

Plasticidade anatômica de acículas de *Pinus taeda* L. em sol e sombra na região serrana de Santa Catarina

Anatomical plasticity of *Pinus taeda* L. needles in the sun and shade of the mountainous region of Santa Catarina

Plasticidad anatómica de acículas de *Pinus taeda* L. al sol y la sombra en la región montañosa de Santa Catarina

Recebido: 03/07/2024 | Revisado: 10/07/2024 | Aceitado: 11/07/2024 | Publicado: 15/07/2024

Heloyse Caetano Vargas

ORCID: <https://orcid.org/0009-0007-6595-0276>
Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil
E-mail: heloyse.cv@gmail.com

Ediane Santos Gonçalves

ORCID: <https://orcid.org/0009-0005-5520-7070>
Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil
E-mail: ediane-santos@outlook.com.br

Magnos Alan Vivian

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7793-8425>
Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil
E-mail: magnos.alan@ufsc.br

Paulo Cesar Poeta Fermino Junior

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-5334-9834>
Universidade Federal de Santa Catarina, Brasil
E-mail: paulo.fermino@ufsc.br

Resumo

O crescimento e desenvolvimento de coníferas estão relacionados à capacidade de fotossíntese e trocas gasosas em suas folhas (acículas) persistentes, bem como, relacionadas à disponibilidade de irradiância em longo prazo nos gradientes através do dossel. O objetivo da presente pesquisa foi descrever as variações morfofisiológicas e comparar a plasticidade fenotípica de folhas de *Pinus taeda* L. sob sol e sombra no cultivo na região serrana de Santa Catarina. Foram coletadas folhas de cinco plantas nas condições de sol e sombra. As análises histológicas de mensurações em folhas foram realizadas por microscopia de luz. Para cada característica morfométrica foi calculado o índice de plasticidade fenotípica. Em folhas de sol a espessura da epiderme na face adaxial foi menor, enquanto a área do cilindro central, a área do floema e dos ductos resiníferos foram maiores. O cilindro central apresentou o maior índice de plasticidade fenotípica (0,40), seguido da epiderme na face adaxial (0,28), do floema (0,27) e do ducto resinífero (0,25). Os menores índices de plasticidade foram registrados para o parênquima clorofilado na face adaxial (0,03) e para epiderme na face abaxial (0,03). Os resultados indicam que a luminosidade promove alterações estruturais em folhas de *P. taeda* relacionadas aos mecanismos de recepção da luz solar direta (face adaxial) e na condução de produtos de síntese pela planta (área do cilindro central, do floema e dos ductos resiníferos).

Palavras-chave: Anatomia de folha; Luminosidade; Variação estrutural.

Abstract

The growth and development of conifers are related to the capacity for photosynthesis and gas exchange in their persistent leaves (needles), as well as related to the long-term availability of irradiance in gradients across the canopy. The objective of the present research was to describe the morphophysiological variations and compare the phenotypic plasticity of *Pinus taeda* L. leaves under sun and shade in cultivation in the mountainous region of Santa Catarina. Leaves were collected from five plants under sun and shade conditions. Histological analyzes of leaf measurements were performed using light microscopy. For each morphometric characteristic, the phenotypic plasticity index was calculated. In sun leaves, the thickness of the epidermis on the adaxial surface was smaller, while the area of the central cylinder, the area of the phloem and the resinous ducts were larger. The central cylinder presented the highest phenotypic plasticity index (0.40), followed by the epidermis on the adaxial surface (0.28), the phloem (0.27) and the resinous duct (0.25). The lowest plasticity indices were recorded for the chlorophyll parenchyma on the adaxial side (0.03) and for the epidermis on the abaxial side (0.03). The results indicate that light promotes structural changes in *P. taeda* leaves

related to the mechanisms of reception of direct sunlight (adaxial face) and the conduction of synthesis products through the plant (area of the central cylinder, phloem and resinous ducts).

Keywords: Leaf anatomy; Luminosity; Structural variation.

Resumen

El crecimiento y desarrollo de las coníferas está relacionado con la capacidad de fotosíntesis e intercambio de gases en sus hojas persistentes (ácidas), así como con la disponibilidad a largo plazo de irradiancia en gradientes a través del dosel. El objetivo de la presente investigación fue describir las variaciones morfofisiológicas y comparar la plasticidad fenotípica de las hojas de *Pinus taeda* L. bajo sol y sombra en cultivo en la región montañosa de Santa Catarina. Se recolectaron hojas de cinco plantas en condiciones de sol y sombra. Los análisis histológicos de las medidas de las hojas se realizaron mediante microscopía óptica. Para cada característica morfométrica se calculó el índice de plasticidad fenotípica. En las hojas de sol, el espesor de la epidermis en la superficie adaxial fue menor, mientras que el área del cilindro central, el área del floema y los conductos resinosos fueron mayores. El cilindro central presentó el mayor índice de plasticidad fenotípica (0,40), seguido de la epidermis de la superficie adaxial (0,28), el floema (0,27) y el conducto resinoso (0,25). Los índices de plasticidad más bajos se registraron para el parénquima de clorofila en el lado adaxial (0,03) y para la epidermis en el lado abaxial (0,03). Los resultados indican que la luz promueve cambios estructurales en las hojas de *P. taeda* relacionados con los mecanismos de recepción de la luz solar directa (cara adaxial) y la conducción de productos de síntesis a través de la planta (área del cilindro central, floema y conductos resinosos).

Palabras clave: Anatomía de la hoja; Luminosidad; Variación estructural.

