética (Campostrini et al., 2001; Avalos e Mulkey, 1999; Oguchi et al., 2003). A maior taxa fotossintética em folhas expostas à intensa luminosidade está associada a adaptações morfoanatômicas importantes, especialmente, maior espessura de cutícula e parênquima paliçádico que permitem à planta minimizar a perda de água e transmitir mais diretamente o

excesso de luz, diante de condições mais xéricas da porção superior da copa da árvore (Selleck & Shupert, 1957 apud Martinez & Medri, 1985) e evitar a fotoinibição (Lemos-Filho, 2000). As plantas são classificadas em plantas de sol e plantas de sombra dependendo da capacidade que apresentam em se ajustar a níveis diferenciados de luz (Boardman, 1977). Esta adaptação a níveis diferenciados de luz está diretamente relacionada ao genótipo de cada espécie (Boardman, 1977; Rijkers, 2000). No entanto, a estrutura das copas das árvores proporciona condições ambientais distintas às folhas (Holbrook & Lund, 1995) e características morfoanatômicas e fisiológicas diferenciadas podem ser evidenciadas em folhas desenvolvidas na porção superior e na porção inferior de um mesmo indivíduo (Dale, 1992; Raven et al., 2001).

A espécie *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) é uma fanerógama nativa, conhecida vulgarmente como aroeira (aroeira-branca, aroeira-brava, aroeira-do-brejo, aroeirinha, dentre outras). Mede de 6 a 12m de altura e é dotada de copa arredondada. As folhas são compostas alternas, imparipinadas, alado-

\*Autora para correspondência

pecioladas (Barroso, 1984), com 3-11 folíolos de 5-8 cm de comprimento por 1,5-2,5 cm de largura (Lorenzi, 2002). Esta espécie ocorre em Minas Gerais, São Paulo, Mato Grosso do Sul até o Rio Grande do Sul, em várias formações vegetais. Apresenta características perene-fólia, heliófita e pioneira e é comum em florestas situadas em regiões de altitude, tanto em terrenos secos quanto úmidos.

*Lithraea molleoides* é uma espécie encontrada em vários tipos de ambientes e, com isso, torna-se importante o seu estudo, tanto para entender os distintos estádios da dinâmica de uma floresta tropical bem como certificar a importância desta espécie para o reflorestamento de áreas degradadas.

O objetivo deste trabalho foi identificar as estratégias adaptativas da espécie de *L. molleoides* diante das diferenças de luminosidade respondendo às seguintes questões:

- Existe diferença na taxa fotossintética de folhas de *L. molleoides* desenvolvidas ao sol comparadas com aquelas desenvolvidas à sombra?
- Existem diferenças nos teores de clorofilas a, b e totais entre folhas de *L. molleoides* desenvolvidas ao sol comparadas com aquelas desenvolvidas à sombra?
- Existem diferenças na taxa transpiratória, condutância estomática e concentração

intercelular de CO<sub>2</sub> de folhas de *L. molleoides* desenvolvidas ao sol comparadas com aquelas desenvolvidas à sombra?

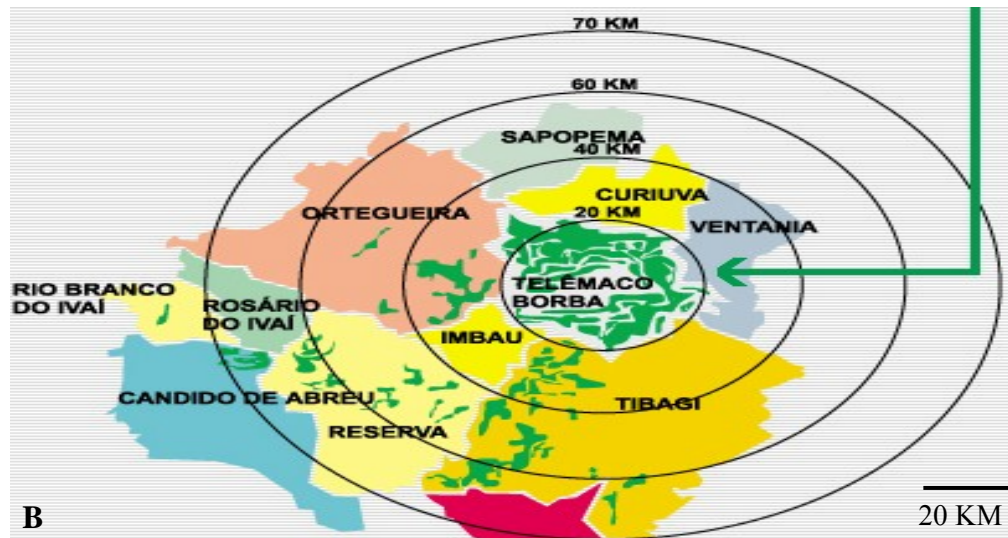
- Existe diferença na concentração de nutrientes de folhas de *L. molleoides* desenvolvidas ao sol comparadas com aquelas desenvolvidas à sombra?

## MATERIAL E MÉTODOS

Este estudo foi realizado em um indivíduo de *L. molleoides* no Parque Ecológico da Klabin, localizado na Fazenda Monte Alegre, pertencente ao município de Telêmaco Borba – PR – a 250 Km de Curitiba-PR, segundo planalto paranaense, região centro-leste (Fig. 1). A escolha de apenas um indivíduo ocorreu com o objetivo de quantificar vários parâmetros morfoanatômicos e fisiológicos para que se possa compreender com maior homogeneidade possível a variabilidade genética de folhas de sol e de sombra deste indivíduo.

O Parque Ecológico conta com uma área vegetal dominada pela Floresta Ombrófila Mista. Em determinados sítios, a vegetação é exuberante e composta pelas espécies típicas dos estádios mais avançados de sucessão com uma riqueza florística, inferindo-se que ocorra devido à faixa de ecótono (Nakajima et al., 1996).





**Figura 1** – Localização do Parque Ecológico da Klabin, Fazenda Monte Alegre – Telêmaco – Borba, PR, onde se encontra o indivíduo estudado (A). Em destaque os municípios de abrangência da empresa Klabin – PR (B).

Para os estudos fisiológicos foram coletadas dez folhas de sol e dez folhas de sombra. As folhas de sol foram coletadas na porção superior periférica do indivíduo e as folhas de sombra na porção inferior interna. Para a determinação da taxa fotossintética, condutância estomática, taxa transpiratória e concentração intercelular de  $\text{CO}_2$ , as medidas ocorreram no 3º folíolo contado da ponta da folha para a base. As avaliações foram feitas em um analisador de gases por infravermelho portátil (Portable Photosynthesis System, modelo Li-6400 (LI-COR, USA, Lincoln, NE). A intensidade luminosa utilizada para a avaliação da taxa fotossintética, condutância estomática, transpiração e concentração intercelular de  $\text{CO}_2$  foi de  $1.200 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ . Esta intensidade luminosa foi escolhida após elaboração de uma curva de saturação.

Nas mesmas folhas em que se avaliaram os parâmetros descritos anteriormente, foi feita a quantificação das clorofilas, utilizando a área foliar. As folhas foram lavadas em água deionizada, colocadas em sacos pretos devidamente etiquetados e transportadas, em gelo, do campo ao laboratório de Ecofisiologia da EMBRAPA Soja de Londrina- PR. A extração e a determinação dos teores de clorofilas seguiram a metodologia de Arnon (1949), que consiste na extração com acetona 80% no escuro; os extratos obtidos foram centrifugados a uma rotação de 2500 rpm

(rotações por minuto) durante 10 minutos e os sobrenadantes colocados em tubos de ensaio de 25 ml, envolvidos com papel alumínio, completando-se o volume. A densidade ótica da substância foi lida em espectrofotômetro a 645 e 663 nm. A partir das leituras, determinou-se a concentração das clorofilas nas soluções de leitura, por meio das fórmulas abaixo, recomendadas por Arnon (1949):

$$\text{Clorofila total (mg.cm}^{-2}\text{)} = [(A_{645} \cdot 20,2) + (A_{663} \cdot 8,02)] \cdot 0,025 / \text{área (cm}^2\text{)}$$

$$\text{Clorofila a (mg.cm}^{-2}\text{)} = [(12,7 \cdot A_{663} - 2,7 \cdot A_{645}) \cdot 0,025] / \text{área (cm}^2\text{)}$$

$$\text{Clorofila b (mg.cm}^{-2}\text{)} = [(22,9 \cdot A_{645} - 4,7 \cdot A_{663}) \cdot 0,025] / \text{área (cm}^2\text{)}$$

