

**SIKANDRA-LIS FONSECA PAULINELLI GARCIA**

**ARQUITETURA FOLIAR DE *Impatiens walleriana* Hook. f.  
(BALSAMINACEAE) EM CONDIÇÕES DE BAIXA 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: Prof<sup>a</sup> Dra. Maria  
Regina Torres Boeger**

**CURITIBA**

**2007**

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, por habitar meu coração, ajudando-me a seguir em frente.

Agradeço aos meus pais, Alberto e Vera, pela confiança e amizade dedicadas. Às grandes oportunidades da minha vida devo a eles pelos incentivos e financiamentos e a grande participação em exatamente TUDO. Ao meu irmãozinho, que sempre coloquei para trabalhar nos momentos mais difíceis da minha jornada. E à minha metade, minha melhor amiga e companheira, minha irmã, do ventre à eternidade. Ninguém pode ser tão cúmplice quanto nós. Aos meus avós, tios e tias que sempre acreditaram e confiaram que minhas escolhas me guiariam corretamente. Sem esquecer da “tia” Cleusa.

Agradeço ao meu amor, Alex, que esteve sempre me acompanhando, permitindo meus sonhos e delírios e encarando as mais estranhas situações; e a sua família que também mora no meu coração.

Agradeço aos amigos que juntos conseguimos manter a amizade verdadeira, mesmo com o afastamento e o pouco tempo disponível para as festas. À Waleska e Jamyle, companheiras desde o início. E a Patrícia, Soraya e Daniele.

Agradeço à Professora Maria Regina Boeger, principalmente pela oportunidade e paciência, e por confiar a mim um trabalho pelo qual tinha um “carinho especial”. E a todos os meus professores do departamento de Botânica que me deram oportunidades para que este caminho fosse trilhado, em especial ao Prof. Olavo Guimarães pela identificação da espécie e por sua experiência compartilhada.

À todos que estiveram presentes na minha jornada e participaram de mais esta vitória.

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE FIGURAS .....</b>	<b>IV</b>
<b>LISTA DE TABELAS .....</b>	<b>V</b>
<b>RESUMO.....</b>	<b>01</b>
<b>ABSTRACT.....</b>	<b>01</b>
<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>03</b>
<b>MATERIAL E MÉTODOS.....</b>	<b>05</b>
<b>RESULTADO E DISCUSSÃO.....</b>	<b>06</b>
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>12</b>

## LISTA DE FIGURAS

FIGURA 1 - *Impatiens walleriana*. ASPECTO GERAL DA PLANTA, EVIDENCIANDO A FILOTAXIA ESPIRALADA NA PORÇÃO SUPERIOR (A) E NA PORÇÃO INFERIOR (B) DO CAULE. DETALHE DO ARRANJO DAS FOLHAS EM VISTA FRONTAL (C). DETALHE DA EPIDERME ABAXIAL, EVIDENCIANDO ESTÔMATOS (SETA). BARRA A, B E C = 4 CM.

FIGURA 2 - REPRESENTAÇÃO GRÁFICA DA DISPOSIÇÃO DAS FOLHAS AO REDOR DO EIXO CAULINAR DOS INDIVÍDUOS 1 (IND1), 2 (IND2), 5 (IND5) E 9 (IND9). BARRA = 2CM.

## LISTA DE TABELAS

TABELA 1-VALORES MÉDIOS E RESPECTIVOS DESVIOS-PADRÃO, ENTRE PARÊNTESES, DAS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS FOLIARES DE *Impatiens walleriana*.

TABELA 2 - TABELA DE CORRELAÇÃO DE PEARSON (VALOR DE R) ENTRE AS CARACTERÍSTICAS MORFOLÓGICAS ANALISADAS. NÚMEROS EM NEGRITO INDICAM QUE OS VALORES SIGNIFICATIVAMENTE DIFERENTES ( $P < 0,05$ ).

