

ALESSANDRA MARA GOGOSZ

MORFOLOGIA FUNCIONAL DE PLÂNTULAS COMO INDICADOR FISIONÔMICO  
DA DINÂMICA DE REGENERAÇÃO DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA  
OMBRÓFILA MISTA, PARANÁ

Tese apresentada como requisito parcial à obtenção do grau de Doutor em Ecologia e Conservação, no Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.

Orientadora: Profa. Dra. Maria Regina Torres Boeger

Co-orientador: Prof. Dr. Antonio Carlos Nogueira

CURITIBA

2013



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 **Alessandra Mara Gogosz** 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, 28 de fevereiro de 2013.

BANCA EXAMINADORA:

Profª. Dra. Maria Regina Torres Boeger  
Orientadora e Presidente

Prof. Dr. Edmilson Bianchini  
Membro

Prof. Dr. Luiz Antonio de Souza  
Membro

Profª. Dra. Raquel Rejane Bonato Negrelle  
Membro

Profª. Dra. Yoshiko Saito Kuniyoshi  
Membro

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

Ao meu querido esposo  
Nelson, por tudo que ele  
representa para mim, dedico.

## AGRADECIMENTOS

Ao programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação por possibilitar a realização desse estudo.

À professora Maria Regina Torres Boeger pela confiança, amizade, orientação e apoio em todas as etapas deste trabalho.

Ao professor Antônio Carlos Nogueira e a professora Yoshiko Saito Kuniyoshi, pelo agradável convívio, amizade e aprendizado.

Aos professores do Curso de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação que contribuíram para que este estudo fosse realizado, especialmente à professora Márcia Marques pelas valiosas sugestões.

À professora Raquel Rejane Bonato Negrelle pela prática de docência, oportunidades e amizade.

Às professoras Erika Amano, Sandra Maria Alvarenga Gomes e Cleusa Bona pelo apoio e por disponibilizar o Laboratório de Botânica Estrutural, da UFPR.

Aos colegas do curso de Pós-Graduação, às amigas Suelen Santos Rego, Márcia Bundchen, Ana Paula Lang e Letícia Larcher, pela companhia, pelo apoio e incentivo.

À minha família pelo carinho e por sempre acreditar em mim.

Ao meu querido amor Nelson, pelo carinho, incentivo e contribuição em todas as etapas deste estudo.

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS</b> .....	v
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	vi
<b>RESUMO</b> .....	viii
<b>ABSTRACT</b> .....	ix
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	01
<b>ARTIGO 1 - MORFOLOGIA DE DIÁSPOROS E PLÂNTULAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA, NO ESTADO DO PARANÁ...</b>	04
<b>RESUMO</b> .....	04
<b>ABSTRACT</b> .....	05
<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	06
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	08
<b>3 RESULTADOS</b> .....	11
3.1 FRUTO .....	11
3.2 SEMENTE .....	12
3.3 PLÂNTULA .....	15
3.4 AGRUPAMENTO DAS ESPÉCIES .....	22
<b>4 DISCUSSÃO</b> .....	24
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	28
<b>ANEXOS</b> .....	33
<b>ARTIGO 2 - PADRÕES MORFOFUNCIONAIS DE PLÂNTULAS DA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA, ASSOCIADAS AOS GRUPOS ECOLÓGICOS</b> .....	36
<b>RESUMO</b> .....	36
<b>ABSTRACT</b> .....	37
<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	38
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	40
2.1 LOCAIS DE COLETA E BENEFICIAMENTO DOS FRUTO .....	40
2.2 BIOMETRIA DAS SEMENTES .....	41
2.3 ESTÁGIOS DE CRESCIMENTO E BIOMETRIA DAS PLÂNTULAS .....	41
2.4 ANÁLISE DOS DADOS .....	42
<b>3 RESULTADOS</b> .....	44
<b>4 DISCUSSÃO</b> .....	50

<b>REFERÊNCIAS</b> .....	54
ARTIGO 3 - ASPECTOS ESTRUTURAIS E ECOLÓGICOS DOS COTILÉDONES E EOFILOS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA, PARANÁ.....	58
<b>RESUMO</b> .....	58
<b>ABSTRACT</b> .....	59
<b>1 INTRODUÇÃO</b> .....	60
<b>2 MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	62
2.1 LOCAIS DE COLETA E ESPÉCIES .....	62
2.2 BENEFICIAMENTO DOS FRUTOS E MONTAGEM DO EXPERIMENTO ....	63
2.3 MORFOANATOMIA DOS COTILÉDONES E EOFILOS.....	63
2.4 ANÁLISES DE DADOS.....	64
<b>3 RESULTADOS</b> .....	66
<b>4 DISCUSSÃO</b> .....	77
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	84
<b>CONCLUSÃO GERAL</b> .....	90
<b>REFERÊNCIAS GERAIS</b> .....	92

## LISTA DE FIGURAS

### ARTIGO 1

FIGURA 1 - Morfologia das sementes de espécies de diferentes grupos sucesionais, da Floresta Ombrófila Mista .....	14
FIGURA 2 - Fases de desenvolvimento das plântulas de espécies pioneiras, da Floresta Ombrófila Mista .....	17
FIGURA 3 - Fases de desenvolvimento das plântulas de espécies secundárias iniciais, da Floresta Ombrófila Mista.....	18
FIGURA 4 - Fases de desenvolvimento das plântulas de espécies secundárias tardias, da Floresta Ombrófila Mista.....	19
FIGURA 5 - Análise de agrupamento, com base em ausência e presença de caracteres morfológicos dos frutos, das sementes e das plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista .....	22

### ARTIGO 2

FIGURA 1 - Estágios de desenvolvimento das plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista .....	45
FIGURA 2 - Análise de componentes principais das características morfológicas de espécies da Floresta Ombrófila Mista .....	48
FIGURA 3 - Análise de agrupamento de espécies da Floresta Ombrófila Mista....	49

### ARTIGO 3

FIGURA 1 - Anatomia do cotilédone de plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista em secção transversal .....	69
FIGURA 2 - Anatomia do eofilo de plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista em secção transversal.....	71
FIGURA 3 - Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos obtido por análise de componentes principais, a partir de características anatômicas do cotilédone (A) e do eofilo (B) de plântulas de grupos sucesionais distintos .....	74
FIGURA 4 - Análise de agrupamento, com base em ausência e presença de caracteres anatômicos do cotilédone e eofilo de espécies da Floresta Ombrófila Mista.....	75

## LISTA DE TABELAS

### ARTIGO 1

TABELA 1 - Espécies amostradas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná; período de frutificação; locais de coleta dos frutos e das sementes .....	10
TABELA 2 - Predominância dos caracteres morfológicos dos frutos e das sementes de grupos ecológicos distintos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.....	13
TABELA 3 - Predominância dos caracteres morfológicos das plântulas de grupos ecológicos distintos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.....	20
TABELA 4 - Caracterização morfológica de folhas adultas de espécie arbóreas de grupos ecológicos distintos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.....	20
TABELA 5 - Padrão de venação dos cotilédones e eofilos de espécies da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.....	21
TABELA 6 - Caracteres morfológicos das sementes, dos frutos e das plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.....	23

### ARTIGO 2

TABELA 1 - Espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos ocorrentes na Floresta Ombrófila Mista, Paraná.....	40
TABELA 2 - Valores médios e respectivos desvios-padrão das características morfológicas das sementes e das plântulas pertencentes a diferentes grupos ecológicos .....	45
TABELA 3 - Análise de Componentes Principais a partir de caracteres morfológicos de plântulas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná. Autovalores e porcentagem de explicação da variância total .....	47
TABELA 4 - Análise de Componentes Principais a partir de caracteres morfológicos de plântulas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná. Correlação entre as variáveis e os componentes principais.....	47

### ARTIGO 3

TABELA 1 - Relação das espécies selecionadas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.....	62
TABELA 2 - Valores médios e respectivos desvios-padrão das variáveis morfo - anatômicas dos cotilédones e eofilos dos grupos ecológicos distintos .....	67
TABELA 3 - Autovalores e porcentagem de explicação da variância total.....	73

TABELA 4 - Correlação entre as variáveis e os componentes principais..... 73

TABELA 5 - Características anatômicas dos cotilédones e eófilos de espécies arbóreas pertencentes a grupos ecológicos distintos de espécies da Floresta Ombrófila Mista ..... 76

## RESUMO

O estudo da morfologia e da funcionalidade das sementes e das plântulas permite compreender melhor os processos de estabelecimento das espécies, a dinâmica sucessional das comunidades vegetais, além de auxiliar nos estudos de regeneração. Dessa maneira, este estudo teve por objetivo analisar a morfologia de sementes e a morfoanatomia de plântulas, visando identificar possíveis padrões morfofuncionais em espécies, com diferentes estratégias de estabelecimento. Foram coletados frutos maduros de 18 espécies arbóreas pertencentes a três grupos ecológicos (pioneira, secundária inicial, secundária tardia) da Floresta Ombrófila Mista, no estado do Paraná. As sementes foram mensuradas e posteriormente semeadas para obtenção das plântulas, cujo desenvolvimento foi acompanhado até a expansão total do primeiro par de eofilos. Nessa fase, foi realizada a biometria das plântulas, assim como a anatomia e testes microquímicos dos cotilédones e eofilos. Também foram realizadas as descrição e ilustração das características morfológicas dos diásporos, das sementes e das plântulas. Para a comparação das médias utilizou-se o teste Tukey. Os dados foram submetidos à análise de componentes principais e de agrupamento. Em geral, as espécies pioneiras possuem diversas características que as diferem das secundárias tardias, especialmente às relacionadas ao tamanho das plântulas e das sementes, aos processos de dispersão, a presença de endosperma, a espessura dos tecidos foliares, a densidade estomática, a presença de tricomas nas plântulas, a alocação de recursos em parte aérea e o investimento da plântula em biomassa e área para interceptação da luz. Com relação à análise de agrupamento, foi possível constatar que as espécies pioneiras tendem a formar um grupo distinto ao das secundárias tardias. Porém, as secundárias iniciais estudadas estão distribuídas nesses dois grupos. As respostas morfológicas observadas podem implicar em diferentes estratégias de estabelecimento das plântulas no processo de sucessão. Em geral, observou-se um desenvolvimento inicial mais rápido das espécies pioneiras e secundárias iniciais, pouco dependentes dos recursos da semente, ao contrário das secundárias tardias, que contam com maior biomassa inicial, proveniente das reservas da semente, porém com desenvolvimento mais lento.

Palavras-chave: Grupos ecológicos. Sucessão florestal. Floresta com Araucária. Ecologia florestal.

## ABSTRACT

The study of the morphology and functionality of seeds and seedlings allows a better understanding of the processes of establishment of species, successional dynamics of plant communities, and regeneration. Thus, this study analyzes the morphology of seed and morphology and anatomy of seedlings in order to identify possible patterns in species with distinct morphofunctional strategies of establishment. Ripe fruits were collected from 18 tree species belonging to three groups successional (pioneer, early secondary, late secondary) of the Mixed Rain Forest, in the state of Paraná. The seeds were measured and subsequently sown to obtain seedlings, whose development was monitored until the total expansion of the first pair of eophylls. At that stage, the seedlings were submitted to biometry and the cotyledons and eophylls were characterized anatomically and by microchemical tests. Descriptions and illustrations of the morphological characteristics of seeds and seedlings are presented. To compare the averages we used the Tukey test. The dates were subjected to principal component analysis and cluster analysis. In general, pioneer species possess several characteristics that differ from the late secondary species, especially on those related to size of seedlings and seed dispersal, the presence of endosperm, leaf thickness, stomatal density, presence of trichomes on seedling, resource allocation, and investment in seedling biomass and area for light interception. Cluster analysis indicates that the pioneer species tend to form a distinct group of late secondary species. However, the initial secondary species are distributed between these two groups. The morphological responses observed may imply different strategies of seedling establishment in the succession process. In general, we observed a faster initial development of pioneer and early secondary species, less dependent of resources of the seed, unlike the late secondary species, which have higher initial biomass, from seed reserve, but slower development.

Keywords: Ecological grup. Forest sucession. Araucaria Forest. Ecology forest.

## INTRODUÇÃO GERAL

O estudo da estrutura das comunidades têm sido um dos principais objetivos da ecologia. Dentre as teorias que buscam compreender tal objetivo destacam-se a Teoria de Nicho e a Teoria Neutra. A primeira, postulada por Hutchinson (1957), refere-se às maneiras pelas quais a tolerância e a necessidade de um organismo interagem na definição de condições e recursos necessários a um indivíduo, a fim de compreender seu modo de vida. A segunda, por sua vez, postulada por Hubbell (2001), assume que todos os organismos apresentam uma equivalência ecológica dentro da comunidade, que todas as espécies da comunidade utilizam uma quantidade igual de recursos disponíveis e que a noção de nicho não é relevante. Tais teorias têm sido fundamentais para um melhor entendimento dos processos de sucessão das florestas.

A estrutura e composição das comunidades vegetais resultam da interação de uma série de fatores ecológicos, que mudam ao longo do tempo e do espaço. A complexidade dessas interações, somada ao conjunto de características genéticas de cada espécie, são decisivas para que estas passem a ocupar determinados nichos. Nesse processo, estão envolvidas as estratégias de estabelecimento das espécies, que por sua vez, são dependentes das características morfofuncionais dos frutos, das sementes e das plântulas. Além disso, as características das sementes influenciam em muitos aspectos da ecologia das espécies (SORIANO *et al.*, 2011). Essas também estão correlacionadas com o tamanho das plântulas, com as síndromes de dispersão e com as condições ambientais em que as espécies se estabelecem (MOLES *et al.*, 2005).

Garwood (1996) destaca que o crescimento das plântulas em ambientes específicos e sua habilidade de adaptação às variações ambientais dependem de uma complexa interação dos atributos morfológicos e fisiológicos de cada espécie. Dentre estes, destacam-se as dimensões dos órgãos, a alocação de biomassa e a composição dos tecidos foliares das plântulas.

Portanto, o estudo da morfologia das plântulas, dos frutos e das sementes, constitui-se em um trabalho preliminar da análise do ciclo de vida das plantas. Há necessidade de dispor-se do maior número possível de dados e informações sobre o ciclo biológico das espécies, na tentativa de compreender os mecanismos naturais de um ecossistema florestal, a dinâmica sucessional das comunidades vegetais e a

regeneração de florestas, bem como o reconhecimento das espécies da flora local (KUNIYOSHI, 1983).

As estratégias de estabelecimento das plantas refletem na estrutura da floresta, em sua distribuição e composição (PINA-RODRIGUES, COSTA e REIS, 1990). Em função disso, diversos autores têm classificado as espécies em grupos ecológicos distintos (BUDOWSKI, 1965; BAZZAZ, 1979; GARWOOD, 1983; FOSTER e JANSON, 1985; SWAINE e WHITMORE, 1988; PINA-RODRIGUES, COSTA e REIS, 1990; MACIEL *et al.*, 2003; SOUZA e VÁLIO, 2003).

Swaine e Whitmore (1988), por exemplo, propõem uma divisão das espécies em dois grupos: pioneiras e não pioneiras (estas equivalentes às secundárias tardias e iniciais). Segundo esses autores, pioneiras são as espécies que germinam e se desenvolvem em ambientes abertos, com grande quantidade de luz, enquanto que as não pioneiras, ou secundárias tardias, correspondem àquelas cujas sementes e plântulas podem germinar e se estabelecer na sombra. Destacam-se ainda as especialistas em pequenas clareiras, cujas sementes têm capacidade de germinar em condições de sombra ou baixa luminosidade, porém requerem luz para o seu estabelecimento. Estas, por sua vez, são denominadas secundárias iniciais (PINA-RODRIGUES, COSTA, REIS, 1990).

Considerando esses pressupostos, este estudo teve como objetivo geral analisar a morfologia de frutos, sementes e a morfoanatomia de plântulas de diversas espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Mista (floresta com araucária), visando identificar possíveis padrões morfofuncionais em espécies com diferentes estratégias de estabelecimento. Ênfase especial foi dada aos grupos ecológicos a que as espécies pertencem. Essa unidade fitogeográfica exibe rica biodiversidade. Sua denominação refere-se ao clima pluvial ombrófilo e à mistura de floras tropical (afro-brasileira) e temperada (austral-antártica-andina) (VELOSO, RANGEL-FILHO, LIMA, 1991; LEITE, 2002; RODERJAN *et al.*, 2002). A grande diversidade e complexidade ecológica da Floresta Ombrófila Mista implicam na necessidade de estudá-la detalhadamente. Dessa maneira, é essencial conhecer às características das formações que a compõe, considerando as funcionalidades das comunidades vegetais em sua interação com os fatores abióticos e com a ocupação humana. Portanto, estudos mais aprofundados da ecologia das espécies vegetais permitem um melhor entendimento da dinâmica sucessional e contribuem com estudos de regeneração.

O presente estudo foi organizado em três artigos. No primeiro, “Morfologia de sementes e plântulas de espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Mista, no estado do Paraná”, buscou-se caracterizar morfológicamente os frutos, as sementes e as plântulas, visando entender as estratégias de estabelecimento das espécies de diferentes grupos ecológicos. O segundo artigo, intitulado “Padrões morfofuncionais de plântulas da Floresta Ombrófila Mista, associadas aos grupos ecológicos”, de maneira geral, investigou se as plântulas de espécies pertencentes a diferentes grupos ecológicos têm padrões morfofuncionais diferenciados. Por fim, no terceiro artigo, “Aspectos estruturais e ecológicos dos cotilédones e eofilos de espécies arbóreas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná”, foram avaliadas as diferenças anatômicas e morfológicas dos cotilédones e eofilos, entre espécies de diferentes grupos ecológicos.

## ARTIGO 1

MORFOLOGIA DE DIÁSPOROS E PLÂNTULAS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA  
FLORESTA OMBRÓFILA MISTA, NO ESTADO DO PARANÁ**RESUMO**

Este estudo teve por objetivo caracterizar morfológicamente os frutos, as sementes e as plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista, visando entender as estratégias de estabelecimento de diferentes grupos ecológicos. Para tanto, frutos de 18 espécies arbóreas foram coletados, na região metropolitana de Curitiba, Paraná. Os caracteres morfológicos dos frutos e das sementes foram observados e ilustrados. Posteriormente, as sementes foram semeadas em substrato vermiculita e permaneceram em laboratório, até a fase de plântula. A temperatura variou de 22°C a 25°C, luminosidade  $347 \pm 55 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ , com fotoperíodo de 12 horas (com e sem luz) e a rega periódica foi realizada a cada dois dias. As plântulas foram observadas e ilustradas desde a emissão da radícula até a expansão total do primeiro par de eófilos. A maioria das espécies pioneiras tem frutos secos, deiscentes e com dispersão anemocórica, enquanto que nas secundárias tardias os frutos são carnosos, indeiscentes e tem dispersão zoocórica. Constatou-se nas espécies pioneiras a presença de estruturas adaptadas à dispersão anemocórica, como alas ou pappus. Nas sementes das secundárias tardias, ocorre arilo, estrutura atrativa para a dispersão por animais. Notou-se ainda que nas pioneiras as sementes são exalbuminosas, enquanto que na maioria das secundárias tardias, o tecido de reserva permanece presente na semente madura. A dispersão dos diásporos nas secundárias iniciais é variável (anemocórica, zoocórica), assim como a presença de estruturas que auxiliam nesse processo. Além disso, o endosperma nesse grupo pode ser conspícuo ou inconspícuo. Com relação às plântulas, observou-se que as pioneiras têm tricomas, cotilédones finos e foliáceos, enquanto que na maioria das secundárias tardias, os cotilédones embora foliáceos, são crassos, e em alguns casos também têm função de reserva. Não foi observada a presença de tricomas nesse grupo. As secundárias iniciais, por sua vez, têm cotilédones finos, foliáceos e podem ou não ter tricomas. A caracterização morfológica realizada dá subsídio à interpretação, no contexto da ecologia funcional, das diferentes estratégias de estabelecimento das espécies, além de contribuir no reconhecimento das espécies da flora local.

Palavras-chave: Grupos ecológicos. Estabelecimento. Morfologia funcional.

## ABSTRACT

This study characterized morphologically the fruits, seeds and seedlings of species of Araucaria Forest, with the objective to understand the strategies of establishing different successional groups. Therefore, fruits of 18 tree species were collected in Curitiba area, Paraná. The morphology of fruits and seeds were observed and illustrated. Then the seeds were sown in vermiculite and remained in the laboratory until the seedling stage. The temperature ranged from 22 ° C to 25 ° C, luminosity from  $347 \pm 55 \mu\text{mol}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{m}^{-2}$ , with a photoperiod of 12 hours (with and without light) and periodic watering was done every two days. The observations were followed in the radicle protrusion to full expansion of the first pair of eophylls. Most pioneer species have dried fruit, dehiscent and anemochoric, while in late secondary species have fleshy, indehiscent and fruits zoochorous dispersal. Pioneer species presented structures adapted to wind dispersal, such as wings or papuus. In seeds of late secondary species occurred aril, specialized structure for animal dispersal. The pioneer species have no endosperm or consumed during development of the embryo (seed unalbuminous), whereas most of the late secondary species the endosperm remains present in the mature seed. The dispersion of the seeds in the initial secondary species varies (anemochoric, zoochorous) and the presence of structures that aid this process. The seeds of pioneer species are unalbuminous, while in most secondary late species, the reserve tissue remains present in the mature seed. Furthermore, the endosperm of this group can be conspicuous or inconspicuous. The pioneer seedling have trichomes and thin foliaceous cotyledons, while late secondary species present foliaceous thicker cotyledons. In the late, also have been observed the presence reserve material in some species. Trichomes are absent on late secondary species. The initial secondary species have thin foliaceous cotyledons. Morphological characterization allows the interpretation of functional ecology, the different strategies of establishment of species, and contributes in the recognition of species of local flora.

Key-words: Succession groups. Establishment. Functional morphology.

## 1 INTRODUÇÃO

A sobrevivência e o estabelecimento das plântulas são fatores críticos para as espécies arbóreas, pois essas são mais vulneráveis às diversas variações ambientais, além da competição e da predação (LECK, SIMPSON e PARKER, 2008). Neste contexto, a probabilidade de uma plântula se estabelecer com sucesso, originando um indivíduo adulto é considerada pequena (LECK e SIMPSON, 1994; SIMPSON, LECK e PARKER, 1985; KITAJIMA, 2007). Os aspectos relacionados às síndromes de dispersão e as características morfológicas das sementes e dos frutos influenciam no estabelecimento e sobrevivência das plântulas (MOLES *et al.*, 2005).

Em diversos estudos têm-se analisado os aspectos morfológicos e funcionais das sementes e das plântulas (BURGER, 1972; VOGEL, 1980; GARWOOD, 1996; KITAJIMA, 1996; WRIGHT *et al.*, 2000; IBARRA-MANRÍQUEZ, RAMOS, OYAMA, 2001; RESSEL *et al.*, 2004; KITAJIMA e MYERS, 2008; MOLES e LEISHMAN, 2008, entre outros). Porém, esses estudos são relativamente escassos, quando se trata de espécies da flora brasileira, especialmente da Floresta com Araucária.

Assim como ocorreu com a maior parte da vegetação do sul do Brasil, a Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária) foi muito explorada, restando pouquíssimos remanescentes de floresta secundária, levando a redução significativa de sua biodiversidade (IPARDES, 2012). Dentre os estudos que contribuem para o conhecimento das plântulas dessa unidade fitogeográfica citam-se Kuniyoshi (1983), Roderjan (1983), Beltrati *et al.* (1985); Souza (2008); Cosmo *et al.* (2009); Cosmo *et al.* (2010); Gogosz, *et al.* (2010); Rego *et al.* (2011). No entanto, esses estudos têm enfoque mais morfológico e descritivo, com carência de estudos que abordem aspectos ecológicos das plântulas.

O conhecimento da morfologia dos frutos, das sementes e das plântulas é essencial para compreender o ciclo de vida das espécies vegetais, a identificação das espécies, assim como auxilia nos estudos de regeneração de áreas naturais (KUNIYOSHI, 1983). As variações na morfologia e anatomia da semente, como a textura e cor do tegumento, organização do embrião e tipo de endosperma, bem como a forma e as dimensões da semente, podem estar relacionadas às estratégias de dispersão e de germinação das espécies vegetais (PAOLI, 2006). Moles *et al.* (2005) destacam que as dimensões das sementes influenciam no desenvolvimento

das espécies, estando relacionadas às condições ambientais em que as plântulas se estabelecem.

Além disso, a descrição e ilustração de caracteres morfológicos de sementes e plântulas são úteis para o conhecimento de uma fase pouco estudada do desenvolvimento das espécies florestais nativas (KUNIYOSHI, 1983).

Considerando esses pressupostos, neste estudo propôs-se verificar se *i*: as características morfológicas dos diásporos e das plântulas de grupos ecológicos distintos da Floresta Ombrófila Mista estão relacionadas às estratégias de estabelecimento das espécies; *ii*: os padrões morfológicos dos eofilos se repetem nas folhas adultas.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

Frutos maduros de 18 espécies arbóreas (sete ou mais matrizes), de grupos ecológicos distintos foram coletados entre 2009 e 2011, na região metropolitana de Curitiba, Paraná, em remanescentes da Floresta Ombrófila Mista (TABELA 1). Nessa região, ocorre clima subtropical úmido mesotérmico (Cfb de Koeppen), com verões frescos e invernos com geadas frequentes. A temperatura média anual é de 18° C, com alguns meses mais frios, com médias inferiores aos 15° C e a precipitação média anual varia de 1400 a 1600 mm (MAACK, 1981; IBGE, 1997; VIEIRA, 2011).

Para a classificação das espécies em grupos ecológicos foram utilizados os parâmetros citados por Piñ-Rodrigues, Costa, Reis (1990), além dos estudos de Alves e Metzger (2006), Grings e Brack (2009) e Barbieri e Heiden (2009).

Os frutos secos deiscentes foram deixados em ambiente aberto, até sua completa abertura. Posteriormente, as sementes foram retiradas manualmente. Dos frutos carnosos, as sementes foram extraídas manualmente e secas em laboratório durante 24 horas, em temperatura ambiente.

Cinquenta unidades foram selecionadas aleatoriamente, de cinco a dez indivíduos por espécie, para observação e caracterização dos aspectos externos dos frutos e das sementes. A descrição e as ilustrações morfológicas foram realizadas a olho nu e com auxílio de microscópio estereoscópico, utilizando-se paquímetro digital para a obtenção das dimensões. Realizaram-se secções transversais e longitudinais das sementes, tendo sido analisados as seguintes características: forma da semente, presença ou ausência de tecidos de reserva, consistência do tegumento, presença de excrescências (ala, arilo, opérculo, etc.) e forma do embrião.

A definição de plântula foi estabelecida seguindo os critérios de Souza (2003), que compreende a fase entre a emissão da raiz primária até a formação da primeira folha ou eofilo. Visando a análise morfológica das plântulas, cerca de 500 sementes por espécie de diferentes indivíduos foram plantadas em bandejas plásticas, contendo vermiculita como substrato. As sementes permaneceram sob temperatura, variando entre 22° C a 26° C, luminosidade de  $347 \pm 55 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ , com fotoperíodo de 12 horas (com e sem luz) e rega periódica a cada dois dias. Foram coletadas 10 plântulas de cada espécie e analisadas as características relacionadas aos

cotilédones e eofilos como: a filotaxia, a forma, o tipo (simples ou composto), a margem, o tipo de venação, a presença ou ausência de tricomas e de estípulas. Para isso, foi utilizado a classificação de Hickey (1979). O desenvolvimento das plântulas, desde a protrusão da raiz até a emissão do primeiro par de eofilos foi acompanhado para todas as espécies.

As descrições morfológicas dos frutos e das sementes foram realizadas com base nos estudos de Kuniyoshi (1983), Spjut (1994) e Barroso *et al.* (1999). Como apoio a caracterização morfológica da plântula foram consultados os estudos de Vogel (1980) e Souza (2003). A observação e ilustração morfológica das plântulas foram realizadas com o auxílio de microscópio estereoscópico.

Para avaliar o grau de similaridade entre as espécies de grupos ecológicos distintos, foi realizada uma análise de agrupamento (*Cluster analysis*), com base em ausência (-) ou presença (+) de caracteres, utilizando-se o método *Ward's* como algoritmo. Os caracteres avaliados foram: tipo de dispersão, consistência dos frutos, apêndices epidérmicos ou excrescências na semente, tecido de reserva na semente e ocorrência de tricomas nas plântulas. Foram consideradas significativas as análises com índice cofenético superior a 0,7. A análise de agrupamento foi realizada com o auxílio do programa Past, versão 1.34 (HAMMER *et al.*, 2001).

