

ANATOMIA FOLIAR DE ESPÉCIES DE BROMELIACEAE (POALES) DA AMAZÔNIA, MATO GROSSO, BRASIL

IVONE VIEIRA DA SILVA¹ E VERA LUCIA SCATENA²

Recebido em 05.04.2011 e aceito em 14.12.2011

¹Docente do Departamento de Biologia, UNEMAT. Campus Universitário de Alta Floresta. BR 208 - Km 147 - CEP 78580-000. ivibot@hotmail.com

²Docente do Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, UNESP. Avenida 24-A, 1515, Bela Vista, CEP 13506-900, Rio Claro-SP. vscatena@rc.com.br

RESUMO: As espécies *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* e *T. paraensis* (Tillandsioideae) foram coletadas nas regiões amazônicas (MT), visando a caracterização anatômica foliar para contribuir com a taxonomia de Bromeliaceae e evidenciar estratégias adaptativas do grupo. As folhas apresentam células epidérmicas com lume reduzido, paredes espessadas e cutícula fina; mesófilo com hipoderme, parênquima aquífero, parênquima clorofiliano braciforme, idioblastos contendo ráfides e drusas e feixes vasculares colaterais com bainha dupla. A distribuição e simetria de escamas e do parênquima clorofiliano agrupam Pitcairnioideae e Bromelioideae, enquanto que posição dos estômatos agrupa Pitcairnioideae e Tillandsioideae. Como caracteres exclusivos dos gêneros, *Aechmea* (Bromelioideae) apresenta estômatos situados abaixo ou no mesmo nível das demais células epidérmicas, mesófilo com fibras extravasculares e células braciformes estreladas; *Dyckia* (Pitcairnioideae) apresenta células braciformes isodiamétricas e *Tillandsia* (Tillandsioideae) distribuição aleatória de escamas e células braciformes alongadas. As *Dyckia* diferem entre si pelo contorno das células epidérmicas e número de camadas de hipoderme mecânica; as *Aechmea* pela simetria de escamas, ocorrência dos estômatos na folha, hipoderme mecânica e distribuição de fibras e as *Tillandsia* pelo tipo de estômatos e localização do parênquima aquífero. Esses caracteres são xeromórficos, indicando adaptação a ambientes sujeitos a estresse hídrico, como consequência do hábito epifítico.

Termos para indexação: *Aechmea*; *Dyckia*; taxonomia; *Tillandsia*

LEAF ANATOMY OF BROMELIACEAE (POALES) SPECIES FROM THE AMAZON, MATO GROSSO, BRAZIL

ABSTRACT: The following Species *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* and *T. paraensis* (Tillandsioideae) were collected in the Amazon regions (MT) to describe their anatomical leaf structure, contribute to the Bromeliaceae taxonomy and evidence adaptation strategies of this group. Leaves present epidermal cells with reduced lumen, thickened walls and a thin cuticle; mesophyll with hypoderm, aquiferous parenchyma, lobed chlorophyllian parenchyma, idioblasts containing raphids and druses and double-sheathed collateral vascular bundles. The distribution and symmetry of scales and the chlorophyllian parenchyma approximate Pitcairnioideae and Bromelioideae, whereas stoma position approximates Pitcairnioideae and Tillandsioideae. Exclusive characters of these genera include: stomata located below or at the same level of the other epidermal cells, mesophyll with extravascular fibers and star-shaped lobed cells, in *Aechmea* (Bromelioideae); isodiametrical lobed cells, in *Dyckia* (Pitcairnioideae); and randomly distributed scales and elongated lobed cells, in *Tillandsia* (Tillandsioideae). *Dyckia* are distinguished by the outline of their epidermal cells and the number of layers of their mechanical hypoderm; *Aechmea* by the symmetry of their scales, the occurrence of stomata, mechanical hypoderm and the distribution of their fibers; and *Tillandsia* by their stomata type and the localization of their aquiferous parenchyma. Such features are xeromorphic and indicate an adaptation to habitats subjected to water stress, as a consequence of the epiphytic habit.

Index terms: *Aechmea*; *Dyckia*; taxonomy; *Tillandsia*

INTRODUÇÃO

Bromeliaceae é uma das três maiores famílias de monocotiledôneas epífitas (Madison, 1977) e constitui um grupo de plantas particularmente adaptado a esse hábito. Apresenta distribuição tropical e subtropical, com 57 gêneros e aproximadamente 1700 espécies (Stevens, 2008).

A família foi dividida anteriormente em três subfamílias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae, diferenciadas principalmente pelo hábito, morfologia das flores, frutos e sementes, e tipos de tricomas (Smith & Downs 1974, 1977, 1979). Considerando as características citadas acima e acrescentados estudos filogenéticos recentes, a família apresenta atualmente oito subfamílias: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Bromelioideae (Givnish et al., 2007; Stevens, 2008).

Os representantes de Tillandsioideae se distribuem em nove gêneros e 1.015 espécies epífitas, apresentando sementes com tufo de pêlos, raízes que funcionam basicamente como elemento de fixação e folhas com escamas simétricas que absorvem água e nutrientes do meio. Pitcairnioideae apresenta seis gêneros e 515 espécies epífitas e terrestres, sementes achatadas e folhas com escamas mais ou menos simétricas. Bromelioideae apresenta 31 gêneros e 722 espécies epífitas, sementes alongadas, raízes voltadas à fixação e folhas com escamas peltadas, assimétricas (Stevens, 2008).

Vários estudos anatômicos com folhas de Bromeliaceae já foram realizados visando a caracterização de espécies e gêneros, além de sua associação com a taxonomia (Tomlinson, 1969; Robinson, 1969; Braga, 1977; Sajo et al., 1998; Aoyama & Sajo, 2003; Proença & Sajo, 2004, 2007; Scatena & Segecin, 2005; Sousa et al., 2005). A grande maioria destes estudos foi realizada com espécies brasileiras, apontando possíveis estratégias adaptativas ao hábito epífítico.

A presença de escamas epidérmicas foliares absorventes é considerada caráter de importância anatômica, fisiológica e ecológica (Kraus, 1949; Tomlinson, 1969; Benzing et al., 1976; 1978; Benzing & Renfrow, 1980; Strehl, 1983) entre os representantes de Bromeliaceae.

As circunscrições das subfamílias de Bromeliaceae e as relações entre os gêneros são pouco estáveis e necessitam de estudos variados com a finalidade de agregar mais informações que possam contribuir com um arranjo mais preciso de seus táxons (Brown & Terry, 1992). Neste sentido, o objetivo desse trabalho é levantar características anatômicas das folhas que contribuam para a delimitação taxonômica dos gêneros e espécies e que possam evidenciar estratégias adaptativas de representantes de Bromeliaceae. Para tanto, escolheu-se espécies de *Aechmea* (Bromelioideae), *Dyckia* (Pitcairnioideae) e *Tillandsia* (Tillandsioideae) devido sua representatividade na Amazônia, Mato Grosso, Brasil.