1. Introdução

A silvicultura brasileira tem apresentado um expressivo crescimento, tanto em área plantada, quanto em produtividade, fazendo das florestas comerciais o principal fornecedor de matéria-prima para a indústria de base florestal, respondendo como uma alternativa viável ao modelo extrativista, tradicionalmente empreendido sobre as florestas nativas (Ibge, 2020). Em 2018, o Brasil se consolidou como o segundo maior produtor mundial de celulose, com cerca de 21,1 milhões de toneladas, e o oitavo na produção de papel, com 10,4 milhões de toneladas (Ibá, 2020). Neste contexto, a Região Sul do Brasil destaca-se pela elevada produtividade, apresentando um dos maiores desempenhos do setor, resultado da implementação de grandes empreendimentos florestais e do desempenho dos povoamentos florestais, embasados principalmente no manejo de espécies do gênero *Pinus* (Ibá, 2020). Os estados do Paraná e de Santa Catarina se destacam, com as maiores áreas plantadas de *Pinus* no Brasil (respectivamente 662.296 e 540.542 ha, que somados representam 76% da área total) (Ibá, 2020). A espécie *Pinus taeda* L. é a mais plantada no sul do Brasil.

O crescimento e desenvolvimento de gimnospermas coníferas estão relacionados à capacidade de fotossíntese e trocas gasosas em suas folhas (acículas) persistentes, bem como, fortemente relacionadas à disponibilidade de irradiância em longo prazo nos gradientes através do dossel (Gebauer et al., 2015). As espécies vegetais estão submetidas à variação de intensidade luminosa em florestas naturais, o que estimula o desenvolvimento de mecanismos de plasticidade para garantir a sobrevivência e crescimento nessa amplitude, mas as mudanças também interferem no manejo da espécie em viveiros e pomares (Moura et al., 2022). As folhas respondem aos sinais ambientais e se aclimatam às condições locais até que seus limites ecológicos sejam atingidos (Chin & Sillett, 2016). A variação anatômica da folha tem impactos globais e no nível do ecossistema porque a durabilidade da folha, a composição celular, a longevidade e a produtividade influenciam coletivamente as taxas de aquisição, armazenamento e decomposição de carbono (Onoda et al., 2011).

A compreensão das relações entre a variação anatômica nas folhas e a disponibilidade de água e luz melhora nossa capacidade de prever a resposta foliar no nível dos impactos do ecossistema às mudanças climáticas, pois expandem nosso conhecimento da fisiologia das árvores (Chin & Sillett, 2016). O conhecimento dos fatores de larga escala da plasticidade fenotípica é de extrema importância se quisermos entender e prever respostas das plantas às mudanças globais (Valladares et al., 2014).

Diferentes condições de exposição à luz levam a diferenças morfoanatômicas e fisiológicas distintas das folhas (Santos & Carneiro, 2024). As folhas de sol são menores que as folhas de sombra, apresentam maior massa foliar por área, mais espessas e têm maior relação parênquima paliçádico/parênquima esponjoso (Dörken & Lepetit, 2018). Nos últimos anos, os estudos de anatomia e fisiologia de folhas de sol e de sombra foram realizados preferencialmente em angiospermas, porém em gimnospermas são bastante escassos.

Plasticidade fenotípica é a capacidade que os indivíduos apresentam de expressar diferentes fenótipos sob condições ambientais distintas (Bennett et al., 2023). Essas variações nos fenótipos podem ser morfológicas e ou fisiológicas (Bradshaw, 1965; Valladares et al., 2006). De acordo com Oliveira et al. (2017), a plasticidade fenotípica tem sido associada como o maior processo que direciona para a diversidade ecológica de duas formas: a plasticidade pode reduzir a especiação por proteção dos genótipos frente às pressões ambientais; e a plasticidade pode aumentar a diversidade por afetar a seleção de novos genótipos originados dessa diversidade de fenótipos. Estudos da plasticidade de folhas (acículas) de *Pinus taeda* em cultivo no Sul do Brasil são inexistentes na literatura.

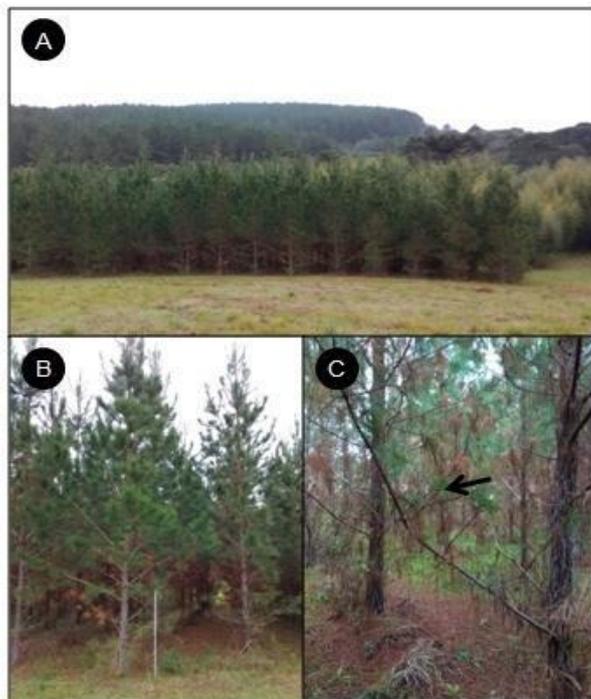
O objetivo do trabalho foi descrever as variações morfofisiológicas e comparar a plasticidade fenotípica de folhas de *Pinus taeda* L. sob sol e sombra no cultivo em clima subtropical da região serrana de Santa Catarina.

2. Metodologia

A área de estudo está localizada na mesorregião serrana do Estado de Santa Catarina no município de Curitibaanos (SC), na Área Experimental Florestal da Universidade Federal de Santa Catarina. A área fica situada a 27°16'58" S e 50°35'04" W, com altitude de 987 m, em clima Temperado (*Cfb*), pela classificação de Köppen, mesotérmico úmido, com inverno e verão bem definidos, temperatura média anual de 16,5°C. A temperatura média do mês de janeiro, o mês mais quente, é de 19,1°C e a temperatura média do mês de julho, o mês mais frio é de 10,5°C. As chuvas são distribuídas ao longo do ano todo, sem estação seca definida, pois não há índices pluviométricos inferiores a 60 mm mensais (Pandolfo et al., 2002).

