

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

WILLYAM DE LIMA VIEIRA

**VARIAÇÕES ESTRUTURAIS FOLIARES DE QUATRO ESPÉCIES ARBÓREAS  
EM DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO NUM REMANESCENTE DE  
FLORESTA OMBRÓFILA MISTA**

CURITIBA  
2011

WILLYAM DE LIMA VIEIRA

**VARIAÇÕES ESTRUTURAIS FOLIARES DE QUATRO ESPÉCIES ARBÓREAS  
EM DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO NUM REMANESCENTE DE  
FLORESTA OMBRÓFILA MISTA**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Botânica, Área de Concentração em Estrutura e Fisiologia do Desenvolvimento Vegetal, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como requisito à obtenção do título de Mestre em Botânica.

Orientadora: Dra. Maria Regina T. Boeger  
Co-orientadores: Dra. Alessandra Ike Coan  
Me. Nelson Luiz Cosmo

CURITIBA  
2011



Ministério da Educação  
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ  
Setor de Ciências Biológicas  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM  
BOTÂNICA



**“VARIÇÕES ESTRUTURAIS FOLIARES DE QUATRO  
ESPÉCIES ARBÓREAS EM DOIS ESTÁGIOS DE  
DESENVOLVIMENTO NUM REMANESCENTE DE  
FLORESTA OMBRÓFILA MISTA”**

por

**WILLYAM DE LIMA VIEIRA**

Dissertação aprovada como requisito parcial  
para obtenção do grau de Mestre no Programa  
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão  
formada pelos Professores

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Maria Regina Torres Boeger (UFPR) - PRESIDENTE

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Claudia Franca de Barros (IBRJ)

Prof<sup>a</sup> Dr<sup>a</sup> Sandra Maria Alvarenga Gomes (UFPR)

Curitiba, 24 de fevereiro de 2011.

Aos meus pais, Radamés e Maria Cristina.  
Aos meus irmãos, Bruno e Rafael.  
Aos meus avós, Nair e Ivan, Zulmira, João (*in memoriam*).  
À Luciana.  
Por todo o amor e apoio em todos os  
momentos desta importante etapa em minha vida.

## **AGRADECIMENTOS**

A Deus, pela vida, bênção e proteção.

À professora Maria Regina Boeger, pela orientação, apoio, incentivos e confiança.

À professora Alessandra Ike Coan e ao doutorando Nelson Luiz Cosmo pela co-orientação e apoio.

Aos meus pais, Radamés e Maria Cristina, meus irmãos Bruno e Rafael, minha avó Nair, por todo amor, carinho, incentivo e apoio.

A Luciana Martins Ribeiro por todo amor e apoio durante minha ausência. Obrigado por toda sua paciência, carinho e presença nos momentos que mais precisei de você.

Aos meus amigos e professores Gustavo e Silvério, por toda amizade, apoio, incentivo.

Aos amigos, Guilherme, Leandro, Rafael, Fabrício e Frank, pela amizade, companheirismo e pela colaboração na realização deste trabalho.

Aos amigos Daniel e Maite, pelas maravilhosas conversas, de apoio e incentivo.

Aos meus amigos Ederson, Kaoli e Andrei por toda amizade, convivência e por todos momentos de conversas e risadas.

A todos os colegas de pós-graduação, pela amizade, companheirismo e colaboração recebida durante o curso.

A minha grande amiga Sikandra-Lis Silveira, por toda amizade e ajuda, contribuindo no desenvolvimento do trabalho.

Aos meus colegas de laboratório, Alessandra, Ana Paula, Andressa, Bianca, Carol Helena, Carol Sereneski, Edimar, Márcia e Letícia por todos os momentos de alegria e de apoio. Obrigado por tornarem os dias em Curitiba menos solitários e muito mais divertidos.

Aos professores e a coordenação do curso, por toda ajuda, motivação e contribuição com o desenvolvimento deste estudo.

Aos funcionários do Departamento de Botânica pela ajuda na execução deste trabalho.

À CAPES, pela concessão da bolsa de estudos.

## RESUMO

As espécies arbóreas, durante o seu crescimento, sofrem ajustes morfológicos e anatômicos devido às variações microclimáticas ao longo do gradiente vertical a que são impostas. O objetivo deste estudo foi analisar comparativamente as variações morfológicas e anatômicas das folhas de quatro espécies arbóreas tolerantes à sombra de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista em dois estágios de desenvolvimento. Pretendeu-se investigar se as espécies dentro de um mesmo estágio de desenvolvimento apresentam as mesmas características morfológicas, uma vez que se encontram sob as mesmas condições microclimáticas. As folhas foram coletadas num remanescente de Floresta Ombrófila Mista, pertencente à Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR (25°26'53"S e 49°14'26"W). Foram selecionadas as espécies *Allophylus edulis* (St.-Hil.) Radlk (Sapindaceae), *Casearia sylvestris* Sw. (Salicaceae), *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae) e *Luehea divaricata* Mart. (Malvaceae), em dois estágios de desenvolvimento: estágio jovem e estágio adulto. A altura e o diâmetro do caule na altura do peito (DAP) e do colo foram medidos em indivíduos arbóreos adultos e jovens respectivamente. Em cada indivíduo arbóreo, folhas entre o terceiro e sexto nó, sentido ápice-base foram coletadas para avaliação das seguintes características morfológicas: massa seca, área, área foliar específica, comprimento da lâmina, largura da lâmina, razão comprimento/largura, densidade, densidade estomática, espessura total da lâmina, espessura da epiderme das faces adaxial e abaxial, espessuras do parênquima paliçádico e esponjoso e razão espessura parênquima esponjoso/paliçádico. Os resultados mostraram que entre os estágios de desenvolvimento as quatro espécies apresentaram maiores valores para área foliar específica e a razão parênquima esponjoso/paliçádico no estágio jovem e maiores valores para densidade estomática, espessura total da lâmina e espessura do parênquima paliçádico no estágio adulto. A análise dos componentes principais mostrou que as espécies não apresentaram o mesmo padrão entre os estágios e que os dois primeiros componentes, área foliar específica e a área foliar, explicaram 77% da variância total no estágio adulto e massa seca foliar e área foliar específica explicaram 74% da variância, no estágio jovem. O índice de plasticidade mostrou que *L. divaricata* apresentou maior plasticidade tanto para as variáveis morfológicas e anatômicas e *A. edulis* apresentou o menor índice de plasticidade. Os resultados obtidos nesse estudo indicaram que as folhas das espécies estudadas apresentaram diferentes estratégias, frente aos fatores ambientais atuantes em cada estágio de desenvolvimento.

Palavras-chave: Morfologia foliar. Anatomia foliar. Floresta com Araucária. Intensidade luminosa.

## ABSTRACT

The tree species during their growth have morphological and anatomical adjustments due to the microclimatic variations along the vertical gradient that they are imposed to. The aim of this study was to analyze the morphological and anatomical variations of the leaves of four shade tolerant species from a Araucaria Forest fragment, in two stages of development. The objective of this study is to investigate if the species within the same stage of development present the same morphological characteristics, under the same microclimatic conditions. The leaves were collected in a fragment of Araucaria Forest, which belongs to the Federal University of Parana, Curitiba, PR (25°26'53"S e 49°14'26"W). Four species were selected: *Allophylus edulis* (St.-Hil.) Radlk (Sapindaceae), *Casearia sylvestris* Sw (Salicaceae), *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae) *Luehea divaricata* Mart. (Malvaceae) at: young and adult stages. The height and diameter of the stem at breast height (DBH) and at collar height were measured in young and adult trees respectively. For each individual tree, leaves between the third and sixth node (apex-base direction) were collected to measure the following morphological traits: dry mass, area, specific leaf area, blade length, blade width, length / width ratio, density, stomata density, total leaf thickness, thickness of the adaxial and abaxial epidermis, palisade and spongy parenchyma thickness, spongy /palisade ratio. The results showed that between the two developmental stages the four species showed higher values for specific leaf area and the spongy/palisade ratio in the young stage and higher values for stomata density, total leaf thickness and thickness of palisade parenchyma in the adult stage. The analysis of the principal components showed that the species did not show the same pattern between stages; the specific leaf area and leaf area explained 77% of the total variance in the adult stage and leaf dry mass and specific leaf area explained 74 % of the variance in the young stage. The plasticity index of *L. divaricata* showed greater plasticity for morphological and anatomical characteristics and *A. edulis* showed the lower index. The results of this study indicated that the leaves of these species showed different strategies depending on the environmental factors of each stage of development.

Key words: Leaf morphology. Leaf anatomy. Araucaria Forest. Light intensity.

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO, MUNICÍPIO DE CURITIBA, PARANÁ, BRASIL.....	13
FIGURA 2 - DIAGRAMA CLIMÁTICO DA CIDADE DE CURITIBA, PR NO ANO DE 2009.....	14
FIGURA 3 - PLANTAS JOVENS NO SUB-BOSQUE DE UM REMANESCENTE DE FLORESTA OMBRÓFILA MISTA MONTANA.....	18
FIGURA 4 - ASPECTO DO DOSSEL DOS INDIVÍDUOS ADULTOS DAS ESPÉCIES ESTUDA EM UM REMANESCENTE DE FLORESTA OMBRÓFILA MISTA MONTANA.....	19
FIGURA 5 - ANÁLISE DOS COMPONENTES PRINCIPAIS DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DOS INDIVÍDUOS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, NO ESTAGIO ADULTO.....	28
FIGURA 6 - ANÁLISE DOS COMPONENTES PRINCIPAIS DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DOS INDIVÍDUOS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, NO ESTAGIO JOVEM.....	29
FIGURA 7 - SECÇÕES TRANSVERSAIS FOLIARES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS EM DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO.....	32

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DA RADIAÇÃO FOTOSSINTETICAMENTE ATIVA (PAR) DOS DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO.....	14
TABELA 2 - VALORES MÉDIOS DA ALTURA (m) E DIÂMETRO DO CAULE À ALTURA DO COLO (DC) E/ DIÂMETRO DO CAULE À ALTURA DO PEITO (DAP, cm) DOS INDIVÍDUOS JOVENS E ADULTOS.....	20
TABELA 3 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS ESPÉCIES POR ESTÁGIO DE DESENVOLVIMENTO.....	23
TABELA 4 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS ESPÉCIES EM DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO. ....	24
TABELA 5 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DAS CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS DAS ESPÉCIES POR ESTÁGIO DE DESENVOLVIMENTO.....	25
TABELA 6 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DAS CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS DAS ESPÉCIES EM DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO.....	26
TABELA 7 - COMPONENTES PRINCIPAIS DA MATRIZ DE CORRELAÇÃO ENTRE AS MEDIDAS DAS FOLHAS DAS ESPÉCIES NO ESTÁGIO JOVEM.....	27
TABELA 8 - COMPONENTES PRINCIPAIS DA MATRIZ DE CORRELAÇÃO ENTRE AS MEDIDAS DAS FOLHAS DAS ESPÉCIES NO ESTÁGIO ADULTO.....	27
TABELA 9 - ÍNDICE DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA (IP) DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS E ANATÔMICAS DAS QUATRO ESPÉCIES ESTUDADAS.....	30

## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO.....</b>	<b>10</b>
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS .....</b>	<b>13</b>
<b>3 RESULTADOS .....</b>	<b>20</b>
<b>4 DISCUSSÃO .....</b>	<b>33</b>
<b>5 CONCLUSÕES.....</b>	<b>40</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>41</b>

## 1 INTRODUÇÃO

Nas florestas ombrófilas tropicais e sub-tropicais, com o seu mosaico de diferentes intensidades luminosas desde sub-bosques sombreados até clareiras formadas pela queda das árvores, ocorrem espécies arbóreas que possuem diferentes requerimentos de luz para o processo de regeneração natural e apresentam diferentes amplitudes de tolerância ao sombreamento (VALLADARES *et al.*, 2000). De uma maneira geral, as espécies intolerantes à sombra possuem altas taxas de crescimento e rápido “leaf turnover”, enquanto que as espécies tolerantes à sombra exibem baixas taxas de crescimento e baixo “leaf turnover” (VALLADARES *et al.*, 2000; VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

A tolerância das espécies vegetais à sombra é considerada um importante paradigma para o entendimento dos processos sucessionais e a dinâmica de florestas temperadas e tropicais (POORTER, 2009). Apesar do conhecimento sobre tolerância das plantas à sombra remontar desde o século 18, ainda existem controvérsias sobre quais são as principais características das espécies tolerantes (NIINEMETS, 2006). Alguns autores consideram que o conhecimento sobre as adaptações à condição de sombra baseia-se principalmente no desenvolvimento das plântulas e que os padrões observados são influenciados pela variação interespecífica do tamanho da semente (SACK; GRUBB, 2001; VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

As plantas tolerantes à sombra geralmente possuem sementes maiores e com maior quantidade de reserva, apresentando também maior alocação de biomassa nas folhas e maior área foliar por unidade de massa, além de estratégias para evitar o auto-sombreamento (POPMA; BONGERS, 1988; KOHYAMA, 1991; OSUNKOYA *et al.*, 1994; STERCK, 1997). De maneira geral, durante o crescimento destas plantas as folhas passam por ajustes morfológicos, fisiológicos ou bioquímicos para compensar as diferenças das condições ambientais (BAZZAZ; PICKET, 1980).

A luz é considerada um dos fatores mais limitantes para a sobrevivência e crescimento das plantas (CHAZDON; FETCHER, 1984; CHAZDON, 1988; KIRA; YODA, 1989). Em florestas tropicais, é comum que, apenas um a dois por cento da radiação sobre o dossel atinge o solo (CHAZDON, 1988; CLARK *et al.*, 1996). Em

florestas ombrófilas, essa dinâmica de luz pode ser crítica para o sucesso do crescimento e desenvolvimento das espécies vegetais tolerantes à sombra, fazendo com que as plantas desenvolvam diferentes estratégias, tanto temporais quanto espaciais para a sua sobrevivência (BLOOR; GRUBB, 2004).

