

Anatomia foliar de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae)

Tatiani Yuriko Souza Kikuchi¹, Zélia Valente Braga², Raimunda Conceição de Vilhena Potiguara³

1. Agrônomo e Mestre em Ciências Biológicas (Universidade Federal Rural da Amazônia, Brasil).

2. Agrônomo e Mestre em Ciências Biológicas (Universidade Federal Rural da Amazônia). Doutoranda em Fisiologia e Bioquímica (Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz" da Universidade de São Paulo, Brasil).

3. Farmacêutico-Bioquímica (Universidade Federal do Pará). Doutor em Ciências Biológicas (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Brasil). Pesquisadora do Museu Paraense Emílio Goeldi, Brasil.

*Autor para correspondência: typinheiro@yahoo.com.br

RESUMO. *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. é uma palmeira nativa de florestas de várzea da região Amazônica, cujas as raízes apresentam características estruturais adaptadas a ambientes com disponibilidade hídrica. Sendo a folha o órgão que mais se modifica em resposta às alterações ambientais é proposta neste estudo caracterizar a anatomia foliar de *S. exorrhiza*, visando fornecer subsídios úteis para melhor compreender a estrutura deste órgão em condições naturais de ocorrência dessa espécie. Para isso, amostras foram submetidas às técnicas usuais em anatomia vegetal. As regiões da pina apresentam estruturas distintas. A bainha apresenta-se dorsiventral, com epiderme papilosa, amplos espaços aeríferos e ductos secretores com cristais do tipo ráfides, além de septos transversais, os quais foram descritos pela primeira vez. O pecíolo e a raque exibem uma região periférica e outra medular, com feixes vasculares circundados por bainhas amilíferas. A pina é anfistomática, com estrias cerosas nas paredes das células-guarda e muitos tricomas tectores ramificados, especialmente nas regiões costais. Já o mesófilo apresenta três tipos de feixes vasculares: primários, secundários e terciários. A margem ao longo da pina apresenta as formas, afilada, revoluta e rômbrica. A partir dos resultados conclui-se que, em geral, as folhas de *S. exorrhiza* apresentam características comuns a família Arecaceae, porém foram observados caracteres marcantes e inéditos que podem ser exclusivos da espécie.

Palavras-chave: Palmeira, pinas, tricomas, ductos secretores, floresta de várzea.

Leaf anatomy of *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (Arecaceae)

ABSTRACT. *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. is a palm tree that occurs in significant abundance in lowland forests of the Amazon region due to its root system adapted to flooded environments. However, with the sheet the organ that more changes in response to environmental change is proposed in this study to characterize the leaf structure of *S. exorrhiza*, aimed at generating useful information to better understand the anatomical characteristics of this body, in the occurrence of natural conditions of species. For this, samples were submitted to the usual techniques in plant anatomy. The regions of the leaf have different structures. The sheath is presented dorsiventral with papillose epidermis, air spaces, canals with septa and crystal raphides, the petiole and rachis exhibit a peripheral region and other spinal cord, with vascular bundles surrounded by sheaths amiliferous. The pinna is amphistomatic, with waxy streaks on the walls of guard cells, trichomes in the form of T, filamentous and branched. In the mesophyll, three types of vascular bundles: primary, secondary and tertiary, the border along the pinna has tapered form, orthorhombic and revolute. From the results it is concluded that, in general, the leaves of *S. exorrhiza* have characteristics common to Arecaceae. However, striking feature have been observed that may be unique to the species.

Keywords: Palm; pinna; trichomes; secretory ducts; floodplain forest.

1. Introdução

As palmeiras apresentam dominância em florestas de várzea devido ao surgimento de mecanismos adaptativos, morfológicos e ecofisiológicos que facilitam a sua colonização (ALMEIDA; SILVA, 1997).

Socratea exorrhiza (Mart.) H. Wendl., conhecida popularmente como "paxiúba ou árvore das pancadas" é uma palmeira nativa que ocorre em expressiva abundância nas florestas de várzea da região Amazônica, em virtude do seu sistema radicular adaptado que cresce bem em solos úmidos e encharcados próximos aos igarapés (VILHENA et al., 1984; MIRANDA et al., 2001; SOUZA; JARDIM, 2015), embora, também, tolere solos bem drenados (MIRANDA RABELO, 2008). Esta espécie está circunscrita na subtribo Iriarteinae, grupo monofilético caracterizado por longas raízes escoras e pinas premorsas (ENDERSON, 2002).

Atualmente, o aproveitamento dos órgãos vegetativos e reprodutivos de *Socratea exorrhiza* vem ganhando destaque fora das comunidades ribeirinhas, pois seu estipe apresenta características favoráveis a sua utilização como tábuas para forros, assoalhos e paredes de moradias típicas dos ribeirinhos, bem como na produção de móveis, confecção de artesanatos e biojóias como: colares, brincos, pulseiras, dentre outros (ACERO DUARTE, 1979; ENDERSON et al., 1995; MACEDO,

1995; KIKUCHI et al., 2007).

As folhas e raízes, por sua vez, possuem propriedades medicinais que auxiliam no tratamento de doenças venéreas e afecções hepáticas (VILHENA et al., 1984). Apesar de suas diversas aplicações, *Socratea exorrhiza* ainda não é bem conhecida sob diversos aspectos, especialmente quanto a anatomia dos órgãos vegetativos (VILHENA et al., 1984; KIKUCHI et al., 2007) e reprodutivos (MENEZES, 2000).

Considerando a folha o órgão que mais se modifica em resposta às alterações ambientais, além de constituir o principal sítio na produção de fotoassimilados, é proposta desta pesquisa caracterizar a estrutura foliar de *Socratea exorrhiza*, a fim de gerar dados úteis para melhor compreender a estrutura deste órgão em condições naturais de ocorrência dessa espécie.

2. Material e Métodos

Folhas completamente expandidas localizadas na periferia da coroa foliar de indivíduos adultos ocorrentes em uma área de várzea baixa da Área de Proteção Ambiental Ilha do Combu (W 48°29'34.44"/48°24' 18.27" e S 01°28'14.88"/01°31'13.27"), foram coletadas, herborizadas e depositadas no Herbário João Murça Pires (MG), sob o número de registro MG 169304. Para o estudo anatômico

realizou-se um diagrama, caracterizando as seções analisadas em cada segmento da folha (Figuras 1A-G).