MATERIAL E MÉTODOS

As espécies de Bromeliaceae foram coletadas no Parque Estadual Cristalino e no seu entorno, em regiões amazônicas do Estado de Mato Grosso. As *Aechmea* e as *Tillandsia* estudadas são epífitas de árvore localizadas em clareiras, as *Dyckia* epífitas de rocha. Todos os indivíduos coletados ficam expostos completamente ao sol. Parte do material coletado foi herborizada e parte foi fixada em FAA₅₀ e estocada em etanol 70% (Johansen, 1940).

As exsicatas estão depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Mato Grosso. As espécies estudadas são: *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker; *Aechmea castelnavii* Baker; *Aechmea mertensii* (G. Mey.) Schult. & Schult. f.; *Dyckia duckei* L.B. Smith; *Dyckia paraensis* L.B. Smith; *Dyckia racemosa* Baker; *Tillandsia adpressiflora* Mez; *Tillandsia didisticha* E. Morren Baker e *Tillandsia paraensis* Mez.

Para a análise anatômica, foi escolhida a região mediana da quinta folha, no sentido centro periferia da roseta de pelo menos três indivíduos diferentes. Secções transversais e longitudinais foram obtidas à mão livre, com o auxílio de lâmina de barbear, coradas com azul de astra e fucsina básica (Roeser, 1962) e montadas em lâminas histológicas semipermanentes, com gelatina glicerizada.

Para obtenção das escamas foram feitas raspagens sobre as folhas, com auxílio de lâmina de barbear, nas superfícies adaxial e abaxial (Braga, 1977), que posteriormente foram coradas com azul de astra e fucsina básica (Roeser, 1962) e montadas com glicerina. Para análise da epiderme foliar foram feitas secções paradérmicas na superfície adaxial e abaxial, à mão livre, com auxílio de lâmina de barbear. Além disso, foi utilizado o método de dissociação de Franklin (1945 apud Kraus & Arduin, 1997).

Algumas secções de material fresco foram utilizadas para testes microquímicos, com lugol para identificar amido, Sudan IV para as gotículas lipídicas, solução de floroglucina em meio ácido e safranina para lignina, azul de astra para celulose (Johansen, 1940), solução de azul de metileno para mucilagem (Langeron, 1949), óleo de cravo e cristais de fenol, para confirmar a presença de sílica, nas células da epiderme (Johansen, 1940), ácido clorídrico e ácido acético glacial a 10%, para determinar a natureza química dos cristais (Chamberlain, 1932, modificado apud Kraus & Arduin, 1997).

As ilustrações foram obtidas por meio do capturador de imagens, acoplado ao fotomicroscópio Leica DMLB, com o auxílio do programa Leica IM50.

RESULTADOS

A epiderme foliar, em vista frontal, apresenta células de paredes retas em *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 1a), *Dyckia duckei* (Fig. 1c), *A. mertensii* (Fig. 1d) e *Dyckia racemosa* e sinuosa ou ondulada nas demais espécies (Fig. 1b, f, g).

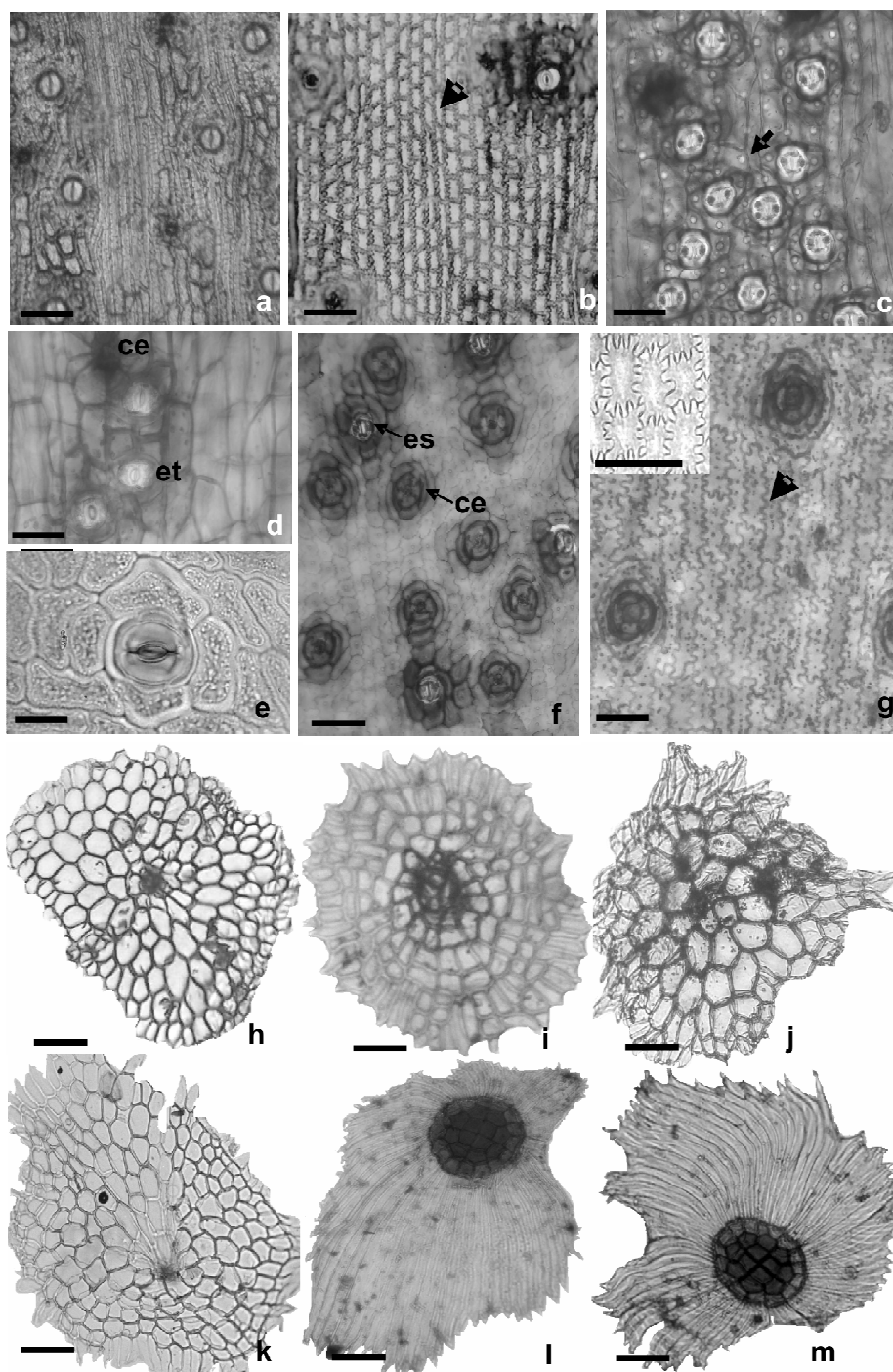


FIGURA 1. Epiderme foliar de espécies de Bromeliaceae: Faces abaxial (a, d-f), adaxial (b-c, g) com escamas (h-m), visão paradérmica. a, h. *Aechmea bromeliifolia*. b. *A. castelnavii*. c, j. *Dyckia duckei*. d, i. *A. mertensii*. e-f, 1-m. *Tillandsia paraensis*. g. *T. adpressiflora*. k. *Dyckia paraensis*. (cabeças de setas - células com paredes sinuosas; setas - corpos silicosos). (ce-cicatriz de escama). Barra= 60µm (a, g), 40µm (b-d, f), 25µm (e), 30µm (h-m).

