

LETÍCIA LARCHER DE CARVALHO

**ARQUITETURA FOLIAR COMPARATIVA DE *Odontonema strictum* (NEES) O.
KUNTZE (ACANTHACEAE) EM DIFERENTES CONDIÇÕES DE LUMINOSIDADE**

**Monografia apresentada à disciplina
Estágio em Botânica como requisito
parcial à conclusão do Curso de
Ciências Biológicas, Setor de Ciências
Biológicas, Universidade Federal do
Paraná.**

**Orientadora: Profª Dr. Maria Regina
Boeger**

**CURITIBA
2006**

Dedico a todos aqueles que sonharam junto
comigo

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por estar presente nesta minha caminhada. Agradeço aos meus pais pela confiança, pela amizade e pelas oportunidades que me ofereceram. A minhas irmãs por estarem ao meu lado, e a Pablo e Renato por estarem sempre a disposição para assuntos aleatórios. A todos da minha família, que me ensinaram muito (o jeito Larcher e Carvalho de ser).

Agradeço à minha família Alves Valente pelo apoio, carinho e consideração. E em especial a Rafaella, pela amizade, pelas baladas, pela confiança e por ser parte de mim. Agradeço a Juliana Bazzi, pelos dez anos de amizade, que duraram mesmo com a distância que a vida acadêmica nos impõe. Agradeço ao meu amigo e companheiro João (Beeeibi), pelos seis anos de namoro, por compreender meus momentos de ausência e mesmo assim estar sempre ao meu lado.

Agradeço infinitamente à Maria Regina Boeger, minha orientadora, amiga e muitas vezes conselheira nos almoços na sua casa e nas tardes de conversa. Agradeço principalmente pela confiança, pelas oportunidades e por me ensinar muito mais do que botânica. Agradeço ao Walter Boeger, pelas sugestões válidas neste trabalho e em tantos outros aspectos. Aos meus colegas de laboratório pela convivência. Em especial a Renata, por, mesmo distante, ser tão presente na minha vida acadêmica.

Agradeço a todos os meus amigos do grupo Abraço Negro, que tantas vezes dividiram suas alegrias comigo. Agradeço aos meus colegas de faculdade que tornaram esses quatro anos os melhores da minha vida. Alessandra, Ju Fabris e o Quinteto Fantástico do Elevador por dividirem comigo muitos momentos de alegria. E em especial a Maria Wilhelmina (Lua), por ser minha amiga, companheira de laboratório e de atividades gastronômicas. E a Anelis e Maria Augusta (Tuca) pelas compras e bagunças, e em especial pela amizade, que eu espero que dure para a vida toda.

À todos que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho, meu MUITO OBRIGADA.

“Já sei olhar o rio por onde a vida passa
Sem me precipitar e nem perder a hora
Escuto o silêncio que há em mim e basta
Outro tempo começou pra mim agora.”

Ana Carolina e Totonho Villeroy

SUMÁRIO

| | |
|---------------------------|------|
| LISTA DE ILUSTRAÇÕES..... | vi |
| RESUMO..... | vii |
| ABSTRACT..... | viii |
| 1 INTRODUÇÃO..... | 1 |
| 2 MATERIAL E MÉTODOS..... | 3 |
| 3 RESULTADOS..... | 5 |
| 4 DISCUSSÃO..... | 9 |
| REFERÊNCIAS..... | 13 |

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

- FIGURA 1 – ASPECTO GERAL DOS INDIVÍDUOS DE *Odontonema strictum*, NA CONDIÇÃO DE ALTA (A) E BAIXA (B) LUMINOSIDADE.....5
- FIGURA 2 – RAMOS DE *Odontonema strictum* DOS INTERNÓS DAS PLANTAS DE SOL (A) E DE SOMBRA (B). BARRA = 5 CM..... 6
- FIGURA 3 – SECÇÕES TRANSVERSAIS DO PECÍOLO DE *Odontonema strictum*. A – BRANCO: PARÊNQUIMA, PONTILHADO: FLOEMA, HACHURADO: XILEMA, XADREZ: COLENQUIMA. BARRA = 800 μ M; B – DETALHE DE UMA DAS PROJEÇÕES LATERAIS DO PECÍOLO, SETA INDICA CISTÓLITOS EM POSIÇÃO LONGITUDINAL. BARRA = 200 μ M.....7
- TABELA 1 – VALORES MÉDIOS, RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO E TAXAS DE INCREMENTO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE *Odontonema strictum* EM DUAS CONDIÇÕES DE LUMINOSIDADE (SOL E SOMBRA), N=60. LETRAS DIFERENTES PARA A MESMA VARIÁVEL REPRESENTAM VALORES ESTATISTICAMENTE DIFERENTES ($p<0,05$).....8