A hipótese do ganho de carbono (GIVNISH, 1988) define tolerância das plantas à sombra como a maximização da captura de luz e do uso na fotossíntese em relação à minimização dos custos de respiração para sobrevivência. Entretanto, a tolerância à sombra é associada com um grande número de atributos e, apesar de muitas plantas tolerarem condições de baixa luminosidade, somente uma fração delas podem se reproduzir sob essas condições (VALLADARES; NIINEMETS, 2008).

Os estudos recentes incluem o reconhecimento da importância da arquitetura da copa das árvores, da fenologia foliar, da plasticidade fenotípica e da ontogenia, além da identificação de múltiplos fatores que afetam tal tolerância (VALLADARES; NIIMETES, 2008). As plantas possuem a capacidade de ajuste morfológico e fisiológico a uma condição particular de luz por aclimação ou devido à plasticidade fenotípica (SCHLICHTING, 1986; SULTAN, 1995, 2003).

As espécies com grande potencial de plasticidade apresentam vantagens adaptativas, visto que as mudanças produzidas podem facilitar a exploração de novos nichos, resultando no aumento da tolerância às diversas condições de luz. (GRATANI *et al.*, 2003). A plasticidade fenotípica é um importante elemento para entender as respostas das populações naturais às pressões seletivas de ambientes variáveis e pode explicar as diferenças na distribuição ecológica e geográfica de taxa filogeneticamente próximos (VALLADARES *et al.*, 2000, GIVNISH, 2002).

A área foliar, massa seca, área específica foliar, densidade estomática e espessura da lâmina são exemplos de características morfológicas altamente plásticas em relação à variação de luz (GOULD, 1993; KLICH, 2000; BOEGER; ALVES; NEGRELLE, 2004). Alguns autores procuram determinar, como estas características podem ser utilizadas como indicadores de taxas de crescimento potencial relativo ( $RGR_{max}$ ) (GARNIER; LAURENT, 1994) e de estratégias de uso-recurso (VENDRAMINI *et al.*, 2002). Entre as características morfológicas das folhas, a espessura e a área específica foliar têm sido as mais utilizadas (WITKOWSKI; LAMONT, 1991; GARNIER; LAURENT, 1994; VENDRAMINI *et al.*,

2002) como indicadores fisionômicos de formações florestais (ACKERLY *et al.*, 2000; WRIGHT *et al.*, 2004)

Ao longo do gradiente vertical, os indivíduos de espécies arbórea devem percorrer um longo percurso até atingir os estratos mais altos, enfrentando uma grande variação das condições ambientais como luz, temperatura e umidade. Tais condições também variam conforme o tipo de floresta e seu estágio sucessional. A abertura de clareiras, apesar de ser importante para facilitar a regeneração natural, nem sempre ocorre. Muitos indivíduos necessitam se ajustar às condições heterogêneas de luz no sub-bosque e isso se expressa na morfologia foliar (NIINEMETS, 2006). No entanto, esse ajuste gradual da morfologia foliar ao longo do gradiente vertical tem sido pouco explorado por parte dos pesquisadores. Os estudos existentes sobre morfologia foliar versus gradiente vertical investigam, principalmente, plântulas e indivíduos de dossel, comparativamente (RIJKERS; PONS; BONGERS, 2000; ENGLAND; ATTIWILL, 2006; BEAUMONT; BURNS, 2009; SANCHES *et al.*, 2010).

Em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista, quatro espécies arbóreas tolerantes à sombra foram selecionadas a partir de estudo fitossociológico prévio na área (RONDON NETO *et al.*, 2002). As espécies selecionadas foram *Allophylus edulis* (St.-Hil.) Radlk (Sapindaceae), *Casearia sylvestris* Sw. (Salicaceae), *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae) e *Luehea divaricata* Mart. (Malvaceae).

Neste contexto, este estudo teve os seguintes objetivos: 1) analisar comparativamente as variações morfológicas e anatômicas das folhas de quatro espécies arbóreas tolerantes à sombra, em dois estágios de desenvolvimento em um fragmento de Floresta Ombrófila Mista; 2) quantificar as características morfo-anatômicas, de acordo com o índice de plasticidade. Espera-se que as espécies apresentem um alto índice de plasticidade, nos dois estágios de desenvolvimento, devido à complexidade de interações entre as variáveis morfológicas e as características inerentes de cada espécie.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo: as coletas foram realizadas em um remanescente de Floresta Ombrófila Mista Montana denominado “Capão do Tigre”, localizado no Campus III, Jardim Botânico, da Universidade Federal do Paraná, ( $25^{\circ}26'53''\text{S}$  e  $49^{\circ}14'26''\text{W}$ ), no perímetro urbano de Curitiba, PR. Esse remanescente possui aproximadamente 15 ha, em estágio médio a avançado de sucessão ecológica. Conforme estudo fitossociológico realizado por Rondon neto *et al.* (2002), as espécies com maior valor de importância na área são *Casearia sylvestris*, *Allophylus edulis*, *Luehea divaricata*, *Araucaria angustifolia*, *Cupania vernalis* e *Ocotea carymbosa*. O clima é do tipo Cfb, na classificação de Köppen, considerado subtropical úmido mesotérmico com verão fresco e inverno com geadas frequentes, sem estação seca (MAACK, 1981). Os solos são do tipo Cambissolo e nas regiões mais drenadas predominam os Podzólicos (RONDON NETO *et al.*, 2002).

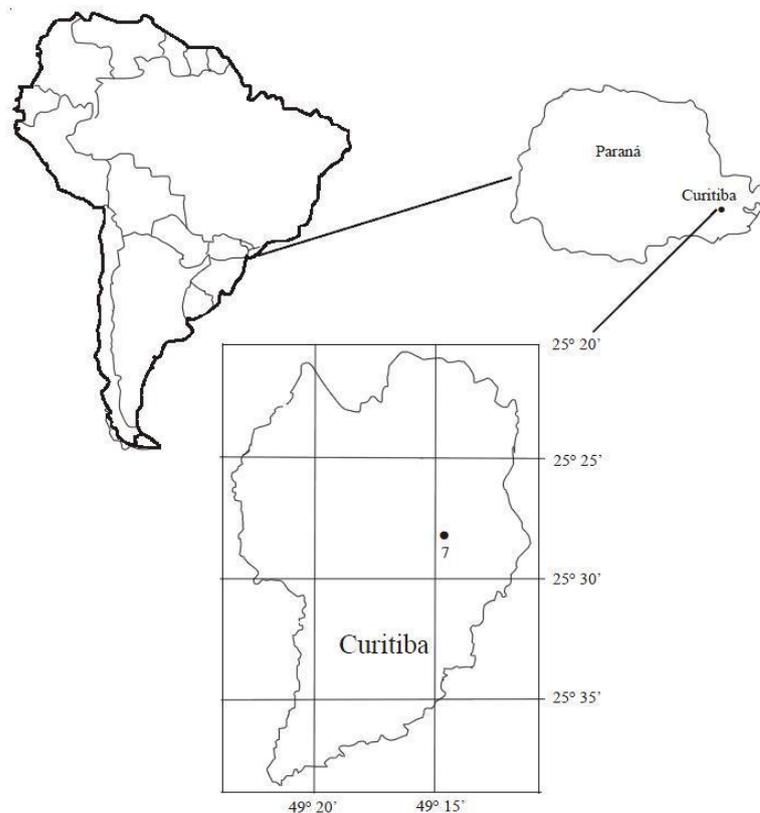


FIGURA 1 – LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO, MUNICÍPIO DE CURITIBA, PARANÁ, BRASIL. 7 REMANESCENTE DE FLORESTA OMBRÓFILA MISTA MONTANA (CAPÃO DO TIGRE) (BORGIO; SILVA, 2003).

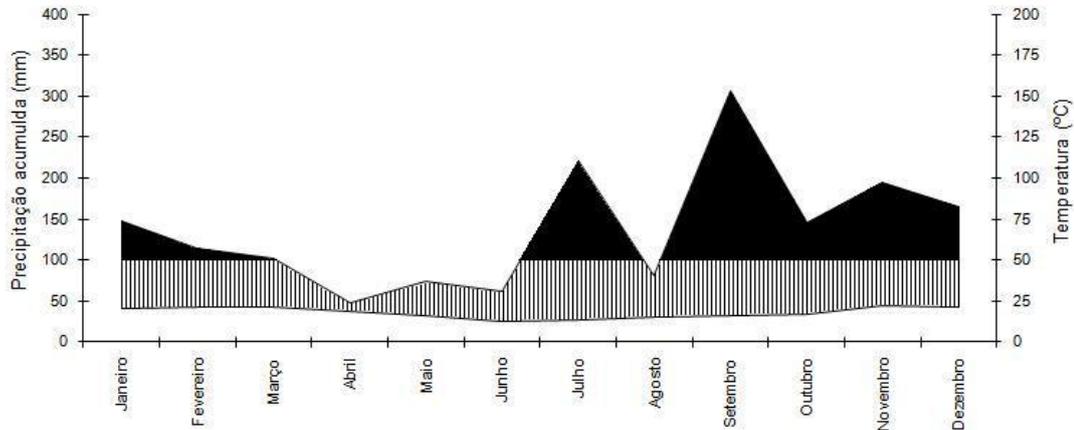


FIGURA 2 - DIAGRAMA CLIMÁTICO DA CIDADE DE CURITIBA, PR NO ANO DE 2009. PERÍODO HÍDRICO: EXCEDENTE ■■■■ E REPOSIÇÃO/PERDA DE ÁGUA NO SOLO IIIII.

A temperatura média anual de Curitiba para o ano de 2009 foi de 17,9°C, sendo 22,2°C a maior temperatura média, no mês de novembro, e 12,5°C a menor, no mês de junho. As respectivas médias anuais de umidade relativa do ar e de precipitação foram de 81% e 1662 mm. O mês de setembro apresentou maior precipitação média, com 307,4 mm e o mês de abril a menor, com 48 mm, de acordo com os dados fornecidos pelo SIMEPAR (Instituto Tecnológico SIMEPAR, PR) (Figura 2).

A intensidade luminosa de cada estágio de crescimento foi estimada utilizando um “light meter” Li-250A (LICOR, USA), onde as medidas foram obtidas ao meio-dia, durante os períodos de coleta (Tabela 1).

TABELA 1 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DA RADIAÇÃO FOTOSSINTETICAMENTE ATIVA (PAR) DOS DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO (n = 10).

ESTÁGIOS	RADIAÇÃO FOTOSSINTETICAMENTE ATIVA	
	$\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$	%
Jovem	36,21 ± 32,64	1,60
Adulto	73,66 ± 22,79	3,25

As espécies foram selecionadas a partir do Valor de Importância (VI) e Densidade (número de indivíduo/ha). Para o estágio jovem, foram selecionados indivíduos com até 2 m de comprimento e para o estágio adulto, foram selecionados indivíduos acima de 8 m de altura.

*Allophylus edulis* (St.-Hil.) Radlk (Sapindaceae), conhecida como vacum, é uma espécie com folhas compostas trifolioladas, filotaxia alterna, semidecídua e seletiva higrófita, comum no interior de florestas primárias situadas em solos úmidos. Ocorre também em capoeiras, capoeirões e florestas mais abertas situadas sobre solos rochosos, com ampla distribuição geográfica compreendendo a Guiana, Bolívia, Paraguai, Uruguai e Argentina. Em território brasileiro é característica da Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Decidual e Floresta Estacional Semidecidual (REITZ, 1980). Na área de estudo, ocupa a segunda posição em Valor de importância (VI) 30,52, com densidade absoluta de 203 indivíduos/ha e dominância de 56,32 m<sup>2</sup>/ha (RONDON NETO et al. 2002) (Figura 3 e 4 – A).

*Casearia sylvestris* Sw. (Salicaceae) conhecida como guaçatunga, possui folhas simples, alternas. É uma espécie perenifólia, que ocorre em sub-bosques, menos frequente na floresta pluvial, sendo rara na floresta estacional semidecídua. Está presente também nas formações secundárias, como capoeiras e capoeirões. Apresenta-se bastante dispersa, ocorrendo desde o México até o sul da Argentina. No Brasil, ocorre em todo território, sendo mais frequente na região sul do país (REITZ, 1980). É a espécie com maior VI (30,51) na área de estudo, com densidade absoluta 317 indivíduos/ha e dominância de 32,54 m<sup>2</sup>/ha (RONDON NETO et al. 2002) (Figura 3 e 4 – B).

*Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae), possui folhas compostas com até 18 folíolos, filotaxia alterna. É uma espécie semidecídua, que ocorre tanto no interior de florestas primárias como em todos os estágios das formações secundárias. É conhecida como comboatá e é encontrada desde o litoral, Floresta Atlântica, na Floresta com Araucária, até a floresta latifoliada da Bacia do Alto Uruguai, onde em geral é menos frequente (REITZ, 1980). Na área de estudo ocupa a quinta posição em VI (12,77), com densidade de 125 indivíduos/ha e dominância de 0,51 m<sup>2</sup>/ha (RONDON NETO et al. 2002) (Figura 3 e 4 – C).

*Luehea divaricata* Mart. (Malvaceae), popularmente conhecida como açoita-cavalo, possui folhas simples, filotaxia alterna, glabras na face superior e densamente pubescentes e de cor esbranquiçada na face inferior. É uma espécie

decídua, característica das florestas aluviais. Ocorre desde o sul da Bahia até o Rio Grande do Sul, em florestas semidecíduais (REITZ, 1980). Ocupa a terceira posição em VI 26,89 na área, com densidade absoluta 183 indivíduos/ha e dominância 47,72 m<sup>2</sup>/ha (RONDON NETO et al. 2002) (Figura 3 e 4 – D).