TABELA 1 - Espécies amostradas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná; período de frutificação; locais de coleta dos frutos e das sementes.

<b>Espécie</b>	<b>Família</b>	<b>G.S</b>	<b>Frutificação</b>	<b>UTM</b>	<b>altitude</b>
<i>Clethra scabra</i> Loisel.	Clethraceae	pi	mar-abr	22 J 647910.00 m E / 7181050.00 m S	940 m
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	Asteraceae	pi	jan-fev	22 J 647699.00 m E / 7181384.00 m S	933 m
<i>Lamanonia speciosa</i> (Cambress.) L.B.Sm.	Cunoniaceae	pi	jun-ago	22 J 648043.00 m E / 7182042.00 m S	933 m
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Anacardiaceae	pi	jan-mai	22 J 645825.00 m E / 7196736.00 m S	934 m
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Malvaceae	pi	mai-jul	22 J 677025.00 m E / 7184359.00 m S	923 m
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	si	set-dez	22 J 677088.00 m E / 7184247.00 m S	914 m
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	si	jul-ago	22 J 655565.00 m E / 7184344.00 m S	929 m
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	Lythraceae	si	abr-out	22 J 645848.00 m E / 7196752.00 m S	939 m
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Myrtaceae	si	mar-abr	22 J 645744.00 m E / 7196745.00 m S	928 m
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.Sm. & R.J. Downs	Euphorbiaceae	si	dez-jan	22 J 654409.00 m E / 7184919.00 m S	902 m
<i>Handroanthus albus</i> (Cham.) Mattos	Bignoniaceae	si	out-nov	22 J 647997.00 m E / 7181458.00 m S	947 m
<i>Allophylus edulis</i> Niederl.	Sapindaceae	st	nov-dez	22 J 654409.00 m E / 7184919.00 m S	902 m
<i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.	Aquifoliaceae	st	jan-abr	22 J 655565.00 m E / 7184344.00 m S	929 m
<i>Mollinedia clavigera</i> Tul.	Monimiaceae	st	mar-abr	22 J 677035.00 m E / 7184311.00 m S	922 m
<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	Rubiaceae	st	set-mai	22 J 648329.00 m E / 7181527.00 m S	957 m
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg	Myrtaceae	st	nov-dez	22 J 645728.00 m E / 7196761.00 m S	928 m
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Salicaceae	st	jan-fev	22 J 645745.69 m E / 719696767.67 m S	930 m
<i>Capsicodendron dinisii</i> (Schwacke) Occhiani	Canellaceae	st	dez- jan	22 J 645921.22 m E / 7196769.16 m S	949 m

G.S: grupo ecológico (pi; pioneira; si: secundária inicial; st: secundária tardia).

### 3 RESULTADOS

#### 3.1 FRUTO

Em geral, o fruto das espécies pioneiras é do tipo cápsula lenhosa deiscente, e a unidade de dispersão é a semente. Apenas *Gochnatia polymorpha* tem fruto do tipo cipsela e *Schinus terebinthifolius* do tipo drupa indeiscente, com a unidade de dispersão constituída pelo pericarpo mais a semente. As sementes das espécies pioneiras têm dispersão anemocórica, exceto em *S. terebinthifolius*, que tem dispersão zoocórica e anemocórica. As sementes anemocóricas possuem alas e/ou pappus. A maioria das espécies secundárias iniciais também têm frutos do tipo cápsula, com exceção de *Psidium cattleianum* (baga).

Com relação à deiscência, todos os frutos das espécies secundárias iniciais se abrem na maturidade, com exceção do fruto de *P. cattleianum* que é indeiscente. Os diásporos de todas as secundárias iniciais são constituídos apenas pela semente. Entretanto, os mecanismos de dispersão das espécies desse grupo são variáveis, uma vez que em *Cedrela fissilis*, *Lafoensia pacari* e *T. alba*, a dispersão é anemocórica, enquanto que em *Casearia sylvestris* e *P. cattleianum* é zoocórica. *Sebastiania commersoniana*, por sua vez, tem dispersão primária autocórica (balistocórica) e secundária hidrocórica e zoocórica.

Com relação às espécies secundárias tardias, ao contrário das pioneiras, a maioria dos frutos é indeiscente, classificados como drupa ou baga. Apenas *Casearia decandra* possui fruto deiscente, classificados como cápsula loculicida. Nesse grupo, a unidade de dispersão pode ser constituída pelo pericarpo, endocarpo mais a semente (*Allophylus edulis*, *Ilex paraguariensis*, *Psychotria suterella*) ou apenas pela semente (*Mollinedia clavigera*, *Campomanesia xanthocarpa*, *C. decandra* e *Capsicodendron dinisii*). Ao contrário das pioneiras, nas secundárias tardias, os diásporos têm dispersão zoocórica (TABELA 2).

### 3.2 SEMENTE

As sementes da maioria das espécies pioneiras têm formato elipsoide, com tegumento membranáceo, exceto em *S. terebinthifolius*, que é reniforme, e *G. polymorpha* que é linear, com tegumento cartáceo. Nesse grupo, o tecido de reserva é ausente ou ocorre em pouca quantidade. Nas pioneiras, as sementes possuem apêndices epidérmicos que auxiliam no processo de dispersão (anemocórica), dentre estas se destacam as alas (ou asas) e papus piloso. Em geral, o embrião das espécies pioneiras é espatulado, com exceção de *G. polymorpha* que tem embrião linear (TABELA 2, FIGURA 1 e ANEXO 1).

No grupo das espécies secundárias iniciais, as sementes variam entre elipsoides, ovoides, globosas, até obovadas. Os tegumentos podem ser membranáceos, cartáceos e coriáceos. Nesse grupo, o tecido de reserva é inconspícuo, exceto em *C. sylvestris* e *S. commersoniana*. As secundárias iniciais possuem diversos tipos de excrescências, que auxiliam na dispersão tanto pelo vento quanto por animais, como o arilo carnoso, a carúncula e as alas. Neste grupo predomina o embrião espatulado, com exceção de *P. cattleianum*, que é pimentóide e em *T. alba* que é cordiforme (TABELA 2, FIGURA 1 e ANEXO 1).

Nas espécies secundárias tardias, a semente é elipsoide, exceto em *A. edulis*, que possui semente ovoide, e em *C. dinisii*, que tem semente reniforme. Ao contrário do que se observa nas espécies pioneiras, na maioria das secundárias tardias, o tecido de reserva é concentrado, com exceção de *A. edulis* e *C. xanthocarpa*, que possuem sementes exalbuminosas. Ainda nesse grupo, ocorrem tegumentos da semente com consistência membranácea ou cartácea. Em *C. decandra*, espécie secundária tardia, ocorre excrescência, que auxilia apenas na dispersão zoocórica, como arilo. O embrião pode ser do tipo plicado, globoso, espatulado, pimentoide ou pandurado (TABELA 2, FIGURA 1 e ANEXO 1).

TABELA 2 - Predominância dos caracteres morfológicos dos frutos e das sementes de grupos ecológicos distintos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

Grupo ecológico	Consistência	Fruto		Tecido de reserva	Semente		Embrião	Figura
		Classificação	Dispersão		Tegumento	Estruturas	Tipo/forma	
<b>Pioneira</b>	seco	variável	anemocórica	inconspícuo	membranáceo cartáceo	ala papus	espatulado	1 A - E
<b>Secundária inicial</b>	seco	cápsula	variável	conspícuo inconspícuo	membranáceo cartáceo	variável	espatulado	1 F - K
<b>Secundária tardia</b>	caroso	pirênio baga	zoocórica	conspícuo inconspícuo	membranáceo cartáceo	arilo glândulas	variável	1 L - R

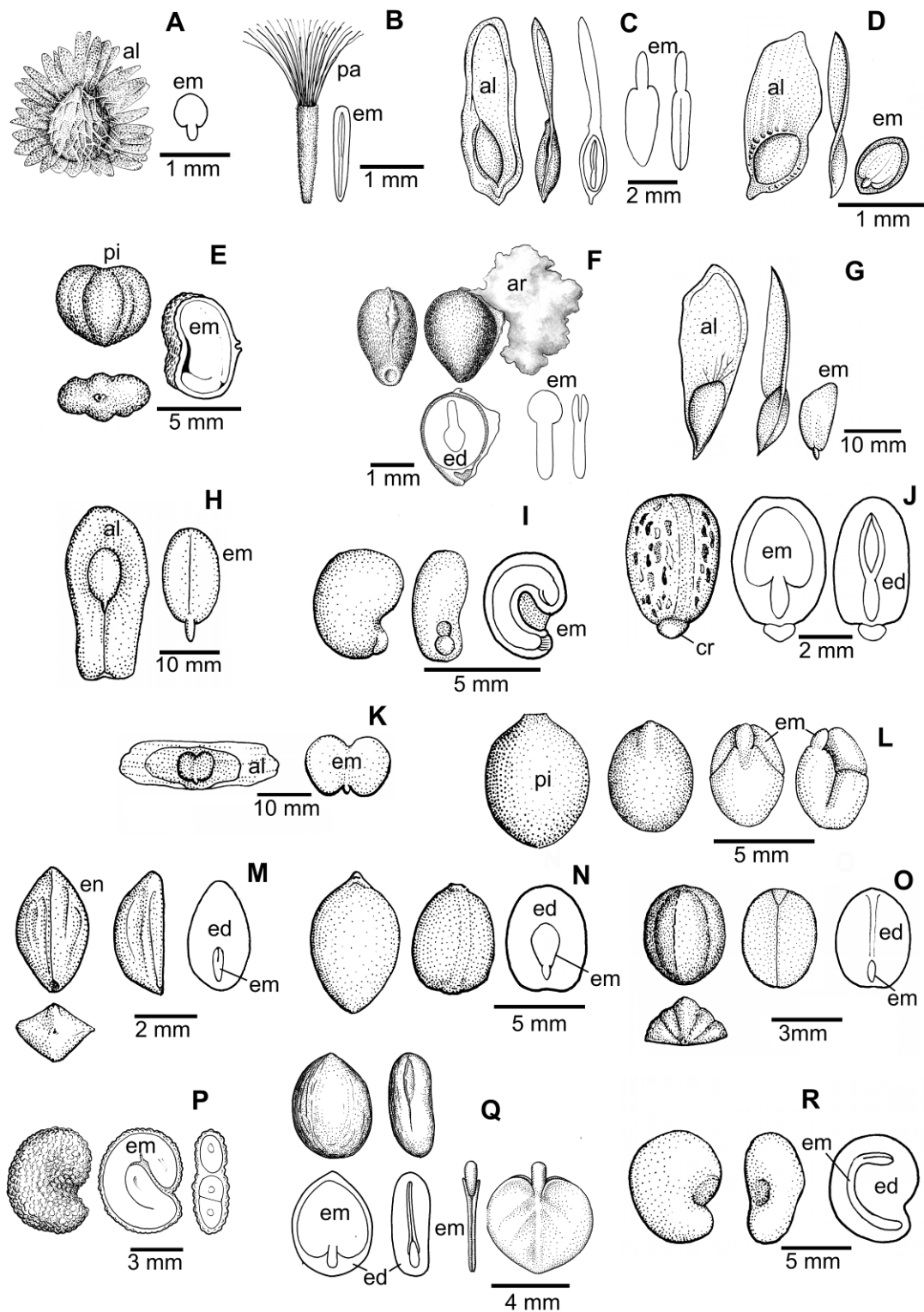


Figura 1 - Morfologia das sementes de espécies de diferentes grupos ecológicos, da Floresta Ombrófila Mista. A: *Clethra scabra*; B: *Gochnatia polymorpha*; C: *Lamanonia speciosa*; D: *Luehea divaricata*; E: *Schinus terebinthifolius*; F: *Casearia sylvestris*; G: *Cedrela fissilis*; H: *Lafoensia pacari*; I: *Psidium cattleianum*; J: *Sebastiania commersoniana*; K: *Handroanthus albus*; L: *Allophylus edulis*; M: *Ilex paraguariensis*; N: *Mollinedia clavigera*; O: *Psychotria suterella*; P: *Campomanesia xanthocarpa*; Q: *Casearia decandra*; R: *Capsicodendron dinisii*. (A - E: pioneiras; F - K: secundárias iniciais; L - R: secundárias tardias). (al: ala; ar: arilo; cr: carúncula; ed: endosperma; em: embrião; pa: papus; pi: pirênio). Ilustrações: Cosmo e Gogosz.

### 3.3 PLÂNTULA

As plântulas de todos os grupos ecológicos estudados são fanerocotiledonares, com desenvolvimento epígeo e cotilédones foliáceos. As características morfológicas (FIGURAS 2, 3 e 4) das plântulas são descritas na TABELA 3 e no ANEXO 2. Em geral, a maioria das espécies pioneiras tem tricomas nos eofilos, enquanto que tal característica não está presente nas secundárias tardias. Dentre as espécies secundárias iniciais, destacam-se *Luehea divaricata* e *T. alba* que possuem tricomas nos eofilos. As espécies pioneiras têm cotilédones finos (membranáceos), contrastando com as secundárias tardias, os quais tendem a ser mais espessos, especialmente em *A. edulis*. Nesta espécie, embora os cotilédones sejam fotossintetizantes, também exercem a função de reserva.

Na maioria das espécies secundárias tardias, os cotilédones permanecem por um longo período presos no interior da semente, exercendo a função haustorial. Com relação ao tamanho das plântulas, as espécies pioneiras tendem a ser menores do que as espécies secundárias tardias, enquanto que nas secundárias iniciais ocorrem plântulas de tamanho variáveis (FIGURAS 2, 3 e 4). As plântulas das espécies pioneiras têm um desenvolvimento mais rápido, em relação às plântulas das espécies secundárias tardias.

Nota-se que nas espécies pioneiras predominam eofilos com forma elíptica, filotaxia alterna, limbo simples e margem serreada. Já nas secundárias tardias, a forma dos eofilos é bastante variável, a filotaxia é alterna ou oposta, o limbo é simples ou composto e a margem inteira ou serrada. Nas secundárias iniciais, por sua vez, predominam eofilos com forma elíptica ou lanceolada, filotaxia oposta, limbo simples ou composto e margem inteira ou serreada (TABELAS 3 e 4; ANEXOS 2 e 3). Com relação à venação dos cotilédones e eofilos, nota-se que predominam o tipo pinada camptódroma na maioria das espécies estudadas, com poucas exceções dentro dos grupos (TABELA 5).

Também é possível notar que alguns padrões morfológicos observados nos eofilos tendem a se repetir nas folhas adultas, como por exemplo, a forma, a filotaxia, a margem, a nervação e os tricomas (TABELAS 3, 4 e 5; ANEXOS 2 e 3). Por outro lado, a textura dos eofilos não corresponde necessariamente ao padrão típico das folhas adultas. Por exemplo, em diversas espécies o eofilo é

membranáceo e o nomofilo<sup>1</sup> é cartáceo (*Lamanonia speciosa*, *L. divaricata*, *S. commersoniana*, *A. edulis*, *M. clavigera*, *P. suterella*, *C. xanthocarpa*, *C. decandra*, *C. dinisii*). Em outras, o eofilo é membranáceo e o nomofilo é coriáceo (*Clethra scabra*, *G. polymorpha*; *S. terebinthifolius*, *C. sylvestris*, *C. fissilis*, *L. pacari*, *P. cattleianum*, *T. alba*, *I. paraguariensis*) (TABELAS 3 e 4; ANEXOS 2 e 3).

---

<sup>1</sup> Os nomofilos são as folhas adultas da planta, em contraposição àquelas que ocorrem no estado juvenil (SOUZA, 2003).

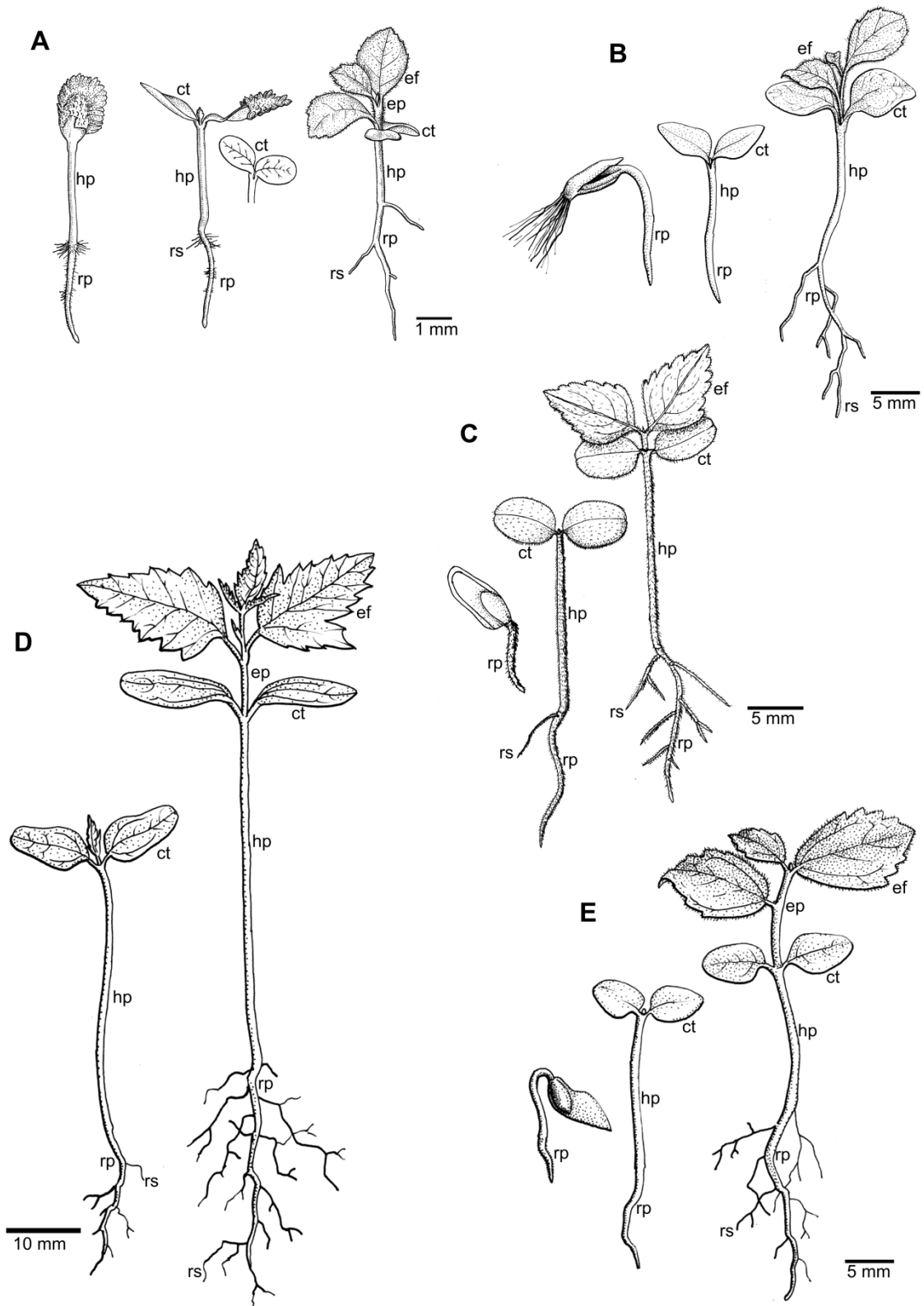


FIGURA 2 - Fases de desenvolvimento das plântulas de espécies pioneiras, da Floresta Ombrófila Mista. A: *Clethra scabra*; B: *Gochnatia polymorpha*; C: *Lamanonia speciosa*; D: *Schinus terebinthifolius*; E: *Luehea divaricata*. ct: cotilédone; ef: eofilo; hp: hipocótilo; rp: raiz primária; rs: raiz secundária. Ilustrações: Cosmo e Gogosz.

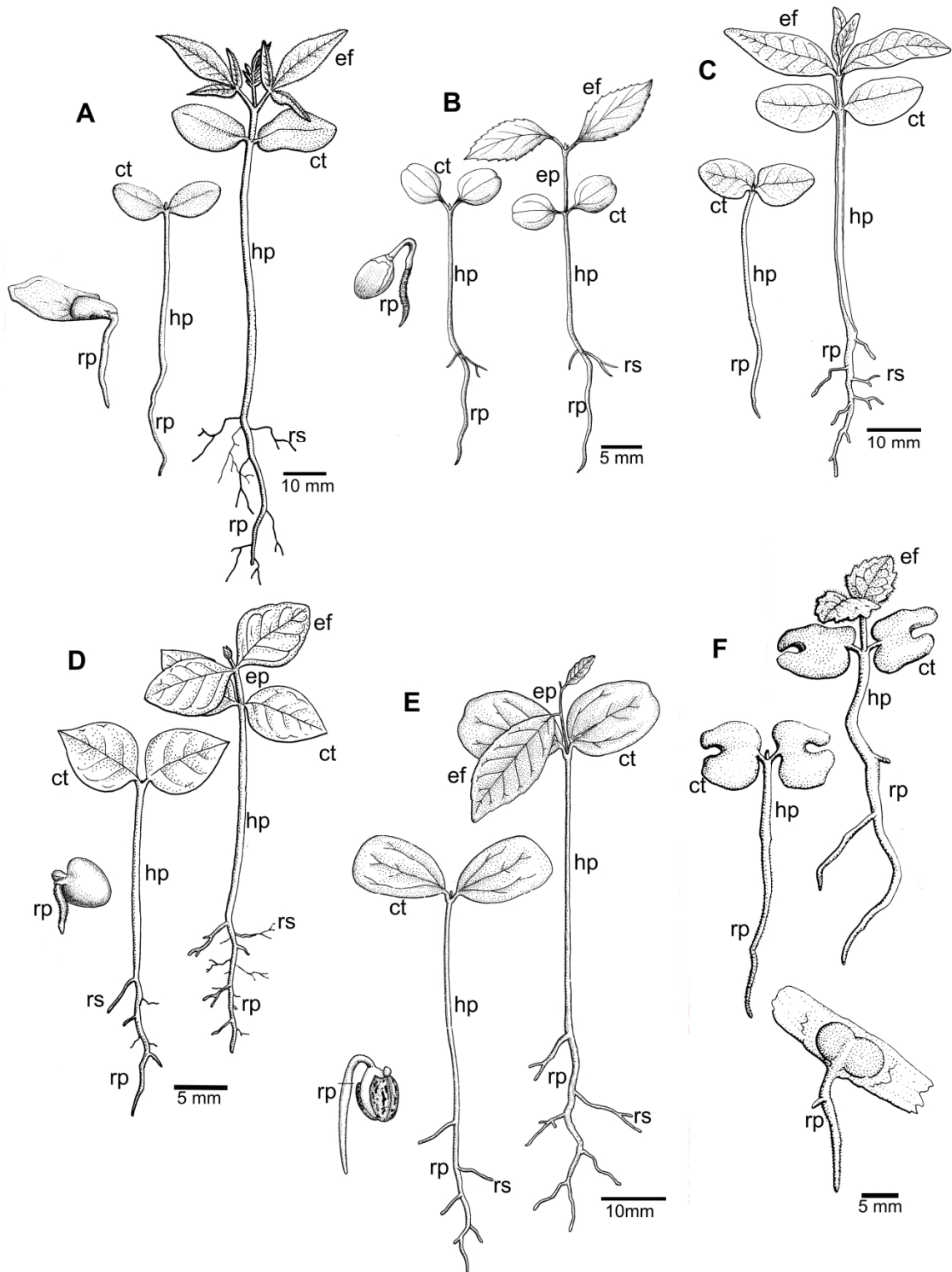


FIGURA 3 - Fases de desenvolvimento das plântulas de espécies secundárias iniciais, da Floresta Ombrófila Mista. A: *Casearia sylvestris*; B: *Cedrela fissilis*; C: *Lafoesia pacari*; D: *Psidium cattleianum*; E *Sebastiania commersoniana*; F: *Handroanthus albus*. ct: cotilédone; ef: eofilo; hp: hipocótilo; rp: raiz primária; rs: raiz secundária. Ilustrações: Cosmo e Gogosz.

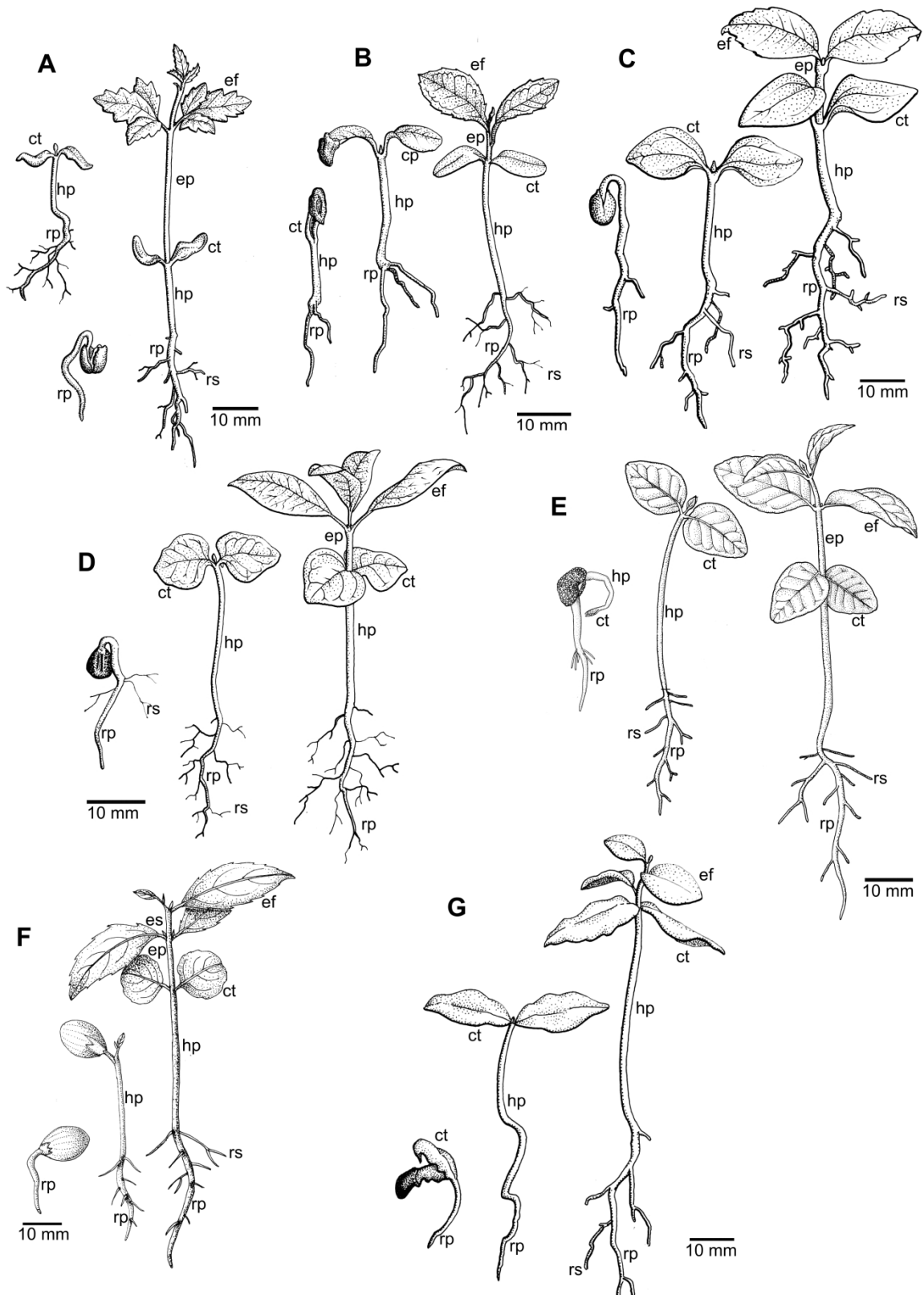


FIGURA 4 - Fases de desenvolvimento das plântulas de espécies secundárias tardias, da Floresta Ombrófila Mista. A: *Allophylus edulis*; B: *Ilex paraguariensis*; C: *Mollinedia clavigera*; D: *Psychotria suterella*; E: *Campomanesia xanthocarpa*; F: *Casearia decandra*; G: *Capsicodendron dinisii*. ct: cotilédone; ef: eofilo; es: estípula; hp: hipocótilo; rp: raiz primária; rs: raiz secundária. Ilustrações: Cosmo e Gogosz.