As mudas de *P. taeda* foram fornecidas pela Arborgen, clone AGV144 que tem como principais características o bom crescimento inicial, boa forma, poucos galhos, com diâmetro fino a médio, e pode apresentar entre 5 a 10% de bifurcações. O espaçamento entre plantas nesse cultivo foi de 2,5 m x 2,5 m (1.600 árv. ha⁻¹), totalizando 600 plantas (Figura 1A). O plantio foi realizado com coveamento manual, com aproximadamente 25 cm de profundidade. O plantio ocorreu em 2017, e após seis anos de crescimento as folhas (acículas) foram utilizadas neste presente estudo. Nas bordas do plantio as plantas estão expostas ao sol pleno (Figura 1B), e no interior do plantio, a base das copas estão em condição de sombra (Figura 1C).

Figura 1- Plantio de *Pinus taeda* L. na mesorregião serrana de Santa Catarina (Área Experimental Florestal da UFSC) com cinco anos de idade. **A.** vista geral do plantio com espaçamento de 2,5 x 2,5 m. **B.** Indivíduos na borda do plantio a pleno sol. **C.** Indivíduos no interior do plantio com a porção basal das copas submetidas ao sombreamento das demais plantas ao redor.



Fonte: Autores (2024).

As análises histológicas foram realizadas no terço médio da folha (acícula), as quais fragmentos de 1 cm de comprimento foram fixados em solução de FAA 70 (Formaldeído 37%, ácido acético glacial e etanol 70% na proporção de 1:1:18) por 48 horas e conservados em etanol 70% (Johansen, 1940). Após, as amostras foram desidratadas em série etílica (até 95° GL) e incluídas em historesina (hidroxietilmetacrilato), conforme Kraus e Arduin (1997). Após a desidratação, o material ficou imerso por 12 horas em solução de pré-infiltração, e 12 horas em solução de infiltração. Em seguida, foram montados blocos de resina (Leica Historesin®), contendo o material vegetal. Os blocos foram seccionados com 5 µm de espessura, em micrótomo de rotação manual Yidi®— YD 315. As secções foram distendidas sobre lâminas contendo água, em chapa aquecedora (40 °C). Após a secagem das lâminas, o material foi corado com Azul de Toluidina (ATO) 0,25% aquoso (O'Brien et al., 1964) e cobertas por lamínula e adesivo verniz vitral (Acrilex®).

As lâminas permanentes foram observadas em microscópio de luz, marca Olympus, modelo BX53F, com sistema digital de captura de imagem. As espessuras dos tecidos e áreas de secções transversais foram obtidas com auxílio do software *Image J*, calibradas com lâmina de escala micrométrica. Nas secções transversais de acículas nos tratamentos de sol e sombra foram mensuradas a espessura da epiderme na face adaxial e abaxial, a espessura da hipoderme adaxial e abaxial, a espessura do parênquima clorofilado nas faces adaxial e abaxial, a área do cilindro central, áreas do xilema e floema nos feixes vasculares, e área dos ductos resiníferos.

O índice de plasticidade fenotípica foi calculado para cada parâmetro morfométrico histológico, de acordo com a metodologia utilizada por Valladares et al. (2006), baseando-se em médias máximas e mínimas, expresso pela equação $IP = (M - m)/M$, onde IP é o índice de plasticidade, “M” é a média máxima, e “m” é a média mínima.

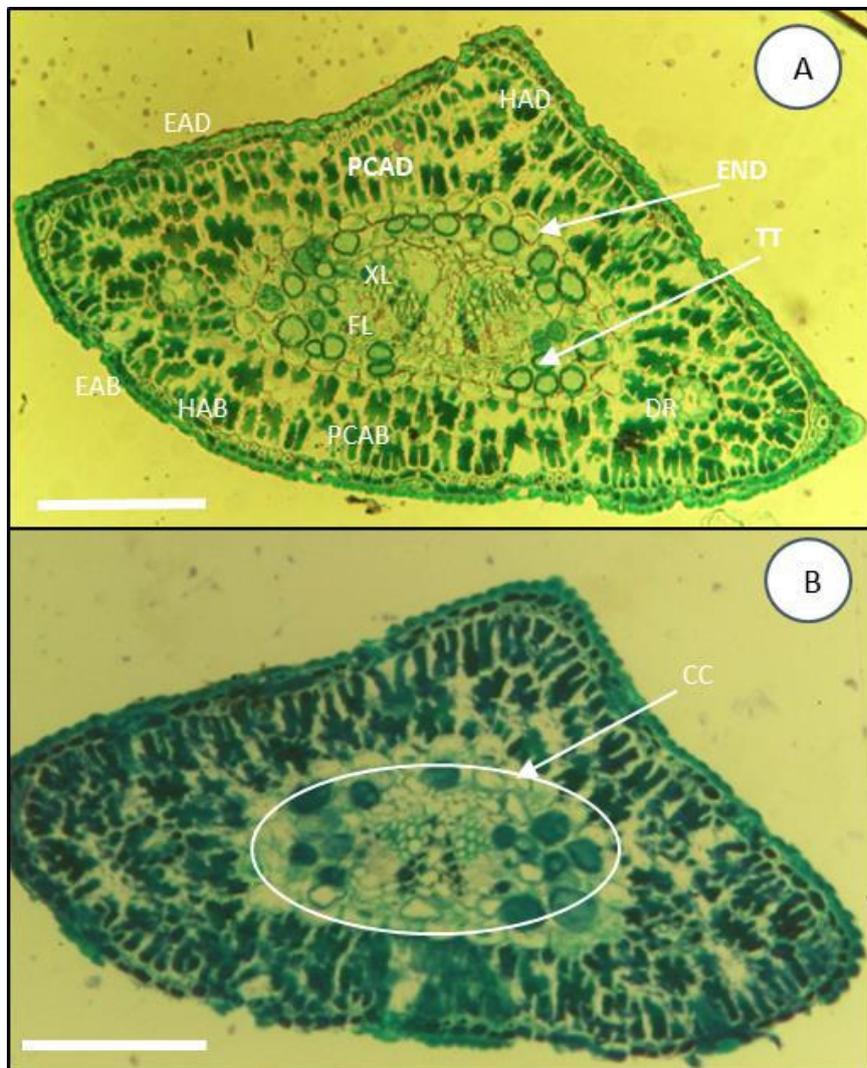
Para as análises estatísticas, as médias foram submetidas ao teste de normalidade dos resíduos (Shapiro & Wilk, 1965) e teste de homogeneidade (Bartlett, 1937). Posteriormente, as médias foram comparadas pelo teste t-student a 5% de probabilidade, através do programa computacional Sisvar® (Ferreira, 2015).

