

MÁRCIA BÜNDCHEN

**ESTRUTURA FOLIAR, CONTEÚDO DE CLOROFILAS E
COMPOSIÇÃO NUTRICIONAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA
ÁREA DE INTERFACE FLORESTA OMBRÓFILA MISTA/FLORESTA
ESTACIONAL DECIDUAL**

Curitiba

2012

MÁRCIA BÜNDCHEN

**ESTRUTURA FOLIAR, CONTEÚDO DE CLOROFILAS E
COMPOSIÇÃO NUTRICIONAL DE ESPÉCIES ARBÓREAS EM UMA
ÁREA DE INTERFACE FLORESTA OMBRÓFILA MISTA/FLORESTA
ESTACIONAL DECIDUAL**

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Conservação, junto ao Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Maria Regina Torres Boeger

Co-orientador: Carlos Bruno Reissmann

**Curitiba
2012**



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




PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da tese, a que se submeteu **Márcia Bündchen** para fins de adquirir o título de Doutora em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão da candidata.

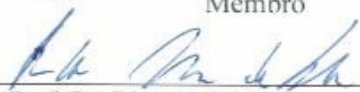
Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 06 de junho de 2012.

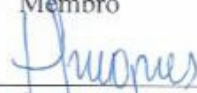
BANCA EXAMINADORA:


Prof. Dra. Maria Regina Torres Boeger
Orientadora e Presidente


Prof. Dra. Cláudia Franca Barros
Membro


Prof. Dr. Ricardo Britez
Membro


Prof. Dr. Edinelson José Maciel Neves
Membro


Prof. Dra. Márcia Cristina Mendes Marques
Membro

Visto: 
Prof. Dra. Maria Regina Torres Boeger
Coordenadora do PPG-ECO

À memória de meus pais, Bruno e Hanelore, dedico.

AGRADECIMENTO

Meu sincero agradecimento a todos que auxiliaram nas mais diferentes etapas desta pesquisa, especialmente minha orientadora e meu co-orientador, por compartilharem comigo seus saberes, proporcionando a construção dessa tese.

“Não há quadro que se possa comparar, em beleza virgem, com o das matas ribeirinhas do Uruguai. As abas do planalto avançando em esporões de uns duzentos metros de altura relativa, totalmente revestidas de mata, abrigam em seu meio os vales de flancos suaves em cujo centro, ensombrados por legiões sem conta de gigantes multisseculares, deslizam as águas límpidas dos rios. Sem trechos pantanosos, sem meias-luas de aluvião, os tributários se lançam na larguíssima faixa de prata do Uruguai, que assoma, aqui e além, entre as copas da floresta. Não fossem as grandes clareiras abertas pela colonização e a fumaça das queimadas, brancas colunas de vapores surgindo de todos os lados como de imensos crematórios, o espírito acharia o seu pleno contentamento nessa paisagem pura e natural [...]”

Rambo, B. A 1956. **Fisionomia do Rio Grande do Sul**. p. 330

RESUMO

Ecossistemas florestais são ambientes heterogêneos com relação a distribuição temporal e espacial dos recursos, tais como, os nutrientes minerais no solo e a disponibilidade de luz no gradiente vertical da floresta. Nesse contexto, as espécies arbóreas variam sua capacidade de responder à complexidade das interações entre estes parâmetros de modo que, muitos aspectos ecofisiológicos permanecem ainda a elucidar. O presente trabalho teve como objetivos: *i.* avaliar a existência de variação temporal na concentração dos nutrientes e pigmentos foliares de cinco espécies arbóreas, sendo três perenes (*Cupania vernalis*, *Matayba elaeagnoides* e *Nectandra lanceolata*) e duas decíduas (*Cedrela fissilis* e *Jacaranda micrantha*); *ii.* caracterizar as espécies com relação as concentrações de nutrientes, a eficiência no uso de nutrientes e ainda a relação entre a concentração de nutrientes e a área foliar específica; *iii.* Analisar comparativamente a morfoanatomia das folhas de espécies do dossel com aquelas do sub-bosque em uma área de Floresta Subtropical no sul do Brasil, localizada na interface entre a Floresta Ombrófila Mista e a Floresta Estacional Decidual. Houve variação temporal na concentração dos pigmentos e nos macronutrientes, sendo esta variação mais pronunciada na concentração de clorofila *a*, clorofila *b* e clorofila *total* em todas as espécies avaliadas, enquanto os nutrientes apresentaram menor variação ao longo do ano. Os resultados indicaram que a disponibilidade de elementos essenciais no solo é suficiente para prover o desenvolvimento das espécies, havendo, no entanto, diferenças interespecíficas nas concentrações foliares de macro e micronutrientes e na eficiência do uso dos nutrientes pelas espécies arbóreas na área de estudo. A maioria das características morfoanatômicas das folhas diferiram entre dossel e sub-bosque, permitindo caracterizar a maior parte das espécies avaliadas de acordo com o estrato da floresta no qual ocorrem. Nossos resultados permitem concluir que as árvores desta área de floresta subtropical apresentam estratégias diferenciadas relativas aos requerimentos nutricionais, concentração de pigmentos fotossintéticos e estrutura das folhas. Tal diferenciação habilita as espécies com distintas características foliares a compartilhar o mesmo habitat, contribuindo para sua coexistência no ambiente florestal.

Palavras-chave Floresta subtropical; eficiência no uso de nutrientes; morfoanatomia foliar; dossel; sub-bosque.

ABSTRACT

Forest ecosystems are heterogeneous environments with temporal and special distribution of resources, such as mineral soil nutrients and light availability in the vertical gradient. In this context, the capacity to respond to the complex interactions between these parameters varies among tree species. There are many ecophysiological aspects that still remain to be elucidated. The purpose of this study was to: *i.* evaluate whether there is temporal variation in the content of leaf pigments and nutrients from five species - three perennial (*Cupania vernalis*, *Matayba elaeagnoides* e *Nectandra lanceolata*) and two deciduous species (*Cedrela fissilis* e *Jacaranda micrantha*); *ii.* characterize five tree species based on nutrient content, nutrient use efficiency and the relation between the nutrient content and specific leaf area; *iii.* analyze comparatively the leaf morphoanatomy of canopy and understory species from an area of Subtropical Forest in southern Brazil, located in the interface between an Araucaria Forest and a Deciduous Seasonal Forest. The results showed temporal variation in the content of pigment and macronutrients. This variation was more pronounced in the content of chlorophyll *a*, chlorophyll *b* and chlorophyll *total* for all studied species, whereas the nutrients showed a smaller degree of variation throughout the year. The results show that the nutrients available in the soil are sufficient for the development of the species. There are, however, interspecific differences in leaf content of macro and micronutrients and nutrient use efficiency by these studied tree species. Most morphoanatomical leaf traits differed between canopy and understory species, allowing to characterize most studied species according to the forest strata in which they occupy. Our results suggest that trees in this subtropical forest area show different strategies regarding nutritional requirements, concentration of photosynthetic pigments and anatomical traits of leaves. Such differences allow these species with distinct leaf features to share the same habitat, contributing to their coexistence in the forest environment.

Keywords Subtropical forest; Nutrient use Efficiency; Leaf morphoanatomy; Canopy; Understory.

LISTA DE TABELAS DO ARTIGO 1

- Tabela 1** Análise de componentes principais (APC). Legenda: NEC: *Nectandra lanceolata*; MAT: *Matayba elaeagnoides*; CUP: *Cupania vernalis*; JAC: *Jacaranda micrantha*; CED: *Cedrela fissilis*; Cl_a: clorofila a; Cl_b: clorofila b; Cl_{tot}: clorofila total; Car_{tot}: carotenóides totais. Cl_a:Cl_b: razão clorofila a: clorofila b; Car_{tot}:Cl_{tot}: razão carotenóides totais: clorofila total; Eixo %: porcentagem da variação dos dados explicada pelo eixo e Cum %: porcentagem cumulativa da variação dos dados. Valores de clorofilas e carotenóides estão em mol.mg⁻¹. Números em negrito representam as variáveis que apresentaram maior correlação com o eixo..... **16**
- Tabela 2** One-way ANOVA (estação) feita com os escores dos eixos da APC que apresentaram autovalores maiores do que um (critério de Kaiser). Soma dos quadrados (SS), graus de liberdade (DF), média dos quadrados (QM), valores de F (F) e significância (P) são apresentados..... **17**
- Tabela 3** Índice de plasticidade fenotípica (IP) de *Nectandra lanceolata* (NEC), *Matayba elaeagnoides* (MAT), *Cupania vernalis* (CUP), *Cedrela fissilis* (CED) e *Jacaranda micrantha* (JAC). Clorofila a (Cl_a), clorofila b (Cl_b), clorofila total (Cl_{tot}), carotenóides totais (Car_{tot}), razão clorofila a:clorofila b (Cl_a:Cl_b) e razão carotenóides totais:clorofila total (Car_{tot}:Cl_{tot}). *P<0,05..... **19**

LISTA DE FIGURAS DO ARTIGO 1

- Figura 1** Climograma da área de estudo representando as variáveis precipitação e temperatura, referente ao período de janeiro de 2009 a fevereiro de 2010. Fonte: Epagri/Ciram, 2010..... **10**
- Figura 2** Diagrama de ordenação da APC (pigmentos fotossintéticos e nutrientes).
Legenda: período quente (Quadrados fechados = verão. Círculos fechados = primavera). Período frio (Quadrados abertos = Outono. Círculos abertos = Inverno). (a) *Nectandra lanceolata*; (b) *Matayba elaeagnoides*; (c) *Cupania vernalis*; (d) *Jacaranda micrantha*; (e) *Cedrela fissilis*..... **14**

LISTA DE TABELAS DO ARTIGO 2

Tabela 1 Valores máximos e mínimos da caracterização química do solo do Parque Natural Municipal do Rio do Peixe, Joaçaba, Santa Catarina, Brasil. A= argila (%), MO = matéria orgânica (%), P = fósforo (mg dm^{-3}), K = Potássio (mg dm^{-3}), Ca = cálcio trocável (cmol dm^{-3}), Mg = magnésio trocável (cmol dm^{-3}), S = enxofre extraível (mg dm^{-3}), Zn = zinco (mg dm^{-3}), Cu = cobre (mg dm^{-3}), B= Boro (mg dm^{-3}) e Mn = manganês (mg dm^{-3}).....	41
Tabela 2 Médias dos parâmetros climáticos: precipitação média, radiação, temperatura média na região do Parque Natural Municipal do Rio do Peixe, Joaçaba, Santa Catarina, Brasil, durante o período do estudo.....	42
Tabela 3 Concentração foliar média (\pm desvio padrão) de macronutrientes nas folhas das espécies avaliadas (N= 5). Médias seguidas pela mesma letra em cada coluna não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.....	45
Tabela 4 Concentração foliar média (\pm desvio padrão) de micronutrientes nas folhas das espécies avaliadas (N=5). Médias seguidas pela mesma letra em cada coluna não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.....	46
Tabela 5 Eficiência no uso de nutrientes (média \pm desvio padrão). <i>Nectandra lanceolata</i> (NEC), <i>Matayba elaeagnoides</i> (MAT), <i>Cupania vernalis</i> (CUP), <i>Jacaranda micrantha</i> (JAC) e <i>Cedrela fissilis</i> (CED). Médias seguidas pela mesma letra em cada linha não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.....	47
Tabela 6 Média (\pm desvio padrão) das razões das concentrações foliares de N:K, N:P, K:P Fe:Mn e Zn:Cu nas cinco espécies avaliadas. Médias seguidas pela mesma letra em cada coluna não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.....	49

LISTA DE FIGURAS DO ARTIGO 2

Figura 1 Área foliar específica (AFE) nas cinco espécies avaliadas. <i>Nectandra lanceolata</i> (NEC), <i>Matayba elaeagnoides</i> (MAT), <i>Cupania vernalis</i> (CUP), <i>Jacaranda micrantha</i> (JAC) e <i>Cedrela fissilis</i> (CED). Diferenças significativas pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$) são indicadas por letras diferentes.....	48
---	-----------

LISTA DE TABELAS DO ARTIGO 3

Tabela 1 Lista das espécies estudadas e suas respectivas famílias botânicas, altura média (m) e respectivo desvio-padrão entre parênteses, estrato da floresta ao qual pertencem e padrão fenológico.....	74
Tabela 2 Autovalores e porcentagem de variância explicada pelos três primeiros eixos na análise de componentes principais e coeficientes de correlação entre as variáveis avaliadas e os eixos da PCA. Legenda: SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, AdE = espessura da epiderme adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, AbE = espessura da epiderme abaxial, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, LT = espessura total.....	77
Tabela 3 Médias e respectivos desvios-padrão, entre parênteses, das características foliares das espécies do dossel (NEC = <i>Nectandra lanceolata</i> , MAT = <i>Matayba elaeagnoides</i> , CUP = <i>Cupania vernalis</i> , JAC = <i>Jacaranda micrantha</i> , CED = <i>Cedrela fissilis</i>) e do subosque (ALO = <i>Allophylus edulis</i> , CAL = <i>Calyptanthes tricona</i> , GYM = <i>Gymnanthes concolor</i> , LAN = <i>Lantana brasiliensis</i> , TRI = <i>Trichilia elegans</i>). Legenda: SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, SL = comprimento do poro estomático, AdC = espessura da cutícula adaxial, AdE = espessura da epiderme adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, Abc = espessura da cutícula abaxial, AbE = espessura da epiderme abaxial, LT = espessura total, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, P:S = razão parênquima paliçádico:parênquima esponjoso. Na comparação entre dossel e sub-bosque as médias seguidas por letras minúsculas iguais, na mesma linha, não são significativamente diferentes entre os grupos ecológicos (teste <i>t</i> de student, $p < 0,05$).....	81
Tabela 4 Coeficientes de correlação de Pearson ($P < 0,05$) calculados entre SLA e as demais características anatômicas. SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, SL = comprimento do poro estomático, AdC = espessura da cutícula adaxial, AdE = espessura da epiderme adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, Abc = espessura da cutícula abaxial, AbE = espessura da epiderme abaxial, LT = espessura total, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, P:S = razão parênquima paliçádico:parênquima esponjoso.....	82

LISTA DE FIGURAS DO ARTIGO 3

Figura 1 Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA) representando a posição das espécies (NEC = *Nectandra lanceolata*, MAT = *Matayba elaeagnoides*, CUP = *Cupania vernalis*, JAC = *Jacaranda micrantha*, CED = *Cedrela fissilis*) e do sub-bosque (ALO = *Allophylus edulis*, CAL = *Calyptanthes tricona*, GYM = *Gymnanthes concolor*, LAN = *Lantana brasiliensis*, TRI = *Trichilia elegans*) em relação às variáveis mensuradas (SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, AdE = espessura da epiderme adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, AbE = espessura da epiderme abaxial, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, LT = espessura total).....

79

SUMÁRIO

Resumo	vii
Abstract	viii
Lista de tabelas do artigo 1.....	ix
Lista de figuras do artigo 1.....	x
Lista de tabelas do artigo 2.....	xi
Lista de figuras do artigo 2.....	xii
Lista de tabelas do artigo 3.....	xiii
Lista de figuras do artigo 3.....	xiv
INTRODUÇÃO GERAL	1
ARTIGO 1.....	4
Resumo	4
Abstract	5
Introdução	6
Material e métodos	80
Resultados	13
Discussão	20
Agradecimentos	27
Referências	28
ARTIGO 2.....	36
Resumo	36
Abstract	37
Introdução	38
Material e métodos	40

Resultados	44
Discussão	50
Agradecimentos	58
Referências	59
ARTIGO 3	69
Resumo	69
Abstract	70
Introdução	71
Material e métodos	72
Resultados	77
Discussão	83
Agradecimentos	87
Referências	88
CONSIDERAÇÕES FINAIS	92
REFERÊNCIAS GERAIS	94

INTRODUÇÃO GERAL

O metabolismo dos organismos é condicionado pelas variáveis ambientais e os mecanismos com os quais as espécies respondem às pressões ambientais diferem, em um nível mais abrangente, de acordo com o ecossistema e estágio sucessional ou, em um nível mais restrito, de acordo com a espécie e estágio de desenvolvimento. Da interação das plantas com o ambiente resultam diferenças na estrutura e funcionamento das folhas, que podem ter conseqüências fisiológicas ou adaptativas diretas ou representar somente sintomas secundários de adaptação metabólica (LARCHER, 2000; TAIZ; ZEIGER, 2002).

Os custos de construção e manutenção das folhas são associados com diferentes estratégias para adquirir os recursos do ambiente, bem como, para sobreviver durante períodos de estresse envolvendo parâmetros fisiológicos e morfológicos que variam entre as espécies e os tipos de vegetação (WERNER; CORREIA; BEYSCHLAG, 1999; KAPPELLE; LEAL, 1996).

Dentre os parâmetros fisiológicos, a análise da concentração de nutrientes, além de caracterizar a necessidade nutricional das espécies, pode prover a base para o monitoramento das conseqüências de mudanças ambientais a longo prazo sobre a nutrição das árvores (DUQUESNAY et al., 2000). Por exemplo, devido às relações estabelecidas entre o ambiente e a composição mineral das folhas, programas europeus de pesquisa (LUYSSAERT et al., 2004) monitoram, entre outros componentes, a concentração de nutrientes foliares, construindo bancos de dados passíveis de comparação em séries históricas.

De modo similar, a quantificação dos pigmentos fotossintéticos fornece subsídios para compreender a adaptação das espécies aos gradientes de luz no interior da floresta (HANSEN, FIEDLER; RANK, 2002) bem como, às mudanças

sazonais na disponibilidade de luz para a fotossíntese (WOLKERSTORFER et al., 2011).

A variação espacial e temporal da luminosidade também condiciona a estrutura foliar. A regulação estrutural da interceptação da luz através da organização dos tecidos na folha é, portanto, uma estratégia adaptativa à disponibilidade de luz (CUI; VOGELMANN; SMITH, 1991; WRIGTH et al., 2006)

Existe ainda, a possibilidade de diferentes características fisiológicas ou anatômicas desempenharem papéis funcionais semelhantes no metabolismo das plantas. Desse modo, a densidade estomática e o controle estomático são variáveis de ordens diferentes (a primeira, de ordem anatômica e a segunda fisiológica) que representam mecanismos de regulação das trocas gasosas (KOZLOWSKI; PALLARDY, 1997).

Diversos esforços têm sido realizados no sentido de caracterizar os ecossistemas florestais permitindo que se conheça um pouco mais sobre sua estrutura e funcionamento. No Brasil, especial ênfase tem sido dada tradicionalmente aos sistemas amazônicos em virtude de sua abrangência e importância na esfera planetária. Na região sul, com exceção da Floresta Atlântica, que apresenta consideráveis aspectos de sua ecologia elucidados, os demais ecossistemas carecem ainda de estudos mais abrangentes.

Em função do histórico de ocupação territorial no estado de Santa Catarina e da conseqüente exploração dos recursos naturais restam hoje poucos fragmentos significativos da outrora vasta cobertura florestal do estado. O Parque Natural Municipal do Vale do Rio do Peixe, Joaçaba/SC, localiza-se em uma área de ecótono entre a Floresta Estacional Decidual (FED) e a Floresta Ombrófila Mista (FOM) apresentando uma fitofisionomia tipicamente estacional exceto pela marcante

presença da araucária. Um levantamento florístico preliminar realizado como parte do estudo de viabilização da criação do parque (RAIMUNDO, 2003) revelou a presença de 131 espécies vegetais, sendo 43 arbóreas e 88 arbustos ou arvoretas pertencentes a 48 famílias botânicas.

Nesse contexto, pode-se esperar que as plantas da floresta subtropical do sul do Brasil apresentem características morfofisiológicas próprias refletindo, além da identidade taxonômica, as adaptações ao ambiente. Com base nessa premissa, em nosso estudo foram analisados os teores de nutrientes, a organização estrutural e a concentração de pigmentos fotossintetizantes das folhas de espécies características da área de estudo.

Assim, a pesquisa desenvolvida para essa tese foi organizada em três artigos. O artigo 1, intitulado “Variação interespecífica nos pigmentos e nutrientes foliares de cinco espécies arbóreas da floresta sub-tropical do sul do Brasil”, buscou verificar se existe variação temporal na concentração dos nutrientes e pigmentos foliares e se esta variação é similar entre as espécies avaliadas. O artigo 2, “*Status* nutricional e eficiência no uso de nutrientes em espécies arbóreas da floresta subtropical no sul do Brasil”, visou comparar as espécies com relação as concentrações foliares de nutrientes, a eficiência no uso desses nutrientes e ainda a relação entre a concentração de nutrientes e a área foliar específica. Já no artigo 3, “Comparação da estrutura foliar de espécies lenhosas de dossel e sub-bosque na floresta subtropical do sul do Brasil”, foi feita uma análise comparativa entre a morfoanatomia das folhas de espécies do dossel com aquelas do sub-bosque com o objetivo de definir quais as características que mais contribuem para a diferenciação das folhas nesses dois ambientes.

ARTIGO 1

Variação interespecífica nos pigmentos e nutrientes foliares de cinco espécies arbóreas da floresta subtropical do sul do Brasil¹

RESUMO Este estudo avaliou a variação temporal das concentrações de nutrientes e pigmentos foliares em cinco espécies arbóreas, sendo três perenes (*Cupania vernalis*, *Matayba elaeagnoides* e *Nectandra lanceolata*) e duas decíduas (*Cedrela fissilis* e *Jacaranda micrantha*), em ecótono da Floresta Estacional Decidual e Floresta Ombrófila Mista, SC, Brasil. Amostras foliares foram coletadas nas quatro estações do ano, para determinação da concentração de macronutrientes (N, K, P, Mg, Ca, S) e pigmentos fotossintéticos (Cl_a , Cl_b , Cl_{tot} , Car_{tot} , $Cl_a:Cl_b$, e $Car_{tot}:Cl_{tot}$) e cálculo do índice de plasticidade (IP). A análise estatística dos resultados demonstrou que os pigmentos foliares contribuíram para a formação do primeiro eixo, responsável por explicar a maior parte da variação dos dados em todas as espécies, enquanto a contribuição dos nutrientes foliares apresentou forte variação interespecífica. O IP dos pigmentos foi maior que o IP dos nutrientes, corroborando os resultados das análises de componentes principais. Esses resultados indicam que as espécies estudadas têm estratégias diferenciadas de aquisição e uso dos recursos minerais e de aclimação à luminosidade, determinantes para que as espécies possam coexistir no ambiente florestal.

Palavras-chave clorofila, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Decidual, macronutrientes, plasticidade fenotípica.

