

Arquitetura foliar comparativa de *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) e de *Typha domingensis* Pers (Typhaceae)

Maria Regina Torres Boeger¹, Maria Wilhelmina Barbosa de Oliveira Pil¹ & Nilson Belém Filho²

¹ Universidade Federal do Paraná, Laboratório de Anatomia Ecológica, Departamento de Botânica, SCB Caixa Postal 19031, CEP 81.531-990, Curitiba, PR. rboeger@ufpr.br; mwopil@yahoo.com.br.

² Universidade Federal do Paraná, Laboratório de Botânica Estrutural, Departamento de Botânica, SCB, Caixa Postal 19031, CEP 81531-990, Curitiba, PR.

RESUMO – Diferentes estratégias na intercepção de luz pelas plantas podem determinar variações estruturais na folha. O objetivo deste trabalho foi comparar a morfoanatomia de *Hedychium coronarium* e *Typha domingensis*, que co-habitam em locais com alta luminosidade e solo saturado com água. As folhas de *T. domingensis* são orientadas verticalmente, mas apenas as folhas mais jovens de *H. coronarium* são verticais. As características morfoanatômicas foliares analisadas foram: área, massa seca, comprimento total, largura e espessura do ápice, terço-médio e base, densidade estomática, ângulo de inserção. A orientação vertical, anfiestomatismo, mesófilo simétrico e sistema lacunar permitem que as folhas de *T. domingensis* atinjam grandes áreas. As folhas de *H. coronarium* possuem maior número de estômatos na face abaxial, hipoderme, mesófilo assimétrico e enrolamento das margens, que são aparentes medidas preventivas de fotoinibição. O sucesso da colonização e a rápida proliferação destas espécies se deve, em parte, à arquitetura de suas folhas.

Palavras-chave: morfologia foliar, orientação foliar, taboa, lírio-do-brejo.

ABSTRACT – **Comparative leaf architecture of *Hedychium coronarium* J. Koenig (Zingiberaceae) and *Typha domingensis* Pers (Typhaceae).** Different strategies in light interception by plants might dictate structural leaf variation. The aim of this study was to compare the morphoanatomy of two species, *Hedychium coronarium* and *Typha domingensis*, which cohabit in places with high light and overflowed soil. All leaves of *T. domingensis* are vertically oriented, while only the youngest leaves of *H. coronarium* are vertical. The leaf characteristics analyzed were: leaf area, dry weight, total length, width and thickness of the tip, mid and base regions, stomata density, and angle of insertion. The vertical orientation, amphistomy, symmetrical, mesophyll, and lacunar system allow leaves of *T. domingensis* to have great areas. Leaves of *H. coronarium* have higher stomata number in the abaxial face, hypoderm, asymmetrical mesophyll and folding of the margins, which, apparently, are preventive measures against photoinhibition. The success of colonization and rapid proliferation of these species are due, partially, to their foliar architecture.

Key words: leaf morphology, foliar orientation, foliar structure, taboa, lírio-do-brejo.

INTRODUÇÃO

As plantas podem variar bastante na sua arquitetura, ou seja, no arranjo de suas folhas no espaço. Em função disto, as folhas apresentam diferentes ângulos de inserção nos ramos e caules que, por sua vez, têm implicações no processo de captura de luz (Press, 1999; Falster & Westoby, 2003).

Variações na orientação e estrutura foliar são, geralmente, respostas às condições ambientais, como disponibilidade hídrica e intensidade luminosa, e influenciam tanto na captura de luz como nas trocas

gasosas. O aumento no ângulo da folha em relação ao solo pode resultar no decréscimo da quantidade de irradiância incidente sobre a folha (Ehleringer & Werk, 1986). Os ajustes na estrutura da folha em função da orientação foliar permitem um aumento na taxa fotossintética por volume de folha, através do melhor aproveitamento da energia luminosa no interior da mesma (Poulson & DeLucia, 1993; Smith *et al.*, 1997).

A verticalidade foliar pode servir para reduzir o excesso de luz na face adaxial e também permitir que mais luz chegue à superfície abaxial quando mais

cloroplastos localizam-se nesta face (DeLucia *et al.*, 1991; Myers *et al.*, 1997). Adicionalmente, as folhas orientadas verticalmente, que são mais freqüentes em ambientes quentes e secos, proporcionam reduções substanciais na transpiração (Smith & Ullberg, 1989, Smith *et al.*, 1998). Em contrapartida, folhas horizontais são, freqüentemente, encontradas em locais mais sombrios e com mais umidade e apresentam, estruturalmente, características para maior captação de luz (Smith *et al.*, 1998).