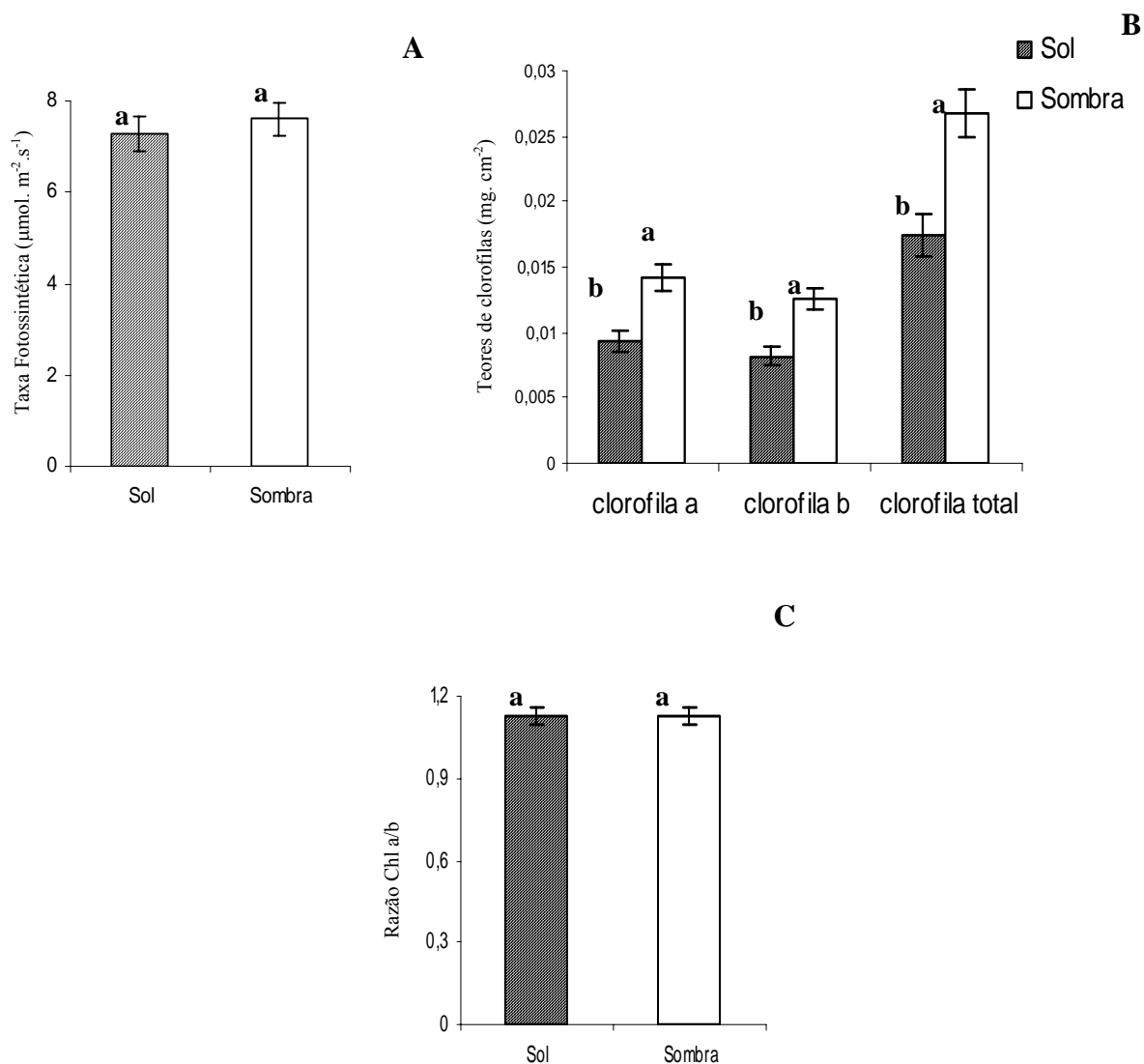
Para a determinação dos macronutrientes (N, P, K, Ca e Mg) e micronutrientes (Zn, Mn, Fe, Cu e B) as folhas foram lavadas em água deionizada, colocadas em estufa a  $60^\circ\text{C}$  por 72 horas e seguiram a metodologia do laboratório de análises minerais da EMBRAPA Soja, no aparelho ICP-AES, modelo Optima 3300 DV, exceto para o N. A digestão das amostras, exceto para o N, foi feita com ácido nítrico 6N e foi utilizado 0,5g de cada amostra. Para análise do nitrogênio foi utilizado o aparelho Kjeltex, modelo 1035 Analyser Foss Tecator e a digestão destas amostras foi feita com ácido sulfúrico (PA) e peróxido de hidrogênio, sendo utilizado 0,1g de cada amostra. As análises estatísticas foram realizadas no programa excel, baseadas na

ANOVA (análise de variância) em nível de significância de 5%.

## RESULTADOS E DISCUSSÃO

A taxa fotossintética das folhas de sol de *L. molleoides* foi a mesma das folhas de sombra (Fig. 2A). Os teores de clorofilas a, b e totais

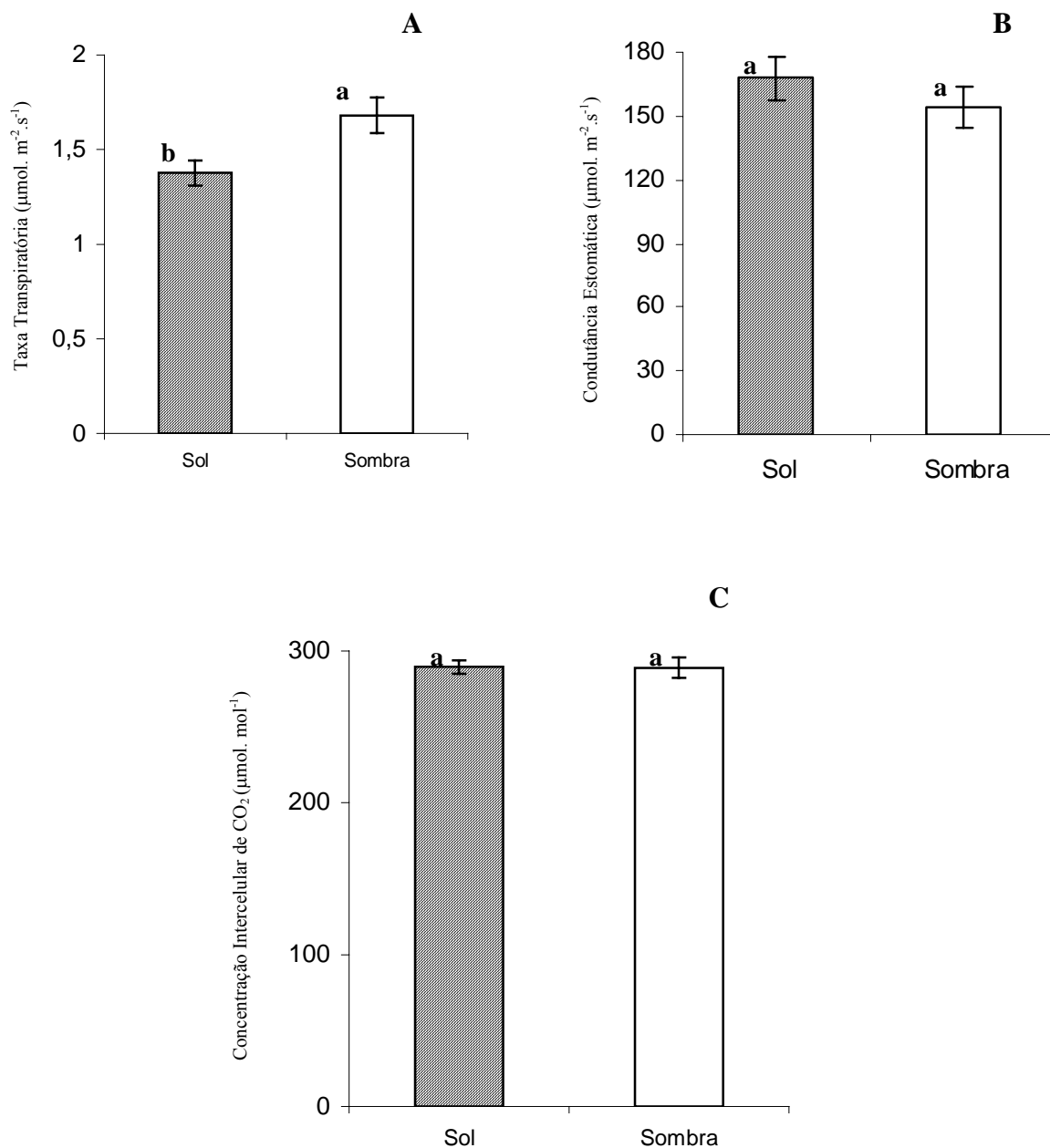
foram maiores em folhas de sombra (Fig. 2B), conforme destacado também na diferença da intensidade da cor verde da figura 4, do capítulo 1. A razão clorofila a/ clorofila b nas folhas desenvolvidas no sol e na sombra de *L. molleoides* não diferiu (Fig. 2C).