1. Artigo organizado de acordo com as normas de publicação da revista Journal of Forest Research (exceto referências).

ABSTRACT The purpose of this study was to analyze the seasonal variation in the nutrient and pigment leaf content from five tree species, three perennial (*Cupania vernalis*, *Matayba elaeagnoides* e *Nectandra lanceolata*) and two deciduous species (*Cedrela fissilis* e *Jacaranda micrantha*), in an ecotone between a Deciduous Seasonal Forest and a Mixed Ombrophilous Forest in Santa Catarina, Brazil. Leaf samples were collected in the four seasons of the year to determine the content of macronutrients (N, K, P, Mg, Ca, S) and photosynthetic pigments (Chl_a , Chl_b , Chl_{tot} , Car_{tot} , $Chl_a:Chl_b$, e $Car_{tot}:Chl_{tot}$) and the plasticity index (PI). The principal component analysis showed that leaf pigments contributed to the formation of the first axis, which explains most of the data variance for all species, while leaf nutrient showed strong interspecific variation. The PI of pigments was higher than the PI of nutrients, supporting the results of principal component analyses. These results show that the studied species have different strategies for acquisition and use of mineral resources and acclimation to light, which are determinant for them to coexist in the forest environment.

Key words chlorophyll, Araucaria Forest, Deciduous Forest, macronutrients, phenotypic plasticity.

Introdução

A distribuição da vegetação está associada com os fatores ambientais e sua adaptação a um tipo particular de ambiente envolve a otimização da aquisição e uso dos recursos, especialmente de luz e nutrientes. Considerando que a disponibilidade destes recursos varia no interior das florestas, a capacidade de cada espécie utilizá-los determina, em grande parte, sua habilidade competitiva (Grime 1977). Características fisiológicas foliares, tais como a concentração de nutrientes e pigmentos fotossintetizantes, portanto, refletem a *performance* das plantas na captura da luz e seu estudo fornece subsídios para compreender a ecologia funcional das plantas nos diferentes ecossistemas (Poorter 2009).

As condições do ambiente se modificam ao longo do dia e também sazonalmente. Em consequência, cada habitat é caracterizado por combinações de variáveis ambientais interdependentes cuja intensidade varia ao longo do ano (Pierce et al. 2005). Nesse contexto, a plasticidade fenotípica das plantas tem sido interpretada como um fator determinante na adaptação à heterogeneidade espacial e às mudanças temporais do ambiente; conseqüentemente, taxa com genótipos mais plásticos podem suportar uma ampla gama de condições ambientais (Sultan 2000; Sultan 2003; Miner et al. 2005) e apresentar uma distribuição mais abrangente, em diferentes ecossistemas.

A sazonalidade climática é um importante condicionador dos eventos fenológicos, afetando diretamente os processos metabólicos e regulando processos tais como germinação, brotamento, senescência, floração e frutificação (Taiz & Zeiger 2009). As respostas das plantas à estacionalidade têm sido bastante estudadas em ecossistemas setentrionais (Chapin III 1980; Silkina & Vinokurova

2009), mediterrâneos (Valladares *et al.* 2000; Sánchez-Gómez *et al.* 2006), entre outros fortemente sazonais, como o cerrado brasileiro (Araújo & Haridasan 2007; Carvalho *et al.* 2007), onde as plantas estão sujeitas a severas restrições de recursos em um período do ano e apresentam variações morfofisiológicas. A ecofisiologia de plantas de florestas subtropicais, onde a transição entre as estações é gradativa, é ainda pouco estudada e são escassas as informações sobre as florestas subtropicais de modo geral (Wu *et al.* 2007).

Efeitos de parâmetros ambientais tais como qualidade e intensidade de luz e disponibilidade de nutrientes no solo têm sido caracterizados principalmente através de ensaios realizados sob condições controladas, geralmente utilizando plântulas ou plantas jovens; poucas destas investigações decorrem de análises de árvores adultas em seu habitat. Como consequência, os modelos e interpretações gerados contradizem as respostas reais das plantas em ambientes naturais.

Neste estudo, conduzido com espécies arbóreas de uma área de interface entre duas formações florestais no sul do Brasil, foi avaliado se: *i.* as árvores respondem às variações temporais com modificações na concentração de nutrientes e pigmentos foliares *ii.* existe relação entre a concentração de nutrientes e de pigmentos foliares; *iii.* as espécies diferem em termos de plasticidade fenotípica considerando os parâmetros avaliados.

Material e métodos

O estudo foi realizado no Parque Natural Municipal do Rio do Peixe, localizado no município de Joaçaba, SC (27°10'41"S e 51°30'17"O, 770 m de altitude), um fragmento florestal com 200 ha do bioma Mata Atlântica, inserido na transição entre a Floresta Estacional Decidual (FED) e a Floresta Ombrófila Mista (FOM) (IBGE, 1990). A área abriga espécies características das duas tipologias florestais, sendo um dos poucos remanescentes da vegetação original desta região (Raimundo, 2003).

A Floresta Estacional Decidual (FED) estende-se ao longo da bacia do Rio Uruguai, no sul do Brasil (Klein 1978; Leite 2002) e é, segundo Ruschel *et al.* (2007), o mais ameaçado ecossistema florestal do sul do Brasil, demandando esforços no sentido de sua conservação (Ruschel *et al.* 2009). A Floresta Ombrófila Mista (FOM), que ocupava originalmente grande parte da Região Sul, está hoje altamente fragmentada. Nas regiões de altitude em torno de 600m, a FOM faz limite com a FED, formando uma área de tensão ecológica ou ecótone, que proporciona a mistura das espécies das duas fisionomias florestais (Leite 2002), conferindo maior diversidade a estas zonas de transição (Ruschel *et al.* 2009).

A área de distribuição da FED e sua interface com a FOM é tipicamente ombrófila, sem período seco e com regularidade pluviométrica. Os índices térmicos determinam dois períodos bem distintos, um centrado no verão, com médias de temperatura iguais ou superiores a 20°C e outro centrado no inverno, com médias iguais ou inferiores a 15°C (Leite 2002).

Na área de estudo foram selecionadas cinco espécies arbóreas ocorrentes tanto na FED como da FOM. *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae) é uma

árvore perene, heliófita, com folhas compostas pinadas e altura máxima de 18 metros, que floresce durante o verão e inverno, apresentando frutos sem outubro e dezembro. *Matayba elaeagnoides* Radlk. (Sapindaceae), é uma espécie perene, mesófito, com folhas compostas pinadas, medindo até 18 metros, que floresce na primavera (nos meses de outubro a dezembro) e frutifica entre dezembro a fevereiro. *Nectandra lanceolata* Nees & Mart. (Lauraceae) é perene, mesófito, com folhas simples e altura máxima de 20 metros, florescendo desde outubro até maio, sendo a época predominante entre outubro e dezembro. *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) é uma árvore decídua, heliófita, com folhas compostas pinadas e altura máxima de 20m que floresce nos meses de setembro a dezembro e frutifica entre julho e agosto. *Jacaranda micrantha* Cham. (Bignoniaceae), é uma planta decídua, heliófita, folhas compostas imparibipinadas, com altura máxima de 17 m, cuja época de floração se estende de outubro a dezembro, sendo predominante em dezembro. O amadurecimento dos frutos dessa espécie se dá no período de julho a setembro (Klein 1978; Reitz et al., 1983; Lorenzi, 1998; Raimundo 2003). O estudo foi desenvolvido no período compreendido entre abril de 2009 a fevereiro de 2010, com coletas trimestrais acompanhando as estações do ano. As variáveis climáticas do período estão de acordo com as médias típicas da região (Fig.1) e para fins de análise outono/inverno foram designados como “período frio” e primavera/verão como “período quente”, de acordo com Leite (2002). Por espécie, foram marcados cinco indivíduos pertencentes ao dossel da floresta e destes foram coletadas folhas maduras, localizadas a partir do quarto verticilo do ramo, no sentido ápice-base, com completa exposição à radiação solar.

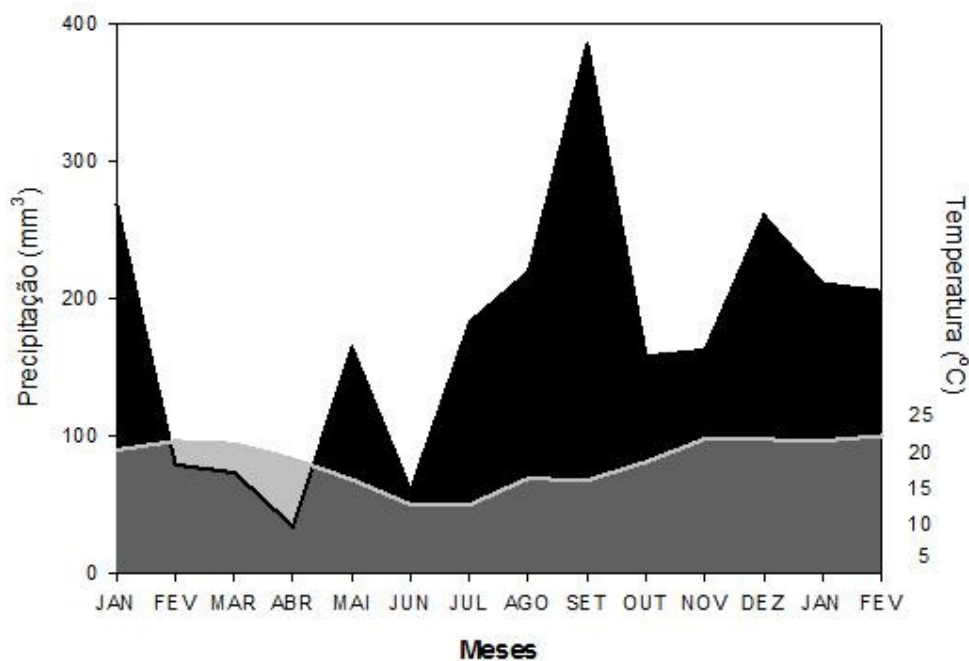


Figura 1 Climograma da área de estudo representando as variáveis precipitação e temperatura, referente ao período de janeiro de 2009 a fevereiro de 2010. Fonte: Epagri/Ciram, 2010.

O solo foi classificado como Nitossolo Bruno (Santos *et al.* 2006), com alto teor de argila (>60), pH ácido (3,9-5,0), matéria orgânica (3,3-6%), P (2,3-4,8 mg dc⁻³), K (21->400 mg dc⁻³), Ca trocável (0,1-6,1 cmol dm⁻³), Mg trocável (0,1- 2,8 cmol dm⁻³), S extraível (8,8-25 mg dc⁻³).

Para a determinação dos nutrientes [Nitrogênio (N); Fósforo (P); Potássio (K); Cálcio (Ca); Magnésio (Mg) e Enxofre (S)], foram coletadas folhas maduras, a partir do quarto verticilo do ramo, no sentido ápice-base, completamente expandidas e sem sinais de epifilia e de danos por herbivoria, localizadas em ramos da copa expostos ao sol, de forma a garantir a similaridade das amostras (uma amostra composta x cinco espécies x cinco indivíduos x quatro coletas). As folhas foram lavadas com água deionizada, desidratadas em estufa a 60°C, trituradas e

submetidas à digestão nítrico-perclórica. As determinações de todos os elementos foram realizadas por espectrometria de emissão óptica de plasma de argônio (ICP OES). Para o nitrogênio a determinação foi feita pelo método Kjeldahl.

Os pigmentos foram extraídos com acetona 80%, em amostras de folhas frescas (cinco folhas x cinco indivíduos x cinco espécies x quatro coletas) e mensurados em espectrofotômetro. A determinação da concentração de clorofila *a* (Cl_a), clorofila *b* (Cl_b) e clorofila total (Cl_{tot}) seguiu as equações de Porra *et al.* (1989) e os carotenóides totais (Car_{tot}) de Lichtentahler & Wellburn (1985). A partir destes dados foram calculadas a razão clorofila *a*:clorofila *b* ($Cl_a:Cl_b$) e carotenóides totais:clorofila total ($Car_{tot}:Cl_{tot}$).

O índice de plasticidade fenotípica (IP) foi calculado para cada variável e espécie, nas quatro estações, segundo Valladares *et al.* (2000), onde $IP = [(maior\ valor\ médio - menor\ valor\ médio) / maior\ valor\ médio]$, resultando em um valor situado entre zero e um.

O desenho experimental foi inteiramente casualizado com um fator (estação) sendo as demais variáveis (pigmentos e nutrientes) consideradas dependentes. Dessa forma, as cinco espécies foram avaliadas separadamente.

Análises de componentes principais (APCs) foram realizadas com o objetivo de descrever os dados identificando as variáveis mais representativas e as mais correlacionadas entre si. A partir desta estrutura de correlação, revelada pelos eixos da APC buscou-se as variáveis que explicassem uma porcentagem maior dos dados que as medidas individualmente em campo. Neste contexto, optou-se por avaliar os escores dos eixos mais representativos das APCs mediante uma Análise de Variância (*one-way* ANOVA). A homogeneidade das variâncias foi previamente averiguada pelo teste de Barlett a 5% (Zar 1999). O teste de Kruskal-Wallis (não

paramétrico) foi utilizado quando não atendida esta premissa da ANOVA (homogeneidade de variância). A gaussianidade foi testada mediante o teste de Kolmogorov-Smirnov. O critério das raízes latentes (Kaiser) foi escolhido para se determinar o número de eixos mínimo a ser considerado, neste caso, consideraram-se relevantes apenas os autovalores maiores que um (Johnson & Wichern 1998) e a correlação entre as variáveis foi averiguada através do teste de correlação de Spearman.

O IP foi utilizado para fins de comparação da plasticidade fenotípica entre as espécies (*one-way ANOVA*), entre as espécies decíduas e perenes e entre as variáveis correspondentes aos pigmentos foliares e aquelas referentes aos nutrientes foliares (teste *t-student*). Para esta análise, os parâmetros nutricionais foram agrupados em um conjunto denominado “nutrientes”, enquanto os parâmetros fotossintéticos foram denominados “pigmentos”. Em todas as análises os resultados foram considerados significativos com $P < 0,05$.

Resultados

A análise de componentes principais (APC) demonstrou que a contribuição dos parâmetros foliares avaliados (pigmentos fotossintéticos e nutrientes) na formação dos eixos difere entre as espécies que ocorrem na interface FED/FOM. De maneira geral, os pigmentos contribuíram para formação dos primeiros eixos, explicando a maior parte da variação dos dados. Os nutrientes por sua vez, correlacionaram com os demais eixos, explicando uma porcentagem menor de informação (Fig. 2).

Em *N. lanceolata* (Fig.2a), os quatro primeiros eixos explicam 89,4% da informação, sendo 40,7% da variação dos dados atribuída ao primeiro eixo. Em *M. elaeagnoides* (Fig.2b), 81,3% da informação foi discriminada pelos três primeiros eixos, sendo o primeiro responsável por 38% da variação dos dados. *Cupania vernalis* (Fig.2c) apresentou 89,7% da variação dos dados explicada por quatro eixos, sendo 36,7% atribuídos ao primeiro. Em *J. micrantha* (Fig.2d), quatro eixos discriminam 90,1% da informação e, destes, 36,8% são explicados pelo primeiro eixo.

Nestas quatro espécies, as variáveis Cl_a , Cl_b , Cl_{tot} e $Cl_{tot}:Car_{tot}$ estão fortemente correlacionadas com o primeiro eixo. A razão $Cl_a:Cl_b$ correlacionou positivamente com o primeiro eixo nas espécies perenes e em *C. fissilis*. Já a correlação dos nutrientes com o primeiro eixo foi menor e teve um forte caráter específico (Tab.1).

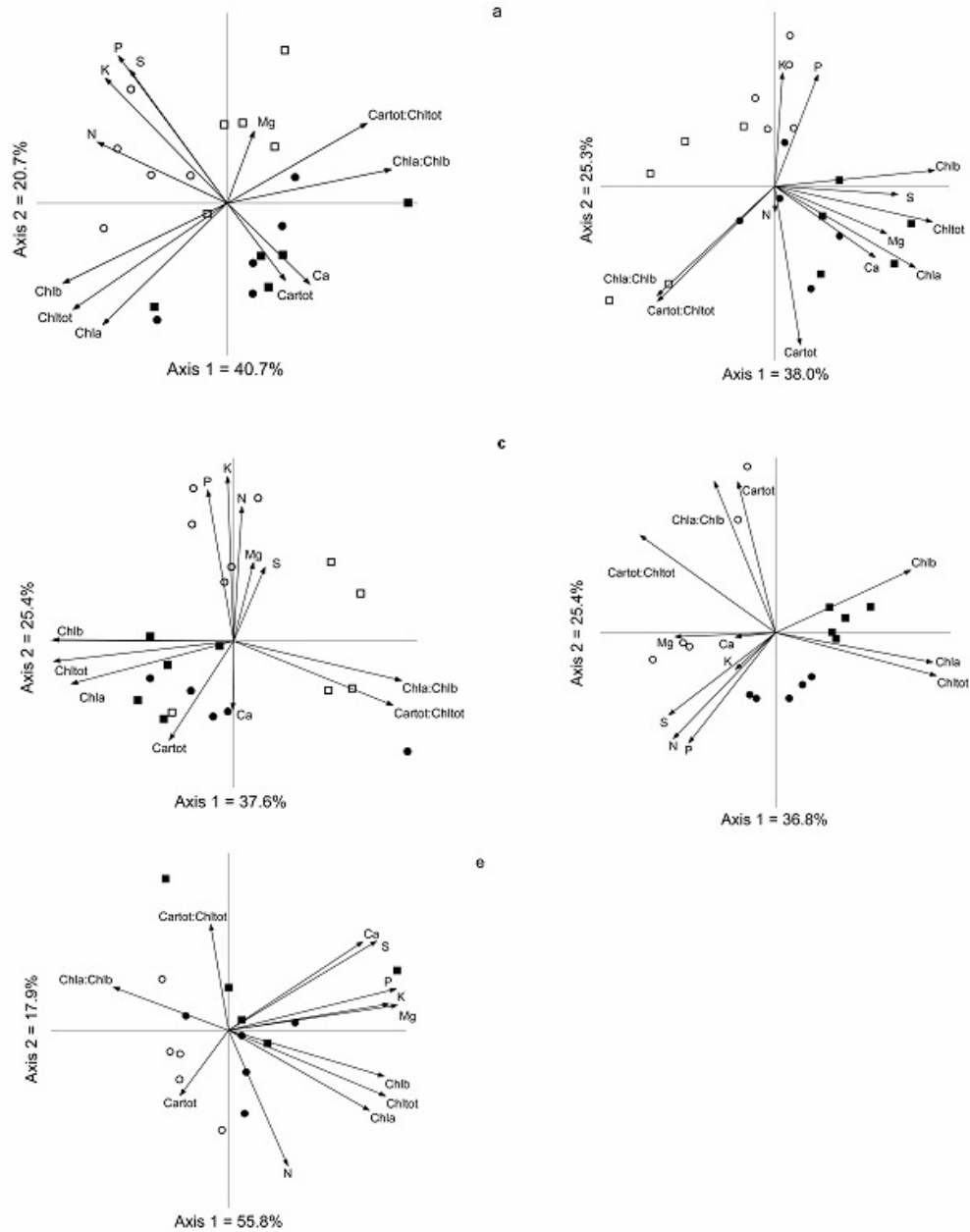


Figura 2 Diagrama de ordenação da APC (pigmentos fotossintéticos e nutrientes). Legenda: período quente (Quadrados fechados = verão. Círculos fechados = primavera). Período frio (Quadrados abertos = Outono. Círculos abertos = Inverno). (a) *Nectandra lanceolata*; (b) *Matayba elaeagnoides*; (c) *Cupania vernalis*; (d) *Jacaranda micrantha*; (e) *Cedrela fissilis*.

Em *C. fissilis* (Fig.2e) por outro lado, 84% da informação é explicada pelos três primeiros eixos (primeiro eixo = 55,8%). Nesta espécie, a maioria das variáveis, exceto N, Car_{tot} e $Cl_{tot}:Car_{tot}$, contribuíram fortemente com o primeiro eixo, diferentemente das demais espécies, nas quais a contribuição de pigmentos e nutrientes com maiores pesos, se distribuiu entre as funções que representam eixos distintos (Tab.1).

Os coeficientes de correlação correspondentes ao segundo eixo (Tab.1) foram positivos para K, P e S em *N. lanceolata*, K e P em *M. elaeagnoides* e N, K e P em *C. vernalis*. Entre as decíduas, *J. puberula* apresentou N e P negativamente correlacionados com o segundo eixo e *C. fissilis* somente N teve correlação negativa com o segundo eixo (Tab.1).

Tabela 1 Análise de componentes principais (APC). Legenda: NEC: *Nectandra lanceolata*; MAT: *Matayba elaeagnoides*; CUP: *Cupania vernalis*; JAC: *Jacaranda micrantha*; CED: *Cedrela fissilis*; Cl_a: clorofila a; Cl_b: clorofila b; Cl_{tot}: clorofila total; Car_{tot}: carotenóides totais. Cl_a:Cl_b: razão clorofila a: clorofila b; Car_{tot}:Cl_{tot}: razão carotenóides totais: clorofila total; Eixo %: porcentagem da variação dos dados explicada pelo eixo e Cum %: porcentagem cumulativa da variação dos dados. Valores de clorofilas e carotenóides estão em mol.mg⁻¹. Números em negrito representam as variáveis que apresentaram maior correlação com o eixo.

	NEC				MAT			CUP				JAC				CED		
	E1	E2	E3	E4	E1	E2	E3	E1	E2	E3	E4	E1	E2	E3	E4	E1	E2	E3
Autovalores	4,88	3,23	1,57	1,04	4,56	3,04	2,16	4,52	3,05	2,12	1,07	4,41	3,05	1,90	1,45	6,69	2,15	1,23
N	-0,68	0,32	-0,55	0,12	0,00	-0,15	-0,52	0,05	0,74	-0,21	0,46	0,58	-0,61	0,07	-0,43	0,33	-0,76	0,06
K	-0,64	0,66	0,05	0,26	-0,04	0,65	-0,59	-0,03	0,90	0,22	-0,10	0,23	-0,21	-0,89	-0,02	0,91	0,15	0,14
P	-0,57	0,77	-0,10	0,06	-0,25	0,64	-0,39	-0,14	0,83	0,38	-0,30	0,50	-0,63	0,06	-0,55	0,95	0,23	0,13
Ca	0,44	-0,43	-0,39	0,49	-0,58	-0,41	-0,63	0,00	-0,38	0,77	-0,07	0,23	-0,02	0,77	0,38	0,76	0,50	0,32
Mg	0,14	0,38	-0,22	-0,82	-0,64	-0,27	-0,49	0,11	0,43	0,29	0,75	0,57	-0,02	0,54	0,17	0,95	0,14	0,20
S	-0,51	0,70	-0,41	0,08	-0,71	-0,05	-0,55	0,17	0,40	0,81	-0,24	0,61	-0,47	0,28	-0,35	0,83	0,50	0,13
Cl_a	-0,65	-0,64	-0,29	-0,09	-0,81	-0,47	0,30	-0,89	-0,23	0,30	0,13	-0,90	-0,17	0,23	-0,29	0,79	-0,45	0,16
Cl_b	-0,86	-0,42	0,22	-0,05	-0,92	0,09	0,37	-0,99	0,01	-0,07	-0,04	-0,77	0,36	0,20	-0,46	0,88	-0,26	-0,36
Cl_{tot}	-0,81	-0,56	-0,02	-0,07	-0,90	-0,20	0,35	-0,98	-0,11	0,10	0,04	-0,92	-0,25	0,20	-0,22	0,89	-0,37	-0,15
Cl_a:Cl_b	0,86	0,18	-0,30	0,02	0,68	-0,63	-0,19	0,92	-0,22	0,22	0,03	0,35	0,86	0,02	-0,35	-0,65	0,24	0,56
Car_{tot}	0,31	-0,41	-0,80	-0,11	-0,15	-0,91	-0,03	-0,35	-0,54	0,58	0,32	0,21	0,86	0,06	-0,44	-0,27	-0,37	0,59
Car_{tot}:Cl_{tot}	0,74	0,42	0,10	0,10	0,67	-0,66	-0,26	0,87	-0,35	0,23	0,11	0,77	0,56	0,00	-0,05	-0,10	0,60	-0,43
Eixo %	40,7	27	13,1	8,7	38	25,3	18	37,6	25,4	17,7	9	36,8	25,4	15,8	12,1	55,8	17,9	10,3
Cum %	40,7	67,6	80,7	89,4	38	63,3	81,3	37,6	63,1	80,7	89,7	36,8	62,2	78	90,1	55,8	73,7	84

Por meio da análise de variância realizada com os escores foi evidenciado que há diferenças temporais refletidas na participação de pigmentos e nutrientes de cada espécie avaliada, na formação dos eixos (Tab.2).