Vários estudos indicam que a simetria da lâmina da folha está relacionada com a orientação foliar. Os padrões observados na morfologia e anatomia foliar podem ser baseados fundamentalmente no efeito da orientação das folhas nos diferentes gradientes da luz solar, incluindo a taxa de luz incidente em ambas as superfícies, junto com as limitações fotossintéticas impostas pelas condições ambientais e sazonais (Smith *et al.*, 1998; Falster & Westoby, 2003).

O objetivo deste trabalho foi de comparar a morfologia e anatomia foliar de duas espécies que ocorrem sob as mesmas condições ambientais. *Typha domingensis* Pers (Typhaceae) é nativa da América do Sul e com distribuição cosmopolita. É uma planta perene, herbácea, rizomatosa, de caule cilíndrico. Propaga-se por sementes e vegetativamente através dos rizomas (Lorenzi, 2000). *Hedychium coronarium* J. König (Zingiberaceae) é nativa do Himalaia e de Madagascar e foi introduzida na América Latina e Europa a mais de três séculos (Joly & Brandle, 1995). É uma planta perene, herbácea e rizomatosa, propagando-se principalmente por rizomas (Lorenzi, 2000). As duas espécies possuem folhas com diferentes orientações, sendo que *T. domingensis* possui folhas verticais que formam ângulos de 90° com os rizomas, enquanto que as folhas de *H. coronarium* apresentam orientações variáveis. As folhas mais jovens e apicais são mais verticais em relação ao eixo da planta do que as folhas mais antigas, que são mais orientadas horizontalmente em relação ao solo.

MATERIAL E MÉTODOS

O material vegetal foi coletado nas dependências 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, em uma altitude de 900 metros. Segundo os dados fornecidos pelo SIMEPAR para o ano de 2003, a temperatura média anual de Curitiba é de 17,8°C, sendo a maior temperatura média durante o mês de fe-

vereiro de 23,1°C e a menor durante o mês de agosto, de 13,2°C. A precipitação anual total é de 1175,7 mm, sendo março o mês de maior precipitação média, com 165,1 mm e agosto o de menor, com 9,0 mm.

Foram coletadas folhas de cinco indivíduos de cada espécie, que se encontravam sob a mesma condição de luz, em pleno sol, em solo arenoso, saturado de água. Com a utilização de um transferidor, foram medidos os ângulos da segunda e terceira folhas mais jovens de dez indivíduos de *Hedychium coronarium* com altura média de 1,5 m. Os ângulos medidos eram aqueles formados entre a folha e a superfície do solo e denominados de ângulo foliar. Para *Typha domingensis*, os ângulos da folha em relação a superfície do solo foram obtidos com o auxílio do transferidor, na região mediana da lâmina foliar, devido a organização da base foliar.

Duas folhas de cada indivíduo por espécie foram selecionadas para as análises quantitativas. A espessura foi medida com o auxílio de um paquímetro digital e as medidas de comprimento e largura de lâminas foliares com o auxílio de uma régua milimetrada. Para as medições de espessura e largura, foram marcados três pontos em cada folha: ápice, terço médio e base da lâmina foliar, para posterior comparação. Em seguida, essas folhas foram prensadas em papel jornal e desidratadas em estufa a 50°C até atingirem peso constante para mensuração de seus pesos secos em balança analítica. Posteriormente, a área foliar foi estimada através de imagem digitalizada das folhas em "scanner" de mesa acoplado a computador, pelo programa SIGMASCAN-PRO (versão 4.0, SPSS Inc., Chicago, IL, USA). Nestas folhas foram, ainda, realizadas as contagens de estômatos, a partir de modelagem com esmalte incolor nas faces adaxial e abaxial da epiderme. Três regiões foram analisadas: o ápice, o terço médio e a base das folhas. A densidade estomática foi determinada em microscópio óptico provido de escala micrometrada e câmara clara através da contagem de estômatos situados em uma área de 1 mm², nas faces adaxial e abaxial da epiderme das folhas. A área específica foliar (AEF) foi estimada pela razão entre a área foliar (AF) e a massa seca (MS) (AEF = AF/MS, em cm².g⁻¹). As folhas foram desidratadas em estufa, a 60°C, até atingirem peso constante.

Para as duas espécies, porções da região mediana das folhas foram fixadas em FAA-70 (etanol 70%, formaldeído e ácido acético 18:1:1 v/v) (Johansen, 1940) e armazenadas em etanol 70% para posterior confecção de lâminas semipermanentes e perma-

nentes. Para a montagem das lâminas semipermanentes, 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% em solução aquosa (Kraus & Arduin, 1997) e montadas entre lâmina e lamínula com água. A montagem das lâminas permanentes seguiu as técnicas convencionais para hidroxetilmetacrilato (Feder & O'Brien, 1968). Posteriormente, realizou-se a secção do material em micrótopo rotatório Spencer 820, na espessura de 8 μm . As secções transversais foram coradas com fuccina básica e azul de astra (Kraus e Arduim, 1997) ou azul de toluidina 0,05% em solução aquosa e montadas entre lâmina e lamínula em Entellan®.