As coletas foram realizadas nos meses de outubro de 2009 a janeiro de 2010. Para cada indivíduo das quatro espécies, foram medidos a altura total com vara graduada e o diâmetro do caule à altura do peito (DAP), no estágio adulto (n = 10) e o diâmetro do caule à altura do colo no estágio jovem (n = 15), com fita métrica. Para o estágio adulto foram selecionados indivíduos componentes do dossel (dominantes e codominantes).

Para cada espécie foram amostrados quinze indivíduos no estágio jovem, onde foram coletadas cinco folhas, entre o 3º e 6º nós a partir do ápice, por indivíduo (n = 75). Para o estágio adulto, foram amostrados 10 indivíduos de cada espécie e dez folhas, entre o 3º e 6º nós a partir do ápice, por indivíduo (n = 100). No caso de folhas compostas (*A. edulis* e *C. vernalis*) os folíolos medianos, foram coletados os quais foram interpretados como folhas simples (BOEGER *et al.*, 2006).

A espessura das folhas frescas foi medida com um paquímetro digital, utilizada para o cálculo da densidade foliar e posteriormente, as mesmas folhas foram secas em estufa a 65°C até obter peso constante. Para todas as folhas o comprimento da lâmina foliar (CLF, mm) e largura da lâmina foliar (LLF, mm) foram medidos com auxílio de paquímetro digital. A relação entre o comprimento e largura da lâmina foliar foi dada pela razão entre as duas variáveis (CLF/LLF mm mm<sup>-1</sup>).

A massa seca das folhas (MSF, g) foi mensurada em balança analítica Celtac. A área foliar (cm<sup>2</sup>) foi calculada a partir da imagem digitalizada em scanner de mesa, com o programa Sigma Scan PRO (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA) e a área foliar específica (AFE, cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>) estimada pela relação área foliar/massa seca.

A densidade foliar (DF, g cm<sup>-3</sup>) foi calculada pela razão de  $DF = MEF \cdot 1/ESP$ , onde MEF = massa específica foliar (g cm<sup>2</sup>) e ESP = espessura. A densidade estomática foi obtida por modelagem com esmalte sintético incolor na face abaxial da epiderme na região mediana dos folíolos e/ou folhas previamente desidratadas em estufa. As modelagens foram montadas entre lâmina e lamínula com água. As densidades estomáticas foram estimadas por meio de contagem numa área de 1mm<sup>2</sup>, em microscópio fotônico com câmara clara acoplada.

Para todas as variáveis quantitativas das quatro espécies estudadas foi calculado o índice de plasticidade fenotípica (IP, *sensu* VALLADARES *et al.*, 2000), de acordo com a seguinte fórmula:  $IP = \frac{\text{valor da média máxima} - \text{valor da média mínima}}{\text{valor da média máxima}}$  para cada variável morfológica e anatômica estudada. Este índice varia numa escala de zero a um.

Foram utilizadas duas folhas, por indivíduo, para o estágio jovem e três folhas para o estágio adulto para as análises anatômicas. As folhas foram fixadas em FAA 70 (formaldeído, ácido acético, etanol 70%) (JOHANSEN, 1940) e, posteriormente, conservadas em etanol 70%. Para a montagem de lâminas semipermanentes, o material fixado foi seccionado transversalmente com lâmina de barbear, clarificado em hipoclorito de sódio 10%, corado com azul de Toluidina 1% e montado em gelatina glicerinada (Brito; Alquini, 1996). Nas secções transversais da região mediana dos limbos foliares foram mensuradas as espessuras da epiderme, em ambas as faces, adaxial (EEAD,  $\mu\text{m}$ ) e abaxial (EEAB,  $\mu\text{m}$ ), do parênquima paliçádico (EPP,  $\mu\text{m}$ ), do esponjoso (EPE,  $\mu\text{m}$ ), da espessura total da lâmina foliar (ETL,  $\mu\text{m}$ ) e o diâmetro do elemento de vaso (DEV,  $\mu\text{m}$ ). Para a DEV foram selecionados seis indivíduos e cinco medidas por indivíduo. Com os dados da espessura do parênquima paliçádico e esponjoso foi calculada a razão espessura do parênquima esponjoso/espessura do parênquima paliçádico ( $\mu\text{m } \mu\text{m}^{-1}$ ). As medições foram realizadas em microscópio óptico Olympus CBB, com auxílio de ocular micrometrada.

Os valores médios e respectivos desvios-padrão foram calculados para todas as variáveis quantitativas para as quatro espécies em ambos estágios de desenvolvimento. Para a comparação interespecífica e entre os estágios de desenvolvimento foi realizada uma análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas pelo teste de Tukey, com nível de 5% de probabilidade, através do programa Statistica, versão 7.0 (Statsoft Inc., USA). A análise dos componentes principais (PCA) foi utilizada para determinar a maior variância entre as variáveis quantitativas, usando o programa Past, versão 1,34 (HAMMER, Ø; HARPER; RYAN, 2001).



FIGURA 3 – PLANTAS JOVENS NO SUB-BOSQUE DE UM REMANESCENTE DE FLORESTA OMBRÓFILA MISTA MONTANA: A – *Allophylus edulis*, B – *Casearia sylvestris*, C – *Cupania vernalis* e D – *L. divaricata*.

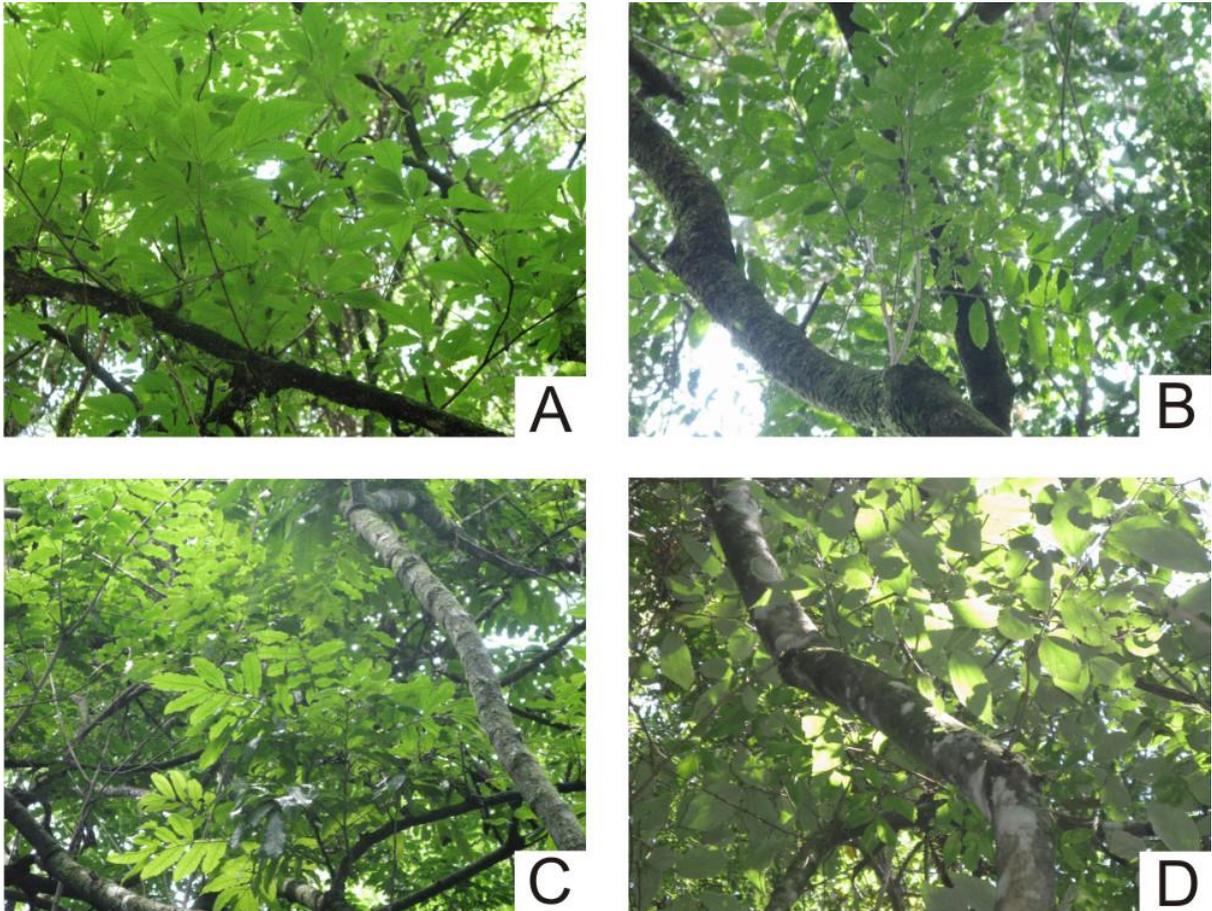


FIGURA 4 – ASPECTO DO DOSSEL DOS INDIVÍDUOS ADULTOS DAS ESPÉCIES ESTUDA EM UM REMANESCENTE DE FLORESTA OMBRÓFILA MISTA MONTANA: A – *Allophylus edulis*, B – *Casearia sylvestris*, C – *Cupania vernalis* e D – *L. divaricata*.

### 3 RESULTADOS

A Tabela 2 apresenta os valores médios de altura total e diâmetro do caule dos indivíduos amostrados. No estágio jovem o valor médio da altura das quatro espécies variou de 1,0 a 1,4 m e o diâmetro do colo variou de 1,2 a 1,6 cm. No estágio adulto, a altura variou de 7,7 a 10,55 m e o DAP variou de 9,7 a 13,6 cm.

TABELA 2 - VALORES MÉDIOS DA ALTURA (m) E DIÂMETRO DO CAULE À ALTURA DO COLO (DC, cm) E/OU DIÂMETRO DO CAULE À ALTURA DO PEITO (DAP, cm) DOS INDIVÍDUOS JOVENS (n=15) E ADULTOS (n=10) ESTUDADOS.

CARACTERÍSTICAS	ESPÉCIES	ESTÁGIOS	
		JOVEM	ADULTO
DAP/DC (cm)	<i>A. edulis</i>	1,53 ± 0,22	9,71 ± 2,07
	<i>C. sylvestris</i>	1,32 ± 0,19	12,87 ± 2,03
	<i>C. vernalis</i>	1,57 ± 0,15	10,38 ± 1,07
	<i>L. divaricata</i>	1,16 ± 0,32	13,57 ± 1,73
ALTURA (m)	<i>A. edulis</i>	1,35 ± 0,22	7,70 ± 0,54
	<i>C. sylvestris</i>	1,35 ± 0,24	10,30 ± 0,67
	<i>C. vernalis</i>	1,31 ± 0,14	9,75 ± 0,26
	<i>L. divaricata</i>	1,03 ± 0,15	10,55 ± 0,60

Na Tabela 3 são apresentados os valores médios das características morfológicas das folhas das espécies estudadas por estágio de desenvolvimento. No estágio jovem, as folhas e folíolos apresentaram uma grande variação morfométrica, sendo que *C. vernalis* foi a espécie que apresentou os maiores valores para MSF, AF, CLF, razão CLF/LLF e densidade estomática. *Luehea divaricata* apresentou os maiores valores de AFE e LLF e *A. edulis* formou as folhas mais densas.

No estágio adulto não foi encontrado o mesmo padrão do estágio jovem. *Luehea divaricata* apresentou os maiores valores para MSF, AF, CLF, LLF e razão CLF/LLF. *Allophylus edulis* apresentou os maiores valores para AFE enquanto que *C. sylvestris* apresentou os maiores valores de DF, razão CLF/LLF e DE.

Comparando-se os estágios jovem e adulto, por espécie, as folhas no estágio adulto de *A.edulis* apresentaram valores menores do que as folhas no estágio jovem para todas as variáveis morfológicas, com exceção da DE e os valores médios de MSF que não apresentaram diferença significativa.

*Casearia sylvestris* apresentou maiores valores médios nas folhas no estágio adulto para DF, razão CLF/LLF e DE, enquanto que *C. vernalis* apresentou os maiores valores médios para DF e DE. Já *L. divaricata* apresentou os maiores valores médios para MSF, AF, DF, CLF, LLF e DE (Tabela 4).

No estágio jovem, a característica anatômica que apresentou maior variação foi a espessura do parênquima esponjoso. Entre as espécies estudadas *C. sylvestris* exibiu os maiores valores médios para ETL, EPE e razão EPE/EPP, enquanto que *C. vernalis* apresentou os maiores valores médios para EPP. Para o DEV, não houve diferença entre as espécies.

No estágio adulto, a característica anatômica que apresentou maior variação foi a espessura total da folha. Entre as espécies, observou-se o mesmo comportamento do estágio jovem, onde *C. sylvestris* exibiu os maiores valores médios para ETL, EPE e razão EPE/EPP. Para a espessura do parênquima paliçádico não houve diferenças entre as folhas de *C. vernalis*, *C. sylvestris* e *L. divaricata*. O DEV apresentou maior valor para *L. divaricata* (Tabela 5).

Comparando-se os estágios, por espécie, observou-se que a espessura média total da lâmina e a EPP aumentaram no estágio adulto em relação ao estágio jovem, enquanto que a razão EPE/EPP diminuiu, do estágio jovem para o estágio adulto, para todas as espécies. Para *C. sylvestris*, os valores médios de EPE foram maiores no estágio jovem, enquanto que em *L. divaricata* EPE apresentou maiores valores médios no estágio adulto (Tabela 6).

A análise dos componentes principais mostrou que os três primeiros componentes, CP1, CP2 e CP3, explicaram 87,2% da variância total no estágio adulto (Tabela 7), enquanto que os CP1, CP2 e CP3 explicaram 88,2% da variância, no estágio jovem (Tabela 8).

