

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

MORGANA GARCIA VAILATI

**Morfoanatomia de três espécies de Bromeliaceae de restingas
do Estado de Santa Catarina, Brasil**

Florianópolis, SC

2009

MORGANA GARCIA VAILATI

Morfoanatomia de três espécies de Bromeliaceae de restingas do Estado de Santa Catarina, Brasil

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Dr^a: Marisa Santos

Florianópolis, SC

2009

Vailati, Morgana Garcia

Morfoanatomia de três espécies de Bromeliaceae de restingas do Estado de Santa Catarina, Brasil

f. 93, figs.

Orientador: Dra. Marisa Santos

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas,
Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

Bibliografia: f. 93

1. Bromeliaceae; 2. *Dyckia*; 3. *Aechmea*; 4. *Tillandsia*; 5. Anatomia foliar

Aos meus pais e minha irmã,
dedico este trabalho.

AGRADECIMENTOS

- Aos meus pais e minha irmã por todo o apoio e incentivo durante todas as etapas deste trabalho.
- À Professora Dra. Marisa Santos, pela orientação e conhecimentos transmitidos.
- A todos os professores e funcionários do Departamento de Botânica que em algum momento contribuíram para a realização deste trabalho.
- Aos amigos do Laboratório de Anatomia Vegetal, pelas inúmeras ajudas durante o desenvolvimento do trabalho; a Rafaella pelas risadas e conversas; ao Eduardo pelas ajudas nas coletas e pelos passeios de carro para conhecer a Ilha; a Roberta pela parceria fundamental do dia a dia, desde as coletas (que ela adora), até as intermináveis tardes contando estômatos e tricomas; a Carol pelo auxílio no início do trabalho; ao Adriano que me salvou das lacraias assassinas; ao Sérgio pelas conversas e pela simpatia que sempre me recebeu.
- Professora Ana Cláudia Rodrigues, pela amizade e auxílio na realização deste trabalho.
- As meninas da Ficologia, e da Fisiologia, Julyana, Davia, Bianca, Thaysi e Josi, pelo carinho e simpatia com que sempre me receberam.
- A minha querida amiga Bianca que esteve do meu lado em todos os momentos importantes da minha vida, sua amizade é e sempre será fundamental e indispensável pra mim.
- A Julyana, pela sua amizade, pelas risadas, pelo seu apoio, por cuidar de mim quando precisei, pelas baladas, e por todo o resto...
- As meninas que ajudaram a transformar Florianópolis na minha nova casa: Bianca, Bruna, Julyana e Roberta.
- Ao Hugo, irmãozinho de coração, pela amizade e companheirismo não só comigo, mas com toda a minha família.
- À Vera Zapellini secretária da Pós-Graduação, pela sua atenção, disposição e gentileza.
- À CAPES pela concessão de bolsa de estudo.

RESUMO

Bromeliaceae é considerada uma das famílias mais representativas nas restingas. A capacidade de ocupar os mais variados substratos, a alta plasticidade ecológica e a capacidade de adaptar-se a diferentes condições ambientais torna possível encontrar representantes da família sob distintas formas de vida. O objetivo deste trabalho foi caracterizar a morfoanatomia de folhas de espécies de distintas subfamílias de Bromeliaceae – Pitcairnioideae (*Dyckia encholirioides* var. *encholirioides* – rupícola e terrícola), Bromelioideae (*Aechmea nudicaulis* var. *cuspidata* – rupícola, terrícola e epifítica) e Tillandsioideae (*Tillandsia gardneri* - epifítica), visando identificar as estratégias usadas para adaptação ao ambiente de restinga. Foram feitas análises *in vivo* e testes histoquímicos. Amostras foram fixadas em glutaraldeído 2,5%, tampão fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2 e desidratadas em série etífica. Para microscopia óptica, foram infiltradas em hidroxietilmetacrilado e coradas com azul de toluidina. Para microscopia eletrônica de varredura, foram embebidas em éter, à -20°C, e secas em temperatura ambiente. Foram mensurados: comprimento, largura e área foliar; suculência; esclerofilia; densidade estomática; comprimento e largura das células-guarda; espessuras da lâmina foliar e das estruturas constituintes. Foi determinado o número mínimo amostral dos dados quantitativos das folhas nas distintas condições e analisados com teste *t* ou ANOVA, comparados por teste de Tuckey. *Dyckia encholirioides* ocorre como rupícola ou terrícola e *Aechmea nudicaulis* como rupícola, terrícola ou epifítica. *Tillandsia gardneri* foi encontrada exclusivamente como epifítica. O posicionamento mais ereto das folhas de *D. encholirioides* e *A. nudicaulis*, em relação a *T. gardneri*, também pode favorecer a redução da irradiação solar e assim minimizar a possibilidade de desidratação. As espécies estudadas apresentam características comuns às descritas para a família, mas que habilitam a presença na restinga, tais como: células epidérmicas com corpos silicosos, presença de tricomas peltados, estômatos restritos à superfície abaxial, esclerênquima e hidrênquima. Em *D. encholirioides* (Pitcairnioideae) e *A. nudicaulis* (Bromelioideae) os tricomas peltados se distribuem em fileiras longitudinais, já *T. gardneri* (Tillandsioideae) não apresenta distinção em faixas com e sem estômatos e tricomas; considerações foram feitas com relação à densidade destas estruturas quando comparadas as três espécies. *Dyckia encholirioides* não forma tanque na base de suas folhas, como ocorre com *A. nudicaulis*, nem apresenta tricomas com capacidade de absorção, mas entre as três espécies estudadas é a que apresenta maior percentagem de hidrênquima, considerando a espessura deste tecido em relação à espessura total da folha, estratégia que favorece a adequada reserva de água. *Aechmea nudicaulis*, que reserva água em tanques basais foliares, é a espécie que perfaz menor proporção deste tecido na lâmina foliar e também a espécie que mostra a menor suculência quanto comparada às outras duas espécies. O grau de esclerofilia é maior em *D. encholirioides* e *A. nudicaulis* do que em *T. gardneri*. As espécies de Bromeliaceae, de modo geral, possuem características xeromórficas, ou seja, exibem estruturas relacionadas à superação de condições de baixo suprimento hídrico e nutricional, alta irradiação solar e salinidade, que estão presentes na restinga.

Palavras-chave: Bromeliaceae, *Dyckia*, *Aechmea*, *Tillandsia*, anatomia foliar

ABSTRACT

Bromeliaceae is considered one of the most representative families in the restinga ecosystem. Their ability to occupy the most varied substrates, high ecological plasticity and ability to adapt to different environmental conditions allows organisms of this family to occur in different life forms. The objective of this study was to characterize the species leaves morphoanatomy in different subfamilies of Bromeliaceae – Pitcairnioideae (*Dyckia encholirioides* var. *encholirioides* – rupicolous and terrestrial), Bromelioideae (*Aechmea nudicaulis* var. *cuspidata* – rupicolous, terrestrial and epiphytic) and Tillandsioideae (*Tillandsia gardneri* – epiphytic), to identify the adaptation strategies in restinga ecosystem. Histochemical tests and *in vivo* analyses were employed. Samples were fixed in glutaraldehyde 2.5%, sodium phosphate buffer 0.1 M, pH 7.2 and dehydrated in ethyl series. For light microscopy, the samples were infiltrated into hydroxyethyl methacrylate and stained with blue toluidine. For scanning electron microscopy, samples were soaked in -20oC ether, and then dried at room temperature. Length, width and leaf area, succulence, sclerophyllous, stomatal density, length and width of guard-cells, thickness of leaf constituents and structures were measured. The minimum sample size of leaves for quantitative data in different conditions was determined and analyzed using *t* test or ANOVA, followed by Tuckey test. *Dyckia encholirioides* occurs as rupicolous or terrestrial and *Aechmea nudicaulis* as rupicolous, terrestrial or epiphytic. *Tillandsia gardneri* was found exclusively as epiphytic. The higher upright position of the leaves of *D. encholirioides* and *A. nudicaulis*, compared to *T. gardneri*, can also promote the reduction of solar radiation and thus minimize the possibility of dehydration. The species have characteristics in common to those described for the family, but that enable their presence in restinga ecosystem, such as silicious epidermal cells, presence of peltate trichomes, stomata restricted to the abaxial surface, sclerenchyma and hydrenchyma. In *D. encholirioides* (Pitcairnioideae) and *A. nudicaulis* (Bromelioideae) the peltate trichomes are distributed in longitudinal rows, and *T. gardneri* (Tillandsioideae) shows no distinction in bands with and without stomata and trichomes; considerations were done about the density of these structures when compared to the three species. *Dyckia encholirioides* has no tank formation in the base of the leaves, as occurs with *A. nudicaulis*, neither presents trichomes with absorption capacity, but within the three species, *D. encholirioides* shows the highest hydrenchyma percentage, considering the tissue thickness on the total leaves thickness, a strategy which promotes adequate water reserves. *Aechmea nudicaulis*, which stores water in tanks basal leaves, presented minor proportion of this tissue in leaf blade and also showed the lowest juiciness when compared to the other two species. The sclerophyllous degree is higher in *D. encholirioides* and *A. nudicaulis* than in *T. gardneri*. Species of Bromeliaceae, in general, have xeromorphic characteristics, with structures related to overcoming adverse conditions of water supply and nutrition, high solar radiation and salinity, which are present in the restinga ecosystem.

Keywords: Bromeliaceae, *Dyckia*, *Aechmea*, *Tillandsia*, leaf anatomy

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	9
OBJETIVOS	15
1. OBJETIVO GERAL	15
2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	15
MATERIAL E MÉTODOS	16
1. ÁREAS DE COLETA E MATERIAL DE ESTUDO.....	16
2. PROCEDIMENTOS DE COLETA.....	17
3. ESTUDO QUALITATIVO.....	18
3.1. Microscopia Óptica	18
3.2. Microscopia Eletrônica de Varredura	19
4. ESTUDO QUANTITATIVO	19
4.1. Área e Índice Foliar	20
4.2. Suculência Foliar	20
4.3. Grau de Esclerofilia.....	20
4.4. Densidade Estomática e de Tricomas	20
4.5. Dimensões das Células-guarda	21
4.6. Espessuras da Lâmina Foliar e Estruturas Constituintes.....	21
RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
<i>DYCKIA ENCHOLIRIOIDES</i> VAR. <i>ENCHOLIRIOIDES</i> (PITCAIRNOIDEAE).....	22
1. FOLHA	22
1.1. Características qualitativas	22
1.1.1. Lâmina foliar.....	22
1.1.2. Bainha foliar.....	26
1.2. Características quantitativas	27
<i>AECHMEA NUDICAULIS</i> VAR. <i>CUSPIDATA</i> (BROMELIOIDEAE)	31
1. FOLHA	31
1.1. Características qualitativas	31
1.1.1. Lâmina foliar	31
1.1.2. Bainha Foliar	36
1.2. Características quantitativas	36
<i>TILLANDSIA GARDNERI</i> LINDLEY (TILLANDSIOIDEAE).....	41
1. FOLHA	41
1.1. Características qualitativas	41
1.1.1. Lâmina Foliar	41
1.1.2. Bainha Foliar	44
1.2. Características quantitativas	45
CONSIDERAÇÕES GERAIS	46
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	52
ILUSTRAÇÕES.....	60
TABELAS.....	89

INTRODUÇÃO

Os representantes de Bromeliaceae encontram-se nas Américas, tropical e subtropical, com exceção de uma espécie africana (Smith & Downs 1974, Reitz 1983, Benzing 2000). As espécies mostram capacidade de ocupar os mais variados substratos, com alta plasticidade ecológica, adaptando-se a diferentes condições ambientais (Smith *et al.* 1986, Benzing 1997). Assim, podem ser terrícolas, rupícolas ou epifíticas (Smith & Downs 1974) e ocorrem em diversas regiões fitoecológicas, tais como florestas, restingas e ambiente reofítico (Smith & Downs 1974, Gentry & Dodson 1987).

No Brasil, a família está bem representada e amplamente dispersa na Mata Atlântica (Reitz 1983), sendo considerada uma das famílias mais representativas nas restingas, com cerca de 23% das espécies brasileiras (Fontoura *et al.* 1991).

As restingas são regiões fitoecológicas características do litoral brasileiro, que pertencem ao Bioma Mata Atlântica, podendo ser definidas como longas faixas de depósitos arenosos marinhos (Suguio & Tessler 1984), os quais constituem solos quimicamente pobres, tendo como principal fonte de nutrientes o *spray* marinho (Araújo & Lacerda 1987). No Sul do Brasil, as restingas podem ser definidas como um conjunto de ecossistemas que compreende comunidades florística e fisionomicamente distintas, situadas em terrenos de idade quaternária, predominantemente arenosos, de origens marinha, fluvial, lagunar, eólica ou combinações destas origens com solos geralmente pouco desenvolvidos (Falkenberg 1999).

A vegetação de restinga é bastante complexa, variando desde tipos herbáceos até arbustivos e arbóreos (Waechter 1985), constituindo uma comunidade vegetal característica (Rizzini 1997), que cobre cerca de 79% da costa brasileira e as espécies encontradas apresentam um conjunto de adaptações relativas às condições extremas deste ambiente, como a elevada salinidade, a baixa disponibilidade de água e a intensa radiação solar (Scarano 2002). Para Mantuano (2008), a composição florística das restingas está intimamente associada à ação dos fatores ambientais, que apresentam uma ampla escala de variação temporal e espacial, chegando muitas vezes a extremos limitantes à ocorrência das espécies. Devido à ação antrópica, os habitats naturais vêm sendo altamente perturbados. Como consequência disso, vários ambientes, entre eles as restingas, têm sofrido com sucessivas modificações da sua paisagem, devido a uma elevada taxa de desmatamento (Rocha *et al.* 2004). Portanto, um melhor conhecimento estrutural das espécies de restinga, como de representantes de Bromeliaceae, como referido anteriormente constitui uma das

mais representativas, poderá subsidiar outros estudos para conservação desta tipologia vegetacional.

Bromeliaceae é constituída por grande número de espécies, conforme Judd *et al.* (2009) são 1.520, distribuídas em 51 gêneros, porém de acordo com Souza & Lorenzi (2008) são 3.000, distribuída em 60 gêneros. Reitz (1983) refere a ocorrência de aproximadamente 200 espécies e variedades no Estado de Santa Catarina. De acordo com Smith & Downs (1974), as espécies de Bromeliaceae estão distribuídas em três subfamílias: Pitcairnioideae, Bromelioideae e Tillandsioideae.

As Pitcairnioideae possuem 13 gêneros e 420 espécies (Smith & Downs 1974), são terrícolas ou rupícolas, de natureza xerofítica (Reitz 1983). Estas espécies caracterizam-se por apresentar sistema radicular bastante desenvolvido, o qual desempenha as funções de absorção de água e sais minerais e de fixação da planta no substrato (Pittendrigh 1948, Smith & Downs 1974, Reitz 1983). Conforme estes autores, nos representantes desta subfamília, a lâmina foliar têm espinhos na margem e está recoberta por escamas peltadas, as quais possuem pouca ou nenhuma função de absorção.

Em Bromelioideae, subfamília constituída por 30 gêneros e 425 espécies, e as plantas são geralmente epifíticas (Pittendrigh 1948, Smith & Downs 1974, Reitz 1983). Os autores esclarecem que, nestas espécies, o sistema radicular é usado frequentemente apenas para a fixação ao substrato, sendo a absorção de água e nutrientes realizada por escamas peltadas irregulares, que recobrem a lâmina foliar. Além disso, as folhas, cuja margem é inteira ou serrilhada, formam tanques basais onde há armazenamento de água. Oliveira (2004) ressalta que as bromélias epifíticas, em função de não terem conexão direta com o banco de nutrientes do solo florestal, são dependentes de atributos morfológicos e fisiológicos (tricomas e tanques acumuladores) que lhes garante a sobrevivência nas copas das árvores.

Os representantes da subfamília Tillandsioideae, com nove gêneros e mais de 1000 espécies, são principalmente epífitos de natureza xerofítica (Pittendrigh 1948, Smith & Downs 1974, Reitz 1983). Estes autores descrevem as espécies como tendo um sistema radicular reduzido, voltado principalmente à fixação da planta, e a absorção é feita por escamas peltadas, porém, distintamente das Bromelioideae, estas são regulares. Acrescentam ainda que as margens das folhas são inteiras.

De acordo com sua forma de vida e o tipo ecofisiológico, Pittendrigh (1948) classifica os representantes de Bromeliaceae em quatro grupos. O primeiro grupo, denominado solo-raiz, inclui espécies terrícolas que possuem um sistema radicular funcional para a absorção de água e nutrientes do solo; suas lâminas foliares apresentam

escamas peltadas com reduzida capacidade de absorção. No segundo grupo, as espécies são chamadas pelo autor de tanque-raiz, encontram-se as plantas terrícolas que, através da disposição de suas folhas, formam tanques em sua base para armazenagem de água, sendo que a água e nutrientes são captados nestes locais por raízes adventícias axilares. Tanque-tricoma é o nome dado pelo autor ao terceiro grupo, no qual as espécies, terrestres ou epífitas, caracterizam-se por formarem tanques de armazenagem de água e matéria orgânica na base foliar, mas com a absorção sendo realizada pelas escamas peltadas. O quarto grupo faz referência às plantas atmosfera-tricoma, as quais são geralmente epífitas, xerófitas ou suculentas; nestas espécies, a presença das raízes relaciona-se unicamente à fixação da planta ao substrato, já que a absorção é realizada através de suas escamas higroscópicas, que captam água e nutrientes através de orvalho, neblina ou chuva.

Schimper (1888, *apud* Pittendrigh 1948) sugere que as epífitas, em geral, vieram do ambiente terrestre para dentro da floresta úmida e que a alta umidade da floresta afastou-as da forma usual de fonte de água do solo. Tietze (1906, *apud* Pittendrigh 1948), interpretando que as plantas vieram da condição semi-desértica, propôs que Pitcairnioideae teria originado as outras duas subfamílias, Bromelioideae e Tillandsioideae, considerando a morfologia das flores e sementes e a forma de absorção de água e nutrientes, através de escamas. Pittendrigh (1948) segue a proposta monofilética de Tietze. Mas, de acordo com Tomlinson (1969), o próprio Pittendrigh tempos depois, revendo as evidências relativas a forma de vida e ecofisiologia das Bromeliaceae, conclui, com relação a filogenia da família, que é incorreto referir a Pitcairnioideae como o ancestral de Bromelioideae e Tillandsioideae, sugerindo que cada uma das subfamílias possui um ancestral comum ainda não conhecido. Fundamenta-se, em características das flores e frutos que apresentam-se mais especializadas em algumas espécies de Pitcairnioideae e mais primitivas em algumas Tillandsioideae. Com base nestas evidências argumentou que a derivação das espécies foi independente dentro de cada subfamília, de acordo com a tolerância ao sol ou a sombra e forma de absorção de nutrientes. Assim, Pittendrigh, conforme refere Tomlinson (1969) assume que a especialização de uma parte (flores) deve acompanhar a especialização de outros órgãos não relacionados. Portanto, o conhecimento estrutural dos órgãos vegetativos (folhas e raízes) pode corroborar em estudos filogenéticos.

As espécies de Bromeliaceae apresentam caracteres adaptativos particulares que consistem principalmente, na progressiva redução funcional e estrutural das suas raízes e no surgimento de características foliares que as tornam aptas a sobreviver no ambiente em que se estabeleceram (Braga 1977). Entre tais caracteres são relevantes o metabolismo CAM, a xeromorfia foliar, a suculência e a capacidade de acumular água e detritos nos tanques

formados pelas folhas e/ou absorção de água e nutrientes através de escamas peltadas nas folhas (Benzing 1997, 2000).

As adaptações que habilitam uma planta a sobreviver num determinado ambiente, resultam das contínuas pressões seletivas e dos fatores ambientais – edáficos, bióticos e climáticos – podendo estar manifestadas em seus aspectos morfológicos e anatômicos considerando indivíduos de uma mesma espécie ou espécies distintas de uma mesma comunidade (Metcalf 1983, Fahn & Cutler 1992, Dickison 2000).

As variações morfoanatômicas mais expressivas são encontradas nas folhas (Fahn 1978). A intensidade da irradiação solar, a deficiência hídrica e fatores ambientais de diversos tipos, podem levar a alterações de área e espessura foliar, densidade estomática e de tricomas (Goulet & Bellefleur 1986, Gutschick 1999). Além disso, os fatores ambientais podem afetar a divisão e o alongamento celular, o espessamento da parede celular, a produção de pigmentos e açúcares, o tamanho dos espaços intercelulares e o espessamento da epiderme e da cutícula (Lambers 1998, Larcher 2000).

Os estômatos também são importantes na relação planta-ambiente. Eles estão relacionados a processos fisiológicos da planta, sendo os locais de trocas de oxigênio e gás carbônico, para a respiração e a fotossíntese, e ainda os locais de difusão de vapores d'água na transpiração (Fahn 1978, Cutter 1979, Romero-Aranda *et al.* 1994). Em hidrófitas, existe tendência dos estômatos estarem elevados (Sculthorpe 1967) e, em xerófitas, há tendência ao aprofundamento, como forma de reduzir a evaporação durante a abertura estomática (Fahn & Cutler 1992). A perda excessiva de água também pode ser minimizada com a redução do tamanho das células e do poro dos estômatos (Abrams *et al.* 1992).

A escassez de água aliada à alta intensidade luminosa, à alta temperatura, à salinidade e à exposição a ventos fortes levam as folhas de espécies de restinga ao aumento no grau de esclerofilia, na eficiência no uso de água, na suculência, na espessura da cutícula e à redução na área foliar (Hesp 1991). De acordo com Wiesner (1889, *apud* Fahn & Cutler 1992), plantas que ocorrem em solos secos, sobrevivendo sob condições de ar seco e intensa irradiação solar são típicas xerófitas, apresentando características xeromorfas. Portanto, plantas de restinga, sujeitas às condições xéricas, devem exibir algumas características xeromorfas que assegurem sua sobrevivência neste ambiente. As Bromeliaceae são plantas xerófitas que retêm água nos tecidos internos, tendo que economizar água, facultativa ou obrigatoriamente (Tomlinson 1969). Reitz (1983) menciona, como referido anteriormente, que Pitcairnioideae e Tillandsioideae são xerófitas. Muitas Bromelioideae e todas Tillandsioideae são epífitas (Pittendrigh 1948), forma de vida que, conforme Fahn & Cutler (1992), exibe características xeromorfas. Benzing (1976) refere que ocorrem espécies

suculentas entre as Bromelioideae e Pitcairnioideae. As folhas de espécies da família Bromeliaceae caracterizam-se por possuírem escamas peltadas, estômato inserido em depressões na superfície foliar, presença de esclerênquima, hidrênquima e aerênquima (Tomlinson 1969). A maioria destas características tem sido referida na literatura (Eames & MacDaniels 1947, Napp-Zinn 1984, Dickison 2000) como sendo tipicamente xeromorfas, exceto o aerênquima que representa hidromorfismo.

Entre os estudos, que abordam aspectos anatômicos referentes aos órgãos vegetativos de espécies de Bromeliaceae, destacam-se, por exemplo, os trabalhos de ontogênese de *Ananas comosus* (L.) Merr. feitos por Krauss (1948, 1949a, b). Tomlinson (1969) traz uma compilação abrangente, caracterizando cada uma das três subfamílias com base, especialmente, na organização das escamas foliares, dos estômatos e do mesófilo. Alguns trabalhos descrevem aspectos das folhas e das raízes com enfoque taxonômico, tais como Braga (1977), Aoyama & Sajo (2003), Segecin & Scatena (2004), Scatena & Segecin (2005) e Sousa *et al.* (2005).

Trabalhos que relacionam as três subfamílias foram realizados por Tietze (1906, *apud* Pittendrigh 1948), Pittendrigh (1948), Tomlinson (1969) e Benzing (1997, 2000). Entre os trabalhos que concentram-se em análise ecofisiológica em Bromeliaceae, encontra-se Smith *et al.* (1986) que utilizaram como modelo representantes de cada subfamília, para estudar as rotas metabólicas de plantas C₃ e CAM. Mais recentemente, Pierce *et al.* (2001) traz uma discussão a respeito da função dos tricomas hidrofóbicos para espécies das três subfamílias de Bromeliaceae.

Entre os representantes das três subfamílias, ocorrentes nas restingas do Estado de Santa Catarina, encontram-se *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides* (Pitcairnioideae), *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker (Bromelioideae) e *Tillandsia gardneri* Lindley (Tillandsioideae).

Para *D. encholirioides* não existem relatos na literatura quanto ao estudo anatômico. Pompelli (2006) estudou a germinação em *D. encholirioides* var. *encholirioides*. Registros sobre anatomia foliar de *A. nudicaulis*, visando a distinção taxonômica de outras espécies do mesmo gênero, sem mencionar a variedade analisada, encontram-se em Proença & Sajo (2004). Sobre *T. gardneri*, há dados descritivos sobre anatomia de raiz e rizomas (Segecin & Scatena 2004a), escapo floral (Segecin & Scatena 2004b) e folha (Scatena & Segecin 2005), nos quais são enfatizados aspectos estruturais com relevância taxonômica para o gênero.

O presente trabalho visa analisar morfoanatomicamente as folhas de três espécies de distintas subfamílias de Bromeliaceae, ocorrentes em restinga, visando identificar as estratégias usadas para adaptação.

Além disso, são escassos os trabalhos que relacionam espécies das três subfamílias de Bromeliaceae e os que o fazem não tratam de sua relação com o local em que estão inseridas. O estudo morfoanatômico das espécies contribuirá para o melhor entendimento da biologia das espécies que serão utilizadas como modelo e a compreensão das suas adaptações ao ambiente de restinga.

OBJETIVOS

1. Objetivo geral

Caracterizar a morfoanatomia de folhas de espécies de distintas subfamílias de Bromeliaceae – *Dyckia encholirioides* var. *encholirioides* (Pitcairnioideae), *Aechmea nudicaulis* var. *cuspidata* (Bromelioideae) e *Tillandsia gardneri* (Tillandsioideae), visando identificar as estratégias usadas para adaptação ao ambiente de restinga.

2. Objetivos específicos

Considerando as três espécies:

- Caracterizar morfológica e histologicamente a lâmina e a bainha foliar.
- Determinar área e índice foliar; teor de suculência da lâmina foliar; densidade estomática; comprimento e largura das células-guarda; densidade de tricomas; relação estômatos-tricomas; espessura da lâmina foliar, da epiderme, da membrana cuticular e dos tecidos do mesofilo.
- Inferir sobre aspectos ecofisiológicos, com base nos dados obtidos, que possibilitam as espécies adaptarem-se às condições de disponibilidade hídrica, nutricional e incidência de irradiação solar na restinga.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Áreas de Coleta e Material de Estudo

As coletas do material foram realizadas em restingas do Estado de Santa Catarina, nos municípios de Florianópolis (Barra da Lagoa, Praia de Moçambique e Parque Municipal da Lagoa do Peri), Governador Celso Ramos (Praia de Palmas) e Balneário Camboriú (Praia de Taquaras) (Fig. 01-08).

O clima do Estado de Santa Catarina é do tipo subtropical úmido, com temperatura média anual de 20°C. No mês mais quente (janeiro), a temperatura média é de 24°C. No mês mais frio (julho), a temperatura média é de 15°C. A temperatura mínima absoluta de 1°C. A precipitação total anual é de 1400 mm, sem déficit hídrico (há excedente anual de 400-600 mm). A umidade relativa anual é de 80-85% e a altitude de 46m (Atlas de Santa Catarina, 1986).

Para o estudo foram utilizadas folhas de três espécies de Bromeliaceae: *Dyckia encholirioides* var. *encholirioides* (Pitcairnioideae; Fig. 3-4), *Aechmea nudicaulis* var. *cuspidata* (Bromelioideae; Fig. 5-7) e *Tillandsia gardneri* (Tillandsioideae; Fig. 8). Exemplares das espécies foram depositados no Herbário FLOR (UFSC, Florianópolis, SC), sob os números 37315, 37316, 37415, 37416, 37417, 37418.

Dyckia encholirioides var. *encholirioides*, de acordo com Reitz (1983), é rupícola ou terrícola, apresenta raízes bem desenvolvidas. O autor ressalta que suas folhas são muito rígidas, dispostas em densa roseta, com lâmina acanalada côncava, glabras em cima e um pouco pálida, por baixo densamente coberta por escamas, as margens possuem espinhos muito resistentes, retos ou virados para cima, especialmente para o ápice. Conforme o autor, a espécie é heliófita e seletiva xerófita; desenvolve-se em costões rochosos formando densos agrupamentos. Amostras da espécie, na forma de vida rupícola (Fig. 09), foram coletadas no município de Florianópolis, na Barra da Lagoa; estas plantas estavam completamente expostas ao sol (Fig. 03). Na forma de vida terrícola (Fig. 10), amostras foram obtidas na Praia de Moçambique; os indivíduos também se apresentavam expostos ao sol, embora muitas vezes a vegetação circundante determina parcial sombreamento (Fig. 04).

Aechmea nudicaulis var. *cuspidata*, como argumenta Reitz (1983) é epifítica, terrícola ou rupícola, com raízes pouco desenvolvidas. Acrescenta que as folhas da espécie são rígidas, dispostas em rosetas, reunidas embaixo formando um tanque, sua lâmina até a região mediana é ereta, depois recurvada, com margem coberta por fortes espinhos escuros,

variedade heliófita ou de luz difusa, muito frequente nos costões rochosos, ocorrendo desde a restinga até a floresta de encosta. Para este estudo, amostras da espécie foram coletadas de acordo com a sua forma de vida, em lugares distintos: as epifíticas (Fig. 11) no município de Florianópolis (Parque Municipal da Lagoa do Peri), estando sempre sombreadas pelo dossel das árvores (Fig. 05), as rupícolas (Fig. 12) no município de Governador Celso Ramos (Praia de Palmas), as quais se encontram completamente expostas ao sol (Fig. 06) e as terrícolas (Fig. 13) no município de Balneário Camboriú (Praia de Taquaras), que também estavam em locais expostos ao sol (Fig. 07).

Tillandsia gardneri conforme Reitz (1983) é epifítica, acaule e com poucas raízes; a lâmina das folhas exteriores é reflexa, membranácea, dilatada na base e filiforme agudo no ápice; a planta tem cor esbranquiçada, devido a presença das escamas, as quais também ocorrem nas margens da lâmina foliar. Como descreve o autor, a planta desenvolve-se preferencialmente em ramos das árvores da floresta e sobretudo nos ramos de árvores isoladas em áreas abertas, sendo heliófita ou de luz difusa e xerófita. Exemplares da espécie (Fig. 14) foram coletados no município de Florianópolis (Parque Municipal da Lagoa do Peri), encontrando-se sempre parcialmente sombreados pela copa do forófito (Fig. 08).

