

Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil¹

Suzana Lúcia Proença^{2,3} e Maria das Graças Sajo²

Recebido em 06/03/2003. Aceito em 17/09/2003

RESUMO – (Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil). O estudo da estrutura foliar de *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker, *A. distichantha* Lem., *A. ornata* Baker, *A. nudicaulis* (L.) Griseb., *A. pectinata* Baker, *A. coelestis* (K. Koch) E. Morren, *A. cylindrata* Lindm. e *A. gracilis* Lindm. mostrou que, em todas as espécies, as folhas são hipoestomáticas e revestidas por células epidérmicas de paredes sinuosas e portadoras de corpos silicosos. Apresentam também hipoderme mecânica e aquífera, escamas nas duas superfícies e canais de aeração, interrompidos por diafragmas de células braciiformes, no parênquima clorofiliano. A ocorrência restrita de algumas características permitiu elaborar uma chave de identificação para os representantes estudados. Tais características incluem a ocorrência de grupos de fibras extravasculares, de parênquima paliçádico adaxial, de extensão de bainha nos feixes vasculares de menor calibre, de obstrução nas câmaras subestomáticas, além de variação na espessura da hipoderme aquífera e no número de células que formam o pedículo das escamas.

Palavras-chave: estrutura foliar, *Aechmea*, Bromeliaceae

ABSTRACT – (Leaf anatomy of *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) of São Paulo State, Brazil). The leaf anatomy of *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker, *A. distichantha* Lem., *A. ornata* Baker, *A. nudicaulis* (L.) Griseb., *A. pectinata* Baker, *A. coelestis* (K. Koch) E. Morren, *A. cylindrata* Lindm. and *A. gracilis* Lindm. was studied. All the leaves are hypostomatic and they present: sinuous walls epidermal cells with silica bodies; aquiferous and mechanical hypodermis; scales on both adaxial and abaxial surfaces; and chlorenchyma with air canals filled with braciiform cells. The restricted occurrence of some features allowed us to elaborate a identification key for the studied species. Such characteristics include the presence of extravascular fibrous groups; adaxial palisade parenchyma; smaller vascular bundles with conspicuous extensions of the bundle sheath; occlusion in the substomatic chambers; variation in the thickness of the aquiferous hypodermis, and in the number of stalks cells of the scales.

Key words: leaf anatomy, *Aechmea*, Bromeliaceae

Introdução

Bromeliaceae é família com representantes predominantemente neotropicais, exceto por *Pitcairnia feliciana* do oeste africano. Inclui cerca de 54 gêneros e 2.700 espécies, distribuídas em três subfamílias bem definidas: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae (Luther & Sieff 1996; Smith & Downs 1974; 1977; 1979), e encontra-se amplamente distribuída no Brasil, principalmente, na Mata Atlântica (Reitz 1983). Reúne plantas herbáceas, geralmente epífitas, com folhas dispostas em rosetas e densamente imbricadas num eixo curto que termina em uma inflorescência, do tipo espiga ou panícula, e onde se observam brácteas de cores vistosas (Tomlinson 1969). A monofilia da família é confirmada por dados moleculares (Chase *et al.* 2000) e morfológicos

(Dahlgren *et al.* 1985; Gilmartin & Brown 1987; Varadarajan & Gilmartin 1988); todos os seus representantes apresentam escamas foliares peltadas e eretas, número basal de cromossomas $x = 25$ e estigmas conduplicados e espiralados (Gilmartin & Brown 1987; Brown & Gilmartin 1989).

A anatomia das Bromeliaceae vem sendo estudada com objetivos diversos. Tomlinson (1969), em revisão abrangente, caracterizou cada uma das três subfamílias com base, especialmente, na organização das escamas foliares, dos estômatos e do mesofilo. Alguns estudos apenas descrevem estruturas vegetativas, como os realizados por Krauss (1948; 1949a; b), Braga (1977), Schwartz (1986), Souza & Neves (1996) e Pita & Menezes (2002). Outros utilizam a morfo-anatomia para auxiliar no entendimento taxonômico de diferentes grupos da

¹ Parte da Dissertação de Mestrado da primeira Autora

² Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, UNESP, Av. 24A, 1515, Bela Vista, C. Postal 199, CEP 13506-900, Rio Claro, SP, Brasil; Bolsa CNPq

³ Autor para correspondência: suzanaproenca@hotmail.com

família, como os desenvolvidos por Robinson (1969), Varadarajan & Gilmartin (1988), Gilmartin *et al.* (1989) e Sajo *et al.* (1998). As folhas de Bromeliaceae também são amplamente estudadas do ponto de vista fisiológico (Benzing 1970; Coutinho 1970; Benzing & Dahle 1971; Benzing *et al.* 1976; Nyman *et al.* 1987; Medina 1990; Loeschen *et al.* 1993) e as escamas foliares têm sido investigadas com objetivos diversos (Benzing & Burt 1970; Benzing 1976; Benzing *et al.* 1978; Strehl 1983).

O gênero *Aechmea* Ruiz & Pav. pertencente à subfamília Bromelioideae, ocorre desde o México e Antilhas até o Uruguai e Norte da Argentina (Reitz 1983). Agrupa 172 espécies em oito subgêneros (Smith & Downs 1979), sendo que para o Estado de São Paulo são registradas 12 espécies, distribuídas em quatro subgêneros. Representa um grupo de difícil delimitação infra-genérica (Wendt 1993) e necessita de estudos taxonômicos abrangentes, que incluam a morfologia polínica e a anatomia foliar (Sousa & Wanderley 2000). Com o objetivo de apontar possíveis características estruturais que auxiliem na delimitação taxonômica do grupo, foi estudada a anatomia foliar de oito espécies de *Aechmea*, ocorrentes no Estado de São Paulo.

Material e métodos

Os espécimes encontram-se depositados nos herbários do Departamento de Botânica/UNESP - Câmpus de Botucatu (BOTU), do Instituto de Botânica de São Paulo (SP) e do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB), sob as seguintes especificações: Subgênero *Macrochordion* (De Vriese) Baker: *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker, C.J. Campos 01 (BOTU). Subgênero *Platyaechmea* (Baker) Baker: *Aechmea distichantha* Lem., G. Martinelli *et al.* 15852 (RB, SP). Subgênero *Pothuava* (Baker) Baker: *Aechmea ornata* Baker, G. Martinelli *et al.* 15785 (RB, SP); *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb., F.F.A. Aguiar s.n. (BOTU); *Aechmea pectinata* Baker, F.F.A. Aguiar s.n. (BOTU). Subgênero *Ortgiesia* (Regel) Mez: *Aechmea coelestis* (K. Koch) E. Morren, G. Martinelli *et al.* 15772 (RB, SP); *Aechmea cylindrata* Lindm., G. Martinelli *et al.* 15776 (RB, SP); *Aechmea gracilis* Lindm., G. Martinelli *et al.* 15775 (RB). Todos os exemplares são provenientes de ambientes mesofíticos e representam plantas epífitas, ciófilas ou semi-heliófilas.

Para a análise anatômica utilizou-se a quinta folha, retirada no sentido centro-periferia da roseta, que foi fixada em FAA 50 (Johansen 1940) e preservada em álcool etílico 50%. As folhas foram divididas em regiões

apical, mediana e basal, da lâmina e bainha foliar, e seccionadas nas porções marginal, intermediária e central. Os cortes transversais e longitudinais, obtidos à mão livre, foram submetidos à dupla coloração com Azul de Astra e Safranina (Bukatsch 1972) e montados em glicerina a 50%. A percentagem de parênquima aquífero, presente nas três regiões da lâmina foliar, foi estimada utilizando-se fotos de cortes transversais dos representantes estudados.

