

LAILA SOFIA MOUAWAD

**ANÁLISE DE CARACTERÍSTICAS MORFO-ANATÔMICAS EM FOLHAS
VERTICAIS.**

**Monografia apresentada à disciplina
Estágio em Botânica, como requisito
parcial para a obtenção do grau de
bacharel em Ciências Biológicas.
Departamento de Botânica, Setor de
Ciências Biológicas, Universidade Federal
do Paraná.**

**Orientadora: Profa. Dra. Maria Regina T.
Boeger.**

CURITIBA

2004

SUMÁRIO

LISTA DE TABELAS E FIGURAS	iii
RESUMO	v
1 INTRODUÇÃO	1
2 MATERIAL E MÉTODOS	6
2.1 Local de coleta	6
2.2 Espécies estudadas	6
2.3 Metodologia	11
3 RESULTADOS	13
4 DISCUSSÃO	26
5 CONSIDERAÇÕES FINAIS	34
6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	35

LISTA DE FIGURAS

TABELA 01 – Valores médios de comprimento (cm); largura (cm) do ápice, terço médio e base da lâmina foliar; espessura (mm) do ápice, terço médio e base da lâmina foliar; área foliar (cm ²); peso seco (g) e densidade estomática (nº.mm ⁻²) da epiderme nas faces abaxial e adaxial do ápice, terço médio e base da lâmina foliar das espécies estudadas, sendo que os valores entre parênteses significam desvio padrão. Com CV = coeficiente de variação, em percentagem (%) e (n=10)	14
FIGURA 1 – Local de coleta do material vegetal	7
FIGURA 2 – Vista geral do hábito de <i>Typha domingensis</i>	9
FIGURA 3 – Vista geral do hábito de <i>Gladiolus hortulanus</i>	9
FIGURA 4 – Vista geral do hábito de <i>Agave angustifolia</i>	9
FIGURA 5 – Vista geral do hábito de <i>Yucca elephantipes</i>	10
FIGURA 6 – Vista geral do hábito de <i>Hedychium coronarium</i>	10
FIGURA 7 – Eletromicrografia em MEV da superfície abaxial da folha de <i>A. angustifolia</i> , evidenciando estômatos e ornamentação da parede celular	17
FIGURA 8 – Eletromicrografia em MEV detalhando o estômato de <i>A. angustifolia</i>	17
FIGURA 9 – Eletromicrografia em MEV da superfície abaxial da folha de <i>Y. elephantipes</i> , evidenciando estômatos e ornamentação da parede celular	17
FIGURA 10 – Eletromicrografia em MEV detalhando o estômato de <i>Y. elephantipes</i>	17
FIGURA 11 – Eletromicrografia em MEV da superfície abaxial da folha de <i>G. hortulanus</i> , evidenciando papilas e estômatos	17
FIGURA 12 – Eletromicrografia em MEV detalhando o estômato de <i>G. hortulanus</i>	17
FIGURA 13 – Eletromicrografia em MEV da superfície adaxial da folha de <i>H. coronarium</i> , evidenciando estômatos e região da nervura	18

FIGURA 14 – Eletromicrografia em MEV da superfície abaxial da folha de <i>H. coronarium</i> , evidenciando os estômatos	18
FIGURA 15 – Eletromicrografia em MEV da superfície adaxial da folha de <i>T. domingensis</i> , evidenciando os estômatos	18
FIGURA 16 – Eletromicrografia em MEV detalhando o estômato de <i>T. domingensis</i> , evidenciando a ornamentação da parede celular	18
FIGURA 17 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>G. hortulanus</i>	23
FIGURA 18 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>G. hortulanus</i>	23
FIGURA 19 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>H. coronarium</i>	23
FIGURA 20 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>H. coronarium</i>	23
FIGURA 21 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>T. domingensis</i>	23
FIGURA 22 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>T. domingensis</i>	23
FIGURA 23 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>A. angustifolia</i>	24
FIGURA 24 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>A. angustifolia</i>	24
FIGURA 25 – Detalhe da epiderme da face abaxial de <i>A. angustifolia</i>	24
FIGURA 26 – Detalhe da ornamentação da epiderme da face abaxial de <i>A. angustifolia</i>	24
FIGURA 27 - Detalhe da epiderme da face adaxial de <i>Y. elephantipes</i>	24
FIGURA 28 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>Y. elephantipes</i>	24
FIGURA 29 – Secção transversal da lâmina foliar de <i>Y. elephantipes</i>	24

RESUMO

As folhas verticais ocorrem em muitas plantas de ambiente quente e seco, reduzindo substancialmente a transpiração. Isto ocorre em função da inclinação da folha estar relacionada com a redução do excesso de luz na superfície adaxial, permitindo que mais luz atinja a superfície abaxial, onde pode ser utilizada por cloroplastos localizados próximos a epiderme desta face. Sendo assim, o processamento eficiente da luz pela superfície abaxial das folhas verticalmente orientadas é fundamental para manter o potencial diário do ganho de carbono. O presente estudo teve como objetivo relacionar diferentes estratégias estruturais com a condição de luminosidade imposta pela verticalidade das folhas. Folhas de cinco espécies foram coletadas no Centro Politécnico da UFPR. Obteve-se medidas de comprimento, largura e espessura, também o peso seco, a área foliar e a densidade estomática dos indivíduos estudados. A análise das características anatômicas foliares foi realizada através de lâminas permanentes e semi-permanentes e de microscopia eletrônica de varredura. A maioria das espécies analisadas é anfiestomática e o mesofilo é quase sempre simétrico ou homogêneo, com exceção de *Hedychium coronarium*. A análise conjunta dos dados permitiu dividir as cinco espécies em dois grupos com características distintas, em função da disponibilidade de água no solo. *Typha domingensis* e *Hedychium coronarium*, plantas que ocupam solos alagados, são anfiestomáticas, sendo os estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas e apresentam cutícula fina. O mesofilo de *H. coronarium* é assimétrico, enquanto o de *T. domingensis* é simétrico, com parênquima paliçádico em ambas as faces. Já *Agave angustifolia*, *Yucca elephantipes* e *Gladiolus hortulanus* apresentam características estruturais xeromórficas: estômatos em depressão, células epidérmicas com paredes cutinizadas, folhas anfiestomáticas, mesofilo homogêneo com poucos espaços intercelulares e com uma maior concentração de cloroplastos nas camadas de células parenquimáticas mais próximas à epiderme de ambas as faces. Observa-se então que a condição de luz imposta pela maior inclinação das folhas, juntamente com o tipo de solo, implica em diferentes ajustes estruturais que permitem a estas espécies apresentar uma morfologia compatível com a atividade fotossintética, representada pela assimilação de CO₂, porém evitando a perda de água, mesmo se desenvolvendo sob condição de intensa luminosidade.

1 INTRODUÇÃO

A habilidade das folhas de absorver a luz incidente em diferentes superfícies ou em diferentes direções é determinada pela inter-relação das propriedades estruturais, bioquímicas e fisiológicas de suas camadas de células componentes (POULSON & DELUCIA, 1993). Dependendo de condições diversas, folhas verticais podem receber irradiação diária similar nas superfícies adaxial e abaxial, o que ocasiona, tipicamente, níveis semelhantes de atividade fotossintética nas duas faces (DELUCIA *et al.*, 1991; MOSS, 1964). Estas folhas funcionalmente simétricas são, de maneira geral, anfiestomáticas e apresentam anatomia foliar isobilateral, com células do parênquima paliçádico acompanhando a epiderme nas faces abaxial e adaxial (POULSON & DELUCIA, 1993). Em contraste, a luz incidente sobre as folhas horizontais é altamente assimétrica e estas folhas têm níveis fotossintéticos 30 a 50% mais baixos na superfície abaxial (DELUCIA *et al.*, 1991; MOSS, 1964). Esta funcionalidade assimétrica das folhas é explicada pela anatomia dorsiventral, com uma ou mais camadas do parênquima paliçádico sob a epiderme da face adaxial e parênquima lacunoso em contato com a epiderme da face abaxial. Neste caso, as variações entre as respostas das superfícies adaxial e abaxial à luz têm sido atribuídas às diferenças nas características bioquímicas entre as células dos parênquimas paliçádico e lacunoso, que existem tanto para as folhas de sol quanto para as de sombra (LEWIS, 1972; EVANS, 1999).

A densidade estomática é um dos principais fatores determinantes no nível de assimilação de CO₂ e na perda de água e calor. Entretanto, o padrão de distribuição dos estômatos e a quantidade de áreas estomáticas podem influenciar fortemente o sucesso ecológico e evolucionário de uma espécie em um determinado habitat. A significância adaptativa das folhas anfiestomáticas está relacionada à espessura da lâmina foliar e a condições de intensidade luminosa (MOTT, *et al.*, 1982). Sabe-se que, em folhas espessas, o padrão de difusão dos gases através do mesófilo pode ser mais lento, gerando ineficiência, se os estômatos ocorrem em apenas uma superfície. A presença de estômatos nas duas faces, adaxial e abaxial, da folha é considerada uma adaptação para reduzir o efeito da distância de difusão interna em folhas espessas, onde existe uma maior resistência de difusão intercelular através

do mesofilo (PARKHURST, 1978). A presença de estômatos na superfície adaxial adiciona uma segunda camada limítrofe de condução, paralela à camada existente na face abaxial, criando um maior gradiente de pressão ao longo da espessura da lâmina. Além disso, espécies anfiestomáticas são bem sucedidas em ambientes de luz intensa, onde o aporte de CO₂ é maior, proporcionando desta forma uma alta capacidade fotossintética para estas plantas (MOTT, *et al.*, 1982).

Em ambientes naturalmente iluminados, as folhas podem receber luz direta ou difusa nas faces adaxial e abaxial. Isto é evidente especialmente em folhas verticalmente orientadas. Os efeitos diretos da luz solar na temperatura foliar e no gradiente de evaporação entre a folha e o ar são bastante conhecidos. As folhas verticais ocorrem em muitas plantas de ambiente quente e seco, reduzindo substancialmente a transpiração (EHLERINGER & WERK, 1986; GELLER & SMITH, 1982). Entretanto, a redução na densidade luminosa fotossintetizante resultante do ângulo foliar pode diminuir significativamente o ganho de carbono até mesmo em plantas de habitats abertos (NOBEL, 1986). Desta forma, o processamento eficiente da luz pela superfície abaxial das folhas verticais pode minimizar esta redução do potencial diário do ganho de carbono (DELUCIA *et al.*, 1991).

Pode-se considerar que a inclinação da folha serve para dois propósitos: ela pode reduzir o excesso de luz na superfície adaxial da folha e também pode permitir que mais luz atinja a superfície abaxial, onde pode ser utilizada por cloroplastos localizados próximos a esta superfície (MYERS, *et al.*, 1997).

Os ajustes eficientes das folhas às condições de luz, no que diz respeito à morfologia, anatomia e fisiologia, podem ser considerados como valores adaptativos. A orientação das folhas permite, portanto, que a planta evite o superaquecimento e o estresse hídrico, possibilitando assim a sua ocupação em habitats diversos (MANTOVANI, 2000).

Com relação à área foliar, sabe-se que as folhas de maior porte são mais sensíveis às mudanças de temperatura, no que se refere à quantidade de energia radiante absorvida e ao nível de transpiração por unidade de área (FAHN & CUTLER, 1992). Neste aspecto, uma folha de menor área pode conservar mais água, porém, sabe-se que a combinação de parâmetros foliares e ambientais pode ocasionar que grandes folhas transpirem menos que algumas folhas pequenas sob condições ambientais idênticas (GELLER & SMITH, 1982). Isto sugere que é preciso

considerar a relação entre tamanho, orientação e arranjo das folhas com as suas temperaturas e níveis de transpiração e fotossíntese.

A orientação foliar pode ser considerada como um determinante na quantidade de luz solar incidente. Por outro lado, a exposição luminosa exerce, juntamente com outros fatores limitantes como a disponibilidade de água, importante influência na pressão seletiva sobre a forma, estrutura e funcionamento das folhas em determinado meio (SMITH *et al.*, 1998).

