

Universidade Federal de Minas Gerais – UFMG
Instituto de Ciências Biológicas – ICB

Maria Tereza Barbosa-Campos

MORFOANATOMIA E ECOFISIOLOGIA DE *Ouratea castaneifolia* ENGL. OCORRENDO
EM DIFERENTES AMBIENTES LUMÍNICOS

Belo Horizonte/MG
2011

Maria Tereza Barbosa-Campos

**MORFOANATOMIA E ECOFISIOLOGIA DE *Ouratea castaneifolia* ENGL. OCORRENDO
EM DIFERENTES AMBIENTES LUMÍNICOS**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Anatomia Vegetal

Orientador: Prof. Dr. Fernando Henrique Aguiar Vale
– Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG)

Belo Horizonte/MG
2011

Barbosa-Campos, Maria Tereza
Morfoanatomia e ecofisiologia de *Ouratea castaneifolia* Engl.
ocorrendo em diferentes ambientes lumínicos. [manuscrito] / Maria Tereza
Barbosa-Campos. – 2011
43 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Fernando Henrique Aguiar Vale.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais,
Departamento de Botânica.

1. *Ouratea* – Teses. 2. Ochnaceae – Teses. 3. Cerrado – Teses. 4.
Folhas – Anatomia – Teses. 5. Ecofisiologia vegetal - Teses. 6. Radiação
- Teses. 7. Plantas – Efeito da luz – Teses. 8. Plantas – Efeito da radiação
solar – Teses. 9. Plantas dos cerrados – Teses. 10. Morfologia vegetal –
Teses. 11. Anatomia vegetal – Teses. 12. Estação Ecológica da UFMG –
Teses. I. Vale, Fernando Henrique Aguiar. II. Universidade Federal de
Minas Gerais. Departamento de Botânica. III. Título.

CDU: 581.4

Aos meus pais, dedico.

AGRADECIMENTOS

Agradeço:

Ao Professor Dr. Fernando Henrique Aguiar Vale por ter me aceitado, primeiramente como estagiária e depois como orientanda. Não esquecendo, é claro, das conversas, do apoio, dos incentivos, do carinho e da amizade.

Ao Professor Dr. José Pires Lemos-Filho pelas idéias que muito enriqueceram este trabalho.

À Silvana Barbosa de Castro pela “co-orientação” e pela convivência, sempre muito agradável.

Ao Professor Dr. Cleber Cunha Figueredo pelos ensinamentos em estatística que foram de grande valor para o bom desenvolvimento deste trabalho.

Ao Thiago Alves Magalhães por me ensinar a usar os programas estatísticos.

À Professora Dra. Rosy Mary dos Santos Isaias e ao René Gonçalves da Silva Carneiro pelas traduções dos abstracts.

Ao Wagner Afonso Rocha, técnico do Laboratório de Anatomia Vegetal, que mesmo com o joelho machucado, me acompanhou ao campo várias vezes.

À Maria do Socorro Silva, técnica do Laboratório de Fisiologia Vegetal, pela ajuda com as dosagens de pigmentos.

Aos membros da banca Dra. Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira, Dr. Hildeberto Caldas de Sousa, Dra. Rosy Mary dos Santos Isaias e Dra. Maria Zabelê Dantas Moura, por aceitarem o convite.

À FAPEMIG pelo apoio financeiro.

Aos Professores e demais funcionários do Departamento de Botânica.

Aos Professores do Laboratório de Anatomia Vegetal pelos ensinamentos.

Aos colegas do Departamento de Botânica pelos momentos de descontração.

Aos meus queridos amigos do Laboratório de Anatomia Vegetal (meus primeiros amigos nesta cidade) pela convivência prazerosa. Acredito ter vivido momentos muito felizes ao lado de vocês e espero continuar vivendo.

À querida Anete Formiga, amiga, conselheira e revisora textual.

Aos meus pais, sempre muito presentes, por me apoiarem e incentivarem.

A toda minha família (Lorena, tios, primos e avós) pela confiança e carinho de sempre.

Às minhas grandes amigas (Isabella, Laís, Lívia e Feli) que mesmo depois de anos de desencontros continuam fiéis companheiras, proporcionando agradáveis encontros.

“Sem que o pensamento esteja ligado a um objetivo, não haverá realização inteligente.”
(autor desconhecido)

SUMÁRIO

Dedicatória.....	iv
Agradecimentos.....	v
Introdução Geral.....	09
Objetivo Geral.....	11
Referências.....	11
Capítulo 1 – Variações na anatomia foliar e morfologia de <i>Ouratea castaneifolia</i> Engl. ocorrendo em ambientes lumínicos distintos.....	13
Abstract.....	14
Introdução.....	14
Materiais e Métodos.....	15
Resultados e Discussão.....	19
Agradecimentos.....	29
Resumo.....	29
Referências.....	30
Capítulo 2 – Respostas fisiológicas à luz de <i>Ouratea castaneifolia</i> Engl. em Condições naturais.....	33
Abstract.....	34
Introdução.....	34
Materiais e Métodos.....	35
Resultados e Discussão.....	37
Agradecimentos.....	48
Resumo.....	48
Referências.....	48
Considerações Finais.....	51

INTRODUÇÃO GERAL

As condições ambientais as quais os organismos vivos estão expostos podem influenciar as características morfológicas e fisiológicas de um genótipo, modificando-o e formando um fenótipo particular (Fahn & Cutler, 1992). A capacidade de uma espécie sobreviver quando exposta a essas variações pode estar relacionada com a sua plasticidade fenotípica. Esta é observada quando a expressão de um genótipo é alterada por influências ambientais e aparece como um importante componente evolutivo da adaptação e como parte de um processo de competição (Bradshaw, 1965). Dessa forma, acredita-se que as respostas adaptativas, como alterações anatômicas e fisiológicas apontam importantes indícios dos caminhos adaptativos dentro de um grupo definido de plantas (Dickison, 2000), permitindo que algumas plantas sobrevivam e funcionem em diferentes condições ambientais (Paiva et al., 2003).

Plantas que apresentam plasticidade fenotípica são capazes de responder diferencialmente aos níveis de radiação no ambiente por alterações anatômicas, morfológicas e fisiológicas (Oguchi et al., 2005). O excesso de radiação solar pode, muitas vezes, causar efeitos deletérios nas plantas, incluindo dano por radiação ultravioleta, estresse induzido pelo aquecimento foliar e fotoinibição (Jordan et al., 2005). De maneira geral, folhas expostas à baixa radiação apresentam um aumento nos teores de clorofila, queda na atividade da RUBISCO (Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase), redução na taxa fotossintética por unidade de área e aumento de área foliar (Niinemets et al., 1998). Por outro lado, as folhas expostas a alta radiação possuem uma maior quantidade de nitrogênio por área, mais componentes fotoprotetores e maior razão clorofila *a*/clorofila *b* (Givnish, 1988).

Luminosidade, temperatura e água são fatores ambientais muito importantes na determinação do grau de especificidade de adaptação das espécies (Fahn & Cutler, 1992). Características morfológicas e anatômicas podem ser influenciadas não só pela qualidade e quantidade de luz, mas também pela disponibilidade de água no ambiente (Sims & Pearcy, 1992; Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994; Dickison, 2000). Plantas crescendo em regiões com limitada precipitação, altas temperaturas e solos pobres, características do bioma Cerrado (Handro, 1966; Rizzini, 1979; Haridassan, 2000; Franco et al., 2008), são conhecidas como xerófitas ou xeromórficas (Arens, 1958; Fahn & Cutler, 1992). Espécies xeromórficas são caracterizadas de acordo com sua estrutura anatômica e morfológica e, dentre várias particularidades, apresentam parede celular, cutícula e mesofilo espessos, células epidérmicas menores, parênquima

paliádico desenvolvido, idioblastos dispersos pelo mesofilo e esclerênquima ao redor das nervuras (Metcalf, 1983; Givnish, 1988). Em algumas plantas a condição lumínica do ambiente pode afetar a anatomia foliar mais que a interação da luminosidade com o regime hídrico do solo (Arens, 1958; Rôças et al., 2001).

Em uma comunidade vegetal a luminosidade incidente se distribui pelo extrato de forma variável. Em florestas semidecíduais a luz que penetra é interceptada e utilizada gradualmente, chegando ao seu interior de diversas formas: pelas clareiras, pelas margens e como radiação difusa, proveniente da reflexão das folhas ou por elas transmitida. A forma de crescimento, tipo de ramificação e a posição da folhas no ramo condicionam a luminosidade da copa de maneira que poucas folhas recebam radiação solar direta permanentemente (Larcher, 2000).

A Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais (EEUFMG) localizada no campus Pampulha (Belo Horizonte – MG) foi implantada a mais de 20 anos e atualmente apresenta um adiantado processo de sucessão ecológica, sendo sua vegetação original uma transição de Mata Atlântica para o Cerrado. *Ouratea castaneifolia* Engl. é uma espécie nativa dessa região (Neves, 2002), ocorrendo em três ambientes lumínicos distintos na Mata das Borboletas: borda, sub-bosque e atingindo o dossel.

Ouratea castaneifolia é uma Ochnaceae que ocorre nos estados da Bahia, Minas Gerais, Mato Grosso, Goiás e São Paulo, apresentando porte arbóreo-arbustivo variando de 8 a 14 metros, copa arredondada, com folhas simples, glabras, coriáceas e com espinhos no bordo (Lorenzi, 2000).

O alto grau de xeromorfismo foliar encontrado nessa espécie na EEUFMG, sob diferentes condições lumínicas, torna essa característica um aspecto interessante a ser investigado. Os fatores abióticos do local não são compatíveis com os dados bibliográficos indicados para organização anatômica e morfológica de espécies em ambientes equivalentes quando são abordadas folhas de sol e sombra (Esau, 1965; Fahn & Cutler, 1992; Apezato-da-Glória & Carmello-Guerreiro, 2006), fazendo-se necessário uma análise mais profunda dos aspectos anatômicos, ontogenéticos e fisiológicos, visando esclarecer e propiciar dados importantes sobre as estratégias de espécies arbóreas ocupando áreas com forte gradiente lumínico.

OBJETIVO GERAL

Interpretar as respostas morfoanatômicas e ecofisiológicas de *Ouratea castaneifolia* ocorrendo no sub-bosque, borda e dossel da Mata das Borboletas, na EEUFMG, visando esclarecer a ocorrência de xeromorfismo no sub-bosque através da caracterização morfológica dos indivíduos e descrição anatômica, ontogenética e fisiológica da folha.

REFERÊNCIAS

- Apezato-da-Glória, B. e Carmello-Guerreiro, S. M. (2006), *Anatomia Vegetal*. UFV. Viçosa.
- Arens, K. (1958), Considerações sobre as causas do xeromorfismo foliar. *Boletim da Faculdade de Ciências e Letras da USP*, **15**, 25-56.
- Bradshaw, A. D. (1965), Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in Genetics*, **13**, 115-155.
- Dickison, W. C. (2000), Ecological anatomy. In: *Integrative Plant Anatomy*. ed. Harcourt Academic Press, San Diego.
- Esau, K. (1965), *Anatomia das Plantas com Sementes*. ed. Edgard Blucher, São Paulo.
- Fahn, A. e Cutler, D. (1992), *Xerophytes*. ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Franco, A. C.; Haridassan, M. e Ferreira, C. S. (2008), Physiological ecology of Cerrado plants: new insights and new approaches. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **20** (3), 165-166.
- Givnish, T. J. (1988), Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal Plant Physiology*, **15**, 63-92.
- Handro, W. (1966), Escleromorfismo foliar e nutrição mineral em *Gomphrena prostrata* Mart. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **38**, 225-242.
- Haridassan, M. (2000), Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, **12** (1), 54-64.
- Jordan, G. J.; Dillon, R. A. e Weston, P. H. (2005), Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany*, **92** (5), 789-796.
- Larcher, W. (2000), *Ecofisiologia Vegetal*. RiMa Artes e Textos, São Carlos.
- Lorenzi, H. (2000), *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*. ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa, 3 ed., v. 1.
- Metcalf, C. R. (1983), Ecological Anatomy and Morphology General Survey. In: *Anatomy of the Dicotyledons*. ed. Clarendon Press, Oxford, 2 ed, v. 2.
- Neves, C. D. B. (2002), *Zoneamento ambiental da Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais: subsídio à implantação de unidades de conservação urbanas*. *Dissertação de Mestrado*, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brasil.

- Niinemets, Ü; Olevi, K e Tenhunen, J. D. (1998), An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, **18**, 681-696.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K. e Hirose, T. (2005), Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation differential response in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*, **28**, 916-927.
- Paiva, E. A. S.; Isaias, R. M. S.; Vale, F. H. A. e Queiroz, C. G. S. (2003), The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boon (Commelinaceae) leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **46** (4), 617-624.
- Rizzini, W. M. (1979), *Tratado de fitogeografia do Brasil- Aspectos sociológicos e florísticos*. ed. HUCITEC, São Paulo, v. 2.
- Rôças, G.; Scarano, F. R. e Barros, C. F. (2001), Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **136**, 231-238.
- Sims, D. A. e Pearcy, R. W. (1992), Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany*, **79** (4), 449-455.
- Strauss-Debenedetti, S. e Berlyn, G. P. (1994), Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. *American Journal of Botany*, **81** (12), 1582-1591.

