

Estudo da Plasticidade Anatômica Foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J.M.A. Braga (Marantaceae) em Dois Ambientes de Mata Atlântica*

Alessandra do Espírito Santo¹
Helena Regina Lima Pugiali²

RESUMO

O presente trabalho aborda a anatomia foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J.M.A. Braga (Marantaceae) crescida em dois ambientes da Mata Atlântica do Estado do Rio de Janeiro. As características comuns aos indivíduos de altitude e de baixada foram a presença de epiderme uniestratificada, com células de paredes anticlinais sinuosas; estômatos do tipo paracítico; estrutura dorsiventral; pulvino com parênquima aquífero; aerênquima na bainha, no pecíolo e na lâmina foliar; feixes vasculares do tipo colateral acompanhados por calotas de fibras. As variações anatômicas foram observadas em diferentes regiões da lâmina foliar nos indivíduos das duas populações. Nos indivíduos de baixada a nervura mediana, ao nível do terço médio, ocorreu um aumento no tecido de sustentação e no número de camadas da hipoderme adaxial próximo à nervura mediana e na extremidade do bordo observou-se um feixe de fibras.

Palavras-chaves: Plasticidade Anatômica Foliar, *Stromanthe thalia*, Mata Atlântica.

ABSTRACT

This work deals with the leaf anatomy of the *Stromanthe thalia* (Vell.) J.M.A. Braga (Marantaceae) from two different environments of the Atlantic Rain Forest, Rio de Janeiro. The common characteristics observed on the specimens from lowland forest and montane forest were single epidermal layer in both surfaces and sinuous anticlinal cell walls; paracytic stomata; dorsiventral leaf; pulvinus with water storage tissue; sheaths fibrous close to collateral vascular bundles; aerenchyma throughout the sheath, petiole and lamina. The structural variations observed were fibrous tissue increased at the margin and midrib region as well as the larger number and the size of the adaxial hypodermis layers near the midrib of lamina on the specimen from lowland forest.

Keywords: Anatomic plasticity, *Stromanthe thalia*, Atlantic Rain Forest.

INTRODUÇÃO

No Brasil do século XVI, a Mata Atlântica ocupava cerca de 1,2 milhões de Km da costa brasileira, estendendo-se desde o Rio Grande do Norte ao Rio Grande do Sul.

Atualmente, a Mata Atlântica restringe-se a áreas com chances mínimas de preservação (Lima & Guedes-Bruni 1994).

A família Marantaceae possui cerca de 30 gêneros e 400 espécies todas de ocorrência pantropical, com a maioria das espécies

*Monografia apresentada pela primeira autora ao Curso de Graduação em Ciências Biológicas da Universidade do Rio de Janeiro, sob a orientação da segunda autora, para a obtenção do grau de bacharel em 13/12/95

¹Bacharelado da Universidade do Rio de Janeiro (UNIRIO)/Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Rua Jardim Botânico 1008, Rio de Janeiro, RJ. 22.460-000

²Prof^ª. Adjunto da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Instituto de Biologia, Departamento de Botânica. Antiga Rodovia Rio/São Paulo Km 47, Seropédica, RJ. 23.851-970. E-mail: helena@ufrj.br. Tel. (021) 682-1763

localizadas no Novo Mundo. O gênero *Stromanthe* Sonder possui aproximadamente 15 espécies restritas à América Tropical, sendo que no Brasil está representado por cerca de 6 espécies (Andersson 1981).

Alguns gêneros da família (*Thalia* L., *Maranta* Plum. ex L., *Ctenanthe* Eich. e *Calathea* Meyer) são muito utilizados em paisagismo e em economia rural (Malterud *et al.* 1979, Vilhena-potiguara *et al.* 1987, Dhetchuvi 1993). A importância econômica da cera nas folhas de *Calathea lutea* (Aublet) Schultes foi destacada por HIGBEE & SIEVERS (1945). ERDMAN & ERDMAN (1984) constataram que a biomassa e os resíduos processuais de *Maranta arundinacea* L. são utilizados como alimento, fonte de combustível, de fibras e de ração.

CORRÊA (1984) menciona que as folhas novas de *Stromanthe thalia* são comestíveis e o suco combate erupções de pele e urticárias, sendo o rizoma usado contra cistite. Estudos fitoquímicos em suas folhas revelaram a presença de C-glicosídeos com prováveis efeitos sobre o miocárdio (CHUI, 1984). A espécie é comum na região fluminense, onde é conhecida pelo nome vulgar de caeté-bravo (Schumann 1902, Mello Filho 1975, Corrêa 1984).

No trabalho de BRADSHAW (1965) a plasticidade fenotípica em plantas é definida como a alteração na expressão do genótipo pelas influências ambientais, podendo manifestar-se tanto morfológica como fisiologicamente. SPURR & BARNES (1973) e LEVIN (1987) acrescentam que a plasticidade pode influenciar substancialmente na adaptação das plantas. Em estudo recente, VIA *et al.* (1995) discutem os modelos matemáticos e genéticos visando compreender a plasticidade fenotípica em ambientes contínuos e em ambientes heterogêneos.

Estudos anatômicos são altamente significativos, especialmente quando associados aos aspectos ecológicos, fisiológicos e comparativos, subsidiando trabalhos

taxonômicos (Metcalf & Chalk 1979). A escassez de informações anatômicas sobre a espécie estimulou o estudo da possível plasticidade anatômica de *S. thalia*, a partir de indivíduos crescidos em dois ambientes distintos na Mata Atlântica do Rio de Janeiro, avaliando a ação de diferentes fatores ambientais sobre a estrutura foliar.

MATERIAL E MÉTODOS

Indivíduos de *Stromanthe thalia* foram coletados na Reserva Ecológica Municipal de Macaé de Cima, Nova Friburgo, Estado do Rio de Janeiro (22° 21' e 22° 28' de latitude S. e 42° 27' e 42° 35' de longitude W. Gr). A altitude varia entre 800 e 1720 metros e no relevo fortemente ondulado ocorrem escarpas e pequenos vales. O clima é mesotérmico sempre úmido, com temperatura média anual de 17,8°C. Estes indivíduos pertencem ao sub-bosque de mata primária bem preservada, encontrando-se bastante sombreados.

Coletas posteriores foram realizadas na Reserva Biológica de Poço das Antas, Silva Jardim, Estado do Rio de Janeiro (22° 30' e 22° 33' de latitude S. e 42° 15' e 42° 19' de longitude W. Gr) localizada numa extensa planície. O clima é quente e úmido, com temperatura média anual de 22,8°C. Os exemplares de *S. thalia* encontram-se à beira da trilha do Pau Preto, próxima ao rio Preto, estando expostos a uma luminosidade maior em relação aos coletados em Macaé de Cima.

Os exemplares provenientes do primeiro local foram denominados indivíduos de "altitude" e os de Poço das Antas, indivíduos de "baixada". Os materiais representativos encontram-se depositados no Herbário do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, sob os números, RB 309052 e RB 315381, respectivamente.

Folhas totalmente expandidas, compreendendo bainha, pecíolo e lâmina foliar foram fixadas em F.A.A. 50% (Johansen 1940) ou em álcool etílico 70% (Jensen 1962). Uma parte do material foi utilizada na confecção de

lâminas semipermanentes. Os cortes foram clarificados com hipoclorito de sódio a 50%, neutralizados em água acética (1:500) e corados pela mistura Safranina - Azul de Astra (Bukatsch 1972). As seções foram montadas na mistura glicerol-água 50% (Strassburger 1924) entre lâmina e lamínula e vedadas com esmalte incolor.

Os caracteres anatômicos descritos para a bainha foram observados ao nível mediano, já o pecíolo foi estudado aos níveis proximal, mediano e distal.

