



## Artigo Original / Original Paper

# Estratégias adaptativas foliares de *Miconia nervosa* (Melastomataceae) na Amazônia Matogrossense

*Adaptive leaf strategies of Miconia nervosa (Melastomataceae) in Amazon of Mato Grosso state*

Angélica Oliveira Müller<sup>1,2,3</sup>, Andréia Aparecida Franco<sup>1</sup>, Norberto Gomes Ribeiro Júnior<sup>1</sup>, Eliana Gressler<sup>1</sup>, Vera Lúcia Pegorini Rocha<sup>1</sup> & Ivone Vieira da Silva<sup>1</sup>

### Resumo

A plasticidade fenotípica geralmente observada em caracteres morfológicos e anatômicos foliares pode ser influenciada por diversos fatores, como luminosidade, disponibilidade de nutrientes no solo, umidade e herbivoria, entre outros. Testamos essa plasticidade em *Miconia nervosa* (Melastomataceae) em um fragmento florestal no sul da Amazônia, Mato Grosso - Brasil, buscando verificar possíveis estratégias de aclimação morfoanatômica à luminosidade. Coletamos folhas totalmente expandidas de 15 indivíduos adultos expostos diretamente à luz solar, nas margens de um lago, e 15 sob o sombreamento do dossel. Avaliamos quantitativamente oito variáveis morfológicas e seis anatômicas, das quais seis e quatro, respectivamente, diferiram significativamente entre folhas de sol e sombra. Morfológicamente, as folhas de sol apresentaram maior tamanho da lâmina foliar e do pecíolo e, anatomicamente, células epidérmicas com paredes levemente mais espessadas, maiores densidades e índice estomático. Folhas de sombra apresentaram epiderme significativamente mais espessa em ambas as faces. As folhas de *M. nervosa* apresentaram grau mediano a alto de plasticidade nas variáveis morfoanatômicas conforme índice de plasticidade fenotípica, com caracteres mistos de ambientes de sol e sombra. Sugerimos que a distribuição dos indivíduos de *M. nervosa* na floresta está relacionada à disponibilidade de luz e umidade do solo.

**Palavras-chave:** aclimação, condições ambientais, luminosidade, plasticidade, sub-bosque.

### Abstract

The phenotype plasticity usually observed in morphological and anatomical leaf traits may be influenced by several factors, such as luminosity, soil nutrient availability, humidity and herbivory, among others. We tested leaf plasticity in *Miconia nervosa* (Melastomataceae) in a forest fragment in Southern Amazonia, Mato Grosso State - Brazil, seeking to verify morpho-anatomical strategies of light acclimation. We collected fully expanded leaves of 15 individuals exposed directly to sunlight, on a lake edge, and 15 under canopy shading. We evaluated quantitatively eight morphological variables and six anatomical variables, of which six and four, respectively, differed significantly between sun and shade leaves. Morphologically, sun leaves showed larger leaf and petiole sizes and anatomically, epidermal cells with slightly thickened walls, higher stomatal index and density. Shade leaves showed significantly thicker epidermis on both leaf faces. Leaves of *M. nervosa* exhibited medium to high degree of plasticity in morpho-anatomical traits, according to the plasticity index, with mixed characteristics of sun and shade environments. We suggest that the distribution of *M. nervosa* individuals in the forest is related to the availability of light and soil moisture.

**Key words:** acclimation, environmental conditions, luminosity, plasticity, understory.

<sup>1</sup> Universidade do Estado de Mato Grosso, Campus de Alta Floresta, Faculdade de Ciências Biológicas e Agrárias, C.P. 324, 78580-000, Alta Floresta, MT, Brasil.

<sup>2</sup> ORCID: <<https://orcid.org/0000-0003-3792-2925>>

<sup>3</sup> Autor para correspondência: [angelmuller88@gmail.com](mailto:angelmuller88@gmail.com)

## Introdução

Melastomataceae é a sexta maior família de Angiospermas do Brasil, com 73 gêneros e 1.458 espécies nativas (BFG 2018). As espécies distribuem-se por todo o território brasileiro, em diversas fitofisionomias, sendo mais abundantes na Mata Atlântica, Amazônia e Cerrado (Goldenberg *et al.* 2012; BFG 2015). O gênero *Miconia* Ruiz & Pav. é o maior da família e um dos mais representativos da flora do Brasil, da América tropical e dos Andes (Goldenberg 2000; Clausen & Renner 2001). No Brasil ocorrem 288 espécies de *Miconia*, das quais 125 são endêmicas (BFG 2018) e 173 ocorrem na Amazônia, representando o segundo maior gênero de Angiospermas neste domínio, atrás somente de *Piper* L. (Piperaceae), com 183 espécies (Cardoso *et al.* 2017).

Estudos relacionados à plasticidade anatômica foliar têm demonstrado que as espécies de Melastomataceae possuem considerável capacidade de adaptação às condições ambientais a que estejam submetidas (Somavilla & Graciano-Ribeiro 2011). A plasticidade fenotípica observada em folhas de plantas que ocupam diferentes fitofisionomias, como as Melastomataceae, é frequentemente caracterizada por variações morfológicas e anatômicas em resposta a diferentes intensidades de luz, disponibilidade de nutrientes no solo, regime hídrico e herbivoria, entre outros fatores (Ribeiro *et al.* 2010; Rossatto & Kolb 2010; Somavilla & Graciano-Ribeiro 2011). Nas plantas em geral, as variações morfoanatômicas mais conhecidas são as relacionadas com a disponibilidade de luz, sendo as folhas de sol menores, mais espessas, com cutícula de maior espessura, maior quantidade de estômatos e de parênquima fotossintetizante quando comparadas com folhas de sombra (Strauss-DeBenedetti & Berlyn 1994; Rozendaal *et al.* 2006; Gratani 2014). Para avaliar detalhes dessas variações, estudos da morfologia e anatomia foliar contribuem com informações importantes para a compreensão da ecologia das espécies, uma vez que caracteres como área foliar, comprimento do pecíolo, espessuras de epiderme, hipoderme, mesofilo, parênquima paliçádico e lacunoso, posição e densidade dos estômatos são potencialmente plásticos fenotipicamente (Niinemets & Fleck 2002; Cao 2000; Boeger & Gluzezak 2006; Poorter 2009; Castro 2015). Outro uso relevante para estes caracteres ocorre na taxonomia (Somavilla & Graciano-Ribeiro 2011), auxiliando na identificação de gêneros e espécies.

Em nosso estudo, avaliamos a morfologia e anatomia foliar de uma espécie arbustiva de Melastomataceae, *Miconia nervosa* (Sm.) Triana, comparando folhas coletadas em ambientes sombreados com folhas expostas diretamente à luz solar em um fragmento de floresta ombrófila densa no sul da Amazônia brasileira. Nessa área, verificamos que os indivíduos de *M. nervosa* ocorrem preferencialmente em locais iluminados próximos de cursos d' água, mas são mais raros em clareiras e locais de pleno sol. Assim, nossa investigação tem como principal objetivo avaliar o grau de plasticidade fenotípica nas folhas de *M. nervosa* em resposta a condições de sol e sombra. Nossa hipótese é que as folhas da espécie apresentam plasticidade morfoanatômica limitada, influenciando a sua ocorrência nos diferentes microambientes da floresta. Nosso estudo é pioneiro na avaliação da plasticidade foliar de uma espécie de Melastomataceae na Amazônia brasileira e visa contribuir para o entendimento das respostas das plantas de sub-bosque à mudanças ambientais, em especial às decorrentes da formação de bordas florestais naturais ou por atividades antrópicas.