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

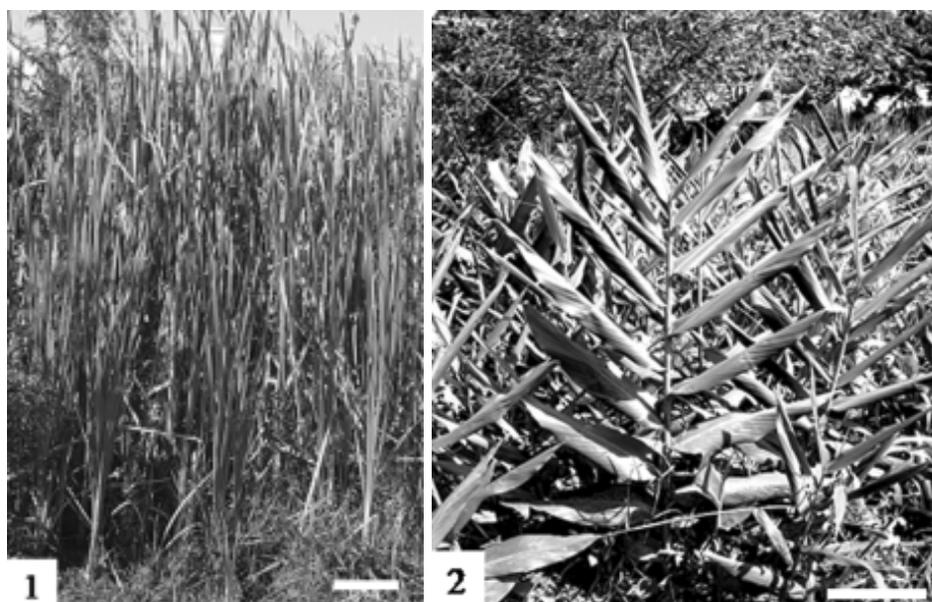
Parte das folhas fixadas em FAA-70 foi destinada à realização de microscopia eletrônica de varredura. O material foi desidratado em série etanólica e posteriormente seco via ponto crítico com CO_2 em equipamento Bal-Tec CPD-030. As amostras foram montadas em suporte metálico, fixadas com uma mistura 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 as variáveis quantitativas foram calculadas as médias e os respectivos desvios padrão. A Análise de Variância (ANOVA), através do programa STATISTICA (versão 6.0, Stat-Soft Inc., Tulsa, OK, USA, 2001), foi utilizada para testar a significância entre as densidades estomáticas das regiões do ápice, terço médio e base de cada face epidérmica da folha para as duas espécies, assim como as larguras e espessuras dessas mesmas regiões. Para as variáveis com diferenças significativas, comparou-se as médias pelo teste de Tukey, ao nível de 5% de significância.

RESULTADOS

Os dados para comprimento médio das folhas, ângulo foliar, área foliar e AEF de *T. domingensis* e de *H. coronarium* são apresentados na Tabela 1. As folhas de *Typha domingensis* apresentam formato linear-alongado (Fig. 1), margem lisa, ápice agudo, sésseis, levemente torcidas, 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.

As folhas de *Hedychium coronarium* são de formato elíptico, com o ápice bastante agudo, sésseis e dísticas, dispostas alternadamente através da sobreposição das bainhas, que são bastante desenvolvidas (Fig. 2). A nervação é do tipo peninérvea e a superfície abaxial da epiderme das folhas é mais clara e pubescente do que a superfície adaxial.



Figs. 1-2. Aspectos gerais das espécies. 1. *Typha domingensis*. Escala = 30 cm. 2. *Hedychium coronarium*. Escala = 25 cm.

TABELA 1 – Características foliares de *Typha domingensis* e *Hedychium coronarium*. I. Valores médios das espessuras (cm) e larguras (cm) do ápice, terço-médio e base. Letras diferentes para a mesma variável (mesma linha) significam que os valores médios são estatisticamente significantes. (n=10).