RESUMO

A capacidade da planta de interceptar a luz é influenciada pela arquitetura foliar, expressa entre outras características, pela orientação e filotaxia. Este trabalho investigou a arquitetura foliar de *Odontonema strictum* (Nees) O. Kuntze (Acanthaceae), comparando os efeitos de duas diferentes condições de luminosidade nas características morfológicas da planta, em especial o ângulo de inserção das folhas. Foram coletados no Jardim Didático do Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná (25°25'S, 49°17'W), em Curitiba, Paraná, Brasil, ramos de 15 indivíduos da condição de alta luminosidade (100% de intensidade luminosa) e 15 indivíduos da condição de baixa luminosidade (10% de intensidade luminosa). Foram analisadas características morfológicas como ângulo da folha, comprimento, diâmetro, massa seca e volume do pecíolo, e área, massa seca, espessura e densidade foliar. Os valores médios de comprimento do internó e comprimento do pecíolo foram maiores na condição de baixa luminosidade, enquanto as demais variáveis apresentaram valores médios maiores e estatisticamente significativos ($p < 0,05$) na condição de alta luminosidade. O ângulo foliar em relação ao eixo da planta foi maior na condição de alta luminosidade, indicando que estas folhas são orientadas horizontalmente. As taxas de incremento das características morfológicas das folhas entre as condições de alta e baixa luminosidade não foram uniformes. Em geral, as variações morfológicas não corresponderam aquelas descritas para as folhas de sol e de sombra. Isto se deve, provavelmente, as condições ambientais como a pluviosidade e disponibilidade de água no solo da área de estudo, que possibilitam as folhas possuírem características morfológicas diferenciadas.

Palavras-chave: *Odontonema*, ângulo foliar, folhas de sol e de sombra.

ABSTRACT

The capacity of a plant to intercept light is influenced by its foliar architecture, which is expressed, among other traits, by foliar orientation and phyllotaxy. This study investigated the foliar architecture of *Odontonema strictum* (Nees) O. Kuntze (Acanthaceae), comparing the effects of two different light conditions on the morphological traits of the plant, specially the angle of insertion of the leaves. Branches of 15 individuals from high light (100% of light intensity) and low light conditions (10% of light intensity) were collected at the Didactic Garden of "Centro Politécnico" at the Universidade Federal do Paraná, in Curitiba, Brazil. Morphological traits, such as foliar angle, length, diameter, dried mass and volume of the petiole, leaf area, dried foliar mass, lamina thickness and foliar density were analyzed. Mean values of the internodes' and petioles' lengths were greater in low light condition while other traits showed statistically greater mean values ($p < 0,05$) in high light condition. The foliar angle in relation to the plant's axis was greater in high light condition, indicating that these leaves are horizontally orientated. The increment rates of the morphological traits of the leaves between high and low light conditions were not regular. In general, the morphological traits did not correspond to those described for sun and shade leaves. This is probably due to environmental conditions such as pluviosity and water availability in the soil of the study area, which enables leaves to have differenced morphological traits.

Key words: *Odontonema*, foliar angle, sun and shade leaves.

1 INTRODUÇÃO

O arranjo espacial das folhas ao redor do eixo caulinar da planta é considerado um fator limitante na distribuição da radiação solar, e por isso tem sido bastante estudado (VALLADARES e BRITES, 2004). A arquitetura foliar, é resultado de vários fatores, incluindo filotaxia, ramificação, comprimento dos pecíolos e internós, tamanho e orientação das folhas. Variações destas características são respostas às condições de crescimento em diferentes condições ambientais que impõem ajustes morfológicos e fisiológicos (PERCY *et al.*, 2005) e, tais variações, podem ocorrer entre indivíduos da mesma espécie e até entre folhas do mesmo indivíduo (GUTSCHICK, 1999).

Dentre os vários aspectos da arquitetura foliar, a orientação das folhas (ângulo foliar) é um dos determinantes no processo de captura de luz e balanço energético da folha (GALVEZ e PEARCY, 2003). A variação do ângulo foliar entre indivíduos da mesma espécie é substancial e influencia diretamente a estrutura da folha (FALSTER e WESTOBY, 2003). Assim, é esperado que folhas menores, mais espessas e com menores ângulos foliares, em relação ao eixo da planta, ocorram em ambientes com mais intensidade luminosa, enquanto que folhas maiores, menos espessas e com maiores ângulos ocorram em locais de menos intensidade luminosa. Entretanto, outros aspectos morfológicos como comprimento e ângulo do pecíolo, assim como o comprimento do interno e a filotaxia são elementos importantes no processo de captura de luz e determinantes na estrutura e arquitetura foliar (WESTOBY, *et al.*, 2002; GÁLVEZ e PEARCY, 2003).

Adicionalmente, o ângulo de inclinação do pecíolo está relacionado com a estrutura necessária para suportar o peso da lâmina e pode ser influenciado pelas condições ambientais. Agentes mecânicos, como a ação do vento, favorecem a diferença de tensão em toda extensão do pecíolo, que aumenta na base e diminui em direção ao ápice (NIKLAS, 1998). Sendo assim, a rigidez da lâmina e do pecíolo pode funcionar como suporte contra a força da gravidade (WESTOBY *et al.*, 2002; FALSTER e WESTOBY, 2003).

A filotaxia é importante na arquitetura foliar, pois o auto-sombreamento causado pelo tipo de arranjo das folhas pode ser minimizado por mudanças

ontogenéticas dos pecíolos e internós, especialmente em plantas de ambientes com baixa disponibilidade de luz.

Com relação à captura de luz, o melhor padrão de filotaxia encontrado é o tipo espiral, com ângulo de divergência próximo de $137,5^\circ$, que é considerado o mais eficiente por maximizar a distância entre as folhas que se sobrepõem no sentido vertical. Para outros padrões de filotaxia como o decussado (oposto-cruzado), apesar de proporcionar uma distribuição das áreas foliares mais equivalente por todo o nó, apresenta a desvantagem do auto-sombreamento considerável que a posição das folhas causa (GÁLVEZ e PEARCY, 2003).