## RESUMO

A arquitetura de uma planta, definida como o arranjo de seus componentes no espaço, influencia a capacidade da planta de interceptar a luz solar. Este estudo investigou a arquitetura foliar de *Impatiens walleriana* em condição de baixa luminosidade com o objetivo de avaliar: 1) se existe variação na arquitetura das folhas em distintas posições; 2) quais, entre as características morfológicas analisadas, que influenciam a sobreposição das folhas e, conseqüentemente, no processo de captura de luz. Foram coletados 30 indivíduos sob mesma condição luminosa num fragmento de Floresta Ombrófila Mista, localizado no Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná, (25°25'S e 49°17'W), Curitiba, Paraná. Foram medidas as seguintes características: largura, comprimento, espessura, área foliar, comprimento do pecíolo, densidade estomática, ângulo de inserção foliar e ângulo de divergência. Não foram detectadas diferenças significativas ou correlação entre as características morfológicas analisadas e a posição foliar. A filotaxia espiralada, juntamente com a presença de longos pecíolos e lâmina elíptica são as principais características que minimizam o auto-sombreamento e parecem influenciar no sucesso da espécie na colonização de subosques perturbados, substituindo a vegetação nativa.

**Unitermos:** folhas de sombra, filotaxia espiralada, morfologia foliar

## ABSTRACT

**Leaf architecture of *Impatiens walleriana* Hook. f. (Balsaminaceae) under low light conditions.** The leaf architecture, defined by the arrangement of its components in space, influences the plant capacity to intercept sun light. This study investigated the leaf architecture of *Impatiens walleriana* under low light with the objective to evaluate: 1) if there is variation on the architecture among distinctive position of the leaves 2) which, among the morphological characteristics analyzed, that influence the leaf overlapping and, consequently, the process of light capture. Thirty plants, under the same light condition, were collected in a remnant of “Floresta Ombrófila Mista”, on “Centro Politécnico” at the Federal University of Paraná, (25°25'S e 49°17'W), in Curitiba, Paraná. Morphological traits, such as leaf width, leaf length, lamina thickness, leaf area, petiole length, stomata density, leaf angles and

divergence angles were measured. The data showed no statistical differences or correlations among morphological traits and leaf position. The spiral phyllotaxis, long petioles, and elliptical lamina are the main characteristics that minimize leaf overlapping and appear to be responsible for this species' success on the colonization of disturbed understorey, replacing native vegetation.

**Key words:** Shade leaves, leaf phyllotaxis, leaf morphology

**Título abreviado:** Arquitectura foliar de *Impatiens walleriana*

## INTRODUÇÃO

A arquitetura foliar, definida como o arranjo de seus componentes no espaço (Falster e Westoby, 2003), influencia na capacidade da planta no processo de captura de luz (Valladares e Brites, 2004) e os ajustes/modificações que ocorrem na sua estrutura de acordo com o ambiente em que se encontram são expressos na sua morfologia (DeLucia et al., 1991). Características como comprimento da folha, comprimento do pecíolo, orientação das folhas, filotaxia, área foliar, entre outros, variam de acordo com a disponibilidade de luz (Galvéz e Pearcy, 2003) e são elementos importantes para o ganho de carbono via fotossíntese (Falster e Westoby, 2003). Estas variações podem ocorrer tanto em diferentes indivíduos de uma população, como nas folhas de um único indivíduo (Falster e Westoby, 2003).

Apesar de pouco estudados, os ângulos foliares são elementos importantes para a otimização da captura de luz pela folha. Pode ser tanto o ângulo de divergência, que é o ângulo entre duas folhas sucessivas ao redor do eixo caulinar (Valladares e Brites, 2004; Galvéz e Pearcy, 2003) como o ângulo foliar, que é formado pela folha em relação ao eixo caulinar (Falster e Westoby, 2003).

Baseado nos estudos da série de Fibonacci, vários autores tem demonstrado que um ângulo de divergência de  $137,5^\circ$  permite que inúmeras folhas possam ser arranjadas ao redor do caule, sem uma completa sobreposição (Valladares e Brites, 2004). Este valor, definido como o “golden angle”, é considerado o mais eficiente para minimizar o auto-sombreamento (Falster e Westoby, 2003).

Por outro lado, o ângulo foliar é dependente de outros fatores como a área foliar, espessura da lâmina e o volume do pecíolo e estas características, em conjunto, também influenciam no processo de captura de luz pelas folhas (Johnson et al., 2005).