As folhas, em todas as espécies estudadas, apresentam escamas revestindo as duas faces da epiderme, com maior frequência na face abaxial. Em vista frontal, observa-se que as escamas e os estômatos se distribuem em fileiras longitudinais nas *Aechmea* (Fig. 1a, 1d) e *Dyckia* (Fig. 1c). Nestas espécies as escamas apresentam escudo constituído pelo disco central e pela ala (células periféricas) (Fig. 1h-k). As células do disco central apresentam coloração intensa por apresentar conteúdo vivo (Fig. 1h-k) e as periféricas são aproximadamente isodiamétricas.

Nas *Tillandsia* as escamas e os estômatos se distribuem de forma aleatória na superfície da folha (Fig. 1l-m). O disco central das escamas é formado por quatro células circundadas por dois anéis, sendo o interno constituído por oito células denominadas pericentraes, e o externo por dezesseis células denominadas subperiféricas. As demais células periféricas formam a ala que é constituída por numerosas células alongadas e dispostas radialmente (Fig. 1l-m).

Em *Aechmea mertensii* o escudo das escamas exibe arranjo simétrico (Fig. 1i) e nas demais espécies assimétrico (Fig. 1h, j-m). Nas folhas de *Tillandsia paraensis*, *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii* as escamas cobrem os estômatos, pois suas alas se sobrepõem e, nas demais espécies, os estômatos ficam expostos.

As folhas da maioria das espécies estudadas são hipoestomáticas, exceto *A. castelnavii* que é anfiestomática. Os estômatos são tetracíticos em *Tillandsia paraensis* (Fig. 1e) e *T. adpressiflora* e anomocíticos nas demais espécies.

Os estômatos localizam-se acima do nível das demais células epidérmicas nas *Dyckia* e *Tillandsia* (Fig. 2m, o-p). Em *Aechmea castelnavii* (Fig. 2j) os estômatos localizam-se abaixo das demais células epidérmicas e em *A. mertensii* (Fig. 2k) e *A. bromeliifolia* (Fig. 2l) no mesmo nível.

Em todas as espécies estudadas, em secção transversal, as células epidérmicas são pequenas em relação às células do mesófilo e apresentam-se unisseriadas em ambas as faces (Fig. 2a-m). Suas paredes são espessadas e lignificadas. O espessamento é acentuado nas paredes anticlinaes e periclinaes internas, com lume bastante reduzido e lenticular (Fig. 2a-k). Em ambas as faces observam-se células basais, células do pedículo e algumas células da ala das escamas, como em *Aechmea mertensii* (Fig. 2c, i) e *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 2f).

Todas as espécies apresentam mesófilo com hipoderme e suas camadas apresentam células com paredes espessadas, constituindo camadas mecânicas. Em ambas as faces foliares de *A. mertensii* (Fig. 2c, k) das *Tillandsia* (Fig. 2f-h) a hipoderme é constituída por uma camada mecânica, muitas vezes apresentando idioblastos contendo corpos silicosos (Fig. 2f). *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 2a), *A. castelnavii* (Fig. 2j) e *Dyckia racemosa* (Fig. 2e) apresentam duas camadas mecânicas em ambas as faces. Em *Dyckia duckei* (Fig. 2d) e *D. paraensis* é formada por três camadas mecânicas na face adaxial e uma na face abaxial.