## Material e Métodos

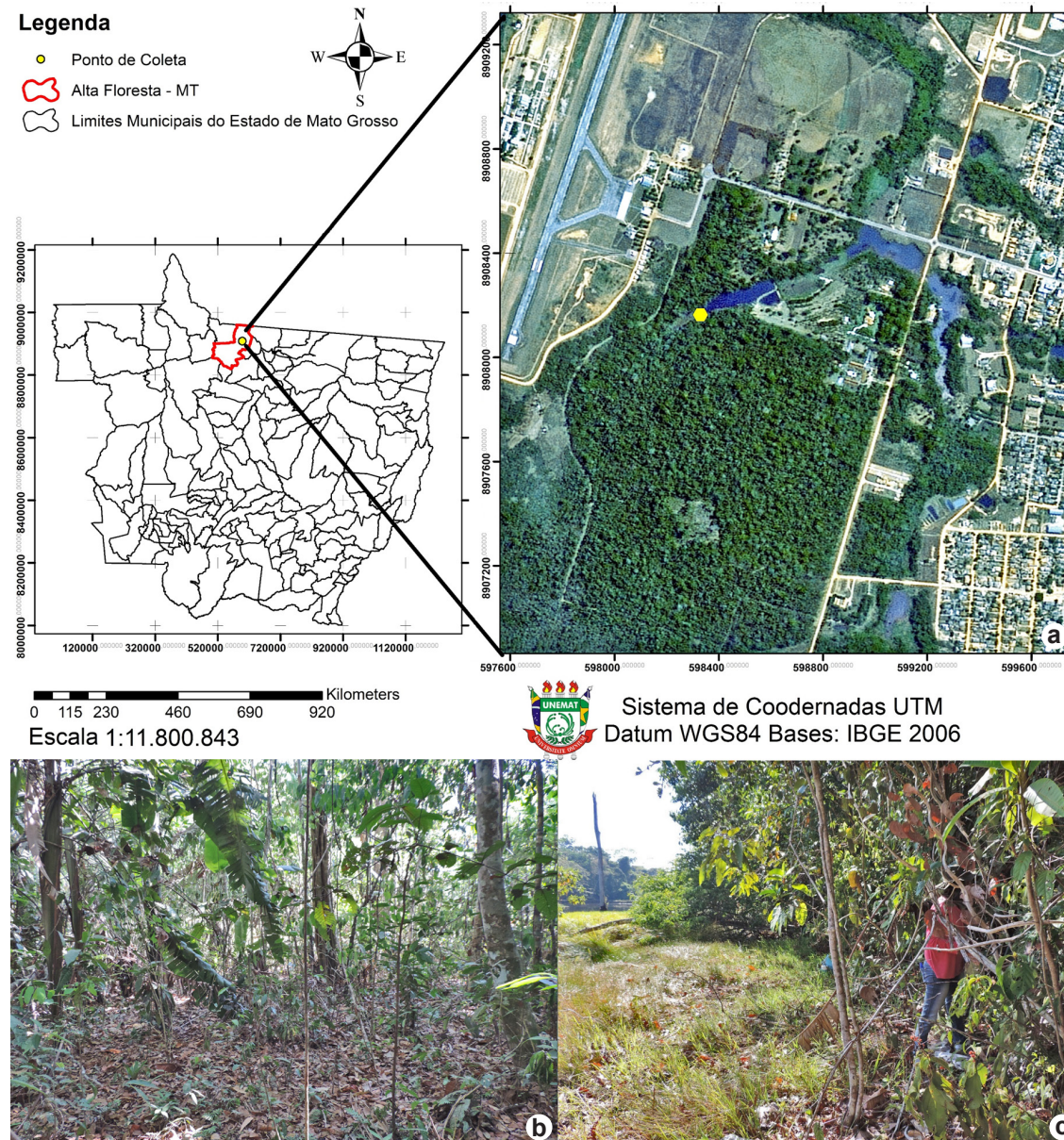
### Área de estudo

Nosso estudo foi desenvolvido na Reserva do Floresta Amazônica Hotel Resort (RFAH), situada na área urbana central do município de Alta Floresta, Mato Grosso, Brasil (Fig. 1). A altitude média da área é de 280 m, abrangendo cerca de 50 hectares de Floresta Ombrófila Densa (Mata de Terra Firme). Por estar localizada no perímetro urbano e por possuir trilhas no seu interior, a área está sujeita a ações antrópicas de baixo impacto.

Realizamos a coleta de material vegetal em indivíduos de *Miconia nervosa* localizados próximo das margens de um pequeno lago (09°52'32,2''S e 056°06'09,6''O) (Fig. 1c), formado naturalmente, mas com influência antrópica devido a uma pequena barragem, com muitas gramíneas em suas margens. Nessa área, a floresta apresenta dossel baixo e aberto (cerca de 20 m de altura), e o sub-bosque é composto principalmente por espécies arbustivas de Melastomataceae (E. Gressler, observação pessoal) (Fig. 1b). O solo próximo do lago permanece encharcado ao longo do ano, inclusive na estação seca. Também realizamos a coleta de material, numa distância de 20 a 30 metros da borda do

lago, onde observamos um ambiente com dossel contínuo, menor luminosidade no sub bosque e solo menos encharcado. A espécie tem ampla ocorrência nos dois ambientes e o tamanho varia de 0,5 a 2,5 m (Müller *et al.* 2017).

Na região do estudo ocorrem duas estações definidas, uma chuvosa de outubro a abril e uma seca de maio a setembro, com precipitação média anual de 2.232 mm e temperatura média anual de 26–27 °C (Dubreuil *et al.* 2012).



**Figura 1** – Mapa da área de estudo (fragmento de floresta amazônica de Terra Firme), no município de Alta Floresta, Mato Grosso, Brasil. a. em detalhe, o lago próximo do qual realizamos a amostragem dos indivíduos de *Miconia nervosa* (Melastomataceae). b-c. margem do lago – b. com sombra; c. com ambientes de sol.

**Figure 1** – Map of the study area (fragment of Amazon “terra firme” dense forest or evergreen rainforest), in Alta Floresta municipality, Mato Grosso state, Brazil. a. in detail, the lake where we sampled individuals of *Miconia nervosa* (Melastomataceae). b-c. margin of the lake – b. with shade environments; c. with sun environments.

### Coleta de dados

Para a avaliação dos caracteres morfológicos e anatômicos de *Miconia nervosa*, em novembro/2016 (estação chuvosa) coletamos aleatoriamente seis folhas adultas, localizadas acima do último nó, de 15 indivíduos adultos em ambiente sombreado (folhas de sombra), e de 15 indivíduos adultos em locais de intensa luminosidade e incidência solar (folhas de sol) - HERBAM [21234]. Esses indivíduos apresentavam copas de tamanho similar entre os ambientes (de 0,6 a 2 m de altura), sendo os de sol amostrados até 5 m de distância da margem do lago e os de sombra entre 20–30 m de distância da margem (além dessa distância, não encontramos nenhum indivíduo da espécie).

Utilizamos três folhas de cada indivíduo para avaliar oito variáveis morfológicas: comprimento (1), largura (2) e espessura foliar (mm) (3), comprimento do pecíolo (mm) (4), massa fresca (5) e seca das folhas (g) (6), área foliar (cm<sup>2</sup>) (7) e área foliar específica (área foliar/massa seca foliar (cm<sup>2</sup>g<sup>-1</sup>)) (8). Medimos as variáveis morfológicas com o auxílio de paquímetro digital e a área foliar com um aparelho LI-COR (modelo LI-3100C). Obtivemos a massa fresca e seca em uma balança de precisão (Shimadzu AUY220), sendo que para obtenção da massa seca as folhas foram mantidas em estufa à 65 °C por 72 h.