	Largura do ápice	Largura do terço médio	Largura da base
<i>T. domingensis</i>	0,8 (± 0,1) ^a	2,2 (± 0,4) ^b	5,9 (± 1,9) ^c
<i>H. coronarium</i>	2,2 (± 0,3) ^a	6,7 (± 0,4) ^b	2,9 (± 0,5) ^c
	Espessura do ápice	Espessura do terço médio	Espessura da base
<i>T. domingensis</i>	0,3 (± 0,04) ^b	4,7 (± 0,99) ^a	5,1 (± 1,90) ^a
<i>H. coronarium</i>	0,3 (± 0,02) ^b	0,4 (± 0,04) ^a	0,4 (± 0,04) ^a

As folhas de *T. domingensis* aumentam de largura e espessura no sentido ápice-base (Tab. 1), enquanto que as folhas de *H. coronarium* possuem a maior largura na região mediana da folha (Tab. 1). Porém, para esta última, a espessura também aumenta no sentido ápice-base (Tab. 1). As duas espécies são megáfilas, devido às suas grandes áreas foliares, porém apresentam valores diferenciados para AEF (Tab. 2).

Nas folhas de *T. domingensis* não houve diferenças significativas ($p > 0,05$) entre os valores médios de densidade estomática das faces abaxial e adaxial nas três regiões (ápice, terço-médio e base), conforme Tabela 3. Nas folhas de *H. coronarium*, os valores médios da densidade estomática da face adaxial das três regiões diferiram estatisticamente ($p < 0,05$) dos valores médios da densidade estomática das respectivas regiões da face abaxial (Tab. 3). As duas espécies possuem folhas anfiestomáticas.

Em vista frontal, as células epidérmicas da folha de *T. domingensis* variam de tamanho e apresentam parede reta e pouco espessa (Fig. 3). Os estômatos, tetracíticos, se localizam no mesmo nível das células epidérmicas e entre as nervuras, em fileiras (Fig. 6). As células-guarda apresentam a parede ornamentada na porção que define o ostíolo (Fig. 3). 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 está presente, porém bastante fina (Figs. 5 e 6).

Em vista frontal, as células epidérmicas da face adaxial das folhas de *H. coronarium* são tabulares e alongadas, com formato mais ou menos hexagonal e são organizadas em fileiras (Fig. 4). Já as células epidérmicas da face abaxial apresentam forma irregular e tamanho variado. Os estômatos, do tipo tetracítico, se localizam no mesmo nível das células epidér-

TABELA 2 – Características foliares de *Typha domingensis* e *Hedychium coronarium*. II. Valores médios de comprimento (cm); ângulo foliar (°); área foliar (cm²) e área específica foliar (AEF, cm².g⁻¹). Valores entre parênteses significam desvio padrão. (n=10).

Características	<i>T. domingensis</i>	<i>H. coronarium</i>
Comprimento	193,6 (± 76,9)	42,6 (± 2,8)
Ângulo foliar	85,6 (± 4,42)	55,5 (± 7,88)
Área foliar	412,8 (± 162,6)	117,9 (± 12,9)
AEF	49,4 (± 7,71)	93,3 (± 9,87)

TABELA 3 – Características foliares de *Typha domingensis* e *Hedychium coronarium*. III. Valores médios das densidades estomáticas (DE) das faces adaxial e abaxial das folhas (n^o.mm⁻²), Letras diferentes para a mesma variável (mesma linha) significam que os valores médios são estatisticamente significantes (n = 10).

<i>Typha domingensis</i>			
DE da face adaxial ápice	201,6 (± 47,5) ^a	DE da face abaxial ápice	238,4 (± 41,2) ^a
DE da face adaxial terço médio	256,1 (± 36,7) ^a	DE da face abaxial terço médio	257,5 (± 60,4) ^a
DE da face adaxial base	200,5 (± 41,5) ^a	DE da face abaxial base	245,2 (± 77,9) ^a
<i>Hedychium coronarium</i>			
DE da face adaxial ápice	47,7 (± 16,7) ^b	DE da face abaxial ápice	272,7 (± 51,4) ^a
DE da face adaxial terço médio	48,7 (± 15,1) ^b	DE da face abaxial terço médio	261,4 (± 50,5) ^a
DE da face abaxial base	30 (± 10,7) ^b	DE da face adaxial base	222,7 (± 54,4) ^a

micas e as câmaras subestomáticas são bem desenvolvidas (Figs. 7 e 8).