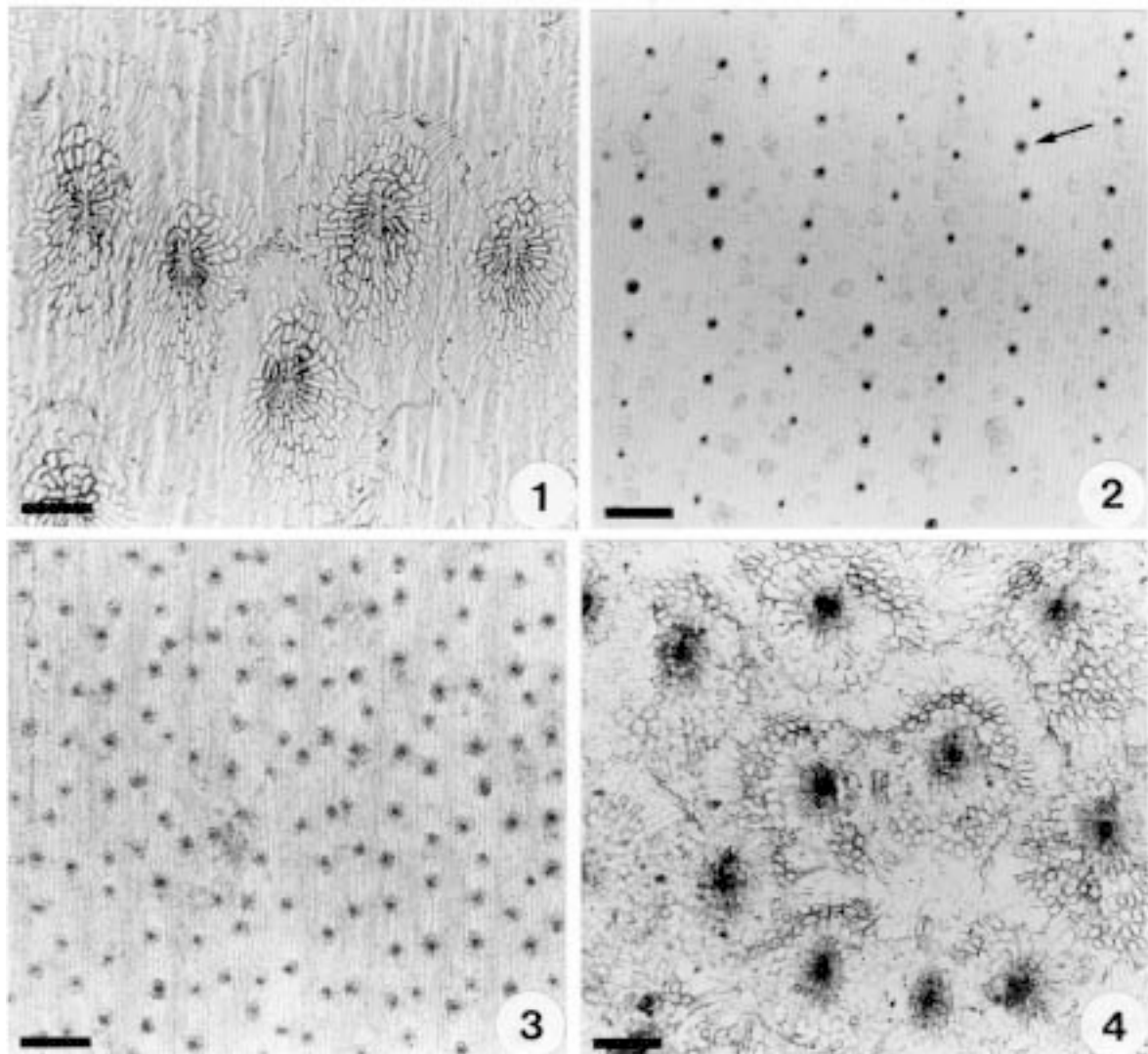
Para a análise da epiderme foi utilizado o método de dissociação de Ghouse *et al.* (1972), que consiste na fervura das amostras em solução de ácido nítrico a 50%, neutralizado com NaOH 1%; em seguida, as amostras foram lavadas em água destilada, coradas com Safranina e montadas em glicerina a 50%. Utilizou-se ainda a técnica de Franklin (1945), modificada por Berlyn & Miksche (1976), onde as porções foliares foram colocadas em tubos de ensaio com água oxigenada (30 volumes) e ácido acético glacial na proporção de 1:1 e mantidas em estufa a 60°C, por cerca de 18 horas. Após este período, as amostras foram lavadas em água corrente, separando-se as duas superfícies epidérmicas, que foram coradas com Safranina e montadas em glicerina a 50%. As fotos de vista frontal das escamas foram obtidas após a aplicação de esmalte incolor sobre a superfície foliar, sendo que a película formada foi destacada, obtendo-se com isso a impressão das escamas.

Cortes de material fresco, obtidos à mão livre, foram submetidos ao floroglucinol em meio ácido (Sass 1951), para confirmar a presença de lignina; ao Sudan IV (Gerlach 1984), para verificar a presença de cutina e outras substâncias lipídicas; ao óleo de cravo e cristais de fenol, para confirmar a presença de sílica, nas células da epiderme (Johansen 1940). Para a documentação dos resultados utilizou-se fotomicroscópio Zeiss MC-80 e Leica DM LB com projeção da escala micrométrica.

Resultados

Todas as folhas estudadas apresentam, nas duas superfícies, escamas (Fig. 1, 4, 12-15) distribuídas ao acaso na região da bainha (Fig. 3, 4) e em sulcos longitudinais nas outras regiões (Fig. 2, 5); tais estruturas são mais frequentes na superfície adaxial. Os estômatos encontram-se restritos à superfície abaxial, sendo mais numerosos na região da lâmina foliar (Fig. 5) do que na bainha (Fig. 6).

Em vista frontal, a epiderme apresenta células de paredes sinuosas e portadoras de corpos silicosos



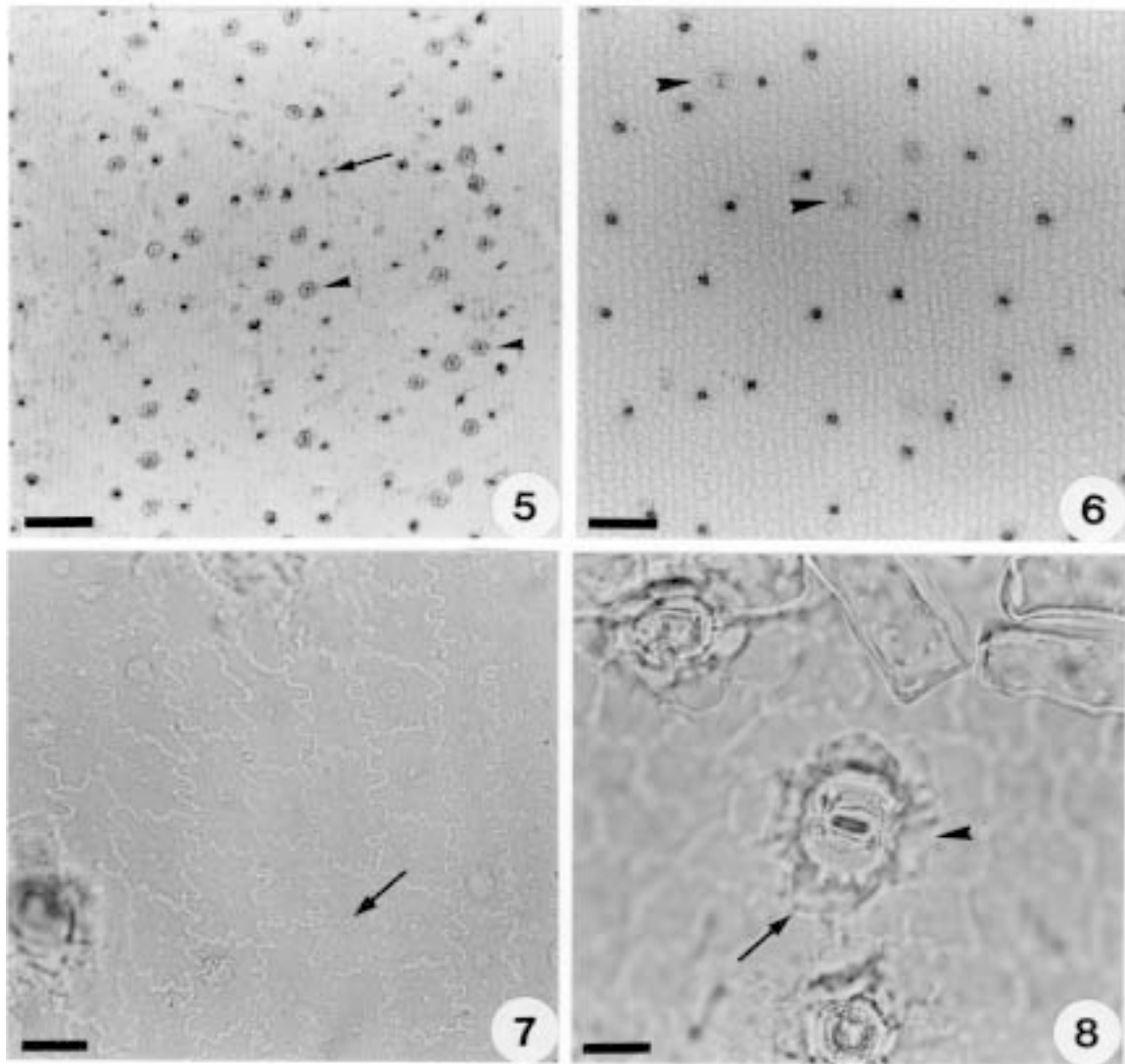
Figuras 1-4. Vista frontal da superfície adaxial de folhas. 1. *Aechmea cylindrata* (região mediana-central): detalhe das escamas (impressão). 2-3. *Aechmea pectinata*. 2. Região mediana-central, mostrando as marcas de inserção das escamas, que são distribuídas em fileiras longitudinais (seta). 3. Região central da bainha, mostrando as marcas de inserção das escamas, que são distribuídas ao acaso. 4. *Aechmea distichantha* (região central da bainha): detalhe das escamas (impressão). Barras: 1 e 4 = 100 μ m; 2 e 3 = 200 μ m.