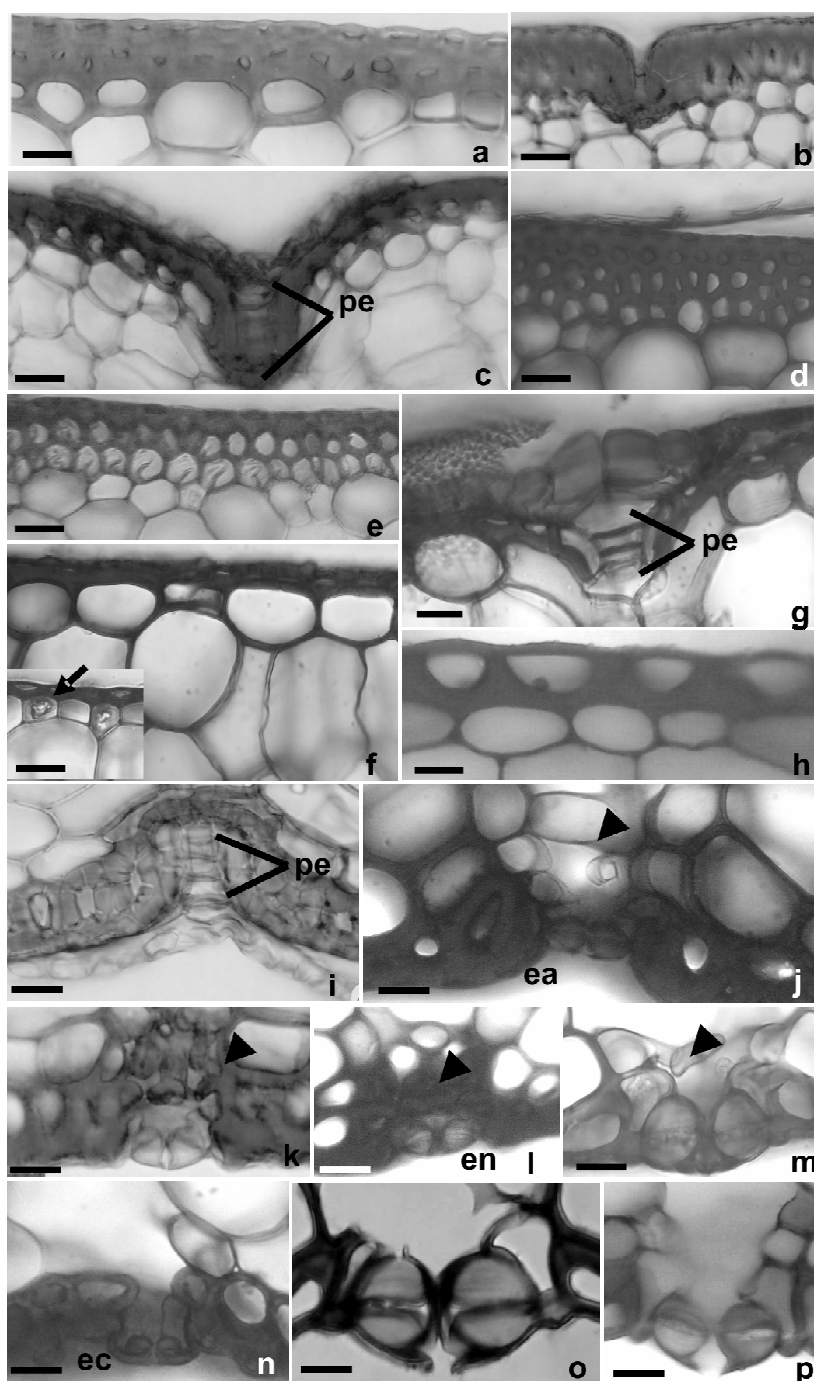


FIGURA 2. Aspectos anatômicos de seções transversais de folhas de espécies de Bromeliaceae. Faces da epiderme adaxial (a-h), abaxial (i-p) e hipoderme (a-p). a, l. *Aechmea bromeliifolia*. b, j. *A. castelnavii*. c, i, k. *A. mertensii*. d. *Dyckia duckei*. e, n. *D. racemosa*. f-g, o. *Tillandsia adpressiflora*. h, p. *T. paraensis*. m. *T. didisticha*. (cabeças de setas-estômatos obstruídos por células modificadas da hipoderme; seta- corpos silicosos). (pe- pedicelo da escama). Barra= 30µm (a-e, g, j-n, p), 20 µm (f, h-i, o).

Algumas espécies estudadas apresentam projeções laterais das células hipodérmicas em direção à câmara subestomática. No caso de *Aechmea castelnavii* (Fig. 2j) e *Tillandsia didisticha* (Fig. 2m) as projeções das células da hipoderme fecham parcialmente a câmara subestomática e em *A. mertensii* (Fig. 2k) e *A. bromeliifolia* (Fig. 2l) fecham totalmente oferecendo resistência à perda de água.

Nas folhas das espécies estudadas ocorre parênquima aquífero, situado logo abaixo da hipoderme, constituído por células alongadas anticlinalmente, aclorofiladas, de paredes finas (Fig. 3a-c, 4a-f). Ocorre na face adaxial das folhas de *Dyckia* (Fig. 3a-c), *Aechmea* (Fig. 4a-c) e de *Tillandsia didisticha* (Fig. 4d) e *T. paraensis* (Fig. 4e), e ocorre nas duas faces em *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 4f, 5f). As células periféricas do parênquima aquífero são menores e arredondadas (Fig. 3a-c, 4a-f).

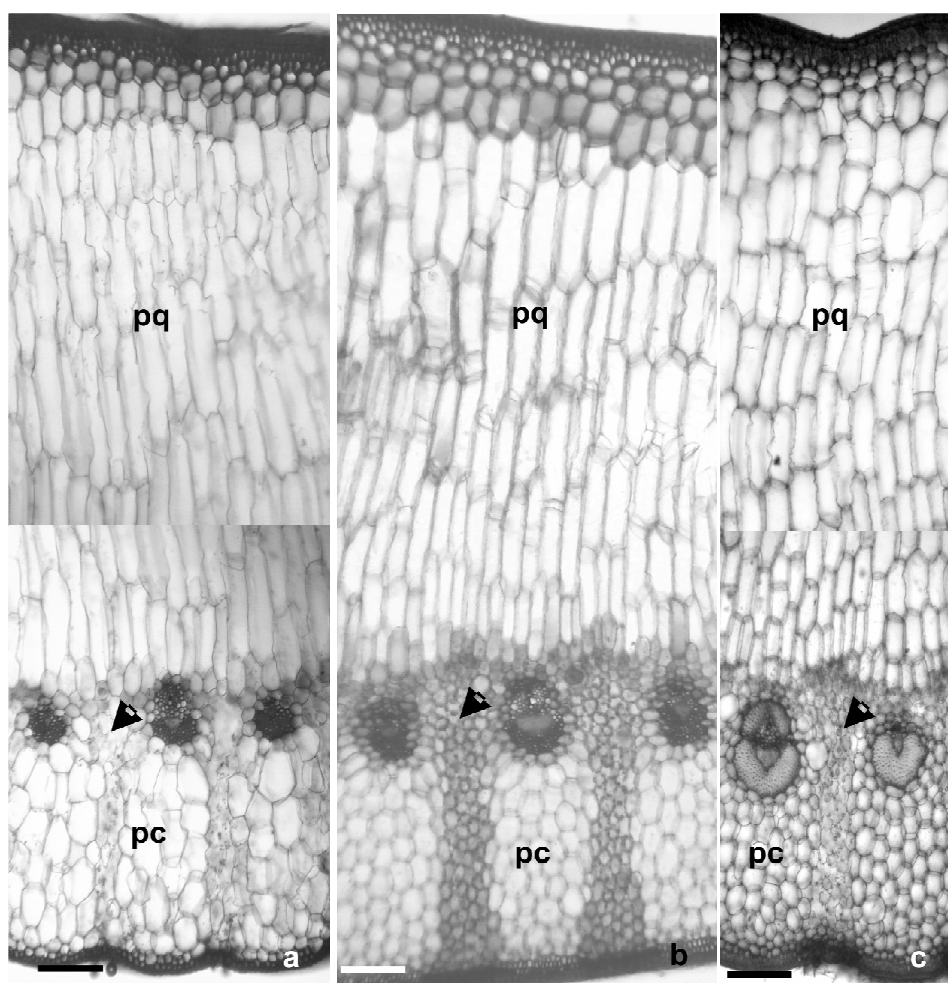


FIGURA 3. Secções transversais de folhas de espécies de Bromeliaceae. Aspecto geral do mesofilo. a. *Dyckia duckei*. b. *D. paraensis*. c. *D. racemosa*. Barra= 150µm (a-c).

O mesofilo de todas as espécies estudadas apresenta também parênquima clorofiliano braciforme localizado em espaços limitados, constituindo lacunas de ar (Fig. 3a-c, 4a-f). Situam-se

entre os feixes vasculares e estão voltados para a face abaxial, chegando até os estômatos nas *Dyckia* (Fig. 3a-c) e em *A. bromeliifolia* (Fig. 4a), *A. castelnavii* (Fig. 4b) e *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 4f). Em *A. mertensii* (Fig. 4c), *T. didisticha* (Fig. 4d) e *T. paraensis* (Fig. 4e) são centrais, localizados entre os feixes vasculares. As células braciformes apresentam braços longos como nas *Tillandsia* (Fig. 5a, f), estrelados como nas *Aechmea* (Fig. 5b-c, g) e isodiamétricos curtos como nas *Dyckia* (Fig. 5d, e).