Para a análise anatômica, avaliamos as outras três folhas coletadas de cada indivíduo; as quais foram fixadas em FAA<sub>30</sub> e preservadas em etanol 70% (Johansen 1940). Realizamos cortes transversais na região mediana da lâmina foliar, incluindo a nervura central, com lâmina de aço e à mão livre. Clarificamos os cortes com hipoclorito sódico a 2% e coramos o material com azul de Astra e fucsina básica (Roeser 1962). Utilizamos o método de dissociação de Jeffrey (Johansen 1940) modificado, em que colocamos as porções foliares em tubos de ensaio com água oxigenada (30 volumes) e ácido acético glacial na proporção de 1:1 e mantivemos em estufa a 65 °C, por 10 horas. Após este período, lavamos as amostras em água destilada e, com auxílio de um pincel, separamos as duas superfícies epidérmicas, corando-as com fucsina básica (Roeser 1962). Montamos lâminas semipermanentes com as secções foliares e as analisamos em microscópio (Leica® ICC50) acoplado a um computador, registrando fotomicrografias com o software LAZ EZ 1.7.0.

Analisamos nove caracteres anatômicos qualitativos para *M. nervosa*: composição (1) e

formato das células epidérmicas propriamente ditas (2); cutícula (3), disposição e classificação dos estômatos (4); formato das células-guarda (5); presença de idioblastos (6); formato e classificação de tricomas (7); classificação e composição do mesofilo (8); e classificação dos feixes vasculares (9). Também, de forma comparativa entre ambientes de sol e sombra, analisamos seis caracteres quantitativos (variáveis anatômicas) com o auxílio do programa Anati Quant 2® UFV (Aguiar *et al.* 2007). As variáveis anatômicas foram: espessura da epiderme adaxial (1) e abaxial (2); índice (3) e densidade estomática (4); espessura do parênquima paliçádico (5) e lacunoso (6). Obtivemos as medidas anatômicas em dois cortes para cada indivíduo amostrado, totalizando 60 cortes/ambiente. Para obter o índice e densidade estomática analisamos somente a face abaxial (folhas hipoestomáticas) em três campos/ indivíduo, totalizando 90 campos/ambiente.

### Análise de dados

Para a verificação exploratória dos dados realizamos duas PCA (Análise de Componentes Principais), cada uma com uma matriz de dados, morfológica (oito variáveis) ou anatômica (seis variáveis). Nas duas PCAs avaliamos as variáveis que mais determinaram os grupos de sol e sombra, sendo o eixo 1 significativo com base no modelo de *broken-stick* (Borcard *et al.* 2011). Descartamos as variáveis com carga fatorial abaixo de 0,01 na PCA para diminuir distorções na formação dos grupos - somente descartamos a massa fresca e seca das folhas. Realizamos uma PERMANOVA (Análise Multivariada de Variância com Permutações, sendo 9.999 permutações) com as variáveis morfológicas e outra com as variáveis anatômicas para detectar diferenças entre os ambientes de sol e sombra. *A posteriori* realizamos o teste de Tukey para verificar quais variáveis morfológicas e anatômicas diferem significativamente entre os ambientes.

Calculamos o índice de plasticidade fenotípica (IPF) somente para as variáveis morfo-anatômicas com diferença significativa entre os ambientes de sol e sombra. O IPF foi calculado como a diferença entre a mediana do valor máximo de sol e sombra e a mediana do valor mínimo de sol e sombra dividido pela mediana do valor máximo de sol e sombra (Valladares *et al.* 2000, 2006). O valor do IPF varia de 0 a 1, sendo que valores maiores ou iguais a 0,6 são interpretados como alta plasticidade (Valladares *et al.* 2006).

## Resultados

### Morfologia das folhas

As folhas de *Miconia nervosa* possuem o ápice acuminado e a base de agudo para atenuado, a margem é serreada a ondulada, com tricomas em toda a extensão foliar e em ambas as faces (Fig. 2). Na PCA as folhas de sol e sombra formaram dois grupos distintos, sendo que o eixo 1 explicou 92,4% da variância entre os grupos (Fig. 3a). Na PERMANOVA detectamos diferença significativa entre os ambientes de sol e sombra ( $p = 0,0001$ ;  $F = 78,02$ ).

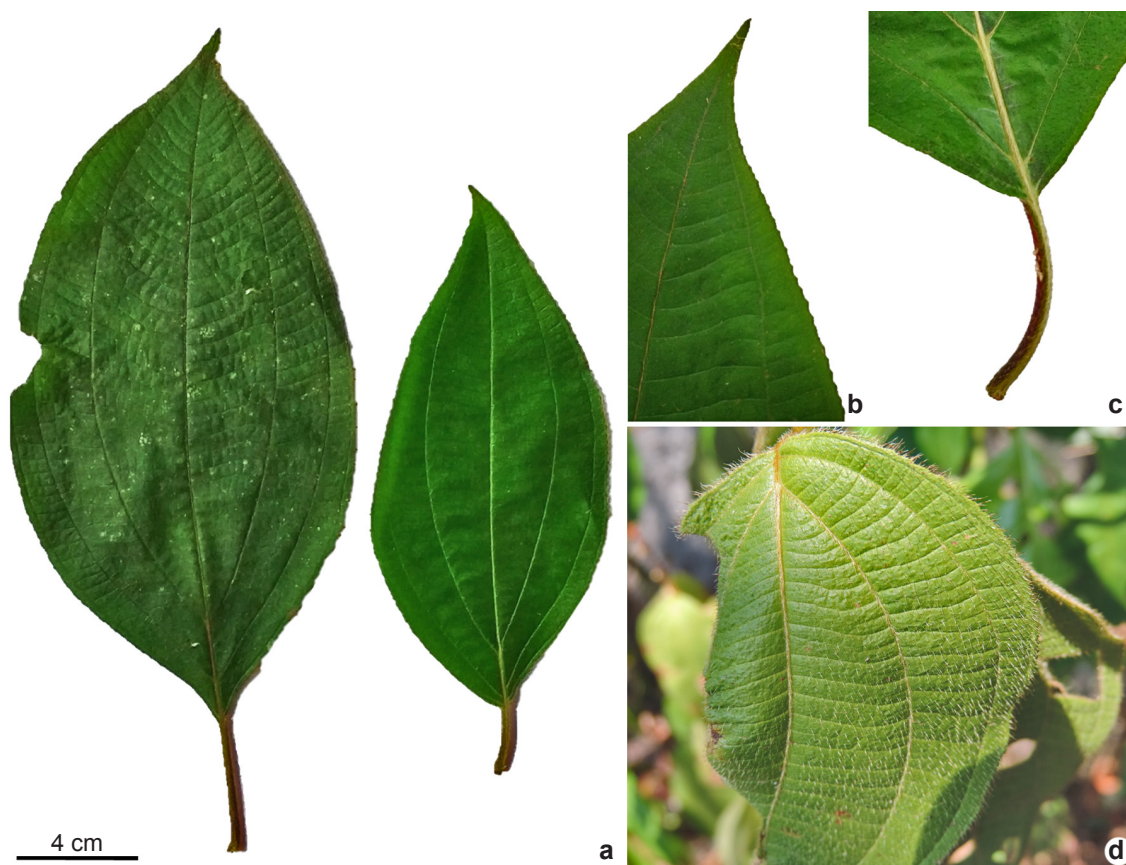
As folhas de *M. nervosa* diferiram significativamente entre os ambientes de sol e sombra em seis das oito variáveis morfológicas avaliadas, sendo que somente a espessura foliar e área foliar específica não apresentaram diferença significativa (Tab. 1). Folhas de sol apresentaram

maiores valores nas variáveis relacionadas ao tamanho do limbo e pecíolo, bem como da área foliar e massa fresca e seca (Tab. 1).