Sabe-se que as plantas podem responder de diferentes formas à exposição luminosa, através de alterações na estrutura foliar ou alterando a luz incidente com a orientação das folhas. Segundo SMITH *et al.* (1998), espécies de comunidades mais abertas e expostas apresentam folhas menores, mais curvadas, cilíndricas e inclinadas. Portanto, estes padrões são considerados adaptativos aos habitats mais expostos ao sol, ocasionando menores temperaturas foliares devido a uma maior perda de calor por convecção e diminuindo a incidência luminosa sob condições estressantes.

A interação entre estrutura e orientação foliar é importante para o processamento interno da luz absorvida e do CO₂ (DELUCIA *et al.*, 1991), maximizando a atividade fotossintética por unidade de biomassa dentro de um dado nível de limitações de outros fatores, como a disponibilidade hídrica (SMITH *et al.*, 1998). Uma orientação foliar mais horizontal, característica de espécies de ambientes sombreados e méxicos, é associada com um mesofilo mais homogêneo (poucas camadas de células paliçádicas) e fino, além de lâminas hipoestomáticas. O mesofilo esponjoso dispersa a luz interna, resultando em uma absorção máxima, enquanto uma superfície abaxial mais clara pode refletir os raios no lado interno (LEWIS, 1972). Desta forma, um padrão de orientação foliar horizontal e a bicoloração, típicos de ambientes pouco iluminados, otimiza a captura e retenção luminosa, respectivamente. Para estas plantas, o suprimento de CO₂ proveniente de estômatos apenas na superfície abaxial é provavelmente suficiente para suprir a atividade fotossintética relativamente baixa (SMITH *et al.*, 1998).

Evidências sugerem que diferenças observadas na arquitetura foliar podem ser relacionadas com diferenças entre a incidência da luz solar nas duas faces da lâmina. Como já comentado, a capacidade de detectar luz em ambas faces de uma folha, proporcionada pela verticalidade da mesma, está associada a uma anatomia

de simetria isobilateral em conjunto com diversas outras características morfo-anatômicas (POULSON & DELUCIA, 1993). Por exemplo, as folhas de sol, que tendem a ser mais inclinadas, são tipicamente mais espessas e geralmente apresentam células paliçádicas acompanhando as superfícies adaxial e abaxial, pois estas são designadas a propagar a luz para o interior do mesofilo (SMITH *et al.*, 1998).

Já o efeito do azimute foliar na radiação solar recebida por uma planta depende da orientação específica da folha, da declinação do sol e da latitude (EHLERINGER & WERK, 1986). Lâminas orientadas no sentido leste-oeste reduzem grandemente a radiação solar durante o inverno, enquanto no verão não alteram significativamente a energia incidente. A distribuição luminosa nestas folhas durante o dia varia de tal forma a estarem mais expostas no começo da manhã e no final da tarde, reduzindo a irradiação ao meio dia. Quanto maior for o ângulo de inclinação, menor é a radiação neste período do dia. No entanto, são poucas as espécies que apresentam este tipo de orientação foliar (SMITH & ULLBERG, 1989; EHLERINGER & WERK, 1986).

Por outro lado, lâminas orientadas no sentido norte-sul recebem uma distribuição parabólica da irradiação solar durante o dia. O nível de luz incidente é reduzido por inclinações maiores durante o verão e um ângulo menor durante o inverno. Este tipo de orientação foliar pode resultar na maior irradiação diária integrada se a inclinação for aproximadamente igual à latitude subtraída a declinação solar (EHLERINGER & WERK, 1986). Tais fatores maximizam a interceptação da densidade de fluxo luminoso durante os períodos da manhã e da tarde, quando a temperatura é menor. Adicionalmente, a temperatura foliar é minimizada ao meio dia, quando a insolação e a temperatura do ambiente é geralmente mais alta (SMITH & ULLBERG, 1989).

No que se refere à absorvância de uma determinada folha, é preciso considerar a sua refletância e condutância da energia luminosa. Diversas modificações na superfície foliar podem resultar em uma refletância maior, incluindo a presença de cera, tricomas e glândulas de sal (EHLERINGER & WERK, 1986).

Um benefício imediato da redução da absorvância através da pubescência é a redução do aquecimento foliar, devido à maior reflexão dos raios luminosos (FAHN & CUTLER, 1992). Isto se traduz na redução da temperatura e, conseqüentemente, da taxa de transpiração. Esta economia de água permite à planta manter mais folhas (e

portanto maior atividade fotossintética) sob condições hídricas estressantes ou manter a atividade por um período maior de tempo em períodos de seca.

O presente estudo teve como objetivo analisar as características morfológicas e anatômicas foliares de cinco espécies com folhas verticais, relacionando as características analisadas com a condição de luminosidade imposta pela verticalidade.

2 MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Local de coleta:

O material vegetal foi coletado nas dependências do Centro Politécnico da UFPR (25° 25'S, 49° 17'W), localizado na região leste do município de Curitiba-PR (Fig. 1), em uma altitude de 900 metros. A temperatura média anual é de 17,8° C, sendo a maior temperatura média durante o mês de fevereiro (23,1°C) e a menor em agosto (13,2°C). A precipitação anual total é de 1175,7 mm, sendo março o mês de maior precipitação média (165,1mm) e agosto o de menor (9,0 mm), segundo os dados fornecidos pelo SIMEPAR, para o ano de 2003.

2.2 Espécies estudadas:

As cinco espécies utilizadas neste estudo foram selecionadas através de observação em campo, quanto à orientação de suas folhas.

- *Typha domingensis* Pers (Família TYPHACEAE)

A taboa, paina, panela-de-flecha ou panela-do-brejo é uma planta herbácea (Fig. 2), aquática, perene, com rizoma rasteiro e rico em amido. Esta espécie floresce e frutifica entre julho e fevereiro, atingindo 1,5 a 2,5 m de altura. Apresenta ampla e expressiva, porém descontínua dispersão. É abundante em áreas de banhados, podendo ser periódica ou permanentemente encharcada. Ocupa solos estratificados, sujeitos a constantes transformações, onde forma densos agrupamentos, praticamente puros. No Brasil, se encontra basicamente na subsérie da Floresta Pluvial da Encosta Atlântica (RETTZ, 1984).

- *Gladiolus hortulanus* L.H. Bailey (Família IRIDACEAE)

Conhecida popularmente como gladiolo ou palma-de-Santa-Rita. É uma planta anual, bulbosa, originária da Ásia, África e Mediterrâneo. Atinge de 50 a 90 cm de altura e apresenta bulbos sólidos ou cormos, folhas laminadas e longas (Fig. 3). As inflorescências são espigas eretas, não ramificadas, com flores em duas fileiras grandes e de longa duração. As variedades atuais são híbridas, com a participação de inúmeras espécies. Apresentam vasta série de cores e florescem em qualquer época do ano (LORENZI & SOUZA, 1999).



Figura 1. Local de coleta do material vegetal. (FONTE: IPPUC – Instituto de Pesquisa e Planejamento Urbano de Curitiba).

- *Agave angustifolia* Haw (Família AGAVACEAE)

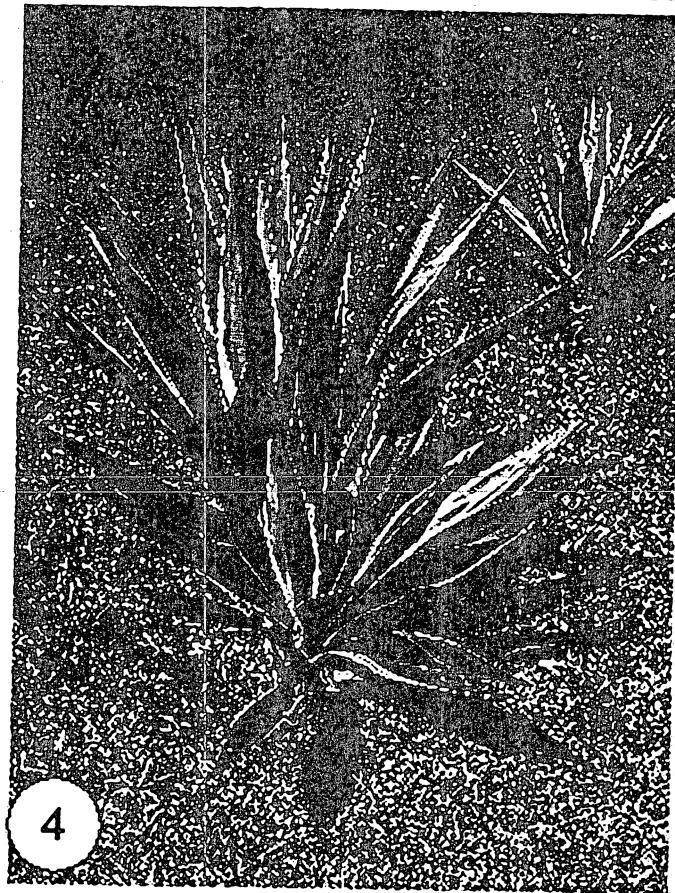
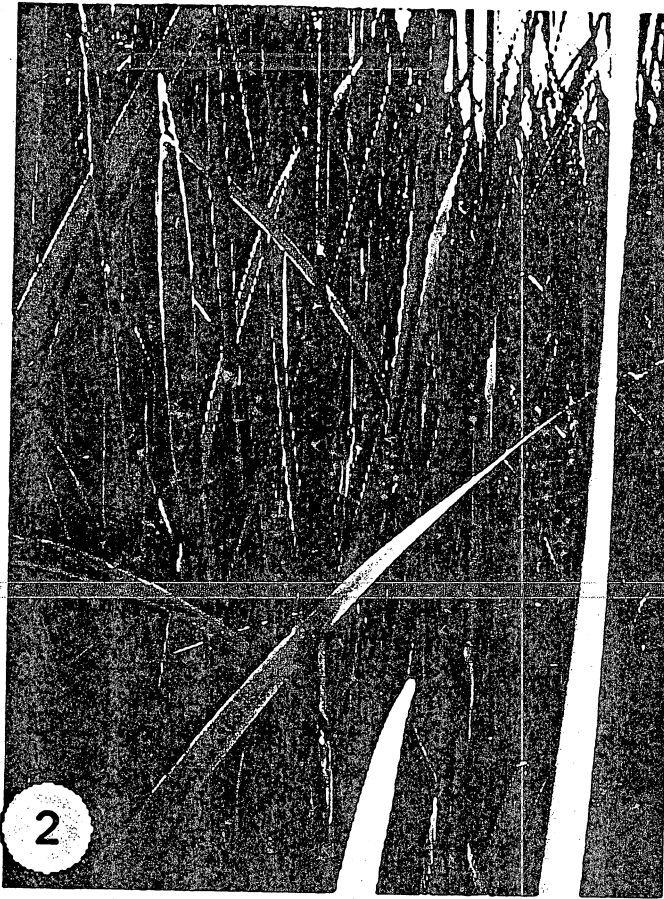
Conhecida vulgarmente como piteira-do-caribe, é uma espécie ornamental que ocupa naturalmente o centro das Antilhas e o México. Planta semi-lenhosa, com folhas longas e espessas que apresentam pequenos espinhos nas margens, terminando em ponta espinhenta, formando uma roseta grande de 1,0 a 2,0 metros de altura (Fig. 4). A inflorescência ereta se desenvolve após alguns anos, podendo chegar a 3,0 m de altura (LORENZI & SOUZA, 1999).