2. Procedimentos de Coleta

Foram selecionados pelo menos três indivíduos adultos de cada espécie, em cada forma de vida, sendo retiradas pelo menos 3 folhas de cada indivíduo para as análises. Os indivíduos foram caracterizados como sendo adultos quando as rosetas apresentam floração ou vestígios de pós-floração. Tendo em vista a reprodução vegetativa destas espécies, os indivíduos com genótipos possivelmente idênticos, aqueles do mesmo tufo (agrupamento de rosetas), foram evitados.

Foram utilizadas somente as folhas totalmente expandidas da porção intermediária da roseta, excluindo-se as folhas da porção apical, por estarem ainda em fase de formação e as da porção basal, por poderem estar em fase de senescência.

O material coletado foi acondicionado em sacos plásticos, para o transporte até o laboratório, onde ficou mantido em geladeira, até a sua utilização. Imagens macroscópicas do local de coleta, das rosetas e de suas partes vegetativas foram obtidas com câmera digital Sony P92.

3. Estudo Qualitativo

3.1. Microscopia Óptica

Para a análise qualitativa, em microscopia óptica (MO), foram considerados os terços médios da lâmina foliar e da bainha foliar. As folhas (lâmina e bainha) foram seccionadas paradérmica, anticlinal-longitudinal e transversalmente.

Amostras *in vivo* foram seccionadas, com auxílio de lâminas de barbear, usando suporte de isopor, para confecção de lâminas temporárias, com água. Algumas destas amostras foram preservadas por mais tempo através de preparação de lâminas semipermanentes, montadas com gelatina-glicerinada (Kaiser 1880 – *apud* Kraus & Arduin 1997). Essas preparações serviram para realização de testes histoquímicos e observações sem ação de reagentes.

Para a detecção da natureza química foram utilizados os seguintes testes histoquímicos: reativo de Steimetz, para suberina, lignina, cutina, celulose, mucilagem, amido e compostos fenólicos (Costa 1982); Sudan IV, para óleos e cutina (Costa 1982); floroglucinol acidificado, para lignina (Costa 1982); tionina, para mucilagem (Purvis *et al.* 1964 – *apud* Kraus & Arduin 1997); fenol e óleo de cravo para sílica (Johansen 1940).

Parte das amostras foram fixadas em glutaraldeído 2,5%, em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2, por três horas. Após, o material foi lavado por três vezes no mesmo tampão e, a seguir desidratado, em série etílica gradual.

Para confecção de lâminas permanentes, as amostras foram infiltradas em hidroxietilmetacrilato (*Jung's Historesin* – marca Leica). O material foi desidratado até etanol 96°GL, mantido em solução de pré-infiltração, por pelo menos 12 horas, e em solução de infiltração, por mais de três horas. Posteriormente foram montados blocos utilizando a solução endurecedora, conforme instruções do fabricante. Os blocos, contendo o material, foram seccionados com 7 µm de espessura, em micrótomo de rotação Leica — RM 2125 RT. As secções foram distendidas sobre lâminas contendo água, em chapa aquecedora (42 °C). Depois da secagem das lâminas, o material foi corado com dupla coloração em azul de astra e fucsina básica (Kraus *et al.* 1998) ou com azul de toluidina (Gahan & Onyia 1984).

Também foram feitas lâminas permanentes utilizando material desidratado em série etílica e infiltrado em parafina (Johansen 1940). Os blocos foram seccionados no mesmo micrótomo, acima citado. As secções foram aderidas às lâminas com adesivo de Bissing (Bissing 1974) e coradas com azul de astra e fucsina básica, acidificada com ácido pícrico,

conforme Luque *et al.* (1996). As lâminas foram montadas com bálsamo do Canadá sintético.

Amostras de lâminas foliares, não fixadas, foram imersas em solução de Franklin, lavadas em água e coradas com safranina alcoólica (Johansen 1940), para dissociação dos elementos traqueais e fibras. Após desidratação e passagem por xilol, o material dissociado foi colocado entre lâmina e lamínula com bálsamo do Canadá sintético.

As observações foram feitas em microscópio óptico marca Zeiss-Jena, modelo Loboal 4. Imagens das estruturas foram capturadas com câmara digital Sony P92, em microscópio óptico Leica MPS 30 DMLS.

3.2. Microscopia Eletrônica de Varredura

Amostras de folhas, das três espécies estudadas foram fixadas em glutaraldeído 2,5%, em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2, por três horas, lavadas por três vezes, em tampão fosfato de sódio, e desidratadas em série etílica gradual. Após a desidratação, o material foi imerso em hexametildesilazane (HMDS), por ½ hora, como meio substitutivo de ponto crítico de CO₂, que pelo processo de sublimação reduz a tensão superficial, evitando o colapso das estruturas (Bozzola & Russel 1991). As amostras secas foram aderidas, sobre suportes de alumínio, com auxílio de fita de carbono dupla face, e cobertas com 20 nm de ouro, em metalizador marca Baltec, modelo CED030. As amostras foram observadas e documentadas em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), marca Phillips, modelo XL30.

4. Estudo Quantitativo

Para todos os estudos quantitativos foi determinado o número mínimo amostral pela equação $n=(t^2.s^2).d^{-2}$, onde “*t*” é dado pela tabela de Student (considerando *n*-1, para significância de 0,05), “*s*” é o desvio padrão e “*d*” é igual a *E*/100.média, onde *E*=10 para 10% de probabilidade, valor considerado satisfatório (Sokal & Rohlf 1969).

Em *D. encholirioides*, para análise dos dados das dimensões de células-guarda e espessura dos tecidos, utilizou-se teste t (ao nível de significância de 5%), sendo as variáveis plantas rupícolas e terrícolas. Já para *A. nudicaulis* foi aplicado Análise de Variância e teste Tukey (ao nível de significância de 5%), através do programa computacional BioStat 5.0, reunindo os dados em três variáveis (epifíticas, rupícolas e terrícolas).

4.1. Área e Índice Foliar

Para avaliar a área foliar, foi realizado o contorno da face adaxial da folha (lâmina + bainha) em papel ofício (75g/m²). Os moldes foram recortados e medidos em balança digital. A massa destes moldes foi relacionada à massa de área conhecida em cm² do mesmo papel, para a determinação da área foliar em cm².

O índice foliar (IF) foi calculado pela equação: $IF = C/L$ onde C é o comprimento e L é a largura da folha (Van Steenis 1987). Para tanto, foram medidas as dimensões da folha (lâmina + bainha): comprimento (C = eixo longitudinal, desde a base da bainha até o ápice da lâmina foliar) e largura (L = eixo transversal, de bordo a bordo, na região média folha).

4.2. Suculência Foliar

As folhas (lâmina + bainha) foram acondicionadas em sacos plásticos umedecidos e mantidos em refrigerador, a 4°C, por 12 horas, para permitir a embebição de água (Araus & Hogan 1994). Posteriormente foi determinada a massa fresca máxima (MFM) das folhas. A seguir, as folhas foram colocadas em estufa, a 60°C, até se obter uma massa seca constante (MS). Foi adotada a fórmula proposta por Mantovani (1999) para determinação da suculência foliar: $SF = MFA - MS / AF$, aonde AF é a área foliar.

4.3. Grau de Esclerofilia

Para determinar o grau de esclerofilia (GE) foi calculada a razão massa seca (MS) pela área foliar (AF), conforme Müller-Stoll (1947-48, *apud* Camerik & Werger 1981).

4.4. Densidade Estomática e de Tricomas

A contagem do número de estômatos e dos tricomas por área foi realizada em MO, utilizando secções paradérmicas, montadas em lâminas semipermanentes para observações em vista frontal da superfície epidérmica em amostras após a retirada das alas dos tricomas.

Para determinar a densidade média estomática e de tricomas por mm² de folha, as imagens foram projetadas, com auxílio de câmara clara acoplada ao MO, marca Karl Zeiss-Jena – modelo Loboal 4, sobre área delimitada conhecida.

Para *D. encholirioides* a contagem de estômatos e das bases dos tricomas foi realizada somente nas zonas intercostais, da face abaxial da lâmina foliar, em *A. nudicaulis* as contagens foram realizadas também nas faixas longitudinais em que os estômatos e tricomas estavam localizados. *Tillandsia gardneri* por não apresentar faixas com estômatos e tricomas, a contagem ocorreu em uma área delimitada conhecida da superfície abaxial da lâmina foliar.

4.5. Dimensões das Células-guarda

As amostras utilizadas no item anterior foram usadas para a determinação das dimensões das células-guarda, em vista frontal da superfície epidérmica, considerando o comprimento (eixo longitudinal, entre os dois polos da célula) e largura (eixo transversal, na porção média da célula). Em microscopia óptica foram capturadas imagens com câmera digital. Para a mensuração das dimensões das células-guarda utilizou-se o programa computacional ANATI-QUANTI (Aguiar *et al.* 2007) desenvolvido para obtenção de dados quantitativos em anatomia vegetal.

4.6. Espessuras da Lâmina Foliar e Estruturas Constituintes

Para determinação da espessura da lâmina foliar foram usadas lâminas permanentes, com amostras seccionadas transversalmente. Foram consideradas as espessuras de: lâmina, da epiderme, da membrana cuticular, mesofilo e tecidos constituintes deste.

De cada secção analisada em microscopia óptica foram capturadas imagens com câmera digital. Para mensuração das espessuras da lâmina foliar e estruturas constituintes através destas imagens foi utilizado o programa computacional ANATI-QUANTI (Aguiar *et al.* 2007) desenvolvido especialmente para obtenção de dados quantitativos em anatomia vegetal.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Dyckia encholirioides var. *encholirioides* (Pitcairnioideae)

Dyckia encholirioides apresenta forma de vida rupícola (Fig. 09) ou terrícola (Fig. 10). As plantas da forma de vida terrícola formam densos agrupamentos, já as rupícolas tendem a manterem-se isoladas ou em pequenos agrupamentos. A planta tem aspeto rosetado (Fig. 15), devido à disposição espiralada das folhas no caule, o qual tem entrenós curtos. Após a senescência, as folhas basais secas permanecem aderidas ao caule (Fig. 16), o que pode favorecer a formação de substrato adequado para absorção de nutrientes pelas raízes adventícias.

1. Folha

1.1. Características qualitativas

As folhas de *D. encholirioides* são constituídas por bainha e lâmina foliar (Fig. 17), com ausência de pecíolo e lígula. Rudall & Buzgo (2002) mencionam que raramente as folhas de Bromeliaceae são pecioladas e liguladas. A lâmina foliar apresenta forma lanceolada e ápice agudo (Fig. 15, 17); a face adaxial é côncava (Fig. 15, 18), glabra e lisa, mostrando-se de cor verde escura; a face abaxial convexa (Fig. 18), pilosa e estriada, com cor esbranquiçada pela presença dos tricomas; nos bordos e no ápice ocorrem espinhos rígidos e resistentes, os quais estão voltados para cima (Fig. 19). Tomlinson (1969) comenta que, em quase todos os membros de Bromelioideae e Pitcairnioideae, os espinhos são desenvolvidos distalmente nas margens das folhas. Reitz (1983) refere à presença dos espinhos nas bordas das folhas de *D. encholirioides*. Benzing (2000) ressalta que muitas Bromeliaceae terrícolas investem em espinhos para defesa mecânica contra grandes herbívoros. Na espécie em estudo, os espinhos marginais devem desempenhar tal proteção, pois suas folhas ricas em reserva hídrica poderia ser predadas tendo em vista a restrição de água na restinga.

1.1.1. Lâmina foliar

Histologicamente, a lâmina foliar de ambas as formas de vida (terrícola e rupícola) é constituída por epiderme, esclerênquima, hidrênquima, clorênquima, aerênquima e tecidos vasculares (Fig. 20-21). A superfície adaxial apresenta tênue ondulação (Fig. 20-23), sem relação com ocorrência interna de vascularização, entretanto, na superfície abaxial, ocorrem

sulcos e saliências (Fig. 20-21, 24-25), correspondendo às zonas costais e intercostais, respectivamente. Estas duas zonas percorrem longitudinalmente a lâmina foliar e tornam-se bastante distintas por sua constituição estrutural. Nas zonas costais da face abaxial, assim como em toda face adaxial, há apenas células epidérmicas ordinárias e nas zonas intercostais ocorrem, além destas, estômatos e tricomas, sendo esta uma característica comum às plantas rupícolas (Fig. 24, 26) e terrícolas (Fig. 25, 27).

A epiderme em *D. encholiriodes*, em ambas as faces, é uniestratificada. As células epidérmicas ordinárias possuem forma retangular, com suas paredes periclinal interna e anticlinal espessadas e lignificadas, o que torna o lume bastante reduzido, enquanto a parede periclinal externa é delgada, porém revestida por espessa membrana cuticular (Fig. 28-29). De acordo com Gunning & Steer (1996), o revestimento das partes externas das plantas por camadas de substâncias como cutina, suberina e ceras, protegem-nas contra patógenos e limita a perda hídrica.

Quando em vista frontal, as paredes anticlinal das células epidérmicas são sinuosas (Fig. 30). Tomlinson (1969) refere que as sinuosidades, associadas a forma como a epiderme adere-se ao esclerênquima, representam adaptações que mantêm as camadas superficiais unidas, durante as possíveis expansões e contrações foliares, decorrentes da variação no turgor. Esta aderência mencionada pelo autor pode ser constatada através de uso de técnicas de dissociação epidérmica que não se mostraram eficientes para separar a epiderme do esclerênquima.

Corpos silicosos esféricos ocorrem no interior das células da epiderme (Fig. 30-31). Prychid *et al.* (2004) citam que o tipo mais comum de corpo silicoso entre monocotiledôneas é o esférico, com a superfície semelhante a drusas, rugosa ou espinhosa. Estes autores também registram que normalmente ocorre apenas um corpo silicoso por célula e que as células contendo sílica são mais comumente encontradas na epiderme. Corpos silicosos têm sido identificados em várias espécies de Bromeliaceae (Krauss 1949a, Tomlinson 1969, Proença & Sajo 2004), para Baumert (1907, *apud* Krauss 1949) a presença de corpos silicosos auxiliam na refração da luz, diminuindo assim a intensidade luminosa, para evitar o aquecimento e a perda de água nos tecidos. Essas estruturas também estão associadas à resistência das plantas ao ataque de fungos e insetos (Yoshida *et al.* 1962).

Como referido acima, na face abaxial da lâmina foliar de *D. encholiriodes*, nas zonas intercostais (Fig. 24-25), ocorrem tricomas do tipo peltado (Fig. 26-27, 32), recobrimo os estômatos. Estes tricomas, constituídos por base, pedúnculo e escudo, localizam-se em invaginação epidérmica (Fig. 32). Tomlinson (1969) descreve os tricomas

de Bromeliaceae como estruturas multicelulares complexas compostas por um escudo de células mortas e por um pedúnculo de células vivas localizadas em uma concavidade da epiderme. Krauss (1949a), em seu trabalho com *Ananas comosus* (L.) Merr., descreve que em estágios iniciais do desenvolvimento, as células circundantes aos tricomas multiplicam-se mais rapidamente o que leva a célula basal do tricoma a ficar confinada em uma cavidade.

A base do tricoma peltado de *D. encholirioides* é formada por uma célula central, de onde projeta-se o pedúnculo, constituído por aproximadamente três células, do qual expandem-se, perpendicularmente, células que constituem o escudo (Fig. 32). O escudo é composto por um número variável de células, dispostas desordenadamente (Fig. 26), sem a formação de disco central. Em *D. encholirioides* o desordenamento das células do escudo, confere ao tricoma aspecto assimétrico, que segundo Benzing (1976) é uma característica comum à subfamília Pitcairnioideae.

De acordo com Pittendrigh (1948), as folhas de espécies de Pitcairnioideae podem apresentar pouca ou nenhuma capacidade de absorção. Benzing (1976) demonstrou a capacidade de absorção nos tricomas de Tillandsioideae, registrando ausência desta capacidade em tricomas de Bromelioideae e Pitcairnioideae, relacionando isto à presença de um sistema de raízes de absorção bem desenvolvido nestas duas subfamílias. Em *D. encholirioides*, considerando que as raízes são bem desenvolvidas, acredita-se que estas devam ser as responsáveis pela absorção de nutrientes nas duas formas de vida, terrícola e rupícola, e portanto correspondendo ao referido por Benzing (1976) de que os tricomas das Pitcairnioideae não desempenham função de absorção.

Eames & MacDaniels (1947) referem que os tricomas podem estar relacionados com diversas funções, em maior ou menor grau, mas provavelmente a mais importante, segundo os autores, é a redução da transpiração, devido à formação de uma cobertura adicional. A presença dos tricomas peltados, recobrando os estômatos nas zonas intercostais, em *D. encholirioides*, deve favorecer a formação de um microclima intermediário entre a circulação de ar interna e externa. Taiz & Zeiger (2004) esclarecem a importância da camada de ar parado junto à superfície foliar, denominando-a de camada limítrofe, a qual proporciona uma barreira à perda de vapor de água pela folha.

Os estômatos estão distribuídos nos sulcos longitudinais (Fig. 25, 27), correspondentes às zonas intercostais da face abaxial, e são do tipo tetracítico. Além disso, cada estômato encontra-se numa depressão individual (Fig. 27, 31), mantendo as células-guarda em posição mais elevada em relação às células imediatamente circundantes (Fig. 31, 33). De acordo com Tomlinson (1969), por vezes, as células epidérmicas podem apresentar

aspecto papiloso, em algumas espécies de Bromeliaceae, determinando a formação de sulcos na região dos estômatos. Entretanto, em *D. encholirioides*, as células epidérmicas não são papilosas e as depressões estomáticas individuais são decorrentes da presença de agrupamentos de esclereides subepidérmicas contornando a área estomática (Fig. 33).

Sob a epiderme, em ambas as faces da lâmina foliar, ocorre esclerênquima (Fig. 28-29). Na face adaxial (Fig. 28), este tecido de sustentação, com dois a três estratos contínuos, é constituído por fibras septadas (Fig. 34-35). As paredes longitudinais destas fibras são espessadas e lignificadas, enquanto os septos são constituídos por paredes delgadas (Fig. 35). De acordo com Mauseth (1988), após a fibra original ficar alongada, ocorre mitose e citocinese em seu interior, resultando em uma cadeia de células; a parede celular primária separando cada nova célula filha pode permanecer delgada, mas pode haver também deposição de parede secundária nestas paredes que são denominados septos. O autor ainda acrescenta que estas fibras septadas geralmente permanecem vivas, com metabolismo ativo, e tem papel no armazenamento de material, usualmente de amido, óleos e cristais. Na face abaxial (Fig. 33), o tecido de sustentação é constituído por esclereides (Fig. 36). As esclereides das zonas intercostais (Fig. 33) são curtas (Fig. 37) e aquelas das zonas costais (Fig. 33) são mais alongadas (Fig. 37).

Constituindo uma hipoderme mecânica o esclerênquima, em Bromeliaceae, possui papel fundamental para a sustentação da folha (Krauss 1949a). Benzing (1976) refere dois tipos de células, comumente encontrados em Bromeliaceae, com função de promover o suporte mecânico: fibras e esclereides. Em *D. encholirioides* ocorrem ambos os tipos. A presença de esclerênquima também pode proteger da herbivoria, pois a lignina não é digerida pelos animais, além disso pode auxiliar na prevenção da perda hídrica e na proteção contra a intensa luminosidade (Eames & MacDaniels 1947, Scatena & Scremin-Dias 2003).

Na face adaxial, adjacente às fibras, ocorre amplo hidrênquima, tecido determinante da succulência foliar, apresenta-se constituído por células que, no sentido interno do mesofilo, mostram-se gradualmente mais alongadas (Fig. 38) e tornam-se clorofiladas, sendo difícil definir o limite entre este tecido e o clorênquima que contorna os feixes vasculares (Fig. 20-21). O hidrênquima também está presente abaxialmente, porém restrito às zonas costais, e suas células são menores e menos alongadas (Fig. 38), geralmente são todas clorofiladas. As células do hidrênquima têm paredes delgadas e, adaxialmente, aquelas mais alongadas apresentam reforço de celulose nas paredes anticlinais (Fig. 39). Tomlinson (1969) descreve a presença de um tecido de reserva de água nas folhas de Bromeliaceae, tecido que, nas espécies xeromorfas extremas, apresenta-se

constituído por até dez estratos de células com paredes delgadas, correspondendo a mais do que a metade do mesofilo. O autor acrescenta que nos representantes de *Dyckia* este tecido é pronunciado, o que foi constatado na espécie em estudo. Este tecido tem como uma importante função a reserva de água (Haberlandt 1928, Eames & MacDaniels 1947, Scatena & Scremin-Dias 2003). Haberlandt (1928) e Eames & MacDaniels (1947) salientam que, além desta função de reserva hídrica, o tecido também pode proteger contra luz excessiva. Considerando que *D. encholirioides* ocorre na restinga, ambiente com restrição hídrica e sujeito a altas irradiações solares, estas duas funções devem ter grande importância na adaptação da espécie a estes habitats, tanto na forma rupícola, quanto na forma terrícola.

Abaxialmente, alternando com o hidrênquima, encontra-se o aerênquima (Fig. 38). Este tecido restringe-se às zonas intercostais, estando em contato direto com os estômatos (Fig. 33). O aerênquima é formado por células estreladas (Fig. 40) e apresenta conspícuos espaços intercelulares (Fig. 40-41).

O clorênquima, assim denominado por apresentar a maior concentração de cloroplastos, posicionado próximo aos feixes vasculares (Fig. 42), entre estes e adaxialmente. Esta constituído por células alongadas, entre as quais ocorrem idioblastos com ráfides de oxalato de cálcio. Segundo Brighigna *et al.* (1984), a grande quantidade de idioblastos com ráfides de oxalato de cálcio em Bromeliaceae está relacionada com a necessidade de neutralizar a grande quantidade de ácido oxálico produzida nas folhas.

Os feixes vasculares, de distintos calibres, são do tipo colateral (Fig. 43), providos de bainha esclerenquimática, cujas células apresentam-se de duas formas, fibras septadas e esclereides. Este tecido de sustentação é contorna completamente os feixes de maior calibre (Fig. 42), por vezes ocorrendo também entre o xilema e floema, e forma calotas externas ao xilema e floema, nos feixes de menor calibre (Fig. 42-43). Externamente ao feixe, a endoderme (Fig. 43) é formada por célula parenquimáticas clorofiladas.

1.1.2. Bainha foliar

A bainha foliar de *D. encholirioides* (Fig. 17) possui cor esbranquiçada. A sobreposição da folhas, com inserção espiralada em caule de entrenós curtos, impede a penetração da luz.

Em secção transversal, a bainha foliar de *D. encholirioides* possui a superfície adaxial plana e a abaxial com saliências, nas zonas costais, e depressões, nas zonas intercostais (Fig. 44). A epiderme é uniestratificada (Fig. 45-46). As células epidérmicas ordinárias são exclusivas em toda face adaxial e nas zonas costais da face abaxial; são revestidas por membrana cuticular espessa e têm lume reduzido (Fig. 45); as paredes

periclinais internas e anticlinais são espessadas e lignificadas. Em vista frontal, as paredes anticlinais destas células mostram sinuosidades (Fig. 47). No interior das células epidérmicas ocorrem corpos silicosos (Fig. 45), um por célula e com forma esférica. Nas zonas intercostais, da face abaxial, ocorrem estômatos (Fig. 46) que se encontram densamente recobertos por tricomas peltados. Os tricomas também ocorrem na face adaxial, mas são raros.

Sob a epiderme, em ambas as faces, ocorre esclerênquima (Fig. 44-46). Este tecido, na face adaxial (Fig. 45), é constituído por fibras (Fig. 48), porém estas não apresentam septos, como referido anteriormente para lâmina foliar. Estas fibras estão distribuídas em cerca de três estratos celulares contínuos (Fig. 45). Na face abaxial, o esclerênquima é interrompido na região estomática (Fig. 46) e está formado por esclereides curtas (Fig. 49).

Internamente às fibras ocorre hidrênquima (Fig. 44), constituído por células justapostas, com forma aproximadamente isodiamétricas e de paredes delgadas. Este tecido é contínuo adaxialmente e intercalado com o aerênquima abaxialmente. Próximo aos feixes vasculares, na face adaxial, as células do hidrênquima são menores e contêm grãos de amido. A presença de amido na bainha foliar é mencionada por Tomlinson (1969) para Bromeliaceae. Entre estas células perivasculares ocorrem idioblastos, alongados longitudinalmente, com ráfides (Fig. 50) constituídas de oxalato de cálcio. O aerênquima (Fig. 44) avança desde a região intervascular até a região subestomática. É constituído por células estreladas que delimitam conspícuos espaços intercelulares (Fig. 51). Os feixes vasculares são do tipo colateral e contornados por fibras (Fig. 52), não septadas. Em feixes vasculares de menor calibre, as fibras podem faltar lateralmente.

1.2. Características quantitativas

As folhas de *D. encholirioides* mostram diferenças quando comparados dados quantitativos entre as formas de vida rupícola e terrícola. As folhas das plantas rupícolas alongam-se mais do que as folhas das terrícolas, o que determina maior área foliar e maior índice foliar (Tab.1), contrariando constatações de diversos autores (Parkhurst & Loucks, 1972; Lambers *et al.*, 1998; Cao, 2000 e Rôças *et al.*, 2001) para outras plantas que, quando expostas a alta irradiação solar, apresentam menor expansão da área foliar, quando comparadas a plantas que estão em ambientes com menor incidência de luz, como é o caso das terrícolas para esta espécie. Isto significa que condições do substrato influenciaram de modo mais decisivo a expansão foliar em *D. encholirioides*.

A suculência foliar não apresentou diferença entre as formas de vida estudadas (Tab. 1), entretanto, de acordo com dados da literatura (Dillenburg *et al.* 1986; Larcher, 2000; Lacerda *et al.* 2006) plantas que estão sobre rochas, sujeitas a exposição de ventos, borrifos marinhos e alta temperatura potencializada pelas rochas, estão suscetíveis ao aumento da suculência, fato que não ocorreu com a espécie estudada.

Espécies com maior suculência têm sido associadas com ambientes de elevada irradiação solar (Fahn & Cutler 1992; Maxwell *et al.* 1992), mas outros fatores como salinidade, nutrientes e disponibilidade hídrica também podem influenciar na suculência foliar, (Dillenburg *et al.* 1986, Lacerda *et al.* 2006). A suculência foliar, para Larcher (2000), é uma importante resposta morfofisiológica envolvida na aclimação da planta ao estresse salino, promovendo a diluição de íons potencialmente tóxicos e deste modo reduzindo seus efeitos negativos.

A suculência é uma das características das folhas de Bromeliaceae (Benzing, 2000). Conforme Lambers *et al.* (1998), quando as folhas perdem água, a desidratação do clorênquima é menor do que do hidrênquima e este tecido funciona como um reservatório de perda hídrica pela transpiração. Disto resulta que o clorênquima permanece fotossinteticamente ativo. Durante a perda de água, esclarece o autor, tanto os solutos, quanto a água, movem-se do hidrênquima para o clorênquima, mantendo o equilíbrio hídrico celular, mesmo que a planta permaneça sem absorver água por diversos dias. Com base nestas informações, pode-se inferir que as características das folhas de *D. encholirioides* favorecem sua sobrevivência na impossibilidade de absorção de água, em períodos de seca.

Apesar da suculência não apresentar diferença, as plantas terrícolas apresentam maior grau de esclerofilia, quando comparadas as plantas rupícolas (Tab. 1).

A esclerofilia, a princípio está relacionada com a presença de tecidos esclerenquimáticos. Entretanto, de acordo com Lambers *et al.* (1998), o termo significa “duro”, folhas esclerófilas são aquelas que se mostram espessas, rígidas e com cutícula espessa. Para Niinemets (2001), a esclerofilia (massa foliar específica) pode agregar diferentes formas de xeromorfismo, representada pela alteração dos componentes espessura e densidade foliar. As alterações na espessura estão mais relacionadas com o incremento nos estratos celulares, arranjo das estruturas e formato da folha, a densidade varia com a espessura e densidade da membrana cuticular e paredes celulares, presença de cristais, amidos e espaços celulares entre outros (Witkowski & Lamont 1991).

A lâmina foliar de *D. encholirioides* é mais espessa em plantas terrícolas, em decorrência do maior espessamento do hidrênquima, dos tecidos clorofilados e do

esclerênquima adaxial, apesar de ocorrerem maiores espessuras de epiderme e esclerênquima abaxial em folhas de plantas rupícolas (Tab. 2). As plantas terrestres, como já referido anteriormente, estão em um ambiente com menor intensidade luminosa do que as plantas rupícolas, o que contradiz dados da literatura, (Eames & MacDaniels 1947, Napp-Zinn 1984, Lee *et al.* 1989, Fahn & Cutler 1992, Lamber *et al.* 1998, Dickison 2000, Taiz & Zeiger 2004, Mantuano *et al.* 2006, Terashima *et al.* 2006), que refere as plantas com elevada exposição luminosa maior espessamento de seus tecidos, sobretudo da membrana cuticular, parênquima paliçádico e tecidos de reservas hídricas. Lobo (2007) trabalhando com *Dyckia brevifolia*, uma espécie reófito, constatou o aumento da espessura total da lâmina foliar em folhas de sol.

Em *D. encholirioides*, independentes da maior ou menor exposição ao sol, a lâmina foliar têm o hidrênquima bem desenvolvido (Tab. 2), ocupando 51% da espessura das estruturas constituintes (em ambas formas de vida), conferindo a folha caráter suculento, fato que favorece concentração de água nas folhas.

As folhas de plantas terrícolas também apresentam maior densidade estomática e células-guarda com maior largura que as de plantas rupícolas, enquanto o comprimento destas células estomáticas e a densidade de tricomas é similar (Tab.3).

Dados morfométricos como densidade estomática e tamanho das células-guarda têm sido investigados por diversos autores, pois variam com as condições ambientais tais como umidade, temperatura e luz e estão relacionados com o equilíbrio das taxas de transpiração (Parkhurst, 1978; Muchow & Sinclair, 1989). Muchow & Sincler (1989) esclarecem que a variação na densidade estomática reflete condições ambientais que afetam a divisão e alongamento das células, sendo, portanto, conforme Paoletti & Gellini (1993), fixada durante os estádios iniciais do desenvolvimento da folha (Paoletti & Gellini, 1993). A maior largura das células-guarda, deixando os estômatos com forma mais circular, também têm sido atribuída à maior exposição solar, como referido por Wilkinson (1979). Voleníková & Tichá (2001) constatarem que as condições nutricionais do meio afetaram mais a densidade estomática do que a irradiação luminosa. Talvez a densidade estomática, bem como a largura dos estômatos, em *D. encholirioides* tenha sido influenciada mais intensamente por condições nutricionais do que pela irradiação solar, já que ambas formas de vida estavam expostas a radiação solar, sendo com menor intensidade em plantas terrícolas.