O índice de plasticidade fenotípica das variáveis morfológicas variou de 0,43 a 0,91 (média 0,65) sendo o comprimento do pecíolo e a área foliar as mais plásticas (Tab. 1). O comprimento do pecíolo apresentou quase o dobro dos valores registrados na sombra.

### Anatomia das folhas

*Miconia nervosa* apresenta células epidérmicas com paredes celulares sinuosas em vista frontal tanto na face adaxial (Fig. 4a,b) como na abaxial (Fig. 4c,d). Além disso, observamos folhas hipoestomáticas e estômatos do tipo anomocítico com células-guarda reniformes na espécie (Fig. 4c,d).



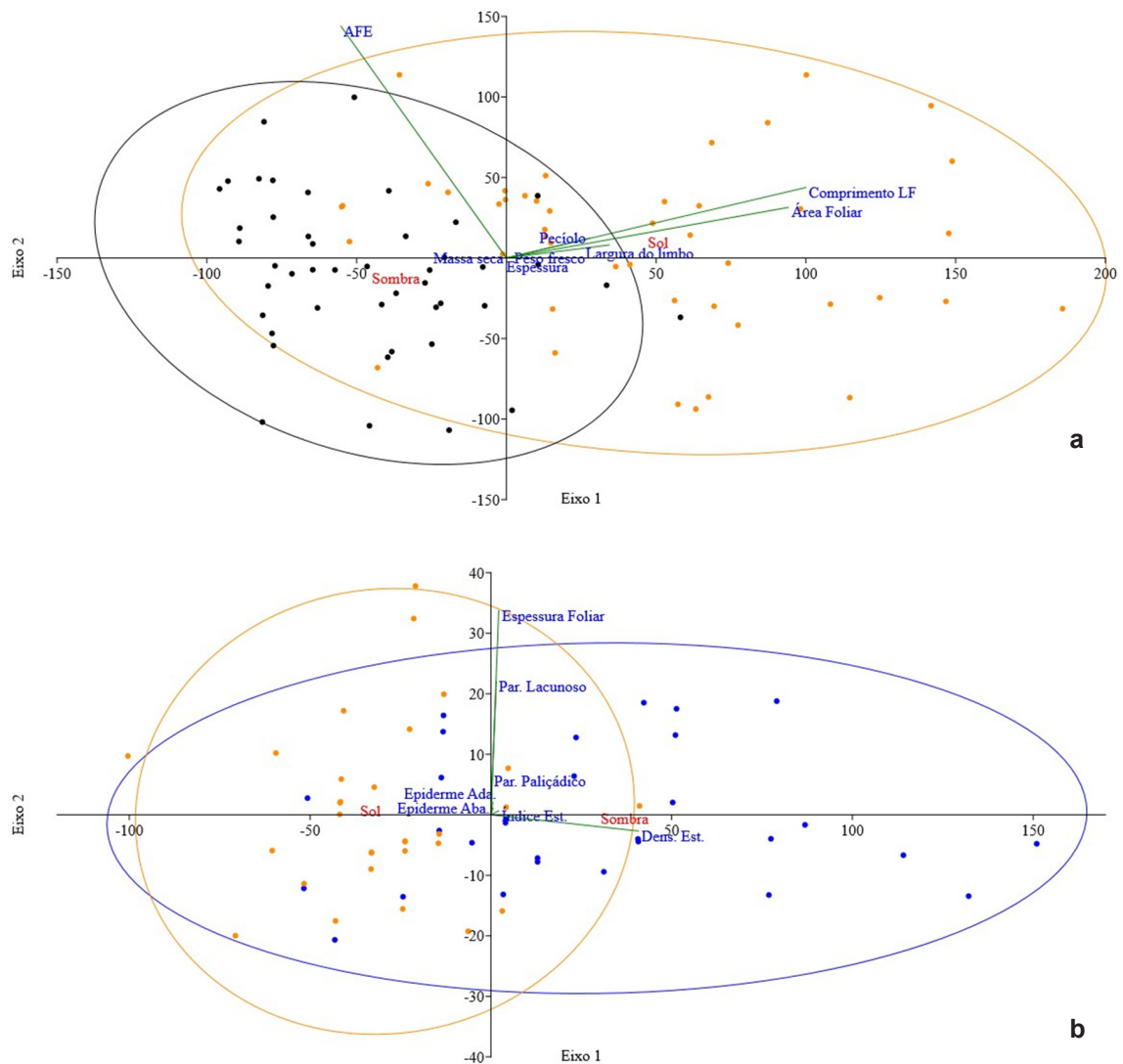
**Figura 2** – a-d. Morfologia foliar de *Miconia nervosa* (Melastomataceae) no sul da Amazônia brasileira – a. folhas coletadas em ambientes de sol (esquerda) e sombra (direita); b. ápice; c. base da folha; d. tricomas em toda a extensão foliar.

**Figure 2** – a-d. Leaf morphology of *Miconia nervosa* (Melastomataceae) in Southern Brazilian Amazon – a. leaves sampled in sun (left) and shade (right) environments; b. leaf apex; c. leaf base; d. trichomes throughout the leaf extension.

Em secção transversal, a espécie apresenta epiderme uniestratificada, com paredes celulares e cutícula delgada (Fig. 5a,b). Tanto a epiderme adaxial como a abaxial apresentam células com paredes periclinais mais alongadas que as anticlinais (Fig. 5a,b), sendo as células da epiderme adaxial maiores e com formato retangular e as da face abaxial menores e com formato irregular. Os estômatos são levemente elevados em relação às demais células epidérmicas (Fig. 5a,b). Todos esses caracteres anatômicos não variaram entre as folhas de sol e sombra.

O mesofilo, dorsiventral, apresentou parênquima paliçádico com uma ou duas camadas de células e presença de idioblastos contendo cristais (Fig. 5a,b), e parênquima lacunoso com três a quatro camadas de células com espaços intercelulares inconspícuos (Fig. 5a,b). Observamos idioblastos cristalíferos contendo drusas em tecidos da nervura central e do mesofilo (Fig. 5a-e), visualmente em maior quantidade nas folhas de sombra.

Na nervura central, em vista transversal, observamos face abaxial sinuosa, com sulcos



**Figura 3** – a-b. Diagrama da PCA das variáveis foliares de *Miconia nervosa* (Melastomataceae) em ambientes sol e sombra no sul da Amazônia brasileira – a. morfológicas; b. anatômicas. As folhas de sol são indicadas por círculos de cor laranja e as folhas de sombra por cor azul.

**Figure 3** – a-b. PCA diagram of the leaf variables of *Miconia nervosa* (Melastomataceae) in sun and shade environments in the Southern Brazilian Amazon – a. morphological; b. anatomical. Sun leaves are indicated by orange circles and shade leaves by blue circles.

**Tabela 1** – Valores médios e respectivos desvios-padrão ( $\pm$ ) das variáveis morfológicas e anatômicas mensuradas em folhas de sol e sombra de *Miconia nervosa* (Melastomataceae) em um fragmento urbano de Floresta amazônica de Terra Firme em Alta Floresta, Mato Grosso, Brasil. Letras diferentes na mesma linha indicam variáveis com diferença significativa entre ambientes ( $p < 0,01$ ; teste de Tukey). IPF: índice de plasticidade fenotípica.

**Table 1** – Average values and respective standard deviations ( $\pm$ ) of morphological and anatomical variables measured in sun and shade leaves of *Miconia nervosa* (Melastomataceae) in an urban fragment of Amazon “terra firme” dense forest in Alta Floresta, Mato Grosso State, Brazil. Different letters on the same line indicate variables with significant difference among environments ( $p < 0.01$ ; Tukey test). IPF: index of phenotypic plasticity.