A espécie *Odontonema strictum* pertence à família Acanthaceae e caracteriza-se pelo hábito arbustivo, de porte ereto, com 1 a 2 metros de altura, com folhas simples, ovaladas-alongadas, verde brilhante, espessas, textura áspera, bordos ondulados e venação pinada. Seu crescimento tolera solos ácidos, alcalinos e argilosos (LORENZI e MOREIRA, 1995; DELVALLE e GILMAN, 1999). A espécie é muito utilizada como ornamental, multiplicando-se facilmente por estacas (ZUFFELLATO-RIBAS *et al.*, 2005).

Considerando que esta espécie apresenta filotaxia oposta cruzada (ou decussada) e que este tipo de filotaxia induz condições diferenciadas de luz para as folhas de um mesmo indivíduo, este estudo teve como objetivo comparar a arquitetura foliar de *Odontonema strictum* em duas condições distintas de luminosidade, identificando as variações morfológicas da arquitetura foliar e as implicações destas variações com o processo de captura de luz.

A hipótese a ser testada é que existe diferença nas características morfológicas analisadas entre as folhas de *Odontonema strictum* oriundas das duas diferentes condições de luminosidade. Para espécies cujo valor comercial está na utilização como ornamentais alterações nas características foliares como área foliar, massa seca foliar e espessura do limbo, podem influenciar na quantidade final de produto, e conseqüentemente, na viabilidade econômica e no manejo da cultura.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Indivíduos de *Odontonema strictum* foram coletados durante o mês de janeiro do ano de 2005, no Jardim Didático do Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná (25°25'S, 49°17'W), localizado na região leste do município de Curitiba, no Estado do Paraná, numa altitude de aproximadamente 900 metros. Segundo os dados fornecidos pelo SIMEPAR para o ano de 2005, a temperatura média anual de Curitiba foi de 17,8°C, sendo a maior temperatura média durante o mês de março com 20,7°C e a menor durante o mês de julho, com 13,9°C. A precipitação anual total foi de 1332,7 mm, sendo outubro o mês de maior precipitação média, com 168,1mm e dezembro o de menor precipitação, com 54,0 mm. A intensidade luminosa de cada condição foi estimada utilizando um luxímetro digital Chauvin Arnoux Modelo CA810 (Paris, França), com medições de intensidade luminosa durante três dias consecutivos, ao meio-dia, durante o período de coleta.

Ramos de 15 indivíduos de ambiente de alta luminosidade e 15 indivíduos de ambiente de baixa luminosidade foram coletados com auxílio de uma tesoura de poda. Foram selecionadas quatro folhas de cada indivíduo, entre os 3° e 4° nós no sentido ápice-base, para cada condição de luz. No local da coleta, o comprimento do internó foi mensurado com uma régua milimetrada, enquanto que o diâmetro, o comprimento do pecíolo e a espessura do limbo nas regiões intercostais das folhas foram mensurados com auxílio de paquímetro digital.

Imediatamente após a coleta, o ângulo do pecíolo em relação ao eixo da planta foi mensurado com o auxílio de um transferidor. O volume do pecíolo foi estimado a partir da fórmula $VP = \pi.(d/2)^2.h$ sendo d = diâmetro do pecíolo e h = comprimento do pecíolo.

Duas folhas de cada indivíduo foram fixadas em FAA 70 (etanol 70%, formaldeído e ácido acético 18:1:1 v/v) e armazenados em álcool 70° (JOHANSEN, 1940). As demais folhas foram prensadas em papel jornal e desidratadas em estufa a 50°C, até atingirem peso constante para estimar as respectivas massas secas foliares assim como a massa seca dos pecíolos. Das folhas secas, a área foliar foi mensurada com o auxílio do programa SIGMASCAN-PRO Versão 5.0 (SPS Inc., Chicago, IL, USA, 1995), através de imagem digitalizada em scanner de mesa acoplado ao computador. A partir dos dados de espessura do limbo, massa seca e

área foliar foi estimada a densidade foliar ($DF \text{ mg.mm}^{-3}$), onde $DF = \text{massa seca (mg)} / \text{área foliar (mm}^2) \times 1 / \text{espessura da folha (mm)}$.