- *Yucca elephantipes* Hort ex Regel (Família LILIACEAE)

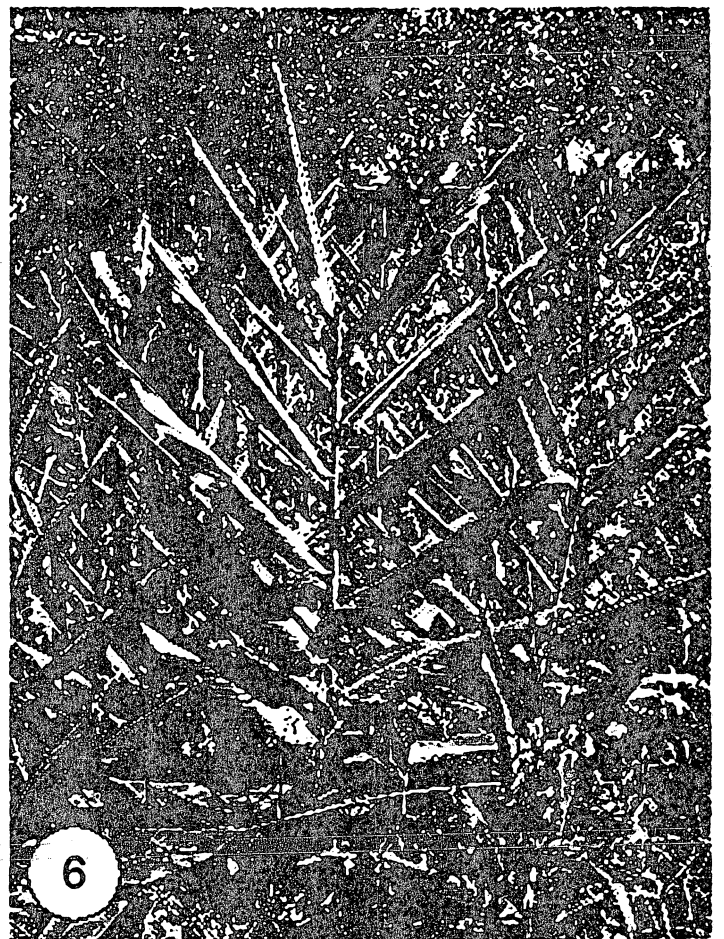
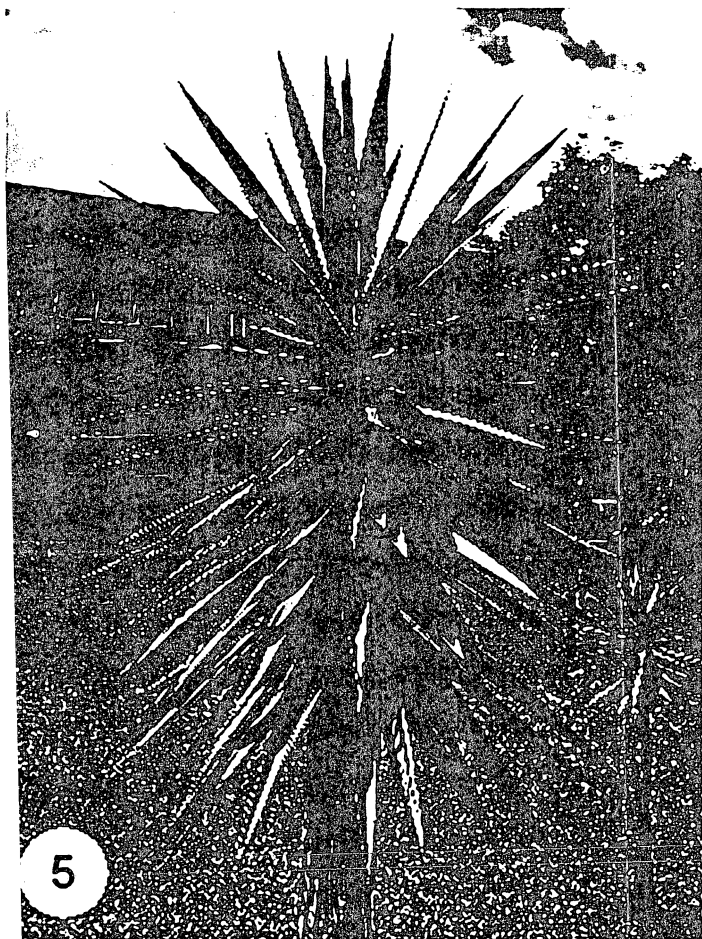
Popularmente conhecida como iuca-elefante ou vela de pureza. Originária do México e Guatemala. É um arbusto semi-lenhoso, ereto, de tronco bastante dilatado na base (Fig. 5). Atinge aproximadamente 4-6 m de altura, pouco ramificada, com roseta de folhas alongadas, sem espinho na ponta. Apresenta flores brancas, serosas e bastante duráveis, reunidas em inflorescências densas e altas que se formam no verão. Multiplica-se por sementes, mas principalmente por estacas do topo do ápice ou das ramificações que podem se formar nas plantas idosas. É uma planta ornamental geralmente utilizada na jardinagem de casas e edifícios, em plantios isolados ou em conjuntos a pleno sol. É tolerante a solos áridos, sobrevivendo com maior sucesso em regiões subtropicais (LORENZI & SOUZA, 1999).

- *Hedychium coronarium* J. König (Família ZINGIBERACEAE)

Conhecida como lírio-do-brejo, borboleta, napoleão, olímpia, lírio branco, lágrima de moça, narciso. Planta perene, herbácea (Fig. 6), de 1-2 m de altura, que se propaga principalmente por rizomas. É também cultivada como ornamental. É uma planta daninha muito freqüente em baixadas úmidas e pantanosas de quase todo país, infestando margens de lagoas, canais de drenagem e pastagens em baixadas úmidas. É mais freqüente na planície litorânea do Sul e Sudeste. É bastante vigorosa, forma densas infestações que obstruem pequenos riachos e canais com sua enorme massa de rizomas (LORENZI, 2000).



Figuras 2 a 4. 2. Vista geral do hábito de *Typha domingensis*. 3. Vista geral do hábito de *Gladiolus hortulanus*. 4. Vista geral do hábito de *Agave angustifolia*.



Figuras 5 e 6. 5. Vista geral do hábito de *Yucca elephantipes*.
6. Vista geral do hábito de *Hedychium coronarium*.

2.3 Metodologia:

Todas as espécies foram coletadas sob a mesma condição de luz, sendo que *Typha domingensis* e *Hedychium coronarium* foram coletadas em solo saturado de água, enquanto *Agave angustifolia*, *Gladiolus hortulanus* e *Yucca elephantipes* foram coletados em solo argiloso.

Foram selecionados cinco indivíduos de cada espécie. Por indivíduo, foram coletadas três folhas cujas faces adaxiais se apresentavam voltadas para a face norte. Em duas folhas de cada indivíduo, foram realizadas medidas de espessura, comprimento e largura das lâminas foliares, com o auxílio de paquímetro e fita métrica, respectivamente. Para as medições de espessura e largura, foram marcados três pontos em cada folha: ápice, terço médio e a base da lâmina foliar. Em seguida, estas folhas foram prensadas em papel jornal e desidratadas em estufa a 50° C até atingirem peso constante para a mensuração de seus pesos secos em balança analítica. Posteriormente, a área foliar foi estimada através da imagem digitalizada das folhas em scanner de mesa acoplado a computador, pelo programa SIGMASCAN-PRO (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA).

Para contagem estomática, foram realizadas modelagens com esmalte incolor na epiderme das faces adaxial e abaxial. Três regiões foram analisadas, o ápice, a base e o terço médio das folhas. Após a secagem do esmalte, as películas com as impressões dos estômatos foram colocadas entre lâmina e lamínula, para posterior observação e contagem em microscópio óptico provido de escala micrometrada e câmara clara. A densidade estomática foi determinada através da contagem dos estômatos situados em uma área de um mm², nas faces abaxiais e adaxiais das folhas. Para *Gladiolus hortulanus*, cuja porção da lâmina foliar exposta à radiação solar apresenta epiderme unifacial (RUDALL, 1995), a contagem estomática foi realizada nos dois lados da folha. Para padronizar a exposição e análise dos dados obtidos entre todas as espécies, o lado voltado para o Norte foi considerado como face adaxial e o voltado para o Sul foi denominado de face abaxial.

Para cada espécie, porções da região mediana de folhas frescas foram fixadas em FAA 70 (etanol 70%, formaldeído e ácido acético 18:1:1 v/v) (JOHANSEN, 1940) e armazenadas em etanol 70%. Foram confeccionadas lâminas semi-permanentes e permanentes. Para a montagem das lâminas semi-

permanentes, foram realizadas secções transversais e paradérmicas do material vegetal, com o auxílio de lâminas de barbear e, posteriormente, utilizou-se hipoclorito de sódio 10% para a clarificação. As secções foram, então, coradas com azul de toluidina 0,05% aquoso e montadas entre lâmina e lamínula com água (KRAUS & ARDUIN, 1997).

A montagem das lâminas permanentes seguiu as técnicas convencionais para glicolmetacrilato (FEDER & O'BRIEN, 1968). Posteriormente, realizou-se a secção do material em micrótomo rotatório Spencer 820, na espessura de 8 μm . As secções transversais foram coradas com fuccina básica e azul de astra, ou azul de toluidina 0,5% em solução aquosa, posteriormente secas em estufa à 40° C e finalmente montadas entre lâmina e lamínula em Entellan^R.

Após a montagem das lâminas, o material foi analisado em microscópio fotônico Olympus BX51 e as fotomicrografias foram realizadas em máquina digital Canon Power Shot F50.

Parte das folhas fixadas em FAA 70 foi destinada à realização de microscopia eletrônica de varredura. O material foi desidratado em série etanólica e posteriormente seco via ponto crítico com CO₂ em equipamento Bal-Tec CPD-030. As amostras foram montadas em suporte metálico, fixadas com uma mistura de esmalte incolor e grafite, metalizadas a vácuo com ouro, em equipamento Balzers Union FL9496 SCD-030. As observações e os registros fotográficos foram realizados em Microscópio Eletrônico de Varredura JEOL JSM-6360LV, no Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR.

Para a realização dos testes micro-químicos, utilizou-se secções transversais de folhas frescas e os seguintes corantes: sudan III 0,5% (SASS, 1951), para detectar a presença de lipídios; lugol (JOHANSEN, 1940), para amido e cloreto-férrico 10% (JOHANSEN, 1940) para compostos fenólicos.

Para as variáveis quantitativas, foram calculadas as médias, os respectivos desvios padrão e coeficientes de variação.

3 RESULTADOS

As características morfológicas quantitativas apresentaram grande amplitude entre as espécies e se encontram sumarizadas na Tabela 01.

A maior média de comprimento foliar, assim como a maior largura média da base foliar ocorreram em *Typha domingensis*, enquanto *Hedychium coronarium* possui as folhas mais curtas (Tabela 01). Na porção do terço médio, as maiores larguras obtidas foram em *Agave angustifolia*. As medidas obtidas para largura do ápice apresentaram pouca variação entre as espécies, sendo que a folha de *H. coronarium* é a mais larga nesta região. Os menores valores médios para largura foram obtidos em *Gladiolus hortulanus*, em função do formato ensiforme da lâmina foliar, que se apresenta bastante afilada no ápice, alargando gradativamente até a região mediana e estreitando levemente na base. Já as folhas de *T. domingensis* são lineares, com a largura aumentando gradualmente do ápice em direção à base, onde existe uma bainha bastante desenvolvida. As demais espécies possuem folhas elípticas.

No que se refere à espessura foliar, *A. angustifolia* apresentou os maiores valores médios no ápice e na base em relação às demais espécies, e *T. domingensis* é a mais espessa na região do terço médio. Já, as menores medidas para espessura foram obtidas em *H. coronarium*, que além de apresentar folhas bastante afinadas, estas aparentemente não variaram de espessura ao longo da lâmina. *Gladiolus hortulanus* também apresentou pequena variação na espessura, no entanto, observou-se uma tendência da folha ser mais espessa no terço médio. Para *Yucca elephantipes*, *A. angustifolia* e *T. domingensis*, a espessura aumenta do ápice em direção à base. Nas duas primeiras espécies, este aumento ocorre principalmente a partir da porção mediana, já em *T. domingensis*, a lâmina foliar sofre um espessamento maior do ápice até o terço médio. Em *A. angustifolia* a espessura da base chega a atingir valores até 20 vezes maior que o ápice e o terço médio (Tabela 01).