	Folhas de Sol	Folhas de Sombra	IPF
<b>Parâmetros morfológicos</b>			
Comprimento foliar (mm)	244,91 a	183,20 b	0,49
Largura foliar (mm)	99,3 a	73,96 b	0,42
Espessura foliar (mm)	0,1 a	0,1 a	-
Comprimento do pecíolo (mm)	30,4 a	15,82 b	0,91
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	150,8 a	87,9 b	0,67
Área foliar específica - AFE (cm <sup>2</sup> g <sup>-1</sup> )	309,7 a	324,83 a	-
Massa fresca foliar (g)	1,99 a	1,04 b	0,72
Massa seca foliar (g)	0,5 a	0,27 b	0,72
<b>Valor médio</b>			<b>0,65</b>
<b>Parâmetros anatômicos</b>			
Espessura epiderme abaxial ( $\mu$ m)	9,8 b	11,2 a	0,45
Espessura epiderme adaxial ( $\mu$ m)	12,4 b	14,3 a	0,43
Índice estomático (%)	13,56 a	10,44 b	0,55
Densidade estomática (mm <sup>2</sup> )	263,29 a	204,81 b	0,52
Espessura parênquima paliádico ( $\mu$ m)	21,9 a	21,01 a	-
Espessura parênquima lacunoso ( $\mu$ m)	36,7 a	38,8 a	-
<b>Valor médio</b>			<b>0,49</b>

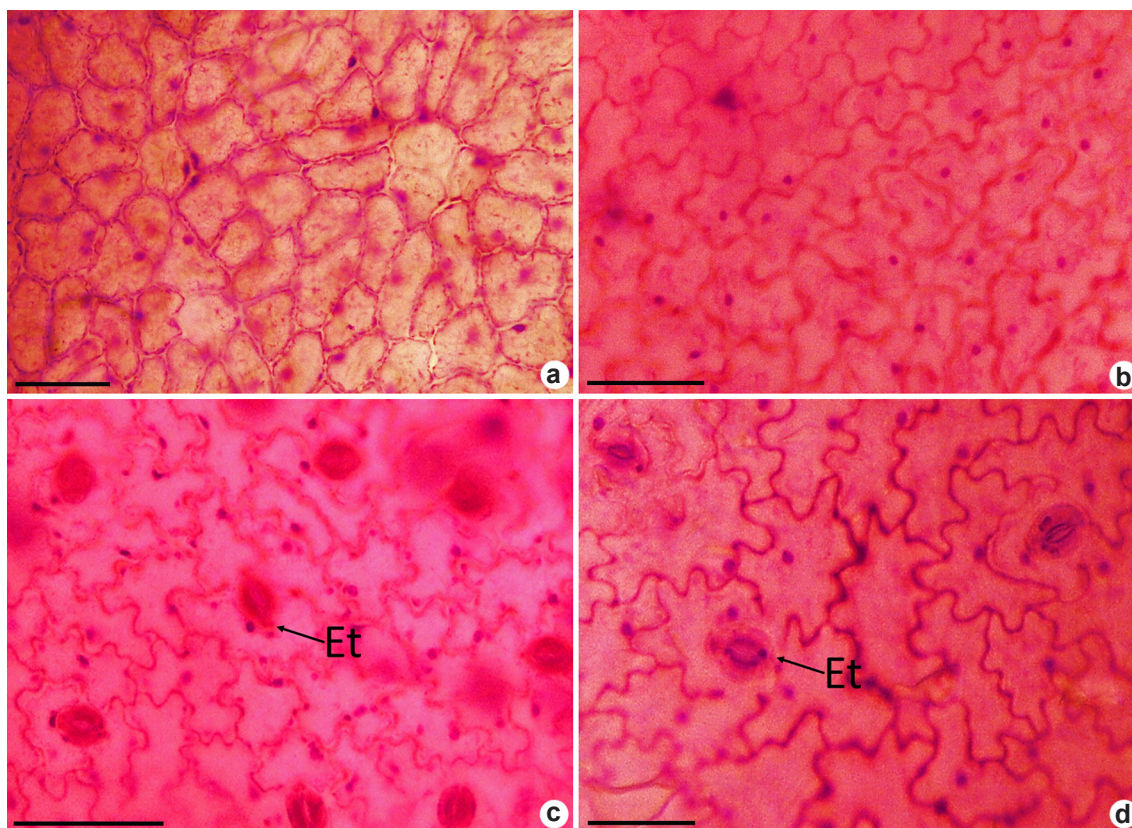
irregulares em toda a extensão com ocorrência de colênquima angular e na face adaxial convexa com colênquima lamelar (Fig. 5c,d). No parênquima de preenchimento observamos monocristais (Fig. 5e), braquiesclereídes, células ovaladas de tamanhos variados e algumas células sinuosas (Fig. 5e). Caracterizamos o feixe vascular de *M. nervosa* como bicolateral aberto e em formato de arco voltado para a face adaxial (Fig. 5c,d,e). Em ambas as faces da epiderme e nervura central, observamos tricomas tectores multicelulares e multisseriados e tricomas glandulares, mas não foi possível quantificar a sua densidade (Fig. 5f-h).

Assim como nas variáveis morfológicas, folhas de sol e sombra também formaram dois grupos distintos na PCA considerando as variáveis anatômicas, com o eixo 1 explicando 93,32% da distribuição das amostras (Fig. 3b). As variáveis

anatômicas mensuradas nas folhas, como a espessura da epiderme (abaxial e adaxial), o índice e densidade estomática foram as que mais colaboraram para a separação dos grupos de sol e sombra. Os ambientes de sol e sombra diferiram significativamente de acordo com a PERMANOVA ( $p = 0,0002$ ;  $F = 22,58$ ).

Dentre as seis variáveis anatômicas comparadas entre folhas de sol e sombra, em quatro detectamos diferença significativa entre os ambientes (Tab. 1). As variáveis relacionadas à densidade dos estômatos foram significativamente maiores nas folhas de sol, enquanto a espessura das epidermes adaxial e abaxial foi maior nas folhas de sombra (Tab. 1).

O índice de plasticidade fenotípica nas variáveis anatômicas foi mediano (média 0,49), variando de 0,43 a 0,55 (Tab. 1). As variáveis mais plásticas foram o índice e densidade estomática.



**Figura 4** – a-d. Secções anatómicas de folhas de *Miconia nervosa* (Melastomataceae) – a,c. vista frontal da epiderme de folhas sol – a. adaxial; c. abaxial; b,d. vista frontal da epiderme de folhas de sombra – b. epiderme adaxial; d. epiderme abaxial. Barras: 50  $\mu$ m.

**Figure 4** – a-d. Leaf anatomical sections of *Miconia nervosa* (Melastomataceae) – a,c. frontal view of epidermis of sun leaves – a. adaxial; c. abaxial; b,d. frontal view of epidermis of shade leaves – b. adaxial epidermis; d. abaxial epidermis. Bars: 50  $\mu$ m.