3. Resultados e Discussão

A anatomia das folhas de *P. taeda* no sol e na sombra, em secção transversal, mostram uma forma aproximadamente triangular, com expansões laterais, e uma face abaxial côncava voltada para o mesofilo (Figura 2). A epiderme é uniestratificada, aclorofilada, com cutícula desenvolvida, e ausência de tricomas. Os estômatos ocorrem em ambas as faces, adaxial e abaxial, e estão abaixo do nível das demais células epidérmicas pavimentosas. A hipoderme é formada por fibras, organizadas em duas camadas ou até três camadas nos bordos foliares. O mesofilo é homogêneo, com células parenquimáticas de paredes com reentrâncias (plicadas), contendo muitos cloroplastos. Ainda no mesofilo, existem dois ductos resiníferos na porção mediana da folha. A região mais interna do mesofilo é delimitada por uma endoderme proeminente. Internamente, o cilindro vascular é composto por dois feixes vasculares colaterais, com inclinação angular entre os mesmos. Entre os feixes vasculares existe tecido de transfusão, de características parenquimáticas.

Na família Pinaceae o arranjo das folhas nas copas estabelece um padrão de folhas de sol nas partes mais distais de ramos plagiotrópicos e ortotrópicos, e de folhas de sombra nas porções mais proximais (Dürken & Lepetit, 2018). Os estudos de anatomia e morfologia de folhas de sol e sombra são mais comuns em angiospermas, sendo poucos os trabalhos com gimnospermas (Urban et al., 2007; Wyka et al., 2012). As estruturas das folhas das coníferas mais comuns são relativamente bem conhecidas na literatura (Ghimire et al., 2015). As características anatômicas foliares descritas neste presente trabalho estão de acordo com as descrições feitas por Ghimire et al. (2015) para *Pinus taeda* L., no qual comparou a anatomia foliar de espécies de *Pinus* nativas e cultivadas na Coreia. As características morfológicas foliares que variam nas espécies do gênero *Pinus* incluem o arranjo das células epidérmicas, o número e posição dos ductos resiníferos e o número de feixes vasculares (Gernandt et al., 2005), sendo que no gênero *Pinus* existem dois feixes vasculares. Conforme Dörken & Stützel (2012), a existência de dois feixes vasculares envolvidos por uma bainha vascular não é uma característica comum nas plantas vasculares. As folhas de todas as coníferas são xeromórficas, considerando a forma, estrutura e consistência (Ghimire et al., 2015). Com relação ao número de ductos resiníferos em folhas não há potencial para ser usado na classificação ou estudos sistemáticos entre grupos de plantas, porque possivelmente são influenciados por fatores genéticos e ambientais, tais como altura e idade da árvore, nutrição e hormônios vegetais (Hengxiaou et al., 1999).

Figura 2 - Secção transversal de folhas (acículas) de *Pinus taeda* L. sob sol e sombra em cultivo na região serrana de Santa Catarina. Legendas: EAD = epiderme na face adaxial; HAD= hipoderme na face adaxial; PCAD= parênquima clorofilado na face adaxial; EAB= epiderme na face abaxial; HAB= hipoderme na face abaxial; PCAB= parênquima clorofilado na face abaxial; DR= ducto resinífero; XL = xilema; FL= floema; END= endoderme; TT = tecido de transfusão. Barra = 100 µm.



Fonte: Autores (2024).

As características morfométricas histológicas de folhas (acículas) de *Pinus taeda* L., em cultivo de modelo comercial na região serrana de Santa Catarina apresentaram variações estatisticamente significativas para alguns parâmetros na comparação entre folhas de sol e sombra. De acordo com Schoettle e Rochelle (2000), as características foliares são frequentemente afetadas por fatores ambientais, uma vez que as folhas são órgãos vegetais expostos diretamente aos fatores abióticos, como ocorre em folhas do gênero *Pinus*. O tamanho das folhas combinado com a organização na copa afeta a eficiência na interceptação de luz e na capacidade de assimilação de carbono (Yates et al., 2010).

A espessura da epiderme na face adaxial (Tabela 1) foi maior em folhas de sombra em relação às folhas de sol. Entretanto, a espessura da epiderme na face abaxial não apresentou diferenças significativas estatisticamente. De acordo com Javelle et al. (2011), a epiderme de plantas consiste numa monocamada protetora contra agentes bióticos e abióticos, ao mesmo tempo que atua numa interface ativa vital nas trocas gasosas, de água e nutrientes. A luminosidade solar interage com a superfície epidérmica, absorvendo, refletindo e transmitindo a energia pelos tecidos internos da folha (Brodersen &

Vogelmann, 2007). A passagem de luz pelo dossel das árvores é variável, e eventualmente raios de luz penetram em folhas mais sombreadas (Pearcy, 1990). A qualidade espectral que atinge os tecidos clorofilados do mesofilo está relacionada com a forma das células epidérmicas, atuando como lentes, em especial num arranjo cônico (Brodersen & Vogelmann, 2007).