Fragmentos da lâmina foliar (base, terço médio e ápice) foram desidratados em etanol até 95%; infiltrados em álcool-Historesina e em resina pura por 24 horas a 4°C. Em seguida o material foi emblocado em cápsulas de gelatina (Feder & O'Brein 1968) e cortado na espessura de 10µm ao micrótomo rotativo Spencer, segundo o plano transversal. Os corantes utilizados foram o Azul de Astra 2% (mínimo de 24 horas) e a Safranina 0,5% (1 minuto), ambos diluídos em etanol 30% (Braune *et al.* 1979). As lâminas permanentes obtidas foram montadas em permount.

Os testes histoquímicos foram realizados em material recém coletado e cortado à mão livre. Os reagentes utilizados foram: Sudan IV para lipídios e para as paredes cutinizadas e suberificadas (Foster 1949); solução alcoólica de floroglucina em meio ácido para lignina nas paredes celulares (Johansen 1940, Strassburger 1924); cloreto férrico para substâncias fenólicas (Johansen 1940); lugol para grãos de amido; e ácidos clorídrico concentrado ou sulfúrico diluído para testar a natureza dos cristais (Johansen 1940).

Para dissociação das epidermes os fragmentos da lâmina foliar foram submetidos à mistura de Shultze (Strassburger 1924) e posteriormente corados com Safranina aquosa 1%. A contagem de estômatos foi efetuada com o auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio Olympus BH-2, projetando-se o campo examinado num quadrado de 1mm de lado. Foram realizadas 25 contagens para cada face da folha, calculando-se a média aritmética.

Os padrões estomáticos foram definidos segundo a classificação de VAN COTTEN (1970).

A mensuração dos elementos celulares foi efetuada com o auxílio de ocular micrométrica acoplada ao microscópio Olympus BH-2, num total de 25 contagens, calculando-se a média aritmética, o desvio padrão e o grau de significância estatística pelo teste T-pareado ($p < 0.05$).

Os desenhos e os diagramas foram feitos ao microscópio Carl Zeiss, equipado com câmara clara, utilizando diferentes combinações ópticas. As fotomicrografias foram feitas ao microscópio Olympus modelo PM-10 AD.

RESULTADOS

Descrição Anatômica

Bainha

A bainha de *S. thalia* nos indivíduos das duas populações, em seção transversal, apresenta contorno côncavo-convexo (Fig. 1).

Nos dois exemplares as células epidérmicas, em vista frontal, apresentam paredes anticlinais sinuosas em ambas as faces. Estômatos do tipo paracítico com células estomáticas na forma de halteres e tricomas tectores unicelulares foram observados na face abaxial.

Em seção transversal, a epiderme apresenta-se uniestratificada, com cutícula e estratos cuticulares delgados em ambos os materiais. Estômatos encontram-se ao mesmo nível das demais células epidérmicas.

Nos indivíduos de altitude e de baixada observam-se estratos hipodérmicos formados por células aclorofiladas com paredes delgadas. Grupos de fibras ocorrem adjacentes às hipodermes adaxial e abaxial (Fig. 3), apresentando paredes espessas e lignificadas.

As células do parênquima fundamental apresentam contorno circular e suas dimensões aumentam gradativamente em direção à região central. Gotas lipídicas e grãos de amido ocorrem próximos aos feixes vasculares.

Tabela 1. Resultados dos Testes Histoquímicos nos indivíduos provenientes da Reserva Ecológica de Macaé de Cima e da Reserva Biológica de Poço das Antas.

Teste Histoquímico	Macaé de Cima			Poço das Antas		
	B	P	LF	B	P	LF
Lignina	+	+	+	+	+	+
Grãos de Amido	+	+	-	+	+	+
Gotas Lipídicas	+	+	+	+	+	+
Substâncias Fenólicas	-	-	-	-	-	-
Oxalato de Cálcio (cristais)	+	+	+	+	+	+

Legenda: B= bainha; P= pecíolo; LF= lâmina foliar; (+)= presença; (-)= ausência.

Idioblastos cristalíferos, apresentando minúsculos cristais prismáticos, estão distribuídos pelo parênquima (Tab. 1).

O sistema vascular na bainha é constituído por feixes do tipo colateral dispersos no parênquima fundamental (Fig. 3). Os feixes estão divididos em adaxiais, principais e abaxiais. Os feixes adaxiais e abaxiais apresentam um calibre menor em relação aos principais, estes situados próximos às lacunas de ar. A seção transversal da bainha revela ainda a presença de aerênquima intercalado com os feixes vasculares, formando um arco voltado para a face abaxial (Figs. 1 e 3).

As características observadas na bainha são idênticas nos exemplares de altitude e de baixada.

Pecíolo

O pecíolo, em seção transversal, apresenta contorno côncavo-convexo nos exemplares de altitude (Fig. 2) e circular nos indivíduos de baixada. No pecíolo os feixes de médio calibre, mais externos estão organizados em arco, os de maior calibre, mais internos, organizam-se em "V" e alguns poucos menores situam-se na porção central (Fig. 2). O aerênquima encontra-se intercalado com os feixes (Fig. 2). Fibras de paredes fortemente lignificadas dispõem-se junto aos feixes formando uma calota; outros grupos encontram-se próximos à epiderme e dispersos no parênquima fundamental (Figs. 2 e 4).

Os indivíduos de *S. thalia* apresentam, em sua maioria, o pulvino abrangendo as regiões da mediana e distal. No pulvino

ocorrem 3-4 estratos de hipoderme e várias camadas de parênquima aquífero, sendo o primeiro estrato constituído por células alongadas (Fig. 5). Os feixes vasculares e os grupos de fibras ocorrem somente na região central.

O pecíolo, nos exemplares de altitude e de baixada exibe características anatômicas semelhantes.

Lâmina Foliar

As células epidérmicas, em vista frontal, exibem paredes anticlinais sinuosas nas duas faces (Figs. 9 e 10). Tricomas tectores unicelulares ocorrem ao longo das faces adaxial (Fig. 7) e abaxial da nervura mediana e ao nível do ápice foliar (Fig. 13). A folha é anfiestomática, ocorrendo estômatos do tipo paracítico, com a célula estomática na forma de halteres (Fig. 10). A proporção média dos estômatos nas duas epidermes nos indivíduos de altitude e de baixada é, respectivamente, 1,4/mm²-61,96/mm² e 1,2/mm²-88,12/mm².

Na lâmina foliar, em seção transversal, as células epidérmicas da face adaxial apresentam paredes periclinais externas retas, enquanto as células da face abaxial apresentam-se com paredes periclinais externas convexas, sendo a cutícula delgada desde a base até o ápice.

Em seções transversais são observados estômatos ao nível das demais células epidérmicas. A célula estomática, seccionada transversalmente em sua região central, apresenta lúmen triangular e as paredes periclinais interna e externa são bastante

espassadas (Fig. 11). Tais aspectos são confirmados em seção longitudinal que revela lúmen amplo ao nível polar da célula estomática (Fig. 12). Transversalmente, observa-se ainda que as células anexas se projetam para o interior da câmara subestomática, que se prolonga até o parênquima clorofiliano (Fig. 11).

Cortes transversais efetuados aos níveis da base, do terço médio e do ápice revelam a presença de uma hipoderme. Ao nível da base ocorrem dois estratos desse tecido na face adaxial, enquanto na face abaxial ocorrem logo abaixo um parênquima aquífero em várias camadas. Nesta região os feixes vasculares estão dispostos em arco (Fig. 6), sendo que os feixes da extremidade dividem-se em feixes menores, os quais vão irrigar a lâmina foliar. O aerênquima prolonga-se como estreitos canais da base (Fig. 6) até a nervura mediana (Figs. 16 e 17), interceptados por diafragmas com células braciiformes. As células da hipoderme adaxial nos indivíduos de altitude, ao nível do terço médio, possuem o comprimento médio de 83,39µm, enquanto na face abaxial apresentam 26,37µm em média. Nos exemplares de baixada, a hipoderme tem um comprimento médio de 108,28µm na face adaxial e 23,99µm na abaxial (Tab. 2).