No estágio adulto, em CPI (46,33%), as principais variáveis que contribuíram para a distribuição das espécies AF e DF, sendo que essas são inversamente relacionadas (Tabela 7). Em CP2 (31,32%), as variáveis que explicaram a distribuição das espécies forma AFE e DE, que também são inversamente relacionadas (Tabela 7). Em CP1, ocorreu o agrupamento de *A. edulis* e *L. divaricata*

e em CP2, ocorreu o agrupamento de *L. divaricata*, *C. sylvestris* e *C. vernalis* (Figura 5).

No estágio jovem, em relação ao CP1 (43,60%) as principais variáveis que contribuíram para a distribuição das espécies foram MSF e AFE, sendo que essas variáveis são inversamente relacionadas (Tabela 8). Em CP2, (31,53%) as variáveis mais importantes foram DF e AF e também são inversamente relacionadas (Tabela 8). Em CP1, ocorreu o agrupamento de *A. edulis* e *L. divaricata*, enquanto que em CP2, as espécies agrupadas foram *C. sylvestris* e *C. vernalis* (Figura 6).

TABELA 3 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS ESPÉCIES POR ESTÁGIO DE DESENVOLVIMENTO. LETRAS IGUAIS REPRESENTAM MÉDIAS NÃO SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES  $P < 0.05$  TESTE DE TUKEY. (MSF), MASSA SECA FOLIAR; (AF), ÁREA FOLIAR; (AFE), ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA; (DF), DENSIDADE FOLIAR; (CLF), COMPRIMENTO DA LÂMINA FOLIAR; (LLF), LARGURA DA LÂMINA FOLIAR; (DE), DENSIDADE ESTOMÁTICA (n = 75 JOVEM E 100 ADULTO).

ESPÉCIES	ESTÁGIOS	CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS							
		MSF (g)	AF (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	DF (g cm <sup>-3</sup> )	CLF (mm)	LLF (mm)	RAZÃO CCL/LLF	DE (nº. mm <sup>2</sup> )
<i>A. edulis</i>	Jovem	0,09 ± 0,04 <sup>c</sup>	25,55 ± 9,44 <sup>c</sup>	274,34 ± 26,99 <sup>b</sup>	0,69 ± 0,20 <sup>a</sup>	118,58 ± 26,05 <sup>b</sup>	40,14 ± 6,60 <sup>c</sup>	2,95 ± 0,34 <sup>b</sup>	219,39 ± 32,46 <sup>c</sup>
<i>C. sylvestris</i>	Jovem	0,17 ± 0,04 <sup>b</sup>	26,39 ± 4,60 <sup>c</sup>	155,78 ± 17,90 <sup>c</sup>	0,56 ± 0,11 <sup>b</sup>	99,08 ± 9,91 <sup>c</sup>	39,98 ± 3,33 <sup>c</sup>	2,48 ± 0,21 <sup>c</sup>	389,09 ± 96,06 <sup>b</sup>
<i>C. vernalis</i>	Jovem	0,37 ± 0,09 <sup>a</sup>	47,78 ± 9,85 <sup>a</sup>	132,92 ± 22,59 <sup>d</sup>	0,50 ± 0,09 <sup>c</sup>	146,55 ± 18,57 <sup>a</sup>	44,85 ± 4,99 <sup>b</sup>	3,29 ± 0,41 <sup>a</sup>	465,15 ± 74,10 <sup>a</sup>
<i>L. divaricata</i>	Jovem	0,11 ± 0,04 <sup>c</sup>	43,72 ± 11,91 <sup>b</sup>	393,24 ± 66,41 <sup>a</sup>	0,28 ± 0,04 <sup>d</sup>	123,66 ± 18,68 <sup>b</sup>	60,12 ± 9,13 <sup>a</sup>	2,08 ± 0,29 <sup>d</sup>	366,06 ± 54,86 <sup>b</sup>
	Valor F	372,40	114,44	723,99	145,37	77,69	166,30	205,75	168,83
<i>A. edulis</i>	Adulto	0,10 ± 0,03 <sup>c</sup>	22,14 ± 5,88 <sup>c</sup>	226,99 ± 36,20 <sup>a</sup>	0,61 ± 0,10 <sup>c</sup>	108,21 ± 17,13 <sup>b</sup>	38,34 ± 4,95 <sup>b</sup>	2,83 ± 0,35 <sup>b</sup>	382,27 ± 65,04 <sup>d</sup>
<i>C. sylvestris</i>	Adulto	0,13 ± 0,04 <sup>c</sup>	15,30 ± 3,75 <sup>d</sup>	120,16 ± 17,37 <sup>c</sup>	0,73 ± 0,07 <sup>a</sup>	84,60 ± 11,43 <sup>c</sup>	27,52 ± 3,55 <sup>c</sup>	3,10 ± 0,39 <sup>a</sup>	757,27 ± 125,40 <sup>a</sup>
<i>C. vernalis</i>	Adulto	0,27 ± 0,11 <sup>b</sup>	29,35 ± 11,13 <sup>b</sup>	113,02 ± 15,83 <sup>dc</sup>	0,66 ± 0,11 <sup>b</sup>	108,63 ± 22,30 <sup>b</sup>	37,81 ± 6,40 <sup>b</sup>	2,88 ± 0,36 <sup>b</sup>	627,50 ± 113,29 <sup>b</sup>
<i>L. divaricata</i>	Adulto	0,36 ± 0,13 <sup>a</sup>	57,29 ± 19,59 <sup>a</sup>	164,26 ± 38,43 <sup>b</sup>	0,48 ± 0,09 <sup>d</sup>	136,32 ± 24,52 <sup>a</sup>	66,78 ± 12,77 <sup>a</sup>	2,07 ± 0,30 <sup>c</sup>	571,82 ± 122,91 <sup>c</sup>
	Valor F	178,19	244,18	328,98	130,80	117,47	471,87	161,06	202,54

TABELA 4 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DAS ESPÉCIES EM DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO. (MSF), MASSA SECA FOLIAR; (AF), ÁREA FOLIAR; (AFE), ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA; (DF), DENSIDADE FOLIAR; (CLF), COMPRIMENTO DA LÂMINA FOLIAR; (LLF), LARGURA DA LÂMINA FOLIAR; (DE), DENSIDADE ESTOMÁTICA. LETRAS DIFERENTES PARA A MESMA VARIÁVEL (MESMA COLUNA) SIGNIFICAM QUE OS VALORES SÃO ESTATÍSTICAMENTE DIFERENTES ( $p < 0,05$  TESTE DE TUKEY) ( $n = 75$  JOVEM E 100 ADULTO).

CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS									
ESPÉCIES	ESTÁGIOS	MSF (g)	AF (cm <sup>2</sup> )	AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	DF (g cm <sup>-3</sup> )	CLF (mm)	LLF (mm)	RAZÃO CCL/LLF	DE (n <sup>o</sup> . mm <sup>2</sup> )
<i>A. edulis</i>	Jovem	0,09 ± 0,04 <sup>a</sup>	25,55 ± 9,44 <sup>a</sup>	274,34 ± 26,99 <sup>a</sup>	0,69 ± 0,20 <sup>a</sup>	118,58 ± 26,05 <sup>a</sup>	40,14 ± 6,60 <sup>a</sup>	2,95 ± 0,34 <sup>a</sup>	219,39 ± 32,46 <sup>b</sup>
	Adulto	0,10 ± 0,03 <sup>a</sup>	22,14 ± 5,88 <sup>b</sup>	226,99 ± 36,20 <sup>b</sup>	0,61 ± 0,10 <sup>b</sup>	108,21 ± 17,13 <sup>b</sup>	38,34 ± 4,95 <sup>b</sup>	2,83 ± 0,35 <sup>b</sup>	382,27 ± 65,04 <sup>a</sup>
	Valor F	1,37	8,61	90,49	13,26	10,05	2,12	2,25	395,95
<i>C. sylvestris</i>	Jovem	0,17 ± 0,04 <sup>a</sup>	26,39 ± 4,60 <sup>a</sup>	155,78 ± 17,90 <sup>a</sup>	0,56 ± 0,11 <sup>b</sup>	99,08 ± 9,91 <sup>a</sup>	39,98 ± 3,33 <sup>a</sup>	2,48 ± 0,21 <sup>b</sup>	389,09 ± 96,06 <sup>b</sup>
	Adulto	0,13 ± 0,04 <sup>b</sup>	15,30 ± 3,75 <sup>b</sup>	120,16 ± 17,37 <sup>b</sup>	0,73 ± 0,07 <sup>a</sup>	84,60 ± 11,43 <sup>b</sup>	27,52 ± 3,55 <sup>b</sup>	3,10 ± 0,39 <sup>a</sup>	757,27 ± 125,40 <sup>a</sup>
	Valor F	53,15	308,08	175,48	152,07	76,95	556,77	150,19	448,79
<i>C. vernalis</i>	Jovem	0,37 ± 0,09 <sup>a</sup>	47,78 ± 9,85 <sup>a</sup>	132,92 ± 22,59 <sup>a</sup>	0,50 ± 0,09 <sup>b</sup>	146,55 ± 18,57 <sup>a</sup>	44,85 ± 4,99 <sup>a</sup>	3,29 ± 0,41 <sup>a</sup>	465,15 ± 74,10 <sup>b</sup>
	Adulto	0,27 ± 0,11 <sup>b</sup>	29,35 ± 11,13 <sup>b</sup>	113,02 ± 15,83 <sup>b</sup>	0,66 ± 0,11 <sup>a</sup>	108,63 ± 22,30 <sup>b</sup>	37,81 ± 6,40 <sup>b</sup>	2,88 ± 0,36 <sup>b</sup>	627,50 ± 113,29 <sup>a</sup>
	Valor F	38,78	129,51	46,94	105,73	142,68	62,36	47,96	116,54
<i>L. divaricata</i>	Jovem	0,11 ± 0,04 <sup>b</sup>	43,72 ± 11,91 <sup>b</sup>	393,24 ± 66,41 <sup>a</sup>	0,28 ± 0,04 <sup>b</sup>	123,66 ± 18,68 <sup>b</sup>	60,12 ± 9,13 <sup>b</sup>	2,08 ± 0,29 <sup>a</sup>	366,06 ± 54,86 <sup>b</sup>
	Adulto	0,36 ± 0,13 <sup>a</sup>	57,29 ± 19,59 <sup>a</sup>	164,26 ± 38,43 <sup>b</sup>	0,48 ± 0,09 <sup>a</sup>	136,32 ± 24,52 <sup>a</sup>	66,78 ± 12,77 <sup>a</sup>	2,07 ± 0,30 <sup>a</sup>	571,82 ± 122,91 <sup>a</sup>
	Valor F	242,89	28,12	822,67	344,65	13,91	14,75	0,03	182,68

TABELA 5 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DAS CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS DAS ESPÉCIES POR ESTÁGIO DE DESENVOLVIMENTO. LETRAS IGUAIS REPRESENTAM MÉDIAS NÃO SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES P<0.05 TESTE DE TUKEY. (ETL), ESPESSURA TOTAL DA LÂMINA FOLIAR; (EEAD), ESPESSURA DA EPIDERME DA FACE ADAXIAL; (EEAB), ESPESSURA DA EPIDERME DA FACE ABAXIAL; (EPP), ESPESSURA DO PARÊNQUIMA PALIÇÁDICO; (EPE), ESPESSURA DO PARÊNQUIMA ESPONJOSO; (ETL), ESPESSURA TOTAL DA LÂMINA; (DEV) DIÂMETRO DO ELEMENTO DE VASO (n = 30).

CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS								
ESPÉCIES	ESTÁGIOS	ETL (µm)	EEAD (µm)	EEAB (µm)	EPP (µm)	EPE (µm)	RAZÃO EPE/EPP	DEV
<i>A. edulis</i>	Jovem	84,24 ± 9,55 <sup>c</sup>	16,03 ± 1,77 <sup>c</sup>	12,46 ± 1,81 <sup>a</sup>	22,08 ± 3,15 <sup>b</sup>	33,79 ± 6,92 <sup>c</sup>	1,55 ± 0,36 <sup>b</sup>	11,45 ± 2,09 <sup>a</sup>
<i>C. sylvestris</i>	Jovem	141,38 ± 14,88 <sup>a</sup>	19,50 ± 0,00 <sup>a</sup>	9,75 ± 0,00 <sup>b</sup>	22,10 ± 4,39 <sup>b</sup>	89,05 ± 13,96 <sup>a</sup>	4,17 ± 0,98 <sup>a</sup>	12,04 ± 2,16 <sup>a</sup>
<i>C. vernalis</i>	Jovem	107,58 ± 7,00 <sup>b</sup>	19,50 ± 0,00 <sup>a</sup>	9,75 ± 0,00 <sup>b</sup>	29,90 ± 2,47 <sup>a</sup>	48,10 ± 6,24 <sup>b</sup>	1,62 ± 0,24 <sup>b</sup>	11,08 ± 1,60 <sup>a</sup>
<i>L. divaricata</i>	Jovem	61,30 ± 5,47 <sup>d</sup>	17,02 ± 1,84 <sup>b</sup>	8,39 ± 1,66 <sup>c</sup>	13,07 ± 1,88 <sup>c</sup>	23,06 ± 3,59 <sup>d</sup>	1,79 ± 0,32 <sup>b</sup>	12,27 ± 2,97 <sup>a</sup>
	Valor F	358,40	56,99	57,66	146,42	340,44	153,38	1,74
<i>A. edulis</i>	Adulto	98,42 ± 18,58 <sup>c</sup>	16,03 ± 2,02 <sup>b</sup>	10,48 ± 1,40 <sup>a</sup>	36,38 ± 8,91 <sup>b</sup>	35,52 ± 10,49 <sup>c</sup>	0,99 ± 0,22 <sup>cb</sup>	11,37 ± 2,06 <sup>b</sup>
<i>C. sylvestris</i>	Adulto	145,41 ± 19,49 <sup>a</sup>	15,42 ± 1,40 <sup>b</sup>	10,61 ± 1,28 <sup>a</sup>	43,29 ± 8,20 <sup>a</sup>	76,10 ± 13,56 <sup>a</sup>	1,79 ± 0,35 <sup>a</sup>	11,37 ± 1,97 <sup>b</sup>
<i>C. vernalis</i>	Adulto	121,61 ± 14,79 <sup>b</sup>	21,71 ± 2,87 <sup>a</sup>	8,39 ± 1,66 <sup>b</sup>	44,89 ± 10,85 <sup>a</sup>	46,62 ± 8,61 <sup>b</sup>	1,12 ± 0,43 <sup>b</sup>	11,89 ± 2,14 <sup>b</sup>
<i>L. divaricata</i>	Adulto	108,90 ± 18,98 <sup>c</sup>	21,21 ± 3,06 <sup>a</sup>	8,26 ± 1,59 <sup>b</sup>	43,78 ± 9,27 <sup>a</sup>	35,40 ± 10,85 <sup>c</sup>	0,82 ± 0,24 <sup>c</sup>	16,73 ± 2,67 <sup>a</sup>
	Valor F	37,70	56,07	22,20	5,11	91,00	53,51	40,96