A filotaxia, que consiste no arranjo das folhas ao redor do caule, associada as demais características foliares é indicada com um dos elementos importantes na otimização na captura de luz (Valladares e Brites, 2004). No entanto, para alguns autores, a extensão em que a filotaxia influencia na captura de luz ainda é pouco entendida devido à grande interação de várias características foliares para compensar a baixa eficiência de alguns tipos de filotaxia (Niklas, 1999).

Em condições limitantes de luz, como o subosque de florestas ombrófilas, é esperado que as plantas maximizem a captura de luz com o menor custo em termos de

investimento e manutenção dos tecidos (Givnish, 1987). Por esta razão, a filotaxia das plantas nestes ambientes é considerada, em termos de pressão seletiva, um elemento favorável a interceptação da luz (Valladares et al., 2002).

Segundo Valladares e Brites (2004), a filotaxia espiralada é mais eficiente na captura de luz, devido a menor sobreposição de folhas. Por outro lado, a filotaxia decussada (oposta cruzada) possui cerca de 45% de eficiência na captura de luz, o que representa maiores custos em termos de ganho de carbono (Gálvez e Pearcy, 2003).

Em ambientes florestais ombrófilos perturbados, a diversidade de espécies invasoras e/ou pioneiras é dependente dos níveis de luminosidade no subosque (Slik, 2000). Assim, a colonização por estas espécies depende da eficiência nas diferentes estratégias de cada espécie em busca de recursos, durante o seu desenvolvimento.

*Impatiens walleriana* Hook f. (Balsaminaceae), conhecida comumente por beijo, beijinho, e maria-sem-vergonha, é uma planta anual, herbácea, originária do sudeste da África e bastante comum na encosta atlântica brasileira, principalmente em subosques de áreas perturbadas, capoeiras e nas margens de fragmentos florestais, além de ser freqüentemente cultivada como ornamental (Lorenzi, 2000). Ao contrário da várias espécies invasoras, que são intolerantes a sombra (Godefroid e Koedam, 2003), *I. walleriana* prefere ambientes sombrios e úmidos e solos ricos em matéria orgânica (Lorenzi, 2000). O sucesso desta espécie na colonização e estabilização em áreas perturbadas deve-se, pelo menos em parte, a floração contínua ao longo do ano e a produção de um grande número de sementes, características estas importantes para a manutenção do estoque de sementes no solo. Os massivos povoamentos desta espécie nos subosques (Borgo e Silva, 2003) competem com a vegetação nativa, impedindo a regeneração natural da floresta (Godefroid e Koedam, 2003).

No entanto, para o desenvolvimento desta espécie em condições de baixa luminosidade, também são encontrados ajustes morfológicos para a captura de luz. Assim, este estudo teve como objetivo avaliar: 1) se existe variação na arquitetura das folhas em distintas posições; 2) quais, entre as características morfológicas analisadas, que influenciam a sobreposição das folhas e, conseqüentemente, no processo de captura de luz.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Local de estudo**

O estudo foi realizado num fragmento de Floresta Ombrófila Mista (Floresta com Araucária), com cerca de 2,5ha, localizado no Centro Politécnico da Universidade Federal do Paraná, região leste do Município de Curitiba, PR (25°25'S e 49°17'W), numa altitude de 900m (Hirai et al., 1998). Segundo os dados fornecidos pelo Instituto Tecnológico SIMEPAR, a temperatura média anual de Curitiba é de 17,8°C, sendo a maior temperatura média durante o mês de fevereiro de 23,1°C e a menor durante o mês de agosto, de 13,2°C. A média anual de umidade relativa do ar é cerca de 85% e precipitação anual total é de 1.175,7mm, sendo março o mês de maior precipitação média, com 165,1mm e agosto o de menor, com 9,0mm, sem deficiência hídrica ao longo do ano. Na área predominam os solos hidromórficos, próximos aos canais de drenagem, e os Cambissolos e Podzólicos ocorrem nas regiões mais drenadas. O relevo é suave ondulado (Neto et al., 2002). A área de estudo possui dois estratos arbóreos bem definidos, com o subosque sombreado. A incidência de luz foi medida com luxímetro digital Chauvin Arnoux, modelo CA 810 (Paris, França) durante o mês de fevereiro, em pleno sol, às 12h, sendo que a intensidade luminosa do sub-bosque onde as plantas foram coletadas foi estimada em 9,4 ( $\pm 0,7$ )%.