Tabela 2 One-way ANOVA (estação) feita com os escores dos eixos da APC que apresentaram autovalores maiores do que um (critério de Kaiser). Soma dos quadrados (SS), graus de liberdade (DF), média dos quadrados (QM), valores de F (F) e significância (P) são apresentados.

	SQ	GL	QM	F	P
<i>Nectandra lanceolata</i>					
Eixo 1	10,14	3	3,37	5,48	0,009
Eixo 2	12,01	3	4,00	8,03	0,002
Eixo 3	3,90	3	1,30	1,29	0,31
Eixo 4	1,04	3	0,34	0,29	0,83
<i>Matayba elaeagnoides</i>					
Eixo 1	15,81	3	5,27	20,16	<0,001
Eixo 2	11,04	3	3,68	6,58	0,004
Eixo 3	4,58	3	1,53	1,58	0,23
<i>Cupania vernalis</i>					
Eixo 1	8,39	3	2,80	3,85	0,029
Eixo 2	14,59	3	4,86	14,37	<0,001
Eixo 3	0,72	3	0,24	0,20	0,89
Eixo 4	5,67	3	1,89	2,11	0,14
<i>Jacaranda micrantha</i>					
Eixo 1	12,40	2	6,20	28,58	<0,001
Eixo 2	Kruskal-Wallis t=9.5; p=0.008				
Eixo 3	0,07	2	0,03	0,03	0,97
Eixo 4	Kruskal-Wallis t=6.7; p=0.03				
<i>Cedrela fissilis</i>					
Eixo 1	4,61	3	2,30	2,66	0,11
Eixo 2	5,33	3	2,67	3,31	0,07
Eixo 3	6,24	3	3,12	4,28	0,04

Confirmando as avaliações anteriores, *N. lanceolata*, *M. elaeagnoides*, *C. vernalis* e *J. micrantha* apresentaram significância, relacionada aos escores do primeiro eixo, que, nestas espécies, é formado principalmente pelos pigmentos fotossintéticos. As três espécies perenes também demonstraram variação significativa nos escores do segundo eixo, no qual existe contribuição de K e P. Já

em *C. fissilis*, não houve diferenças temporais entre os escores dos dois primeiros eixos que respondem por 74% da variação dos dados, mas os escores do terceiro eixo variaram ao longo do período avaliado.

A razão $Car_{tot}:Cl_{tot}$ foi positivamente correlacionada com $Cl_a:Cl_b$ em quatro das cinco espécies, exceto *C. fissilis* ($r= 0,61$ em *N. lanceolata*, $r= 0,63$ em *M. elaeagnoides*, $r= 0,86$ em *C. vernalis* e $r= 0,62$ em *J. puberula*). Nas espécies perenes, Cl_b apresentou forte correlação com Cl_{tot} ($r= 0,95$ em *N. lanceolata*, $r= 0,93$ em *M. elaeagnoides*, $r= 0,94$ em *C. vernalis*), mas não com Cl_a , indicando que é a variação na concentração de Cl_b que afeta a concentração total de clorofila. Em todas as espécies Cl_b tem correlação negativa com $Cl_a:Cl_b$ ($r= -0,90$ em *N. lanceolata*, $r= -0,84$ em *C. vernalis*, $r= -0,65$ em *J. micrantha* e $r= -0,75$ em *C. fissilis*), como esperado, uma vez que o aumento na concentração de Cl_b leva a uma diminuição da razão. Em *C. fissilis* $Cl_a:Cl_b$ correlacionou negativamente com Cl_b ($r= -0,75$) e Cl_{tot} ($r= -0,72$). Nitrogênio não apresentou correlação com os pigmentos, mas foi correlacionado com o conteúdo de K ($r= 0,67$), P ($r= 0,76$) e S ($r= 0,72$) em *N. lanceolata* e P ($r= 0,90$) e S ($r= 0,78$) em *J. micrantha*. Também apresentaram correlações significativas P e K em *N. lanceolata* ($r= 0,89$), *C. vernalis* ($r= 0,84$) e *C. fissilis* ($r= 0,84$), Ca e Mg em *M. elaeagnoides* ($r= 0,80$), Ca e P ($r= 0,64$), Ca e S ($r= 0,80$), P e Mg ($r= 0,91$) e P e S ($r= 0,72$) em *C. fissilis*. Fósforo e S foram correlacionados em *J. micrantha* ($r= 0,80$), *C. vernalis* ($r= 0,61$) e *N. lanceolata* ($r= 0,84$).

De modo geral, o IP foi baixo para todas as espécies (Tab.3). As espécies com maior IP foram *M. elaeagnoides* e *J. micrantha*, seguidas por *N. lanceolata*, *C. vernalis* e *C. fissilis*. Diferenças no IP entre as espécies perenes (*N. lanceolata*, *M. elaeagnoides* e *C. vernalis*) e decíduas (*C. fissilis* e *J. micrantha*) não foram

evidenciadas. Comparando a média dos IPs dos pigmentos fotossintéticos com a dos IPs dos nutrientes foliares observou-se que os pigmentos apresentaram maior variação ao longo do ano (média IP_{pf} : 0,40; média IP_{nf} : 0,28; $p < 0,05$). Os parâmetros que apresentaram maior plasticidade foram, em relação aos pigmentos fotossintéticos, Cl_b , $Cl_{tot}:Car_{tot}$, $Cl_a:Cl_b$ e em relação aos nutrientes foliares, P, S e Ca.

Tabela 3 Índice de plasticidade fenotípica (IP) de *Nectandra lanceolata* (NEC), *Matayba elaeagnoides* (MAT), *Cupania vernalis* (CUP), *Cedrela fissilis* (CED) e *Jacaranda micrantha* (JAC). Clorofila a (Cl_a), clorofila b (Cl_b), clorofila total (Cl_{tot}), carotenoides totais (Car_{tot}), razão clorofila a:clorofila b ($Cl_a:Cl_b$) e razão carotenóides totais:clorofila total ($Car_{tot}:Cl_{tot}$). * $P < 0,05$.

	Perenes			Decíduas		Average
	NEC	MAT	CUP	CED	JAC	
N	0,14	0,04	0,09	0,19	0,27	0,15
K	0,42	0,19	0,37	0,31	0,10	0,28
P	0,41	0,18	0,31	0,39	0,43	0,34
Ca	0,20	0,45	0,17	0,35	0,36	0,31
Mg	0,15	0,22	0,20	0,25	0,29	0,22
S	0,21	0,28	0,32	0,47	0,34	0,32
Nutrientes						0,28*
Cl_a	0,15	0,47	0,28	0,10	0,36	0,27
Cl_b	0,48	0,60	0,51	0,37	0,71	0,54
Cl_{tot}	0,28	0,52	0,38	0,21	0,53	0,39
$Cl_a:Cl_b$	0,48	0,48	0,40	0,31	0,59	0,45
Car_{tot}	0,30	0,51	0,24	0,24	0,06	0,27
$Car_{tot}:Cl_{tot}$	0,52	0,64	0,38	0,36	0,53	0,48
Pigmentos						0,40*
Média Geral	0,31	0,38	0,30	0,30	0,38	0,33

Discussão

A correlação dos pigmentos foliares e Cl_a , Cl_b e Cl_{tot} com o primeiro eixo, que explica a maior parte da variação dos dados, indica que estes parâmetros são alterados ao longo do ano, em todas as espécies, permitindo inferir que as variações sazonais e climáticas afetam o conteúdo de clorofila, embora esta relação não seja similar para todas as espécies estudadas. Os pigmentos fotossintéticos são indicativos do grau de aclimação das plantas ao ambiente, existindo para muitos deles, uma relação consistente entre concentração de pigmentos e luminosidade (Minotta & Pinzauti 1996; Sarijeva *et al.* 2007). De modo geral, o teor de clorofila declina com o aumento da irradiância, pois com maior quantidade de luz fotossinteticamente ativa disponível, os fotossistemas podem operar em níveis satisfatórios para o metabolismo com menor quantidade de clorofila.

Por outro lado, condições de baixa irradiância induzem o aumento do conteúdo de clorofila e pigmentos acessórios de forma a capturar maior quantidade de energia luminosa e transferi-la aos centros de reação (Taiz & Zeiger 2009). Skillman *et al.* (1996) observaram as concentrações de clorofila significativamente maiores nas folhas de verão, em espécies herbáceas de floresta decídua.

Estes resultados, aparentemente discrepantes, podem ser atribuídos a diferenças metabólicas entre plantas herbáceas e arbóreas bem como, à menor luminosidade disponível no estrato herbáceo de florestas decíduas no verão setentrional quando as árvores apresentam-se cobertas de folhas reduzindo a luminosidade no interior da floresta.

O balanço entre as concentrações de clorofilas e carotenóides é relacionado com a adaptação das plantas às diferentes condições de luminosidade (Taiz &

Zeiger 2009) o que, neste estudo foi refletido pela razão $Car_{tot}:Cl_{tot}$ que correlacionou-se com o primeiro eixo todas as espécies, exceto *C. fissilis*, onde correlacionou-se com o segundo eixo.

Segundo Rosevear *et al.* (2001) existe considerável variação interespecífica nos carotenóides de plantas submetidas às diferentes condições de luminosidade. Além disso, à medida que diferentes unidades são comumente utilizadas para expressar a concentração, os resultados de diferentes estudos devem ser interpretados com cautela. Por exemplo, folhas de sol apresentaram maior Car_{tot} do que em folhas de sombra quando calculado com base na área foliar, mas o oposto foi demonstrado com base na massa seca (Valladares *et al.* 2000). Os mecanismos fotoprotetores dos carotenóides são empregados pelas plantas perenes para manter as folhas verdes durante o inverno, sob condições ambientais menos favoráveis para utilizar a luz solar na fotossíntese e considerável variação interespecífica tem sido reportada de acordo com a severidade do inverno (Adams *et al.* 2004).

A correlação entre $Cl_a:Cl_b$ e Cl_b foi negativa, devido as maiores concentrações de clorofila *b*. Esta razão tem sido usada como indicador de aclimatação das plantas à luminosidade, sendo que, no período frio a menor incidência de radiação frequentemente induz aumento no teor de pigmentos acessórios afetando a razão $Cl_a:Cl_b$, que é inversamente proporcional ao tamanho do complexo antena (Garcia-Plazaola *et al.* 2000). No entanto, a intensidade luminosa nem sempre afeta a razão $Cl_a:Cl_b$ (Valladares *et al.* 2000).

Em *C. vernalis* e *C. fissilis*, a razão $Cl_a:Cl_b$ também correlacionou negativamente com Cl_a e Cl_{tot} . Nestas espécies, quando o teor de clorofila total foi maior, $Cl_a:Cl_b$ foi menor. Considerando que Cl_{tot} reflete a concentração de Cl_a somada à Cl_b , pode-se esperar que o elevado teor de Cl_b esteja condicionando os

valores de Cl_{tot} , explicando, em parte a correlação negativa deste parâmetro com $Cl_a:Cl_b$. Neste sentido, Cl_b apresentou uma forte correlação positiva com Cl_{tot} , em todas as espécies, com exceção de *J. micrantha*, apoiando esta interpretação.

O resultado da ACP demonstrou que as demandas nutricionais das espécies da interface FED/FOM são distintas, com forte variação interespecífica na contribuição dos nutrientes na formação dos eixos o que é interpretado como um reflexo de diferentes estratégias de absorção, uso e conservação de nutrientes pelas espécies florestais. A variação interespecífica na concentração dos nutrientes foliares tem sido relatada em outros estudos e interpretada como um dos fatores que condicionam a distribuição e abundância das espécies na floresta, de acordo com seus diferentes requerimentos nutricionais (Herrera & Finegan 1997; Masunaga *et al.* 1998; Wood; Lawrence & Wells, 2011).

A concentração de nutrientes foliares das espécies avaliadas no presente estudo foi geralmente similar ou superior àquela encontrada em outros estudos florestais (Ovington & Olson 1970; Marín & Medina 1981; Vitousek & Sanford 1986; Jamarillo & Sanford 1995; Herrera & Finegan 1997; Caldeira *et al.* 1999; Boeger *et al.* 2005; Wu *et al.* 2007). Esses dados sugerem a capacidade de absorção de elementos essenciais do solo por todas as espécies estudadas, independente do seu padrão fenológico (decíduas ou perenes).

Nas espécies decíduas ocorrentes em ambientes fortemente sazonais, a senescência foliar geralmente envolve a mobilização de nutrientes da folha para outras partes da planta (Boerner 1984; Buchanan-Wollaston 1997; Wingler *et al.* 2006). Porém, as plantas de ambientes méxicos podem responder à mudança das estações ao longo do ano perdendo suas folhas, sem sofrer drásticas alterações

fisiológicas uma vez que o principal fator ambiental que induz a senescência foliar é a mudança do fotoperíodo (Taiz & Zeiger 2009).

Estudos prévios têm demonstrado que plantas de solos férteis ou nos estágios mais avançados da sucessão têm elevada concentração de nutrientes nas folhas verdes, fotossinteticamente ativas e reduzida eficiência na retranslocação de nutrientes das folhas senescentes (Vitousek 1982; Vitousek & Sanford 1986; Wright *et al.* 2001; Kobe *et al.* 2005; Martinez-Sánchez 2005; Yan *et al.* 2006). Cabe ressaltar que o *status* dos nutrientes foliares nem sempre se correlaciona com o do solo, demonstrando que plantas com estratégias muito distintas para aquisição e uso de nutrientes podem coexistir (Milla *et al.* 2005).

O teor de N foi elevado nas folhas de todas as espécies e apresentou pouca variação nas diferentes estações, o que pode ser interpretado como reflexo da disponibilidade de nutrientes no solo concordando com Wright *et al.* (2001), que observaram uma correlação positiva entre solos férteis e N foliar. No entanto, o N não contribuiu para a formação do primeiro eixo na ACP, em quatro das cinco espécies e não apresentou correlação com os pigmentos foliares (exceto Cl_a em *C. fissilis*). Sendo o N um elemento associado aos componentes do aparato fotossintético, predominantemente clorofila e proteínas, esta fração do N foliar tende a ser relativamente constante em uma mesma espécie.

Correlações positivas entre N foliar e clorofila têm sido descritas, mas estas relações podem variar bastante entre espécies, de acordo com a disponibilidade no solo, eficiência no uso do nitrogênio, posição da folha no dossel e alocação do N nos diferentes componentes foliares (Evans 1989; Kull & Niinements 1998; Hikosaka 2004). Já a contribuição dos demais elementos na formação dos eixos apresentou um forte caráter específico, refletindo mais uma vez que em ambientes naturais

espécies coexistentes podem utilizar diferentes estratégias metabólicas de aquisição e uso dos recursos.

Nas espécies da interface FED/FOM avaliadas no presente estudo, a baixa variação na concentração de nutrientes indicada pelo IP denotam que a estratégia de retranslocar nutrientes antes da queda das folhas não é característica destas árvores, mesmo entre as decíduas (*C. fissilis* e *J. micrantha*). Neste ambiente, a ausência de uma estação seca associada à regularidade pluviométrica (Leite 2002) e o elevado teor de argila (>60) preservam a umidade do solo facilitando a ciclagem de nutrientes durante todo o ano, permitindo que o *pool* de elementos minerais seja relativamente constante.

Em muitas plantas, o período que precede a senescência foliar é caracterizado pela translocação de nutrientes das folhas para tecidos armazenadores como forma de auxiliá-las na transição da estação desfavorável (Niinemets & Tamm 2005; Munné-Bosch 2008), mas o valor absoluto do conteúdo mineral de folhas verdes e senescentes, assim como a eficiência da retranslocação, têm grande variação interespecífica (Hagen-Thorn *et al.* 2006; Covelo *et al.* 2008) e são dependentes da mobilidade de cada elemento (Ostman & Weaver 1982; Taiz & Zeiger 2009). A concentração foliar de N e P é geralmente menor nas espécies perenes, cujas folhas são mais longevas e tendem a minimizar a perda de nutrientes para o ambiente, reduzindo a concentração de nitrogênio em lugar de aumentar a retranslocação (Huang *et al.* 2007).

Na floresta subtropical do sul do Brasil, os eventos potencialmente causadores de estresse relacionados à temperatura e à disponibilidade hídrica são pontuais, ocorrendo eventualmente ao longo da estação mais fria e mais quente, respectivamente (Leite & Klein 1990). Desta forma, as árvores destas florestas não

estão sujeitas a um estresse contínuo, tal como em regiões de latitude mais elevada, onde temperaturas de congelamento se prolongam por todo o inverno ou em florestas estacionais secas, submetidas a um severo período de estresse hídrico, as quais as plantas respondem alterando fortemente seus processos metabólicos. Pode-se inferir, portanto, que as variações observadas pelas plantas da interface FED/FOM sejam menos pronunciadas do que aquelas de ambientes fortemente sazonais e resultem na distinção de dois períodos climáticos como representado nas representações gráficas da ACP.

O IP foi calculado para determinar a magnitude desta variação uma vez que a plasticidade fenotípica de uma dada espécie representa seu potencial de aclimação às variações do ambiente e reflete parte de sua capacidade competitiva (Dudley 2004). O baixo IP observado em todas as espécies pode ser uma consequência das características específicas do desenvolvimento destas árvores que, como organismos de vida longa, respondem com menor intensidade às variações ambientais do que plantas de ciclo de vida curto (Chapin III 1991; Aerts 1996; Aerts & Chapin III 2000), bem como, ao ambiente natural destas espécies, com variação moderada dos fatores climáticos. Em nosso estudo, espécies perenes e decíduas não diferiram com relação à plasticidade foliar. No entanto, Valladares *et al.* (2000) observaram que a plasticidade fenotípica diminuiu com o aumento da longevidade foliar em arbustos da floresta tropical.

A maior plasticidade apresentada pelos parâmetros fotossintéticos, comparados com os parâmetros nutricionais indica que aqueles são mais sensíveis às modificações decorrentes da sazonalidade. Flutuações de curto prazo na disponibilidade de nutrientes no solo, por outro lado, podem não ser refletidas imediatamente nos parâmetros fisiológicos avaliados uma vez que as espécies

analisadas no presente estudo são arbóreas e têm mecanismos de armazenamento (pelo menos temporário) de minerais de modo que os reflexos de um possível déficit nutricional podem aparecer somente no caso de estresse crônico. Esta variabilidade nas respostas ecofisiológicas relativas à fotossíntese pode ser vantajosa para plantas sujeitas a mudanças sazonais no regime de luminosidade e temperatura (Zunzunegui *et al.* 2009), contribuindo para o recrutamento de plântulas e o crescimento de espécies de subosque em florestas decíduas e semi-decíduas (Silvestrini *et al.* 2007).

A plasticidade fenotípica tem ainda implicações em termos de conservação, incluindo a competição com espécies invasoras, que são mais plásticas em relação às nativas (Hulme 2008) e respostas às mudanças climáticas globais (Nicotra *et al.* 2010) podendo induzir modificações na distribuição de espécies e composição das comunidades.

Em resumo, nossos resultados demonstraram que existe variação interespecífica na concentração foliar de pigmentos fotossintéticos e nutrientes em espécies arbóreas ocorrentes na interface FED/FOM da floresta subtropical sul brasileira, sendo esta variação mais pronunciada nos pigmentos fotossintéticos do que nos nutrientes foliares. Das doze variáveis avaliadas, os pigmentos fotossintéticos, Cl_a , Cl_b e Cl_{tot} foram particularmente importantes em todas as espécies, correlacionando-se com primeiro eixo da ACP, que explica a maior parte da informação e demonstrando que, embora não sejam observadas modificações sincronizadas tão pronunciadas como aquelas descritas em ecossistemas fortemente estacionais, os pigmentos foliares são indicadores de aclimatação das árvores às modificações sazonais do ambiente. Por outro lado, a contribuição das demais variáveis na formação dos eixos foi espécie-específica o que, com relação

aos nutrientes foliares, pode ser parcialmente atribuído à disponibilidade destes no solo, não impondo limites extremos a sua aquisição e concorrendo para que sua concentração nas folhas seja elevada e relativamente constante ao longo do ano.

A existência de estratégias distintas para aquisição e uso dos recursos é determinante para que estas espécies possam coexistir no ambiente florestal (Yan *et al.* 2006). Nossos resultados são importantes para entender a dinâmica nutricional dos ecossistemas florestais subtropicais, considerando as exigências diferenciadas entre as espécies e com isso gerar informações que auxiliem na definição de estratégias de conservação e manejo dos fragmentos representativos desta vegetação.

Agradecimentos

Agradecemos a Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI) e ao Centro de Informações Ambientais e de Hidrometeorologia de Santa Catarina (CIRAM) pela disponibilização dos dados climáticos. Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo suporte financeiro da segunda autora (contrato número 309386/2007-1) e a Universidade do Oeste de Santa Catarina (Unoesc) pelo suporte técnico para a realização da pesquisa.

Referências

- Adams III, W.W.; Zarter, C.R.; Ebbert, V. & Demmig-Adams, B. 2004. Photoprotective strategies of overwintering evergreens. **BioScience** **54**: 41-49.
- Aerts, R. 1996. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? **Journal of Ecology** **84**: 597-608.
- Aerts, R. & Chapin III, F.S. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research** **30**: 1-67.
- Araújo, J.F. & Haridasan, M. 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica** **30**: 533-542.
- Boeger, M.R.T., Wisniewski, C. & Reissmann, C.B. 2005. Nutrientes foliares de espécies arbóreas de três estádios sucessionais de floresta ombrófila densa no sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **19**: 167-181.
- Boerner, R.E.J. 1984. Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency of four deciduous tree species in relation to site fertility. **Journal of Applied Ecology** **21**: 1029-1040.
- Buchanan-Wollaston, V. 1997. The molecular biology of leaf senescence. **Journal of Experimental Botany** **48**: 181-199.
- Caldeira, M.V.W.; Schumacher, M.V.; Pereira, J.C.; Della-Flora, J.B. & Santos, E.M. 1999. Concentração e redistribuição de nutrientes nas folhas e no folheto em um povoamento de *Acacia mearnsii* De Wild. no Rio Grande do Sul. **Ciência Florestal** **9**: 19-24.
- Carvalho, A.P.F.; Bustamante, M.C.C.; Kozovits, A.R. & Asner, G.P. 2007. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de

cerrado com diferentes estratégias fenológicas. **Revista Brasileira de Botânica** 30: 19-27.