TABELA 6 - VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO DAS CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS DAS ESPÉCIES EM DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO. (ESP), ESPESSURA TOTAL DA LÂMINA FOLIAR; (EEAD), ESPESSURA DA EPIDERMIS DA FACE ADAXIAL; (EEAB), ESPESSURA DA EPIDERMIS DA FACE ABAXIAL; (EPP), ESPESSURA DO PARÊNQUIMA PALIÇÁDICO; (EPE), ESPESSURA DO PARÊNQUIMA ESPONJOSO; (DEV) DIÂMETRO DO ELEMENTO DE VASO. LETRAS DIFERENTES PARA MESMA VARIÁVEL (MESMA COLUNA) SIGNIFICAM QUE OS VALORES SÃO ESTATÍSTICAMENTE DIFERENTES ( $p < 0,05$  TESTE DE TUKEY) (n = 30).

ESPÉCIES	ESTÁGIOS	CARACTERÍSTICAS ANATÔMICAS						
		ETL ( $\mu\text{m}$ )	EEAD ( $\mu\text{m}$ )	EEAB ( $\mu\text{m}$ )	EPP ( $\mu\text{m}$ )	EPE ( $\mu\text{m}$ )	Razão EPE/EPP	DEV
<i>A. edulis</i>	Jovem	84,24 $\pm$ 9,55 <sup>b</sup>	16,03 $\pm$ 1,77 <sup>a</sup>	12,46 $\pm$ 1,81 <sup>a</sup>	22,08 $\pm$ 3,15 <sup>b</sup>	33,79 $\pm$ 6,92 <sup>a</sup>	1,55 $\pm$ 0,36 <sup>a</sup>	11,45 $\pm$ 2,09 <sup>a</sup>
	Adulto	98,42 $\pm$ 18,58 <sup>a</sup>	16,03 $\pm$ 2,02 <sup>a</sup>	10,48 $\pm$ 1,40 <sup>b</sup>	36,38 $\pm$ 8,91 <sup>a</sup>	35,52 $\pm$ 10,49 <sup>a</sup>	0,99 $\pm$ 0,22 <sup>b</sup>	11,37 $\pm$ 2,06 <sup>a</sup>
	Valor F	13,83	0,00	22,23	68,77	0,57	55,50	0,02
<i>C. sylvestris</i>	Jovem	141,38 $\pm$ 14,88 <sup>a</sup>	19,50 $\pm$ 0,00 <sup>a</sup>	9,75 $\pm$ 0,00 <sup>b</sup>	22,10 $\pm$ 4,39 <sup>b</sup>	89,05 $\pm$ 13,96 <sup>a</sup>	4,17 $\pm$ 0,98 <sup>a</sup>	12,04 $\pm$ 2,16 <sup>a</sup>
	Adulto	145,41 $\pm$ 19,49 <sup>a</sup>	15,42 $\pm$ 1,40 <sup>b</sup>	10,61 $\pm$ 1,28 <sup>a</sup>	43,29 $\pm$ 8,20 <sup>a</sup>	76,10 $\pm$ 13,56 <sup>b</sup>	1,79 $\pm$ 0,35 <sup>b</sup>	11,37 $\pm$ 1,97 <sup>a</sup>
	Valor F	0,81	254,31	13,45	155,90	13,29	156,26	1,57
<i>C. vernalis</i>	Jovem	107,58 $\pm$ 7,00 <sup>b</sup>	19,50 $\pm$ 0,00 <sup>b</sup>	9,75 $\pm$ 0,00 <sup>a</sup>	29,90 $\pm$ 2,47 <sup>b</sup>	48,10 $\pm$ 6,24 <sup>a</sup>	1,62 $\pm$ 0,24 <sup>a</sup>	11,08 $\pm$ 1,60 <sup>a</sup>
	Adulto	121,61 $\pm$ 14,79 <sup>a</sup>	21,71 $\pm$ 2,87 <sup>a</sup>	8,39 $\pm$ 1,66 <sup>b</sup>	44,89 $\pm$ 10,85 <sup>a</sup>	46,62 $\pm$ 8,61 <sup>a</sup>	1,12 $\pm$ 0,43 <sup>b</sup>	11,89 $\pm$ 2,14 <sup>a</sup>
	Valor F	22,05	17,72	20,13	54,44	0,58	31,66	2,81
<i>L. divaricata</i>	Jovem	61,30 $\pm$ 5,47 <sup>b</sup>	17,02 $\pm$ 1,84 <sup>b</sup>	8,39 $\pm$ 1,66 <sup>a</sup>	13,07 $\pm$ 1,88 <sup>b</sup>	23,06 $\pm$ 3,59 <sup>b</sup>	1,79 $\pm$ 0,32 <sup>a</sup>	12,27 $\pm$ 2,97 <sup>b</sup>
	Adulto	108,90 $\pm$ 18,98 <sup>a</sup>	21,21 $\pm$ 3,06 <sup>a</sup>	8,26 $\pm$ 1,59 <sup>a</sup>	43,78 $\pm$ 9,27 <sup>a</sup>	35,40 $\pm$ 10,85 <sup>a</sup>	0,82 $\pm$ 0,24 <sup>b</sup>	16,73 $\pm$ 2,67 <sup>a</sup>
	Valor F	174,22	41,29	0,09	316,05	34,93	175,13	37,42

TABELA 7 - COMPONENTES PRINCIPAIS DA MATRIZ DE CORRELAÇÃO ENTRE AS MEDIDAS DAS FOLHAS DAS ESPÉCIES NO ESTÁGIO ADULTO (n = 100).

Variáveis	Componente principal					
	1	2	3	4	5	6
Área foliar	-0,908	0,291	0,185	0,063	0,196	-0,117
Densidade foliar	0,809	0,238	0,100	-0,459	0,264	-0,015
Razão comprimento/largura	0,753	-0,051	0,552	0,352	0,030	-0,002
Massa seca foliar	-0,707	0,624	0,293	-0,094	0,041	0,117
Densidade estomática	0,372	0,753	-0,371	0,343	0,197	0,019
Área foliar específica	-0,307	-0,883	-0,054	0,103	0,331	0,056
Variância explicada pelos componentes	46,33	31,32	9,59	7,92	4,31	0,52
Percentagem do total da variância explicada (%)	2,78	1,88	0,58	0,48	0,26	0,03

TABELA 8 - COMPONENTES PRINCIPAIS DA MATRIZ DE CORRELAÇÃO ENTRE AS MEDIDAS DAS FOLHAS DAS ESPÉCIES NO ESTÁGIO JOVEM (n = 75).

Variáveis	Componente principal					
	1	2	3	4	5	6
Massa seca foliar	0,962	0,117	0,090	0,110	-0,113	-0,109
Área foliar específica	-0,756	0,479	0,313	0,029	0,300	0,168
Densidade estomática	0,649	0,424	-0,552	-0,044	0,304	-0,024
Razão comprimento/largura	0,644	-0,475	0,442	-0,362	0,183	-0,019
Área foliar	0,526	0,677	0,425	0,270	0,005	0,101
Densidade foliar	0,086	-0,886	0,005	0,409	0,199	-0,003
Variância explicada pelos componentes	43,60	31,53	13,11	6,44	4,47	0,85
Percentagem do total da variância explicada (%)	2,62	1,89	0,79	0,39	0,27	0,05

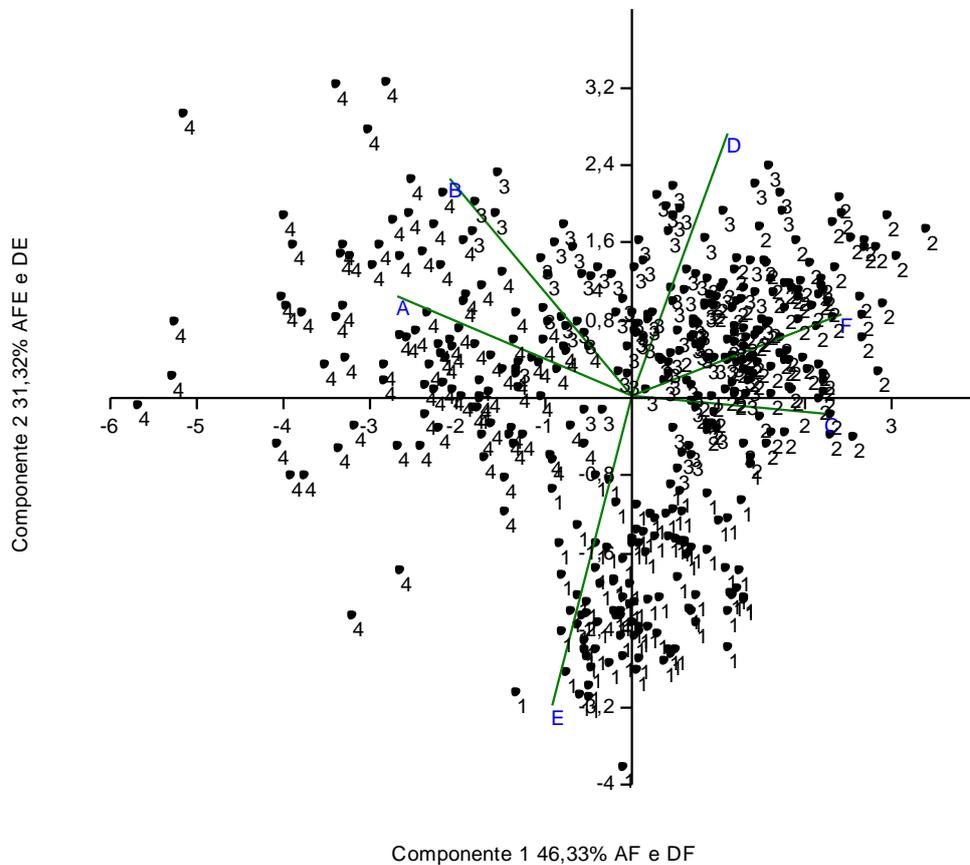


FIGURA 5 - ANÁLISE DOS COMPONENTES PRINCIPAIS DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DOS INDIVÍDUOS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, NO ESTAGIO ADULTO. 1 = *Allophylus edulis*; 2 = *Casearia sylvestris*; 3 = *Cupania vernalis* e 4 = *Luehea divaricata*. LETRAS: A – ÁREA FOLIAR, B – MASSA SECA FOLIAR, C – RAZÃO COMPRIMENTO DA LÂMINA FOLIAR/LARGURA DA LÂMINA FOLIAR, D- DENSIDADE ESTOMÁTICA, E – ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA E F – DENSIDADE FOLIAR.

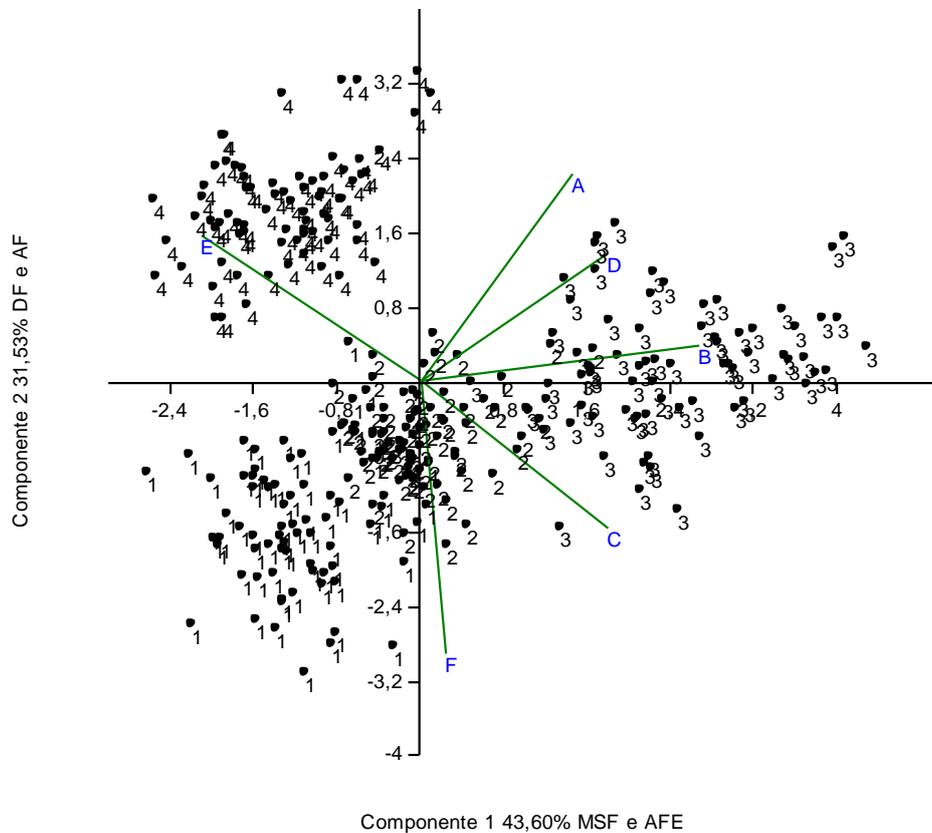


FIGURA 6 - ANÁLISE DOS COMPONENTES PRINCIPAIS DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DOS INDIVÍDUOS DAS ESPÉCIES ESTUDADAS, NO ESTAGIO JOVEM. 1 = *Allophylus edulis*; 2 = *Casearia sylvestris*; 3 = *Cupania vernalis* e 4 = *Luehea divaricata*. LETRAS: A – ÁREA FOLIAR, B – MASSA SECA FOLIAR, C – RAZÃO COMPRIMENTO DA LÂMINA FOLIAR/LARGURA DA LÂMINA FOLIAR, D- DENSIDADE ESTOMÁTICA, E – ÁREA FOLIAR ESPECÍFICA E F – DENSIDADE FOLIAR.