TABELA 3 - Predominância dos caracteres morfológicos das plântulas de grupos ecológicos distintos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

Grupo ecológico	Cotilédone			Eofilo						Figura
	Forma	Textura	Tricomas	Forma	Filotaxia	Textura	Limbo	Margem	Tricoma	
<b>Pioneira</b>	elíptica ovada	membranáceo	ausente presente	elíptica	alterna	membranáceo	simples	serreada	presente	2 A - E
<b>Secundária inicial</b>	variável	membranáceo	ausente	elíptica lanceolada	oposta	membranáceo	simples composto	inteira serreada	presente ausente	3 A - F
<b>Secundária tardia</b>	variável	cartáceo membranáceo	ausente	variável	alterna oposta	membranáceo	simples composto	serreada inteira	ausente	4 A - G

TABELA 4 - Caracterização morfológica de folhas adultas de espécies arbóreas de grupos ecológicos distintos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

Grupo ecológico	Forma	Filotaxia	Limbo	Margem	Textura	Tricoma	Venação
<b>Pioneira</b>	elíptica	alterna	simples composta	serreada	cartácea coriácea	presente	pinada camptódroma
<b>Secundária inicial</b>	variável	alterna oposta	simples composta	inteira serreada	coriácea	presente ausente	pinada camptódroma
<b>Secundária tardia</b>	elíptica obovada	alterna oposta	simples composta	inteira serreada	cartácea	ausente	pinada camptódroma

Informações obtidas a partir observações de campo e revisão bibliográfica (MARCHIORI, 2000; RAMOS *et al.*, 2008 e SILVEIRA, 2009).

TABELA 5 - Padrão de venação dos cotilédones e eofilos de espécies da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

<b>Espécie</b>	<b>G. s.</b>	<b>Cotilédone</b>	<b>Eofilo</b>
<i>Clethra scabra</i>	pi	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Gochnatia polymorpha</i>	pi	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Lamanonia speciosa</i>	pi	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Schinus terebinthifolius</i>	pi	pinada craspedódroma	pinada craspedódroma
<i>Luehea divaricata</i>	pi	actinódroma suprabasal	actinódroma suprabasal
<i>Casearia sylvestris</i>	si	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Cedrela fissilis</i>	si	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Lafoensia pacari</i>	si	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Psidium cattleianum</i>	si	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Sebastiania commersoniana</i>	si	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Tabebuia alba</i>	si	pinada hipofódroma	pinada camptódroma
<i>Allophylus edulis</i>	st	pinada hipofódroma	pinada craspedódroma
<i>Ilex paraguariensis</i>	st	pinada hipofódroma	pinada camptódroma
<i>Mollinedia clavigera</i>	st	actinódroma basal	pinada camptódroma
<i>Psychotria suterella</i>	st	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	st	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Casearia decandra</i>	st	pinada camptódroma	pinada camptódroma
<i>Capsicodendron dinisii</i>	st	pinada camptódroma	pinada camptódroma

G.s.: grupo sucessiona; pi: pioneira; si: secundária inicial; st: secundária tardia.

### 3.4 AGRUPAMENTO DAS ESPÉCIES

Considerando a análise de agrupamento, com base nos principais caracteres qualitativos observados, observa-se a formação de dois grupos distintos. O primeiro é formado pelas espécies pioneiras, exceto *S. terebinthifolius*, e por algumas espécies secundárias iniciais (*T. alba*, *L. pacari* e *C. sylvestris*). O segundo grupo, por sua vez, é formado pelas espécies secundárias tardias e algumas secundárias iniciais (*P. cattleianum*, *C. fissilis* e *S. commersoniana*) (FIGURA 5 e TABELA 6).

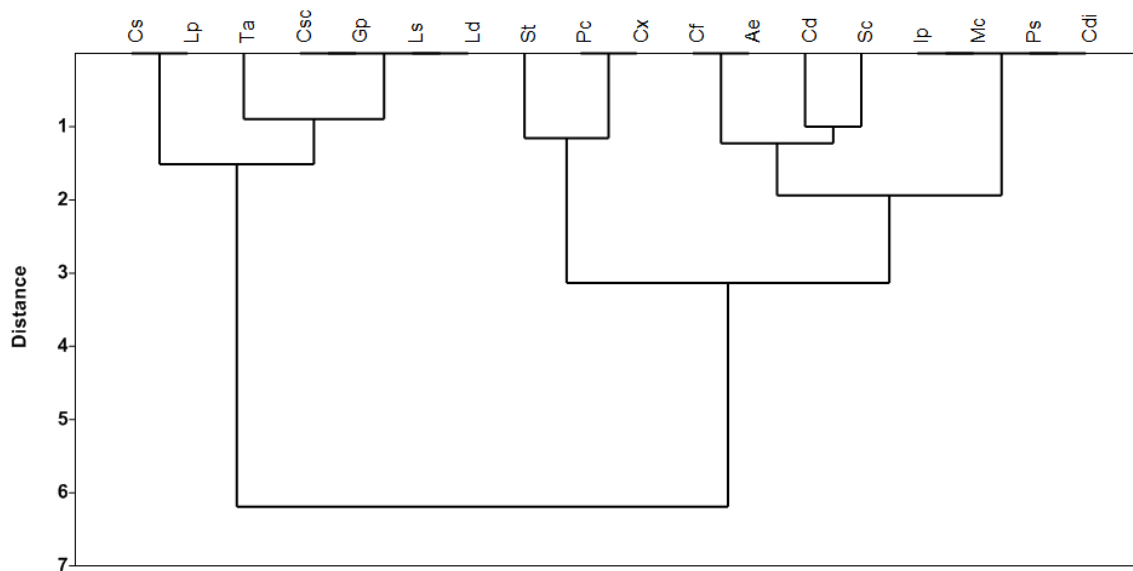


FIGURA 5 - Análise de agrupamento, com base em ausência e presença de caracteres morfológicos dos frutos, das sementes e das plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista. Cl: *Clethra scabra*; Gp: *Gochnatia polymorpha*; Ls: *Lamanonia speciosa*; Ld: *Luehea divaricata*; St: *Schinus terebinthifolius*; Cs: *Casearia sylvestris*; Cf: *Cedrela fissilis*; Lp: *Lafoensia pacari*; Pc: *Psidium cattleianum*; Sc: *Sebastiania commersoniana*; Ta: *Handroanthus albus*; Ae: *Allophylus edulis*; Ip: *Ilex paraguariensis*; Mc: *Mollinedia clavigera*; Ps: *Psychotria suterella*; Cx: *Campomanesia xanthocarpa*; Cd: *Casearia decandra*; Cp: *Capsicodendron dinisii*.

TABELA 6 - Caracteres morfológicos das sementes, dos frutos e das plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista, Paraná. Legenda: (-) = ausência; (+) = presença.

Espécie	Fruto				Semente			Plântula	
	Dispersão		Consistência		Apêndices epidérmicos ou excrescências		Tecido de reserva		tricoma
	anemocoria	zoocoria	seco	carnoso	ala papus	arilo glândula	conspícuo	inconspícuo	
<i>Clethra scabra</i>	+	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>Gochnatia polymorpha</i>	+	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>Lamanonia speciosa</i>	+	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>Schinus terebinthifolius</i>	-	+	-	+	-	-	-	+	+
<i>Luehea divaricata</i>	+	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>Casearia sylvestris</i>	+	-	+	-	+	-	-	+	-
<i>Cedrela fissilis</i>	-	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>Lafoensia pacari</i>	+	-	+	-	+	-	-	+	-
<i>Psidium cattleianum</i>	-	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>Sebastiania commersoniana</i>	-	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>Handroanthus albus</i>	+	+	+	-	+	-	-	+	+
<i>Allophylus edulis</i>	-	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>Ilex paraguariensis</i>	-	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>Mollinedia clavigera</i>	-	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>Psychotria suterella</i>	-	+	-	+	-	-	+	-	-
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	-	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>Casearia decandra</i>	-	+	-	+	-	+	+	-	-
<i>Capsicodendron dinisii</i>	-	+	-	+	-	-	+	-	-

## 4 DISCUSSÃO

As características morfológicas observadas neste estudo refletem distintas estratégias de dispersão e estabelecimento dos diferentes grupos de espécies analisadas. Segundo Ressel *et al.* (2004), fatores como o tipo de dispersão, tamanho das sementes e até mesmo o sistema sexual parecem estar diretamente associados à morfologia funcional mais adaptada a cada estágio sucessional. Nas espécies pioneiras, o predomínio de frutos secos, sementes pequenas, com apêndices, como alas e tricomas podem ser interpretados como mecanismos que ajudam a dispersão pelo vento (BARROSO *et al.*, 1999). Essas características são comuns nas espécies que ocorrem em ambientes abertos e estágios iniciais de sucessão (PINA-RODRIGUES, COSTA e REIS, 1990). Além disso, os frutos secos e as sementes disseminadas pelo vento, geralmente são dispersos por grandes distâncias em relação à planta mãe (STEBINS, 1971; VIDAL e VIDAL, 2000; KHURANA, SAGAR e SINGH, 2006), o que representa uma vantagem para o seu estabelecimento.

Em contraste, nas espécies secundárias tardias prevaleceram os frutos carnosos e sementes maiores, com algum tipo de atrativo para seus dispersores (zoocoria), como por exemplo, arilo carnosos. Plantas com dispersão zoocórica possuem frutos e/ou sementes com diversas características morfológicas e organolépticas que estimulam e facilitam o seu consumo por animais e, potencialmente, a dispersão de suas sementes (STEBINS, 1971; BARROSO *et al.*, 1999). De acordo com Paoli (2006), embora sementes grandes possam ter dispersão mais restrita e um menor número de dispersores zoocóricos, resultam em maior sucesso no estabelecimento, refletindo na sobrevivência das plântulas. O maior tamanho da semente pode contribuir para o estabelecimento das plântulas na sombra (JURADO e WESTOBY, 1992), uma vez que sementes maiores podem produzir plântulas com maior vigor (MOLOFSKY e AUGSPURGER, 1992), devido à maior quantidade de recursos que podem permanecer armazenados, para serem utilizados ao longo do desenvolvimento da plântula (GARWOOD, 1996).

Além do menor tamanho das sementes das espécies pioneiras, nota-se que estas tendem a produzir sementes em grande quantidade por fruto, como, por exemplo, *Clethra scabra*, *Gochnatia polymorpha*, *Lamanonia speciosa* e *Luehea divaricata*. Estes resultados corroboram outros estudos em ecossistemas florestais

(FOSTER e JANSON, 1985; LEISHMAN, 2001; KHURANA, SAGAR e SINGH, 2006).

A ausência de endosperma na semente das espécies pioneiras estudadas, provavelmente, está relacionada com o ambiente em que estas se estabelecem, uma vez que essas tendem a ter um rápido desenvolvimento e são mais dependentes da fotossíntese na fase inicial do seu estabelecimento (VOGEL, 1980; GARWOOD, 1996). Por outro lado, a maioria das espécies secundárias tardias se estabelece em ambientes com pouca intensidade luminosa, sendo mais dependentes das reservas contidas nas sementes ou nos cotilédones (VOGEL, 1980; GARWOOD, 1996). Além disso, as plântulas desse grupo têm um desenvolvimento mais lento, os cotilédones tendem a ser mais espessos e permanecem por maior período no interior da semente. De acordo com Kitajima e Myers (2008), espécies com sementes grandes têm grande quantidade de carboidratos estocados no cotilédone ou na semente. Isso pode ser uma vantagem para sobrevivência das plântulas na sombra, uma vez que estas podem manter-se por um período relativamente longo à custa das reservas dos cotilédones, até que as primeiras folhas possam se desenvolver (BARALOTO e FORGET, 2007). Embora as plântulas sejam normalmente divididas em grupos mais ou menos estanques, quanto à função do cotilédone, é possível que esses, frequentemente exerçam mais de uma função.

Outra característica que merece destaque é o tipo de desenvolvimento dos cotilédones. A maioria das espécies estudadas expõe seus cotilédones acima do solo, sendo classificadas como epígeas. No entanto, de acordo com Kunioshi (1983), *Ilex paraguariensis* (secundária tardia) tem germinação fanerocotiledonar, epígea, com uma fase hipógea, em que a semente permanece no solo até sua elevação epigeal. Apesar da maioria dos estudos relacionar plântulas fanerocotiledonares, epígeas e cotilédones foliáceos, com espécies pioneiras e, plântulas criptocotiledonares, hipógea e cotilédones de reserva, com as secundárias tardias (WRIGHT *et al.*, 2000; IBARRA-MANRÍQUEZ, RAMOS, OYAMA, 2001; RESSEL *et al.*, 2004), no presente estudo nota-se que a maioria das espécies secundárias tardias também se enquadram no primeiro tipo morfofuncional. Destaca-se ainda que, *I. paraguariensis*, *Allophylus edulis*, *Casearia decandra* (secundárias tardias) e *Sebastiania commersoniana* (secundária inicial) permanecem com os cotilédones no interior da semente por tempo mais prolongado,

durante o desenvolvimento da plântula. Além disso, *A. edulis* tem cotilédones fotossintetizantes, porém também de reserva.

As características observadas nas espécies pioneiras, como sementes pequenas, leves e plântulas fanerocotiledonares, epigeas, com cotilédones foliáceos propiciam vantagens competitivas em ambientes com alta intensidade de luz, uma vez que os cotilédones rapidamente se elevam e abrem-se, sustentando o desenvolvimento inicial da plântula a partir da fotossíntese (VOGEL, 1980; WRIGHT *et al.*, 2000; IBARRA-MANRÍQUEZ RAMOS, OYAMA, 2001; RESSEL *et al.*, 2004).

A presença de tricomas nas plântulas das espécies pioneiras pode estar relacionada com o ambiente em que estas se estabelecem. Nos ambientes com alta irradiação, os tricomas podem ter função de reduzir a evapotranspiração (WRIGHT *et al.*, 2000) e a radiação diretamente insidida sobre as folhas (SMITH *et al.*, 1997), além de poderem funcionar como uma barreira mecânica contra o ataque de insetos herbívoros (THEOBALD, KRAHULIK e ROLLINS, 1979).

A predominância dos caracteres morfológicos observados nos eofilos das espécies pioneiras corrobora o estudo de Schneider *et al.* (2003). Segundo estes autores, folhas pequenas, simples, com forma elíptica e margem serrada são comuns em espécies de ambientes abertos, como àquelas que ocorrem na fase inicial da sucessão. Entretanto, há poucas informações na literatura sobre a relevância adaptativa dessas características, especialmente em plântulas.

Quanto à ocorrência de limbo composto nos eofilos dos grupos estudados, nota-se que esse se repete nas folhas adultas. De acordo com Givinish (1976), em florestas tropicais e subtropicais, folhas compostas tendem a ser frequentes em algumas famílias, como por exemplo, Bignoniaceae, Anacardiaceae, Cunoniaceae e Sapindaceae. Dentre as espécies estudadas com folhas compostas, pertencentes a estas famílias, destacam-se: *Handroanthus albus*, *Schinus terebinthifolius*, *Lamanonia speciosa* e *Allophylus edulis*, respectivamente. Porém, não foi observado um padrão geral para os grupos estudados. Portanto, tal característica tem, provavelmente, maior correspondência filogenética do que ecológica.

Nas espécies estudadas, os eofilos tendem a ter textura membranácea. Esta característica é comum na fase inicial de desenvolvimento das plantas (VOGEL, 1980). Por outro lado, nas folhas adultas nota-se que a textura varia de cartácea a coriácea, mesma tendência observada por Boeger, Alves e Negrelle (2004) e Silveira (2009). Folhas coriáceas podem ser interpretadas como uma resposta às

altas intensidades luminosas (ROTH, 1984), uma vez que essas tendem a transmitir menor quantidade de radiação para o interior da folha (LARCHER, 2000).

As diversas características do nomofilo das espécies estudadas já se expressam no eofilo das plântulas, como a filotaxia, a forma, a margem e o padrão de venação. Tais características podem auxiliar na diferenciação de espécies (VOGEL, 1980).

Embora tenham sido estudadas apenas 18 espécies da Floresta Ombrófila Mista, com base nos resultados observados, por meio da análise de agrupamento, pode-se inferir que as espécies pioneiras têm características morfológicas nitidamente distintas das secundárias tardias (tipo de dispersão, consistência do fruto, tipos de excrescências, presença de endosperma e tricomas) sugerindo que essas têm preferências ecológicas específicas. Por outro lado, as secundárias iniciais se agrupam tanto com as pioneiras quanto com as secundárias tardias. Portanto, estas tendem a ocupar nichos mais amplos, distribuindo-se em ambientes distintos.

Diversas características morfológicas dos eofilos observadas nas plântulas estudadas se repetem nas folhas adultas como, por exemplo, a filotaxia, a forma, a margem e os tricomas. Embora as características do nomofilo sejam frequentemente relacionadas ao ambiente, no presente estudo não foram observadas tendências ecológicas bem definidas quanto a esses aspectos nos eofilos.

## REFERÊNCIAS

- BARALOTO, C.; FORGET, P.M. Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 6, p. 901-911, 2007.
- BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L.; ICHASO, C. L. F. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Viçosa: Editora UFV, 1999.
- BELTRATI, C. M.; ALVES J. V. V.; PAGANO, S. M. Estudo morfoanatômico das sementes e plântulas de *Cedrela fissilis* Vell. (Meliaceae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 45, p. 499-506, 1985.
- BOEGER, M. R. T.; ALVES, L. C.; NEGRELLE, R. R. B. Leaf Morphology of 89 Tree Species from a Lowland Tropical Rain Forest (Atlantic Forest) in South Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 47, n. 6, p. 933-943, 2004.
- BURGER, HZN. **Seedlings of some tropical trees and shrubs mainly of South East Asia**. Wageningen: PUDOC, 1972.
- COSMO, N. L.; GOGOSZ, A. M.; NOGUEIRA, A. C.; BONA, C.; KUNIYOSHI, Y. S. Morfologia do fruto, da semente e morfo-anatomia da plântula de *Vitex megapotamica* (Spreng.) Moldenke (Lamiaceae). **Acta Botânica Brasileira**, v. 23, n. 2, p. 389-397, 2009.
- COSMO, N. L.; NOGUEIRA, A. C.; LIMA, J. G. L.; KUNIYOSHI, Y. S. Morfologia de fruto, semente e plântula de *Sebastiania commersoniana*, Euphorbiaceae. **Floresta**, v. 40, n. 2, p. 419-428, 2010.
- FOSTER, S.; JANSON, C. H. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology**, v. 66, p.773-780, 1985.
- GARWOOD, M. D. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: SWAINE, M. D. **Ecology of tropical forest tree seedlings**. Paris: Unesco/ Parthenon, p. 59-119, 1996.
- GIVINISH, T. J. On the adaptive significance of compound leaves, with particular reference to tropical trees. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, M. H. **Tropical trees as living systems**. London: Cambridge University Press, p.351-380, 1976.
- GOGOSZ, A. M.; COSMO, N. L.; BONA, C.; SOUZA, L. A. de. Morfoanatomia da plântula de *Campomanesia xanthocarpa* O. Berg. (Myrtaceae). **Acta Botanica Brasileira**, v. 24, n. 3, p. 613-623, 2010.
- HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. **PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis**. Paleontologia Eletrônica, v. 4, n.1, 2001. Disponível em: <[http://palaeo-eletronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-eletronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)>. Acesso em: 01/03/2012.

HICKEY, L. J. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: METCALF, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Oxford University Press, 1979, p. 24-39.

IBGE - INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Recursos Naturais e Meio Ambiente**: uma visão do Brasil. 2.ed. Rio de Janeiro: IBGE, 1997.

IBARRA-MANRÍQUEZ, G.; RAMOS, M. M.; OYAMA, K. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. **American Journal of Botany**, v. 88, p.1801-812, 2001.

IPARDES - INSTITUTO PARANAENSE DE DESENVOLVIMENTO ECONÔMICO E SOCIAL. Disponível em: <<http://www.ipardes.gov.br/index.php>>. Acesso em: 02/02/2012.

JURADO, E.; WESTOBY, M. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. **Journal of Ecology**, v. 80, p. 407-416, 1992.

KHURANA, E.; SAGAR, R.; SINGH, J. S. Seed size: a key trait determining species distribution and diversity of dry tropical forest in northern India. **Acta Oecologica**, v. 26, p. 196-204, 2006.

KITAJIMA, K. Cotyledon functional morphology and patterns of seed reserve utilization by neotropical tree seedlings. In: SWAINE, M. D. **Ecology of tropical forest tree seedling**. Paris:Unesco/Parthenon, p. 193-210, 1996.

KITAJIMA, K. Seed and seedling ecology. In: PUGNAIRE, F. I.; VALLADARES, F. **Functional Plant Ecology**. New York: CRC Press, p. 549-566, 2007.

KITAJIMA, K.; MYERS, J. A. Seedling ecophysiology: strategies toward achievement of positive net carbon balance. In: LECK, M. A.; PARKER, V. T.; SIMPSON, R. L. **Seedling ecology and evolution**. New York: Cambridge University Press, p. 172-188, 2008.

KUNIYOSHI, Y. S. **Morfologia da semente e da germinação de 25 espécies arbóreas de uma Floresta com Araucária**. 233 f. Dissertação (Mestre em Ciências Florestais) - Programa de Pós Graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1983.

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

LECK, M. A.; SIMPSON, R. L. Tidal freshwater wetland zonation: seed and seedling dynamics. **Aquatic Botany**, v. 47, p. 61-75, 1994.

LECK, M. A.; SIMPSON, R. L.; PARKER, V. T. Why seedling? In: LECK, M. A.; PARKER, V. T.; SIMPSON, R. L. **Seedling Ecology and Evolution**. New York: Cambridge University Press, p. 3-13, 2008.

LEISHMAN, M. R. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. **Oikos**, v. 93, p. 294-302, 2001.

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

MARCHIORI, J. N. C. **Dendrologia das angiospermas: das Bixáceas às Rosáceas**. Santa Maria: editora UFSM, 2000.

MOLES, A. T.; ACKERLY, D. D.; WEBB, C. O.; TWEDDLE, J. C.; , JOHN B. DICKIE, J. B.; WESTOBY, M.A. Brief History of Seed Size. **Science**, v. 307, p. 579-580, 2005.

MOLES, A. T.; LEISHMAN, M. R. The seedling as part of a plant's life history strategy. In: LECK, M. A.; PARKER, V. T.; SIMPSON, R. L. **Seedling Ecology and Evolution**. New York: Cambridge University Press, p. 217-237, 2008.

MOLOFSKY, J.; AUGSPURGER, C. K. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. **Ecology**, v. 73, p. 68-77, 1992.

PAOLI, A. A. S. Capítulo II: Semente. In: SOUZA, L. A. de. **Anatomia do fruto e da semente**. Ponta Grossa: Editora UEPG, p. 127-163, 2006.

PINA-RODRIGUES, F. C. M.; COSTA, L. G. S.; REIS, A. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. In: **Anais do 6º Congresso Florestal Brasileiro**. v. 3, Campos do Jordão, São Paulo, p. 676-684, 1990.

RAMOS, V. S.; DURIGAN, G.; FRANCO, G. A. D. C.; SIQUEIRA, M. F.; RODRIGUES, R. R. **Árvores da Floresta Estacional Semidecidual: guia de identificação de espécies**. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo, 2008.

REGO, S. S.; COSMO, N. L.; GOGOSZ, A. M.; KUNIYOSHI, Y. S.; NOGUEIRA, A. C. Caracterização morfológica e germinação de sementes de *Curitiba prismática* (D. Legrand) Salywon & Landrum. **Revista Brasileira de Sementes**, v. 33, n. 4, p. 616-625, 2011.

RESSEL, K.; GUILHERME, F. A. G.; SCHIAVINI, I.; OLIVEIRA, P. E. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, p. 311-323, 2004.

RODERJAN, C. V. **Morfologia de estágio juvenil de 24 espécies arbóreas de uma floresta com Araucária**. 148 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Florestais) - Programa de Pós Graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1983.

ROTH, I. **Stratification of tropical forest as seen in leaf structure. Tasks for Vegetation Science**. Hague: Ed. H. Lieth. Junk, 1984.

SCHNEIDER, J. V.; ZIPP, D.; GAVIRIA, J.; ZIZKA, G. Successional and mature stands in an upper Andean rain forest transect of Venezuela: do leaf characteristics of wood species differ? **Journal of Tropical Ecology**, v. 19, p. 251-259, 2003.

SILVEIRA, T. I. **Morfologia foliar de espécies arbóreas de um capão de Floresta Ombrófila Mista, PR, Brasil**. 50 f. Dissertação (Mestre em Botânica) - Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2009.

SIMPSON, R. L.; LECK, M. A.; PARKER, V. T. The comparative ecological *Impatiens capensis* Merrb. (Balsaminaceae) in central New Jersey. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 112, p. 295-311, 1985.

SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C.; DeLUCIA, E. H.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K. A. Leaf Form and Photosynthesis. **Bio Science**, v. 47, p.785-793, 1997.

SOUZA, L. A. **Morfologia e anatomia vegetal: célula, tecidos, órgãos e plântula**. Ponta Grossa: UEPG, 2003.

SOUZA, L. A. Morphology and anatomy of the *Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. ex I. M. Johnst diaspore (Boraginaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 51, n. 4, p. 761-768, 2008.

SPJUT, W. R. **A systematic treatment of fruit types**. New York: The New York Botanical Garden, 1994.

STEBBINS, G. L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: seeds and seedlings. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 2, p. 237-260, 1971.

THEOBALD, W. L.; KRAHULIK, J. L.; ROLLINS, R. C. Trichome description and classification. In: METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, p. 40-53, 1979.

VIDAL, W. N.; VIDAL, M. R. R. **Botânica - organografia: quadros sinóticos ilustrados de fanerógamos**. Viçosa: Editora UFV, 2000.

VIEIRA, W. L. **Variações estruturais foliares de quatro espécies arbóreas em dois estágios de desenvolvimento num remanescente de Floresta Ombrófila Mista**. 48 f. Dissertação (Mestre em Botânica) - Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011.

VOGEL, E. F. **Seedlings of dicotyledons: structure, development, types: descriptions of 150 woody Malesian taxa**. Wageningen: Centre for Publishing and Documentation, 1980.

WRIGHT, I. J.; CLIFFORD, H. T.; KIDSON, R.; REED, M. L.; RICE, B. L.; WESTOBY, M. A survey of seed and seedling characters in 1744 Australian dicotyledon species: cross-species trait correlations and correlated trait-shifts within

evolutionary lineages. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 69, p. 521-547, 2000.