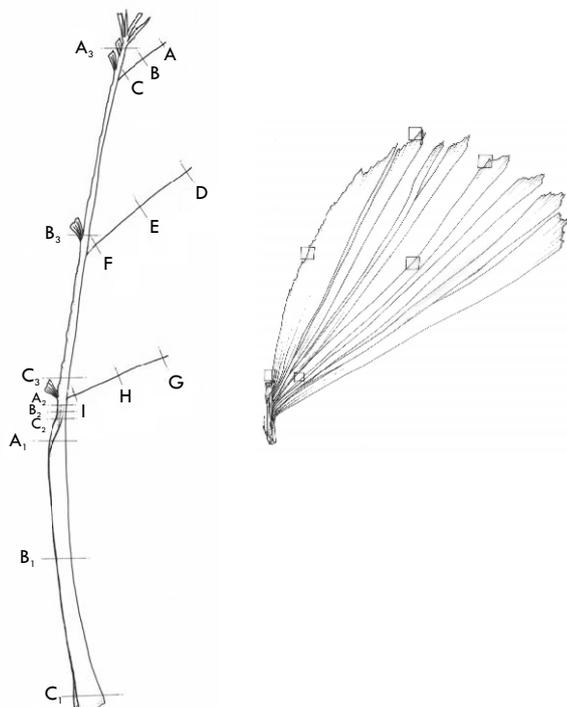


Figura 1. Diagrama das seções realizadas nos segmentos da folha de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: Ápice das pinas apicais; B: Meio das pinas apicais; C: Base das pinas apicais; D: Ápice das pinas medianas; E: Meio das pinas medianas; F: Base das pinas medianas; G: Ápice das pinas basais; H: Meio das pinas basais; I: Base das pinas basais. A1: Bainha apical; B1: Bainha mediana; C1: Bainha basal. A2: Pecíolo apical; B2: Pecíolo mediano; C2: Pecíolo basal; A3: Raque apical; B3: Raque mediana; C3: Raque basal. / **Figure 1.** Diagram of the meetings held in the segments of *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl sheet. A: Apex of the apical pinnae; B: Half of the apical pinnae; C: Base of the apical pinnae; D: Apex of the pinnae medians; E: Half of the middle pinnae; F: Base of pinnae medians; G: Apex basal pinnae; H: Half of basal pinnae; I: Base basal pinnae. A1: Apical sheath; B1: median sheath; C1: basal sheath. A2: Petiole apical; B2: petiole median; C2: petiole basal. A3: Rachis apical; B3: Rachis median; C3: Rachis basal.

Amostras foram fixadas em FAA (Formaldeído + Ácido acético + Álcool etílico 50%) por 48 horas e conservadas em álcool 70% (JOHANSEN, 1940). Para a dissociação de epiderme, foram previamente lavadas em água corrente e aquecidas por um período de 5 a 20 minutos em ácido nítrico 10%. Após completa dissociação, foram lavadas várias vezes em água destilada e coradas com astrablau e fucsina básica 1% (BRAGA, 1977), seguido de desidratação em série alcoólica (JOHANSEN, 1940).

Os cortes histológicos foram obtidos a mão, utilizando lâmina de barbear no plano transversal e longitudinal. Estes foram submersos em solução de hipoclorito de sódio (NaClO) e água destilada (1:1), seguido de coloração com astrablau e safranina 1% (GERLACH, 1977).

Testes histoquímicos foram realizados com material fresco, para revelar a presença de grãos de amido utilizou-se solução de Lugol (JOHANSEN, 1940) e cristais de oxalato de cálcio (CHANBERLAIN, 1932).

Para exame ao microscópio eletrônico de varredura (MEV), amostras pós-fixadas foram desidratadas em série etílica (JOHANSEN, 1940) e imersas em clorofórmio por 24 horas, submetidas à secagem em ponto crítico, montadas em fita adesiva de carbono sobre "stubs" e metalizadas com uma cobertura de ouro de 20 nm de espessura, sob aceleração de voltagem de 15 kV.

As fotomicrografias foram realizadas com auxílio de câmera fotográfica digital Canon PowerShot A660IS, acoplada ao microscópio Zeiss AxioStar Plus. As eletromicrografias de varredura foram obtidas por captura através do Software Leo.

A terminologia adotada na descrição anatômica está de acordo com Tomlinson (1961) e Tomlinson et al. (2011).

3. Resultados e Discussão

Anatomia foliar

- Pinas

As pinas, em vista frontal, apresentam as células epidérmicas da superfície adaxial com formato losangular e diferentes dimensões, paredes anticlinais moderadamente onduladas e lignificadas (Figura 2A). Já nas regiões intercostais da superfície abaxial, as células apresentam formato retangular, paredes retas, alongadas e espessas (Figura 2B), orientadas em fileiras longitudinais ao longo do eixo da pina e cobertas por uma camada de cera epicuticular.

A pina é anfiestomática com estômatos do tipo tetracítico ocorrendo com maior frequência nas regiões costais da superfície abaxial, onde se encontram dispostos em fileiras longitudinais e paralelos às nervuras (Figuras 2B e 2D). As células-guarda possuem formato reniforme, as quais estão circundadas por células subsidiárias alongadas nas laterais e por células quadradas, menores nos polos. A cera epicuticular forma estrias perpendiculares à fenda estomática (Figura 2B), sendo este o primeiro registro para a espécie.

Segundo Tomlinson (1969), os estômatos tetracíticos são comuns em monocotiledôneas, dentre elas, as Arecaceae e Cyperaceae, com baixa frequência ou total ausência na superfície adaxial na maioria das espécies de palmeiras (TOMLINSON, 1961).

Embora poucos esclarecimentos tenham sido feitos a respeito da presença dos estômatos em ambas as superfícies Esau (1985) citou que a presença de estômatos nas duas faces da lâmina foliar ou apenas na face abaxial, como uma característica determinada pela disponibilidade de água, geralmente é atribuída às plantas que crescem em ambientes mesofíticos. Fato este constatado nas lâminas foliares de algumas palmeiras ocorrentes em área de várzea como *Astrocaryum murumuru* var. *murumuru* Mart. (ROCHA, 2004), *Bactris gasipaes* H.B.K (FREITAS, 2002) e *Raphia taedigera* (Mart.) Mart. (VILHENA-POTIGUARA, 2002).