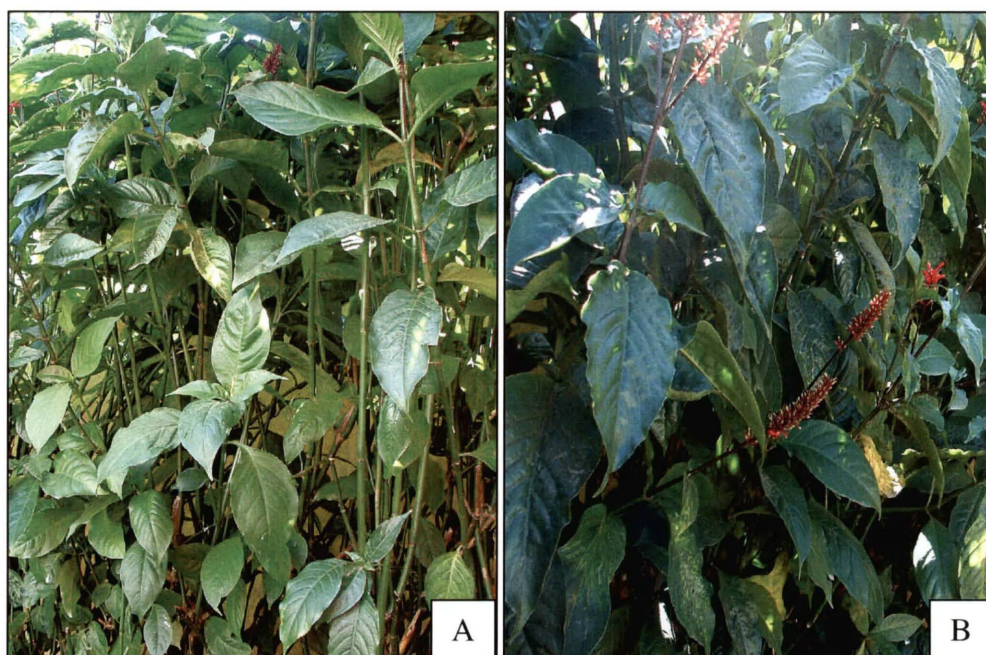
Para a mensuração da área dos tecidos mecânicos foram realizadas secções transversais das bases dos pecíolos com auxílio de lâmina de barbear. As secções foram clarificadas, coradas com azul de toluidina a 0,5%, montadas entre lâmina e lamínula e posteriormente vedadas com esmalte de unha incolor (DOP e GAUTIÉ, 1928). A área de tecidos mecânicos foi estimada através de desenhos esquemáticos como o auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico. Os desenhos foram digitalizados em "scanner" de mesa acoplado ao computador. A área foi calculada pelo programa SIGMASCAN-PRO Versão 5.0 (SPS Inc., Chicago, IL, USA, 1995). A porcentagem de tecidos mecânicos do pecíolo (PTM) foi calculada entre a razão da área total do pecíolo e a área dos tecidos de sustentação ($PTM = AP/ATS$). Para todas as variáveis foi calculada a razão de incremento entre as duas condições de luminosidade.

Para todas as variáveis foram calculadas as médias, respectivos desvios-padrão, assim como os coeficientes de variação e razão de incremento (RI) que corresponde a razão entre os valores das variáveis das condições de sol e sombra. As características das plantas das duas diferentes condições foram comparadas através do teste t, com auxílio do *software* STATISTICA versão 6.0 (StatSoft, Inc., Tulsa, OK, USA 1998), com um nível de significância de 5%.

3 RESULTADOS

Todas as variáveis analisadas apresentaram valores médios que diferiram estatisticamente ($p < 0,05$) entre as duas diferentes condições de luminosidade. A análise intra-amostra verificou que os valores são homogêneos entre si, e possuem uma distribuição normal. A condição de baixa luminosidade (sombra) representou 10% da intensidade luminosa da condição de alta luminosidade (100%, sol), como pode ser observado na Figura 1.

FIGURA 1 – ASPECTO GERAL DOS INDIVÍDUOS DE *Odontonema strictum*, NA CONDIÇÃO DE ALTA (A) E BAIXA (B) LUMINOSIDADE.

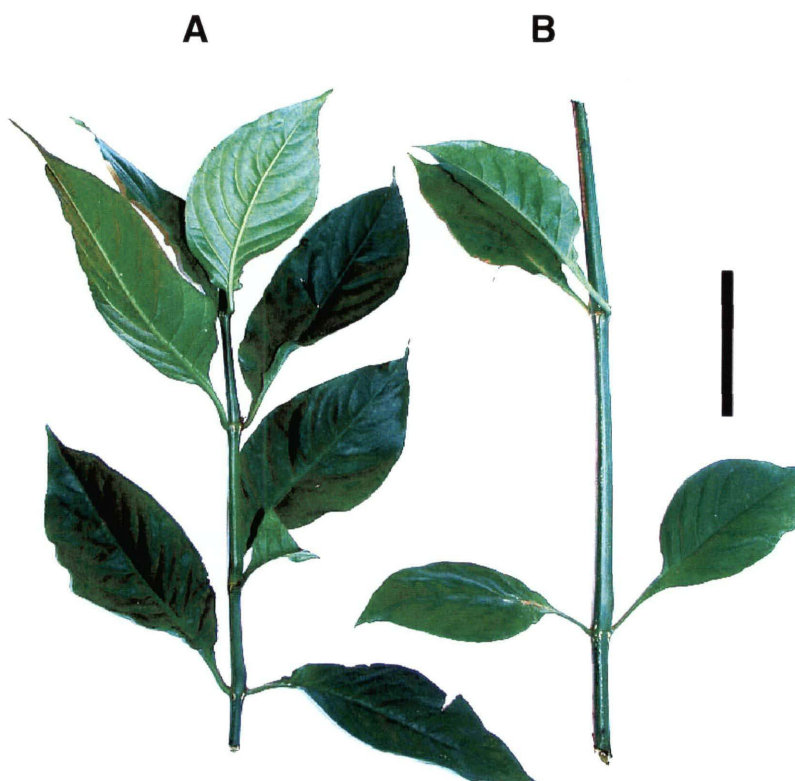


Os valores médios de comprimento do internó e comprimento do pecíolo foram maiores na condição de sombra (Figura 2), enquanto que todas as outras variáveis apresentaram valores médios maiores na condição de sol.