Em secção transversal, a epiderme das folhas de *H. coronarium* é uniestratificada, composta por células que variam de cúbicas a retangulares, com os

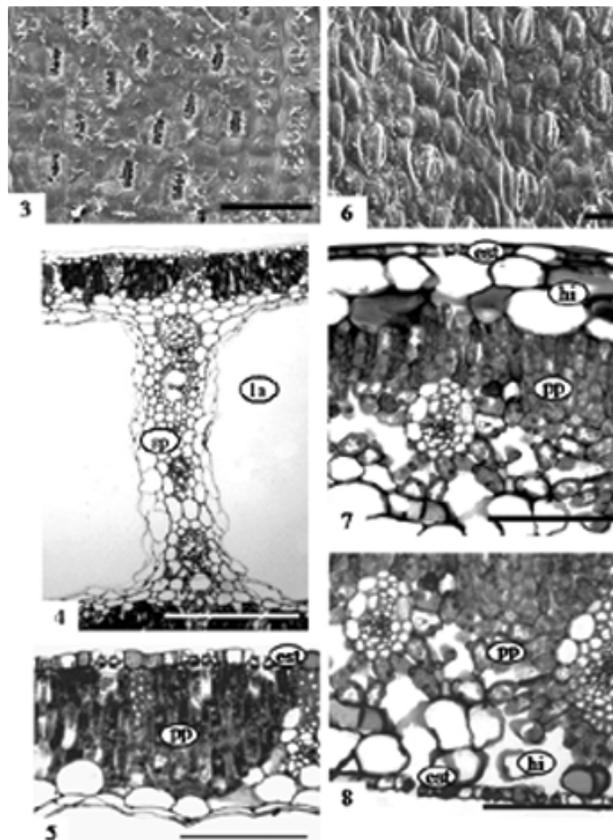
vértices arredondados. A cutícula é presente, porém bastante fina. Nas faces adaxial e abaxial, encontra-se a hipoderme formada por duas ou três camadas de células mais ou menos isodiamétricas (Figs. 7 e 8). Na região da nervura central, a hipoderme adaxial aumenta gradualmente, atingindo até oito camadas. Como os estômatos são menos freqüentes na face adaxial da epiderme, a hipoderme é contínua, enquanto na face abaxial, a hipoderme é freqüentemente interrompida pelas câmaras subestomáticas.

O mesofilo das folhas de *T. domingensis* é simétrico, com parênquima paliçádico composto por células alongadas e justapostas organizadas em três a quatro camadas adjacentes à epiderme de ambas as faces. Estas células são bastante densas devido à presença de grande número de cloroplastos (Figs. 5 e 6). O parênquima paliçádico é interrompido continuamente por feixes de fibras de paredes espessas e lume reduzido (Fig. 5) que se localizam em posição subepidérmica e externa aos feixes vasculares, distribuídos uniformemente ao longo de toda a lâmina.

O parênquima paliçádico é internamente envolvido por uma ou duas camadas de células parenquimáticas que delimitam as grandes lacunas. Em algumas destas células é possível observar a presença de pequenos cristais. As lacunas são interrompidas pelas colunas de células parenquimáticas e por pequenos feixes vasculares colaterais que comunicam as faces adaxial e abaxial da epiderme. As células parenquimáticas mais internas se apresentam colabadas (Fig. 6). Em secção transversal da base e terço médio da folha, as lacunas ocupam aproximadamente 2/3 da espessura foliar. Nas secções transversais na base das folhas, as lacunas podem ser visualizadas macroscopicamente e são distribuídas regularmente em toda extensão da folha. Nas secções transversais do ápice, as lacunas são ausentes e no lugar destas ocorrem células parenquimáticas grandes.

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

O mesofilo de *H. coronarium* é assimétrico, sendo que o parênquima paliçádico se localiza logo abaixo da camada subepidérmica, voltado para a face adaxial e é composto por duas ou três camadas de células alongadas, justapostas e de conteúdo denso (Fig. 7). O parênquima lacunoso é constituído de três ou quatro camadas de células isodiamétricas, com espaços intercelulares maiores (Fig. 8). Cristais prismáticos são freqüentes no mesofilo.



Figs. 3-8. 3-4. Superfície abaxial da folha. 3. *Typha domingensis* (MEV). Escala = 50 μ m; 4. *Hedychium coronarium* (MEV). Escala = 20 μ m. 5-8. Secção transversal da folha. 5. *Typha domingensis* com detalhe da lacuna e septo. Escala = 30 μ m; 6. *Typha domingensis* com detalhe da face adaxial (MO). Escala = 10 μ m; 7. *Hedychium coronarium* com detalhe da face adaxial (MO) Escala = 10 μ m; 8. *Hedychium coronarium* com detalhe da face abaxial (MO). Escala = 10 μ m. pp = parênquima paliçádico; est = estômato; hi = hipoderme; la = lacuna; sp = septo.

Os feixes vasculares são do tipo colateral. Apresentam duas calotas de fibras, uma externa ao xilema e outra externa ao floema. Os feixes de maior porte apresentam extensão de bainha esclerenquimática que, em alguns casos, atingem a epiderme nas duas faces. Já os feixes menores se encontram dispersos no parênquima clorofiliano, circundados por uma bainha parenquimática (Fig. 7).