## Discussão

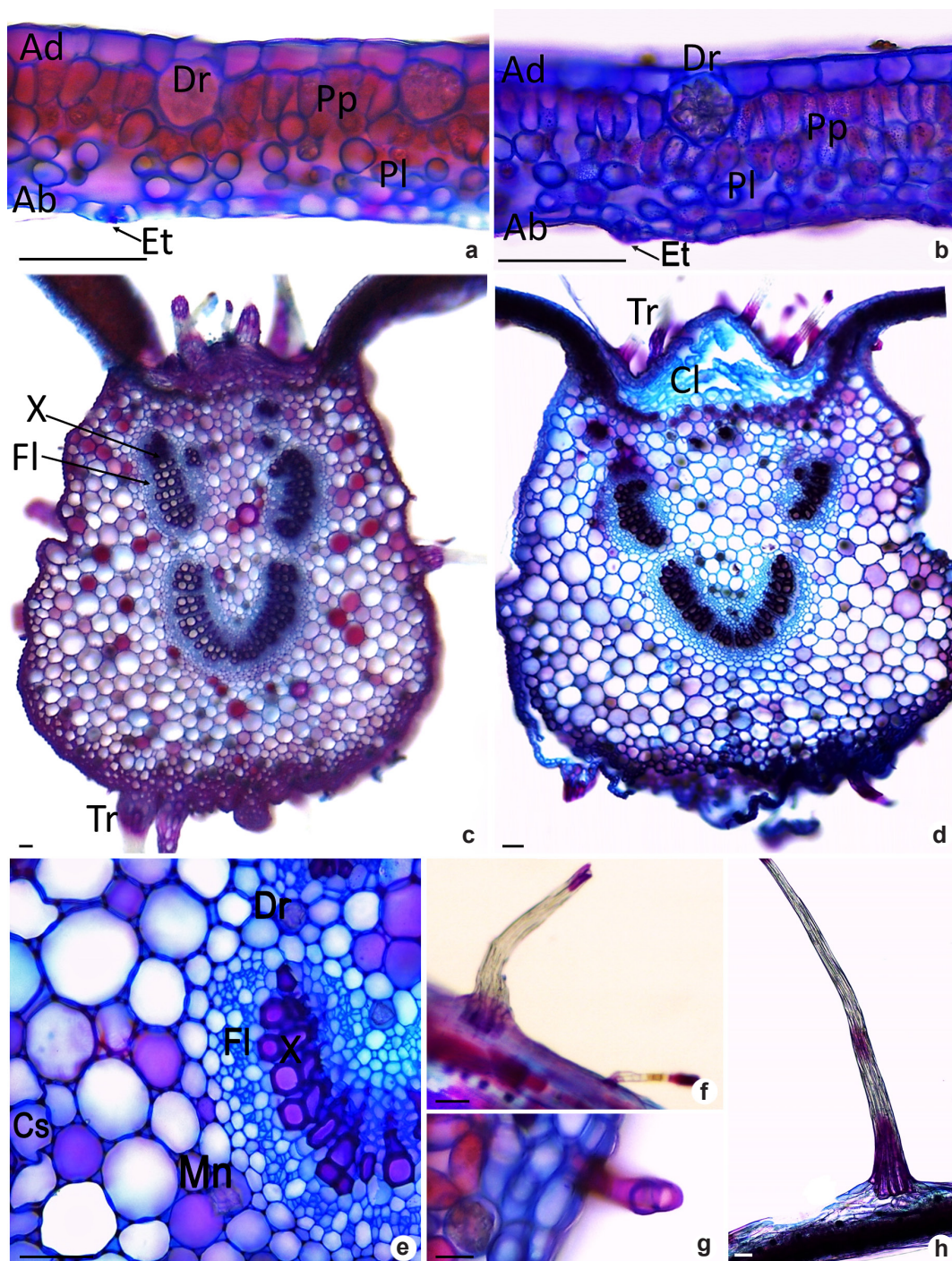
Nosso estudo mostrou que os indivíduos de *Miconia nervosa* ocorrentes em uma área florestal na Amazônia Matogrossense apresentam variações significativas na maioria dos caracteres morfoanatômicos investigados nas folhas, quando comparados ambientes sombreados e iluminados. Vários fatores podem influenciar a ocorrência de alterações morfológicas, anatômicas e fisiológicas nas folhas, mas a luminosidade é um dos fatores ambientais que mais influenciam essa variação (Baruch *et al.* 2000; Rozendaal *et al.* 2006; Gratani 2014; Liu *et al.* 2016).

No entanto, as variações que detectamos nas folhas de *M. nervosa* diferiram do observado na maioria dos estudos comparativos entre ambientes de sol e sombra na literatura. As folhas de sol geralmente apresentam menor tamanho, área foliar e área foliar específica (Rozendaal *et al.* 2006; Gratani 2014) e, no caso de *M. nervosa*, essas folhas

foram maiores (comprimento, largura e área foliar) do que as de sombra e não verificamos diferença entre ambientes quanto à área foliar específica. Além da baixa luminosidade, outros fatores podem favorecer o aumento no tamanho das folhas, como alta umidade e fertilidade do solo (Givnish 1984; Boeger *et al.* 2006). As plantas de sol de *M. nervosa* que amostramos estavam localizadas nas margens de um pequeno lago, com solo encharcado até mesmo durante a estação seca, caracterizando um ambiente de maior disponibilidade hídrica, o que pode ter contribuído para o maior desenvolvimento das folhas nesse ambiente.

O comprimento do pecíolo também diferiu entre os ambientes, apresentando maior tamanho nas folhas de sol. Esta característica é decorrente do aumento no tamanho das folhas e também pode ter relação com o investimento das plantas para melhorar a arquitetura da copa, pois o pecíolo está envolvido no movimento de reorientação das folhas





**Figura 5** – a-h. Seções anatómicas de folhas de *Miconia nervosa* (Melastomataceae) – a-b. vista transversal – a. lâmina foliar de sol; b. lâmina foliar de sombra. c-e. nervura central – c. nas folhas de sol; d. nas folhas de sombra; e. detalhe da nervura central evidenciando monocristal, drusa e células sinuosas; f-h. tricomas. Dr = Drusa; Ad = epiderme adaxial; Ab = epiderme abaxial; Et = estômato; Pp = Parênquima paliçádico; Pl = parênquima lacunoso; Fl = floema; X = xilema; Cl = colênquima; Tr = tricomas; Mn = Monocristal; Cs = células sinuosas. Barras: 50 µm.  
**Figure 5** – a-h. Leaf anatomical sections of *Miconia nervosa* (Melastomataceae) – a-b. cross view – a. leaf blade of sun; b. leaf blade of shade; c-e. midrib – c. in sun leaves; d. in shade leaves; e. detail of the midrib showing monocystal, druse and sinuous cells; f-h. trichomes. Dr = druse; Ad = adaxial epidermis; Ab = abaxial epidermis; Et = stomata; Pp = palisade parenchyma; Pl = spongy parenchyma; Fl = phloem; X = xylem; Cl = colenchyma; Tr = trichome; Mn = monocystal; Cs = sinuous cells. Bars: 50 µm.

de acordo com a incidência luminosa (Niinemets & Fleck 2002; Poorter 2009).

A maior parte dos caracteres anatômicos de *M. nervosa* que avaliamos qualitativamente não diferiu entre as folhas de sol e sombra, consistindo em caracteres anteriormente descritos para o gênero *Miconia*, como o tipo de tricomas, folhas dorsiventrais e hipoestomáticas, células epidérmicas da face adaxial maiores que a abaxial, presença de drusas, entre outros (Baumgratz & Ferreira 1980; Souza & Marquete 2000; Reis *et al.* 2005; Oliveira 2007). Em Melastomataceae a presença de idioblastos contendo drusas é comum tanto na nervura central como no mesofilo (Baumgratz & Ferreira 1980; Souza & Marquete 2000; Reis *et al.* 2005; Oliveira 2007), esse tipo de cristal de oxalato de cálcio auxilia na captação e propagação da luz na folha e também protege contra a herbivoria (Metcalf & Chalk 1950; Peace & Macdonald 1981; Franceschi & Nakata 2005) e a presença do mesmo auxilia na ocorrência da espécie em ambientes com diferentes luminosidades.