Tabela 1 - Espessuras da epiderme e tecidos do mesofilo de acículas de *Pinus taeda* L. sob sol e sombra em cultivo comercial na região serrana de Santa Catarina. Legendas: EAD = espessura da epiderme na face adaxial; HAD= espessura da hipoderme na face adaxial; PCAD= espessura do parênquima clorofilado na face adaxial; EAB= espessura da epiderme na face abaxial; HAB= espessura da hipoderme na face abaxial; PCAB= espessura do parênquima clorofilado na face abaxial.

	EAD (μm)	HAD (μm)	PCAD (μm)	EAB (μm)	HAB (μm)	PCAB (μm)
Sol	66,8 \pm 7,1 b	62,2 \pm 8,3 a	88,5 \pm 8,7 a	83,0 \pm 12,0 a	66,3 \pm 8,0 a	77,8 \pm 9,0 a
Sombra	92,8 \pm 18,9 a	76,2 \pm 21,9 a	92,1 \pm 17,3 a	86,1 \pm 27,4 a	74,8 \pm 24,8 a	87,1 \pm 25,9 a
CV (%)	18,1	23,9	15,1	24,9	26,0	23,5

Fonte: Autores (2024).

O arranjo cônico das células favorece a concentração da luminosidade em células clorofiladas no mesofilo, em situações de eventuais raios de luz que penetram (Vogelmann et al., 1996). A forma das células epidérmicas pavimentosas de *P. taeda* exibem uma projeção externa das paredes periclinais externas, configurando um aspecto cônico. Nesse contexto, o aumento da espessura das células epidérmicas na face adaxial de folhas de sombra deve estar associado com uma otimização do efeito cônico na captura da luz solar eventual que atinge a superfície das folhas de *P. taeda*.

A espessura da hipoderme na face adaxial e abaxial não apresentou diferenças estatisticamente significativas. A hipoderme em folhas de pináceas comumente são formadas por 2-3 camadas de células com paredes secundárias lignificadas, conferindo sustentação para a acícula (Ghimire et al., 2015).

O parênquima clorofilado, em ambas as faces, não apresentou diferenças estatisticamente significativas na comparação de folhas de sol e sombra (Tabela 1). Em *P. taeda*, a forma das células parenquimáticas com paredes celulares primárias espessas é bastante peculiar, com reentrâncias acentuadas, como também descrito por Ghimire et al. (2015). Na literatura, existem estudos relacionando o comprimento, largura e arranjo das folhas de coníferas (Niinemets et al., 2006; Wang et al., 2020), porém não existem trabalhos descrevendo como os tecidos do mesofilo se ajustam nos diferentes níveis de luz. Em angiospermas, o aumento da espessura dos tecidos parenquimáticos clorofilados nas folhas é comumente descrito com o aumento da luminosidade. O expressivo aumento do parênquima paliádico e da espessura foliar, sob altas irradiâncias, indica grande habilidade na captura da luz, uma estratégia associada com a tolerância à sombra (Evans & Poorter, 2001; Aragão et al., 2014; Fermio Junior & Fockink, 2017).

A área da secção transversal do cilindro central, do floema dos feixes vasculares, e dos ductos resiníferos de folhas de *P. taeda* L. foram maiores em folhas de sol do que em folhas de sombra (Tabela 2). A área do xilema não apresentou diferenças estatisticamente significativas.

De modo geral, folhas adaptadas a ambientes ensolarados ou bastante sombrios são incapazes de sobreviver em outro tipo de habitat, uma vez que, dentre vários fatores, diferem em suas taxas respiratórias, alterando a relação entre respiração e fotossíntese (Taiz & Zeiger, 2004). De acordo com Alves & Angyalossy-Alfonso (2000), os fatores ambientais afetam as dimensões e até mesmo o arranjo dos elementos vasculares. Nos estudos de folhas de *Theobroma speciosum* foram observados aumento da espessura dos feixes vasculares em folhas de sol comparadas às folhas de sombra (Dardengo et al., 2017), resultados esses semelhantes aos obtidos no presente estudo com *P. taeda*, considerando-se a área do floema.

Tabela 2 - Áreas da secção transversal de estruturas vasculares e secretoras de acículas de *Pinus taeda* L. sob sol e sombra em cultivo comercial na região serrana de Santa Catarina. Legendas: ACC = área do cilindro central; AXL= área do xilema; AFL= área do floema; ADR= área do ducto resinífero.

	ACC (x1000 μm^2)	AXL (x1000 μm^2)	AFL (x1000 μm^2)	ADR (x1000 μm^2)
Sol	561,0 \pm 2,7 a	22,4 \pm 3,1 a	17,2 \pm 2,6 a	12,8 \pm 2,2 a
Sombra	332,0 \pm 5,1 b	17,3 \pm 7,0 a	12,5 \pm 4,6 b	9,5 \pm 2,2 b
CV (%)	9,2	27,0	25,3	19,9

Fonte: Autores (2024).

Além do floema mais desenvolvido em folhas de sol, o aumento no desenvolvimento do cilindro central está relacionado com a maior quantidade de tecido de transfusão. No estudo da variação anatômica de folhas de *Pinus nigra*, a espessura das células de transferência apresentou diferenças significativas entre plantas de área urbana e área de conservação (Delian & Savulescu, 2022).

Em folhas de *Mikania glomerata* Sprengel submetidas a diferentes níveis de luminosidade, o número de elementos de vaso do xilema foi maior em folhas de sol e menores em folhas sombreadas a 70% (Castro et al., 2007), diferindo dos resultados obtidos com *P. taeda*. Ainda, resultados diferentes também foram registrados no estudo de folhas de sol e sombra de *Handroanthus chrysotrichus* (Mart. ex DC.), onde a espessura do xilema e do floema não responderam com diferenças significativas (Guerra et al., 2015). O aumento da área do floema nos feixes vasculares de folhas de *P. taeda* pode estar relacionado ao aumento na condução dos produtos da fotossíntese em condições de maior luminosidade, entretanto, a área do xilema não acompanha tal variação.