A espécie que apresentou maior índice de plasticidade foi *L. divaricata*, tanto para as características morfológicas quanto para as características anatômicas, enquanto que as espécies que apresentaram os menores índices de plasticidade foram *A. edulis* para características morfológicas e *C. vernalis* para características anatômicas (Tabela 9).

TABELA 9 - ÍNDICE DE PLASTICIDADE FENOTÍPICA (IP) DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS E ANATÔMICAS DAS QUATRO ESPÉCIES ESTUDADAS.

	IPF (Índice de Plasticidade Fenotípica)			
	<i>A. edulis</i>	<i>C. sylvestris</i>	<i>C. vernalis</i>	<i>L. divaricata</i>
MSF (g)	0,10	0,24	0,27	0,69
AF (cm <sup>2</sup> )	0,13	0,42	0,39	0,24
AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	0,17	0,23	0,15	0,58
DF (g cm <sup>3</sup> )	0,12	0,23	0,24	0,42
CLF (mm)	0,09	0,15	0,26	0,09
LLF (mm)	0,04	0,31	0,16	0,10
RAZÃO CCL/LLF	0,04	0,20	0,12	0,00
Média de IPF	<b>0,10</b>	<b>0,25</b>	<b>0,23</b>	<b>0,30</b>
DE (nº. mm <sup>2</sup> )	0,43	0,49	0,26	0,36
ETL (µm)	0,14	0,03	0,12	0,44
EEAD (µm)	0,00	0,21	0,10	0,20
EEAB (µm)	0,16	0,08	0,14	0,02
EPP (µm)	0,39	0,49	0,33	0,70
EPE (µm)	0,05	0,15	0,03	0,35
Razão EPE/EPP	0,36	0,57	0,31	0,54
DEV	0,02	0,07	0,05	0,27
Média de IPF	<b>0,19</b>	<b>0,26</b>	<b>0,17</b>	<b>0,36</b>

As quatro espécies estudadas apresentaram epiderme unisseriada em ambas as faces. A epiderme da face adaxial exibe células maiores e retangulares, com parede periclinal externa levemente convexa, enquanto na epiderme da face abaxial as células são menores e variam de redondas a retangulares (Figura 7 A – H). Os estômatos ocorrem apenas na face abaxial, caracterizando a folha como hipoestomática (Figura 7 A – H). Os tricomas são tectores simples e estão presentes na face abaxial da epiderme em *C. vernalis*, *A. edulis* e *L. divaricata*. *Luehea divaricata* e *A. edulis* também possuem tricomas glandulares (Figura 7 B). O mesofilo é dorsiventral e as quatro espécies possuem idioblastos com cristais de oxalato de cálcio.

Comparando-se os estágios de desenvolvimento, observa-se uma predominância de uma única camada do parênquima paliçádico no estágio jovem (Figura 7 A, C, E e G), enquanto que no estágio adulto o número de estratos celulares varia de uma a duas camadas (Figura 7 B, D, F e H). O parênquima esponjoso no estágio jovem varia de dois a cinco camadas (Figura 7 A, C, E e G),

enquanto que no estágio adulto varia de três a nove camadas (Figura 7 B, D, F e H). *Cupania vernalis* e *L. divaricata* possuem parênquima esponjoso mais compactado no estágio adulto (Figura 7 F e H). Ainda no estágio adulto, a face abaxial da folha de *L. divaricata* é ondulada (Figura 7 H), enquanto que no estágio jovem não apresenta essa característica (Figura 7 G).

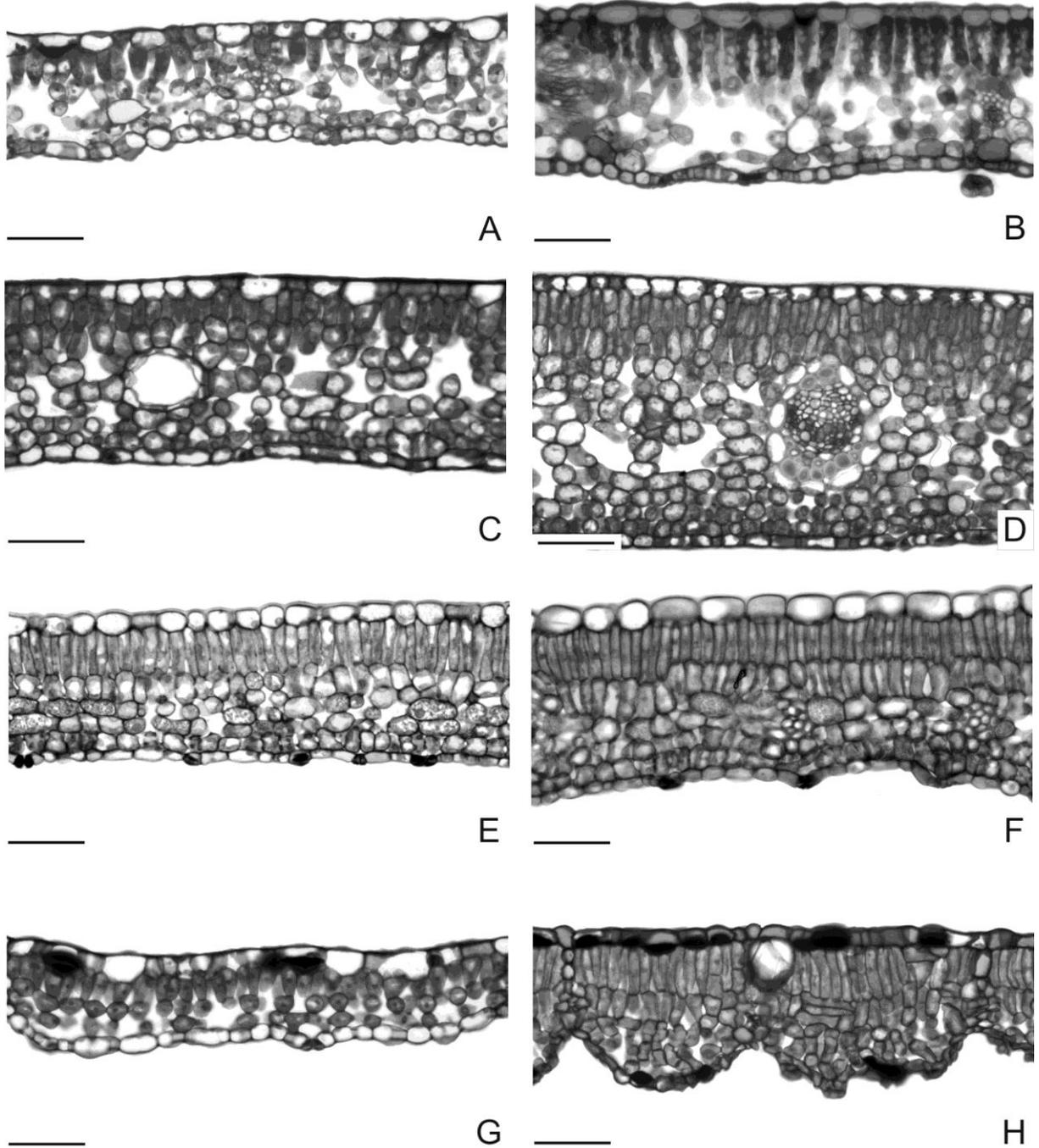


FIGURA 7 - SECÇÕES TRANSVERSAIS FOLIARES DAS ESPÉCIES ESTUDADAS EM DOIS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO: ESTÁGIO JOVEM (A, C, E, G) e ESTÁGIO ADULTO (B, D, F, H). *Allophylus edulis* (A, B), *Casearia sylvestris* (C, D), *Cupania vernalis* (E, F) e *Luehea divaricata* (G, H). BARRA = 50  $\mu\text{m}$ .

## 4 DISCUSSÃO

A análise dos componentes principais mostrou que as espécies estudadas apresentaram padrões distintos entre os estágios de desenvolvimento. No estágio jovem, a massa seca foliar explicou a variância encontrada entre as espécies, sendo que *L. divaricata* formou um grupo isolado, em relação às demais espécies, devido aos seus maiores valores para essa característica. No estágio adulto, a AF explicou a variância entre as espécies, estabelecendo um gradiente entre as mesmas. Os resultados obtidos, neste estudo, para algumas espécies são diferentes do padrão encontrado para outras espécies de florestas ombrófilas (VALLADARES *et al.*, 2000; BLOOR; GRUBB, 2004; ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006; POORTER; ROZENDAAL, 2008; POORTER, 2009). As tendências observadas em ambientes de sub-bosque incluem folhas com menor massa seca, pouco espessas, maior área foliar, menor densidade estomática e maiores valores de área foliar específica, quando comparadas com folhas de dossel ou com maior disponibilidade de luz (GIVNISH, 1988; POPMA; BONGERS, 1988). Essas características foram observadas em diferentes estudos comparativos, entre folhas de sol e sombra (VALLADARES; SKILLMAN; PEARCY, 2002; JOHNSON *et al.*, 2005; ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006; KITAJIMA; POORTER, 2010). Sack *et al.* 2006 observou a mesma tendência para variações morfológicas entre folhas do dossel, na região basal exterior e interior da copa de espécies arbóreas decíduas. Valladares e Percy (1999) analisando a arquitetura da copa de um arbusto de (*Heteromeles arbutifolia*) observaram que as folhas no interior da copa apresentavam maior espessura do parênquima esponjoso, enquanto que as folhas da região superior da copa apresentaram maior espessura do parênquima paliádico.

Os resultados aqui apresentados suportam apenas parcialmente essas premissas, uma vez que algumas espécies estudadas mostraram padrões diferentes do esperado. Os maiores valores de área foliar e razão comprimento/largura e os menores valores de espessura da lâmina e do parênquima paliádico foram observados nas folhas do estágio jovem, para todas as espécies, com exceção de *L. divaricata* para área foliar e razão comprimento/largura. Folhas em ambientes com menor disponibilidade de luz e maior umidade tendem a ter maiores superfícies para capturar a luz difusa, no interior da floresta (VALLADARES; SKILLMAN; PEARCY,

2002; VALLADARES; NIINEMETS, 2008; PANDITHARATHNA *et al.*, 2008; BEAUMONT; BURNS, 2009). À medida que a luz se torna mais disponível, as folhas tendem a reduzir sua superfície e incrementam a sua espessura, principalmente do parênquima paliçádico, que por sua vez aumenta a eficiência na captura de luz (HANBA; MIYAZAWA; TERASHIMA, 1999; LAKUŠIĆ *et al.*, 2006; SANCHES *et al.*, 2009). A redução do tamanho da folha em relação à altura das árvores tem importante implicação nas relações hídricas no dossel. As folhas menores possuem uma redução de área que afeta tanto a transpiração como a fotossíntese, porém melhora a eficiência no controle de temperatura (ENGLAND; ATTIWILL, 2006).

A área foliar específica foi a única variável que apresentou os maiores valores médios no estágio jovem, sem exceção. Esta variável representa a relação da fixação do carbono por unidade de área e pode ser utilizada como uma medida das taxas de crescimento relativo das espécies (VENDRAMINI *et al.*, 2002). Os altos valores de área foliar específica ( $> 130 \text{ cm}^2 \text{ g}^{-1}$ ) indicam o maior investimento das espécies na construção de tecido fotossintético do que em tecido de suporte (mecânico), uma vez que essas espécies se encontram em fase de crescimento, buscando melhores condições de luz no dossel ou próximo a esse (POORTER, 1999; BOEGER *et al.*, 2006; ENGLAND; ATTIWILL, 2006).

A massa seca não apresentou o mesmo padrão da área foliar, sendo que em *L. divaricata*, a massa seca foliar triplicou nas folhas adultas em relação às folhas jovens, enquanto que a área não apresentou a mesma proporção de incremento. Para as demais espécies, a massa manteve-se constante ou apresentou menores valores, em função da redução da área foliar, no estágio adulto. Essa tendência pode ser observada em vários estudos na literatura (RIJKERS; PONS; BONGERS, 2000; STERK; BONGERS, 2001; SHEN; TANG; WASHITANI, 2006). O incremento considerável de massa seca de *L. divaricata* pode ser explicado pelo incremento da espessura das folhas adultas (44%) combinado com o aumento da massa foliar.