O mesofilo é dorsiventral, ocorrendo 1-2 estratos de parênquima paliçádico, 1 estrato de transição e 2-3 de parênquima lacunoso (Figs. 14 e 15). Os valores médios referentes ao tamanho desses tecidos, tiveram pequenas variações nos dois indivíduos (Tab. 2).

A nervura mediana seccionada

transversalmente, ao nível do terço médio, exibe variação quanto ao número de camadas e às dimensões das células hipodérmicas nas duas faces. Nos indivíduos de altitude a hipoderme adaxial apresenta-se com uma camada única (Fig. 7); e nos de baixada, a hipoderme apresenta-se duplicada nas faces adaxial (Fig. 8) e abaxial. O parênquima clorofiliano prolonga-se até à nervura mediana. Os feixes vasculares da nervura mediana se distribuem pelo parênquima fundamental, estando alguns feixes envoltos por uma bainha de fibras nos dois materiais analisados (Figs. 16 e 17). Idioblastos cristalíferos e com gotas lipídicas foram encontrados nos indivíduos das duas populações e grãos de amido prevaleceram nos exemplares de baixada (Tab.1).

Nos indivíduos de altitude os grupos de fibras podem formar uma faixa contínua, interligando os feixes vasculares adjacentes à epiderme abaxial (Fig. 16). Nos exemplares de baixada observam-se grupos de fibras próximos à face adaxial (Fig. 17).

No bordo, em seção transversal, as células epidérmicas adaxiais nos exemplares de altitude e nos de baixada em ambas as faces, apresentam um diâmetro maior na direção periclinal e estão revestidas por delgada cutícula. A hipoderme, em ambas as faces, diminui gradualmente em direção ao bordo. Nos indivíduos de altitude, observam-se dois feixes vasculares, estando o da extremidade envolto por fibras de paredes fortemente espessadas; no mais interno as

Tabela 2. Resultados das Mensurações Celulares (µm) nos exemplares de altitude e de baixada. * p<0.05

	<i>Macaé de Cima</i>				<i>Poço das Antas</i>			
	<i>HAD</i>	<i>HAB</i>	<i>PP</i>	<i>PL</i>	<i>HAD</i>	<i>HAB</i>	<i>PP</i>	<i>PL</i>
Máxima	117,64	46,75	83,64	65,62	140,25	34,51	78,03	83,64
Mínima	58,65	18,70	43,53	30,94	69,63	16,15	46,24	22,44
Média	83,39*	26,37	65,54*	48,37	108,82*	23,99	60,27*	47,43
Desvio Padrão	12,87	9,17	10,46	6,62	22,45	8,59	18,49	4,53

Legenda: HAD= hipoderme adaxial; HAB= hipoderme abaxial; PP= parênquima paliçádico; PL= parênquima lacunoso.

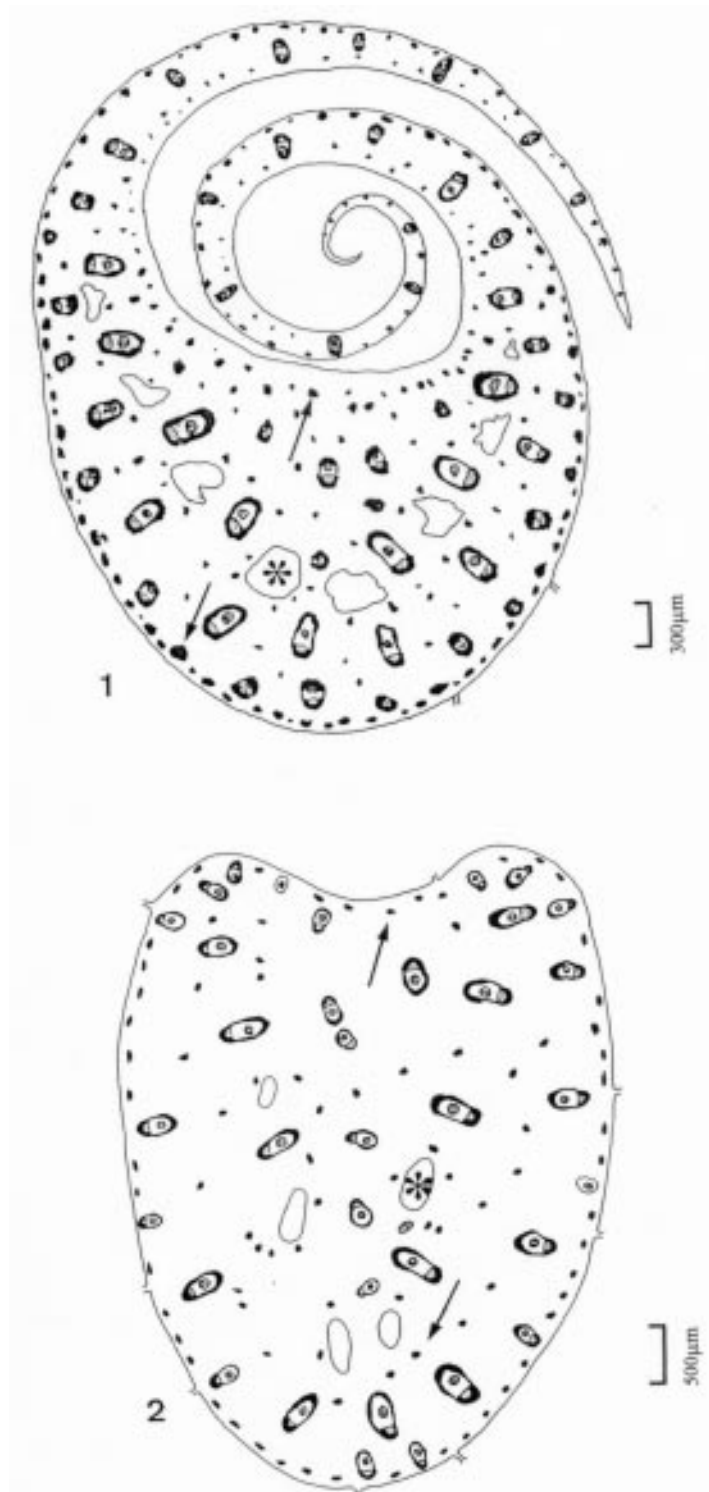


Figura 1. Esquema da bainha em seção transversal. Aspecto geral da distribuição dos feixes vasculares, do aerênquima (*) e dos grupos de fibras nas faces adaxial e abaxial (↑).

Figura 2. Esquema do pecíolo, em seção transversal, evidenciando a organização dos feixes vasculares, do aerênquima (*) e dos grupos de fibras (↑).