No entanto, Leite e Scatena (2001) ao estudarem seis espécies de *Syagrus* (*S. coronata*, *S. flexuosa*, *S. harleyi*, *S. microphylla*, *S. vagans* e *S. werdermannii*), sujeitas a estresse hídrico, também apresentaram maior frequência de estômatos na superfície abaxial, admitindo-se inferir que a abundância de estômatos na face abaxial independa da disponibilidade de água, sendo esta, uma característica inerente ao táxon em questão, com influência apenas para a frequência dos mesmos (PASSOS; MENDONÇA, 2006). Ademais, a ocorrência de estômatos restritos a face abaxial provavelmente evita a perda excessiva de água por transpiração e a incidência direta de luz do sol sobre os estômatos (TAIZ; ZEIGER, 2009). A presença de cera epicuticular atua como uma barreira, evitando a dissecação e a entrada de patógenos (TAIZ; ZAIGUER, 2009).

Tricomas tectores localizam-se ao longo das regiões costais intercostais e costais da superfície abaxial e aleatoriamente na superfície adaxial. São estruturas heteromorfas de tamanhos variados, compostos de três partes: basal, peduncular e apical. A base é persistente e compõem-se de duas a três células de formato alongado com paredes esclerenficadas. O pedúnculo apresenta duas células com

paredes pontuadas e espessas, que podem estar dispostos tanto paralelamente quanto transversalmente à nervura da pina (Figuras 2B e 2E); o ápice apresenta várias formas “T” (Figura 2D), filamentosos e ramificados com até três braços (Figura 2F), dispostos nas regiões costais, especialmente, onde encontram-se aglomerados formando faixas esbranquiçadas, evidentes a olho nu.

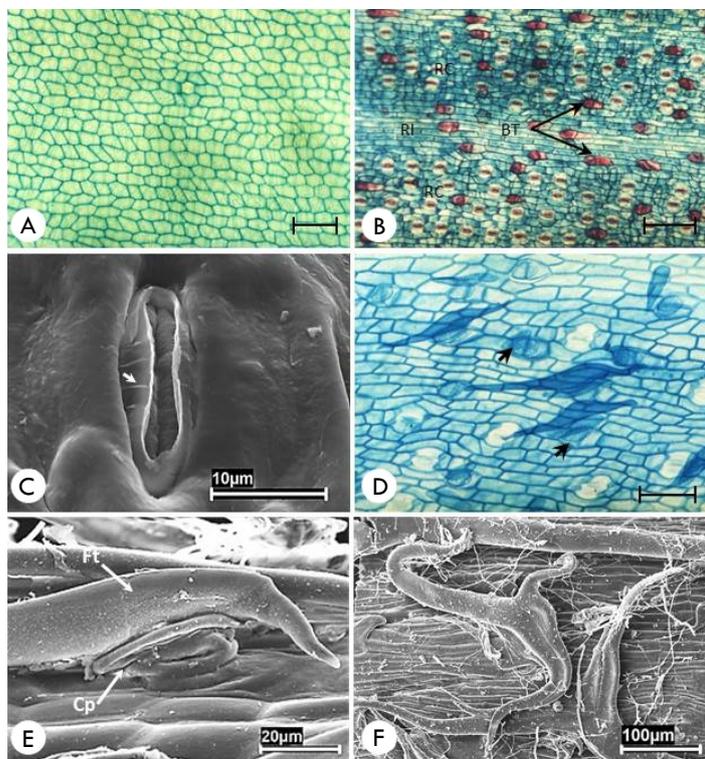


Figura 2. Superfície da pina de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: Vista geral da face adaxial; B: Detalhe da face abaxial, notar estômatos tetracíticos enfileirados nas regiões costais e a base persistente dos tricomas; C: Detalhe das estrias de cera revestindo as paredes das células-guarda (seta); D-E: Tricomas em “T” sobre a superfície adaxial filamento - seta - (D), notar inserção das células pedunculares ao filamento - seta - (E). F: Filamento ramificado. Célula peduncular (Cp), Filamento (Ft), Base do tricoma (BT), Região costal (RC), Região intercostal (RI). Escalas: A-B e C= 50µm. / **Figure 2.** Pinnae surface *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: Overview of the face adaxial; B: Face detail abaxial, note tetracytic stomata lining the coastal regions and the persistent base of trichomes; C: Detail of wax streaks lining the walls of the guard cells (arrow); D-E: Trichomes “T” on the adaxial surface filament - arrow - (D), note insertion of stalk cells to the filament - arrow - (E); F: filament branched. Cell peduncle (Cp), Filament (Ft), Trichomes basis (BT), Coastal region (RC), Intercostal region (RI). Scales: A-B and C = 50µm.

Tomlinson (1961) citou que, geralmente, os tricomas são ausentes na lâmina foliar das palmeiras, porém classificou cinco tipos (I-V), não mencionando, entre estes, algumas tipologias encontradas em *Socratea exorrhiza*, como os ramificados com até três braços e a forma “T”. Dentro da classificação feita pelo autor supracitado, os que mais se assemelham aos tricomas observados na espécie em estudo, pertencem a tipo III, que consiste de uma base elipsoidal ou esférica com poucas células largas pontuadas, geralmente terminando em um filamento distal.

De acordo com Mauseth (1988), a mesma planta pode apresentar vários tipos de tricomas, assim como podem sofrer mudanças ao longo do seu desenvolvimento. Passos (2004) ao estudar os segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) observou que os tricomas podem se diferenciar nas distintas fases do desenvolvimento da lâmina foliar, com função bastante discutida dos mesmos.

Para Henderson (1990), as espécies de Iriarteinae (Arecaceae) apresentam maior densidade de tricomas na folha quando ainda jovem, entretanto, os tricomas observados na lâmina foliar de *S. exorrhiza* foram encontrados em espécimes adultos. Para Shields (1950) a

abundante densidade desses apêndices é um indicativo de excessiva perda de água pelo indivíduo. Em contra partida, Uphof (1962) sugeriu que esses apêndices epidérmicos realizariam simultaneamente várias funções, ou, em períodos seguidos, dentre elas, a de proteção mecânica.

