



# PILOSIDADE E ESPESSURA DE FOLHAS EM AMBIENTES SOB DIFERENTES INCIDÊNCIAS DE LUZ NA RESTINGA

Marcela C. Nascimento, Guilherme N. Corte, Paula H. Valdujo & Thaís B. Guedes

## INTRODUÇÃO

A intensidade luminosa é o fator ambiental mais variável em florestas tropicais e exerce forte influência sobre a ecofisiologia das plantas (Lüttger 1997), já que alta intensidade de radiação solar pode levar a um sobreaquecimento, além de interferir no balanço hídrico nas plantas (Begon *et al.* 2006). Nessa condição, pode ocorrer a fotoinibição da fotossíntese (Long *et al.* 1994), além do desencadeamento de processos fotoenergéticos que podem alterar ou desestruturar moléculas ou oxidar pigmentos do cloroplasto (Larcher 1986). Algumas modificações no metabolismo, no desenvolvimento e na morfologia das plantas podem indicar adaptações a ambientes de elevada incidência luminosa, como uma estratégia para diminuir ou evitar danos (Larcher 1986). Dentre essas modificações, a presença de superfícies refletoras, pêlos e maior espessura das folhas podem indicar adaptações das plantas a ambientes de elevada incidência luminosa, como prevenção ao dessecação e superaquecimento (Taiz & Zeiger 2002).

Comunidades de plantas em áreas periféricas da Floresta Atlântica, tais como as restingas, estão sujeitas a condições ambientais extremas, relacionadas principalmente ao tipo de solo e ao clima (Scarano *et al.* 2001). A abertura de clareiras em matas de restinga adiciona um outro fator de estresse, relacionado ao aumento da radiação solar direta, resultando em um ambiente que potencialmente favoreceria espécies que apresentam adaptações específicas a essas condições.

Nesse contexto, nosso objetivo foi testar: (1) se a presença de pêlos na superfície adaxial e o aumento na espessura de folhas de espécies arbóreas e arbustivas estão associados à maior incidência de luz, e (2) se esses caracteres refletem a história evolutiva ou são melhor explicados por pressões ecológicas recentes. Testamos a hipótese de que espécies com folhas pilosas e mais espessas são mais frequentes em ambientes com maior

incidência luminosa e esperamos que essas espécies sejam mais frequentes na borda em relação ao interior da restinga. Também testamos a hipótese de que pressões ecológicas recentes são mais importantes que as restrições históricas para o caráter presença de pêlos nas folhas e esperamos que a distância filogenética média entre espécies pilosas não difira de uma distribuição produzida pelo acaso. Nossas premissas são que não existem diferenças na disponibilidade de água ou nutrientes no solo entre os ambientes, que a pilosidade e espessura da folha são respostas primariamente associadas à insolação excessiva e que o tempo de abertura da clareira foi suficiente para provocar mudanças na composição florística nos ambientes estudados.

## MATERIAIS & MÉTODOS

Estudamos espécies de plantas de uma floresta de restinga no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (25°13'S; 48°00'O), localizado no complexo lagunar de Iguape-Cananéia-Paranaguá (Negreiros *et al.* 1974), no sul do estado de São Paulo. O clima da região é do tipo Cfa, mesotérmico úmido, na classificação de Köppen (Ramos-Neto 1993). As formações vegetais predominantes são manguezais, vegetação de restinga e florestas de encosta. A vegetação de restinga compreende um gradiente de formações abertas e baixas até formações florestais, e cobre a maior parte da planície arenosa na Ilha do Cardoso, onde o solo é caracterizado pela baixa capacidade de retenção de água e íons, além de ser ácido e pobre em nutrientes (Sugiyama 1993).

Amostramos dois ambientes contrastantes em relação a intensidade luminosa, ao longo de um transecto na "Trilha das Almas", no interior da floresta de restinga, onde foram amostrados indivíduos de espécies de subbosque, e outro ao longo da estrada da captação, em ambiente de borda, onde foram amostrados indivíduos diretamente expostos à radiação solar. Em cada transecto, amostramos 30 espécies arbustivas ou arbóreas (altura de 1,5 a 3 m) abundantes e

representativas das espécies que lá ocorrem. Utilizamos apenas um indivíduo de cada espécie em cada ambiente, considerando que as características são conservativas dentro dos ambientes. Identificamos cada espécie encontrada até o menor nível taxonômico possível e as categorizamos como pilosa ou glabra, de acordo com a presença ou não de pelos na superfície adaxial. Por fim, para cada indivíduo, medimos a espessura de três folhas diferentes com um micrômetro (precisão de 0,01 mm), de modo que obtivéssemos um valor médio para essa variável, reduzindo erros que poderiam ter sido gerados pela medida ou diferenças relacionadas à localização da folha na planta.