Chapin III, F.S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematic** 11: 233-260.

Chapin III, F.S. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use by plants. Pp. 67-88. In: Mooney, H.A.; Winner, W.E. & Pell, E.J. (Eds.). **Response of plants to multiple stresses**. San Diego, Academic Press.

Covello, F.; Durán, J. & Gallardo, A. 2008. Leaf resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population following forest harvest. **Forest Ecology and Management** 255: 2264-2271.

Dudley, S.A. 2004. The functional ecology of phenotypic plasticity in plants. Pp. 151-172. In: DeWitt, T.J. & Scheiner, S.M. (Eds.). **Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches**. London, Oxford University Press.

Evans, J.R. 1989. Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. **Oecologia** 78: 9-19.

García-Plazaola, J. I.; Hernández, A. & Becerril J. M. 2000. Photoprotective responses to winter stress in evergreen Mediterranean ecosystems. **Plant Biology** 2:530–535.

Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological an evolutionary theory. **American Naturalist** 111: 1169-1195.

Hagen-Thorn, A.; Varnagiryte, I.; Nihlgård, B. & Armolaitis, K. 2006. Autumn nutrient resorption and losses in four deciduous forest tree species. **Forest Ecology and Management** 228: 33-39.

Herrera, B. & Finegan, B. 1997. Substrate conditions, foliar nutrients and the distributions of two canopy tree species in a Costa Rican secondary rain forest. **Plant and Soil** **191**: 259-267.

Hikosaka, K. 2004. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. **Journal of Plant Research** **117**:481–494.

Huang, J.; Wang, X. & Yan, E. 2007. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. **Forest Ecology and Management**: **239**: 150-158.

Hulme, P.E. 2008. Phenotypic plasticity and plant invasions: is it all Jack? **Functional Ecology** **22**: 3-7.

IBGE. 1990. **Mapa da vegetação brasileira**. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.

Jaramillo, V.J. & Sanford, R. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. Pp. 346-361. In: Bullock, S.H.; Mooney, H.A. & Medina, E. (Eds.). **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge, Cambridge University Press.

Johnson, R.A. & Wichern, D.W. 1998. **Applied multivariate statistical analysis**. New Jersey, Prentice Hall.

Klein, R.M. 1978. Mapa fitogeográfico do estado de Santa Catarina. Pp. 1-24. In: R. Reitz (org.). **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.

Kobe, R.K.; Lepczyk, C.A. & Iyer, M. 2005. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. **Ecology** **86**: 2780-2792.

Kull, O. & Niinemets, Ü. 1998. Distribution of leaf photosynthetic properties in tree canopies: comparison of species with different shade tolerance. **Functional Ecology** **12**: 472-479.

- Leite, P.F. & Klein, R.M. 1990. Vegetação p.113-150. *In Geografia do Brasil: Região Sul*. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- Leite, P.F. 2002. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. **Ciência e Ambiente 24**: 51-73.
- Lichtenthaler, H.K. & Wellburn, A.R. 1985. Determination of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. **Biochemical Society Transactions 11**: 591-592.
- Lorenzi, H. 1998. **Árvores Brasileiras** manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil. Vol. 1 .2.ed. Nova Odessa, Plantarum.
- Marín, D. & Medina, E. 1981. Duración foliar, contenido de nutrientes y esclerofilia en arboles de un bosque muy seco tropical. **Acta Científica Venezolana 32**: 508-514.
- Martínez-Sánchez, J. L. 2005. Nitrogen and phosphorus resorption in a neotropical rain forest of a nutrient-rich soil. **Revista de Biología Tropical 53**: 353-359.
- Masunaga, T.; Kubota, D.; Hotta, M. & Wakatsuki, T. 1998. Nutritional characteristics of mineral elements in leaves of tree species in tropical rain forest, West Sumatra, Indonesia. **Soil Science and Plant Nutrition 44**: 315-329.
- Milla, R.; Castro-Díez, P.; Maestro-Martínez, M. & Monserrat-Martí, G. 2005. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants? **Plant and Soil 278**:303-313.
- Miner, B.G.; Sultan, S.E.; Morgan, S.G.; Padilla, D.K.; Relyea, R.A. 2005. Ecological consequences of phenotypic plasticity. **Trends in Ecology and Evolution 20**: 685-692.
- Minotta, G. & Pinzauti, S. 1996. Effects of light and soil fertility on growth, leaf chlorophyll content and nutrient use efficiency of beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings. **Forest Ecology and Management 86**: 61-71.

Munné-Bosch, S. 2008. Do perennials really senesce? **Trends in Plant Science** **13**: 216–220.

Nicotra, A.B.; Atkin, O.K.; Bonser, S.P.; Davidson, A.M.; Finnegan, E.J.; Mathesius, U.; Poot, P.; Purugganan, M.D.; Richards, C.L.; Valladares, F. & van Kleunen, M. 2010. Plant phenotypic plasticity in a changing climate. **Trends in Plant Science** **15**: 684-692.

Niinemets, Ü. & Tamm, Ü. 2005. Species differences in timing of leaf fall and foliage chemistry modify nutrient resorption efficiency in deciduous temperate forest stands. **Tree Physiology** **25**: 1001-1014.

Ostman, N. L.; Weaver, G.T. 1982. Autumnal nutrient transfers by retranslocation, leaching, and litter fall in a chestnut oak forest in southern Illinois. **Canadian Journal of Forest Research** **12**: 40-51.

Ovington, J.D. & Olson, J.S. 1970. Biomass and chemical content of El Verde lower montane rain forest plants. p. H-53-H77. In: Odum, H.T. & Pigeon, R.F. (Eds.). **A tropical rain forest**. Oak Ridge: US Atomic energy commission.

Pierce, S., Vianelli, A. & Cerabolini, B. 2005. From ancient genes to modern communities: the cellular stress response and the evolution of plant strategies. **Functional Ecology** **19**: 763–776.

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

Porra, R.J.; Thompson, W.A. & Kriedemann, P.E. 1989. Determination of accurate extinction coefficients and simultaneous equation for assaying chlorophylls a and b extracted with four different solvents: verification of the concentration of chlorophylls standards by atomic absorption spectroscopy. **Biochimica et Biophysica Acta** **975**: 384-394.

Raimundo, M.G. 2003. **Estudo do processo de criação de uma unidade de conservação no vale do Rio do Peixe, SC**. Dissertação (Mestrado em Engenharia Ambiental) – Centro de Ciências Tecnológicas, Universidade Regional de Blumenau, Blumenau.

Reitz, R.; Klein, R.M.; Reis, A. 1983. Projeto Madeira do Rio Grande do Sul. **Sellowia 34-35**: 1-524.

Rosevear, M.J.; Young, A.J. & Johnson, G.N. 2001. Growth conditions are more important than species origin in determining leaf pigment content of British plant species. **Functional Ecology 15**: 474-480.

Ruschel, A.R.; Nodari, R.O. & Moerschbacher, B.M. 2007. Woody plant species richness in the Turvo state park, a large remnant of Deciduous Atlantic Forest, Brazil. **Biodiversity and Conservation 16**: 1699–1714.

Ruschel, A.R.; Guerra, M.P. & Nodari, R.O. 2009. Estrutura e composição florística de dois fragmentos da Floresta Estacional Decidual do Alto-Uruguai, SC. **Ciência Florestal 19**: 225-236.

Santos, H. G. dos; Jacomine, P. K. T.; Anjos, L. H. C. dos; Oliveira, V. A. de Oliveira, J. B. de; Coelho, M. R.; Lumberras, J. F.; Cunha, T. J. F. (Eds.). 2006. **Sistema brasileiro de classificação de solos**. 2. ed. Rio de Janeiro, Embrapa Solos.

Sarijeva, G.; Knap, M.; Lichtentahler, H.K. 2007. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. **Journal of Plant Physiology 164**: 950-955.

Silkina, O.V. & Vinokurova, R.I. 2009. Seasonal dynamics of chlorophyll and microelement content in developing conifer needles of *Abies sibirica* and *Picea abies*. **Russian Journal of Plant Physiology 56**: 780–786.

- Silvestrini, M.; Válio, I.F.M. & Mattos, E.A. 2007. Photosynthesis and carbon gain under contrasting light levels in seedlings of a pioneer and a climax tree from a Brazilian Semideciduous Tropical Forest. **Revista Brasileira de Botânica** **30**: 463-474.
- Skillman, J.B.; Strain, B.R. & Osmond, C.B. 1996. Contrasting patterns of photosynthetic acclimation and photoinhibition in two evergreen herbs from a winter deciduous forest. **Oecologia** **107**: 446-455.
- Sultan, S.E. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. **Trends in Plant Science** **5**: 537-542.
- Sultan, S.E. 2003. Phenotypic plasticity in plants: a case study in ecological development. **Evolution & Development** **5**: 25-33.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2009. **Fisiologia Vegetal**. 4. ed. Porto Alegre, Artmed.
- Valladares, F.; Martinez-Ferri, E.; Balaguer, L.; Perez-Corona, E. & Manrique, E. 2000. Low leaf-level response to light and nutrients in Mediterranean evergreen oaks: a conservative resource-use strategy? **New Phytologist** **148**: 79-91.
- Vitousek, P.M. & Sanford Jr, R.L. 1986. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematic** **17**: 137-167.
- Vitousek, P.M. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **American Naturalist** **119**: 553-572.
- Wingler, A.; Purdy, S.; MacLean, J.A. & Pourtau, N. 2006. The role of sugars in integrating environmental signals during the regulation of leaf senescence. **Journal of Experimental Botany** **57**:391-399.
- Wood, T.E.; Lawrence, D. & Wells, J.A. 2011. Inter-specific Variation in Foliar Nutrients and Resorption of Nine Canopy-tree Species in a Secondary Neotropical Rain Forest. **Biotropica** **43**: 544–551.

Wright, I.J.; Reich, P.B. & Westoby, M. 2001. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and –low rainfall, and high and low nutrient habitats. **Functional Ecology 15**: 423-434.

Wu, C.C.; Tsui, C.C.; Hseih, C.F.; Asio, V.B. & Chen, Z.S. 2007. Mineral nutrient status of tree species in relation to environmental factors in the subtropical rain forest of Taiwan. **Forest Ecology and Management 239**: 92-101.

Yan E.; Wang, X. & Huang, J. 2006. Shifts in plant nutrient use strategies under secondary forest succession. **Plant Soil 289**: 187-197.

Zar, J.H. 1999. **Biostatistical analysis**. 4.ed. New Jersey, Prentice-Hall.

Zunzunegui, M.; Ain-Lhout, F.; Barradas, M.C.D.; Alvarez-Cansino, L.; Esquivias, M.P. & Novo, F.G. 2009. Physiological, morphological and allocation plasticity of a semi-deciduous shrub. **Acta Oecologica 35**: 370-379.

ARTIGO 2

Status nutricional e eficiência no uso de nutrientes em espécies arbóreas da floresta subtropical no sul do Brasil¹.

RESUMO As concentrações foliares de nutrientes e a eficiência no uso de nutrientes (EUN) foram comparadas em cinco espécies que compõem o dossel da floresta subtropical do sul do Brasil. Folhas completamente expandidas foram coletadas na copa das árvores para determinação dos macronutrientes (Nitrogênio –N; Fósforo - P; Potássio - K; Cálcio - Ca; Magnésio - Mg; Enxofre – S) e micronutrientes (Cobre - Cu; Ferro - Fe; Manganês - Mn; Zinco – Zn e Boro – B) e da área foliar específica (AFE). A concentração média dos nutrientes foliares foi similar a outros ecossistemas subtropicais, mas houve elevada variação interespecífica indicando a utilização diferenciada destes a partir de um *pool* comum no solo. A eficiência no uso dos nutrientes (EUN) foi P>S>Mg>Ca>K>N para os macronutrientes enquanto que para os micronutrientes a sequência foi Cu>B>Zn>Fe>Mn. Os elementos P, Mg e S apresentaram maior EUN em todas as espécies. Nossos resultados evidenciam a existência de diferentes estratégias para aquisição e uso dos elementos essenciais por espécies arbóreas, crescendo no mesmo tipo de solo. O reconhecimento das diferenças interespecíficas da EUN pode contribuir para esclarecer a coexistência destas espécies nestas comunidades florestais naturais.

Palavras-chave macronutrientes, micronutrientes, AFE, folha, dossel, Floresta Ombrófila Mista, Floresta Estacional Decidual

1. Artigo organizado de acordo com as normas de publicação da revista Ciência Florestal.

ABSTRACT The leaf nutrient concentrations and the nutrient use efficiency (NUE) were compared among five canopy tree species of a subtropical forest in southern Brazil. Fully expanded leaves were collected for the determination of macronutrients (N - Nitrogen, P - Phosphorus, K - Potassium, Ca - Calcium, Mg - Magnesium, S - Sulphur) and micronutrients (Cu - Copper, Fe - Iron, Mn - Manganese; Zn - Zinc and B - Boron) and specific leaf area (SLA). The mean leaf concentration of nutrients was similar to other subtropical ecosystems, but there was a high interspecific variation, indicating that the species use the nutrients differently from a common pool from the soil. The nutrient use efficiency (NUE) was $P > S > Mg > Ca > K > N$ for macronutrients while for micronutrients the sequence was $Cu > B > Zn > Fe > Mn$. The elements P, Mg and S had higher NUE in all species. Our findings suggest different strategies to acquire and use of these essential elements for tree species growing in the same soil type. The interspecific differences of NUE can contribute to explain the coexistence of these species in natural forest communities.

Key words macronutrients, micronutrients, SLA, leaf, canopy, Araucaria Forest Deciduous Forest

Introdução

Ao longo da evolução, as plantas adquiriram adaptações fisiológicas e morfológicas para maximizar o uso dos nutrientes. Ambientes com solos inférteis geralmente concentram espécies que apresentam menores concentrações de nutrientes nos tecidos, comparativamente com aquelas que crescem em solos férteis (CHAPIN, 1980; AERTS; CHAPIN, 2000; WRIGTH et al., 2001; DENT et al., 2006).

A complexidade da dinâmica dos nutrientes minerais nas plantas, contudo, excede as generalizações historicamente postuladas e alguns estudos têm demonstrado que o *status* nutricional do solo não condiciona necessariamente a absorção dos nutrientes foliares (HASE; FÖLSTER, 1982; GOLLEY, 1986; AERTS, 1996; KILLINGBECK, 1996; WRIGHT, WESTOBY, 2003). As diferenças observadas nos parâmetros nutricionais entre plantas de solos inférteis e férteis podem decorrer também da diversidade taxonômica e da plasticidade própria de cada espécie (HARIDASAN; ARAUJO, 2005; RICHARDSON et al., 2005), além dos recursos.

A eficiência no uso dos nutrientes (EUN) compreende a quantidade de matéria orgânica que é produzida por unidade de nutriente absorvido (CHAPIN, 1980; VITOUSEK, 1982). A maioria dos estudos aponta para um aumento da EUN conforme decresce a fertilidade do solo (RICHARDSON et al., 2005). Desta forma, plantas de solos oligotróficos seriam mais eficientes no uso dos nutrientes do que aquelas que crescem em solos férteis, mas existem variações intra e interespecíficas na EUN que são determinadas fisiologicamente e modificadas pelas interações das plantas com as variáveis ambientais (BALIGAR et al., 2001).

A área específica foliar (AFE) é um indicador da eficiência das folhas para a captura de luz, por unidade de biomassa investida (POORTER et al., 2009). Entre

outros fatores, a AFE é afetada pelo *status* nutricional e tende a ser menor em plantas que crescem em solos inférteis (MEZIANE; SHIPLEY, 1999).

A coexistência de espécies arbóreas florestais é mantida pela disponibilidade dos recursos (luz e nutrientes, em especial), pela eficiência no uso desses recursos e pela variação interespecífica nos requerimentos para promover e manter o crescimento (HARIDASAN, 2008). Os padrões com relação ao uso de nutrientes são descritos para espécies de vários ecossistemas, especialmente habitats fortemente sazonais (ARAÚJO; HARIDASAN, 2007; LI et al., 2009), com solos inférteis e com plantas de hábito herbáceo (MEZIANE; SHIPLEY, 1999; LÜ et al., 2011), mas a dinâmica dos nutrientes nas florestas subtropicais é ainda pouco conhecida (HUANG et al., 2007).

As regiões de floresta subtropical do sul do Brasil têm sido historicamente exploradas pela ação humana e requerem substancial esforço para conservação das áreas remanescentes e restauração daquelas que foram degradadas. O histórico de uso da terra e as perturbações antrópicas decorrentes, por exemplo, do corte total ou seletivo interferem na dinâmica dos nutrientes (EHLERINGER et al., 1986; HUGHES et al., 1999) e, neste sentido, o conhecimento sobre os requerimentos nutricionais das árvores nativas pode subsidiar futuros esforços de restauração contribuindo para a escolha das espécies mais adequadas no manejo de ecossistemas degradados ou em regeneração.

Desta forma, cinco espécies arbóreas do dossel da floresta subtropical do sul do Brasil, crescendo sob as mesmas condições de solo e clima, foram avaliadas com relação às concentrações foliares de macro e micronutrientes visando comparar os requerimentos nutricionais em espécies da floresta subtropical e a eficiência no uso de nutrientes entre as espécies.

Material e Métodos

Este estudo foi desenvolvido no Parque Natural Municipal do Rio do Peixe, localizado no município de Joaçaba, Santa Catarina, Brasil (27°10'41"S e 51°30'17"O, 770 m de altitude), na região de distribuição da floresta subtropical. A área de estudo é um fragmento florestal de cerca de 200 ha, localizado na transição entre duas fitofisionomias do bioma Mata Atlântica: a Floresta Estacional Decidual (FED) e a Floresta Ombrófila Mista (FOM) (KLEIN, 1978). Espécies características destas duas formações ocorrem na área que abriga uma floresta preservada sem histórico de uso agrícola anterior ou desmatamento (RAIMUNDO, 2003).

O solo é de origem vulcânica, originado dos derrames basálticos do intervalo Juro-cretássico (aproximadamente 185 milhões de anos - 65 milhões de anos atrás) incluídos na Formação Serra Geral (SCHNEIDER et al., 1974). Para caracterização nutricional do solo da área de estudo, vinte amostras de solo foram coletadas em cinco pontos aleatoriamente distribuídos na área de estudo. O solo foi classificado como Nitossolo Bruno, com alto teor de argila, pH ácido e elevado teor de nutrientes (Tab.1).

Tabela 1 Valores máximos e mínimos da caracterização química do solo do Parque Natural Municipal do Rio do Peixe, Joaçaba, Santa Catarina, Brasil. A= argila (%), MO = matéria orgânica (%), P = fósforo (mg dm^{-3}), K = Potássio (mg dm^{-3}), Ca = cálcio trocável (cmol dm^{-3}), Mg = magnésio trocável (cmol dm^{-3}), S = enxofre extraível (mg dm^{-3}), Zn = zinco (mg dm^{-3}), Cu = cobre (mg dm^{-3}), B= Boro (mg dm^{-3}) e Mn = manganês (mg dm^{-3}).

Profundidade (em cm)	A	MO	pH	P	K	Ca
0-10	60-54	6,0-4,7	5,0-4,1	4,8-3,3	96-63	6,1-0,5
10-20	>60	4,9-3,9	4,8-4,1	3,4-3,0	73-44	2,4-0,2
20-30	>60-59	4,6-3,6	4,6-3,9	3,0-2,5	60-29	1,4-0,2
30-40	>60	4,8-3,3	4,6-4,1	2,8-2,3	55-21	0,7-0,1
	Mg	S	Zn	Cu	B	Mn
0-10	2,8-0,3	25-9,3	6,2-0,9	8,7-4,3	0,9-0,4	100-17
10-20	1,1-0,2	23-8,0	3,5-0,9	11-7,9	1,0-0,5	62-10
20-30	0,8-0,2	23-9,9	2,1-0,5	15-11	0,9-0,3	43-9
30-40	0,5-0,1	23-8,8	1,4-0,4	16-13	0,8-0,4	34-8

O clima da região, segundo a classificação de Köppen, é do tipo Cfa subtropical, mesotérmico, com temperatura média do mês mais frio inferior a 18°C , e temperatura média do mês mais quente acima de 22°C , com verões quentes, geadas pouco frequentes e tendência de concentração das chuvas nos meses de verão, sem estação seca definida e precipitação média anual de 1500-1700 mm (PANDOLFO et al., 2002). As variáveis climáticas do ano de realização do estudo (Tab.2) apresentaram-se de acordo com as médias típicas da região (LEITE; KLEIN, 1990; LEITE, 2002).

Tabela 2 Médias dos parâmetros climáticos: precipitação média, radiação, temperatura média na região do Parque Natural Municipal do Rio do Peixe, Joaçaba, Santa Catarina, Brasil, durante o período do estudo.

Estação	Precipitação (mm)	Radiação (W m⁻²),	Temp. Média (°C)
Outono	86,3	306,7	15,2
Inverno	262,4	270,4	14,1
Primavera	193,5	382,4	20,8
Verão	207,9	376,6	22,2

Fonte: Epagri/Ciram/Inmet (2010).

Cinco espécies arbóreas com altura ente 16 e 20 m foram selecionadas com base em levantamento florístico prévio (RAIMUNDO, 2003). Todas as árvores pertencem ao dossel da floresta na área do estudo, sendo três delas perenes *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae), *Matayba elaeagnoides* Radlk. (Sapindaceae) e *Nectandra lanceolata* Nees & Mart. (Lauraceae) e duas decíduas *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae) e *Jacaranda micrantha* Cham. (Bignoniaceae). As espécies são características da área de distribuição da FED e FOM, ocorrendo preferencialmente em solos úmidos (KLEIN, 1972).

No final da primavera (novembro de 2009) foram coletadas folhas maduras, a partir do quarto verticilo do ramo, no sentido ápice-base, completamente expandidas e sem sinais de epifilia e de danos por herbivoria, localizadas em ramos da copa expostos ao sol, de forma a garantir a similaridade das amostras. A coleta foi realizada em cinco indivíduos por espécie ascendendo-se as árvores com equipamento de escalada e utilizando podão para acessar os ramos mais altos. Nas espécies com folhas compostas (*C.vernalis*, *M.elaeagnoides*, *C.fissilis* e *J. micrantha*) o folíolo mediano foi utilizado como unidade amostral (BONGERS; POPMA, 1990).