**Figura 2** – Taxa fotossintética de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (A). Letras iguais acima das barras significam que não diferem pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 15,45%). Teores de clorofilas a, b e totais de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (B). Letras distintas acima de cada dupla de barras unidas significam diferenças pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 24,47%, para clorofila a, CV 24,24% para clorofila b e CV 24,13% para clorofilas totais). Razão clorofila a/ clorofila b (Razão Chl a/b) de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (C). Letras iguais acima das barras significam que não diferem pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ , CV 8,13%) ( $n=10$ ). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão.

A taxa transpiratória das folhas de sol de *L. molleoides* foi menor que das folhas de sombra (Fig. 3A). No entanto, a condutância estomática

(Fig. 3B) e a concentração intercelular de CO<sub>2</sub> (Fig. 3C) não diferiram entre folhas de *L. molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra.



**Figura 3** – Taxa transpiratória de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (A). (CV 16,73%). Condutância estomática de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (B). (CV 19,87%). Concentração intercelular de CO<sub>2</sub> de folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra (C). (CV 6,32%) (n=10). Letras iguais acima das barras significam que não diferem pelo Teste de F (p<0,05). O traço vertical na parte superior das barras é o erro padrão.

As folhas de sol de *L. molleoides* apresentaram uma menor quantidade de nutrientes, excetuando

o Ca e o Mg que foram iguais, quando comparadas às folhas de sombra (Tab. 1).

**Tabela 1** - Concentração de nutrientes em folhas de *Lithraea molleoides* desenvolvidas no sol e na sombra. Médias seguidas pela mesma letra nas linhas não diferem pelo Teste de F ( $p \leq 0,05$ ,  $n=10$ ). Os valores entre parênteses correspondem ao erro padrão.

Nutrientes	Sol	Sombra	CV
	g.100 g <sup>-1</sup>		%
N	1,94 ( $\pm 0,058$ )b	2,44 ( $\pm 0,220$ )a	23,19
P	0,09 ( $\pm 0,002$ )b	0,11 ( $\pm 0,002$ )a	6,84
K	0,47 ( $\pm 0,020$ )b	0,60 ( $\pm 0,020$ )a	11,85
Ca	0,99 ( $\pm 0,016$ )a	1,02 ( $\pm 0,175$ )a	38,79
Mg	0,22 ( $\pm 0,004$ )a	0,29 ( $\pm 0,079$ )a	5,30
	$\mu\text{g.g}^{-1}$		
Zn	9,92 ( $\pm 0,573$ )b	11,3 ( $\pm 0,260$ )a	13,26
Mn	87,5 ( $\pm 2,335$ )b	101,0 ( $\pm 2,206$ )a	7,62
Fe	62,3 ( $\pm 1,862$ )b	97,6 ( $\pm 2,235$ )a	8,13
Cu	4,7 ( $\pm 0,183$ )b	5,2 ( $\pm 0,124$ )a	9,88
B	21,7 ( $\pm 0,592$ )b	28,4 ( $\pm 0,423$ )a	6,49

A não variação entre a taxa fotossintética de folhas de sol e de sombra em *L. molleoides* relacionada à maiores teores de clorofilas em folhas de sombra, provavelmente devido a uma maior quantidade de fotossistemas presentes nas membranas dos tilacóides destas folhas (Lemos-Filho, 2000), indicam que as folhas de sombra aproveitam com eficiência a radiação menos intensa que chega até elas. Além do efeito da luz sobre o processo fotossintético em si, a síntese e degradação de clorofilas estão também diretamente associadas à intensidade luminosa, estando diretamente relacionadas à eficiência estomática e mostra adaptabilidade a diversos ambientes (Engel & Poggiani, 1991).

Avalos & Mulkey (1999), em folhas de *Stigmaphyllon lindenianum*, Oguchi et al. (2003), em folhas de *Chenopodium album* e Paiva et al. (2003), em folhas de *Tradescantia pallida*, verificaram consideráveis mudanças em resposta às diferenças de luminosidade, tanto na estrutura foliar como na taxa fotossintética que aumentou em maiores condições de luminosidade.

Em *L. molleoides* também foram identificadas mudanças estruturais significativas nas folhas (cap. 1), mas não houve o aumento da taxa fotossintética em folhas mais iluminadas. Possivelmente o maior nível de clorofilas nas folhas de sombra aliadas às mudanças estruturais

observadas no capítulo 1, como, por exemplo, a maior área foliar e maior área de espaços intercelulares do parênquima lacunoso, estejam conjuntamente relacionados com a não diferenciação da taxa fotossintética entre as folhas de sol e de sombra de *L. molleoides*.

Os maiores teores de clorofilas, por unidade de área, em folhas de sombra também foram observados por Souza & Válio (2003), no estudo sobre alterações das propriedades ópticas de folhas em resposta a sombreamento em plantas jovens de seis espécies arbóreas tropicais pertencentes a diferentes estádios de sucessão. Esse aumento no conteúdo de clorofila foi significativo na determinação das espécies tolerantes à sombra. Embora vários estudos observaram teores de clorofilas mais elevados em folhas sombreadas comparadas com aquelas expostas a uma maior luminosidade (Johnson et al., 1982; Sarracino et al., 1992; Chartzoulakis et al., 1995; Lei & Lechowicz, 1998), alguns autores não encontraram diferenças entre essas proporções (Inoue, 1983; Graça, 1983; Kappel & Flore, 1983).

Goryshina (1980), Engel & Poggiani (1991) e Atroch et al. (2001) também destacam a maior quantidade de clorofilas por cloroplastos em folhas de espécies arbóreas do sub-bosque de florestas. Além disso, vários autores relatam uma maior razão clorofila a/ clorofila b para as

folhas de sol (Johnson et al., 1982; Chartzoulakis et al., 1995; Lei & Lechowicz, 1998; Souza & Válio, 2003), o que não ocorreu em *L. molleoides* que apresentou a mesma razão clorofila a/ clorofila b em folhas de sol e de sombra.

A não alteração da razão clorofila a/ clorofila b em *L. molleoides* possivelmente se deve ao fato de esta espécie ser uma pioneira que geralmente não ocorre em locais mais fechados das florestas, visto que nestes locais é comum ocorrerem espécies que apresentam folhas com maior quantidade de clorofila b para compensar a maior eficiência da clorofila a em absorver o comprimento de onda do vermelho distante que chega ao sub-bosque (Kozlowski et al., 1991; Atroch et al., 2001; Taiz & Zeiger, 2004). Esta adaptação ocorre para manter a eficiência da fase fotoquímica da fotossíntese (Taiz & Zeiger, 2004).