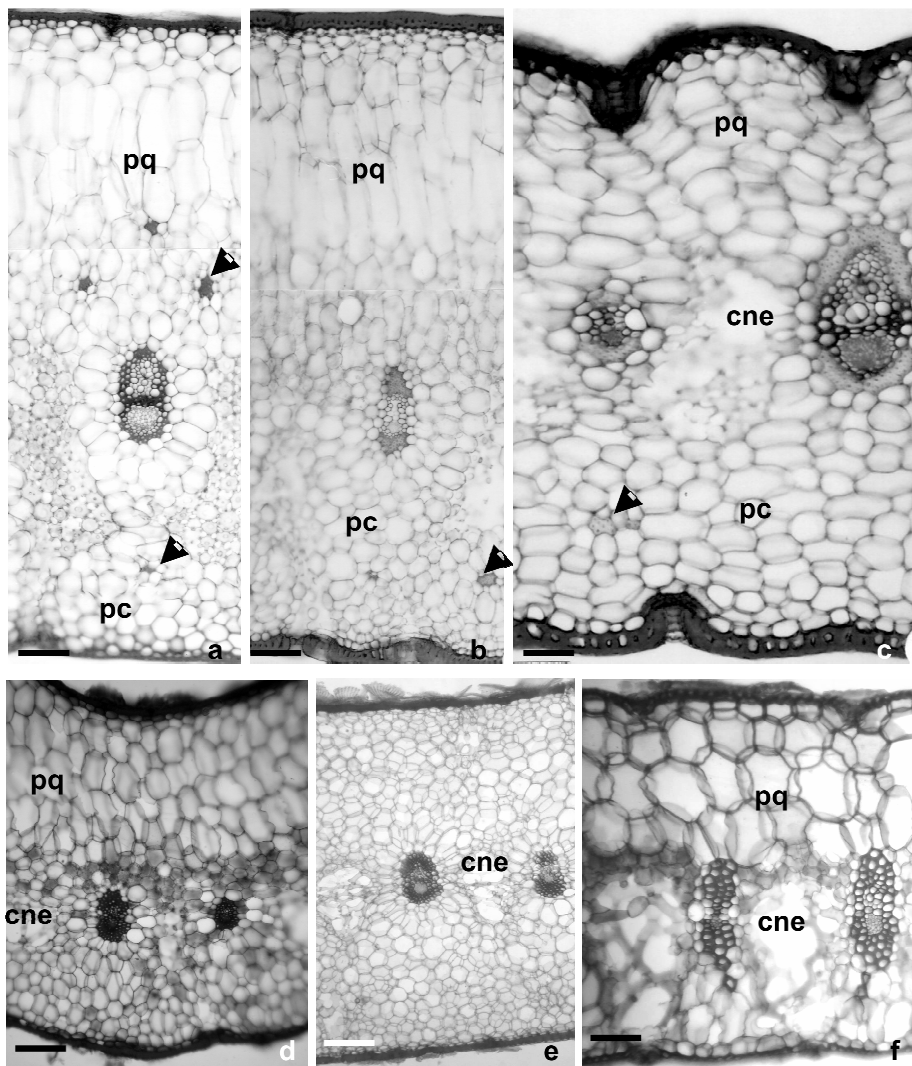


FIGURA 4. Secções transversais de folhas de espécies de Bromeliaceae. Aspecto geral do mesofilo. a. *Aechmea bromeliifolia*. b. *A. castelnavii*. c. *A. mertensii*. d. *Tillandsia didisticha*. e. *T. paraensis*. f. *T. adpressiflora*. (cabeças de setas- feixes de fibras extravasculares). Barra= 150µm (a-b), 120µm (c), 100µm (d-f).

Nas *Aechmea* ocorrem feixes de fibras esclerenquimáticas extravasculares (Fig. 4a-c, 5h-seta). Em *A. castelnavii* (Fig. 4b) e *A. mertensii* (Fig. 4c) esses feixes de fibras são voltados para a face abaxial da lâmina foliar e em *A. bromeliifolia* (Fig. 4a) são mais numerosos e voltados para

ambas as faces. Idioblastos contendo ráfides (Fig. 5i) e drusas (Fig. 5j-k) ocorrem em todas as espécies estudadas e estão situados próximos da face adaxial da epiderme e dos feixes vasculares.