Em secção transversal, as células epidérmicas adaxiais são uniformes, com paredes periclinais e anticlinais retas de formato quadrangular, diferentes das abaxiais que são irregulares, paredes periclinais papilosas e revestidas por cutícula lisa, menos espessa que a superfície adaxial. Os estômatos ocorrem ao nível das células epidérmicas. As células-guarda possuem um espessamento parietal desenvolvido na região de contato entre elas, formando uma crista lignificada, dando aspecto triangular ao lúmen (Figura 3B), logo abaixo ocorre também uma câmara subestomática (Figura 3B). Segundo Taiz; Zaiguer (2009) essas estruturas auxiliam nas trocas gasosas favorecendo o contato do CO₂ com as células do parênquima clorofiliano, mesmo quando os estômatos estão parcial ou totalmente fechados.

Anexo às superfícies da epiderme se observam células hipodérmicas de formato retangular e paredes espessas que, quando próximas às nervuras, assumem formato abaulado.

A presença de hipoderme, dependendo do grau de espessamento parietal, funciona como um tecido mecânico ou armazenador de água (HABERLANDT, 1965; AOYAMA; SAJO, 2003), chamadas de células buliformes quando próximas às nervuras (TOMLINSON, 1961; LEITE; SCATENA, 2001), desempenhando função motriz no mecanismo de enrolamento e desdobraimento das folhas em resposta ao potencial hídrico (FAHN, 1990).

O mesofilo, em secção transversal, apresenta o parênquima paliádico bisseriado (Figura 3A), com a segunda camada mais curta que a primeira, já o lacunoso é homogêneo, exibindo de três a quatro camadas de células irregulares intercaladas por feixes vasculares colaterais de diferentes calibres: o maior ocupa toda a extensão do mesofilo e encontra-se envolvido por uma bainha fibrosa espessa que, por sua vez, é circundada por outra bainha de células parenquimáticas caracterizando as nervuras secundárias (Figura 3D); os feixes menores restringem-se ao parênquima lacunoso, os quais são envoltos por células fibrosas nas regiões polares e células parenquimáticas nas laterais, caracterizando os feixes terciários (Figuras 3A e 3D).

As nervuras primárias possuem os elementos vasculares contornados por um anel esclerenquimático, composto por células pétreas e fibras associadas à “stegmatas”. Na secção apical os elementos de vaso estão concentrados na região central do anel fibroso (Figura 3E), enquanto que, na secção basal localizam-se tanto na região periférica, quanto medular.

Segundo Raven et al. (2001) as nervuras de menor porte são essenciais para a captação dos compostos orgânicos produzidos pela fotossíntese, a partir das células do mesofilo. Os autores citaram ainda que o aumento do tamanho das nervuras e sua função primária muda de captação de fotoassimilados, para a eliminação destes para fora da folha.

A margem da pina apresenta nas secções transversais apicais, medianas e basais, o formato rômboide, revoluto e afilado respectivamente (Figuras 3F-G) com reforço de células esclerenificadas. Leite; Scatena (2001) também verificaram variações na forma das margens foliares das seis

espécies estudadas de *Syagrus*, das quais *S. vagans* e *S. werdermannii*, possuem fibras. Segundo Haberlandt (1965) a presença de células fibrosas na margem é resultante de uma anastomose vascular que consiste de um reforço mecânico quando exposta à tensão.

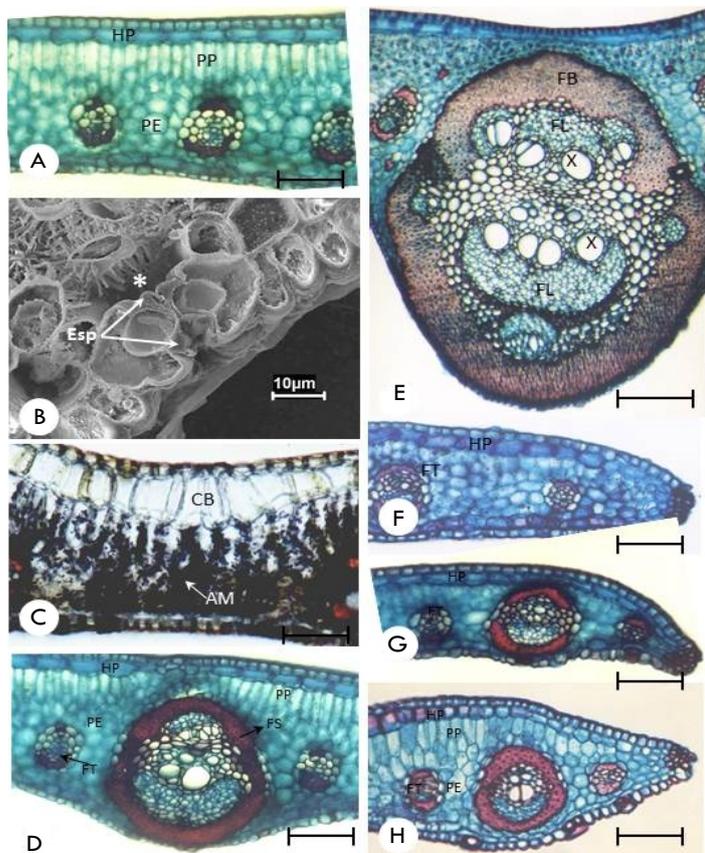


Figura 3. Pina em secção transversal de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: Mesofilo dorsiventral; B: Lúmen triangular das células-guarda, notar espessamento cuticular (setas) e a câmara substomática (asterisco); C: Abundantes grãos de amido no mesofilo; D: Feixes secundários e terciários no mesofilo; E: Nervura central, elementos vasculares reunidos na região central do cilindro fibroso; F-G: Margem foliar com formato rombóide (F), recurvada (G) e afilada (H). Amido (Am), Células bulbiformes (CB), Feixe secundário (FS), Feixe terciário (FT), Parênquima esponjoso (PE), Parênquima paliçádico (PP), Hipoderme (Hp), Xilema (Xi), Floema (Fl). Escalas: A,C-G= 50µm. / **Figure 3.** Pinnac cross section *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: mesophyll dorsiventral; B: Triangular lumen of guard cells, noted cuticular thickening (arrows) and substomatal camera (asterisk); C: Abundant starch grains in the mesophyll; D: secondary and tertiary beams in the mesophyll; E: central Vein, vascular elements gathered in central fibrous cylinder; F-G: leaf margin with rhombic shape (F), curved (G) and tapered (H). Starch (Am) bulliform cells (CB), secondary beam (FS), tertiary beam (FT), spongy parenchyma (PE), palisade parenchyma (PP), Hipoderme (Hp). Xylem (Xi), phloem (Fl). Scales: A, C, G = 50µm.