(Fig. 7). Embora as células subsidiárias laterais e polares não sejam facilmente visíveis, por localizarem-se em nível inferior ao das demais células da epiderme, elas não apresentam paredes sinuosas (Fig. 8).

Observa-se em corte transversal que as duas superfícies da folha são sempre unisseriadas e formadas por células de lúmen reduzido, cujas paredes anticlinais e periclinais internas são muito espessadas e lignificadas (Fig. 9). A superfície abaxial é semelhante à adaxial, diferindo apenas na presença de estômatos, que se situam em depressões (Fig. 10, 17). As células-guarda dos estômatos, localizadas em nível inferior ao das demais células da epiderme, têm paredes internas e externas fortemente espessadas, o que torna seu

lúmen muito estreito (Fig. 10). Na região externa das células-guarda nota-se uma saliência em forma de crista, formada pela cutícula, que se projeta sobre a abertura do poro estomático (Fig. 10). Lateralmente e em nível inferior ao das células-guarda observam-se duas células subsidiárias laterais com paredes delgadas (Fig. 10). Embora as células-guarda e as células subsidiárias laterais sejam destituídas de corpos silicosos, observa-se, em corte longitudinal, a presença destas estruturas nas células subsidiárias polares (Fig. 11). A cutícula é relativamente delgada em ambas as superfícies da folha.

As escamas estão inseridas na epiderme pelas células do pedículo, que possuem paredes delgadas e variam de quadrangular a retangular, sendo que a célula



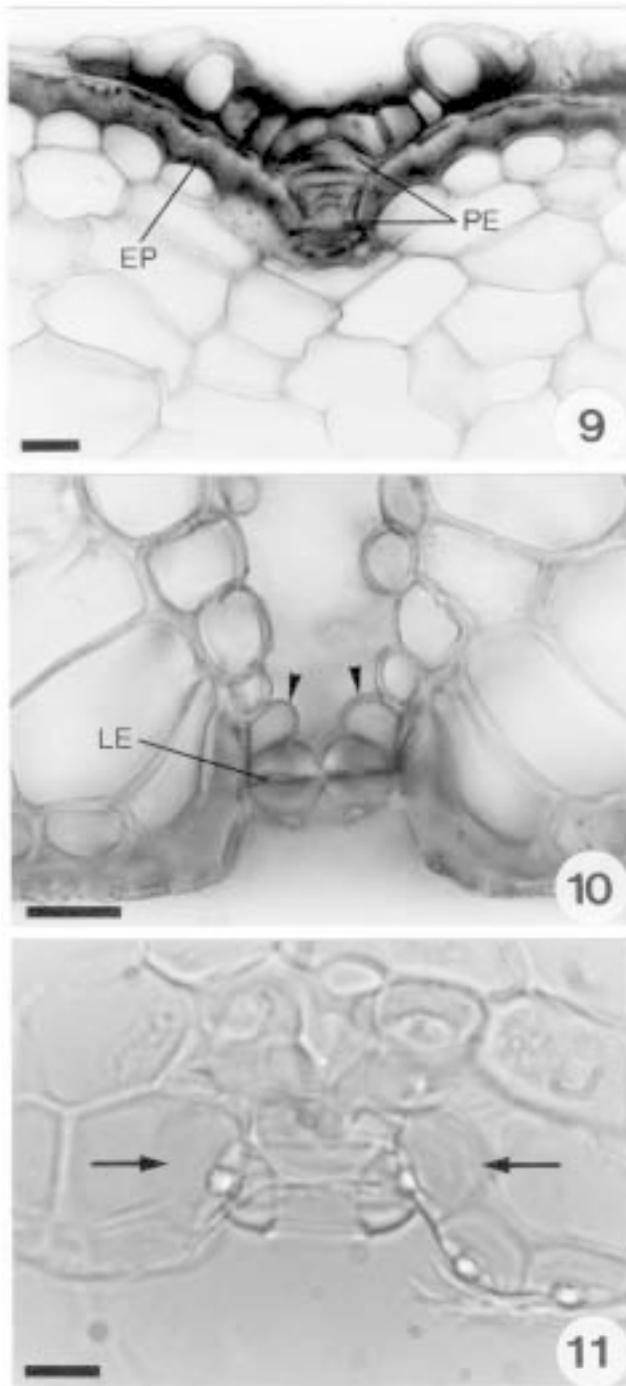
Figuras 5-8. Vista frontal da superfície abaxial de folhas de *Aechmea pectinata*. 5. Região mediana-central, mostrando marcas de inserção das escamas (setas) e estômatos (pontas de seta) distribuídos em sulcos longitudinais. 6. Região central da bainha, mostrando marcas de inserção das escamas, que se distribuem aleatoriamente e a presença de poucos estômatos (pontas de seta). 7. Região central da bainha, mostrando células epidérmicas com paredes sinuosas e portadoras de corpos silicosos (seta). 8. Estômato tetracítico, visto em posição interna (adjacente ao mesofilo), evidenciando as paredes lisas das células subsidiárias laterais (seta) e polares (ponta de seta). Barras: 5 e 6 = 200 μ m; 7 e 8 = 20 μ m.

superior apresenta forma quase obcônica e maior dimensão (Fig. 9, 12-15). O número de células que compõem o pedículo varia entre as espécies (Fig. 9, 12-15) e as regiões foliares consideradas (Tab. 1).

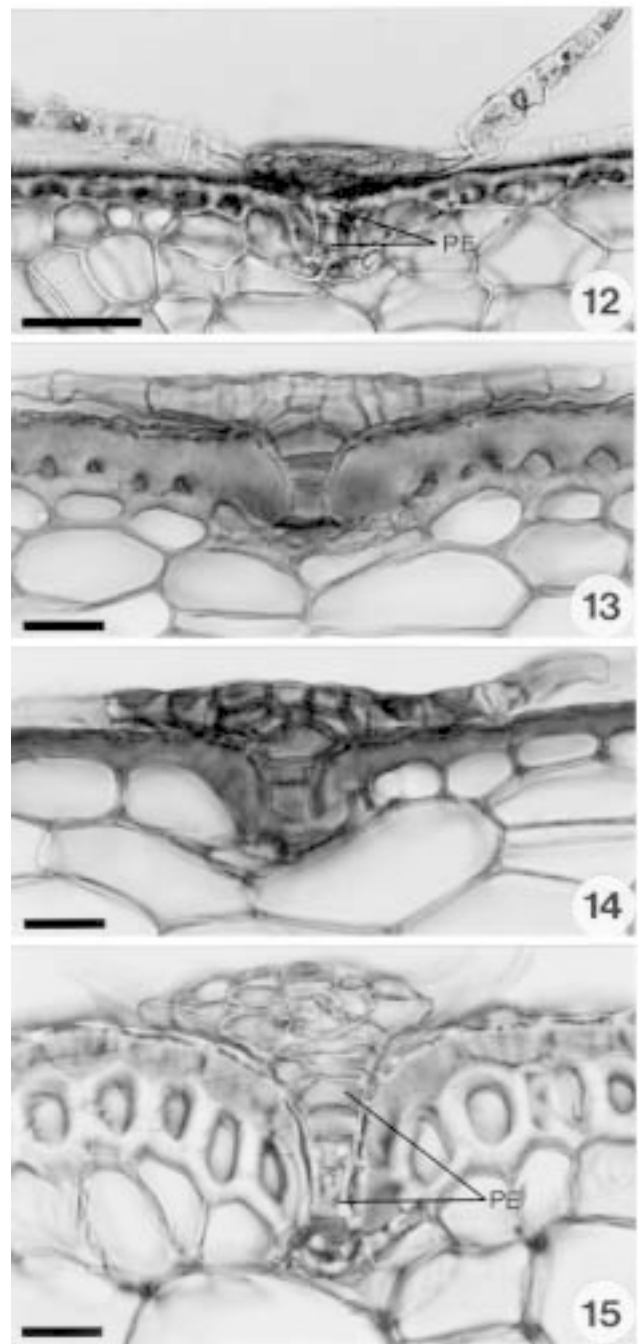
Internamente às duas superfícies foliares observa-se, para a região da lâmina de todos os representantes estudados, uma camada de células de formato variado, cujas paredes podem se apresentar pouco ou muito espessadas, esclerificadas e pontoadas (Fig. 16, 17). Na face abaxial das folhas de *A. coelestis*, *A. cylindrata*, *A. gracilis* e *A. ornata* algumas das células desse tecido são modificadas e aparecem

obstruindo as câmaras subestomáticas (Fig. 17; Tab. 2).