## ANEXO 1 - Caracteres morfológicos dos frutos e das sementes de espécies da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

Espécie	Família	Diásporo	Dispersão	Fruto	Semente	endosperma	tegumento	excrescências	Embrião	Grupo ecológico	Fig.
				tipo	forma				tipo/forma		
<i>Csc</i>	Clethraceae	semente	anemocórica	cápsula	elipsóide	inconspícuo	membranáceo	ala marginal	espatulado	pioneira	1 A
<i>Gp</i>	Asteraceae	fruto	anemocórica	cipsela	linear	inconspícuo	cartáceo	papus	linear	pioneira	1 B
<i>L.s</i>	Cunoniaceae	semente	anemocórica	cápsula septícida	elipsóide	inconspícuo	membranáceo	ala lateral	espatulado	pioneira	1 C
<i>St</i>	Anacardiaceae	endocarpo semente	zocórica	drupa	reniforme	inconspícuo	membranáceo	ausente	espatulado	pioneira	1 D
<i>Ld</i>	Malvaceae	semente	anemocórica	cápsula	elipsóide	inconspícuo	cartáceo	ala	espatulado	pioneira	1 E
<i>Cs</i>	Salicaceae	semente	zocórica	cápsula loculícida	elipsóide	conspícuo	cartáceo	arilo carnososo	espatulado	secundária inicial	1 F
<i>Cf</i>	Meliaceae	semente	anemocórica	cápsula septífraga	ovóide	inconspícuo	cartáceo	alas laterais	espatulado	secundária inicial	1 G
<i>Lp</i>	Lythraceae	semente	anemocórica	cápsula	obovada	inconspícuo	cartáceo	ala marginal	espatulado	secundária inicial	1 H
<i>Pc</i>	Myrtaceae	semente	zocórica	baga	globosa	inconspícuo	coriáceo	opérculo	pimentóide	secundária inicial	1 I
<i>Sc</i>	Euphorbiaceae	semente	balistocórica	cápsula tricoca	elipsóide	conspícuo	cartáceo	carúncula	espatulado	secundária inicial	1 J
<i>Ta</i>	Bignoniaceae	semente	anemocórica	síliqua		inconspícuo	membranáceo	alas laterais	cordiforme	secundária inicial	1 K
<i>Ae</i>	Sapindaceae	endocarpo semente	zocórica	drupa	ovóide	inconspícuo	membranáceo	ausente	plicado	secundária tardia	1 L
<i>Ip</i>	Aquifoliaceae	endocarpo semente	zocórica	drupa	elipsóide	conspícuo	membranáceo	ausente	globoso	secundária tardia	1 M
<i>Mc</i>	Monimiaceae	semente	zocórica	drupa	elipsóide	conspícuo	cartáceo	ausente	espatulado	secundária tardia	1 N
<i>Ps</i>	Rubiaceae	endocarpo semente	zocórica	drupa	elipsóide	conspícuo	membranáceo	glândulas	espatulado	secundária tardia	1 O
<i>Cx</i>	Myrtaceae	semente	zocórica	baga	elipsóide	inconspícuo	cartáceo	glândulas	pimentóide	secundária tardia	1 P
<i>Cd</i>	Salicaceae	semente	zocórica	cápsula loculícida	elipsóide	conspícuo	cartáceo	arilo carnososo	espatulado	secundária tardia	1 Q
<i>Cdi</i>	Canellaceae	semente	zocórica	baga	reniforme	conspícuo	cartáceo	ausente	pandurada	secundária tardia	1 R

*Csc*: *Clethra scabra*; *Gp*: *Gochnatia polymorpha*; *Ls*: *Lamanonias speciosa*; *St*: *Schinus terebinthifolius*; *Ld*: *Luehea divaricata*; *Cs*: *Casearia sylvestris*; *Cf*: *Cedrela fissilis*; *Lp*: *Lafoensia pacari*; *Pc*: *Psidium cattleianum*; *Sc*: *Sebastiania commersoniana*; *Ta*: *Handroanthus albus*; *Ae*: *Allophylus edulis*; *Ip*: *Ilex paraguariensis*; *Mo*: *Mollinedia clavigera*; *Ps*: *Psychotria suterella*; *Cx*: *Campomanesia xanthocarpa*, *Cd*: *Casearia decandra* e *Cdi*: *Capsicodendron dinisii*.

## ANEXO 2 - Caracteres morfológicos dos cotilédones e eofilos das plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

Espécie	Cotilédone				Eofilo					G.s	Fig.
	Forma	Textura	Tricoma	Filotaxia	Forma	Tipo	Margem	Tricoma	Textura		
<i>Csc</i>	largo-elíptico	membranácea	ausente	alterna	elíptica	simples	serreada	presente	membranácea	pi	2 A
<i>Gp</i>	elíptico	membranácea	ausente	alterna	obovada	simples	serreada	presente	membranácea	pi	2 B
<i>Ls</i>	largo-elíptico	membranácea	presente	oposta	elíptica	simples	serreada	presente	membranácea	pi	2 C
<i>St</i>	ovado	membranácea	ausente	alterna	elíptica	simples	serreada	ausente	membranácea	pi	2 D
<i>Ld</i>	ovado	membranácea	ausente	alterna	elíptica	simples	serreada	presente	membranácea	pi	2 E
<i>Cs</i>	largo-elíptico	membranácea	ausente	alterna	elíptica	simples	serreada	ausente	membranácea	si	3 A
<i>Cf</i>	ovado	membranácea	ausente	oposta	lanceolada	composto	inteira	presente	membranácea	si	3 B
<i>Lp</i>	ovado	membranácea	ausente	oposta	lanceolada	simples	inteira	ausente	membranácea	si	3 C
<i>Pc</i>	cordiforme	membranácea	ausente	oposta	elíptica	simples	inteira	ausente	membranácea	si	3 D
<i>Sc</i>	largo-elíptico	membranácea	ausente	alterna	elíptica	simples	serreada	ausente	membranácea	si	3 E
<i>Ta</i>	cordado	cartácea	ausente	oposta	elíptica	simples	serreada	presente	membranácea	si	3 F
<i>Ae</i>	estreito-elíptico	cartácea	ausente	alterna	elíptica	composto	serreada	ausente	membranácea	st	4 A
<i>Ip</i>	ovado	membranácea	ausente	alterna	ovada	simples	serreada	ausente	membranácea	st	4 B
<i>Mc</i>	ovado	cartácea	ausente	oposta	elíptica	simples	serreada	ausente	membranácea	st	4 C
<i>Ps</i>	ovado	membranácea	ausente	oposta	lanceolada	simples	inteira	ausente	membranácea	st	4 D
<i>Cx</i>	cordiforme	membranácea	ausente	oposta	elíptica	simples	inteira	ausente	membranácea	st	4 E
<i>Cd</i>	largo-elíptico	membranácea	ausente	alterna	elíptica	simples	serreada	ausente	membranácea	st	4 F
<i>Cdi</i>	lanceolado	cartácea	ausente	alterna	elíptica	simples	ondulada	ausente	membranácea	st	4 G

*Csc*: *Clethra scabra*; *Gp*: *Gochnatia polymorpha*; *Ls*: *Lamanonias speciosa*; *St*: *Schinus terebinthifolius*; *Ld*: *Luehea divaricata*; *Cs*: *Casearia sylvestris*; *Cf*: *Cedrela fissilis*; *Lp*: *Lafoensia pacari*; *Pc*: *Psidium cattleianum*; *Sc*: *Sebastiania commersoniana*; *Ta*: *Handroanthus albus*; *Ae*: *Allophylus edulis*; *Ip*: *Ilex paraguariensis*; *Mo*: *Mollinedia clavigera*; *Ps*: *Psychotria suterella*; *Cx*: *Campomanesia xanthocarpa*, *Cd*: *Casearia decandra* e *Cdi*: *Capsicodendron dinisii*. (G.s: grupo ecológico; pi; pioneira; si: secundária inicial; st; secundária tardia).

## ANEXO 3 - Caracterização morfológica de folhas adultas de espécie arbóreas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

<b>Espécie</b>	<b>Forma</b>	<b>Filotaxia</b>	<b>Limbo</b>	<b>Margem</b>	<b>Textura</b>	<b>Tricoma</b>	<b>Grupo ecológico</b>
<i>Clethra scabra</i>	elíptica	alterna	simples	serreada	cartácea	presente	pioneira
<i>Gochnatia polymorpha</i>	elíptica	alterna	simples	inteira	cartácea	presente	pioneira
<i>Lamanonias peciosa</i>	elíptica	oposta	composto	serreada	cartácea	presente	pioneira
<i>Schinus terebinthifolius</i>	elíptica	verticilada	composto	serreada	coriácea	ausente	pioneira
<i>Luehea divaricata</i>	elíptica	alterna	simples	serreada	membranácea	presente	pioneira
<i>Casearia sylvestris</i>	elíptica	alterna	simples	serreada	coriácea	ausente	secundária inicial
<i>Cedrela fissilis</i>	oblonga	verticilada	composto	inteira	coriácea	presente	secundária inicial
<i>Lafoensia pacari</i>	elíptica	oposta	simples	inteira	coriácea	ausente	secundária inicial
<i>Psidium cattleianum</i>	obovada	oposta	simples	inteira	coriácea	ausente	secundária inicial
<i>Sebastiania commersoniana</i>	elíptica	alterna	simples	serreada	cartácea	ausente	secundária inicial
<i>Handroanthus albus</i>	obovada	oposta	composto	serreada	coriácea	presente	secundária inicial
<i>Allophylus edulis</i>	elíptica	alterna	composto	serreada	cartácea	ausente	secundária tardia
<i>Ilex paraguariensis</i>	obovada	alterna	simples	serreada	coriácea	ausente	secundária tardia
<i>Mollinedia clavigera</i>	elíptica	oposta	simples	inteira	cartácea	ausente	secundária tardia
<i>Psychotria suterella</i>	elíptica	oposta	simples	inteira	cartácea	ausente	secundária tardia
<i>Campomanesia xanthocarpa</i>	elíptica	oposta	simples	inteira	cartácea	ausente	secundária tardia
<i>Casearia decandra</i>	elíptica	alterna	simples	serreada	cartácea	ausente	secundária tardia
<i>Capsicodendron dinisii</i>	obovada	alterna	simples	inteira	cartácea	ausente	secundária tardia

Informações obtidas a partir de observações de campo e revisão bibliográfica (MARCHIORI, 2000; RAMOS *et al.*, 2008 e SILVEIRA, 2009).

## ARTIGO 2

### PADRÕES MORFOFUNCIONAIS DE PLÂNTULAS DA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA - PR, ASSOCIADAS AOS GRUPOS ECOLÓGICOS

#### RESUMO

Neste estudo são apresentados os resultados sobre a morfologia funcional de sementes e plântulas de dezoito espécies da Floresta Ombrófila Mista, de diferentes grupos ecológicos. Frutos maduros foram coletados em remanescentes florestais na região metropolitana de Curitiba, Paraná, para a mensuração e pesagem das sementes. Posteriormente, as sementes foram semeadas e monitoradas até atingirem a fase plântula. Nessa fase, a biometria das plântulas de todas as espécies foi realizada, incluindo comprimento, massa seca e área dos órgãos da plântula bem como a área específica foliar, a área total de fotossíntese e a espessura dos tecidos dos cotilédones e eofilos. As seguintes razões também foram estimadas: comprimento da parte aérea/plântula; massa da parte aérea/plântula; massa dos cotilédones/plântula; massa dos eofilos/plântula e massa da plântula/semente. A variabilidade entre as espécies é explicada principalmente pelo tamanho das plântulas, investimento em órgãos para interceptação da luz e pela alocação de recursos na parte aérea. Tais diferenças morfofuncionais podem implicar em diferentes estratégias de estabelecimento das plântulas no processo de sucessão. As espécies secundárias iniciais agruparam-se com as pioneiras, considerando o tempo de desenvolvimento das plântulas e ao tipo de dispersão, e se sobrepõem às secundárias tardias especialmente quanto às características morfológicas de tamanho.

Palavras-chave: Floresta com araucária. Estabelecimento. Morfologia funcional. Ecologia florestal.

## ABSTRACT

We present results of functional morphology of seeds and seedlings of eighteen species of Mixed Rain Forest, from different successional ecological groups. Ripe fruits were collected in forest remnants in the Curitiba area, Paraná. Seeds were weighted, and later were sown and monitored until they reach seedling stage. At this stage, the biometrics of the seedlings of all species was performed, including length, area and dry mass of seedling parts as well as the specific leaf area, the total area of photosynthesis and the thickness of tissues in the cotyledons and eophylls. The following rates were also estimated: length of the shoot/seedling, shoot mass/seedling, cotyledon mass/seedling; mass of eophylls/seedling and seedling mass/seed. The variability among species is mainly explained by the size of seedling organs for investment in light interception and resource allocation in the shoot. Such differences may imply different morphology functional strategies of seedling establishment in the succession process. The early secondary species grouped with the pioneer species, considering the time of seedling development and the type of dispersion, and overlap with late secondary species, especially regarding to morphological size.

**Key-words:** Araucaria forest. Establishment. Morphology functional. Succession. Ecology forest.

## 1 INTRODUÇÃO

A conjugação da heterogeneidade ambiental com as respostas variáveis das plantas aos fatores bióticos (competição, herbivoria e facilitação) e abióticos (umidade, luminosidade, temperatura, disponibilidade hídrica e nutricional) implica na diferenciação de nichos ecológicos. Desse modo, as espécies ocupam nichos particulares, que podem ou não ser sobrepostos, conforme seus padrões de resposta adaptativa. Tais nichos podem ter n-dimensões espaciais e temporais (GILLER, 1984; POORTER, 2007; KITAJIMA e POORTER, 2008). A distribuição de nichos ocorre na sucessão ecológica, que pode ser entendida como mudanças na composição e estrutura das formações vegetais ao longo do tempo, em que diferentes espécies ocupam posições diferenciadas no processo, de acordo com suas respostas aos fatores ambientais e com sua capacidade de dispersão e estabelecimento (BAZZAZ, 1979; EGERTON, 2009).

Desse modo, as espécies podem ser classificadas em grupos ecológicos, de acordo com a fase de estabelecimento (PINA-RODRIGUES, COSTA, REIS, 1990; REES *et al.*, 2010). Portanto, o estudo das características funcionais das plantas durante o início do seu desenvolvimento pode contribuir para o entendimento do complexo processo de sucessão das comunidades vegetais (POORTER, 2007). Diversos estudos relacionam as características morfológicas de sementes e das plântulas aos fatores ecológicos do meio em que estas se desenvolvem (BURGER, 1972; VOGEL, 1980; KITAJIMA 1996; WRIGHT *et al.*, 2000; IBARRA-MANRÍQUEZ *et al.*, 2001; KITAJIMA 2002; 2003; RESSEL *et al.*, 2004) ou com o processo sucessional (FOSTER e JANSON, 1985; LUTTGE, 1997; SOUZA e VÁLIO, 2003; RESSEL *et al.*, 2004).

Algumas tendências gerais podem ser traçadas, relacionando as características de dispersão de sementes e estabelecimento das plântulas com as fases sucessionais em que as espécies geralmente se estabelecem. Nos estágios iniciais de sucessão predominam espécies com frutos secos, leves, anemocóricos e produção de grande quantidade de sementes pequenas. As plântulas são dependentes da fotossíntese e tendem a ter um desenvolvimento relativamente rápido. Tais espécies colonizam clareiras e são tidas como pioneiras (PIÑ-RODRIGUES, COSTA, REIS, 1990).

Já nos estágios finais de sucessão predominam espécies com frutos carnosos e zoocóricos. As sementes são maiores, produzidas em pequena quantidade por fruto e têm endosperma conspícuo. As plântulas, por sua vez, têm desenvolvimento mais lento e são dependentes das reservas presentes nas sementes e/ou cotilédones. Essas espécies se estabelecem em ambientes sombreados, podendo ser consideradas como secundárias tardias (PRIMACK, 1990; PIÑ-RODRIGUES, COSTA, REIS, 1990; GARWOOD, 1996; IBARRA-MANRÍQUEZ *et al.*, 2001; REES *et al.*, 2010). Podem ainda, ocorrer espécies, cujas características relacionadas com a dispersão das sementes e o estabelecimento das plântulas é variável, sendo essas classificadas como secundárias iniciais (PIÑ-RODRIGUES, COSTA, REIS, 1990).

Dentre as diversas tipologias vegetais presentes na região sul do Brasil, destaca-se a Floresta Ombrófila Mista pela sua imponente fisionomia vegetal e rica biodiversidade. Apesar disso, ao longo do processo de ocupação do território do sul do Brasil, esta unidade fitogeográfica foi intensamente devastada, restando pouquíssimos remanescentes de florestas secundárias, distribuídos de forma fragmentada e muito degradada (IPARDES, 2012). Recuperar e conservar estes remanescentes constitui um grande desafio e para isso faz-se necessário conhecer sua ampla diversidade biológica e suas interações ecológicas. Neste contexto, é essencial o estudo das fases iniciais das plantas, especialmente das espécies arbóreas com potencial para regeneração das áreas florestais.

As respostas adaptativas das espécies vegetais aos fatores ambientais presentes no início do seu desenvolvimento podem implicar em diferenças morfofuncionais durante o estabelecimento das plântulas. Portanto, o estudo de tais respostas, além de gerar conhecimento sobre a autoecologia das espécies, pode fornecer informações sobre o processo de sucessão ecológica das comunidades vegetais. Assim, o presente estudo visou verificar: *i*: se as plântulas de espécies pertencentes a diferentes grupos ecológicos possuem padrões morfológicos diferenciados; *ii*: se os grupos ecológicos utilizados para classificar os indivíduos adultos se aplicam na classificação das plântulas; *iii*: os padrões morfológicos encontrados podem ser interpretados em termos funcionais.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 LOCAIS DE COLETA E BENEFICIAMENTO DOS FRUTOS

As coletas foram realizadas entre 2009 e 2011, em remanescentes de Floresta Ombrófila Mista, na região metropolitana de Curitiba, no Estado do Paraná (TABELA 1). Esta é uma unidade fitogeográfica típica do sul do Brasil ocorrente em regiões de clima subtropical úmido, com temperatura média anual em torno de 18°C e inverno com médias inferiores a 15°C (BRAZÃO e SANTOS, 1997; VIEIRA, 2011). Os solos predominantes são os Latossolos, Argissolos e Cambissolos (VELOSO *et al.*, 1991).

Frutos maduros de 18 espécies arbóreas foram coletados (TABELA 1), utilizando-se diferentes técnicas (coleta com podão, tesoura de poda, corda com chumbo etc.). Os diásporos foram retirados dos frutos manualmente e secos em laboratório, sob condições de temperatura ambiente. Quando necessário, as sementes foram mantidas em câmara fria (5°C) em sacos plásticos.

Para a classificação das espécies em grupos ecológicos foram utilizados os parâmetros citados por Pina-Rodrigues, Costa, Reis (1990), além dos estudos de Alves e Metzger (2006), Grings e Brack (2009) e Barbieri e Heiden (2009).

TABELA 1 - Espécies arbóreas de diferentes grupos ecológicos ocorrentes na Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

Espécies	Famílias	Coleta	G.s*
<i>Clethra scabra</i> Loisel.	Clethraceae	mar-abr	pi
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	Asteraceae	jan-fev	pi
<i>Lamanonia speciosa</i> (Cambress.) L.B.Sm.	Cunoniaceae	jun-ago	pi
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Anacardiaceae	jan-mai	pi
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Malvaceae	mai-jul	pi
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	set-dez	si
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	jul-ago	si
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	Lythraceae	abr-out	si
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Myrtaceae	mar-abr	si
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.Sm. & R.J. Downs	Euphorbiaceae	dez-jan	si
<i>Handroanthus albus</i> (Cham.) Mattos.	Bignoniaceae	out-nov	si
<i>Allophylus edulis</i> Niederl.	Sapindaceae	nov-dez	st
<i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.	Aquifoliaceae	jan-abr	st
<i>Mollinedia clavigera</i> Tul.	Monimiaceae	mar-abr	st
<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	Rubiaceae	set-mai	st
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg	Myrtaceae	nov-dez	st
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Salicaceae	jan-fev	st
<i>Capsicodendron dinisii</i> (Schwacke) Occhiani	Canellaceae	dez- jan	st

\*G.s: grupo ecológico; pi: pioneira; si: secundária inicial; st: secundária tardia

## 2.2 BIOMETRIA DAS SEMENTES

Para análise biométrica foram selecionados 50 diásporos, por espécie, medindo-se o tamanho (comprimento e diâmetro, em mm), com paquímetro digital e massa (em mg), utilizando-se balança de precisão. Para as espécies cuja massa foi inferior ao mínimo registrado pela balança de precisão, foram utilizadas oito amostras de 100 sementes.

## 2.3 ESTÁGIOS DE CRESCIMENTO E BIOMETRIA DAS PLÂNTULAS

Cerca de 500 diásporos de cada espécie (de sete a mais matrizes) foram semeados em bandejas plásticas, contendo vermiculita. As plântulas permaneceram sob temperatura ambiente variando entre 22°C a 26°C, umidade média de 70% e rega periódica a cada dois dias. Luminárias com luz branca fox lux 127 V -25 W serviram de fonte luminosa, com foto período de 12 horas, Deste modo, as plântulas foram submetidas à uma luminosidade média de  $347 \pm 55 \mu\text{mol} \cdot \text{s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ , mensurada diariamente.

O estágio de plântula foi definido como a fase compreendida entre a germinação da semente até a formação da primeira folha ou eofilo, conforme proposto por Souza (2003). Os estágios de desenvolvimento das plântulas das espécies estudadas foram definidos da seguinte maneira: estágio I: início da germinação (emissão da raiz primária); estágio II: emissão dos cotilédones e estágio III: expansão total do primeiro par de eofilos. Foi registrado o tempo (em dias) decorrido da semeadura até cada uma dessas fases, utilizando-se cinco plântulas, por espécie.

A análise morfométrica foi baseada em 25 plântulas (estágio III), por espécie, onde mediu-se: o comprimento da raiz (em mm), da parte aérea (em mm) e da plântula (em mm), com o auxílio de um paquímetro digital. Para avaliar a biomassa das plântulas, estas foram prensadas e desidratadas em estufa e posteriormente tiveram sua massa seca determinada em balança analítica de precisão. As massas secas da raiz (em mg), da parte aérea (em mg), dos cotilédones (em mg), dos eofilos (em mg) e a massa total da plântula (em mg) foram estimadas. Os seguintes índices foram utilizados para representar a alocação de reserva nas diferentes partes da

plântula: razão comprimento da parte aérea/comprimento da plântula, razão massa da parte aérea /massa da plântula, razão massa dos cotilédones/massa da plântula, razão massa dos eofilos/massa da plântula, razão massa da plântula/massa semente (POORTER, 1999; WRIGTH e WESTOBY, 2000; SOUZA & VÁLIO, 2003; MARKESTEIJN e POORTER, 2009).

Após as mensurações de biomassa tanto dos cotilédones quanto dos eofilos, estes foram fixados em folhas de papel sulfite, para medição da área foliar, que foi estimada com o auxílio do programa Sigma-Scan Pro Versão (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA), a partir da imagem digitalizada em *scanner* de mesa. Além disso, foi calculada a área específica foliar dos cotilédones (área foliar dos cotilédones/massa foliar dos cotilédones, em  $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$ ) e dos eofilos (área foliar dos eofilos/massa foliar dos eofilos, em  $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$ ), bem como a área total de fotossíntese ( $\text{mm}^2$ ), representado pela soma da área foliar dos cotilédones + área foliar dos eofilos.

Para a análise anatômica foram utilizadas as regiões medianas dos cotilédones e dos eofilos de dez plântulas por espécie. As amostras foram fixadas em FAA 50, conservadas em etanol 50% e incluídas em historesina da marca Leica®. As seções transversais foram obtidas em micrótomo de rotação, distendidas em lâminas, submetidas à coloração e montadas em Permalt®. A espessura total, a espessura do parênquima paliçádico e esponjoso dos cotilédones e eofilos, respectivamente, foram mensurados (em  $\mu\text{m}$ ).

## 2.4 ANÁLISE DOS DADOS

Para todas as variáveis quantitativas foram calculadas as médias e respectivos desvios-padrão. Para testar a normalidade dos dados foi utilizado o teste de Shapiro-Wilk. Quando as pressuposições de normalidade não foram atendidas, realizou-se a transformação logarítmica dos dados. Posteriormente, visando verificar possíveis variações entre as médias dos grupos ecológicos estudados (pioneiras, secundárias iniciais e secundárias tardias), utilizou-se análise de variância (*one way ANOVA*). Nos casos em que houve diferença estatística, as médias foram comparadas pelo teste Tukey, com um nível de significância de 5% ( $p=0,05$ ). A fim

de avaliar se existiram correlações entre as variáveis, foi empregada a análise de Correlação de Pearson.

Os dados foram padronizados para as análises multivariadas, utilizando-se a seguinte fórmula:  $x = (\text{média da espécie} - \text{média geral}) / \text{desvio padrão}$ . A análise de componentes principais (ACP) foi utilizada para identificar quais variáveis que mais contribuem para a variação dos dados. Para a definição do número de eixos a serem analisados, utilizou-se o critério do autovalor e do gráfico de declive (*screeplot*). Para avaliar o grau de similaridade entre as espécies estudadas foi realizada uma análise de agrupamento (*Cluster analysis*), pelo método de *Ward's* como algoritmo, considerando as variáveis mais significativas obtidas a partir da ACP. As análises de agrupamento foram consideradas significativas com índice cofenético superior a 0,5. Em tais análises utilizou-se o programa Past, versão 1.34 (HAMMER *et al.*, 2001).

### 3 RESULTADOS

Houve diferenças estatísticas entre os grupos ecológicos para diversas variáveis relacionadas ao tamanho das plântulas (TABELA 2). As espécies pioneiras tiveram os menores valores de massa da raiz, massa da parte aérea, massa da semente, massa da plântula, área do cotilédone e área total de fotossíntese quando comparadas às espécies secundárias tardias, enquanto que as secundárias iniciais não diferiram nessas características dos demais grupos (TABELA 2).

As espécies pioneiras tiveram menores valores de comprimento da plântula, comprimento da raiz e massa do cotilédone, quando comparadas às secundárias iniciais e tardias, não havendo diferenças significativas entre estas últimas. Com relação à razão da massa do cotilédone, as espécies pioneiras tiveram valores menores do que as secundárias iniciais e não diferiram das secundárias tardias. Apenas as médias referentes à razão da massa do eofilo e à razão da massa da plântula/sememente foram maiores nas pioneiras na comparação com os demais grupos. Para as demais variáveis não foram constatadas diferenças estatísticas entre os grupos (TABELA 2).

Considerando os estágios de desenvolvimento das plântulas, as espécies secundárias tardias levaram mais tempo para completar a fase de plântula. O tempo de emissão dos cotilédones (Estágio II) foi maior nas secundárias iniciais e menor nas espécies pioneiras. Com relação ao tempo de expansão total do primeiro par de eofilos (Estágio III), nota-se que este é maior nas secundárias tardias, quando comparadas aos demais grupos (FIGURA 1, TABELA 2).

TABELA 2 - Valores médios e respectivos desvios-padrão das características morfológicas das sementes e das plântulas pertencentes a diferentes grupos ecológicos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

Variáveis	Pi	Si	St
	Média	Média	Média
Comprimento da plântula (mm)	48,9±17,15b	92,62 ±38,34a	98,99 ±17,79 a
Massa seca da plântula (mg)	7,69±5,18b	26,83±13,54ab	52,92±35,58a
Massa seca da semente (mg)	8,37±14,81b	18,48±16,60ab	49,18±33,79a
Razão comprimento parte aérea/plântula	0,42±0,13a	0,38±0,13a	0,43±0,12a
Razão massa parte aérea/plântula	0,82±0,07a	0,77±0,08a	0,76±0,07a
Razão massa plântula/sememente	7,56±4,84a	2,11±1,14 b	1,27±0,65b
Razão massa cotilédone/plântula	0,21±0,05b	0,40±0,07a	0,27±0,07ab
Razão massa eofilo/plântula	0,39±0,05a	0,19±0,06b	0,23±0,09b
Comprimento da parte aérea (mm)	22,56±14,15a	38,37±24,14a	43,72±17,66a
Massa seca da parte aérea (mg)	6,63±4,77 b	21,65±11,5ab	39,89±26,56a
Massa seca do cotilédone (mg)	1,80±1,47b	10,40±4,70a	13,17±7,09a
Massa seca do eofilo (mg)	3,03±2,08a	6,94±5,11a	11,13±8,94a
Massa seca da raiz (mg)	1,06±0,47b	5,16±2,96ab	13,04±9,99 a
Comprimento da raiz (mm)	26,39±5,90b	55,55±16,60a	55,74±12,47a
Área do cotilédone (mm <sup>2</sup> )	23,37±20,2b	83,94±48,19ab	111,6±63,70a
Área total de fotossíntese (mm <sup>2</sup> )	73,9±57,95b	140,8±85,34ab	245,7±135,23a
Área cotilédone/massa cotilédone (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	14,55±4,41a	7,63±4,23a	9,44±4,67a
Área eofilo/massa eofilo (mm <sup>2</sup> .mg <sup>-1</sup> )	15,67±3,81a	10,04±5,63a	13,56±3,53a
Tempo de desenvolvimento da plântula (dias)	24±8b	28±9b	91±68 a
Fase de desenvolvimento do cotilédone (dias)	4±0,89c	24±8a	17±6b

Pi- pioneira; Si - secundária inicial; St- secundária tardia; médias seguidas por letras iguais, na mesma linha, não diferem estatisticamente pelo teste de Tukey, p <0,05.