As folhas de *L. molleoides* desenvolvidas na sombra apresentaram uma maior taxa transpiratória em relação às folhas desenvolvidas no sol. E, considerando a maior área total em folhas de sombra, esta transpiração potencializa a uma maior perda de água nestas folhas. Mas, o fato de as folhas de sombra perderem mais água é compensado pelo maior aproveitamento da absorção da energia luminosa que chega na porção inferior interna do indivíduo, o que está de acordo com a realização da mesma taxa fotossintética entre as folhas de sol e de sombra de *L. molleoides*. É possível também haver uma relação desta resposta com as mudanças estruturais evidenciadas em folhas de sol (cap. 1) para evitar a perda de água (Hlwatika & Bhat, 2002) e que não foram evidenciadas nas folhas de sombra.

Resultado contrário ao ocorrido em *L. molleoides* foi evidenciado por Morais et al. (2003), em estudo das características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. Neste estudo, houve um decréscimo na transpiração das folhas dos cafeeiros sombreados, provavelmente porque os cafeeiros desenvolvidos a pleno sol não apresentaram adaptações morfoanatômicas tão expressivas a ponto de transpirar menos que as folhas desenvolvidas à sombra, como o observado em *L. molleoides* (cap. 1).

A condutância estomática e a concentração intercelular de CO<sub>2</sub> foram iguais em folhas de sol e de sombra de *L. molleoides*. Isto indica que

as folhas de sol, mesmo recebendo uma intensidade maior de luz, apresentam adaptações morfoanatômicas importantes (cap. 1) que permitem apresentar a mesma condutância estomática e concentração intercelular de CO<sub>2</sub> que as folhas de sombra, o que está de acordo também com a não alteração da taxa fotossintética entre estas folhas.

Em *Mangifera indica*, Castro Neto (2003), verificou uma menor condutância estomática em folhas de sol durante ao início do período de irrigação (final de maio a agosto), sugerindo que isso ocorra devido o final do período de déficit hídrico, pois com a continuação da irrigação a condutância estomática aumenta, embora permaneça inferior ao período de déficit hídrico. Cruz et al. (2003) verificaram no limoeiro “cravo” submetido ao estresse salino uma menor condutância estomática, à medida que aumentava o teor de salinidade. Sultana et al. (1999) salientam que a menor condutância estomática das folhas obtidas pelas plantas sob estresse salino provavelmente está relacionada ao estresse hídrico a que essas plantas estão sujeitas, assim como as folhas mais expostas a uma maior luminosidade. Como consequência da menor condutância estomática, ocorre a redução do fluxo normal de CO<sub>2</sub> em direção ao sítio de carboxilação e também uma redução da taxa fotossintética (Xu et al., 1994). Com os resultados obtidos de número e diâmetro dos estômatos (cap. 1) e da condutância estomática, é possível inferir também que as folhas de sol de *L. molleoides* mantêm seus estômatos mais fechados e, com isso, melhora a eficiência no uso da água. Pois, as folhas de sol mesmo apresentando um maior número de estômatos não apresentou uma maior condutância estomática.

O número de estômatos pode ser afetado pelas condições de luminosidade do ambiente, uma vez que as trocas gasosas, em folhas, ocorrem principalmente através dos estômatos. O aumento da frequência estomática em folhas expostas a elevadas luminosidades pode ser um mecanismo importante de adaptação a condições mais áridas, já que a frequência de estômatos está associada à condutância estomática (Boardman, 1977; Medri & Lleras, 1980; Abrams, 1987; Wiebel et al., 1994; Boeger & Wisniewski, 2002).

As folhas de sol de *L. molleoides* apresentaram valores menores para os macronutrientes e

micronutrientes em relação às folhas de sombra, excetuando apenas os macronutrientes Ca e Mg, que não diferiram entre estas folhas. Como as folhas de sombra comparadas às folhas de sol apresentaram maiores teores de clorofila e, possivelmente como consequência disso, a mesma taxa fotossintética, apesar da menor luminosidade, estes resultados indicam provavelmente a grande relação da maioria desses macronutrientes e micronutrientes ao processo fotossintético (Clark, 1981; Neves et al., 2004), uma vez que fazem parte da constituição das principais moléculas envolvidas na transferência de elétrons durante as reações luminosas e também como fonte de energia (Taiz & Zeiger, 2004).

A não diferença nos níveis de Ca entre folhas de sol e de sombra está de acordo com o fato de não terem sido observadas variações na condutância estomática entre estes dois tipos de folhas (Malavolta, 1997). Tanto o N quanto o Mg fazem parte das moléculas de clorofilas, no entanto, quando se comparou folhas de sol e de sombra de *L. molleoides*, observou-se que somente níveis de N variaram de acordo com os níveis de clorofila, indicando que o fato de estas moléculas apresentarem somente um átomo de Mg, aquela variação aos níveis destes pigmentos não foi suficiente para que se detectassem diferenças significativas nos níveis de Mg, diferentemente do N, pois cada molécula de clorofila tem quatro átomos deste elemento (Majerowicz, 2004).

Leitão & Silva (2004), no estudo sobre a variação sazonal de macronutrientes em *Ouratea spectabilis*, uma espécie arbórea de cerrado, evidenciaram altos teores de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio e enxofre nos órgãos vegetativos desta espécie. Evidentemente que esses maiores teores de macronutrientes variaram em relação aos órgãos vegetativos e a sazonalidade, mas foi possível destacar a eficiência na utilização dos nutrientes por esta espécie, refletindo padrões fenológico e de distribuição que garantem a sua sobrevivência em ambientes de cerrado. Isso indica que as espécies apresentam variações importantes de macronutrientes e também de micronutrientes, de acordo com as condições ambientais.

Neves et al. (2004), no estudo sobre o crescimento e sintomas visuais de deficiências de micronutrientes em umbuzeiro, espécie adaptada à seca, reforçam a importância dos

mesmos no processo fotossintético. Por exemplo, o Fe, dentre outras funções na planta, participa de ativação enzimática, da fotossíntese e tem influência no processo de fixação biológica do N; O Mn também participa da fotossíntese, agindo na liberação fotoquímica do O<sub>2</sub> e o Zn participa, principalmente, na síntese do AIA e na divisão celular (Malavolta et al., 1997).

Estas adaptações fisiológicas associadas às adaptações morfoanatômicas de *L. molleoides* possivelmente permitem às folhas de sol uma maior assimilação de CO<sub>2</sub> por moles de água transpirada. Além disso, o fato de as folhas de sombra apresentarem mais clorofilas e maiores níveis nutricionais, possibilitam a elas ter a mesma taxa fotossintética que as de sol, apesar de estarem expostas a menor luminosidade.

Associados aos resultados observados no capítulo 1, as respostas fisiológicas reforçam a relativa capacidade de *L. molleoides* obter sucesso durante os primeiros estádios da sucessão florestal. Estas são informações importantes para subsidiar projetos que visam à recuperação de áreas degradadas.

## AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao apoio financeiro do PROAP/CAPES em parte deste estudo, ao Dr. Alexandre Nepomuceno, da EMBRAPA Soja - Londrina- PR, pela utilização dos equipamentos do laboratório de Biotecnologia e Ecofisiologia. Aos técnicos do laboratório de Ecofisiologia da EMBRAPA Soja, Claudinei de Freitas Toledo, pelas análises fisiológicas no campo e Nelson Delattre. Aos representantes da empresa Klabin, em especial, ao biólogo Vlamir, pela permissão de trabalho no Parque Ecológico da Klabin (Telêmaco Borba – PR).

## RESUMO

O presente trabalho teve como objetivo avaliar alguns parâmetros fisiológicos de folhas de sol e de sombra de um indivíduo de *L. molleoides*, conhecida popularmente como aroeira-branca, localizado no Parque Ecológico da Klabin – Telêmaco Borba – PR. As folhas da porção superior periférica, denominadas folhas de sol, apresentaram igual taxa fotossintética, menores teores de clorofilas (a, b e totais), mesma razão

clorofila a/ clorofila b, menor taxa transpiratória, mesma condutância estomática e concentração intercelular de CO<sub>2</sub> em relação às folhas da porção inferior interna, denominadas folhas de sombra. A concentração de nutrientes, excetuando Ca e Mg, foi igual em folhas de sol e de sombra. As respostas dos parâmetros fisiológicos avaliados indicam que as folhas de sombra, apesar de receberem menor intensidade luminosa, têm possibilidade de produzir alimento e se desenvolver com a mesma capacidade das folhas de sol.