Adjacente ao tecido esclerificado da região adaxial observa-se, em todas as folhas estudadas, um parênquima aquífero, portador de células aclorofiladas de paredes celulósicas, cuja espessura varia numa mesma folha (Fig. 20-21, 23, 26). Na região apical, ele é formado por duas a quatro camadas de células arredondadas ou elípticas e ocupa 25-40% do mesofilo (Fig. 18-19); nas regiões mediana e basal, suas células são isodiamétricas ou desenvolvidas anticlinalmente e o tecido corresponde a 25-70% do mesofilo, dependendo da espécie considerada (Tab. 1). Já na



Figuras 9-10. Cortes transversais de folhas. 9. *Aechmea nudicaulis* (região central da bainha): superfície adaxial, mostrando escama e células com paredes espessadas e lignificadas. 10. *Aechmea distichantha* (região basal-central): superfície abaxial, evidenciando estômato em depressão, cujas células-guarda apresentam paredes internas e externas fortemente espessadas e projeções de cutícula em forma de crista. Notar as células subsidiárias laterais com paredes delgadas (pontas de seta). Figura 11. Corte longitudinal das folhas de *Aechmea coelestis* (região mediana-intermediária): superfície abaxial, mostrando corpos silicosos nas células subsidiárias polares (seta) e nas demais células da epiderme. LE = lúmen estreito; EP = epiderme; PE = pedículo da escama. Barras: 9 = 20 μ m; 10 = 20 μ m; 11 = 10 μ m.



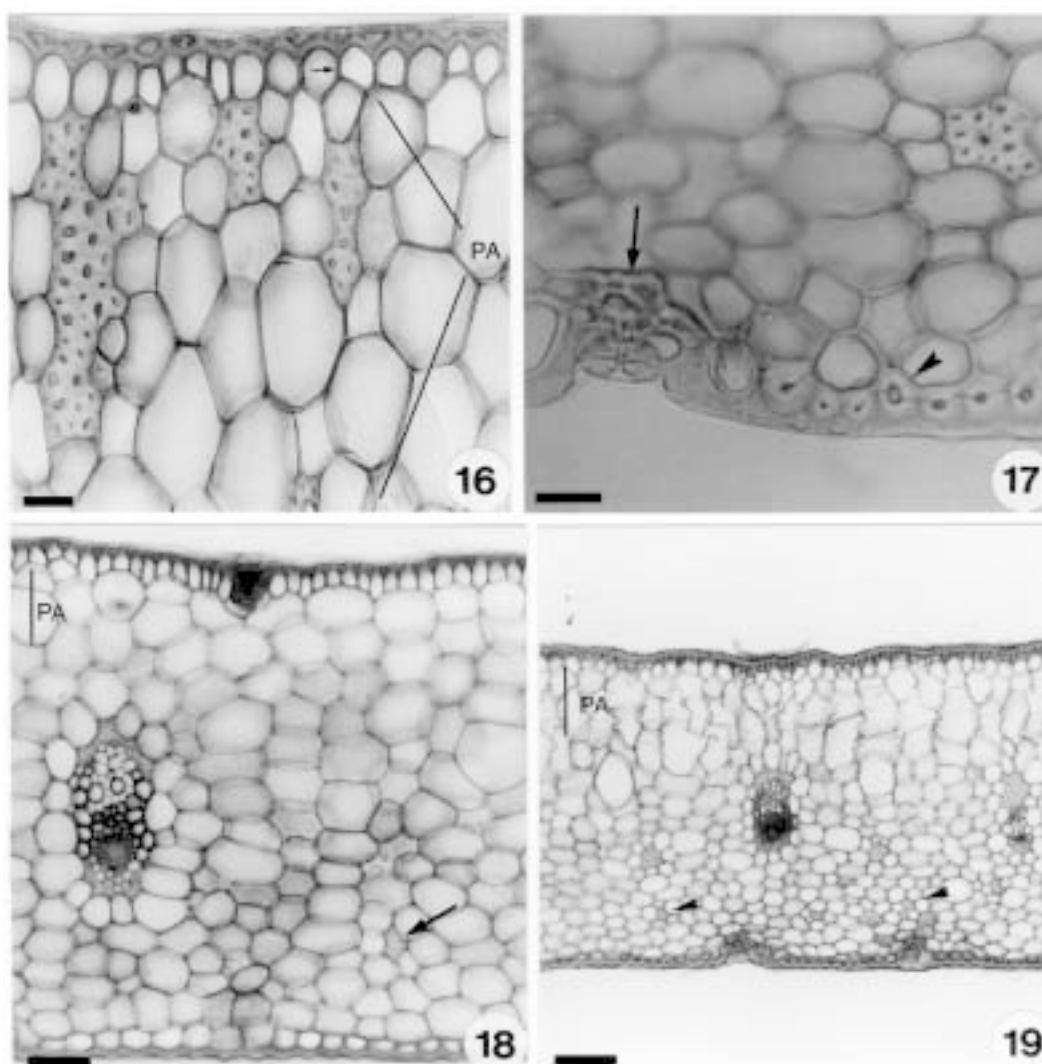
Figuras 12-15. Cortes transversais de folhas (região da bainha), mostrando escamas em detalhe, na superfície adaxial. 12. *Aechmea bromeliifolia*. 13. *Aechmea gracilis*. 14. *Aechmea distichantha*. 15. *Aechmea pectinata*. PE: pedículo da escama. Barras: 12 = 60 μ m; 13-15 = 20 μ m.

bainha as células são arredondadas ou elípticas, e preenchem 20-40% da espessura do órgão (Fig. 24-25).

O parênquima aquífero é particularmente desenvolvido em *A. gracilis* e *A. distichantha*, onde ocupa 50% do mesofilo na região mediana (Fig. 20) e 60-70% na região basal (Fig. 21; Tab. 1), e em *A. cylindrata* (Fig. 22) e *A. nudicaulis* (Fig. 23) cuja

Tabela 1. Variação na estrutura das escamas e na espessura do parênquima aquífero de espécies de *Aechmea* (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo.

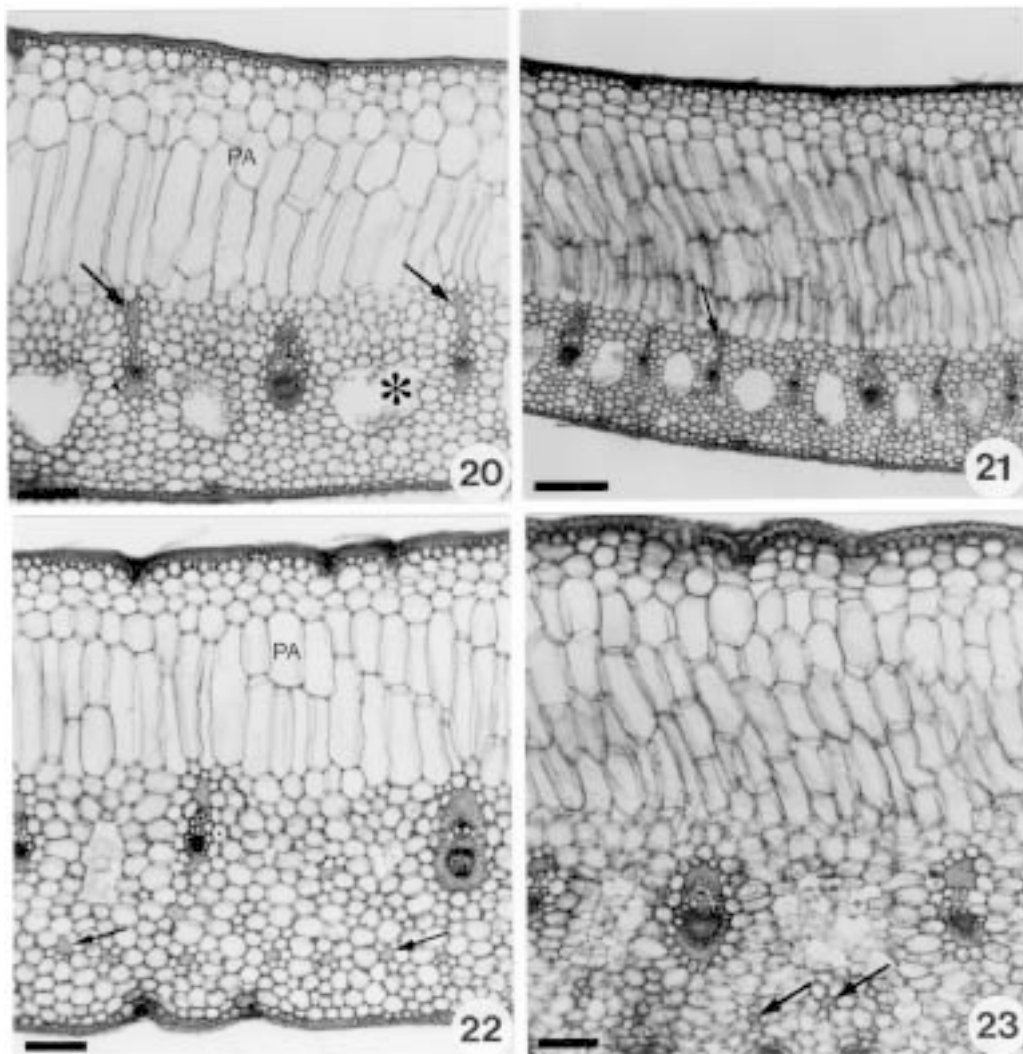
Subgênero	Espécies	Número de células do pedículo das escamas		% de parênquima aquífero na lâmina foliar		
		Lâmina foliar	Bainha foliar	Região apical	Região mediana	Região basal
<i>Ortgiesia</i>	<i>A. coelestis</i>	4	4	25	25	30-40
	<i>A. cylindrata</i>	3	3-4	25	25	50
	<i>A. gracilis</i>	3	3	30-40	50	60-70
<i>Pothuava</i>	<i>A. nudicaulis</i>	4	5	25	30-40	50
	<i>A. pectinata</i>	3	4	25	25	30-40
	<i>A. ornata</i>	3	4-5	25	25	30-40
<i>Macrochordion</i>	<i>A. bromeliifolia</i>	2	2	25	25	30-40
<i>Platyaechmea</i>	<i>A. distichantha</i>	3	3	25	50	60-70