- Pecíolo e Raque

O pecíolo e a raque exibem, em secção transversal, características anatômicas semelhantes, ambas com duas regiões: periférica e medular (Figura 4A e 4C). A região periférica do pecíolo apresenta células epidérmicas moderadamente papilosas, cobertas por uma delgada camada cuticular, com estômatos e tricomas semelhante ao descrito para a bainha foliar.

Na raque as células epidérmicas são circulares com ausência de apêndices de revestimento. Subsequente a epiderme ocorre de três a quatro camadas de células parenquimáticas poliédricas, seguidas por um cordão fibroso que limita os feixes vasculares de pequeno e médio porte, que se encontram dispersos. Porém, na raque, estes se agrupam formando um conjunto de dez a 12 feixes vasculares, podendo ser intercalados por células pétreas, semelhantes a “girder” (Figura 4B), ou seja, agrupamentos de células esclerenficadas logo abaixo da epiderme, com função de sustentação (HABERLANDT, 1965; METCALFE, CHALK, 1971). Na raque, as células pétreas seguem em direção à periferia do órgão

(Figura 4C).

Células esclerenquimáticas foram observadas no pecíolo de *Aldina heterophylla* Spruce ex Benth. (ARAÚJO; MENDONÇA, 1998), *Alpinia zerumbet* (Pers.) B.L. Burtt & R.M. Sm. (ALBUQUERQUE; NEVES, 2004) e na raque de *Euterpe oleracea* Mart. (PAULA, 1975). Esses mesmos autores relataram que a presença de células esclerenficadas proporciona ao órgão maior resistência, mantendo a posição da lâmina foliar e impedindo o seu flexionamento, uma vez que estão sujeitos a estímulos de curvatura e a tensões mecânicas; podendo, ainda, formar massas contínuas ou pequenos grupos entre os tecidos parenquimáticos (ESAU, 1985).

Foster (1946) mencionou que os esclereídes podem ocorrer de diversas formas em *Mouriria oligantha* Pilg. (Melastomataceae) como solitários, agrupados ou em pilhas frequentemente dispersas. Já a região medular do pecíolo e da raque é formada por células parenquimáticas de paredes delgadas com abundantes grãos de amido, principalmente ao redor dos feixes vasculares de grande porte da secção apical, onde esses constituem uma bainha (Figura 4D). Segundo Salisbury; Ross (1991) alguns órgãos permanecem ricos em amido durante o período em que o ambiente desfavorece a propagação da espécie, voltando a ser consumido quando as condições ambientais estiverem favoráveis. Para Gérard et al. (2009) o acúmulo de amido seria uma adaptação metabólica de espécies arbóreas tolerantes ao alagamento.

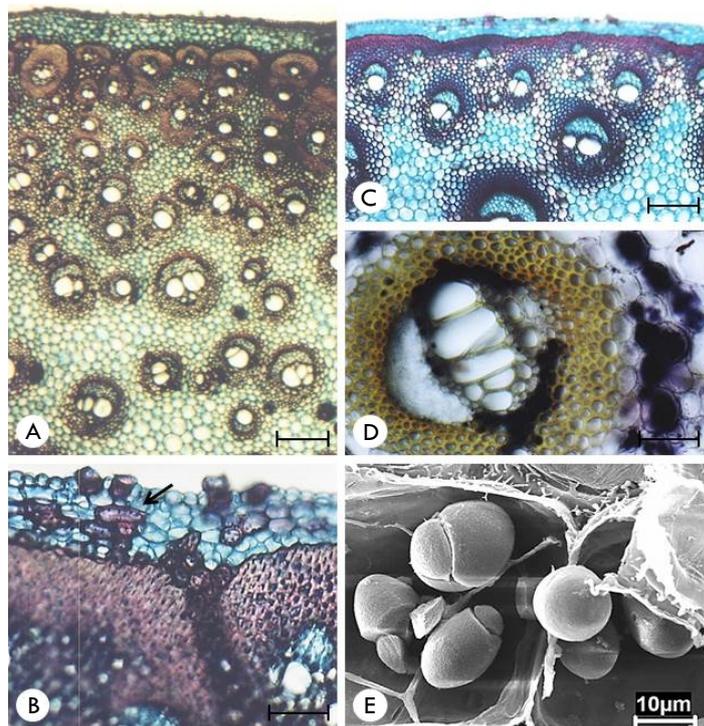


Figura 4. Pecíolo e raque em secção transversal de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: Vista geral da região periférica e medular do pecíolo, notar elementos vasculares na periferia da região basal da raque; B: Detalhe das células pétreas entre as fibras perivasculares na periferia da raque (seta); C: Vista geral da região periférica do pecíolo; D: Grãos de amido ao redor dos feixes vasculares da região medular do pecíolo; E: Detalhe dos grãos de amido. Escalas: A= 300µm, B e D= 50µm, C = 140µm. / **Figure 4.** Petiole and rachis cross section *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: Overview of peripheral and spinal region of the petiole, noting vascular elements in the periphery of the basal region of the rachis; B: Detail of stone cells between perivascular fibers on the periphery of the rachis (arrow); C: General view of the peripheral region of the petiole; D: Starch grains around the vascular bundles of the medullary region of the petiole; E: Detail of starch grains. Scale: A = 300µm, B and D = 50µm, C = 140µm.

- Bainha

A bainha foliar, em secção transversal, apresenta-se dorsiventral (Figura 5A). A superfície dorsal exhibe células

epidérmicas de paredes periclinais papilosas e paredes anticlinais irregulares, revestidas por uma cutícula lisa e espessa (Figura 5B), com estômatos raros e tricomas pluricelulares ramificados, nos quais se distingue duas partes: base e ápice. A base é formada por uma a quatro células esclerenquimáticas, e o ápice por um filamento simples de parede espessa e lignificada, que se rompe facilmente à manipulação.