Em laboratório, as folhas destinadas à análise química, foram lavadas com água desionizada, desidratadas em estufa a 60°C e então trituradas até a obtenção de um pó homogêneo. Para a determinação dos nutrientes, as amostras (uma amostra por indivíduo x cinco espécies x cinco indivíduos) foram submetidas à digestão nítrico-perclórica (Fósforo -P; Potássio -K; Cálcio -Ca; Magnésio -Mg; Enxofre -S; Cobre -Cu; Ferro - Fe; Manganês - Mn; Zinco -Zn e Boro - B). A determinação dos elementos foi obtida por espectrometria de emissão óptica de plasma de argônio (ICP OES) e a determinação do nitrogênio (N) através do método Kjeldahl.

Para o cálculo da área foliar específica (AFE) vinte folhas de cada indivíduo foram digitalizadas e mensuradas (cm²) utilizando o *software* SigmaScanPro e, após completa desidratação em estufa a 60°C, tiveram a massa seca (g) determinada em balança de precisão.

A eficiência no uso de nutrientes (EUN) foi calculada (g de massa foliar/ g nutriente) de acordo com CHAPIN (1980) e baseada na massa de 20 folhas por indivíduo, previamente desidratadas em estufa a 60°C, para todas as espécies.

A concentração média de nutrientes, a eficiência no uso dos nutrientes (EUN) e as razões entre os principais nutrientes foram comparadas entre as espécies pela análise de variância (One-way ANOVA). Os coeficientes de correlação de Pearson foram calculados para avaliar a existência de relações lineares entre os nutrientes e entre estes e a AFE. Somente foram discutidas as correlações consideradas regulares e/ou fortes, segundo Callegari-Jacques (2006). A normalidade dos dados foi verificada através do teste de Kolmogorov-Smirnov e a homogeneidade da variância através do teste de Levene. O teste de Tukey (P<0,05%) foi utilizado para

determinar as diferenças significativas nas concentrações de nutrientes foliares entre as estações e espécies.

Dados que não atenderam aos pressupostos dos testes foram log transformados. Todas as análises foram realizadas nos *softwares* PAST (HAMMER et al. 2001) e SPSS (IBM, 2011).

Resultados

A maior parte das concentrações de nutrientes foliares apresentou pronunciada variação interespecífica. A concentração média dos macronutrientes seguiu a seguinte ordem N>K>Ca>Mg>S>P (Tab.3), mas apresentou variação em três espécies (*N. lanceolata*: N>K>Ca>P>S>Mg, *M. elaeagnoides*: N>K>Mg>Ca>S>P e *C. fissilis*: N>Ca>K>Mg>S>P). A concentração foliar de N em *C. fissilis* foi significativamente menor do que nas demais espécies, enquanto *J. micrantha* apresentou a maior concentração média deste elemento. Já a concentração de K foi maior nas folhas de *M. elaeagnoides* e *C. vernalis* e menor em *J. micrantha*. A concentração de P foi similar entre as espécies perenes, mas significativamente menor em *J. micrantha* e *C. fissilis*. *Nectandra lanceolata* apresentou a menor concentração de Mg enquanto em *M. elaeagnoides* a concentração foliar deste elemento foi a mais elevada, cerca de 45% acima da média. A concentração de Ca foi em torno de 40% acima da média geral em *Cedrela fissilis* enquanto S apresentou a menor concentração nesta espécie (Tab.3)

Tabela 3 Concentração foliar média (\pm desvio padrão) de macronutrientes nas folhas das espécies avaliadas (N= 5). Médias seguidas pela mesma letra em cada coluna não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.

Espécie	Macronutrientes (g Kg ⁻¹)					
	N	K	P	Ca	Mg	S
	27,68	15,08	1,82	5,28	1,4	1,6
<i>Nectandra lanceolata</i>	(0,98)b	(1,42)b	(0,29)a	(1,35)b	(0,16)c	(0,22)ab
	28,02	18,5	1,46	4,04	5,3	2,04
<i>Matayba elaeagnoides</i>	(2,09)b	(2,89)a	(0,17)a	(2,79)b	(1,05)a	(0,21)a
	26,72	20,58	1,82	7,76	3,18	2,4
<i>Cupania vernalis</i>	(1,30)b	(0,70)a	(0,26)a	(2,61)ab	(0,54)b	(0,27)a
	35,56	7,92	1,3	4,44	2,64	2,12
<i>Jacaranda micrantha</i>	(2,94)a	(0,94)c	(0,1)b	(2,68)b	(0,28)b	(0,49)a
	23,85	10,35	1,25	11,97	2,62	1,32
<i>Cedrella fissilis</i>	(3,05)b	(1,26)c	(0,19)b	(4,5)a	(0,41)b	(0,42)b
	28,46	14,46	1,5	6,52	3,01	1,89
Média	(4,31)	(5,08)	(0,32)	(3,7)	(1,38)	(0,5)

Já as concentrações médias dos micronutrientes seguiram a seguinte ordem Mn>Fe>Zn>B>Cu (Tab.4) e também variaram de acordo com a espécie. Em *J. micrantha* a ordem dos elementos foi Mn>Fe>B>Cu>Zn e em *C. fissilis* Fe>Mn>Zn>B>Cu. *Jacaranda micrantha* apresentou a maior concentração de B, correspondendo a 2,5 vezes a concentração deste elemento em *Cedrela fissilis*, exemplificando a elevada variação interespecífica. Estas duas espécies decíduas também diferiram entre si com relação aos demais micronutrientes avaliados, exceto Fe. *Jacaranda micrantha* apresentou maior concentração de Cu e menor concentração de Zn, comparativamente com as demais espécies. As duas espécies de Sapindaceae, *M. elaeagnoides* e *C. vernalis*, destacaram-se pelos elevados valores de Mn em suas folhas, aproximadamente o dobro da média de todas as espécies. Por outro lado, *C. fissilis* apresentou a mais baixa concentração foliar deste elemento, de apenas 12% do valor médio de Mn (Tab.4).

Tabela 4 Concentração foliar média (\pm desvio padrão) de micronutrientes nas folhas das espécies avaliadas (N=5). Médias seguidas pela mesma letra em cada coluna não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.

Espécie	Micronutrientes (mg Kg ⁻¹)				
	B	Cu	Fe	Mn	Zn
	16,52	14,98	65	124,6	22,66
<i>Nectandra lanceolata</i>	(1,47)bc	(0,72)b	(7,90)c	(41,12)bc	(1,06)a
	23,16	6,04	57,4	492,6	31,7
<i>Matayba elaeagnoides</i>	(2,16)a	(1,56)c	(3,58)b	(167,78)a	(8,85)a
	19,88	13,64	65	540,8	24,9
<i>Cupania vernalis</i>	(2,73)ab	(2,02)b	(6,5)b	(177,35)a	(2,94)a
	30,26	25,26	87,4	259,6	10,96
<i>Jacaranda micrantha</i>	(8,44)a	(1,94)a	(13,72)a	(132,95)b	(0,78)b
	12,12	6,25	79,5	35,75	24,92
<i>Cedrella fissilis</i>	(1,56)c	(1,82)c	(18,79)a	(10,97)c	(6,4)a
Média	20,5	13,24	71,24	290,4	22,64
	(7,08)	(7,2)	(15,24)	(228,4)	(8,09)

A eficiência no uso dos nutrientes (EUN) decresceu na seguinte ordem para os macronutrientes P>S>Mg>Ca>K>N enquanto que nos micronutrientes a sequencia foi Cu>B>Zn>Fe>Mn (Tab.5). Os elementos P, Mg e S apresentaram maior EUN em todas as espécies.

De modo geral, as espécies decíduas foram mais eficientes no uso dos nutrientes, exceto para N, Mg, Cu e Fe (Tab.5). *Jacaranda micrantha* apresentou a menor eficiência para o uso do N, mas a maior eficiência para K, Ca e Zn enquanto *C. fissilis* foi mais eficiente no uso de S, B e Mn. Essas duas espécies também apresentaram os maiores valores de eficiência no uso do P.

Tabela 5 Eficiência no uso de nutrientes (média \pm desvio padrão). *Nectandra lanceolata* (NEC), *Matayba elaeagnoides* (MAT), *Cupania vernalis* (CUP), *Jacaranda micrantha* (JAC) e *Cedrela fissilis* (CED). Médias seguidas pela mesma letra em cada linha não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.

	NEC	MAT	CUP	JAC	CED	Média
N	36,45 (3,84)a	35,85 (2,73)a	37,50 (1,84)a	28,28 (2,45)b	42,12 (3,27)a	35,79 (5,18)
K	66,75 (5,82)b	55,22 (9,38)c	48,64 (1,65)c	127,70 (15,26)a	98,18 (15,21)b	78,51 (32,06)
P	560,35 (87,09)b	692,86 (86,73)ab	558,83 (82,69)b	772,89 (59,56)a	817,31 (139,81)a	674,75 (135,82)
Ca	200,35 (54,09)b	214,59 (86,59)b	139,89 (43,28)b	312,26 (192,46)a	102,39 (38,25)c	196,34 (119,48)
Mg	721,70 (82,39)a	194,66 (38,04)c	321,71 (54,08)b	401,40 (58,99)b	387,91 (58,55)b	402,23 (189,91)
S	635,09 (90,99)ab	494,24 (49,83)b	421,29 (50,83)b	489,94 (99,23)b	824,84 (222,35)a	562,17 (178,14)
B	60,91 (5,32)b	43,49 (4,17)c	51,07 (7,0)b	35,50 (11,09)c	79,96 (9,54)a	53,62 (17,39)
Cu	66,88 (3,14)bc	174,51 (44,17)a	74,47 (9,85)b	39,76 (2,88)d	170,58 (52,59)a	103,20 (64,51)
Fe	15,57 (1,88)a	17,47 (1,04)a	15,50 (1,47)a	11,65 (1,64)b	13,09 (4,34)a	14,79 (2,99)
Mn	9,02 (3,92)b	2,19 (0,59)b	2,01 (0,62)b	4,57 (1,91)b	32,49 (13,74)a	9,04 (12,36)
Zn	44,21 (2,14)b	33,36 (8,31)b	40,63 (4,95)b	91,64 (6,97)a	46,70 (14,49)b	50,72 (22,74)

As folhas de *J. micrantha* apresentaram área foliar específica ($202,1 \pm 74,8$) significativamente maior do que as demais espécies *N. lanceolata* ($87,4 \pm 8,8$), *M. elaeagnoides* ($129,9 \pm 15,5$), *C. vernalis* ($105,9 \pm 14,6$) e *C. fissilis* ($80,4 \pm 8,5$) (Fig.1).

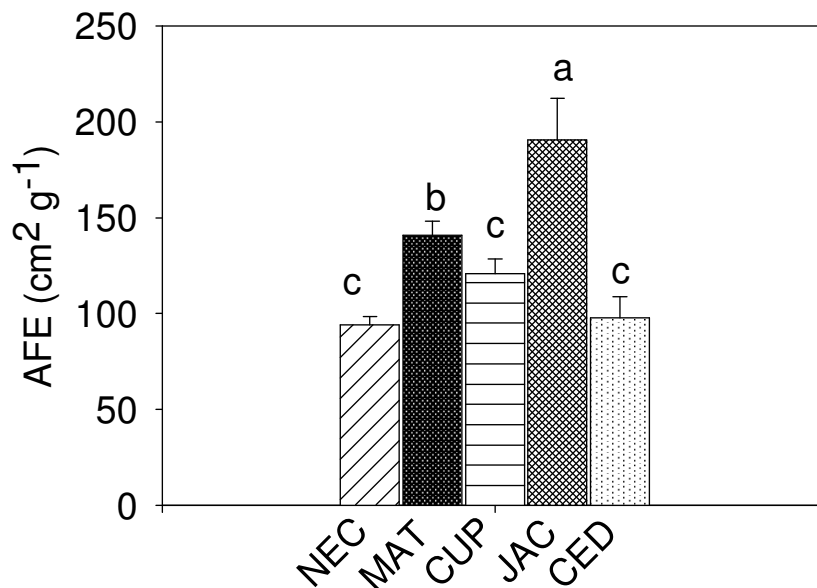


Figura 1 Área foliar específica (AFE) nas cinco espécies avaliadas. *Nectandra lanceolata* (NEC), *Matayba elaeagnoides* (MAT), *Cupania vernalis* (CUP), *Jacaranda micrantha* (JAC) e *Cedrela fissilis* (CED). Diferenças significativas pelo Teste de Tukey ($p < 0,05$) são indicadas por letras diferentes.

Considerando as principais razões entre os nutrientes, as razões N:K e N:P foram substancialmente mais altas em *J. micrantha* e a razão K:P nas duas espécies de Sapindaceae (Tab.6). Entre os micronutrientes, a razão Fe:Mn mais elevada foi em *C. fissilis* e a razão Zn:Cu foi maior em *M. elaeagnoides* e *C. fissilis* e mais baixa em *J. micrantha*.

Tabela 6 Média (\pm desvio padrão) das razões das concentrações foliares de N:K, N:P, K:P Fe:Mn e Zn:Cu nas cinco espécies avaliadas. Médias seguidas pela mesma letra em cada coluna não diferem significativamente pelo teste de Tukey a 5%.

Espécies	N:K	N:P	K:P	Fe:Mn	Zn:Cu
<i>Nectandra lanceolata</i>	2,27 (0,49)bc	18,92 (3,76)bc	8,39 (1,05)b	0,88 (0,45)b	1,49 (0,18)b
<i>Matayba elaeagnoides</i>	1,75 (0,33)b	21,97 (3,79)b	12,75 (2,10)a	0,13 (0,04)c	5,05 (1,56)a
<i>Cupania vernalis</i>	1,63 (0,28)b	18,77 (3,52)b	11,53 (1,39)a	0,15 (0,04)c	2,24 (0,76)b
<i>Jacaranda micrantha</i>	4,13 (1,0)a	31,52 (4,4)a	8,15 (2,59)b	0,54 (0,28)b	0,42 (0,06)c
<i>Cedrella fissilis</i>	2,42 (1,17)bc	19,92 (5,18)c	8,18 (0,95)b	3,39 (1,10)a	3,76 (1,21)a

A concentração de N foi negativamente correlacionada com K ($r = -0,430$; $p < 0,001$), enquanto K e P foram positivamente correlacionados ($r = 0,631$; $p < 0,001$). Zinco e Cu correlacionaram negativamente ($r = -0,49$; $p < 0,001$).

A área foliar específica (AFE) apresentou correlação positiva com N ($r = 0,77$; $p < 0,01$), B ($r = 0,72$; $p < 0,001$) e Cu ($r = 0,57$; $p = 0,002$) e correlação negativa com Ca ($r = -0,44$; $p < 0,001$). Também foram observadas relações lineares positivas entre AFE e as razões N:P ($r = 0,68$; $p < 0,001$) e N:K ($r = 0,62$; $p < 0,001$).

Discussão

As árvores da floresta subtropical do sul do Brasil apresentaram elevada variação interespecífica na concentração foliar dos nutrientes indicando a utilização diferenciada destes a partir de um *pool* comum no solo. As concentrações foliares de macronutrientes (N,P e K) nas folhas maduras de um grande número de espécies variaram significativamente, sugerindo a capacidade das plantas em regular as concentrações internas desses elementos (FITTER; HAY, 2002).

As concentrações dos macronutrientes foliares foram similares às reportadas por Vitousek; Sanford (1986) em uma compilação de estudos de nutrição mineral em florestas tropicais com solos moderadamente férteis. Além disso, as concentrações foliares de N, P e K foram superiores (N e K) ou similares (P) àquelas reportadas por Martínez-Sánchez (2006) em uma área de floresta tropical em solo fértil, de origem vulcânica, no México. A concentração de N e P foi também muito similar à descrita por Hase; Fölster (1982) para uma área de floresta tropical em solo eutrófico na Venezuela, sugerindo que as plantas da floresta subtropical do sul do Brasil não experimentam limitações com relação à disponibilidade destes nutrientes.

A avaliação de folhas senescentes da floresta subtropical na Argentina também indicou similaridade para os nutrientes N, P e Mg, mas naquela floresta, a concentração de Ca foi muito superior e a concentração de K inferior, comparativamente com os nossos resultados, provavelmente em decorrência da maturidade das folhas. O Ca, como elemento pouco móvel, tende a se acumular em folhas senescentes enquanto o K, muito móvel, é remobilizado (PALMA et al., 2000).

O *status* nutricional das folhas de *Ilex paraguariensis*, uma espécie nativa crescendo em solos de origem basáltica na FOM, foi similar ao observado nesse

estudo, com exceção da concentração de Mn muito elevada em *I. paraguayensis*, o que é característico dessa espécie (REISSMANN et al., 1999; SOUZA et al., 2008).

A concentração foliar de P foi menor nas folhas do que o *pool* acessível no solo, indicando que provavelmente não é limitada pela disponibilidade deste elemento, mas decorrente das necessidades de cada espécie. Os valores verificados para P na análise de solo são considerados baixos quando comparados aos padrões supostamente adequados para o crescimento de espécies agrícolas (COMISSÃO, 2004), mas não foram observados nas folhas sintomas de deficiência.

Plantas agrícolas têm rápido crescimento e elevada demanda por nutrientes e, como resultado, estas plantas têm uma alta incidência de deficiências nutricionais se não recebem suplementação através de fertilizantes. Dessa forma, não é incomum encontrar plantas agrícolas exibindo evidências de estresse nutricional enquanto plantas nativas crescendo na mesma área têm pouca ou nenhuma indicação de estresse (TAIZ; ZEIGER, 2002).

Martins (2011) demonstrou que as quantidades de P extraídas do solo estão diretamente relacionadas com as concentrações foliares deste elemento. O *status* de P no solo, portanto, parece ser suficiente para sustentar o desenvolvimento dessa floresta subtropical, em parte porque o P que retorna através da serapilheira aumenta as taxas de decomposição e ciclagem da matéria orgânica do solo, incluindo o próprio P (HOBBIE; VITOUSEK, 2000; KASPARI et al., 2008; WIEDER et al., 2009). Em áreas de FED e FOM, o aporte de serapilheira ocorre ao longo de todo o ano, com aumento da quantidade na primavera, coincidindo com o período de maior precipitação e temperatura (CUNHA et al., 1993; FIGUEIREDO FILHO et al., 2003, SCHUMACHER et al., 2004, LONGUI, 2011).

O clima da região da área de estudo é mesotérmico superúmido, sem períodos prolongados de frio intenso nem de seca. Essa região, situada nas latitudes baixas da zona temperada não está sujeita aos desvios térmicos que caracterizam o verão e o inverno das altas latitudes da zona temperada (NIMER, 1990). A ausência de extremos climáticos somada à diversidade florística são fatores que permitem que a floresta produza serapilheira durante todo o ano, fornecendo material para a ciclagem dos nutrientes.

A concentração de K foi positivamente correlacionada com P, mas negativamente correlacionado com o N. O K é o mais abundante cátion citoplasmático (K^+) e o principal regulador osmótico das células vegetais (BUCHANAN et al., 2009). O K pode se difundir para dentro ou para fora da célula através de canais específicos que respondem às variações no potencial de membrana (TAIZ; ZEIGER, 2002) e também a demanda por ajuste osmótico nos períodos climáticos mais severos do ano (MILLA et al., 2005). Como co-fator de um grande número de enzimas, seu suprimento adequado garante a incorporação do N inorgânico nas proteínas (ARMENGAUD et al., 2009).

A AFE das espécies estudadas foi mais baixa em comparação com outros estudos realizados em florestas tropicais (ROZENDAAL et al., 2006), o que foi interpretado como resultado da maior exposição à luz das folhas no dossel, uma vez que menores valores de AFE têm sido correlacionados com aumento da luminosidade (MEZIANE; SHIPLEY, 1999; VILLAR; MERINO, 2001). Por outro lado, o N foliar afeta diretamente a AFE (REICH et al., 1997) e correlações positivas foram observadas em nosso estudo entre AFE e N, AFE e N:P e também, AFE e N:K. Podemos inferir que, nas árvores do dossel da floresta subtropical do sul do Brasil a

alta irradiância à qual são submetidas as folhas contribui para reduzir a AFE, mesmo com alta concentração de N foliar.

A razão N:P em tecidos vegetais tem sido proposta como um indicador de limitações no crescimento da vegetação decorrentes destes nutrientes. Razões maiores do que 16 indicam que o crescimento é limitado por P, enquanto razões menores do que 14 indicam que o elemento limitante é o N. A proposta originalmente foi aplicada em plantas de áreas alagadas e herbáceas em dunas (VERHOEVEN et al., 1996), mas tem sido utilizada também em ecossistemas florestais (TESSIER; RAYNAL, 2003; COVELO et al., 2008). De acordo com essa classificação, as espécies avaliadas em nosso estudo apresentaram valores de N:P acima de 16 (18,77 - 31,52), indicando que o ambiente é saturado por N e limitado por P. Cabe ressaltar, no entanto, que o tipo de limitação indicada pela razão N:P é dependente não só do valor absoluto da razão, como também dos valores absolutos das próprias concentrações de N e P que, neste estudo, são considerados elevados.

A eficiência média no uso dos nutrientes do conjunto das espécies avaliadas neste estudo foi a mesma observada por Winckler et al. (2006) na Floresta Ombrófila Mista Montana no Paraná e resultados similares ($P > Mg > K > N > Ca$) também foram descritos para espécies lenhosas cultivadas (SANTANA et al., 2002) Contudo, quando considerada cada espécie individualmente, houve variações interespecíficas com relação à eficiência no uso dos nutrientes. A eficiência no uso de P é a mais alta entre os nutrientes estudados, fato geralmente interpretado como uma indicação do papel chave deste elemento no ecossistema (JARAMILLO; SANFORD, 1995).

A menor eficiência no uso de N e as maiores razões de N:K e N:P de *Jacaranda micranta*, em relação as demais espécies, indicam uma demanda diferenciada por este elemento. *Cedrela fissilis* apresentou a menor concentração

foliar de N e, conseqüentemente, a maior eficiência no seu uso. Resultados similares com relação à eficiência fotossintética no uso do N foram obtidos para *Cedrela odorata* na Costa Rica (HIREMATH, 2000).

Já a concentração de Ca em *C. fissilis* foi a maior dentre as espécies avaliadas, resultando em uma eficiência no uso deste nutriente significativamente menor. O Ca e a AFE correlacionaram-se negativamente, o que foi interpretado como resultado da maior deposição desse elemento nas células do mesofilo. O Ca é um elemento que se acumula tanto nas paredes celulares (LARCHER, 2000) ou quanto no vacúolo celular na forma de cristais de oxalato de Ca (FAHN, 1982).

A concentração foliar de S não variou muito entre as espécies, exceto em *J. micrantha*, na qual foi significativamente menor. O enxofre, essencial para síntese de alguns aminoácidos, está disponível para as plantas no solo, mas a atmosfera também tem servido como fonte de S em decorrência das emissões antropogênicas. (BUCHANAN et al., 2009).

O Mn apresentou a maior variação interespecífica, sendo que, nas duas espécies de Sapindaceae foram observados os maiores valores, enquanto a mais baixa concentração de Mn ocorreu em *C. fissilis*. A razão Fe:Mn < 1 foi evidenciada para todas as espécies, exceto *C. fissilis* que, devido a reduzida concentração foliar de Mn teve uma razão Fe:Mn = 3,39. Concentrações foliares de Fe superiores às de Mn não são usuais entre espécies arbóreas em ambientes naturais (BARRICK; NOBLE, 1993).

