
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ÁREA DE BIOLOGIA VEGETAL)**

**ANATOMIA E DESENVOLVIMENTO PÓS-SEMINAL DE ESPÉCIES DE
BROMELIACEAE (POALES) DA AMAZÔNIA- MT**

IVONE VIEIRA DA SILVA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Dedico

Aos amores da minha vida...

Cícero Maia Filho

*Cícero Maia Neto... luz em minha vida, direcionamento do meu caminho. Conquista durante a
realização desta tese.*

Aos meus pais, exemplo de luta e superação.

Aos meus irmãos queridos.

AGRADECIMENTOS

Agradeço em primeiro lugar a Deus, companheiro em todos os momentos da minha vida.

Agradeço as orientações da Profa. Dra. Vera Lúcia Scatena, a quem procurei pela grande admiração da competência e profissionalismo. Grata pela confiança “sempre”, mesmo a distância. Pelo profissionalismo, pela amizade e o carinho com que sempre me tratava. Sua ajuda nesse trabalho foi imprescindível em todos os momentos de dúvidas. Contínuo admirando o trabalho, o esforço e a dedicação desta mulher, exemplo de pesquisadora.

À todos os professores do Departamento de Botânica da UNESP que de maneira direta ou indireta contribuíram para minha formação acadêmica, em especial à professora Patrícia Morellato pelo carinho que sempre me dedicou.

A todos os professores e funcionários do Departamento de Biologia da UNEMAT, em especial a Ana e ao Vanderson, pela compreensão neste momento importante da minha vida.

À Apolônia Grade, Denise (Fundação Ecológica Cristalino), Seu Zé que contribuíram com as coletas desta pesquisa. Ao Willian (Kew Gardem) e José Ferreira Ramos (Inpa) pela ajuda na identificação das espécies.

À Lígia, à Nina e ao Jesus Pedrosa, técnicos do laboratório da Unemat e ao Ari, técnico do laboratório de Anatomia da UNESP, que com carinho e prestatividade me ajudaram sempre.

Aos meus colegas da pós, com quem muito aprendi nestes quatro anos de convivência, em especial a Adriana, Aline, Maria Teresa (Maite), Débora, Suzi, Mayra e Shirley que sempre tiveram uma atenção especial para comigo e com quem sempre pude contar.

À grande amiga Eliana Gressler que aprendi a amar e respeitar, e que se tornou muito importante e especial na minha vida. Alguém que preencheu o espaço de uma irmã que não tive.

À Celinha, secretária do Departamento de Botânica e a todos os funcionários da seção de pós-graduação- IB pelo impecável atendimento e pela simpatia sempre.

Ao Rogério Lupo pelas belíssimas ilustrações botânicas realizadas no quarto capítulo desse trabalho.

À Delvina, Paulo, Ualiston, Dolores, Cícero Peixoto... enfim toda minha família, que me apoiou sempre; em especial à futura Bióloga Daiane, minha sobrinha querida.

À todos que de alguma forma contribuíram para a elaboração deste trabalho.

ÍNDICE

Descrição	Página
1. RESUMO.....	1
2. ABSTRACT.....	2
3. INTRODUÇÃO GERAL.....	3
4. LITERATURA CITADA.....	4
5. ILUSTRAÇÕES.....	6
CAPÍTULO I: Anatomia de raízes de espécies de Bromeliaceae (Poales) da	
Amazônia, Mato Grosso, Brasil.....	9
Resumo/ Abstract.....	10
Introdução.....	11
Material e Métodos.....	12
Resultados.....	12
Discussão.....	14
Referências Bibliográficas.....	18
Tabela.....	21
Ilustrações	22
CAPÍTULO II: Anatomia foliar de espécies de Bromeliaceae (Poales) da	
Amazônia, Mato Grosso, Brasil.....	28
Resumo/ Abstract.....	29
Introdução.....	30
Material e Métodos.....	32
Resultados.....	33
Discussão.....	36
Referências Bibliográficas.....	41
Tabela.....	46

Ilustrações	47
CAPÍTULO III: Anatomia de escapos de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil.....	54
Resumo/ Abstract.....	55
Introdução.....	56
Material e Métodos.....	58
Resultados.....	59
Discussão.....	60
Referências Bibliográficas.....	64
Tabela.....	68
Ilustrações	69
CAPÍTULO IV: Morfologia de sementes e do desenvolvimento pós-seminal de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil.....	73
Resumo/ Abstract.....	74
Introdução.....	75
Material e Métodos.....	77
Resultados.....	77
Discussão.....	80
Referências Bibliográficas.....	83
Tabela.....	87
Ilustrações	88
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	92

1. RESUMO GERAL

(Anatomia e desenvolvimento pós-seminal de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia- MT). Raízes, folhas, escapos e sementes de *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* e *T. paraensis* (Tillandsioideae) foram coletados na região amazônica (MT), visando a caracterização anatômica e a morfologia do desenvolvimento pós-seminal, procurando levantar estruturas úteis para a taxonomia e que representem adaptações. As espécies são epífitas e as raízes apresentam velame pluriestratificado, córtex diferenciado, endoderme e periciclo unisseriados, cilindro vascular poliarco e medula com células de paredes espessadas. As folhas apresentam células epidérmicas com lume reduzido, paredes espessadas e cutícula fina; mesofilo com hipoderme, parênquima aquífero, parênquima clorofiliano braciforme, idioblastos contendo ráfides e drusas e feixes vasculares colaterais com bainha dupla. Os escapos apresentam epiderme, córtex e cilindro vascular distintos, com canais de mucilagem no córtex, endoderme contínua e feixes vasculares colaterais simples e compostos. As sementes não apresentam dormência e sua porcentagem de germinação é alta, facilitando a produção de mudas. Como estruturas que diferenciam os gêneros, as *Aechmea* (Bromelioideae) apresentam sementes elípticas, envolvidas por mucilagem; folhas com estômatos situados abaixo ou no mesmo nível das demais células epidérmicas, mesofilo com fibras extravasculares, células braciformes estreladas; e escapos com periciclo descontínuo. As *Dyckia* (Pitcairnioideae) apresentam sementes achatadas, com alas membranáceas e folhas com células braciformes isodiamétricas e as *Tillandsia* (Tillandsioideae) apresentam sementes fusiformes, com apêndices plumosos; ausência de raiz primária na germinação; folha com distribuição aleatória de escamas e células braciformes alongadas. Todas as espécies apresentam estruturas adaptativas ao hábito epifítico como: epiderme foliar revestida por escamas protetoras, com função de absorção; espessamento das paredes das células da epiderme, hipoderme e periciclo com função mecânica; idioblastos com corpos silicosos e cristais procurando evitar a herbivoria; câmaras subestomáticas obstruídas por células da hipoderme, impedindo a saída de água; estômatos em depressões procurando evitar a perda de água e parênquima aquífero como reserva de água.

Palavras-chave: *Aechmea*, Amazônia, *Dyckia*, Parque Estadual Cristalino, *Tillandsia*.

2. GENERAL ABSTRACT

(Anatomy and post-seminal development of species of Bromeliaceae (Poales) from the Amazon-MT). Roots, leaves, scapes and seeds of *Aechmea bromeliifolia*, *Aechmea castelnavii*, *Aechmea mertensii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *Dyckia paraensis*, *Dyckia racemosa* (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora*, *Tillandsia didistachae* and *Tillandsia paraensis* (Tillandsioideae) were collected in the Amazon region (MT), in order to describe their anatomical characterization and the morphology of their post-seminal development and to point out structures that are useful for the taxonomy and adaptations. These species are epiphytes and their roots present a multi-layered velamen, differentiated cortex, uniseriate endodermis and pericycle, polyarch vascular cylinder and medulla with thickened cell walls. Leaves present epidermal cells with reduced lumen, thickened walls and a thin cuticle; mesophyll with hypoderm, aquiferous parenchyma, lobed chlorophyllian parenchyma, idioblasts containing raphids and druses and double-sheathed collateral vascular bundles. Scapes have distinct epidermis, cortex and vascular cylinder, with mucilage canals in the cortex, continuous endodermis and both simple and compound collateral vascular bundles. Seeds have no dormancy and the percentage of germination is high, facilitating the production of seedlings. Among the structures that differentiate genera, *Aechmea* (Bromelioideae) present elliptic seeds involved in mucilage; leaves with stomata located below or on the same level as the other epidermal cells, mesophyll with extravascular fibers, star-shaped lobed cells; and scapes with discontinuous pericycle; *Dyckia* (Pitcairnioideae) present flat seeds with membranaceous wings and leaves with isodiametrical lobed cells; *Tillandsia* (Tillandsioideae) have fusiform seeds, with feathery appendages; absence of primary roots during germination; leaves with randomly distributed scales and elongated lobed cells. All these species present structures adapted to the epiphytic habit as: foliar epidermis coated with protective scales, with an absorption function; thickening and of the epidermal cell walls, hypoderm and pericycle with a mechanical function; idioblasts with siliceous bodies and crystals aimed to avoid herbivory; substomatic chambers obstructed by hypoderm cells to retain water; stomata in depressions seeking to avoid water loss and aquiferous parenchyma as a reserve of water.

Key words: *Aechmea*, *Dyckia*, *Tillandsia*, Amazon, Cristalino State Park.

3. INTRODUÇÃO GERAL

Parte do Estado de Mato Grosso é coberta pela floresta equatorial, que apresenta árvores altas e copadas, formando um prolongamento da mata de terra firme Amazônica (Piaia 1997). A Floresta amazônica é a maior floresta tropical pluvial do mundo, com vegetação rasteira escassa, e solo pobre em nutrientes, com baixa capacidade de disponibilizar água para as plantas (Ferreira *et al.* 2006).

As plantas epífitas podem ser consideradas fontes de nutrientes para florestas localizadas em solos pobres e as Bromeliaceae estão adaptadas à esse hábito (Oliveira 2004). O epifitismo é responsável pela significativa diversidade das florestas tropicais úmidas, constituindo até 50% das espécies vasculares (Kersten & Menezes-Silva 2001). O Parque Estadual Cristalino (Fig. 1) está localizado no município de Alta Floresta-MT e Novo Mundo-MT, com alta biodiversidade e endemismo. Entre as espécies que lá ocorrem estão as epífitas e destas destacam-se as Bromeliaceae, com especial atenção aos gêneros *Bromelia*, *Ananas*, *Aechmea*, *Dyckia*, *Tillandsia* e *Vriesia* (Sasaki *et al.* 2008).

Bromeliaceae apresenta distribuição tropical e subtropical, com 57 gêneros e aproximadamente 1700 espécies (Stevens 2008). A origem monofilética da família foi confirmada (Barfuss *et al.* 2005), mas suas relações filogenéticas à nível de subfamílias, gêneros e espécies apresentam divergências (Gilmartin & Brown 1987, Givnish *et al.* 2007).

Dyckia apresenta 125 espécies terrestres e rupestres, com folhas rijas, dispostas em densa roseta, com margens denteadas (Stevens 2008). O centro de dispersão do gênero está na América do Sul (Winkler 1980), especialmente no Brasil. *Aechmea* ocorre desde o México e Antilhas até o Uruguai e Norte da Argentina (Reitz 1983) e agrupa 185 espécies (Stevens 2008). Representa um grupo de difícil delimitação infra genérica (Wendt 1997), com plantas epífitas ou terrestres, com rosetas amplas e capacidade de retenção de água e sementes sem apêndices (Smith & Downs 1979). *Tillandsia* é o gênero que apresenta maior número de espécies, com cerca de 540 (Stevens 2008). São epífitas, adaptadas a ambientes secos, com formas de crescimento especializadas, apresentando escamas epidérmicas foliares que absorvem água e nutrientes (Tomlinson 1969, Braga 1977).

Considerando a representatividade de Bromeliaceae no Parque Estadual Cristalino e seu entorno e a importância de estudos para a família, buscou-se caracterizar anatomicamente os órgãos vegetativos e a morfologia do desenvolvimento pós-seminal de *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 2), *Aechmea castelnavii* (Fig. 3), *Aechmea mertensii* (Fig. 4) (Bromelioideae); *Dyckia duckei* (Fig. 5), *Dyckia paraensis* (Fig. 6), *Dyckia racemosa* (Fig. 7-8) (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 9), *Tillandsia didistachae* (Fig. 10) e *Tillandsia paraensis* (Fig. 11) (Tillandsioideae), procurando levantar caracteres que possam contribuir para a delimitação taxonômica do grupo e conhecer as adaptações.

O estudo está apresentado em capítulos, procurando comparar as espécies, os gêneros e as subfamílias das Bromeliaceae escolhidas. No primeiro capítulo é apresentada anatomia de raiz; no segundo, anatomia de folha; no terceiro, anatomia de escapo; e no quarto, morfologia da semente e do desenvolvimento pós-seminal.

LITERATURA CITADA

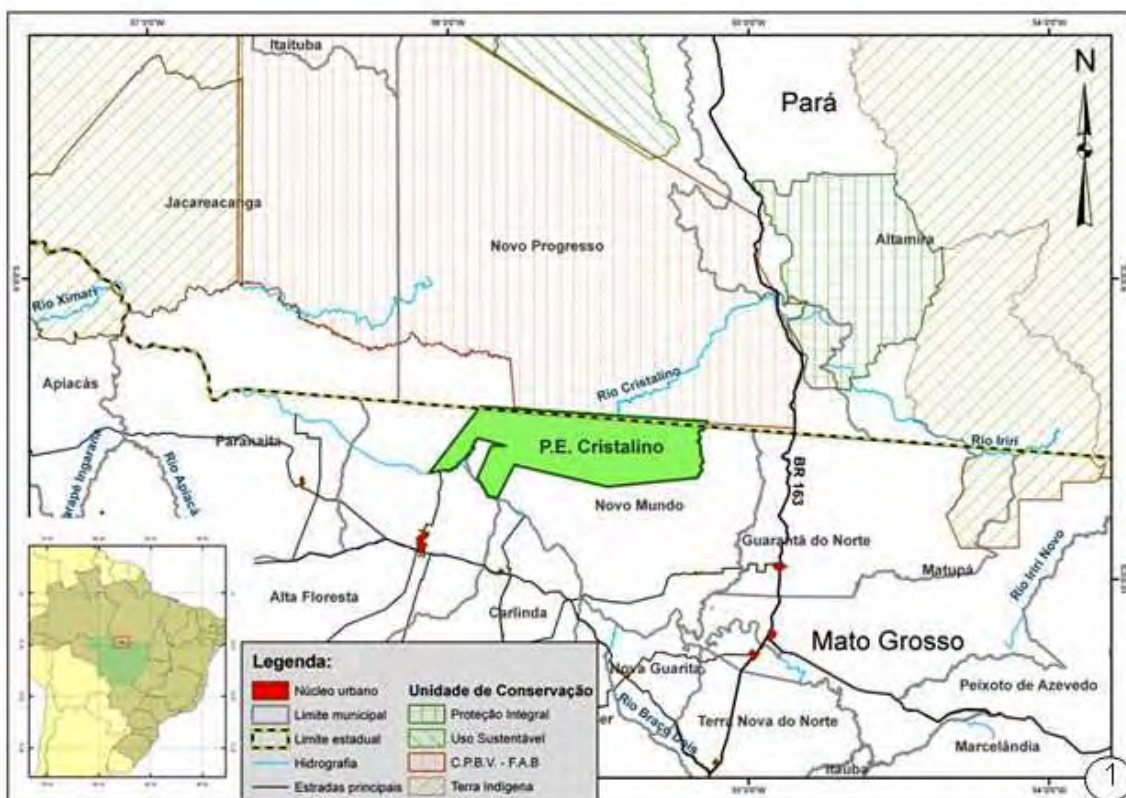
- BARFUSS, M.H.J., SAMUEL, R., TILL, W. & STUESSY, T.F. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany* 92: 337-351.
- BRAGA, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da campina. *Acta Amazônica* 7(3): 1-74.
- FERREIRA, S.J.F., LUIZÃO, F.J., MIRANDA, M.S.R.S. & VITAL, A.R.T. 2006. Nutrientes na solução do solo em floresta de terra firme na Amazônia Central submetida à extração seletiva de madeira. *Acta Amazônica Botanica* 36(1): 29-52.
- GILMARTIN, A.J. & BROWN, G.K. 1987. Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Systematic Botany* 12: 493-500.
- GIVNISH, T. J., MILLAM, K. C., BERRY, P. E. & SYSTMA, K. J. 2007. Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23: 3-26.