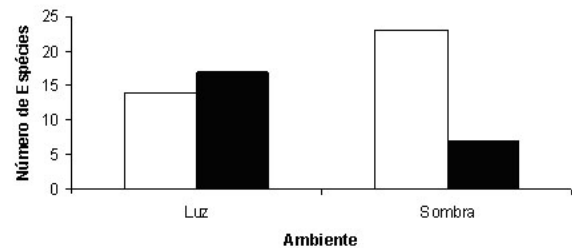
Testamos a existência de diferenças na frequência de espécies com folhas pilosas entre os dois ambientes de luz por meio de um teste exato de Fisher. Para testar o efeito do ambiente sobre a média dos valores de espessura obtidos, calculamos a diferença das médias das espessuras das folhas obtidas em cada ambiente e comparamos este valor a uma distribuição de frequências de diferenças de médias, gerada por meio de uma re-amostragem das medidas de espessura com 1000 iterações, de acordo com método descrito em Manly (1998).

Para testar a influência do efeito da filogenia na presença de pêlos sobre as folhas, produzimos uma matriz nula na qual a distância filogenética média entre espécies com pelos ocorreria ao acaso. Para o cálculo da distância filogenética, contamos o número de nós do cladograma que separam as ordens às quais as espécies pertencem com base na hipótese filogenética proposta por APGII (2003). Para espécies pertencentes a gêneros diferentes foram somadas duas unidades de distância e para famílias distintas uma unidade ao valor de distância entre ordens calculadas. A distância filogenética média entre espécies com pêlos foi comparada a uma distribuição de frequências de distâncias médias obtidas a partir de uma simulação de 1000 subconjuntos aleatórios com o mesmo número de espécies com pelos, extraídos do total das espécies ocorrentes nos dois ambientes de luz. Todas as análises foram realizadas no software R-commander (Fox 2008).

## RESULTADOS

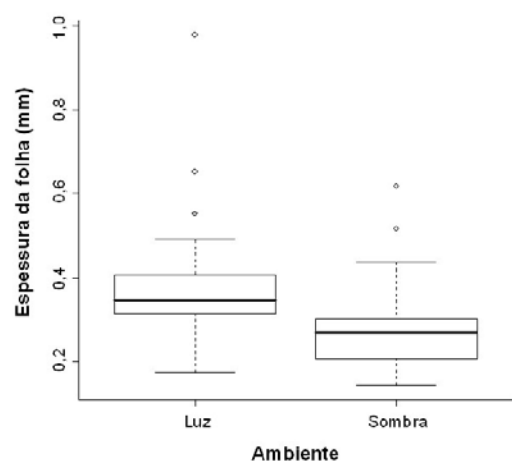
Registramos 51 espécies distribuídas em 21 famílias considerando os dois ambientes (Apêndice 1). Das 30 espécies coletadas no interior da restinga, 23 eram glabras e sete pilosas, enquanto na borda da restinga, encontramos 14 glabras e 16 pilosas.

Observamos duas vezes mais plantas com folhas pilosas na borda da restinga do que no interior (teste exato de Fisher,  $p = 0,032$ ; Figura 1). Amostramos oito espécies tanto no interior quanto na borda da restinga e uma delas (*Andira anthelmia*) apresentava folhas glabras no interior da restinga e pilosas na borda.



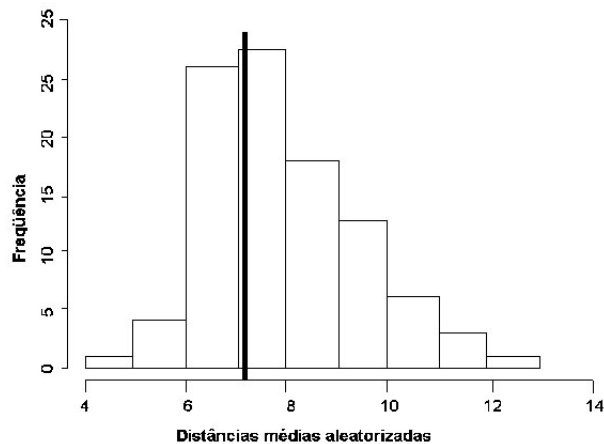
**Figura 1.** Frequência de ocorrência de espécies de plantas com folhas glabras (barras brancas) e pilosas (barras pretas) nos dois ambientes: borda da restinga (luz) e sub-bosque da restinga (sombra).

As folhas das espécies coletadas na borda foram em média 30% mais espessas do que as do interior da restinga (Figura 2). A distribuição nula gerada teve média das diferenças próxima de zero, enquanto a diferença observada nas espécies coletadas foi de 0,11 mm, com média no interior da restinga 41% maior que na borda ( $p < 0,001$ ).