### **Metodologia**

Foram coletados 30 indivíduos sob mesma condição de luz. Em campo, a altura das plantas foi medida com uma fita milimetrada. Após, cada indivíduo foi cortado com tesoura de poda, 15cm a 20cm abaixo da folha mais basal e imediatamente colocado em uma caixa de isopor com água para evitar que as folhas murchassem durante o transporte. Para cada indivíduo, as folhas foram medidas a partir da folha mais basal, sendo esta nomeada de folha 1, a próxima folha nomeada de folha 2 e assim por diante, no sentido base-ápice.

Para cada folha foram medidos dois ângulos com transferidor comum. O ângulo da folha em relação ao eixo da planta, nomeado de ângulo foliar e o ângulo de divergência, que é o ângulo formado por duas folhas subseqüentes. Estas medidas foram realizadas no sentido anti-horário.

Mediu-se, ainda, para cada folha o comprimento do pecíolo, o comprimento e largura da lâmina com o auxílio de uma régua milimetrada. A espessura da folhas foi medida com um paquímetro digital.

Para estimar a área foliar, as folhas foram prensadas em papel jornal e desidratadas em estufa a 65°C por 36 horas. Depois de secas, a área foi estimada com o programa SIGMASCAN-PRO Versão 5.0 (SPS Inc., Chicago, IL, USA 1995), através de imagem digitalizada em “scanner” de mesa acoplado ao computador.

A densidade estomática foi estimada utilizando-se a modelagem da epiderme com esmalte incolor da parte mediana do lado direito da face abaxial das folhas secas previamente, em estufa. A contagem de estômatos, situados numa área de 1mm<sup>2</sup>, foi realizada em microscópio fotônico, com câmara clara acoplada, utilizando-se 20 campos, um por folha. As fotomicrografias foram realizadas em microscópio fotônico (Olympus BA 51) com máquina fotográfica acoplada (Canon S55).

Os valores médios e respectivos desvios-padrão foram calculados para todas as variáveis quantitativas. Foi realizada análise de variância de uma via (ANOVA) entre todas as variáveis, através do programa Statistica, versão 6.0 (Statsoft Inc., USA), com nível de 5% de probabilidade. A ANOVA foi efetuada apenas para as cinco folhas mais basais, uma vez que o número de folhas por planta era variável. Com este mesmo programa também foi realizado o Teste de Correlação de Pearson tendo sido considerada alta correlação quando  $-0,6 \geq r \geq 0,6$ .

## **RESULTADOS E DISCUSSÃO**

Não foram observadas variações morfométricas significativas entre as folhas de distintas posições de um mesmo indivíduo, diferentemente do observado para outras espécies em outros estudos (Gálvez e Pearcy, 2003). As variáveis quantitativas analisadas apresentaram valores médios próximos entre as folhas que se encontravam em diferentes posições em torno do eixo caulinar (Tabela 1). As diferenças de ângulo foliar, comprimento do pecíolo, comprimento e largura da folha, além de área foliar (Tabela 1) foram mais evidentes apenas quando se comparou os valores médios das folhas mais basais (posição 1) com os valores médios das folhas mais apicais (posição 10), porém estas diferenças foram pouco conspícuas.