- KERSTEN, R. A. & MENEZES-SILVA, S. M. 2001. Composição florística e estrutura do componente epifítico vascular em floresta de planície litorânea na Ilha do Mel, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 24(2): 213-226.
- OLIVEIRA, R.R. 2004. Importância das bromélias epífitas na ciclagem de nutrientes da floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasílica* 18(4): 793-799.
- PIAIA, I. I. 1997. Geografia de Mato Grosso. 3ª ed. UNIC. Cuiabá.
- REITZ, R. 1983. Bromeliáceas e a malária – bromelia endêmica. *Flora Ilustrada Caratarinense*. Itajaí.
- SASAKI, D., ZAPPI, D. & MILLIKEN, W. 2008. Vegetação do Parque Estadual Cristalino Novo Mundo-MT. Relatório Preliminar. Programa Flora Cristalino. Fundação Ecológica Cristalino e Royal Botanic Gardens, Kew. Mato Grosso.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*, Monograph 14: 1493-2142.
- STEVENS, P.F. 2008. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008. [and more or less continuously updated since]." will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- TOMLINSON, P.B. 1969. Comelinales - Zingiberales. In: C.R. Metcalfe (ed.). *Anatomy of the monocotyledons: III*. Clarendon Press, Oxford.
- 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.
- WINKLER, S. 1980. Ursachen der Verbreitungsmuster einiger Bromeliaceae in Rio Grande do Sul (Südbrasilien). *Flora* 170: 371-393.

ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Mapa ilustrativo da área de estudo. Contém informações amazônicas do Parque Estadual Cristalino e entorno. Fonte: www.soscristalino.org.br/biblio.php.

Figuras 2 a 11. Hábito de espécies de Bromeliaceae: *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker (Fig. 2), *Aechmea castelnavii* Baker (Fig. 3), *Aechmea mertensii* (G. Mey.) Schult. & Schult. f. (Fig. 4), *Dyckia duckei* L.B. Smith (Fig. 5), *Dyckia paraensis* L.B. Smith (Fig. 6), *Dyckia racemosa* Baker (Fig. 7-8), *Tillandsia adpressiflora* Mez (Fig. 9), *Tillandsia didistachae* E. Morren Baker (Fig. 10) e *Tillandsia paraensis* Mez (Fig. 11).





CAPITULO I

Anatomia de raízes de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil

(Segundo normas da Acta Botanica Brasilica)

Resumo

(Anatomia de raízes de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil). Este estudo busca caracterizar raízes de Bromeliaceae: *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae), *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnoideae), *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* e *T. paraensis* (Tillandsioideae) ocorrentes nas regiões amazônicas (Mato Grosso-MT), procurando levantar caracteres de valor taxonômico e significado ecológico. As espécies estudadas são epífitas e suas raízes se caracterizam por apresentar velame pluriestratificado, córtex diferenciado, endoderme e periciclo unisseriados, cilindro vascular poliarco e medula com células de paredes espessadas. Estruturas anatômicas como: número de camadas e tipo de espessamento das paredes das células do velame, tipo de espessamento de parede da exoderme e endoderme, presença de idioblastos contendo cristais e número de pólos de protoxilema agrupam as espécies nos diferentes gêneros e subfamílias. A presença de canais de mucilagem no córtex de *A. castelnavii* é caráter diagnóstico. As raízes de *Dyckia* e *Tillandsia* apresentam maior número de caracteres comuns, representando maior similaridade entre Pitcairnoideae e Tillandsioideae. Raízes com velame, exoderme com células de paredes espessadas constituindo uma camada mecânica, canais de mucilagem, lacunas de ar no córtex interno e idioblastos com cristais são estruturas adaptativas ao hábito epifítico.

Palavras-chave: Bromelioideae, Estruturas anatômica, Pitcairnoideae, Tillandsioideae

Abstract

(Anatomy of the roots of species of Bromeliaceae (Poales) from the Amazon, Mato Grosso, Brazil). This study aims to characterize the roots of Bromeliaceae: *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae), *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnoideae), *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* and *T. paraensis* (Tillandsioideae) that occur in Amazon regions (Mato Grosso-MT) to point out features of taxonomic value and ecological meaning. The studied species are epiphytes and their roots are characterized by multi-layered velamen, differentiated cortex, uniseriate endodermis and pericycle, polyarch vascular cylinder and medulla with thickened cell walls. Such anatomical structures as: the number of layers and kind of cell wall thickening of the velamen, the kind of thickening of the exodermis and endodermis walls, the presence of idioblasts containing crystals and the number of protoxylem poles distribute these species within different genera and subfamilies. The presence of mucilage canals in the cortex of *A. castelnavii* is a diagnostic feature. The roots of *Dyckia* and *Tillandsia* present a greater number of common features, so that there is greater similarity between Pitcairnoideae and Tillandsioideae. Roots with velamen, exodermis with thickened cell walls constituting a mechanical layer, mucilage canals, air gaps in the inner cortex and idioblasts with crystals are structures adapted to the epiphytic habit.

Key words: Anatomical Structures, Bromelioideae, Pitcairnoideae, Tillandsioideae

Introdução

Bromeliaceae é considerada basal dentro de Poales (Stevens 2008), possuindo aproximadamente 56 gêneros e mais de 3000 espécies (Luther 2006). Atualmente seus representantes estão distribuídos em oito subfamílias (Givnish 2008), e os gêneros *Aechmea* (Bromelioideae), *Dyckia* (Pitcairnioideae) e *Tillandsia* (Tillandsioideae) estão mantidos nas mesmas categorias taxonômicas reconhecidas anteriormente (Smith & Downs 1974, Dahlgren et al. 1985).

Os representantes de Bromelioideae podem ser terrestres e epífitas, apresentando frutos carnosos e sementes dispersadas por animais e raízes voltadas à fixação, enquanto que os de Pitcairnioideae podem ser terrestres e epífitas contendo sementes aladas, dispersadas pelo vento e os de Tillandsioideae predominantemente epífitas, com sementes plumosas e dispersadas pelo vento e raízes voltadas à fixação (Benzing 2000). Análises filogenéticas da família não confirmam a monofilia de Pitcairnioideae (Horres et al. 2000, Barfuss et al. 2005).

As raízes de Bromeliaceae podem apresentar-se intracorticais caulinares e externas ao caule (Tomlinson 1969). Numa copilação anatômica sobre representantes de diferentes gêneros de Bromeliaceae, Tomlinson (1969) indica que as raízes apresentam um padrão estrutural com exoderme pluriestratificada formando cilindro esclerótico e as demais células do córtex com paredes finas que podem se colapsar na maturidade e formar lacunas de ar. Ainda segundo o autor, as raízes apresentam células contendo amido, idioblasto com ráfides, endoderme unisseriada com as paredes das células igualmente espessadas ou com espessamento em “U”, periciclo com uma ou duas camadas de células, de paredes finas e cilindro vascular com medula constituída de células de paredes espessadas.

As raízes como os demais órgãos de Bromeliaceae apresentam estratégias adaptativas, principalmente associadas ao hábito epifítico. Foram consideradas apenas como órgão de fixação com organização interna relativamente estável (Krauss 1948, Tomlinson 1969). Atualmente é atribuída a essas raízes a função de absorção, além da fixação, que é acompanhada de adaptações morfológicas (Proença & Sajo 2008).

Vários estudos com raízes de Bromeliaceae são apresentados na literatura sob o ponto de vista anatômico (Tomlinson 1969, Krauss 1949, Pita & Menezes 2002, Segecin & Scatena 2004, Proença & Sajo 2008), buscando relacionar a ocorrência de determinadas estruturas ao hábito e forma de crescimento dessas plantas e/ou ao ambiente onde elas vivem.

O presente trabalho objetiva levantar características anatômicas de raízes de *Aechmea* (Bromelioideae), *Dyckia* (Pitcairnioideae) e *Tillandsia* (Tillandsioideae) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil, visando contribuir para a caracterização anatômica da família e com a delimitação dos gêneros. Além disso, busca evidenciar estratégias adaptativas dessas raízes ao ambiente.

Material e métodos

As espécies de Bromeliaceae foram coletadas no Parque Estadual Cristalino e em outras regiões amazônicas do Estado de Mato Grosso. Parte do material coletado foi herborizado e parte foi fixado em FAA₅₀ e estocado em etanol 70% (Johansen 1940).

As exsicatas estão depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Mato Grosso (HERBAN) sob os números: *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker 444, *Aechmea castelnavii* Baker 442, *Aechmea mertensii* (G. Mey.) Schult. & Schult. f. 445; *Dyckia duckei* L.B. Smith 1231, *Dyckia paraensis* L.B. Smith 1245, *Dyckia racemosa* Baker 1259; *Tillandsia adpressiflora* Mez 2011, *Tillandsia didistachae* E. Morren Baker 2015 e *Tillandsia paraensis* Mez 2021.

Para o estudo anatômico das raízes, as amostras para secções foram obtidas de pelo menos três indivíduos diferentes de cada espécie, em raízes totalmente desenvolvidas, a cerca de um centímetro a partir do rizoma. Para as raízes de *Aechmea castelnavii* foram feitas secções em raízes jovens e adultas em diferentes fases do desenvolvimento.

Secções transversais e longitudinais foram obtidas à mão livre, com o auxílio de lâmina de barbear, coradas com azul de astra e fucsina básica (Roeser 1962) e montadas em lâminas histológicas semipermanentes com gelatina glicerinada (Kaiser 1880).

Algumas secções de material fresco foram utilizadas para os testes microquímicos, com Lugol para identificar amido, Sudam IV para as gotículas lipídicas, solução de Floroglucina em meio ácido e Safranina para lignina, Azul de Astra para celulose (Johansen 1940) e solução de Azul de Metileno para verificar presença de mucilagem (Langeron 1949).

Resultados

As espécies de *Aechmea* e *Tillandsia* são epífitas de árvore e as de *Dyckia* são epífitas de rocha. Nas espécies de *Dyckia* e *Tillandsia* estudadas ocorrem raízes caulinares intracorticais que apresentam estruturas semelhantes às das raízes externas e por isso, serão apresentadas apenas as raízes externas de todas as espécies estudadas.

As raízes apresentam velame, córtex diferenciado, endoderme e periciclo unisseriados e cilindro vascular poliarco (Fig. 1-9). O velame varia quanto ao número de camadas celulares e quanto à estrutura de suas paredes (Tab. 1) (Fig. 10-19). Apenas *Tillandsia adpressiflora* apresenta velame com células de paredes espessadas por lignina (Fig. 17). Nas demais espécies, o velame apresenta células com paredes finas, de forma variável, desde arredondadas até irregulares (Fig. 15, 16, 19). Em *Aechmea mertensii* o espessamento da parede das células do velame se dá por depósitos de faixas helicoidais da parede secundária (Fig. 13). Nas paredes das células do velame também ocorrem projeções sinuosas em todas as espécies estudadas (Fig. 15, 16, 19).

A camada periférica do velame está diferenciada em epivelame em *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 10) e nas espécies de *Tillandsia* (Fig. 17-19). Nas três espécies de *Aechmea* e em *Dyckia duckei* e *D. paraensis* são observados pêlos absorventes unicelulares (Fig. 10, 11, 12, 14 respectivamente).

Nas espécies de *Aechmea* o número de camadas do velame varia de dois a cinco (Fig. 10, 11, 13), nas de *Dyckia* de sete a dez (Fig. 14-16) e nas de *Tillandsia* de cinco a seis camadas (Fig. 17-19).

O córtex das raízes é diferenciado em externo, mediano e interno (Fig. 1-9). O córtex externo é a exoderme, que é uniestratificada em *Aechmea castelnavii* e *A. mertensii* (Fig. 11, 13 respectivamente); pluriestratificada com três camadas de células em *Dyckia duckei*, *Tillandsia adpressiflora* e *T. didistachae* (Fig. 14, 17, 18 respectivamente); com quatro camadas de células em *Aechmea bromeliifolia* e *Dyckia paraensis* (Fig. 10, 20 respectivamente) e; acima de sete camadas em *T. paraensis* e *D. racemosa* (Fig. 9, 19, 21 respectivamente).

Em *Aechmea mertensii* a exoderme apresenta células de paredes periclinais externas e paredes anticlinais mais espessadas que as demais, formando espessamento em “U” invertido (Fig. 13). Nas demais espécies o espessamento das paredes das células da exoderme é homogêneo, tipo “O”, com o lume das células reduzido (Fig. 14-21).

Em *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 7) e *T. didistachae* (Fig. 8) quase não se observa diferenciação entre córtex externo, mediano e interno. Nestas espécies, o córtex mediano apresenta células menores do que as células do córtex interno.

Em todas as espécies estudadas o córtex mediano é constituído por células de paredes delgadas, com número variado de camadas de células hexagonais (Fig. 1-9). O córtex interno apresenta células parenquimáticas com espaços intercelulares conspícuos (Fig. 1-6, 9), essas células geralmente apresentam grãos de amido, e nesta região, se formam lacunas de ar (Fig. 1-9, 22-24).

Chama-se atenção para a presença canais de mucilagem com distribuição cilíndrica na região cortical das raízes de *Aechmea castelnavii* (Fig. 2, 26-27 setas). Em diferentes fases de desenvolvimento da raiz (Fig. 28-31) observa-se que esses canais apresentam inicialmente células da bainha e epiteliais de paredes finas (Fig. 28-29). Conforme a raiz vai atingindo a maturidade as células da bainha apresentam paredes espessadas (Fig. 30-31). Na maturidade da raiz esses canais apresentam lume reduzido (Fig. 2, 26-27, 31). Através das diferentes fases de desenvolvimento da raiz e dos canais de mucilagem observa-se o afastamento das células, constituindo canal esquizógeno (Fig. 28-31). Na raiz adulta de *Aechmea castelnavii* observa-se também a presença de felogênio (Fig. 27) que vai atuar na formação do revestimento.

Idioblastos contendo cristais de ráfides e drusas (Fig. 11-seta, 33-34) ocorrem no córtex e algumas vezes também no cilindro vascular das raízes de *Aechmea* e *Tillandsia*. A distribuição desses idioblastos é esparsa no córtex de *Aechmea mertensii* e *A. bromeliifolia* e mais acentuada no córtex mediano de *A. castelnavii* (Fig. 2).

A endoderme, camada mais interna do córtex interno, é uniestratificada em todas as espécies estudadas (Fig. 35-41). Tanto as paredes periclinais quanto as anticlinais das células da endoderme de *Aechmea castelnavii* e das *Tillandsia* apresentam espessamento homogêneo, constituindo o espessamento em “O” (Fig. 35, 37-38 respectivamente). Não foi evidenciada estria de Caspary nas células da endoderme das raízes das espécies estudadas. Algumas células da endoderme das raízes apresentam paredes finas e ficam localizadas opostamente aos pólos de protoxilema, são as células-de-passage (Fig. 35, 37). Em *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 39) e nas *Dyckia* (Fig. 40-41) a endoderme apresenta células com espessamento apenas nas paredes anticlinais e em *A. mertensii* (Fig. 36) além das paredes anticlinais, a periclinal interna também é espessada constituindo o espessamento em “U”.

O cilindro vascular é delimitado pelo periciclo, que é unisseriado e apresenta células de paredes finas na maioria das espécies estudadas (Fig. 36-41), exceto em *Aechmea castelnavii* (Fig. 35) que apresenta periciclo com células de paredes parcialmente espessadas, alternando com células de parede finas.

As raízes de todas as espécies estudadas apresentam cilindro vascular com estrutura poliarca, formado por elementos de xilema alternados com elementos de floema (Fig. 35-41). O protoxilema em média apresenta 11 pólos nas *Aechmea* (Fig. 2), 12 a 19 pólos nas *Tillandsia* (Fig. 7, 8) e de 13 a 15 pólos nas *Dyckia* (Fig. 23, 25). A medula das raízes é constituída de parênquima com células de paredes totalmente espessadas (Fig. 22-23, 36, 42).

A tabela 1 agrupa as características anatômicas das raízes das espécies estudadas para facilitar a comparação entre os gêneros e auxiliar na discussão.

Discussão

As espécies de Bromeliaceae cujas raízes foram estudadas estão distribuídas nas três subfamílias sensu Dahlgren et al (1985): *Aechmea* (Bromelioideae), *Tillandsia* (Tillandsioideae) e *Dyckia* (Pitcairnioideae). Essas raízes apresentam estrutura anatômica semelhante como velame pluriestratificado, córtex diferenciado, endoderme e periciclo unisseriados, cilindro vascular poliarco e medula com células parenquimáticas de paredes espessadas. Essas estruturas caracterizam as espécies estudadas e também são citadas por Tomlinson (1969), Pita & Menezes (2002), Segecin & Scatena (2004), Proença & Sajo (2008) para raízes de outras espécies de Bromeliaceae.

Em todas as raízes das espécies aqui estudadas há ocorrência de velame pluriestratificado. Em representantes de Orchidaceae, Araceae, Bromeliaceae, Liliaceae, Dioscoriaceae, Taccaceae, Amarillidaceae e Comellinaceae o velame pode ser uniestratificado, biestratificado ou pluriestratificado (Fahn 1987, Mauseth 1988, Segecin & Scatena 2004). Segundo esses autores as características que mais variam são o espessamento das paredes de suas células, que pode mudar na forma e intensidade e a inexistência de protoplasto vivo na maturidade daquelas células situadas próximas à exoderme.