A densidade foliar, que representa a relação entre massa seca, área e espessura foliar (WITKOWSKI; LAMONT, 1991) é fortemente associada com o tempo de vida da folha e adaptação a ambientes com baixos recursos de luz e solos inférteis (WRIGHT; CANNON 2001; WRIGHT *et al.* 2004). Maiores valores de densidade foliar geralmente relacionam-se com o investimento em tecido mecânico ou compactação dos tecidos fotossintetizantes, em função das condições

ambientais, pois folhas mais densas implicam em um maior custo de construção foliar, o que também diminui as taxas fotossintéticas (NIINEMETS, 2001). Folhas mais densas geralmente ocorrem em ambientes mais xéricos ou com deficiência hídrica ou nutricional (WITKOWSKI; LAMONT, 1991). A densidade foliar foi maior para todas as espécies, exceto para *A. edulis*, no estágio adulto, sendo que o aumento na densidade foliar foi acompanhado pelo aumento da espessura da folha. Para Niinemets (1999), o aumento simultâneo entre densidade foliar e espessura pode trazer modificações na anatomia foliar, levando a limitações de difusão de gases dentro dos tecidos da lâmina.

A densidade estomática foi a característica morfológica que apresentou maior variação absoluta entre os estágios e entre as espécies. No estágio jovem, a densidade estomática variou de 219-465 estômatos/mm<sup>2</sup>, enquanto que no estágio adulto variou de 382 a 757 estômatos/mm<sup>2</sup>. Entretanto, todas as folhas do estágio jovem apresentaram menor densidade estomática em relação às folhas do estágio adulto, por unidade de área, devido às condições mais xéricas das folhas adultas, que aumentam o número de estômatos por unidade de área, para compensar o menor tempo que os estômatos ficam abertos (PEARCY; MURAOKA; VALLADARES, 2005, SANCHES *et al.* 2010).

A quantidade de estômatos por unidade de área parece ser uma característica inerente de cada espécie e não uma característica selecionada pelas pressões ambientais. Por exemplo, *A. edulis*, no estágio adulto, teve valores médios em torno de 382 estômatos/mm<sup>2</sup>, valores próximos às médias das folhas jovens das outras espécies (*C. sylvestris* e *L. divaricata*). Esse valor também é próximo das médias obtidas para outras espécies de sub-bosque em estudos em Floresta Ombrófila Mista (BOEGER *et al.*, 2006a).

Os resultados da razão comprimento/largura também seguiram a tendência da área foliar, com menores valores no estágio adulto, em apenas duas espécies: *A. edulis* e *C. vernalis*. Para *C. sylvestris*, a tendência foi inversa e para *L. divaricata* manteve-se a mesma razão, indicando que as espécies no estágio adulto possuem folhas mais estreitas, mais largas ou semelhantes às folhas jovens, respectivamente.

As espessuras totais da lâmina e do parênquima paliçádico seguiram o padrão esperado entre os estágios jovens e adultos, com os maiores valores de espessura neste último, devido a maior disponibilidade de luz nesse estrato, uma vez que no estágio adulto, se trata de indivíduos componentes do dossel

(dominantes e co-dominantes, observação pessoal), submetidos também a maiores taxas de evapotranspiração, quando comparados aos indivíduos de sub-bosque. O maior valor de espessura total da lâmina se deve ao incremento do número de camadas do parênquima paliçádico, que é maior no estágio adulto. A única exceção foi a espessura total de *C. sylvestris*, que se manteve constante entre os dois estratos. A espessura tem uma relação direta com a área e a densidade foliar (CASTRO-DÍEZ; PUYRAVAUD; CORNELISSEN, 2000; NIINEMETS, 2001; BOEGER *et al.*, 2006b). Folhas mais espessas tendem a ser menores, mais compactas e mais densas. Essa relação só foi observada em *C. vernalis*. Em *C. sylvestris*, as folhas adultas possuem folhas 57% menores em área e 24% mais densas, mas com a espessura semelhante às folhas jovens. Possivelmente a densidade das folhas aumentou apenas em função da menor área foliar. Em *L. divaricata*, a densidade maior das folhas adultas se deve aos maiores valores de espessura da lâmina e área foliar nesse estágio.

A espessura do parênquima paliçádico variou em maior proporção em relação ao parênquima esponjoso. Isso pode ser observado pela razão parênquima esponjoso/paliçádico entre os estágios. No estágio adulto, duas espécies (*A. edulis* e *L. divaricata*) apresentaram uma razão menor que um, quando comparada ao estágio jovem, indicando o expressivo incremento do parênquima paliçádico no estágio adulto, principalmente em *L. divaricata* (44%). Em *C. sylvestris*, apesar da espessura total da lâmina se manter a mesma entre os dois estágios, ocorreu um aumento de 49% na espessura do parênquima paliçádico, em detrimento da espessura do parênquima esponjoso, que diminuiu. As maiores espessuras do parênquima paliçádico em estratos com maior disponibilidade de luz também são bem documentadas na literatura (VOGELMANN; NISHIO; SMITH, 1996; CAO, 2000; LEE *et al.*, 2000; HANBA; KOGAMI; TERASHIMA, 2002; SANCHES *et al.*, 2010).

Já no estágio jovem, todas as espécies apresentaram uma razão parênquima esponjoso/paliçádico maior que um, como esperado. *Casearia sylvestris* apresentou a maior razão (4,17), evidenciando a importância do parênquima esponjoso no processo de captura de luz difusa, no sub-bosque. O parênquima esponjoso é formado por células irregulares e uma maior proporção de espaços intercelulares, que refletem e refratam a luz, aumentando a probabilidade de absorção (TAIZ; ZEIGER, 2004). Assim, em ambientes com menor disponibilidade de luz, como o interior de floresta, o maior desenvolvimento do parênquima

esponjoso, se torna uma vantagem na eficiência da captura de luz difusa (VOGELMANN; NISHIO; SMITH, 1996). Boeger *et al.* (2006) observaram essa mesma tendência, para plantas jovens em um remanescente de Floresta Ombrófila Mista, que também apresentaram uma razão maior que um.

No estágio adulto das espécies aqui estudadas, a razão parênquima esponjoso/paliçádico caiu para 1,79, onde o parênquima paliçádico praticamente dobrou em termos de espessura. Esse fato se deve a maior disponibilidade de luz nesse estrato o que favorece a captura da luz canalizada pelas células deste tecido (VOGELMANN; NISHIO; SMITH, 1996; TAIZ; ZEIGER, 2004).

A variação morfológica aqui encontrada entre os estágios também foi observada entre as espécies de um mesmo estágio. Estudos prévios em Floresta Ombrófila Mista mostraram que as espécies podem apresentar convergência morfológica, independente das suas relações filogenéticas, como uma resposta às pressões impostas pelas condições do ambiente (SILVEIRA, 2009). No presente estudo, a única exceção desta variação foi para a espessura do parênquima paliçádico, onde *C. sylvestris*, *C. vernalis* e *L. divaricata*, no estágio adulto, apresentaram valores médios semelhantes, provavelmente como uma resposta a condição de luz desse estrato (STRAUSS-DEBENEDETTI; BERLYN, 1994; CAO, 2000).

A plasticidade fenotípica parece ser essencial na sobrevivência em ambientes heterogêneos, especialmente para as plantas (VALLADARES *et al.*, 2000), pois desempenha um papel importante na aquisição dos recursos (CRICK; GRIME, 1987). A plasticidade fenotípica pode ser medida por diferentes índices, os quais permitem a interpretação de resultados complexos e facilitam a comparação entre estudos (VALLADARES *et al.*, 2006).

No presente estudo, o índice de plasticidade (IP) senso Valladares *et al.* (2006) foi baseado nas características morfológicas e anatômicas foliares entre as espécies. O IP foi maior para as características anatômicas, exceto para *C. vernalis* que obteve os maiores valores de IP para as características morfológicas. O IP foi maior para as características anatômicas devido à grande variação na espessura do parênquima paliçádico e, conseqüentemente, na razão relação PE/PP, além da densidade estomática. Markesteijn *et al.* (2007) analisaram as características morfológicas foliares de 43 espécies de uma floresta tropical seca e também encontraram uma variação do IP, sendo que a espessura do parênquima paliçádico

foi a que apresentou os maiores valores, seguido da razão parênquima paliçádico/esponjoso.

Entre as características morfológicas, a área foliar (*C. sylvestris* e *C. vernalis*) e a área específica foliar (*A. edulis* e *L. divaricata*) foram as características que apresentaram os maiores valores de IP. Os resultados obtidos com o IP corroboram os demais estudos, que sugerem que algumas características são mais plásticas do que outras, dependendo dos fatores ambientais atuantes (VALLADARES *et al.* 2000; GRATANI *et al.* 2003; GRATANI; COVONE; LARCHER, 2006; ROZENDAAL; HURTADO; POORTER, 2006). Considerando as variações de intensidade luminosa e, conseqüentemente, de umidade relativa do ar, as características que mais respondem à estas variações são área foliar, AEF, densidade estomática e espessura de tecidos (CAO, 2000; LEE *et al.*, 2000; HANBA; KOGAMI; TERASHIMA, 2002). As variações destas características foliares se devem aos ajustes necessários na estrutura da folha, em função dos fatores ambientais, para a manutenção do equilíbrio das relações entre as perdas de água, via respiração e os ganhos de carbono, via fotossíntese (GIVNISH, 1988).

Os resultados obtidos nesse estudo indicam que as folhas das espécies estudadas apresentaram diferentes estratégias, em função dos fatores ambientais atuantes em cada estágio de desenvolvimento. Apesar da diferença da intensidade luminosa entre os dois estágios ser pequena (< 2%), essa diferença parece ter influenciado na estrutura das folhas, pela variação observada na área foliar, densidade estomática e espessura do parênquima paliçádico entre os estágios de desenvolvimento.

Os sub-bosques de florestas ombrófilas são altamente heterogêneos no que se refere à radiação solar, sendo que as plantas estão sob a ação constante de diferentes intensidades luminosas ao longo do dia e das estações do ano (PEARCY, 2007). Essa complexidade do ambiente, em termos de luz, parece gerar um mosaico de respostas morfológicas e anatômicas ao longo de um gradiente de luminosidade.

Outros fatores ambientais importantes e atuantes sobre a vegetação do sub-bosque é a alta umidade relativa do ar, acima de 70% durante o ano e a alta precipitação na maioria dos meses do ano, tornando o ambiente mais mésico no interior da floresta, em relação ao dossel. Sanches *et al.* (2010) sugerem que as variações morfo-anatômicas foliares são fortemente influenciadas pelas condições microclimáticas de cada estrato florestal e também pela distância entre o solo e as

folhas das árvores mais altas (emergentes) que podem induzir restrições hidráulicas, gerando modificações ontogenéticas entre os diferentes estágios de desenvolvimento das árvores.

As respostas plásticas observadas no presente estudo, definidas como plasticidade fenotípica, têm importantes implicações em termos da dinâmica ecológica, uma vez que permitem identificar tendências do processo sucessional. As espécies estudadas são classificadas como secundárias (VACCARO; LONGHI; BRENA, 1999; SANTOS *et al.* 2004) ou seja, se estabelecem em ambiente com algum grau de sombreamento, mas podem se beneficiar da abertura de clareiras. Para isso, devem possuir a capacidade de ajustarem-se morfológicamente às condições ambientais atuantes em cada estrato.

As diferenças morfoanatômicas e o índice de plasticidade fenotípica observados nas espécies, em diferentes estágios de desenvolvimento representam as diferentes estratégias das plantas para a condição de luz, provendo evidências de adaptação e diferenciação de ocupação de nichos de espécies vegetais coexistentes (XU *et al.*, 2009).

## 5 CONCLUSÕES

- as características morfológicas e anatômicas variaram diferentemente entre as espécies e entre os estágios;

- a análise de componentes principais distribuiu diferentemente as espécies no estágio jovem e no estágio adulto. No estágio jovem, as características massa seca foliar, área específica foliar, densidade foliar e área foliar foram responsáveis pela separação das espécies. Já no estágio adulto, as características responsáveis pela diferenciação morfológica das espécies foram a área foliar, a densidade foliar, a área específica foliar e a densidade estomática;

- massa seca foliar, área específica foliar, densidade foliar, área foliar e densidade estomática são as características com maior índice de plasticidade. Entre as características anatômicas, a característica com maior índice de plasticidade é a espessura do parênquima paliçádico;

- o índice de plasticidade fenotípica mostrou que *L. divaricata* apresentou maior plasticidade tanto para as características morfológicas quanto para as características anatômicas;

- a espécie que apresentou o menor índice de plasticidade fenotípica foi *A. edullis*.

- a condição de luz parece ser um dos fatores abióticos preponderantes na variação morfológica encontrada;

- outros fatores abióticos como umidade relativa do ar e precipitação também são importantes na manutenção das condições métricas no sub-bosque, permitindo a manifestação de características morfológicas como menor densidade estomática, menor espessura do parênquima esponjoso.

- as diferenças morfoanatômicas observadas nos dois estágios de desenvolvimento representam as diferentes estratégias das plantas para a condição de luz, provendo evidências de adaptação e diferenciação de ocupação de nichos de espécies vegetais coexistentes.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ACKERLY, D. D.; DUDLEY, S. A.; SULTAN, S. E.; SCHMITT, J.; COLEMAN, J. S.; LINDER, C. R.; SANDQUIST, D. R.; GEBER, M. A.; EVANS, A. S.; DAWSON, T. E.; LECHOWICZ, M. J. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions new research addresses natural selection, genetic constraints, and the adaptive evolution of plant ecophysiological traits. **BioScience**, v. 50, n. 11, p. 979-995, 2000.

BAZZAZ, F. A.; PICKETT, S. T. A. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 11, p. 287-310, 1980.

BEAUMONT, S.; BURNS, K. C. Vertical gradients in leaf trait diversity in a New Zealand forest. **Trees Structure and Function**, v. 23, p. 339-346, 2009.