Devido ao número heterogêneo de folhas por planta, a análise de variância foi realizada apenas entre as cinco folhas mais basais e não foram observadas diferenças estatisticamente significantes entre elas, para o conjunto de variáveis estudadas (Tabela 1). A matriz de correlação indicou que as correlações positivas e significantes foram entre o comprimento do pecíolo e a largura da folha, comprimento do pecíolo e a área foliar e largura da folha e área foliar (Tabela 2). Ao contrário do esperado, não ocorreram correlações entre o ângulo foliar e as características morfométricas da folha.

posição foliar	ângulo foliar (°)	ângulo de divergência (°)	comprimento pecíolo (cm)	comprimento folha (cm)	largura folha (cm)	área foliar (cm <sup>2</sup> )	densidade estomática (n.mm <sup>-2</sup> )	n
1	75,5 (±17)a	166,0 (±55)a	2,37 (±0,84)a	6,21 (±2,13)a	3,58 (±0,88)a	11,45 (±6,58)a	169 (±69,78)a	30
2	77,5 (±15)a	180,5 (±45)a	2,15 (±0,73)a	6,09 (±1,50)a	3,57 (±0,91)a	11,40 (±5,96)a	167 (±63,26)a	30
3	70,2 (±15)a	187,0 (±58)a	2,14 (±0,82)a	6,29 (±1,63)a	3,48 (±0,84)a	10,84 (±5,33)a	179 (±65,31)a	30
4	69,2 (±16)a	172,6 (±57)a	1,75 (±0,65)a	6,09 (±1,40)a	3,47 (±0,68)a	10,96 (±4,55)a	176 (±69,07)a	30
5	62,5 (±19)a	181,0 (±46)a	1,64 (±0,76)a	6,18 (±1,24)a	3,40 (±0,64)a	10,52 (±3,86)a	174 (±72,45)a	30
6	57,0 (±18)	178,0 (±50)	1,19 (±0,59)	6,02 (±1,08)	3,34 (±0,60)	9,66 (±2,24)	178 (±64,60)	27
7	58,0 (±17)	181,0 (±57)	1,14 (±0,59)	5,68 (±1,01)	3,11 (±0,52)	8,27 (±2,45)	186 (±69,83)	18
8	64,0 (±16)	186,0 (±48)	1,15 (±0,78)	5,85 (±1,00)	3,05 (±0,47)	8,45 (±2,45)	168 (±41,97)	8
9	68,0 (±11)	190,0 (±35)	1,31 (±0,78)	5,95 (±1,25)	3,15 (±0,61)	7,96 (±2,85)	140 (±54,15)	6
10	56,0 (±11)	198,0 (±54)	1,30 (±0,55)	5,59 (±0,78)	3,00 (±0,35)	7,27 (±2,82)	182 (±71,87)	4

TABELA 1: Valores médios e respectivos desvios-padrão, entre parênteses, das características morfológicas foliares analisadas de *Impatiens walleriana*. As letras iguais na mesma coluna indicam não há diferença significativa entre as cinco folhas mais basais.

Em *I. walleriana* os ângulos foliares variaram de 77,7° a 56,0°, sendo que as folhas mais basais apresentaram os maiores ângulos em relação as folhas apicais. Em florestas ombrófilas, geralmente as folhas das plantas de subosque possuem ângulos foliares próximos a 90°, caracterizando as folhas como horizontais, pois esta posição foliar permite a melhor captura dos raios luminosos que são difusos e inconstantes (Falster e Westoby, 2003).

Os ângulos encontrados poderiam ser explicados em função da maior lâmina foliar das folhas mais basais, uma vez que a espessura não variou (0,6mm) entre as folhas. Entretanto, não houve uma correlação forte entre o ângulo foliar e a área foliar ( $r=0,21$ ,  $p<0,05$ ) ou com o comprimento do pecíolo ( $r=0,24$ ,  $p<0,00$ ), o que poderia dar

suporte a esta hipótese. Isto indica que o ângulo foliar não está sendo influenciado diretamente pelo comprimento do pecíolo e/ou da área foliar.

Estudos com plantas estoloníferas em condições de baixa luminosidade (PAR=15%) mostraram que o crescimento do pecíolo pode ser inibido devido às limitações de recursos como os fotossintatos (Leefflang et al., 1998).