A existência de velame em raízes de várias espécies epífitas levou alguns autores a associarem sua presença ao hábito epifítico (Cutter 1980, Fahn 1987, Mauseth 1988). Como foi evidenciada a presença de velame também em raízes de Bromeliaceae terrestres, como *Dyckia* e *Encholirium* (Pita & Menezes 2002), acredita-se que esse caráter pode estar relacionado mais ao fator genético do que ambiental.

Tomlinson (1969) descreveu para as Bromeliaceae epífitas a presença de raízes adventícias com função exclusiva de fixar a planta ao substrato. Nas espécies aqui estudadas observou-se a presença de velame com pêlos absorventes, que além de exercer papel protetor, também desempenha a função de absorver água. Dessa forma, nas espécies estudadas, as raízes exercem a função de fixação, suporte e absorção, características que devem estar relacionadas ao seu hábito epifítico.

Nas paredes das células do velame das raízes das espécies estudadas ocorrem projeções sinuosas, que pode sugerir um aumento na superfície de absorção de água e sais minerais. Segundo Benzing et al. (1982) uma das funções do velame é exatamente a absorção. Para Esau (1977) e Fahn (1987) a função do velame é proteção mecânica e redução da perda de água através do córtex. Sabe-se que o velame é formado também por células mortas, compactamente arranjadas e, freqüentemente, apresentam células de paredes espessadas com faixas helicoidais, espiraladas e em rede (Arditti 1992).

Na maioria das espécies estudadas a camada periférica do velame é diferenciada em epivelame e apresenta pêlos absorventes. Essa característica também foi registrada para outros representantes de Bromeliaceae (Pita & Menezes 2002, Segecin & Scatena 2004, Proença & Sajo 2008). Segundo Engard (1944) a presença de pêlos absorventes está relacionada a condições ambientais especiais, inclusive do hábito da espécie. Acredita-se que nas espécies aqui estudadas, assim como naquelas estudadas por Segecin & Scatena (2004), a presença de epivelame com pêlos absorventes pode ser interpretada como estratégia das espécies para aumentar a superfície de absorção de água.

A exoderme das raízes das espécies estudadas varia de uniestratificada a pluriestratificada e sua presença pode ser uma resposta contra a perda de água e maior proteção mecânica. Exoderme uniestratificada típica, com células-de-passagem foi observada na grande maioria das raízes de Orchidaceae portadoras de velame (Withner et al. 1974, Benzing et al. 1982, Pridgeon & Stern 1982, Stern & Whitten 1998, Stern & Judd 2001, Stern et al. 2004). Exoderme pluriestratificada foi documentada em espécies de Bromeliaceae (Pita & Menezes 2002, Segecin & Scatena 2004, Proença & Sajo 2008).

Uma das funções atribuídas à exoderme é a diminuição da transpiração da raiz, conforme observado em orquídeas por Sanford & Adalawo (1973) e Benzing et al. (1982, 1983). Segundo Tomlinson (1969) e Dycus & Knudson (1957), o conjunto velame-exoderme oferece proteção mecânica e dificulta a perda de água do córtex radicular, sendo também capaz de armazenar água e nutrientes.

Nas plantas que apresentam raízes aéreas as células da exoderme podem apresentar somente paredes primárias (Sanford & Andalawo 1973, Pita & Menezes 2002). A forma, o tamanho e principalmente o grau de espessamento das paredes das células do velame e da exoderme, variam em função da umidade relativa do ar (Sanford & Adalawo 1973, Dycus & Knudson 1957). Como a maioria das espécies estudadas apresenta raízes com células exodérmicas de paredes totalmente espessadas, acredita-se que esta seja uma resposta ao hábito epifítico e que essa camada mecânica propicia uma fixação mais eficiente.

Em todas as raízes das espécies estudadas é possível diferenciar córtex externo, mediano e interno, caráter também observado para as Bromeliaceae em geral (Tomlinson 1969). Segundo o autor, o córtex externo apresenta células de paredes espessadas, o córtex mediano possui células de paredes finas e o córtex interno, células com paredes finas, espaços intercelulares evidentes e canais de ar. De acordo com Meyer (1940 *apud* Tomlinson 1969) os espaços intercelulares presentes no córtex interno das raízes de Bromeliaceae têm a função de transportar água por capilaridade. Os canais de ar ocorrentes no córtex interno das raízes das espécies aqui estudadas possivelmente desempenham a função de transportar a água por capilaridade conforme sugerido por Meyer (*apud* Tomlinson 1969), para outras Bromeliaceae e pode ser uma resposta adaptativa ao hábito epifítico.

A presença de idioblastos contendo cristais do tipo ráfides e drusas nas raízes das espécies estudadas pode ser interpretada como sinapomorfia da família, uma vez que sua ocorrência é relatada para todas as Bromeliaceae estudadas até o momento. Para Poales em geral, a presença de idioblastos de ráfides foi sugerida como caráter plesiomórfico (Proença & Sajo 2008). Além disso, acredita-se que a presença desse caráter pode ser considerada resposta adaptativa das plantas às condições xerofíticas (Fahn & Cuttler 1992) e também pode atuar na prevenção contra ataque de herbívoros (Prychid & Rudall 2000).

Na literatura consultada não foi documentada a presença de canal de mucilagem nas raízes de Bromeliaceae, mas neste trabalho, foi observada em *Aechmea castelnavii*. De acordo com Esau (1977), a presença de mucilagem nos tecidos, além de evitar a dessecação, também atua na troca iônica possibilitando a quelagem dos nutrientes e segundo Fahn & Cutler (1992) é considerada como adaptação das plantas às condições xerofíticas. Para *A. castelnavii* acredita-se que sua presença desempenha essas funções, pode estar associada ao hábito epifítico e serve como diagnóstico.

As espécies aqui estudadas apresentam raízes com endoderme e periciclo unisseriados, características também relatadas para outras espécies do gênero (Pita & Menezes 2002, Segecin & Scatena 2004). Para a maioria das raízes de Bromeliaceae estudadas indica-se a presença de endoderme com células pequenas de paredes finas. Nas espécies aqui estudadas que ocorrem na região amazônica e apresentam hábito epifítico, talvez o espessamento de suas paredes seja resposta adaptativa ao ambiente, conforme observado por Segecin & Scatena (2004) e Proença & Sajo (2008).

Dentre as espécies estudadas, as raízes de *Dyckia* e *Tillandsia* apresentam maior número de caracteres comuns (Tab. 1) e portanto, a semelhança anatômica entre as subfamílias Pitcairnioideae e Tillandsioideae é mais significativa. Em outras espécies de *Dyckia* e *Tillandsia* estudadas (Tomlinson 1969, Segecin & Scatena 2004, Proença & Sajo 2008) essa semelhança também foi observada indicando caracteres consistentes para os gêneros.

Nas *Tillandsia* analisadas a presença de velame, exoderme e endoderme com paredes periclinais e anticlinais espessadas, presença de idioblasto do tipo ráfides e drusas, presença de canais de ar, periciclo de células de paredes finas e medula com células de paredes espessadas são caracteres comuns para o gênero. Caracteres também encontrados nas outras espécies do gênero (Tomlinson 1969, Segecin & Scatena 2004, Proença & Sajo 2008).

Tillandsia paraensis difere das demais espécies de *Tillandsia* aqui estudadas por apresentar velame com 6 camadas de células, exoderme com 4 camadas de células e protoxilema com cerca de 12 pólos. *Tillandsia adpressiflora* e *T. didistachae* compartilham entre si a maioria dos caracteres anatômicos, com a diferença que em *T. adpressiflora* as células do velame apresentam paredes espessadas. Para Tomlinson (1969) essas estruturas estão ligadas ao hábito epifítico e também foram observadas em outras espécies estudadas (Segecin & Scatena 2004, Proença & Sajo 2008).

As raízes das espécies de *Dyckia* estudadas apresentam pouca diferença anatômica. *Dyckia duckei* apresenta três camadas de células da exoderme e as demais apresentam quatro. *D. racemosa* apresenta sete camadas de células de velame enquanto as demais apresentam 10. Essa diferença também foi observada por Pita & Menezes (2002) em outras espécies de *Dyckia*.

Das espécies estudadas, as de *Aechmea* apresentam maior variação dos caracteres anatômicos das raízes. O espessamento helicoidal da parede das células do velame é um caráter que possibilita diferenciar *A. mertensii* de *A. bromeliifolia* e *A. castelnavii*. Enquanto que presença de canais de mucilagem e periciclo com células de paredes espessadas distingue *A. castelnavii* das demais. Esses caracteres são considerados importantes na delimitação dessas espécies.

As espécies de *Aechmea* estudadas se caracterizam por apresentar idioblastos contendo cristais e cilindro vascular com cerca de 11 pólos de protoxilema, enquanto que as de *Dyckia* apresentam velame com 7-10 camadas de células, exoderme pluriestratificada com espessamento homogêneo, endoderme com células de paredes anticlinais espessadas e cilindro vascular com cerca de 12-15 pólos de protoxilema, e as de *Tillandsia* velame com 5-6 camadas de células, exoderme pluriestratificada com espessamento de parede homogêneo, idioblasto contendo cristais e endoderme com espessamento de parede em “O”.

A presença de velame, exoderme com células de paredes suberificadas constituindo uma camada mecânica, de canais de mucilagem, de lacunas de ar no córtex interno e presença de idioblastos com cristais são estruturas adaptativas ao hábito epifítico.

Referências Bibliográficas

- Arditti, J. 1992. **Fundamentals of Orchid Biology**. John Wiley, New York.
- Barfuss, M.H.J., Samuel, R., Till, W. & Stuessy, T.F. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. **American Journal of Botany** **92**: 337-351.
- Benzing, D.H., Ott, D.W. & Friedman, W.E. 1982. Roots of *Sobralia macrantha* (Orchidaceae): structure and function of the velamen-exodermis complex. **American Journal of Botany** **69**(4): 608-614.
- Benzing, D.H., Friedman, W.E., Peterson, G. & Renfrow, A. 1983. Shootlessness, velamentous roots, and the permanence of Orchidaceae in the epiphytic biotope. **American Journal of Botany** **70**: 121-133.
- Benzing, D.H. 2000. **Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation**. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cutter, E. G. 1980. **Plant anatomy**. Part II: organs. 1^a ed., Edward Arnold, London.
- Dahlgren, R.M.T., Clifford, H.T. & Yeo, P.F. 1985. **The families of the monocotyledons**. Springer-Verlag. Berlin.
- Dycus, A.M. & Knudson, L. 1957. The role of the velamen of the aerial roots of orchids. **Botanical Gazette** **119**: 78-87.
- Engard, C.J. 1944. Morphological identity of the velamen and exodermis in orchids. **Botanical Gazette** **105**: 457-462.
- Esau, K. 1977. **Anatomy of seed plants**. 2^a ed., John Wiley & Sons, New York.
- Fahn, A. 1987. **Plant anatomy**. 3^a ed., Pergamon Press, Oxford.
- Fahn, A. & Cuttler, D. F. 1992. **Xerophytes**. Encyclopedia of plant taxonomy. Gebruder Borntraeger, Berlin.
- Givnish, T. J., Pires, J. C., Graham, S. W., Mcpherson, M. A., Prince, L. M., & Patterson, T. B. 2008. **Phylogeny, biogeography, and ecological evolution in Bromeliaceae: Insights from ndhF sequences**. Pp. 3-26, In: Columbus, J. T., Friar, E. A., Porter, J. M., Prince, L. M., & Simpson, M. G. (eds), *Monocots: Comparative Biology and Evolution*. Rancho Santa Ana Botanical Garden, Claremont.
- Horres, R., Zizka, G., Kahl, G. & Weising, K. 2000. Molecular phylogenetics of Bromeliaceae: evidence from *trnL* (UAA) intron sequences of the chloroplast genome. **Plant Biology** **2**: 306-315.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York.
- Kaiser, E. 1880. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. **Botanisch zentralb** **1880**: 25-26.

- Krauss, B.H. 1948. Anatomy of the vegetative organs of the Pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. **Botanical Gazette 110**: 159-217.
- Krauss, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. III – The root and the cork. **Botanical Gazette 110**: 550-587.
- Langeron, M. 1949. **Precis de Microscopie**. Masson et Ciencie, Paris.
- Luther, H.E. 2006. **An alphabetical list of bromeliad binomial**. 10^a ed., The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota.
- Mauseth, J.D. 1988. **Plant anatomy**. The Benjamin Cummings Publishing Company, Inc., California.
- 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.
- Pridgeon, A.M. & Stern, W.L. 1982. Vegetative Anatomy of *Mioxanthus* (Orchidaceae). **Selbyana 7** (1): 55-63.
- Prychid, C.J. & Rudall, P.J. 2000. Distribution of calcium oxalate crystals in monocotyledons. In: K.L. Wilson & D.A. Morrison (eds.). **Monocots: Systematics and Evolution**. Csiro Publishing, Australia.
- Proença, S.L. & Sajo, M.G. 2008. Rhizome and root anatomy of 14 species of Bromeliaceae. **Rodriguésia 59** (1): 113-128.
- Roeser, K.R. 1962. Die Nadel der Schwarzkiefer-Masenprodukt und Keinstwert der Natur. **Microkosmos 61**: 33-36.
- Sanford, W.W. & Adanlawo, I. 1973. Velamen and exodermis characters of west african epiphytic orchids in relation to taxonomic grouping and habitat tolerance. **Botanical Journal of the Linnean Society 66**: 307-321.
- Segecin, S. & Scatena, V.L. 2004. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. **Acta Botânica Brasilica 18**(2): 253-260.
- Smith, L.B. & Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica Monograph 14**: 1-662.
- Stevens, P.F. 2008. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008. [and more or less continuously updated since]." will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/Apweb/>.
- Stern, W.L. & Whitten, W.M. 1998. Comparative vegetative anatomy of *Stanhopeinae* (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society 129**: 87-103.
- Stern, W.L. & Judd, W.S. 2001. Comparative anatomy and systematic of *Catasetinae* (Orchidaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society 136**: 153-178.

- Stern, W.L., Judd, W.S. & Carlswald, B.S. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), *sans* Oncidiinae. **Botanical Journal of the Linnean Society** **144**: 251-274.
- Tomlinson, P.B. 1969. III- Commelinales-Zingiberales. In: METCALFE, C.R. (Ed.). **Anatomy of the Monocotyledons**. Clarendon Press, Oxford.
- Withner, C.L., Nelson, P.K. & Wejksnora, P.J. 1974. The anatomy of Orchids. In: Wither, C.L. **The Orchids Cientific Studies**. John Wiley, New York.