TABELA 01 - Valores médios de comprimento (cm); largura (cm) do ápice, terço médio e base da lâmina foliar; espessura (mm) do ápice, terço médio e base da lâmina foliar; área foliar (cm²); peso seco (g) e densidade estomática (n°.mm⁻²) da epiderme nas faces abaxial e adaxial do ápice, terço médio e base da lâmina foliar das espécies estudadas. Valores entre parênteses significam desvio padrão. CV = coeficiente de variação, em percentagem (%), (n=10).

Características	<i>Y. elephantipes</i>	CV	<i>T. domingensis</i>	CV	<i>H. coronarium</i>	CV	<i>G. hortulanus</i>	CV	<i>A. angustifolia</i>	CV
Comprimento	50,46 (8,96)	17,76	193,60 (76,90)	39,72	42,60 (2,81)	6,58	69,72 (14,47)	20,75	82,48 (7,74)	9,38
Largura do ápice	1,16 (0,08)	6,60	0,83 (0,12)	13,97	2,24 (0,31)	13,99	0,55 (0,09)	15,90	1,32 (0,12)	9,49
Largura do terço médio	5,43 (0,74)	13,64	2,17 (0,38)	17,39	6,74 (0,39)	5,86	2,15 (0,44)	20,29	13,05 (1,03)	7,92
Largura da base	2,07 (0,30)	14,51	5,90 (1,95)	33,09	2,96 (0,50)	16,87	1,89 (0,43)	22,49	5,15 (0,50)	9,80
Espessura do ápice	1,15 (0,22)	19,52	0,28 (0,04)	15,16	0,32 (0,02)	6,76	0,39 (0,10)	26,07	1,94 (0,38)	19,75
Espessura do terço médio	1,77 (0,27)	15,40	4,68 (0,99)	21,08	0,38 (0,04)	11,16	1,06 (0,23)	21,83	2,28 (0,14)	6,01
Espessura da base	6,10 (0,74)	12,13	5,13 (1,90)	37,14	0,40 (0,04)	10,06	0,74 (0,20)	27,00	24,79 (3,70)	14,91
Área foliar	140,18 (44,38)	31,65	412,80 (162,65)	39,40	117,87 (12,96)	10,99	80,16 (22,94)	28,62	584,02 (106,22)	18,19
Peso seco	7,84 (2,74)	34,96	8,21 (2,65)	32,28	1,28 (0,20)	15,63	1,27 (0,43)	33,99	44,69 (12,45)	27,87
Densidade estomática da epiderme da face adaxial (ápice)	333,79 (44,61)	13,37	201,63 (47,54)	26,84	47,72 (16,77)	35,14	255,00 (63,00)	24,71	252,04 (39,20)	15,55
Densidade estomática da epiderme da face adaxial (terço médio)	287,47 (46,51)	16,18	256,13 (36,78)	16,87	48,73 (15,17)	31,13	181,82 (52,49)	28,87	222,07 (15,80)	7,11
Densidade estomática da epiderme da face adaxial (base)	262,94 (63,59)	24,19	198,91 (66,81)	24,52	25,00 (16,77)	67,07	93,18 (50,76)	54,48	190,74 (30,12)	15,79
Densidade estomática da epiderme da face abaxial (ápice)	728,88 (132,44)	18,17	238,42 (41,25)	15,14	272,73 (51,38)	18,84	163,64 (58,49)	35,74	234,33 (16,75)	7,15
Densidade estomática da epiderme da face abaxial (terço médio)	874,66 (136,21)	15,57	257,49 (60,40)	22,17	261,36 (50,54)	19,34	179,55 (50,76)	28,27	189,37 (28,32)	14,96
Densidade estomática da epiderme da face abaxial (base)	878,75 (158,39)	18,02	245,23 (77,87)	30,08	222,73 (54,42)	24,43	81,82 (44,43)	54,31	83,11 (19,74)	23,76

Agave angustifolia e *G. hortulanus* possuem, respectivamente, os maiores e menores valores médios de área foliar e peso seco. Apesar de apresentar as folhas mais longas, *T. domingensis* não tem a maior área, provavelmente devido ao seu formato linear. Já as folhas de *A. angustifolia* são bastante largas, principalmente na porção mediana, o que justifica o seu alto valor médio para área. No caso de *T. domingensis*, observa-se que suas folhas apresentam peso seco relativamente baixo. O valor médio para esta espécie é próximo ao de *Y. elephantipes*, que apresenta folhas quase três vezes mais curtas. *Hedychium coronarium* e *G. hortulanus* apresentaram valores baixos e muito próximos entre si de peso seco foliar. Apesar de *G. hortulanus* possuir folhas relativamente mais longas e espessas, *H. coronarium* apresenta folhas mais largas (Tabela 01).

Em relação à densidade estomática, os maiores valores para a face epidérmica adaxial e abaxial foram obtidos em *Y. elephantipes*. Já as menores médias foram observadas em *H. coronarium*, para a epiderme da face adaxial e *G. hortulanus*, para a face abaxial. É importante considerar que a menor densidade estomática média obtida (epiderme da face adaxial da base de *H. coronarium*) apresentou um coeficiente de variação maior do que 50%. O mesmo aconteceu para os valores médios obtidos nas porções basais da epiderme das faces adaxial e abaxial de *G. hortulanus*.

Agave angustifolia e *G. hortulanus* tendem a apresentar menos estômatos, por unidade de área, na base foliar em ambas as faces epidérmicas. A análise dos dois lados da epiderme unifacial da lâmina foliar de *G. hortulanus*, que apresentam direcionamentos distintos, constatou que existe pequena variação entre eles. Já *Y. elephantipes* apresentou densidades estomáticas altas em ambas as faces com relação às demais espécies, porém, a epiderme da face abaxial possui um número de estômatos muito maior que a adaxial. *Typha domingensis*, apesar de possuir as folhas mais longas, apresentou pequena variação no número de estômatos ao longo do eixo vertical da lâmina e entre as duas faces epidérmicas. Para *H. coronarium*, os estômatos são pouco freqüentes na epiderme da face adaxial, enquanto as médias obtidas na epiderme da face abaxial são consideravelmente maiores com relação àquela.

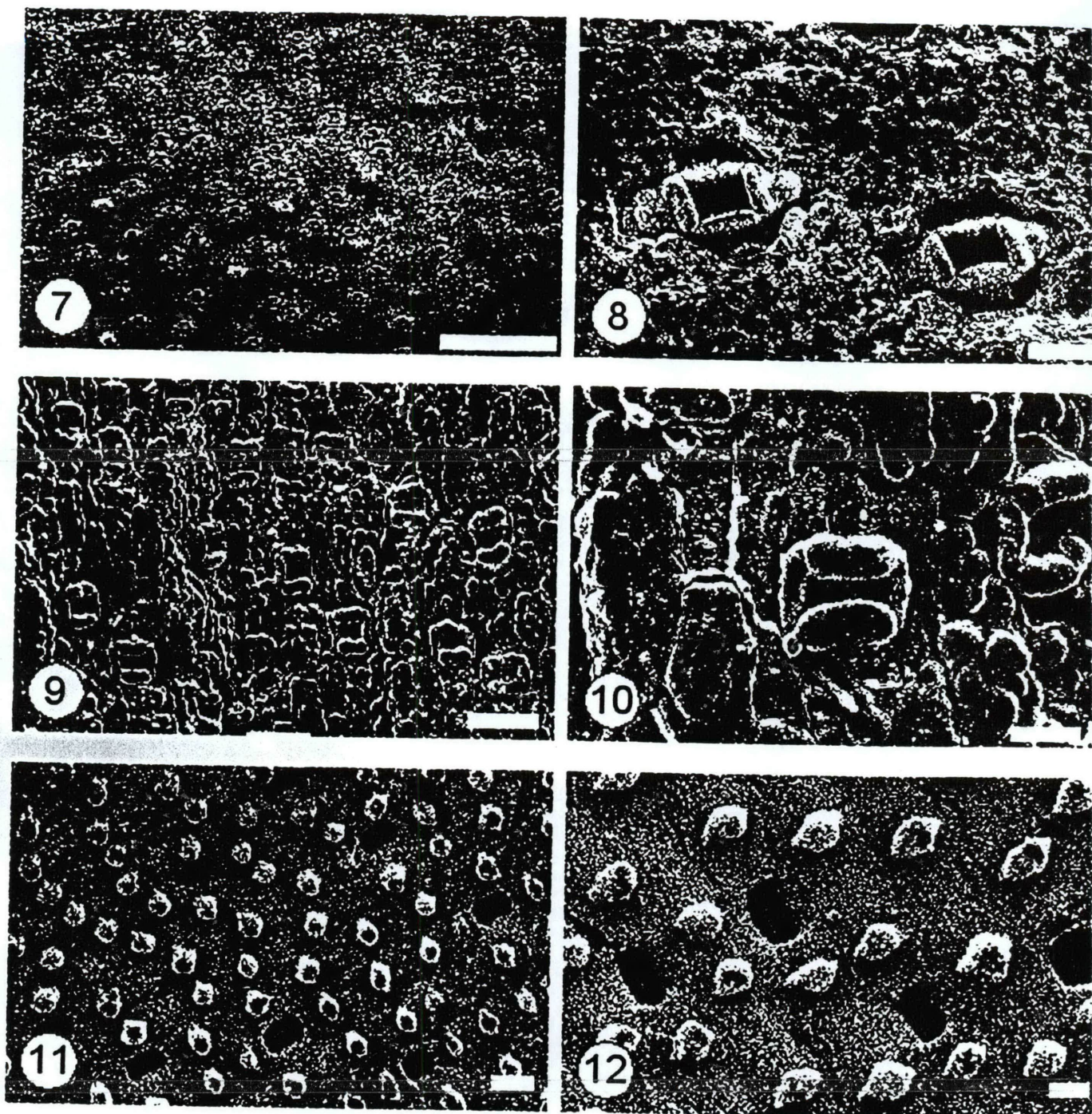
A seguir serão apresentadas as descrições anatômicas das espécies estudadas:

As folhas de *Agave angustifolia* são longas, largas e espessas, dispostas em uma roseta a partir de um caule lenhoso reduzido. Possuem formato elíptico, são curvas e sésseis, com bainha bastante desenvolvida e nervuras paralelinérveas. Apresentam espinhos duros nas margens levemente amareladas e terminam em um ápice agudo.