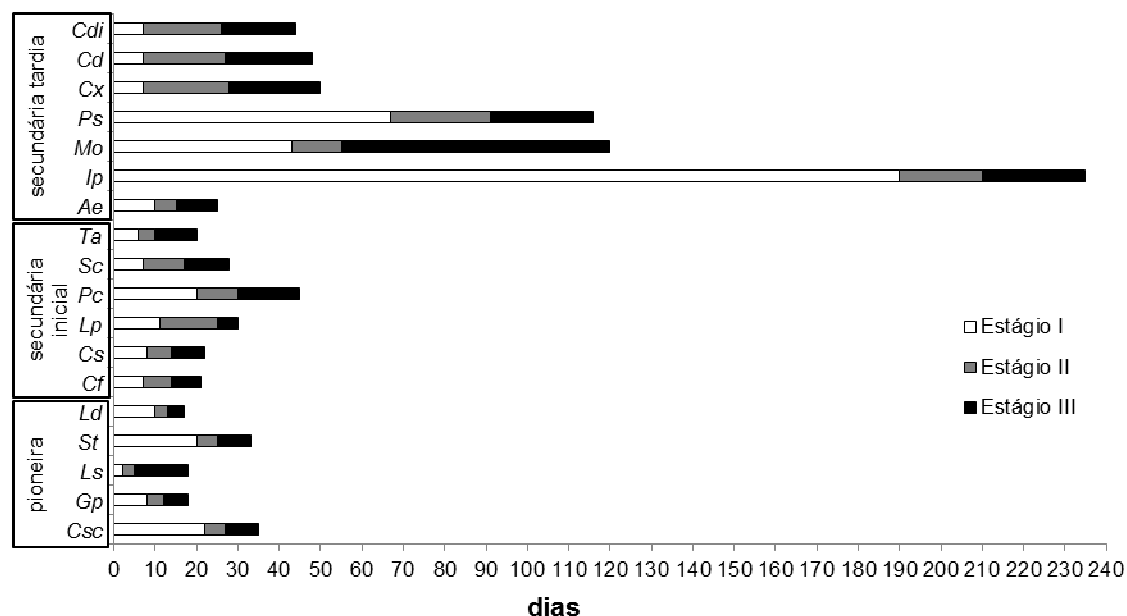


FIGURA 1 - Estágios de desenvolvimento das plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista. (Estágio I: início da germinação (emissão da radícula); estágio II: emissão do primeiro par de cotilédones e estágio III: expansão total do primeiro par de eofilos. (Csc: *Clethra scabra*; Gp: *Gochnatia polymorpha*; Ls: *Lamanonias peciosa*; St: *Schinus terebinthifolius*; Ld: *Luehea divaricata*; Cs: *Casearia sylvestris*; Cf: *Cedrela fissilis*; Lp: *Lafoensia pacari*; Pc: *Psidium cattleianum*; Sc: *Sebastiania commersoniana*; Ta: *Handroanthus albus*; Ae: *Allophylus edulis*; Ip: *Ilex paraguariensis*; Mo: *Mollinedia clavigera*; Ps: *Psychotria suterella*; Cx: *Campomanesia xanthocarpa*, Cd: *Casearia decandra* e Cdi: *Capsicodendron dinisii*).

Considerando a análise de componentes principais, 73% da variação nos dados é explicada pelos três primeiros eixos (TABELA 3). No primeiro, responsável por 36% da variação, destacam-se o tamanho das plântulas e das sementes. Dentre estas, as mais significativas são, por ordem de importância, a massa seca e o comprimento da plântula, a massa seca da semente, a espessura total dos eófilos e a área total de fotossíntese. Porém, a razão da massa da plântula pela semente, a razão da massa do eófilo e a área específica do cotilédone são negativamente correlacionadas com o primeiro eixo (TABELA 3 e 4, FIGURA 2). O segundo eixo (21%) representa o investimento da plântula em área para interceptação da luz, evidenciado pela área específica foliar dos cotilédones e pela espessura do parênquima esponjoso e espessura total do eófilo. Neste eixo, destacam-se ainda, correlações negativas com a espessura total dos cotilédones, com a razão tanto da massa quanto do comprimento parte aérea/plântula e da razão massa cotilédone/plântula (TABELA 3 e 4, FIGURA 2). O terceiro eixo (16%), por sua vez, é representado pelas variáveis relacionadas à alocação de recursos na parte aérea, tanto em comprimento quanto em massa, pela área total de fotossíntese e pela razão da massa da eófilo/plântula. Neste eixo está negativamente correlacionada, a razão da massa do cotilédone/plântula (TABELA 3 e 4).

Em relação ao primeiro eixo, as espécies mais correlacionadas são as secundárias tardias (*Mollinedia clavigera*, *Capsicodendron dinisii*, e *Campomanesia xanthocarpa*), enquanto que, as pioneiras (*Clethra scabra*, *Gochnatia polymorpha* e *Luehea divaricata*) estão negativamente correlacionadas com esse eixo (FIGURA 2). Porém, no segundo eixo não há distinção clara entre os grupos, uma vez que nele ocorrem tanto espécies secundárias tardias (*Allophylus edulis*, *C. xanthocarpa*) quanto pioneiras (*Schinus terebinthifolius*, *L. divaricata*) e secundária inicial (*Lafoensia pacari*) (FIGURA 2). Por fim, no terceiro eixo, estão positivamente correlacionadas as espécies secundárias tardias (*C. xanthocarpa* e *A. edulis*) apenas.

TABELA 3 - Análise de Componentes Principais a partir de características morfológicas de plântulas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná. Autovalores e porcentagem de explicação da variância total.

Componente principal	Autovalor	% variância
1	5,3399	35,5990
2	3,1263	20,8420
3	2,4098	16,0650
4	1,1260	7,5066
5	0,8716	5,8108
6	0,8092	5,3944
7	0,3909	2,6057
8	0,3727	2,4849
9	0,3075	2,0503
10	0,1165	0,7765

TABELA 4 - Análise de Componentes Principais a partir de características morfológicas de plântulas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná. Correlação entre as variáveis e os componentes principais.

Variável	Componente		
	1	2	3
Comprimento da plântula	0,7744	-0,2475	0,2075
Massa seca da plântula	0,8197	-0,02529	0,4235
Massa seca da semente	0,8148	0,01518	0,1488
Espessura total do cotilédone	0,08134	-0,696	-0,1054
Espessura total do eofilo	0,7515	0,5719	-0,08805
Espessura do parênquima esponjoso do eofilo	0,6147	0,6031	-0,1304
Estágios de desenvolvimento	0,48	0,502	0,1885
Total de área de fotossíntese	0,7026	-0,0472	0,6377
Área específica do cotilédone	-0,5842	0,619	0,3298
Área específica do eofilo	-0,4725	0,2768	0,3703
Razão massa da parte aérea/massa plântula	-0,4022	-0,6232	0,4638
Razão comprimento da parte aérea/massa plântula	0,07206	-0,574	0,7251
Razão massa do cotilédone/massa plântula	0,235	-0,5639	-0,6623
Razão massa do eofilo/massa plântula	-0,6729	0,138	0,5115
Razão massa da plântula/ massa da semente	-0,7011	0,3467	0,01572

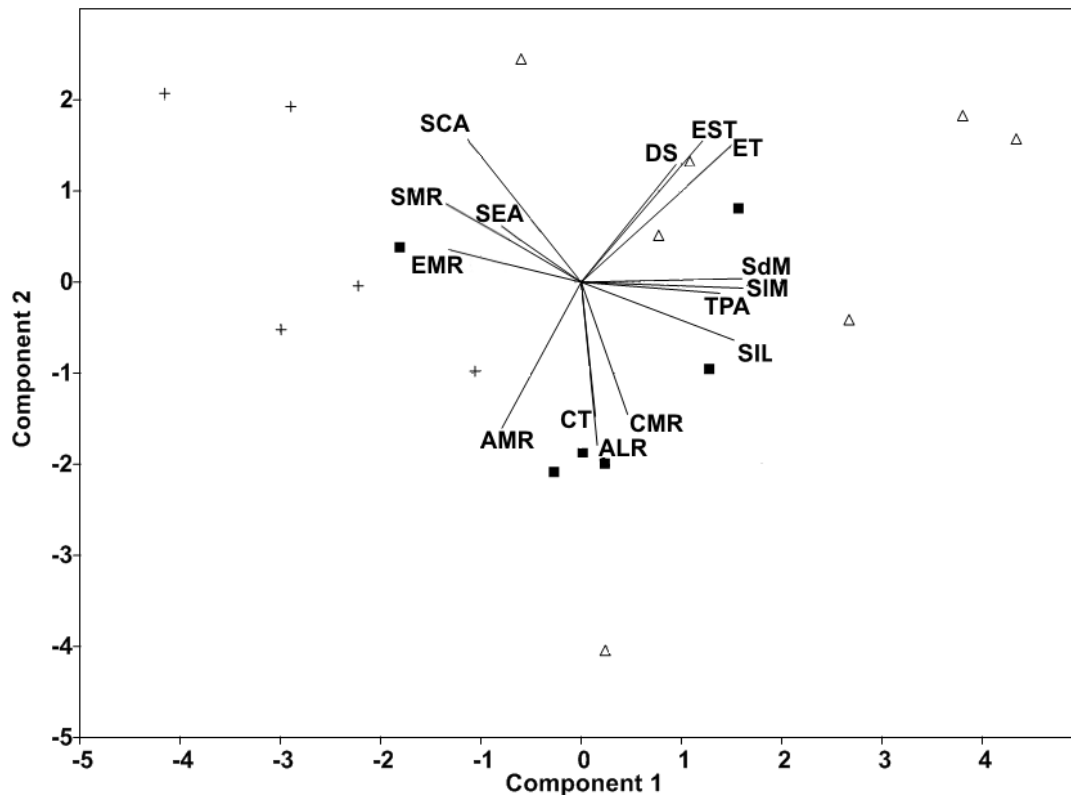


FIGURA 2 - Análise de componentes principais das características morfológicas de espécies da Floresta Ombrófila Mista. SIL: comprimento da plântula; SIM: massa da plântula; SdM: massa da semente; CT: espessura total do cotilédone; ET: espessura total do eofilo; EST: espessura do parênquima esponjoso; DS: estágios de desenvolvimento; SCA: área específica dos cotilédones; SEA: área específica dos eofilos; TPA: área total de fotossíntese;; AMR: razão massa parte aérea/massa da plântula; ALR: razão comprimento da parte aérea/comprimento da plântula; CMR: razão da massa do cotilédone/massa da plântula; EMR: razão da massa do eofilo/massa da plântula; SMR: razão da massa da plântula/massa da semente. Símbolos (+:espécies pioneiras; Δ: espécies secundárias iniciais e ■: espécies secundárias tardias).

Na análise de agrupamento, considerando as variáveis mais representativas identificadas a partir da PCA (comprimento da plântula; massa da plântula; massa da semente; espessura total do cotilédone; espessura total do eofilo; espessura do parênquima esponjoso; estágios de desenvolvimento; área específica dos cotilédones; área específica dos eofilos; área total de fotossíntese; razão massa parte aérea/massa da plântula; razão comprimento da parte aérea/comprimento da plântula; razão da massa do cotilédone/massa da plântula; razão da massa do eofilo/massa da plântula; razão da massa da plântula/massa da semente), nota-se a formação de dois grupos principais. O primeiro é formado pelas espécies secundárias tardias (*M. clavigera*, *P. suterella*, *C. xanthocarpa*, *Casearia decandra*, e

*C. dinisii*), e por *Psidium cattleianum* (secundária inicial). O segundo grupo reúne as espécies pioneiras (*C. scabra*, *G. polymorpha*, *L. speciosa*, *S. terebinthifolius* e *L. divaricata*) e *I. paraguariensis* (secundária tardia) e as secundárias iniciais (*C. fissilis*, *C. sylvestris*, *L. pacari*, *Sebastiania commersoniana*, *Handroanthus albus*) e *A. edulis* (secundária tardia), divididas em dois subgrupos distintos (FIGURA 3).

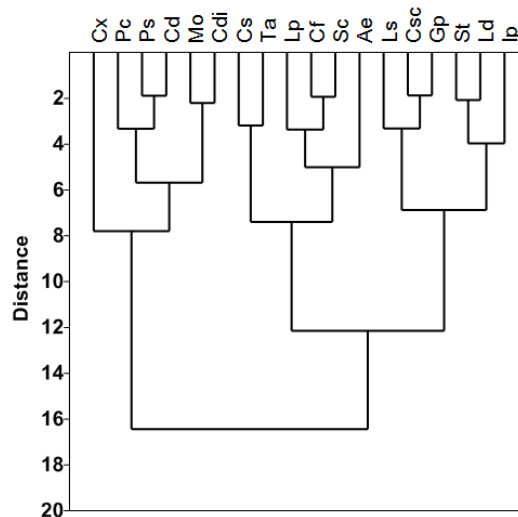


FIGURA 3 - Análise de agrupamento de espécies da Floresta Ombrófila Mista. (Csc: *Clethra scabra*; Gp: *Gochnatia polymorpha*; Ls: *Lamanonia speciosa*; St: *Schinus terebinthifolius*; Ld: *Luehea divaricata*; Cs: *Casearia sylvestris*; Cf: *Cedrela fissilis*; Lp: *Lafoensia pacari*; Pc: *Psidium cattleianum*; Sc: *Sebastiania commersoniana*; Ta: *Handroanthus albus*; Ae: *Allophylus edulis*; Ip: *Ilex paraguariensis*; Mo: *Mollinedia clavigera*; Ps: *Psychotria suterella*; Cx: *Campomanesia xanthocarpa*, Cd: *Casearia decandra* e Cdi: *Capsicodendron dinisii*).

Entre a maioria das características analisadas ocorreu correlação alta ( $r > 0,5$ ), considerando as variáveis logaritimizadas. Dentre elas, destacam-se: correlação positiva entre a massa da semente e as massas e áreas do cotilédone (CM = 0,93; CA = 0,83) e do eofilo (EM = 0,83; EA = 0,83), porém, negativa com a área específica do cotilédone (SCA = 0,53); correlação positiva entre a massa da plântula (SIM) e as massas e áreas do cotilédone (CM = 0,97; CA = 0,91) e eofilo (EM = 0,93; EA = 0,83), e com a massa da semente (SdM = 0,92). Além disso, destacam-se correlações positivas entre a razão da massa da plântula/semente (SLM) e a área específica dos cotilédones (SCA = 0,64) e com a razão da massa do eofilo (EMR = 0,61), porém, negativa com a razão da massa do cotilédone (CMR = 0,54).

## 4 DISCUSSÃO

Algumas tendências gerais constatadas no presente estudo corroboram aquelas observadas em outros trabalhos, que relacionam características das plântulas e sementes aos grupos ecológicos aos quais as espécies pertencem (FOSTER e JANSON, 1985; GLESSON e TILMAN, 1994; SOUZA e VÁLIO, 2003; MOLES e WESTOBY, 2004; COLL *et al.*, 2008). Em geral, tal como nas espécies estudadas, as pioneiras possuem menor biomassa e tamanho das semente e das plântulas, quando comparadas às espécies que se desenvolvem no interior da floresta (NG, 1978; FOSTER e JANSON, 1985; HLADIK e MIQUEL, 1990; GARWOOD, 1996; SAVERIMUTTU e WESTOBY, 1996; KITAJIMA, 1996; WRIGHT e WESTOBY, 1994; WRIGHT *et al.*, 2000). A maior quantidade de reserva nas sementes das espécies secundárias tardias pode ser alocada para diferentes partes da plântula durante o seu desenvolvimento, levando à produção de plântulas maiores e com maior habilidade competitiva em ambientes sombreados (STEBBINS, 1971; SAVERIMUTTU e WESTOBY, 1996; PAZ e MARTINEZ-RAMOS, 2003; GREEN e JUNIPER, 2004; BARALOTO *et al.*, 2005), além de permitir maior sobrevivência (BARALOTO *et al.*, 2005; BARALOTO e FORGET, 2007). Tal tendência fica clara quando se considera a correlação positiva entre a massa da semente e as variáveis biométricas da plântula, sendo também constatado por diversos autores (JURADO e WESTOBY, 1992; GREEN e JUNIPER, 2004; BARALOTO *et al.*, 2005). Em termos absolutos, as plântulas secundárias tardias têm maior biomassa, comprimento e área total de fotossíntese. Estes resultados representam um maior investimento em tamanho das espécies secundárias tardias.

No entanto, apesar das pioneiras possuírem plântulas menores, estas têm um desenvolvimento mais rápido e menor dependência da massa da semente, considerando a razão massa da plântula/massa da semente, uma vez que tal índice representa o quanto a plântula cresceu em relação ao tamanho da semente. Alguns estudos relatam que espécies provenientes de sementes menores tendem a ter maior taxa de crescimento (JURADO e WESTOBY, 1992; GLEESON e TILMAN, 1994; GARWOOD, 1996; SORIANO *et al.*, 2011), isso parece facilitar a rápida ocupação do espaço pelas espécies pioneiras em estágios iniciais de desenvolvimento (SOUZA e VÁLIO, 2003).

Além disso, a correlação negativa entre massa da semente e área específica do cotilédone indica que, em termos relativos, há maior eficiência de alocação na formação de área fotossintetizante nas plântulas provenientes de sementes menores. Isso corrobora com a estratégia esperada para as espécies em estágios iniciais da sucessão. Por outro lado, vários estudos têm constatado que espécies tolerantes a sombra tendem a ter baixos valores de área específica foliar, além de baixa taxa de crescimento (BARALOTO *et al.*, 2005; POORTER *et al.*, 2006; COLL *et al.*, 2008; MARKESTEIJN e POORTER, 2009). Em geral, essas espécies, possuem substâncias de reserva que permitem a sobrevivência no sub-bosque, além de formarem bancos de plântulas, permanecendo neste ambiente por longos períodos (GREEN e JUNIPER, 2004).

Em geral, plântulas que crescem no interior de florestas (espécies secundárias tardias) têm um desenvolvimento mais lento, sendo mais dependentes das reservas da semente e/ou dos cotilédones. Ao contrário, espécies de ambientes abertos (pioneiras) apresentam desenvolvimento mais rápido, menos dependente de reservas e com maior dependência da fotossíntese no início do crescimento (BARALOTO *et al.*, 2005; MARKESTEIJN e POORTER, 2009), tal como observado no presente estudo. Isso também se torna evidente quando se observa a presença de endosperma nas sementes das espécies secundárias tardias, resultado constatado no primeiro artigo deste estudo.

Esse resultado vem a confirmar a dependência das reservas da semente no início do estabelecimento em espécies secundárias tardias. Além disso, a correlação positiva entre a massa da semente com a massa dos cotilédones sugere que espécies com sementes maiores produzem cotilédones com maior massa, provavelmente com maior quantidade de reserva, resultado também observado por Green e Juniper (2004).

Neste estudo, as espécies secundárias tardias alocaram mais biomassa para os cotilédones do que as espécies pioneiras. Provavelmente, as reservas presentes nos cotilédones permitem a sobrevivência da plântula até que o aparato fotossintético esteja completamente desenvolvido, além de possibilitar a superação de eventuais períodos de déficit de carbono (baixo ponto de compensação em ambientes com pouca luz) (KITAJIMA, 1994; IBARRA-MANRIQUEZ *et al.*, 2001; GREEN e JUNIPER, 2004). Essa tendência geralmente é válida para as espécies com cotilédones de reserva (BARALOTO *et al.*, 2005). No entanto, espécies com

cotilédones foliáceos diferem quanto à quantidade de reserva disponível (GARWOOD, 1996), tal como constatado nas espécies estudadas. Estas diferenças refletem inclusive no tempo de abertura dos cotilédones, uma vez que, na maioria das espécies secundárias tardias estes permaneceram por mais tempo envoltos pelos tegumentos da semente, provavelmente exercendo função haustorial nesta fase.

O desenvolvimento e estabelecimento das plântulas são processos complexos, em que as funções (fotossíntese, reserva, absorção) são distribuídas entre os diferentes órgãos de forma dinâmica (GARDWOOD, 1996). Deste modo, um cotilédone que após plenamente formado se torna fotossintetizante, pode, numa fase anterior, exercer função de absorção das reservas da semente ou ele mesmo possuir uma determinada quantidade de reserva. No caso das espécies estudadas, isso provavelmente é mais relevante nas plântulas com maior biomassa de cotilédones e naquelas provenientes de sementes maiores.

Além dos atributos morfológicos das plântulas, as características anatômicas também são importantes determinantes do crescimento das espécies vegetais (GARWOOD, 1996). No artigo 3 deste estudo, a variação na espessura total do eofilo entre os grupos ecológicos, certamente é determinada pela maior espessura do parênquima esponjoso. Estruturalmente, este tecido tem células esféricas e com grandes espaços intercelulares. De acordo com DeLucia *et al.* (1996), isso pode ser interpretado como uma estratégia para melhor absorção de luz pelos cloroplastos, uma vez que o parênquima esponjoso tende a ter maior eficiência na reflexão interna. Além disso, tal estrutura permite maior eficiência na difusão de CO<sub>2</sub> no interior do mesofilo, aumentando o desempenho fotossintético (LAMBERS *et al.*, 1998). Portanto, a maior espessura dos eofilos nas espécies secundárias tardias é uma estratégia para interceptação da luz, uma vez que estas se desenvolvem em ambientes com pouca disponibilidade luminosa.

A presença de tricomas tectores observado nas espécies pioneiras (ver resultados do artigo 1) pode ser um indicativo de como tais plântulas evitam a perda de água para o ambiente. De acordo com Wright *et al.* (2000), espécies que ocorrem em ambientes abertos (clareiras) têm maiores riscos a dessecação do que as espécies de ambientes sombreados. A presença de tricomas pode reduzir a evapotranspiração e tal característica é comum em espécies com sementes pequenas.

Em relação aos grupos ecológicos, Swaine & Whitmore (1988) propõem que as espécies poderiam ser divididas apenas em pioneiras e não pioneiras (equivalentes às secundárias tardias), devido à dificuldade em identificar subgrupos, considerando-se a falta de dados quantitativos para um grande número de espécies. Deste modo, muitas espécies citadas na literatura como secundárias iniciais seriam consideradas por Swaine & Whitmore (1988) como pioneiras longevas. No presente estudo, notou-se que as espécies secundárias iniciais têm características similares às pioneiras, considerando o tempo de desenvolvimento das plântulas e ao tipo de dispersão, e se sobrepõem às secundárias tardias especialmente no que se refere ao tamanho. Portanto, as espécies secundárias iniciais podem ser consideradas como pioneiras longevas.

Os resultados indicaram que, no conjunto das espécies analisadas, existem diferenças morfofuncionais que podem implicar em diferentes estratégias de estabelecimento das plântulas no processo de sucessão das florestas. Tais diferenças foram observadas em muitos dos caracteres morfológicos avaliados. Em geral, a variabilidade entre as espécies é explicada principalmente pelo tamanho das plântulas, investimento em órgãos para interceptação da luz e pela alocação de recursos na parte aérea.

Embora as estratégias de estabelecimento e os padrões morfológicos das plântulas possam ser um indicativo da composição da comunidade vegetal adulta, a divisão das espécies em grupos ecológicos não deve ser utilizada de forma estanque, uma vez que depende de quais variáveis são consideradas. Da mesma forma, na classificação das plântulas em grupos ecológicos, deveriam ser incorporadas outras variáveis ecológicas (taxa de crescimento, sobrevivência), fisiológicas (ponto de compensação fótica) e anatômicas (espessura e número de camadas os tecidos foliares, densidade estomática, quantidade de reservas), além das características morfofuncionais normalmente utilizadas.

## REFERÊNCIAS

- ALVES, L.; METZGER, J. P. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica**, v. 6, p. 1-26, 2006.
- BARALOTO, C.; MICHEL, P.; GOLDBERG, D. E. Seed mass, seedling size and neotropical tree seedling establishment. **Journal of Ecology**, v. 93, p. 1156-1166, 2005.
- BARALOTO, C.; FORGET, P. M. Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in neotropical rain forest trees. **American Journal of Botany**, v. 94, n. 6, p. 901-911, 2007.
- BAZAZ, F. A. The Physiological Ecology of Plant Succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 10, p. 351-371, 1979.
- BARBIERI, R.L.; HEIDEN, G. **Árvores de São Mateus do Sul e região**. 1º ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, 2009.
- BURGER, HZN. D. **Seedlings of some tropical trees and shrubs mainly of South East Asia**. Wageningen: PUDOC, 1972.
- BRAZÃO, J. E. M.; SANTOS, M. M. Vegetação. In: **Recursos Naturais e Meio Ambiente: uma visão do Brasil**. 2º ed. Rio de Janeiro: IBGE, p. 111-124, 1997.
- COLL, L.; POTVIN, C.; MESSIER, C.; DELAGRANGE, S. Root architecture and allocation patterns of eight native tropical species with different successional status used in open-grown mixed plantations in Panama. **Trees**, v. 22, p. 585-596, 2008.
- DELUCIA, E. H.; NELSON, K.; VOGELMANN, T. C.; SMITH, W. K. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. **Plant Cell Environ**, v. 19, p. 159-170, 1996.
- EGERTON, F. N. Homage to Frederic E. Clements, Historian of Plant Succession Studies. **Bulletin of the Ecological Society of America**, 2009.
- FOSTER, S.; JANSON, C. H. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology**, v. 66, p. 773-780, 1985.
- GARWOOD, M. D. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: SWAINE, M. D. **Ecology of tropical forest tree seedlings**. Paris: Unesco/ Parthenon, p. 59-119, 1996.
- GILLER, P. S. **Community structure and the niche**. London; New York: Chapman and Hall, 1984.
- GLEESON, S. K.; TILMAN, D. Plant allocation, growth rate and successional status. **Functional Ecology**, v. 8, p. 543-550, 1994.

GREEN, P. T.; JUNIPER, P. A. Seed-seedling allometry in tropical rain forest trees: seed mass-related patts of resource allocation and 'reserve effect'. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 937-408, 2004.

GRINGS, M.; BRACK, P. Árvores na vegetação nativa de Nova Petrópolis, Rio Grande do Sul. **Iheringia**, v. 64, p. 5-22, 2009.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Eletrônica*, v. 4, n. 1, 2001. Disponível em: <[http://palaeo-eletronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-eletronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)>. Acesso em: 01/03/2012.

HLADIK, A.; MIQUEL, S. Seedling types and plant establishment in an African rains forest. In: BAWA, K. S.; HADLEY, M. **Reproductive Ecology of Tropical Forest Plants**, Paris: Unesco/Parthenon, 1990, p. 261-282.

IBARRA-MANRÍQUEZ, G.; RAMOS, M. M.; OYAMA, K. Seedling functional types in a lowland rain forest in Mexico. **American Journal of Botany**, v. 88, p. 1801-1812, 2001.

IPARDES - INSTITUTO PARANAENSE DE DESENVOLVIMENTO ECONÔMICO E SOCIAL. Disponível em: <<http://www.ipardes.gov.br/index.php>>. Acesso em: 02/02/2012.

JURADO, E.; WESTOBY, M. Seedling growth in relation to seed size among species of arid Australia. **Journal of Ecology**, v. 80, 407-416, 1992.

KITAJIMA, K. Relative importance of photosynthetic traits and allocation patterns correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical tree species. **Oecologia**, v. 98, p. 419-428, 1994.

KITAJIMA, K. Cotyledon functional morphology and patterns of seed reserve utilization by neotropical tree seedlings. In: SWAINE, M. D. **Ecology of tropical forest tree seedling**. Paris: Unesco/Parthenon, p. 193-210, 1996.

KITAJIMA, K. Do shade-tolerant tropical tree seedlings depend longer on seed reserves? Functional growth analysis of three Bignoniaceae species. **Functional Ecology**, v. 16, p. 433-444, 2002.

KITAJIMA, K. Impact of cotyledon and leaf removal on seedling survival in three tree species with contrasting cotyledon functions. **Biotropica**, v. 35, p. 429-434, 2003.

KITAJIMA, K. Seed and seedling ecology. In: PUGNAIRE, F. I.; VALLADARES, F. **Functional Plant Ecology**, New York: CRC Press, p. 549-566, 2007.

KITAJIMA, K.; POORTER, L. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. In: CARSON, W. P.; SCHNITZER, S. A. **Tropical Forest Community Ecology**, Blackwell Science, p. 160-181, 2008.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, 1998.

LÜTTGE, U. **Physiological ecology of tropical plants**. New York: Springer, 1997.

MARKESTEIJN, L.; POORTER, L. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. **Journal of Ecology**, v. 97, p. 311-325, 2009.

MOLES, A. T.; WESTOBY, M. Seedling survival and seed size: a synthesis of the literature. **Journal of Ecology**, v. 92, p. 372-383, 2004.