CAPÍTULO 1

Variações na anatomia foliar e morfologia de *Ouratea castaneifolia* Engl. ocorrendo em ambientes lumínicos distintos

Maria Tereza Barbosa-Campos, Fernando Henrique Aguiar Vale, Flávia de Sousa Lima e Luciana Neves dos Santos

Universidade Federal de Minas Gerais; Instituto de Ciências Biológicas; Departamento de Botânica; Av. Antônio Carlos, 6627; 31270-901; Belo Horizonte – MG - Brasil

*Diagramação de acordo com as normas da revista
Brazilian Archives of Biology and Technology.*

ABSTRACT

Ouratea castaneifolia (Ochnaceae) occurs in semideciduous forests and in their transition to the cerrado. This study aimed to characterize the leaf anatomy and morphology of individuals which inhabit the border, the understory and the canopy of the forest at the Estação Ecológica da UFMG. The height, diameter, number and perimeter of the stems, the leaf area, stomata density and leaf histometry of the individuals were quantified. Usual methods in plant anatomy were used to produce histological slides. Individuals reaching the canopy are trees, with a single stem, up to 10 ± 2.5 m high. In the understory, they are herbaceous with 1-2 stems, up to 1.4 ± 0.5 m high. In the border of the forest, they are shrubs with 1-5 stems, and up to 3.2 ± 0.6 m high. The leaf histometry is significantly different between individuals of the border and the understory. The leaf of *O. castaneifolia* presents the same standard cell and tissue organization in all individuals, suggesting intense lignification regardless the luminous condition and the architecture of the individuals.

Key words: *Ouratea castaneifolia*, Ochnaceae, leaf anatomy, radiation, sun and shade leaf.

INTRODUÇÃO

Plantas que apresentam capacidade de adaptação em diferentes condições ambientais, são capazes de responder diferencialmente a níveis de radiação no ambiente por alterações anatômicas, morfológicas e fisiológicas (Bradshaw, 1965; Oguchi et al., 2005). A alteração na estrutura foliar é a principal resposta das plantas às mudanças na radiação ambiental (Lee et al., 2000), resultando nas chamadas folhas de sol e folhas de sombra. Folhas de sol são comumente mais espessas que as de sombra (Givnish, 1988; Esau, 1965; Menezes et al., 2006; Gomes et al., 2008) e esse aumento pode causar, dentre outras coisas, redução na área foliar, permitindo maior capacidade fotossintética por unidade de área nas plantas de sol (Niinemets et al., 1998; Oguchi et al., 2005).

Características anatômicas podem ser influenciadas não só pela qualidade e quantidade de luz, mas também pela disponibilidade de água no ambiente (Sims & Pearcy, 1992; Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994; Dickison, 2000). Plantas crescendo em regiões com limitada precipitação, altas temperaturas e solos pobres são conhecidas como xerófitas ou xeromórficas (Arens, 1958; Fahn & Cutler, 1992). Espécies xeromórficas são definidas de acordo com sua estrutura anatômica e morfológica e, dentre várias particularidades, apresentam parede celular, cutícula e mesofilo espessos, células epidérmicas menores, parênquima paliçádico desenvolvido, idioblastos dispersos pelo mesofilo e esclerênquima ao redor das nervuras (Metcalf, 1983; Givnish, 1988). Em algumas plantas a condição lumínica do ambiente pode afetar a anatomia

foliar mais que a interação da luminosidade com o regime hídrico do solo (Arens, 1958; Rôças et al., 2001).

Segundo Solereder (1908) a família Ochnaceae apresenta células epidérmicas com parede completamente ou parcialmente lignificada; cristais, células esclerificadas atravessando todo mesofilo e associadas às nervuras de maior e menor calibre.

Devido ao alto grau de xeromorfismo de *Ouratea castaneifolia* Engl. (Ochnaceae), objetivou-se caracterizar a morfologia, anatomia e ontogenia foliar, comparando as variações entre os indivíduos, para detectar padrões de respostas morfoanatômicas e relacioná-las aos ambientes de borda, sub-bosque e dossel da mata, na Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais (EEUFMG).

MATERIAIS E MÉTODOS

Área de Estudo

Ouratea castaneifolia Engl. (Ochnaceae) ocorre nos estados da Bahia, Goiás, São Paulo e Minas Gerais, em florestas semidecíduas e em sua transição para o Cerrado (Lorenzi, 2000). Em Belo Horizonte, Minas Gerais, a espécie foi encontrada na EEUFMG (Fig 1) na Mata das Borboletas (19°52'57,92"S – 43°58'20,65"W), uma área de floresta estacional semidecidual, ocorrendo em três ambientes distintos, caracterizados como borda (pleno sol), sub-bosque (sombra) e dossel (parcialmente sombreada) da mata. Nessas áreas foram selecionados e marcados 27 indivíduos sendo: 10 na borda, 10 no sub-bosque e 7 alcançando o dossel. O material testemunho foi depositado no Herbário do Departamento de Botânica da UFMG sob o número BHCB 133148. Para a caracterização lumínica dos ambientes foi medida a radiação fotossintética ativa, com auxílio de quantômetro (LI-COR LI189), em intervalos de uma hora, ao longo de um dia sem nuvens, em agosto de 2009 (Fig 2).

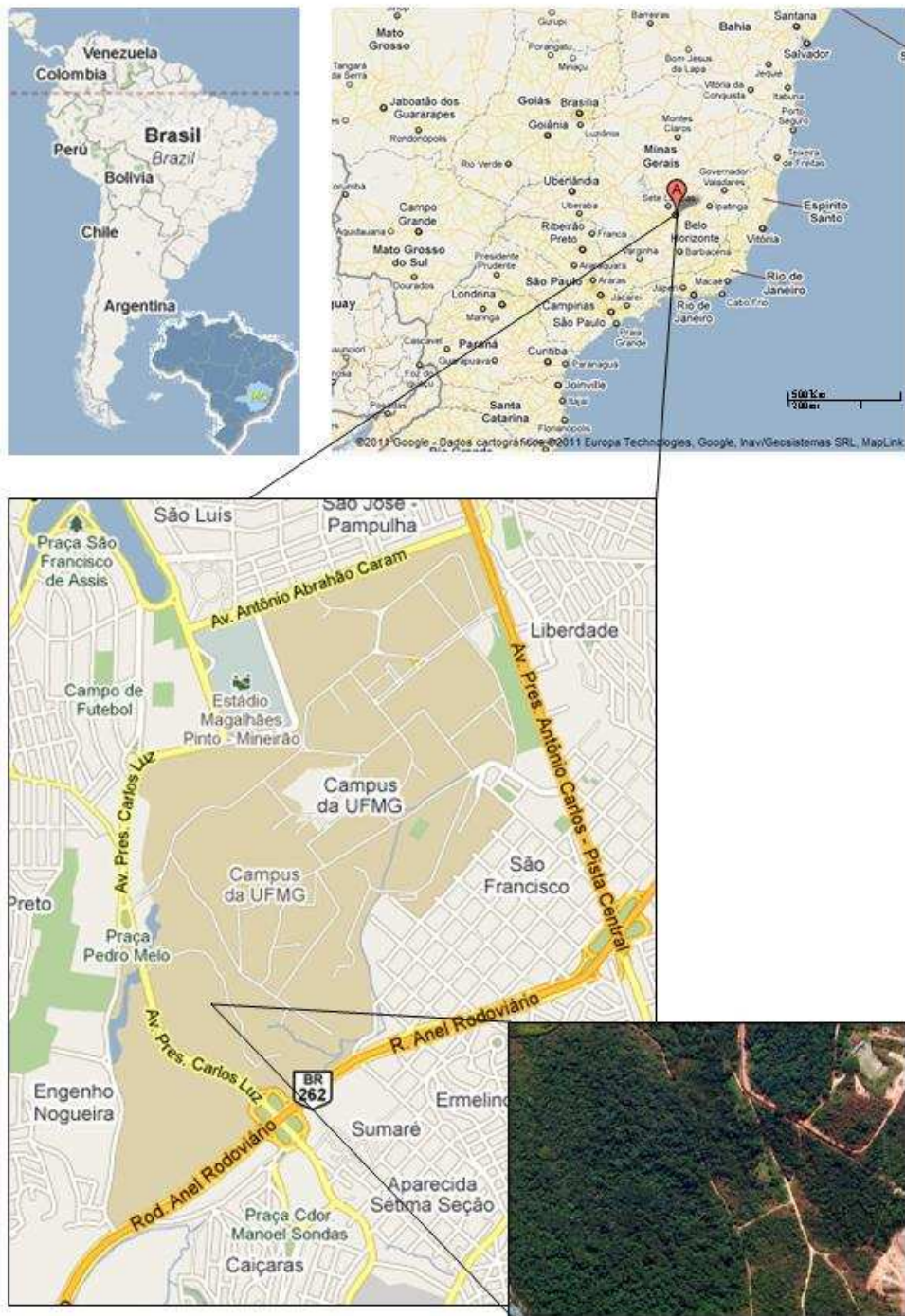


Figura 1 – Localização da área de estudo: Mata das Borboletas, Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais. Fonte: Google maps. <http://maps.google.com.br/maps> Acessado em 15/01/11.

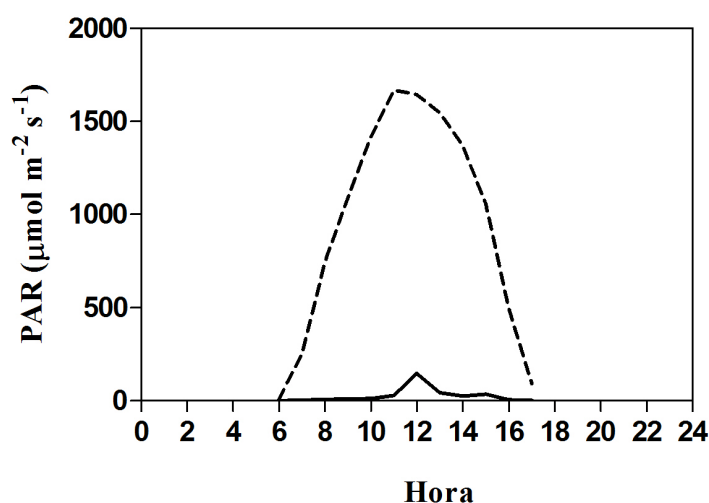


Fig 2 – Radiação Fotossintética Ativa (PAR) medida durante um dia, na estação seca. ---- Borda, — Sub-bosque.

Morfologia

Para comparação da arquitetura dos 27 indivíduos marcados foram feitas medidas mensais, durante um ano, de altura e diâmetros norte/sul e leste/oeste da copa, com auxílio de uma trena, exceto para as plantas que atingiram o dossel. Nestas a altura foi estimada tendo por base o comprimento do podão e a área da copa não foi medida, assim como também não foi medida a área da copa das plantas de sub-bosque. A área da copa foi calculada pela fórmula da elipse ($A = a.b.\pi$, onde a = semi-eixo do maior diâmetro e b = semi-eixo do menor diâmetro). O número de caules principais foi quantificado de forma direta, ao nível do solo. Foram realizadas medidas do perímetro de cada caule. A área de folhas plenamente expandidas foi medida a partir de imagens digitalizadas (dossel=122; borda=74 e sub-bosque=20) em Scanner AOC Spectrum F600 e submetidas ao programa EASY QUANTIFY®.

Anatomia foliar:

1. Ontogenia

Para a análise ontogenética o material coletado foi separado em quatro estágios de desenvolvimento, sendo eles: meristemas apicais, primórdio foliar cilíndrico, primórdio foliar expandido e folha plenamente desenvolvida dos indivíduos de borda e dossel. Lâminas temporárias foram montadas a partir de cortes transversais, realizados à mão livre, clarificados em hipoclorito de sódio, corados com azul de astra e safranina, ambos aquosos a 1%, na

proporção 9:1 (v/v) e, em seguida, montados em gelatina glicerinada de Kaiser (Kraus & Arduin, 1997). Para montagem de lâminas permanentes o material foi desidratado em série butílica e incluído em Paraplast® (Kraus & Arduin, 1997). Posteriormente, a amostra foi seccionada em micrótomo rotativo (Jung Biocut mod 2035) com espessura de 10 a 12µm, corado com azul de astra e safranina (Kraus & Arduin, 1997) e montado em verniz vitral (Paiva, 2006).

Nos indivíduos da borda da mata foram marcadas, no mesmo ramo, com anéis de arame plastificado e colorido, folhas em três estágios de desenvolvimento: jovens, intermediárias e plenamente desenvolvidas, definidas de acordo com sua maleabilidade e textura. Nessas folhas o comprimento e a largura foram medidos mensalmente, com o auxílio de uma trena e a partir desses dados foi calculada a área foliar com base na fórmula da elipse ($A = a.b.\pi$, onde a = semi-eixo do maior diâmetro e b = semi-eixo do menor diâmetro).

2. Histometria

Foram coletadas folhas plenamente desenvolvidas de indivíduos dos três locais de estudo, durante um ano. Em cada coleta mensal, retirava-se, para análise, três folhas por indivíduo. Fragmentos com cerca de 1,0cm² da porção mediana da folha foram fixados em FAA₅₀ (formaldeído 37-40%, ácido acético glacial e álcool etílico 50%, na proporção de 1:1:18, v/v) e conservados em álcool etílico 70% (Johansen, 1940). A descrição anatômica foi realizada a partir de cortes transversais, à mão livre, clarificados em hipoclorito de sódio, corados com azul de astra e safranina, ambos aquosos a 1%, na proporção 9:1 (v/v) e, em seguida, montados em gelatina glicerinada de Kaiser (Kraus & Arduin, 1997). Foram realizadas medidas de espessura da lâmina foliar, cutícula, epiderme e mesofilo, assim como o número de camadas celulares do parênquima paliçádico e lacunoso, com auxílio do programa MOTIC®. Os resultados foram quantificados a partir de 60 imagens obtidas no fotomicroscópio Zeiss Primo Star CANON A650, oriundas de 4 indivíduos de cada ambiente. A epiderme das folhas foi destacada com auxílio do hipoclorito de sódio comercial 50%, à temperatura ambiente, em placa de petri. O material dissociado foi lavado em água destilada, submetido à coloração por safranina 1% (Johansen, 1940) e posteriormente montado em gelatina glicerinada de Kaiser (Kraus & Arduin, 1997). A densidade estomática foi calculada a partir de 18 folhas de 3 indivíduos, totalizando 972 campos por ambiente e a classificação dos estômatos foi feita de acordo com Wilkinson (1979).