ILUSTRAÇÕES

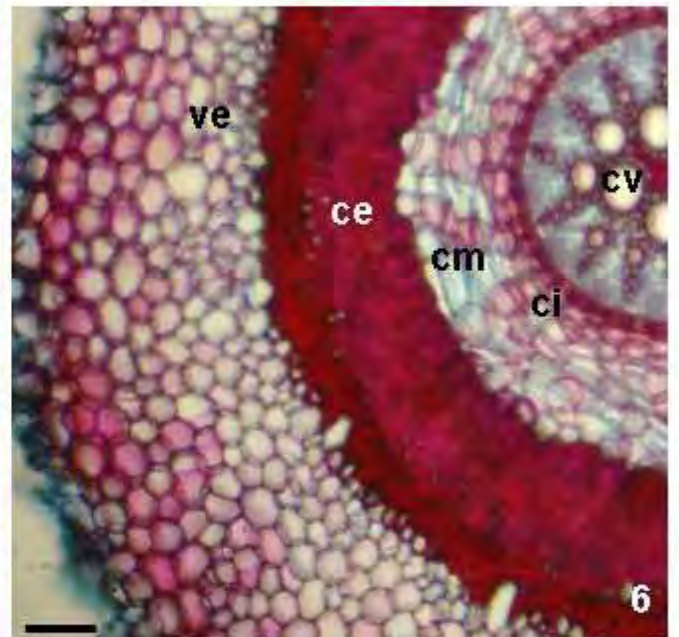
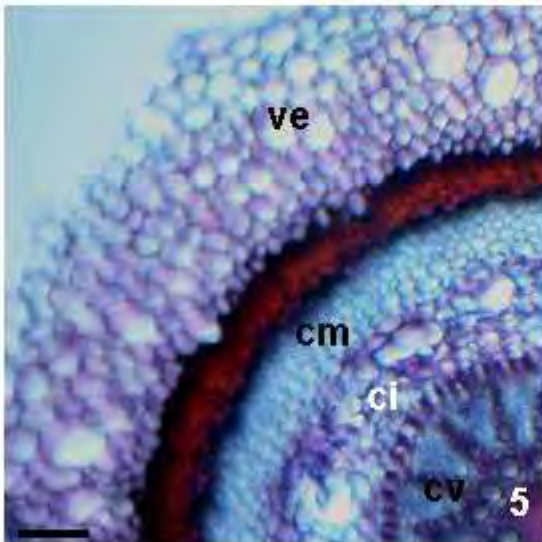
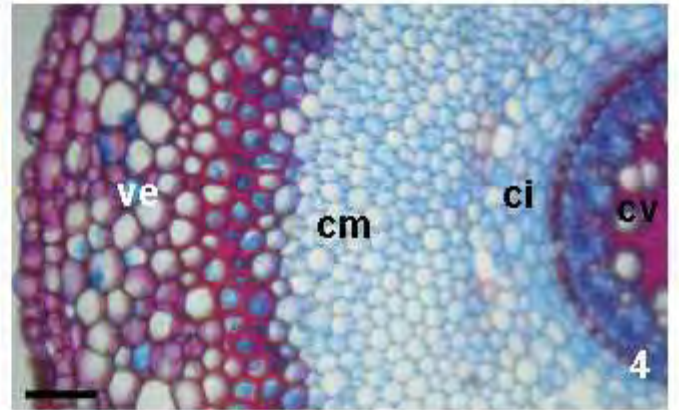
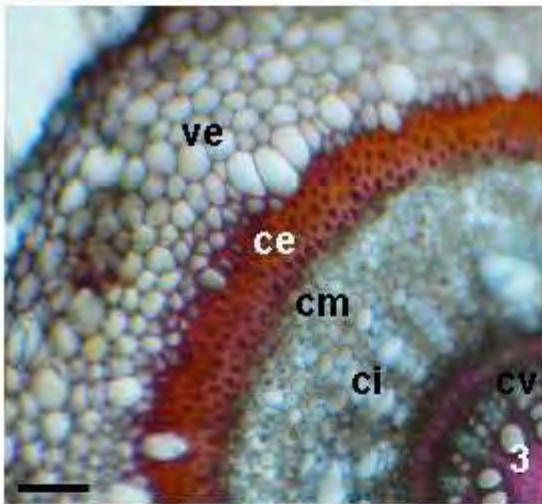
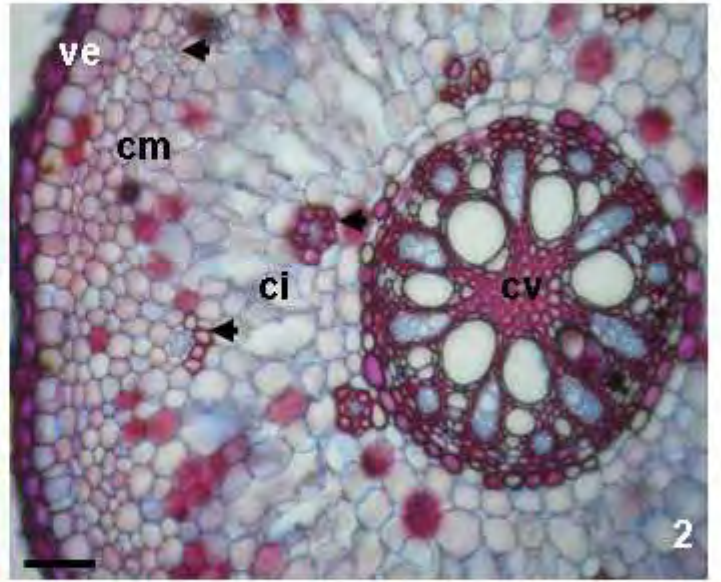
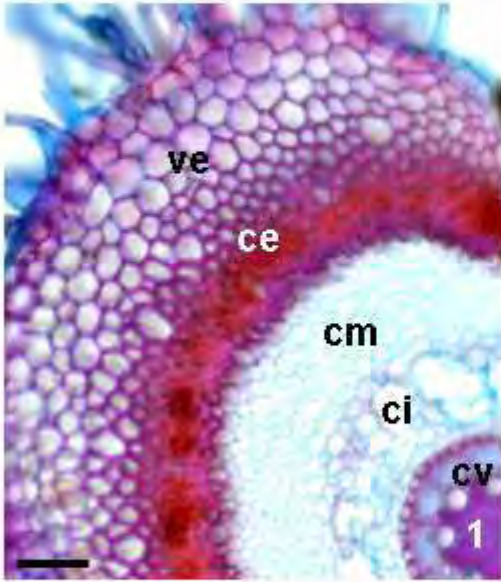
Figuras 1 a 6. Secções transversais de raízes de Bromeliaceae. Aspecto geral de: *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 1); *Aechmea castelnavii* (Seta- canais de mucilagem) (Fig. 2); *Dyckia paraensis* (Fig. 3); *Aechmea mertensii* (Fig. 4); *Dyckia duckei* (Fig. 5); *Dyckia racemosa* (Fig. 6). (ce-córtex externo; ci-córtex interno; cm-córtex mediano; cv-cilindro vascular; ve-velame). (cabeças de setas- canais de mucilagem). (Figs. 1-6: Barra=150µm).

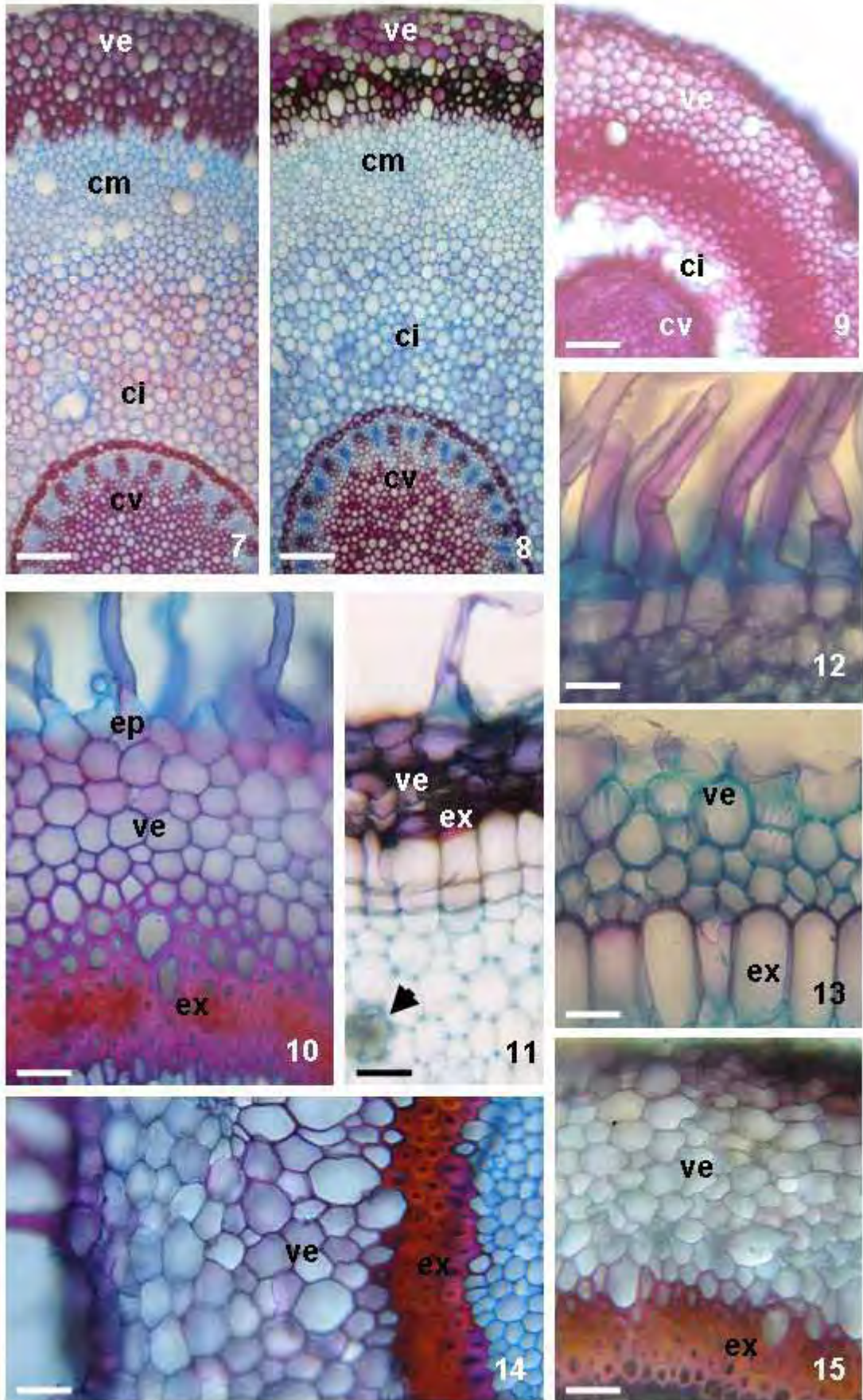
Figuras 7 a 15. Secções transversais de raízes de Bromeliaceae. Aspecto geral de: *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 7), *Tillandsia didistachae* (Fig. 8) e *Tillandsia paraensis* (Fig. 9). Detalhe do velame e exoderme de *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 10). Detalhe do velame, exoderme e drusa (cabeça de seta) no córtex de *Aechmea castelnavii* (Fig. 11). Detalhe do velame com células de paredes espessadas com faixas helicoidais de *Aechmea mertensii* (Figs. 12-13). Detalhe do velame e exoderme de *Dyckia duckei* (Fig. 14) e *Dyckia paraensis* (Fig. 15). (ci-córtex interno; cm-córtex mediano; cv-cilindro vascular; ep-epivelame; ex-exoderme; ve-velame). (Figs. 7-9: Barra=150µm; Figs. 10-14-15: Barra=60µm; Figs. 9-11-13: Barra=30µm; Fig. 12: Barra=25µm).

Figuras 16 a 25. Secções transversais de raízes de Bromeliaceae. Detalhe do velame de *Dyckia racemosa* (Fig. 16), *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 17), *Tillandsia didistachae* (Fig. 18) e *Tillandsia paraensis* (Fig. 19). Detalhe da exoderme de *Dyckia paraensis* (Fig. 20) e *Dyckia racemosa* (Fig. 21). Aspecto geral de *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 22), *Dyckia duckei* (Fig. 23), *Dyckia paraensis* (Fig. 24) e *Dyckia racemosa* (Fig. 25). (ep-epivelame; ex-exoderme; ve-velame). (Figs. 16-19: Barra=30µm; Figs. 20-21: Barra=25µm; Figs. 22-24: Barra=110µm; Figs. 23-25: Barra= 100 µm).

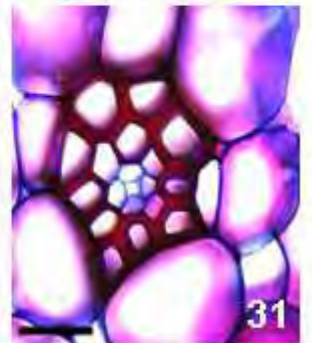
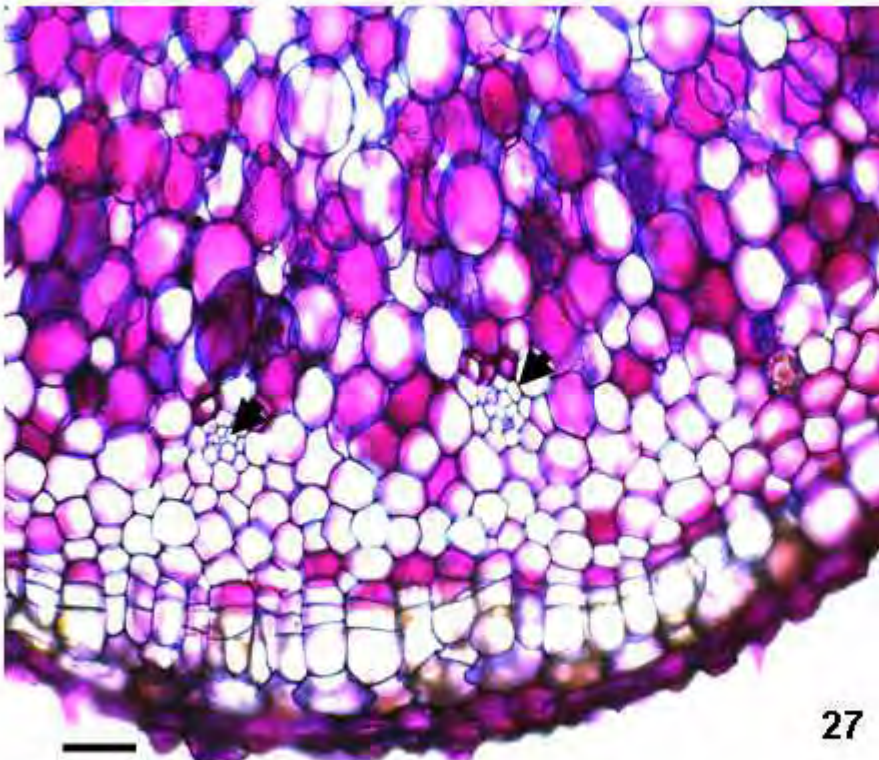
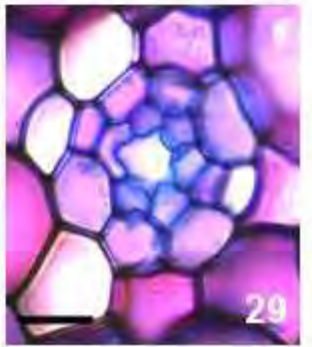
Figuras 26 a 31. Secções transversais de raízes de *Aechmea castelnavii*. Aspecto geral (Fig. 26). Detalhe do felogênio e córtex com canais de mucilagem (setas) (Fig. 27). Diferentes fases de desenvolvimento dos canais de mucilagem (Figs. 28-31). Raízes jovens (Figs. 28-30). Raiz adulta (Fig. 31). (cabeças de setas- canais de mucilagem). (Fig. 26: Barra=120 µm; Fig. 27: Barra=130µm; Figs. 28-30: Barra=30µm; Figs. 29-31: Barra=25 µm).

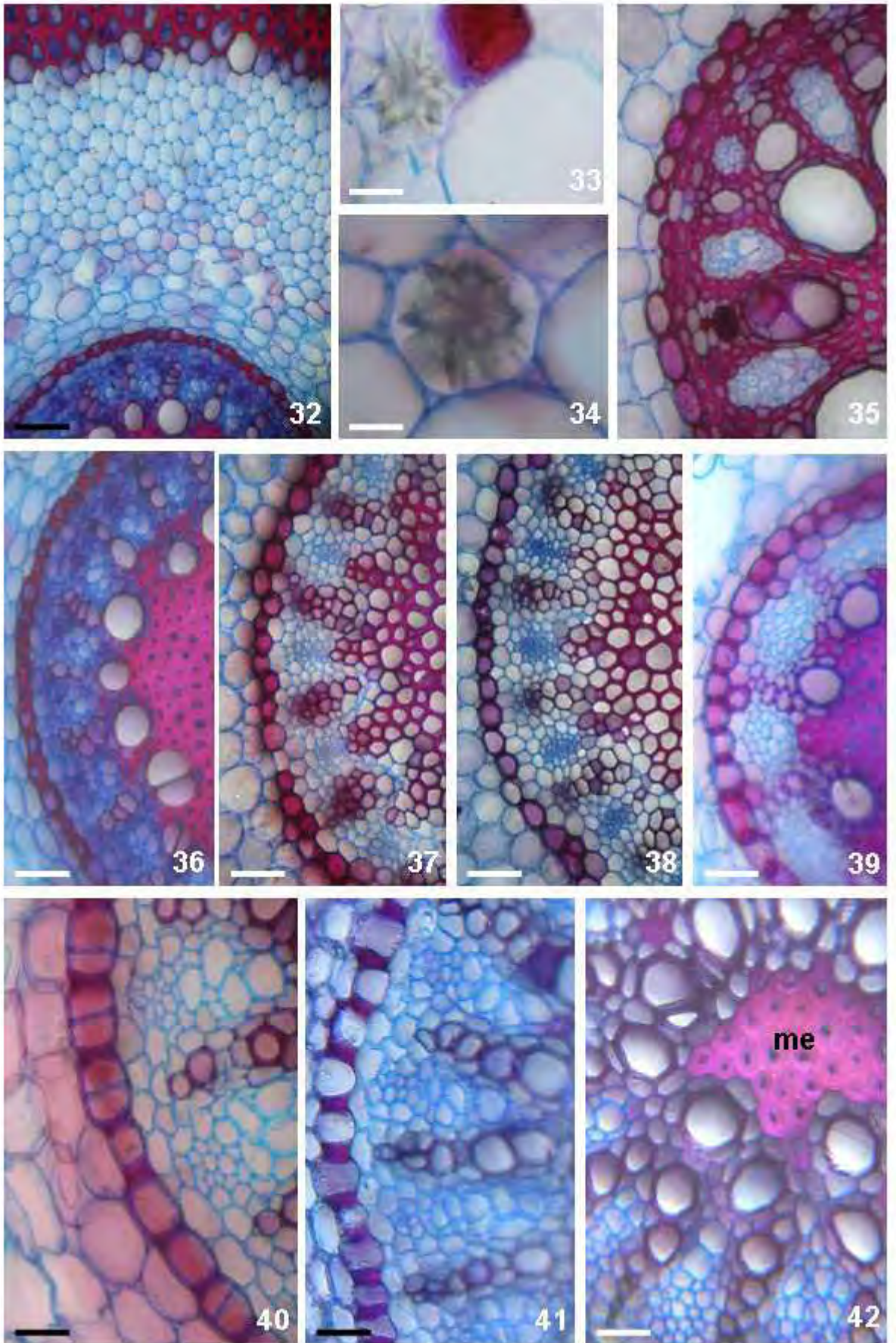
Figuras 32 a 42. Secções transversais de raízes de Bromeliaceae. Aspecto do córtex externo, mediano e interno de *Aechmea mertensii* (Fig. 32). Detalhes de idioblastos com drusas no córtex de *Aechmea castelnavii* (Fig. 33) e *Tillandsia didistachae* (Fig. 34). Detalhe da endoderme e cilindro vascular de: *Aechmea castelnavii* (Fig. 35), *Aechmea mertensii* (Fig. 36), *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 37), *Tillandsia didistachae* (Fig. 38), *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 39), *Dyckia paraensis* (Fig. 40) e *Dyckia duckei* (Figs. 41-42). (me-medula). (Fig. 32: Barras=110 µm, Figs. 33-34: Barra=20µm; Figs. 35-41: Barra=40µm; Fig. 42: Barra=30µm).