DISCUSSÃO

As espécies estudadas *T. domingensis* e *H. coronarium*, apresentaram diferentes ângulos de inclinação, o que reflete nas suas respectivas morfo-

logias foliares. A orientação vertical das folhas, como em *T. domingensis*, é comumente associada com ambientes secos e/ou alta incidência luminosa, permitindo reduzir a incidência da luz solar numa das faces, minimizando a perda de água sem comprometer a captura da energia luminosa (Ehleringer & Werk, 1986; DeLucia *et al.*, 1991; Poulson & DeLucia, 1993). *T. domingensis* apresentou morfologia foliar típica de folhas com orientação vertical, com acentuada simetria, caracterizada pelo anfiestomatismo e mesofilo isobilateral. A distribuição equivalente de estômatos nas duas faces epidérmicas das folhas de *T. domingensis* pode resultar num aumento do suplemento de CO₂ tanto para as células mais internas do mesofilo quanto para as células parenquimáticas que delimitam as lacunas. Adicionalmente, a presença de estômatos em ambas as faces da folha é considerada uma adaptação para reduzir a distância da difusão interna em folhas espessas, devido à adição de uma nova camada limitrofe em paralelo com a face abaxial (Mott *et al.*, 1982; Mott & Michaelson, 1991; Thompson *et al.*, 1992).

A simetria do mesofilo encontrado nas folhas de *T. domingensis* parece ser relacionada com a orientação vertical de folhas. Nas folhas orientadas verticalmente, a diferença de radiação que ocorre nas duas faces diminui e a adição do parênquima paliçádico na outra face pode permitir uma propagação mais eficiente de luz nas regiões do mesofilo, pois as células do parênquima paliçádico, colunares e justapostas, são estruturadas para canalizar a luz, facilitando a penetração da irradiância direta para o interior do mesofilo que possuem maior concentração de cloroplastos (DeLucia *et al.*, 1991; Myers *et al.*, 1997; Smith *et al.*, 1997).

As folhas de *T. domingensis* são lineares, longas e com bainhas bem desenvolvidas, o que implica em áreas foliares maiores e ajustes estruturais internos para a manutenção da forma e orientação da folha. A verticalidade das folhas desta espécie parece ocorrer devido a um conjunto de fatores. Estudos em outras espécies do gênero *Typha* indicaram que as lacunas distribuídas por todo o mesofilo da lâmina foliar mantêm as faces epidérmicas paralelas e separadas e o turgor das células tanto epidérmicas quanto parenquimáticas sustentam a maior parte da tensão e compressão que ocorrem na folha (Rowlatt & Morshead, 1992).

As lacunas de ar de *T. domingensis* podem ser associadas à função de suporte da folha, como ocorre

com outras espécies do gênero *Typha* e de outras plantas aquáticas como *Scirpus validus* (Kaul, 1971). A arquitetura interna do sistema lacunar forma um tecido flexível e forte e as lacunas por serem mais largas na base do que no ápice sustentam um maior peso foliar (Rowlatt & Morshead, 1992). O parênquima que se estende por toda a folha é de baixo custo estrutural, associado à disponibilidade de água no solo para a manutenção do turgor celular. A manutenção da forma das folhas de *Typha* pode ser explicada pela presença do sistema de lacunas, interrompidas pelos septos (diafragmas) associado com a presença de feixes de fibras e feixes vasculares subepidérmicos (Kaul, 1974).

Os menores valores médios de AEF encontrados nas folhas de *T. domingensis*, quando comparados com os das folhas de *H. coronarium*, também parecem ser relacionados com a organização interna foliar. Isso devido ao pouco material estrutural encontrado na forma de tecido mecânico e à grande quantidade de lacunas, apesar da grande área foliar.

Em *H. coronarium*, apenas as folhas jovens tendem à orientação vertical. As folhas mais antigas tendem à orientação horizontal, gradualmente. Nas horas mais quentes do dia, a maioria das folhas recebe a radiação solar principalmente sobre a face adaxial e apenas um pequeno número de folhas recebe radiação solar em ambas as faces, em função do ângulo de inserção no caule.

Apesar do ambiente ensolarado onde *H. coronarium* se desenvolve, as folhas são megáfilas e com diferentes orientações. Provavelmente, essas características estão associadas à grande disponibilidade de água no solo.