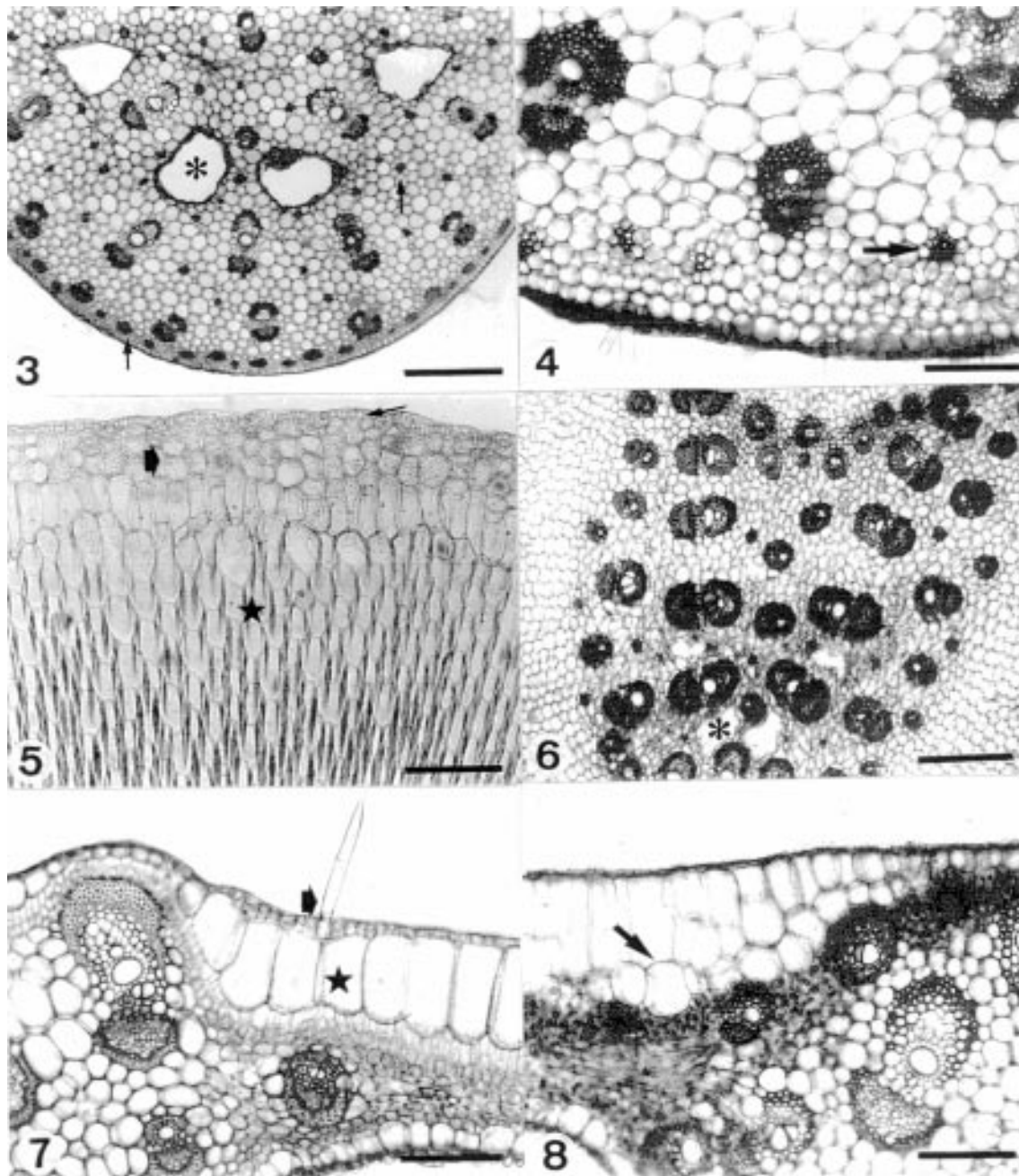


Figura 3. Seção transversal da bainha mostrando os feixes vasculares, os grupos de fibras dispersos no parênquima e próximos à hipoderme (↑) e o aerênquima (*). Barra= 500µm.

Figura 4. Pecíolo seccionado transversalmente. Observam-se feixes vasculares e grupos de fibras (►). Barra= 50µm.

Figura 5. Pulvino, em seção transversal, mostrando a epiderme uniestratificada (◄), a hipoderme (►) e várias camadas de parênquima aquífero (★). Barra= 50µm.

Figura 6. Seção transversal da região basal da lâmina foliar evidenciando a disposição em arco dos feixes vasculares e o aerênquima (*). Barra= 500µm.

Figura 7. Detalhe da nervura mediana dos indivíduos de altitude, ao nível do terço médio, mostrando a hipoderme adaxial com um estrato celular (★) e a presença de um tricoma tector unicelular (►). Barra= 50µm.

Figuras 8. Detalhe da nervura mediana dos exemplares de baixada, ao nível do terço médio, mostrando a duplicação da hipoderme adaxial (◄). Barra= 50µm.

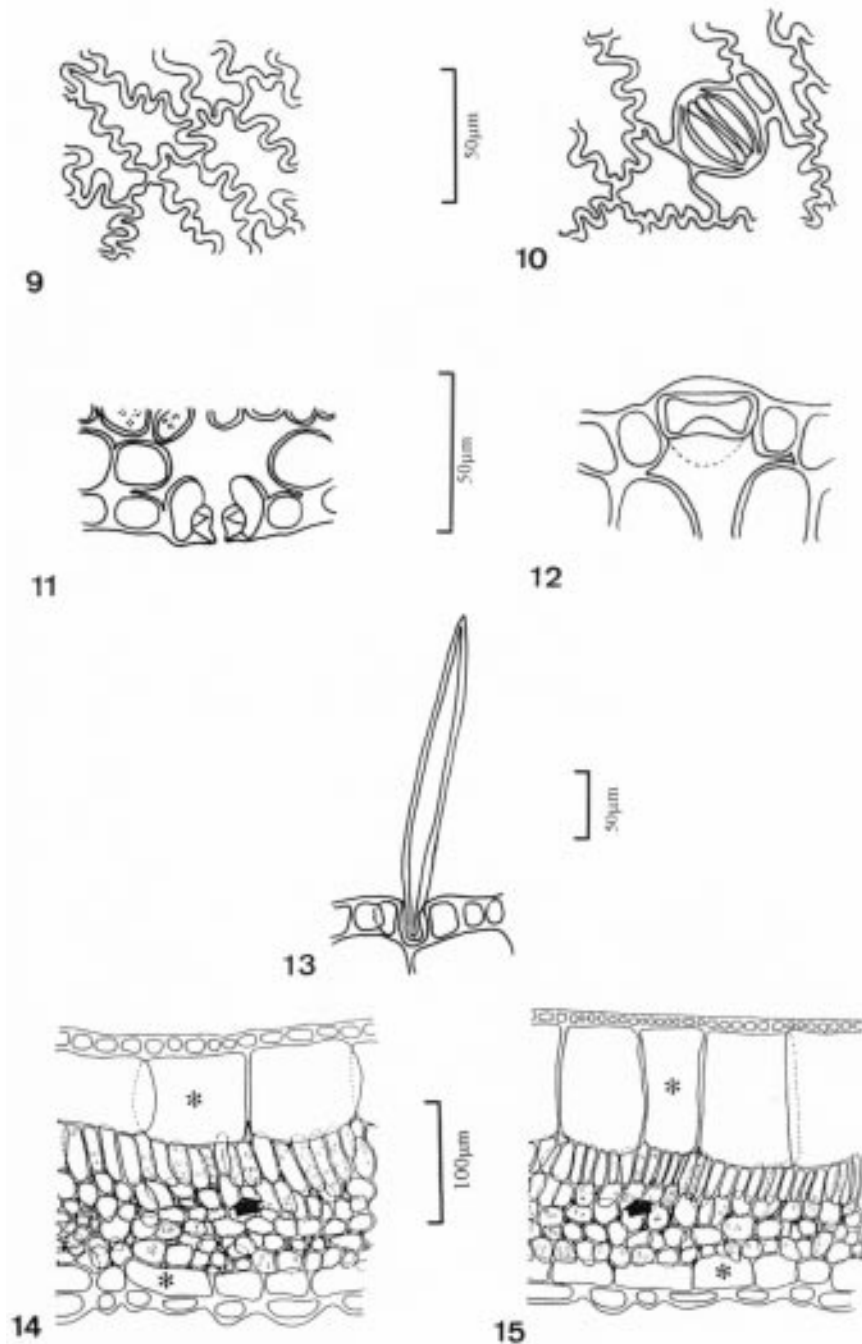


Figura 9. Vista frontal da face adaxial da epiderme evidenciando células com paredes anticlinais sinuosas.

Figura 10. Face abaxial da epiderme, vista frontalmente, evidenciando células com paredes anticlinais sinuosas e estômato paracítico.

Figura 11. Seção transversal do aparelho estomático ao nível da região mediana.

Figura 12. Aparelho estomático seccionado longitudinalmente.

Figura 13. Detalhe do tricoma tector unicelular, ao nível do ápice foliar.