## REFERÊNCIAS

- Abrams, M. D. (1987), Leaf structural and photosynthetic pigment characteristics of three gallery-forest hardwood species in Northeast Kansas. *Forest Ecology and Management*, Amsterdam, **22** : (3/4), 261-266.
- Arnon, D. I. (1949), Cooper enzymes in isolated chloroplasts: poplyphenoloxydase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, Maryland, **24** : (1), 1-15.
- Atroch, E. M. A. C.; Soares, A. M.; Alvarenga, A. A. de e Castro, E. M. de (2001), Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link submetidas à diferentes condições de sombreamento. *Ciênc. agrotec.*, **25** : (4), 853-862.
- Avalos, G. e Mulkey, S. S. (1999), Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest canopy. *Oecologia*, **120** : 475-484.
- Barroso, G. M. (1984), Sistemática de Angiospermas do Brasil. UFV, Viçosa, v.2. pp. 266-267.
- Boardman, N. K. (1977), Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, Palo Alto, **28**, pp. 355-377.
- Boeger, M. R. e Wisniewski, C. (2002), Estrutura e teores de nutrientes foliares de seis espécies arbóreas ao longo de um gradiente sucessional da planície litorânea do estado do Paraná, Brasil. *Iheringia, Ser. Bot.*, **57**: (2), 243-262.
- Campostrini, E.; Yamanishi, O. K. e Martinez, C. A. (2001), Leaf gas exchange characteristics of four papaya genotypes during different stages of development. *Rev. Bras. Frutic.*, **23**: (3), 522-528.
- Castro Neto, M. T. de (2003), Efeito do déficit hídrico na transpiração e resistência estomática da mangueira. *Rev. Bras. Frutic.*, **25** : (1), 93-95.
- Chartzoulakis, K.; Therios, I. e Noitsakis, B. (1995), Effects of shading on gas exchange specific leaf weight and chlorophyll content in four kiwifruit cultivars under field conditions. *Journal of Horticultural Science, Ashford Kent*, **68** : (4), 605-611.
- Chazdon, R. L. e Fetcher, N. (1984), Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72** : 553-564.
- Clark, R. B. (1981), Effect of light and water stress on mineral element composition of plants. *J. Plant Nut.*, **3** : (5), 853-885.
- Cruz, J. L.; Pelacani, C. R.; Soares Filho, W. dos S.; Castro Neto, M. T. de; Coelho, E. F.; Dias, A. T. e Paes, R. A. (2003), Produção e Partição de matéria seca e abertura estomática do limoeiro “cravo” submetido a estresse salino. *Rev. Bras. Frutic.*, **25** : (3), 528-531.
- Dale, J. E. (1992), How do leaves grow? *BioScience*, **42** : (6), 423-432.
- Engel, V. L. e Poggiani, F. (1991), Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento de quatro espécies florestais nativas. *Rev. Bras. de Fisiol. Veg.*, **3** : (1), 39-45.
- Goryshina, T. K. (1980), Structural and functional features of the leaf assimilatory apparatus in plants of a forest-steppe Oakwood. *Geocol. Plant.*, **1** : (15), 47-54.
- Graça, M. E. C. (1983), Influence of light intensity on growth nodulation and nitrogen fixation of selected woody actinorhizal species. p. 109 (*Philosophy Doctor Thesis*) – Purdue University, Purdue.
- Hlwatika, C. N. M. e Bhat, R. B. (2002), An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. *Annals of Botany*, **89**:109-114.
- Holbrook, N. M. e Lund, C. P. (1995), *Photosynthesis in forest canopies*. In: M. D. Lowman and N. M. Nadkarni, (eds.). *Forest Canopies*, pp. 430 e 441, Academic Press, California.
- Inoue, M. T. (1983), *Bases fisiológicas para a silvicultura de espécies nativas*. In: INOUE et al. (Ed). *A silvicultura de espécies nativas*. Fupef, Curitiba. pp. 1-8.
- Johnson, C. R.; Nell, T. A. e Rosenbaum, S. E. (1982), Influence light intensity and drought stress on *Ficus benjamina* L. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. Mount Vernon, **107** : (2), 252-255.
- Kappel, F. e Flore, J. A. (1983), Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight chlorophyll content of leaves and morphology of young peach trees. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, Mount Vernon, **108** : (3), 541-544.
- Kira, T. e Yoda, K. (1989), *Vertical stratification in microclimate. Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies* (eds. H. Lieth and M. J. A. Werger). 55-71. Elsevier, Amsterdam.

- Kozłowski, T.; Kramer, P. J. e Pallardy, S. G. (1991), *The physiological ecology of wood plants*. Academic Press, London. p. 657.
- Johnson, C. R.; Nell, T. A. e Rosenbaum, S. E. (1982), Influence light intensity and drought stress on *Ficus benjamina* L. Journal of the American Society for Horticultural Science. Mount Vernon, **107** : ( 2), 252-255.
- Lei, T. T. e Lechowicz, M. J. (1998), Diverse responses of maple saplings to Forest light regimes. Annals of Botany, London, **82** : (1), 9-19.
- Leitão, A. C. e Silva, O. A. (2004), Variação sazonal de macronutrientes em uma espécie arbórea de cerrado, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. Rodriguésia, **55**: (84), 127-136.
- Lemos-Filho, J. P. de (2000), Foinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. Rev. Bras. Bot., **23** : (1), 45-50.
- Lorenzi, H. (2002), *Árvores Brasileiras: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil*. 4. ed. Plantarum, v. 1, Nova Odessa, p. 20.
- Majerowicz, N. (2004), *Fotossíntese*. In: *Kerbaudy, G. B. Fisiologia Vegetal*. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Malavolta, E.; Vitti, G. C. e Oliveira, S. A. (1997), Avaliação do estado nutricional das plantas: princípios e aplicações. Potafos, Piracicaba.
- Martinez, M. M. e Medri, M. E. (1985), Alguns aspectos da anatomia-ecológica de *Persea americana* Mill (abacateiro) e interpretações fisiológicas. Semina, **6** (3):140-146.
- Medri, M. E. e Lleras, E. (1980), Aspectos de anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell Arg. Acta Amazônica, **10**: 463-493.
- Morais, H.; Marur, C. J.; Caramori, P. H.; Ribeiro, A. M. de A. e Gomes, J. C. (2003), Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. Pesq. agropec. bras., **38** : (10), 1131-1137.
- Nakajima, J. N.; Soares, L. H.; Medri, M. E.; Goldenberg, R. e Correa, G. T. (1996), Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ripárias da Bacia do Rio Tibagi: 5. Fazenda Monte Alegre, Município de Telêmaco Borba, Paraná. Arq. Biol. Tecnol., **39** : (4), 933-948.
- Neves, O. S. C.; Sá, J. R. de e Carvalho, J. G. de. (2004), Crescimento e sintomas visuais de deficiências de micronutrientes em umbuzeiros. Rev. Bras. Frutic., **26** : (2), 306-309.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K. e Hirose, T. (2003), Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? Blackwell Publishing Ltd, Plant, Cell and Environment, **26** : 505-512.
- Paiva, E. A. S.; Isaias, R. M. dos S.; Vale, F. H. A. e Queiroz, C. G. de S. (2003), The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. Purpurea Boom (Commelinaceae) Leaves. Brazilian Archives of Biology and Tecnology, **46** : (4), 617-624.
- Raven, P. H.; Evert, R. F. e Eichhorn, S. E. (2001), *Biologia Vegetal*. 6. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro.
- Rijkers, T.; Pons, T. L. e Bongers, F. (2000), The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. Ecological Society, **14** : 77-86.
- Souza, R. P. e Válio, I. F. M. (2003), Leaf optical properties as affected by shade in saplings of six tropical tree species differing in successional status. Braz. J. Physiol., **15** : (1), 49-54.
- Sarracino, J. H.; Merritt, R. e Chin, C. K. (1992), Morphological anphysiological characteristics of *Leea coccinea rubra* in responde to light flux. Hortscience, Alexandria, **27** : (5), 400-403.
- Sultana, N.; Ikeda, T. e Itoh, R. (1999), Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. Environmental and Experimental Botany, **42**, 211-220.
- Taiz, L. e Zeiger, E. (2004), *Fisiologia Vegetal*. 3. ed. Artmed, Porto Alegre.
- Wiebel, J.; Chacko, E. K.; Downtown, W. J. S. e Ludders, P. (1994), Influence of irradiance on photosynthesis, morphology and growth of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) seedlings. Tree Physiology, Vitoria, **14** : (3), 263-274.
- Xu, H. L.; Gauthier, L. e Gosselin, A. (1994), Photosynthetic responses of greenhouse tomato plants to high solution electrical conductivity and low soil water content. Journal of Horticultural Science, **69**, 821-832.