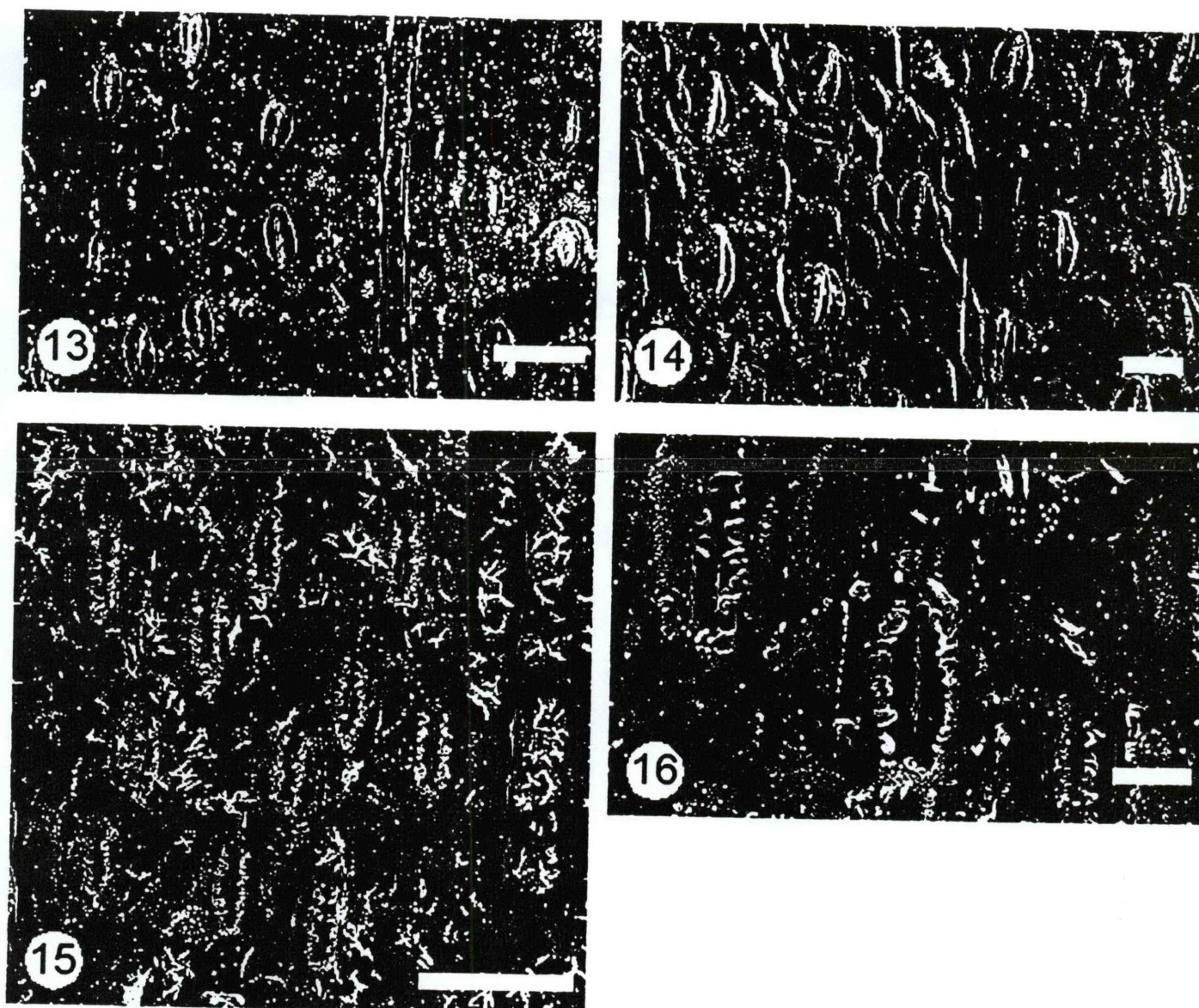
Em secção paradérmica, as células epidérmicas são mais ou menos quadradas, com paredes retas e espessas. Os estômatos são tetracíticos, grandes e se encontram em depressão. Através da microscopia eletrônica, é possível visualizar que o ostíolo é definido por quatro células subsidiárias, cujas paredes voltadas para o orifício são bastante espessadas (Fig.8), além da cutinização espessa e as ornamentações das paredes das demais células epidérmicas (Fig.7).

Em secção transversal, observa-se que a epiderme é uniestratificada, com células cúbicas e pequenas, na face adaxial (Fig.23) e células mais alongadas na face abaxial (Fig.24). A parede periclinal externa das células epidérmicas é cutinizada e bastante espessa. As células epidérmicas das duas faces apresentam ornamentações na parede e flanges epicuticulares (Fig.26). A lâmina foliar é anfiestomática e os estômatos são sulcados, se apresentando como pequenas reentrâncias na epiderme. As células-guarda e subsidiárias, acompanhadas pela parede cutinizada, formam cristas que protegem a câmara sub-estomática (Fig.25).

O mesofilo é homogêneo, sendo que as células que compõem o parênquima clorofiliano são mais ou menos isodiamétricas e apresentam pouco espaço intercelular. Na porção mediana da lâmina foliar, o parênquima clorofiliano possui uma densidade menor de cloroplastos e espaços intercelulares maiores do que as camadas mais externas, próximas à epiderme em ambas as faces (Fig.23 e 24). Em toda extensão do mesofilo, observa-se a ocorrência de cristais prismáticos de tamanhos variados. Numa posição mais periférica, encontram-se feixes de fibras. Os feixes condutores colaterais de maior porte se posicionam mais internamente na lâmina, imersos no parênquima fundamental. Estes são formados por xilema e floema com duas calotas de fibras externas (Fig.23 e 24).



Figuras 7 a 12. 7. Eletromicrografias em MEV. Superfície abaxial da folha de *Agave angustifolia*, evidenciando estômatos e ornamentação da parede celular. 8. Detalhe do estômato de *A. angustifolia*. 9. Superfície abaxial da folha de *Yucca elephantipes*, evidenciando estômatos e ornamentação da parede celular. 10. Detalhe do estômato de *Y. elephantipes*. 11. Superfície abaxial da folha de *Gladiolus hortulanus*, evidenciando papilas e estômatos. 12. Detalhe das papilas e estômatos de *G. hortulanus*. Figura 7, barra = 500 μm , figuras 8 e 9, barra = 50 μm , figuras 10 e 11, barra = 20 μm , figura 12, barra = 10 μm .



Figuras 13 a 16. Eletromicrografias em MEV. 13. Superfície adaxial da folha de *Hedychium coronarium*, evidenciando os estômatos e região da nervura. 14. Superfície abaxial da folha de *H. coronarium*, evidenciando os estômatos. 15. Superfície abaxial da folha de *Typha domingensis* evidenciando os estômatos. 16. Detalhe do estômato de *T. domingensis*, evidenciando a ornamentação de parede celular. Figuras 13 e 15, barra = 50 μm , figuras 14 e 16, barra = 20 μm .

Gladiolus hortulanus apresenta folhas ensiformes, ou seja, a lâmina é longa, de bordos afilados e paralelos em sua maior parte e terminada em ápice agudo. As folhas são sésseis e dispostas alternadamente (Fig.3). A base foliar é bifacial equitante e o restante da lâmina é unifacial. Este padrão ocorre devido a um dobramento da lâmina na altura da nervura central, originando uma única face epidérmica, correspondente à abaxial. A porção unifacial abrange a maior parte da lâmina, é uniforme e constitui a região fotossinteticamente ativa. A nervação é do tipo paralelinérvea e observa-se a presença de uma falsa nervura central proeminente, que auxilia na sustentação da folha.

Em vista frontal, através de secções paradérmicas e a análise em microscopia eletrônica, a epiderme unifacial apresenta células alongadas com paredes pouco espessas e levemente sinuosas (Fig.11). As células epidérmicas são de tamanho variado e possuem papilas, que se apresentam de duas a quatro por célula (Fig.11 e 17). Os estômatos são anomocíticos (Fig.11 e 12).

Em secção transversal, a epiderme é uniestratificada, com células mais ou menos cúbicas e estômatos pequenos e em depressão. As células epidérmicas apresentam paredes espessas e cutícula fina. O mesofilo é constituído de um parênquima clorofiliano composto por células alongadas lateralmente, apresentando grande quantidade de cloroplastos (Fig.17 e 18). As camadas mais externas apresentam células menores e relativamente mais densas e organizadas que as presentes nas camadas mais internas, no entanto, não ocorre distinção entre parênquima paliçádico e lacunoso (Fig.17). Entre as células clorofilianas, encontram-se cristais estilóides.

O tecido vascular consiste de duas fileiras de feixes colaterais com orientação oposta e tamanhos variados (Fig.17). Os feixes condutores são organizados de tal forma que o floema se encontra voltado para a epiderme. Os feixes de maior porte apresentam uma grande calota esclerenquimática associada ao floema e uma bainha que pode ser contínua ou não. Já os de menor porte apresentam poucas fibras, geralmente restritas aos pólos de floema. A porção da falsa nervura central é preenchida por um parênquima fundamental composto por células grandes e mais ou menos isodiamétricas. Nesta região, encontram-se dois feixes condutores maiores e centrais, cujas calotas de fibras se encontram próximas à epiderme e quatro feixes menores, dispostos um de cada lado dos feixes maiores.

As folhas de *Yucca elephantipes* crescem no ápice de um caule semi-lenhoso e ereto, distantes do solo, ao contrário das outras espécies em estudo. São folhas sésseis, levemente curvas na base, alongadas e estreitas, de forma elíptica e ápice agudo (Fig.5). A nervação é do tipo paralelinérvea e a lâmina possui margem levemente serrilhada, formando espinhos bastante pequenos, porém numerosos.

Em vista frontal, as células epidérmicas são alongadas e tabulares, com pouca variação de tamanho e formato, além de paredes espessas. Os estômatos são tetracíticos, semelhantes aos visualizados em *A. angustifolia*, com quatro células subsidiárias um pouco menores que apresentam paredes espessadas encerrando o ostíolo (Fig.9 e 10).

Em secção transversal, a epiderme é uniestratificada, com células mais ou menos isodiamétricas, flanges epicuticulares e paredes periclinais externas cutinizadas, espessas e arredondadas (Fig.27). As células que constituem a epiderme da face abaxial são mais alongadas e ovais em relação às que compõem a epiderme da face adaxial (Fig.28 e 29). A coloração com SUDAN III e a análise em microscopia eletrônica permitiram observar que este padrão diferenciado ocorre devido a uma maior ornamentação da parede na face abaxial (Fig.9). As folhas são anfiestomáticas, sendo que os estômatos se localizam num nível abaixo das demais células epidérmicas. As células-guarda são arredondadas, com uma expansão pontiaguda voltada para a superfície e, juntamente com as células subsidiárias, formam uma crista que protege a câmara sub-estomática (Fig.27).

O mesofilo é simétrico, sendo que as células parenquimáticas adjacentes à epiderme são alongadas e relativamente organizadas, porém não constituem um parênquima paliádico típico em nenhuma das duas faces. Na região mais interna do tecido parenquimático, as células também são clorofiladas, porém isodiamétricas e apresentam espaços intercelulares relativamente maiores. A porção periférica abaxial e adaxial do mesofilo é interrompida por feixes de fibras isolados e distribuídos uniformemente ao longo de toda lâmina foliar (Fig.28 e 29). Observa-se também a presença de cristais prismáticos.

Dois tipos de feixes condutores são visualizados ao longo das secções transversais na folha de *Yucca elephantipes*. Os feixes mais periféricos são de menor porte e apresentam uma calota de fibras associada ao floema. Mais

internamente, encontram-se feixes de maior porte com duas calotas de fibras, uma associada ao xilema e outra associada ao floema (Fig.28 e 29).

As folhas de *Typha domingensis* apresentam formato linear-alongado, margem lisa e ápice agudo (Fig.2). São folhas sésseis, levemente tortas, dísticas e dispostas ao redor de um caule curto e vertical, através da sobreposição alternada das lâminas em suas porções inferiores. A nervação é do tipo paralelinérvea e a face adaxial da lâmina é levemente côncava em relação à face abaxial plana.

Secções paradérmicas e a análise do material em microscópio eletrônico revelam que as células epidérmicas são de diferentes tamanhos e apresentam paredes reta e fina (Fig.15). Em vista frontal, o formato destas células é mais ou menos quadrangular. Os estômatos são tetracíticos e as células-guarda apresentam a parede ornamentada na porção que define o ostíolo (Fig.16). Os estômatos se localizam entre as nervuras, sobre as quais as células epidérmicas se encontram mais organizadas, em fileiras.

Em secção transversal, a epiderme é uniestratificada, composta por células que variam de cúbicas a retangulares. Estas células apresentam parede celular delgada uniforme. A cutícula é presente, porém bastante fina. A lâmina foliar é anfiestomática e os estômatos se localizam no mesmo nível das células epidérmicas (Fig.22). O mesofilo apresenta-se simétrico. O parênquima paliçádico é composto por células alongadas e justapostas que se encontram organizadas em 3 a 4 camadas adjacentes à epiderme de ambas as faces. Estas células apresentam conteúdo denso, devido à presença de grande número de cloroplastos (Fig.22). As camadas de parênquima paliçádico são interrompidas por feixes de fibras, que se localizam em posição sub-epidérmica e externa aos feixes vasculares e estão distribuídos uniformemente ao longo de todo tecido. As fibras são células menores, de paredes espessas, nitidamente diferenciadas dos demais tipos celulares e associadas à sustentação da lâmina (Fig.22).