A relação estômato/tricoma (Tab.3) não se altera com a forma de vida de *D. encholirioides* e apresenta valores dentro da faixa (6 a 13 estômatos/tricoma) informada por Tomlinsom (1969) para Pitcairnioideae, subfamília a que pertence a espécie em estudo. Este autor registra que a taxa de estômatos por tricomas reduz com a especialização das plantas,

ou seja, é maior nas plantas terrestres (menos especializadas) e menor nas epífitas (mais especializadas). Portanto, estes dados são de relevância quando comparadas espécies de distintas subfamílias.

Os tricomas peltados em Bromeliaceae são formados por pedicelo e ala, porém seu tamanho e forma podem variar entre os táxons ou até na mesma folha (Strehl 1983). A autora ressalta que as diferenças na estrutura, distribuição e tamanho dos tricomas, podem ser usadas para o estudo da filogenia das três subfamílias. Os tricomas peltados, em algumas espécies de Bromeliaceae, absorvem água e nutrientes, porém num contexto geral podem atuar como uma barreira mecânica na superfície foliar atenuando a irradiação solar incidente e protegendo os tecidos internos da folha. Além disso quando suas alas cobrem os estômatos favorecem a redução da transpiração contribuindo para a economia hídrica da planta (Tomlinson 1969). Na restinga, ambiente onde amostras de *D. encholirioides* foram coletadas, as condições de alta irradiação solar e salinidade afetam a economia hídrica, sendo assim, na espécie em estudo, a função dos tricomas, referida por Tomlinson para Bromeliaceae, deve ser de grande relevância para manutenção do equilíbrio hídrico.

***Aechmea nudicaulis* var. *cuspidata* (Bromelioideae)**

Aechmea nudicaulis apresenta-se sob três formas de vida: epifítica (Fig. 11), rupícola (Fig. 12) ou terrícola (Fig. 13). É frequente nos costões rochosos (Fig. 6), ocorrendo desde a restinga até a floresta atlântica de encosta.

A planta (Fig. 53) possui folhas em disposição espiralada, em caule de entrenós curtos, de modo a formar tanques basais que acumulam água e detritos. Estes aspectos, de acordo com Benzing (1980), são característicos de Bromelioideae; o autor acrescenta ainda que as raízes são pouco desenvolvidas.

1. Folha

1.1. Características qualitativas

As folhas são perenes, constituídas por lâmina, com espinhos nas margens, e bainha (Fig. 54), possuem forma ensiforme com ápice acuminado (Fig. 55), com ausência de pecíolo e lígula. De acordo com Reitz (1983), a lâmina foliar é até a metade bem ereta, e depois recurvada, com a margem recoberta por espinhos rígidos e curtos de coloração preta e ocorrem desde o ápice até próximo a bainha. Em Bromeliaceae, raramente as folhas são pecioladas e liguladas (Rudall & Buzgo 2002), o que não ocorre na espécie em estudo. Tomlinson (1969) ressalta que espécies de Bromeliaceae possuem folhas inteiras e geralmente sem distinção entre lâmina e bainha. Morfologicamente, a delimitação entre lâmina e bainha de *A. nudicaulis* é caracterizada por tênue saliência e ausência de espinhos. Além disto, a bainha foliar possui coloração castanha avermelhada, mais escura na face adaxial e mais clara na abaxial (Fig. 56), o que a distingue da lâmina de coloração verde (Fig. 55).

1.1.1. Lâmina foliar

A lâmina foliar de *A. nudicaulis* está histologicamente constituída por: epiderme, esclerênquima, hidrênquima, clorênquima, aerênquima e feixes vasculares (Fig. 57-59).

A superfície da lâmina foliar apresenta-se com sulcos e saliências, claramente distintas na face abaxial, quando vistas em secção transversal (Fig. 57-59), sem correspondência entre regiões salientes e zonas costais. Entretanto, em vista frontal, em microscopia eletrônica de varredura, constata-se que na face adaxial, também ocorrem estes

sulcos e saliências (Fig. 60, 62, 64), geralmente até melhor definidos do que na face abaxial (Fig. 61, 63, 65), pois nesta os tricomas recobrem os sulcos.

A epiderme é uniestratificada, sendo constituída por células epidérmicas ordinárias com paredes periclinal interna e anticlinal espessas (Fig. 66-67) e lignificadas, enquanto a periclinal externa é mais delgada. Diversos autores (Krauss 1949a, Tomlinson 1969, Ayoama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005, Proença & Sajo 2007) referem, para Bromeliaceae, estas características. Estes mesmos autores, mencionam que a membrana cuticular é delgada, entretanto, em *A. nudicaulis* a membrana cuticular é espessa (Fig. 66).

As paredes anticlinais das células epidérmicas ordinárias são sinuosas (Fig. 68). Tomlinson (1969) refere que essas sinuosidades, associadas a forma como a epiderme adere-se ao esclerênquima, representam adaptações que mantêm as camadas superficiais unidas, durante as possíveis expansões e contrações foliares, decorrentes da variação no turgor. Esta aderência mencionada pelo autor pode ser constatada através de uso de técnicas de dissociação epidérmica que não se mostraram eficientes para separar epiderme do esclerênquima.

No interior das células epidérmicas de *A. nudicaulis* ocorrem corpos silicosos esféricos (Fig. 66). De acordo com Krauss (1949), estes corpos estão associados ao controle da luminosidade, refletindo a luz, na proteção contra o ataque de insetos e patógenos e no controle da transpiração excessiva.

Os tricomas estão presentes em ambas as faces da lâmina foliar (Fig. 60-65), porém, na face abaxial, ocorrem em maior densidade e restritos aos sulcos. São do tipo peltado, constituídos por base, pedúnculo e escudo (Fig. 69). A base dos tricomas localiza-se no fundo de uma invaginação da epiderme e está formada por uma célula central, da qual se projeta o pedúnculo, a partir deste expandem-se, perpendicularmente, células que constituem o escudo. De acordo com Tomlinson (1969), os tricomas peltados das Bromeliaceae são constituídas por um pedúnculo unisseriado imerso na epiderme e por uma expansão distal em forma de escudo, que se conecta ao pedúnculo pelas células do disco central. Segundo o mesmo autor, frequentemente, a estrutura da escama (tricoma peltado) varia numa mesma folha, especialmente quanto ao número de células que constituem o pedúnculo. O autor ainda esclarece que o tipo mais especializado de tricoma peltado, em Bromeliaceae, está diferenciado em disco central e ala. Porém, na espécie em estudo, o escudo não apresenta disco central distinto (Fig. 60-65), fato usualmente mencionado para Bromelioideae, além disso em *A. nudicaulis* a porção central do escudo mostra-se aprofundada, o que dificulta ainda mais sua caracterização. Strehl (1983) menciona que,

nesta subfamília, o formato do escudo das escamas é bastante variável, já que numa mesma espécie e numa mesma folha pode-se encontrar escamas diferentes.

Os tricomas em algumas espécies de Bromelioideae podem proteger a planta da excessiva luminosidade e propiciar a absorção de água (Benzing *et al.* 1976). Segundo Brighigna *et al.* (1984), a água absorvida pelas escamas é armazenada no parênquima aquífero, protegendo o parênquima clorofiliano contra a dessecação favorecendo a fotossíntese. Taiz & Zeiger (2004) esclarecem a importância da camada de ar parado junto à superfície foliar, denominando-a de camada limítrofe, a qual proporciona uma barreira à perda de vapor de água pela folha. Conforme Lambers *et al.* (1998), quando as folhas perdem água, a desidratação do clorênquima é menor do que do hidrênquima e este tecido funciona como um reservatório de perda hídrica pela transpiração. Benzing (2000), ainda cita que as escamas possuem outras funções, como proteção contra predadores e patógenos. Considerando que a restinga é um ambiente de alta incidência de irradiação solar, somando-se à salinidade, os tricomas peltados de *A. nudicaulis* dever representar importante proteção à estrutura foliar para controle da irradiação solar que penetra até o mesofilo, bem como na manutenção do controle hídrico, quer protegendo da excessiva evaporação, quer absorvendo água, quando disponível.

Os estômatos são encobertos pelos tricomas, sendo aparentes apenas quando as alas destes elevam-se (Fig. 65) ou quando retiradas as escamas (Fig. 70). Encontram-se em depressões individuais (Fig. 70-71) e distribuem-se ao longo dos sulcos longitudinais (Fig. 70). As depressões individuais decorrem da presença de células esclerenquimáticas que elevam as células epidérmicas circundantes ao estômato (Fig. 67). Tomlinson (1969) esclarece que, na grande maioria das Bromeliaceae, ocorrem estômatos cobertos por escamas e localizados em depressões epidérmicas, atribuindo a esta estruturação a importância na prevenção da perda hídrica. Fahn & Cutler (1992) esclarecem que a tendência ao aprofundamento do complexo estomático é uma forma de reduzir a evaporação durante a abertura estomática, devido a formação de um microclima intermediário entre o ambiente externo e interno da folha.

Sob a epiderme, em ambas as faces da lâmina foliar, ocorre esclerênquima distribuído em estrato único e contínuo, exceto pela interrupção na área estomática na face abaxial (Fig. 66-67). Na face adaxial, apresenta-se constituído por macroesclereides septadas (Fig. 72), porém, abaxialmente, as esclereides são células mais curtas, não sendo registrada a presença de septos (Fig. 73). Segundo Tomlinson (1969), o estrato esclerificado, em Bromelioideae, é contínuo e uniforme na superfície adaxial e pouco desenvolvido na superfície abaxial, onde se apresenta interrompido pelas câmaras

subestomáticas. De acordo com Krauss (1949a), a hipoderme esclerificada tem importância mecânica, pois atua reforçando a estrutura foliar. Considerando a posição mais perpendicular ao solo das folhas de *A. nudicaulis*, certamente a presença do tecido de sustentação subepidérmico, em ambas as faces, deve ser de grande relevância para a manutenção da forma e posicionamento foliar, mesmo em períodos em que a turgescência dos tecidos internos mostre-se reduzida pelas condições ambientais xéricas da restinga.

O esclerênquima também ocorre em grupos dispersos entre os tecidos abaxiais (Fig. 74) na forma de cordões de fibras extravasculares (Fig. 75). Estas fibras são septadas (Fig. 76). A ocorrência de grupos de fibras extravasculares, nas folhas das Bromelioideae, tem sido relatada por diversos autores (Krauss 1949; Tomlinson 1969; Braga 1977; Sajo *et al.* 1998; Aoyama & Sajo 2003; Proença & Sajo 2004; Sousa *et al.* 2005), conferindo à folha maior resistência. Estes cordões de fibras extra-vasculares têm sido registrados para diversas espécies de *Aechmea*, dispersos no mesofilo, em ambas as faces ou apenas abaxialmente (Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004), mas também podem estar ausentes em algumas espécies, como em *A. capixabae* L.B.Sm. (Aoyama & Sajo 2003) e em *A. distichantha* Lem., G. Martinelli *et al.* (Proença & Sajo 2004).

Adjacente às fibras, adaxialmente, ocorre hidrênquima (Fig. 57-59). Este tecido está constituído por células de paredes delgadas e lume amplo, sendo que as células periféricas são mais curtas e, gradualmente, no sentido interno do mesofilo, mostram-se mais alongadas. De acordo com Brighigna *et al.* (1984), a água absorvida pelas escamas é armazenada neste tecido, que também protege a região clorofiliana contra a intensa luminosidade, favorecendo a fotossíntese e evitando a perda de água através dos canais de aeração. Em *A. nudicaulis*, mais internamente as células são clorofiladas constituindo o parênquima paliçádico (Fig. 57-59). Smith & Downs (1974) sugere que a presença de parênquima paliçádico não seja uma característica frequente em Bromeliaceae, mas Proença & Sajo (2004) relatam a presença desta estrutura para *A. nudicaulis* e outras espécies de *Aechmea*.

Além do parênquima paliçádico, ocorrem outras células parenquimáticas clorofiladas que contornam os feixes vasculares e preenchem a região abaxial subjacente ao esclerênquima abaxial, tecido aqui denominado clorênquima (Fig. 57-59, 74). As células deste tecido apresentam-se, na sua maioria, com forma mais isodiamétricas, exceto aquelas células adjacentes aos feixes vasculares, as quais têm forma alongada, caracterizando um parênquima radiado (Fig. 74, 77-78). Este alongamento radiado das células do clorênquima perivascular foi observado nas folhas de plantas terrícolas (Fig. 77) e rupícolas (Fig. 78), mais expostas ao sol, sendo menos frequente em epífitas (Fig. 79), plantas parcialmente

protegidas pelo forófito. Entretanto, talvez o efeito da irradiação solar relacione-se com à condução ou à eliminação de água para os tecidos adjacentes ao feixe vascular, tendo em vista que as células do parênquima radiado, em plantas mais expostas ao calor solar, têm maior área superficial de contato com o feixe vascular. Aoyama & Sajo (2003) em seu trabalho sobre anatomia foliar de espécies de *Aechmea*, do subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker, relatam, para diversos representantes, a presença de células do clorênquima dispostas de forma concêntrica ao redor dos feixes vasculares.

Ráfides com cristais de oxalato de cálcio ocorrem no clorênquima próximo aos feixes vasculares. Esses cristais podem representar formas de armazenamento de cálcio e de ácido oxálico, havendo possível reabsorção do oxalato de cálcio por ocasião da necessidade de cálcio (Sunell & Healey 1979), mas também podem servir como depósitos para resíduos metabólicos tóxicos (Prychid & Rudall 1999). Mauseth (1988) sugere que as ráfides de oxalato de cálcio contribuam no sentido de tornar as plantas menos palatáveis aos herbívoros. Durante as coletas não foram observados possíveis predadores para esta espécie.

Entre os feixes vasculares ocorre aerênquima (Fig. 57-59). Este tecido constitui canais de aeração ao longo da folha e está formado por conspícuos espaços entre as células estreladas (Fig. 74). Segundo Krauss (1949a), estes canais de aeração constituem um longo sistema de ar, que se estende sem interrupção na folha e fornece uma conexão mais ou menos contínua entre a atmosfera interna e externa. De acordo com Mez (1896, *apud* Krauss 1949a), os canais de aeração atuam inibindo a transpiração, sem afetar o processo assimilatório.

Os feixes vasculares são do tipo colateral (Fig. 80) e há alternância de calibre (Fig 57-58). Feixes vasculares colaterais e a alternância entre feixes vasculares de maior e menor calibre, em Bromeliaceae, foram observados por diversos autores (Krauss 1949a, Tomlinson 1969, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005, Proença & Sajo 2007). Em *A. nudicaulis* os feixes vasculares longitudinais são interligados por feixes vasculares comissurais, esta característica já verificada em outras espécies de *Aechmea* (Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005). Uma bainha esclerenquimática contorna os feixes vasculares, sendo constituída internamente por esclereides de tamanhos variados e externamente por fibras septadas. Em feixes vasculares de menor calibre, as fibras septadas estão ausentes lateralmente. A presença de células de paredes espessas e lignificadas, na epiderme e hipoderme esclereificada, além de fibras perivasculares e extravasculares aumentam a rigidez foliar oferecendo sustentação mecânica por ocasião de ventos fortes, e agem na proteção do mesófilo durante possíveis estresses hídricos e em

ocasião de altas temperaturas evitando a perda excessiva de água (Krauss 1949; Brighigna *et al.* 1984).

1.1.2. Bainha Foliar

A bainha foliar de *A. nudicaulis* está histologicamente constituída por: epiderme, esclerênquima, hidrênquima, aerênquima e feixes vasculares (Fig. 81).

A epiderme é uniestratificada (Fig. 82-83). As células epidérmicas ordinárias têm lume bastante reduzido e contêm corpos silicosos de forma esférica, um por célula. As paredes anticlinais são sinuosas. As paredes periclinal interna e anticlinais são espessas e lignificadas, enquanto a periclinal externa é delgada e revestida por membrana cuticular espessa (Fig. 82-83). Tricomas peltados (Fig. 84) estão presentes de forma aleatória em ambas as faces da bainha. Os estômatos são raros e restritos à face abaxial.

O esclerênquima também está presente na bainha foliar, na forma de fibras ou de esclereídes dependendo da localização. Subepidermicamente, em ambas as faces (Fig. 82-83), este tecido apresenta-se na forma de esclereídes, como na lâmina foliar. Cordões de fibras septadas extravasculares (Fig. 81) estão localizadas abaxialmente, entre células do hidrênquima, tal como registrado para lâmina foliar.

O hidrênquima (Fig. 81) é o tecido mais amplo presente na bainha, localizado internamente ao esclerênquima e interrompido na porção central por feixes vasculares e aerênquima. As células deste tecido são aclorofiladas, com forma aproximadamente isodiamétricas, justapostas e as paredes são delgadas. No interior de algumas células ocorrem ráfides de oxalato de cálcio.

O aerênquima (Fig. 81) intercala-se com os feixes vasculares e está formado por canais de aeração que percorrem longitudinalmente o órgão, intermediando a circulação de ar entre a lâmina foliar e o caule. Este tecido é constituído por conspícuos espaços intercelulares entre as células estreladas (Fig. 85). Os feixes vasculares, do tipo colateral, são envolvidos por bainha esclerenquimática (Fig. 86).

1.2. Características quantitativas

Quando comparadas a área foliar dos indivíduos de *A. nudicaulis* nas diferentes formas de vida observa-se que as epifíticas apresentam menor expansão da lâmina foliar, do que as rupícolas e terrícolas (Tab. 4). Durante a coleta dos espécimes, realizada na restinga de diferentes praias do litoral do Estado de Santa Catarina, as formas de vida estudadas encontravam-se em condições distintas quanto a sua exposição à luz: as rupícolas estavam

completamente expostas, as terrícolas, por estarem sempre muito próximas a indivíduos de outras espécies, estavam parcialmente expostas, e as epifíticas estavam em ambientes sombreados. Apesar da diferença na exposição à irradiação solar, reduzida nas epifitas, em relação às outras formas de vida (rupícolas e terrícolas), não deve ser a causa determinante na redução da área foliar nas primeiras, tendo em vista que a literatura (Parkhurst & Loucks 1972, Lambers *et al.* 1998, Cao 2000, Rôças *et al.* 2001) geralmente refere-se a um aumento da área foliar relacionado à redução na irradiação solar, o que favorece a captação de fótons (Lee *et al.* 1996). Lobo (2007) verificou que folhas da bromélia reófito rupícola *Dyckia brevifolia* de rosetas expostas ao sol tendem a ser menores (área e comprimento) e mais largas que as de sombra. Assim, é provável que outros fatores tenham limitado a expansão das folhas de *A. nudicaulis* epifitas e/ou estimulado a ampliação da área de folhas de rupícolas e terrícolas.

O índice foliar (Tab. 4) para as plantas com forma de vida epifítica e rupícola é maior do que as terrícolas deve-se a isso ao fato de que a largura foliar das plantas terrícolas é maior, quando comparada com as outras formas de vida. Considerando as variações no índice foliar, decorrentes de variações no comprimento e largura das folhas, entre as distintas formas de vida, percebe-se que a relação com a variação da área foliar é complexa, o que mais uma vez, denota que diversos fatores ambientais (irradiação solar, substrato, spray marinho, ventos, entre outros) e intrínsecos na estrutura foliar devem interagir.

A suculência foliar das plantas epifíticas não apresentou diferenças estatísticas significativas quando comparadas com as outras formas de vida (rupícola e terrícola), porém rupícolas e terrícolas são diferentes entre si (Tab. 4). Maxwell *et al.* (1992), em seu trabalho com *Guzmania monostachia* mostraram que plantas que estavam completamente expostas a luz apresentaram maior suculência do que as que estavam menos expostas ou mesmo em ambientes sombreados. Com os resultados obtidos para plantas de *A. nudicaulis*, a exposição à luz parece não ter sido o fator determinante para a suculência desta espécie, já que as plantas mais expostas à luz (rupícolas e terrícolas) não apresentaram diferenças em relação às menos expostas (epifíticas). As plantas presentes na restinga podem sofrer interferência de fortes fatores externos, como a exposição a ventos, a alta irradiação solar e a salinidade do “spray” marinho, que contribuem para o aumento da suculência foliar (Dillenburg *et al.* 1986; Lacerda *et al.* 2006), como é o caso de *A. nudicaulis*. Larcher (2000) acredita que o aumento na suculência foliar pode ser uma resposta morfofisiológica da aclimatação da planta ao estresse salino, promovendo a diluição de íons potencialmente tóxicos e deste modo reduzindo seus efeitos negativos.

Ao contrário da suculência, a esclerofilia (Tab. 4) não apresentou variação entre as formas de vida estudadas. A esclerofilia, está relacionada com a presença de tecidos esclerenquimáticos, mas de acordo com Lambers *et al.* (1998), folhas esclerófilas são aquelas que se mostram espessas, rígidas e com cutícula espessa. Conforme Read *et al.* (2006), além de proteção contra herbívoros, a esclerofilia reduz a irradiação solar, representando redução de fótons e calor transmitidos para a folha. Segundo os autores, as características da esclerofilia são vantajosas em ambientes expostos a luz, já que pode ocorrer redução da taxa fotossintética e da disponibilidade de carbono interno para o desenvolvimento estrutural da planta em ambientes sombreados.

As espessuras dos tecidos constituintes da lâmina foliar de *A. nudicaulis* (membrana cuticular, célula epidérmica, esclerênquima, hidrênquima e clorênquima) mostram variações entre as formas de vida, que resultam em diferenças ou semelhanças na espessura total da lâmina. Lâminas foliares mais espessas foram encontradas em indivíduos rupícolas e terrícolas (Tab. 5), que estavam mais expostas ao sol. Os indivíduos epifíticos, que encontram-se parcialmente sombreados pelo forófito, mostraram menores espessuras. De acordo com a literatura folhas de sol são mais espessas que folhas de sombra, com maior espessamento cuticular e do parênquima paliçádico, bem como dos tecidos de reserva hídricas (Eames & MacDaniels 1947, Napp-Zinn 1984, Lee *et al.* 1989, Fahn & Cutler 1992, Lamber *et al.* 1998, Dickison 2000, Taiz & Zeiger 2004, Mantuano *et al.* 2006, Terashima *et al.* 2006). Estes dados também apontam para influência de outras condições impostas pelo modo de vida (sobre forófito, rocha ou areia) interferindo na plasticidade das estruturas foliares de modo a suportar condições de deficiência hídrica e/ou mineral, excesso de ventos e/ou salinidade, fatores estes frequentemente agindo na restinga.

A epiderme, em ambas as faces, é mais espessa nas plantas das formas de vida rupícola e terrícola (Tab. 5). Este maior espessamento decorre do crescimento das células epidérmicas e maior deposição de membrana cuticular, fato constatado nas duas faces da lâmina foliar nas plantas rupícolas e terrícolas, com relação às epifíticas. Faz-se exceção, porém a membrana cuticular adaxial das terrícolas que não difere das epifíticas e sim das rupícolas. Folhas expostas ao sol apresentam maior espessura de membrana cuticular (Napp-Zinn 1984; Fahn & Cutler 1992). A maior espessura cuticular adaxial, nas rupícolas, pode refletir não apenas as condições de incidência de luz solar, mas também do calor solar, absorvido de modo mais intenso pelo substrato rochoso. Em ambientes de alta irradiação solar estratégias estruturais como diminuição dos ângulos foliares e o auto-sombreamento auxiliam na fotoproteção minimizando os danos potenciais por fotoinibição (Percy *et al.*

2005). Outros estudos, poderão ainda avaliar estes aspectos, que não foram objeto do presente estudo, mas que podem ter influenciado nos dados aqui determinados.

Os tecidos clorofilados em rupícolas e terrícolas também mostram maior espessamento do que em epifíticas (Tab. 5). Lee *et al.* (1989) referem que folhas mais expostas à irradiação tendem a ampliar os tecidos clorofilados.

O hidrênquima não apresentou variação significativa entre as três formas de vida (Tab. 5). Mantuano (2008) estudando a bromélia *Neoregelia cruenta* também não observou diferença estatística significativa na espessura do hidrênquima das folhas de plantas crescendo em distintos micro-habitats – exterior (sol) e interior (sombra) de moitas na restinga. De acordo com Mantuano (2008), a disposição do parênquima aquífero na face adaxial pode aumentar a difusão dos raios luminosos que chegam ao parênquima clorofiliano. Assim, o parênquima aquífero pode contribuir para amenizar ambas as situações ambientais, deficiência hídrica e excesso luminoso, as quais atuam distintamente nas três formas de vida, porém resultam em similar desenvolvimento deste tecido.

A espessura do tecido esclerenquimático foi menor na face adaxial das rupícolas e na face abaxial das epifíticas. Estes tecidos têm importante papel na sustentação das folhas de Bromeliaceae (Krauss 1949a), mas também podem contribuir para o bloqueio do excesso de irradiação, amenizando o excesso de luz e calor. Plantas rupícolas sob alta irradiação solar recebem ventos fortes diretos provenientes do mar, enquanto que as epifíticas sob baixa irradiação, a força do vento é amenizada pela proteção da vegetação no entorno. Assim, estudos de aspectos quantitativos em plantas sob condições naturais, devido a multiplicidade de fatores abióticos atuantes, determinam variações que são complexas na interpretação.

Os estômatos são sítios de trocas gasosas, mas também possibilitam a transpiração (Taiz & Zeiger 2004); assim, a maior ou menor quantidade por área influencia na eficiência fotossintética e de economia hídrica. Scarano *et al.* (2002) e Lobo (2007), trabalhando com espécies de Bromeliaceae, verificaram um aumento na densidade estomática em folhas de sol, em relação às de sombra. A densidade de estômatos não apresentou variação significativa entre as formas de vida estudadas (Tab. 6), o que indica que as distintas condições em que as plantas de *A. nudicaulis* encontravam-se não afetaram a quantidade de estômatos por área.

Entre as formas de vida, o comprimento das células-guarda foi maior nas rupícolas em relação às outras duas formas (Tab. 6). De acordo com Duz *et al.* (2004) e Arioli *et al.* 2008, as células-guarda podem apresentar alteração nas dimensões dos estômatos (comprimento e largura), sob distintos níveis de exposição solar. No atual estudo,

constatou-se que a exposição solar somada as condições do substrato foi determinante na expansão celular. Esta soma de fatores também pode ter influenciado na variação da densidade de tricomas (Tab. 6), maior nas rupícolas e menor nas terrícolas. Assim, a relação estômato/tricoma (Tab. 6) também apresentou variação entre os tratamentos, terrícolas com maior índice, seguida pelas epifíticas e rupícolas.

***Tillandsia gardneri* Lindley (Tillandsioideae)**

Tillandsia gardneri possui forma de vida epifítica (Fig. 8), tem as raízes curtas, o caule é muito reduzido e suas folhas conferem à planta o aspecto de roseta (Fig. 87). Estas características correspondem a descrição de Reitz (1983); o autor utiliza o termo acaule, provavelmente pela extrema redução desta estrutura. Este autor ainda refere que a espécie é heliófita ou de luz difusa e xerófita, desenvolvendo-se preferencialmente nos ramos de árvores isoladas em áreas abertas.

1. Folha

1.1. Características qualitativas

As folhas são constituídas por lâmina foliar e bainha (Fig. 88), com ausência de pecíolo e lígula. Nas folhas exteriores (basais), a lâmina é reflexa, enquanto nas médias e interiores (apicais) a lâmina é subereta ou ereta (Fig. 87). A lâmina foliar é membranácea, dilatada na base e filiforme-aguda no ápice; a cor é esbranquiçada devido à presença de tricomas peltados, os quais ocorrem inclusive nas margens. Estas características estão de acordo com dados de Reitz (1983), que salienta que esta espécie, assim como as demais espécies de *Tillandsia*, são destituídas de espinhos marginais ou apicais, fato comum em Tillandsioideae.

1.1.1. Lâmina Foliar

A lâmina foliar está histologicamente constituída por epiderme, hidrênquima, clorênquima, aerênquima e feixes vasculares (Fig. 89).

A epiderme é uniestratificada (Fig. 90-91). As células epidérmicas ordinárias possuem parede celular e membrana cuticular delgadas. Quando em vista frontal, as paredes anticlinais das células epidérmicas são levemente sinuosas (Fig. 92). Para Krauss (1948), as sinuosidades nas paredes das células epidérmicas representam adaptações mecânicas, evitando assim o colapso das células durante os movimentos de expansão e contração foliar.

Corpos silicosos (Fig. 92) estão presentes nas células ordinárias da epiderme, um por célula, em ambas as faces da lâmina foliar. Corpos silicosos têm sido relatados como presentes em várias espécies de Bromeliaceae (Krauss 1949a, Tomlinson 1969, Proença & Sajo 2004). Baumert (1907, *apud* Krauss 1949) esclarece que os corpos silicosos auxiliam na refração da irradiação solar, evitando, assim, o aquecimento e a perda de água nos tecidos. Prichid & Rudall (2000) referem que em monocotiledôneas a presença de corpos

silicosos atua também na prevenção contra ataque de herbívoros. Como na restinga estas situações (alta irradiação, aquecimento, perda hídrica, possível ataque por predadores) ocorrem, estes corpos silicosos devem ser estruturas relevantes nas estratégias de *T. gardneri* para sobreviver nas adversidades deste ambiente. Além disso, Tomlinson (1969) refere que células epidérmicas com lume reduzido e portadoras de corpos silicosos são características de Bromeliaceae.

Tricomas peltados (Fig. 93) em grande quantidade recobrem ambas as faces da lâmina foliar de *T. gardneri*. Strehl (1983) refere que na maioria das espécies de *Tillandsia*, as escamas (denominação geralmente dada aos tricomas peltados) apresentam-se irregularmente distribuídas nas duas superfícies foliares.

Os tricomas de *T. gardneri* são constituídos por um escudo, um pedúnculo e uma base (Fig. 94). A base do tricoma é formada por duas células centrais de onde projeta-se o pedúnculo, constituído por possui de 3 a 4 células, o qual conecta-se com um escudo. O escudo expande-se perpendicular à superfície da folha e apresenta ampla ala que contorna um disco central (Fig. 95-96). O disco central é formado por 4 células centrais, circundadas por dois anéis celulares, sendo o interno constituído por oito células e o externo formado por dezesseis células (Fig. 97). A ala é composta por numerosas células periféricas alongadas e dispostas radialmente em torno do disco central (Fig. 95-96), que se sobrepõem e exibem um prolongamento assimétrico lateral. Segundo Strehl (1983), esse prolongamento, em espécies de *Tillandsia*, é uma característica de grupos mais evoluídos dentro da família Bromeliaceae. O prolongamento assimétrico dos escudos amplia a área superficial das escamas, aumentando assim a absorção de água e nutrientes nela dissolvidos, que estão disponíveis na atmosfera na forma de orvalho e chuva (Proença & Sajo 2007).