	ângulo foliar	ângulo de divergência	comprimento folha	comprimento pecíolo	largura folha	área foliar	densidade estomática	posição foliar
ângulo foliar (°)	1,00	0,06	<b>0,25</b>	<b>0,42</b>	<b>0,20</b>	<b>0,21</b>	0,05	<b>0,34</b>
ângulo de divergência (°)	0,06	1,00	<b>0,15</b>	0,03	0,06	0,10	-0,09	<b>0,07</b>
comprimento do pecíolo (cm)			1,00	<b>0,60</b>	<b>0,81</b>	<b>0,87</b>	-0,13	0,089
comprimento folha (cm)				1,00	<b>0,70</b>	<b>0,68</b>	-0,10	<b>0,49</b>
largura folha (cm)					1,00	<b>0,90</b>	-0,11	<b>0,21</b>
área foliar (cm <sup>2</sup> )						1,00	<b>-0,21</b>	<b>0,22</b>
densidade estomática (n.mm <sup>-2</sup> )							1,00	<b>0,00</b>

TABELA 2: Tabela de correlação de Pearson (valor de r) entre as características morfológicas analisadas. Números em negrito indicam correlações estatisticamente significativas ( $p < 0,05$ ).

O ângulo de divergência variou entre 166° a 190° (Tabela 1) entre as folhas. Estes valores estão distantes cerca de 28° a 52° do “golden angle”, considerado o melhor ângulo de divergência para diminuir o auto-sombreamento foliar (Valladares e Brites, 2004). Os valores médios do ângulo de divergência obtidos neste estudo indicam certa sobreposição das folhas. No entanto, quando os ângulos de divergência são projetados graficamente (Figura 1) considerando apenas os valores absolutos por planta, observa-se que a sobreposição das folhas é pequena. Isto indica que os valores médios não representam a distribuição espacial das folhas ao redor do caule.

Apesar das correlações do ângulo de divergência com as demais variáveis não serem suficientemente fortes, a figura 1 evidencia a importância do comprimento do pecíolo, da forma elíptica e da área foliar na distribuição espacial das folhas. Provavelmente, o auto-sombreamento das folhas é minimizado pela combinação destas características. A forma elíptica é uma das formas mais efetivas para evitar a

sobreposição das lâminas, pois a sobreposição foliar implica num gasto extra de energia via respiração para as folhas de sombra e uma fonte potencial de abrasão (Givnish, 1984).

Em ambientes sombrios, o incremento da superfície foliar permite melhor captação da luz difusa e, quanto mais basais são as folhas, maior será área foliar, pois a disponibilidade de luz é menor (Voltan et al., 1992; Tucic et al., 1998). Contrariamente, as folhas mais basais, neste estudo, apresentaram uma pequena variação na área foliar, o que indica que não há diferenças marcantes na disponibilidade de luz para estas folhas. Isto se deve, provavelmente, a filotaxia espiralada (que minimiza o auto-sombreamento), a baixa estatura das plantas ( $65\pm 0,09\text{cm}$ ) e a proximidade das folhas, no sentido vertical (Figuras 2A e 2B). Adicionalmente, as folhas mais apicais apresentam menor área foliar por se tratarem de folhas mais jovens, que ainda não estão totalmente expandidas (Figura 2B, Tabela 1).