Dentre as variáveis anatômicas quantitativas, o maior índice e densidade estomática nas folhas de sol de *M. nervosa* é resultado similar ao encontrado em outros estudos de sol-sombra (Givnish 1988; Cao 2000; Boeger & Gluzezak 2006; Boeger *et al.* 2006, 2008). A maior quantidade de estômatos na epiderme permite maiores trocas gasosas e controle hídrico nas folhas de sol, que possuem maior risco de superaquecimento devido à alta intensidade luminosa (Sack *et al.* 2006; Rossatto & Kolb 2010). A localização dos estômatos somente na face abaxial (característica da espécie independente do ambiente) também auxilia no controle hídrico (Smith *et al.* 1997; Boeger & Gluzezak 2006).

A maior espessura das epidermes adaxial e abaxial nas folhas de sombra de *M. nervosa* também é um resultado inesperado, pois folhas de sombra comumente apresentam epidermes mais finas do que as folhas de sol (Markesteijn *et al.* 2007; Gratani 2014), tendo em vista que em ambiente sombreado há menor necessidade de acumular água e a epiderme delgada pode favorecer a dispersão luminosa no interior da lâmina foliar (Fahn & Cutler 1992; Boeger *et al.* 2006; Rossatto & Kolb 2010). Além da diferença entre sol e sombra, observamos células epidérmicas com formato diferente entre as epidermes adaxial e abaxial, sendo esta característica comum em Melastomataceae (Baumgratz & Ferreira 1980; Souza & Marquete 2000; Reis *et al.* 2005; Oliveira 2007), e em plantas de estratos inferiores nas florestas.

A ausência de diferença na espessura do parênquima paliçádico e lacunoso entre folhas de sol e sombra reflete o resultado verificado na espessura da folha, que não diferiu entre os ambientes. Folhas de sol comumente são mais espessas e apresentam conseqüentemente maior espessura dos tecidos fotossintéticos, o que permite maior desempenho fotossintético sob condições de alta luminosidade (Evans 1999; Markesteijn *et al.* 2007; Gratani 2014). O formato colunar das células do parênquima paliçádico, observado em *M. nervosa*, é uma característica que facilita a passagem de luz para o interior das folhas e o parênquima lacunoso apresentando as células com formato irregular e espaços intercelulares contribuem para a reflexão e refração da luminosidade no mesofilo (Fahn & Cutler 1992; Dickison 2000; Taiz & Zeiger 2013).

O grau de variação nos caracteres morfológicos e anatômicos das folhas pode indicar o potencial de aclimação e adaptação de uma determinada espécie (Markesteijn *et al.* 2007; Valladares *et al.* 2007; Gratani 2014). *Miconia nervosa* apresentou grau mediano à alto de plasticidade nos caracteres morfoanatômicos, sugerindo que a espécie possui potencial para aclimação em ambientes sombreados e iluminados, como verificado em muitas espécies de Melastomataceae (Boeger *et al.* 2008; Ribeiro *et al.* 2010; Amorim & Melo-Júnior 2017). Esse potencial plástico de espécies de Melastomataceae garante o aumento da tolerância ambiental em ambientes heterogêneos ou de transição (Goldenberg 2009), favorecendo assim a ampla distribuição da família (Goldenberg *et al.* 2012). No caso de *M. nervosa*, os indivíduos estão aclimatados ao ambiente e sua ocorrência mais comum em locais iluminados e úmidos da floresta estudada pode ter relação com o seu requerimento de luz e água para a reprodução, que ocorre na estação seca (Muller *et al.* 2017). As variáveis morfológicas de *M. nervosa* apresentaram maior plasticidade que as anatômicas, o que pode representar a herdabilidade dos caracteres anatômicos (Amorim & Melo-Júnior 2017).

*Miconia nervosa* apresentou folhas com caracteres morfoanatômicos mistos de ambientes de sol (maior índice e densidade estomática) e de sombra (cutícula delgada, células epidérmicas sinuosas), mas principalmente caracteres com resultados opostos aos comumente registrados em resposta à luminosidade. Tais resultados (maior tamanho das folhas de sol, maior espessura das epidermes nas folhas de sombra, ausência de diferença entre ambientes quanto à área

foliar específica e espessuras do parênquima paliádico e lacunoso) indicam que outros fatores ambientais, além da luminosidade, influenciam a morfoanatomia da espécie. Sugerimos que a disponibilidade de água e fertilidade do solo são fatores que, associados às características genéticas individuais, originaram os resultados diferenciados encontrados em nosso estudo.

### Agradecimentos

Agradecemos à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001 e à Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT), o apoio financeiro; a Renato Goldenberg, a determinação da espécie; à Fundação Ecológica do Cristalino (FEC), a permissão de trabalho na Reserva do Floresta Amazônica Hotel Resort; e a Cleonete Ferreira de Araújo, o auxílio em procedimentos de laboratório.

### Referências

- Aguiar TV, Sant'anna-Santos BF, Azevedo AA & Ferreira RS (2007) Anati quanti: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. *Planta Daninha* 25: 649-659. DOI: 10.1590/S0100-83582007000400001
- Amorim MW & Melo-Júnior JCF (2017) Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de restinga. *Rodriguésia* 68: 545-555. DOI: 10.1590/2175-7860201768217
- Baruch Z, Pattison RR & Goldstein G (2000) Responses to light and water availability of four invasive Melastomataceae in the Hawaiian Islands. *International Journal of Plant Sciences* 161: 107-118. DOI: 10.1086/314233
- Baumgratz JFA & Ferreira GL (1980) Estudo da nervação e epiderme foliar das Melastomataceae do município do Rio de Janeiro. *Gênero Miconia* Ruiz et Pavon. Seção *Miconia*. *Rodriguésia* 32: 61-169.
- BFG - The Brazil Flora Group (2015) Growing knowledge: an overview of seed plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66: 1085-1113. DOI: 10.1590/2175-7860201566411
- BFG - The Brazil Flora Group (2018) Brazilian Flora 2020: innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69: 1513-1527
- Borcard D, Gillet F & Legendre P (2011) *Numerical Ecology* with R. Springer, Nova Iorque. 435p.
- Boeger MRT & Gluzezak RM (2006) Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. *Iheringia* 61: 73-82.
- Boeger MRT, Gluzezak RM, Pil MW, Goldenberg R & Medri M (2008) Variabilidade morfológica foliar de *Miconia sellowiana* (DC.) Naudin (Melastomataceae) em diferentes fitofisionomias no estado do Paraná. *Revista Brasileira de Botânica* 31: 443-452. DOI: <<http://dx.doi.org/10.1590/S0100-84042008000300008>>.
- Boeger MRT, Kaehler M, Melo-Júnior JCF, Gomes MZ, Oliveira LS, Chaves MCR & Schottz ES (2006) Estrutura foliar de seis espécies do subosque de um remanescente de Floresta Ombrófila Mista. *Hoehnea* 33: 521-531.
- Cao K-F (2000) Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting conditions in a Bornean heath Forest. *Canadian Journal of Botany* 78: 1245-1253. <<https://doi.org/10.1139/b00-096>>
- Cardoso D, Särkinen T, Alexander S, Amorim AM, Bittrich V, Celis M, Daly DC, Fiaschi P, Funk VA, Giacomini LL, Goldenberg R, Heiden G, Iganci J, Kelloffm CL, Knapp S, Lima HC, Machado AFP, Santos RM, Mello-Silva R, Michelangeli FA, Mitchell J, Moonlight P, Moraes PLR, Mori SA, Nunes TS, Pennington TD, Pirani JR, Prance GT, Queiroz LP, Rapini A, Riina R, Rincon CAV, Roque N, Shimizu G, Sobral M, Stehmann JR, Stevens WD, Taylor CM, Trovó M, van den Berg C, van der Werff H, Viana PL, Zartman CE & Forzza RC (2017) Amazon plant diversity revealed by a taxonomically verified species list. *PNAS* 114: 10695-10700. DOI: <<https://doi.org/10.1073/pnas.1706756114>>.
- Castro SAB (2015) *Ecofisiologia foliar de Melastomataceae dos campos rupestres*. Tese de Doutorado. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Disponível em <<http://hdl.handle.net/1843/BUBD-AAZFC2>>. Acesso em 27 janeiro 2018.
- Clausing G & Renner SS (2001) Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* 88: 486498.
- Dickison WC (2000) *Integrative plant anatomy*. Academic Press, San Diego. 533p.
- Dubreuil V, Debortoli N, Funatsu B & Durieux L (2012) Impact of land-cover change in the Southern Amazonia climate: a case study for the region of Alta Floresta, Mato Grosso, Brazil. *Environmental Monitoring and Assessment* 184: 877-891. DOI: 10.1007/s10661-011-2006-x.
- Evans JR (1999) Leaf anatomy enables more equal access to light and CO<sub>2</sub> between chloroplasts. *New Phytologist* 143: 93-104.
- Fahn A & Cutler DF (1992) Xerophytes. *In*: Spez (ed.) *Encyclopedia of plant anatomy*. Gebrüder Borntraeger, Berlin. Pp. 87-98.
- Franceschi VR & Nakata PA (2005) Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annual Review of Plant Biology* 56: 41-71. DOI: 10.1146/annurev.arplant.56.032604.144106.