BLOOR, J. M. G.; GRUBB, P. J. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. **Functional Ecology**, v. 18, p. 337-348, 2004.

BOEGER, M. R. T.; ALVES, L. C.; NEGRELLE, R. R. B. Leaf morphology of 89 tree species from a Lowland Tropical Rain Forest (Atlantic Forest) in South Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 47, n. 6, p. 933-943, 2004.

BOEGER, M. R. T.; GLUZEZAK, R. M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **Iheringia**, v. 61, n. 61, p. 73-82, 2006b.

BOEGER, M. R. T.; KAEHLER, M.; Melo, J. C. F.; GOMES, M. Z.; OLIVEIRA, L. S.; CHAVES, C. R. M. & SCHOTTZ, E. S. Estrutura foliar de seis espécies do subosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. **Hoehnea**, v. 33, n. 4, p. 521-531, 2006a.

BORGO, M; SILVA, S. M. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 3, p. 391-401, 2003.

BRITO, J. F. A.; ALQUINI, Y. A new method for staining botanical material embedded in glycol methacrylate (GMA). **Arq Biol Tecnol**, v.39, p. 949-951, 1996.

CAO, K. F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting conditions in a Bornean heath Forest. **Canadian Journal of Botany**, v. 78 p. 1245-1253, 2000.

CASTRO-DÍEZ, P.; PUYRAVAUD, J. P.; CORNELISSEN, J. H. C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of Woody plant species and types. **Oecologia**, v. 124, p. 476-486, 2000.

CHAZDON, R. L.; FETCHER, N. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. **Journal of Ecology**, v. 72, p. 553-564, 1984.

CHAZDON, R. L. Sunflecks in the forest understory. **Advances in Ecological Research**, v. 18, p. 1-63, 1988.

CLARK, D. B.; CLARK, D. A.; RICH, P. M.; WEISS, S.; OBERBAUER, S. F. Landscape-scale evaluation of understory light and canopy structure: methods and application in a neotropical lowland rain forest. **Canadian Journal of Forest Research**, v. 26, p. 747-757, 1996.

CRICK, J. C.; GRIME, J. P. Morphological plasticity and mineral nutrient capture in two herbaceous species of contrasted ecology. **New Phytologist**, v. 107, p. 403-414, 1987.

ENGLAND, J. R.; ATTIWILL, P. M. Changes in leaf morphology and anatomy with tree age and height in the broadleaved evergreen species, *Eucalyptus regnans* F. Muell. **Tress Structure and Function**, v. 20, p. 79-90, 2006.

GARNIER, E.; LAURENT, G. Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. **New Phytologist**, v. 128, p. 725-736, 1994.

GIVNISH, T. J. Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, v. 15, p. 63-92, 1988.

GIVNISH, T. J. Ecological constraints on the evolution of plasticity in plants. **Evolutionary Ecology**, v. 16, p. 213-242, 2002.

GOULD, K. S. Leaf heteroblasty in *Pseudopanax crassifolius*: functional significance of leaf morphology and anatomy. **Annals of Botany**, v. 71, p. 61-70, 1993.

GRATANI, L.; MENEGHINI, M.; PESOLI, P.; CRESCENTE, M. F. Structural and functional plasticity of *Quercus ilex* seedlings of different provenances in Italy. **Oecologia**, v. 17, p. 515-521, 2003.

GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. **Trees Structure and Function**, v. 20, p. 549-558, 2006.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. Past: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Paleontologia Electronica**, v. 4, p. 1-9, 2001.

HANBA, Y. T.; MIYAZAWA, S. I.; TERASHIMA, I. The influence of leaf thickness on the CO<sub>2</sub> transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests. **Functional Ecology**, v. 13, p. 632-639, 1999.

HANBA, Y. T.; KOGAMI, H.; TERASHIMA, I. The effect of growth irradiance on leaf anatomy and photosynthesis in *Acer* species differing in light demand. **Plant, Cell and Environment**, v. 25, p. 1021-1030, 2002.

JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. Mcgraw Hill, New York, 1940.

JOHNSON, D. M.; SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C.; BRODERSEN, C. Leaf architecture and direction of incident light influence mesophyll fluorescence profiles. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 9, p. 1425-1431, 2005.

KIRA, T.; YODA, K. Vertical stratification in microclimate. In: Lieth, H.; Werger, M. J. A. (Ed.). **Tropical Rain Forest Ecosystems: Biogeographical and Ecological Studies**. Amsterdam: Elsevier, 1989. p. 55-71.

KITAJIMA, K.; POORTER, L. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. **New Phytologist**, v. 186, p. 708-721, 2010.

KLICH, M. G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, v. 44, p. 171-183, 2000.

KOHYAMA, T. A functional model describing sapling growth under a tropical forest canopy. **Functional Ecology**, v. 5, p. 83-90, 1991.

LAKUŠIĆ, B.; LAKUŠIĆ, D.; Jančić, R.; Stevanović, B. Morpho-anatomical differentiation of the balkan populations of the species *Teucrium flavum* L. (Lamiaceae). **Flora – Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 201, p. 108-119, 2006.

LEE, D. W.; OBERBAUER, S. F.; JOHNSON, P.; KRISHNAPILAY, B.; MANSOR, M.; MOHAMAD, H.; YAP, S. K. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. **American Journal of Botany**, v. 87, n. 4, p. 447-455, 2000.

MAACK, R. **Geografia Física do Estado do Paraná**. 2 ed. Rio de Janeiro: J. Olympio. 1981.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L.; BONGERS, F. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species, **American Journal of Botany**, v. 94, n. 4, p. 515-525, 2007.

NIINEMETS, Ü. Components of leaf mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. **New Phytologist**, v. 144, p. 35-47, 1999.

NIINEMETS, Ü. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, v. 82, n. 2, p. 453-469, 2001.

NIINEMETS, Ü. The controversy over traits conferring shade-tolerance in trees: ontogenetic changes revisited. **Journal of Ecology**, v. 94, p. 464-470, 2006.

OSUNKOYA, O. O., ASH, J. E., HOPKINS, M. S.; GRAHAM, A. W. Influence of seed size and seedling ecological attributes on shade-tolerance of rain-forest tree species in Northern Queensland. **Journal of Ecology**, v. 82, p. 149-163, 1994.

PANDITHARATHNA, P. A. K. A. K.; SINGHAKUMARA, B. M. P.; GRISCOM, H. P.; ASHTON, M. S. Change in leaf structure in relation to crown position and size class for tree species within a Sri Lankan tropical rain Forest. **Botany**, v. 86, p. 633-640, 2008.

PEARCY, R. W.; MURAOKA, H.; VALLADARES, F. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation model. **New Phytologist**, v. 166, p. 791-800, 2005.

PEARCY, R. W. Responses of Plants to Heterogeneous Light Environments. In: PUGNAIRE, F. I; VALLADARES, F (Ed.). **Functional Plant Ecology**. 2 ed. Boca Raton: CRC Press, 2007. p. 212-258.

POORTER, L. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. **Functional Ecology**, v. 13, p. 396-410, 1999.

POORTER, L.; ROZENDAAL, D. M. A. Leaf size and leaf display of thirty-eight tropical tree species. **Oecologia**, v. 158, p. 35-46, 2008.

POORTER, L. Leaf traits show different relationships with species shade tolerance in moist versus dry tropical forests. **New Phytologist**, v. 181, p. 890-900, 2009.

POPMA, J.; BONGERS, F. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. **Oecologia**, v. 75, p. 625-632, 1988.

REITZ, P. **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues. 1980.

RIJKERS, T.; PONS, T. L.; BONGERS, F. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. **Functional Ecology**, v. 14, p. 77-86, 2000.

RONDON NETO, R. M.; KOZERA, C.; ANDRADE, R. R.; CECY, A. T.; HUMMES, A. P.; FRITZSONS, E.; CALDEIRA, M. V. W.; MACIEL, M. N.; SOUZA, M. K. F. Caracterização florística e estrutural de um fragmento de floresta ombrófila mista, em Curitiba, PR – Brasil. **Floresta**, v. 32(1), p. 3-16, 2002.

ROZENDAAL, D. M. A.; HURTADO, V. H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v. 20, p. 207-216, 2006.

SACK, L.; GRUBB, P. J. Why do species of woody seedlings change rank in relative growth rate between low and high irradiance? **Functional Ecology**, v. 15, p. 145-154, 2001.

SACK, L.; MELCHER, P.J.; LIU, W.H.; MIDDLETON, E.; PARDEE, T. How strong is intracanalopy leaf plasticity in temperate deciduous trees? **American Journal of Botany**, v. 93, n. 6, p. 829-839, 2006.

SANCHES, M. C.; MIELKE, M. S.; SOUZA, C. S. D.; VIEIRA, A. J. D.; LOPES, M. M. M.; SILVA JÚNIOR, M. B. Morfologia foliar de indivíduos jovens e adultos de *Caesalpinia echinata* Lam. Numa floresta semidecídua do sul da Bahia. **Revista Árvore**, v. 33, n. 5, p. 885-893, 2009.

SANCHES, M. C.; RIBEIRO, S. P.; DALVI, V. C.; SILVA, M. B.; SOUZA, H. C.; LEMOS-FILHO, J. P. Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythidaceae): comparing saplings and emergent trees. **Trees Structure and Function**, v. 24, p. 79-88, 2010.

SANTOS, J. H. S.; FERREIRA, R. L. C.; SILVA, J. A. A.; SOUZA, A. L.; SANTOS, E. S.; MEUNIER, I. M. J. Distinção de grupos ecológicos de espécies florestais por meio de técnicas multivariadas. **Revista Árvore, Viçosa-MG**, v. 28, n. 3, p. 387-396, 2004.

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

SHEN, H.; TANG, Y.; WASHITANI, I. Morphological plasticity of *Primula nutans* to hummock-and-hollow microsites in an alpine wetland. **Journal of Plant Research**, v. 119, p. 257-264, 2006.

SILVEIRA, T. I. **Morfologia foliar de espécies arbóreas de um capão de Floresta Ombrófila Mista, PR, Brasil**. 50 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) – Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2009.

STERCK, F. J. **Trees and light. Tree development and morphology in relation to light availability in a tropical rain Forest in French Guiana**. PhD thesis, Wageningen Agricultural University, the Netherlands, 1997.

STERCK, F. J.; BONGERS, F. Crown development in tropical rain forest trees: patterns with tree height and light availability. **Journal of Ecology**, v. 89, p. 1-13, 2001.

STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BERLYN, G. P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany**, v. 81, n. 12, p. 1582-1591, 1994.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity and plant adaptation. **Acta Botanica Neerlandica**, v. 44, p. 363-383, 1995.

SULTAN, S. E. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development**, v. 5, p. 25-33, 2003.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3ª Ed. Porto Alegre, Artmed, 2004.

VACCARO, S.; LONGHI, S. J.; BRENA, D. A. Aspectos da composição florística e categorias sucessionais do estrato de três *Subseres* de uma Floresta estacional Decidual, no município de Santa Tereza – RS. **Ciência Florestal, Santa Maria**, v. 9, n. 1, p. 1-18, 1999.

VALLADARES, F.; PEARCY, R. W. The geometry of light interception by shoots of *Heteromeles arbutifolia*: morphological and physiological consequences for individual leaves. **Oecologia**, v. 121, p. 171-182, 1999.

VALLADARES, F.; MARTINEZ-FERRI, E.; BALAGUER, L.; PEREZ-CORONA, E.; MANRIQUE, E. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? **New Phytologist**, v. 148, p. 79-91, 2000.

VALLADARES, F.; WRIGHT, S. J.; LASSO, E.; KITAJIMA, K.; PEARCY, R. W. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a Panamanian rainforest. **Ecology**, v. 81, n. 7, p. 1925-1936, 2000.

VALLADARES, F.; SKILLMAN, J. B.; PEARCY, R. W. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown architectures: a case of morphological compensation. **American Journal of Botany**, v. 89, n. 8, p. 1275-1284, 2002.

VALLADARES, F.; SANCHEZ-GOMEZ, D.; ZAVALA, M. A. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. **Journal of Ecology**, v. 94, p. 1103-1116, 2006.

VALLADARES, F.; NIINEMETS, Ü. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, v. 39, p. 237-257, 2008.

VENDRAMINI, F.; DÍAZ, S.; GURVICH, D. E.; WILSON, P. J. THOMPSON, K.; HODGSON, J. G. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. **New Phytologist**, v. 154, p. 147-157, 2002.

VOGELMANN, T. C.; NISHIO, J. N.; SMITH, W. K. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. **Trends in Plant Science**, v. 1, p. 65-70, 1996.

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

WRIGHT, I. J.; CANNON, K. Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. **Functional Ecology**, v. 15, p. 351-359, 2001.

WRIGHT, I. J.; REICH, P. B.; WESTOBY, M.; ACKERLY, D. D.; BARUCH, Z.; BONGERS, F.; CAVENDER-BARES, J.; CHAPIN, F. S.; CORNELISSEN, J. H. C.; DIEMER, M.; FLEXAS, J.; GARNIER, E.; GROOM, P. K.; GULIAS, J.; HIKOSAKA, K.; LAMONT, B. B.; LEE, T.; LEE, W.; LUSK, C.; MIDGLEY, J. J.; NAVAS, M.; NIINEMETS, Ü.; OLEKSYN, J.; OSADA, N.; POORTER H.; POOT, P.; PRIOR, L.; PYANKOV, V. I.; ROUMET, C.; THOMAS, S. C.; TJOELKER, M. G.; VENEKLAAS, E. J.; VILLAR, R. The leaf economics spectrum worldwide. **Nature**, v. 428, p. 821-827, 2004.

XU, F.; GUO, W.; XU, W.; WEI, Y.; WANG, R. Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves? **Progress in Natural Science**, v. 19, p. 1789-1798, 2009.