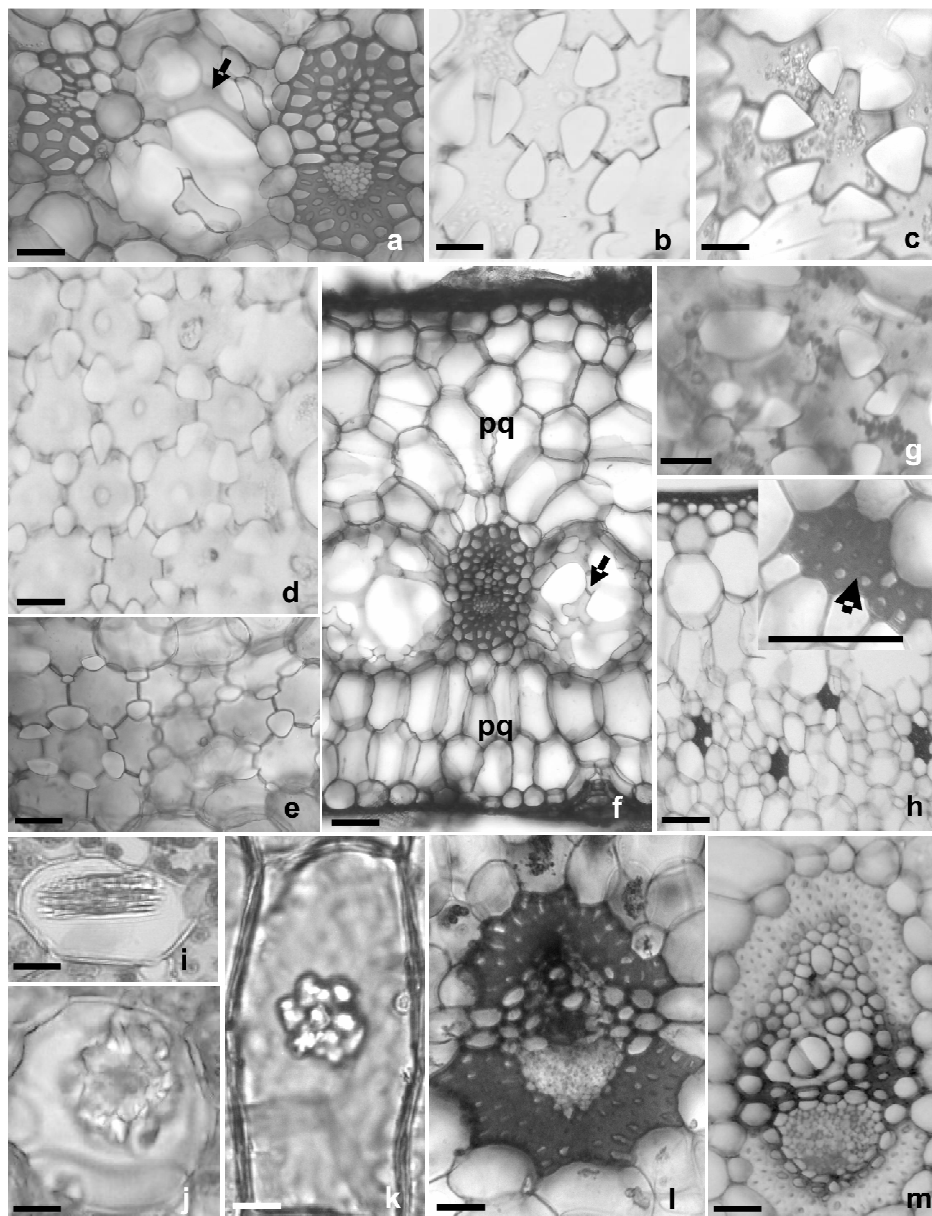


FIGURA 5. Aspectos anatômicos de seções transversais de folhas de espécies de Bromeliaceae. Detalhes de células braciformes (a-e, g). a. *Tillandsia paraensis*. b. *Aechmea mertensii*. c. *A. bromeliifolia*. d. *Dyckia duckei*. e. *D. paraensis*. f. Mesófilo de *T. adpressiflora*. g. *A. castelnavii*. h. Fibras extravasculares de *Aechmea bromeliifolia*. i. Idioblastos com ráfides de *Dyckia duckei*. j-k. Idioblasto com drusas de *T. paraensis* e *A. mertensii*. l-m. Feixes vasculares de *D. racemosa* e *A. mertensii*. (seta - parênquima braciforme com braços longos; cabeça de seta- detalhe das fibras extravasculares). Barra= 50µm (a), 15µm (b-d, g, i-k), 30µm (e, l-m). 100µm (f), 60µm (h).

O mesofilo apresenta feixes vasculares colaterais em todas as espécies estudadas (Fig. 3a-c, 4a-f, 5a, l, m). Esses feixes vasculares se distribuem paralelamente, em uma única série, com feixes maiores alternados com menores (Fig. 3a-c, 4c-f, 5a). São envolvidos por bainha dupla. A externa é constituída por células de paredes finas e constituem a endoderme; e a interna por células de paredes espessadas e constituem o periciclo (Fig. 5a, l, m). Xilema e floema são envolvidos pela bainha interna, que forma calotas de fibras pericíclicas (Fig. 5a, l, m).

Os testes microquímicos aplicados não foram positivos para presença de amido, gotículas lipídicas e para mucilagem. Algumas características das folhas das espécies estudadas foram agrupadas na Tabela 1, para facilitar a comparação entre elas e auxiliar na discussão.

DISCUSSÃO

As folhas das espécies estudadas apresentam células epidérmicas pequenas, com lume reduzido, paredes espessadas e cutícula fina; mesofilo com hipoderme, parênquima aquífero, parênquima clorofiliano bractiforme, idioblastos contendo ráfides e drusas e presença de feixes vasculares colaterais com bainha dupla. Essas estruturas caracterizam anatomicamente as espécies e também são encontradas nas demais Bromeliaceae já estudadas em diferentes formações vegetacionais (Tomlinson, 1969; Braga, 1977; Brighigna et al., 1984; Medina, 1990; Loeschen et al., 1993; Souza & Neves, 1996; Arruda & Costa, 2003; Ayoama & Sajo, 2003; Proença & Sajo, 2004; 2007; Scatena & Segecin, 2005; Sousa et al., 2005).

A presença de células epidérmicas com paredes espessadas, como ocorre nas espécies aqui estudadas e em outros representantes de Bromeliaceae, pode contribuir para aumentar a resistência das folhas contra a ação dos ventos e evitar a perda de água, como adaptação ao hábito epifítico. Para as angiospermas em geral, esse caráter pode ser adaptativo a ambientes secos (Fahn, 1990).

As folhas aqui estudadas apresentam corpos silicosos nas células hipodérmicas, também relatados em outros estudos com representantes de Bromeliaceae (Tomlinson, 1969; Krauss, 1949; Souza & Neves, 1996; Sajo et al., 1998; Aoyama & Sajo, 2003; Proença & Sajo, 2004, 2007; Scatena & Segecin, 2005; Sousa et al., 2005). Esse caráter é considerado plesiomórfico para Poales (Stevens, 2008), e ocorre nas famílias Rapateaceae, Poaceae, Cyperaceae, Thurniaceae, Ecdeicoleaceae e Centrolepidaceae (Dahlgren et al., 1985). Muitas funções lhes são atribuídas, entre elas: refletância das folhas (Krauss, 1949), redução da transpiração, retenção de água, defesa contra microorganismos (Yoshida et al., 1962), prevenção contra o colapso dos tecidos subjacentes, servindo como envelope protetor rígido. A partir dos resultados obtidos, acredita-se que nas espécies estudadas, por causa do hábito epifítico e estarem completamente exposta ao sol, esses corpos silicosos atuam como coadjuvantes na redução da transpiração, na retenção de água e deixam a planta menos palatável evitando possível herbivoria.

A presença de escamas foliares nas espécies estudadas é considerada uma sinapomorfia para Bromeliaceae (Gilmartin & Brown, 1987) e uma apomorfia do grupo, considerando as angiospermas (Stevens, 2008), e são relevantes na adaptação dos táxons ao ambiente (Benzing & Renfrow, 1980). Tomlinson (1969) referindo-se às escamas de Tillandsioideae cita dupla função para essas estruturas: absorção rápida de água e sais minerais, quando úmidas, e redução da transpiração e dos efeitos da insolação, quando secas. Estudos posteriores confirmaram essa função (Benzing et al., 1978; Strehl, 1983; Varadarajan & Gilmartin, 1987; Mantovani & Iglesias, 2005).

A frequência de escamas é maior na superfície abaxial do que na adaxial entre as espécies estudadas, corroborando Braga (1977), Strehl (1983) e Sousa et al. (2005), pelo fato de serem mais conservativas nesta superfície menos exposta ao sol. As *Tillandsia* estudadas apresentam escamas mais especializadas que os demais gêneros, característica observada também nas *Tillandsia* estudadas por Tomlinson (1969), Braga (1977), Strehl (1983), Souza & Neves (1996), Scatena & Segecin (2005) e Proença & Sajo (2007). Como as Tillandsioideae apresentam representantes exclusivamente epifíticos (Dahlgren et al., 1985; Stevens, 2008) a transição evolutiva de formas terrestres para epífitas pode estar associada à forma elaborada das escamas (Crayn et al., 2004).