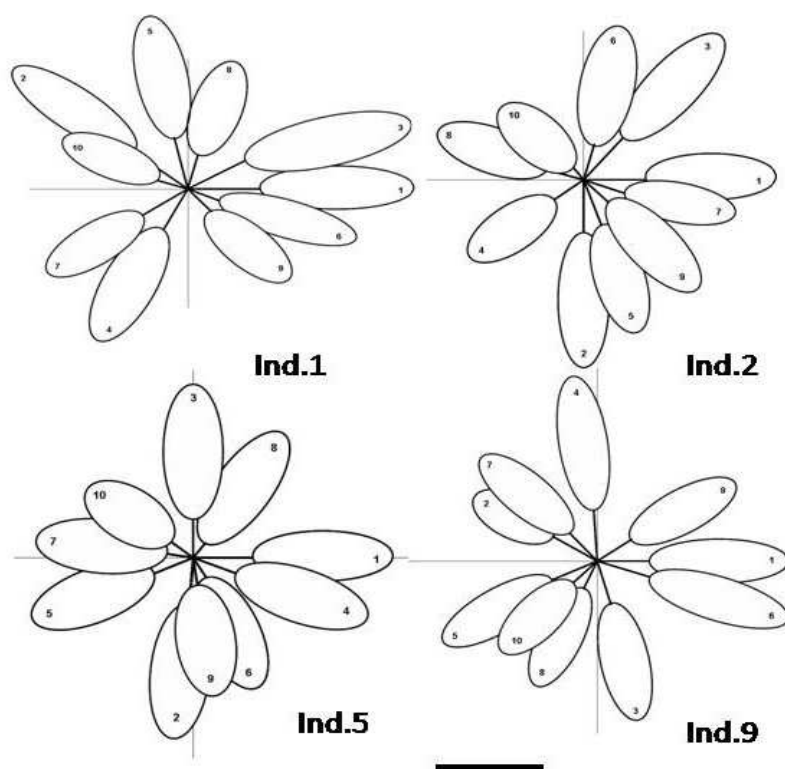


FIGURA 1: Representação gráfica da disposição das folhas ao redor do eixo caulinar dos indivíduos 1 (ind1), 2 (ind2), 5 (ind5) e 9 (ind9). Os números nas folhas indicam a posição, sendo a folha 1 a mais basal. Barra = 2cm.

Não foram observadas variações na densidade estomática em relação à posição foliar. Os valores médios da densidade estomática, por unidade de área, são semelhantes aos valores estimados para folhas de algumas espécies ombrófilas arbóreas da mesma região (Boeger et al., 2006) e podem ser considerados baixos, quando comparados com folhas sob alta intensidade luminosa (Marques et al., 1999, Mendes et al., 2001).

Provavelmente, isto se deve a maior umidade relativa do ar, que permite com que os estômatos permaneçam abertos por mais tempo (Lleras, 1977; Larcher, 2000). As folhas são hipoestomáticas, seguindo o padrão mais comum entre as eudicotiledôneas (Smith e McClean, 1989).



FIGURA 2: *Impatiens walleriana*. Aspecto geral da planta, evidenciando a filotaxia espiralada na porção superior (A). Detalhe do arranjo das folhas em vista frontal (B). Barra A e B = 4cm.

Apesar de inúmeros estudos relatarem as diferenças morfológicas foliares (Niinemets e Fleck, 2002; Gálvez e Pearcy, 2003) associadas às condições de baixa luminosidade, ou ainda ao gradiente vertical de luz (Leeftang et al., 1998), os resultados aqui apresentados não evidenciaram tais diferenças. Isto pode ser parcialmente explicado pela eficiência da filotaxia espiralada em evitar o auto-sombreamento, aliada à morfologia foliar (forma elíptica da lâmina e pecíolos longos), permitindo que a maioria das folhas receba a luz difusa disponível no interior da floresta.

Aparentemente, o sucesso de *I. walleriana* como invasora de subosques deve-se, além das estratégias reprodutivas, às características morfológicas da espécie. Apesar da baixa plasticidade, a seleção destas características morfológicas parece favorecer esta espécie no processo de colonização em áreas perturbadas com baixa luminosidade, competindo com a vegetação nativa. Estudos posteriores, utilizando diferentes intensidades luminosas, podem acrescentar informações sobre a plasticidade da espécie e avaliar a sua potencialidade como invasora em outras áreas perturbadas com maior disponibilidade de luz.