Os ductos resiníferos são estruturas secretoras presentes nas coníferas em tecidos de estruturas primárias e secundárias com papel biológico de proteção contra o ataque de fungos e insetos, mas também de eliminação do excesso de metabólitos (Chauhan et al., 2022). O número de ductos resiníferos no corpo da planta é provavelmente influenciado por vários fatores genéticos e ambientais, incluindo a altura e idade da árvore, nutrição, luminosidade, temperatura, ventos, congelamento, fogo, ataque de insetos e fitormônios (Telewski et al., 1999). De acordo com Schopmeyer et al. (1954), ductos de resina maiores podem aumentar a resistência, porque pequenos aumentos na área do lúmen do ducto podem aumentar consideravelmente o fluxo de resina. Nesse sentido, os resultados registrados no presente estudo com folhas de *P. taeda* indicam que em condições de alta luminosidade o aumento do fluxo de resina pela maior área transversal dos ductos aumenta a proteção contra-ataques de fungos e insetos em folhas com alto metabolismo fotossintético. Alguns estudos mostram que as características dos ductos resiníferos variam entre populações de coníferas, mas pouco se conhece sobre a origem evolutiva bem como sobre as variações no papel adaptativo dessa característica anatômica (Vázquez-González et al., 2020).

A plasticidade fenotípica de estruturas anatômicas foliares de *P. taeda* em condições de sol e sombra evidenciou pequena variação nos índices (Tabela 3). O cilindro central apresentou o maior índice de plasticidade (0,40), seguido da epiderme na face adaxial (0,28), do floema (0,27) e do ducto resinífero (0,25). Os menores índices de plasticidade fenotípica foram registrados para o parênquima clorofilado na face adaxial (0,03) e para epiderme na face abaxial (0,03).

Tabela 3 - Índices de plasticidade fenotípica (IPF) de caracteres anatômicos de acículas de *Pinus taeda* L.

Caracteres anatômicos	IPF
Cilindro Central	0,40
Epiderme Adaxial	0,28
Floema	0,27
Ducto Resinífero	0,25
Xilema	0,22
Hipoderme adaxial	0,13
Hipoderme abaxial	0,11
Parênquima clorofilado abaxial	0,10
Parênquima clorofilado adaxial	0,03
Epiderme abaxial	0,03

Fonte: Autores (2024).

A plasticidade fenotípica representa a capacidade de um mesmo genótipo produzir diferentes fenótipos para que o organismo possa ajustar seu desenvolvimento, fisiologia e história de vida em resposta às características do ambiente (Gratani, 2014). Espécies mais plásticas têm maior chance de sobreviver às condições contrastantes do ambiente, em virtude da capacidade de adaptações morfológicas, fisiológicas e bioquímicas (Bastias et al., 2018). Resultados semelhantes foram observados no estudo de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) em diferentes ecossistemas, sendo a epiderme adaxial com maior plasticidade anatômica foliar (Amorim & Melo Junior, 2017) e a epiderme abaxial com a menor. Ainda semelhantemente, no estudo da plasticidade anatômica foliar de *Sesleria nitida* (Poaceae) nas condições de sol e sombra, a epiderme na face adaxial e a altura dos feixes vasculares apresentaram os maiores índices de plasticidade fenotípica (Puglielli et al., 2015). Em *P. taeda*, neste presente estudo, as maiores variações estruturais foram observadas em estruturas relacionadas aos mecanismos de recepção da luz solar direta (face adaxial) e na condução de produtos de síntese pela planta (área do cilindro central, do floema e dos ductos resiníferos), indicando que a luminosidade é um fator determinante para a manutenção das atividades metabólicas básicas nessa espécie.

4. Conclusão

Em folhas de sol a espessura da epiderme na face adaxial foi menor, enquanto a área do cilindro central, a área do floema e dos ductos resiníferos foram maiores em relação às folhas de sombra em *Pinus taeda*.

O cilindro central apresentou o maior índice de plasticidade fenotípica, seguido da epiderme na face adaxial, do floema e do ducto resinífero. Os menores índices de plasticidade foram registrados para o parênquima clorofilado na face adaxial e para epiderme na face abaxial.

As maiores variações estruturais foram observadas em estruturas relacionadas aos mecanismos de recepção da luz solar direta (face adaxial) e na condução de produtos de síntese pela planta (área do cilindro central, do floema e dos ductos resiníferos).

Investigações futuras sobre aspectos morfofisiológicos da folha como a atividade fotossintética, transpiração, condutância estomática e composição química da resina são importantes para a compreensão da adaptação dessa espécie com relação aos efeitos do sol e sombra.

Referências

Alves, E. S. & Angyalossi-Alfonso, V. (2000). Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth rings and vessels. *IAWA Journal*, 21 (1), 3-30.