Figura 14. Seção transversal da lâmina foliar dos indivíduos de altitude, ao nível do terço médio, evidenciando as hipodermes (*) o parênquima paliçádico, o estrato de transição (➡) e o parênquima lacunoso.

Figura 15. Seção transversal da lâmina foliar dos exemplares de baixada, ao nível do terço médio, mostrando as hipodermes (*), o parênquima paliçádico, o estrato de transição (➡) e o parênquima lacunoso.

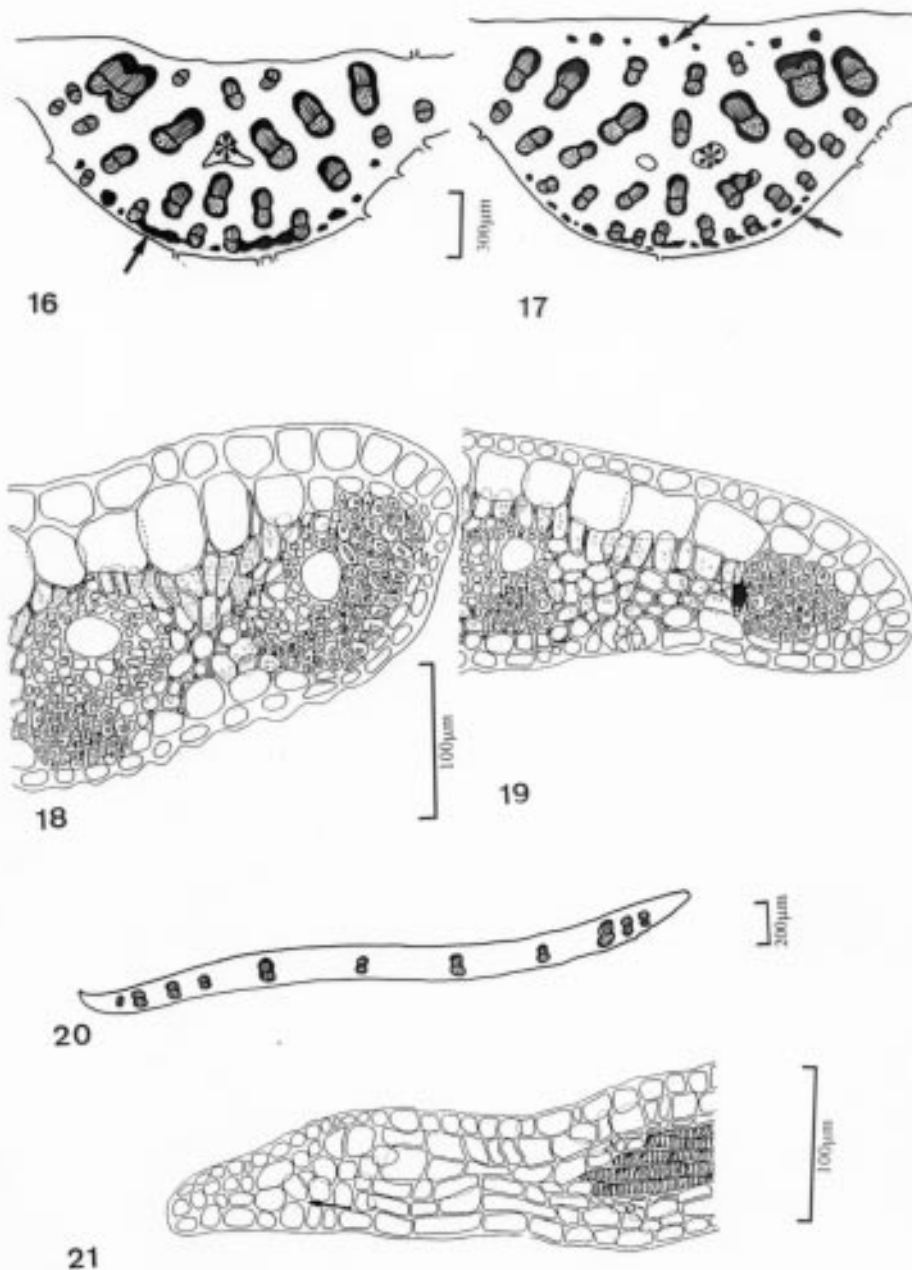


Figura 16. Seção transversal da nervura mediana dos indivíduos de altitude, ao nível do terço médio, mostrando a disposição dos feixes vasculares, os grupos de fibras na face abaxial (↑) e o aerênquima (*).

Figura 17. Nervura mediana dos indivíduos de baixada seccionada transversalmente, ao nível do terço médio, evidenciando a disposição dos feixes vasculares, os grupos de fibras nas faces adaxial e abaxial (↔) e o aerênquima (*).

Figura 18. Seção transversal da lâmina foliar dos indivíduos de altitude evidenciando dois feixes vasculares nas proximidades do bordo.

Figura 19. Seção transversal da lâmina foliar dos exemplares de baixada evidenciando bordo ligeiramente fletido para a face abaxial e grupo de fibras na extremidade (↔).

Figura 20. Ápice seccionado transversalmente mostrando a disposição dos feixes vasculares.

Figura 21. Seção longitudinal do ápice evidenciando células com paredes suberificadas (↔) e elementos de xilema com espessamentos espiralados.

fibras estão dispostas na forma de calota junto ao floema (Fig. 18). Nos exemplares de baixada o bordo encontra-se ligeiramente fletido em direção à face abaxial e com feixe de fibras na extremidade (Fig. 19).

No ápice o mesofilo mantém as características já descritas. Os feixes vasculares de maior calibre estão intercalados com os feixes de menor calibre (Fig. 20). Em seção longitudinal, o xilema apresenta elementos condutores com espessamentos espiralados e fibras diretamente associadas. O ápice é mucronado, apresentando células com paredes suberificadas (Fig. 21).

DISCUSSÃO

Respostas anatômicas às variações ambientais têm merecido atenção especial, fato verificado nos trabalhos de FERRI (1944; 1955; 1959); ARENS (1958); MORRETES & FERRI (1959); BEIGUELMAN (1962); COUTINHO (1962); ANDRADE (1967); LAMBERTI (1969); MORRETES (1967; 1969; 1980); SILVA (1984); VIEIRA (1990) e VIEIRA & MACHADO (1992).

Para autores como ESAU (1977), NAPP-ZINN (1978) e METCALFE & CHALK (1983), o crescimento e a organização da lâmina foliar são altamente influenciados por fatores ambientais como a temperatura, a intensidade de luz e a disponibilidade de água. GOULET & BELLEFLEUR (1986) afirmam que os efeitos da luz (sol e sombra) também influenciam na plasticidade foliar, alterando a espessura, a área e outras características desse órgão vegetal.

GABA & BLACK (1983) citam que os dois fatores que contribuem para um aumento na dimensão das folhas de sombra são a maior disponibilidade de água e a redução da luz. Os indivíduos de *Stromanthe thalia* (Vell.) J. M. A. Braga provenientes de Poço das Antas apresentam folhas maiores em relação aos de Macaé de Cima. Essa expansão foliar pode ser explicada pelo fato da primeira região encontrar-se encharcada a maior parte do ano, em função do lençol freático superficial, apesar

de apresentar uma precipitação média anual de 1000mm. Segundo DUFOUR (1887) o fator luz quando analisado isoladamente levaria ao desenvolvimento maior das folhas. SPURR & BARNES (1973) acrescentam que as diferenças observadas nas folhas de sol e de sombra são devido, primeiramente, a luminosidade do ambiente.