CAPÍTULO II

**Anatomia foliar de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso,
Brasil.**

(Segundo normas da Revista Brasileira de Botânica)

Resumo

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

Palavras-chave: *Aechmea*, *Dyckia*, Taxonomia, *Tillandsia*

Abstract

(Leaf anatomy of species of Bromeliaceae (Poales) from the Amazon, Mato Grosso, Brazil). Species *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* and *T. paraensis*

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

Key words: *Aechmea*, *Dyckia*, Taxonomy, *Tillandsia*,

Introdução

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

A família foi dividida anteriormente em três subfamílias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae, diferenciadas principalmente pelo hábito de crescimento, morfologia das flores, frutos e sementes e tipos de tricomas (Smith & Downs 1974, 1977, 1979, Cronquist 1981, Dahlgren

et al. 1985). Considerando as características citadas acima e acrescentados estudos filogenéticos recentes, a família apresenta oito subfamílias: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Bromelioideae. (Givnish *et al.* 2007, 2008, Stevens 2008).

Os representantes de Tillandsioideae se distribuem em nove gêneros e 1015 espécies epífitas, apresentam sementes com pêlos, raízes que funcionam basicamente como elemento de fixação e folhas com escamas simétricas que absorvem água e nutrientes do meio. Os de Pitcairnioideae apresentam seis gêneros e 515 espécies epífitas e terrestres, sementes achatadas e folhas com escamas mais ou menos simétricas. Os de Bromelioideae apresentam 31 gêneros e 722 espécies epífitas, sementes alongadas, raízes voltadas à fixação e folhas com escamas peltadas, assimétricas (Stevens 2008).

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

Dentre os estudos anatômicos com representantes de Bromeliaceae disponíveis na literatura, a presença de escamas epidérmicas foliares absorventes é considerada caráter de importância anatômica, fisiológica e ecológica (Haberlandt 1914, Solereder & Meyer 1929, Kraus 1949, Tomlinson 1969, Benzing 1970, Benzing *et al.* 1976, Benzing *et al.* 1978, Benzing & Renfrow 1980). Com representantes de Bromeliaceae brasileiros foi feito estudo comparativo das escamas epidérmicas foliares de 100 táxons, sugerindo hipóteses sobre prováveis linhas filogenéticas da família (Strehl 1983).

As circunscrições das subfamílias de Bromeliaceae e as relações entre os gêneros são pouco estáveis e necessitam de estudos variados com a finalidade de agregar mais informações que possam contribuir com um arranjo mais preciso de seus táxons (Brown & Terry 1992). Neste

sentido, o objetivo desse trabalho é levantar características anatômicas das folhas que contribuam para a delimitação taxonômica das subfamílias, gêneros e espécies e que possam evidenciar estratégias adaptativas de representantes de Bromeliaceae. Para tanto, escolheu-se espécies de *Aechmea* (Bromelioideae), *Dyckia* (Pitcairnioideae) e *Tillandsia* (Tillandsioideae) que ocorrem na Amazônia, Mato Grosso, Brasil.

Material e métodos

As espécies de Bromeliaceae foram coletadas no Parque Estadual Cristalino e em outras regiões amazônicas do Estado de Mato Grosso. Parte do material coletado foi herborizada e parte (folhas) foi fixada em FAA₅₀ e estocada em etanol 70% (Johansen 1940).

As exsicatas estão depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Mato Grosso (HERBAN) sob os números: *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker 444, *Aechmea castelnavii* Baker 442, *Aechmea mertensii* (G. Mey.) Schult. & Schult. f. 445; *Dyckia duckei* L.B. Smith 1231, *Dyckia paraensis* L.B. Smith 1245, *Dyckia racemosa* Baker 1259; *Tillandsia adpressiflora* Mez 2011, *Tillandsia didistachae* E. Morren Baker 2015 e *Tillandsia paraensis* Mez 2021.

Para a análise anatômica, foi escolhida a região mediana da quinta folha, no sentido centro periferia da roseta de pelo menos três indivíduos diferentes. Secções transversais e longitudinais foram obtidas à mão livre, com o auxílio de lâmina de barbear, coradas com Azul de Astra e Fucsina Básica (Roeser 1962) e montadas em lâminas histológicas semipermanentes com gelatina glicerinada (Kaiser 1880).

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

Algumas secções de material fresco foram utilizadas para testes microquímicos, com Lugol para identificar amido, Sudam IV para as gotículas lipídicas, solução de Floroglucina em meio ácido e Safranina para lignina, Azul de Astra para celulose (Johansen 1940) e solução de Azul de Metileno para mucilagem (Langeron 1949).

Resultados

A epiderme foliar, em vista frontal, apresenta células de paredes retas em *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 1), *Dyckia duckey* (Fig. 3), *A. mertensii* (Fig. 4) e *Dyckia racemosa* e sinuosa ou ondulada nas demais espécies (Fig. 2, 6-10).

As folhas, em todas as espécies estudadas apresentam escamas revestindo as duas faces da epiderme e ocorrem com maior frequência na abaxial. Em vista frontal observa-se que as escamas e os estômatos se distribuem em fileiras longitudinais nas *Aechmea* (Fig. 1, 4) e *Dyckia* (Fig. 3, 6); as escamas apresentam escudo constituído pelo disco central e pela ala (células periféricas) (Fig. 11-15). As células do disco central apresentam coloração intensa por apresentar conteúdo vivo (Fig. 11-15).

Nas *Tillandsia* as escamas e os estômatos se distribuem de forma aleatória na superfície da folha (Fig. 7-8). O disco central das escamas é formado por quatro células circundadas por dois anéis, sendo o interno constituído por oito células denominadas pericentrais, e o externo por dezesseis células denominadas subperiféricas. As demais células periféricas formam a ala que é constituída por numerosas células alongadas e dispostas radialmente (Fig. 16-19).

Em *Aechmea mertensii* o escudo das escamas exhibe arranjo simétrico (Fig. 13) e nas demais espécies assimétrico (Fig. 11-12, 14-19). Nas folhas de *Tillandsia paraensis*, *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii* (Fig. 20) as escamas cobrem os estômatos, pois suas alas se sobrepõem e, nas demais espécies, os estômatos ficam expostos (Fig. 21).

As folhas da maioria das espécies estudadas são hipoestomáticas, exceto *A. castelnavii* que é anfiestomática. Os estômatos são tetracíticos em *T. paraensis* (Fig. 5) e *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 9) e anomocíticos nas demais espécies.

Os estômatos localizam-se acima do nível das demais células epidérmicas nas *Dyckia* e *Tillandsia* (Fig. 34, 36-37). Em *Aechmea castelnavii* (Fig. 31) os estômatos localizam-se abaixo das demais células epidérmicas e em *A. mertensii* (Fig. 32) e *A. bromeliifolia* (Fig. 33) no mesmo nível.

Em todas as espécies estudadas, em secção transversal, as células epidérmicas são pequenas em relação às células do mesofilo e apresentam-se unisseriadas em ambas as faces (Fig. 22-34). Suas paredes são espessadas e lignificadas. O espessamento é acentuado nas paredes anticlinais e periclinais internas, com lume bastante reduzido e lenticular (Fig. 22-32). Em ambas as faces observam-se células basais, células do pedículo e algumas células da ala das escamas, como em *Aechmea mertensii* (Fig. 24, 30) e *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 27).

Todas as espécies apresentam mesofilo com hipoderme e suas camadas situadas logo abaixo da epiderme apresentam células com paredes espessadas, constituindo-se camadas mecânicas. Em ambas as faces foliares de *A. mertensii* (Fig. 24, 32) e das *Tillandsia* (Fig. 27-29) a hipoderme é constituída por uma camada mecânica, muitas vezes apresentando idioblastos contendo corpos silicosos (Fig. 28). *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 22, 33), *A. castelnavii* (Fig. 31) e *Dyckia racemosa* (Fig. 26) apresentam duas camadas mecânicas em ambas as faces. Em *Dyckia duckei* (Fig. 25) e *D. paraensis* é formada por três camadas mecânicas na face adaxial e uma na face abaxial.

Algumas espécies estudadas apresentam projeções laterais das células hipodérmicas em direção à câmara subestomática. No caso de *Tillandsia didistachae* (Fig. 34) e *Aechmea castelnavii* (Fig. 31) as projeções das células da hipoderme fecham parcialmente a câmara subestomática e em *A. mertensii* (Fig. 32) e *A. bromeliifolia* (Fig. 33) fecham totalmente impedindo a perda de água.

Nas folhas das espécies estudadas ocorre parênquima aquífero, situado logo abaixo da hipoderme, constituído por células alongadas anticlinalmente, aclorofiladas, de paredes finas (Fig.

38-46). Ocorre na face adaxial das folhas de *Dyckia* (Fig. 38-40), *Aechmea* (Fig. 41-43) e de *Tillandsia didistachae* (Fig. 44) e *T. paraensis* (Fig. 45), e ocorre nas duas faces em *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 46, 52). As células periféricas do parênquima aquífero são arredondadas (Fig. 38-46).

O mesofilo de todas as espécies estudadas apresenta parênquima clorofiliano braciforme localizado em espaços limitados, parecendo lacunas de ar (Fig. 38-46). Situam-se entre os feixes vasculares e estão voltados para a face abaxial, chegando até os estômatos nas *Dyckia* (Fig. 38-40) e em *A. bromeliifolia* (Fig. 41), *A. castelnavii* (Fig. 42) e *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 46). Em *A. mertensii* (Fig. 43), *T. didistachae* (Fig. 44) e *T. paraensis* (Fig. 45) são centrais, localizados entre os feixes vasculares. Estas células braciformes apresentam braços longos como nas *Tillandsia* (Fig. 47, 52), estrelados como nas *Aechmea* (Fig. 48-49, 53) e isodiamétricos curtos como nas *Dyckia* (Fig. 50, 51).

Nas *Aechmea* ocorrem feixes de fibras esclerenquimáticas extravasculares (Fig. 41-43, 54). Em *A. castelnavii* (Fig. 42) e *A. mertensii* (Fig. 43) esses feixes de fibras são voltados para a face abaxial da lâmina foliar e em *A. bromeliifolia* (Fig. 41) são mais numerosos e voltados para ambas as faces. Idioblastos contendo ráfides (Fig. 55) e drusas (Fig. 56-57) ocorrem em todas as espécies estudadas e estão situados próximos da face adaxial da epiderme e dos feixes vasculares.

O mesofilo apresenta feixes vasculares colaterais em todas as espécies estudadas (Fig. 38-47, 58-59). Esses feixes vasculares se distribuem paralelamente, em uma única série, com feixes maiores alternados com menores (Fig. 38-40, 43-47). São envolvidos por bainha dupla. A externa é constituída por células de paredes finas e constituem a endoderme; e a interna por células de paredes espessadas e constituem o periciclo (Fig. 47, 58-59). Xilema e floema são envolvidos pela bainha interna, que forma calotas de fibras pericíclicas (Fig. 47, 58-59).

Algumas características das folhas das espécies estudadas foram agrupadas na tabela 1, para facilitar a comparação entre elas e auxiliar na discussão.

Discussão

Todas as folhas das espécies estudadas apresentam células epidérmicas pequenas, com lume reduzido, paredes espessadas e cutícula fina; mesofilo com hipoderme, parênquima aquíífero, parênquima clorofiliano braciforme, idioblastos contendo ráfides e drusas e presença de feixes vasculares colaterais com bainha dupla. Essas estruturas caracterizam anatomicamente as espécies e também são encontradas nas demais Bromeliaceae estudadas (Tomlinson 1969, Flores 1975, Braga 1977, Brighigna *et al.* 1984, Medina 1990, Loeschen *et al.* 1993, Souza & Neves 1996, Pita 1997, Pierce *et al.* 2001, Arruda & Costa 2003, Ayoama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Scatena & Segecin 2005, Sousa *et al.* 2005, Proença & Sajo 2007).

A presença de células epidérmicas com paredes espessadas como ocorrem nas espécies aqui estudadas e em outros representantes de Bromeliaceae, podem contribuir para aumentar a resistência das folhas contra a ação dos ventos e evitar a perda de água, como adaptação ao hábito epifítico. Para angiosperma em geral, Fahn (1990) menciona esse caráter como adaptativo a ambientes secos. Paredes sinuosas em vista frontal como ocorre nas *Tillandsia* e em *A. castelnavii* e *Dyckia paraensis* possibilitam expansões e contrações foliares decorrentes de variação do turgor, uma vez que aumentam a superfície de contato entre as células e conferem maior resistência, corroborando Krauss (1949) e Proença & Sajo (2007).

As folhas aqui estudadas apresentam corpos silicosos nas células hipodérmicas, também relatados em outros estudos com outros representantes de Bromeliaceae (Tomlinson 1969, Krauss 1949, Souza & Neves 1994, Sajo *et al.* 1998, Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Scatena & Segecin 2005, Sousa *et al.* 2005, Proença & Sajo 2007). Esse caráter é considerado plesiomórfico para Poales (Stevens 2008), e ocorre nas famílias Rapateaceae, Poaceae, Cyperaceae, Thurniaceae, Ecdeiocolaceae e Centrolepidaceae (Dahlgren *et al.* 1985). Muitas funções lhes são atribuídas, entre elas: refletância das folhas (Krauss 1949), redução da transpiração, retenção de água, defesa contra microorganismos (Yoshida *et al.* 1962), prevenção contra o colapso dos tecidos subjacentes, servindo como envelope protetor rígido (Metcalf 1983). Acredita-se que nas espécies estudadas,

por causa do hábito epifítico esses corpos silicosos atuam como coadjuvantes na redução da transpiração, na retenção de água e deixam a planta menos palatável à herbivoria.

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

A frequência de escamas é maior na superfície abaxial do que na adaxial entre as espécies estudadas, corroborando Braga (1977), Strehl (1983) e Sousa *et al.* (2005), em que são mais conservativas nesta superfície que é menos exposta ao sol. As *Tillandsia* estudadas apresentam escamas mais elaboradas, que as demais espécies e foram observadas também nas *Tillandsia* estudadas por Tomlinson (1969), Braga (1977), Strehl (1983), Souza & Neves (1996), Scatena & Segecin (2005) e Proença & Sajo (2007). Como as Tillandsioideae apresentam representantes exclusivamente epifíticos (Dahlgren *et al.* 1985, Stevens 2008) a transição evolutiva de formas terrestres para epífitas pode estar associada à forma elaborada das escamas (Crayn *et al.* 2000, 2004).

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

A presença de projeções laterais das células da hipoderme em direção à câmara subestomática em *Tillandsia didistachae*, *Aechmea castelnavii*, *A. mertensii* e *A. bromeliifolia* pode funcionar no sentido de obstruí-la (Tomlinson 1969, Braga 1977, Proença & Sajo 2004), indicando estratégia para impedir a perda de água via estômato, como adaptação ao hábito epifítico. Também

a presença de hipoderme mecânica pode atuar como reforço da estrutura foliar e na proteção da planta contra a perda de água, seguindo a interpretação de Krauss (1949), para *Ananas comosus*.