Análise Estatística

O nível de significância dos dados quantitativos foi realizado através de Análise de Variância (ANOVA), seguida pelo teste de Tukey 5% ou teste t, ou ainda, pelo teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de Dunnett's 5%, após avaliação da adequação dos testes segundo a normalidade e homocedasticidade dos dados (Sampaio, 1943) pelo programa JMP®.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Ouratea castaneifolia Engl. apresenta porte arbóreo-arbustivo variando significativamente entre os três ambientes estudados (Fig 3, 4 e 5). As plantas de sub-bosque apresentam em média 1,30m de altura ($\pm 0,6$) e um caule por indivíduo, com perímetro da base em torno de 6cm. Não foi considerada a presença de copa devido ao pequeno porte, ausência de ramificações e baixo número de folhas. A arquitetura das plantas no sub-bosque e a pequena quantidade de folhas podem estar relacionadas ao sombreamento, uma vez que plantas em ambiente sombreado tendem a reduzir drasticamente o número de folhas, reduzindo a taxa de iniciação foliar (Cookson & Granier, 2006). As plantas de dossel medem em média 9,40m ($\pm 4,1$), possuem apenas um caule com perímetro da base em torno de 33,7cm ($\pm 8,0$). Na borda da mata as plantas apresentam em média 2,9m ($\pm 0,9$), 2-5 caules, com 21,9cm ($\pm 9,7$) de perímetro da base e uma copa de 5,1m² ($\pm 2,5$).

As folhas de *O. castaneifolia*, nos três ambientes estudados, são simples, alternas, coriáceas, glabras (Fig 6), com presença de estípulas nas fases mais jovens do desenvolvimento. A margem foliar é nitidamente aculeada. A superfície das folhas é frequentemente tomada por grande quantidade de organismos epifíticos, chegando a ocupar, em alguns casos, sua totalidade. A nervura central é fortemente projetada para a face abaxial e a vascularização segue o padrão caspedodromo (Hickley, 1979).

As áreas foliares das plantas da sub-bosque e borda são estatisticamente diferentes, sendo as folhas dos indivíduos de borda menores (Tabela 1) indicando uma resposta morfológica à condição de maior radiação e xeromorfismo em relação ao sub-bosque. Estudos sobre o efeito da intensidade luminosa nas folhas mostram que aquelas expostas à alta intensidade de luz tendem a diminuir sua área (Milaneze-Gutierrez et al., 2003; Gomes et al., 2008; Espindola Junior et al.,



Figura 3 a 6 – Aspecto geral de *Ouratea castaneifolia* na Estação Ecológica da UFMG: 3. Sub-bosque. 4. Dossel. 5. Borda. 6. Folha madura. Barra = 1cm.

2009) conforme registrado para *O. castaneifolia* na borda da mata. Para Medri & Lleras (1980) e Fahn & Cutler (1992) a influência de fatores externos, como excesso de luminosidade e escassez de água, será menor quanto menor a área exposta e maior o volume, por isso em ambientes xéricos, a redução da área de transpiração em relação ao volume é vantajoso ecologicamente.

Para as folhas cujo desenvolvimento da área foi acompanhado durante o período amostrado, observou-se que as jovens possuíam área foliar menor que aquelas intermediárias e plenamente desenvolvidas (Fig 7). O padrão de desenvolvimento das folhas jovens e intermediárias é diferente do esperado, não apresentando crescimento ao longo do tempo. O que nos leva a acreditar que o desenvolvimento da área foliar de *O. castaneifolia* pode estar relacionado com a estação de surgimento daquela folha (Dale, 1982) e/ou a predação (Lee et al., 2000; Ricklefs, 2003; Gonçalves et al., 2005) que, como observado em campo, ocorre fundamentalmente nos estádios meristemáticos.

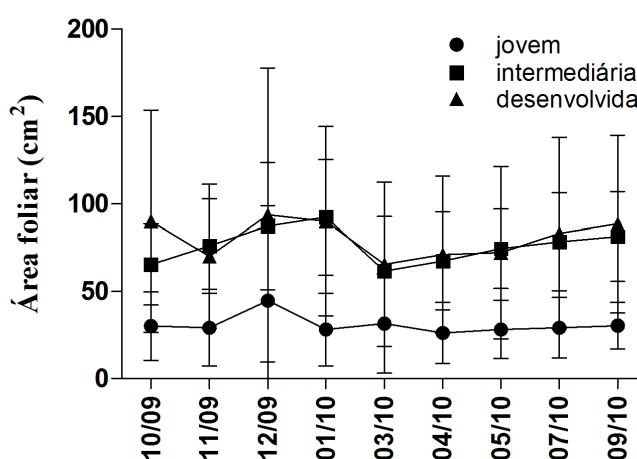


Fig 7 – Valores médios e desvios padrão da área foliar de folhas jovens, intermediárias e plenamente desenvolvidas de *O. castaneifolia* ao longo do período amostrado.

A diferença observada nas áreas foliares entre os três estádios mostra uma convergência entre as intermediárias e as desenvolvidas (Fig 7), indicando que as intermediárias já haviam atingido seu desenvolvimento pleno no início do acompanhamento. As folhas jovens mantiveram-se estáveis ao longo do período amostrado, denotando que as condições no momento de formação são mais importantes para o tamanho final das folhas que a idade. Acredita-se que as folhas desenvolvidas

poderiam ter origem em diversas estações, por isso o grande desvio padrão na média de sua área foliar. Sendo assim, não foi possível delimitar sua idade no período amostrado, no entanto era comum observarmos folhas em caules de crescimento secundários com cerca de 50cm de circunferência, sugerindo uma folha extremamente longeva.

No estudo anatômico da região meristemática de indivíduos de *O. castaneifolia* observou-se a presença de primórdios foliares envolvidos por estípulas, sendo para cada primórdio um par de estípulas (Fig 8 e 10). Os primórdios do primeiro nó apresentam uma camada de protoderme revestida por cutícula delgada. O mesofilo é composto por células do meristema fundamental, onde podem ser vistas divisões celulares em vários planos e por células procambiais em desenvolvimento (Fig 9). Todas as células, nesse estágio de desenvolvimento, possuem parede primária delgada, núcleo denso e formato isodiamétrico.

No segundo nó podem ser vistas divisões anticlinais nas células da protoderme assim como uma expansão lateral do limbo, iniciando a formação da lâmina foliar. Os feixes procambiais separam a região cortical e medular da nervura principal e nota-se a formação de uma projeção procambial que se estende em direção à expansão lateral do limbo (Fig 10).

Nos primórdios foliares do terceiro e quarto nós, observa-se células mais densas que nos estádios anteriores. À medida que ocorre a expansão lateral do limbo foliar, o bordo torna-se fletido na direção ventral. Nos feixes vasculares já podem ser evidenciadas fibras pericíclicas (Fig 11). As demais células do mesofilo continuam com aspecto meristemático: pequenas, núcleo denso e parede delgada.

A partir do quinto nó os primórdios foliares se apresentam independentes e totalmente revolutos. As células da epiderme adaxial são maiores que aquelas da face abaxial. Estômatos já podem ser vistos, principalmente na face abaxial (Fig 12). No mesofilo nota-se uma organização das camadas celulares em parênquima paliádico e lacunoso e observam-se feixes vasculares colaterais. Associados a esses feixes nota-se a presença de um ou mais idioblastos, sem conteúdo aparente, que mais tarde, irão se diferenciar em cristarque. Células alongadas, de parede fina, que darão origem às esclereídes, atravessam parcialmente o mesofilo nesses estádios de desenvolvimento (Fig 13).

O padrão ontogenético das estípulas acompanha o processo de divisão e diferenciação celular dos primórdios foliares, sempre em um estágio a frente destes (Fig 8). Nas fases mais juvenis, as estípulas apresentam epiderme unisseriada, revestida por cutícula delgada e mesofilo

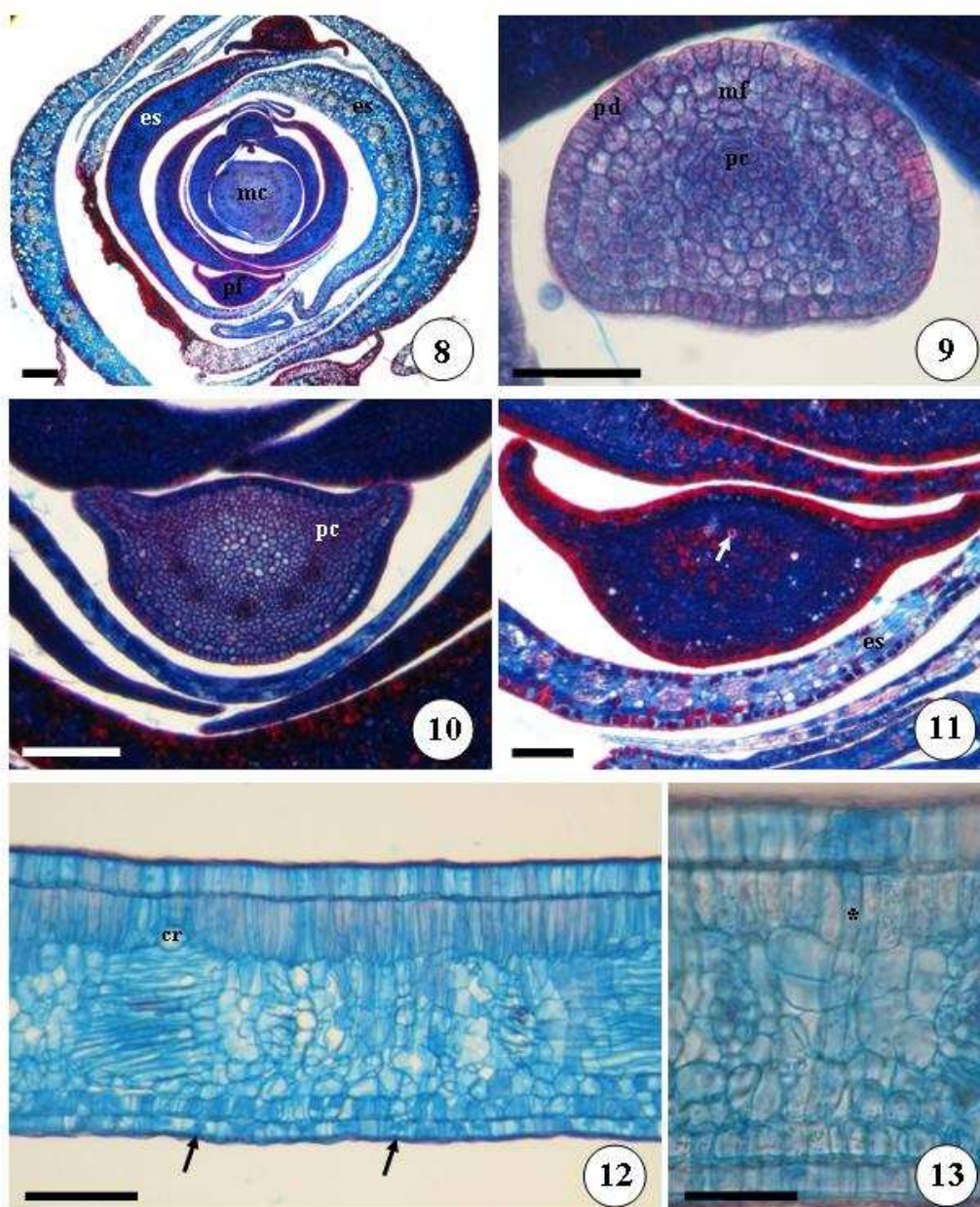


Figura 8 a 13 – Meristema apical e primórdios foliares de *Ouratea castaneifolia* em secção transversal : 8. Visão geral do meristema caulinar evidenciando a presença de estípulas e primórdios foliares. 9. Primórdio de primeiro nó. 10. Primórdio de segundo nó. 11. Evidência de fibra pericíclica (seta) em primórdios de terceiro nó. 12. Primórdio foliar cilíndrico com estômatos diferenciados (setas). 13. Esclereíde em diferenciação. cr=cristarque; es=estípulas; mc=meristema caulinar; mf=meristema fundamental; pd=protoderme; pc=procâmbio; pf=primórdio foliar; *=esclereíde. Em 8 barra=300µm; 10, 11 e 12 barras=100µm; 9 e 13 barras=50µm.

homogêneo, composto por células de meristema fundamental e idioblastos contendo drusas. Feixes paralelos, podem ser vistas no mesofilo, sem que se destaque uma nervura principal. Nesses feixes observam-se elementos de vaso do protoxilema já diferenciados. Nos estádios finais do desenvolvimento ocorre início do processo de lignificação dos tecidos, principalmente das fibras pericíclicas (Fig 11).

As folhas maduras de *O. castaneifolia* se caracterizam como dorsiventral (Fig 14), anfiestomática, com estômatos anomocíticos (Fig 15b), no mesmo nível das células epidérmicas. Os estômatos da face adaxial se concentram sobre a nervura principal (Fig. 15a) que, segundo Solereder (1908), é uma característica do gênero *Ouratea*. A folha possui epiderme unisseriada com células de formato cúbico, sendo as células da face abaxial menores que aquelas da face adaxial. A cutícula é lisa e conspícua nas duas faces da lâmina foliar (Fig 14). Estudos comprovam que a espessura da cutícula é uma resposta à variação da condição ambiental e está diretamente relacionada às condições de água no ambiente (Wilkinson, 1979; Medri & Lleras, 1980) e proteção contra o excesso de luminosidade por se tratar de uma camada brilhante e refletora (Dickison, 2000; Alquini et al., 2006). No entanto, nessa espécie, essa característica independe das variáveis ambientais, mostrando-se fortemente fixada nas folhas dos três ambientes estudados.