O pulvino é uma região especializada que permite o movimento das folhas, ocorrendo com grande frequência nas Marantáceas. Somente um único indivíduo de *S. thalia* apresentou o pecíolo totalmente diferenciado em pulvino. Geralmente, a diferenciação restringe-se às porções mediana e distal do pecíolo. Segundo ESAU (1985) o sistema vascular do pulvino concentra-se na região central, enquanto a periferia é ocupada por células parenquimáticas. VIEIRA (1990) menciona que os dois pulvinos da folha de *Bauhinia radiata* Vell. (Leguminosae) estão intimamente relacionados ao movimento da folha. Para VÁLIO (1979) os movimentos nictinásticos ocorrem devido à variações de turgescência nas células do pulvino. HART (1988) acrescenta que este movimento é causado por mudanças no tamanho de células especiais dentro do pulvino, por alternância de influxos e efluxos de íons de K^+ para dentro e para fora das células motoras. No pulvino de *S. thalia* encontram-se células referidas por TOMLINSON (1961) como células oblíquas, sendo comumente descritas como células de água.

Por manter contato direto com o ambiente, a epiderme está sujeita a modificações estruturais em decorrência de vários fatores ambientais (Cutter 1986). Segundo HABERLANDT (1928) as células epidérmicas com paredes periclinais externas convexas ou papilosas e paredes periclinais internas planas, funcionam como lentes plano-convexas sob luz solar incidente. BONE *et al.* (1985) referem que nas plantas adaptadas à sombra, as células epidérmicas de paredes curvas são bem características e que esta curvatura aumenta a eficiência do órgão para

a captação da energia luminosa, aumentando a densidade do fluxo luminoso no interior das folhas, incrementando, dessa forma, a proporção de fotossíntese e o crescimento da planta. VIEIRA & MACHADO (1992) também sugerem a mesma função para as células epidérmicas papilosas da face abaxial das folhas de sombra e de ambiente intermediário de *Bauhinia radiata* Vell.. BONE *et al.* (1985) mencionam que devido ao efeito de penumbra e ocasionais “clareiras” de luz solar, o ambiente luminoso nas florestas úmidas é heterogêneo, sendo constituído por luminosidade baixa, difusa e de níveis intermediários. Na face abaxial da epiderme de *S. thalia*, a ocorrência de células epidérmicas convexas reforçam as afirmações acima, visto que os indivíduos de altitude se desenvolvem na sombra (umbrófilos) e os de baixada encontram-se parcialmente sombreados (semi-heliófilos).

De acordo com WILKINSON (1979) a hipótese mais aceita sobre as causas do traçado parietal das células epidérmicas refere-se às influências ambientais, já que a sinuosidade parietal é mais acentuada nas plantas que se desenvolvem à sombra, enquanto as de sol têm paredes retas ou quase retas. PYYKKÖ (1966), VIEIRA (1990) e GOMES (1992) atribuem a sinuosidade parietal das células epidérmicas aos ambientes úmidos. ARRUDA (1994) verificou que as espécies *Trilepis lhotzkiana* e *T. ciliatifolia* (Cyperaceae), mesmo crescendo sob intensa luminosidade apresentam células epidérmicas com paredes anticlinais espessadas e acentuadamente sinuosas, para a autora, este caráter parece estar bem fixado geneticamente. WYLIE (1943) ressalta que a sinuosidade parietal aumenta a área de contato lateral entre as células epidérmicas. Em linhas gerais, a sinuosidade parietal observada nas células epidérmicas de *S. thalia* corresponde às descrições da família Marantaceae como citado por TOMLINSON (1961; 1962) e LINDORF (1980).

A folha de *S. thalia* é anfiestomática,

com estômatos localizados ao mesmo nível das demais células epidérmicas. Segundo FAHN (1985), a presença de estômatos nas duas faces da lâmina foliar ou somente na abaxial é uma característica de folhas tróficas, sendo este caráter atribuído às plantas que crescem em ambientes mesofíticos (Pyykkö 1966, Nappzinn 1988). ESAU (1985) e CUTTER (1986), consideram como um fenômeno comum, a frequência maior de estômatos na face abaxial na maioria das plantas mesofíticas. CORMARK & GORHAM (1953) citam que na superfície abaxial, os estômatos são duas vezes mais numerosos por unidade de área nas folhas de sol do que nas de sombra. Esse aspecto foi observado na face abaxial da epiderme dos indivíduos *S. thalia* crescidos nos dois ambientes.

BRAGA (1984) menciona a semelhança dos estômatos de espécies de *Virola* Aublet (Myristicaceae) com os estômatos de Gramineae, Cyperaceae e Marantaceae, que segundo ela, possuem as paredes finas nas regiões polares e um espessamento navicular na região equatorial e proximidades desta, em vista frontal. Os estômatos de *S. thalia* assemelham-se com as descrições feitas pela autora para espécies de *Virola*.

Os tricomas tectores em *S. thalia* estão presentes ao longo de toda lâmina foliar. Pelas afirmações de WEAVER & CLEMENTS (1944), os tricomas protegem e reduzem a velocidade de transpiração. JOHNSON (1975) tem opinião contrária e afirma serem os tricomas responsáveis pelo aumento da transpiração por constituírem superfície adicional de evaporação.

Em *S. thalia* o mesofilo é dorsiventral. Para EAMES & MAC DANIELS (1947) as folhas mesomorfas caracterizam-se por apresentar mesofilo dorsiventral com um só estrato de parênquima paliádico e estômatos restritos à face abaxial, ao nível das demais células epidérmicas. NOBEL (1991) cita que os fatores ambientais podem afetar a anatomia foliar, especialmente durante o desenvolvimento deste órgão, podendo causar

mudanças no número de camadas do mesofilo. STANDLEY (1987) constatou que indivíduos de *Carex stricta* L. (Cyperaceae) mesmo crescendo sob intensidades de luz diferentes, apresentam sempre o parênquima paliçádico bem desenvolvido, indicando que essa característica não é uma resposta fenotípica às diferenças ambientais. CHAZDON & KAUFMANN (1993) analisaram as folhas do arbusto tropical *Piper arieianum* (Piperaceae) e verificaram uma variação significativa dependente da luz na espessura total foliar, espessura da epiderme superior, espessura do paliçádico e alongamento dos estratos do parênquima lacunoso. Em *S. thalia*, os valores médios referentes a hipoderme adaxial e ao parênquima paliçádico foram significativos ($p < 0.05$) para os indivíduos de baixada (semi-heliófilos), entretanto, os valores médios do parênquima lacunoso e da hipoderme abaxial não foram significativos ($p > 0.05$) para os exemplares de altitude e de baixada.

A hipoderme é um tecido cuja função está associada ao armazenamento de água (Morretes & Ferri 1972, Esau 1974, Costa 1989). SCATENA & MENEZES (1993) observaram as espécies de *Syngonanthus* Ruhl. seção *Thysanocephalus* Koern. (Eriocaulaceae) e acrescentaram que pode haver movimentação de água entre as células da hipoderme e as células do parênquima clorofiliano com a epiderme das espécies estudadas. Nos indivíduos de *S. thalia* provenientes de Poço das Antas, a hipoderme duplicou-se ao nível da nervura mediana, devido provavelmente a uma exposição maior de luz e a ocorrência de um lençol freático superficial.

CUTTER (1986) refere que nas monocotiledôneas as fibras podem dispor-se como uma bainha ao redor dos feixes vasculares. PYYKKÖ (1966) menciona que o esclerênquima é abundante nas plantas de ambientes secos. MAUSETH (1988) cita que a grande quantidade de esclerênquima nas extensões de bainha é importante no suporte mecânico ou na proteção dos tecidos vasculares ao ataque de insetos. Em *S. thalia*

verifica-se uma abundância de fibras ao nível do bordo e da nervura mediana nos indivíduos de baixada, isto pode estar relacionado ao fato desses indivíduos estarem expostos a uma luminosidade mais intensa quando comparados aos de altitude. Segundo ABREU (1994) os fatores externos como a luz interferem nas atividades enzimáticas, promovendo a formação da fenilalanina e da tirosina. A presença de enzimas em tecidos diferenciados catalisa a desaminação dessas substâncias para a síntese de unidades monoméricas aromáticas precursoras da lignina. JENSEN (1986) e posteriormente GOTTLIEB et al. (1996) referem a ativação da via biossintética do chiquimato (lignosa) sob a ação da luz.