- Givnish TJ (1984) Leaf and canopy adaptations in tropical forests. *In*: Medina E, Mooney HA & Vazquez-Yanes C (eds.) Physiological ecology of plants of the wet tropics. Tasks for Vegetation Science 12. Springer, Dordrecht. Pp. 51-84. DOI: 10.1007/978-94-009-7299-5\_6.
- Givnish TJ (1988) Adaptation to sun and shade: a whole plant perspective. *Australian Journal of Plant Physiology* 15: 63-92. DOI: 10.1071/PP9880063
- Goldenberg R (2000) O gênero *Miconia* Ruiz & Pavon (Melastomataceae): I. Listagens analíticas; II. Revisão taxonômica da seção *Hypoxanthus* (Rich. ex DC.) Hook. f. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, São Paulo. 259p.
- Goldenberg R (2009) *Miconia* Ruiz & Pav. *In*: Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giulietti AM & Martins SE (eds.) Flora fanerogâmica do estado de São Paulo. Instituto de Botânica, São Paulo. Vol. 6, pp. 73-103.
- Goldenberg R, Baumgratz JFA & Souza MLDR (2012) Taxonomia de Melastomataceae no Brasil: retrospectiva, perspectivas e chave de identificação para os gêneros. *Rodriguésia* 63: 145-161. DOI: <<http://dx.doi.org/10.1590/S2175-78602012000100011>>.
- Gratani L (2014) Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, article ID 208747. Disponível em <<https://www.hindawi.com/journals/abot/2014/208747/>>. Acesso em 17 março 2017. DOI: 10.1155/2014/208747.
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill, New York. 523p.
- Liu Y, Dawson W, Prati D, Haeuser E, Feng Y & van Kleunen M (2016) Does greater specific leaf area plasticity help plants to maintain a high performance when shaded? *Annals of Botany* 118: 1329-1336. DOI: 10.1093/aob/mcw180.
- Markesteyn L, Poorter L & Bongers F (2007) Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany* 94: 515-525. DOI: 10.3732/ajb.94.4.515
- Metcalf CR & Chalk L (1950) *Anatomy of the dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford. 1500p.
- Müller AO, Gressler E, Franco AA & Silva IV (2017) Floração e frutificação de *Miconia nervosa* em duas áreas florestais no norte de Mato Grosso, Brasil. *Revista de Ciências Agroambientais* 15: 205-217.
- Niinemets U & Fleck S (2002) Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. *Oecologia* 132: 21-33. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2006.01221.x.
- Oliveira JBS (2007) Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de *Miconia* Ruiz & Pav. (Melastomataceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Disponível em <<http://www.tede2.ufrpe.br:8080/tede2/handle/tede2/4835>>. Acesso em 16 março 2017.
- Peace WJH & Macdonald FD (1981) An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of a Sarawak forest. *Biotropica* 13: 100-109. DOI: 10.2307/2387711.
- Poorter L (2009) Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist* 181: 890-900. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2008.02715.x.
- Reis C, Bieras AC & Sajo MG (2005) Anatomia foliar de Melastomataceae do Cerrado do estado de São Paulo. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 451-466. DOI: 10.1590/S0100-84042005000300004.
- Ribeiro SP, Corrêa TL & Sousa HC (2010) Microscopic variability in mechanical defence and herbivory response in microphyllous leaves of tropical herb species from Serra do Cipó, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* 33: 237-246. DOI: 10.1590/S0100-84042010000200005.
- Roeser KR (1962) Die nadel der Schwarzkiefermasenprodukt und Keinstwert der Natur. *Microkosmos* 61: 33-36.
- Rossatto DR & Kolb RM (2010) *Gochnatia polymorpha* (Less.) Cabrera (Asteraceae) changes in leaf structure due to differences in light and edaphic conditions. *Acta Botanica Brasiliica* 24: 605-612. DOI: 10.1590/S0102-33062010000300002.
- Rozendaal DMA, Hurtado VH & Poorter L (2006) Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2006.01105.x.
- Sack L, Melcher PJ, Liu WH, Middleton E & Pardee T (2006) How strong is intracanalopy leaf plasticity in temperate deciduous trees? *American Journal of Botany* 93: 829-839. DOI: 10.3732/ajb.93.6.829
- Smith WK, Vogelmann TC, Delucia EH, Bell DT & Shepherd KA (1997) Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? *Bioscience* 47: 785-793.
- Somavilla NS & Graciano-Ribeiro D (2011) Análise comparativa da anatomia foliar de Melastomataceae em ambiente de vereda e cerrado sensu stricto. *Acta Botanica Brasiliica* 25: 764-775. DOI: 10.1590/S0102-33062011000400004
- Souza RSOC & Marquete O (2000) *Miconia tristis* Spring e *Miconia doriana* Cogn. (Melastomataceae): anatomia do eixo vegetativo e folhas. *Rodriguésia* 51: 133-142.
- Strauss-Debenedetti S & Berlyn GP (1994) Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. *American Journal of Botany* 81: 1582-1591. DOI: 10.2307/2445336.
- Taiz L & Zeiger E (2013) *Fisiologia vegetal*. 5ª ed. Artmed, Porto Alegre. 954p.

- Valladares F, Wright SJ, Lasso E, Kitajima K, Pearcy RW (2000) Plastic phenotypic response to light of 16 rainforest shrubs (*Psychotria*) differing in shade tolerance. *Ecology* 81: 1925-1936. DOI: 10.1890/0012-9658(2000)081[1925:PPRTLO]2.0.CO;2.
- Valladares F, Sanchez-Gomez D & Zavala MA (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology* 94: 1103-1116. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x.
- Valladares F, Gianoli E & Valladares JMG (2007) Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New Phytologist* 176: 749-763. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2007.02275.x.

Editor de área: Dr. Diego Demarco

Artigo recebido em 02/04/2018. Aceito para publicação em 18/04/2019.



This is an open-access article distributed under the terms of the Creative Commons Attribution License.