As razões de incremento das variáveis foliares entre as condições de sol e sombra não foram uniformes. Algumas características por serem dependentes entre si, como diâmetro, massa seca e volume do pecíolo, apresentaram incrementos proporcionais, como esperado (Tabela 1). Entretanto, o comprimento do pecíolo que

foi maior na condição de sombra é inversamente proporcional ao seu diâmetro, que foi maior na condição de sol.

FIGURA 2 – RAMOS DE *Odontonema strictum* DOS INTERNÓS DAS PLANTAS DE SOL (A) E DE SOMBRA (B). BARRA = 5 CM



A razão de incremento dos tecidos mecânicos foi muito pequena (7%), apesar de significativamente diferente, e não acompanhou a razão de incremento do volume do pecíolo, que foi de 57% (Tabela 1). Este resultado não era o esperado, uma vez que o incremento do volume é proporcional ao incremento da área foliar na condição de sol. Assim, era de se esperar que houvesse mais investimento em material estrutural no pecíolo para sustentar a maior área foliar e conseqüentemente a maior massa.

O tecido mecânico encontrado no pecíolo de *O. strictum* é representado principalmente por colênquima subepidérmico. Pouco tecido de sustentação com paredes secundárias espessas como fibras ocorrem e se limitam aos feixes vasculares (Figura 3).

Os valores médios de área foliar foram maiores nas folhas de sol, assim como a massa, espessura e a densidade foliar. As razões de incremento não foram uniformes, apesar destas características serem relacionadas entre si, como esperado, principalmente em relação à massa foliar que aumentou cerca de 147%, quando comparadas folhas de sol com as folhas de sombra.

A densidade foliar, que representa a relação entre massa seca, área foliar e espessura da folha, foi maior nas folhas de sol e a razão de incremento parece ter sido principalmente influenciada pela massa seca.

FIGURA 3 - SECÇÕES TRANSVERSAIS DO PECÍOLO DE *Odontonema strictum*. A – BRANCO: PARÊNQUIMA, PONTILHADO: FLOEMA, HACHURADO: XILEMA, XADREZ: COLENQUIMA. BARRA = 800 μ M; B – DETALHE DE UMA DAS PROJEÇÕES LATERAIS DO PECÍOLO, SETA INDICA CISTÓLITOS EM POSIÇÃO LONGITUDINAL. BARRA = 200 μ M.

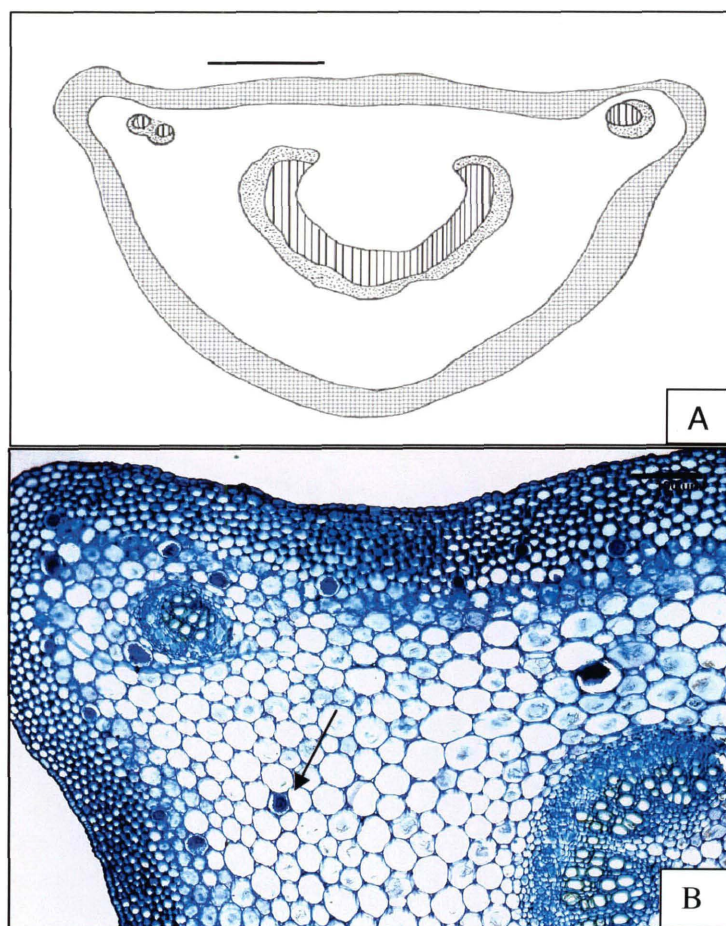


TABELA 1 – VALORES MÉDIOS (E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO) E RAZÃO DE INCREMENTO DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS DE *Odontonema strictum* EM DUAS CONDIÇÕES DE LUMINOSIDADE (SOL E SOMBRA), N=60. MÉDIAS SEGUIDAS PELA MESMA LETRA, EM LINHA, NÃO DIFEREM SIGNIFICATIVAMENTE ENTRE SI AO NÍVEL DE 5% DE SIGNIFICÂNCIA.