O parênquima aquífero, das espécies estudadas é, segundo Pridgeon (1982), importante estratégia anatômica que possibilita a conquista do hábito epifítico, carente de um suprimento regular de água. De acordo com Madison (1977), além de armazenar água, esse parênquima também exerce papel importante na economia de calor, especialmente em epífitas com metabolismo CAM. Para Brighigna *et al.* (1984), ao armazenar a água absorvida pelas escamas, o parênquima aquífero protege a região clorofiliana da intensa luminosidade, favorecendo o processo fotossintético nas Bromeliaceae.

A ocorrência dos dois parênquimas aquífero e clorofiliano nas espécies estudadas, pode ser, segundo Loeschen *et al.* (1993), um vestígio de que as espécies de Bromeliaceae possuem metabolismo ácido crassuláceo (CAM), que consiste numa adaptação aos ambientes sujeitos a desidratação. Larcher (2004) cita que entre as epífitas, 50% a 60% de todas as Bromeliaceae e Orchidaceae são plantas CAM. Linder & Rudall (2005) mencionam que muitas Bromeliaceae desenvolveram metabolismo CAM e sobreviveram à baixa concentração de CO₂ que caracterizou o Plioceno e o Pleistoceno, adquirindo o epifitismo. Pierce *et al.* (2001), Medina (1990), Loeschen *et al.* (1993) e Brighigna *et al.* (1984) indicam que as folhas de muitas Bromeliaceae epífitas apresentam tal metabolismo, o que também é sugerido para as espécies aqui estudadas.

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

Feixes de fibras extravasculares ocorrem apenas nas espécies de *Aechmea* (Bromelioideae) aqui estudadas. Essa característica também foi observada em outros representantes de Bromelioideae (Krauss 1949, Tomlinson 1969, Flores 1975, Braga 1977, Souza & Neves 1996,

Sajo *et al.* 1998, Arruda & Costa 2003, Proença & Sajo 2004). Esse caráter é importante para circunscrições a níveis infrafamiliares de Bromeliaceae, não tendo qualquer significado adaptativo para ambientes.

Idioblastos contendo cristais de oxalato de cálcio como ocorrem nas folhas das espécies estudadas são comuns em outras espécies de Bromeliaceae e em outros representantes da ordem Poales (Dahlgren *et al.* 1985, Stevens 2008), com inúmeras funções. Estão relacionados com as condições ao ambiente xerofítico (Fahn & Cutler 1992) tornando as plantas menos palatáveis aos herbívoros (Mauseth 1988), neutralizando a grande quantidade de ácido oxálico produzido nas folhas (Brighigna *et al.* 1984), representando formas de armazenamento de cálcio e de ácido oxálico (Sunell & Healey 1979) e servindo como depósitos para resíduos metabólicos que seriam tóxicos para a célula ou tecido (Prychid & Rudall 1999).

O sistema vascular das espécies estudadas é constituído por feixes vasculares envolvidos por bainha interna que forma calotas de fibras bastante desenvolvidas voltadas ao xilema e ao floema, constituindo caráter xeromórfico. A quantidade e a disposição dos feixes vasculares e, especialmente, de elementos fibrosos a eles associados são elementos importantes na determinação do grau de xeromorfia e rigidez foliar (Withner *et al.* 1974). Também Rudall (1986) considera a presença de calotas de fibras no floema um caráter xeromórfico. Nas espécies aqui estudadas acredita-se que esse caráter xeromórfico esteja associado ao hábito epifítico.

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

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

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

Todas as demais espécies de Bromeliaceae estudadas (Tomlinson 1969, Braga 1977, Brighigna *et al.* 1984, Medina 1990, Loeschen *et al.* 1993, Souza & Neves 1996, Pita 1997, Pierce *et al.* 2001, Arruda & Costa 2003, Ayoama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Scatena & Segecin 2005, Sousa *et al.* 2005, Proença & Sajo 2007), independentes do hábito ou intensidade luminosa a que estejam submetidas, possuem folhas com caracteres xeromórficos indicando que a família é um grupo adaptado para sobreviver em ambientes sujeitos a estresse hídrico. Considera-se caracteres xeromórficos para as espécies estudadas: epiderme revestida por escamas protetoras com função de absorção; espessamento e lignificação das paredes das células da epiderme e hipoderme mecânica; idioblastos com corpos silicosos e cristais; câmaras subestomáticas obstruídas por células modificadas da hipoderme, impedindo a saída de água; presença de parênquima aquífero; estômatos em depressões; parênquima clorofiliano braciforme; presença fibras vasculares e extravasculares.

Referências Bibliográficas

- 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.
- ARRUDA, R.C.O. & COSTA, A.F. 2003. Foliar anatomy of five *Vriesea* Sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) species. *Selbyana* 24: 180-189.
- BENZING, D. H. 1970. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. *Botanical Gazette* 131:23-31.
- BENZING, D.H., HENDERSON, K., KESSEL, B. & SULAK, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany* 63: 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. & RENFROW, A. 1980. The nutritional dynamics of *Tillandsia circinata* in southern Florida and the origin of the air plant strategy. *Botanical Gazette* 141:165-172.
- 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. & TERRY, R. G. 1992. Petal appendages in Bromeliaceae. *American Journal of Botany* 79: 1051-1071.
- CRAYN, D.M., RANDALL, G.T., SMITH., J.A.C. & WINTER, K. 2000. Molecular systematics investigations in Pitcairnioideae (Bromeliaceae) as a basis for understanding the evolution of crassulacean acid metabolism (CAM). In: K.L. Winter & D.A. Morrison (eds.). *Monocots: systematic and evolution*. CSIRO, Melbourne.
- CRAYN, D.M. WINTER, K. & SMITH, A.C. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 3703-3708.

- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. 1985. The families of the monocotyledons: structure, evolution, and taxonomy. Springer-Verlag, Berlin.
- FAHN, A. 1990. Plant anatomy. 4^o ed. Blutterworth-Heinemann Ltd., Oxford.
- FAHN, A. & CUTLER, D.F. 1992. Xerophytes. In: Encyclopedia of plant anatomy. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- FLORES, E.M. 1975. Alguns aspectos de anatomia foliar comparada de espécies de Bromeliaceae (*Aechmea mexicana* Baker y *Hechtia glomerata* Zucc.). Revista de Biología Tropical 23: 29-52.
- GILMARTIN, A.J. & BROWN, G.K. 1987. Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. Systematic Botany 12: 493-500.
- GIVNISH, T. J., MILLAM, K. C., BERRY, P. E. & SYSTMA, K. J. 2007. Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. Aliso 23: 3-26.
- GIVNISH, T. J., PIRES, J. C., GRAHAM, S. W., MCPHERSON, M. A., PRINCE, L. M., & PATTERSON, T. B. 2008. Phylogeny, biogeography, and ecological evolution in Bromeliaceae: Insights from *ndhF* sequences. In: J.T. Columbus, E.A. Friar, J.M. Porter, L.M. Prince, M.G. Simpson (eds.). Monocots: Comparative Biology and Evolution. Rancho Santa Ana Botanical Garden, Claremont.
- HABERLANDT, G.F.J. 1914. Physiological plant anatomy. Mac Millan Co., London.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. MacGraw-Hill Book Company, New York.
- KAISER, E. 1880. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. Botanisch zentralb 1880: 25-26.
- KRAUS, J.E. & ARDUIN, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Edur., Seropédica.

- KRAUSS, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the Pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II - The leaf. *Botanical Gazette* 110: 333-404.
- LANGERON, M. 1949. *Precis de Microscopie*. Masson et Ciencie, Paris.
- LARCHER, W. 2004. *Ecofisiologia Vegetal*. 2^a ed. RIMA, São Carlos, São Paulo.
- LINDER, P.L. & RUDALL, P.J. 2005. Evolutionary History of Poales. *Annual Review of Ecology and Evolution Systematic* 36: 107-124.
- 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(1): 100-106.
- MADISON, M. 1977. Vascular epyphytes: their systematic occurrence and salient features. *Selbyana* 2 (1): 1-13.
- MANTOVANI, A. & IGLESIAS, R.R. 2005. Quando aparece a primeira escama? Estudo comparativo sobre o surgimento de escamas de absorção em três espécies de bromélias terrestres de restinga. *Rodriguésia* 56 (87): 73-84.
- MAUSETH, J.D. 1988. *Plant anatomy*. Benjamin Cummings Publishing Company, California.
- MEDINA, J. C. 1990. Eco-fisiologia y evolucion de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciências* 59: 71-100.
- METCALFE, C.R. 1983. Ecological anatomy and morphology: general survey. In: C. R. Metcalfe, C.R. & L. Chalk. *Anatomy of the Dicotyledons II*. Clarendon Press, Oxford.
- PIERCE, S., MAXWELL, K. GRIFFITHS, H. & WINTER, K. 2001. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. *American Journal of Botany* 88(8): 1371-1389.
- 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. Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP.
- PRIDGEON, A.M. 1982. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *American Journal of Botany* 69(6): 921-938.

- PROENÇA, S.L. & SAJO, M.G. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo. *Acta Botanica Brasílica* 18: 319-331.
- PROENÇA S.L & SAJO, M.G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 21(3): 657-673.
- 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.
- ROBINSON, H. 1969. A monograph on foliar anatomy of the genera *Connelia*, *Cottendorfia* and *Navia* (Bromeliaceae). *Smithsonian Contributions of Botany* 2: 1-41.
- ROESER, K.R. 1962. Die Nadel der Schwarzkiefer-Masenprodukt und Keinstwert der Natur. *Microkosmos* 61: 33-36.
- RUDALL, P. 1986. Taxonomic significance of leaf antomy in Australasian Iridaceae. *World Journal of Botany* 6: 277-289.
- SAJO, M.G., MACHADO, S.R. & CARMELLO-GUERREIRO, S.M. 1998. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. In: M.V. Pereira (ed.). *Bromélias da Mata Atlântica: Canistropsis*. Salamandra Consultoria Editorial Ltda, Rio de Janeiro.
- SCATENA, V.L. & SEGECIN, S. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 635-649.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica, Monograph* 14: 1-662.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica, Monograph* 14: 663-1492.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica, Monograph* 14: 1493-2142.
- SOLEREDER, H. & MEYER, F.J. 1929. Bromeliaceae. In: *Systematische Anatomie der Monokotyledonen*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.

- SOUSA, G.M., ESTELITA, M.E.M. & WANDERLEY, M.G.L. 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. Leaf anatomy of four *Tillandsia* species. *Bromélia* 3: 28-39.
- STEVENS, P.F. 2008. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008. [and more or less continuously updated since]." will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/Apweb/>.
- STREHL, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliáceas. *Iheringia, Série Botânica* 31: 105-119.
- 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.
- TOMLINSON, P.B. 1969. Comelinales - Zingiberales. In: C.R. Metcalfe (ed.). *Anatomy of the monocotyledons: III*. Clarendon Press, Oxford.
- VARADARAJAN, G.S. & GILMARTIN, A.J. 1987. Foliar Scales of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Systematic Botany* 12: 562-571.
- WITHNER, C.L., NELSON, P.K. & WEJKSNORA, P.J. 1974. The anatomy of Orchids. In: Wither, C.L. *The Orchids Cientific Studies*. John Wiley, New York.
- 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.

ILUSTRAÇÕES

Figuras 1 a 10. Vista frontal da epiderme foliar de espécies de Bromeliaceae: face abaxial de *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 1); face adaxial de *Aechmea castelnavii* (Fig. 2); face adaxial de *Dyckia duckey* (Fig. 3); face abaxial de *Aechmea mertensii* (Fig. 4); face abaxial de *Tillandsia paraensis* (Fig. 5, 8); face abaxial de *Dyckia paraensis* (Fig. 6); face adaxial e abaxial de *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 7, 9- respectivamente); face adaxial de *Tillandsia didistachae* (Fig. 10). (cabeças de setas- células com paredes sinuosas; setas - corpos silicosos). (cicatriz de escama). (Figs. 1, 6-7 : Barra=60µm; Figs. 2-4, 8: Barra=40µm; Figs. 5, 10: Barra=25µm; Fig. 9: Barra=30µm).

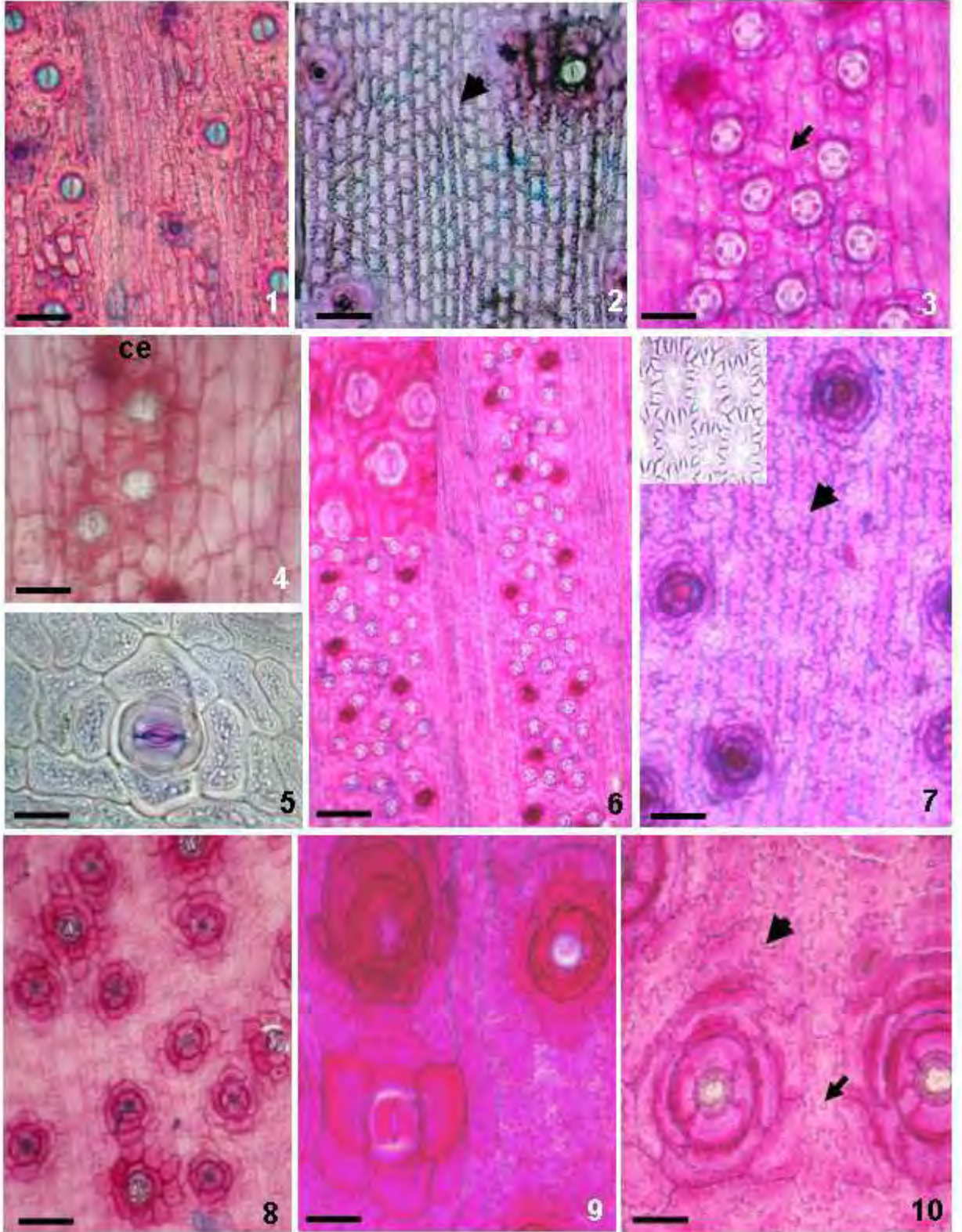
Figuras 11 a 21. Escamas foliares de espécies de Bromeliaceae: *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 11); *Aechmea castelnavii* (Fig. 12); *A. mertensii* (Fig. 13); *Dyckia duckey* (Fig. 14); *Dyckia paraensis* (Fig. 15); *Tillandsia adpressiflora* (Fig.16); *Tillandsia didistachae* (Fig. 17); *Tillandsia paraensis* (Fig. 18-19). Escamas com alas sobrepostas de *Aechmea castelnavii* (Fig. 20); e não sobrepostas de *Aechmea mertensii* (Fig. 21); (Figs. 11-19, 21: Barra=30µm; Fig. 20: Barra=60µm).