Internamente à camada de parênquima paliçádico, se encontram 4 a 8 camadas de células parenquimáticas maiores e isodiamétricas de paredes delgadas e espaços intercelulares pequenos. Em algumas destas células, foi possível observar a presença de pequenos cristais. Nas porções basais da folha, as células das camadas mais internas delimitam grandes lacunas (Fig.21). Em secção transversal, as lacunas ocupam aproximadamente 2/3 da espessura foliar. As lacunas são

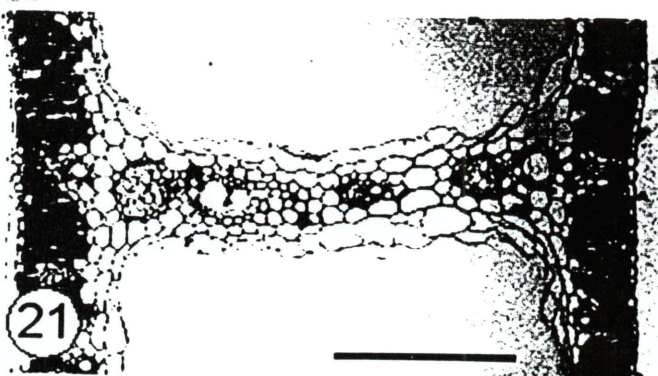
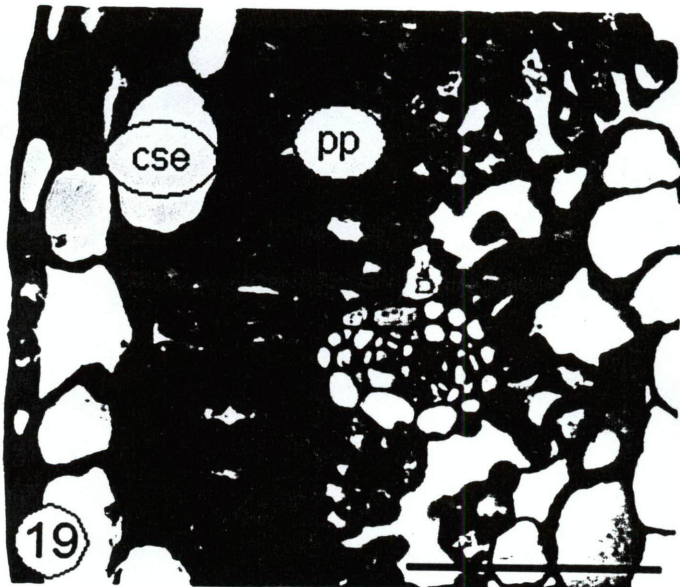
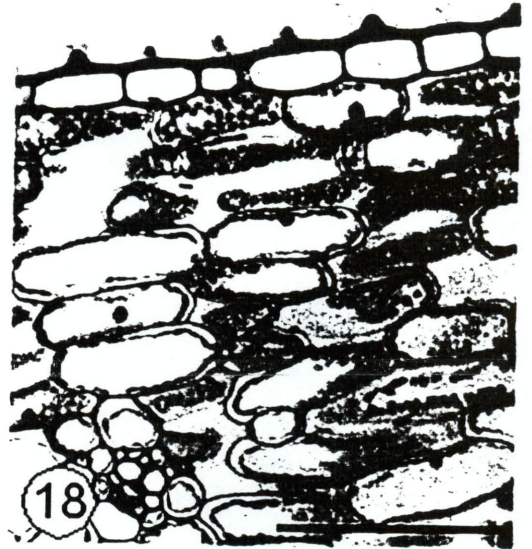
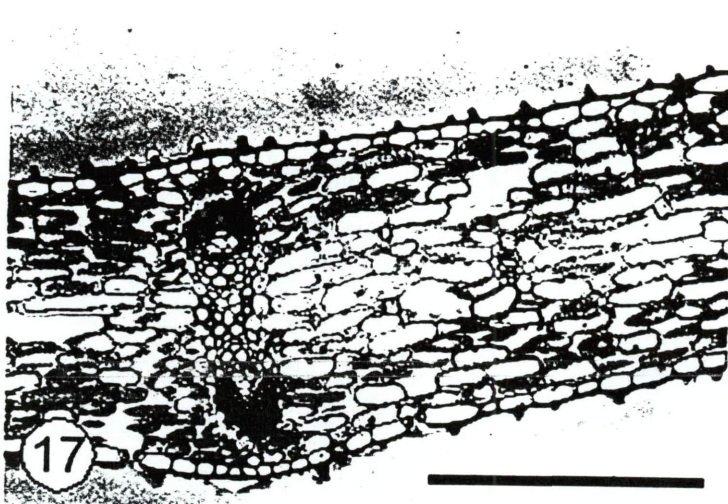
interrompidas por colunas de células parenquimáticas e pequenos feixes condutores que comunicam as faces adaxial e abaxial (Fig.21). Nas secções transversais da base foliar, as lacunas podem ser visualizadas macroscopicamente e são distribuídas regularmente em toda extensão da folha. Nas secções do ápice, as lacunas são geralmente inexistentes, com o espaço correspondente preenchido por grandes células parenquimáticas.

Os feixes vasculares são colaterais e formados por poucos e grandes elementos de vaso e por células de floema, menores e mais numerosas, envolvidos por uma bainha não contínua de células esclerenquimáticas.

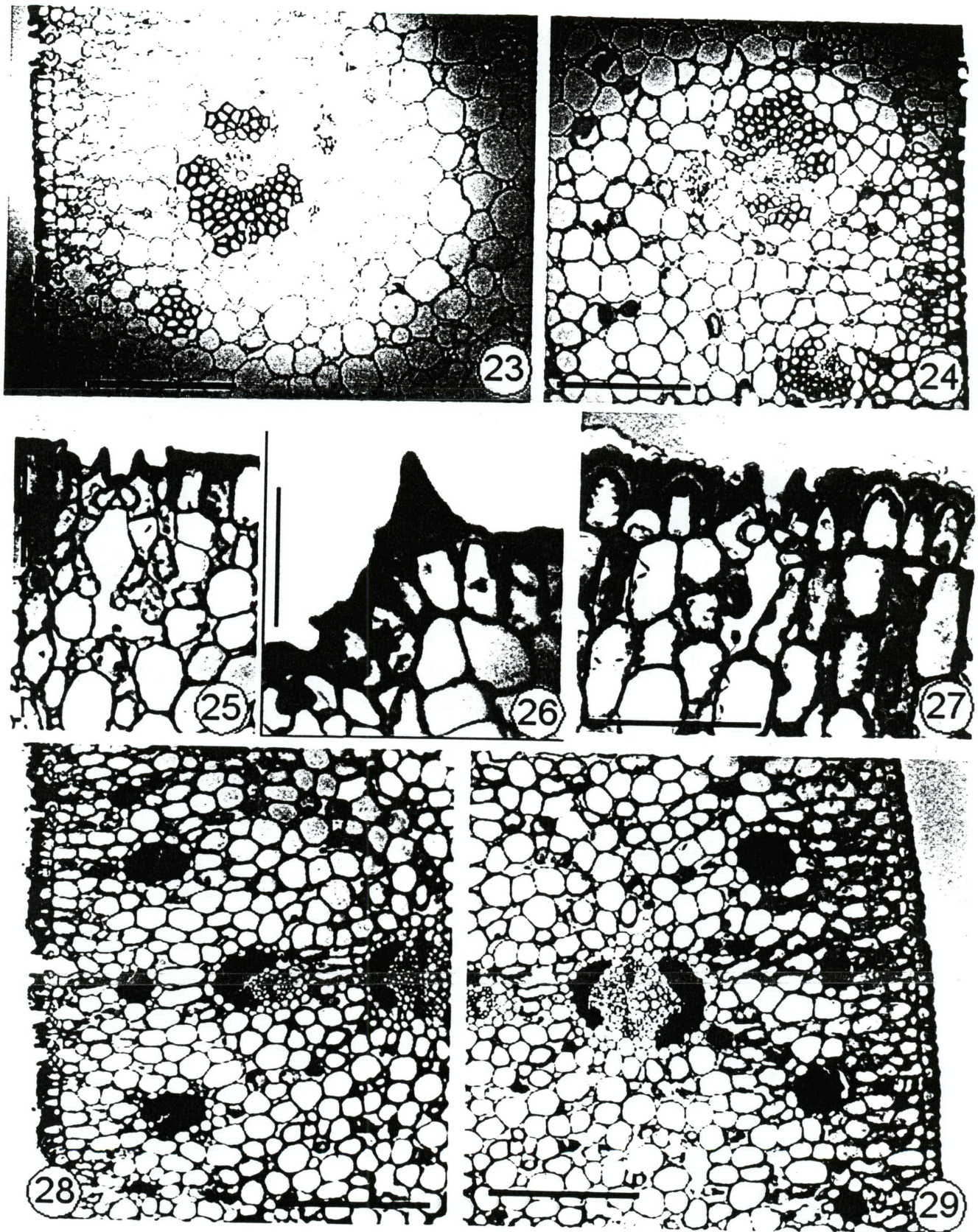
As folhas de *Hedychium coronarium* são de formato elíptico, com o ápice bastante agudo. São folhas sésseis e dísticas, dispostas alternadamente através da sobreposição das bainhas, que são bastante desenvolvidas (Fig. 6). A nervação é do tipo penínérvea e a superfície abaxial das folhas é mais clara e pubescente.

Secções paradérmicas e a análise em microscópio eletrônico revelaram diferenças entre epiderme das faces adaxial e abaxial. Em vista frontal, as células epidérmicas da face adaxial são tabulares e alongadas. Estas apresentam formato mais ou menos hexagonal e são organizadas em fileiras (Fig.13). Já as células epidérmicas da face abaxial apresentam formatos irregulares e tamanhos bastante variados, provavelmente devido ao grande número de estômatos e à presença de tricomas (Fig.14). Os estômatos são tetracíticos e, em ambas faces, as células epidérmicas possuem paredes retas e delgadas.

Em secção transversal, a epiderme é uniestratificada, composta por células que variam de cúbicas a retangulares, com os vértices arredondados. A cutícula é presente, porém bastante fina. Acompanhando as faces adaxial e abaxial, encontra-se duas ou três camadas sub-epidérmicas compostas por células mais ou menos isodiamétricas, maiores, de paredes finas e sem pigmentos (Fig.19 e 20).



Figuras 17 a 22. Secções transversais da lâmina foliar 17 e 18. *Gladiolus hortulanus*. 19 e 20. *Hedychium coronarium*. 21 e 22 *Typha domingensis*. pp = parênquima paliçádico; cse = camada sub-epidérmica. Figuras 17 e 21, barra = 30 μ m, figuras 18, 19, 20 e 22, barra = 10 μ m.



Figuras 23 a 29. 23 e 24. Secções transversais da lâmina foliar de *Agave angustifolia*. 25. Detalhe da epiderme da face abaxial de *Agave angustifolia*. 26. Detalhe da epiderme da ornamentação da epiderme da face abaxial de *Agave angustifolia*. 27. Detalhe da epiderme da face adaxial de *Yucca elephantipes*. 28 e 29. Secções transversais da lâmina foliar de *Yucca elephantipes*. Figuras 23, 24, 28 e 29, barra = 30 μ m. Figuras 25, 26 e 27, barra = 10 μ m.

Na região da nervura central, o tecido sub-epidérmico adaxial aumenta gradualmente, atingindo até 8 camadas. As folhas são anfiestomáticas, sendo que os estômatos se localizam no mesmo nível das células epidérmicas e as câmaras sub-estomáticas são bem desenvolvidas (Fig.20).

O mesofilo é assimétrico. O parênquima paliádico se localiza logo abaixo da camada sub-epidérmica, na face adaxial da lâmina, e é composto por duas ou três camadas de células alongadas, justapostas e de conteúdo bastante denso (Fig.19). Já o parênquima lacunoso é constituído de 3 ou 4 camadas de células isodiamétricas, com espaços intercelulares maiores (Fig.20). Frequentemente observa-se a presença de cristais prismáticos.