| | SOL | SOMBRA | Razão de Incremento |
|---|-----------------|-----------------|---------------------|
| Ângulo do pecíolo (°) | 62,7 (15,98) a | 38,8 (15,27) b | 1,61 |
| Comprimento do internó (cm) | 5,7 (1,4) b | 13,7 (4,0) a | 0,41 |
| Comprimento do pecíolo (mm) | 11,9 (5,74) b | 14,3 (6,07) a | 0,83 |
| Diâmetro do pecíolo (mm) | 4,9 (0,47) a | 3,48 (0,71) b | 1,40 |
| Massa seca do pecíolo (mg) | 58 (18) a | 34 (18) b | 1,70 |
| Volume do pecíolo (mm ³) | 213,7 (103,5) a | 135,7(76,10) b | 1,57 |
| PTM do pecíolo (%) | 48,7 (4,53) a | 45,24 (4,22) b | 1,07 |
| Área foliar (cm ²) | 83,6 (14,07) a | 65,5 (26,33) b | 1,27 |
| Massa seca foliar (g) | 1,09 (0,20) a | 0,44 (0,21) b | 2,47 |
| Espessura do limbo (mm) | 0,33 (0,04) a | 0,25 (0,04) b | 1,32 |
| Densidade foliar (mg.mm ⁻³) | 0,406 (0,061) a | 0,293 (0,067) b | 1,38 |

4 DISCUSSÃO

As variações morfológicas apresentadas por esta espécie não correspondem àquelas encontradas em outros estudos (MEDRI e LLERAS, 1979; MARQUES *et al.*, 1999; KLINCH, 2000), que tratam de folhas desenvolvidas sob diferentes condições de luminosidade. As características físicas da área, como pluviosidade e temperatura média parecem estar diminuindo o stress causado pela alta luminosidade, possibilitando que as folhas de sol sustentem áreas foliares maiores e sejam mais horizontais. As folhas de sombra possuem adaptações para ambientes de baixa luminosidade, como alongamento do internó e do pecíolo, e a posição mais vertical parece ser uma estratégia para diminuir o auto-sombreamento decorrente do padrão de filotaxia.

A capacidade fotossintética de uma planta pode ser severamente reduzida quando exposta a níveis de radiação que excedam os requeridos para saturar a fotossíntese. Este fenômeno, chamado de fotoinibição, é um conjunto complexo de processos moleculares, definidos como a inibição da fotossíntese por luz em excesso (TAIZ e ZEIGER, 2004). Estudos mostram que as folhas de sol adquirem uma posição mais vertical como uma forma de proteção a fotoinibição, reduzindo a interceptação da luz solar direta (SMITH *et al.* 1997; PEARCY *et al.* 2005), diferente do encontrado neste estudo. As folhas de sol apresentaram um ângulo de inclinação em relação ao eixo maior do que as folhas de sombra, indicando que as folhas de sol são mais horizontalmente orientadas.

Smith e colaboradores (1998) demonstraram que outros fatores, como a umidade local, interferem na relação entre a incidência de luz solar e a inclinação da folha. Ao estudar as associações entre a estrutura e orientação foliar e a exposição à luz solar em cinco comunidades do oeste da Austrália, estes autores verificaram que a condição hídrica tem grande influência sobre variações na morfologia foliar e é tão importante quanto à luminosidade. Afirmam, ainda, que as folhas das plantas que se desenvolvem em ambientes de alta luminosidade e baixo stress hídrico (precipitação anual maior que 10 cm) possuem folhas horizontalmente orientadas, com lâminas largas e relação espessura/largura menor que 0,1.

Estas características também são observadas em folhas que se desenvolvem em baixa luminosidade, pois a alta pluviosidade do ambiente tende a minimizar os

efeitos causados pela diferença de intensidade luminosa, possibilitando que as plantas mantenham o padrão de folhas largas. Assim, pode-se dizer que a alta precipitação anual encontrada na área de estudo, permite que as plantas, mesmo sob alta luminosidade, possuam folhas mais largas e com ângulos maiores (mais horizontais).

Apesar da maior parte da luz ser interceptada pela superfície superior da folha, a fração de luz interceptada pela superfície inferior aumenta juntamente com o aumento da inclinação do ângulo da folha com relação ao solo (NIINEMENTS e FLECK, 2002), sendo assim, pode-se sugerir que nas folhas de sol, a superfície inferior da folha tem menor participação na interceptação de luz do que nas folhas de sombra, que são mais verticalmente orientadas, com relação ao solo.

Sob alta luminosidade, as folhas tendem a horizontalidade e com pecíolos e internos menores, pois um eventual auto-sombreamento proporciona uma fotoproteção estrutural, minimizando os potenciais danos causados pela fotoinibição (PEARCY *et al.*, 2005). Porém, o padrão de filotaxia decussado acaba gerando um auto-sombreamento significativo pela posição das folhas no ramo. Nas folhas de ambientes de baixa luminosidade, uma estratégia para reduzir este auto-sombreamento pode ser o alongamento do internó (GÁLVEZ e PEARCY, 2003). Além das folhas de sombra possuírem folhas mais verticalmente orientadas e pecíolos mais alongados do que as folhas de sol, o alongamento do internó aumenta a distância entre as folhas, diminuindo a possibilidade do auto-sombreamento.