O mesofilo apresenta uma ou duas camadas de parênquima paliçádico na face adaxial e de 7 a 8 camadas de parênquima lacunoso (Fig 14). Esclereídes ramificadas são observadas justapostas à epiderme da face adaxial prolongando-se em direção à abaxial, podendo atravessar o mesofilo de uma face à outra, embora a maioria percorra somente até a metade (Fig 14). Esclereídes semelhantes também foram observadas em algumas espécies de cerrado, pertencentes às Erythroxylaceae e Celastraceae (Bierras & Sajo, 2004; Gomes et al., 2005). Scatena & Scremin-Dias (2006) descrevem esclereídes parecidos, como esclereídes colunares, presentes em plantas de caatinga e cerrado. Em *O. castaneifolia* a presença da grande quantidade de esclereídes pode estar associada à história de vida da espécie relacionada ao cerrado, com solos pobres em nutrientes (Handro, 1966, Rizzini, 1979; Haridassan, 2000), alocando parte do seu esforço fotossintético na organização de parede secundária lignificada, levando ao escleromorfismo foliar (Turner, 1994; Boudet, 1998). Essa característica é fortemente associada à conservação de nutrientes, prevenção de danos e a longevidade das folhas (Turner, 1994; Cornelissen et al., 2003; Wyka et al., 2007), eventos esses considerados presentes na espécie estudada.

A presença de idioblastos contendo drusas no mesofilo ocorre principalmente no parênquima lacunoso (Fig 14 e 16). A função que os cristais desempenham pode ser variada e inclui regulação de cálcio nos tecidos, equilíbrio iônico, proteção contra herbivoria e suporte tecidual (Franceschi & Horner Junior, 1980; Franceschi, 2001). A proteção contra herbivoria é, provavelmente, a melhor função que se aplica para *O. castaneifolia* uma vez que o suporte tecidual é desempenhado pela grande quantidade de esclereídes, tornando a folha extremamente rígida.

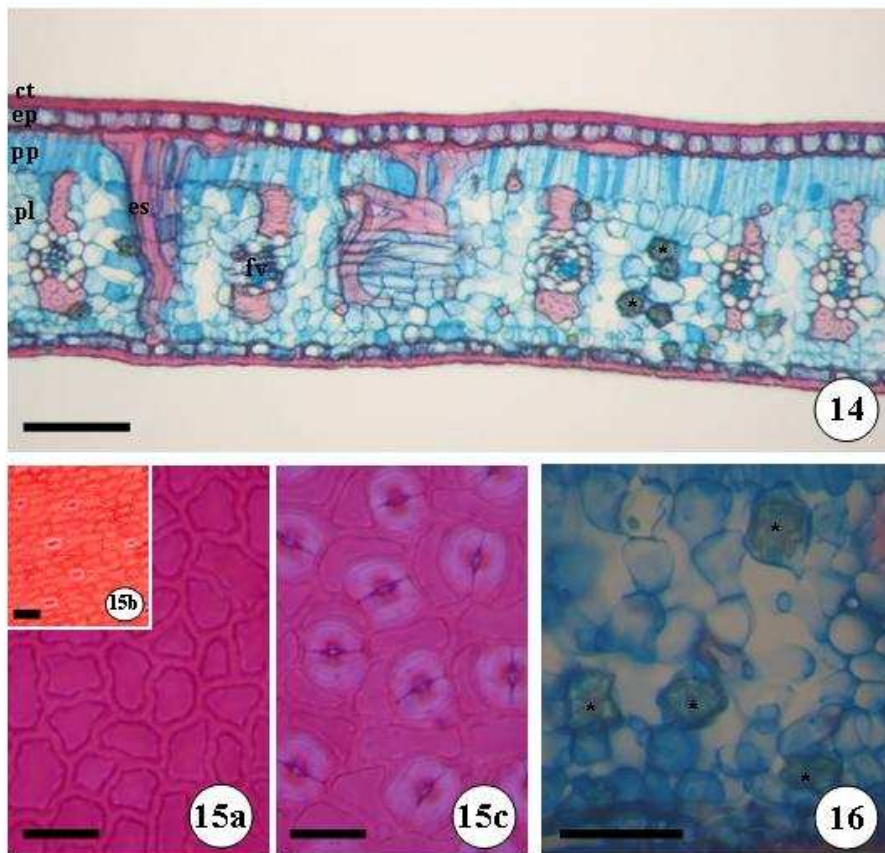


Figura 14 a 16 – Folha plenamente desenvolvida de *Ouratea castaneifolia*: 14. Visão geral da folha em secção transversal. 15. a. Vista frontal da epiderme adaxial. b. detalhe da presença de estômatos na nervura principal. c. Vista frontal da epiderme abaxial. 16. Parênquima lacunoso, em secção transversal, evidenciando a presença de drusas. ct=cutícula; ep=epiderme; es=esclereíde; fv=feixe vascular; pl=parênquima lacunoso; pp=parênquima paliádico; *=drusas. Em 14 barra=100µm; 15a e detalhe, 15b e 16 barras=50 µm.

A nervura principal apresenta a superfície abaxial mais proeminente que a superfície adaxial. Nela o tecido vascular tem o formato elipsóide, é contornado por fibras (Fig 17) e frequentemente observa-se a presença de câmbio vascular e início de crescimento secundário (Fig 18 e 20). Observa-se esclereídes distribuídos por toda região cortical (Fig 19) e idioblastos contendo drusas na região medular (Fig 20). Feixes vasculares colaterais encontram-se imersos no parênquima lacunoso, com fibras voltadas para a superfície adaxial e abaxial (Fig 21). As folhas de *O. castaneifolia* são típicas esclerófilas devido à presença de esclereídes dispersos e fibras associadas às nervuras (Esau, 1965; Fahn, 1992). Externamente aos feixes de fibras perivasculares encontram-se células cuja parede é lignificada em forma de meia lua e dentro destas ocorre um cristal rombóide que Solereder (1908) denominou de cristarque (Fig 21 e 22). O cristarque é pouco comum, no entanto não é exclusivo de Ochnaceae tendo sido descrito para outras famílias, gêneros e espécies por Kuijt & Lye (2005) e Sahreen et al. (2010).

Análises histométricas do limbo foliar dos indivíduos estudados nos três ambientes (sub-bosque, borda e dossel) evidenciam diferenças estatísticas (Tabela 1). Dentre os valores observados, a espessura do parênquima paliçádico e lacunoso são os mais significativos, respondendo de forma direta a variação da luminosidade entre borda e sub-bosque (Fig 2), denotando uma plasticidade dessa espécie em relação à radiação. A espessura total do limbo está relacionada com o aumento do mesofilo, uma vez que a espessura do parênquima paliçádico e lacunoso varia diretamente com a espessura total da lâmina (Tabela 1). Para alguns autores que estudaram espécies expostas a diferentes intensidades de luz, a espessura do mesofilo proporcionou aumento na espessura da lâmina foliar assim como o número de camadas do parênquima paliçádico (Dale, 1982; Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994; Wyka et al., 2008), corroborando com o observado em *O. castaneifolia*. A luminosidade pode modificar as características macroscópicas e microscópicas das folhas (Milaneze-Gutierrez et al., 2003; Onoda et al., 2008) e explicar a variação morfológica por alterar nas folhas a concentração de carbono, o acúmulo de biomassa, a eficiência no uso da água e as características anatômicas (Craven et al., 2010). Modificações na estrutura foliar induzida pela mudança da radiação estão entre os mais notáveis exemplos de adaptação foliar (Givnish, 1988).

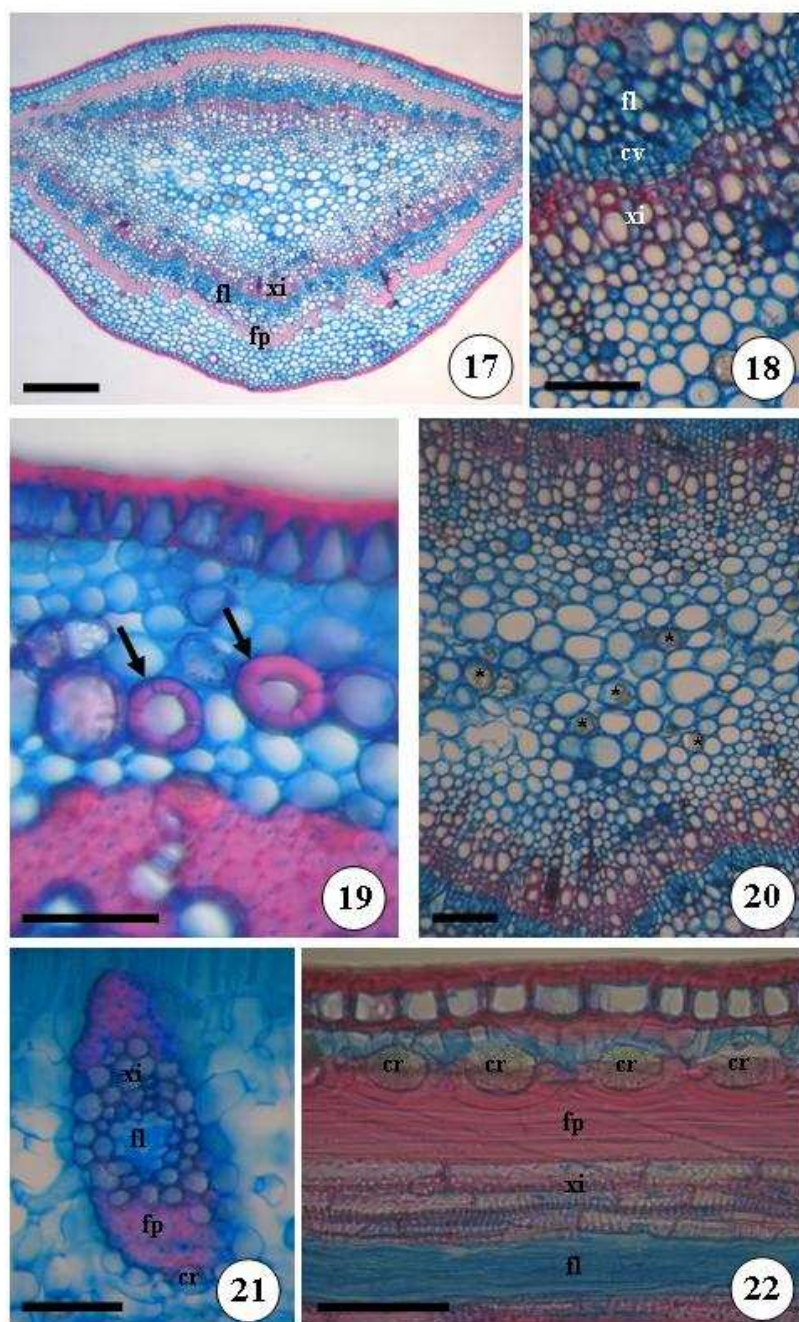


Figura 17 a 22 – Sistema vascular de folhas plenamente desenvolvidas de *Ouratea castaneifolia*. Secções transversais: 17. Visão geral da nervura principal. 18. Detalhe do sistema vascular evidenciando início de crescimento secundário. 19. Detalhe das esclereídes (seta) na região cortical da nervura principal. 20. Drusas na região medular da nervura principal. 21. Feixe colateral de menor calibre. 22. Secção longitudinal do feixe vascular de menor calibre evidenciando a presença de cristarque. cr=cristarque; cv=câmbio vascular; fl=floema; fp=fibras perivasculares; xi=xilema; *=drusas. Em 17 barra=300µm; 18 e 20 barras=100µm; 19, 21 e 22 barras=50µm.

Tabela 1. Valores médios e erros padrão das características morfoanatômicas para as folhas de *O. castaneifolia* em diferentes ambientes na Mata das Borboletas da Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais.

Espessura (µm)	<i>Ambientes</i>				
	Dossel	Borda	Sub-bosque	F	P
<i>Cutícula Adaxial</i>	9,7±0,2 a	10,0±0,2 a	8,7±0,2 b	12,5	<0,0001
<i>Epiderme Adaxial</i>	18,9±0,3 a	18,5±0,3 a	18,1±0,3 a	1,29	0,27
<i>Parênquima Paliçádico</i>	54,5±0,9 b	58,2±0,9 a	40,8±0,9 c	95,11	<0,0001
<i>Parênquima Lacunoso</i>	153,8±2,7 b	165,8±2,7 a	135,9±2,7 c	31,43	<0,0001
<i>Epiderme Abaxial</i>	13,0±0,3 a	13,6±0,3 a	11,7±0,3 b	12,72	<0,0001
<i>Cutícula Abaxial</i>	8,2±0,2 a	8,7±0,2 a	8,4±0,2 a	1,78	0,17
<i>Lâmina</i>	255,2±3,4 a	265,3±3,4 a	222,1±3,4 b	44,49	<0,0001
Densidade de estômatos/mm²	611,3±12,8 a	597,3±12,8 a	596,0±12,8 a	0,44	0,65
Área Foliar (mm²)	6708,5±245,6 ab	6431,7±315,3 b	8181,2±606,5 a	3,31	0,04

Letras diferentes para a mesma variável representam diferenças estatisticamente significativas entre os ambientes estudados (P<0,05).

A densidade estomática mostrou semelhança entre os três ambientes (Tabela 1), o que difere dos dados bibliográficos nos quais é comum a densidade estomática nos locais com alta luminosidade ser maior que aqueles mais sombreados (Medri & Lleras, 1980; Milaneze-Gutierrez et al., 2003; Lima Junior et al., 2006; Espindola Junior et al., 2009; Craven et al., 2010). Com maior densidade estomática a planta pode apresentar maior condutância de gases e, assim, evitar que a fotossíntese seja limitada por diferentes condições ambientais (Lima Junior et al., 2006). Na presente situação de *O. castaneifolia*, esse parâmetro aponta para uma condição de compensação luminosa diferente da densidade estomática, como por exemplo, o aumento da área foliar (Tabela 1).