As folhas são anfiestomáticas, embora o número de estômatos por unidade de área é menor na face adaxial nas três regiões da folha (ápice, terço médio e base), quando comparado com o número de estômatos da face abaxial. Em folhas espessas (> 500 µm), o anfiestomatismo é positivamente relacionado com a espessura foliar, para maximizar a condutância de CO₂ no interior da lâmina (Mott *et al.* 1982). Entretanto, as folhas de *H. coronarium* apresentaram espessuras intermediárias (320 a 400 µm) e o maior número de estômatos por unidade de área está na face abaxial, sugerindo que as trocas gasosas são realizadas, na sua maioria, nesta face. A diferença na densidade estomática entre as duas faces, com maior estômatos por unidade de área na face abaxial, parece ser um mecanismo preventivo a fotoinibição, pois a

face adaxial fica mais exposta aos raios solares devido à orientação horizontal da maioria das folhas (Smith *et al.*, 1998).

A presença da hipoderme em várias espécies de Zingiberaceae está associada ao armazenamento de água (Tomlinson, 1967). Em plantas com maior disponibilidade de água no solo, como em *H. coronarium*, a presença da hipoderme parece ter importância na proteção do parênquima paliçádico do excesso de radiação solar, especialmente de radiação UVB, principalmente nas horas de maior incidência de luz sobre a folha (Roth, 1984; Strauss-Debenedetti & Berlyn, 1994). Associada a hipoderme, a forma elíptica e a posição das células epidérmicas da face adaxial em relação à luz incidente também podem influenciar a trajetória do feixe de luz, atenuando e/ou redistribuindo a radiação luminosa no interior da folha (Vogelmann *et al.*, 1996).

O mesofilo das folhas de *H. coronarium* é assimétrico (dorsiventral) e este tipo não é o mais comum entre as plantas expostas às altas intensidades luminosas (Smith *et al.*, 1998). Folhas nestas condições minimizam a ação da luz possuindo menor área foliar e modificando a orientação da folha, o que resulta numa substancial redução da luz incidente por unidade de área. Porém, *H. coronarium* apresenta folhas que tendem à horizontalidade, com grandes áreas foliares e margens enroladas, além de mesofilo assimétrico. Tais características parecem relacionar-se estreitamente com as condições hídricas ambientais locais.

A assimetria estrutural do mesofilo parece ser um dos fatores principais para a horizontalidade das folhas de *H. coronarium*. Estudos indicam que as camadas voltadas para a face adaxial (hipoderme e parênquima paliçádico) atenuam a luz incidente em função da quantidade de cloroplastos por unidade de área, que decresce rapidamente da face adaxial em direção a face abaxial e das características bioquímicas diferenciadas entre os tecidos do mesofilo (Vogelmann, 1989; Vogelmann & Martin, 1993).

Adicionalmente, as margens foliares de *H. coronarium* são enroladas e isto também pode ser considerado como uma estratégia fotoprotetora para minimizar o efeito da radiação solar sobre as folhas, uma vez que a área foliar exposta se torna menor. Smith *et al.* (1998), estudando cinco comunidades vegetais australianas, observaram que várias espécies com folhas expostas à alta intensidade luminosa e baixa precipitação enrolam ou dobram a lâmina foliar para proteção dos cloroplastos das células-guarda dos

estômatos contra à alta radiação solar. No entanto, *H. coronarium* neste estudo ocorre em ambientes úmidos e apresenta folhas enroladas, indicando que o enrolamento das folhas pode ocorrer em função da menor disponibilidade de água em algum período do dia ou em função da sazonalidade.

Concluindo, as duas espécies estudadas apresentaram diferentes arquiteturas foliares apesar de ocuparem o mesmo ambiente, com alta intensidade luminosa. A orientação vertical em combinação com a simetria estrutural, representada pelo anfiestomatismo, mesofilo simétrico e sistema lacunar bem desenvolvido, permite que as folhas de *T. domingensis* atinjam grandes áreas foliares, sem aparentemente comprometer seu aparato fotossintético, mesmo nos períodos mais quentes do dia. Alternativamente, as folhas de *H. coronarium* são megáfilas, orientadas horizontalmente e possuem características como maior número de estômatos na face abaxial, presença de hipoderme, mesofilo assimétrico e enrolamento das margens como medidas preventivas de fotoinibição. Entretanto, as características acima descritas são dependentes da alta disponibilidade de água no solo onde estas plantas ocorrem. Aparentemente, o sucesso da colonização e a rápida proliferação destas espécies, que formam agrupamentos monoespecíficos em ambientes cujos solos são saturados com água, deve-se, pelo menos em parte, à arquitetura de suas folhas.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná pelo uso do microscópio eletrônico de varredura.