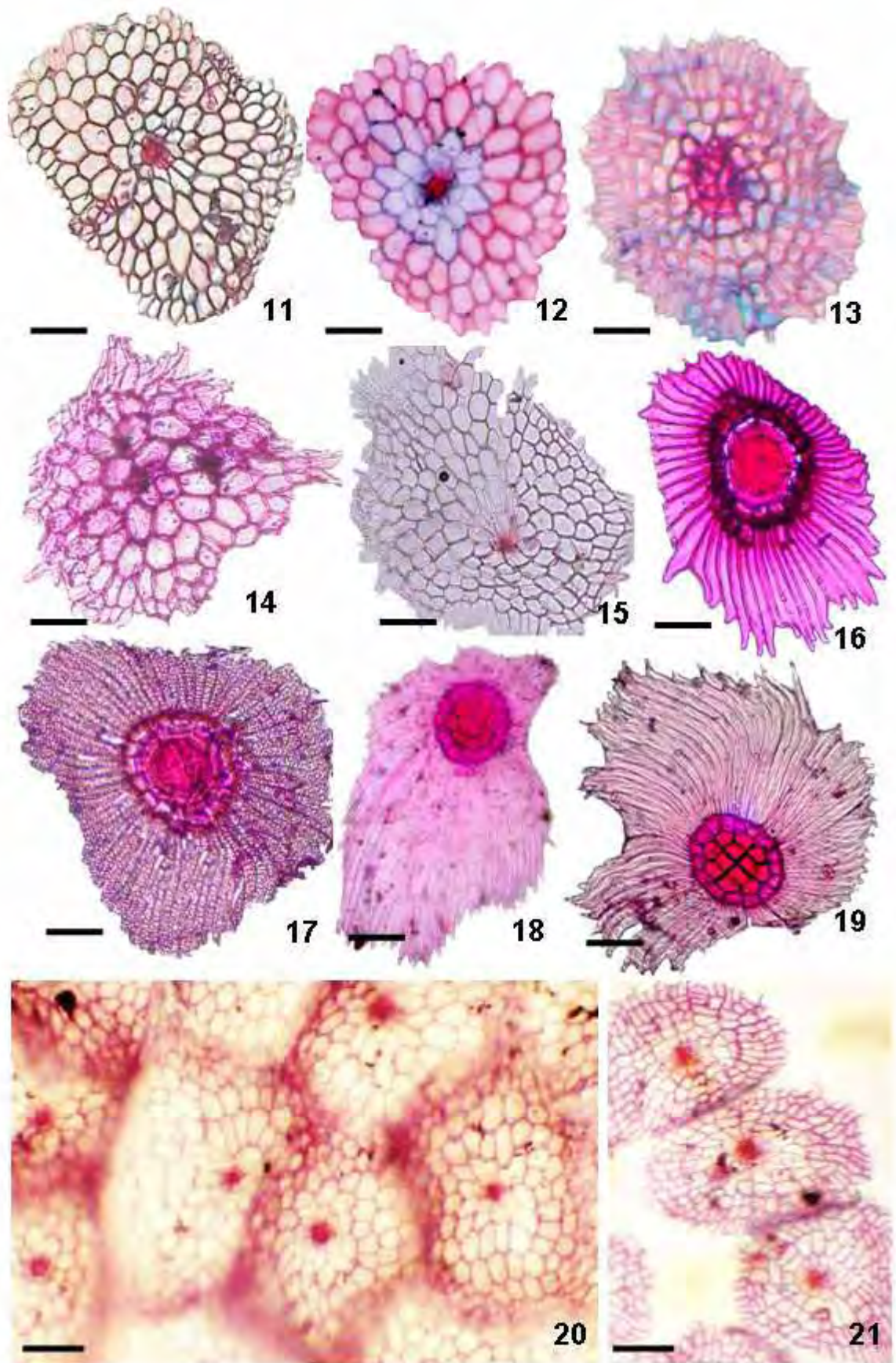
Figuras 22 a 37. Aspectos anatômicos de secções transversais de folhas de espécies de Bromeliaceae. Faces da epiderme adaxial, abaxial e hipoderme de: *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 22, 33), *Aechmea castelnavii* (Fig. 23, 31), *Aechmea mertensii* (Fig. 24, 30, 32), *Dyckia duckey* (Fig. 25), *Dyckia racemosa* (Fig. 26, 35), *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 27-28, 36), *Tillandsia paraensis* (Fig. 29, 37), *Tillandsia didistachae* (Fig. 34). (cabeças de setas- estômatos obstruídos por células modificadas da hipoderme; seta- corpos silicosos). (pe-pedículo da escama). (Figs. 22-26, 28, 31-35, 37: Barra= 30µm; Fig. 27, 29-30, 36: Barra= 20 µm).

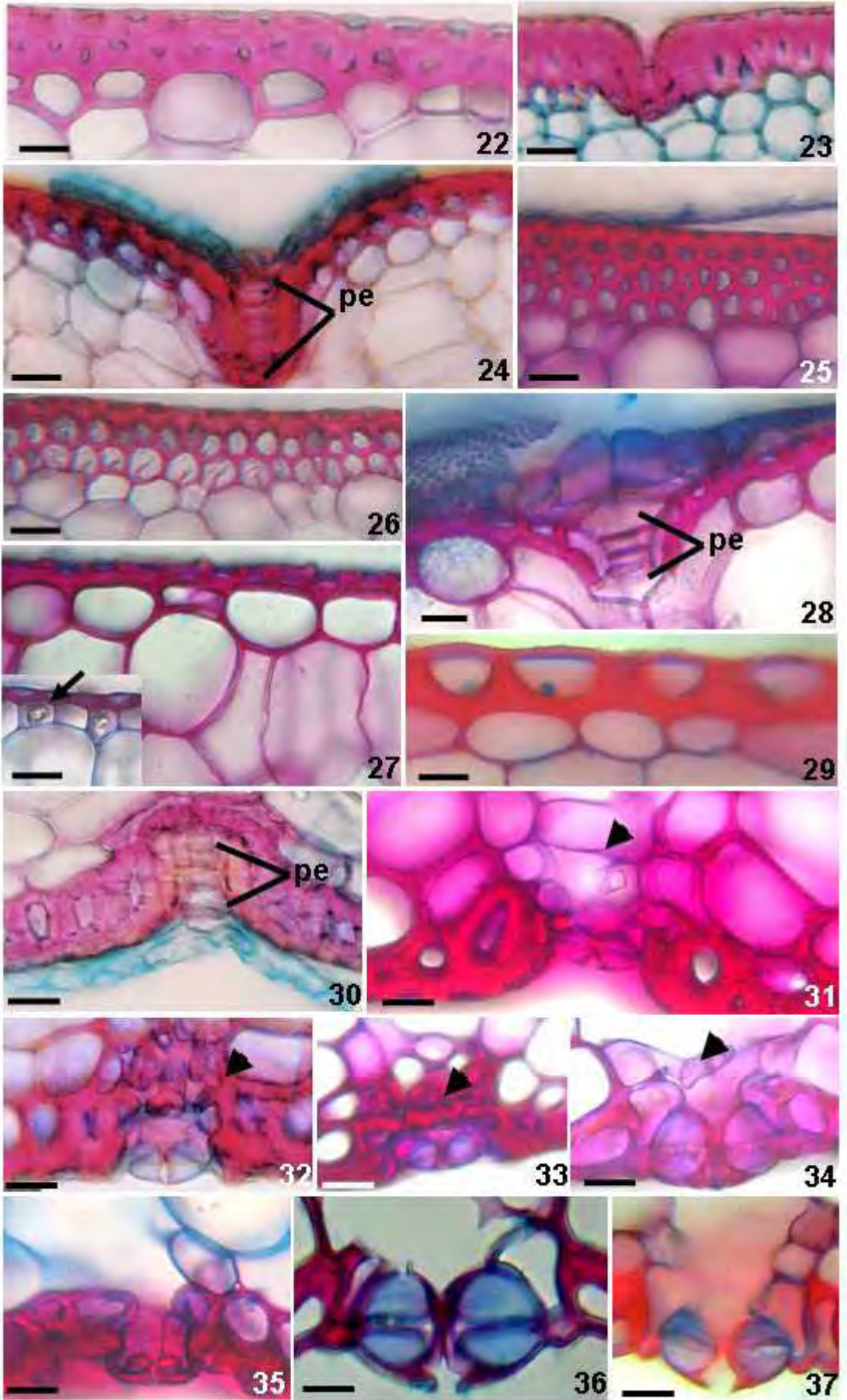
Figuras 38 a 40. Secções transversais de folhas de espécies de Bromeliaceae. Aspecto geral do mesofilo de: *Dyckia duckey* (Fig. 38); *Dyckia paraensis* (Fig. 39); *Dyckia racemosa* (Fig. 40). Figs. 38-40: Barra=150µm).

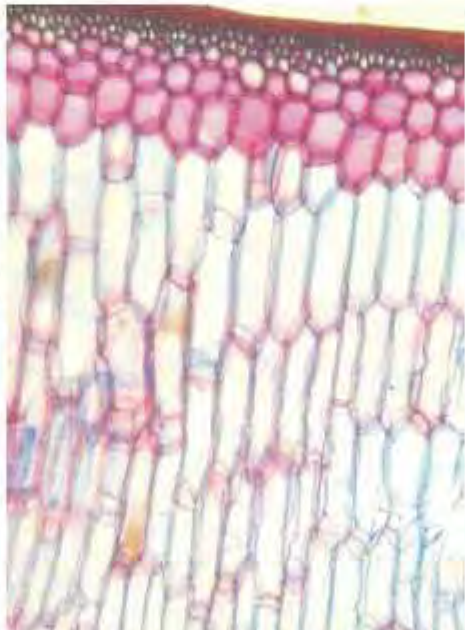
Figuras 41 a 46. Secções transversais de folhas de espécies de Bromeliaceae. Aspecto geral do mesofilo de: *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 41); *Aechmea castelnavii* (Fig. 42); *Aechmea mertensii* (Fig. 43); *Tillandsia didistachae* (Fig. 44); *Tillandsia paraensis* (Fig. 45); *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 46). (cabeças de setas- feixes de fibras extravasculares). (Figs. 41-42: Barra=150µm; Fig. 43: Barra=120µm; Figs. 44-46: Barra=100µm).

Figuras 47 a 59. Aspectos anatômicos de secções transversais de folhas de espécies de Bromeliaceae. Células braciiformes de: *Tillandsia paraensis* (Fig. 47); *Aechmea mertensii* (Fig. 48); *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 49); *Dyckia duckey* (Fig. 50); *Dyckia paraensis* (Fig. 51); mesofilo de *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 52); células braciiformes de *Aechmea castelnavii* (Fig. 53); fibras extravasculares de *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 54); idioblastos com ráfides de *Dyckia duckey* (Fig. 55); com drusas de *Tillandsia paraensis* (Fig. 56) e *Aechmea mertensii* (Fig. 57); feixes vasculares de *Dyckia racemosa* (Fig. 58) e *Aechmea mertensii* (Fig. 59). (seta - parênquima braciiforme com braços longos; cabeça de seta- detalhe das fibras extravasculares). (Fig. 47: Barra=50µm; Figs. 48-50, 53, 55-57: Barra=15µm; Figs. 51, 58-59: Barra=30µm; Fig. 52: Barra=100µm; Fig. 54: Barra= 60µm).





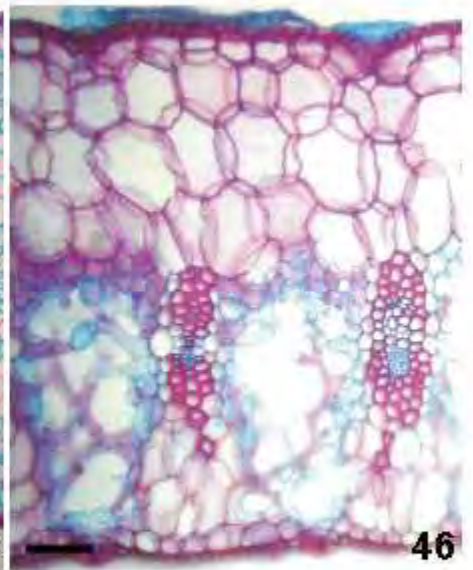
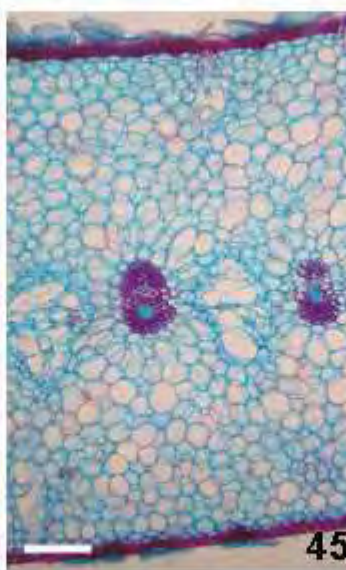
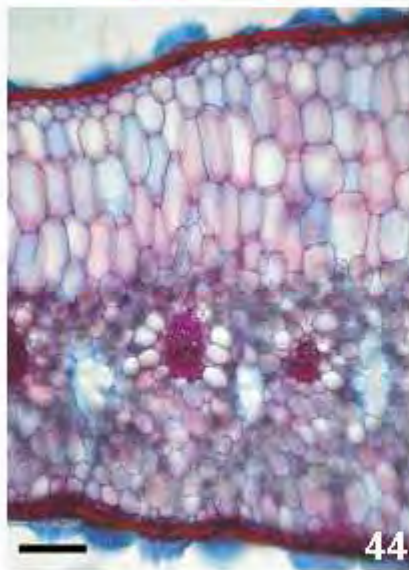
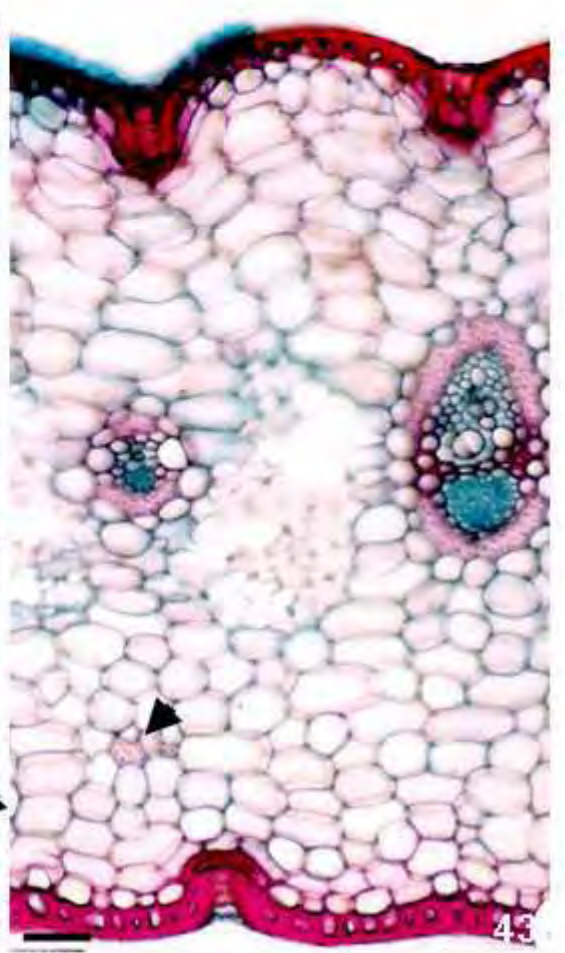


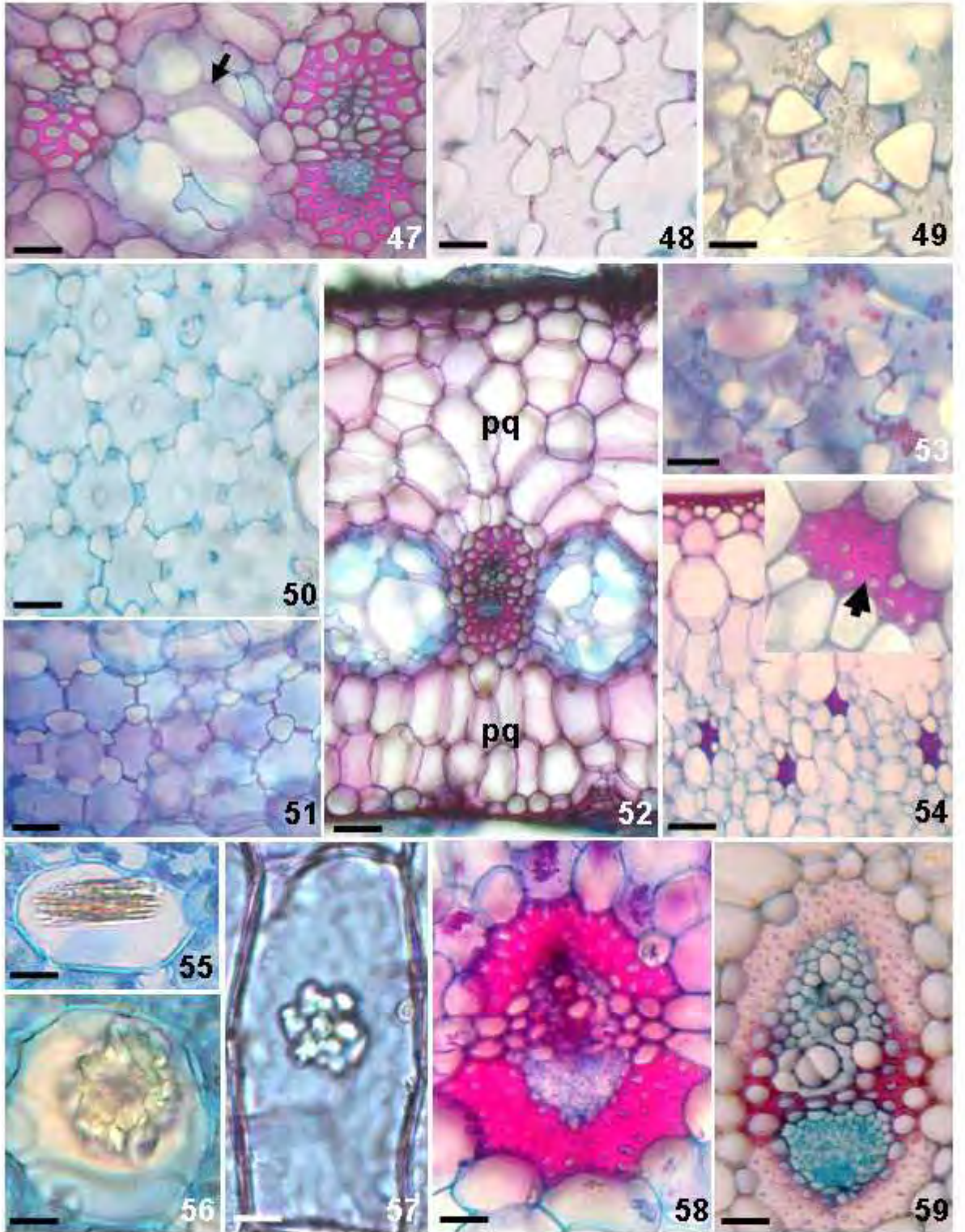


38

39

40





CAPÍTULO III

**Anatomia de escapos de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso,
Brasil.**

(Segundo normas da Revista Brasileira de Botânica)