Em *Tillandsia paraensis*, *Aechmea bromeliifolia* e *A. castelnavii* as alas das escamas se sobrepõem, sendo visível sua proteção contra a transpiração excessiva, conforme sugerido por Tomlinson (1969) e confirmado por Benzing et al. (1976, 1978), Strehl (1983), Scatena & Segecin (2005), Proença & Sajo (2007).

O parênquima aquífero, das espécies estudadas é uma importante estratégia anatômica que possibilita a conquista do hábito epifítico, carente de um suprimento regular de água. Além de armazenar água, esse parênquima também exerce papel importante na economia de calor, especialmente em epífitas com metabolismo CAM (Madison, 1977). Ao armazenar a água absorvida pelas escamas, o parênquima aquífero protege a região clorofiliana da intensa luminosidade, favorecendo o processo fotossintético nas Bromeliaceae (Brighigna et al., 1984).

A ocorrência dos dois tipos de parênquima, aquífero e clorofiliano, nas espécies estudadas, pode ser um vestígio de que as espécies de Bromeliaceae possuem metabolismo ácido crassuláceo (CAM), consistindo numa adaptação aos ambientes sujeitos a desidratação (Loeschen et al., 1993). Entre as epífitas, 50% a 60% de todas as Bromeliaceae e Orchidaceae são plantas CAM (Larcher, 2004). As folhas de muitas Bromeliaceae epífitas apresentam tal metabolismo (Brighigna et al., 1984; Medina, 1990; Loeschen et al., 1993), o que também é sugerido para as espécies aqui estudadas. Para Linder & Rudall (2005), muitas Bromeliaceae, antes terrestres, desenvolveram metabolismo CAM e conseguiram sobreviver à baixa concentração de CO₂, que caracterizou o Plioceno e o Pleistoceno, adquirindo o epifitismo.

A presença de parênquima clorofiliano braciforme no mesofilo das espécies estudadas associadas às câmaras subestomáticas é uma característica consistente da família Bromeliaceae (Tomlinson, 1969; Braga, 1977; Ayoama & Sajo, 2003; Proença & Sajo, 2004, 2007; Sousa et al., 2005; Scatena & Segecin, 2005) e pode auxiliar na evaporação, assegurando a eficiência fotossintética (Brighigna et al., 1984).

Feixes de fibras extravasculares ocorrem apenas nas espécies de *Aechmea* (Bromelioideae) aqui estudadas. Essa característica também foi observada em outros representantes de Bromelioideae (Krauss, 1949; Tomlinson, 1969; Braga, 1977; Souza & Neves, 1996; Sajo et al., 1998; Arruda & Costa, 2003; Proença & Sajo, 2004). Esse caráter pode ser importante para circunscrições a níveis infrafamiliares de Bromeliaceae, especialmente nas *Aechmea*, não tendo qualquer significado adaptativo para diferentes ambientes.

Idioblastos contendo cristais de oxalato de cálcio, como ocorrem nas folhas das espécies estudadas, são comuns em outras Bromeliaceae e em representantes de Poales (Dahlgren et al., 1985; Stevens, 2008), apresentando inúmeras funções. Estão relacionados com as condições ao ambiente xerofítico tornando as plantas menos palatáveis aos herbívoros (Mauseth, 1988), neutralizando a grande quantidade de ácido oxálico produzido nas folhas (Brighigna et al., 1984), representando formas de armazenamento de cálcio e de ácido oxálico (Sunell & Healey, 1979) e ainda servindo como depósitos para resíduos metabólicos que seriam tóxicos para a célula ou tecido (Prychid & Rudall, 1999).

O sistema vascular das espécies estudadas é constituído por feixes vasculares envolvidos por bainha interna que forma calotas de fibras bastante desenvolvidas voltadas ao xilema e ao floema, o que constitui caráter xeromórfico. A quantidade e a disposição dos feixes vasculares e, especialmente, de elementos fibrosos a eles associados são elementos importantes na determinação do grau de xeromorfia e rigidez foliar. A presença de calotas de fibras no floema é considerada como caráter xeromórfico (Rudall, 1986). Nas espécies aqui estudadas acredita-se que esse caráter xeromórfico esteja associado ao hábito epifítico.

As espécies de *Dyckia* (Pitcairnioideae) e *Aechmea* (Bromelioideae) estudadas apresentam em comum distribuição de escamas em fileiras longitudinais, escamas com células periféricas do escudo assimétricas e parênquima clorofiliano com localização central e voltado para a face abaxial chegando até os estômatos. Tanto as *Dyckia* (Pitcairnioideae) quanto as *Tillandsia* (Tillandsioideae) apresentam estômatos localizados acima do nível das demais células epidérmicas e não apresentam fibras extravasculares. Essas características apresentam importância infrafamiliar, uma vez que formam agrupamentos de gêneros.

CONCLUSÃO

Pode-se considerar alguns caracteres de importância para delimitar gêneros: as *Aechmea* apresentam estômatos situados abaixo ou no mesmo nível das demais células epidérmicas, fibras extravasculares e células braciformes estreladas; enquanto que as *Dyckia* apresentam células braciformes isodiamétricas e as *Tillandsia* apresentam distribuição aleatória das escamas e células braciformes com braços longos.

A nível infragênérico, *Dyckia paraensis* se diferencia das demais por apresentar células epidérmicas com contorno sinuoso ou ondulado em vista frontal e *D. racemosa* por apresentar, hipoderme mecânica com duas camadas de células. As características que possibilitam diferenciar *Aechmea mertensii* de *A. bromeliifolia* e *A. castelnavii* são escamas simétricas e hipoderme mecânica com uma camada de células. Apenas as folhas de *A. castelnavii* são anfiestomáticas. A distribuição de fibras extravasculares em ambas as faces do mesófilo ocorre somente em *A. bromeliifolia*. Nas *Tillandsia*, folhas com estômatos anomocíticos são exclusivos de *Tillandsia didisticha*. Presença de parênquima clorofiliano braciforme com localização central e chegando até os estômatos é caráter encontrado somente em *Tillandsia adpressiflora*.

Todas as demais espécies de Bromeliaceae já estudadas (Tomlinson, 1969; Braga, 1977; Brighigna et al., 1984; Medina, 1990; Loeschen et al., 1993; Souza & Neves, 1996; Arruda & Costa, 2003; Aoyama & Sajo, 2003; Proença & Sajo, 2004, 2007; Scatena & Segecin 2005; Sousa et al., 2005), independentes do hábito ou intensidade luminosa a que estejam submetidas, possuem folhas com caracteres xeromórficos indicando que a família é um grupo adaptado para sobreviver em ambientes sujeitos a estresse hídrico. Consideram-se caracteres xeromórficos para as espécies estudadas: epiderme revestida por escamas protetoras com função de absorção; espessamento e lignificação das paredes das células da epiderme e hipoderme mecânica; idioblastos com corpos silicosos e cristais; câmaras subestomáticas obstruídas por células modificadas da hipoderme, diminuindo a saída de água; presença de parênquima aquífero; estômatos em depressões; parênquima clorofiliano braciforme; presença de fibras vasculares e extravasculares.