A superfície ventral, por sua vez, apresenta células menores em relação às dorsais, com formato retangular de paredes retas e delgadas, com estômatos raros contendo grãos de amido nas células-guarda.

A função das papilas ainda é pouco conhecida, entretanto Haberlandt (1965) e Espírito Santo e Pugialli (1999) associaram o formato destas células como um recurso da planta a diferentes condições ambientais (temperatura, umidade e luz solar incidente). Sendo provável que em *Socratea exorrhiza*, as papilas também realizem semelhante função, evitando, assim, o superaquecimento e consequente ressecamento do órgão. Com relação aos apêndices epidérmicos - estômatos e tricomas - localizados na bainha foliar, podem ser de grande valor taxonômico (DICKISON, 2000), sendo descritos para algumas espécies de Arecaceae como: *Archontophoenix alexandrae* (F. Muller) H. Wendl., *Bactris gasipaes* H.B.K., *Euterpe oleracea* Mart. e *Euterpe edulis* Mart. (QUADROS, 2004).

Nas camadas subepidérmicas ocorrem células parenquimáticas alongadas de contorno circular, formando faixas verticais tangenciais que se unem a pequenas células esféricas ao redor dos feixes vasculares de pequeno porte (Figura 5A).

À medida que as células parenquimáticas se aproximam da superfície ventral, tornam-se compactas e menores (Figura 5A). Por outro lado, nas seções apicais, as células parenquimáticas se organizam radialmente aos feixes vasculares, tornando-se frouxas ou formando amplos espaços de ar (Figura 5D).

Segundo Tomlinson (1962) a formação de espaços aeríferos é resultante do crescimento acelerado do tecido fundamental de órgãos muito grandes, que deixam falhas ao longo do seu desenvolvimento. Sendo este, o primeiro registro para a bainha foliar de *Socratea exorrhiza*, tendo em vista só terem sido registradas em raízes de *Euterpe oleracea* Mart., *Nipa fruticans* Wurmb, *Pinanga* sp. e *Phoenix reclinata* Jacq. (PAULA, 1975). Porém, diversos estudos sobre a anatomia foliar relatam que normalmente plantas quando sujeitas a ambientes alagados produzem espaços aerenquimáticos por meio de processos lisígeno, esquizógenos e esquizolígenos (SIFTON, 1957; KAWASE; WHITMOYER, 1980; COAN et al., 2002). Contudo, a presença de lacunas aeríferas pode ser caracterizada também como resposta favorável à baixa oxigenação (BARUCH; MÉRIDA, 1995; DREW, 1997), uma vez que diminui a resistência da difusão do oxigênio entre órgãos aerados e não aerados (DREW, 1997), fato que também sustentaria a presença dessas estruturas na bainha de *Socratea exorrhiza*.

Ainda entre as células do parênquima, se intercalam pequenos grupos de fibras perivasculares de lúmen reduzido, com seis a 12 células associadas à "stegmatas". Nas seções apicais, além dos "stegmatas", pode-se observar esclereídes do tipo braquiesclereídes, isolados ou agrupados em pilhas, principalmente entre os cordões de fibras próximos à periferia da superfície dorsal. Segundo Tomlinson (1962), os esclereídes

são recorrentes em folhas de monocotiledôneas, principalmente nas extensões da bainha, associando-se com outros tipos de células ou formando cordões contínuos, com função de reforço, resistência, rigidez e proteção às células parenquimáticas e aos tecidos do sistema vascular (FAHN, 1990).

De acordo com Kikuchi et al. (2007), a presença de "stegmatas" associados ao longo das fibras é uma característica comum das palmeiras, os quais apresentam-se geralmente esféricos ou globosos com superfície espiculada e alta concentração de sílica com função de resistência mecânica (TOMLINSON, 1961). Para Metcalfe (1983) e Wrang et al. (1998) a forma adquirida pelos depósitos de sílica, bem como a sua distribuição no interior do vegetal, depende da espécie e das condições climáticas do ambiente onde a mesma cresce, podendo ser distintivo para uma espécie, gênero ou até mesmo família, sendo, portanto, um caráter com aplicação taxonômica.

Ductos secretores foram observados apenas nas seções basais da bainha foliar, localizados dispersos por entre as células parenquimáticas, apresentando contorno circular e delimitados por células epiteliais (Figura 5E). Em microscopia eletrônica de varredura observou-se que, longitudinalmente, os mesmos são alongados e constituídos por septos transversais (Figura 5F), contendo cristais de oxalato de cálcio do tipo ráfides.

Tomlinson (1961) citou que os ductos secretores em palmeiras são mucilaginosos e geralmente mais frequentes nas raízes com pouca ou total ausência de septos transversais, fato corroborado nas raízes de *Daemonorops grandis* (Griff) Griff ex Mart. e *Euterpe oleracea* Mart. (Paula 1975) e de *Iriarte exorrhiza* Mart. (= *Socratea exorrhiza*) (VILHENA et al. 1984), cuja função estaria relacionada à desidratação (HABERLANDT, 1965).