Os tricomas peltados das Bromeliaceae, muitas vezes referidos na literatura como escamas foliares, têm sido considerados relevantes na adaptação dos diferentes táxons, independentemente do ambiente onde eles ocorrem (Benzing 1976). Tomlinson (1969), referindo-se às escamas de Tillandsioideae, consideradas as mais especializadas dentro da família, citou 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. Apesar de não ter sido empregada nenhuma metodologia para verificar se os tricomas peltados da espécie estudada possuam a função de absorção, tudo indica que este realmente seja o caso, além disso, atuam reduzindo os efeitos da exposição solar.

Pelo fato das folhas de *Tillandsia* apresentarem-se recobertas por escamas epidérmicas e com mesofilo suculento, Schimper (1884 *apud* Benzing 1976), denominou estas espécies de epífitas atmosféricas extremas. Segundo Strehl (1983), as espécies epífitas

atmosféricas extremas de *Tillandsia* apresentam o escudo das escamas epidérmicas assimétrico. O prolongamento assimétrico dos escudos das escamas epidérmicas, possivelmente, aumenta a área de contato escudo/fluido, que pode aumentar a captação de água e nutrientes nele diluídos que estão disponíveis no ambiente atmosférico, como orvalho, neblina e chuva, conferindo à essas espécies sobrevivência em ambientes expostos diretamente ao sol e ventos constantes (Scatena & Segecin 2005).

As alas destes tricomas peltados encobrem os estômatos, o que favorece a economia hídrica, por restringir a evaporação. Os estômatos são do tipo tetracítico, com duas células subsidiárias laterais e duas polares (Fig. 98, 99). Encontram-se distribuídos em faixas longitudinais na face abaxial (Fig. 100), no mesmo nível das células epidérmicas (Fig. 91) ou em suave depressão da área estomática (Fig. 101). Scatena e Segecin (2005) referem que os estômatos de algumas espécies de *Tillandsia* são do tipo anomocítico, apesar de estudos de ontogênese não terem sido realizados, acredita-se que este fato não foi observado em *T. gardneri*.

De acordo com Fahn & Cutler (1992) folhas hipostomáticas são mais comuns em plantas de regiões úmidas do que secas, como é o caso da espécie estudada que encontra-se em ambiente seco, predominando nesses ambientes folhas anfiestomáticas. Tomlinson (1969) ressalta que o fato dos estômatos estarem apenas na face abaxial está mais ligado à possíveis relações filogenéticas de Bromeliaceae do que à razões ecológicas.

Em ambas a face da folha, sob a epiderme, ocorre hidrênquima (Fig. 89, 102). As células deste tecido alongam-se no sentido interno do mesofilo; têm paredes delgadas e são aclorofiladas, sendo que algumas apresentam conteúdo homogêneo rosado (Fig. 102), correspondendo a antocianinas. As células mais alongadas frequentemente apresentam paredes com espessamento espiralado de celulose (Fig. 103). Este espessamento é frequentemente observado em espécies de Orchidaceae e, de acordo com Zanenga-Godov & Costa (2003), estas células são consideradas armazenadoras de água absorvida. Widholzer (1993 apud Zanenga-Godov & Costa 2003) salienta que elas desempenhariam não somente essa função, como representariam também uma estratégia contra o dessecamento contribuindo, desta maneira, para manter a forma da folha. Acredita-se que, no material em estudo, as barras de espessamento desempenhem as duas funções.

O clorênquima ocupa a porção média do mesofilo (Fig. 102) e é interrompido por feixes vasculares e aerênquima. As células deste tecido são clorofiladas e têm forma variada e paredes delgadas (Fig. 104); é frequente a presença de idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio. O aerênquima, também é clorofilado, porém é formado por células de forma irregular com prolongamentos que deixam conspícuos espaços intercelulares (Fig.

105), e dispõem-se formando diafragmas ao longo dos canais de ar longitudinais que ocorrem entre as células mais compactas do clorênquima (Fig. 106). Os canais longitudinais em *T. gardneri* se comunicam com as câmaras subestomáticas. Scatena e Segecin (2005) também observaram em *T. gardneri* a comunicação das câmaras subestomáticas com os canais de ar do mesofilo. Brighigna *et al.* (1984) afirmam que as cavidades de ar que interrompem o parênquima clorofiliano da folha de Bromeliaceae auxiliam na evaporação, assegurando a eficiência fotossintética dessas plantas.

As espécies de *Tillandsia* que apresentam mesofilo com parênquima aquífero e parênquima clorofiliano distintos apresentam metabolismo CAM, que se constitui numa adaptação em ambientes sujeitos a desidratação, devido a abertura estomática preferencialmente à noite, com consequências positivas para a economia hídrica (Loeschen *et al.* 1993). Martin (1994) refere que *T. gardneri* é uma espécie portadora de metabolismo CAM, o que pode ser corroborado pelo aspecto anatômico do mesofilo da espécie.

Os feixes vasculares são do tipo colateral (Fig. 107), com distintos calibres, alternando maiores e menores (Fig. 89). Fibras septadas contornam completamente estes feixes vasculares exceto naqueles de menor calibre, quando estão ausentes.

1.1.2. Bainha Foliar

A bainha foliar está histologicamente constituída por epiderme, hidrênquima e aerênquima e feixes vasculares (Fig. 108).

A epiderme é formada por células de paredes delgadas e membrana cuticular espessa (Fig. 109-110). As paredes celulares anticlinais são sinuosas. Corpos silicosos estão presentes. Os tricomas peltados ocorrem em ambas as faces da bainha, porém estômatos estão ausentes.

O mesofilo está constituído predominantemente por hidrênquima (Fig. 108), tecido constituído por células de paredes delgadas e forma mais alongada adaxialmente (Fig. 108) e mais isodiamétricas abaxialmente (Fig. 110). Amplas lacunas alternam-se com os feixes vasculares (Fig. 108). Estas lacunas constituem canais longitudinais que permitem a circulação de ar entre o caule e a lâmina foliar. No interior destas lacunas ocorrem células parenquimáticas que constituem diafragmas formados por células estreladas.

1.2. Características quantitativas

Tendo em vista que *Tillandsia gardneri* apresenta-se sob uma só forma de vida, os dados quantitativos apresentados nas Tabelas 7, 8 e 9 são apenas informativos e serão utilizados no item comparativo entre as três espécies em estudo.

Considerações gerais

As espécies de Bromeliaceae, de modo geral, possuem características xeromórficas (Tomlinson 1969, Benzing 1980), ou seja, exibem estruturas relacionadas à superação de condições de baixo suprimento hídrico e nutricional e de alta irradiação solar (Pittendrigh 1948, Tomlinson 1969, Benzing 1980 e Reitz 1983). Na restinga ocorrem estas condições, acrescidas da salinidade, as quais são limitantes para o estabelecimento e desenvolvimento de espécies vegetais. Hesp (1991) esclarece que em ambientes de dunas costeiras ocorrem fatores de estresse como borrifos marinhos, soterramento por areia, inundações, seca, alta irradiação solar, altas temperaturas, exposição ao vento, salinidade e deficiência nutricional. A composição florística das restingas está intimamente associada à ação dos fatores ambientais, que apresentam uma ampla escala de variação temporal e espacial, chegando muitas vezes a extremos limitantes à ocorrência das espécies (Mantuano 2008). Porém, Bromeliaceae é considerada uma das famílias mais representativas nas restingas, com cerca de 23% das espécies brasileiras (Fontoura *et al.* 1991), sendo encontrados representantes das três subfamílias.

Os representantes de Bromeliaceae, conforme Smith & Downs (1974) são classificados em três subfamílias – Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae. Estes autores salientam que Pitcairnioideae é a mais primitiva e está constituída por espécies terrestres (entre as quais representantes de *Dyckia*), caracterizadas por não apresentarem tricomas de absorção efetivos e por não estocarem água em tanques; acrescentam que muitas são xerófitas. Os autores esclarecem que, nas Bromelioideae (que inclui espécies de *Aechmea*), o sistema radicular é usado frequentemente apenas para a fixação ao substrato, sendo a absorção de água e nutrientes realizada por escamas peltadas irregulares, que recobrem a lâmina foliar; as folhas formam tanques basais onde há armazenamento de água. Nas Tillandsioideae (na qual encontra-se *Tillandsia*), o sistema radicular é reduzido, voltado principalmente à fixação da planta, e a absorção é feita por escamas peltadas.

Apesar das espécies de Bromeliaceae possuírem muitas xeromorfias, que possibilitam sua presença em ambientes extremos, estas características representam adaptações ancestrais selecionadas durante a diversificação do grupo e não devem ser interpretadas apenas como caracteres relacionados a um ambiente particular onde elas vivem atualmente (Proença & Sajo 2003). Muitas das características morfoanatômicas observadas nas três espécies estudadas, representantes das três subfamílias, são comuns a outras Bromeliaceae e, portanto, independem do ambiente de ocorrência. Entretanto, respostas adaptativas às condições ambientais, expressas em estratégias morfoanatômicas e

fisiológicas, permitem a sobrevivência (Eames & MacDaniels 1947, Metcalfe 1983, Lambers *et al.* 1998, Dickison 2000). Assim, a forma de vida da planta pode representar uma destas estratégias. As espécies de Bromeliaceae podem apresentar-se como epifíticas, terrícolas ou rupícolas (Smith & Downs 1974, Reitz 1983). Distintas formas de vida foram constatadas em duas das três espécies estudadas: *Dyckia encholirioiodes* ocorre como rupícola ou terrícola e *Aechmea nudicaulis* como rupícola, terrícola ou epifítica. Apenas *Tillandsia gardneri* foi encontrada exclusivamente como epifítica. Enquanto as raízes de bromélias terrestres, além de fixar a planta ao substrato, absorvem água e nutrientes, as raízes de espécies que se fixam sobre árvores (epifíticas) ou rochas (rupícolas), aparentemente, têm a função mais de fixação do que de absorção (Benzing 2000). Como decorrência disto, as folhas devem suprir a função de absorção, através de seus tricomas. Em algumas espécies, as folhas possuem bainhas amplas e imbricadas, formando tanque para acúmulo de água e detritos, absorvidos por escamas, enquanto em outras as folhas são estreitas e densamente cobertas pelas escamas que absorvem água e nutrientes quando a superfície está úmida (Benzing *et al.* 1976, Benzing 2000). Entretanto, nas distintas formas de vida de *D. encholirioiodes* as características gerais das folhas são similares, assim como em *A. nudicaulis*, o que aponta para a grande plasticidade destas plantas de poderem utilizar diferentes estruturas (raízes ou escamas foliares) para suprir suas necessidades hídricas e nutricionais. Considerando que na restinga a salinidade (solo e ar) é também fator limitante, as plantas terrestres poderiam optar pela absorção de água menos salina, através das escamas ou das raízes, apesar de não haver relatos sobre a função de absorção por tricomas de espécies de *Dyckia*.

É preciso, porém, considerar que a sobrevivência da planta na restinga, com relação a economia hídrica, depende da integração estrutural e fisiológica da planta como um todo. Assim, diversas outras características, entre elas as histológicas, estão diretamente relacionadas à absorção, à reserva hídrica e ao controle da evaporação. O aumento na suculência foliar pode ser considerado uma importante resposta morfofisiológica envolvida na aclimatação da planta ao estresse salino, promovendo a diluição de íons potencialmente tóxicos e deste modo reduzindo seus efeitos negativos (Larcher 2000). *Dyckia encholirioiodes*, não forma tanque na base de suas folhas, como ocorre com *A. nudicaulis*, nem apresenta tricomas com capacidade de absorção (sem registros na literatura), fato já registrado na literatura para espécies de *Aechmea* e *Tillandsia*, mas entre as três espécies estudadas é a que apresenta maior percentagem de hidrênquima, considerando a espessura deste tecido em relação à espessura total da folha (Fig. 111-113), estratégia que favorece a adequada reserva de água. *Aechmea nudicaulis*, que reserva água em tanques basais

foliares, é a espécie que perfaz menor proporção deste tecido na lâmina foliar (Fig. 111-113) e também é a espécie que mostra a menor suculência (Fig. 114).

A arquitetura foliar tem importante papel na minimização os efeitos de excessiva irradiação, o que é obtido pela diminuição dos ângulos foliares (Percy *et al.* 2005). A erectofilia, em relação à planofilia, é um mecanismo estrutural que evita o estresse térmico, luminoso e hídrico (Yebra & Chuvieco 2008). O posicionamento mais ereto das folhas de *D. encholirioides* e *A. nudicaulis*, em relação a *T. gardneri*, também pode favorecer a redução da irradiação solar e assim minimizar a possibilidade de desidratação. A manutenção das folhas neste posicionamento é promovida pela turgescência dos tecidos, mas, com melhor propriedade, por tecidos de sustentação (esclerênquima), presentes nestas duas espécies (Fig. 111-112), e ausente (subepidermicamente) em *T. gardneri* (Fig. 113). Estruturas que contribuem para sustentação também são constatadas pela determinação do grau de esclerofilia. A rigidez foliar, chamada esclerofilia (massa foliar específica), varia com a espessura e densidade da membrana cuticular e paredes celulares, presença de cristais e amidos, entre outros (Witkowski & Lamont 1991). O incremento de matéria seca é conseguido por engrossamento das paredes celulares, cutículas e maior produção de metabólitos secundários (Yebra & Chuvieco 2008). Nas folhas de *D. encholirioides* e *A. nudicaulis*, comparadas às de *T. gardneri*, constata-se maior grau de esclerofilia (Fig. 115).

Os estômatos e tricomas também são de grande relevância no controle de condições ambientais estressantes como as que ocorrem em restingas. A intensidade de irradiação, a deficiência hídrica e condições nutricionais podem alterar a densidade estomática e de tricomas (Tomlinson 1969, Gutschick 1999). A maior densidade estomática determina maior proximidade entre os estômatos, reduzindo a transpiração devido à sobreposição de nuvens de vapor de água, além de reduzir a temperatura da superfície foliar (Larcher 2000, Dickison 2000). Os tricomas podem estar relacionados com diversas funções, em maior ou menor grau, mas provavelmente a mais importante é a redução da transpiração, devido à formação de uma cobertura adicional (Eames & MacDaniels 1947).

As maiores densidades de estômatos e tricomas (Fig. 116-117), ocorrem em *D. encholirioides*, seguidas por *A. nudicaulis* e *T. gardneri*. Porém, tal comparação não reflete a realidade, sendo necessário algumas considerações. *Dyckia encholirioides* e *A. nudicaulis* apresentam a superfície abaxial com faixas longitudinais alternadas, sulcadas com estômatos e tricomas e salientes sem estes (Fig. 25, 70), assim os dados de densidade correspondem às faixas sulcadas. Strehl (1983) considera que a disposição dos tricomas em fileiras, seja um caráter plesiomórfico (característica primitiva) para Bromeliaceae, o que não ocorre em espécies de *Tillandsia*. *Tillandsia gardneri* não apresenta distinção em faixas

com e sem estômatos e tricomas (Fig. 100), embora dispostos longitudinalmente, como usualmente é observado em monocotiledôneas. Mesmo assim, a quantidade de estômatos e tricomas por área de *T. gardneri* é muito inferior ao que ocorrem nas outras duas espécies, uma das razões pode ser o parcial sombreamento proporcionado pela copa do forófito. Entretanto, deve ainda ser considerado que a densidade de tricomas, ou seja o número destes por área, no caso de tricomas peltados, pode não dar a devida informação sobre sua função como cobertura de proteção aos estômatos reduzindo a transpiração. Dependendo do diâmetro dos tricomas peltados, pode haver maior ou menor proteção, entretanto a irregularidade de formas das alas dos tricomas das espécies estudadas, tornaria igualmente imprecisa tal determinação. Assim, apesar de geralmente as espécies de *Tillandsia* serem consideradas de densa pilosidade, aspecto que macroscopicamente é constatado em *T. gardneri*, isto torna-se contraditório quando avaliada a quantidade por área, ocorrendo densidade menor nesta espécie em relação às outras duas estudadas (Fig. 117). O aspecto de maior densidade de *T. gardneri* pode ser explicado comparando-se as imagens das superfícies abaxiais desta espécie (Fig. 93), tricomas com mais de 300 μ m de diâmetro, com das outras duas espécies, *D. encholirioides* (Fig. 25) e *A. nudicaulis* (Fig. 63), ambas com tricomas de cerca de 200 μ m.

A relação da quantidade de estômatos por tricoma, conforme Tomlinson (1969), reduz com o grau de especialização, ou seja, é maior em espécies menos especializadas (terrestres) e menor nas mais especializadas (epífitas). Conforme o autor, Pitcairnioideae e Bromelioideae apresentam de 2 a 13 estômatos por tricoma, enquanto em Tillandsioideae há de 1 a 5, podendo ocorrer um número menor de estômatos do que tricomas em espécies de epífitas extremas. Isto foi constatado nas espécies em estudo. *Dyckia encholirioides* (Tab. 3), uma Pitcairnioideae com formas de vida terrestre e rupestre, apresenta cerca de 7,5 estômatos por tricoma; enquanto *A. nudicaulis*, pertencente à Bromelioideae, mostra taxas inferiores, apresenta de 1,9 a 2,8 estômatos por tricomas, variando conforme a forma de vida (Tab. 6), sendo os valores mais elevados encontrados nas terrícolas. *Tillandsia gardneri* evidencia a situação relatada por Tomlinson (1969) para algumas espécies epífitas que apresentam maior número de tricomas, pois nesta espécie (Tab. 9) há menos de um estômato por tricoma. Tomlinson (1969) refere que nas espécies de Tillandsioideae, consideradas as mais especializadas dentro da família, os tricomas auxiliam na absorção rápida de água e sais minerais, em situações de alta umidade, e redução da transpiração e dos efeitos da insolação, em períodos de secas. Benzing (2000) sustenta que a relação entre os estômatos e os tricomas varia com a função que os tricomas desempenham na folha. O

autor ainda sugere que isto é uma das condições básicas para ajudar a explicar como as Bromeliaceae entraram em ambientes fisicamente estressantes, como é o caso das restingas.

Nas três espécies os estômatos estão restritos à face abaxial, porém há diferenças entre as três espécies estudadas quanto à localização dos tricomas. *Dyckia encholirioides* tem tricomas restritos à face abaxial, enquanto nas outras duas espécies eles estão presentes em ambas faces. Porém, característica mais marcante refere-se a estrutura dos tricomas, que de acordo com a literatura, relaciona-se com a evolução das Bromeliaceae. Em Tillandsioideae, conforme Tomlinson (1969), os tricomas peltados são formados por um disco com quatro células centrais, circundadas por dois anéis de células, além de uma ala periférica formada por células alongadas que geralmente se sobrepõem umas as outras. Esta é a estrutura do escudo observada em *T. gardneri* (Fig. 95-97). De acordo com Strehl (1983), essa é uma característica de grupos mais evoluídos e constitui uma apomorfia para Bromeliaceae. Nos escudos dos tricomas de *D. encholirioides* (Fig. 26), Pitcairnioideae, e *A. nudicaulis* (Fig. 65), Bromelioideae, não há distinção entre o disco e a ala. De acordo com Varadarajan & Gilmartin (1987), os escudos dos tricomas nestas duas subfamílias apresentam disco central com uma a quatro células centrais em Pitcairnioideae sempre quatro células em Bromelioideae. Strehl (1983) menciona ainda que, em Bromelioideae, o formato do escudo das escamas é bastante variável, já que numa mesma espécie e numa mesma folha pode-se encontrar escamas com formas diferentes.

Os tecidos clorofilados das três espécies são delimitados adaxialmente por hidrênquima, sendo que em *T. gardneri*, também abaxialmente. A presença deste tecido, além de executar a função de reserva hídrica, favorece no bloqueio do excedente de irradiação solar, limitando a intensidade de luz que atinge os cloroplastos. Outra característica comum às três espécies é a ocorrência de aerênquima, intercalando-se com os feixes vasculares, adjacente aos tecidos clorofilados e conectados com as câmaras subestomáticas. A presença de aerênquima e canais de ar conectados as câmaras subestomáticas permite uma maior circulação de gases no interior das lâminas foliares e confere maior flexibilidade às folhas (Mauseth 1988), que é importante para resistir aos fortes ventos que as plantas de restinga estão sujeitas.

As fibras extravasculares encontradas próximas a face abaxial em *A. nudicaulis* (Fig. 74-75), não foram observadas nas demais espécies estudadas. Na literatura não se encontrou dados referentes a presença destas fibras para espécies de Pitcairnioideae, mas em espécies de Tillandsioideae alguns autores (Tomlinson 1969; Braga 1977; Souza & Neves 1996; Arruda & Costa 2003; Scatena & Segecin 2005) descrevem a presença das mesmas. Para Krauss (1949) essas estruturas, não só aumentam a rigidez foliar oferecendo

sustentação mecânica por ocasião de ventos fortes, como agem na proteção do mesofilo durante possíveis estresses hídricos e de temperatura.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M.C.; Kloeppel, B.D. & Kubiske, M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus setorina*. **Tree Physiology**, **10**: 343-355.
- Aguiar, T.V.; Sant'anna-Santos, B.F.; Azevedo, A.A. & Ferreira, R.S. 2007. ANATI QUANTI: Software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. **Planta Daninha**, **25**: 649-659.
- Aoyama, E.M. & Sajo, M.G. 2003. Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, **26**: 461-473.
- Araujo, D. S. D. & Lacerda, L. D. 1987. A natureza das restingas. **Ciência Hoje**, **6**: 42-48.
- Araus, J.L. & Hogan, K.P. 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearing and forest understory during the dry season. **American Journal of Botany**, **81**: 726-738.
- Arioli, T.; Voltolini, C.H. & Santos, M. 2008. Morfoanatomia foliar da reófito *Raulinoa echinata* R.S. Cowan – Rutaceae. **Acta Botanica Brasilica**, **22**: 723-732.
- Arruda, R.C.O. & Costa, A.F. 2003. Foliar anatomy of five *Vriesea* Sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) species. **Selbyana**, **24**: 180-189.
- Atlas de Santa Catarina. 1986. Governo do Estado de Santa Catarina. Gabinete de Planejamento e Coordenação Geral. Rio de Janeiro: Aerofoto Cruzeiro. 173p.
- Benzing, D.H. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function and ecological significance. **Selbyana**, **1**: 330-348.
- Benzing, D. H. 1997. **The Biology of the Bromeliads**. 2^a Reimpressão. USA, Mad River Press, 228p.
- Benzing, D.H. 2000. **Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation**. USA, Cambridge University Press, 690p.
- Bissing, D.R. 1974. Haupt's gelatin adhesive mixed with formalin for affixing paraffin sections to slides. **Stain Technology**, **49**:116-117.
- Bozzola, J.J. & Russel, L.D. 1991. **Electron Microscopy**. Principles and Techniques for Biologists. Boston, Jones and Barlett Publishers. 542p.

- Braga, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. **Acta Amazonica**, **7**: 1-74.
- Brighigna, L.; Fiordi, A.C. & Palandri, M.R. 1984. Structural characteristics of mesophyll in some *Tillandsia* species. **Phytomorphology**, **34**: 191-200.
- Camerik, A.M. & Werger, M.J.A. 1981. Leaf characteristics of the flora of the high plateau of Itatiaia, Brasil. **Biotropica**, **13**: 39-48.
- Cao, K. F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany**, **78**: 1245-1253.
- Costa, A.F. 1982. **Farmacognosia**. Vol.III. Farmacognosia Experimental. 2^a Ed. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian. 1032p.
- Cutter, E.G. 1979. **Plant Anatomy**. Part 1: Cells and tissues. 2^a Ed. London, William Clowes & Sons. 315p.
- Dickison, W.C. 2000. **Integrative Plant Anatomy**. USA, Academic Press. 533p.
- Dillenburg, L.R.; Rosa, L.M.G. & Oliveira, P.L. 1986. Anatomia foliar de *Blutaparon portulacoides* (St. Hil.) Mears (Amaranthaceae) sob condições salinas e não salinas. **Iheringia, Série Botânica**, **35**: 151-164.
- Duz, S.R.; Siminski, A.; Santos, M. & Paulilo, M.T.S. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, **27**: 587-596.
- Eames, A.J. & Macdaniels, L.H. 1947. **An Introduction to Plant Anatomy**. London, MacGraw-Hill Books. 427p.
- Fahn, A. & Cutler, D.F. 1992. **Xerophytes**. Germany, Gebrüder Borntraeger. 176p.
- Fahn, A. 1978. **Anatomia Vegetal**. Madrid, H. Blume Ediciones. 643p.
- Falkenberg, D. B. 1999. Aspectos da Flora e da vegetação secundária da restinga de Santa Catarina, sul do Brasil. **Insula**, **28**: 1-30.
- Fontoura, T., Costa, A. & Wendt, T. 1991. Preliminary checklist of the Bromeliaceae of Rio de Janeiro State, Brazil. **Selbyana**, **12**: 5-45.
- Gahan, P.B. & Onyia, G.O.C. 1984. Esterase activity in tubers of various species of *Dioscorea* and the effects of chilling. **Saussurea**, **15**: 61-69.
- Gentry, A.H. & Dodson, C. 1987. Contribution of nontrees to species richness of a tropical Rain Forest. **Biotropica**, **19**: 149-156.

- Goulet, F. & Bellefleur, P. 1986. Leaf morphology plasticity in response to light environment in deciduous tree species and its implication in forest succession. **Canadian Journal Forest Research**, **16**: 1192-1195.
- Gunning, B.E.S & Steer, M.W. 1996. **Plant Cell Biology: structure and function**. USA, Jones and Bartlett Publishers. 134p.
- Gutschick, V.P. 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. **New Phytologist**, **143**: 3-18.
- Haberlandt, G. F. J. 1928. **Physiological Plant Anatomy**. Reedição. London, Macmillan. 777p.
- Hesp, P. A. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. **Journal of Arid Environments**, **21**: 165-191.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw Hill Book. 523p.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A., Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2009. **Sistemática Vegetal : um enfoque filogenético** 3.ed. Porto Alegre. Artmed.
- Kraus, J.E & Arduin, M. 1997. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica, RJ, Editora Universidade Rural. 194p.
- Kraus, J.E.; Sousa, H.C.; Resende, M.H. Castro, N.M.; Vecchi, C. & Luque, R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant material. **Biotechnic & Histochemistry**, **73**: 235-243.
- Krauss, B.H. 1948. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr.I. Introduction, organography, the stem, and the lateral branch or axillary buds. **Botanical Gazette**, **110**: 159-217.
- Krauss, B.H. 1949a. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L) Merr. (continued) II. The leaf. **Botanical Gazette**, **110**: 333-404.
- Krauss, B.H. 1949b. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L) Merr. (concluded) III. The root and the cork. **Botanical Gazette**, **110**: 555-587.
- Lacerda, C.F.; Júnior, J.O.A.; Filho, L.C.A.L.F.; Oliveira, T.S.; Guimarães, F.V.A.; Gomes-Filho, E.; Prisco, J.T. & Bezerra, M.A. 2006. Morpho-physiological responses of cowpea leaves to salt stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, **18**: 455-465.
- Lambers, H.; Stuart, F. & Pons, T.L. 1998. **Plant Physiological Ecology**. New York, Springer-Verlag. 540p.

- Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia vegetal**. São Carlos, Editora Rima. 531p.
- Lee, H.S.J.; Lüttge, U.; Medina, E.; Smith, J.A.C.; Cram, W.J.; Diaz, M.; Griffiths, H.; Popp, M.; Schäfer, C.; Stimmel, K-H. & Thonke, B. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela III – *Bromelia humilis* Jacq. a terrestrial CAM bromeliad. **New Phytologist**, **111**: 253- 271.
- Lobo, G.M. 2007. Morfoanatomia da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. Florianópolis. UFSC, 93 p.
- Loeschen, V.S.; Martin, C.E.; Smith, M. & Eder, S.L. 1993. Leaf anatomy and CO₂ recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). **International Journal of Plant Sciences**, **154**: 100-106.
- Luque, R.; Sousa, H.C. & Kraus, J.E. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azulão 8 GS ou 8GX. **Acta Botanica Brasilica**, **10**: 199-212.
- Mantovani, A. 1999. A Method to Improve Leaf Succulence Qualification. **Brazilian Archives and Biology and Tecnology**, **42**: 9-14.
- Mantuano, D.G.; Barros, C.F. & Scarano, F. R. 2006. Leaf anatomy variation within and between three “restinga” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, **29**: 209-215.
- Mantuano, D.G. 2008. Crescimento clonal em *Neoregelia cruenta* na restinga de Jurubatiba: estrutura populacional, plasticidade morfo-anatômica e integração fisiológica. Tese de Doutorado em Botânica. Rio de Janeiro. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 104 p.
- Martin, C.E. 1994. Physiological Ecology of the Bromeliaceae. **The Botanical Review**, **60**: 1-82.
- Mauseth, J.D. 1988. **Plant anatomy**. The Benjamin/Cummings Publishing Company, California.
- Maxwell, C.; Griffiths, H.; Borland, A.M.; Broadmeadow, S.J. & McDavid, C.R. 1992. Photoinhibitory responses of the epiphytic bromeliad *Guzmania monostachia* during the dry season in Trinidad maintain photochemical integrity under adverse conditions. **Plant, Cell & Environment**, **15**: 37–47.