A folha de *O. castaneifolia* apresenta o mesmo padrão celular e tecidual em todos os indivíduos estudados, destacando-se intensa lignificação precoce independente da condição lumínica e arquitetura dos indivíduos. O xeromorfismo foliar apresentado por *O. castaneifolia* independe dos estímulos clássicos citados na bibliografia, pois mesmo sob baixa luminosidade nas condições de sub-bosque, ocorre intensa lignificação. Os dados obtidos sugerem que os indivíduos já estabelecidos em sub-bosque representam uma reserva, aguardando um aumento na condição ideal de luminosidade para o desenvolvimento arbóreo, constituindo um banco de plantas.

AGRADECIMENTO

Agradecemos à Dra. Luciana Kamino, do Laboratório de Sistemática Vegetal da UFMG por nos mostrar a localização de *Ouratea castaneifolia* na EEUFMG; à Professora Dra. Rosy Mary dos Santos Isaias e ao Renê Gonçalves da Silva Carneiro, do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFMG pela tradução; ao Professor Dr. Cleber Cunha Figueredo, do Laboratório de Ficologia da UFMG pelo apoio nas análises estatísticas e à FAPEMIG pelo apoio financeiro.

RESUMO

Ouratea castaneifolia (Ochnaceae) ocorre em florestas semidecíduas e em sua transição para o cerrado. Objetivou-se caracterizar a anatomia foliar e morfologia de indivíduos que habitam a borda, sub-bosque e atingem o dossel da mata na Estação Ecológica da UFMG. Foi quantificada a altura dos indivíduos, diâmetro da copa, número e perímetro dos caules, área foliar, densidade estomática e histometria foliar. Métodos usuais em anatomia vegetal foram empregados para confecção de lâminas temporárias e permanentes. Indivíduos que atingiram o dossel são arbóreos, unicaulinares com $10 \pm 2,5$ m de altura. No sub-bosque, são herbáceos, 1-2 caules, medindo $1,4 \pm 0,5$ m. Na borda da mata, são arbustivos, 1-5 caules, medindo $3,2 \pm 0,6$ m. Na histometria foliar observam-se diferenças significativas entre indivíduos de borda e sub-bosque. A folha de *O. castaneifolia* apresenta o mesmo padrão celular e tecidual em todos os indivíduos,

sugerindo uma intensa lignificação foliar independente da condição lumínica e arquitetura dos indivíduos.

REFERÊNCIAS

- Alquini, Y.; Bona, C.; Boeger, M. R. T.; Costa, C. G. e Barros, C. F. (2006), Epiderme. In: *Anatomia Vegetal*. UFV. Viçosa.
- Arens, K. (1958), Considerações sobre as causas do xeromorfismo foliar. *Boletim da Faculdade de Ciências e Letras da USP*, **15**, 25-56.
- Bierras, A. C. e Sajo, M. G. (2004), Anatomia foliar de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) do cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **18** (3), 601-612.
- Boudet, A. M. (1998), A new view of lignification. *Trends in Plant Science*, **3** (2), 67-71.
- Bradshaw, A. D. (1965), Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity in Plants. *Advances in Genetics*, **13**, 115-155.
- Cookson, S. J e Granier, C. (2006), A dynamic analysis of the shade-induced plasticity in *Arabidopsis thaliana* rosette leaf development reveals new components of the shade-adaptative response. *Annals of Botany*, **97**, 443-452.
- Cornelissen, J. H. C.; Lavorel, S.; Garnier, E.; Díaz, S.; Buchmann, N.; Gurvich, D. E.; Reich, P. B.; ter Steege, H.; Morgan, H. D.; van der Heijden, M. G. A.; Pausas, J. G. E Poorter, H. (2003), A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Craven, D.; Gulamhussein, S. e Berlyn, G. P. (2010), Physiological and anatomical response of *Acacia koa* (Gray) seedlings to varying light and drought conditions. *Environmental and Experimental Botany*, **69**, 205-213.
- Dale, J. E. (1982), *The growth of leaves*. ed. Edward Arnold, London.
- Dickison, W. C. (2000), Ecological anatomy. In: *Integrative Plant Anatomy*. ed. Harcourt Academic Press, San Diego.
- Esau, K. (1965), *Anatomia das Plantas com Sementes*. ed. Edgard Blucher, São Paulo.
- Espindola Júnior, A.; Boeger, M. R. T.; Maccari Júnior, A.; Reissmann, C. B. e Rickli, F. L. (2009), Variação na estrutura foliar de *Mikania glomerata* Spreng. (Asteraceae) sob diferentes condições de luminosidade. *Revista Brasileira de Botânica*, **32** (4), 749-758.
- Fahn, A. e Cutler, D. (1992), *Xerophytes*. ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Franceschi, V. (2001), Calcium oxalate in plants. *Trends in Plant Science*, **6** (7), 331.
- Franceschi, V. R. e Horner Júnior, H. T. (1980), Calcium Oxalate Crystals Implent. *Botanicals Review*, **45**, 361-477.
- Givnish, T. J. (1988), Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal Plant Physiology*, **15**, 63-92.
- Gomes, S. M. A.; Silva, E. A. M.; Lombardi, J. A.; Azevedo, A. A. e Vale, F. H. A. (2005), Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Hippocrateoideae (Celastraceae) no sudeste do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, **19** (4), 945-961.

- Gomes, I. A. C.; Castro, E. M.; Soares, A. M.; Alves, J. D.; Alvarenga, M. I. N.; Alves, E.; Barbosa, J. P. R. A. D. e Fries, D. D. (2008), Alterações morfofisiológicas em folhas de *Coffea arabica* L. cv. “Oeiras” sob influência do sombreamento por *Acacia mangium* Willd. *Ciência Rural*, **38** (1), 109-115.
- Gonçalves, S. J. M. R.; Isaias, R. M. S.; Vale, F. H. A. e Fernandes, G. W. (2005), Sexual dimorphism of *Pseudotectococcus rollinea* Hodjson & Gonçalves (Hemiptera Coccoidea Eriococcidae) influences galls morphology on *Rollinea laurifolia* Schltld. (Annonaceae). *Tropical Zoology*, **18** (2), 161-169.
- Handro, W. (1966), Escleromorfismo foliar e nutrição mineral em *Gomphrena prostrata* Mart. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, **38**, 225-242.
- Haridassan, M. (2000), Nutrição mineral de plantas nativas do cerrado. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, **12** (1), 54-64.
- Hickley, L. J. (1979), A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In *Anatomy of the dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject*. ed. Clarendon Press, Oxford.
- Johansen, D. A. (1940), *Plant Microtechnique*. ed. McGraw-Hill Book Co., New York.
- Kraus, J. E. e Arduin, M. (1997), *Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal*. Rio de Janeiro.
- Kuijt, J e Lye, D. (2005), A preliminary survey of foliar sclerenchyma in neotropical Loranthaceae. *Blumea*, **50**, 323-355.
- Lee, D. W.; Oberbauer, S. F.; Johnson, P.; Krishnapilay, B.; Mansor, M.; Mohamad, H. e Yap, S. K. (2000), Effects of irradiances and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two Southeast Asian *Hopea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany*, **87** (4), 447-455.
- Lima Júnior, E. C.; Alvarenga, A. A.; Castro, E. M.; Vieira, C. V. e Barbosa, J. P. R. A. D. (2006), Aspectos fisionômicos de plantas jovens de *Cupania vernalis* Camb. submetidas a diferentes níveis de sombreamento. *Revista Árvore*, **30** (1), 33-41.
- Lorenzi, H. (2000), *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*. ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa, 3 ed., v. 1.
- Medri, M. E. e Lleras, E. (1980), Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Müell. Arg. *Acta Amazônica*, **10** (3), 463-493
- Menezes, N. L. de; Silva, D. C. e Pinna, G. F. A. M. (2006), Folha. In: *Anatomia Vegetal*. ed. UFV, Viçosa.
- Metcalf, C. R. (1983), Ecological Anatomy and Morphology General Survey. In *Anatomy of the Dicotyledons*. ed. Clarendon Press, Oxford, 2 ed, v.2.
- Milaneze-Gutierrez, M. A.; Mello, J. C. P. e Delaporte, R. H. (2003), Efeitos da intensidade luminosa sobre a morfoanatomia foliar de *Bouchea fluminensis* (Vell.) Mold. (Verbenaceae) e sua importância no controle de qualidade da droga vegetal. *Revista Brasileira de Farmacognosia*, **13** (1), pp.23-33.
- Niinemets, Ü; Olevi, K e Tenhunen, J. D. (1998), An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, **18**, 681-696.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K. e Hirose, T. (2005), Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation differential response in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*, **28**, 916-927.
- Onoda, Y.; Schieving, F. e Anten, N. P. R. (2008), Effects of light and nutrient availability on leaf mechanical properties of *Plantago major*: a conceptual approach. *Annals of Botany*, **101**, 727-736.

- Paiva, J. G. A. (2006), Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica*, **20** (2), 257-264.
- Ricklefs, R. E. (2003), A economia da natureza. ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 5 ed.
- Rizzini, W. M. (1979), *Tratado de fitogeografia do Brasil- Aspectos sociológicos e florísticos*. ed. HUCITEC, São Paulo, v. 2.
- Rôças, G.; Scarano, F. R. e Barros, C. F. (2001), Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. *Botanical Journal of the Linnean Society*, **136**, 231-238.
- Sahreem, S.; Khan, M. A.; Khan, M. R. e Khan, R. A. (2010), Leaf epidermal anatomy of the genus *Silene* (Caryophyllaceae) from Pakistan. *Biological Diversity and Conservation*, **3** (1), 93-102.
- Sampaio, I. B. M. (1943), *Estatística aplicada à experimentação animal*. Fundação de Estudo e Pesquisa em Medicina Veterinária e Zootecnia, Belo Horizonte, 2 ed.
- Scatena, V. L. e Scremin-Dias, E. (2006), Parênquima, Colênquima e Esclerênquima. In: *Anatomia Vegetal*. ed. UFV, Viçosa.
- Sims, D. A. e Percy, R. W. (1992), Response of leaf anatomy and photosynthetic capacity in *Alocasia macrorrhiza* (Araceae) to a transfer from low to high light. *American Journal of Botany*, **79** (4), 449-455.
- Strauss-Debenedetti, S. e Berlyn, G. P. (1994), Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. *American Journal of Botany*, **81** (12), 1582-1591.
- Solereder, H. (1908), *Systematic Anatomy of the Dicotyledons*. ed. Clarendon Press, Oxford, v. 2.
- Turner, I. M. (1994), Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, **8**, 669-675.
- Wilkinson, H. P. (1979), The plant surface (mainly leaf). In: *Anatomy of the Dicotyledons*. ed. Clarendon Press, Oxford, v. 1, pp. 97-165.
- Wyka, T.; Robakowski, P. e Zytowskiak, R. (2007), Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. *Tree Physiology*, **27**, 1293-1306.
- Wyka, T.; Robakowski, P. e Zytowskiak, R. (2008), Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative response of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. *Photosynthesis Research*, **95**, 87-99.

CAPÍTULO 2

Respostas fisiológicas à luz de *Ouratea castaneifolia* Engl. em condições naturais

Maria Tereza Barbosa-Campos, Silvana Aparecida Barbosa de Castro, Fernando Henrique Aguiar Vale e José Pires de Lemos-Filho

Universidade Federal de Minas Gerais; Instituto de Ciências Biológicas; Departamento de Botânica; Av. Antônio Carlos, 6627; 31270-901; Belo Horizonte – MG - Brasil

*Diagramação de acordo com as normas da revista
Brazilian Archives of Biology and Technology.*

ABSTRACT

Ouratea castaneifolia (Ochnaceae) occurs in semideciduous forests and in their transition to the cerrado. This study assessed the physiological responses of individuals inhabiting environments under different natural light conditions (understory, border, canopy) in the forest of the Estação Ecológica da UFMG. Leaves in different developmental stages were analyzed. The photosynthetic performance and the specific leaf mass were evaluated and the contents of photosynthetic pigments were quantified. The photosynthetically active radiation, temperature and relative humidity were measured in each environment. Leaves at different developmental stages showed variation in all parameters examined, but no significant differences were observed between the sites, except for specific leaf mass and pigment contents. The physiological responses do not vary proportionally due to different light intensities, being partially independent of the environmental conditions to which the species is subjected.

Key words: *Ouratea castaneifolia*, ecophysiology, cerrado, light, sun and shade leaf.

INTRODUÇÃO

Toda a vida na Terra é mantida por um fluxo de energia proveniente do sol e que passa pela biosfera. Por meio do processo fotossintético, a energia radiante é transformada em energia química potencial e transferida através de todos os componentes da cadeia alimentar para realizar os processos vitais. A radiação não é para a planta somente uma fonte de energia, mas também um estímulo, governando o condicionamento do desenvolvimento e, às vezes, funciona como um fator estressante, podendo se tornar fotodestrutivo. A radiação solar controla muitos processos do desenvolvimento, agindo como um sinal para, por exemplo, a germinação, o crescimento direcionado e a forma externa da planta. As adaptações ocorridas sob diferentes condições lumínicas têm uma importância direta além dos efeitos secundários da radiação. Em geral, as plantas crescendo sob o sol também estão adaptadas a altas temperaturas, ao ar seco e ao estresse hídrico periódico (Larcher, 2000).

As condições ambientais (luminosidade, temperatura e água) podem influenciar as características morfológicas e fisiológicas dos organismos, determinando o grau de especificidade de adaptações das espécies (Fahn & Cutler, 1992; Oguchi et al., 2005). Ao nível da folha, as adaptações podem ser expressas através de ajustes fisiológicos na folhagem existente ou alterações nas novas folhas produzidas (Wyka et al., 2007).

Adaptações fisiológicas, em folhas expostas a diferentes níveis de luminosidade, estão relacionadas com alterações nos teores de pigmentos, na atividade da RUBISCO (Ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase oxigenase), na taxa fotossintética, na área e massa foliar (Givnish, 1988;

Niinemets et al., 1998; Niinemets, 2010). Tais alterações surgem como tentativa de evitar danos causados pela radiação excessiva, ou pelo sombreamento, que podem modificar a temperatura foliar e induzir um processo de fotoinibição (Jordan et al., 2005; Cookson & Granier, 2006).