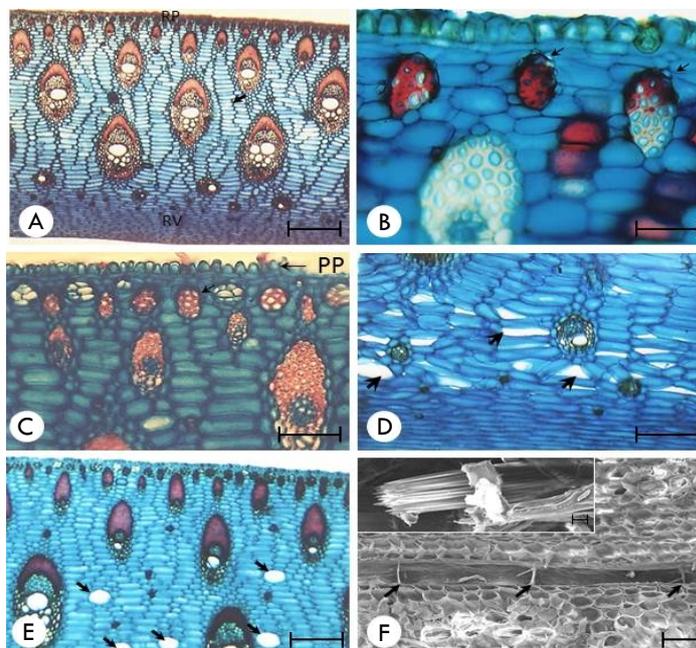


Figura 5. Bainha foliar em seção transversal de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: Vista geral da seção mediana, notar arranjo das células (seta); B: Detalhe das células papilosas e feixes de fibras associados à "stegmatas" na região periférica (setas); C: fibras agrupadas na região apical (seta); D: Ductos secretores (setas) localizados na seção basal; E: Parênquima frouxo, formando amplos espaços aeríferos na seção apical (seta); F: Septos transversais no ducto secretor em seção longitudinal (seta), notar cristais de ráfides de oxalato de cálcio no detalhe. Papilas (PP). Escalas: A = 300µm, B = 30 µm, C e E = 50µm. / **Figure 5.** Leaf sheath in cross-section of *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. A: Overview of the median section, note arrangement of cells (arrow); B: Detail of papillary cells and fiber bundles associated with "stegmatas" in the peripheral region (arrows); C: Grouped fibers in the apical region (arrow); D: Secretory ducts (arrows) located in the basal section; E: Parenchyma loose, forming large airiferous spaces in the apical section (arrow); F: transverse septa of the secretory duct in longitudinal section (arrow), note crystals of calcium oxalate raphides in detail. Papillae (PP). Scale: A = 300µm, B = 30 micrometres C and E = 50µm.

4. Conclusão

A folha de *Socratea exorrhiza* apresenta, em geral, características comuns à família Arecaceae. Porém, foram observados caracteres marcantes e inéditos, que podem ser exclusivos da espécie como: tricomas tectores em forma de "T", filamentosos e ramificados nas regiões costais da superfície abaxial da pina; amplos espaços aeríferos na bainha; ductos secretores com septos transversais e estrias cerosas nas paredes das células-guarda das pinas.

5. Agradecimentos

Ao Projeto Avaliação da Diversidade e do Aproveitamento do Potencial das Palmeiras Nativas do Município de Belém - PA (CNPq/PNPG 550451/2001-3); à CAPES pela concessão de bolsa de T.Y.S. Kikuchi; ao técnico José Cosme dos Santos pelo apoio nas coletas de campo e à saudosa Dra. Raimunda Vilhena Potiguara (*in memoriam*) pelos inesquecíveis anos de boa convivência e ensinamentos, nossa eterna gratidão.

6. Referências Bibliográficas

- ACERO DUARTE, L. E. **Principales plantas utiles de la Amazonia Colombiana**. Bogotá: Proyecto radargramétrico del Amazonas. p. 176-177. 1979.
- ALBUQUERQUE, E. S. B.; NEVES, L. J. Anatomia foliar de *Alpinia zerumbet* (Pers.) Burtt & Smith (Zingiberaceae). **Acta Botânica Brasileira**, v. 18, n. 1, p. 109-121. 2004.
- ALMEIDA, S. S.; SILVA, P. J. D. As palmeiras: aspectos botânicos, ecológicos e econômicos. In: **Lisboa, P.L.B. (org.). Caxiuana**. Museu Paraense Emílio Goeldi, Belém. p. 235-251. 1997.
- AOYAMA, E. M.; SAJO, M. G. Estrutura foliar de *Aechmea Ruiz & Pav.* subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 26, n. 4, p. 461-473. 2003.
- ARAÚJO, M. G. P.; MENDONÇA, M. S. Escleromorfismo foliar de *Aldina heterophylla* Spruce ex Benth (Leguminosae: Papilionoideae) em três campinas da Amazônia Central. **Acta Amazônica**, v. 28, n. 4, p. 353-371. 1998.
- BARUCH, Z.; MÉRIDA, T. Effects of drought and flooding on root anatomy in four tropical forage grasses. **International Journal of Plant Science**, v. 156, n. 4, p. 514-521. 1995.
- BRAGA, M. M. N. Anatomia foliar de Bromeliaceae da campina. **Acta Amazonica**, v. 7, n. 3, p. 30-36. 1977.
- CHAMBERLAIN, C. J. **Methods in plant histology**. Illinois: University of Chicago. p. 1-86. 1932.
- COAN, A. I.; SCATENA, V. L.; GIULIETTI, A. M. Anatomia de algumas espécies aquáticas de *Euriocaulaceae* brasileiras. **Acta Botânica Brasileira**, v. 16, n. 4, p. 371-384. 2002.
- DICKSON, W. C. **Integrative plant anatomy**. San Diego: Academic Press. 525p. 2000.
- DREW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, v. 48, p. 223-250. 1997.
- ESAU, K. **Plant anatomy**. Japão: Toppan Company. p. 317-429. 1985.
- ESPIRITO SANTO, A.; PUGIALLI, H.R.L. Estudo anatômico foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J. M. A. Braga (Marantaceae) em dois ambientes de Mata atlântica. **Rodriguésia**, v. 50, n. 76/77, p. 109-124. 1999.
- FAHN, A. **Anatomia vegetal**. Oxford: Pergamon Press. p. 89-100. 1990.
- FREITAS, M. S. C. 2002. Anatomia da folha e raiz da espécie *Bactris gasipaes* H.B.K. (Arecaceae). In: **10º Seminário de Iniciação científica do Museu Paraense Emílio Goeldi**. Belém-PA: MPEG/MCT.
- FOSTER, A. S. Comparative morphology of the foliar sclereids in the genus *Mouriria* Aubl. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 27, p. 1-258. 1946.
- GÉRARD, B.; ALAOUI-SOSSÉ B.; BADOT, P. M. Flooding effects on starch partitioning during early growth of two oak species. **Trees Struct Funct**, v. 23, p. 373-380. 2009.
- GERLACH, D. **Botanische mikrotechnik**. Stuttgart: Thieme Verlag. p. 311. 1977.
- HABERLANDT, G. **Physiological plant anatomy**. Delhi: Today & Tomorrow's. p. 529-613. 1965.
- HENDERSON, A. Arecaceae. Part I. Introduction and the Iriarteinae. **Flora Neotropica**, v. 53. 100p. 1990.
- HENDERSON, A. **Evolution and Ecology of Palms**. New York: Botanical Garden Press. p. 10. 2002.
- HENDERSON, A.; GALEANO, G.; BERNAL, R. **Field guide to the palms of the Americas**. Princeton: Princeton University Press. 352p. 1995.
- JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New Deldi: MacGraw-Hill. 523p. 1940.
- KAWASE, M.; WHITMOYER, R. E. Aerenchyma development in waterlogged plants. **American Journal of Botany**, v. 67, n. 1, p. 18-22. 1980.
- KIKUCHI, T. Y. P.; POTIGUARA, R. C. V.; SANTOS, P. P. Caracterização histoquímica e ultra-estrutural do estipe de *Socratea exorrhiza* (Mart.) H. Wendl. (ARECACEAE). **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi**, Ciências Naturais, v. 2, n. 2, p. 61-68. 2007.
- LEITE, K. R. B.; SCATENA, V. L. Anatomia do segmento foliar de espécies de *Syagrus* Mart. (Arecaceae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Sitientibus**, Série Ciências Biológicas, v. 1, n. 1, p. 3-14. 2001.
- MACEDO, M. **Contribuição ao estudo de plantas econômicas no estado de Mato Grosso**. Cuiabá: EdUFMT. 69p. 1995.
- MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**. Menlo Park: Beijamin/Cummings. p. 560. 1988.
- MENEZES, C. R. **Estrutura morfo-anatômica de frutos e sementes de *Socratea exorrhiza* (Mart.) Wendl. (Arecaceae) ocorrentes na Região de Manaus - AM, Brasil**. 2000. 57f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 2000.
- METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the monocotyledons (Cyperaceae)**. Oxford: Clarendon Press, v. 5, p. 1-577, 1971.
- METCALFE, C. R. Ecological anatomy and morphology general survey. v. 2. In: C. R. Metcalfe & L. Chalk (eds.). **Anatomy of Dicotyledons**. Oxford: Clarendon Press. p. 126-152, 1983.
- MIRANDA, I. P. A.; RABELO, A.; BUENO, C. R.; BARBOSA, E. M.; RIBEIRO, M. N. **Frutos de palmeiras da Amazônia**. Manaus: MCT/INPA. 120p. 2001.
- MIRANDA, I. P. A.; RABELO, A. **Guia de identificação das palmeiras de Porto Trombetas - PA**. Manaus: Editora da Universidade Federal do Amazonas, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 365p, 2008.
- PASSOS, M. A. B.; MENDONÇA, M. S. Epiderme dos segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L.f. (Arecaceae) em três fases de desenvolvimento. **Acta Amazonica**, v. 36, n. 4, p. 431-436. 2006.
- PAULA, J. E. Anatomia de *Euterpe oleracea* Mart. (Palmae da Amazônia). **Acta Amazônica**, v. 5, n. 4, p. 265-278. 1975.
- QUADROS, K. E. Reconhecimento de palmeiras usadas para consumo humano na forma de conservas através da anatomia. In: Congresso Nacional de Botânica, 55., Viçosa: Universidade Federal de Viçosa, **Mesa redonda - Interações da Anatomia vegetal com outras áreas do conhecimento**. CD-ROM. 2001.
- RAVEN, P. H.; EVERT, R. F.; EICHHORN, S. E. **Biologia vegetal**. Guanabara: Koogan S.A.P. 2001.
- ROCHA, C. B. R. **Anatomia das folhas e análise quantitativa das fibras de *Astrocaryum murumuru* var. *murumuru* Mart. (Arecaceae)**. 2004. 57f. Dissertação (Mestrado em Botânica Tropical). Universidade Federal Rural da Amazônia e Museu Paraense Emílio Goeldi. 2004.