**Figura 2.** Espessura de folhas de plantas medidas na borda (luz) e no interior da restinga (sombra). A linha horizontal representa a mediana, os limites das caixas representam o 1º e o 3º quartis, as linhas verticais são os valores mínimo e máximo, e os pontos são valores discrepantes.

Registramos espécies com folhas pilosas pertencentes a nove das 16 ordens de plantas amostradas, de diferentes linhagens filogenéticas, conforme listado no Apêndice 1. A distância filogenética calculada para as espécies com folhas pilosas é de 7,16 unidades, variando de 1 a 11 unidades de distância. As 1000 iterações que produziram a distribuição nula apresentaram média de 7,95, variando de 4 a 13 unidades de distância (Figura 3), indicando que a relação filogenética entre espécies com folhas pilosas não é maior do que o esperado ao acaso ( $p = 0,33$ ).



**Figura 3.** Distribuição de frequência das distâncias filogenéticas médias resultantes das aleatorizações (modelo nulo). A linha mais larga representa a distância filogenética média observada para as espécies com folhas pilosas.

## DISCUSSÃO

Corroboramos a hipótese de que na restinga da Ilha do Cardoso a pilosidade e a maior espessura das folhas são características associadas à ocupação de ambientes com maior incidência de radiação solar e aparecem de forma independente das linhagens filogenéticas de plantas registradas na restinga amostrada. A pilosidade parece ser uma resposta adaptativa ao estresse causado pela alta intensidade de luz, pois pode estar associada tanto à maior retenção de água, formando uma atmosfera saturada de vapor de água em torno da folha que diminui a transpiração, quanto ao aumento da capacidade de refletir a radiação solar que incide sobre as folhas (Brewer *et al.* 1991). O fato de *Andira antheimia* ter apresentado pêlos nos indivíduos da borda e não nos do interior da mata indica que caracteres relacionados à tolerância ao estresse de luminosidade podem apresentar variação fenotípica ao longo do gradiente de luz e sombra em muitas espécies (veja Smith 1994). Portanto, a tolerância ou evitação de sombra podem não ser definidos como uma característica inerente a cada espécie (Henry & Aarsen 1997).

O aumento da espessura foliar observado é também considerado um mecanismo de proteção à radiação solar, corroborando o estudo realizado por Day (1993), que sugere que o aumento da espessura do mesofilo foliar reduz a penetração da radiação solar na folha de diferentes espécies de plantas, ocasionando menores danos à lâmina foliar. A anatomia foliar em populações de *Piper hispidinervium* (Santiago *et al.* 2001) e *Coffea arabica* (Morais *et al.* 2008) em diferentes condições de luminosidade também apresentaram este padrão, até mesmo entre folhas de um mesmo indivíduo, sendo parte delas direcionada para ambientes iluminados e outras para ambientes sombreados. Vale destacar, entretanto, que outros fatores podem gerar o mesmo padrão de diferenças morfológicas entre áreas abertas e sombreadas. Um exemplo seria uma resposta diferencial à herbivoria, pois sabe-se que sob condições de estresse as plantas têm tendência a desenvolver mecanismos de proteção (Coley *et al.* 1985) e existe uma forte relação entre espessura e dureza de folhas, que por sua vez, é um bom preditor de palatabilidade (Fay *et al.* 1996).

Concluimos que a vantagem adaptativa de apresentar folhas pilosas está relacionada a interações recentes, representando uma convergência entre diferentes táxons com ocorrência na restinga, e não a uma estruturação filogenética que poderia ter sido causada pela fixação do caráter em uma única linhagem especialmente diversificada em ambientes de maior luminosidade. Essa idéia dá maior apoio à hipótese de que a presença de pêlos é uma adaptação a ambientes de alta luminosidade.

## AGRADECIMENTOS

Agradecemos a Camila Castanho e Selmo Bernardo pela ajuda na identificação das espécies coletadas.

## REFERÊNCIAS

- APGII. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APGII. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- Begon M., Townsend C.R. & Harper J.L. 2006. *Ecologia: de indivíduos a ecossistemas*. ArtMed, Porto Alegre.
- Brewer C.A., Smith W.K. & Vogelmann T.C. 1991. Functional interaction between leaf trichomes,