Na Estação Ecológica da Universidade Federal de Minas Gerais (EEUFMG) os indivíduos de *Ouratea castaneifolia* Engl. foram encontrados em três ambientes lumínicos distintos: borda, sub-bosque e atingindo o dossel. Objetivou-se com este trabalho caracterizar tais ambientes e avaliar as estratégias fisiológicas da espécie sob as diferentes luminosidades em condições de campo nas três áreas de estudo. Para isso foram avaliados o rendimento quântico potencial e os parâmetros das curvas de resposta à luz e foi determinada o conteúdo de pigmentos e a massa foliar específica de suas folhas.

MATERIAIS E MÉTODOS

Descrição da espécie

Ouratea castaneifolia Engl. (Ochnaceae) ocorre nos estados da Bahia, Goiás, São Paulo e Minas Gerais, em florestas semidecíduas e em sua transição para o Cerrado (Lorenzi, 2000). Em Belo Horizonte, Minas Gerais, a espécie foi encontrada na EEUFMG na Mata das Borboletas (19°52'57,92"S – 43°58'20,65"W), uma área de floresta estacional semidecidual, ocorrendo em três ambientes distintos, caracterizados como borda (pleno sol), sub-bosque (sombra) e dossel (parcialmente sombreado) da mata. Nessas áreas foram selecionados e marcados 27 indivíduos sendo: 10 na borda, 10 no sub-bosque e 7 alcançando o dossel. Os indivíduos da borda apresentam porte arbóreo-arbustivo, possuem em média 2,9m de altura, dois caules, com 25cm de perímetro da base e uma copa de 5,1m². Os indivíduos que atingiram o dossel apresentam porte arbóreo, medem, em média, 9,4m e possuem apenas um caule com perímetro da base em torno de 33,5cm. Já os indivíduos de sub-bosque apresentam em média 1,30m de altura e um caule por indivíduo, com 6cm, em média, de perímetro da base, neles não foi considerada a presença de copa devido ao pequeno porte, ausência de ramificações e baixo número de folhas. O material testemunho foi depositado no Herbário do Departamento de Botânica da UFMG sob o número BHCB 133148.

Variáveis ambientais

Nos ambientes de borda e sub-bosque foram realizadas medidas de temperatura do ar, utilizando psicrômetro da marca Incoterm (Brasil), sendo obtida a Umidade Relativa do Ar (%) a partir das temperaturas dos bulbos seco e úmido (Ometo, 1981). A radiação fotossintética ativa (PAR) dos ambientes e ao nível de cada folha dos indivíduos de borda e sub-bosque foram medidas com auxílio de quantômetro (LI-COR LI189) em intervalos de uma hora, ao longo de um dia sem nuvens (agosto de 2009).

Desempenho Fotossintético

O desempenho fotossintético foi avaliado a partir da fluorescência da clorofila *a* medindo-se o rendimento quântico potencial do fotossistema II (PSII) (F_v/F_m), e de curvas instantâneas de resposta à luz em folhas maduras, em quatro indivíduos nos três ambientes estudados. As medidas foram realizadas com auxílio de um medidor de fluorescência modulada (MINI-PAM, Walz) em agosto de 2009 (final da estação seca). O rendimento quântico potencial do PSII foi calculado como F_v/F_m ($F_v = F_m - F_0$) após 30 minutos de adaptação da folha ao escuro no período da manhã (*predawn*) e no meio do dia (*midday*). F_v é a fluorescência variável e F_m a fluorescência máxima de uma folha adaptada ao escuro, mediante o pulso de luz saturante. F_0 é o nível basal de produção de fluorescência em folhas adaptadas ao escuro (Rascher et al., 2000).

Os parâmetros obtidos a partir das curvas instantâneas de resposta à luz (ETR_{max} , $\Delta F/F_m'$ e PAR_{sat}) foram determinados durante quatro minutos, com níveis crescentes de luz, em oito estágios de 30 segundos cada. Ao final de cada nível de luz foi aplicado um pulso saturante (cerca de $6000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para a determinação de parâmetros de fluorescência (Lemos-Filho, 2000; Rascher et al., 2000). Nos indivíduos da borda da mata esses mesmos procedimentos foram realizados em folhas de três estádios de desenvolvimento diferentes: jovens, plenamente desenvolvidas e intermediárias, definidas de acordo com sua maleabilidade e textura.

Dosagem de pigmentos fotossintetizantes

Folhas jovens, plenamente desenvolvidas e intermediárias foram coletadas para determinação dos teores de clorofila. O material foi homogeneizado em acetona 80% e centrifugado a 1000rpm por 5 minutos em centrífuga Fanen Mod. 206BL. A leitura da absorbância do sobrenadante a 470, 646 e 663nm foi realizada em espectrofotômetro (Thermo Spectronic Mod. Genesys

10UV). O cálculo da clorofila *a*, clorofila *b*, clorofilas totais e carotenóides foi realizado de acordo com Lichtenthaler e Wellburn (2004). A partir dos dados obtidos foi calculada a razão clorofila *a*/clorofila *b* e clorofila total/carotenóides. Os resultados foram expressos em µg de pigmentos por grama foliar.

Massa foliar específica

Em cada uma das áreas de estudo foram coletadas folhas plenamente desenvolvidas, de cada indivíduo marcado, para determinação da massa foliar específica. Para avaliação do ganho anual de carbono, folhas dos indivíduos da borda da mata, em diferentes estádios de desenvolvimento (jovens expandidas, plenamente desenvolvida e intermediária), foram marcadas e ao final de um ano, coletadas. Folhas jovens, de nova rebrota, nas mesmas plantas da borda da mata, foram coletadas para comparação com as folhas do ano anterior. As amostras foram secas em estufa de circulação de ar forçada a 80°C até atingir peso constante, e pesadas utilizando-se uma balança de precisão (Bioprecisa Eletronic Balance Mod. FA2104N).

Análise Estatística

O nível de significância dos dados quantitativos foi realizado através de Análise de Variância (ANOVA), seguida pelo teste de Tukey 5% ou teste t, ou ainda, pelo teste de Kruskal-Wallis seguido pelo teste de Dunnett's 5%, após avaliação da adequação dos testes segundo a normalidade e homocedasticidade dos dados (Sampaio, 1943) pelo programa JMP®.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

A temperatura na borda da mata foi estatisticamente maior que no sub-bosque, sendo as médias 23,8°C e 20,1°C, respectivamente (Fig 1A). A umidade relativa do ar não apresentou diferença significativa entre os ambientes, sendo os valores médios na borda da mata de 55,04% e no sub-bosque, 62,03%. Essa variável, nas duas áreas de estudo, decaiu ao longo do dia, coincidindo com o aumento da temperatura do ar e da radiação fotossinteticamente ativa (PAR) (Fig 1B). O valor máximo da PAR registrado foi de 1667µmol m⁻² s⁻¹ para a borda e 148,02µmol m⁻² s⁻¹ para o sub-bosque (Fig 1C). Medidas da PAR no plano das folhas de indivíduos da borda atingiram o valor máximo de 667,07µmol m⁻² s⁻¹ enquanto que nas folhas de sub-bosque foi de 148,83µmol m⁻² s⁻¹ (Fig 2A). Nas plantas da borda da mata foi avaliado também o PAR nas folhas em

diferentes idades. As folhas jovens receberam no máximo $1663,8\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, enquanto as folhas intermediárias $1759,8\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e as desenvolvidas até $1697,4\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, relação que se manteve nos valores médios (Fig 2B). Isso pode ser explicado pela posição e ângulo das folhas no ramo (Niinemets et al., 1998; Niinemets, 2010), pois as mais novas são mais eretas com um ângulo de inserção pequeno recebendo menos luz, enquanto as intermediárias são mais expandidas e num ângulo próximo a 90° , sombreando as folhas plenamente desenvolvidas.

As medidas de fluorescência da clorofila *a* não mostraram diferenças significativas para o rendimento quântico potencial (Fv/Fm) entre os três ambientes. Os valores de Fv/Fm, no *predawn* foram bem próximos de 0,8 nos indivíduos nos três ambientes. Foi observada uma redução significativa nos valores de Fv/Fm ao meio-dia, sobretudo, nos indivíduos da borda e do dossel (Fig 3A). A queda nesses valores tem sido registrada em inúmeras espécies quando expostas à alta radiação (Ribeiro et al., 2004; Shimizu et al., 2006; Franco et al., 2007). Valores de Fv/Fm abaixo de 0,8 indicam a ocorrência de fotoinibição (Björkman & Demmig, 1987), no entanto, essa fotoinibição em *O. castaneifolia* pode ser reversível, uma vez que os valores do *predawn* são superiores aos observados ao meio-dia, indicando uma recuperação parcial do PSII. Em um estudo sobre fotoinibição de espécies do Cerrado, também foi observado que os altos níveis de luminosidade podem causar redução significativa no rendimento quântico potencial do PSII (Lemos-Filho, 2000). Os valores de Fv/Fm nos indivíduos no sub-bosque se mantiveram relativamente constantes, o que pode ser explicado pela baixa e pouca variação da radiação incidente nessa área (Fig 3A).

Entre folhas jovens e desenvolvidas, nos indivíduos da borda da mata, diferenças significativas foram observadas somente no *predawn*. Ao meio-dia, um declínio, não significativo entre as idades foliares foi registrado (Fig 3B). Esse padrão de respostas entre as folhas permite inferir que as folhas mais velhas apresentam uma recuperação da fotoinibição mais estável e em um patamar mais elevado, denotando um fotossistema mais adaptado às condições locais.

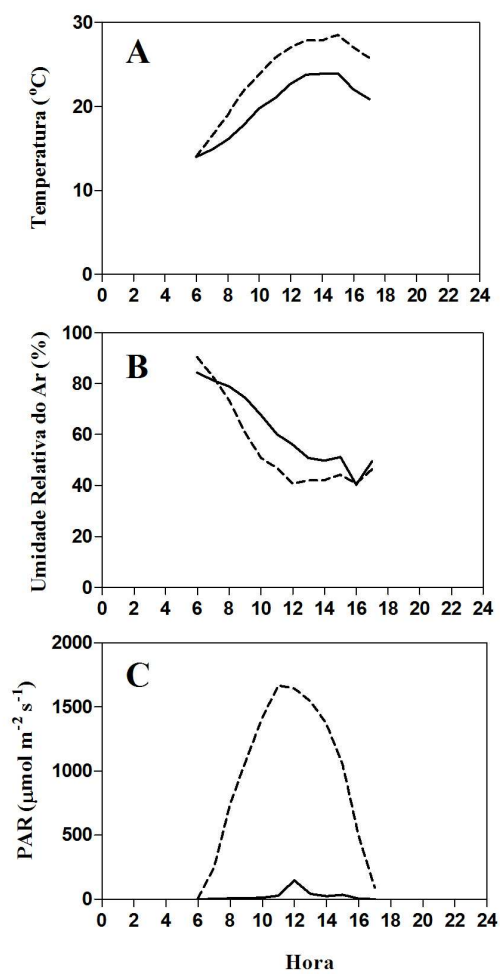


Figura 1 – Variáveis ambientais ao longo do dia: **A.** Temperatura (°C). **B.** Umidade Relativa do Ar (%). **C.** Radiação Fotossintética Ativa (PAR). ---- Borda, — Sub-bosque.

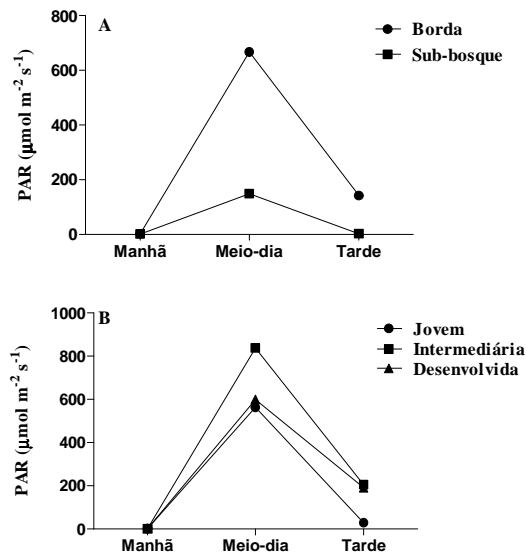


Figura 2 – Valores do PAR medido ao nível da folha nos horários da manhã, meio-dia e tarde. **A.** Valores registrados para os ambientes. **B.** Valores registrados para folhas de Borda em diferentes estádios de desenvolvimento.

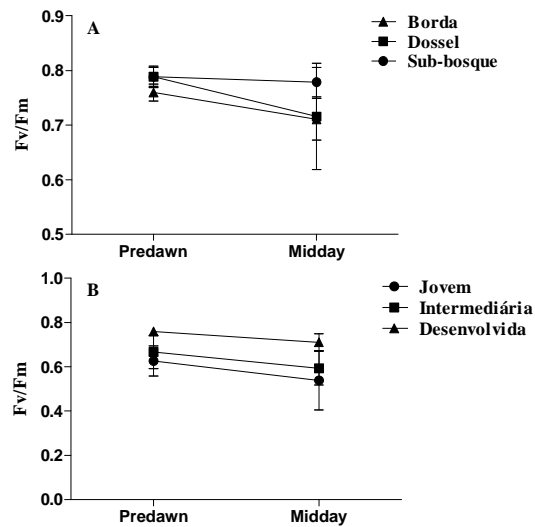


Figura 3 – Valores médios e erros padrão de Rendimento Quântico Potencial (F_v/F_m): **A.** Valores registrados nas folhas nos ambientes estudados. **B.** Valores registrados nas folhas em diferentes estádios de desenvolvimento nas plantas da borda da mata.