NG, F. S. P. Strategies of establishment in Malayan forest trees. In: TOMLINSON, P. B.; ZIMMERMANN, M. H. **Tropical trees as living systems**. Cambridge: Cambridge University Press, p. 129-162, 1978.

PAZ, H.; MARTÍNEZ-RAMOS, M. Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae). **Ecology**, v. 84, p. 439-450, 2003.

PINA-RODRIGUES, F. C. M.; COSTA, L. G. S.; REIS, A. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. In: **Anais do 6º Congresso Florestal Brasileiro**. v. 3, Campos do Jordão, São Paulo, p. 676-684, 1990.

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

POORTER, L. Are Species Adapted to Their Regeneration Niche, Adult Niche, or Both? **The American Naturalist**, v. 169, p. 433-442, 2007.

POORTER, L.; BONGERS, L.; BONGERS, F. Architecture of 54 Moist-Forest Tree Species: Traits, Trade-Offs, and Functional Groups. **Ecology**, v. 87, p. 1289-1301, 2006.

PRIMACK, R. B. Seed physiology, seed germination and seedling ecology - commentary. In: BAWA, K. S.; HADLEY, M. **Reproductive ecology of tropical forest plants**. Paris: Unesco/Parthenon, p. 233-236, 1990.

REES, M.; CONDIT, R.; CRAWLEY, M.; PACALA, S.; TILMAN, D. Long-term studies of vegetation dynamics. **Science**, v. 293, p. 650-655, 2010.

RESSEL, K.; GUILHERME, F. A. G.; SCHIAVINI, I.; OLIVEIRA, P. E. Ecologia morfofuncional de plântulas de espécies arbóreas da Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, p. 311-323, 2004.

SAVERIMUTTU, T.; WESTOBY, M. Seedling longevity under deep shade in relation to seed size. **The Journal of Ecology**, v. 84, p. 681-689, 1996.

SORIANO, D.; OROZCO-SEGOVIA, A.; MARQUEZ-GUZMAN, J.; KITAJIMA, K.; GAMBOA-DE BUEN, A.; HUANTE, P. Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. **Annals of Botany**, v. 107, p. 939-951, 2011.

SOUZA, L. A. **Morfologia e anatomia vegetal: célula, tecidos, órgãos e plântula**. Ponta Grossa: Editora UEPG, 2003.

SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, p. 35-47, 2003.

STEBBINS, G. L. Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, II: seeds and seedlings. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 2, p. 237-260, 1971.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86, 1988.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.

VIEIRA, W. L. **Variações estruturais foliares de quatro espécies arbóreas em dois estágios de desenvolvimento num remanescente de Floresta Ombrófila Mista**. 48 f. Dissertação (Mestre em Botânica) - Programa de Pós Graduação em Botânica, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011.

VOGEL, E. F. **Seedlings of dicotyledons: structure, development, types: descriptions of 150 woody Malesian taxa**. Wageningen: Centre for Publishing and Documentation, 1980.

WRIGHT, I. J.; WETOBY, M. Cross-species relationships between seedling relative as correlates of seedling shade tolerance of 13 tropical trees. **Oecologia**, v. 98, p. 419-428, 1994.

WRIGHT, I. J.; WESTOBY, M. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs leaf function in 28 Australian woody species. **Functional Ecology**, v. 14, p. 97-107, 2000.

WRIGHT, I. J.; CLIFFORD, H. T.; KIDSON, R.; REED, M. L.; RICE, B. L.; WESTOBY, M. A survey of seed and seedling characters in 1744 Australian dicotyledon species: cross-species trait correlations and correlated trait-shifts within evolutionary lineages. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 69, p. 521-547, 2000.

### ARTIGO 3

## ASPECTOS ESTRUTURAIS E ECOLÓGICOS DOS COTILÉDONES E EOFILOS DE ESPÉCIES ARBÓREAS DA FLORESTA OMBRÓFILA MISTA, PARANÁ

### RESUMO

Neste estudo avaliou-se as diferenças anatômicas e morfológicas dos cotilédones e eofilos, entre espécies de diferentes grupos ecológicos da Floresta Ombrófila Mista, PR, Brasil. Foram coletados frutos maduros de 18 espécies arbóreas, sendo cinco pioneiras, seis secundárias iniciais e sete secundárias tardias. As sementes foram semeadas para obtenção das plântulas, cujo desenvolvimento foi acompanhado até a expansão total do primeiro par de eofilos. Foram preparadas laminais histológicas da região mediana do cotilédone e do eofilo, para mensuração dos tecidos e realização de testes microquímicos. Desses órgãos analisaram-se a espessura do parênquima paliçádico, do parênquima esponjoso, da epiderme e a espessura total dos órgãos; a densidade estomática; a massa seca e a área foliar. Com relação aos cotilédones, as secundárias tardias possuem maior razão de parênquima paliçádico/esponjoso, maior massa seca e área foliar quando comparadas com as pioneiras. Quanto aos eofilos, as secundárias tardias possuem maior espessura total, maior espessura do parênquima esponjoso, maior massa seca, e menor densidade estomática em relação às espécies pioneiras. Notou-se a presença de amido, lipídios e compostos fenólicos nos cotilédones e eofilos, principalmente das secundárias tardias. A variabilidade entre as espécies é explicada principalmente pelas características relacionadas ao parênquima esponjoso. Na análise de agrupamento, observaram-se dois grupos principais, no primeiro, as espécies pioneiras e no segundo, tanto as secundárias iniciais quanto as secundárias tardias, divididas em dois subgrupos distintos. Os resultados podem ser interpretados como indicativo das diferentes estratégias de estabelecimento das espécies no processo de sucessão das florestas.

Palavras-chave: Anatomia. Plântulas. Grupos ecológicos. Morfologia funcional.

## ABSTRACT

This study evaluated the anatomical and morphological differences of cotyledons and eophylls, among different successional groups of tree species of Araucaria Forest, PR, Brazil. Ripe fruits were collected from 18 tree species, five pioneer, six early-secondary and seven secondary species. The seeds were sown to obtain the seedlings, and the development was monitored until the total expansion of the first pair of eophylls. Histological slides were prepared from the middle region of the cotyledon and eophyll, for tissue measurement and microchemical tests. Thickness of palisade parenchyma, of spongy parenchyma, and the total thickness of the cotyledon and eophyll were measured. Stomatal density; dry weight, and leaf area were also calculated. With respect to the cotyledons, the late secondary species have greater palisade/spongy rate, greater dry mass and leaf area compared with the pioneer species. For eophylls, late secondary species to have higher total thickness and spongy parenchyma, greater dry mass, and lower stomata density, when compared to pioneer species. The variability among species is mainly explained by features related to the spongy parenchyma. In cluster analysis, they form two main groups. The first includes the pioneer species and the second includes both the initial secondary and late secondary species, divided into two distinct subgroups. The results can be interpreted as an indication of the different strategies of species establishment in the process of forest succession.

Key-words: Anatomy.Seedlings.successional groups.Functional morphology.

## 1 INTRODUÇÃO

A fase compreendida entre a germinação da semente ou diásporo até a completa expansão da primeira folha ou eofilo, caracteriza o estágio de plântula (SOUZA, 2003). Nessa fase, as plântulas são altamente vulneráveis, pois estão sujeitas a vários fatores abióticos (luminosidade, umidade, temperatura, disponibilidade de nutrientes) e bióticos (competição, herbivoria) que podem afetar o seu crescimento, estabelecimento, sobrevivência e composição na comunidade (FACELLI, 2008; LECK *et al.*, 2008; LECK e OUTRED, 2008). O sucesso da sobrevivência das plântulas nos ambientes específicos depende de uma complexa interação de atributos morfológicos, anatômicos e fisiológicos de cada espécie (GARWOOD, 1996).

Apesar da importância das plântulas na regeneração dos ecossistemas florestais, poucos são os estudos sobre a morfologia funcional das plântulas de espécies florestais brasileiras, especialmente quando se considera a grande diversidade da flora tropical (SOUZA e OLIVEIRA, 2004) e subtropical. De acordo com Mourão *et al.* (2002) e Souza e Oliveira (2004), os estudos de morfologia de plântulas geralmente não incluem a análise estrutural de seus órgãos, o que dificulta a compreensão do processo de estabelecimento de plântulas em um determinado ambiente.

Entre os órgãos das plântulas que desempenham um papel crucial no seu estabelecimento merecem destaque os cotilédones e eofilos (KITAJIMA, 1992). Estes são frequentemente utilizados na classificação das espécies em grupos funcionais (MÍQUEL, 1987 com abreviações de GARWOOD, 1996). Apesar disso, a maior parte dos estudos de anatomia ecológica da folha investiga este órgão, na fase adulta da planta (BOEGER e WISNIEWSKI, 2003; PAIVA *et al.*, 2003; BOEGER *et al.*, 2004; BOEGER *et al.*, 2006; VIEIRA, 2011). São, porém, menos comuns os estudos que relacionam a anatomia dos cotilédones e eofilos das plântulas com as condições em que essas se estabelecem (OGUCHI *et al.*, 2006). Portanto, entender a estrutura desses órgãos pode contribuir para estudos de ecologia, morfologia funcional, sucessão e dinâmica de regeneração de espécies florestais, especialmente em áreas degradadas.

No estado do Paraná, a Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária) tem sido intensamente devastada a partir da metade do século passado (IPARDES,

2012). Como consequência, restam apenas mosaicos de vegetação secundária, em diferentes graus de sucessão ecológica. Neste contexto, faz-se necessário conhecer a dinâmica das espécies vegetais, para que sejam reestabelecidos os seus ecossistemas. Portanto, são essenciais estudos relacionados às fases iniciais do ciclo de vida das plantas, especialmente das espécies arbóreas com potencial para regeneração das áreas florestais.

Com base nisso, neste estudo pretendeu-se avaliar se: *i.* as características morfológicas e estruturais de cotilédones e eofilos são distintas entre si e entre as espécies de diferentes grupos ecológicos da Floresta Ombrófila Mista; *ii.* tais características podem ser interpretadas em termos funcionais de acordo com o nicho em que as espécies ocupam.

## 2 MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 LOCAIS DE COLETA E ESPÉCIES

As coletas dos frutos foram realizadas entre os anos de 2009 e 2011, em diversos remanescentes de Floresta Ombrófila Mista, na região metropolitana de Curitiba, no estado do Paraná. Estes locais encontram-se sob domínio de clima subtropical úmido mesotérmico (Cfb de Koeppen), com verão fresco, inverno com geadas frequentes e precipitações bem distribuídas ao longo do ano (MAACK, 1981). Predominam solos do tipo Latossolos, Argissolos e Cambissolos (VELOSO *et al.*, 1991).

Foram selecionadas 18 espécies pertencentes a diferentes famílias botânicas, representativas da Floresta Ombrófila Mista (TABELA 1). Para a classificação das espécies em grupos ecológicos foram utilizados os parâmetros citados por Piñ-Rodrigues *et al.* (1990), além dos estudos de Alves e Metzger (2006), Barbieri e Heiden (2009) e Grings e Brack (2009).

TABELA 1 - Relação das espécies selecionadas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

<b>Espécie</b>	<b>Família</b>	<b>Grupo ecológico</b>
<i>Clethra scabra</i> Loisel.	Clethraceae	pioneira
<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera	Asteraceae	pioneira
<i>Lamanonia speciosa</i> (Cambress.) L.B.Sm.	Cunoniaceae	pioneira
<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Anacardiaceae	pioneira
<i>Luehea divaricata</i> Mart.	Malvaceae	pioneira
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	Salicaceae	secundária inicial
<i>Cedrela fissilis</i> Vell.	Meliaceae	secundária inicial
<i>Lafoensia pacari</i> A.St.-Hil.	Lythraceae	secundária inicial
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine	Myrtaceae	secundária inicial
<i>Sebastiania commersoniana</i> (Baill.) L.Sm. & R.J. Downs	Euphorbiaceae	secundária inicial
<i>Handroanthus albus</i> (Cham.) Mattos	Bignoniaceae	secundária inicial
<i>Allophylus edulis</i> Niederl.	Sapindaceae	secundária tardia
<i>Ilex paraguariensis</i> A.St.-Hil.	Aquifoliaceae	secundária tardia
<i>Mollinedia clavigera</i> Tul.	Monimiaceae	secundária tardia
<i>Psychotria suterella</i> Müll.Arg.	Rubiaceae	secundária tardia
<i>Campomanesia xanthocarpa</i> O.Berg	Myrtaceae	secundária tardia
<i>Casearia decandra</i> Jacq.	Salicaceae	secundária tardia
<i>Capsicodendron dinisii</i> (Schwacke) Occhiani	Canellaceae	secundária tardia

## 2.2 BENEFICIAMENTO DOS FRUTOS E MONTAGEM DO EXPERIMENTO

As sementes foram retiradas dos frutos manualmente (exceto *Gochnatia polymorpha*) e secas em laboratório, sob condições de temperatura ambiente. Posteriormente, cerca de 500 sementes foram semeadas em bandejas plásticas, contendo substrato vermiculita. As plântulas permaneceram em condições de laboratório, com rega periódica a cada dois dias, temperatura variando entre 22° e 26°C, umidade média cerca de 70% e intensidade luminosa de  $347 \pm 55 \mu\text{mol. s}^{-1} \cdot \text{m}^{-2}$ , mensurada diariamente (luminárias com luz branca foxlux 127 V - 25 W, foto período de 12 horas), durante o período de 2009 a 2011.

## 2.3 MORFOANATOMIA DOS COTILÉDONES E EOFILOS

Para a análise morfológica, foram obtidas cerca de 25 plântulas por espécie. Estas foram prensadas e desidratadas em estufa a 60°C, até atingir temperatura constante. Posteriormente, destas foram retirados os cotilédones e eofilos que por sua vez, tiveram sua massa seca determinada em balança analítica de precisão. Também foram mensuradas a área cotiledonar e eofilar com o auxílio do programa Sigma-Scan Pro Versão (versão 5.0, SPSS Inc., Chicago, IL,USA), a partir da imagem digitalizada em *scanner* de mesa.

Para a análise da anatomia comparativa foram utilizadas dez plântulas de cada espécie. O material coletado foi fixado em FAA 50. Posteriormente, dez amostras da região mediana dos cotilédones e dos eofilos foram incluídas em historresina Leica®. Com o auxílio de um micrótomo de rotação, obtiveram-se seções histológicas de 7 a 10  $\mu\text{m}$  de espessura, orientadas no plano transversal. As seções foram distendidas em lâminas, submetidos à coloração com azul de toluidina (O'BRIEN *et al.*, 1965) e montadas de forma permanente, empregando-se a resina sintética *Entellan*. Foram mensurados dos cotilédones e eofilos: a espessura da epiderme de ambas as faces do limbo (ED, EB); a espessura e o número de camadas dos tecidos paliçádico e esponjoso (PP, NPP; PE, NPE) e a espessura total (ET). De modo a compreender melhor as possíveis diferenças estruturais entre os grupos ecológicos estudados, as lâminas também foram analisadas qualitativamente.

A contagem dos estômatos foi realizada em microscópio fotônico com câmara clara acoplada, projetando-se a imagem da modelagem da epiderme sobre uma área conhecida. Para isto, a epiderme da face abaxial e adaxial tanto dos cotilédones quanto dos eofilos foram cobertas parcialmente com uma camada de esmalte incolor que, após seca, foi retirada com auxílio de pinça. Os moldes retirados foram montados entre lâmina e lamínula, com água.

Foram também obtidas secções a mão livre, com navalha de aço descartável, de material fresco da região mediana dos cotilédones e dos eofilos, para análises microquímicas com lugol (BERLYN e MIKSCHE, 1976), para detectar amido; sudan III (SASS, 1951), para substâncias graxas, cloreto férrico 10% (JOHANSEN, 1940), para compostos fenólicos e vermelho de rutênio para mucilagem (CHAMBERLAIN, 1932). As secções foram montadas em água. As análises anatômicas dos materiais obtidos foram realizadas ao microscópio fotônico Olympus CX40.

## 2.4 ANÁLISES DE DADOS

Para todas as variáveis analisadas foram calculadas as médias e os respectivos desvios-padrão. Para verificar a normalidade dos dados utilizou-se o teste de Shapiro-Wilk. Quando os pressupostos do teste não foram atendidos, realizou-se a transformação logarítmica dos dados. Os caracteres analisados foram submetidos à análise de variância (*one way ANOVA*) e as médias foram comparadas pelo teste de Tukey, com  $\alpha = 5\%$ .

Visando verificar o grau de similaridade entre as espécies estudadas, realizou-se uma análise de agrupamento (*Cluster analysis*) com base em ausência (-) ou presença (+) de caracteres, utilizando o método *Ward's* como algoritmo. Para isto, utilizou-se os seguintes caracteres: tipo de mesofilo, número de camadas da epiderme e do parênquima esponjoso, posição dos estômatos, testes microquímicos (amido, lipídio, composto fenólico e mucilagem), presença de tricomas e drusas. Foram consideradas significativas análises com índice cofenético superior a 0,7.

Os dados foram padronizados para a análise de componentes principais (ACP), utilizando-se a seguinte fórmula:  $x = (\text{média da espécie} - \text{média geral}) / \text{desvio padrão}$ . A ACP foi utilizada, visando identificar por meio do conjunto de variáveis as que mais contribuíram para a variação dos dados. As variáveis

utilizadas tanto dos cotilédones quanto dos eofilos foram: área foliar; área específica foliar, densidade estomática, espessura da epiderme abaxial e adaxial, espessura total, massa seca, número de camadas do parênquima esponjoso, espessura do parênquima esponjoso, razão parênquima paliçádico/esponjoso, espessura do parênquima paliçádico. Os escores dos eixos mais representativos da ACP foram determinados, utilizando-se o critério do autovalor e do gráfico de declive (*screeplot*). Para tais análises utilizou-se o programa estatístico Past, versão 1.34 (HAMER *et al.*, 2001).

### 3 RESULTADOS

A espessura total dos cotilédones não diferiu estatisticamente entre os grupos estudados, embora se note valores médios altos para esta variável em *Allophylus edulis*, secundária tardia. Com relação à razão de parênquima paliçádico/parênquima esponjoso, o grupo das espécies pioneiras possui os menores valores quando comparado com os demais grupos. Porém, quando se considera a espessura dos tecidos cotiledonares individualmente (parênquima esponjoso e parênquima paliçádico), não há diferença significativa entre os grupos. Também não foram constatadas diferenças estatísticas na densidade estomática dos cotilédones (TABELA 2).

Os valores de massa seca do cotilédone foram, em média, maiores nas espécies secundárias tardias, quando comparados com as pioneiras. Contudo, essas não diferem estatisticamente das secundárias iniciais. A área foliar dos cotilédones foi maior nas secundárias tardias quando comparadas com os demais grupos (TABELA 2).

Registrou-se diferença quanto à espessura total do eofilo, com maiores valores nas espécies secundárias tardias quando comparadas com as espécies pioneiras. Tal variação é ditada pela maior espessura do parênquima esponjoso, uma vez que este tem maiores médias nas espécies secundárias tardias, quando comparadas com as espécies pioneiras. Nas secundárias iniciais, não se observou diferença significativa nessas variáveis quando comparada com os demais grupos. A razão de parênquima paliçádico/parênquima esponjoso, por sua vez, não diferiu entre os grupos estudados (TABELA 2).

Considerando o conjunto das espécies estudadas, nota-se que as pioneiras têm maior densidade estomática no eofilo do que as secundárias tardias. Porém, não ocorre diferença significativa para esta variável nas espécies secundárias iniciais, quando comparadas com os demais grupos (TABELA 2).

As médias de área foliar do eofilo foram maiores no grupo das espécies secundárias tardias, quando comparadas com as pioneiras, no entanto, as secundárias iniciais não diferiram estatisticamente dos demais grupos. A massa seca dos eofilos foi variável, não havendo diferença significativa entre os grupos estudados para esta variável (TABELA 2).

TABELA 2 - Valores médios e respectivos desvios-padrão das variáveis morfoanatômicas dos cotilédones e eofilos dos grupos ecológicos distintos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná. Letras diferentes, na mesma coluna, para o mesmo órgão indicam diferença estatística pelo teste de tukey ( $p < 0,05$ ).

<b>Grupo sucessional</b>	<b>Espessura total (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Parênquima paliçádico (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Parênquima esponjoso (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Razão paliçádico/esponjoso</b>	<b>Epiderme face adaxial (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Epiderme face abaxial (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	<b>Densidade estomática (<math>\text{n}, \text{mm}^{-2}</math>)</b>	<b>Massa seca (mg)</b>	<b>Área foliar (<math>\text{mm}^2</math>)</b>	<b>AEF (<math>\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}</math>)</b>
<b>Cotilédones</b>										
<b>Pioneiras</b>										
Média	172,38 a	36,17 a	101,03 a	0.02 b	20,13 a	20,19 a	102,93 a	1,8 b	23,4 a	14,6 a
Desvio padrão	60,2	6,0	67,4	0.01	2,4	1,3	24,6	1,5	20,2	4,4
<b>Secundárias iniciais</b>										
Média	253,37 a	45,41 a	174,87 a	0.18 a	21,94 a	18,73 a	110,22 a	10,4 a	83,9 a	8,82 a
Desvio padrão	138,0	7,2	128	0.08	3,6	2,5	33,7	4,7	48,2	3,3
<b>Secundárias tardias</b>										
Média	306,20 a	33,28 a	241,33 a	0.19 a	22,31 a	22,83 a	80,84 a	13,2 a	111,6 a	9,44 a
Desvio padrão	329,0	4,4	338	0.12	5,0	4,6	28,3	7,1	64,7	4,4
<b>Eofilos</b>										
<b>Pioneiras</b>										
Média	94,97 b	25,03 a	41,07 b	0.48 a	18,16 a	14,85 a	230,61 a	3,04 a	50,53 a	15,68 a
Desvio padrão	9,00	1,80	22,04	0.21	3,78	1,92	91,86	2,08	40,21	3,81
<b>Secundárias iniciais</b>										
Média	105,33ab	29,29 a	49,28ab	0.26 a	16,51 a	15,13 a	165,51ab	5,49 a	56,38 a	11,37 a
Desvio padrão	26,57	7,85	11,95	0.12	4,90	2,82	66,45	3,97	42,17	4,95
<b>Secundárias tardias</b>										
Média	131,66 a	27,72 a	77,35 a	0.30 a	20,38 a	18,71 a	117,67 b	11,13 a	134,1 b	13,56 a
Desvio padrão	23,66	4,62	28,95	0.07	4,07	3,63	59,15	8,66	79,86	3,30

No cotilédone da maioria das espécies pioneiras, em seção transversal, predomina mesofilo dorsiventral, formado por uma camada de parênquima paliçádico e uma a sete camadas de parênquima esponjoso (FIGURA 1 A - E). Apenas *Gochnatia polymorpha* tem mesofilo homogêneo, formado apenas por parênquima homogêneo (FIGURA 1 B). Em *Luehea divaricata* o parênquima paliçádico é atípico (FIGURA 1 D). No mesofilo, ocorrem cristais de oxalato de cálcio em *Clethra scabra* e *Schinus terebinthifolius*, além de células secretoras em *G. polymorpha*, *L. speciosa* e *S. terebinthifolius*. Nesta última, os feixes vasculares são associados a cavidades ou canais secretores (FIGURA 1 E). No grupo das secundárias iniciais, a maioria das espécies também tem mesofilo dorsiventral, com uma camada de parênquima paliçádico e cerca de três a 11 camadas de parênquima esponjoso (Figura 1 G - K, exceto *Casearia sylvestris*, cujo mesofilo é formado apenas por parênquima esponjoso (FIGURA 1 F). Ainda com referência a esse grupo, nota-se a presença de drusas, tricomas tectores, glândulas, amido, lipídios e compostos fenólicos. Nas espécies secundárias tardias, o mesofilo varia de homogêneo a heterogêneo, este último é formado por uma camada de parênquima paliçádico e vários estratos de parênquima esponjoso (três a 36), com amplos espaços intercelulares (FIGURA 1 L - R). Em *Ilex paraguariensis* e *Capsicodendron dinisii*, o cotilédone é dorsiventral, porém, o parênquima da face adaxial (equivalente ao parênquima paliçádico) possui células pouco alongadas, sob forma de funil (FIGURA 1 M, R). Em *Allophylus edulis*, o mesofilo é homogêneo (FIGURA 1 L). Neste grupo, destaca-se ainda a ocorrência de reserva amilácea, lipídios e compostos fenólicos.

A epiderme que reveste os cotilédones em todos os grupos estudados é unisseriada, na face adaxial as células tendem a serem maiores do que na face abaxial e têm paredes periclinais relativamente espessadas. Além disso, as células epidérmicas variam de circulares a retangulares (FIGURA 1 A - R). Dentre as espécies pioneiras, destacam-se *Luehea divaricata* e *Lamanonia speciosa*, cujas células epidérmicas são marcadas pela presença de grande quantidade de mucilagem (FIGURA 1 C, D). Neste grupo, é comum a presença de tricomas tectores. Os estômatos ocorrem na face abaxial do cotilédone, sendo este hipoestomático em todos os grupos estudados, exceto *G. polymorpha* (pioneira), uma vez que a espécie tem estômatos em ambas às faces do cotilédone, sendo este anfiestomático.

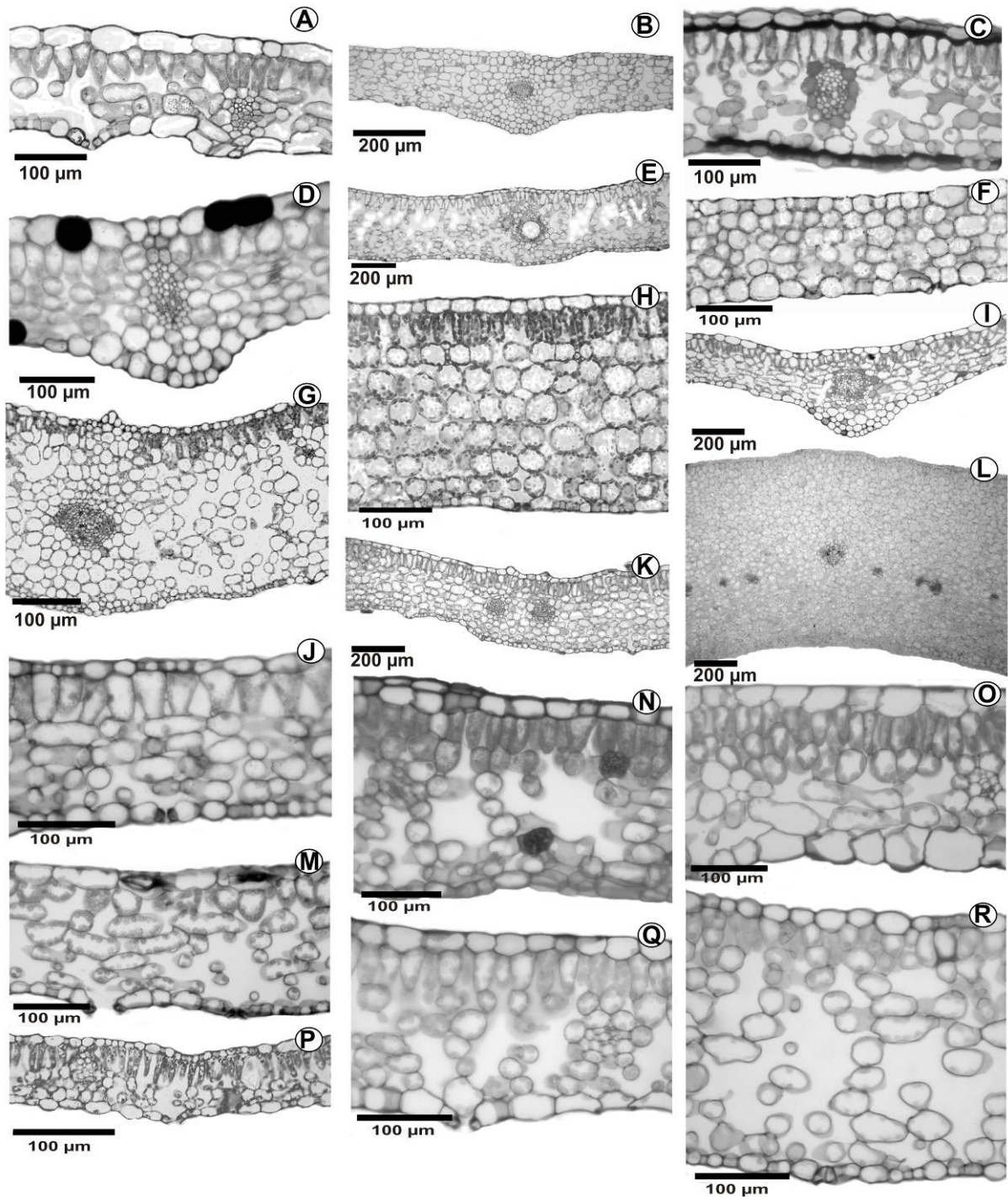


FIGURA 1 - Anatomia do cotilédone de plântulas de espécies da Floresta Ombrófila Mista, em secção transversal. A: *Clethra scabra*; B: *Gochnatia polymorpha*; C: *Lamanonia speciosa*; D: *Luehea divaricata*; E: *Schinus terebinthifolius*; F: *Casearia sylvestris*; G: *Cedrela fissilis*; H: *Lafoensia pacari*; I: *Psidium cattleianum*; J: *Sebastiania commersoniana*; K: *Handroanthus albus*; L: *Allophylus edulis*; M: *Ilex paraguariensis*; N: *Mollinedia clavigera*; O: *Psychotria suterella*; P: *Campomanesia xanthocarpa*; Q: *Casearia decandra*; R: *Capsicodendron dinisii*. (A - E: pioneiras; F - K: secundárias iniciais; L - R: secundárias tardias).