As variações na arquitetura foliar entre as duas condições de luminosidade refletem a importância da luz no crescimento e desenvolvimento das folhas. Entretanto, os resultados obtidos na maioria dos estudos sobre morfologia foliar sob ação de diferentes intensidades luminosa (NOBEL, 1976; MEDRI e LLERAS, 1979; MARQUES *et al.*, 1999; KLINCH, 2000), afirmam que os maiores valores de área foliar e os menores valores de massa seca e espessura podem ser encontrados em folhas de áreas sombreadas. As áreas foliares menores encontradas por esses autores em plantas de condição de alta luminosidade estavam relacionadas com o stress hídrico provocado pelo calor e luz intensa, entre outros fatores. O maior benefício de folhas pequenas é a habilidade para dissipar o calor rapidamente por convecção, por isso folhas pequenas não aquecem com a temperatura elevada do ar (FALSTER e WESTOBY, 2003). Em contrapartida, alguns estudos identificaram

que os maiores valores de área foliar podem estar relacionados com as condições intermediárias de luz (VOLTAN *et al.*, 1992).

A área foliar total da planta determinará a quantidade de luz que a planta pode interceptar a qualquer instante. Porém, para este potencial ser alcançado, a planta deve investir em aparelho fotossintético suficiente por unidade de área foliar para transformar essa energia (MEZIANE e SHIPLEY, 1999). Essa quantidade de tecido fotossintético por unidade de área foliar vai depender da concentração de enzimas e pigmentos fotossintéticos por unidade de biomassa no mesofilo, e também da espessura do mesofilo (NIINEMENTS e TENHUNEN, 1997). Os valores médios de espessura do limbo 32% maiores encontrados nas folhas de sol podem estar relacionados com o aumento da espessura dos tecidos foliares, em virtude desse incremento no maquinário fotossintético.

Enquanto a área das folhas de sol apresentou um aumento médio de 27,6% em relação às folhas de sombra, os valores médios de massa seca foram cerca de 147,7% maiores nas folhas de sol. O acréscimo na massa seca das folhas pode estar relacionado com o aumento da lignificação das células decorrente da alta luminosidade, pois a biossíntese de lignina e a produção de cutina são diretamente dependentes da intensidade luminosa (RÔÇAS *et al.*, 1997; MARQUES *et al.*, 1999). Outro fator de incremento na massa seca foliar é o aumento da densidade de venação que pode ocorrer nas folhas de condições de sol (DICKISON, 2000).

Folhas de sol apresentaram os valores médios de densidade foliar cerca de 32,9% maiores do que as folhas de sombra. A densidade foliar é a razão entre espessura do limbo, área foliar e massa seca do limbo e estas variáveis foram diretamente proporcionais e maiores 32%, 27% e 147% respectivamente nas folhas da condição de sol. A maior densidade foliar pode ser ocasionada por diversos fatores, incluindo a composição química e anatomia das folhas (MARQUES *et al.*, 1999). Em condições de luz intensa, pode ocorrer um aumento significativo na espessura do parênquima paliçádico (RÔÇAS *et al.*, 1997), incrementos na cutícula e camada epidérmica, assim como aumento no número de camadas de tecidos ou de espaços intercelulares (EVANS, 1992; MARQUES *et al.*, 1999; KLINCH, 2000), o que resulta numa densidade foliar maior. Porém, a massa foliar que teve uma razão de incremento muito grande (147%) parece estar influenciando significativamente na densidade das folhas de sol.

O pecíolo tem entre suas funções a sustentação e orientação da folha. A organização anatômica e a disposição dos tecidos no pecíolo se relacionam intimamente com a área e massa foliar (PEARCY e YANG, 1998). As folhas de sol apresentaram maiores valores de área, massa seca e espessura foliar do que as folhas de sombra, o que poderia ser compensado com um aumento no volume do pecíolo e na porcentagem de tecidos mecânicos em busca de maior sustentação da folha.

Observa-se uma correlação entre ângulo de inclinação da folha e o comprimento do pecíolo. As folhas de sol têm o pecíolo com maior inclinação, porém com menor comprimento. Segundo LEEFLANG *et al.* (1998), o aumento da biomassa do pecíolo ocasiona o aumento no comprimento, sendo este necessário para sustentação do peso da folha. Não está claro o que seria o inibidor de alongamento do pecíolo, porém HUBER e WIGGERMAN (1997) constataram que o pecíolo de *Trifolium fragiferum* cessa o seu crescimento quando as folhas alcançam um nível de 30% da luz. Sendo assim, o crescimento do pecíolo pode ser regulado pelo estímulo da luz que atinge o limbo (LEEFLANG *et al.*, 1998) e conseqüentemente, dependente do ângulo de inclinação da folha. Em contrapartida, os mesmos autores assumem valores médios de comprimento de pecíolo menores para as plantas de baixa intensidade luminosa, o que não foi observado neste estudo. Segundo LEEFLANG *et al.* (1998), a impossibilidade de alcançar uma posição de melhor luminosidade quando em condição de baixa luz e, conseqüente limitação dos carboidratos, podem ter limitado o alongamento do pecíolo destas plantas.