Os feixes condutores são do tipo colateral (Fig.19 e 20). Apresentam duas calotas de fibras, uma associada ao xilema e outra associada ao floema. Os feixes de maior porte apresentam extensão de bainha esclerenquimática que, em alguns casos, chegam a atingir a epiderme nas duas faces. Já os feixes menores, se encontram mergulhados no parênquima clorofiliano, próximos à superfície abaxial da lâmina.

Os testes micro-químicos com Lugol e Cloreto Férrico não apresentaram resultados positivos para as espécies estudadas, o que significa que não foi detectado a presença de grãos de amido nem de compostos fenólicos nas plantas estudadas.

4 DISCUSSÃO

A análise conjunta dos dados quantitativos e qualitativos obtidos permite identificar e relacionar diferentes estratégias adotadas pelas cinco espécies que apresentam folhas verticais abordadas neste estudo.

Primeiramente, é relevante considerar que, existem diversas estratégias morfo-anatômicas relacionadas à verticalidade das folhas. Estas características estruturais foliares estão intimamente associadas com a quantidade de radiação solar a qual estas folhas são expostas e/ou disponibilidade de água. Adicionalmente, a interação entre a arquitetura e a inclinação foliar é importante para o melhor processamento do CO₂ e da luz solar absorvida, no sentido de maximizar a atividade fotossintética por unidade de biomassa foliar, em um determinado nível de limitações ambientais (SMITH, *et al.*, 1998).

Anatomicamente, as folhas verticais são caracterizadas pelo anfiestomatismo e pela presença de um mesofilo simétrico, características que atuam na habilidade das folhas de coletar luz incidente (tanto a radiação direta quanto difusa) nas diferentes superfícies e, por serem comuns em plantas de ambientes quentes e secos, são freqüentemente espessas e apresentam área foliar reduzida (GELLER & SMITH, 1982; MYERS, *et al.*, 1997; POULSON & DELUCIA, 1993; SMITH, *et al.*, 1998).

Dentro desta perspectiva, é possível agrupar as espécies abordadas neste estudo em dois grupos distintos:

- Plantas que ocupam solos alagados, que incluem *Typha domingensis* e *Hedychium coronarium*.
- Plantas que ocupam solos xéricos, que incluem *Agave angustifolia*, *Yucca elephantipes* e *Gladiolus hortulanus*.

Todas as espécies estudadas são monocotiledôneas que ocorrem em ambientes com intensa luminosidade e apresentam folhas verticalmente orientadas. Todos os exemplares foram coletados sob a mesma condição de luz, desta forma, a orientação foliar (ângulo e azimute) afeta três aspectos distintos da radiação solar interceptada sobre a lâmina: 1) radiação diária integrada, ou seja, quantidade total de luz que atinge a folha durante um dia; 2) pico de irradiação instantânea (maior intensidade luminosa possível de atingir a lâmina em um determinado momento); e 3) distribuição da irradiação incidente durante o dia (EHLERINGER & WERK, 1986).

Typha domingensis e *H. coronarium*, além do habitat, apresentam outros aspectos em comum. Dentre eles, está o fato de ambas possuírem cutícula fina revestindo a epiderme, o que difere das demais espécies estudadas. Além disso, essas plantas possuem uma maior disponibilidade hídrica. Este fator ambiental também pode influenciar o tipo de estômato e seu padrão de distribuição nas espécies (FAHN & CUTLER, 1992; SMITH & ULLBERG, 1989). Para estas duas espécies que crescem em solo saturado de água, os estômatos se encontram no mesmo nível das demais células epidérmicas, ao contrário de *A. angustifolia*, *Y. elephantipes* e *G. hortulanus*, que habitam solos argilosos mais secos. Nestas, os estômatos são sulcados e protegidos por uma espessa camada de cutícula, a fim de minimizar a transpiração, devido à condição de estresse hídrico (FAHN & CUTLER, 1992).

Todas as espécies abordadas neste estudo são anfiestomáticas, no entanto, cada uma apresenta densidades e distribuições estomáticas distintas. Em *T. domingensis* e *A. angustifolia*, por exemplo, não foi observada variação no número de estômatos entre as duas faces. Esta característica, juntamente com a simetria anatômica, provavelmente se relaciona com o fato das folhas verticalmente dispostas receberem radiação solar semelhante nas duas faces (MOTT, *et al*, 1982; POULSON & DELUCIA, 1993).

Em *A. angustifolia* e *Y. elephantipes*, as folhas são espessas, porém diferem bastante no padrão de distribuição estomática, o que provavelmente se relaciona com a disposição foliar de cada espécie. A geometria característica em *A. angustifolia*, onde as lâminas foliares são arranjadas em uma roseta basal, permite que o ângulo de inclinação varie pouco durante a vida das folhas (EHLERINGER & WERK, 1986). Assim sendo, as folhas de *A. angustifolia*, aparentemente, recebem proporções semelhantes de radiação solar nas duas faces, o que provavelmente explica suas densidades estomáticas aproximadas. Já em *Y. elephantipes*, a disposição das folhas em um caule ereto mais longo varia entre aquelas mais jovens e as mais antigas. Nesta espécie, a inclinação foliar se torna nitidamente menor com o tempo de vivência, conseqüentemente alterando a radiação luminosa entre as duas superfícies. Esta tendência à horizontalidade no decorrer do tempo possivelmente ocasiona a concentração maior de estômatos na epiderme da face

abaxial observada nas folhas de *Y. elephantipes*, como uma estratégia à iluminação gradualmente crescente na superfície adaxial.

Em diversos casos, observou-se uma tendência à redução do número de estômatos na base foliar, o que indica que, em folhas verticais, as porções mais basais podem estar principalmente relacionadas à sustentação da lâmina. Isto é particularmente visível nas folhas de *G. hortulanus* e *A. angustifolia*. Esta última chega a ser até 20 vezes mais espessa na base, no entanto, a densidade estomática ali é relativamente menor que no ápice e terço médio, regiões que provavelmente possuem maior atividade fotossintética (SMITH & ULLBERG, 1989; MOTT & MICHAELSON, 1991).

Considerando que o acréscimo de camadas de parênquima fotossintetizante, ocasionado pela iluminação bifacial, além de gerar um maior volume fotossintético, pode implicar em um aumento na espessura foliar (MYERS, *et al.*, 1997). MOTT, GIBSON & O'LEARY (1982) propuseram que o anfiestomatismo seria uma adaptação para reduzir o efeito da resistência de difusão intercelular do CO₂ através do mesofilo. Posteriormente, observaram que folhas anfiestomáticas eram características de plantas que crescem em ambientes bastante iluminados e que apresentam alta capacidade fotossintética.

Desta maneira, o anfiestomatismo é intimamente relacionado ao volume fotossintetizante e à minimização da resistência de difusão dos gases gerada por uma distância maior a ser percorrida em folhas mais espessas. Entretanto, estas duas características não são mutuamente exclusivas (MOTT & MICHAELSON, 1991). O anfiestomatismo pode ser uma estratégia presente em folhas que possuem grande atividade fotossintética e/ou em folhas espessas, como provavelmente é o caso de *A. angustifolia* e *Y. elephantipes*.

Adicionalmente, existe uma redução substancial na densidade luminosa que atinge folhas que apresentam ângulos maiores. Isto ocorre principalmente na metade do dia, quando a temperatura do ambiente é maior e a perda excessiva de água por transpiração pode ser prejudicial (LEWIS, 1972). Como a incidência solar é menor em folhas verticais, a adição de camadas de parênquima paliçádico junto à epiderme da face abaxial permite um processamento mais eficiente da luz naquela superfície, minimizando a redução da atividade fotossintética e, conseqüentemente, mantendo o ganho de carbono (DELUCIA, *et al.*, 1991).

A maioria das espécies aqui analisadas apresentou este padrão anatômico simétrico e/ou homogêneo. Entretanto, apesar de apresentar folhas verticais, *H. coronarium* se difere bastante das demais espécies estudadas no que se relaciona às adaptações consideradas típicas de plantas que possuem este padrão de orientação foliar. Nesta espécie, a disposição vertical das folhas não caracteriza uma estruturação simétrica do mesofilo. A diferenciação com relação às demais espécies também ocorre para a distribuição dos estômatos, quase totalmente restritos à face abaxial da epiderme. Tal padrão assimétrico é característico da família Zingiberaceae (TOMLINSON, 1967) e pode estar relacionado com o maior ângulo das folhas em relação ao eixo da planta.

Como já comentado anteriormente, as adaptações estruturais em folhas verticais são direcionadas para uma maior funcionalidade simétrica entre as faces adaxial e abaxial na folha, já que, neste caso, elas podem receber irradiações diárias semelhantes. Apesar de *H. coronarium* distingüir das demais espécies, a análise da sua anatomia permite observar algumas características que possivelmente minimizam os efeitos de uma maior incidência luminosa na superfície abaxial, como a presença de tricomas e células sub-epidérmicas, denominadas por TOMLINSON (1967) de hipoderme. Estas características são consideradas tipicamente xeromórficas e podem ser induzidas por fatores ambientais em folhas normalmente mesomórficas (ESAU, 1974). Ambas estão relacionadas com a reflexão de raios luminosos sobre as folhas e, conseqüentemente, geram a redução da radiação absorvida pela mesma (FAHN & CUTLER, 1992). Em *H. coronarium*, a hipoderme, encontrada em ambas as faces, é provavelmente uma importante estratégia para a ocupação de ambientes ensolarados.

Segundo ROWLATT & MORSHEAD (1992), o comprimento e a posição vertical da folha de *T. domingensis* são mantidos pelo seu "design". As superfícies externas suportam grande parte da tensão e compressão geradas por desvios na folha. Internamente, as lacunas presentes no mesofilo são delimitadas lateralmente por colunas de células parenquimáticas, que formam verdadeiras paredes entre uma lacuna e outra. Estas partições verticais contínuas exercem a função de manter as faces adaxial e abaxial paralelas, além de evitar o rompimento lateral e manter a curvatura da superfície externa, proporcionando maior rigidez à lâmina (ROWLATT &

MORSHEAD, 1992). A altura das lacunas reflete na espessura da folha, que é nitidamente mais espessa nas porções basais.

A ocorrência de um extensivo sistema de câmaras de ar é bastante comum em plantas que habitam solos alagados e está relacionada com a condição de baixa concentração de oxigênio no solo. Sabe-se que os gases produzidos em folhas e/ou caules são transportados e armazenados nestas câmaras, a fim de providenciar o aporte gasoso para rizomas e raízes enterrados no substrato anóxico (ARMSTRONG, 1979). Entretanto, a construção de um aerênquima também pode significar um tecido metabolicamente “barato” e de grande resistência em uma situação onde o suprimento de oxigênio é baixo (WILLIAMS & BARBER, 1961). Este argumento é sugerido através da interpretação anatômica de folhas longas presentes em diversas monocotiledôneas e é direcionado pelo fato de o aerênquima ser um tecido flexível e ao mesmo tempo resistente, comum em plantas que crescem em solos lodosos. Desta forma, a ausência de tal tecido em plantas terrestres pode ser relacionada à firmeza do substrato e à ausência de uma fonte de água suficiente para manter o turgor das câmaras (ROWLATT & MORSHEAD, 1992).

Assim sendo, as lacunas ocorrentes no mesofilo de *T. domingensis* também podem ser relacionadas à sustentação da folha, já que estas são mais desenvolvidas na base, principalmente na região da bainha, diminuindo gradualmente de tamanho em direção ao ápice. Esta porção mais basal também apresenta outras características ligadas à manutenção externa da lâmina. Por exemplo, o formato mais côncavo assumido pela bainha provavelmente proporciona um maior equilíbrio à folha, que progressivamente se torna mais plana nas regiões distais.