Figuras 16-19. Cortes transversais de folhas. 16. *Aechmea ornata* (região apical-marginal): células da hipoderme adaxial com paredes pouco espessadas (seta) e grupos de fibras imersos no parênquima aquífero. 17. *Aechmea cylindrata* (região mediana-central): células da hipoderme abaxial com paredes muito espessadas e pontoadas (ponta de seta), e estômato abaixo do nível das demais células da epiderme; notar células modificadas da hipoderme (seta) obstruindo a câmara subestomática. 18-19. Região apical-central. 18. *Aechmea coelestis*, com parênquima aquífero pouco desenvolvido, grupo de fibras (seta) imerso no parênquima clorofiliano e ausência de canais de aeração. 19. *Aechmea gracilis*, mostrando parênquima aquífero, grupos de fibras extravasculares (pontas de seta) imersos no parênquima clorofiliano e ausência de canais de aeração. PA = parênquima aquífero. Barras: 16 e 17 = 20 μ m; 18 = 50 μ m; 19 = 100 μ m.

Tabela 2. Características observadas para as espécies de *Aechmea* (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo.

Subgêneros	Espécies	Grupos de fibras extravasculares		Parênquima paliçádico	Obstrução da câmara subestomática	Extensão de bainha dos feixes pronunciada
		Face adaxial	Face abaxial			
<i>Ortgiesia</i>	<i>A. coelestis</i>	-	+	-	+	-
	<i>A. cylindrata</i>	-	+	-	+	-
	<i>A. gracilis</i>	-	+	-	+	-
<i>Pothuava</i>	<i>A. nudicaulis</i>	-	+	+	-	-
	<i>A. pectinata</i>	-	+	-	-	-
	<i>A. ornata</i>	+	+	-	+	+
<i>Macrochordion</i>	<i>A. bromeliifolia</i>	+	+	+	-	-
<i>Platyaechmea</i>	<i>A. distichantha</i>	-	-	-	-	+



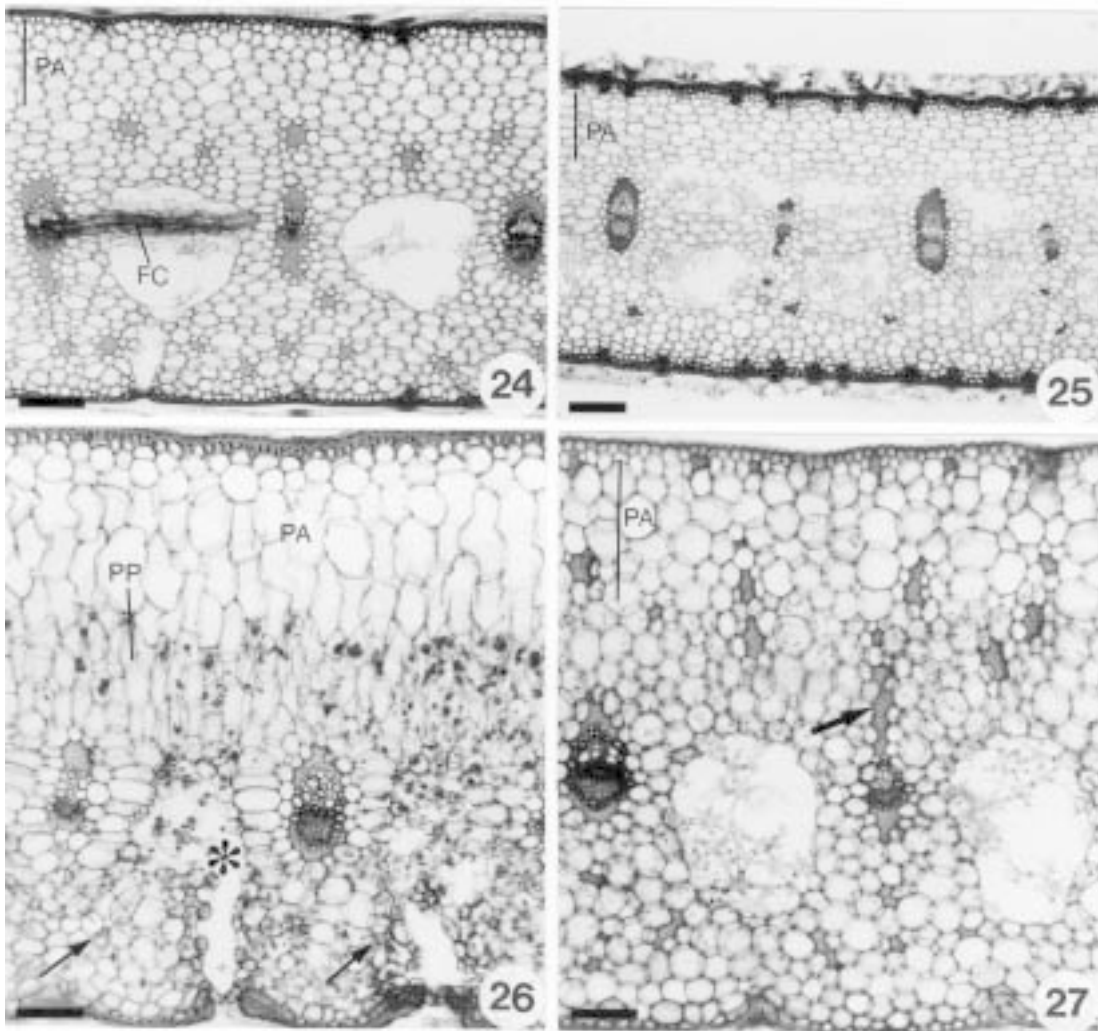
Figuras 20-23. Cortes transversais de folhas, mostrando o aspecto geral do mesofilo. 20-21. *Aechmea distichantha*. 20. Região mediana-central, mostrando parênquima aquífero bem desenvolvido, canais de aeração (asterisco) e feixes vasculares de menor calibre com extensão de bainha pronunciada (setas); notar a ausência de grupos de fibras extravasculares. 21. Região basal-central, com parênquima aquífero muito desenvolvido, canais de aeração e feixes vasculares de menor calibre com extensão de bainha pronunciada (seta). 22-23. Região basal-central. 22. *Aechmea cylindrata*, com parênquima aquífero desenvolvido; as setas indicam grupos de fibras. 23. *Aechmea nudicaulis*, com parênquima aquífero desenvolvido; as setas indicam grupos de fibras. PA = parênquima aquífero. Barras: 20 = 200µm; 21-23 = 100µm.

região basal é preenchida por 50% desse tecido. Nas demais espécies, o parênquima aquífero é pouco desenvolvido, correspondendo a 25-40% do mesofilo, em todas as regiões da lâmina (Tab. 1).