Existem evidências de que a absorção de Mn é metabolicamente controlada, mas em solos com elevada matéria orgânica, sua disponibilidade é aumentada (KABATA-PENDIAS; PENDIAS, 1984). Deste modo, com base na análise de solo realizada podemos presumir que este seja o caso da área de estudo. Considerando

que a acidez do solo é similar em toda a área investigada, assim como as condições de redução (excluindo sítios mais favoráveis à oxidação, que afetariam também as demais espécies) infere-se que esta baixa concentração de Mn nos tecidos se deva à particularidade fisiológica de *C. fissilis*.

Além disso, a ciclagem da serapilheira tenderia a liberar o Mn, que apresenta fraca ligação com a matriz orgânica (SMITH; PATERSON, 1995) viabilizando formas hidrossolúveis a serem absorvidas pela árvore. Portanto, no compartimento da serapilheira acumulada a absorção favoreceria ao Mn, uma vez que o Fe e o Ca são mais fortemente retidos nos tecidos orgânicos.

Zinco e Cu são elementos que apresentam interações complexas, sendo descritos tanto efeitos sinérgicos quanto antagônicos, dependendo da espécie e parte da planta avaliada (TANI; BARRINGTON, 2005a e 2005b). Em nosso estudo, o antagonismo entre estes micronutrientes pode ser percebido, pois a espécie que apresentou a menor concentração de Zn teve a maior concentração de Cu (*J. micrantha*) e vice-versa para as demais espécies. Além disso, os dois micronutrientes tiveram correlação negativa.

Zinco e Cu são elementos envolvidos em numerosos processos metabólicos, mas as consequências de deficiência ou toxidez são pouco conhecidas em espécies florestais. Limites de concentração tóxica nos tecidos foliares para Zn estão entre 200-300 $\mu\text{g g}^{-1}$ enquanto para o Cu, são cerca de 10 vezes menores, em torno de 20-30 $\mu\text{g g}^{-1}$ (PÅHLSSON, 1989). Sob essa interpretação, *J. micrantha* apresentou valores de Cu situados na zona de toxidez. O grau de toxidez, contudo, é influenciado por diversos fatores da própria planta e do ambiente (PÅHLSSON, 1989), o que restringe a interpretação quando baseada apenas em valores absolutos.

No caso do Zn, um nutriente essencial para a transcrição genética e, conseqüentemente para a síntese de proteínas (HELDT, 2005) que atua como antioxidante e na resposta das plantas aos estresses ambientais (CAKMAK, 2000), concentrações abaixo de 20 mg Kg^{-1} podem afetar negativamente o crescimento em coníferas (REISSMANN; WISNIEWSKI, 2004). Em nosso estudo, somente *J. micrantha* apresentou concentrações médias abaixo de 20 mg Kg^{-1} .

A razão Zn:Cu em *J. micrantha* ficou muito abaixo do valor considerado adequado para o crescimento das plantas por MALAVOLTA (1980), que é em torno de 3. A relação entre Zn e Cu também foi baixa na maioria das amostras avaliadas por REISSMANN et al. (1999) em folhas de *I. paraguariensis* oriundas de plantas crescendo em diversos tipos de solo, inclusive em solo basáltico semelhante ao da nossa área de estudo, indicando que nas árvores nativas, valores abaixo de 3 podem ser suficientes para suportar o crescimento.

A forte correlação positiva observada entre a concentração foliar de B e a AFE foi interpretada como decorrente da função desse elemento como mantenedor da integridade estrutural dos tecidos, estabilizando as ligações entre os componentes pécticos da parede celular (PALLARDY; KOZLOWSKI, 2008). Como o B é um elemento envolvido no processo de alongamento celular (TAIZ; ZEIGER, 2002) sua concentração é maior nas folhas com maior AFE, as quais costumam apresentar células maiores, com paredes primárias mais delgadas e maior proporção de substâncias pécticas (COSGROVE, 1997).

Vários estudos relacionam a AFE à disponibilidade de N e pouca atenção tem sido dada ao papel de outros nutrientes, especialmente micronutrientes. Desta forma, a correlação evidenciada entre AFE e B, indica que outros elementos podem

desempenhar papel preponderante na construção das folhas, principalmente em solos com disponibilidade satisfatória de N.

A concentração foliar média de B variou bastante entre as espécies avaliadas (12,12 - 30,6 mg Kg⁻¹) e foi superior aos requerimentos usualmente descritos para este elemento que variam de 5 - 15 mg Kg⁻¹ (PALLARDY; KOZLOWSKI, 2008). O B é um elemento cujos requerimentos variam muito entre as espécies e a ocorrência de plantas com ampla distribuição geográfica em solos com diferentes concentrações desse elemento indica sua habilidade diferenciada em utilizá-lo ou redistribuí-lo entre os órgãos (APHALO et al., 2002).

A elevada variação interespecífica nas concentrações foliares da maioria dos macro e micronutrientes indica que as diferenças observadas na concentração foliar decorrem da plasticidade de cada espécie em utilizá-los diferentemente a partir de um *pool* comum no solo. Particularmente as concentrações foliares de micronutrientes em *J. micrantha* e *C. fissilis* chamam a atenção, pois, para quatro dos cinco micronutrientes avaliados (B, Cu, Mn e Zn), as concentrações são inversamente proporcionais entre as duas espécies, indicando que, no mesmo grupo funcional (decíduas) as características espécie-específicas determinam sua aquisição.

As semelhanças entre *Cedrela fissilis* e *Cedrela odorata* avaliada por Hiremath (2000) em termos de eficiência no uso de N, as concentrações foliares diferenciadas dos elementos K e Mn e a razão K:P, significativamente maiores nas duas espécies de Sapindaceae, bem como, a semelhança nas concentrações de nutrientes dessas mesmas espécies em diferentes estudos e tipologias florestais (WINCKLER et al., 2006) sugerem que o ajuste da concentração de nutrientes pode ser condicionado pelo componente filogenético e que estudos futuros devem ser

conduzidos no sentido de elucidar qual a parcela de contribuição da filogenia nas respostas obtidas em campo.

Os resultados deste estudo estão de acordo com Hättenschwiler et al. (2008) e Richards e Schmidt (2010) e evidenciam a existência de interações complementares e de diferentes estratégias para aquisição e uso dos elementos essenciais por espécies arbóreas, crescendo no mesmo tipo de solo. A utilização diferenciada dos recursos propicia capacidades competitivas variadas dependendo do ambiente e de acordo com a plasticidade de cada espécie (BERENDSE; AERTS, 1987; HUANTE et al., 1995; HIREMATH, 2000), habilitando espécies com distintas características foliares e requerimentos nutricionais a compartilhar o mesmo habitat (HIKOSAKA, 2004; MARTY et al., 2010).

O reconhecimento das diferenças interespecíficas na eficiência de utilização de nutrientes por espécies que tem acesso a uma provisão compartilhada de recursos é importante na seleção de técnicas de restauração, manejo do solo e de manejo florestal (CUNHA et al., 1993; EWEL; MAZZARINO, 2008).

Agradecimentos

Os autores agradecem à Empresa de Pesquisa Agropecuária e Extensão Rural de Santa Catarina (EPAGRI) e ao Centro de Informações Ambientais e de Hidrometeorologia de Santa Catarina (CIRAM) pela disponibilização dos dados climáticos do período de estudos, ao CNPq pela bolsa Produtividade Científica à segunda autora (Processo no. 309386/2007-1) e à Universidade do Oeste de Santa Catarina (UNOESC) pelo apoio logístico na realização deste estudo.

Referências

AERTS, R. Nutrient resorption from senescing leaves of perennials: are there general patterns? **Journal of Ecology**, v. 84, p. 597-608, 1996.

AERTS, R.; CHAPIN, F.S. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. **Advances in Ecological Research**, v.30, p. 1-67, 2000.

APHALO P.J.; SCHOETTLE A.W.; LEHTO T. Leaf life span and the mobility of “non-mobile” mineral nutrients - the case of boron in conifers. **Silva Fennica**, v.36, p.671–680, 2002.

ARAÚJO, J.F. de; HARIDASAN, M. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. **Revista Brasileira de Botânica**, v.30, n.3, p.533-542, 2007.

ARMENGAUD, P. SULPICE, R. MILLER, A.J.; STITT, M.; AMTMANN, A.; GIBON, Y. Multilevel Analysis of Primary Metabolism Provides New Insights into the Role of Potassium Nutrition for Glycolysis and Nitrogen Assimilation in Arabidopsis Roots. **Plant Physiology**, v.150, n.2, p.772–785, 2009.

BALIGAR, V.C.; FAGERIA, N.K.; HE, Z.L. Nutrient use efficiency in plants. **Communications in Soil Science and Plant Analysis**, v. 32, n.7 e 8, p. 921-950, 2001.

BARRICK, K.A.; NOBLE, M.G. The Iron and Manganese Status of Seven Upper Montane Tree Species in Colorado, USA, Following Long-Term Waterlogging. **Journal of Ecology**, v.81, n.3, p. 523-531, 1993.

BERENDSE, F.; AERTS, R. Nitrogen-use-efficiency: a biologically meaningful definition? **Functional Ecology**, v.1, p. 293–296. 1987.

BONGERS, F.; POPMA, J. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, Mexico. **Botanical Gazette**, 151, p.354-365, 1990.

BUCHANAN, B.B.; GRUISSEN, W.; JONES, R.L. **Biochemistry & Molecular Biology of Plants**. Rockville: American Society of Plant Physiologists, 2009.

CALLEGARI-JACQUES, S.M. **Bioestatística**. Princípios e aplicações. Porto Alegre: Artmed, 2006.

CAKMAK, I. Tansley Review No. 111 : Possible roles of zinc in protecting plant cells from damage by reactive oxygen species. **New Phytologist**, v. 146, n. 2, p. 185–205, 2000.

CHAPIN, F. S. The mineral nutrition of wild plants. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v.1, p.233-60. 1980.

COMISSÃO de Química e Fertilidade do Solo. **Manual de adubação e de calagem para os estados do RS e SC**. 10.ed. Porto Alegre: Sociedade Brasileira de Ciência do Solo - Núcleo Regional Sul, 2004.

COSGROVE, D.J. Assembly and enlargement of the primary cell wall in plants. **Annual Review of Cell and Developmental Biology**. v. 13, p.171–20, 1997.

COVELO, F.; DURAN, J.; GALLARDO, A. Leaf resorption efficiency and proficiency in a *Quercus robur* population following forest harvest. **Forest Ecology and Management**, 255, p.2264-2271, 2008.

CUNHA, G.C. da; GRENDENE, L. A.; DURLO, M. A.; BRESSAN, D. A. Dinâmica nutricional em floresta estacional decidual com ênfase aos minerais provenientes da deposição da serapilheira. **Ciência Florestal**, v.3, n.1, p. 35-64, 1993.

DENT, D.H.; BAGCHI, R.; ROBINSON, D.; MAJALAP-LEE, N.; BURSLEM, D.F.R.P. Nutrient fluxes via litterfall and leaf litter decomposition vary across a gradient of soil nutrient supply in a lowland tropical rain Forest. **Plant Soil**, v.288, p.197–215, 2006.

EHLERINGER, J.R.; FIELD, C.B.; ZHI-FANG L.; CH. KUO. Leaf carbon isotope and mineral composition in subtropical plants along an irradiance dine. **Oecologia**, v.70, p. 520-526, 1986.

EWEL, J.J.; MAZZARINO, M.J. Competition from below for light and nutrients shifts productivity among tropical species. **Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America**, p. 18836–18841, v.105, n.48, 2008.

FAHN, A. **Plant Anatomy**. Oxford: Pergamon Press. 1982.

FIGUEIREDO FILHO, A.; FERREIRA, G. M.; BUDANT, L. S.; FIGUEIREDO, D. J. Avaliação estacional da deposição de serapilheira em uma floresta ombrófila mista localizada no sul do estado do Paraná. **Ciência Florestal**, v.13, n.1, p.11-18, 2003.

FITTER, A.H.; HAY, R.K.M. **Environmental Physiology of Plants**. London: Academic Press, 2002.

GOLLEY, F.B. Chemical plant-soil relationships in tropical forests. **Journal of Tropical Ecology**, v.2, p. 219-229, 1986.

HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T.,; RYAN, P. D.. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Palaeontologia Electronica**, v.4, n.1, 2001. 9 p. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm

HARIDASAN, M.; Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, v.20, n.3, p.183-195, 2008.

HARIDASAN, M.; ARAÚJO, G. M. Perfil nutricional de espécies lenhosas de duas florestas semidecíduas em Uberlândia, MG. **Revista Brasileira de Botânica**, v.28, n.2, 2005.

HASE, H. ; FÖLSTER, H. Bioelement inventory of a tropical (semi-)evergreen seasonal forest on eutrophic alluvial soils, Western Llanos, Venezuela. **Acta Oecologica**, v.3, n.17, p. 331-346, 1982.

HATTENSCHWILER, S.; AESCHLIMANN, B.; COUTEAUX, M.-M.; ROY, J.; BONAL, D. High variation in foliage and leaf litter chemistry among 45 tree species of a neotropical rainforest community. **New Phytologist**, v.179, p.165–175, 2008.

HELDT, H.W. **Plant Biochemistry**. San Diego: Elsevier, 2005.

HIKOSAKA, K. Interspecific difference in the photosynthesis–nitrogen relationship: patterns, physiological causes, and ecological importance. **Journal of Plant Research**, v. 117, p. 481–494, 2004.

HIREMATH, A.J. Photosynthetic nutrient-use efficiency in three fast-growing tropical trees with differing leaf longevities. **Tree Physiology**, v.20, p.937–944, 2000.

HOBBIE, S.E.; VITOUSEK, P.M. Nutrient limitation of decomposition of Hawaiian forests. **Ecology**, v.81, p.1867–1877, 2000.

HUANG, J.; WANG, X.; YAN, E. Leaf nutrient concentration, nutrient resorption and litter decomposition in an evergreen broad-leaved forest in eastern China. **Forest Ecology and Management**, v.239, p.150-158, 2007.

HUANTE, P.; RINCÓN, E.; ACOSTA, I. Nutrient Availability and growth Rate of 34 Woody Species from a Tropical Deciduous Forest in Mexico. **Functional Ecology**, v.9, n. 6, p. 849-858, 1995.

HUGHES, R.F., KAUFMAN, J.B.; JARAMILLO, V.J. Biomass, carbon, and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. **Ecology**, v.80, n.6, p.1892-1907, 1999.

IBM Corporation . **SPSS Statistics**, 2011.

JARAMILLO, V.J.; SANFORD, R. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. p. 346-361. In: BULLOCK, S.H.; MOONEY, H.A.; MEDINA, E. (eds.). **Seasonally Dry Tropical Forests**. Cambridge, Cambridge University Press, 1995.

KABATA-PENDIAS, A.; PENDIAS, H. **Trace elements in soils and plants**. Boca Raton: CRC Press, 1984.

KASPARI, M.; GARCIA, M.N.; HARMS, K.E.; SANTANA, M.; WRIGHT, S.J.;

YAVITT, J.B. Multiple nutrients limit litterfall and decomposition in a tropical Forest.

Ecology Letters, v.11, p.35–43, 2008.

KILLINGBECK, K.T. Nutrients in Senesced Leaves: Keys to the Search for Potential Resorption and Resorption Proficiency. **Ecology**, v. 77, n. 6, p. 1716-1727, 1996.

KLEIN, R. M. Árvores nativas da floresta subtropical do Alto Uruguai. **Sellowia**, v.24, p. 9-62, 1972.

KLEIN, R.M. Mapa fitogeográfico do estado de Santa Catarina. p. 1-24. In: REITZ, R. (org.). **Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues. 1978.

LARCHER, W. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos: Rima, 2000.

LEITE, P.F. Contribuição ao conhecimento fitoecológico do sul do Brasil. **Ciência e Ambiente**, v.24, p.51-73, 2002.

LEITE, P.F.; KLEIN, R.M. Vegetação. p.113-150. In: IBGE. **Geografia do Brasil: Região Sul**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1990.

LI, M.; LIU, D.; KONG, G. Nutrient resorption and use efficiency at different canopy heights of alpine tree species *Abies georgei* var *Smithii* Viguié et Gausson Cheng Tibetan Plateau. **Polish Journal of Ecology**, v.57, n.1, p.63-72, 2009.

LONGHI, R.V.; LONGHI, S.J.; CHAMI, L.B.; WATZLAWICK, L.F.; EBLING, A.A.

produção de serapilheira e retorno de macronutrientes em três grupos florísticos de uma floresta ombrófila mista, RS. **Ciência Florestal**, v. 21, n. 4, p. 699-710, 2011.

LÜ, X.T.; FRESCHET, G.T.; FLYNN, D.F.B.; HAN, X.G. Plasticity in leaf and stem nutrient resorption proficiency potentially reinforces plant–soil feedbacks and

microscale heterogeneity in a semi-arid grassland. **Journal of Ecology**, v.100, p.144-150, 2011.

MALAVOLTA, E. **Elementos de nutrição mineral de plantas**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1980.

MARTÍNEZ-SÁNCHEZ, J. L. Leaf and soil nitrogen and phosphorus availability in a neotropical rain Forest of nutrient-rich soil. **Revista de Biologia Tropical**, v.54, n.2, p. 357-361, 2006.

MARTINS, I.L. **Análise nutricional do P em um povoamento de *Pinus taeda* L., submetido a um ensaio de omissão de nutrientes**. Dissertação. Universidade Federal do Paraná (Curso de Pós-Graduação em Ciências do Solo). Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011.

MARTY, C.; LAMAZE, T.; PORNAN, A. Leaf life span optimizes annual biomass production rather than plant photosynthetic capacity in an evergreen shrub. **New Phytologist**, v. 187, p. 407–416, 2010.

MEZIANE, D.; SHIPLEY, B. Interacting determinants of specific leaf area in 22 herbaceous species: effects of irradiance and nutrient availability. **Plant, Cell & Environment**, v.22, n.5, p. 447–459, 1999.

MILLA, R.; CASTRO-DÍEZ, P.; MAESTRO-MARTINEZ, M.; MONSERRAT-MARTÍ, G. Does the gradualness of leaf shedding govern nutrient resorption from senescing leaves in Mediterranean woody plants? **Plant and Soil**, v.278, p.303-313, 2005.

NIMER, E. Clima. p.151-187. In: IBGE. **Geografia do Brasil: Região Sul**. Rio de Janeiro: Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 1990.

PALLARDY, S. G.; KOZLOWSKI, T. T. **Physiology of Woody Plants**. Amsterdam: Elsevier, 2008.

PALMA, R.M.; DEFRIERI, R.L.; TORTAROLO, M.F.; PRAUSE, J.; GALLARDO, J. F. Seasonal Changes of Bioelements in the Litter and their Potential Return to Green Leaves in four Species of the Argentine Subtropical Forest. **Annals of Botany**, v.85, p. 181-186, 2000.

PÅHLSSON, A.M. B. Toxicity of heavy metals (Zn, Cu, Cd, Pb) to vascular plants. **Water, Air, & Soil Pollution**. v. 47, n. 3-4. 1989.

PANDOLFO, C.; BRAGA, H. J.; SILVA JR, V. P. da; MASSIGNAM, A. M., PEREIRA, E. S.; THOMÉ, V. M. R.; VALCI, F.V. **Atlas climatológico digital do Estado de Santa Catarina**. Florianópolis: Epagri, 2002. CD-Rom

POORTER, H.; NIINEMETS, Ü.; POORTER, L., WRIGHT, I.J.; VILLAR, R. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. **New Phytologist**, v. 182, p. 565–588, 2009.

RAIMUNDO, M.G. **Estudo do processo de criação de uma unidade de conservação no vale do Rio do Peixe, SC**. Dissertação. Mestrado em Engenharia Ambiental – Centro de Ciências Tecnológicas, Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, 2003.

REICH, P.B.; WALTERS, M.B.; ELLSWORTH, D.S. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. **Proceedings of the National Academy of Science**, v.94, p.13730-13734, 1997.

REISSMANN, C.B.; RADOMSKI, M.I.; QUADROS, R.M. B. de. Chemical composition of *Ilex paraguariensis* St. Hil. under different management conditions in seven localities of Paraná state. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.42, n.2, 1999.

- REISSMANN, C. B.; WISNIEWSKI, C. Nutritional aspects of pine plantations. In: GONÇALVES, J. L. de M.; BENEDETTI, V. (Ed.). **Forest nutrition and fertilization**. Piracicaba: IPEF, 2004. p. 141-170.
- RICHARDS, A.E.; SCHMIDT, S. Complementary resource use by tree species in a rain forest tree plantation. **Ecological Applications**, v.20, n.5, p. 1237–1254, 2010.
- RICHARDSON, S.J.; PELTZER, D.A.; ALLEN, R.B.; McGLONE, M.S. Resorption proficiency along a chronosequence: responses among communities and within species. **Ecology**, v.86, n.1, p. 20–25, 2005.
- ROZENDAAL, D.M.A.; HURTADO, V.H.; POORTER, L. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. **Functional Ecology**, v.20, p. 207-216, 2006.
- SANTANA, R.C.; BARROS, N.F.de; NEVES, J.C.L. Eficiência nutricional e sustentabilidade da produção em procedências de *Eucalyptus grandis* e *Eucalyptus saligna* em sítios florestais do estado de São Paulo. **Revista Árvore**, v. 26, n. 4, p. 447-457, 2002.
- SCHNEIDER, R.L.; MÜHLMANN, H.; TOMMASI, E.; MEDEIROS, R.A.; DAEMON, R.F.; NOGUEIRA, A.A. 1974. Revisão estratigráfica da Bacia do Paraná. In: Congresso Brasileiro de Geologia 28, Porto Alegre, Anais... Porto Alegre, Sociedade Brasileira de Geologia, v. p.41-65, 1974.
- SCHUMACHER, M. V. BRUN, E.J.; HERNANDES, J.I.; KÖNIG, F.G. Produção de serapilheira em uma floresta de *Araucaria angustifolia* (Bertol) Kuntze no município de Pinhal Grande-RS. **Revista Árvore**, v.28, p.29-37, 2004.
- SMITH, K.A.; PATERSON, J.E. Manganese and Cobalte. P. 224-244. In: ALLOWAY, B. J. (Ed.) **Heavy metals in soils**. 2. ed. London: Blackie Academic and Professional. 1995.

SOUZA, J. L.M.; ARAUJO, M. A. de; REISSMANN, C.B.; JUNIOR, A.M.; WOLF, C.S. Teores de nutrientes foliares em plantas de erva-mate em função da posição e orientação geográfica da copa, em Guarapuava-PR. **Scientia Agraria**, v.9, n.1, p. 49-58, 2008.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre, Artmed, 2002.

TANI F.H.; BARRINGTON S. Zinc and copper uptake by plants under two transpiration rates. Part I. Wheat (*Triticum aestivum* L.). **Environmental Pollution**, v.138, n.3, p.538-47, 2005a.