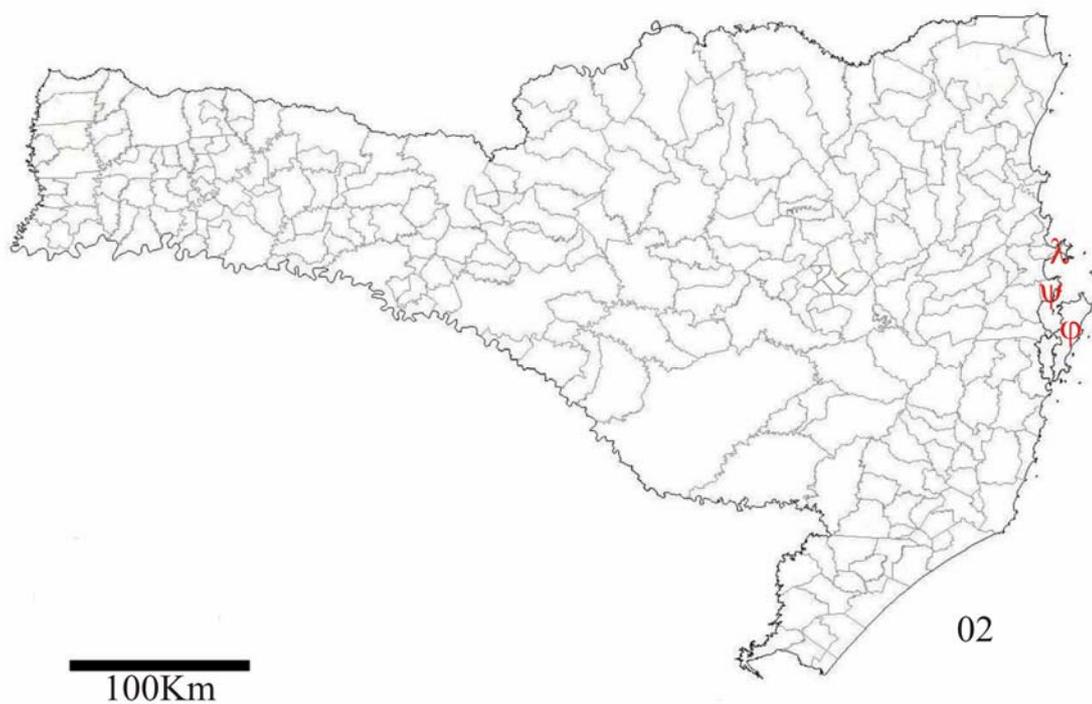
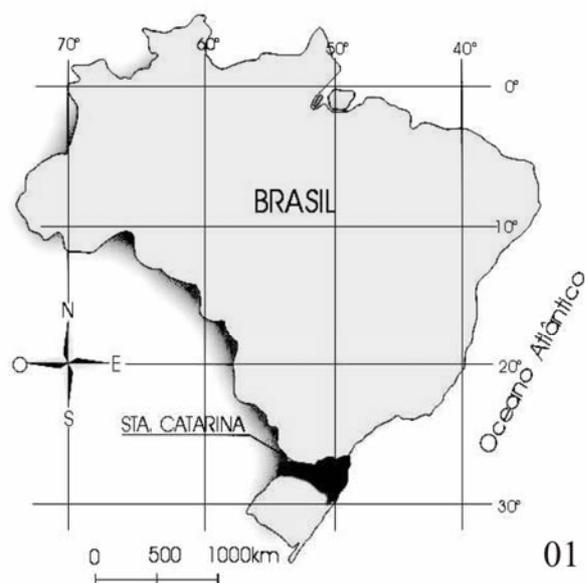
- Metcalf, C.R. 1983. Ecological Anatomy and Morphology General Survey. In: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1983. **Anatomy of the Dicotyledons**. Vol.II. 2^a ed. Oxford, Clarendon Press. P.126-149.
- Muchow, R.C. & Sinclair, T.R. 1989. Epidermal conductance , stomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum-bicolor* (L.) Moench. **Plant, Cell and Environment**, **12**: 425-431.
- Napp-Zinn, K. 1984. **Handbuch der Pflanzenanatomie. VIII Anatomie des Blattes**, 2. Blattanatomie der Angiospermen, B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. Germany, Gebrüder Borntraeger. 520p.
- Niinemets, Ü. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, **82**: 453-469.
- Oliveira, R.R. 2004. Importância das bromélias epífitas na ciclagem de nutrientes da Floresta Atlântica. **Acta Botanica Brasilica**, **18**: 793-799.
- Paoletti, E.& Gellini, R. 1993. Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over the last 200 years. **Acta Oecologia**, **14**: 173-178.
- Parkhurst, D.F. 1978. Adaptative significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **Journal of Ecology**, **66**: 367-383.
- Parkhurst, D. F. & Loucks, O. L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. **Journal of Ecology**, **60**: 505-537.
- Pearcy, R. W.; Muraoka, H. & Valladares, F. 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation mode. **New Phytologist**, **166**: 791–800.
- Pierce, S.; Maxwell,K.; Griffiths, H. & Winter, K. 2001. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. **American Journal of Botany**, **88**: 1371–1389.
- Pittendrigh, C. S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. **Evolution**, **2**: 58-89.
- Pompelli, M.F. 2006. Germinação de *Dyckia encholirioides* var *encholirioides* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae). **Floresta e Ambiente**, **13**: 01-09.
- Proença, S. L. & Sajo, M.G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, SP. **Acta Botanica Brasilica**, **21**: 657-673.

- Proença, S.L. & Sajo, M.G. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, **18**: 319-331.
- Prychid, C.J. & Rudall, P.J. 1999. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematics. **Annals of Botany**, **84**: 725–739.
- Prychid, C.J.; Rudall, P.; Gregory, M. 2004. Systematics and biology of silica bodies in Monocotyledons. **The Botanical Review**, **69**: 377-440.
- Read, J.; Sanson, G.D.; Wichatitsky, M.G. & Jaffre, T. 2006. Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. **American Journal of Botany**, **93**: 1601–1614.
- Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a Malária-Bromélia Endêmica. *In*: **Flora Ilustrada Catarinense**, Itajaí. Parte I. Fascículo Bromélia. 808p.
- Rizzini, C. T. 1997. **Tratado de Fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. Rio de Janeiro, Âmbito Cultural Edições Ltda. 747p.
- Rôças, G.; Scarano, F. R. & Barros, C. F. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **136**: 231-238.
- Rocha, C.F.D.; Nunes-Freitas, A.F.; Rocha-Pessôa, T.C. & Cogliatti-Carvalho, L. 2004. Habitat disturbance in Brazilian Coastal sand dune vegetation and present richness and diversity of bromeliad species. **Vidalia**, **2**: 50-56.
- Romero-Aranda, R.; Cantó-Garay, R. & Martinez, P.F. 1994. Distribution and density of stomata in two cultivars of *Gerbera jamesonii* and its relation to leaf conductance. **Scientia Horticulturae**, **58**: 167-173.
- Rudall, P.J. & Buzgo, M. 2002. Evolutionary history of the monocot leaf. *In*: Cronk, W.C.B.; Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.). 2002. **Developmental Genetics and Plant Evolution**. London, Taylor & Francis, p. 431-458.
- Sajo, M.G.; Machado, S.R. & Carmello-Guerreiro, S.M. 1998. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. Pp. 102-111. *In*: M.V. Pereira (ed.). **Bromélias da Mata Atlântica: Canistropsis**. Rio de Janeiro, Salamandra Consultoria Editorial Ltda.
- Scarano, F.R. 2002. Structure, function and floristic relationships of plant communities in stressful habitats marginal to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Annals of Botany**, **90**: 517-524.

- Scatena, V.L. & Segecin, S. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, **28**: 635-649.
- Scatena, V.L. & Scremin-Dias, E. 2003. Parênquima, colênquima e esclerênquima. In: Apazzato-da-Glória, B.A. & Carmello-Guerreiro, S.M (Eds.). 2003. **Anatomia Vegetal**. Viçosa, Editora UFV. p.109-127.
- Sculthorpe, C.D. 1967. **The Biology of Aquatic Vascular Plants**. London, Edward Arnold. 609p.
- Segecin, S. & Scatena, V.L. 2004a. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, **18**: 253-260.
- Segecin, S. & Scatena, V.L. 2004b. Anatomia de escapos de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, **27**: 515-525.
- Smith, J.A.C; Griffithst, H. & Luttge, U. 1986 Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. I. The ecology of the Bromeliaceae in Trinidad. **Plant, Cell and Environment**, **9**: 359-376.
- Smith, L.B. & Downs, R. J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica**. V.1. New York, Hafner Press. 658p.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1969. **Biometry**. San Francisco, Freeman and Company. 776p.
- Sousa, G.M.; Estelita, M.E.M. & Wanderley, M.G. 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, **28**: 603-613.
- Souza, R.C.O.S. & Neves, L.J. 1996. Anatomia foliar de quatro espécies de *Tillandsia*. **Bromélia** **3**: 28-39.
- Souza, V.C. & Lorenzi, H. 2008. **Botânica sistemática**. Guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II. Nova Odessa, Instituto Plantarum
- Strehl, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliáceas. **Iheringia, Série Botânica** **31**: 105-119.
- Suguio, K. & Tessler, M.G. 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. Pp. 15-25. In: Lacerda, L.D.; Araújo, D.S.D.; Cerqueira, R. & Turcq, B. (eds.). **Restingas: Origem, Estrutura e Processos**. Niterói, Centro Ed. UFF.

- Sunell, L.A. & Healey, P.L. 1979. Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in corms of taro (*Colocasia esculenta*). **American Journal of Botany**, **66**:1029-1032.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2004. **Fisiologia Vegetal**. 3ª ed. Porto Alegre, Artmed Editora. 719p.
- Terashima, I; Miyazawa, S-I & Handa, Y.T. 2006. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, **114**: 93-105.
- Tomlinson, P.B. 1969. III Commelinales-Zingiberales. *In*: Metcalfe, C.R. (Ed.) **Anatomy of the Monocotyledons**. Oxford, Clarendon Press. 446p.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1987. Rheophytes of the world: supplement. **Allertonia**, **4**: 267-330.
- Varadarajan, G.S. & Gilmartin, A.J. 1987. Foliar scales of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Systematic Botany**, **12**: 562-571.
- Voleníková, M. & Tichá, I. 2001. Insertion profiles in stomatal density and sizes in *Nicotiana tabacum* L. plantlets. **Biologia Plantarum**, **44**: 161-165.
- Waechter, J.L. 1985. Aspectos ecológicos da vegetação de restinga no Rio Grande do Sul, Brasil. **Comunicações do Museu de Ciências da PUCRS**, série Botânica, **33**: 49-68.
- Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). *In*: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. Vol.I. 2ª ed. Oxford, Clarendon Press. p.97-162.
- Witkowski, E.T.F & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, **88**: 486-493.
- Yebra, M. & Chuvieco, E. 2008. Modelos de simulación de reflectividad en ecología: potencialidades y problemas. **Ecosistemas**, **17**: 23-38.
- Yoshida, S.; Ohnishi, Y. & Kitagishi, K. 1962. Histochemistry of silicon in rice plant. III. The presence of cuticle-silica double layer in the epidermal tissue. **Soil Science And Plant Nutrition**, **8**: 1-5.
- Zanenga-Godoy, R. & Costa, C.G. 2003. Anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do Planalto Central Brasileiro. **Acta Botanica Brasilica**, **17**: 101-118.

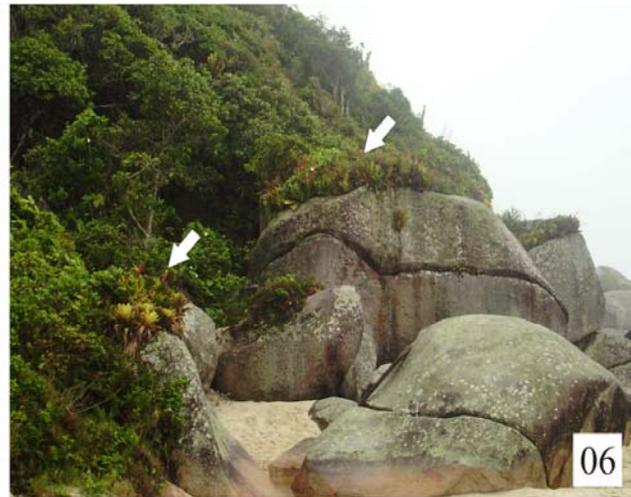
ILUSTRAÇÕES



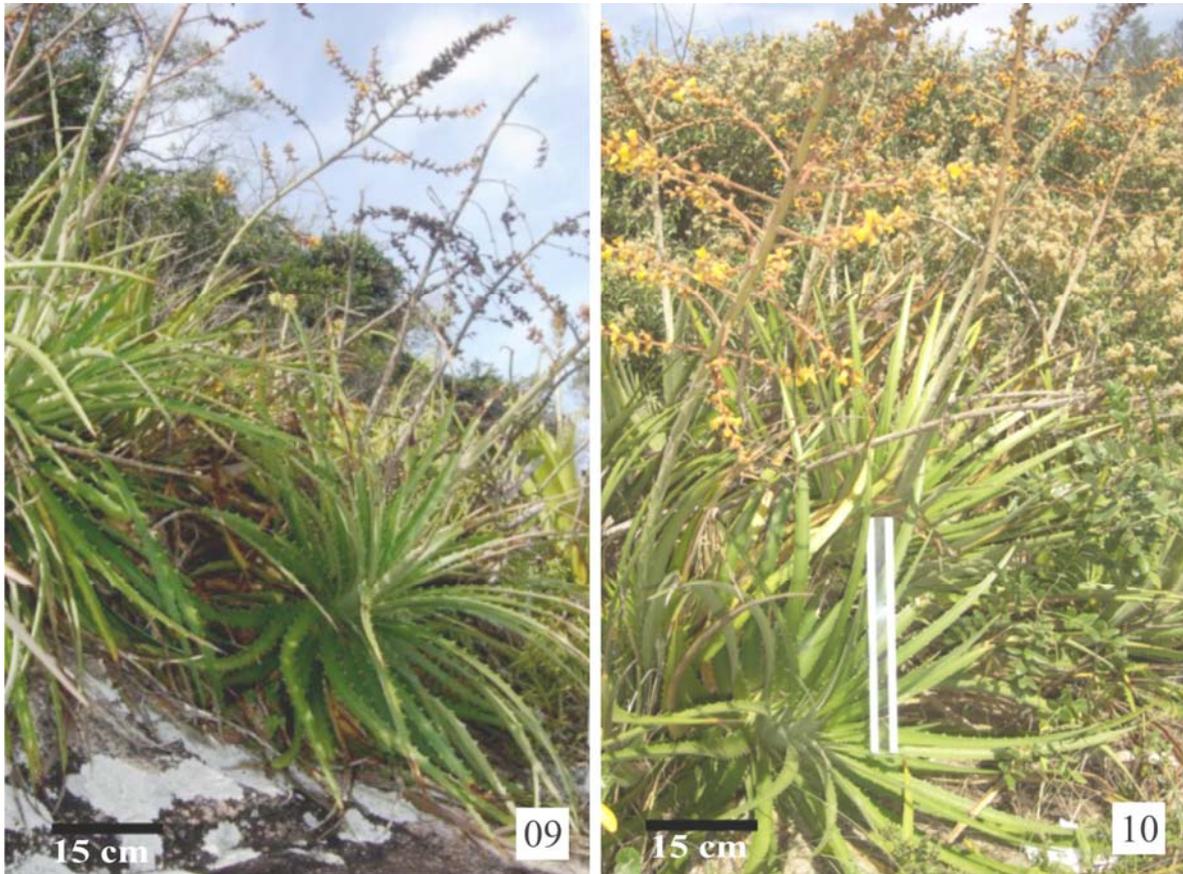
Figuras 01-02. Mapas para localização dos pontos de coleta. **01.** Mapa do Brasil indicando a posição geográfica do Estado de Santa Catarina. **02.** Mapa do Estado de Santa Catarina destacando os municípios (Balneário Camboriú (λ), Governador Celso Ramos (ψ) e Florianópolis (ϕ)) onde foram realizadas as coletas.



Figuras 03-04. *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides* em restingas do Estado de Santa Catarina. **03.** Rupícola na Barra da Lagoa. **04.** Terrícola na Praia do Maçambique.



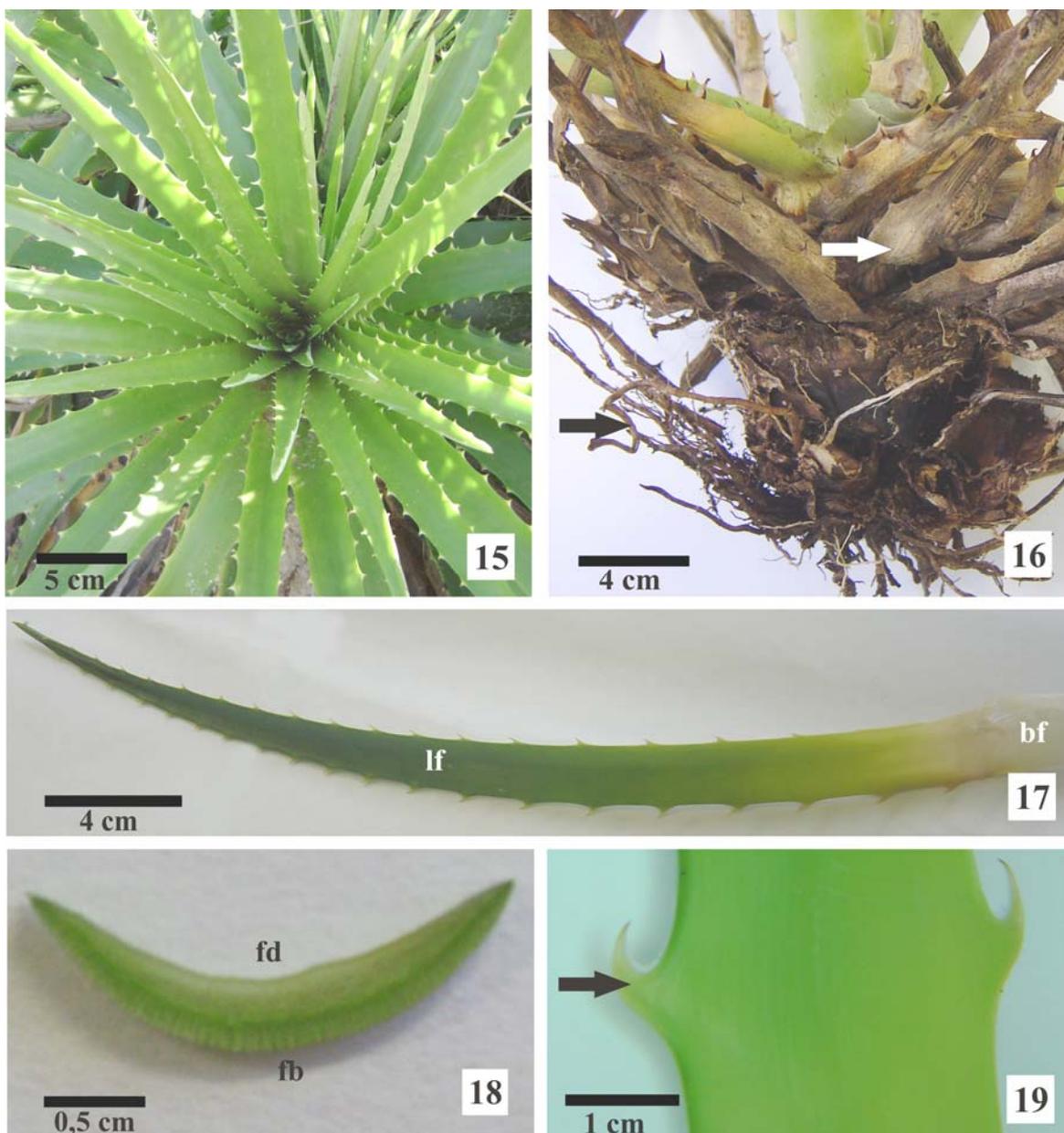
Figuras 05-08. Bromeliaceae em restingas do Estado de Santa Catarina. **05-07.** *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker. **05.** Epifítica (seta) na Lagoa do Peri. **06.** Rupícola (setas) na Praia de Palmas. **07.** Terrícola (seta) na Praia de Taquaras. **08.** *Tillandsia gardneri* Lindley na Lagoa do Peri.



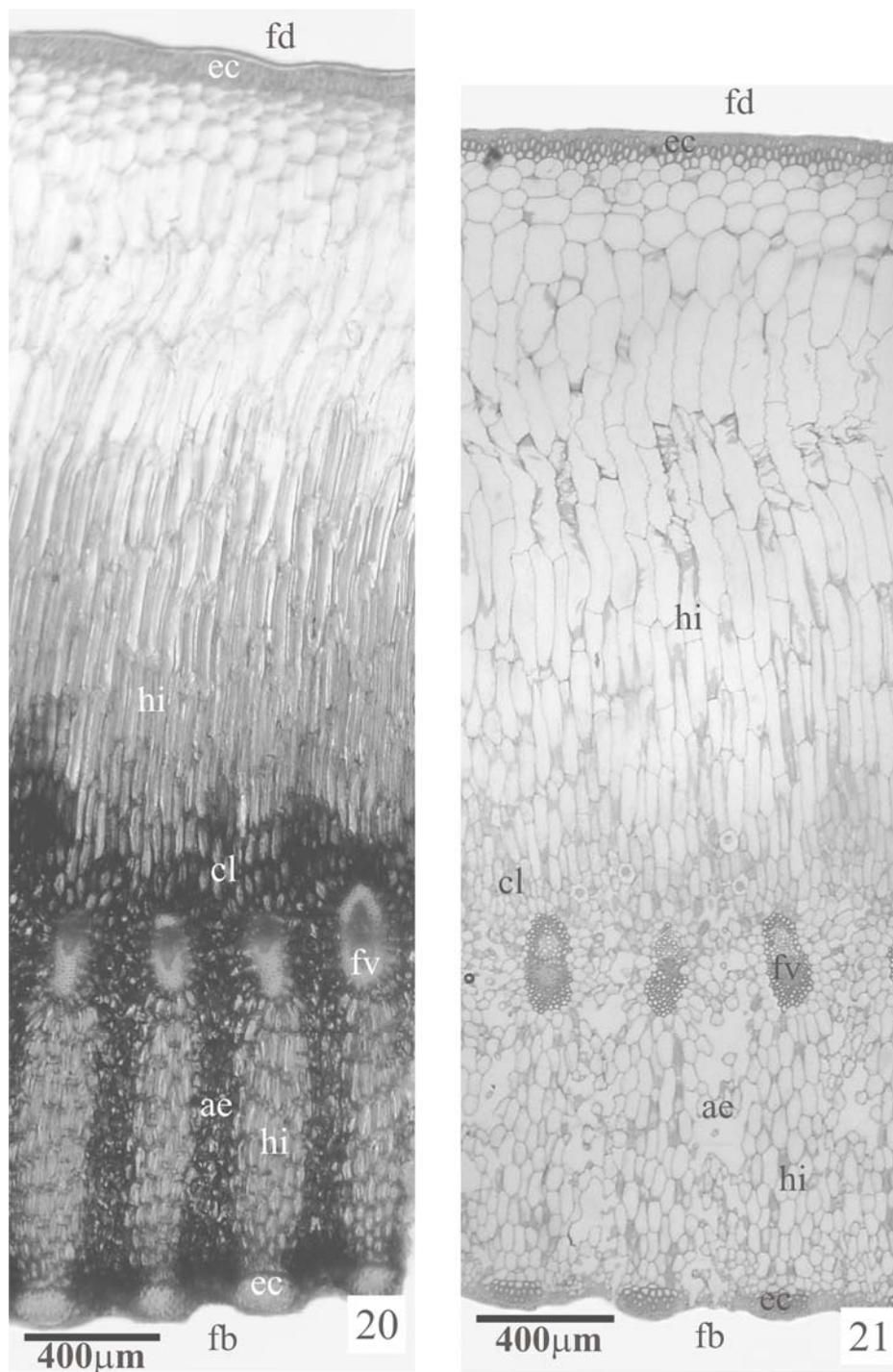
Figuras 09-10. Aspecto geral de populações de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*, em diferentes formas de vida, no hábitat natural. **09.** Rupícola. **10.** Terrícola.



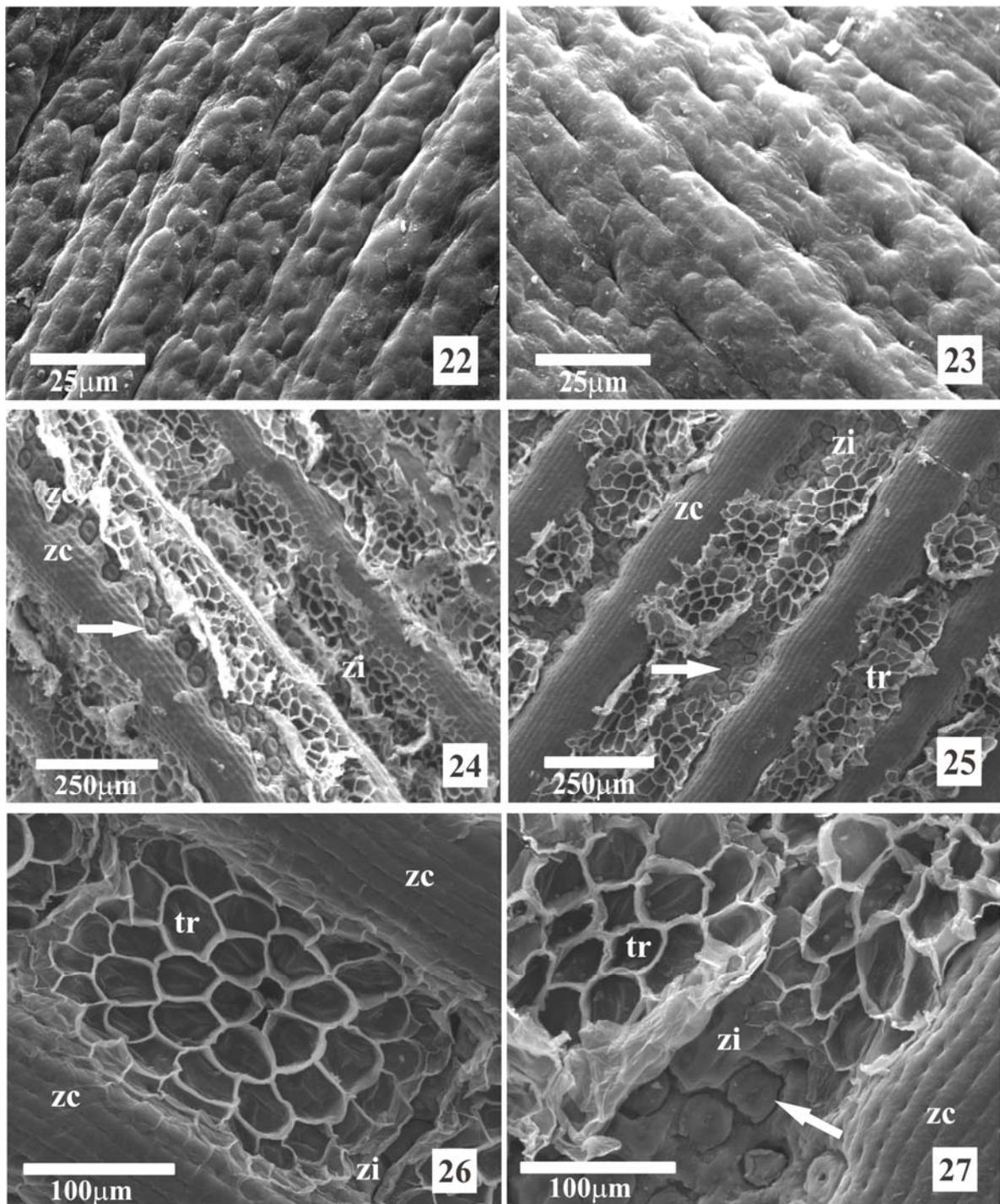
Figuras 11-14. Aspecto geral de espécies de Bromeliaceae, com distintas formas de vida, no hábitat natural. **11-13.** *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker. **11.** Epifítica **12.** Rupícola. **13.** Terrícola. **14.** *Tillandsia gardneri* Lindley – epifítica.



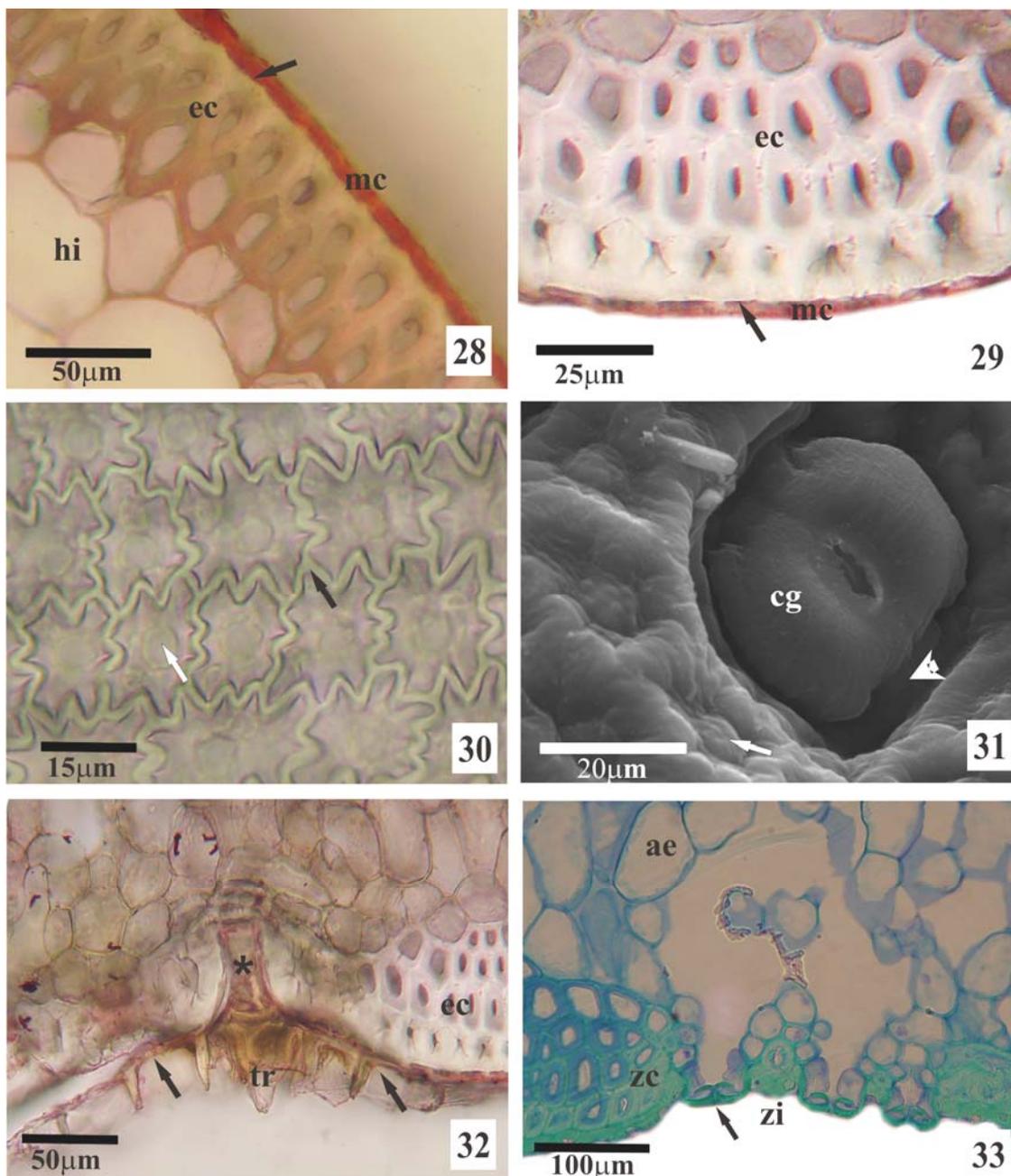
Figuras 15-19. *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*. **15.** Aspecto geral da roseta. **16.** Detalhe da região basal da planta com folhas secas (seta branca) entre as quais estão as raízes adventícias (seta preta), estas visíveis pela retirada de algumas folhas. **17.** Folha. **18.** Aspecto geral de uma secção transversal da lâmina foliar. **19.** Detalhe da lâmina foliar, com face adaxial lisa; seta indica espinhos. **15, 17- 19.** Forma de vida terrícola. **16.** Forma de vida rupícola. Legenda: bf- bainha foliar; fb- face abaxial; fd- face adaxial; lf- lâmina foliar.