REFERÊNCIAS

- DELUCIA, E.H.; SHENOI, H.D.; NAIDU, S.L.; DAY, T.A. 1991. Photosynthetic symmetry of sun and shade leaves of different orientations. *Oecologia*, v. 87, p. 51-57.
- EHLERINGER, J.R.; WERK, K.S. 1986. 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. p. 57-82.
- FALSTER, D.S.; WESTOBY, M. 2003. Leaf size and angle vary widely across species: what consequences for light interception? *New Phytologist*, v.158, p. 509-525.
- FEDER, N.; O'BRIEN, T.P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, v. 55, n. 1, p. 123-142.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant micro technique*. New York, McGraw-Hill Book Co. Inc. 523p.

- JOLY, C.A.; BRANDLE, R. 1995. Fermentation and adenylate metabolism of *Hedychium coronarium* J. G. Koenig (Zingiberaceae) and *Acorus calamus* L. (Araceae) under hypoxia and anoxia. **Functional Ecology**, v. 9, n. 3, p. 505-510.
- KAUL, R.B. 1971. Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. **American Journal of Botany**, v. 58, p. 808-816.
- KAUL, R.B. 1974. Ontogeny of foliar diaphragms in *Typha latifolia*. **American Journal of Botany**, v. 61, p. 318-323.
- KRAUS, J.E.; ARDUIN, M. 1997. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: EDUR. 198 p.
- LORENZI, H. 2000. **Plantas daninhas do Brasil: terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas**. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarium. 608 p.
- MOTT, K.A.; GIBSON, A.C.; O'LEARY, J.W. 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. **Plant, Cell and Environment**, v. 5, p. 455-460.
- MOTT, K.A.; MICHAELSON, O. 1991. Amphistomy as an adaptation to high light intensity in *Ambrosia cordifolia* (Compositae). **American Journal of Botany**, v. 78, n. 1, p. 76-79.
- MYERS, D.A.; JORDAN, D.N.; VOGELMANN, T.C. 1997. Inclination of sun and shade leaves influences chloroplast light harvesting and utilization. **Physiologia Plantarum**, v. 99, p. 395-404.
- POULSON, M.E.; DELUCIA, E.H. 1993. Photosynthetic and structural acclimation to light direction in vertical leaves of *Silphium terebinthinaceum*. **Oecologia**, v. 95, p. 393-400.
- PRESS, M.C. 1999. The functional significance of leaf structure: a search for generalizations. **New Phytologist**, v. 143, p. 213-219.
- ROTH, I. 1984. **Stratification of tropical forest as seen in leaf structure**. Tasks for Vegetation Science. Lancaster: Ed. Lieth. 507 p.
- ROWLATT, U.; MORSHEAD, H. 1992. Architecture of the leaf of the greater red mace, *Typha latifolia* L. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 110, p. 161-170.
- SIMEPAR. Disponível em: <<http://www.simepar.br>>. Acesso em: jun. 2004.
- SCULTHORPE, C.D. 1985. **The biology of aquatic vascular plants**. Londres: Edward Arnold. 610p.
- SMITH, M.; ULLBERG, D. 1989. 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.
- SMITH, W.K.; VOLGEMANN, T.C.; DELUCIA, E.H.; BELL, D.T.; SHEPERD, K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis: do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? **BioScience**, v. 47, n. 11, p. 785-793.
- SMITH, W.K.; BELL, D.T.; SHEPHERD, K.A. 1998. Associations between leaf structure, orientation and sunlight exposure in five western Australian Communities. **American Journal of Botany**, v. 85, n. 1, p. 56-63.
- STRAUSS-DEBENEDETTI, S.; BERLYN, G.P. 1994. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status. **American Journal of Botany**, v. 81, p. 1582-1591.
- THOMPSON, J.; PROCTOR, J.; VIANA, V.; MILLIKEN, W.; RATTER, J.A.; SCOTT, D.A. 1992. Ecological studies on a lowland evergreen rain forest on Maracá Island, Roraima, Brazil. I. Physical environment, forest structure and leaf chemistry. **Journal of Ecology**, v. 80, p. 689-703.
- TOMLINSON, P.B. 1967. **Anatomy of the Monocotyledons**. Oxford: Oxford University Press. v. 3: Commelinales – Zingiberales. p. 341-359.
- VOGELMANN, T.C. 1989. Penetration of light into plants. **Photochemistry and Photobiology**, v. 50, p. 895-902.
- VOGELMANN, T.C.; MARTIN, G. 1993. The function significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. **Plant, cell and environment**, v. 16, p. 65-72.
- VOGELMANN, T.C.; BORNMAN, J.F.; YATES, D.J. 1996. Focusing of light by leaf epidermal cells. **Physiologia Plantarum**, v. 98, p. 43-56.

Trabalho recebido em 29.VI.2005. Aceito para publicação em 14.V.2007.