## 5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

Estudos sobre espécies das florestas tropicais e subtropicais fazem-se necessários para entender a dinâmica dessas florestas e, assim, permitir a sua preservação. O conhecimento da capacidade adaptativa das folhas de *Lithraea molleoides* às diferentes condições de luminosidade permite inferir a respeito da maior ou menor adaptação desta espécie às diversas condições ambientais a que está suscetível num ambiente florestal.

As diferenças morfoanatômicas observadas em folhas da porção superior periférica e porção inferior interna de um único indivíduo de *L. molleoides* evidenciam a capacidade adaptativa da espécie, uma vez que na porção superior periférica, onde a intensidade luminosa é maior, as folhas apresentaram características mais xéricas, como, por exemplo, menores áreas foliolar e foliar, maior espessura de cutícula tanto na face adaxial como na face abaxial da epiderme, células epidérmicas mais espessas na face adaxial, maior quantidade de estômatos e maior desenvolvimento do parênquima paliçádico.

A redução das áreas foliolar e foliar juntamente com a maior espessura de cutícula, diminui a área transpiratória. A cutícula, além de minimizar a perda de água é importante para refletir o excesso de luz. Somando-se a ação da cutícula, o parênquima paliçádico mais desenvolvido em folhas de sol faz com que a luz seja transmitida mais diretamente e, assim evita a fotoinibição. As folhas de sombra, diante de condições de menor luminosidade, não apresentaram estruturas para minimizar a perda de água, conforme as observadas em folhas de sol. Isso refletiu em algumas das características fisiológicas.

Somando-se às alterações morfoanatômicas, as alterações fisiológicas encontradas em folhas de sol e de sombra de um mesmo indivíduo de *L. molleoides* são importantes para a sobrevivência da espécie. A igual condutância estomática e concentração intercelular de CO<sub>2</sub>, refletida na igual taxa fotossintética em folhas de sol e de sombra em *L.*

*molleoides* relacionada à maiores teores de clorofilas em folhas de sombra, provavelmente devido a uma maior quantidade de fotossistemas presentes nas membranas dos tilacóides, indicam que as folhas de sombra aproveitam com eficiência a radiação menos intensa que chega até elas. Além disso, a concentração de nutrientes foi maior em folhas de sombra de *L. molleoides*, excetuando o Ca e o Mg, que apresentaram igual concentração em ambas as folhas.

A quantidade maior de nutrientes em folhas de sombra, que recebem menor taxa de radiação fotossintenticamente ativa, pode estar relacionada à manutenção da taxa fotossintética nos mesmos níveis das folhas de sol, uma vez que a maioria dos nutrientes está envolvida com a fotossíntese. As folhas de sol apresentaram cutícula mais espessa e tecidos mais compactados, importantes para evitar a perda de água, comparadas às folhas de sombra que apresentaram uma maior taxa transpiratória.

Os resultados evidenciam que as folhas de *L. molleoides* apresentam adaptações morfoanatômicas e fisiológicas às diferentes condições lumínicas e, portanto, são encontradas em vários tipos ambientais, desde mais secos a mais úmidos, podendo, inclusive, sobreviver às diferentes condições ambientais impostas pela dinâmica florestal.

Para se ampliar os conhecimentos das espécies que apresentam alta capacidade adaptativa aos diferentes estádios da dinâmica de florestas tropicais e também para indicar espécies para recompor áreas degradadas, são fundamentais estudos mais aprofundados sobre estas espécies. Dessa forma, acreditamos que este estudo de folhas de um único indivíduo de *L. molleoides* permitiu compreender com mais detalhes a sua morfoanatomia e fisiologia, importantes para a sobrevivência no estágio inicial de sucessão e, com isso propiciar condições de sobrevivência a outras espécies mais exigentes às condições ambientais.

## 6. REFERÊNCIAS

- ABRAMS, M. D. Leaf structural and photosynthetic pigment characteristics of three gallery-forest hardwood species in Northeast Kansas. **Forest Ecology and Management**, Amsterdam, 22 : (3/4), p. 261-266, 1987
- ARNON, D. I. Cooper enzymes in isolated chloroplasts: polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, Maryland, 24 : (1), p. 1-15, 1949.
- ASSIS, M. C. de e GIULIETTI, A. M. Diferenciação morfológica e anatômica em populações de “ipecacuanha” – *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). **Rev. Bras. Bot.**, 22 : (2), p. 205-216, 1999.
- ATROCH, E. M. A. C.; SOARES, A. M.; ALVARENGA, A. A. de e CASTRO, E. M. de Crescimento, teor de clorofilas, distribuição de biomassa e características anatômicas de plantas jovens de *Bauhinia forficata* Link submetidas à diferentes condições de sombreamento. **Ciênc. agrotec.**, 25 : (4), p. 853-862, 2001.
- AVALOS, G. e MULKEY, S. S. Photosynthetic acclimation of the liana *Stigmaphyllon lindenianum* to light changes in a tropical dry forest canopy. **Oecologia**, 120 : p. 475-484, 1999.
- BARROSO, G. M. (1984), Sistemática de Angiospermas do Brasil. **UFV**, Viçosa, v.2. pp. 266-267.
- BJORKMAN, O. e HOLMGREN, P. Adaptability of the photosynthetic apparatus to light intensity in ecotypes from exposed and shaded habitats. **Physiologia Plantarum**, Copenhagen, 16: p. 899-915, 1963.
- BOARDMAN, N. K. Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual **Review of Plant Physiology**, Palo Alto, 28, pp. 355-377, 1977.
- BOEGER, M. R. T. e POULSON, M. E. Morphological adaptations and photosynthetic rates of amphibious *Veronica anagallis-aquatica* L. (Scrophulariaceae) under different flow regimes. **Aquatica Botany** 75 : p. 123-135, 2003.
- BOEGER, M. R. e WISNIEWSKI, C. Estrutura e teores de nutrientes foliares de seis espécies arbóreas ao longo de um gradiente sucessional da planície litorânea do estado do Paraná, Brasil. Iheringia, **Ser. Bot.**, 57: (2), p. 243-262, 2002.
- BOEGER, M. R. T. e WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Rev. Bras. Bot.**, 26: (1), p. 61-72, 2003.
- BRADSHAW, A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. **Advances in Genetics**, 13: p. 115-155, 1965.
- CAMARGO, P. N. e Silva, O. **Manual de adubação foliar**. Herba, São Paulo. p.258, 1975.