Concluindo, as condições de luminosidade afetam diretamente características morfológicas foliares, porém o stress causado pela alta luminosidade parece estar sendo diminuído pelas características físicas da área, como pluviosidade e temperatura média favoráveis ao desenvolvimento das folhas, possibilitando que as folhas das plantas de sol assumam uma posição mais horizontal e sustentem áreas foliares maiores. Já as folhas de sombra, apresentam adaptações, como alongamento do internó e do pecíolo, que remetem a um ambiente de sombra. Enquanto que a posição vertical das folhas parece ser uma estratégia para diminuir o auto-sombreamento decorrente do padrão de decussado das folhas.

REFERÊNCIAS

- DELVALLE, T.; GILMAN, E. F. *Odontonema strictum*. University of Florida, 1999. Disponível em <hort.ifas.ufl.edu/shrubs/ODOSTRA.PDF>, acessado em 10 de agosto de 2005.
- DICKISON, W. C. **Integrative Plant Anatomy**. San Diego: Harcourt Academic Press, 2000. 533 p.
- DOP, P.; GAUTIÉ, A. **Manual of Technique Botanique**. Paris: J. Lamarre, 1928.
- EVANS, J. R. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist**, Cambridge, v.143, p. 93-104, 1999.
- FALSTER, D. S.; WESTOBY, M. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, Cambridge, v.158, p. 509-525, 2003.
- FEDER, N.; O'BRIEN, T. P. Plant: microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany**, Columbus, v.55, p. 123-142, 1968.
- GÁLVEZ, D.; PEARCY, R. W. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. **Oecologia**, Berlim, v.135, p. 22-29, 2003.
- GUTSCHICK, V. P. Reserch reviews: biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. **New Phytologist**, Cambridge, v.143, p. 3-18, 1999.
- JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book Company Inc., 1940. 523 p.
- KLINCH, M. G. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. **Environmental and Experimental Botany**, Amsterdam, v.44, p. 171-183, 2000.
- LEEFLANG, L.; DURING, H. K.; WEGER, M. J. A. The role of petioles in light acquisition by *Hydrocotyle vulgaris* L. in vertical light gradient. **Oecologia**, Berlim, v.117, p. 235-238, 1998.
- LORENZI, H.; MOREIRA, H. **Plantas Ornamentais do Brasil**. Campinas: Plantarum, 1995. 720p.
- MARQUES, A. R.; GARCIA, Q. S.; FERNANDES, G. W. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim Botânico da Universidade São Paulo**, São Paulo, v.18, p. 21-27, 1999.

MEDRI, M. E.; LLERAS, E. Anatomia foliar e ecofisiologia de *Bertholletia excelsa* Humb. & Benpl. (Castanha-do-Pará) – Lecythidaceae. **Acta Amazônica**, Manaus, v. 9, p. 15-23, 1979.

NIINEMENTS, U.; FLECK, S. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. **Oecologia**, Berlim, v.132, p. 21-33, 2002.

NIINEMENTS, U.; TENHUNEN, J. D. A model separating leaf structural and physiological effects on carbon gain along light gradients for the shade-tolerance species *Acer sccharum*. **Plant, Cell and Environment**, Oxford, v.20, p. 845-866, 1997.

NIKLAS, K. J., Research review: A mechanical perspective on foliage leaf form and function. **New Phytologist**, Cambridge, v.143, p. 19-31, 1998.

NOBEL, P. A photosynthesis rate of sun versus shade leaves of *Hyptis emory* Torr. **Physiologia Plantarum**, Sweden, v. 58, p. 218-223, 1976.

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

PEARCY, R. W.; MURAOKA, H.; VALLADARES, F. Research review: Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a tree-dimensional simulation model. **New Phytologist**, Cambridge, v.166, p. 791-800, 2005.

PEARCY, R. W.; YANG, W. The functional morphology of light capture and carbon gain in the Redwood forest understorey plant *Adenocaulon bicolor* Hook. **Functional Ecology**, Oxford, v.12, p. 543-552, 1998.

SMITH, W. K.; VOGELMANN, T. C.; DELUCIA, E. H.; BELL, D. T. SHEPHERD, K. A. Leaf form and photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **Bioscience**, Washington, v.47, p. 785-793, 1997.

SMITH, W. K.; BELL, T. D.; SHEPHERD, K. A. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five Western Australian communities. **American Journal of Botany**, St. Louis, v. 85, p. 56-63. 1998.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia Vegetal**. 3ª ed. Porto Alegre: Artmed, 2004. 719 p.

VALLADARES, F., BRITES, D. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? **Plant Ecology**, [S.I.], v.174, p. 11-17, 2004.

VOLTAN, R. B. Q.; FAHL J. I.; CARELLI, M. L. C. Variações na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, Campinas, v.4, p. 99-105, 1992.

WESTOBY, M. FALSTER, D. S.; MOLES, A. T.; VESK, P. A.; WRIGHT, I. J. Plant Ecological Strategies: Some leading Dimensions of Variation between species. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto (California), v.33, p. 125-159, 2002.

ZUFFELLATO-RIBAS, C. K.; BOEGER, M. R. T.; BONA, C.; PAES, E. G. B.; PIMENTA, A. C.; MASUDA, E. T. Enraizamento e morfoanatomia de estacas caulinares de *Odontonema strictum* (Ness) O. Kunze. **Revista Brasileira de Horticultura Ornamental**, Campinas, v. 11, p- 57-61, 2005.