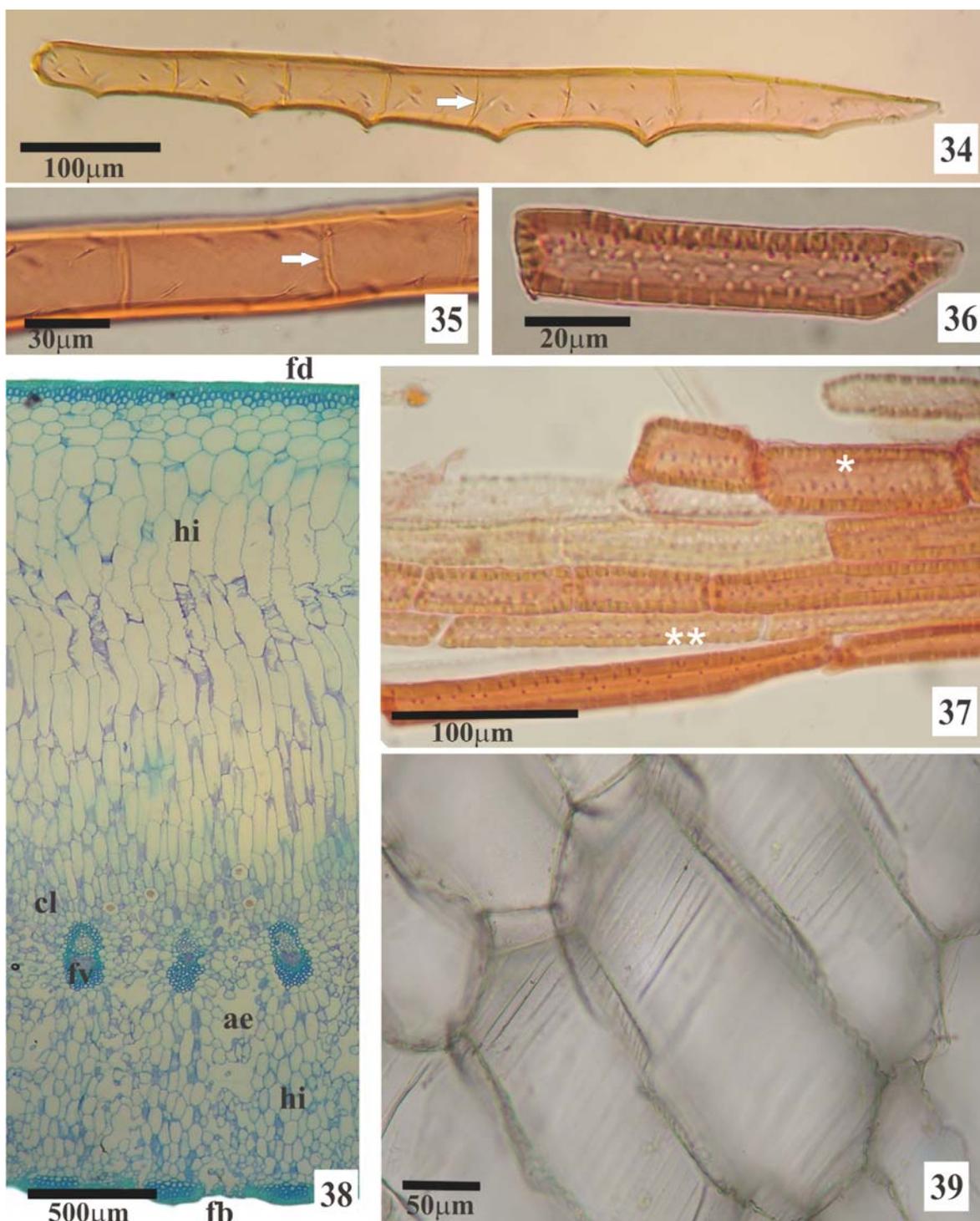
Figuras 20-21. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides* de distintas formas de vida: **20.** Rupícola **21.** Terrícola. Legenda: ae- aerênquima; cl- clorênquima; ec- esclerênquima; fd- face adaxial; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima.



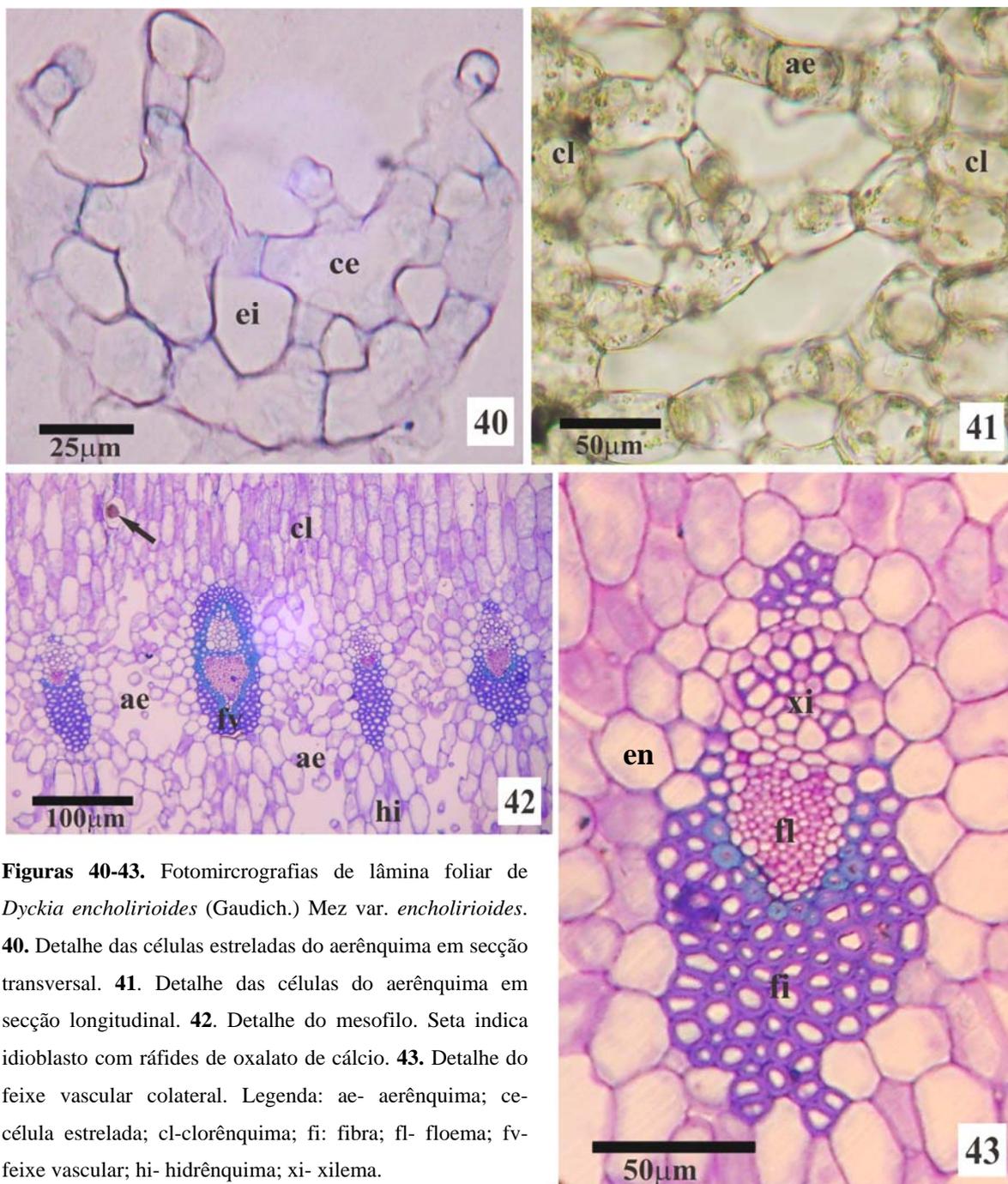
Figuras 22-27. Eletromicrografias de vistas frontais de lâminas foliar de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*. **22-23.** Superfície adaxial. **24-27.** Superfície abaxial. Tricomas e estômatos (setas; visíveis quando eliminados tricomas) restritos às zonas intercostais. **22, 24 e 26.** Forma de vida rupícola. **23, 25 e 27.** Forma de vida terrícola. Legenda: tr-tricoma; zc- zona costal; zi- zona intercostal.



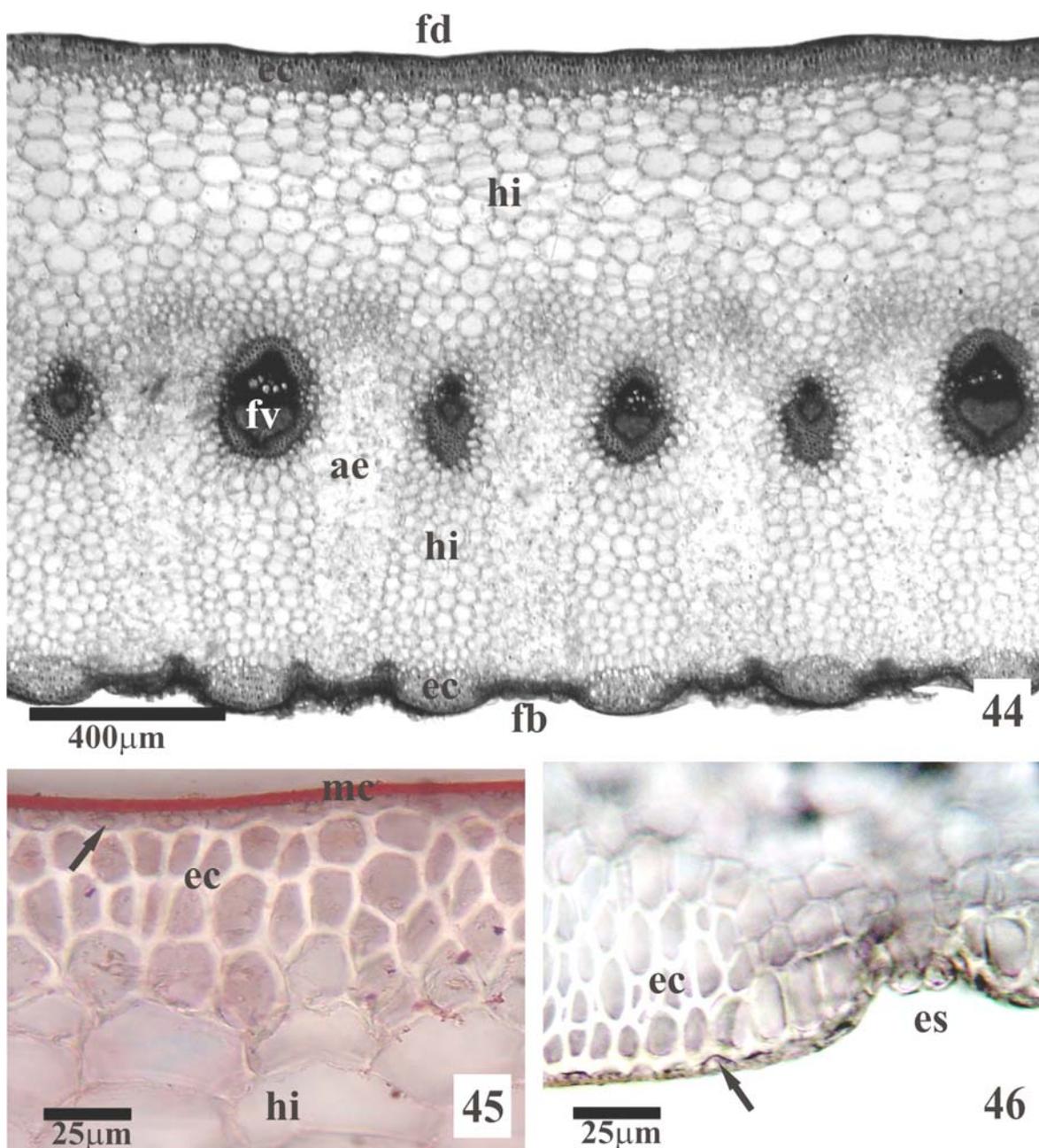
Figuras 28-33. Lâmina foliar de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*. **28-29.** Fotomicrografias de seções transversais. Células epidérmicas com lume reduzido (setas). **28.** Tecidos adaxiais. **29.** Tecidos abaxiais. **30.** Fotomicrografia de vista frontal da epiderme. Células com paredes anticlinais sinuosas (seta preta) e corpos silicosos (seta branca). **31.** Eletromicrografia da região estomática. Células-guarda em depressões individuais, mas elevadas em relação às células circundantes (cabeça de seta). Corpos silicosos (seta) salientes sob parede periclinal das células ordinárias. **32-33.** Fotomicrografias de tecidos abaxiais, em secção transversal. **32.** Tricoma peltado formado por pedúnculo (*) e ala expandindo-se perpendicularmente (setas). **33.** Estômato (seta) em zona intercostal. Legenda: ae- aerênquima; cg- célula-guarda; ec- esclerênquima; hi- hidrênquima; mc- membrana cuticular; tr- tricoma; zc- zona costal; zi- zona intercostal.



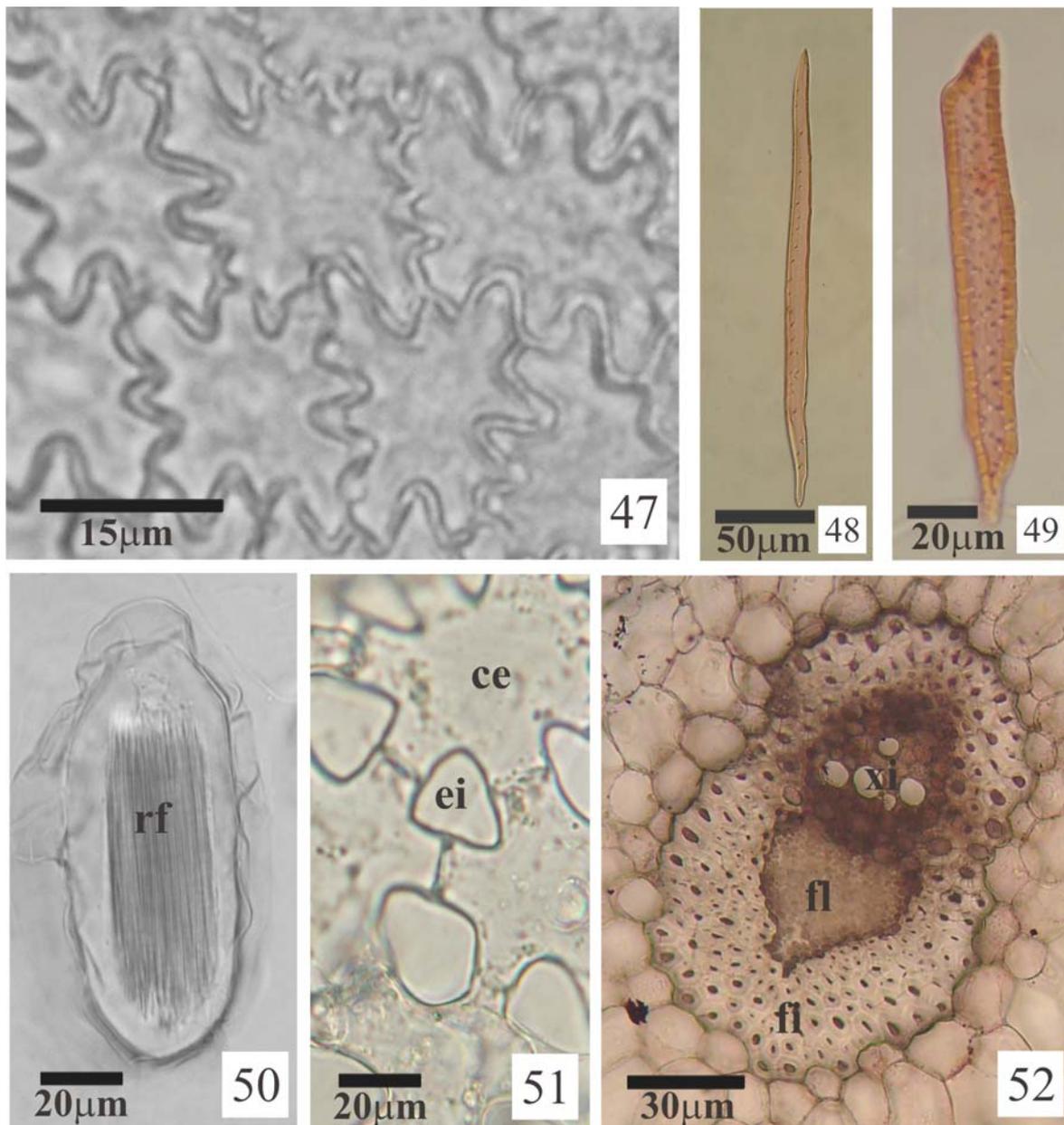
Figuras 34-39. Fotomicrografias de estruturas da lâmina foliar de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*. **34-35.** Fibras dissociadas; setas indicam septos. **36-37.** Esclereides dissociadas de face abaxial; células mais curtas (*) correspondem àquelas da zona intercostal e as mais longas (**) que ocorrem nas zonas costais. **38.** Secção transversal da lâmina. Hidrênquima amplo adaxialmente e alterno com aerênquima abaxialmente. **39.** Detalhe de células do hidrênquima. Legenda: ae- aerênquima; cl- clorênquima; fb- face abaxial; fd- face adaxial; hi- hidrênquima.



Figuras 40-43. Fotomicrografias de lâmina foliar de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*. **40.** Detalhe das células estreladas do aerênquima em secção transversal. **41.** Detalhe das células do aerênquima em secção longitudinal. **42.** Detalhe do mesofilo. Seta indica idioblasto com ráfides de oxalato de cálcio. **43.** Detalhe do feixe vascular colateral. Legenda: ae- aerênquima; ce- célula estrelada; cl- clorênquima; fi: fibra; fl- floema; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima; xi- xilema.



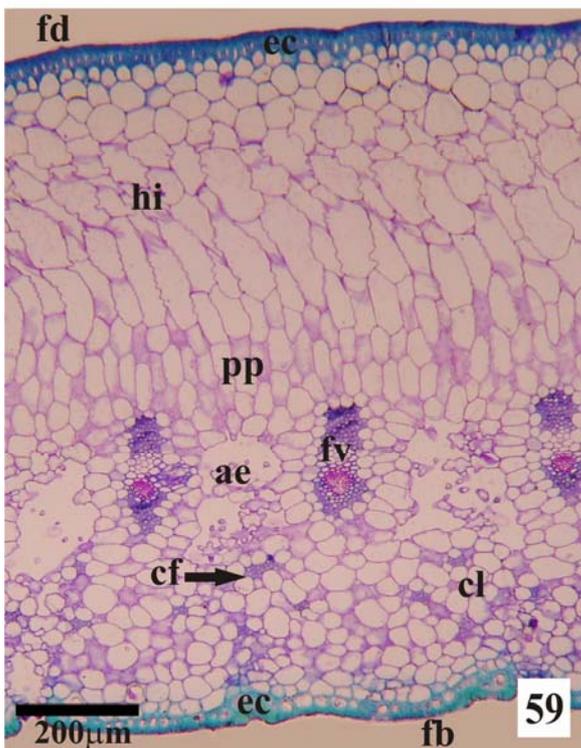
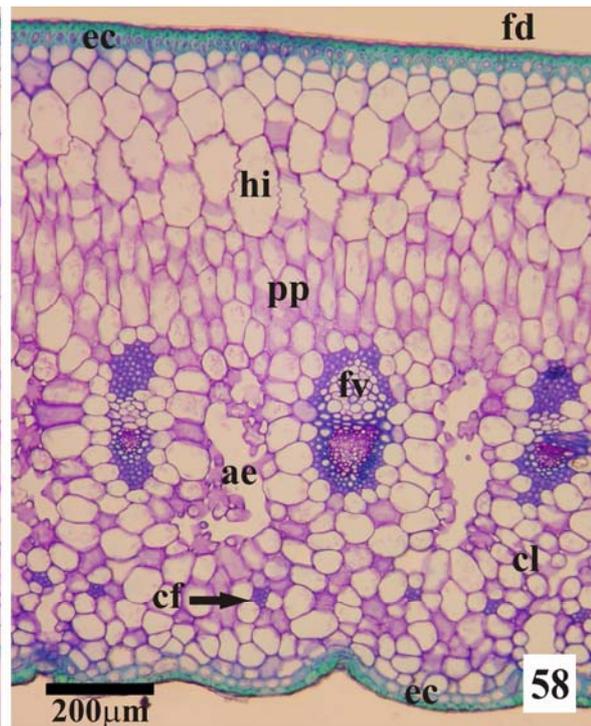
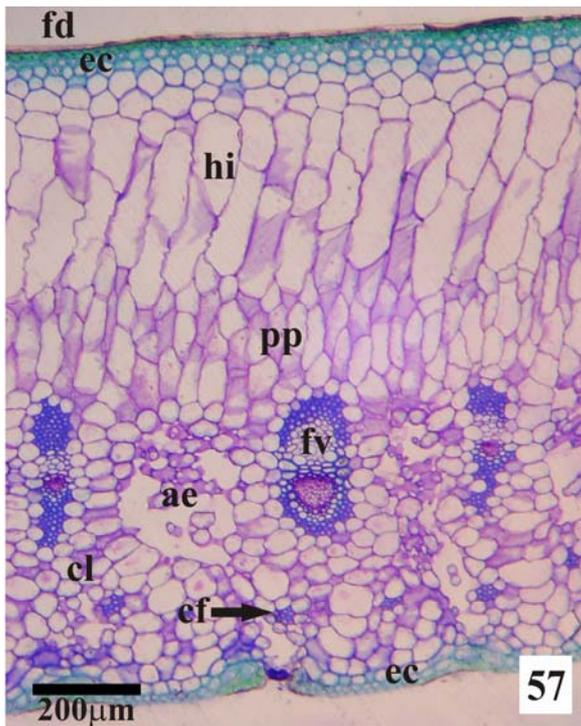
Figuras 44-46. Fotomicrografias de seções transversais da bainha foliar de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*. **44.** Aspecto geral, face abaxial com saliências nas zonas costais (seta) e reentrâncias nas zonas intercostais (cabeça de seta). **45.** Tecidos da face adaxial. Célula epidérmica com lume reduzido contendo em seu interior corpos silicosos (seta). **46.** Tecidos da face abaxial. Seta indica epiderme. Legenda: ae- aerênquima; ec- esclerênquima; ep- epiderme; es- estômato; fb- face abaxial; fd- face adaxial; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima; mc- membrana cuticular; tr- tricoma.



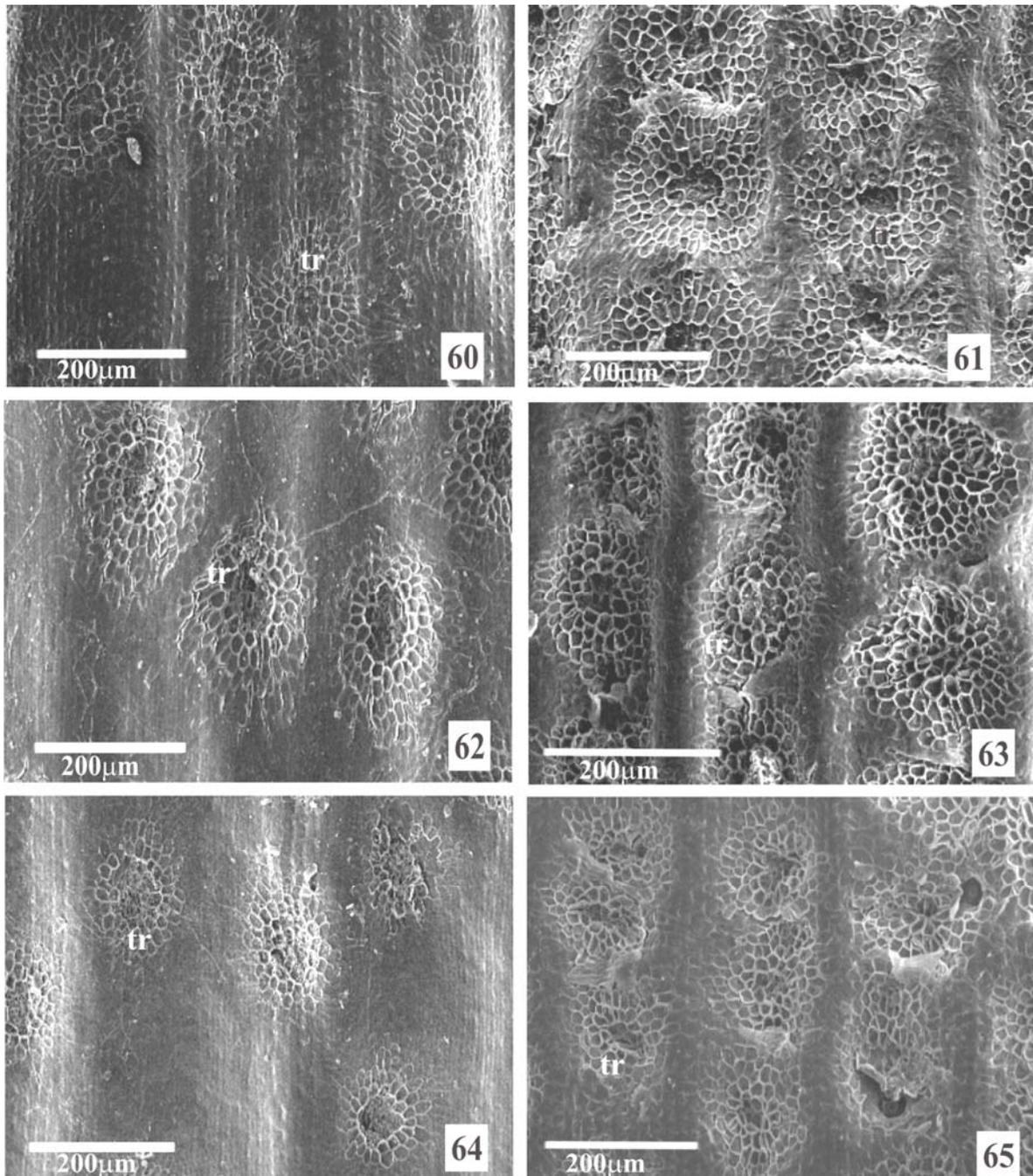
Figuras 47-52. Fotomicrografias de bainha foliar de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*. **47.** Vista frontal da face adaxial, evidenciado as paredes anticlinais das células epidérmicas sinuosas. **48-49.** Fibras e esclereides dissociadas. **50.** Idioblasto dissociado contendo ráfides de oxalato de cálcio. **51.** Células estreladas do aerênquima, em secção transversal. **52.** Feixe vascular colateral, em secção transversal. Legenda: ce- células estreladas; ei- espaço intracelular; fi- fibras; fl- floema; rf- ráfide; xi- xilema.



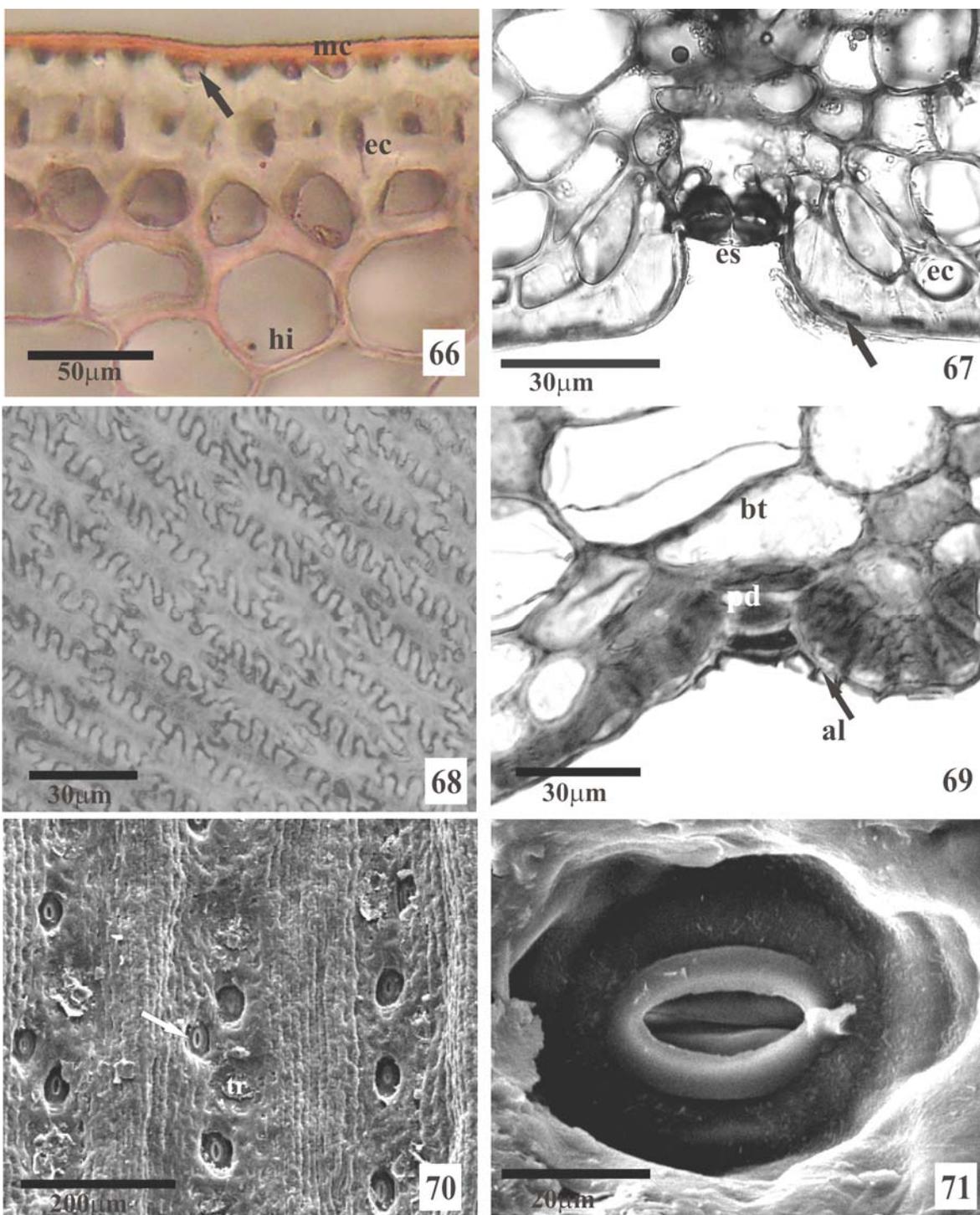
Figuras 53-56. *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker: **53.** Aspecto geral da planta, com folhas em disposição espiralada e base da bainha foliar formando tanque (seta). **54.** Folha. **55.** Detalhe da lâmina foliar, vista pela face abaxial, evidenciando ápice acuminado e espinhos nas margens (seta). **56.** Bainha foliar. Legenda: bf- bainha foliar; fb- face abaxial; fd- face adaxial; lf- lâmina foliar.