Não foi observada diferença significativa para os parâmetros obtidos a partir das curvas de resposta à luz entre os ambientes (Tabela 1). Entretanto, verificou-se que os indivíduos

localizados na borda apresentaram maiores valores absolutos de ETR_{max} (taxa de transporte de elétrons máxima) em relação aos indivíduos localizados no dossel e no sub-bosque. O menor valor de ETR_{max} observado para as plantas que atingiram o dossel pode ser explicado pelo fato das medidas terem sido realizadas ao nível do solo, após os ramos serem coletados. O ETR é um bom indicador da capacidade fotossintética total da planta *in vivo* (Genty et al., 1989). Em geral, plantas expostas a maior radiação apresentam maiores valores de ETR (Geßler et al., 2005; Wyka et al., 2007), conforme observado na borda de mata onde ocorreu maior incidência de luminosidade (Fig 1C). Os valores de $\Delta F/Fm'_{sat}$ e PAR_{sat} , obtidos através das curvas de resposta à luz, não apresentaram diferenças significativas para os ambientes (Tabela 1), embora também tenha sido observado maiores valores para os indivíduos localizados na borda.

Foi observado um aumento na taxa de transporte de elétrons (ETR) até um ponto de estabilização, enquanto para o rendimento quântico efetivo ($\Delta F/Fm'$) foi registrado uma queda nos valores com o aumento da PAR (Fig 4A e 4B) nos três ambientes estudados. Este mesmo padrão tem sido verificado em espécies lenhosas do Cerrado (Lemos-Filho, 2000; Lemos-Filho et al., 2004; Ribeiro et al., 2004). Um estudo envolvendo *Ouratea hexasperma* evidenciou que a espécie aumenta a ETR e diminui o $\Delta F/Fm'$ ao longo do dia, a medida que a PAR aumenta (Franco & Lüttge, 2002), assim pode-se dizer que *O. castaneifolia* parece responder de forma semelhante às espécies do Cerrado e do gênero *Ouratea*. As plantas de sub-bosque atingiram o ponto de saturação da ETR com uma radiação fotossintética muito maior do que a máxima que as folhas receberam durante o dia (Fig 1C). Esse fato indica a possibilidade de *O. castaneifolia* atingir valores maiores de ETR sem prejuízo fotossintético, demonstrando uma plasticidade fisiológica que permite sua permanência em ambientes sombreados ou de plena luz.

Para as medidas realizadas nas folhas de diferentes estádios de desenvolvimento, os valores de $\Delta F/Fm'_{sat}$ e $ETR_{máx}$ das curvas de saturação de luz apresentaram diferenças estatísticas principalmente entre folhas jovens e desenvolvidas, sendo os maiores valores observados para as folhas desenvolvidas (Tabela 2). Para os valores de PAR_{sat} não foram observadas diferenças significativas (Tabela 2). Todos os três estádios de desenvolvimento foliar apontaram para o mesmo padrão de respostas de $\Delta F/Fm'$ e $ETR_{máx}$ descritos para os ambientes (Fig 4C e 4D). Observou-se, também, que as folhas jovens, intermediárias e desenvolvidas atingiram $ETR_{máx}$ em valores de PAR maior que a máxima que chega ao nível das folhas (Fig 2), evidenciando um maior potencial de utilização da radiação, conforme verificado para as plantas de sub-bosque.

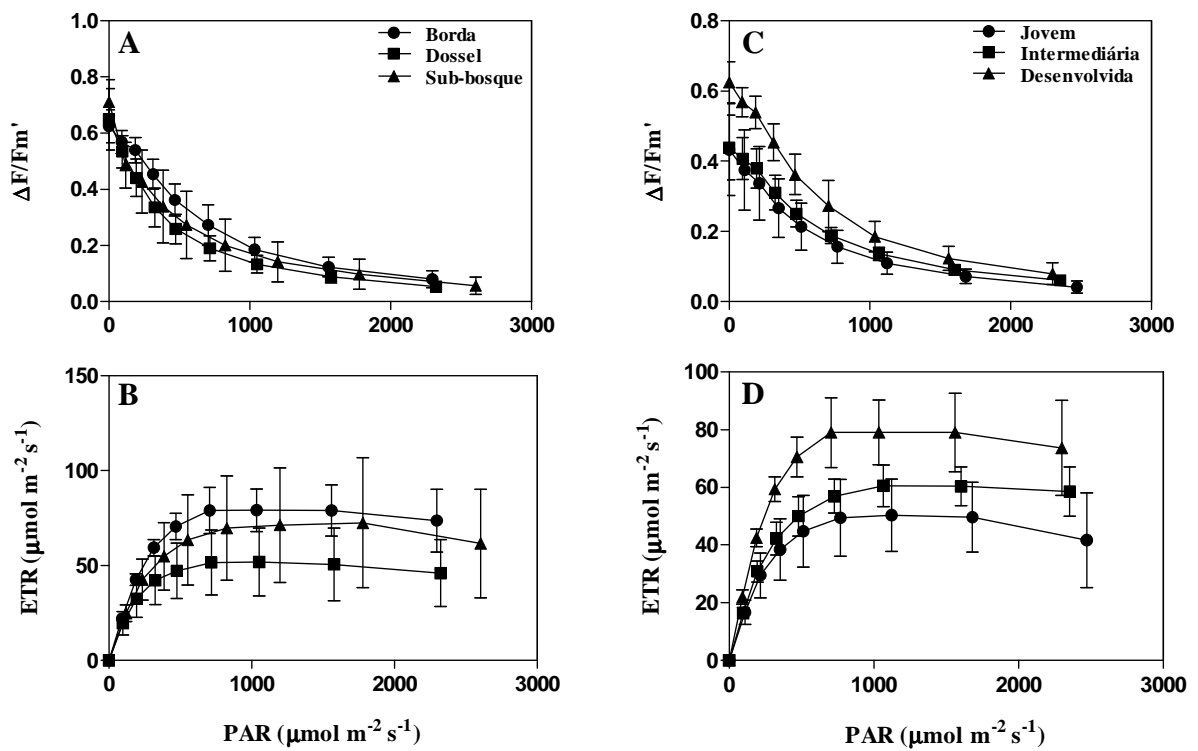


Figura 4 - Valores médios e erros padrão de Rendimento Quântico Efetivo ($\Delta F/F_m'$) e da Taxa de Transporte de Elétrons (ETR) obtidos a partir das curvas de resposta à luz: **A.** $\Delta F/F_m'$ registrado nas folhas dos ambientes estudados. **B.** ETR registrado nas folhas dos ambientes estudados. **C.** $\Delta F/F_m'$ registrado para folhas em diferentes estádios de desenvolvimento. **D.** ETR registrado para folhas em diferentes estádios de desenvolvimento.

Tabela 1. Valores médios e erros padrão de variáveis extraídas das curvas de respostas à luz em folhas de *O. castaneifolia* em diferentes ambientes.

	<i>Ambientes</i>				
	Dossel	Borda	Sub-bosque	F	P
ETR _{máx} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	56,17±11,81 a	79,76±11,81 a	70,19±11,81 a	1,0	0,40
PAR _{sat} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	445,37±91,32 a	541,65±91,32 a	496,7±91,32 a	0,28	0,76
$\Delta F/Fm'_{\text{sat}}$	0,285±0,03 a	0,342±0,03 a	0,305±0,03 a	1,03	0,39

Letras diferentes para a mesma variável representam diferenças estatisticamente significativas entre os ambientes estudados ($P < 0,05$).

Tabela 2. Valores médios e erros padrão de variáveis extraídas das curvas de respostas à luz em folhas de *O. castaneifolia* em diferentes estádios de desenvolvimento, na borda da mata.

	<i>Estádios de desenvolvimento foliar</i>				
	Jovem	Intermediária	Desenvolvida	F	P
ETR _{máx} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	49,4±6,2 b	61,15±6,2 ab	79,76±6,2 a	6,09	0,02
PAR _{sat} ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	582,75±79,82 a	644,8±79,82 a	541,65±79,82 a	0,42	0,66
$\Delta F/Fm'_{\text{sat}}$	0,210±0,03 b	0,215±0,03 b	0,342±0,03 a	4,62	0,04

Letras diferentes para a mesma variável representam diferenças estatisticamente significativas entre as folhas estudados ($P < 0,05$).

As plantas que atingiram o dossel apresentaram maiores valores de massa foliar específica, seguidas das plantas de borda e sub-bosque (Fig 5A) essa característica pode ser explicada pela maior exposição à radiação dos indivíduos no dossel e borda (Rosati et al., 2001; Wyka et al., 2008; Wyka et al., 2007; Delagrange, 2011). Outros autores acreditam que maiores valores de massa foliar específica no dossel podem estar relacionados com a altura da copa das árvores (Ribeiro & Basset, 2007; Sanches et al., 2010). Quando foram avaliadas folhas em estádios de desenvolvimento diferentes, as folhas plenamente desenvolvidas apresentaram massa foliar específica maior que as demais (Fig 5B), provavelmente relacionado com um maior nível de diferenciação celular e lignificação (Capítulo 1).

Quanto ao ganho anual de carbono verificou-se que não há diferenças significativas entre folhas de coortes diferentes (Fig 6). Isso pode ser um indicativo de que o tempo observado foi curto para o período de vida de uma folha de *O. castaneifolia*, uma vez que é comum para plantas de Cerrado investirem em estrutura, garantindo maior longevidade foliar (Turner, 1994; Wright & Cannon, 2001).

Plantas da borda de mata e do sub-bosque apresentaram maior conteúdo relativo de água nas folhas que as plantas que atingiram o dossel. Em um estudo sobre a plasticidade foliar em relação à luminosidade, Gratani et al. (2006) não observaram diferenças significativas no conteúdo relativo de água de folhas de sol e sombra, assim como ocorre em *O. castaneifolia*. A diferença entre borda e dossel pode ser devido às plantas com maior massa foliar apresentarem menor conteúdo relativo de água (Fig 5A e 5C). O conteúdo relativo de água na borda e no sub-bosque foi estatisticamente igual. O que pode ser explicado pela maior espessura da cutícula adaxial das folhas da borda, quando comparadas aos demais ambientes (Capítulo 1), mantendo a água no interior da planta (Arens, 1958; Larcher, 2000).

Para as folhas em estádios de desenvolvimento diferente não foi observada alteração significativa para o conteúdo relativo de água (Fig 5D). No entanto as folhas desenvolvidas apresentaram maior massa foliar, contradizendo o conceito anteriormente citado. Tal fato pode estar relacionado a essas folhas encontrarem-se mais internas na copa, sombreadas pelas folhas jovens e intermediárias. Nessa condição, menor radiação incidente (Fig 2B) e temperaturas mais amenas devem propiciar maior conteúdo relativo de água (Larcher, 1973).

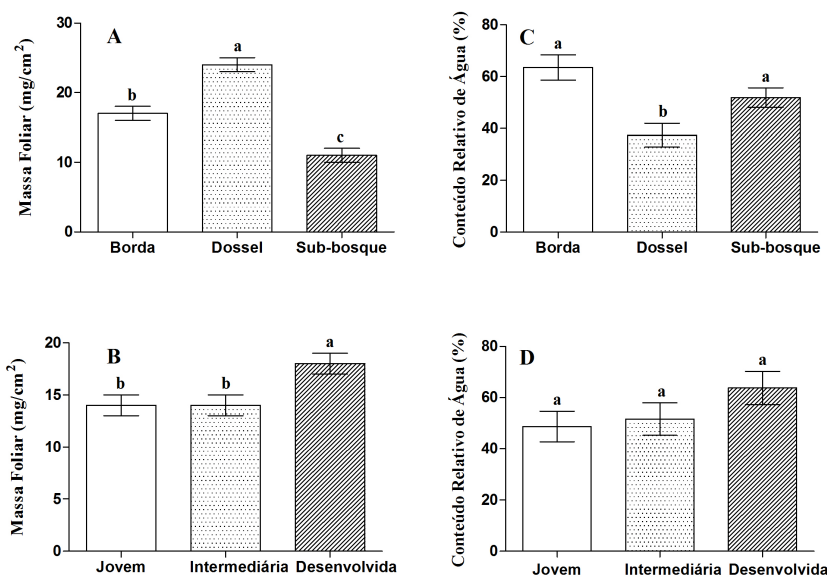


Figura 5 – Massa foliar específica e conteúdo de água na planta: **A.** Massa foliar, de folhas desenvolvidas, avaliada para cada ambiente. **B.** Massa foliar avaliada para folhas de estádios de desenvolvimento diferente. **C.** Conteúdo relativo de água nas folhas de ambientes diferentes. **D.** Conteúdo relativo de água nas folhas de estádios de desenvolvimento diferente. Letras diferentes, para a mesma variável, representam diferenças significativas entre os ambientes e folhas estudadas ($P < 0,05$).

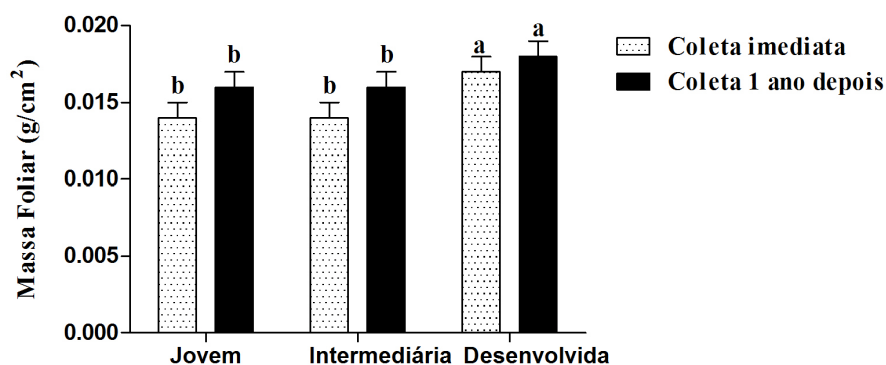


Fig 6 – Ganho anual de carbono nas folhas em diferentes estádios de desenvolvimento de *O. castaneifolia*. Letras diferentes representam diferenças significativas ($P < 0,05$).