Com relação às células epidérmicas do eofilo, nas espécies pioneiras essa é unisseriada, com paredes celulares ligeiramente espessadas e estômatos presentes na face abaxial do eofilo, exceto *G. polymorpha* que tem eofilo anfiestomático (FIGURA 2 A - E). Além disso, nota-se a ocorrência de grande quantidade de mucilagem na epiderme de *L. divaricata* e *L. speciosa*, tal como observado nos cotilédones (FIGURA 2 C, D). Nas secundárias iniciais e secundárias tardias, a epiderme também é unisseriada e os estômatos estão presentes somente na face abaxial do eofilo (FIGURA 2 F - R). Deve-se ainda destacar que em *Mollinedia clavigera* (secundária tardia) nota-se uma camada de células subepidérmicas de origem protodérmica ou de origem no meristema fundamental, com células de formato esférico e de grande diâmetro, logo abaixo da epiderme adaxial do eofilo (FIGURA 2 N). Outra característica que merece destaque no grupo das secundárias tardias, especialmente em *Psychotria suterella*, é a presença das células epidérmicas de grande tamanho e contorno quadrado a retangular, na face adaxial (FIGURA 2 O).

O eofilo da maioria das espécies pioneiras estudadas, em secção transversal, tem mesofilo heterogêneo, com uma camada de parênquima paliçádico e de uma a quatro camadas de parênquima esponjoso, apenas *G. polymorpha* tem mesofilo formado por parênquima esponjoso (FIGURA 2 A - E). Nas secundárias iniciais, ocorre uma camada de parênquima paliçádico e cerca de três camadas de parênquima esponjoso, apenas *C. sylvestris* tem parênquima esponjoso (FIGURA 2 F - K). Assim como ocorre com o cotilédone das secundárias tardias, o eofilo também é composto por várias camadas de parênquima esponjoso (de três a sete) e uma camada de parênquima paliçádico (FIGURA 2 L - R). Em *I. paraguariensis*, o parênquima do mesofilo da face adaxial possui células pouco alongadas e em forma de funil, tal como observado nos cotilédones (FIGURA 2 M). Além disso, nos eofilos das secundárias tardias, também ocorrem amido, lipídios e compostos fenólicos.

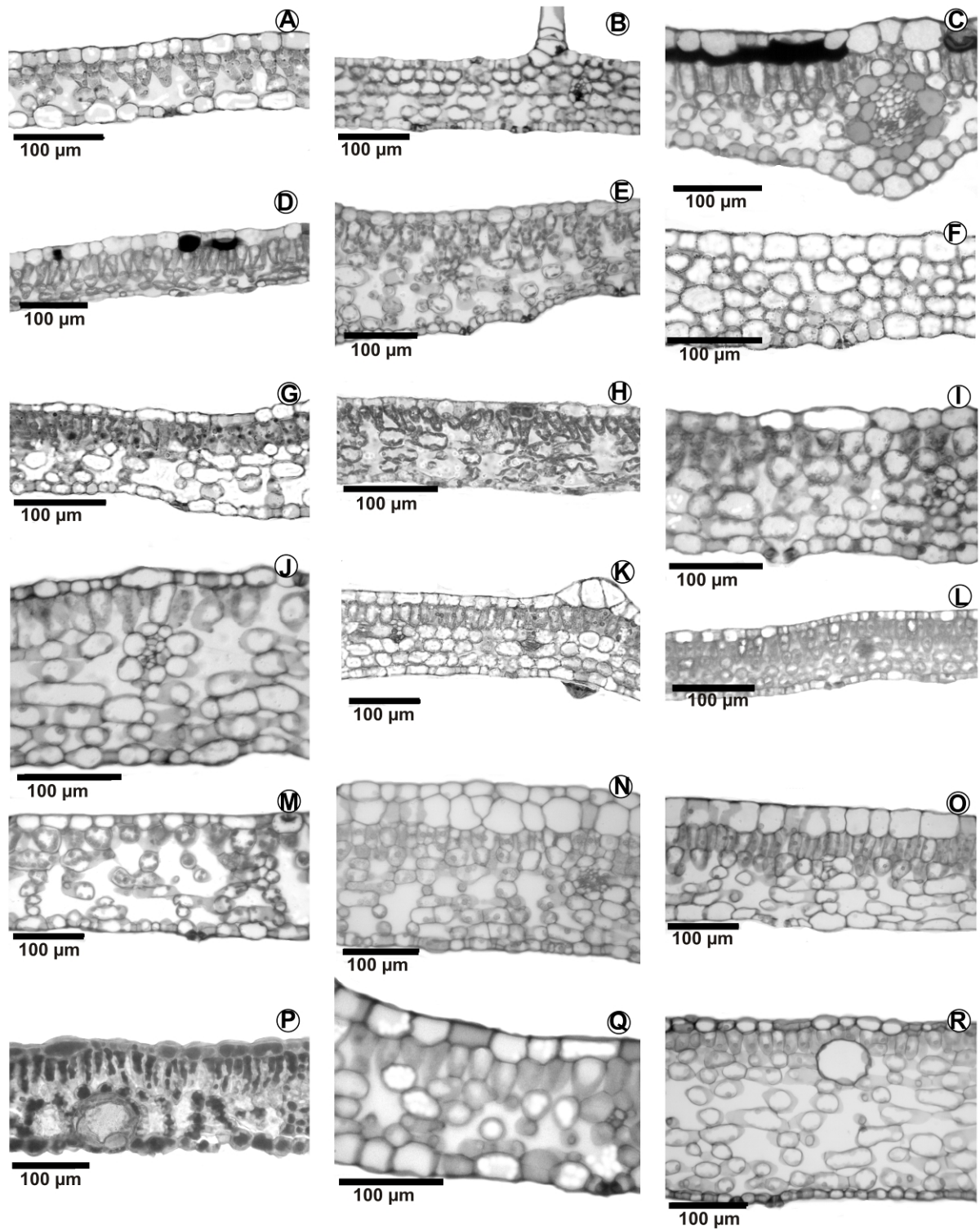


FIGURA 2 - Anatomia do eofilo de plântulas da Floresta Ombrófila Mista, em secção transversal. A: *Clethra scabra*; B: *Gochnatia polymorpha*; C: *Lamanonia speciosa*; D: *Luehea divaricata*; E: *Schinus terebinthifolius*; F: *Casearia sylvestris*; G: *Cedrela fissilis*; H: *Lafoensia pacari*; I: *Psidium cattleianum*; J: *Sebastiania commersoniana*; K: *Handroanthus albus*; L: *Allophylus edulis*; M: *Ilex paraguariensis*; N: *Mollinedia clavigera*; O: *Psychotria suterella*; P: *Campomanesia xanthocarpa*; Q: *Casearia decandra*; R: *Capsicodendron dinisii*. (A - E: pioneiras; F - K: secundárias iniciais; L - R: secundárias tardias).

Considerando os resultados da análise de componentes principais (ACP), foi possível constatar que os parâmetros anatômicos dos cotilédones avaliados contribuem para a variação dos dados. O número de camadas do parênquima esponjoso, a espessura do parênquima esponjoso e espessura total dos tecidos, contribuem para a formação do primeiro eixo, explicando 35% da variação dos dados (TABELA 3, 4; FIGURA 3 A). A massa dos cotilédones, a razão do parênquima paliçádico/esponjoso e a área dos cotilédones contribuem com a formação do segundo eixo, responsável por 29% da variação dos dados (TABELA 3, 4; FIGURA 3 A). Porém, as espessuras da epiderme da face abaxial e da face adaxial têm menor contribuição na variação dos dados, uma vez que contribuem com 14% para a formação do terceiro eixo.

Ainda com relação aos caracteres dos cotilédones, por meio da ACP, nota-se que no primeiro eixo, não há uma distinção clara na formação dos grupos estudados, uma vez que neste destacam-se *Cedrela fissilis* (secundária inicial), *A. edulis* (secundária tardia) e *G. polymorpha* (pioneira), correlacionadas positivamente. Enquanto que *C. xanthocarpa* e *P. suterella* estão negativamente correlacionadas com o primeiro eixo. O segundo reúne principalmente as espécies secundárias tardias, correlacionadas positivamente. Porém, as espécies pioneiras estão negativamente correlacionadas com este eixo (FIGURA 3 A). No terceiro eixo, positivamente destacam-se *P. suterella* e *A. edulis* (secundárias tardias), além de *Psidium cattleianum* (secundária inicial).

Por meio da ACP foi possível observar que os caracteres dos eofilos avaliados também contribuem na formação dos eixos. De maneira geral, a espessura do parênquima esponjoso, o número de camadas do parênquima esponjoso e a espessura total do eofilo explicam a maior parte da variação dos dados (37%) (TABELA 3, 4; FIGURA 3 B). Posteriormente, nota-se que a espessura do parênquima paliçádico e a massa do eofilo são responsáveis por 25% da variação (TABELA 3, 4; FIGURA 3 B). Por fim, a espessura da epiderme adaxial tem uma menor contribuição com 16% da variação dos dados (TABELA 3, 4).

Considerando os parâmetros avaliados dos eofilos, nota-se que o primeiro eixo reúne principalmente o grupo das secundárias tardias, porém, a maioria das espécies pioneiras e secundárias iniciais está negativamente correlacionada com este eixo. No segundo, positivamente correlacionadas destacam-se *C. xanthocarpa* e *M. clavigera* (secundárias tardias), assim como *P. cattleianum* (secundária inicial)

(FIGURA 3 B). No terceiro eixo, destaca-se também positivamente correlacionadas, *P. cattleianum*, além de *L. speciosa* (pioneira).

TABELA 3 - Análise de componentes Principais a partir de caracteres dos cotilédones e eofilos de plântulas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná. Autovalores e porcentagem de explicação da variância total.

Componente principal	Cotilédones		Eofilos	
	Autovalor	% variância	Autovalor	% variância
1	3,82	34,73	4,12	37,42
2	3,14	28,56	2,69	24,49
3	1,60	14,52	1,74	15,79
4	1,09	9,87	1,10	9,98
5	0,56	5,12	0,64	5,83
6	0,33	2,98	0,37	3,34
7	0,28	2,52	0,16	1,48
8	0,16	1,42	0,14	1,28
9	0,03	0,25	0,04	0,32
10	0,00	0,02	0,01	0,07

TABELA 4 - Análise de componentes Principais a partir de caracteres dos cotilédones e eofilos de plântulas da Floresta Ombrófila Mista, Paraná. Correlação entre as variáveis e os componentes principais.

Variável	Cotilédone			Eofilo		
	1	2	3	1	2	3
Espeçuras						
Total dos tecidos	0,95	0,18	0,08	0,83	0,29	0,32
Parênquima esponjoso	0,97	0,13	0,06	0,93	-0,22	0,14
Parênquima paliçádico	-0,35	0,55	-0,14	-0,44	0,78	-0,01
Epiderme adaxial	-0,43	0,44	0,68	0,18	0,46	0,72
Epiderme abaxial	-0,04	0,22	0,90	0,56	0,47	0,47
Parênquima paliçádico/esponjoso	-0,37	0,82	0,14	-0,77	0,49	0,07
Densidade estomática	-0,53	-0,18	-0,11	-0,48	-0,10	0,53
Nº camadas parênquima esponjoso	0,98	0,10	0,05	0,90	-0,30	-0,02
Área foliar	-0,22	0,75	-0,40	0,47	0,57	-0,57
Massa seca	0,05	0,89	-0,32	0,42	0,71	-0,49
Área específica foliar	-0,47	-0,69	0,00	0,01	-0,60	-0,13

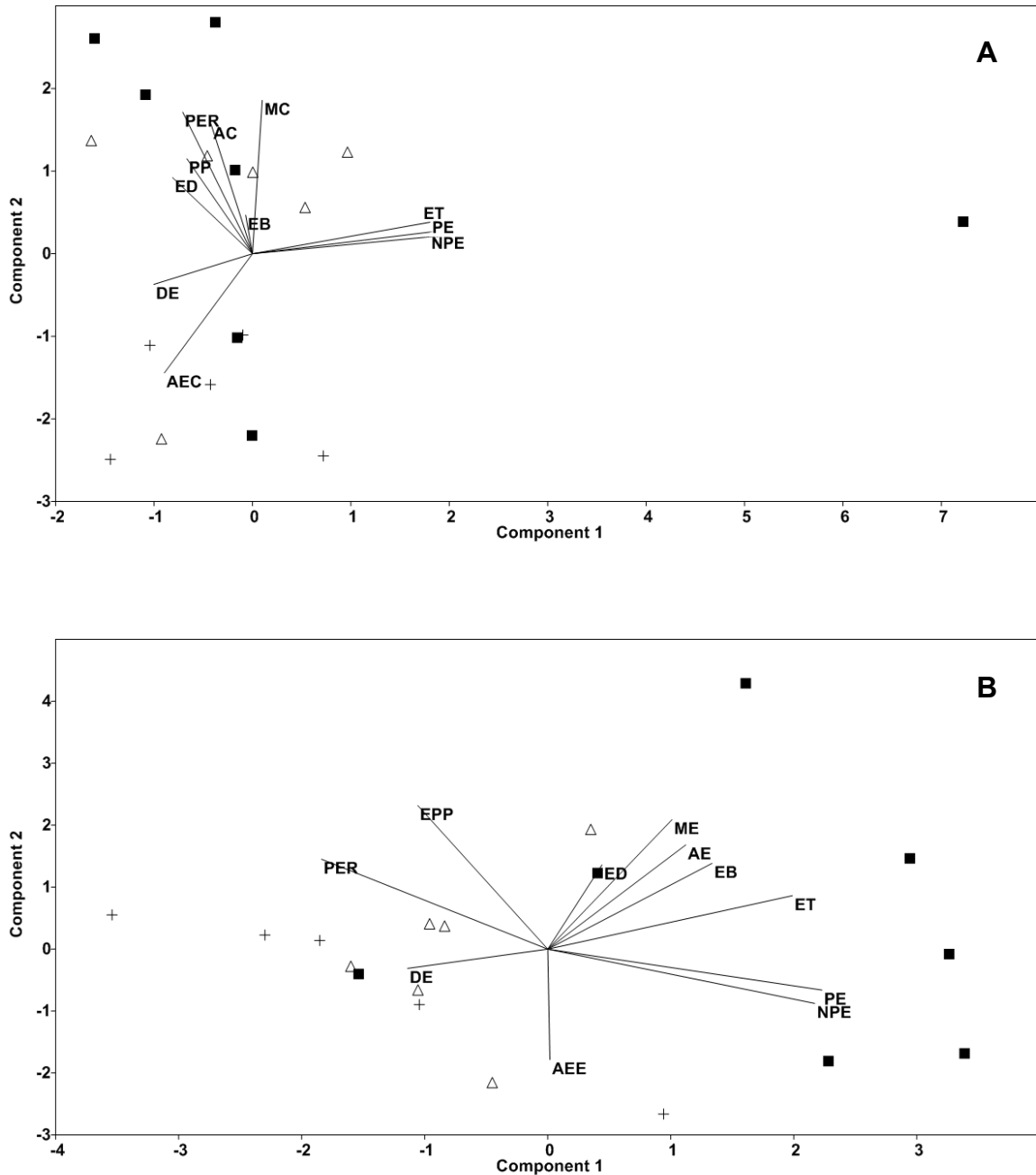


FIGURA 3 - Diagrama de ordenação dos dois primeiros eixos obtido por análise de componentes principais, a partir de características anatômicas do cotilédone (A) e do eofilo (B) de plântulas de grupos sucessionais distintos. (AC: área cotiledonar; AE: área eofilar; AEC: área específica cotiledonar; AEE: área específica eofilar; DE: densidade estomática; EB: epiderme abaxial; ED: epiderme adaxial; ET: espessura total; MC: massa cotiledonar; ME: massa eofilar; NPE: número de camadas do parênquima esponjoso; PE: espessura do parênquima esponjoso; PER: razão parênquima paliçádico/esponjoso; PP: espessura do parênquima paliçádico). Símbolos (+: espécies pioneiras;  $\Delta$ : espécies secundárias iniciais e  $\blacksquare$ : espécies secundárias tardias).

Na análise de agrupamento, formaram-se dois grupos principais. O primeiro reuniu as espécies pioneiras (*C. scabra*, *G. polymorpha*, *L. speciosa*, *S. terebinthifolius* e *L. divaricata*). O segundo, formado tanto por espécies secundárias iniciais (*C. fissilis*, *C. sylvestris*, *L. pacari*, *Sebastiania commersoniana*, *Handroanthus albus*, *P. cattleianum*) quanto por espécies secundárias tardias (*M. clavigera*, *P. suterella*, *A. edulis*, *C. xanthocarpa*, *C. decandra*, e *Capsicodendron dinisii*, *I. paraguariensis*), divididas em dois subgrupos distintos (FIGURA 4, TABELA 5).

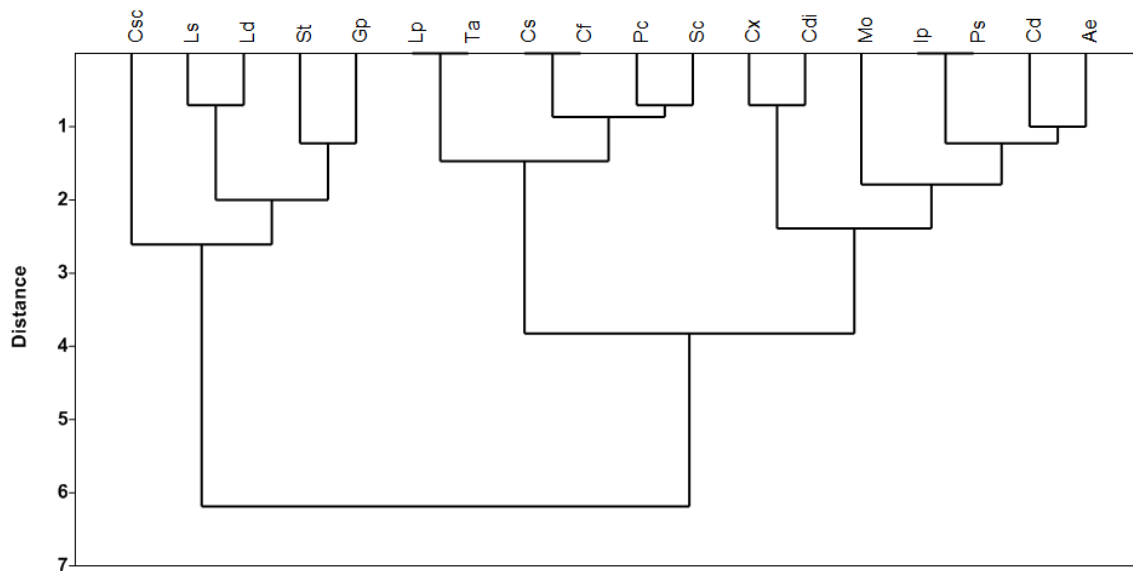


FIGURA 4 - Análise de agrupamento, com base em ausência e presença de caracteres anatômicos do cotilédone e eofilo de espécies da Floresta Ombrófila Mista. Csc: *Clethra scabra*; Gp: *Gochnatia polymorpha*; Ls: *Lamanonia speciosa*; Ld: *Luehea divaricata*; St: *Schinus terebinthifolius*; Cs: *Casearia sylvestris*; Cf: *Cedrela fissilis*; Lp: *Lafoensia pacari*; Pc: *Psidium cattleianum*; Sc: *Sebastiania commersoniana*; Ta: *Handroanthus albus*; Ae: *Allophylus edulis*; Ip: *Ilex paraguariensis*; Mc: *Mollinedia clavigera*; Ps: *Psychotria suterella*; Cx: *Campomanesia xanthocarpa*; Cd: *Casearia decandra*; Cp: *Capsicodendron dinisii*.

TABELA 5 - Características anatômicas dos cotilédones e eofilos de espécies arbóreas pertencentes a grupos ecológicos distintos, da Floresta Ombrófila Mista, Paraná.

Espécie	Tipo mesofilo		Camadas epiderme		Nº camadas p. esponjoso			Posição dos estômatos			Amido	Lipídio	Composto fenólico	Tricoma	Drusa	Mucilagem
	ho	he	1	2	2-7	3-11	3-36	hi	ep	an						
<b>Pioneira</b>																
<i>C. scabra</i>	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>G. polymorpha</i>	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-	-
<i>L. speciosa</i>	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+
<i>S. terebinthifolius</i>	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	+	-
<i>L. divaricata</i>	-	+	+	-	+	-	-	+	-	-	-	+	-	+	-	+
<b>Secundária inicial</b>																
<i>C. fissilis</i>	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>L. pacari</i>	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>P. cattleianum</i>	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	-	+	-
<i>S. commersoniana</i>	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>H. albus</i>	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	+	+	-	-
<i>C. sylvestris</i>	-	+	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	+	-
<b>Secundária tardia</b>																
<i>A. edulis</i>	+	-	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>I. paraguariensis</i>	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>M. clavigera</i>	-	+	-	+	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>P. suterella</i>	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>C. xanthocarpa</i>	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+	-
<i>C. decandra</i>	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>C. dinisii</i>	-	+	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+	+	-	+	-

Legenda: (-) = ausência; (+) = presença; ho: homogêneo; he: heterogêneo; hi: hipoestomático; ep: epiestomático; an: anfiestomática.

## 4 DISCUSSÃO

Embora não tenham sido constatadas muitas diferenças significativas entre as variáveis analisadas, quando se considera o conjunto dos resultados obtidos, nota-se que estes corroboram com a condição de luminosidade em que as plântulas se estabelecem.

De modo geral, considerando os resultados obtidos a partir da análise de componentes principais, tanto para os cotilédones, quanto para os eófilos, pode-se admitir que às características do parênquima esponjoso, à massa e área foliar, estão correlacionadas principalmente com as espécies secundárias tardias. Assim, a integração desses atributos sugere que as secundárias tardias investem mais no uso eficiente da luz, uma vez que se estabelecem em ambientes com pouca disponibilidade luminosa. A maioria das espécies pioneiras, ao contrário, está relacionada negativamente com tais variáveis, o que sugere que estas não necessitam investir em área e massa foliar, uma vez que se desenvolvem em ambientes com alta intensidade luminosa.

É provável que a conjugação dos maiores valores de espessura total dos tecidos, biomassa, área foliar e a presença de grande quantidade de amido nos cotilédones e eófilos, constatada nas espécies secundárias tardias, representam uma maior dependência de reservas no início do estabelecimento das plântulas. Tais características podem ser interpretadas como uma estratégia das plântulas para superarem a baixa disponibilidade de luz nos ambientes em que estas ocorrem.

Embora não ocorra diferença significativa na espessura dos cotilédones entre os grupos estudados, nota-se que *Allophylus edulis*, tem seus cotilédones bastante espessos em relação às demais espécies. O grande desvio padrão na espessura total dos cotilédones das espécies secundárias tardias justifica a ausência de diferença significativa entre as médias. Segundo Kitajima (1992), a espessura dos cotilédones pode ser um importante indicador da taxa de fotossíntese, uma vez que esta tende a diminuir com o aumento da espessura dos cotilédones. Ao contrário, ocorre, com o grupo das espécies pioneiras, que por sua vez, são favorecidas pela grande quantidade de luz, logo no início do estabelecimento, podendo os cotilédones e eófilos, exercerem a função de fotossíntese com maior eficiência.

Segundo Vile *et al.* (2005), a espessura dos tecidos foliares é uma característica importante na interpretação da funcionalidade das folhas (estratégia

de utilização e aquisição de recursos). A quantidade de luz absorvida por uma folha e a difusão do CO<sub>2</sub> através dos seus tecidos, depende parcialmente da sua espessura (GIVNISH, 1979).

Neste contexto, nota-se que a variação na espessura total do eofilo entre os grupos ecológicos estudados, certamente é determinada pela espessura do parênquima esponjoso. Isso se torna mais evidente quando se observa os resultados da análise de componentes principais, uma vez que o primeiro eixo está diretamente relacionado às variáveis de espessura de tecidos, especialmente do parênquima esponjoso. Os maiores valores deste tecido provavelmente, representam maior eficiência na captura da luz difusa, nos ambientes sombreados. De acordo com Smith *et al.* (1997), e Taiz e Zeiger (2004), a parede das células esféricas e os amplos espaços intercelulares do parênquima esponjoso, favorecem a entrada de luz difusa para o interior da folha, aumentando a absorção de luz pelos cloroplastos, além de facilitar a rápida passagem de gases no interior do mesofilo (FANH, 1982). Porém, segundo Castro-Díaz *et al.* (2000), apesar da maior espessura do mesofilo proporcionar a folha uma melhor capacidade fotossintética, pode também aumentar a competição entre as células por CO<sub>2</sub> e luz. A maior espessura do parênquima esponjoso, constatada nos eofilos das espécies secundárias tardias é uma característica frequente nas folhas adultas de espécies presentes no sub-bosque, tal como observado por diversos autores (BOEGER e WISNIEWSKI, 2003; BOEGER *et al.*, 2006; OGUCHI *et al.*, 2006; CAVICHIOLO *et al.*, 2009).

Diversos estudos relatam maior espessura dos tecidos foliares em plantas já adultas, sujeitas à alta intensidade luminosa (BOEGER e WISNIEWSKI, 2003; PAIVA *et al.*, 2003; BOEGER *et al.*, 2004; BOEGER *et al.*, 2006; VIEIRA, 2011). Segundo Boeger e Wisniewski (2003), isso pode ser considerada uma característica vantajosa para as plantas, nessas áreas, pois reduzem a perda de água, o excesso de luz e a ação dos herbívoros. No presente estudo, essa tendência é contrária, uma vez que os cotilédones e eofilos das espécies secundárias tardias são mais espessos do que nos demais grupos. Além da maior dependência das reservas na fase de plântula, tal como já discutido anteriormente, deve-se considerar que estas provavelmente, estão em crescimento primário, com poucos tecidos já diferenciados. Além disso, plântulas que se desenvolvem no interior da floresta, estão sujeitas a condições microclimáticas diferenciadas daquelas quando adultas (espessura da

serapilheira, temperatura, competição por luz, etc.) (GARWOOD, 1996; KITAJIMA e FENNER, 2000). Nas plântulas, a intensidade de radiação que incide sobre os eofilos que estão próximos ao chão é menor (DUZ *et al.*, 2004). Quando as plântulas experimentam uma mudança nas condições de luz, a maioria delas é capaz, em maior ou menor grau, de aclimatar-se à mudança ocorrida (KITAJIMA, 1996).

Outros fatores também podem influenciar em uma melhor eficiência na captura de luz, especialmente nas espécies que se desenvolvem no sub-bosque, como, por exemplo, a ocorrência de camadas subepidérmicas com células de grande tamanho e esféricas, tal como observado em *Mollinedia clavigera* (secundária tardia). De acordo com Smith *et al.* (1997), Lambers *et al.* (1998) e Larcher (2000), células de formato plano-convexas ou esféricas funcionam como lentes celulares maximizando a captura da luz para o interior da folha, uma vez que estas concentram a fraca radiação em grupos de cloroplastos do mesofilo. Segundo Larcher (2000) e Schulze *et al.* (2005), *Psychotria suerrensii* espécie típica do sub-bosque, também tem suas folhas com células epidérmicas em forma de lente e hipoderme. Observando a epiderme adaxial do eofilo de *P. suterella* (secundária tardia), nota-se que, as células epidérmicas são semelhantes aos resultados observados por estes autores. Tais células auxiliam na interceptação da luz, uma vez que as plântulas dessa espécie se desenvolvem em ambientes em que este fator é escasso.