O parênquima clorofiliano ocupa a região centro-abaxial do mesofilo e é formado por células mais ou menos isodiamétricas (Fig. 18-27). Com exceção do ápice foliar observa-se, nesse tecido e em toda a extensão das lâminas estudadas, a presença de canais de aeração contínuos às câmaras subestomáticas e, ocasionalmente, interrompidos por diafragmas de células braciiformes (Fig. 20-28). Na região apical da lâmina, o mesofilo é mais compacto e não ocorrem

canais de aeração (Fig. 18-19). O parênquima clorofiliano das folhas de *A. bromeliifolia* e *A. nudicaulis* apresentam três a quatro camadas de células em paliçada na face adaxial das regiões mediana e apical (Fig. 26; Tab. 2).

Os feixes vasculares são colaterais e dispostos em uma única série (Fig. 19-27), sendo que os de maior calibre são envolvidos por bainha de células com paredes espessadas e pontoadas que, em geral, também aparecem entre o xilema e floema (Fig. 29). Nos feixes menores, as células esclerificadas ocorrem apenas como extensões de bainha, que se estendem de forma pronunciada, em direção à

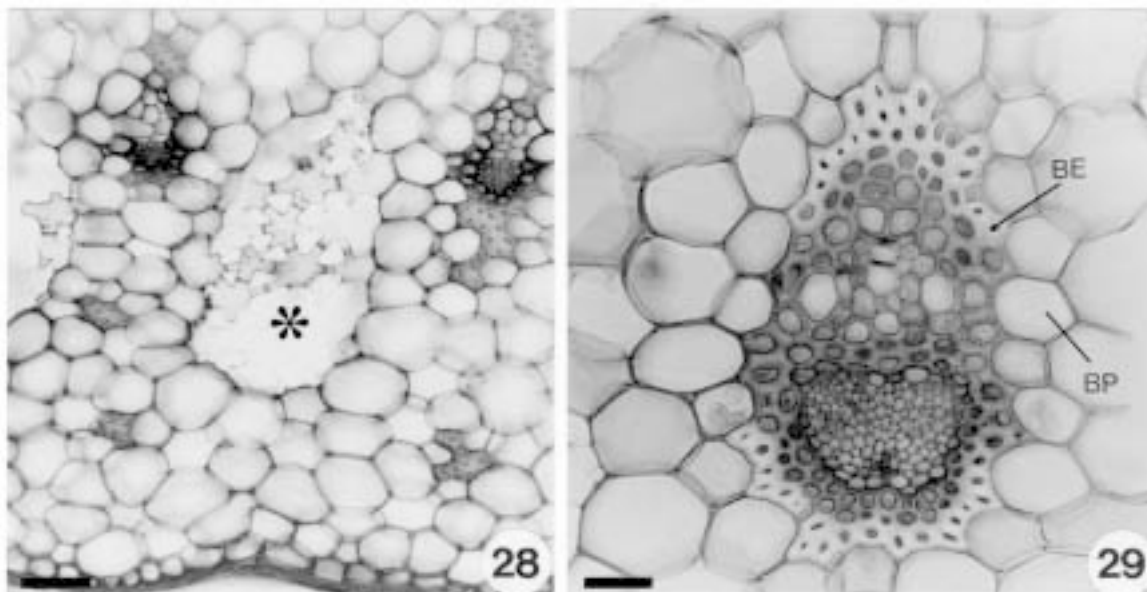


Figuras 24-27. Cortes transversais de folhas, mostrando o aspecto geral do mesofilo. 24-25. Região central da bainha. 24. *Aechmea bromeliifolia*, mostrando parênquima aquífero, grupos de fibras extravasculares dispersos no parênquima clorofiliano, canal de aeração contínuo à câmara subestomática e feixe comissural. 25. *Aechmea pectinata*, mostrando parênquima aquífero e grupos de fibras extravasculares dispersos no parênquima clorofiliano. 26. *Aechmea nudicaulis* (região mediana-central): evidenciando parênquima aquífero, parênquima paliçádico, canais de aeração contínuos às câmaras subestomáticas (asterisco) e grupos de fibras extravasculares (setas). 27. *Aechmea ornata* (região basal-central), mostrando feixe vascular de menor calibre com extensão de bainha pronunciada (seta) e grupos de fibras extravasculares imersos nos parênquimas aquífero e clorofiliano. FC = feixe comissural; PA = parênquima aquífero; PP = parênquima paliçádico. Barras: 24 e 25 = 200µm; 26 e 27 = 100µm.

superfície adaxial, nas folhas de *A. distichantha* e *A. ornata* (Fig. 20-21, 27; Tab. 2). Envolvendo as células esclerificadas da bainha, observa-se uma camada de células parenquimáticas, menores que as células do parênquima clorofiliano (Fig. 29). Feixes comissurais interligam os feixes vasculares longitudinais (Fig. 24).

Grupos de fibras, não associados aos feixes vasculares, são comuns às espécies estudadas (Tab. 2),

com exceção de *A. distichantha* (Fig. 20-21). Em *A. coelestis* (Fig. 18), *A. gracilis* (Fig. 19), *A. cylindrata* (Fig. 22), *A. pectinata* (Fig. 25) e *A. nudicaulis* (Fig. 26), os grupos de fibras aparecem na região abaxial do parênquima clorofiliano (em posição nivelada ou abaixo dos feixes vasculares). Em *A. bromeliifolia*, esses grupos aparecem dispersos por todo o parênquima clorofiliano (Fig. 24), enquanto que, em *A. ornata*, eles ocorrem também no parênquima aquífero (Fig. 16, 27).



Figuras 28-29. Cortes transversais de folhas de *Aechmea ornata*. 28. Região basal-intermediária: detalhe de um canal de aeração, interrompido por diafragmas de células braciformes (asterisco). 29. Detalhe de feixe vascular. BE: bainha esclerenquimática; BP: bainha parenquimática. Barras: 28 e 29 = 50µm.

Discussão

Em todas as folhas estudadas é comum a ocorrência de caracteres descritos como freqüentes para Bromeliaceae, por Tomlinson (1969), tais como: escamas peltadas nas duas superfícies, células epidérmicas portadoras de corpos silicosos, estômatos restritos à superfície abaxial e hipoderme diferenciada em tecido mecânico e armazenador de água. De acordo com Tomlinson (1969), as escamas foliares das Bromeliaceae são constituídas por um pedículo unisseriado imerso na epiderme e por uma expansão distal em forma de escudo, que se conecta ao pedículo pelas células do disco central. Segundo o mesmo autor, freqüentemente, a estrutura da escama varia numa mesma folha, especialmente quanto ao número de células que constituem o pedículo. Essa variação também foi observada para as folhas de *A. cylindrata*, *A. nudicaulis*, *A. pectinata* e *A. ornata* (Tab. 1).

Conforme aqui demonstrado, as escamas das regiões mediana e apical se distribuem em fileiras longitudinais, nas duas superfícies, mas na da bainha essa distribuição é aleatória. Uma vez que distribuição aleatória das escamas caracteriza os representantes da subfamília Tillandsioideae, considerada derivada dentro do grupo (Benzing *et al.* 1985), Strehl (1983), sugere que tricomas em fileiras seja caráter plesiomórfico para a família.

Com relação à densidade de escamas, pode-se dizer que ela é visivelmente maior na superfície adaxial da bainha do que nas demais regiões da folha. Como todos os representantes aqui estudados apresentam bainha foliar alargada, o que propicia o acúmulo de água na base da roseta, certamente, a maior densidade de escamas nesta região está relacionada com a função de absorção da água, que é armazenada ao longo da folha no parênquima aquífero. Além disso, a predominância de estômatos na região mediana da

lâmina, sugere compartimentação foliar já descrita para outras Bromeliaceae (Souza & Neves 1994) onde a bainha seria o sítio de absorção e a região mediana, o de síntese.

As escamas foliares das Bromeliaceae têm sido consideradas relevantes na adaptação dos diferentes táxons, independentemente do ambiente onde eles ocorrem (Benzing 1980 *apud* Varadarajan & Gilmartin 1987). 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. Além disso, segundo Benzing (2000), as escamas possuem outras funções, como proteção contra predadores e patógenos, e atração de polinizadores e dispersores, por formarem um denso indumento sobre inflorescências e frutos, que reflete a luz e secreta enzimas digestivas.

Os corpos silicosos, presentes nas células epidérmicas, têm sido associados com a proteção contra o ataque de insetos e patógenos e com o controle da transpiração excessiva (Yoshida *et al.* 1962; Sangster 1977; Adatia & Besford 1986).

As células epidérmicas de ambas as superfícies possuem paredes sinuosas, com exceção das células subsidiárias laterais e polares. Para Tomlinson (1969) essas sinuosidades e a forma como a epiderme adere à camada externa da hipoderme representam adaptações que mantêm as camadas superficiais unidas, durante as possíveis expansões e contrações foliares, decorrentes da variação no turgor.