- CAMPOSTRINI, E.; YAMANISHI, O. K. e MARTINEZ, C. A. Leaf gas exchange characteristics of four papaya genotypes during different stages of development. **Rev. Bras. Frutic.**, 23: (3), p. 522-528, 2001.
- CARVALHO, L. M. de; MONTEIRO, E. A. da e ALVES, A. Aspectos morfofisiológicos das cultivares de cafeeiro Catuaí-Vermelho e Conilon. **Pesq. agropec. bras.**, 36 : (3), p. 411-416, 2001.
- CASTRO NETO, M. T. de. Efeito do déficit hídrico na transpiração e resistência estomática da mangueira. **Rev. Bras. Frutic.**, 25: (1), p. 93-95, 2003.
- CASTRO, C. R. T. de; GARCIA, R.; CARVALHO, M. M. e FREITAS, V. de P. **Rev. bras. Zootec.**, 30: (6S), p. 1959-1968, 2001.
- CHARTZOULAKIS, K.; THERIOS, I. e NOITSAKIS, B. Effects of shading on gas exchange specific leaf weight and chlorophyll content in four kiwifruit cultivars under field conditions. **Journal of Horticultural Science**, Ashford Kent, 68 : (4), p. 605-611, 1995.
- CHAZDON, R. L. e FETCHER, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical forest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, 72 : p. 553-564, 1984.
- CLARK, R. B. Effect of light and water stress on mineral elements composition of plants. **J. Plant Nut.**, 3 : (5), p. 853-885, 1981.
- CRUZ, J. L.; PELACANI, C. R.; SOARES FILHO, W. dos S.; CASTRO NETO, M. T. de; COELHO, E. F.; DIAS, A. T. e PAES, R. A. Produção e Partição de matéria seca e abertura estomática do limoeiro “cravo” submetido a estresse salino. **Rev. Bras. Frutic.**, 25 : (3), p. 528-531, 2003.
- CUTTER, E. G. **Plant anatomy: Cells and Tissues Part I**, London. William Clowes and Sons, p. 315, 1978.
- CUTTER, E. G. **Anatomia Vegetal**. Parte II. Órgãos. Roca, São Paulo. p. 336, 1987.
- DALE, J. E. How do leaves grow? **BioScience**, 42 : (6), p. 423-432, 1992.
- DENSLOW, J. S. Gap partitioning among tropical rainforest trees. **Biotropica**, 12 : p. 47-55, 1980.
- DENSLOW, J. S. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. **Annu Rev. Ecol. Syst.**, 18 : p. 432-451, 1987.
- EAMES, A. J. e MCDANIELS, L. H. **An introduction to plant anatomy**, 2<sup>nd</sup> ed. McGraw-Hill, New York, 1947.
- EHLERINGER, J. R. e MOONEY, H. A. Leaf hairs: effect on physiological activity and adaptative value to a desert shrub. **Oecologia**, 37: p. 183-200, 1978.

- ELIAS, S. R. M.; ASSIS, R. M.; Stacciarini-Seraphin e Rezende, M. R. Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil. (Solanaceae). **Rev. Bras. Bot.**, 26: (2), p. 169-174, 2003.
- ENGEL, V. L. e POGGIANI, F. Estudo da concentração de clorofila nas folhas e seu espectro de absorção de luz em função do sombreamento de quatro espécies florestais nativas. **Rev. Bras. de Fisiol. Veg.**, 3: (1), p. 39-45, 1991.
- ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. Tradução: Berta Lange de Morretes. Brasil: Edgard Bücher, 1974.
- FAHN, A. Structural and functional properties of trichomes of xeromorphic leaves. **Annals of Botany**, 57: p. 631-637, 1986.
- FAHN, A. e CUTLER, D. **Xerophytes**. Gebruder Borntraeger, Berlin, 1992.
- FETCHER, N.; OBERBAUER, S. F. e CHAZDON, R. L. *Physiological ecology of plants*, In: MCDADE L. A., BAWA, K. S.; HESPENHEIDE, H. A.; HARTSHORN, G. S. (eds) *La Selva: ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. **University of Chicago Press**, Chicago, pp. 128-141, 1994.
- GOMES, D. M. S. **Anatomia Foliar de Gomidesia spectabilis** (DC) Berg. E *G. nitida* (Vell.) Legr. (Myrtaceae). Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. p. 102. 1992.
- GORYSHINA, T. K. Structural and functional features of the leaf assimilatory apparatus in plants of a forest-steppe Oakwood. **Geocol. Plant.**, 1 : (15), p. 47-54, 1980.
- GRAÇA, M. E. C. **Influence of light intensity on growth nodulation and nitrogen fixation of selected woody actinorhizal species**. p. 109 (Philosophy Doctor Thesis) – Purdue University, Purdue, 1983.
- HE, J.; CHEE, C.W. e GOH, C. J. Photoinhibition of *Heliconia* under natural tropical conditions: the importance of leaf orientation for light interception and leaf temperature. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, 19 : (4), p.1238-1248, 1996.
- HLWATIKA, C. N. M. e BHAT, R. B. An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. **Annals of Botany** , 89: p. 109-114, 2002.
- HOLBROOK, N. M. e LUND, C. P., **Photosynthesis in forest canopies**. In: M. D. Lowman and N. M. Nadkarni, (eds.). *Forest Canopies*, Academic Press, California, pp. 430 e 441, 1995.
- INOUE, M. T. **Bases fisiológicas para a silvicultura de espécies nativas**. In: INOUE et al. (Ed). *A silvicultura de espécies nativas*. Fupef, Curitiba, pp. 1-8, 1983.
- JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. USA: McGraw-Hill, 1940.

- JOHNSON, C. R.; NELL, T. A. e ROSENBAUM, S. E. Influence light intensity and drought stress on *Ficus benjamina* L. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Mount Vernon, 107 : (2), p.252-255, 1982.
- KAPPEL, F. e FLORE, J. A. Effect of shade on photosynthesis, specific leaf weight chlorophyll content of leaves and morphology of young peach trees. **Journal of the American Society for Horticultural Science**, Mount Vernon, 108 : (3), p. 541-544, 1983.
- KIRA, T. e YODA, K. **Vertical stratification in microclimate**. Tropical rain forest ecosystems: biogeographical and ecological studies (eds. H. Lieth and M. J. A. Werger). Elsevier, Amsterdam. p. 55-71, 1989.
- KOZLOWSKI, T.; KRAMER, P. J. e PALLARDY, S. G. **The physiological ecology of wood plants**. Academic Press, London, p. 657, 1991.
- KUBÍNOVÁ, L. Stomata and mesophyll characteristics of barley leaf as affected by light: Stereological analysis. **J. Exp. Botany**, 42 : (241), p. 995-1001, 1991.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. Tradução: Carlos H. B. A. Prado. Rima, São Paulo, 2000.
- LEE, D. W. Simulating forest shade to study the development ecology of tropical plants: Juvenile growth in three vines in India. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, 4 : p. 281-292, 1988.
- LEI, T. T. e LECHOWICZ, M. J. Diverse responses of maple saplings to Forest light regimes. **Annals of Botany**, London, 82 : (1), p. 9-19, 1998.
- LEITÃO, A. C. e SILVA, A. O. Variação sazonal de macronutrientes em uma espécie arbórea de cerrado, na Reserva Biológica e Estação Experimental de Mogi-Guaçu, estado de São Paulo, Brasil. **Rodriguésia**, 55 : (84), p. 127-136, 2004.
- LEITE, A. M. C. e LLERAS, E. Ecofisiologia de plantas da Amazônia: anatomia foliar e ecofisiologia de *Pogonophora schomburgkiana* Miers (Euphorbiaceae). **Acta Amazônica**, 8 : p. 365-370, 1978.
- LEITE, K. R. B. e SCATENA, V. L. Anatomia do segmento foliar de espécies de *Syagrus* Mart. (Arecaceae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Sitientibus série ciências biológicas** 1 : (1), p. 3-14, 2001.
- LEMOS-FILHO, J. P. de Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. **Rev. Bras. Bot.**, 23 : (1), p. 45-50, 2000.
- LEVIN, A. D. **Plasticity canalization e evolutionary stasis in plants**. In: A. J. Davy; M. J. Hutchings & A. R. Watkinson (eds.), *Plant Population Ecology*, Blackwell Scientific, Oxford. pp. 35-45, 1987.

LORENZI, H. **Árvores Brasileiras**: Manual de Identificação e Cultivo de Plantas Arbóreas Nativas do Brasil. 4. ed. Plantarum, v. 1, Nova Odessa, p. 20, 2002.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. Springer-Verlag, Berlin, 1997.

MAJEROWICZ, N. **Fotossíntese**. In: Kerbauy, G. B. Fisiologia Vegetal. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2004.

MALAVOLTA, E.; VITTI, G. C. e OLIVEIRA, S. A. **Avaliação do estado nutricional das plantas**: princípios e aplicações. Potafos, Piracicaba. p. 32, 1997.

MARTINEZ, M. M. e MEDRI, M. E. Alguns aspectos da anatomia-ecológica de *Persea americana* Mill (abacateiro) e interpretações fisio-ecológicas. **Semina**, 6 (3): p.140-146, 1985.

MEDRI, M. E. e LLERAS, E. Anatomia foliar e ecofisiologia de *Bertholletia excelsa* Humb. & Benpl. (castanha-do-pará) – Lecythidaceae. **Acta Amazônica**, 9: (1), p. 15-23, 1979.

MEDRI, M. E. e LLERAS, E. Aspectos de anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Muell Arg. **Acta Amazônica**, 10: p. 463-493, 1980.