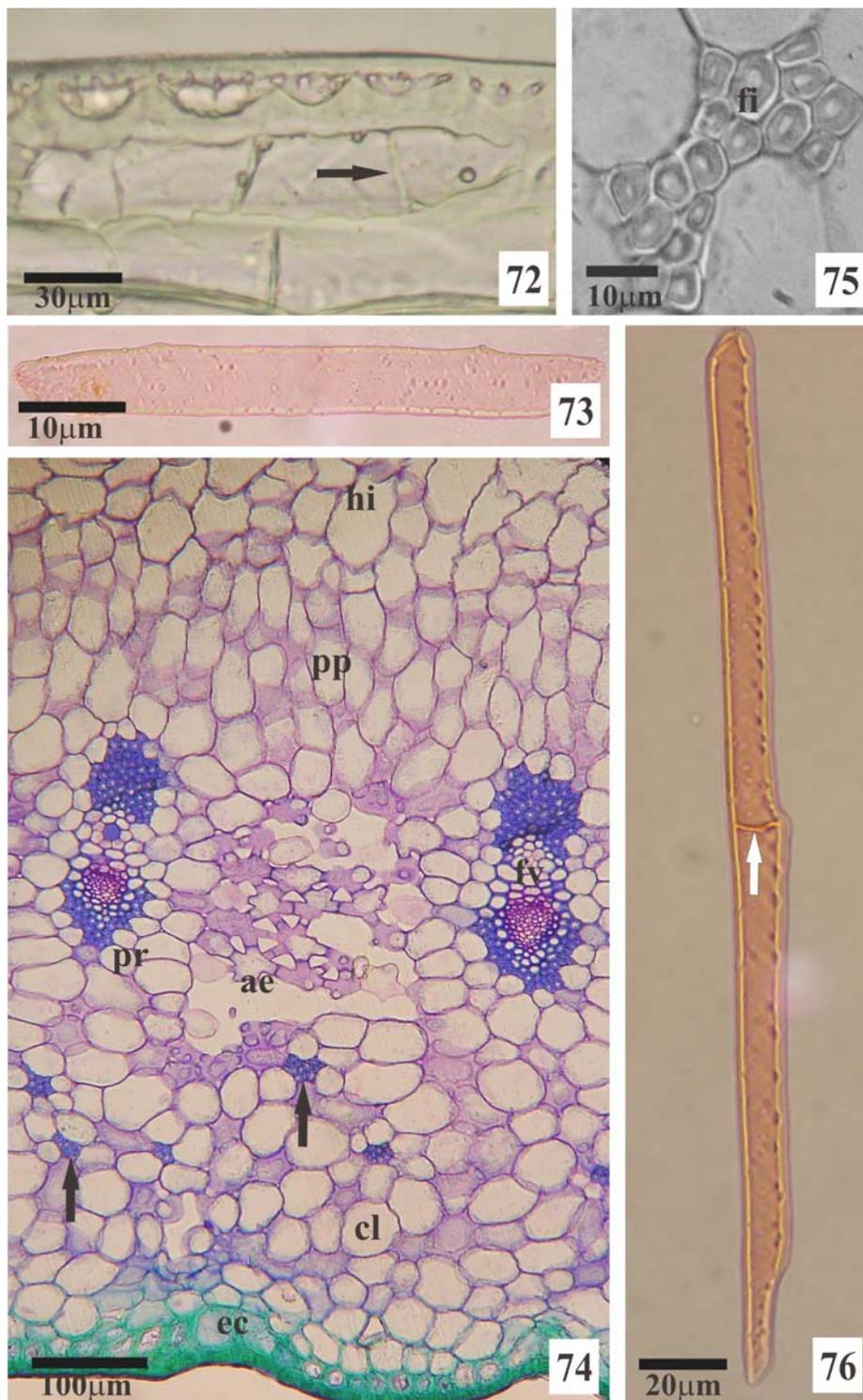
Figuras 57-59. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker, em diferentes formas de vida. **57.** Epifítica **58.** Rupícola. **59.** Terrícola. Legenda: ae- aerênquima; cf- cordões de fibras; cl- clorênquima; ec- esclerênquima; fb- face abaxial; fd- face adaxial; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima; pp- parênquima paliçádico.



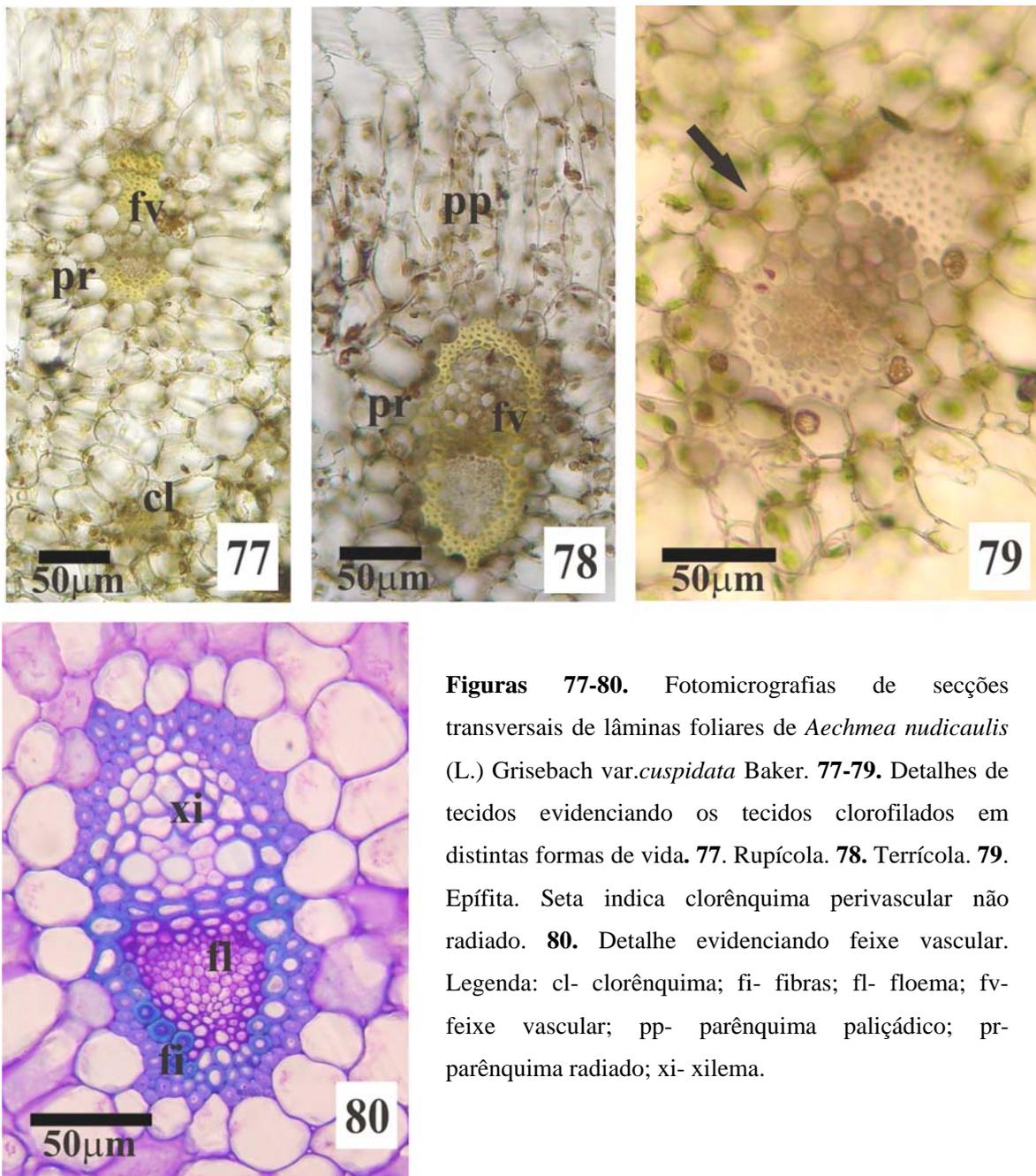
Figuras 60-65. Eletromicrografias de vistas frontais de lâminas foliares de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker. **60.** Face adaxial (epifítica). **61.** Face abaxial (epifítica). **62.** Face adaxial (rupícola). **63.** Face abaxial (rupícola). **64.** Face adaxial (terrícola). **65.** Face abaxial (terrícola). Setas indicam estômatos aparentes quando bordas de alas de tricomas elevam-se. Legenda: tr- tricoma.



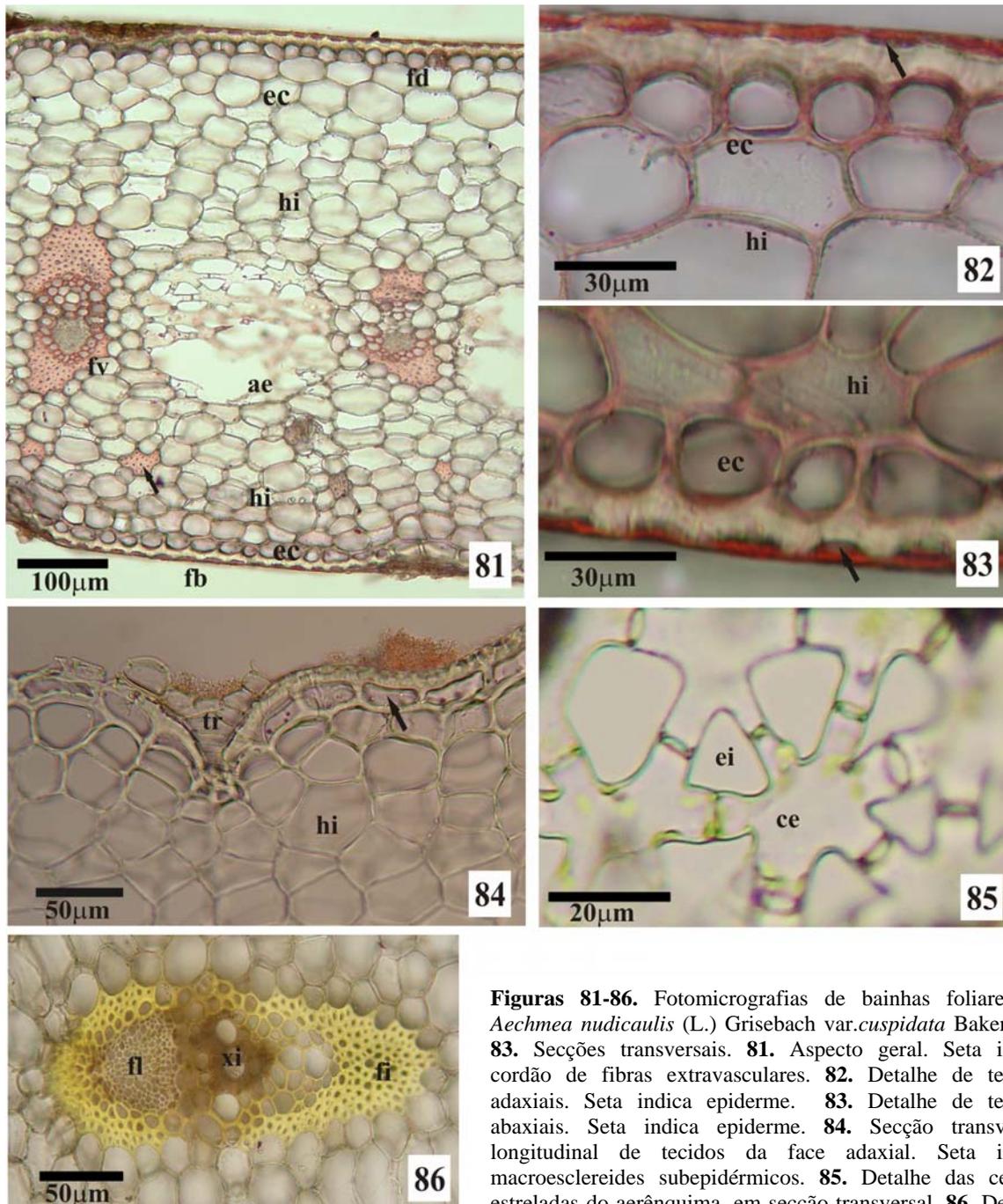
Figuras 66-71. Lâminas foliares de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker. **66-67.** Fotomicrografias de secções transversais de tecidos periféricos. **66.** Face adaxial. Seta indica corpo silicoso na célula epidérmica. **67.** Face abaxial. Células epidérmicas com lúmen reduzido (seta). **68.** Fotomicrografia de vista frontal da epiderme. **69.** Fotomicrografia de secção transversal de tecidos abaxiais evidenciando tricoma peltado. **70-71.** Eletromicrografias da face abaxial, estômatos (seta) visível devido retirada dos escudos de tricomas. Legenda: al- ala do tricoma; ec- esclerênquima; es- estômato; hi- hidrênquima; mc- membrana cuticular; pd- pedúnculo do tricoma; tr- tricoma.



Figuras 72-76. Fotomicrografias de estruturas de lâminas foliares de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker. **72.** Seção transverso-longitudinal na face adaxial, seta indica septo. **73.** Esclereíde dissociada da hipoderme abaxial. **74-75.** Seções transversais de tecidos abaxiais. **74.** Setas indicam cordões de fibras extravasculares. **75.** Detalhe do cordão de fibras extravasculares. **76.** Fibra extravascular septada, em material dissociado. Seta indica septo. Legenda: ae- aerênquima; cl- clorênquima; ec- esclerênquima; ep- epiderme; fi- fibras; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima; me- macroesclereide; pp- parênquima paliçádico; pr- parênquima radiado.



Figuras 77-80. Fotomicrografias de secções transversais de lâminas foliares de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker. **77-79.** Detalhes de tecidos evidenciando os tecidos clorofilados em distintas formas de vida. **77.** Rupícola. **78.** Terrícola. **79.** Epífita. Seta indica clorênquima perivascular não radiado. **80.** Detalhe evidenciando feixe vascular. Legenda: cl- clorênquima; fi- fibras; fl- floema; fv- feixe vascular; pp- parênquima paliçádico; pr- parênquima radiado; xi- xilema.

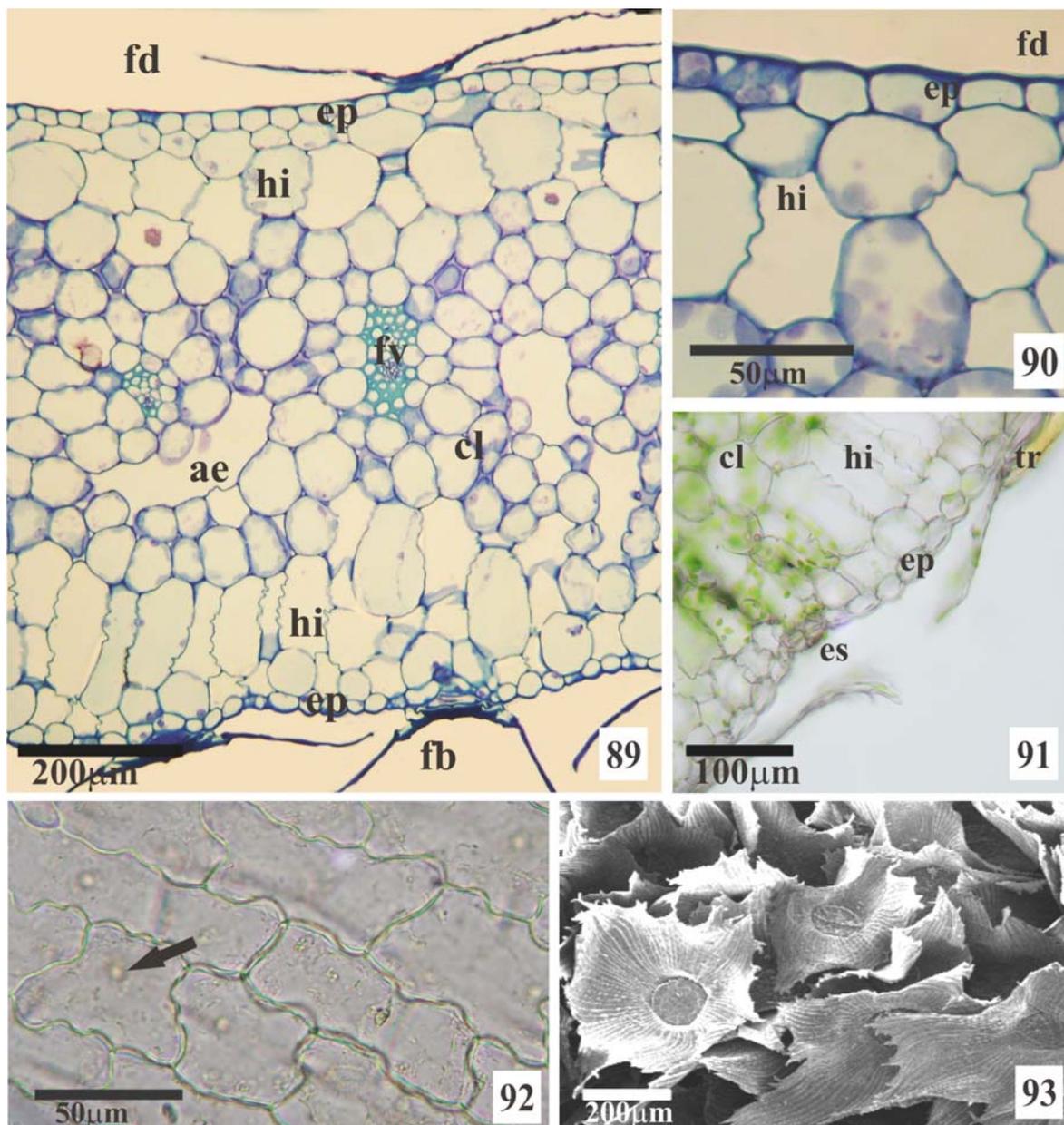


Figuras 81-86. Fotomicrografias de bainhas foliares de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker. **81-83.** Secções transversais. **81.** Aspecto geral. Seta indica cordão de fibras extravasculares. **82.** Detalhe de tecidos adaxiais. Seta indica epiderme. **83.** Detalhe de tecidos abaxiais. Seta indica epiderme. **84.** Secção transverso-longitudinal de tecidos da face adaxial. Seta indica macroesclereides subepidêrmicos. **85.** Detalhe das células estreladas do aerênquima, em secção transversal. **86.** Detalhe de feixe vascular colateral, em secção transversal. Legenda: ae- aerênquima; ce- célula estrelada; ec- esclerênquima; ei- espaço intercelular; fb- face abaxial; fd- face adaxial; fi- fibra; fl- floema; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima; tr- tricoma; xi- xilema.

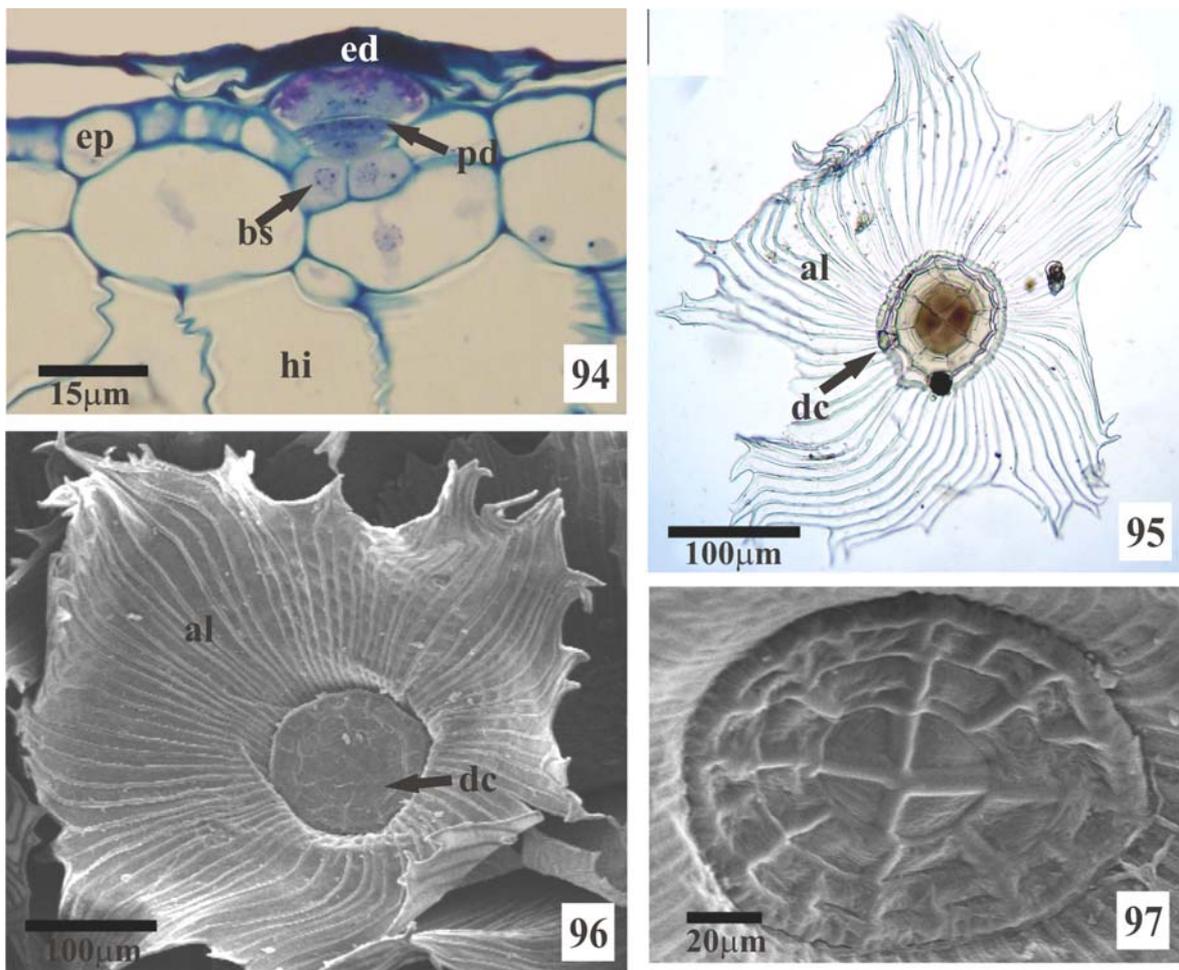


Figuras 87-88. *Tillandsia gardneri* Lindley. **87.** Aspecto geral da planta em roseta. **88.** Folha.

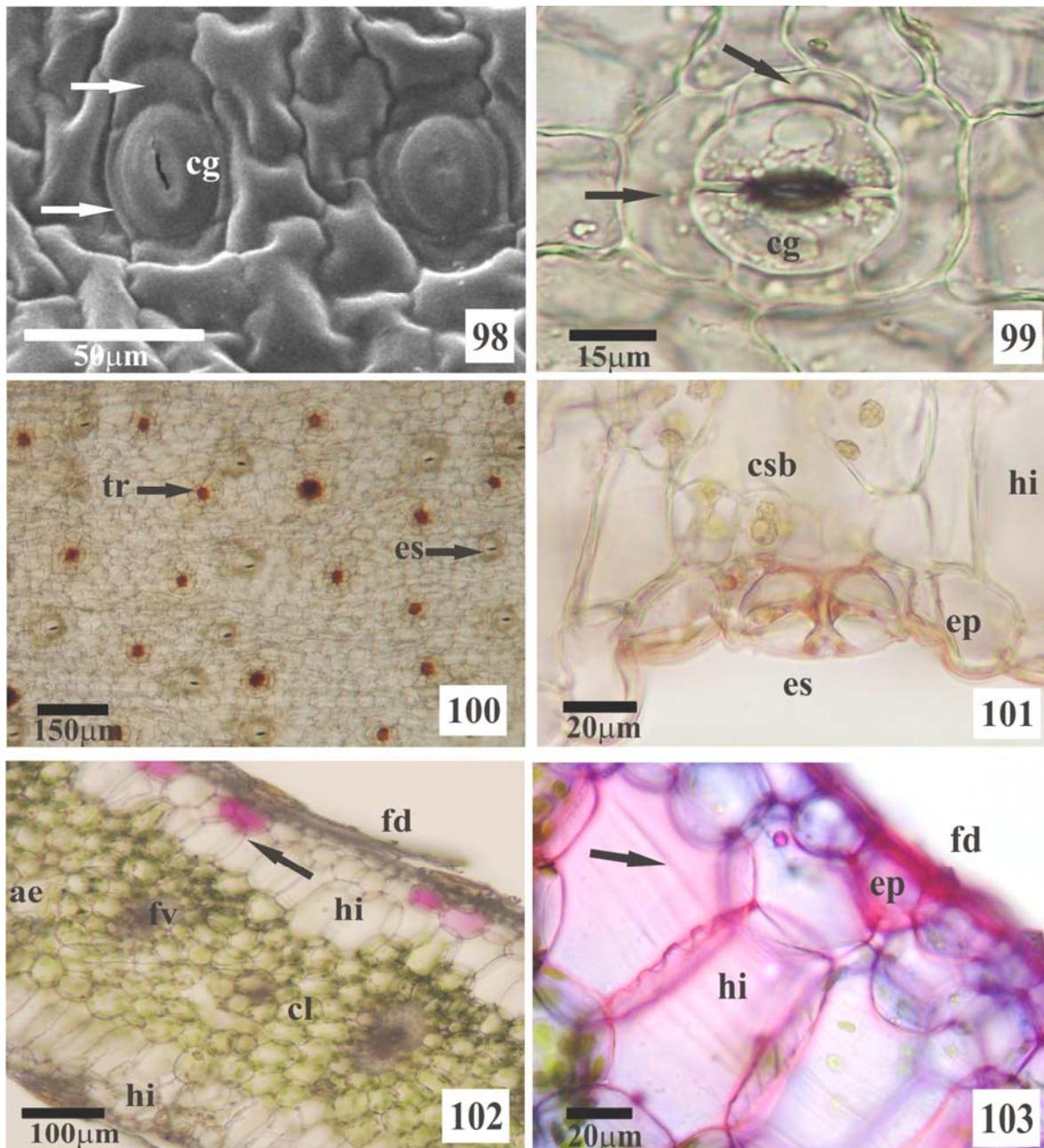
Legenda: bf- bainha foliar; lf- lâmina foliar.