De acordo com Krauss (1949a), a hipoderme esclerificada tem importância mecânica, pois atua reforçando a estrutura foliar. Além disso, o complexo epiderme-hipoderme protege a planta contra a perda de água. Na face abaxial das folhas de *A. nudicaulis*, *A. pectinata*, *A. bromeliifolia* e *A. distichantha* a hipoderme mecânica aparece interrompida pelas câmaras subestomáticas, enquanto que nas folhas de *A. coelestis*, *A. cylindrata*, *A. gracilis* e *A. ornata* esse tecido é contínuo e obstrui as câmaras.

O parênquima aquífero, geralmente, é bem desenvolvido nas regiões mediana e basal da lâmina foliar, e menos pronunciado distal e marginalmente (Tomlinson 1969). Nas espécies aqui estudadas, observa-se parênquima aquífero apenas na região adaxial e, apesar de todas habitarem ambientes mesofíticos, esse tecido é bastante desenvolvido em *A. cylindrata*, *A. distichantha*, *A. gracilis* e *A. nudicaulis*, particularmente nas regiões mediana e

basal da lâmina foliar. Embora Downs (1974) tenha descrito ausência de parênquima aquífero para *A. bromeliifolia*, a folha dessa espécie possui três a cinco camadas de células arredondadas, constituindo este tecido. De acordo com Brighigna *et al.* (1984), a água absorvida pelas escamas é armazenada no parênquima aquífero, que protege a região clorofiliana contra a intensa luminosidade, favorecendo a fotossíntese e evitando a perda de água através dos canais de aeração.

Em relação ao parênquima clorofiliano, *A. bromeliifolia* e *A. nudicaulis* diferem das demais espécies por apresentarem camadas de células em paliçada, nas regiões mediana e apical da lâmina. Downs (1974) acreditou que a presença de parênquima paliçádico não seja freqüente em Bromeliaceae pois, das 22 espécies por ele estudadas, somente cinco apresentaram este tipo de tecido.

Nas folhas estudadas é comum a ocorrência de canais de aeração, associados às câmaras subestomáticas. 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 de maior calibre apresentam-se completamente circundados por bainha de células esclerificadas, enquanto que nos feixes menores essas células formam extensões que podem ser mais ou menos pronunciadas, dependendo da espécie considerada (Tab. 2). Van der Merwe *et al.* (1994) acreditaram que as extensões da bainha dos feixes vasculares desempenhem importante papel na distribuição de água pelo mesófilo e ofereçam sustentação e proteção aos tecidos vasculares. Segundo Mauseth (1988), as extensões da bainha dos feixes vasculares das monocotiledôneas são fibrosas e atuam mais na sustentação da planta do que na pressão de turgor. Ao redor das células esclerificadas ocorre uma bainha parenquimática que corresponde à endoderme, conforme demonstrado por Van Fleet (1961), Pita (1997) e sugerido por Sajo *et al.* (1998). Como descrito por Pita (1997) e Flores (1975) para outras espécies de Bromeliaceae, é comum a presença de células esclerificadas de procâmbio entre os tecidos vasculares dos feixes de maior calibre.

Como em outros representantes da família (Krauss 1949a; Tomlinson 1969; Flores 1975; Pita 1997), os estômatos são tetracíticos e estão restritos à

superfície abaxial. Segundo Parkhurst (1978), estômatos restritos à superfície abaxial é uma característica comum em plantas de regiões úmidas; entretanto, nas Bromeliaceae, essa característica não parece estar relacionada a aspectos ecológicos, pois os diferentes representantes da família ocupam habitats diversos e estão sujeitos a condições distintas de umidade, temperatura e luminosidade. Portanto, neste caso, possivelmente folhas hipoestomáticas devam constituir característica plesiomórfica para o grupo.

A subfamília Bromelioideae abriga grande número de gêneros questionáveis devido à imensa variabilidade floral e à falta de estudos mais aprofundados (Benzing 2000). Em relação à *Aechmea*, determinados autores atentam para a necessidade de se ampliar os conhecimentos sobre o gênero, tanto no aspecto taxonômico quanto no anatômico, palinológico e filogenético, na tentativa de obter dados que auxiliem a compreender a relação existente entre suas espécies, para distribuí-las de forma mais natural dentro dos subgêneros (Wendt 1993; Sousa & Wanderley 2000).

Como já comentado, as espécies de *Aechmea* tratadas no presente estudo pertencem a quatro subgêneros: *Ortgiesia* (*A. coelestis*, *A. cylindrata*, *A. gracilis*); *Macrochordion* (*A. bromeliifolia*); *Pothuava* (*A. nudicaulis*, *A. ornata*, *A. pectinata*) e *Platyaechmea* (*A. distichantha*).

Dentro do subgênero *Ortgiesia*, *A. coelestis* e *A. gracilis* são de difícil delimitação pois em ambas, as brácteas do escapo são membranáceas e possuem forma lanceolada e margens inteiras; as inflorescências, ramificadas e subpiramidais, apresentam brácteas florais ovaladas e vermelhas, com ápice atenuado e margens inteiras; as sépalas são assimétricas e conadas na base; as pétalas liguladas são azuladas e possuem ápice obtuso e o ovário é subcilíndrico. A análise de material herborizado, identificados como *A. coelestis* e *A. gracilis*, mostram superposição de medidas no comprimento das brácteas, das flores, das pétalas e das sépalas, dificultando também o estabelecimento de limite entre esses táxons. Tal semelhança também acontece na estrutura dos órgãos foliares, embora em *A. gracilis* o parênquima aquífero se apresente sempre mais desenvolvido do que em *A. coelestis*. Embora as folhas de *A. cylindrata*, que também pertence ao

subgênero *Ortgiesia*, sejam bastante semelhantes às das espécies anteriores, suas inflorescências são distintas: simples, cilíndricas e apresentam brácteas florais estreitamente triangulares; o ovário é elipsóide.

As folhas de *A. bromeliifolia*, única representante do subgênero *Macrochordion* no Estado de São Paulo, caracterizam-se por apresentar escamas com apenas duas células no pedículo (três a cinco nas demais espécies estudadas), grupos de fibras extravasculares adjacentes às duas superfícies, e parênquima paliçádico adaxial.

Dentro do subgênero *Pothuava*, as folhas de *A. ornata* distinguem-se das demais pela presença de grupos de fibras extravasculares, adjacentes às duas superfícies (somente na abaxial em *A. nudicaulis* e *A. pectinata*), de câmara subestomática obstruída (ausente em *A. nudicaulis* e *A. pectinata*) e de extensões de bainha nos feixes vasculares menores (ausentes em *A. nudicaulis* e *A. pectinata*). As folhas de *A. nudicaulis* diferem das de *A. pectinata* por apresentarem parênquima paliçádico adaxial nas regiões apical e mediana da lâmina (ausente em *A. pectinata*).

Pothuava agrupa espécies com inflorescência estrobiliforme, mas em *A. nudicaulis* ela é espiciforme. Por esse motivo Wendt (1993) admitiu que esse táxon apresenta mais afinidade com *Ortgiesia*, cujas inflorescências são em grande parte do tipo espiga. Já em relação aos órgãos foliares, *A. nudicaulis* se assemelha às espécies de *Ortgiesia* aqui estudadas (*A. coelestis*, *A. cylindrata* e *A. gracilis*) pela presença de grupos de fibras extravasculares na superfície abaxial, e pela ausência de extensões da bainha nos feixes vasculares. Entretanto, ao contrário do observado para as *Ortgiesia*, nas folhas de *A. nudicaulis*, os estômatos não são obstruídos e ocorre parênquima paliçádico adaxial.

Em *A. distichantha*, única representante do subgênero *Platyaechmea* no Estado, as folhas não apresentam grupos de fibras extravasculares e, como em *A. ornata* (subgênero *Pothuava*), apresentam extensões da bainha dos feixes.

Considerando-se as características relacionadas nas Tabelas 1 e 2 foi possível elaborar a seguinte chave de identificação para as espécies estudadas.

Chave de identificação para as espécies de *Aechmea* estudadas

1. Folhas com estômatos obstruídos por células modificadas da hipoderme
2. Grupos de fibras extravasculares presentes nas duas superfícies da folha e feixes vasculares com extensão de bainha pronunciada 7. *A. ornata*

2. Sem essas características
3. Parênquima aquífero ocupando 60-70% do mesofilo na região basal da lâmina 5. *A. gracilis*
3. Parênquima aquífero ocupando menos de 60% do mesofilo na região basal da lâmina
 4. Parênquima aquífero ocupando 50% do mesofilo na região basal da lâmina 3. *A. cylindrata*
 4. Parênquima aquífero ocupando 30-40% do mesofilo na região basal da lâmina 2. *A. coelestis*
1. Folhas com estômatos não obstruídos
 5. Feixes vasculares com extensão de bainha pronunciada e ausência de grupos de fibras extravasculares 4. *A. distichantha*
 5. Sem essas características.
 6. Presença de grupos de fibras extravasculares nas duas superfícies da folha 1. *A. bromeliifolia*
 6. Grupos de fibras extravasculares restritos à superfície abaxial.
 7. Parênquima paliçádico presente nas regiões mediana e apical da lâmina e parênquima aquífero ocupando 50% do mesofilo na região basal da lâmina 6. *A. nudicaulis*
 7. Ausência de parênquima paliçádico em toda a extensão da lâmina e parênquima aquífero ocupando 30-40% do mesofilo na região basal da lâmina 8. *A. pectinata*

Agradecimentos

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de Mestrado à primeira Autora e pela bolsa de produtividade em pesquisa à segunda Autora.