MENDES, I. da C. e PAVIANI, T. I. Morfo-anatomia comparada de folhas do par vicariante *Plathymenia foliolosa* Benth. E *Plathymenia reticulata* Benth. (Leguminosae – Mimosoideae). **Rev. Bras. Bot.**, 20: (2), p. 185-195, 1997.

MENEZES, N. L. de; SILVA, D. da C. e PINNA, G. F. de A. M. de. **Folha**. In: Appezzato-da-Glória, B. e Carmello-Guerreiro, S. M. Viçosa, p. 303-325, 2003.

MORAIS, H.; MARUR, C. J.; CARAMORI, P. H.; RIBEIRO, A. M. de A. e GOMES, J. C. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. **Pesq. agropec. bras.**, 38 : (10), p. 1131-1137, 2003.

MORAIS, H.; MEDRI, M. E.; MARUR, C. J.; CARAMORI, P. H., RIBEIRO, A. M. de A. e GOMES, J. C. Modifications on leaf anatomy of *Coffea arabica* caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). **Brazilian Archives of Biology and Tecnology**, 47: (6), p. 863-871, 2004.

MORRETES, B. L. e FERRI, M. G. Contribuição ao estudo da anatomia de folhas de plantas do cerrado. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP**, 16: p. 7-70, 1959.

NAKAJIMA, J. N.; SOARES, L. H.; MEDRI, M. E.; GOLDENBERG, R. e CORREA, G. T. Composição florística e fitossociologia do componente arbóreo das florestas ripárias da Bacia do Rio Tibagi: 5. Fazenda Monte Alegre, Município de Telêmaco Borba, Paraná. **Arq. Biol. Tecnol.**, 39 : (4), p. 933-948, 1996.

NEVES, O. S. C.; SÁ, J. R. de e CARVALHO, J. de. Crescimento e sintomas visuais de deficiências de micronutrientes em umbuzeiros. **Rev. bras. Frutic.**, 26 : (2), p. 306-309, 2004.

NULTSCH, W. **Botânica Geral**. 10. ed. Artmed, Porto Alegre. 2000.

- NYGREN, M. e KELLOMAKI, S. Effect of shading on leaf structure and photosynthesis in young firches, *Betula pendula* Roth. and *B. pubescens* Ehrh. **Forest Ecology and Management**. Amsterdam, 7: p. 119-132, 1983/1984.
- OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K. e HIROSE, T. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? Blackwell Publishing Ltd, **Plant, Cell and Environment**, 26 : p. 505-512, 2003.
- PAIVA, E. A. S.; ISAIAS, R. M. dos S.; VALE, F. H. A. e QUEIROZ, C. G. de S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. Purpurea Boom (Commelinaceae) Leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, 46 : (4), p. 617-624, 2003.
- PAIVA, L. C. e GUIMARÃES, R. J. Efeitos dos níveis de irradiância sobre a anatomia foliar de mudas de cafeeiros (*Coffea arabica* L.). In: Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, 27, 2001. Uberaba, MG. **Resumos...** Uberaba: MA/Procafé, pp. 110-112, 2001.
- RAVEN, P. H.; Evert, R. F. e Eichhorn, S. E. **Biologia Vegetal**. 6. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2001.
- RAWITSCHER, F. **Elementos Básicos de Botânica**: introdução ao estudo da botânica. 6. ed. Nacional, São Paulo, 1972.
- READ, J. e SANSON, G. D. Characterizing sclerophyll: the mechanical properties of a diverse range of leaf types. **New Phytologist**, p.160 : 81-99, 2003.
- RICKLEFS, R. E. **A Economia da Natureza**. Tradução: Pedro P. de Lima e Silva & Patrícia Mousinho. 5. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 2003.
- RIJKERS, T.; PONS, T. L. e BONGERS, F. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. **Ecological Society**, 14 : p. 77-86, 2000.
- SALATINO, A.; MONTENEGRO, G. e SALATINO, M. L. F., Microscopia eletrônica de varredura de superfícies foliares de espécies lenhosas do cerrado. **Rev. Bras. Bot.**, 9: p. 117-124, 1986.
- SARRACINO, J. H.; MERRITT, R. e CHIN, C. K. Morphological anphysiological characteristics of *Leea coccinea rubra* in responde to light flux. **Hortscience**, Alexandria, 27 : (5), p. 400-403, 1992.
- SCHLICHTING, C. D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 17 : p. 667-693, 1986.
- SHIRLEY, H. L. The influence of light intensity and light quality upon the growth of plants. **American Journal of Botany**, New York, 16: p. 358-389, 1929.
- SOUZA, L. A. **Morfologia Anatomia Vegetal**. UEPG, Ponta Grossa, pp. 125-150, 2003.

- SOUZA, R. P. e VÁLIO, I. F. M. Leaf optical properties as affected by shade in saplings of six tropical tree species differing in successional status. **Braz. J. Physiol.**, 15 : (1), p.49-54, 2003.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S. e BERYLIN, G. P. Leaf anatomical responses to light in leaf tropical Moraceae of different successional status. **Am. J. Botany**, 81 : (12), p. 1572-1591, 1994.
- SULTANA, N.; IKEDA, T. e ITOH, R. Effect of NaCl salinity on photosynthesis and dry matter accumulation in developing rice grains. **Environmental and Experimental Botany**, Kidling, 42, p. 211-220, 1999.
- SUPURR, S. H. e BARNES, B. V. **Forest tree variability and diversity**. In: forest Ecology. Ronald Press company, 2. ed. New York, pp. 15-54, 1973.
- SYVERTSEN, J. P.; Lloyd, J.; MCCONCHIE, C.; KRIEDEMANN, P. E. e FARQUHAR, G. On the relationship between leaf anatomy e CO<sub>2</sub> diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant Cell Environ.** 18 : p. 149-157, 1995.
- TAIZ, L. e ZEIGER, E., **Fisiologia Vegetal**. 3. ed. Artmed, Porto Alegre, 2004.
- TINOCO, C. O. e VASQUEZ-YANES, C. **Diferencias en poblaciones de Piper hispidum bajo condiciones de luz contrastante en una selva alta perennifolia**. In: WHATELY, J. M. and WHATELY, F. R. A luz e a vida das plantas. EPU-EDUSP. São Paulo. p. 101. (temas de biologia, 30), 1982.
- VIDAL, W. N.; VIDAL, M. R. R. **Organografia**. 4. ed. UFV, Minas Gerais. 2000.
- VOGELMANN, T. C. e MARTIN, G., The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. **Plant, Cell Environ.**, 16, p. 65-72, 1993.
- VOLTAN, R. B. Q.; FAHN, J. I. and CARELLI, M. L. C. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Rev. Bras. Fisiol. Veg.**, 4: p. 99-105, 1992
- WALDHOFF, D. e FURCH, B.. Leaf morphology and anatomy in eleven tree species from Central Amazonian floodplains (Brazil). **Amazoniana**, Kiel XVII (1/2) : p. 79-94, 2002.
- WIEBEL, J.; CHACKO, E. K.; DOWNTOWN, W. J. S. e LUDDERS, P. Influence of irradiance on photosynthesis, morphology and growth of mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) seedlings. **Tree Physiology**, Vitoria, 14 : (3), p. 263-274, 1994.
- WITKOWSKI, E. T. F. e LAMONT, B. B. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, Berlin, 88 : p. 486-493, 1991.
- WRIGHT, S. J. **Phenological responses to seasonality in tropical forest plants**. In: Mulkey, S. S.; Chazdon, R. L.; Smith, A. P. (eds) Tropical forest plant ecophysiology. Chapman & Hall, New York, pp. 440-460, 1996.

WRIGHT, S. J. e VAN SHAIK, C. P. Light and the phenology of tropical trees. **Am. Nat.**, 143: p. 192-199, 1994.

WYLIE, R. B. Principles of foliar organization shown by sunshade leaves from ten species of deciduos dicotyledons trees. **American Journal of Botany**, 38: p. 355-361, 1951.

XU, H. L.; GAUTHIER, L. e GOSSELIN, A. Photosynthetic responses of greenhouse tomato plants to high solution electrical conductivity and low soil water content. **Journal of Horticultural Science**, 69, p. 821-832, 1994.