Em todas as espécies abordadas no presente estudo, tanto as que se desenvolvem em solos alagados, quanto aquelas caracteristicamente xeromórficas, a presença de esclerênquima relativamente freqüente no mesofilo, pode ser considerada uma estratégia estrutural que auxilia na sustentação da folha, já que a presença de tecidos lignificados oferece grande resistência à lâmina foliar. Adicionalmente, também é possível sugerir que o fato de suas folhas serem sésseis e dispostas ao redor de um eixo ajuda a manter a inclinação vertical das mesmas. Em *A. angustifolia*, o seu peso seco consideravelmente maior com relação às

demais espécies pode estar relacionado com a espessura e a alta densidade de tecido lignificado nas folhas das plantas pertencentes a este gênero (FAHN & CUTLER, 1992).

As três espécies estudadas que habitam solos xéricos se caracterizam por apresentarem diversas adaptações xeromórficas em comum. Dentre elas, a espessa cutinização das células epidérmicas e os estômatos em depressão são provavelmente as mais evidentes, sendo que ambas modificações estruturais são intimamente relacionadas à redução na transferência de vapor d'água através da epiderme (LEWIS, 1972). Isto acontece porque tais fatores permitem que a transpiração seja regulada principalmente via abertura e fechamento dos estômatos (LARCHER, 2000). Em *A. angustifolia* e *Y. elephantipes*, os estômatos sulcados, protegidos externamente por cutícula, também representam uma característica xeromórfica marcante (FAHN & CUTLER, 1992). Além de impermeabilizar a lâmina foliar, devido à sua composição hidrofóbica, uma cutícula espessa e brilhante ocasiona uma menor absorção da radiação incidente sobre a folha, através do aumento de sua refletância (LEWIS, 1972).

Em plantas que se desenvolvem a sol pleno, uma menor absorvância foliar, aliada à redução no nível de radiação incidente (através do aumento do ângulo foliar em relação ao solo), pode ser considerada uma estratégia adaptativa que permite a sobrevivência em condições estressantes de água e luz (EVANS, 1999; LEWIS, 1972).

É preciso considerar que as modificações direcionadas à redução na transferência de vapor d'água afetam similarmente a assimilação de CO₂, já que ambos processos compartilham a mesma via de difusão. Desta maneira, uma baixa atividade fotossintética pode ser considerada como uma conseqüente e inevitável adaptação à escassez hídrica (LEWIS, 1972).

Com relação à anatomia interna da lâmina, a verticalidade das folhas de *G. hortulanus*, *A. angustifolia* e *Y. elephantipes*, também proporciona diversos aspectos em comum. Nestas três espécies, o mesofilo se apresenta simétrico e/ou homogêneo e com poucos espaços intercelulares. Apesar disto, nitidamente se observa uma concentração maior de cloroplastos nas células parenquimáticas adjacentes à epiderme, o que auxilia no melhor processamento da luz absorvida pela lâmina. Tal padrão de simetria entre as duas faces, além de aumentar o volume

fotossintetizante da folha, altera o gradiente luminoso através da mesma (MYERS *et al.*, 1997).

Funcionalmente, células parenquimáticas mais densas e organizadas de maneira semelhante a um tecido paliçádico, minimizam a dispersão dos raios luminosos incidentes, direcionando-os mais profundamente na lâmina foliar, o que permite que a luz colimada penetre até o seu interior e atinja cloroplastos ali presentes (EVANS, 1999). O efeito peneira, que acontece devido ao confinamento da clorofila no interior dos cloroplastos, resulta do sombreamento entre as moléculas de clorofila, criando lacunas entre os cloroplastos, onde a luz não é absorvida (TAIZ & ZEIGER, 2004). A canalização da luz ocorre quando parte dos raios luminosos incidentes são propagados por meio do vacúolo central das células mais densas (organizadas ou não em um parênquima paliçádico) e pelos espaços de ar entre as células. Tal disposição facilita a transmissão da luz para o interior da folha, onde os espaços intercelulares maiores geram uma maior dispersão luminosa. Isto ocorre devido às numerosas interfaces entre ar e água, que refletem e refratam a luz. Desta maneira, a distribuição luminosa é mais uniforme através da folha (VOGELMANN, 1993).

Em *G. hortulanus*, *A. angustifolia* e *Y. elephantipes*, a presença de poucos espaços intercelulares no mesófilo, apesar de as camadas mais internas de parênquima serem menos organizadas em comparação às células adjacentes à epiderme, também é considerada uma característica relacionada ao xeromorfismo. Isto é nitidamente observado ao comparar a anatomia destas espécies com as de *T. domingensis* e *H. coronarium*, que crescem em solos com maior disponibilidade de água. Tal padrão anatômico observado nas folhas das espécies xeromórficas ocorre a fim de minimizar a superfície interna em contato com o ar, reduzindo a difusão do vapor d' água e evitando a sua perda excessiva pelas células (FAHN & CUTLER, 1992).

Sabe-se que, de uma maneira geral, as folhas de maior porte são mais sensíveis às mudanças de temperatura, no que se refere à quantidade de energia radiante absorvida e ao nível de transpiração por unidade de área (FAHN & CUTLER, 1992). Entretanto, um maior tamanho foliar, combinado com absorvância, orientação e arranjo particulares, pode proporcionar uma redução substancial da transpiração (GELLER & SMITH, 1982). Sendo assim, é possível dizer que a maior inclinação das folhas, juntamente com ajustes estruturais, permite que estas apresentem uma área

maior, mesmo se desenvolvendo sob condição de intensa luminosidade. Além disso, uma maior espessura, como se observa em *T. domingensis*, *A. angustifolia* e *Y. elephantipes*, diminui a proporção entre superfície exposta à radiação solar e volume foliar.

5 CONSIDERAÇÕES FINAIS

- As espécies analisadas apresentaram grande amplitude nas variáveis quantitativas morfológicas;
- Anatomicamente, as folhas da maioria das espécies tendem a uma simetria;
- As espécies podem ser separadas em dois grupos distintos, em função da disponibilidade hídrica do solo, com as espécies de cada grupo apresentando aspectos estruturais característicos;
- *Typha domingensis* e *Hedychium coronarium*, plantas que ocupam solos alagados, apresentam características basicamente mesomórficas. Dentre elas, está a presença de estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas e cutícula fina. Ambas são anfiestomáticas, sendo que *H. coronarium* apresenta mesofilo assimétrico, com duas ou três camadas de parênquima paliádico acompanhando a epiderme na face adaxial da lâmina, enquanto *T. domingensis* possui um mesofilo simétrico, com parênquima paliádico em ambas as faces.
- *Agave angustifolia*, *Yucca elephantipes* e *Gladiolus hortulanus* apresentam características estruturais xeromórficas, em função da disponibilidade hídrica do solo em que crescem. Estas espécies também são anfiestomáticas, com estômatos em depressão na epiderme. As células epidérmicas apresentam paredes cutinizadas espessas e, em *G. hortulanus*, também possuem papilas. As três espécies xeromórficas apresentam mesofilo homogêneo, com uma maior concentração de cloroplastos nas camadas de células parenquimáticas mais próximas à epiderme de ambas as faces.
- A condição de luz imposta pela maior inclinação das folhas, juntamente com a disponibilidade de água, implica em diferentes ajustes estruturais que permitem a estas espécies apresentar uma morfologia compatível com a atividade fotossintética, representada pela assimilação de CO₂, porém evitando a perda de água, mesmo se desenvolvendo sob condição de intensa luminosidade.

6 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARMSTRONG, W. Aeration in higher plants. In: WOOLHOUSE, H. W. (Ed.). **Advances in Botanical Research**. London: Academic Press, 1979. p. 226-332.
- DELUCIA, E. H.; SHENOI, H. D.; NAIDU, S. L.; DAY, T. A. Photosynthetic symmetry of sun and shade leaves of different orientations. **Oecologia**, v. 87, p. 51-57, 1991.
- EHLERINGER, J. R. WERK, K. S. Modifications of solar radiation absorption patterns and implications for carbon gain at the leaf level. In: GIVNISH, T. J. **On the economy of plant form and function**. Cambridge: Cambridge University Press, 1986. p. 57-82.
- ESAU, K. **Anatomia de Plantas com Sementes**. São Paulo: Edgard Blücher, 1974. Cap. 19.
- EVANS, J. R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist**, v. 143, p. 93-104, 1999.
- FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1992.
- FEDER, N.; O'BRIEN, T. P. Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 55, n. 1, p. 123-142, 1968.
- GELLER, G. N.; SMITH, W. K. Influence of leaf size, orientation, and arrangement on temperature and transpiration in three high elevation, large-leaved herbs. **Oecologia**, v. 53, p. 227-234, 1982.
- JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. New York: Mc Graw Hill Book, 1940.
- KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica: Editora da Universidade Rural, 1997. p. 111-118.
- LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. São Carlos: RiMa, 2000. p. 410-419.
- LEWIS, M. C. The physiological significance of variation in leaf structure. Oxford, **Science Progress**, v. 60, p. 25-51, 1972.
- LORENZI, H. **Plantas Daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas**. 3ªed. Nova Odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora LTDA, 2000. p. 607.

- LORENZI, H.; SOUZA, H. M. de. **Plantas Ornamentais no Brasil: arbustivas, herbáceas e trepadeiras**. 2ª ed. Nova Odessa: Plantarum LTDA, 1999. p. 108, 689 e 720.
- MANTOVANI, A. Orientação foliar em aráceas epifíticas: efeito sobre os balanços hídrico e térmico das folhas. **Leandra**, Rio de Janeiro, v. 15, p. 91-103, 2000.
- MOSS, D. N. Optimum lighting of leaves. **Crop Science**, v. 4, p. 131-136, 1964.
- MOTT, K. A.; GIBSON, A. C.; O'LEARY, J. W. The adaptive significance of amphistomatic leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 5, p. 455-460, 1982.
- MOTT, K. A.; MICHAELSON, O. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). **American Journal of Botany**, v. 78, n. 1, p. 76-79, 1991.
- MYERS, D. A.; JORDAN, D. N.; VOGELMANN, T. C. Inclination of sun and shade leaves influences chloroplast light harvesting and utilization. **Physiologia Plantarum**, v. 99, p. 395-404, 1997.
- NOBEL, P. S. Form and orientation in relation to PAR interception by cacti and agaves. In: GIVNISH, T. J. **On the economy of plant form and function**, Cambridge: Cambridge University Press, 1986. p. 83-103.
- PARKHURST, D. F. The adaptive significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **Journal of Ecology**, v. 66, p. 367-383, 1978.
- POULSON, M. E.; DELUCIA, E. H. Photosynthetic and structural acclimation to light direction in vertical leaves of *Silphium terebinthinaceum*. **Oecologia**, v. 95, p. 393-400, 1993.
- RETTZ, R. **Tifáceas**. Itajaí: Herbário "Barbosa Rodrigues", 1984. p. 03-12.
- ROWLATT, U.; MORSHEAD, H. Architecture of the leaf of the greater reed mace, *Typha latifolia* L. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 110, p. 161-170, 1992.
- RUDALL, P. **Anatomy of the Monocotyledons**. Oxford: Clarendon Press, 1995. v. 8: Iridaceae.
- SASS, J. E. Botanical microtechnique. In: KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica: Editora da Universidade Rural, 1997. p. 60.

- SMITH, M.; ULLBERG, D. Effect of leaf angle and orientation on photosynthesis and water relations in *Silphium terebinthinaceum*. **American Journal of Botany**, v. 76, n. 12, p. 1714-1719, 1989.
- SMITH, W. K.; BELL, D. T.; SHEPHERD, K. A. Associations between leaf structure, orientation and sunlight exposure in five Western Australian communities. **American Journal of Botany**, v. 85 n. 1, p. 56-63, 1998.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**, 3. ed. São Paulo: Artmed, 2004. Cap. 9.
- TOMLINSON, P. B. **Anatomy of the Monocotyledons**. Oxford: Oxford University Press, 1967. v. 3: Commelinales – Zingiberales. p. 341-359.
- VOGELMANN, T.C. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. **Plant, Cell and Environment**, v.16, p. 65-72, 1993.
- WILLIAMS, W. T.; BARBER, D. A. The functional significance of arenchyma in plants. In: **Symposium of the Society of Experimental Biology**, 15, 1961. p.132-144.