TANI F.H.; BARRINGTON S. Zinc and copper uptake by plants under two transpiration rates. Part II. Buckwheat (*Fagopyrum esculentum* L.). **Environmental Pollution**, v.138, n.3, p.548-58. 2005b.

TESSIER, J. T.; RAYNAL, D.J. Use of nitrogen to phosphorus ratios in plant tissue as an indicator of nutrient limitation and nitrogen saturation. **Journal of Applied Ecology**, v.40, p. 523–534, 2003.

VERHOEVEN, J.T.A.; KOERSELMAN, W.; MEULEMAN, A.F.M. Nitrogen- or phosphorus-limited growth in herbaceous mire vegetation: relations with atmospheric inputs and management regimes. **Trends in Ecology and Evolution**, v.11, n.12, p. 494-497, 1996.

VILLAR, R.; MERINO, J. Comparison of leaf construction costs in woody species with differing leaf life-spans in contrasting ecosystems. **New Phytologist**, v.151, p. 213-226, 2001.

VITOUSEK, P.M. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. **American Naturalist**, v.119, p.553-572, 1982.

VITOUSEK, P.M.; SANFORD JR, R.L. Nutrient cycling in moist tropical forest. **Annual Review of Ecology and Systematic**, v.17, p. 137-167, 1986.

WIEDER, W. R.; CLEVELAND, C. C.; TOWNSEND, A. R. Controls over leaf litter decomposition in wet tropical forests. **Ecology**, v. 90, p. 3333-3341, 2009.

WINCKLER, M.V.; MARQUES, R.; SOARES, R.V.; WATZLAWICK, L.F. Índice de eficiência de macronutrientes em espécies arbóreas – floresta ombrófila mista montana/Paraná. **Semina: Ciências Agrárias**, v.27, n.3. p. 321-332, 2006.

WRIGHT; I. J.; WESTOBY, M. Nutrient concentration, resorption and lifespan: leaf traits of Australian sclerophyll species. **Functional Ecology**, v.17, p.10–19, 2003.

WRIGHT, I.J.; REICH, P.B.; WESTOBY, M. Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. **Functional Ecology**, v.15, p. 423–434, 2001.

ARTIGO 3

Estrutura foliar de espécies lenhosas de dossel e sub-bosque na floresta subtropical do sul do Brasil¹

RESUMO Este estudo avaliou se as características foliares associadas às plantas de sol e de sombra são úteis para caracterizar espécies que ocupam diferentes estratos numa floresta subtropical do sul do Brasil. Cinco espécies do dossel (*Cedrela fissilis*, *Cupania vernalis*, *Jacaranda micrantha*, *Matayba elaeagnoides* e *Nectandra lanceolata*) e cinco espécies do sub-bosque (*Allophylus guaraniticus*, *Calyptranthes tricona*, *Gymnanthes concolor*, *Lantana brasiliensis* e *Trichilia elegans*) foram selecionadas e suas folhas coletadas para a análise morfo-anatômica. A análise de componentes principais explicou 88,51 % da variação dos dados, formando dois grupos distintos, sendo um formado por *C. fissilis*, *C. vernalis*, *M. elaeagnoides* e *N. lanceolata* e outro por *A. guaraniticus*, *L. brasiliensis* e *G. concolor*. A densidade estomática, as espessuras dos parênquimas paliçádico e esponjoso e a porcentagem de espaços de ar no parênquima esponjoso são parâmetros importantes na separação morfológica das espécies de dossel e sub-bosque.

Palavras-chave anatomia foliar; floresta estacional decidual; floresta com araucária; morfologia foliar.

1. Este artigo foi organizado de acordo com as normas da revista Iheringia.

ABSTRACT (Leaf structure of canopy and understory tree species from subtropical forest of South Brazil). This study evaluated if leaf traits associated to sun and shade leaves can be used to characterize species that occupy different strata in a subtropical forest in South Brazil. Five canopy species (*Cedrela fissilis*, *Cupania vernalis*, *Jacaranda micrantha*, *Matayba elaeagnoides* e *Nectandra lanceolata*) and five understory species (*Allophylus guaraniticus*, *Calyptanthes tricona*, *Gymnanthes concolor*, *Lantana brasiliensis* e *Trichilia elegans*) were selected and their leaves collected for morpho-anatomical analysis. The principal component analysis explained 88,51 % of data variation, defining two groups: one formed by *C. fissilis*, *C. vernalis*, *M. elaeagnoides* and *N. Lanceolata* and another formed by *A. guaraniticus*, *L. brasiliensis* and *G. concolor*. Stomata density, palisade and spongy parenchyma thickness and the percentage of spongy parenchyma air spaces are important traits on the morphological division of canopy and understory species.

Key words araucaria forest; leaf anatomy; leaf morphology; deciduous forest.

Introdução

Florestas são habitats heterogêneos nos quais as plantas estão expostas a uma ampla gama de variáveis ambientais que determinam sua distribuição e sobrevivência (Rijkers *et al.*, 2000). Essa heterogeneidade reflete também na distribuição vertical da vegetação, condicionada principalmente pelo gradiente de luz. À medida que a luz incide na copa das árvores mais altas vai sendo gradativamente absorvida até chegar ao chão da floresta e essa distribuição desigual da radiação determina a formação de diferentes estratos ocupados por espécies com distintos requerimentos de luz (McDonald & Norton, 1992; Montgomery & Chazdon, 2001).

Plantas que ocupam guildas diferentes na floresta, tais como dossel e sub-bosque, experimentam condições distintas, especialmente na disponibilidade da luz nos estratos da floresta, promovendo modificações nos seus atributos morfológicos (Rozendaal *et al.*, 2006), anatômicos e fisiológicos (Stewart *et al.*, 1990; Ogushi *et al.*, 2003). Nas folhas, tais diferenças implicam em *trade-offs* envolvendo principalmente os parâmetros fotossintéticos e o investimento em biomassa foliar, resultando na evolução de diversas adaptações que afetam a capacidade de aquisição de luz por plantas que ocupam os diferentes estratos (Givnish, 1988).

As características de folhas de sol e de sombra são bem descritas na literatura (Gratani *et al.*, 2006; Mantuano *et al.*, 2006; Oguchi *et al.*, 2006) e diversas estratégias morfológicas e fisiológicas são exibidas como mecanismo para reduzir os efeitos negativos da radiação excessiva a que são submetidas as folhas muito expostas ao sol (Werner *et al.*, 1999) ou, no caso das folhas de sombra, para maximizar a aquisição de luz em ambientes com baixa disponibilidade de luz.

No sul do Brasil, predominam as florestas subtropicais nas quais a estratificação vertical é bem característica. Nas áreas de Floresta Ombrófila Mista e de Floresta Estacional Decidual, desenvolve-se um dossel no qual predominam, de acordo com a fitocenose considerada, espécies perenes ou decíduas, respectivamente. O sub-bosque é composto por arvoretas e arbustos lenhosos, além de árvores jovens em diferentes estágios de crescimento. As duas tipologias florestais, nas regiões em que se conectam, os ecótonos, compartilham grande parte das espécies (Klein, 1978) constituindo áreas de especial diversidade (Ruschel *et al.*, 2007).

Considerando o conjunto de atributos morfológicos foliares normalmente associados com as estratégias de plantas de sol e de sombra, esse estudo pretendeu verificar se esses atributos podem ser utilizados para caracterizar as espécies de dossel e de sub-bosque em dois grupos funcionais em relação à disponibilidade de luz.

Material e Métodos

O estudo foi desenvolvido no Parque Natural Municipal do Rio do Peixe, no município de Joaçaba, Santa Catarina, Brasil (27°10'41"S e 51°30'17"O). A área de estudo é um fragmento florestal de cerca de 200 ha, localizado a 770 m de altitude, na transição entre duas fitofisionomias do bioma Floresta Atlântica: a Floresta Estacional Decidual (FED) e a Floresta Ombrófila Mista (FOM) (Klein, 1978), que abriga espécies características destas duas formações florestais. Nesta área, a estratificação vertical permite distinguir dois estratos formados pelas espécies lenhosas: o dossel é formado por árvores de grande porte, latifoliadas perenes e

decíduas e o sub-bosque é formado por árvores menores, arvoretas e arbustos lenhosos. A radiação fotossinteticamente ativa (PAR) no sub-bosque representa cerca de 3,5% da PAR disponível no dossel, de acordo com mensurações realizadas com Light Meter Li-COR Modelo 250 (valores médios de PAR-dossel: $1685 \pm 92,01 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; valores médios de PAR- sub-bosque $45 \pm 92,01 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

O solo da área é derivado do derrame basáltico do intervalo Juro-cretássico, classificados como Nitossolo Bruno, com alto teor de argila, pH ácido e elevado teor de nutrientes. O clima da região segundo a classificação de Köppen é do tipo Cfa, subtropical, mesotérmico, com temperatura média no mês mais frio inferior a 18°C , e temperatura média no mês mais quente acima de 22°C , com verões quentes, geadas pouco frequentes e tendência de concentração das chuvas nos meses de verão, sem estação seca definida e precipitação média anual de 1500-1700 mm (Pandolfo *et al.*, 2002).

A partir de um levantamento florístico prévio realizado na área (Raimundo, 2003) e de estudos fitossociológicos em fitofisionomias similares (Jarenkow & Waechter, 2001; Ruschel *et al.*, 2007), dez espécies lenhosas, dentre aquelas com maior valor de importância e que apresentavam no mínimo cinco indivíduos na área de estudo, foram selecionadas. Destas, cinco espécies compõem o grupo representante do “dossel” e cinco espécies fazem parte do “sub-bosque” da floresta (Tab.1).

Tabela 1 Lista das espécies estudadas e suas respectivas famílias botânicas, altura média (m) e respectivo desvio-padrão entre parênteses, estrato da floresta ao qual pertencem e padrão fenológico.

Espécie	Família	Altura	Estrato	Fenologia
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	18 (1,5)	Dossel	Decídua
<i>Cupania vernalis</i> Cambess.	Sapindaceae	15 (1,3)	Dossel	Perene
<i>Jacaranda micrantha</i> Cham.	Bignoniaceae	14 (1,2)	Dossel	Decídua
<i>Matayba elaeagnoides</i> Radlk.	Sapindaceae	15 (2,3)	Dossel	Perene
<i>Nectandra lanceolata</i> Nees & Mart.	Lauraceae	18 (1,5)	Dossel	Perene
<i>Allophylus guaraniticus</i> (A. St.Hill.) Radlk.	Sapindaceae	2,2 (0,3)	Sub-bosque	Perene
<i>Calyptranthes tricona</i> D. Legrand	Myrtaceae	6,5 (0,8)	Sub-bosque	Perene
<i>Gymnanthes concolor</i> Spreng.	Euphorbiaceae	5,6 (0,7)	Sub-bosque	Perene
<i>Lantana brasiliensis</i> Link.	Verbenaceae	1,4 (0,2)	Sub-bosque	Perene
<i>Trichilia elegans</i> A.Juss.	Meliaceae	2,3 (0,3)	Sub-bosque	Perene

A coleta das folhas foi realizada no mês de fevereiro de 2010, durante o verão, abrangendo cinco indivíduos por espécie, cuja altura foi estimada em campo. No dossel, a coleta das folhas foi efetuada ascendendo-se com equipamento de escalada e utilizando podão para acessar os ramos mais altos, enquanto que no sub-bosque foi utilizada tesoura de poda manual ou podão.

Folhas maduras foram coletadas a partir do quarto nó no sentido ápice-base, completamente expandidas, sem sinais de epifilia e de danos por herbivoria, localizadas nos ramos mais externos da copa de forma a garantir a similaridade das amostras. Nas espécies com folhas compostas, os folíolos foram considerados funcionalmente similares às folhas simples (Rijkers et al. 2000) e o folíolo mediano foi utilizado como unidade amostral.

As folhas destinadas à análise histológica foram fixadas em FAA₇₀ por 48h e então transferidas para álcool 70% para armazenamento. Amostras da região mediana das folhas foram processadas em glicol metacrilato (Leika), seccionadas

em micrótomo rotativo, coradas com solução aquosa de azul de toluidina 0,05% e montadas entre lâmina e lamínula. A espessura dos seguintes estratos foliares: cutícula da epiderme adaxial, epiderme adaxial, parênquima paliçádico, parênquima esponjoso, epiderme abaxial, cutícula da epiderme abaxial e espessura total foram mensuradas, utilizando o *software* Motic Images Plus 2.0 (MIP-2.0). Todas as mensurações foram realizadas em regiões da folha livres de nervuras. A porcentagem relativa de espaços intercelulares no parênquima esponjoso (AS%) e a razão parênquima paliçádico/parênquima esponjoso também foram estimadas.

A densidade estomática, ou seja, o número de estômatos por unidade de área (estômatos mm^{-2}), foi determinada na face abaxial de vinte folhas por indivíduo, utilizando microscópio óptico acoplado à câmara clara. O comprimento do poro estomático foi mensurado em cinco folhas de cada indivíduo, a partir de epidermes dissociadas em solução de ácido acético e água oxigenada 30 vol, 1:1, em estufa a 60°C e coradas com solução aquosa de safranina a 1%.

A área foliar (cm^2) foi calculada utilizando-se a imagem digitalizada em *scanner* de mesa acoplado em computador, por meio do *software* SigmaScanPro (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). Foram digitalizadas vinte folhas por indivíduo e nas mesmas folhas foi determinada a massa seca (g) em balança de precisão após a completa desidratação. A partir desses dados calculou-se a área específica foliar [SLA = área foliar(cm^2)/massa seca (g)].

A análise de componentes principais (PCA) foi aplicada, visando identificar a combinação de atributos que melhor explica a variação total dos dados e evidenciar a ocorrência de agrupamentos que reflitam as adaptações ao ambiente do sub-bosque ou ao ambiente do dossel. Para esta análise, a espessura da cutícula foi somada à espessura da epiderme a fim de normalizar os dados.

As características morfológicas foram comparadas entre as variáveis e entre os dois grupos ecológicos “dossel” e sub-bosque” através do teste *t* de Student. O coeficiente de correlação de Pearson foi calculado para avaliar a associação linear entre a SLA e a espessura das camadas foliares e também entre a altura das árvores e as variáveis SLA, densidade estomática, espessura total e parênquima paliçádico. A interpretação dos valores dos coeficientes de Pearson seguiu Dancey & Reidy (2006), onde $r = 0,10$ até $0,30$ é considerada fraca; $r = 0,40$ até $0,60$ moderada e $r = 0,70$ até 1 forte. Somente foram discutidas as correlações moderadas e fortes.

Todos os dados foram log transformados para atender aos pressupostos de normalidade e homogeneidade das variâncias. Foram considerados significativos os resultados com $p < 0,05$. As análises foram realizadas no *software* PAST (Hammer *et al.* 2001).

Resultados

A PCA indicou a formação de três eixos principais (utilizando o critério de Kaiser: autovalor > 1) que juntos explicaram 88,51% da variação dos dados (Tab. 2). O primeiro eixo explicou 40,21%, sendo que as variáveis que mais contribuíram na formação do primeiro eixo foram densidade estomática, espessuras do parênquima esponjoso e da epiderme abaxial e AS%. O segundo eixo explicou 33,45% e a SLA, densidade estomática, espessuras do parênquima paliçádico e total tiveram forte contribuição na formação desse eixo. Já o terceiro eixo correspondeu a 14,85% da variação dos dados, com maior participação da espessura da epiderme adaxial.

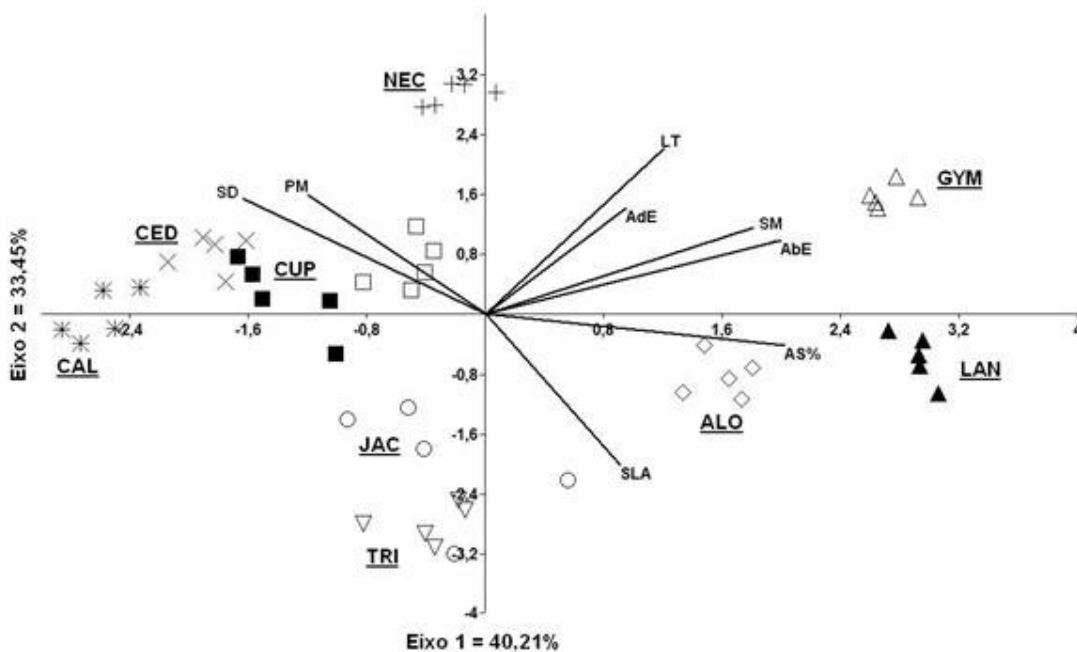
Tabela 2 Autovalores e porcentagem de variância explicada pelos três primeiros eixos na análise de componentes principais e coeficientes de correlação entre as variáveis avaliadas e os eixos da PCA. Legenda: SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, AdE = espessura da epiderme adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, AbE = espessura da epiderme abaxial, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, LT = espessura total.

	Eixo 1	Eixo 2	Eixo 3
Auto valor	3,22	2,67	1,18
% variância	40,21	33,45	14,85
SLA	0,36	-0,75	0,44
SD	-0,72	0,62	-0,04
PM	-0,54	0,66	0,33
SM	0,73	0,43	-0,49
AS%	0,82	-0,16	-0,11
AdE	0,38	0,52	0,70
AbE	0,81	0,36	0,31
LT	0,49	0,82	-0,17

Por meio da PCA, foram evidenciados dois grupos de espécies, um deles, abrangendo *C. fissilis*, *C. vernalis*, *M. elaeagnoides* e *N. lanceolata*, espécies do

dossel, apresentando menor SLA e maior densidade estomática e espessura do parênquima paliçádico. O outro grupo, correspondendo ao sub-bosque, com maiores espessura do parênquima esponjoso e AS%, incluindo *A. guaraniticus*, *L. brasiliensis* e *G. concolor*. A espécie *C. tricona*, do sub-bosque, apresentou características muito similares às espécies de dossel, como altos valores de densidade estomática e espessura do parênquima paliçádico e baixo AS% (Tab. 3, Fig. 1). Além disso, *J. micrantha*, apresentou a maior SLA e a menor densidade estomática entre as árvores do dossel, enquanto *T. elegans*, espécie presente no sub-bosque, exibiu o menor espessura do parênquima esponjoso e AS% (Tab. 3), assumindo uma posição intermediária no diagrama de ordenação da PCA.

Figura 1 Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos da análise de componentes principais (PCA) representando a posição das espécies (NEC = *Nectandra lanceolata*, MAT = *Matayba elaeagnoides*, CUP = *Cupania vernalis*, JAC = *Jacaranda micrantha*, CED = *Cedrela fissilis*) e do sub-bosque (ALO = *Allophylus edulis*, CAL = *Calypttranthes tricona*, GYM = *Gymnanthes concolor*, LAN = *Lantana brasiliensis*, TRI = *Trichilia elegans*) em relação às variáveis mensuradas (SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, AdE = espessura da epiderme adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, AbE = espessura da epiderme abaxial, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, LT = espessura total).



Com relação à organização dos tecidos foliares, embora a espessura total média não tenha diferido entre o grupo de espécies do dossel e aquelas do sub-bosque, a análise comparativa da estrutura interna dos estratos foliares revelou diferenças significativas. A maioria das características foliares estudadas diferiu entre dossel e sub-bosque, exceto para comprimento do poro estomático,

espessuras total, epiderme adaxial e cutícula da epiderme abaxial (Tab.3). No dossel, as folhas apresentaram menor SLA, maior densidade estomática, maiores espessuras da cutícula da epiderme adaxial e parênquima palicádico e maior razão da espessura do parênquima paliçádico/esponjoso, enquanto que as espécies do sub-bosque apresentaram maiores espessuras do parênquima esponjoso e epiderme abaxial e maior AS%.

Embora as espécies do dossel tenham tido a menor SLA média, *J. micrantha* apresentou um valor bastante elevado para esse parâmetro. Por outro lado, no sub-bosque, o menor valor da SLA correspondeu a *G. concolor* (Tab.3).

Os coeficientes de correlação entre a altura das plantas e os caracteres foliares evidenciaram uma relação significativa ($P < 0,05$) e positiva para as seguintes características: densidade estomática ($r = 0,78$) e espessura do parênquima palicádico ($r = 0,70$), enquanto SLA ($r = -0,46$), espessura do parênquima esponjoso ($r = -0,32$) e AS% ($r = -0,66$) foram negativamente correlacionadas com altura.

Tabela 3 Médias e respectivos desvios-padrão, entre parênteses, das características foliares das espécies do dossel (NEC = *Nectandra lanceolata*, MAT = *Matayba elaeagnoides*, CUP = *Cupania vernalis*, JAC = *Jacaranda micrantha*, CED = *Cedrela fissilis*) e do subosque (ALO = *Allophylus edulis*, CAL = *Calyptanthes tricona*, GYM = *Gymnanthes concolor*, LAN = *Lantana brasiliensis*, TRI = *Trichilia elegans*). Legenda: SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, SL = comprimento do poro estomático, AdC = espessura da cutícula adaxial, AdE = espessura da epiderme adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, Abc = espessura da cutícula abaxial, AbE = espessura da epiderme abaxial, LT = espessura total, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, P:S = razão parênquima paliçádico:parênquima esponjoso. Na comparação entre dossel e sub-bosque as médias seguidas por letras minúsculas iguais, na mesma linha, não são significativamente diferentes entre os grupos ecológicos (teste *t* de student, $p < 0,05$).