AGRADECIMENTOS

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Mato Grosso (FAPEMAT), pelo auxílio à pesquisa (732482/2008). Ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa à segunda autora (processo 302105/2007-7).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- 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, p.461-473, 2003.
- ARRUDA, R.C.O.; COSTA, A.F. Foliar anatomy of five *Vriesea* Sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) species. **Selbyana**, v.24, p.180-189, 2003.

BENZING, D.H.; HENDERSON, K.; KESSEL, B.; SULAK, J. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. **American Journal of Botany**, v.63, p.1009-1014, 1976.

BENZING, D.H.; SEEMANN, J.; RENFROW, A. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. **American Journal of Botany**, v.65, n.3, p.359-365, 1978.

BENZING, D.H.; RENFROW, A. The nutritional dynamics of *Tillandsia circinata* in southern Florida and the origin of the air plant strategy. **Botanical Gazette**, v.141, p.165-172, 1980.

BRAGA, M.M.N. Anatomia foliar de Bromeliaceae da campina. **Acta Amazonica**, v.7, n.3, p.1-74, 1977.

BRIGHIGNA, L.; FIORDI, A.C.; PALANDRI, M.R. Structural characteristics of mesophyll in some *Tillandsia* species. **Phytomorphology**, v.34, p.191-200, 1984.

BROWN G.K.; TERRY, R.G. Petal appendages in Bromeliaceae. **American Journal of Botany**, v.79, p.1051-1071, 1992.

CRAYN, D.M.; WINTER, K.; SMITH, A.C. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v.101, p.3703-3708, 2004.

DAHLGREN, R.M.T.; CLIFFORD, H.T.; YEO, P.F. **The families of the monocotyledons**. Berlin: Springer-Verlag, 1985. 520p.

FAHN, A. **Plant anatomy**. 4. ed. Blutterworth-Heinemann Ltd., Oxford. 1990. 588p.

GILMARTIN, A.J.; BROWN, G.K. Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. **Systematic Botany**, v.12, p.493-500, 1987.

GIVNISH, T.J.; MILLAM, K.C.; BERRY, P.E.; SYSTMA, K.J. Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. **Aliso**, v.23, p.3-26, 2007.

JOHANSEN, D.A. **Plant microtechnique**. MacGraw-Hill Book Company, New York. 1940. 198p.

KRAUSS, B.H. Anatomy of the vegetative organs of the Pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II - The leaf. **Botanical Gazette**, v.110, p.333-404, 1949.

KRAUS, J.E.; ARDUIN, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Edur: Seropédica. 1997. 198p.

LANGERON, M. **Precis de Microscopie**. Masson et Cience, Paris. 1949. 916p.

LARCHER, W. **Ecofisiologia Vegetal**. 2a ed. RIMA, São Carlos, São Paulo. 2004. 531p.

LINDER, P.L.; RUDALL, P.J. Evolutionary history of poales. **Annual Review of Ecology and Evolution Systematic**, v.36, p.107-124. 2005.

LOESCHEN, V.S.; MARTIN, C.E.; SMITH, M.; EDER, S.L. Leaf anatomy and CO₂ recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v.154, n.1, p.100-106, 1993.

MADISON, M. Vascular epyphytes: their systematic occurrence and salient features. **Selbyana**, v.2, n.1, p.1-13, 1977.

MANTOVANI, A.; IGLESIAS, R.R. Quando aparece a primeira escama? Estudo comparativo sobre o surgimento de escamas de absorção em três espécies de bromélias terrestres de restinga. **Rodriguesia**, v.56, n.87, p.73-84, 2005.

MAUSETH, J.D. **Plant anatomy**. Benjamin Cummings Publishing Company, California. 560p. 1988.

MEDINA, J.C. Eco-fisiologia y evolucion de las Bromeliaceae. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias**, v.59, p.71-100, 1990.

PROENÇA, S.L.; SAJO, M.G. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo. **Acta Botanica Brasilica**, v.18, p.319-331, 2004.

PROENÇA S.L.; SAJO, M.G. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v.21, n.3, p.657-673, 2007.

PRYCHID, C.J.; RUDALL, P.J. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematics. **Annals of Botany**, v.84, p.725-739, 1999.

ROBINSON, H. A monograph on foliar anatomy of the genera *Connelia*, *Cottendorfia* and *Navia* (Bromeliaceae). **Smithsonian Contributions of Botany**, v.2, p.1-41, 1969.

ROESER, K.R. Die Nadel der Schwarzkiefer-Masenprodukt und Keinstwert der Natur. **Microkosmos**, v.61, p.33-36. 1962.

RUDALL, P. Taxonomic significance of leaf antomy in Australasian Iridaceae. **World Journal of Botany**, v.6, p.277-289. 1986.

SAJO, M.G.; MACHADO, S.R.; CARMELLO-GUERREIRO, S.M. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. In: PEREIRA, M.V. (Ed.). **Bromélias da Mata Atlântica: Canistropsis**. Salamandra Consultoria Editorial Ltda, Rio de Janeiro, p.102-111. 1998.

SCATENA, V.L.; SEGECIN, S. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, v.28, p.635-649, 2005.

SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica, Monograph**, v.14, p. 1-662, 1974.

SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. Tillandsioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica, Monograph**, v.14, p.663-1492, 1977.

SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. Bromelioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica, Monograph**, v.14, p.1493-2142, 1979.

SOUSA, G.M.; ESTELITA, M.E.M.; WANDERLEY, M.G.L. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, *Bromelioideae - Bromeliaceae*. **Revista Brasileira de Botânica**, v.28, p.603-613, 2005.

SOUZA, R.C.O.S.; NEVES, L.J. Leaf anatomy of four *Tillandsia* species. **Bromélia**, v.3, p.28-39, 1996.

STEVENS, P.F. **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 9, June 2008. [and more or less continuously updated since]." will do. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acesso em 01 out. 2010.

STREHL, T. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliáceas. **Iheringia, Série Botânica**, v.3, p.105-119, 1983.

SUNELL, L.A.; HEALEY, P.L. Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in corms of taro (*Colocasia esculenta*). **American Journal of Botany**, v.66, p.1029-1032, 1979.

TOMLINSON, P.B. Comelinales - Zingiberales. In: METCALFE C.R. (Ed.). **Anatomy of the monocotyledons**: III. Claredon Press, Oxford, p.193-294. 1969.

VARADARAJAN, G.S.; GILMARTIN, A.J. Foliar Scales of the subfamily *Pitcairnioideae* (Bromeliaceae). **Systematic Botany**, v.12, p.562-571. 1987.

YOSHIDA, S.; OHNISHI, Y.; KITAGISHI, K. Histochemistry of silicon in rice plant. III. The presence of cuticle-silica double layer in the epidermal tissue. **Soil Science and Plant Nutrition**, v.8, p.1-5, 1962.