- Amorim, M. W. & Melo Junior, J. C. F. (2017). Plasticidade morfoanatômica foliar de *Tibouchina clavata* (Melastomataceae) ocorrente em duas formações de restinga. *Rodriguésia*, 68 (2), 545-555. <http://doi.org/10.1590/2175-7860201768217>
- Aragão, D. S., Lunz, A. M. P., Oliveira, L. C., Raposo, A., & Fermino Junior, P. C. P. (2014). Efeito do sombreamento na anatomia foliar de plantas jovens de andiroba (*Carapa guianensis* Aubl.). *Revista Árvore*, 38 (4), 631-639. <https://doi.org/10.1590/S0100-67622014000400006>
- Bartlett, M. S. (1937). Properties of sufficiency and statistical tests. *Proceedings of the Royal Society*, 160, 268-282. <https://doi.org/10.1098/rspa.1937.0109>
- Bastias, C. C., Valladares, F., Ricote, N., & Benavides, R. (2018). Local canopy diversity does not influence phenotypic expression and plasticity of tree seedlings exposed to different resource availabilities. *Environmental and Experimental Botany*, 156 (1), 38-47. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2018.08.023>
- Bennett, J. J. R., Bera, B. K., Ferré, M., Yizhaq, H., Getzin, S., & Meron, E. (2023). Phenotypic plasticity: a missing element in the theory of vegetation pattern formation. *PNAS*, 120 (50), e2311528120. <https://doi.org/10.1073/pnas.2311528120>
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. In *Advances in genetics*. (E.M. Caspary & J.M. Thoday, eds.). Academic Press, New York. p.115-155.
- Brodersen, C. R. & Vogelmann, T. C. (2007). Do epidermal lens cells facilitate the absorbance of diffuse light? *American Journal of Botany*, 94 (7), 1061-1066. <https://doi.org/10.3732/ajb.94.7.1061>
- Castro, E. M., Pinto, J. E. B. P., Soares, A. M., Melo, H. C., Bertolucci, S. K. V., Vieira, C. V., & Lima Junior, E. C. L. (2007). Adaptações anatômicas de folhas de *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae), em três regiões distintas da planta, em diferentes níveis de sombreamento. *Revista Brasileira de Plantas Medicinais*, 9 (2), 8-16.
- Chauhan, K., Sharma, K. R., Dutt, B., & Chauhan, R. (2022). Comparative anatomy of resin ducts in some western himalayan softwoods. *Vegetos*, 35, 935-941. <https://doi.org/10.1007/s42535-022-00375-6>
- Chin, A. R. O. & Sillett, S. C. (2016). Phenotypic plasticity of leaves enhances water-stress tolerance and promotes hydraulic conductivity in a tall conifer. *American Journal of Botany*, 103 (5), 796-807. <https://doi.org/10.3732/ajb.1600110>
- Dardengo, J. F. E., Rossi, A. A. B., Silva, I. V., Pessoa, M. J. G., & Silva, C. J. (2017). Análise da influência luminosa nos aspectos anatômicos de folhas de *Theobroma speciosum* Willd ex Spreng. (Malvaceae). *Ciência Florestal*, 27 (3), 843-851. <https://doi.org/10.5902/1980509828634>
- Delian, E., & Savulescu, E. Anatomical and physiological changes in needles of *Pinus nigra* J.F. Arnold reveal urban traffic air pollution driven effects (2022). *Horticulture*, 66 (1), 674-684.
- Dörken, V. M. & Lepetit, B. (2018). Morpho-anatomical and physiological differences between sun and shade leaves in *Abies alba* Muller (Pinaceae, Coniferales): a combined approach. *Plant, Cell & Environment*, 41, 1683-1697. <http://doi.org/10.1111/pce.13213>
- Dörken, V. M. & Stützel, T. (2012). Morphology, anatomy and vasculature of leaves in *Pinus* (Pinaceae) and its evolutionary meaning. *Flora*, 207 (1), 57-62. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2011.10.004>
- Evans, J. R. & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, 24 (8), 755-767. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00724.x>
- Fermino Junior, P. C. P. & Fockink, G. D. (2017). Anatomia foliar de plantas jovens de erva-mate (*Ilex paraguariensis* A. St. Hill.) sob diferentes níveis de sombreamento. *Scientia Agraria Paranaensis*, 16 (3), 335-341.
- Ferreira, D. F. Programa Sisvar.exe: sistema de análise de variância. Versão 3.04. Lavras: 2015.
- Gebauer, R.; Cermák, J.; Plichta, R.; Spinlerová, Z.; Urban, J.; Volarik, D. & Ceulemans, R. (2015). Within-canopy variation in needle morphology and anatomy of vascular tissues in a sparse Scots pine forest. *Trees*, 29 (5), 1447-1457. <http://doi.org/10.1007/s00468-015-1224-1>
- Gernandt, D. S., Lopez, G. G., Garcia, S. O., & Liston, A. (2005). Phylogeny and classification of *Pinus*. *Taxon*, 54, 29-42. <https://doi.org/10.2307/25065300>
- Ghimire, B., Lee, C., Yang, J., & Heo, K. (2015). Comparative leaf anatomy of native and cultivated *Pinus* (Pinaceae) in Korea: implications for the subgeneric classification. *Plant Systematics and Evolution*, 301, 531-540. <http://doi.org/10.1007/s00606-014-1090-0>
- Guerra, A., Gonçalves, L. G., Santos, L. da S., & Medri, C. (2015). Morfoanatomia de folhas de sol e sombra de *Handroanthus chrysotrichus* (MART. EX DC.) Mattos (Bignoniaceae). *Revista de Saúde e Biologia*, 10(1), 59-71. <http://68.183.29.147/revista/index.php/sabios/article/view/1656>
- Gratani, L. (2014). Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*, 313 (1), 1-17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Hengxiao, G., McMillin, J. D., Wagner, M. R.; Zhou, J., Zhou, Z., & Xu, X. (1999). Altitudinal variation in foliar chemistry and anatomy of Yunnan Pine, *Pinus yunnanensis*, and pine sawfly (Hym. Diprionidae) performance. *Journal of Applied Entomology*, 123 (8), 465-471. <https://doi.org/10.1046/j.1439-0418.1999.00395.x>
- Ibá - Indústria Brasileira de Árvores. Relatório anual IBÁ 2020. São Paulo: IBÁ, 2020. 66 p.
- Ibge - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. Produção da extração vegetal e da silvicultura 2019. Rio de Janeiro: IBGE, 2020. 74 p.
- Javelle, M., Vernoud, V., Rogowsky, P. M., & Ingram, G. C. (2011). Epidermis: the formation and functions of a fundamental plant tissue. *New Phytologist*, 189 (1), 17-39. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03514.x>