Em *S. thalia*, observa-se desde a bainha até a nervura mediana ocorrência de aerênquima, organizado em pequenos canais e intersectados transversalmente por parênquima braciiforme. CUTTER (1986) cita que em plantas aquáticas esses espaços podem ser bem desenvolvidos, formando um sistema de ligação por toda planta. Para HENSLOW (1911) todos os grupos de monocotiledôneas que apresentassem canais de ar nas folhas, teriam um ancestral aquático comum. TOMLINSON (1962) refere-se às lacunas de ar para todas as famílias da ordem Zingiberales, como sendo provavelmente uma consequência mecânica da utilização da pequena quantidade de tecido fundamental de um grande órgão, que se desenvolve rapidamente.

TOMLINSON (1961) admite que há uma considerável variação anatômica dentro de um único indivíduo pertencente à família Marantaceae. Para ele, isso parece estar relacionado mais com a situação ecológica e o hábito do que com a posição taxonômica.

CONCLUSÕES

A lâmina foliar é a região onde registra-se uma plasticidade anatômica, principalmente no bordo com o incremento na produção de fibras; na nervura mediana, ao nível do terço médio, com uma duplicação no número de

estratos da hipoderme adaxial e no mesofilo, com uma variação significativa da espessura deste tecido.

As variações estruturais como a produção de fibras, o aumento em número e em espessura da hipoderme são resultantes do estímulo da intensidade luminosa nos exemplares de baixada crescidos na Reserva Biológica de Poço das Antas.

As médias da hipoderme adaxial e do parênquima paliçádico de ambos os indivíduos foram significativas ($p < 0.05$), enquanto as médias do parênquima lacunoso e da hipoderme abaxial não foram significativas.

As condições ambientais que os indivíduos de *S. thalia* estavam submetidos foram as possíveis responsáveis pela variação (plasticidade) não só anatômica mas também morfológica da lâmina foliar.

AGRADECIMENTOS

Ao Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro e ao Programa Mata Atlântica. Ao Dr. Raul Dodsworth Machado (in memoriam), à Dra. Cecília Gonçalves Costa e à Profa Cláudia Franca Barros pelas sugestões e pela revisão do trabalho. Às Profas Cátia Henriques Callado e Rosani do Carmo Arruda por toda contribuição. Aos Biólogos Luiza Negrão Debenedito Silva, João Marcelo Alvarenga Braga, Giselle Rôças, Heitor Duarte e Carlos Damião Correa França pelas sugestões. A Jair de Almeida pelo auxílio no levantamento bibliográfico. À Inês Cosme Neves Grillo e ao Prof. Osnir Marquete pela ajuda sempre oportuna; e a Paulo Rogério Ferreira Dias pela confecção das fotomicrografias.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abreu, dos S. 1994. Biossíntese de Lignificação. Ed. Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro, Itaguaí, RJ, xi + 63 p.
- Andersson, L. 1981. The neotropical genera

of Marantaceae. Circumscription and relationships. *Nordian Journal of Botany* 1(2): 218-245.

- Andrade, M. A. B. 1967. Contribuição ao conhecimento da ecologia das plantas das dunas do litoral do Estado de São Paulo. Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras Univ. de São Paulo 305, *Botânica* 22: 7-170.
- Arens, K. 1958. O cerrado como vegetação oligotrófica. Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras Univ. de São Paulo 224, *Botânica* 15: 59-77.
- Arruda, R. C. O. 1994. Anatomia foliar de *Trilepis lhotzkiana* Ness. e *Trilepis ciliatifolia* T. Koyama Cyperaceae. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 119p.
- Beiguelman, B. 1962. Cerrado: Vegetação oligotrófica. *Ciência e Cultura* 14: 99-107.
- Bone, R. A., Lee, O. W. & Norman, J. M. 1985. Epidermal cells functioning as lenses in leaves of tropical rain forest shade plants. *Applied Optics* 24(10): 1408-1412.
- Bradshaw, A. D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115-155.
- Braga, M. M. N. 1984. Sobre a ocorrência de estômatos "graminóides" em espécies do gênero *Virola* e em outras Dicotiledôneas. *Acta Amazônica* 14(3-4): 521-525.
- Braune, W., Leman, A. & Taubert, A. 1979. *Pflanzenanatomisches Praktikum I*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 288 p.
- Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur doppel far burng Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61(8): 255.
- Chazdon, R. L. & Kaufmann, S. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. *Functional Ecology* 7: 385-394.

- Chui, G. 1984. Study on the myocardial effect of *Stromanthe sanguinea*. *Jinan Liyi Xuebao* 4: 16-33.
- Cormack, P. G. H. & Gorham, A. L. 1953. Effects of exposure to direct sunlight upon the development of leaf structure of two deciduous shrub species. *Can. J. Bot.* 31(5): 537-541.
- Corrêa, M. P. 1984. *Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas*. IBDF, Ministério da Agricultura, Rio de Janeiro, v. 1, p. 384.
- Costa, C. G. 1989. Morfologia e anatomia dos órgãos vegetativos em desenvolvimento de *Marcgravia polyantha* Delp. (Marcgraviaceae). *Tese de Doutorado*. Universidade de São Paulo, São Paulo, 227 p.
- Coutinho, L. M. 1962. Contribuição ao conhecimento da ecologia da mata pluvial tropical. *Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras Univ. de São Paulo* 257, *Botânica* 18: 11-219.
- Cutter, E. G. 1986. *Anatomia Vegetal Parte II. Órgãos-Experimentos e Interpretação*. Ed. Roca, São Paulo, 1ª ed., 335 p.
- Dhetchuvi, M. M. 1993. Biologie et usage de quelques espèces de Marantaceae au Zaïre. *Belg. J. Bot.* 126: 209-216.
- Dufour, M. L. 1887. Influence de la lumière sur la forme et la structure des feuilles. *Ann. Sci. Nat.* 50(7): 311-413.
- Eames, A. J. & Mac Daniels, L. H. 1947. *An Introduction to plant anatomy*. Mc Graw-Hill Book Company Inc., New York - London, 2nd ed., 427 p.
- Erdman, M. D. & Erdman, B. A. 1984. Arrowroot (*Maranta arundinacea*), food, feed, and a fiber resource. *Economic Botany* 38(3): 332-341.
- Esau, K. 1974. *Anatomia das plantas com sementes*. Edgard Blücher, São Paulo, 2ª ed., 293 p.
- 1977. *Anatomy of seed plants*. John Wiley & Sons, New York, EUA, 2nd ed., 550 p.
- 1985. *Anatomía Vegetal*. Ediciones Omega S. A., Barcelona, 3ª ed., 780 p., il.
- Fahn, A. 1985. *Anatomía Vegetal*. Ediciones Pirámide S.A., Madrid, 599 p.
- Feder, N. & O'brien, T. P. 1968. Plant microtechnique, some principles and new methods. *Am. J. Bot.* 55(1): 123-142.
- Ferri, M. G. 1944. Transpiração de plantas permanentes dos cerrados. *Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras Univ. de São Paulo* 41, *Botânica* 4: 159-224.
- 1955. Contribuição ao conhecimento da ecologia do cerrado e da caatinga. *Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras Univ. de São Paulo* 195, *Botânica* 12: 5-170.
- 1959. Contribuição ao conhecimento da ecologia da caatinga do Rio Negro (Amazonas). *Economia d'água. Ciência e Cultura* 11(3): 141.
- Foster, A. S. 1949. *Practical Plant Anatomy*. D. van Nostrand, Inc., New York, 2nd ed., 228 p.
- Gaba, V. & Black, M. 1983. The control of cell growth by light. In: Shropshire, W. & Mohr, H. (eds). *Photomorphogenesis, Encyclopedia of Plant Physiology*. Springer, Berlin, p. 358-400.
- Gomes, D. M. S. 1992. Anatomia foliar de *Gomidesia spectabilis* (DC) Berg. e *G. nitida* (Vell.) Legr. (Myrtaceae). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal de Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 102 p.
- Gottlieb, O. R.; Kaplan, M. A. C. & Borin, M. R. De M. B. 1996. *Biodiversidade: um enfoque químico-biológico*. Ed. da Universidade Federal do Rio Janeiro, Rio de Janeiro, 268 p.
- Goulet, F. & Bellefleur, P. 1986. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication on forest succession. *Can. Journal Forest Research* 16: 1192-1195.
- Haberlandt, G. 1928. *Physiological Plant Anatomy*. MacMillan Company Ltd.,