As plantas que atingiram o dossel e sub-bosque apresentaram os maiores teores de clorofila *a*, clorofila *b*, carotenóides e clorofilas totais, assim como maior razão clorofila *a*/clorofila *b*. Para quase todos os teores de pigmentos, as plantas que atingiram o dossel foram significativamente

diferentes daquelas plantas de borda, com exceção para a razão clorofila *a*/clorofila *b* e clorofila total/carotenóides (Tabela 3). Isso pode ser explicado devido às dificuldades metodológicas onde as folhas coletadas eram originadas de ramos inferiores da copa, portanto parcialmente sombreadas. As diferenças entre esses dois ambientes (dossel e borda) podem estar relacionadas com esse sombreamento parcial, uma vez que folhas sombreadas tendem a apresentar maior quantidade de clorofila e carotenóides (Larcher, 2000; Shimizu et al., 2006; Wyka et al., 2008; Mielke & Schaffer, 2009) indicando um eficiente uso da pouca radiação que as alcança. Quanto à razão clorofila *a*/clorofila *b*, não houve diferenças significativas entre os ambientes estudados o que foi observado em outros estudos com plantas de sol e sombra (Dias et al., 2007; Wyka et al., 2008). Acredita-se que a razão clorofila *a*/clorofila *b* seja determinada mais pela qualidade da luz que chega até a folha do que pela irradiância do ambiente (Cui et al., 1991). As plantas de sub-bosque foram significativamente iguais às de dossel para todos os pigmentos quantificados, sendo para carotenóides e razão clorofila total/carotenóides significativamente iguais às de borda (Tabela 3). Em *Ouratea hexasperma* evidenciou-se que a composição de carotenóides não é alterada à medida que a intensidade luminosa aumenta (Franco et al., 2007), fato esse que corrobora os dados apresentados neste estudo, para *O. castaneifolia*, sugerindo uma estabilidade fisiológica independente do ambiente.

Com base nos resultados apresentados os indivíduos de borda (pleno sol) e de sub-bosque (sombra) demonstraram que as respostas fisiológicas não variaram drasticamente de acordo com as diferentes intensidades luminosas. O que, para Valladares et al. (2000), parece ser comum uma vez que plantas sempre-verdes são consideradas relativamente conservativas em suas respostas a fatores ambientais. Assim, acredita-se que *O. castaneifolia*, apesar de ser uma planta típica de Cerrado, suporte uma amplitude de variáveis de radiação, sem grandes modificações em suas respostas fisiológicas.

Tabela 3. Valores médios e erros padrão para a dosagem de pigmentos fotossintetizantes para as folhas de *O. castaneifolia* em diferentes ambientes.

Pigmentos ($\mu\text{g/g}$)	<i>Ambientes</i>				
	Dossel	Borda	Sub-bosque	F	P
Clorofila <i>a</i>	1415,64 \pm 150,33 a	853,98 \pm 112,05 b	1336,19 \pm 141,21 a	5,90	0,004
Clorofila <i>b</i>	551,74 \pm 69,46 a	277,64 \pm 51,77 b	565,30 \pm 65,25 a	8,02	0,0009
Carotenóides	8,42 \pm 0,81 a	4,03 \pm 0,61 b	6,29 \pm 0,76 ab	9,66	0,0002
Clorofila Total	1975,80 \pm 159,76 a	1135,66 \pm 119,08 b	1907,78 \pm 150,07 a	12,41	<0,0001
Clorofila <i>a</i> / Clorofila <i>b</i>	2,56 \pm 0,19 a	2,02 \pm 0,14 a	2,34 \pm 0,18 a	2,96	0,06
Clorofila total/ Carotenóides	235,91 \pm 29,98 b	582,94 \pm 614,58 a	312,67 \pm 83,24 ab	8,82	0,012

Letras diferentes para a mesma variável representam diferenças estatisticamente significativas entre os ambientes estudados ($P < 0,05$).

AGRADECIMENTO

Agradecemos à Dra. Luciana Kamino, do Laboratório de Sistemática Vegetal da UFMG por nos mostrar a localização de *Ouratea castaneifolia* na EEUFMG, Professora Dra. Rosy Mary dos Santos Isaias e ao Renê Gonçalves da Silva Carneiro, do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFMG; à Maria do Socorro Silva, do Laboratório de Fisiologia Vegetal da UFMG pelo apoio técnico; ao Professor Dr. Cleber Cunha Figueredo, do Laboratório de Ficologia da UFMG pelo apoio nas análises estatísticas e à FAPEMIG pelo apoio financeiro.

RESUMO

Ouratea castaneifolia (Ochnaceae) ocorre em florestas semidecíduas e em sua transição para o cerrado. Objetivou-se verificar as respostas fisiológicas de indivíduos que habitam diferentes ambientes lumínicos (sub-bosque, borda e dossel) na mata da Estação Ecológica da UFMG e de folhas em diferentes estádios de desenvolvimento. Foram avaliados o desempenho fotossintético, a massa foliar específica e quantificado o teor de pigmentos fotossintetizantes. A radiação fotossintética ativa, temperatura e umidade relativa do ar foram medidas em cada ambiente. Folhas de estádios de desenvolvimento diferentes apresentaram variação em todos os parâmetros analisados, mas não foi observada diferença significativa entre os ambientes, com exceção da massa foliar específica e concentração de pigmentos. As respostas fisiológicas não variam proporcionalmente de acordo com as diferentes intensidades luminosas, sendo parcialmente independentes da condição ambiental na qual a espécie está submetida.

REFERÊNCIAS

- Arens, K. (1958), Considerações sobre as causas do xeromorfismo foliar. *Boletim da Faculdade de Ciências e Letras da USP*, **15**, 25-56.
- Björkman, O. e Demmig, B. (1987), Photon yield of O₂ evolution and chlorophyll fluorescence characteristics at 77k among vascular plants of diverse origins. *Planta*, **170**, 489-504.
- Cookson, S. J e Granier, C. (2006), A dynamic analysis of the shade-induced plasticity in *Arabidopsis thaliana* rosette leaf development reveals new components of the shade-adaptative response. *Annals of Botany*, **97**, 443-452.
- Cui, M.; Vogelmann, T. C. e Smith, W. K. (1991), Chlorophyll and light gradients in sun and shade leaves of *Spinacia oleracea*. *Plant, Cell and Environment*, **14**, 493-500.
- Delagrangé, S. (2011), Light- and seasonal-induced plasticity in leaf morphology, N partitioning and photosynthetic capacity of two temperate deciduous species. *Environmental and Experimental Botany*, **70**, 1-10.
- Dias, J.; Pimenta, J. A.; Medri, M. E.; Boeger, M. R. T. e Freitas, C. T. de (2007), Physiological aspects of sun and shade leaves of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **50** (1), 91-99.
- Fahn, A. e Cutler, D. (1992), *Xerophytes*. ed. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Franco, A. C. e Lüttge, U. (2002), Midday depression in Savanna trees: coordinated adjustments in photochemical efficiency, photorespiration, CO₂ assimilation and water use efficiency. *Oecologia*, **131**, 356-365.
- Franco, A. C.; Matsubara, S. e Orthen, B. (2007), Photoinhibition, carotenoid composition and the co-regulation of photochemical and non-photochemical quenching in neotropical savanna trees. *Tree Physiology*, **27**, 717-725.

- Genty, B.; Briantais, J. M.; Baker, N. R. (1989), The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica and Biophysica Acta*, **990** (1), 87-92.
- Gesler, A.; Duarte, H. M.; Franco, A. C. e Lüttge, U. (2005), Ecophysiology of selected tree species in different plant communities at the periphery of the Atlantic Forest of SE-Brazil II. Spatial and ontogenetic dynamics in *Andira legalis*, a deciduous legume tree. *Trees*, **19**, 510-522.
- Givnish, T. J. (1988), Adaptation to sun and shade: a whole-plant perspective. *Australian Journal Plant Physiology*, **15**, 63-92.
- Gratani, L.; Covone, F. e Larcher, W. (2006), Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees*, **20**, 549-558.
- Jordan, G. J.; Dillon, R. A. e Weston, P. H. (2005), Solar radiation as a factor in the evolution of scleromorphic leaf anatomy in Proteaceae. *American Journal of Botany*, **92** (5), 789-796.
- Larcher, W. (1973), *Ecofisiologia Vegetal*. ed. Omega, Barcelona.
- Larcher, W. (2000), *Ecofisiologia Vegetal*. RiMa Artes e Textos, São Carlos.
- Lemos-Filho, J. P. (2000), Fotoinibição em três espécies do cerrado (*Annona crassifolia*, *Eugenia dysenterica* e *Campomanesia adamantium*) na estação seca e na chuvosa. *Revista Brasileira de Botânica*, **23** (1), 45-50.
- Lemos-Filho, J. P., Goulart, M. F., Lovato, M. B. (2004), Chlorophyll fluorescence parameters in populations of two legume trees: *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville (Mimosoideae) and *Cassia ferruginea* (Schrad.) Schrad. Ex DC. (Caesalpinoideae). *Revista Brasileira Botânica*, **27** (3), 527-532.
- Lichtenthaler, H. K. e Wellburn, A. R. (2004), Determinations of total carotenoids and chlorophyll a fluorescence in leaves vs. fruits of the cerrado legume tree, *Dalbergia miscolobium*. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, **16** (2), 89-93.
- Lorenzi, H. (2000). *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*. Instituto Plantarum, Nova Odessa, 3 ed., v. 1.
- Mielke, M. S. e Schaffer, B. (2009), Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and pigment indexes of *Eugenia uniflora* L. in response to change in light intensity and soil flooding. *Tree Physiology*, **30**, 45-55.
- Niinemets, Ü; Olevi, K e Tenhunen, J. D. (1998), An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, **18**, 681-696.
- Niinemets, Ü. (2010), A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and species with varying shade tolerance. *Ecology Research*, **25**, 693-714.
- Oguchi, R.; Hikosaka, K. e Hirose, T. (2005), Leaf anatomy as a constraint for photosynthetic acclimation differential response in leaf anatomy to increasing growth irradiance among three deciduous trees. *Plant, Cell and Environment*, **28**, 916-927.
- Ometo, J. C. (1981), Umidade do ar. In-*Bioclimatologia Vegetal*. ed. Agronômica Ceres Ltda, São Paulo.
- Rascher U., Liebig M. e Lüttge U. (2000), Evaluation of instant light-response curves of chlorophyll fluorescence parameters obtained with a portable chlorophyll fluorometer on site in the field. *Plant Cell Environment*, **23**, 1397-1405.
- Ribeiro, S. P. e Basset, Y. (2007), Gall-forming and free-feeding herbivory along vertical gradients in a lowland tropical rainforest: the importance of leaf sclerophylly. *Ecography*, **30**, 663-672.

- Ribeiro, R. V., Souza, G. M., Manzatto, A. G., Machado, E. C. e Oliveira, R. F. (2004), Chlorophyll Fluorescence of tropical tree species in a semi-deciduous Forest gap. *Revista Árvore*, **28** (1), 21-27.
- Rosati, A; Badeck, F. W. e Dejong, T. M. (2001), Estimating canopy light interception and absorption using leaf mass per unit leaf area in *Solanum melongena*. *Annals of Botany*, **88**, 101-109.
- Sampaio, I. B. M. (1943), *Estatística aplicada à experimentação animal*. Fundação de Estudo e Pesquisa em Medicina Veterinária e Zootecnia, Belo Horizonte, 2 ed.
- Sanches, M. C.; Ribeiro, S. P.; Dalvi, V. C.; Silva Júnior, M. B.; Sousa, H. C. e Lemos-Filho, J. P. (2010), Differential leaf traits of a neotropical tree *Cariniana legalis* (Mart.) Kuntze (Lecythydaceae): comparing saplings and emergent trees. *Trees*, **24**, 79-88.
- Shimizu, M.; Ishida, A.; Tangué, T. e Yagi, H. (2006), Leaf turnover and growth response of shade-grown sapling of four *Shorea* rain forest species to a sudden increase in light. *Tree Physiology*, **26**, 449-457.
- Turner, I. M. (1994), Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*, **8**, 669-675.
- Valladares F.; Martinez-Ferri, E.; Balaguer, L.; Perez-Corona, E. e Manrique, E. (2000), Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? *New Phytology*, **148**, 79-91.
- Wright, I. J. e Cannon, K. (2001), Relationships between leaf lifespan and structural defences in a low-nutrient, sclerophyll flora. *Functional Ecology*, **15**, 351-359.
- Wyka, T.; Robakowski, P. e Zytowski, R. (2007), Acclimation of leaves to contrasting irradiance in juvenile trees differing in shade tolerance. *Tree Physiology*, **27**, 1293-1306.
- Wyka, T.; Robakowski, P. e Zytowski, R. (2008), Leaf age as a factor in anatomical and physiological acclimative response of *Taxus baccata* L. needles to contrasting irradiance environments. *Photosynthesis Research*, **95**, 87-99.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Ouatea castaneifolia Engl. (Ochnaceae) apresenta um padrão de respostas anatômicas e fisiológicas semelhantes, dependendo das condições de luminosidade a qual está exposta. Diferenças estatísticas quanto à espessura dos tecidos foliares, área foliar, teor de pigmentos fotossintetizantes, massa foliar específica e conteúdo relativo de água foram observados. Porém, o padrão de lignificação dos tecidos foliares é o mesmo para folhas de borda, dossel e sub-bosque, assim como a fluorescência da clorofila *a* e as curvas de respostas à luz.

A principal diferença entre as plantas estudadas ocorreu na arquitetura dos indivíduos, onde plantas de sub-bosque apresentam um pequeno porte em relação aos demais ambientes. Acredita-se que essas se mantêm nesse local por longo tempo, esperando um aumento da luminosidade, para se desenvolverem, atingindo um porte arbóreo e compor o dossel da mata.

Portanto, *O. castaneifolia* parece suportar grande amplitude de variação na luminosidade sem modificações anatômicas e fisiológicas acentuadas, o que certamente pode estar ligado a um fator genético que a capacite sobreviver sob diferentes condições de radiação ambiental em aparente equilíbrio.