- Johansen, D. A. (1940). *Plant microtechnique*. New York, McGraw Hill Book Company, Inc. 523p.
- Kraus, J. E. & Arduin, M. (1997). *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. EDUR. 198p.
- Moura, A. P. C., Gil, B. V., Perboni, A. T., Oliveira, L. F. R., Sant'Anna-Santos, B. F., & Danner, M. A. (2022). Morphophysiological adjustments to shade of jaboticaba tree saplings. *Revista Ceres*, 69 (4), 400-407. <http://doi.org/10.1590/0034-737X20226904003>
- Niinemets, Ü., Portsmuth, A., & Tobias, M. (2006). Leaf size modifies support biomass distribution among stems, petioles and mid-ribs in temperate plants. *New Phytologist*, 171 (1), 91-104.
- Oliveira, M. T., Souza, G. M., Pereira, S., Oliveira, D. A. S., Figueiredo-Lima, K. V., Arruda, E., & Santos, M. G. (2017). Seasonal variability in physiological and anatomical traits contributes to invasion success of *Prosopis juliflora* in tropical dry forest. *Tree Physiology*, 37 (3), 326-337. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpw123>
- O' Brien, T. P., Feder, N., & McCully, M. E. (1964). Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma*, 59 (2), 368-373.
- Onoda, Y., Westoby, M., Adler, P. B., Choong, A. M., Clissold, F. J., Cornelissen, J. H., Diaz, S., & Dominy, N. J. (2011). Global patterns of leaf mechanical properties. *Ecology Letters*, 14, 301 – 312. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01582.x>
- Pandolfo, C., Braga, H. J., Silva JR, V. P. da, Massignam, A. M., Pereira, E. S., Thomé, V. M. R., & Valci, F. V. (2002). Atlas climatológico do Estado de Santa Catarina. Florianópolis: Epagri. 13p.
- Pearcy, R. W. (1990). Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 41, 421-453. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.41.060190.002225>
- Puglielli, G., Crescente, M. F., Frattaroli, A. R., & Gratani, L. (2015). Morphological, anatomical and physiological leaf trait plasticity of *Sesleria nitida* (Poaceae) in open vs shaded conditions. *Polish Journal of Ecology*, 63 (1), 10-22. <https://doi.org/10.3161/15052249PJE2015.63.1.002>
- Santos, R. C., & Carneiro, C. E. (2024). Comparative leaf anatomy under sun and shade conditions and pollen morphology of *Chrysophyllum rufum* Mart. (Sapotaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 96 (3), e20231007. <http://doi.org/10.1590/0001-3765202420231007>
- Shapiro, S. S. & Wilk, K. M. B. (1965). An analysis of variance test for normality (complete samples). *Biometrika*, 52 (3-4), 591-611. <https://doi.org/10.1093/biomet/52.3-4.591>
- Schoettle, A. W. & Rochelle, S. G. (2000). Morphological variation of *Pinus flexilis* (Pinaceae), a bird-dispersed pine, across a range of elevations. *American Journal of Botany*, 87 (12), 1797-1806. <https://doi.org/10.2307/2656832>
- Schopmeyer, C., Mergen, F., & Evans, T. C. (1954). Applicability of Poiseuille's law to exudation of oleoresin from wounds on slash pine. *Plant Physiology*, 29 (1), 82-87. <http://doi.org/10.1104/pp.29.1.82>
- Taiz, L. & Zeiger, E. (2004). *Fisiologia vegetal*. (3a ed.), Artmed, 245 p.
- Telewski, F. W., Swanson, R. T., Strain, B. R., & Burns, J. M. (1999). Wood properties and ring width response to long-term atmospheric CO₂ enrichment in field-grown loblolly pine (*Pinus taeda* L.). *Plant Cell Environment*, 22, 213-219. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00392.x>
- Urban, O., Kosvancová, M., Marek, M. V., & Lichtenthaler, H. K. (2007). Induction of photosynthesis and importance of limitations during the induction phase in sun and shade leaves of five ecologically contrasting tree species from the temperate zone. *Tree Physiology*, 27 (8), 1207-1215. <https://doi.org/10.1093/treephys/27.8.1207>
- Valladares, F., Gomez, D., & Zavala, M. A. (2006). Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94 (6), 1103-1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Valladares, F., Matesanz, S., Guilhaumon, F., Araujo, M. B., Balaguer, L., & Benito-Garzon, M. (2014). The effects of phenotypic plasticity and local adaptation on forecasts of species range shifts under climate change. *Ecology Letters*, 17, 1351-1364. <https://doi.org/10.1111/ele.12348>
- Vázquez-González, C., Zas, R., Erbilgin, N., Ferrenberg, S., Rozas, V., & Sampedro, L. (2020). Resin ducts as resistance traits in conifers: linking dendrochronology and resin-based defences. *Tree Physiology*, 40 (10), 1313-26. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa064>
- Vogelmann, T. C., Bornman, J. F., & Yates, D.J. (1996). Focusing of light by leaf epidermal cells. *Physiologia Plantarum*, 98 (1), 43-56. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1996.tb00674.x>
- Wang, S., Li, Y., Ju, W., Chen, B., Chen, J., Croft, H., & Mickler, R. A. (2020). Estimation of Leaf Photosynthetic Capacity From Leaf Chlorophyll Content and Leaf Age in a Subtropical Evergreen Coniferous Plantation. *JGR Biogeosciences*, 125 (2), e2019JG005020. <https://doi.org/10.1029/2019JG005020>
- Wyka, T. P., Oleksyn, J., Zytowski, R., Karolewski, P., Jagodzinski, A. M., & Reich, P. B. (2012). Responses of leaf structure and photosynthetic properties to intra-canopy light gradients: a common garden test with four broadleaf deciduous angiosperm and seven evergreen conifer tree species. *Oecologia*, 170, 11-24. <http://doi.org/10.1007/s00442-012-2279-y>
- Yates, M. J., Verboom, G. A., Rebelo, A. G., & Cramer, M. D. (2010). Ecophysiological significance of leaf size variation in Proteaceae from the Cape Floristic Region. *Functional Ecology*, 24 (3), 485-492. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01678.x>