## REFERÊNCIAS

- Boeger, M. R. T.; Kaehler, M.; Júnior, J. C. F. M.; Gomes, M. Z.; Oliveira, L. S.; Chaves, C. R. M.; Schottz, E. S. 2006. Estrutura Foliar de Seis Espécies do Subosque de um Remanescente de Floresta Ombrófila Mista. **Hoehnea**, **33** (3): 521-531.
- Borgo, M.; Silva, S. M. 2003. Epífitos vasculares em fragmentos de Floresta Ombrófila Mista, Curitiba, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, **26** (3): 391-401.
- DeLucia, E. H.; Sheno, H. D.; Naidu S. L.; Day, D. A. 1991. Photosynthetic symmetry of sun and shade leaves of different orientations. **Oecologia**, **87**: 51-57.
- Falster, D. S.; Westoby, M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? **New Phytologist**, **158**: 509-552.
- Gálvez, D.; Pearcy, R. W. 2003. Petiole twisting in the crowns of *Psychotria limonensis*: implications for light interception and daily carbon gain. **Oecologia**, **135**: 22-29.
- Givnish, T. J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. In: Medina E.; Mooney, H.A. & Vasques-Yanes, C. (eds). **Physiological ecology of plants in the wet tropics**. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Boston, USA, p.51-68.
- Givnish, T. J. 1987. Comparative studies of leaf form: Assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. **New Phytologist**, **106**: 131-160.
- Godefroid, S.; Koedam, N. 2003. Distribution pattern of the flora in a peri-urban forest: an effect of the city-forest ecotone. **Landscape and Urban Planning**, **65**: 169-185.
- Hirai, R. Y.; Yano, O.; Ribas, M. E. G. 1998. Musgos da mata residual do Centro Politécnico (Capão da Ed. Física), Curitiba, Paraná, Brasil. **Boletim do Instituto de Botânica**, **11**: 81-118.
- Johnson, D. M.; Smith, W. K.; Vogelmann, T. C.; Broderssen, C. R. 2005. Leaf architecture and direction of incident light influence mesophyll fluorescence profiles. **American Journal of Botany**, **92**(9): 1425-1431.
- Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia vegetal**. Rima Artes e Textos, São Carlos, Brasil, 531pp.
- Leeflang, L.; During, H. J.; Werger, M. J. A. 1998. The role of petioles in light acquisition by *Hydrocotyle vulgaris* L. in vertical light gradient. **Oecologia**, **117**: 235-238.

- Lleras, E. 1977. Differences in stomatal number per unit area within the same species under different micro-environmental conditions: a working hypothesis. **Acta Amazonica**, **7**: 473-476.
- Lorenzi H. 2000 **Plantas daninhas do Brasil**. Ed. Plantarum, Nova Odessa, Brasil, 69pp.
- Marques, A. R.; Garcia, Q. S.; Fernandes, G. W. 1999. Effects of sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. **Boletim Botânico**, **18**: 21-27.
- Mendes, M. M.; Gazarini, L. C.; Rodrigues, M. L. 2001. Acclimation of *Myrtus communis* to contrasting Mediterranean light environments-effects on structure and chemical composition of foliage and plant water relations. **Environmental and Experimental Botany**, **45**: 165-178.
- Neto, R. M. R.; Kozera, C.; Andrade, R. R.; Cecy, A. T.; Hummes, A. P.; Fritzsos, E.; Caldeira, M. V. W.; Maciel, M. N. M.; Souza, M. K. F. 2002. Caracterização florística e estrutural de um fragmento de Floresta Ombrófila Mista, em Curitiba, PR-Brasil. **Floresta**, **32**: 3-16.
- Niinemets, U.; Fleck, S. 2002. Petiole mechanics, leaf inclination, morphology, and investment in support in relation to light availability in the canopy of *Liriodendron tulipifera*. **Oecologia**, **132**: 21-33.
- Niklas, K. J. 1999. Research review a mechanical perspective on foliage leaf form and functions. **New Phytology**, **143**:19-31.
- Slik, J. W. F. 2000. Assessing tropical lowland forest disturbance using plant morphological and ecological attributes. **Forest Ecology and Management**, **205**: 241-250.
- Smith, W. K.; McClean, T. M. 1989. Adaptive relationship between leaf water repellency, stomatal distribution, and gas exchange. **American Journal of Botany**, **76**: 465-469.
- Tucic, B.; Tomic, V.; Avramov, S.; Pemac, D. 1998. Testing the adaptive plasticity of *Iris pumila* leaf traits to natural light conditions using phenotypic selection analysis. **Acta Oecologica**, **19** (6): 473-481.
- Valladares, F.; Skillman, J. B.; Pearcy, R. W. 2002. Convergence in light capture efficiencies among tropical forest understory plants with contrasting crown

architectures: a case of morphological compensation. **American Journal of Botany**, **89**: 1275-1284.

Valladares, F.; Brites, D. 2004. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? **Plant Ecology**, **174**: 11-17.

Voltan, R. B. Q.; Fahl, J. I.; Carelli, M. L. C. 1992. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. **Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal**, **4** (2): 99-105.