A presença de hipoderme também foi constatada por Gogosz *et al.* (2012) em diversas espécies do gênero *Piper*, comuns no sub-bosque. Entretanto, alguns autores relatam a presença de hipoderme ou epiderme múltipla em espécies que crescem em ambientes bem iluminados, tal tecido, de acordo com sua espessura, pode agir como um filtro, regulando a intensidade luminosa para o interior da folha (TAKEMORI, 2002; TAKEMORI *et al.*, 2003).

Com relação à posição dos estômatos, nota-se que na maioria das espécies dos três grupos estudados, tanto os cotilédones quanto os eofilos são hipoestomáticos. Estômatos na superfície inferior da folha pode ser uma estratégia das plantas para melhorar a eficiência das trocas gasosas em ambientes com temperaturas elevadas (FAHN, 1982; LARCHER, 2000). Embora estômatos na face abaxial das folhas seja o padrão mais comum nas plantas terrestres (SMITH *et al.*, 1997), em *G. polymorpha* (pioneira) nota-se que os cotilédones e os eofilos são anfiestomáticos. De acordo com Smith *et al.* (1997), a presença de estômatos em

ambas as faces do limbo favorece a entrada de CO<sub>2</sub> no interior do mesofilo em folhas de sol, contribuindo para um aumento na taxa de fotossíntese.

Além disso, os maiores valores de densidade estomática ocorrem nas espécies pioneiras ou em estágios iniciais de sucessão, característica também constatada por diversos autores (ROÇÃS *et al.*, 1997; BOEGER e WISNIEWSKI, 2003; BOEGER *et al.*, 2006; ESPINDOLA *et al.*, 2009). A densidade estomática está diretamente associada com a taxa de fotossíntese, o maior número de estômatos é frequente em ambientes com alta intensidade luminosa, pois, possibilita maior eficiência de trocas gasosas (MARTINEZ e MEDRI, 1985; FANH, 1982; LARCHER, 2000).

Deve-se ainda destacar que, além da menor densidade estomática constatada nas espécies secundárias tardias, nota-se que os espaços intercelulares do parênquima esponjoso tendem a ser bem amplos. Segundo Dickson (2000), a presença de maiores espaços intercelulares favorece a entrada de ar no mesofilo nas espécies que se desenvolvem em sub-bosque. Porém, espécies que estão sujeitas a altas intensidades luminosas, tal como ocorre com as pioneiras, tendem a ter um mesofilo compacto, com poucos espaços intercelulares, estas por sua vez, são compensadas pela maior densidade estomática que favorece as trocas gasosas (DICKSON, 2000).

Nota-se que, os maiores valores de área foliar constatados para as espécies secundárias tardias e menores valores para as espécies pioneiras, corroboram com os resultados de alguns autores (POORTER, 1999; BOEGER e WISNIEWSKI, 2003; BOEGER *et al.*, 2006; ESPINDOLA *et al.*, 2009). A maior área dos eofilos, nas plantas que se desenvolvem em ambientes com baixa intensidade de luz, pode ser interpretada como uma estratégia das plântulas para maximizar a captura de luz. Essas plântulas tendem a alocar as reservas das sementes para as folhas (FACELLI, 2008). Por outro lado, os menores valores na área foliar e a maior densidade de estômatos em folhas de espécies de estágio inicial de sucessão podem ser entendidos como mecanismos de retenção de água, diminuindo assim a transpiração (POORTER, 1999; BOEGER e WISNIEWSKI, 2003).

Outras características também podem influenciar na funcionalidade dos cotilédones e eofilos, como, por exemplo, a presença de substâncias de reserva e de defesa contra fatores bióticos (patógenos, herbívoros) e abióticos (radiação, água, temperatura). Dentre essas, cita-se a presença de mucilagem nas células

epidérmicas dos cotilédones e eofilos de algumas espécies pioneiras, constatada no presente estudo. Tal característica, também foi observada por diversos autores, porém, em folhas adultas (LYSHEDE, 1977; BIERAS e SAJO, 2004; MUNDO e DUARTE, 2007; ZAGO *et al.*, 2010; ROCHA *et al.*, 2011). Lyshede (1977) sugere que células epidérmicas mucilaginosas estão relacionadas com a economia de água, especialmente nas espécies que se desenvolvem em ambientes sujeitos a alta irradiação. Metcalfe e Chalk (1950) também mencionam que as células mucilaginosas podem desempenhar o papel de filtrar a luz, protegendo o parênquima paliçádico nas folhas. Segundo Metcalfe e Chalk (1950), a mucilagem na parede interna das células epidérmicas é comum em muitas famílias de plantas. O número de células na epiderme mucilaginosa é variável entre as espécies. Em algumas plantas essas são encontradas em uma grande quantidade em ambas as faces do limbo, tal como observado no presente estudo, em outras, elas estão dispersas e muitas vezes restritas a apenas uma face (LYSHEDE, 1977).

Além disso, a presença de óleo nas células epidérmicas ou canais de resina formados ao redor dos feixes vasculares, tal como constatado em *Schinus terebinthifolius*, aparentemente, dificultam a passagem de água reduzindo assim as taxas de evaporação e transpiração, em ambientes sujeitos a alta irradiação (FAHN, 1982).

A ocorrência das substâncias de reserva, como por exemplo, o amido nos cotilédones das espécies secundárias tardias estudadas é importante durante e após a germinação das sementes, uma vez que estes transferem materiais de reserva para o desenvolvimento das partes aéreas e raiz das plântulas (KITAJIMA, 1992).

De maneira geral, a ocorrência de compostos fenólicos nas folhas, parece ser uma característica comum nas plantas (COLEY, 1983). Tais compostos podem ser entendidos como um mecanismo de defesa das plantas contra a herbivoria (COLEY, 1983), especialmente na fase de plântula, uma vez que estas têm poucos tecidos lignificados sendo, portanto, mais palatáveis para os herbívoros (FRITZ *et al.*, 2001). No presente estudo, a presença de compostos fenólicos é mais comum nas espécies secundárias tardias, característica também destacada por Kitajima e Myers (2008). De acordo com Coley (1983), o investimento em defesas contra a herbivoria é mais comum nas espécies com crescimento lento, que por sua vez se desenvolvem em ambientes com baixa disponibilidade de luz, tal como ocorre com

as espécies secundárias tardias. Além disso, a presença de cristais de oxalato de cálcio (idioblastos), constatados na maioria das espécies estudadas, também pode estar relacionada com a defesa das plântulas contra a herbivoria, assim como observado por Hudgins *et al.* (2003) e Volk *et al.* (2002).

A ocorrência de tricomas tectores observados nas espécies pioneiras, devem também ter implicações ecológicas e funcionais nas plântulas. Segundo Smith *et al.* (1997), os tricomas exercem interferência no processo de fotossíntese, uma vez que estes podem alterar a luz absorvida, a regulação da temperatura foliar e a redução da evapotranspiração. Podem ainda, ser interpretados como mecanismo de defesa da planta contra herbivoria (THEOBALD *et al.*, 1979; CUTTER, 1987; PALEARI e SANTOS, 1998).

Com relação à análise de agrupamento, pode-se inferir que as características estruturais dos cotilédones e eofilos, bem como os compostos microquímicos, separam as espécies em dois grupos distintos, pioneiras e secundárias (tanto inicial quanto tardia). Esses resultados corroboram com Swaine e Whitmore (1988), uma vez que estes autores propõem uma divisão dos grupos ecológicos, mais simplificada, em apenas dois grupos, pioneiras e não pioneiras. Segundo estes autores, a terminologia utilizada na classificação de grupos é confusa, não havendo uma definição precisa. Portanto, considerando que muitas espécies secundárias iniciais têm estratégias de estabelecimento semelhantes às secundárias tardias, sugere-se a utilização de apenas dois grupos ecológicos.

São frequentes na literatura os estudos que trazem informações referentes à formação de grupos ecológicos, relacionados aos processos de sucessão das florestas (NOBLE e GITAY, 1996; SOUZA e VÁLIO, 2003; PAULA *et al.*, 2004; ALVES e METZGER, 2006; BARALOTO e FORGET, 2007; CHAZDON *et al.*, 2010). No entanto, estas classificações ecológicas representam uma simplificação muito grande dentro do amplo gradiente de comportamento das espécies (MACIEL *et al.*, 2003).

As espécies de plântulas pertencentes aos diferentes grupos ecológicos têm alguns caracteres morfoanatômicos, tanto dos cotilédones quanto dos eofilos distintos (espessura de tecidos, densidade estomática, área e massa foliar). Considerando essas informações, sugere-se que tais características são um indicativo das diferentes estratégias ecológicas das espécies no processo sucessional, especialmente quando se compara pioneiras com secundárias tardias,

uma vez que estas últimas tiveram um maior investimento em tecidos e reserva tanto nos cotilédones quanto nos eofilos. Além disso, a formação de um grupo distinto, no caso das espécies pioneiras, sugere que estas ocupam nichos diferenciados no processo sucessional, enquanto que os demais grupos (secundárias tardias e secundárias iniciais) parecem ter preferências ecológicas semelhantes.

## REFERÊNCIAS

- ALVES, L.; METZGER, J. P. A regeneração florestal em áreas de floresta secundária na Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, SP. **Biota Neotropica**, v. 6, p. 1-26, 2006.
- BARALOTO, C.; FORGET, P. M. Seed size, seedling morphology, and response to deep shade and damage in Neotropical rain forest trees. **American Journal of Botany**, v. 94, p. 901-911, 2007.
- BARBIERI, R. L.; HEIDEN, G. **Árvores de São Mateus do Sul e região**. 1.ed. Brasília: Embrapa Informação Tecnológica; Colombo: Embrapa Florestas, 2009.
- BERLYN, G. P.; MIKSCHE, J. P. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Ames: The Iowa State Press, 1976.
- BIERAS, A. C.; SAJO, M. G. d. Anatomia foliar de *Erythroxylum* P. Browne (Erythroxylaceae) do Cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botânica Brasileira**, v. 18, n. 3, p. 601-612, 2004.
- BOEGER, M. R. T.; WISNIEWSKI, C. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de Floresta Ombrófila Densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 1, p. 61-72, 2003.
- BOEGER, M. R. T.; ALVES, L. C.; NEGRELLE, R. R. B. Leaf Morphology of 89 Tree Species from a Lowland Tropical Rain Forest (Atlantic Forest) in South Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 47, n. 6, p. 933-943, 2004.
- BOEGER, M. R. T.; KAEHLER, M.; JÚNIOR, J. C. F. M.; GOMES, M. Z.; OLIVEIRA, L. S.; CHAVES, C. R. M.; SCHOTTZ, E. S. Estrutura foliar de seis espécies do sub-bosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. **Hoehnea**, v. 33, n. 4, p. 521-531, 2006.
- CASTRO-DÍEZ, P.; PUYRAVAUD, J. P.; CORNELISSEN, J. H. C. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per area variation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. **Oecologia**, v. 124, p. 476-486, 2000.
- CAVICHIOLO, L. E.; BOEGER, M. R. T.; MARQUES, M. C. M. Estrutura dos eófilos e cotilédones de quatro tipos de plântulas da Floresta de Restinga, Paraná. **IHERINGIA**, v. 64, n. 2, p. 5-14, 2009.
- CHAZDON, R. L.; FINEGAN, B.; CAPERS, R. S.; NEGRET, B. S.; CASANOVES, F.; BOUKILI, V.; NORDEN, N. Coomposition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northern Costa Rica. **Biotropica**, v. 42, p. 31-40, 2010.

COLEY, P. D. Herbivory and Defensive Characteristics of Tree Species in a Lowland Tropical Forest. **Ecological Monographs**, v. 53, n. 2, p. 209-229, 1983.

CUTTER, E. G. **Anatomia Vegetal: órgãos, experimento interpretações**. São Paulo: Roca, v. 2., 1987.

DICKSON, W. C. **Integrative plant anatomy**. San Diego: Harcourt Academic Press, 2000.

DUZ, S. R.; SIMINSKI, A.; SANTOS, M.; PAULILO, M. T. S. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, p.587-596, 2004.

ESPINDOLA, A. J.; BOEGER, M. R. T.; MACCARI, A. J.; REISSMANN, C. B.; RICKLI, F. L. Variação na estrutura foliar de *Mikania glomerata* Spreng. (Asteraceae) sob diferentes condições de luminosidade. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 32, n.4, p.749-758, 2009.

FACELLI, J. M. Specialized seedling strategies I: seedlings in stressful environments. In: LECK, M. A.; PARKER, V. T.; SIMPSON, R. L. **Seedling Ecology and Evolution**. New York: Cambridge University Press, p. 56-78, 2008.

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

FRITZ, R. S.; HOCHWENDER, C. G.; LEWKIEWICZ, D. A.; BOTHWELL, S.; ORIAN, C. M. Seedling herbivory by slugs in a willow hybrid system: developmental changes in damage, chemical defense, and plant performance. **Oecologia**, v. 129, p. 87-97, 2001.

GARWOOD, M. D. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: SWAINE, M. D. **Ecology of tropical forest tree seedlings**. Paris: Unesco/ Parthenon, p. 59-119, 1996.

GIVNISH, T. J. On the adaptive significance of leaf form. In: SOLBRIG, O. T.; JAIN, S.; JOHNSON, G. B.; RAVEN, P. H. **Topics in plant population biology**. New York: Columbia University Press, p. 375-407, 1979.

GOGOSZ, A. M.; BOEGER, M. R. T.; NEGRELLE, R. R. B.; BERGO, C. Anatomia foliar comparativa de nove espécies do gênero *Piper* (Piperaceae). **Rodriguésia**, v. 63, n. 2, p. 405-417, 2012.

GRINGS, M.; BRACK, P. Árvores na vegetação nativa de Nova Petrópolis, Rio Grande do Sul. **Iheringia**, v. 64, p. 5-22, 2009.

HAMMER, Ø.; HARPER, D. A. T.; RYAN, P. D. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. **Paleontologia Eletrônica**, v. 4, n. 1, 2001. Disponível em: [http://palaeo-elotronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](http://palaeo-elotronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm). Acesso em: 01/03/2012.

HUDGINS, J. W.; KREKLING, T.; FRANCESCHI, V. R. Distribution of calcium oxalate crystals in the secondary phloem of conifers: a constitutive defense mechanism? **New Phytologist**, v. 159, p. 677-690, 2003.

IPARDES - INSTITUTO PARANAENSE DE DESENVOLVIMENTO ECONÔMICO E SOCIAL. Disponível em: <<http://www.ipardes.gov.br/index.php>>. Acesso em: 02/02/2012.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: Mc Graw Hill Book, 1940.

KITAJIMA, K. Relationship between photosynthesis and thickness of cotyledons for tropical tree species. **Functional Ecology**, v. 6, p. 582-589, 1992.

KITAJIMA, K. Ecophysiology of tropical tree seedlings. In: MULKEY, S. S.; CHAZDON R. L.; SMITH, A. P. **Tropical forest plant ecophysiology**. New York: Chapman & Hall, p. 559-595, 1996.

KITAJIMA, K.; FENNER, M. Ecology of seed regeneration. In: FENNER, M. **The ecology of seed regeneration in plant communities**, Wallingford: CAB International, p. 331-359, 2000.

KITAJIMA, K.; MYERS, J. A. Seedling ecophysiology: strategies toward achievement of positive net carbon balance. In: LECK, M. A.; PARKER, V. T.; SIMPSON, R. L. **Seedling ecology and evolution**. New York: Cambridge University Press, p. 172-188, 2008.

LAMBERS, H.; CHAPIN, F. S.; PONS, T. L. **Plant physiological ecology**. New York: Springer, v. 4, n. 9, 1998.

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

LECK, M. A.; OUTRED, H. A. Seedling natural history. In: LECK, M. A.; PARKER, V. T.; SIMPSON, R. L. **Seedling Ecology and Evolution**. New York: Cambridge University Press, p. 17-42, 2008.

LECK, M. A.; SIMPSON, R. L.; PARKER, V. T. Why seedling? In: LECK, M. A.; PARKER, V. T.; SIMPSON, R. L. **Seedling Ecology and Evolution**. New York: Cambridge University Press, p. 3-13, 2008.

LYSHEDE, O. B. Studies on the mucilaginous cells in the leaf of *Spartocytisus filipes* W.B. **Planta**, v. 133, p. 255-260, 1977.

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

MACIEL, M. N. M.; WATZLAWICK, L. F.; SCHOENINGER, E. R.; YAMAJI, F. M. Classificação ecológica das espécies arbóreas. **Revista Acadêmica: ciências agrárias e ambientais**, v. 1, p. 69 - 78, 2003.

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

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press, v. 1, 1950.

MIQUEL, S. Morphologie fonctionnelle de plantules d'espèces forestères du Garbon. **Bulletin du Muséum National d` Histoire Naturelle**. v. 1, p. 101- 121, 1987.

MOURÃO, K. S. M.; DIAS-PINTO, D.; SOUZA, L. A.; MOSCHETA, I. S. Morfoanatomia da plântula e do tirodendro de *Trichilia catigua* A. Juss., *T. elegans* A. Juss. e *T. pallida* Sw. (Meliaceae). **Acta Scientiarum**, v. 24, n. 2, p. 601-610, 2002.

MUNDO, S. R.; DUARTE, M. R. Morfoanatomia foliar e caulinar de dedaleiro: *Lafoensia pacari* A. St.-Hil. (Lythraceae). **Latin American Journal of Pharmacy**, v. 26, n. 4, p. 522-529, 2007.

NOBLE, I. R.; GITAY, H. A functional classification for predicting dynamics of landscapes. **Journal of Vegetation Science**, v. 7, p. 329-336, 1996.

O' BRIEN, T. P.; FEDER, N.; McCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma**, v. 59, p. 368-373, 1965.

OGUCHI, R.; HIKOSAKA, K.; HIURA, T.; HIROSE, T. Leaf anatomy and light acclimation in woody seedlings after gap formation in a cool-temperate deciduous forest. **Oecologia**, v. 149, p. 571-582, 2006.

PAIVA, E. A. S.; ISAIAS, R. M. S.; VALE, F. H. A.; QUEIROZ, C. G. S. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v.46, n. 4, p. 617-624, 2003.

PALEARI, L. M.; SANTOS, F. A. M. Papel do indumento piloso na proteção contra a herbivoria em *Miconia albicans* (Melastomataceae). **Revista Brasileira de Biologia**, v. 58, n. 1, p. 151-157, 1998.

PAULA, A.; SILVA, A. F.; JUNIOR, P. M.; SANTOS, F. A. M.; SOUZA, A. L. Sucessão ecológica da vegetação arbórea em uma Floresta Estacional Semidecidual, Viçosa, MG, Brasil. **Acta Botânica Brasílica**, v. 18, p. 407-423, 2004.

PINA-RODRIGUES, F. C. M.; COSTA, L. G. S.; REIS, A. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais In: **Anais do 6º Congresso Florestal Brasileiro**. v. 3, Campos do Jordão, São Paulo, p. 676-684, 1990.

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

ROÇÃS, G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian montane Atlantic rain forest. **Trees**, v. 11, p. 469-473, 1997.

ROCHA, J. F.; PIMENTEL, R. R.; MACHADO, S. R. Estruturas secretoras de mucilagem em *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae): distribuição, caracterização morfoanatômica e histoquímica. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, n. 4, p. 751-763, 2011.

SASS, J. E. **Botanical microtechnique**. Ames: The Iowa State College Press, 1951.

SCHULZE, E. D.; BECK, E.; MÜLLER-HOHENSTEIN, K. **Plant ecology**. Berlin: Springer, 2005.

SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C.; DELUCIA, E. H.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K. A. Leaf Form and Photosynthesis. **Bio Science**, v. 47, p. 785-793, 1997.

SOUZA, L. A. **Morfologia e anatomia vegetal: célula, tecidos, órgãos e plântula**. Ponta Grossa: Editora UEPG, 2003.

SOUZA, L. A.; OLIVEIRA, J. H. G. Morfologia e anatomia das plântulas de *Tabebuia avellanedae* Lor. ex Griseb e *T. chrysotricha* (Mart. ex Dc.) Standl. (Bignoniaceae). **Acta Scientiarum, Biological Sciences**, v. 26, p. 217-226, 2004.

SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status. **Revista Brasileira de Botânica**, v.26, p.35-47, 2003.

SWAINE M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86, 1988.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. Porto Alegre: Artmed, 2004.

TAKEMORI, N. K. **Anatomia comparada de *Peperomia catharinae* Miquel, *P. emarginella* (Sw.) C.DC., *P. quadrifolia* (L.) Kunth e *P. rotundifolia* (L.) Kunth (Piperaceae)**. 53 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2002.

TAKEMORI, N. K.; BONA, C.; ALQUINI, Y. Anatomia comparada das folhas de espécies de *Peperomia* (Piperaceae) – I. Ontogênese do tecido aquífero e dos estômatos. **Acta Botânica Brasilica**, v. 17, p. 387-394, 2003.

THEOBALD, W.; KRAHULIK, J.; ROLLINS, R. Trichome description and classification. P. 40-53. In: METCALFE C.; CHALK L. (eds.). **Anatomy of the dicotyledons**. v. 2, Oxford: Clarendon Press, 1979.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.

VIEIRA, W. L. de. **Variações estruturais foliares de quatro espécies arbóreas em dois estágios de desenvolvimento num remanescente de Floresta Ombrófila Mista**. 48 f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Programa de Pós Graduação em Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2011.

VOLK, G. M.; LYNCH-HOLM, V. J.; KOSTMAN, T. A.; GOSS, L. J.; FRANCESCHI, V. R. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. **Plant Biology**, v. 4, p. 34-45, 2002.

ZAGO, A. M.; MANFRON, M. P.; MOREL, A. F.; ZANETTI, G. D. Estudo morfoanatômico das folhas de *Cuphea glutinosa* Cham. e Schldl., Lythraceae. **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 20, n. 4, p. 506-512, 2010.

## CONCLUSÃO GERAL

O conjunto das características analisadas permitiu separar as espécies em grupos correspondentes ao seu status sucessional. Distinguem-se especialmente dois grupos principais, pioneiras e secundárias tardias, enquanto que as secundárias iniciais sobrepõem-se a ambos os grupos.

Os grupos diferem principalmente, quanto aos aspectos relacionados aos processos de dispersão dos frutos e das sementes, o tamanho destes, a quantidade de tecido de reserva, o desenvolvimento das plântulas, bem como os aspectos morfológicos dos cotilédones e eofilos. As diferenças morfofuncionais constatadas podem implicar em diferentes estratégias de estabelecimento das espécies no processo sucessional.

No grupo das espécies pioneiras predominam frutos secos, deiscentes, com sementes pequenas, produzidas em grande quantidade por fruto. Estas possuem alas ou tricomas e endosperma geralmente inconspícuo. Tais características facilitam a dispersão anemocórica e a ocupação de ambientes abertos, possibilitando às espécies o rápido estabelecimento e crescimento, típicos dos estágios iniciais de sucessão.

Nas espécies secundárias tardias, predominam os frutos carnosos, indeiscentes, podendo ocorrer arilo carnoso nas sementes. Estas, quando comparadas às sementes das pioneiras, são maiores e possuem maior quantidade de reserva (sementes albuminosas). Esses atributos propiciam a dispersão zoocórica e o estabelecimento das plântulas em ambientes sombreados.

Quanto às plântulas, nas espécies pioneiras essas tendem a ser menores, com cotilédones e os eofilos finos, membranáceos, com menor massa e área foliar. Neste grupo, ocorrem poucas camadas de parênquima esponjoso e maior densidade estomática, principalmente nos eofilos. Quando comparadas ao grupo das secundárias tardias, as plântulas das espécies pioneiras têm um crescimento mais rápido e mais precocemente dependente da fotossíntese.

As plântulas das secundárias tardias, além do maior tamanho, possuem cotilédones mais espessos, com substâncias de reserva (amido), bem como maior massa e área foliar. Ocorrem várias camadas de parênquima esponjoso e menor densidade estomática, principalmente nos eofilos. Neste grupo, o crescimento inicial das plântulas é mais lento e dependem das reservas das sementes e/ou cotilédones.

Tais reservas implicam provavelmente, em maior capacidade de sobrevivência e competição nos ambientes sombreados, típicos de estágios mais avançados de sucessão.

No grupo das secundárias iniciais, por sua vez, foram constatadas tanto sementes com dispersão anemocórica, quanto zoocórica, com ou sem endosperma. Sementes e plântulas possuem tamanho intermediário.

Portanto, conclui-se que as espécies pioneiras e as secundárias tardias devem ocupar nichos mais específicos, enquanto que as secundárias iniciais parecem ocupar nichos mais amplos, uma vez que estas têm uma maior amplitude de variação das características morfológicas e funcionais do que os demais grupos.

A conjugação do estudo das características morfológicas, anatômicas e funcionais dos frutos, das sementes e das plântulas, contribui para um melhor entendimento das estratégias de estabelecimento das espécies, da dinâmica sucessional das comunidades vegetais, dos processos de regeneração de florestas e dos aspectos da autoecologia das espécies.

## REFERÊNCIAS GERAIS

BAZZAZ, F. A. The Physiological Ecology of Plant Succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 10, p. 351-371, 1979.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rains forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, v. 15, p. 40-42, 1965.

FOSTER, S.; JANSON, C. H. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. **Ecology**, v. 66, p. 773-780, 1985.

GARWOOD, N. C. Seed Germination in a Seasonal Tropical Forest in Panama: A Community Study. **Ecological Monographs**, v. 53, n. 2, p. 159-181, 1983.

GARWOOD, M. D. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: SWAINE, M. D. **Ecology of tropical forest tree seedlings**. Paris: Unesco/ Parthenon, p. 59-119, 1996.

HUBBELL, S. P. **The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography**. Princeton University Press, Princeton, 2001.

HUTCHINSON, G. E. Concluding remarks. **Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology**, v. 22, p. 415-427, 1957.

KUNIYOSHI, Y. S. **Morfologia da semente e da germinação de 25 espécies arbóreas de uma Floresta com Araucária**. 233 f. Dissertação (Mestre em Ciências Florestais) - Programa de Pós Graduação em Engenharia Florestal, Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 1983.

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

MACIEL, M. N. M.; WATZLAWICK, L. F.; SCHOENINGER, E. R.; YAMAJI, F. M. Classificação ecológica das espécies arbóreas. **Revista Acadêmica: ciências agrárias e ambientais**, v. 1, n. 2, p. 69- 78, 2003.

MOLES, A. T.; ACKERLY, D. D.; WEBB, C. O.; TWEDDLE, J. C.; , JOHN B. DICKIE, J. B.; WESTOBY, M. A. Brief History of Seed Size. **Science**, v. 307, p. 579-580, 2005.

PIÑ-RODRIGUES, F. C. M.; COSTA, L. G. S.; REIS, A. Estratégias de estabelecimento de espécies arbóreas e o manejo de florestas tropicais. In: **Anais do 6º Congresso Florestal Brasileiro**. v. 3, Campos do Jordão, São Paulo, p. 676-684, 1990.

RODERJAN, C. V.; GALVÃO, F.; KUNIYOSHI, Y. S.; HATSCHBACH, G. G. As unidades fitogeográficas do Estado do Paraná. **Ciência e Ambiente**, v. 24, p. 75-92, 2002.

SORIANO, D.; OROZCO-SEGOVIA, A.; MARQUEZ-GUZMAN, J.; KITAJIMA, K.; GAMBOA-DE BUEN, A.; HUANTE, P. Seed reserve composition in 19 tree species of a tropical deciduous forest in Mexico and its relationship to seed germination and seedling growth. **Annals of Botany**, v. 107, p. 939-951, 2011.

SOUZA, R. P.; VÁLIO, I. F. M. Seedling growth of fifteen Brazilian tropical tree species differing in successional status **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, p. 35-47, 2003.

SWAINE, M. D.; WHITMORE, T. C. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. **Vegetatio**, v. 75, p. 81-86, 1988.

VELOSO, H. P.; RANGEL-FILHO, A. L.; LIMA, J. C. A. **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro: IBGE, 1991.