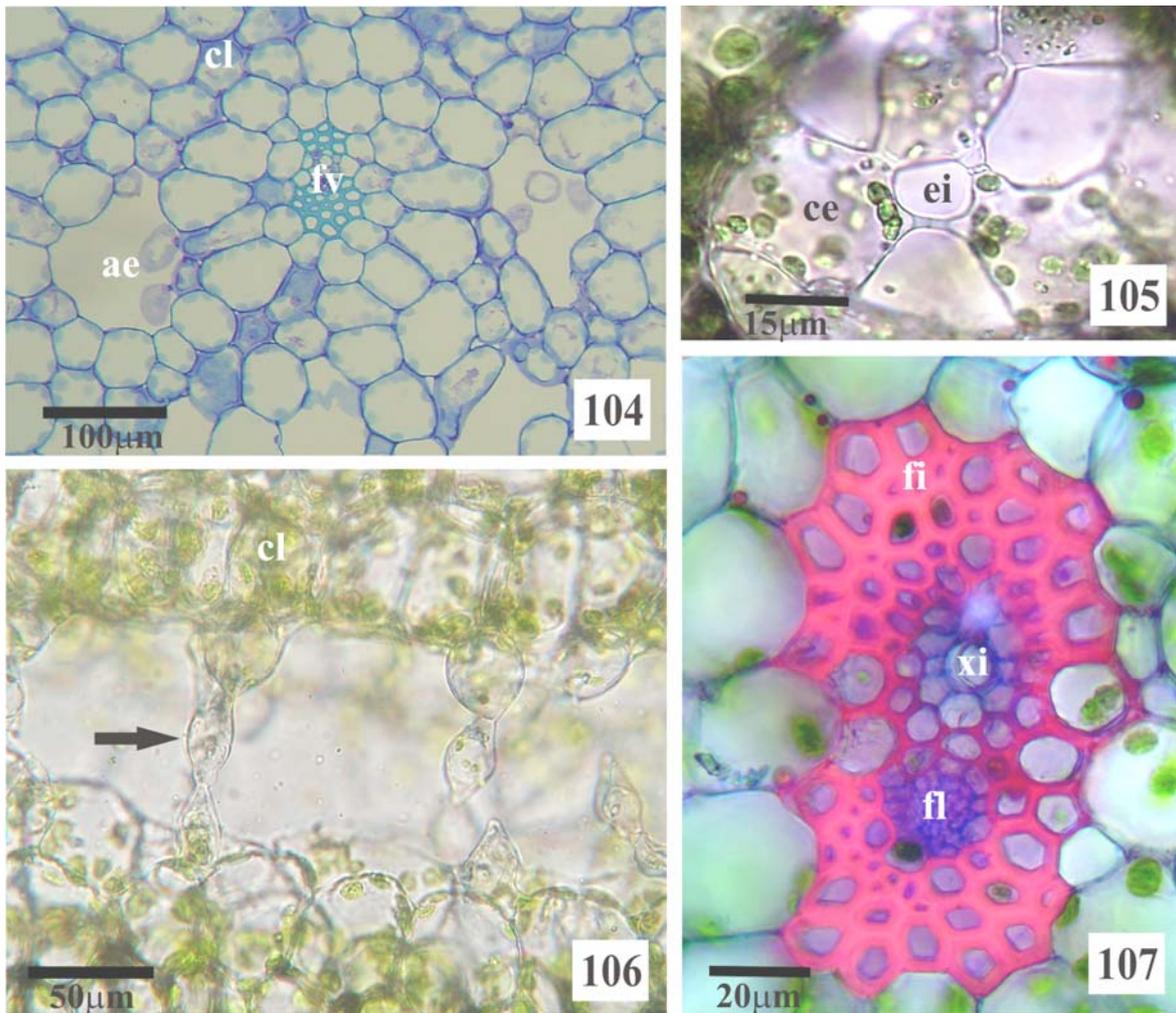
Figuras 89-93. Lâminas foliares de *Tillandsia gardneri* Lindley. **89-91.** Fotomicrografias de seções transversais. **89.** Aspecto geral. **90.** Detalhe de tecidos adaxiais. **91.** Detalhe de tecidos abaxiais. **92.** Fotomicrografia de vista frontal da superfície adaxial evidenciando células epidérmicas com paredes sinuosas e contendo corpos silicosos (seta). **93.** Eletromicrografia de vista frontal da face abaxial destacando os tricomas peltados. Legenda: ae- aerênquima; cl- clorênquima; ep- epiderme; es- estômato; fb- face abaxial; fd- face adaxial; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima; tr- tricoma



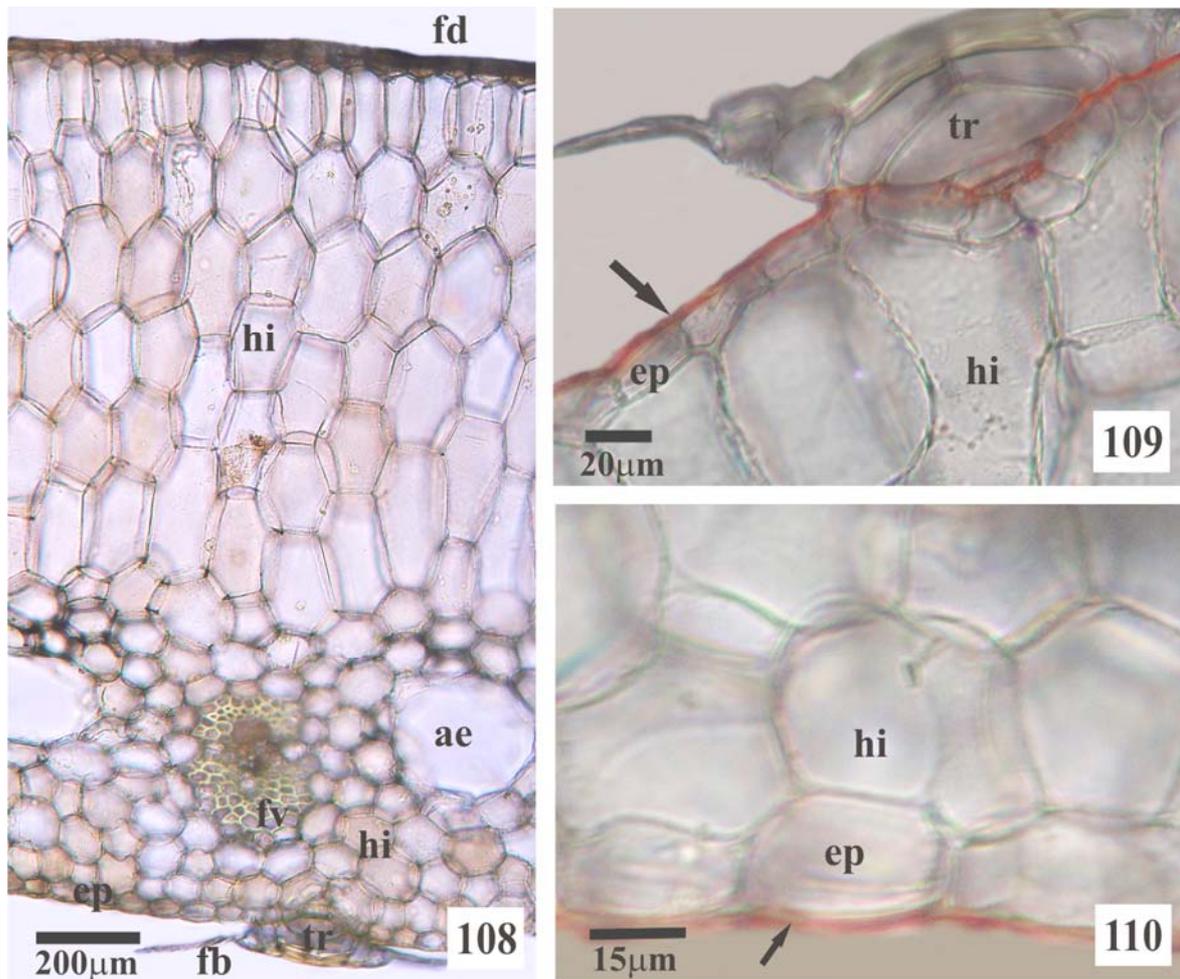
Figuras 94-97. Tricomas peltados de lâminas foliares de *Tillandsia gardneri* Lindley. **94-95.** Fotomicrografias. **94.** Secção transversal evidenciando localização entre células epidérmicas ordinárias e adjacente ao hidrênquima. **95.** Aspecto em vista frontal. **96-97.** Eletromicrografias de vistas frontais. **96.** Aspecto geral. **97.** Detalhe do disco central. Legenda: al- ala do tricoma; bs- base do tricoma; dc- disco central; ed- escudo; ep- epiderme; pd- pedúnculo.



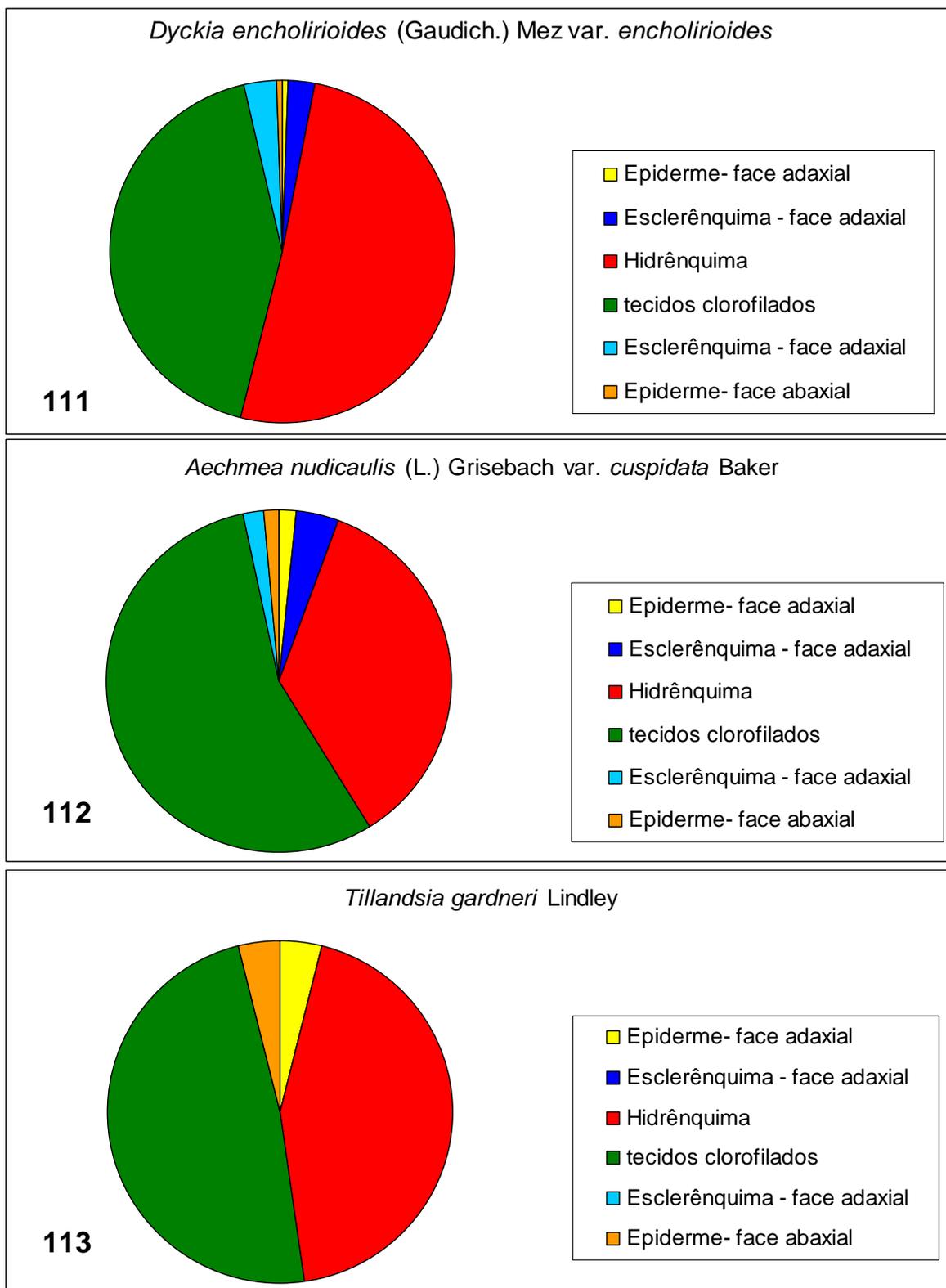
Figuras 98-103. Lâmina foliar de *Tillandsia gardneri* Lindley. **98-99.** Vistas frontais de superfície abaxial. Setas indicam células subsidiárias. **98.** Eletromicrografia. **99.** Fotomicrografia. **100.** Fotomicrografia de secção paradérmica de tecidos abaxiais. **101-103.** Fotomicrografias de secções transversais. **101.** Tecidos abaxiais, evidenciando área estomática em suave depressão da superfície epidérmica. **102.** Aspecto geral do mesofilo. Células do hidrênquima com antocianinas (seta). **103.** Detalhe de tecidos adaxiais, destacando as células do hidrênquima com espessamento espiralado (seta). Legenda: ae- aerênquima; cg- célula-guarda; cl- clorênquima; csb- câmara subestomática; ep- epiderme; es- estômato; fd- face adaxial; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima.



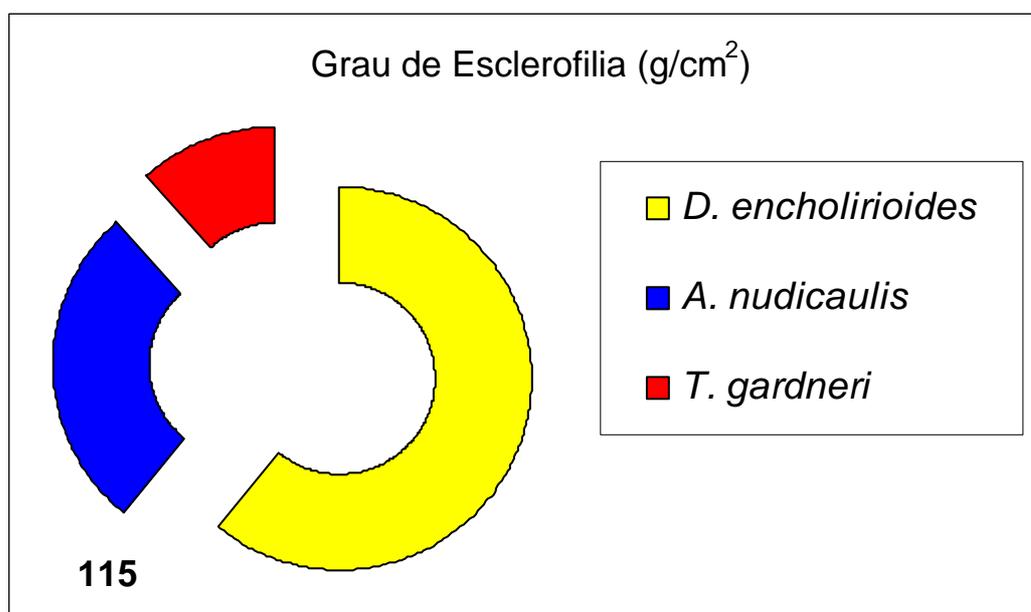
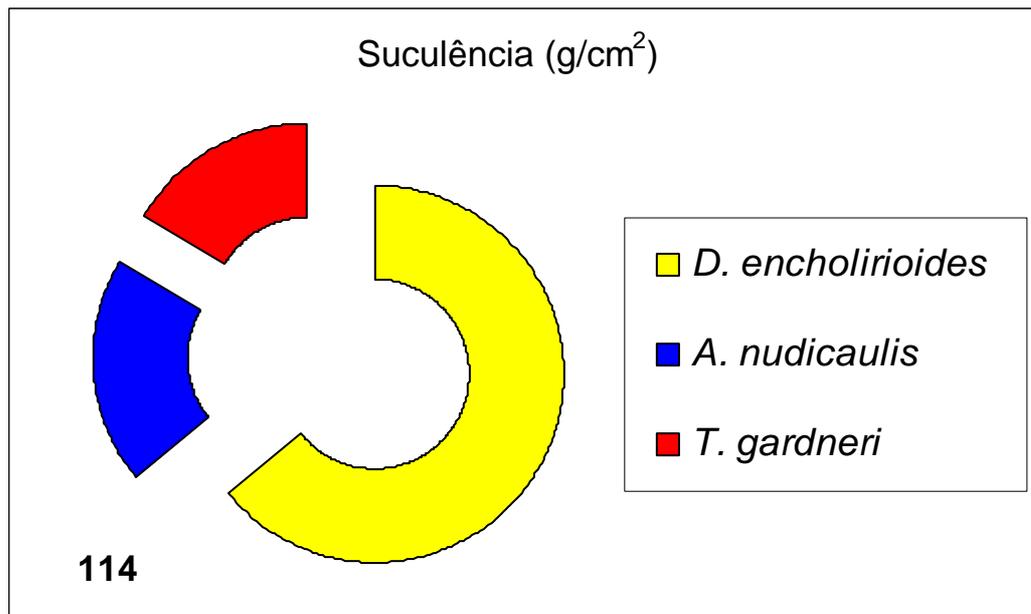
Figuras 104-107. Fotomicrografias de lâminas foliares de *Tillandsia gardneri* Lindley. **104.** Detalhe dos tecidos do mesófilo e de feixe vascular, em secção transversal **105.** Células do aerênquima em secção transversal. **106.** Células do aerênquima e clorênquima circundante, em secção longitudinal. Seta indica diafragma constituído por células estreladas. **107.** Feixe vascular circundado por esclerênquima e clorênquima, em secção transversal. Legenda: ae- aerênquima; ce- célula estrelada; cl- clorênquima; ei- espaço intracelular; fi- fibras; fl- floema; fv- feixe vascular; xi- xilema.



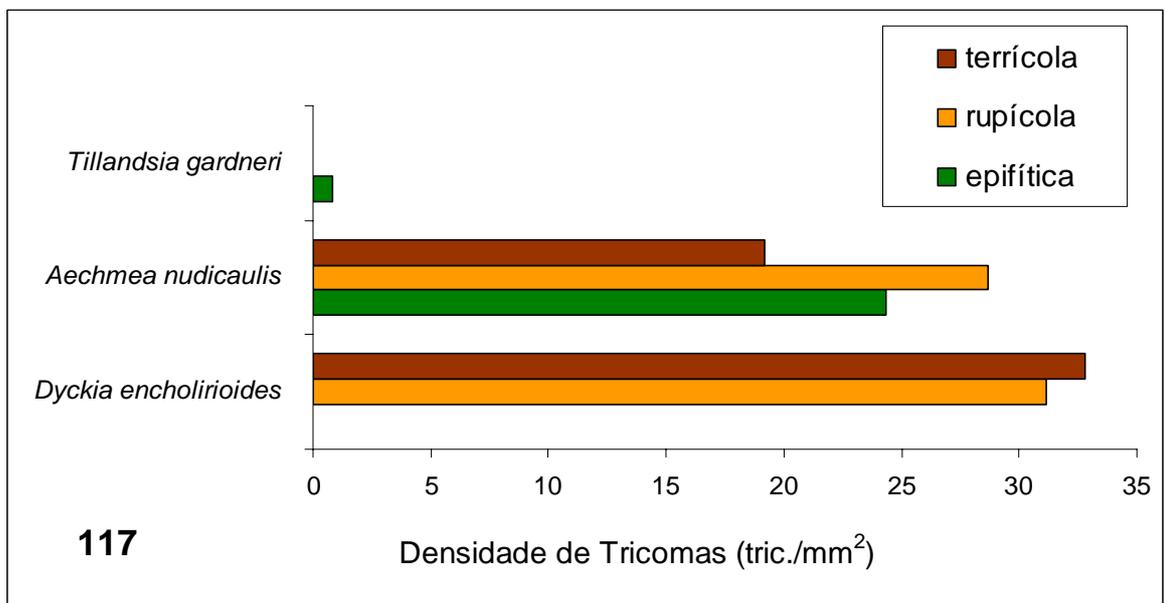
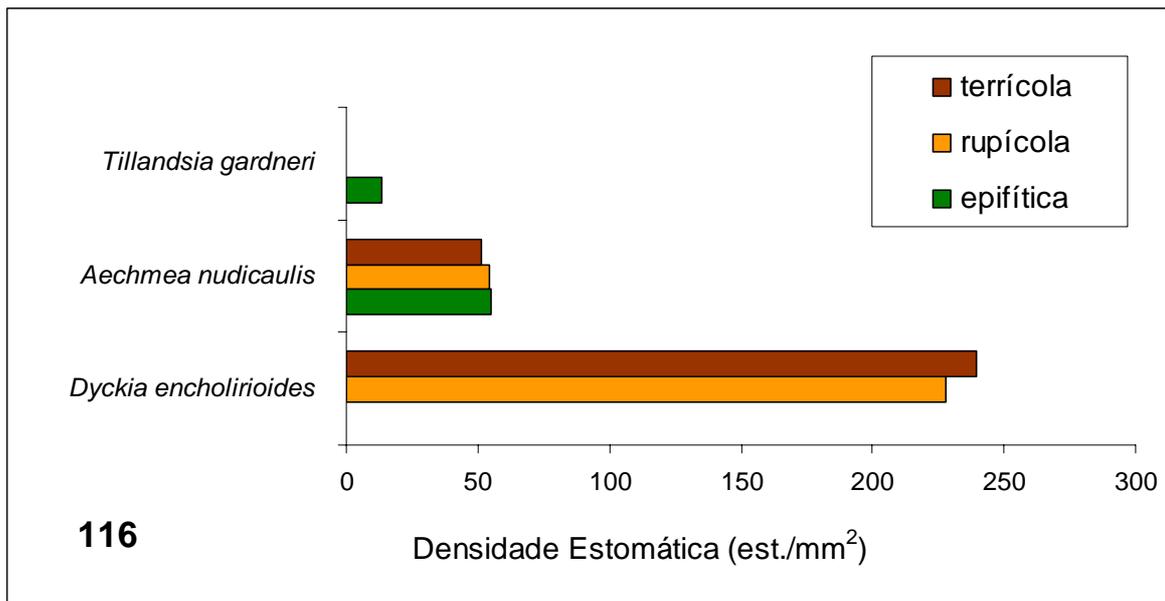
Figuras 108-110. Fotomicrografias de secções transversais de bainha foliar de *Tillandsia gardneri* Lindley. **108.** Vista geral. **109.** Detalhe de tecidos adaxiais. Seta indica membrana cuticular. **110.** Detalhe de tecidos abaxiais (seta indica membrana cuticular). Legenda: ae- aerênquima; ep- epiderme; fb- face abaxial; fd- face adaxial; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima; tr- tricoma.



Figuras 111-113. Gráficos da proporção de tecidos constituintes da lâmina foliar (considerando medidas de espessura) de três espécies de Bromeliaceae: *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides* (rupícola), *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker (epifítica) e *Tillandsia gardneri* Lindley (epifítica).



Figuras 114-115. Gráficos proporção de suculência e grau de esclerofilia da lâmina foliar de três espécies de Bromeliaceae: *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides* (rupícola), *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker (epífita) e *Tillandsia gardneri* Lindley (epífita).



Figuras 116-117. Gráficos com dados de estômatos e de tricomas da lâmina foliar de três espécies de Bromeliaceae: *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides*, *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker e *Tillandsia gardneri* Lindley.

TABELAS

Tabela 1. Dados quantitativos de folhas de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides* de duas formas de vida, rupícola e terrícola

	Rupícola	Terrícola
ÁREA FOLIAR (cm ²)	144 ± 22,74 ^a	111 ± 18,60 ^b
ÍNDICE FOLIAR (total)	29,93 ± 7,21 ^a	24,82 ± 2,48 ^b
Comprimento (cm)	60,39 ± 11,28 ^a	52,69 ± 7,77 ^b
Largura (cm)	2,05 ± 0,22 ^a	2,12 ± 0,20 ^a
SUCULÊNCIA (g/cm ²)	0,185 ± 0,041 ^a	0,190 ± 0,024 ^a
▪ Massa fresca máxima (g)	30,63 ± 5,57 ^a	25,49 ± 5,80 ^b
▪ Massa seca (g)	4,41 ± 0,73 ^a	4,20 ± 1,26 ^a
ESCLEROFILIA (g/cm ²)	0,031 ± 0,005 ^b	0,038 ± 0,011 ^a

Nota: n=15 para cada tratamento. Letras diferentes, comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 2. Espessuras da lâmina foliar e tecidos constituintes (sentido adaxial-abaxial) de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides* de duas formas de vida, rupícola e terrícola

	Rupícola	Terrícola
LÂMINA FOLIAR (µm)	2874,41 ± 123,16 ^b	3805,52 ± 356,21 ^a
Epiderme – face adaxial (µm)	19,71 ± 2,71 ^a	17,35 ± 2,01 ^b
membrana cuticular (µm)	7,14 ± 1,18 ^a	6,30 ± 1,05 ^b
célula epidérmica * (µm)	12,56 ± 2,13 ^a	11,04 ± 1,40 ^b
Esclerênquima – face adaxial (µm)	65,72 ± 8,87 ^b	79,19 ± 12,60 ^a
Hidrênquima adaxial (µm)	1467,32 ± 137,83 ^b	1939,91 ± 262,92 ^a
Tecidos Clorofilados (µm) (clorênquima e aerênquima)	1218,52 ± 53,05 ^b	1679,00 ± 156,25 ^a
Esclerênquima – face abaxial (µm)	87,54 ± 10,28 ^a	76,37 ± 12,45 ^b
Epiderme – face adaxial (µm)	15,58 ± 1,56 ^a	13,67 ± 1,73 ^b
membrana cuticular (µm)	5,75 ± 0,70 ^a	5,02 ± 1,05 ^b
célula epidérmica * (µm)	9,82 ± 1,36 ^a	8,65 ± 1,21 ^b

Nota: *lume+parede celular. n=30 para cada tratamento. Letras diferentes, comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 3. Densidade estomática, dimensões das células-guarda, densidade de tricomas e relação estômato/tricoma de *Dyckia encholirioides* (Gaudich.) Mez var. *encholirioides* de duas formas de vida, rupícola e terrícola

	Rupícola	Terrícola
DENSIDADE ESTOMÁTICA (n° de estômato/mm ²)	228,17 ± 23,40 ^b	239,33 ± 18,88 ^a
CÉLULAS-GUARDA		
Comprimento (µm)	21,55 ± 1,37 ^a	22,13 ± 1,76 ^a
Largura (µm)	10,67 ± 1,00 ^b	11,38 ± 0,87 ^a
DENSIDADE DE TRICOMAS (n° de tricomas/mm ²)	31,17 ± 5,36 ^a	32,83 ± 5,36 ^a
RELAÇÃO ESTÔMATO/TRICOMA	7,49 ± 1,27 ^a	7,44 ± 1,10 ^a

Nota: n=30 para cada tratamento. Letras diferentes, comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 4. Dados quantitativos de folhas de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker de três formas de vida, epifítica, rupícola e terrícola

	Epifítica	Rupícola	Terrícola
ÁREA FOLIAR (cm ²)	308,98 ± 44,75 ^b	399,38 ± 81,88 ^a	383,56 ± 110,39 ^a
ÍNDICE FOLIAR (total)	13,65 ± 1,77 ^a	13,43 ± 5,6 ^a	8,90 ± 1,85 ^b
Comprimento (cm)	56,87 ± 6,02 ^{ab}	62,81 ± 13,89 ^a	52,05 ± 10,28 ^b
Largura (cm)	4,20 ± 0,46 ^c	5,07 ± 1,18 ^b	5,91 ± 0,84 ^a
SUCULÊNCIA (g/cm ²)	0,056 ± 0,005 ^{ab}	0,068 ± 0,014 ^a	0,053 ± 0,005 ^b
Massa fresca máxima (g)	21,37 ± 3,32 ^b	32,29 ± 5,40 ^a	24,89 ± 6,72 ^b
Massa seca (g)	4,20 ± 0,77 ^b	5,97 ± 1,96 ^a	4,92 ± 1,90 ^{ab}
ESCLEROFILIA (g/cm ²)	0,014 ± 0,002 ^a	0,015 ± 0,004 ^a	0,013 ± 0,002 ^a

Nota: n=15 para cada tratamento. Letras diferentes, comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Tukey.

Tabela 5. Espessuras da lâmina foliar e tecidos constituintes (sentido adaxial-abaxial) de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker de três formas de vida, epifítica, rupícola e terrícola

	Epifítica	Rupícola	Terrícola
LÂMINA FOLIAR	711,31 ± 122,31 ^b	832,20 ± 103,11 ^a	839,23 ± 62,77 ^a
Epiderme – face adaxial (µm)	12,61 ± 2,14 ^b	15,76 ± 2,26 ^a	14,94 ± 2,73 ^a
membrana cuticular (µm)	4,37 ± 0,45 ^b	5,49 ± 0,61 ^a	4,07 ± 0,69 ^b
célula epidérmica * (µm)	8,24 ± 1,69 ^b	10,27 ± 1,71 ^a	10,87 ± 2,11 ^a
Esclerênquima – face adaxial (µm)	26,16 ± 4,15 ^a	22,32 ± 4,22 ^b	25,19 ± 5,43 ^a
Hidrênquima adaxial (µm)	254,27 ± 54,82 ^a	281,27 ± 57,62 ^a	277,79 ± 34,62 ^a
Tecidos Clorofilados (µm) (clorênquima e aerênquima)	394,64 ± 74,41 ^b	484,54 ± 78,48 ^a	491,22 ± 55,81 ^a
Esclerênquima – face abaxial (µm)	13,72 ± 4,17 ^b	16,26 ± 2,44 ^a	16,90 ± 3,26 ^a
Epiderme – face adaxial (µm)	9,92 ± 2,55 ^b	12,06 ± 2,65 ^a	13,14 ± 2,94 ^a
membrana cuticular (µm)	3,60 ± 0,74 ^b	4,25 ± 0,95 ^a	4,23 ± 0,93 ^a
célula epidérmica * (µm)	6,32 ± 1,81 ^b	7,81 ± 1,72 ^a	8,91 ± 2,01 ^a

Nota: *lume+parede celular. n=30 para cada tratamento. Letras diferentes, comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 6. Densidade estomática, dimensões das células-guarda, densidade de tricomas e relação estômato/tricoma de *Aechmea nudicaulis* (L.) Grisebach var. *cuspidata* Baker de três formas de vida, epifítica, rupícola e terrícola

	Epifítica	Rupícola	Terrícola
DENSIDADE ESTOMÁTICA (nº de estômato/mm ²)	54,83 ± 7,71 ^a	54,67 ± 12,86 ^a	51,33 ± 6,42 ^a
CÉLULAS-GUARDA			
Comprimento (µm)	30,16 ± 2,59 ^b	31,80 ± 2,42 ^a	29,97 ± 2,84 ^b
Largura (µm)	15,60 ± 2,02 ^a	14,72 ± 1,37 ^a	15,16 ± 1,54 ^a
DENSIDADE DE TRICOMAS (nº de tricomas/mm ²)	24,33 ± 5,37 ^b	28,67 ± 5,56 ^a	19,17 ± 4,37 ^c
RELAÇÃO ESTÔMATO/TRICOMA	2,37 ± 0,67 ^b	1,92 ± 0,42 ^c	2,79 ± 0,61 ^a

Nota: n=30 para cada tratamento. Letras diferentes, comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste t.

Tabela 7. Dados quantitativos de folhas de *Tillandsia gardneri* Lindley

Epífita	
ÁREA FOLIAR (cm ²)	16,63 ± 2,21
ÍNDICE FOLIAR	50,91± 18,70
Comprimento (cm)	20,53 ± 2,91
Largura (cm)	0,45 ± 0,14
SUCULÊNCIA (g/cm ²)	0,047 ± 0,008
Massa fresca máxima (g)	0,88 ± 0,14
Massa seca (g)	0,10 ± 0,02
ESCLEROFILIA (g/cm ²)	0,006 ± 0,001

Nota: n=15 para cada tratamento.

Tabela 8. Espessuras da lâmina foliar e tecidos constituintes (sentido adaxial-abaxial) de *Tillandsia gardneri* Lindley

Epífita	
LÂMINA FOLIAR	682,49 ± 80,75
Epiderme – face adaxial (µm)	26,46 ± 5,77
membrana cuticular (µm)	3,94 ± 0,88
célula epidérmica * (µm)	22,52 ± 4,89
Hidrênquima adaxial (µm)	110,46 ± 15,72
Tecidos Clorofilados (µm) (clorênquima e aerênquima)	330,94 ± 44,96
Hidrênquima abaxial (µm)	188,69 ± 43,45
Epiderme – face adaxial (µm)	26,02 ± 7,95
membrana cuticular (µm)	4,40 ± 0,73
célula epidérmica * (µm)	21,62 ± 3,61

Nota:*lume+parede celular. n=30 para cada tratamento..

Tabela 9. Densidade estomática, dimensões das células-guarda, densidade de tricomas e relação estômato/tricoma de *Tillandsia gardneri* Lindley

	Epífita
DENSIDADE ESTOMÁTICA (n° de estômato/mm ²)	13,40 ± 2,82
CÉLULAS-GUARDA	
Comprimento (µm)	35,06 ± 2,16
Largura (µm)	16,15 ± 1,02
DENSIDADE DE TRICOMAS (n° de tricomas/mm ²)	16,73 ± 1,96
RELAÇÃO ESTÔMATO/TRICOMA	0,80 ± 0,18

Nota: n=30 para cada tratamento.