- leaf wettability and the optical properties of water. *Plant Cell and Environment* 14: 995-962.
- Coley P.D., Bryant J.P. & Chapin S.F. III. 1985. Resource available and plant antiherbivore defense. *Science* 230: 895-899.
- Day T.A. 1993. Relating UV-B radiation screening effectiveness of foliage to absorbing-compound concentration and anatomical characteristics in a diverse group of plants. *Oecologia* 95: 542-550.
- Fay P.A., Hartnett D.C. & Knapp A.K. 1996. Plant tolerance of galls-insect attack and gall-insect performance. *Ecology* 77: 521-534.
- Fox J. 2008. R-commander. Disponível em <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Misc/Rcmdr/>
- Henry A.L. & Aarsen L. W. 1997. On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos* 80:575-582.
- Larcher W. 1986. *Ecofisiologia vegetal*. Editora Pedagógica e Universitária, São Paulo.
- Long S.P., Humphries S. & Falkowski P.G. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45: 633-662.
- Lüttge U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer-Verlag, Berlim.
- Morais H., Marur C.J., Caramori P.H., Ribeiro A.M.A. & Gomes J.C. 2003. Características fisiológicas e de crescimento de cafeeiro sombreado com guandu e cultivado a pleno sol. *Revista Agropecuária Brasileira* 38: 1131-1137.
- Manly, B.J. 1998. *Randomization, bootstrap and monte carlo methods in biology*. Chapman & Hall, New Zeland.
- Negreiros O.C. 1974. Plano de manejo da Ilha do Cardoso. *Boletim Técnico do Instituto Florestal*, 9:1-56.
- Ramos-Neto M.B. 1993. *Análise florística e estrutural de duas FLORESTAS sobre a Restinga, Iguape, São Paulo*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Santiago E.J.A., Pinto J.E.B.P., Castro E.M., Lameira O.A., Conceição H.E.O. & Gavilanes M. L. 2001. Aspectos da anatomia foliar da pimenta-longa (*Piper hispidinervium* C.Dc.) sob diferentes condições de luminosidade. *Ciência Agrotecnica de Lavras* 25: 1035-1042.
- Scarano F.R., Ribeiro K.T., Moraes L.F.D. & Lima H.C. 1997. Plant establishment on flooded and unflooded patches of a freshwater swamp forest of southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 14: 793-803.
- Smith, H. 1994. Sensing the light environment: the functions of the phytochrome family. Em: *Photomorphogenesis in plants* (Kendrick R. E. & Kronenberg G.H.M. eds.). Kluwer, Londres.
- Sugiyama M. 1993. *Estudo de florestas na restinga da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP*. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo.
- Taiz L. & Zeiger E. 2002. *Plant physiology*. Sunderland Sinauer Associates, New York.

Orientador: Alexandre A. Oliveira

Apêndice 1. Lista das espécies registradas na restinga da Ilha do Cardoso classificadas por ordem e família, com indicação do ambiente de luz onde foi amostrada e da pilosidade da folha. N/id refere-se a espécies não identificadas.

Ordem	Família	Espécie	Localidade	Indumento
Apiales	Araliaceae	<i>Schefflera morototoni</i>	interior	pilosa
Aquifoliales	Aquifoliaceae	<i>Ilex amara</i>	interior	glabra
		<i>Ilex pseudobuxus</i>	borda	glabra
		<i>Ilex teezans</i>	borda / interior	glabra
		<i>Syagrus</i> sp.	interior	glabra
Arecales	Arecaceae			
Asterales	Asteraceae	<i>Bacharis</i> sp.	borda pilosa	
		n/id	interior	pilosa
		<i>Mikania composita</i>	borda	pilosa
		<i>Mikania</i> sp.	interior	pilosa
		n/id	borda	pilosa
		<i>Vernonia anturia</i>	borda	pilosa
		<i>Vernonia</i> sp.	interior	pilosa
		<i>Maytenus robusta</i>	interior	glabra
		<i>Maytenus</i> sp.	interior	glabra
		<i>Davilla rugosa</i>	borda	pilosa
Dilleniales	Dilleniaceae			
Ericales	Clethraceae	<i>Clethra scabra</i>	borda	pilosa
		<i>Clethra</i> sp.	borda	pilosa
	Myrsinaceae	<i>Rapanea ferruginea</i>	borda	pilosa
		<i>Rapanea umbellata</i>	borda / interior	glabra
	Pentaphragmaceae	<i>Ternstroemia brasiliensis</i>	interior	glabra
		<i>Ternstroemia</i> sp.	borda	glabra
	Theaceae	<i>Laplacea fruticosa</i>	borda	glabra
		Fabaceae	<i>Abarema</i> sp.	interior
			<i>Andira anthelmia</i>	borda
			<i>Andira anthelmia</i>	interior
Gentianales	Rubiaceae		<i>Amaioua intermedia</i>	interior
		<i>Psychotria</i> sp.	interior	glabra
Lamiales	Bignoniaceae	<i>Jacaranda</i> sp.	interior	pilosa
		<i>Tabebuia cassinoides</i>	borda	glabra
Laurales	Lauraceae	<i>Ocotea pulchella</i>	borda / interior	glabra