	NEC	MAT	CUP	JAC	CED	Média dossel	ALO	CAL	GYM	LAN	TRI	Média sub-bosque
SLA	87,37 (8,81)	129,86 (15,53)	105,91 (14,60)	202,12 (74,88)	79,74 (10,46)	121,0 (55,37) b	147,17 (12,77)	124,9 (16,55)	97,26 (4,23)	214,62 (24,69)	155,75 (20,84)	147,94 (42,83)a
SD	924,77 (95,44)	818,86 (127,57)	912,5 (285,11)	455,23 (155,59)	1170,68 (166,77)	856,41 (287,19)a	300,45 (52,46)	819,54 (62,75)	481,14 (54,57)	240,99 (48,33)	329,32 (45,11)	434,29 (218,01) b
SL (µm)	11,68 (0,57)	8,08 (0,63)	10,71 (0,62)	12,57 (0,54)	14,70 (1,77)	11,55 (2,38)a	10,46 (1,84)	7,33 (0,62)	6,66 (0,40)	16,69 (0,43)	13,60 (0,55)	10,95 (3,96)a
AdC (µm)	4,88 (0,43)	5,36 (0,32)	5,54 (0,53)	2,22 (0,27)	2,9 (0,02)	4,18 (1,42)a	0,01 (0,00)	4,51 (1,19)	4,14 (0,62)	0,01 (0,00)	4,46 (0,52)	2,63 (2,26)b
AdE (µm)	17,08 (1,04)	19,55 (0,90)	15,24 (2,19)	14,74 (1,14)	10,09 (0,38)	15,34 (3,39)a	19,38 (1,70)	10,84 (2,08)	16,24 (0,89)	20,84 (1,84)	7,31 (0,11)	14,92 (5,41)a
PM (µm)	104,65 (13,98)	60,86 (2,34)	53,34 (3,45)	48,49 (3,90)	60,33 (6,02)	66,71 (23,27)a	33,49 (1,15)	75,04 (12,81)	32,9 (0,46)	40,01 (2,57)	29,51 (4,11)	42,19 (18,01)b
SM (µm)	88,42 (15,15)	53,59 (4,91)	52,96 (2,70)	48,99 (4,64)	87,84 (4,65)	67,28 (20,14)b	94,89 (8,05)	70,57 (9,52)	179,83 (9,23)	113,14 (4,83)	61,77 (2,95)	104,04 (43,39)a
AbE (µm)	10,03 (1,62)	10,02 (0,87)	8,84 (0,40)	9,67 (1,13)	7,33 (0,49)	9,18 (1,39)b	12,14 (0,82)	8,53 (0,90)	12,57 (1,15)	15,69 (1,03)	6,84 (0,67)	11,16 (3,31)a
AbC (µm)	3,27 (0,60)	3,25 (0,49)	2,15 (0,30)	1,12 (0,29)	1,49 (0,10)	2,25 (0,97) a	0,01 (0,00)	1,78 (0,22)	3,24 (0,21)	0,01 (0,00)	3,34 (0,51)	1,67 (1,51)a
LT (µm)	228,33 (28,89)	152,63 (8,13)	138,08 (6,86)	125,22 (9,16)	169,99 (9,16)	162,85 (39,17)a	159,91 (7,33)	171,26 (21,79)	248,93 (8,12)	189,68 (6,31)	113,24 (6,06)	176,6 (46,23) a
AS (%)	16,78 (1,42)	12,97 (2,61)	10,80 (2,20)	38,25 (6,57)	15,30 (2,29)	18,82 (10,63)b	37,77 (3,74)	22,31 (1,27)	47,17 (4,35)	65,76 (6,47)	21,14 (2,05)	38,83 (17,35)a
P:S	1,19 (0,07)	1,14 (0,06)	1,02 (0,02)	0,99 (0,05)	0,69 (0,06)	1,0 (0,18)a	0,36 (0,04)	1,07 (0,15)	0,18 (0,01)	0,35 (0,02)	0,48 (0,07)	0,49 (0,32)b

Não foram encontradas correlações entre a SLA e comprimento do poro estomático, espessuras da epiderme abaxial e do parênquima esponjoso (Tab.4), quando foi considerado o conjunto de todas as espécies. Uma relação linear negativa foi observada entre SLA e densidade estomática, espessuras da cutícula da epiderme adaxial e abaxial e espessura do parênquima esponjoso, enquanto que AS% e SLA tiveram relação linear positiva. No entanto, a análise dos coeficientes de correlação do dossel e do sub-bosque separadamente indicou que a relação negativa entre SLA e densidade estomática é mais forte no dossel do que no sub-bosque (Tab. 4).

Tabela 4 Coeficientes de correlação de Pearson ($P < 0,05$) calculados entre SLA e as demais características anatômicas. SLA = área específica foliar, SD = densidade estomática, SL = comprimento do poro estomático, AdC = espessura da cutícula adaxial, AdE = espessura da epiderme adaxial, PM = espessura do parênquima paliçádico, SM = espessura do parênquima esponjoso, Abc = espessura da cutícula abaxial, AbE = espessura da epiderme abaxial, LT = espessura total, AS% = porcentagem relativa de ar no parênquima esponjoso, P:S = razão parênquima paliçádico:parênquima esponjoso.

	SLA		
	Geral	Dossel	Sub-bosque
SD	-0,70	-0,79	-0,57
SL	ns	ns	0,85
AdE	0,33	ns	ns
AdC	-0,53	ns	-0,60
AbC	-0,45	ns	0,58
PM	-0,43	-0,46	ns
SM	ns	-0,63	ns
AS%	0,55	0,66	ns
LT	-0,38	-0,56	ns

Além disso, o comprimento do poro estomático não teve correlação com SLA no dossel, mas foi fortemente correlacionada com SLA no sub-bosque. Os componentes do mesofilo, espessuras dos parênquimas paliçádico e esponjoso e AS% e espessura total estão linearmente relacionados com a SLA nas espécies do dossel, mas não no sub-bosque (Tab.4).

Discussão

O primeiro eixo da PCA, correlacionado principalmente com as variáveis densidade estomática, espessuras do parênquima esponjoso e da epiderme abaxial e AS%, refletiu o *trade-off* entre o uso eficiente da luz (espessura do parênquima esponjoso), transpiração (densidade estomática) e difusão dos gases (AS%), enquanto que no segundo eixo as variáveis SLA, espessuras total e do parênquima paliçádico indicaram a contribuição dos atributos relacionados com a alocação de biomassa nas folhas (SLA e espessura total) e eficiência fotossintética (espessura do parênquima paliçádico) para explicar a variação dos dados.

De modo geral, a distribuição das espécies em relação aos eixos da PCA produziu dois agrupamentos, um com as espécies do dossel, que apresentaram atributos mais próximos àqueles descritos para folhas de sol (menor SLA e maior espessura do parênquima paliçádico) e outro, com as espécies do sub-bosque, cujas características correspondem às das folhas de sombra (maior espessura do parênquima esponjoso e AS%). *Jacaranda micrantha* e *T. elegans* foram independentes desses grupos. O conjunto de características foliares de *C. tricona* foi mais similar às folhas de sol de modo que, no diagrama de dispersão da PCA, esta espécie aproxima-se mais do grupo de espécies do dossel.

A divergência das características morfo-anatômicas dessas espécies pode ser indicar uma maior adaptação aos micro-habitats formados no sub-bosque, nos quais a intensidade luminosa é maior, devido a descontinuidade entre as copas das árvores do dossel (Inácio & Jarenkow, 2008).

O valor médio de SLA verificado no sub-bosque foi significativamente maior do que no dossel e está de acordo com o descrito para plantas que se desenvolvem em ambientes com baixa disponibilidade de luz (DeWalt *et al.*, 2004). A SLA tem sido descrita como uma característica chave no espectro de variação da estrutura foliar em diversos ecossistemas (Reich *et al.* 1991) e, neste estudo, foi uma variável importante para explicar a variação dos dados, com forte correlação negativa com o segundo eixo da PCA.

Folhas com maior proporção de biomassa alocada no parênquima paliçádico, como nas árvores do dossel, têm geralmente menor SLA como resultado da maior compactação do mesofilo, aumentando a densidade foliar, enquanto que em ambientes sombreados, o maior valor da SLA é interpretado como uma estratégia para aumentar a eficiência na captura da luz com menor investimento em biomassa (Evans & Poorter, 2001; De Walt *et al.*, 2004).

A maior densidade estomática no dossel pode ser uma compensação à limitação imposta pelo tipo de organização do mesofilo, pois as folhas do dossel têm menor porcentagem de espaços intercelulares no parênquima esponjoso, indicando maior compactação. Essa maior compactação do mesofilo promove a máxima utilização da luz, porém cria uma resistência que limita a difusão dos gases (Dickson, 2000). Por outro lado, a resistência dos estômatos à difusão decresce com o aumento da densidade estomática (Peat & Fitter, 1994), o que, no caso das folhas das árvores do dossel, atua favorecendo as trocas gasosas.

Já nas espécies do sub-bosque, a presença de maiores espaços intercelulares permite trocas gasosas eficientes devido à maior área de superfície celular em contato com o ar (Dickson, 2000), a despeito da menor densidade estomática apresentada por essas folhas. Dessa forma, as plantas do sub-bosque aumentam a eficiência na captura de luz por meio da organização interna do parênquima clorofiliano sem afetar significativamente a espessura média quando comparadas às folhas do dossel.

O mesofilo frouxamente arranjado e a maior porcentagem de espaços intercelulares no parênquima esponjoso constituem uma estratégia para aumentar a distribuição da luz no interior das folhas (Vogelmann *et al.*, 1996), proporcionando às espécies fazerem uso mais eficiente da luz difusa no interior da floresta (Smith *et al.*, 1997). Nas folhas das plantas do sub-bosque, a ocorrência de um parênquima esponjoso mais espesso condicionou a menor razão espessura do parênquima paliçádico/esponjoso, enquanto que a maior AS% contribuiu para o maior valor da SLA.

A forte correlação positiva observada em nesse estudo entre a altura e a densidade estomática é consistente com resultados similares em árvores amazônicas (Camargo & Marengo, 2011). Essa correlação reflete a necessidade de um maior número de estômatos para sustentar a condução da água nas árvores, comparativamente com as plantas de menor porte encontradas no sub-bosque, considerando que a transpiração estomática é a principal força que determina a ascensão da água através do xilema (Hetherington & Woodward, 2003; Taiz & Zeiger, 2009). Conforme as árvores crescem, elas frequentemente experimentam um aumento da limitação hídrica relacionada principalmente com a mudança no

microambiente na copa (mais vento, menor umidade) e maior resistência hidráulica e gravitacional à ascensão de água no xilema (Ryan & Yoder, 1997).

A maior densidade estomática observada nas árvores do dossel, no presente estudo, implica em taxas de transpiração mais elevadas comparativamente com as espécies do sub-bosque, uma vez que não houve diferença significativa no diâmetro do ostíolo. Na vegetação de modo geral, a variação na densidade estomática é muito maior do que a variação na dimensão do ostíolo (Fitter & Hay, 2002) e plantas adaptadas ao sombreamento tendem a ter menor densidade estomática devido as condições microclimáticas (Peat & Fitter, 1994), que permitem que os estômatos fiquem abertos por mais tempo.

Algumas espécies avaliadas apresentaram características foliares distintas daquelas compartilhadas pelas demais espécies co-ocorrentes no mesmo ambiente, dossel ou sub-bosque. Por exemplo, características foliares similares àquelas de folhas de sombra observadas em *J. micrantha* podem ser atribuídas, em parte, ao hábito decíduo desta espécie, uma vez que a SLA é inversamente relacionada com o tempo de vida da folha (Reich *et al.*, 1999). *Gymnanthes concolor*, uma das mais típicas espécies do sub-bosque da floresta subtropical no sul do Brasil (Jarenkow & Waechter, 2001; Ruschel *et al.*, 2007), crescendo caracteristicamente em um ambiente sombreado, apresentou menor SLA, maiores espessuras total e da epiderme e da cutícula adaxial, características essas mais comuns em plantas de dossel.

Uma vez que os atributos funcionais relativos à história de vida das espécies, como a duração das folhas e o porte da planta, interagem com os atributos do ambiente nas comunidades naturais, diferentes combinações de características habilitando as espécies vegetais a sobreviver em uma mesma área são observadas

(Hallik *et al.*, 2009). Espécies com *designs* funcionais alternativos podem atingir ganhos de carbono similares e, diferentes *designs* funcionais conseqüentemente, criam um espectro de possibilidades de utilização dos recursos condicionando o tamanho do nicho de cada espécie de acordo com a disponibilidade de recursos, como a luz, por exemplo (Sterk *et al.*, 2011), contribuindo para a coexistência das espécies nos ecossistemas florestais, onde se observa um forte gradiente de luz condicionando a ocorrência das espécies.

Assim, as características morfo-anatômicas foliares se mostraram adequadas para discriminar a maioria das espécies de acordo com o estrato da floresta no qual ocorrem (dossel ou sub-bosque). Densidade estomática, espessura do parênquima paliçádico, espessura do parênquima esponjoso e porcentagem de espaços de ar no parênquima esponjoso são parâmetros importantes na determinação da área foliar específica e na separação morfológica das espécies de dossel e sub-bosque.

Agradecimentos

Ao CNPq pela bolsa Produtividade Científica à segunda autora (Processo no. 309386/2007-1) e à Universidade do Oeste de Santa Catarina (UNOESC) pelo apoio logístico na realização deste estudo.

Referências

- Camargo, M.A.B. & Marengo, R.A. 2011. Density, size and distribution of stomata in 35 rainforest tree species in Central Amazonia. *Acta Amazônica*, 41(2): 205-212.
- Dancey, C. & Reidy, J. 2006. *Estatística Sem Matemática para Psicologia: Usando SPSS para Windows*. Artmed, Porto Alegre. 608p.
- DeWalt, S.J.; Denslow, J.S. & Hamrick, J.L. 2004. Biomass allocation, growth, and photosynthesis of genotypes from native and introduced ranges of the tropical shrub *Clidemia hirta*. *Oecologia*, 138: 521–531.
- Dickson, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, San Diego. 451 p.
- Evans, J.R. & Poorter, H. 2001. Photosynthetic acclimatation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific foliar area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24: 755-767.
- Fitter, A.H. & Hay, R.K.M. 2002. *Environmental Physiology of Plants*. 3th. Ed. Academic Press, London. 355p.
- Givnish T.J. 1988. Adaptation to Sun and Shade: A Whole-plant Perspective. *Australian Journal of Plant Physiology*, 15: 63-92.
- Gratani, L.; Covone, F. & Larcher, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees*, 20: 549–558.
- Hallik L.; Niinemets Ü. & Wright I.J. 2009. Tolerance to shade and drought in relation to foliage structural and functional traits in temperate woody species. *New Phytologist*, 184:257-274.
- Hammer, Ø.; Harper, D.A.T. & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1):

9pp. http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm (acesso em 02.04.2012).

Hetherington, A.M. & Woodward, F.I. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424(21): 901-908.

Inácio, C.D. & Jarenkow, J.A. 2008. Relações entre a estrutura da sinúsia herbácea terrícola e a cobertura do dossel em floresta estacional no Sul do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 31(1):41-51.

Jarenkow, J.A.; Waechter, J.L. 2001. Composição, estrutura e relações florísticas do componente arbóreo de uma floresta estacional no Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 24(3): 263-272.

Klein, R.M. 1978. Mapa fitogeográfico do estado de Santa Catarina. *In: Reitz R (Org.) Flora Ilustrada Catarinense*. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí. p. 1-24.

Mantuano, D.G.; Barros, C.F. & Scarano, F.R. 2006. Leaf anatomy variation within and between three "restinga" populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. *Revista Brasileira de Botânica*, 29: 209-215.

McDonald, D. & Norton, D.A. 1992. Light environments in temperate New Zealand Podocarp Rainforest. *New Zealand Journal of Ecology*, 16(1): 15-22.

Montgomery, R.A. & Chazdon, R.L. 2001. Forest structure, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forest. *Ecology*, 82(10): 2707–2718.

Oguchi, R.; Hikosaka, K. & Hirose, T. 2003. Does the photosynthetic light-acclimation need change in leaf anatomy? *Plant, Cell and Environment*, 26: 505–512.

Oguchi, R.; Hikosaka, K.; Hiura, T. & Hirose, T. 2006. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. *Oecologia*, 149:571–582.

- Pandolfo C.; Braga H.J.; Silva Júnior V.P.; Massignam A.M.; Pereira E.S. & Thomé V.M.R. 2002. Atlas climatológico digital do Estado de Santa Catarina. Epagri, Florianópolis. (CD-ROM).
- Peat, H.J. & Fitter, A.H. A. 1994. A comparative study of the distribution and density of stomata in the British flora. *Biological Journal of the Linnean Society*, 52: 377-393.
- Raimundo M.G. 2003. Estudo do processo de criação de uma unidade de conservação no vale do Rio do Peixe, SC. 80p. Dissertação de Mestrado, Universidade Regional de Blumenau, Blumenau.
- Reich, P.B.; Uhl, C.; Walters, M.B. & Ellsworth, D.S. 1991. Leaf lifespan as a determinant of leaf structure and function among 23 amazonian tree species. *Oecologia*, 86:16-24.
- Rijkers, T.; Pons, T.L. & Bongers, F. 2000. The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, 14: 77-86.
- Rozendaal, D.M.A.; Hurtado, V.H. & Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology*, 20(2): 207-216.
- Ruschel, A.R.; Nodari, R.O. & Moerschbacher, B.M. 2007. Woody plant species richness in the Turvo State park, a large remnant of deciduous Atlantic forest, Brazil. *Biodiversity Conservation*, 16:1699–1714.
- Ryan, M.G. & Yoder, B.J. 1997. Hydraulic limits to tree height and tree growth. *Bioscience*, 47: 235-242.
- Smith W.; Vogelmann T.; DeLucia E.; Bell D. & Shepherd K. 1997. Leaf form and photosynthesis. *Bioscience*, 47: 785–793.

Stewart, G.R.; Gracia, C.A.; Hegarty, E.E. & Specht, R.L. 1990. Nitrate reductase activity and chlorophyll content in sun leaves of subtropical Australian closed-forest (rainforest) and open-forest communities. *Oecologia*, 82: 544-551.

Sterck, F.; Markesteijn, L.; Schieving, F. & Poorter, L. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(51): 20627–20632.

Taiz, L. & Zeiger, E. 2009. *Fisiologia vegetal*. 4.ed. Artmed, Porto Alegre. 820 p.

Vogelmann, T.C.; Nishio, J.N. & Smith, W.K. 1996. Leaves and light capture: light propagation and gradients of carbon fixation within leaves. *Trends in plant science*, 1(2): 65-70.

Werner, C.; Correia, O. & Beyschlag, W. 1999. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. *Acta Oecologica*, 20(1): 15-23.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As folhas das árvores da floresta subtropical do sul do Brasil exibiram variação significativa nos parâmetros avaliados no presente estudo.

Os pigmentos fotossintéticos, Cl_a , Cl_b e Cl_{tot} foram particularmente importantes para ilustrar essa variação, pois foi verificada a modificação das concentrações foliares desses pigmentos nos quatro períodos de coleta, indicando a aclimação das árvores às modificações sazonais do ambiente, embora tais modificações não sejam tão pronunciadas como aquelas descritas em ecossistemas fortemente estacionais.

A análise química do solo e das folhas permitiu concluir que as plantas crescendo na área de estudo não são submetidas a limitações nutricionais. Dessa forma, as diferenças observadas nas concentrações foliares de nutrientes e na eficiência no uso de nutrientes foram interpretadas como de caráter espécie-específico, refletindo diferentes estratégias para aquisição e uso dos elementos essenciais por espécies arbóreas que ocupam o mesmo sítio. A existência destas estratégias distintas para aquisição e uso dos recursos é determinante para que estas espécies possam coexistir no ambiente florestal.

A estrutura vertical da floresta determina a formação de um forte gradiente de luz condicionando a ocorrência das espécies. Nesse contexto, as características morfo-anatômicas foliares se mostraram adequadas para discriminar a maioria das espécies de acordo com o estrato da floresta no qual ocorrem (dossel ou sub-bosque). Entre as características avaliadas, a densidade estomática, a espessura do parênquima paliçádico, a espessura do parênquima esponjoso e a porcentagem de espaços de ar no parênquima esponjoso demonstraram ser parâmetros importantes

na determinação da área foliar específica e na separação morfológica das espécies de dossel e sub-bosque.

Nosso estudo demonstrou, que para essas espécies arbóreas, que crescem em um solo com disponibilidade de nutrientes e estão sujeitas a um ambiente sazonal, porém sem fortes extremos climáticos, as estratégias diferenciadas relativas à nutrição, fotossíntese e estrutura das folhas podem ser responsáveis pela sua coexistência. A determinação destes parâmetros fisiológicos e morfológicos, que refletem o estado das espécies nas condições atuais nos ecossistemas naturais, pode auxiliar na avaliação de possíveis alterações das florestas em cenários futuros afetados pelas atividades antropogênicas.

REFERÊNCIAS GERAIS

- CUI, M.; VOGELMANN, T.C.; SMITH, W.K. Chlorophyll and light gradients in sun and shade leaves of *Spinacia oleracea*. **Plant, Cell & Environment**, n.14 , v.5, p.493–500, 1991.
- DUQUESNAY, A.; DUPOUEY, J.J.; CLEMENT, A.; ULRICH, E.; LE TACON, F. Spatial and temporal variability of foliar mineral concentration in beech (*Fagus sylvatica*) stands in northeastern France. **Tree Physiology**, n.20, p.13-22, 2000.
- HANSEN, U.; FIEDLER, B.; RANK, B. Variation of pigment composition and antioxidative systems along the canopy light gradient in a mixed beech/oak forest: a comparative study on deciduous tree species differing in shade tolerance. **Trees**, n.16, p.354–364, 2002.
- KAPPELLE, M.; LEAL, M. E. Changes in leaf morphology and foliar nutrient status along a successional gradient in Costa Rican upper montane *Quercus* forest. **Biotropica**, n.28, p.331-344, 1996.
- KOZLOWSKI, T.T.; PALLARDY, S.G. **Growth Control in Woody Plants**. San Diego, Academic Press, 1997.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: Rima, 2000.
- LUYSSAERT, S.; SULKAVA, M.; RAITIOA, H.; HOLLMENB, J. Evaluation of forest nutrition based on large-scale foliar surveys: are nutrition profiles the way of the future? **Journal of Environment Monitoring**, n.6, v.2, p.160– 67, 2004.
- RAIMUNDO, M.G. **Estudo do processo de criação de uma unidade de conservação no vale do Rio do Peixe, SC**. (Dissertação). Universidade Regional de Blumenau, Blumenau, 2003.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 4.ed. Porto Alegre: Artmed, 2009.

WERNER C., CORREIA, O.; BEYSCHLAG, W. Two different strategies of Mediterranean macchia plants to avoid photoinhibitory damage by excessive radiation levels during summer drought. **Acta Oecologica**, n.20, p.15-35, 1999.

WOLKERSTORFER, S.V.; WONISCH, A.; STANKOVA T.; TSVETKOVA, N.; TAUSZ, M. Seasonal variations of gas exchange, photosynthetic pigments, and antioxidants in Turkey oak (*Quercus cerris* L.) and Hungarian oak (*Quercus frainetto* Ten.) of different age. **Trees**, n.25, p.1043–1052, 2011.

WRIGHT, I.J. LEISHMAN, M.R.; READ, C.; WESTOBY, M. Gradients of light availability and leaf traits with leaf age and canopy position in 28 Australian shrubs and trees **Functional Plant Biology**, n.33, p.407–419, 2006.