- London, 777 p., il.
- Hart, J. W. 1988. *Light and Plant Growth*. Unwin Hyman, London, 204 p.
- Heslow, G. 1911. The origin of monocotyledon from dicotyledons through self adaptation to a moist or aquatic habit. *Ann. Bot.* 25: 717-744.
- Higbee, E. C. & Sievers, F. A. 1945. Notes on a wax from *Calathea lutea*. *J. of the New York Bot. Garden* 46(548): 192-196.
- Jensen, R. A. 1986. The shikmate arogenate pathway: link between carbohydrate metabolism and secondary metabolism. *Physiol. Plant.* 66: 164-168.
- Jensen, W. A. 1962. *Botanical Histochemistry (Principles and Practice)*. W. H. Freeman & Company, San Francisco, 408 p.
- Johansen, D. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, Inc., New York-London, 52 p.
- Jonhson, H. B. 1975. Plant pubescence: an ecological perspective. *The Bot. Review* 41(3): 233-268.
- Lamberti, A. 1969. Contribuição ao conhecimento da ecologia do mangue de Itanhaem. *Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras da Univ. de São Paulo* 317, *Botânica* 23: 1-217.
- Levin, A. D. 1987. Plasticity canalization and evolutionary stasis in plants. In: A.J. Davy; M.J. Hutchings & A.R. Watkinson (eds.), *Plant Population Ecology*. Blackwell Scientific, Oxford, p. 35-45.
- Lima, M. P. M. & Guedes-bruni, R. R. 1994. *Reserva Ecológica de Macaé de Cima. Nova Friburgo, RJ: Aspectos Florísticos das Espécies Vasculares*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, v. I, Rio de Janeiro, 404 p.
- Lindorf, H. 1980. Estructura foliar de quince Monocotiledoneas de sombra del bosque nublado de Rancho Grande I. Bifaciales: Araceae, Marantaceae y Musaceae. *Mem. Soc. Ciencia Nat. La Salle*. 40(113): 19-72.
- Malterud, K. E., Wollenweber, E., Gomez, P. & Luis, D. 1979. The wax of *Calathea lutea* (Marantaceae). *Z. Naturforsch. C. Biosci.* 34C(1-2): 157-158.
- Mauseth, J. D. 1988. *Plant Anatomy*. The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., California, 560 p.
- Mello Filho, L. E. 1975. O gênero *Heliconia* na Flora Fluminense de Frei José Mariano da Conceição Vellozo. *Rev. Bras. de Biol.* 35(2): 331-337.
- Metcalf, C. R. & Chalk, L. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, v. I, 2nd ed., 276 p.
- 1983. *Anatomy of Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, v. II, 2nd ed., 297 p.
- Morretes, B. L. 1967. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado II. *Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras da Univ. de São Paulo* 305, *Botânica* 22: 207-244.
- 1969. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado III. *Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras da Univ. de São Paulo* 331, *Botânica* 24: 7-32.
- 1980. Contribuição ao conhecimento da Anatomia Ecológica de Plantas do cerrado de Emas-São Paulo e da Caatinga Amazônica do Km 62 da Rodovia BR 174. *Tese de Livre Docência*. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- & Ferri, M. G. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas do cerrado I. *Bol. da Fac. de Fil. Ciências e Letras da Univ. de São Paulo* 243, *Botânica* 16: 7-70.
- & ———1972. Contribuição ao conhecimento da anatomia das folhas de plantas de uma “caatinga” do Rio Negro (Amazonas). *Rev. Biol.* 8(1-4): 97-122.
- Napp-zinn, K. 1978. La influencia de factores externos sobre la estructura de la hoja. Resumos dos trabalhos do II Congresso Latinoamericano de Botânica. XXIX Congresso Nacional de Botânica (S.B.B), p. 94.

- 1988. Anatomie der Blattes. Gerbrudes Borntraeger, Berlin, v. 2, 764 p.
- Nobel, P. S. 1991. *Physicochemical and Environmental Plant Physiology*. Academic Press, San Diego, 635 p.
- Pyykkö, M. 1966. The leaf anatomy of East Patagonian xerophytic plants. *An. Bot. Fennici* 3: 453-622.
- Scatena, V. L. & Menezes, N. L. 1993. Considerações sobre a natureza da câmara subestomática e das células epidérmicas das folhas de *Syngonanthus Ruhl.* seção *Thysanocephalus* Koern. - Eriocaulaceae. *Revta. Bras. de Bot.* 16 (2): 159-165.
- Schumann, K. M. 1902. Marantaceae. In: H. G. A. Engler (ed.). *Das Pflanzenreich Regni Vegetabilis Conspectus*. Verlag von Engelmann, Berlin, v. 47, p. 1-176, il.
- Silva, A. M. S. 1984. Anatomia foliar ecológica de *Norantea brasiliensis* Choisy (Marcgraviaceae). *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 120 p., il.
- Spurr, S. H. & Barnes, B. V. 1973. Forest tree variability and diversity. In: *Forest Ecology*. Ronald Press Company, New York, 2nd ed., p. 15-54.
- Standley, L. A. 1987. Variation of stomatal distribution an *Carex aquatilis* (Cyperaceae). *Am. J. Bot.* 73(10): 1393-1399.
- Strassburger, E. 1924. *Handbook of Practical Botany*. The MacMillan Company, New York, 532 p, il.
- Tomlinson, P. B. 1961. Morphological and anatomical characteristics of the Marantaceae. *Bot. J. Linn. Society* 58(370): 55-78.
- 1962. Phylogeny of the Scitamineae. Morphological and anatomical considerations. *Evolution* 16: 192-213.
- Válio, I. F. 1979. Tropismos e nastismos. In: M. G. Ferri (ed.). *Fisiologia Vegetal*. Ed. Pedagógica Universitária Ltda, São Paulo, v. 2, p. 73-92.
- van Cotthem, W. R. J. 1970. A classification of stomal types. *Bot. J. Linn. Soc.* 63: 235-246.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., Jong, G. De, Sheiner, S. M., Schlichting, C. D. & Van Tiederem, P. H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consesus and controversy. *Trees* 10 (5): 212-217.
- Vieira, R. C. 1990. Contribuição ao conhecimento da anatomia ecológica de *Bauhinia radiata* Vell. *Dissertação de Mestrado*. Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 203 p.
- & Machado, R. D. 1992. Superfície foliar de *Bauhinia radiata* Vell em dois ambientes. *Hoehnea* 19(1/2): 111-116.
- Vilhena-Potiguara, R. C.; Almeida, S. S.; Oliveira, J.; Lobato, L. C. B. & Lins, A. L. F. A. 1987. Plantas fibrosas I. Levantamento botânico na microrregião do Salgado (Pará, Brasil). *Bol. do Mus. Paraense Emílio Goeldi, Sér. Bot.* 3(2): 297-301.
- Weaver, J. E. & Clements, F. E. 1944. *Ecologia Vegetal*. Ed. Acme Soc. Resp. Ltda., Buenos Aires, 667 p.
- Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). In: Metcalfe, C. R. & Chalk, L. (eds.). *Anatomy of the Dicotyledons*. Clarendon Press, Oxford, v. I., 2nd ed., p. 97-162.
- Wylie, R. B. 1943. The role of epidermis in the foliar organization and its relations to the minor venation. *Am. J. Bot.* 30: 273-280.