Referências bibliográficas

- Adatia, M.H. & Besford, R.T. 1986. The effects of silicon on *Cucumber* plants grown in recirculating nutrient solution. **Annals of Botany** **58**: 343-351.
- Benzing, D.H. 1970. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. **Botanical Gazette** **131**(1): 23-31.
- Benzing, D.H. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function and ecological significance. **Selbyana** **1**(4): 330-348.
- Benzing, D.H. 2000. **Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing, D.H. & Burt, K.M. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. **Bulletin of the Torrey Botanical Club** **97**(5): 269-279.
- Benzing, D.H. & Dahle, C.E. 1971. The vegetative morphology, habitat preference, and water balance mechanisms of the bromeliad *Tillandsia ionantha* Planch. **The American Midland Naturalist** **85**(1): 11-21.
- Benzing, D.H.; Henderson, K.; Kessel, B. & Sulak, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. **American Journal of Botany** **63**(7): 1009-1014.
- Benzing, D.H.; Seemann, J. & Renfrow, A. 1978. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. **American Journal of Botany** **65**(3): 359-365.
- Benzing, D.H.; Givnish, T.J. & Bermudes, D. 1985. Absorptive trichomes in *Brocchinia reducta* (Bromeliaceae) and their evolutionary and systematic significance. **Systematic Botany** **10**: 81-91.
- Berlyn, G.P. & Miksche, J.P. 1976. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Iowa State University Press, Ames.
- Braga, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da campina. **Acta Amazônica** **7**(3): 1-74.
- Brighigna, L.; Fiordi, A.C. & Palandri, M.R. 1984. Structural characteristics of mesophyll in some *Tillandsia* species. **Phytomorphology** **34**: 191-200.
- Brown, G.K. & Gilmartin, A.J. 1989. Chromosome numbers in Bromeliaceae. **American Journal of Botany** **76**(5): 657-665.
- Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos** **61**(8): 255.
- Chase, M.W.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S.; Rudall, P.J.; Fay, M.F.; Hahn, W.H.; Sullivan, S.; Joseph, J.; Molvray, M.; Kores, P.J.; Givnish, T.J.; Systma, J. & Pires, C. 2000. Higher-level systematic of the monocotyledons: an assesment of current knowledge and a new classification. Pp. 3-16. In: K.L. Wilson & D.A. Morrinson (eds.). **Monocots: Systematic and Evolution**. CSIRO, Melbourne.
- Coutinho, L.M. 1970. Sobre a assimilação noturna de CO₂ em orquídeas e bromélias. **Ciência e Cultura** **22**(4): 364-368.
- Dahlgren, R.; Clifford, H.T. & Yeo, P.F. 1985. **The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy**. Springer-Verlag, Berlin.
- Downs, R.J. 1974. Anatomy and physiology. Pp. 2-28. In: L.B. Smith & R.J. Downs (eds.). Pitcairnioideae (Bromeliaceae), **Flora Neotropica**. Hafner Press, New York.
- Flores, E.M. 1975. Algunos aspectos de anatomia foliar comparada de dos especies de Bromeliaceae (*Aechmea mexicana* Baker y *Hechtia glomerata* Zucc.). **Revista de Biología Tropical** **23**(1): 29-52.
- Franklin, G.L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. **Nature** **155**: 51.
- Gerlach, D. 1984. **Botanische mikrotechnik**. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.

- Ghouse, A.K. & Yunus, M. 1972. Preparation of epidermal peels from leaves of Gymnosperms by treatment with hot, 60° GL HNO₃. **Stain Technology** 47(6): 322-325.
- Gilmartin, A.J. & Brown, G.K. 1987. Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. **Systematic Botany** 12(4): 493-500.
- Gilmartin, A.J.; Brown, G.K.; Varadarajan, G.S. & Neighbours, M. 1989. Status of *Glomeropitcairnia* within evolutionary history of Bromeliaceae. **Systematic Botany** 14(3): 339-348.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book, New York.
- 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(2): 159-217.
- Krauss, B.H. 1949a. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II - The leaf. **Botanical Gazette** 110(3): 333-404.
- Krauss, B.H. 1949b. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. III - The root and the cork. **Botanical Gazette** 110(3): 550-587.
- Loesch, 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(1): 100-106.
- Luther, H.E. & Sieff, E. 1996. **An alphabetical list of bromeliad binomials**. The Bromeliad Society, Oregon.
- Mauseth, J.D. 1988. **Plant anatomy**. The Benjamin/Cummings Publishing Company, California.
- Medina, J.C. 1990. Eco-fisiología y evolución de las Bromeliaceae. **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba** 59: 71-100.
- Nyman, L.P.; Davis, J.P.; O'Dell, S.J.; Arditti, J.; Stephens, G.C. & Benzing, D.H. 1987. Active uptake of amino acids by leaves of epiphytic vascular plant *Tillandsia pauciflora* (Bromeliaceae). **Plant Physiology** 83: 681-684.
- Parkhurst, D.F. 1978. The adaptive significance of stomatal occurrence on one of both surfaces of leaves. **Journal of Ecology** 66: 367-383.
- Pita, P.B. 1997. **Estudo anatômico dos órgãos vegetativos de *Dyckia Schultz f. e Encholirium Mart. ex Schultz f.* (Bromeliaceae) da Serra do Cipó - MG**. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Pita, P.B. & Menezes, N.L. 2002. Anatomia da raiz de espécies de *Dyckia* Schult. f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. **Revista Brasileira de Botânica** 25(1): 25-34.
- Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a malária - bromélia endêmica. Pp.1-559. In: R. Reitz (ed.). **Flora Ilustrada Catarinense**. Parte 1, fasc. Bromélia.
- Robinson, H. 1969. A monograph on foliar anatomy of the genera *Connelia*, *Cottendorfia* and *Navia* (Bromeliaceae). **Smithsonian Contributions of Botany** 2: 1-41.
- 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***. Salamandra Consultoria Editorial Ltda, Rio de Janeiro.
- Sangster, A.G. 1977. Characteristics of sílica deposition in *Digitaria sanguinalis* (L.) Scop. (Crabgrass). **Annals of Botany** 41: 341-350.
- Sass, J.E. 1951. **Botanical microtechnique**. 3rd ed. Iowa State University Press, Ames.
- Schwartz, O.M. 1986. On the vascular anatomy of *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae). **Journal of the Bromeliad Society** 36(4): 154-158.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Pp. 1-662. In: L.B. Smith & R.J. Downs (eds.). **Flora Neotropica**. v. 1. Hafner Press, New York.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). Pp. 663-1492. In: L.B. Smith & R.J. Downs (eds.). **Flora Neotropica**. v. 2. Hafner Press, New York.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). Pp. 1493-2142. In: L.B. Smith & R.J. Downs (eds.). **Flora Neotropica**. v. 3. Hafner Press, New York.
- Sousa, G.M. & Wanderley, M.G.L. 2000. *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 14(1): 77-97.
- Souza, R.C.O.S. & Neves, L.J. 1996. Leaf anatomy of four *Tillandsia* species. **Bromélia** 3(2): 28-39.
- Strehl, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliáceas. **Iheringia, Série Botânica** 31: 105-119.
- Tomlinson, P.B. 1969. Comelinales - Zingiberales. Pp.193-294. In: C.R. Metcalfe (ed.). **Anatomy of the Monocotyledons**. v. 3. Oxford University Press, London.
- Van Der Merwe, A.M.; Van Der Walt, J.J.A. & Marais, E.M. 1994. Anatomical adaptations in the leaves of selected fynbos species. **South African Journal of Botany** 60(2): 99-107.
- Van Fleet, D.S. 1961. Histochemistry and function of the endodermis. **The Botanical Review** 27(2): 165-220.
- Varadarajan, G.S. & Gilmartin, A.J. 1987. Foliar scales of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Systematic Botany** 12(4): 562-571.
- Varadarajan, G.S. & Gilmartin, A.J. 1988. Taxonomic realignments within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Systematic Botany** 13(2): 294-299.
- Wendt, T. 1997. A review of the subgenus *Pothuava* (Baker) Baker of *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) in Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society** 125: 245-271.
- 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(2): 1-5.