- RODRIGUÊS, T. M.; MACHADO, S. R. Anatomia comparada do pulvino, pecíolo e raque de *Pterodon pubescens* Benth. (Fabaceae - Faboideae). **Acta Botanica Brasilica**, v.18, n.2, p. 381-390. 2009.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. **Plant physiology**. Belmont: Wadsworth. p. 267. 1991.
- SHIELDS, L. M. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. **Botanical Review**, v. 16, n. 8, p. 426-431. 1950.
- SIFTON, H. B. Air-space tissue in plants. II. **Botanical Review**, v. 23, n. 5, p. 303-313, 1957.
- SOUZA, A. P. S.; JARDIM, M. A. G. Diversidade florística e padrões ecológicos de palmeiras da Área de Proteção Ambiental, Ilha do Combu, Belém, Pará, Brasil. **Biota Amazônia**, v. 5, n. 3, p. 8-13, 2015.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. Porto Alegre: Artmed. 848p, 2009.
- TOMLINSON, P. B. Phylogeny of the Scitamineae: morphological and anatomical considerations. **Evolution**, v. 16, p. 192-213, 1962.
- TOMLINSON, P. B. **Anatomy of the monocotyledons - III. Commelinales – Zingiberales**. London: Oxford University. p. 390-393. 1969.
- TOMLINSON, P. B. **The structural biology of palms**. Oxford: Clarendon Press. 460p. 1990.
- TOMLINSON, P. B.; HORN, J. W.; FISHER, J. B. **The anatomy of palms: Arecaceae - Palmae**. Oxford: University Press. 249p. 2011.
- UPHOF, J. C. Plant hairs. In: **Zimmerman, W. & Ozenda, P. G.** Berlin: Gebneder Borntraeger. 292p. 1962.
- VILHENA, R. C. Q.; LINS, A.; LUNA, M. S. Estudo anatômico, morfológico e o crescimento das raízes adventícias de *Iriarteia exorrhiza* Mart. (Palmae), "Paxiúba". **Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, Série Botânica**, v.1, n. 1/2, p. 87-109. 1984.
- VILHENA-POTIGUARA, R. C. Morfologia e anatomia dos órgãos vegetativos e análise quali e quantitativos das fibras de *Raphia taedigera* (Mart.) Mart. Arecaceae. **Belém: Museu Paraense Emílio Goeldi. Relatório Técnico CNPq**. p. 6-14. 2002.
- WRANG, S. S.; KIN, K.; HESS, W. M. Variation of silica bodies in leaf epidermal long cells within and seventeen species of *Oryza* (Poaceae). **American Journal Botany**, v. 85, n. 4, p. 461-466. 1998.