Resumo

(Anatomia de escapos de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil). Escapos de *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* e *T. paraensis* (Tillandsioideae) foram coletados nas regiões amazônicas (MT), visando sua caracterização anatômica das espécies, levantar estruturas úteis para a delimitação taxonômica e para as adaptações. Os escapos de todas as espécies estudadas apresentam epiderme, córtex e cilindro vascular distintos, com canais de mucilagem no córtex, endoderme contínua e presença de feixes vasculares colaterais simples e compostos. Presença de epiderme com células de paredes espessadas por lignina e idioblastos contendo ráfides são comuns em *Aechmea* e *Tillandsia* e presença de cordão esclerótico (periciclo) contínuo e feixes vasculares concentrados na periferia do cilindro vascular são comuns em *Dyckia* e *Tillandsia*. As *Aechmea* apresentam periciclo descontínuo como caráter exclusivo. *Aechmea bromeliifolia* se diferencia das demais por apresentar córtex reduzido e duas camadas de células hipodérmicas mecânicas e *A. castelnavii* por não apresentar feixes vasculares coticais. Em *Dyckia* o tipo de espessamento de parede das células epidérmicas e o número de camada de células da hipoderme são úteis na separação das espécies. A presença de canais de ar no córtex é um caráter exclusivo das espécies de *Tillandsia*. As espécies estudadas são epífitas e apresentam estruturas adaptativas ao hábito como: células da epiderme, hipoderme e periciclo com paredes espessadas; presença de canais de ar; canais de mucilagem e idioblastos com ráfides.

Palavras-chave: Bromelioideae, Pitcairnioideae, Taxonomia, Tillandsioideae

Abstract

(Anatomy of the scapes of species of Bromeliaceae (Poales) from the Amazon, Mato Grosso, Brazil). Scapes of *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* and *T.*

paraensis (Tillandsioideae) were collected in Amazon regions (MT) to describe the anatomical characterization of the species and point out adaptations and structures useful to a taxonomic delimitation. The scapes of all the studied species present distinct epidermis, cortex and vascular cylinder, with mucilage canals in the cortex, continuous endodermis and the presence of both simple and compound collateral vascular bundles. The presence of epidermis with cell walls thickened by lignin and idioblasts containing raphids are common to *Aechmea* and *Tillandsia* while the presence of a continuous sclerotic ring (pericycle) and vascular bundles concentrated in the outermost part of the vascular cylinder are common to *Dyckia* and *Tillandsia*. The occurrence of a discontinuous pericycle is an exclusive character of *Aechmea*. *Aechmea bromeliifolia* differentiates itself from the others by the presence of a reduced cortex and two mechanical hypodermic cell layers and *A. castelnavii* because it presents no cortical vascular bundles. In *Dyckia*, the kind of wall thickening in the epidermal cells and the number of hypoderm cell layers are useful to separate species. The presence of air canals in the cortex is an exclusive character of the species of *Tillandsia*. The studied species are epiphytes and present such structures adapted to their habit as: epidermal cells, hypoderm and pericycle with thickened walls; air canals; mucilage canals and idioblasts with raphids.

Key words: Bromelioideae, Pitcairnioideae, Taxonomy, Tillandsioideae

Introdução

Bromeliaceae conta com aproximadamente 56 gêneros e mais de 3.000 espécies (Luther & Sieff 1996). A família está incluída na ordem Poales (APG III 2009) e as espécies brasileiras ocorrem desde nas florestas úmidas mesotérmicas do sul, até na caatinga semiárida do nordeste (Medina 1990). Baseando-se no hábito, bordos foliares, características florais e morfologia de frutos e sementes a família Bromeliaceae foi primeiramente dividida em três subfamílias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae (Smith & Downs 1974, 1977, 1979, Dahlgren *et al.* 1985).

Atualmente estão representadas em oito subfamílias: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Navioideae, Bromelioideae, Puyoideae e Pitcairnioideae (Stevens 2008, Givnish 2007).

Levando em consideração as três subfamílias (Smith & Downs 1974, Dahlgren *et al.* 1985), Bromelioideae foi considerada a mais avançada com vários representantes terrestres e epífitas (Benzing *et al.* 1976). Entretanto, Williams (1978), com base na presença de flavonóides considerou esta subfamília basal. *Aechmea* é o maior gênero da subfamília, apresentando cerca de 240 espécies que ocorrem na América Central e América do Sul, principalmente no leste do Brasil (Paula & Silva 2004). Representa um grupo de difícil delimitação infragenérica (Wendt 1997), com necessidade de estudos morfológicos e anatômicos (Sousa & Wanderley 2000).

Pitcairnioideae apresenta plantas terrestres na sua maioria, com cerca de 16 gêneros, 10 deles ocorrentes no Brasil (Paula & Silva 2004). O gênero *Dyckia* apresenta 125 espécies (Stevens 2008). Tillandsioideae apresenta plantas essencialmente epífitas (Smith & Downs 1977). Vivem em ambientes secos, com formas de crescimento especializadas (Paula & Silva 2004). *Tillandsia* é o gênero que apresenta maior número de espécies, com cerca de 540, sendo considerado um grupo polifilético (Stevens 2008).

Vários estudos anatômicos com espécies de Bromeliaceae são encontrados na literatura, porém poucos descrevem a estrutura do escapo. Nas demais Poales, estudos anatômicos envolvendo escapo foram realizados em espécies de Eriocaulaceae (Scatena & Menezes 1996, Scatena & Moraes 1996, Scatena *et al.* 1998, Oriani *et al.* 2005) e Cyperaceae (Prata *et al.* 2007).

Para Bromeliaceae Tomlinson (1969) apresenta a organização anatômica com a distribuição dos feixes vasculares de escapos de várias espécies. Para *Tillandsia* Segecin & Scatena (2004) apresentam anatomia dos escapos de onze espécies que ocorrem nos Campos Gerais no Paraná e propõe uma chave dicotômica de identificação. Recentemente Proença e Sajo (2008) apresentam doze espécies de Bromeliaceae do Cerrado, pertencentes às três subfamílias sensu Dahlgren *et al.* (1985) e verificam variações na epiderme, córtex e cilindro vascular dos escapos.

As espécies estudadas neste trabalho estão inclusas nas três subfamílias sensu Dahlgren *et al.* (1985), apresentam ampla distribuição nas diferentes formações vegetais e são consideradas de difícil delimitação infragenérica. O estudo anatômico do escapo pode subsidiar especulações taxonômicas e ecológicas. Neste contexto, o trabalho busca caracterizar anatomicamente os escapos, levantando estruturas que auxiliem na delimitação taxonômica e evidencie estratégias adaptativas em espécies de *Aechmea* (Bromelioideae), *Dyckia* (Pitcairnioideae) e *Tillandsia* (Tillandsioideae) ocorrentes na Amazônia, Mato Grosso, Brasil.

Material e métodos

As espécies de Bromeliaceae foram coletadas no Parque Estadual Cristalino e em outras regiões amazônicas do Estado de Mato Grosso. Parte do material coletado foi herborizada e parte (escapos) foi fixada em FAA₅₀ e estocado em etanol 70% (Johansen 1940).

As exsicatas estão depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Mato Grosso (HERBAN) sob os números: *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker 444, *Aechmea castelnavii* Baker 442, *Aechmea mertensii* (G. Mey.) Schult. & Schult. f. 445; *Dyckia duckei* L.B. Smith 1231, *Dyckia paraensis* L.B. Smith 1245, *Dyckia racemosa* Baker 1259; *Tillandsia adpressiflora* Mez 2011, *Tillandsia didistachae* E. Morren Baker 2015 e *Tillandsia paraensis* Mez 2021.

Para o estudo anatômico dos escapos, as amostras foram retiradas da região mediana de pelo menos três indivíduos diferentes. Secções transversais e longitudinais foram obtidas à mão livre, com auxílio de lâmina de barbear, coradas com Azul de Astra e Fucsina Básica (Roeser 1962) e montadas em lâminas histológicas semipermanentes com gelatina glicerinada (Kaiser 1880).

Algumas secções de material fresco foram utilizadas para os testes microquímicos com Lugol para identificar amido, Sudam IV para as gotículas lipídicas, solução de Floroglucina em meio ácido e Safranina para lignina, Azul de Astra para celulose (Johansen 1940) e solução de Azul de Metileno para verificar presença de mucilagem (Langeron 1949).

Resultados

Os escapos das espécies estudadas, em secção transversal, apresentam forma cilíndrica, com epiderme, córtex e cilindro vascular distintos (Fig. 1, 4, 7, 10, 13, 16, 19, 22, 25). A epiderme é uniestratificada, com células de tamanho reduzido quando comparadas às células corticais e apresentam cutícula delgada (Fig. 6, 15, 24). Nas espécies de *Dyckia* (Fig. 12, 15, 18) e *Tillandsia paraensis* (Fig. 27) ocorrem corpos silicosos (setas) no interior das células epidérmicas. A maioria das espécies apresenta células epidérmicas com parede periclinal interna muito espessada e lignificada, com lume reduzido e forma lenticular (Fig. 3, 6, 9, 12, 15, 21, 24, 27), com exceção de *Dyckia racemosa* (Fig. 18) cuja epiderme apresenta células com paredes espessadas por celulose. Ocorrem estômatos em todas as espécies estudadas e estes estão situados no mesmo nível (Fig. 24) ou se projetam pouco acima do nível das demais células epidérmicas.

O córtex apresenta células parenquimáticas de forma variada, desde arredondadas até hexagonais, com paredes finas, reduzidos espaços intercelulares e vários canais de mucilagem (Fig. 1, 4, 7, 10, 13, 16, 19, 22, 25- setas). A extensão do córtex de *Aechmea castelnavii* (Fig. 4), *A. mertensii* (Fig. 7), *Tillandsia adpressiflora* (Fig. 19) e *T. paraensis* (Fig. 25) é maior do que a das demais espécies estudadas (Fig. 1, 10, 13, 16, 22). O número de camadas das células do córtex varia e pode ser observado na tabela 1.

A camada externa do córtex, situada logo abaixo da epiderme, constitui a hipoderme que apresenta células de paredes espessadas com lignina ou celulose, constituindo uma hipoderme mecânica. Em *Aechmea castelnavii*, *A. mertensii*, *Dyckia paraensis* e *Tillandsia adpressiflora* ocorre uma camada de células hipodérmicas mecânica com paredes anticlinais e periclinais externas espessadas por lignina (Fig. 6, 9, 15, 21 respectivamente). Em *Dyckia racemosa*, *Tillandsia didistachae* e *T. paraensis* ocorre uma camada de células hipodérmicas com paredes espessadas por celulose (Fig. 18, 24, 27 respectivamente). *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 3) e *Dyckia duckei* (Fig. 12)

apresentam duas camadas de células hipodérmicas, com espessamento nas mesmas paredes, sendo de lignina em *A. bromeliifolia* e de celulose em *D. duckei*.

Na região cortical ocorrem feixes vasculares que representam traços vasculares de brácteas, como podem ser observados em *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 1- seta), em *A. mertensii* (Fig. 7- seta) e nas *Tillandsia* (Fig. 19, 22, 25- seta). Observam-se canais de ar conspícuos nas espécies de *Tillandsia* (Fig. 19, 22, 25) e canais de mucilagem em todas as espécies estudadas (Fig.1, 4, 7, 10, 13, 15-16, 19, 21-22, 25, 27 - setas).

Na região cortical das espécies de *Aechmea* e *Tillandsia* estudadas é freqüente a ocorrência de idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio (Fig. 24), que não foi observado nas espécies de *Dyckia*.

As espécies estudadas se diferenciam de acordo com a estrutura do periciclo e do cilindro vascular dos escapos. As *Dyckia* (Fig. 10-11, 13-14, 16-17) e *Tillandsia* (Fig. 19-20, 22-23, 26) apresentam periciclo contínuo, formando um cordão fibroso, esclerótico, onde estão imersos os feixes vasculares. As *Aechmea* apresentam feixes vasculares isolados, com distribuição homogênea no cilindro, cujos feixes vasculares periféricos não estão imersos no cordão esclerótico e situam-se mais próximos uns dos outros, sem a formação de pericíclico contínuo (Fig. 1-2, 4-5, 7-8).

Os feixes vasculares dos escapos são envolvidos pela endoderme e por fibras pericíclicas (Fig. 2, 5, 8, 11, 14, 17, 20, 23, 26). A endoderme é constituída por uma camada de células de paredes finas, como se observa em *Aechmea bromeliifolia* (Fig. 2).

Todas as espécies estudadas apresentam feixes vasculares colaterais simples e compostos. Os feixes vasculares compostos possuem fibras pericíclicas comum e estão situados na periferia do cilindro vascular, como pode ser observado nas figuras 5, 11, 14, 23, 26.

Algumas características do escapo das espécies estudadas foram agrupadas na tabela 1, para facilitar a comparação entre elas e auxiliar na discussão.

Discussão

As espécies de Bromeliaceae estudadas são epífitas e conseqüentemente ficam expostas à insolação e à ação dos ventos. A presença de células epidérmicas de paredes espessadas nos escapos pode ser considerada resposta adaptativa contra a transpiração excessiva, bem como suporte mecânico contra ação dos ventos, corroborando as descrições anatômicas de Pittendrigh (1948), Segecin & Scatena (2004) e Proença & Sajo (2008) para escapos de outros representantes da família.

Nas células epidérmicas dos escapos de *Dyckia* estudadas e de *Tillandsia paraensis* é comum a presença de corpos silicosos. Concorde-se aqui com a interpretação de Krauss (1948) e Yoshida *et al.* (1962) em que esse caráter está associado com a redução da transpiração por serem altamente refrativos e, além disso, aumentam a resistência da planta ao ataque de insetos e fungos, por serem indigestos. Prychid *et al.* (2004) consideram esse caráter plesiomórfico para a ordem, pois ocorre em Bromeliaceae e em outros representantes das demais famílias de Poales, principalmente em Poaceae, Cyperaceae, Thurniaceae, Rapateaceae, Centrolepidaceae, Ecdiocoleaceae e Joinvilleaceae. As autoras indicam que a forma e a localização desses cristais, embora controlados geneticamente e poucos influenciados por fatores ambientais, podem apresentar potencial taxonômico para certos grupos de monocotiledôneas. Uma vez que as Bromeliaceae estudadas ocorrem no mesmo ambiente e, apenas as *Dyckia* e *Tillandsia* apresentam corpos silicosos nas células epidérmicas, esse caráter pode ser mais controlado geneticamente, do que influenciado por fatores ambientais.

Acredita-se que o espessamento das paredes das células epidérmicas, hipodérmicas e pericíclicas têm como prováveis funções evitar altas temperaturas internas, diminuindo a evaporação de água dos tecidos, evitando assim, o colapso das células pelo murchamento; bem como, aumentando a sustentação do escapo contra a ação dos ventos, conforme sugerido por Segecin & Scatena (2004) e Proença & Sajo (2008) para outros representantes da família. Segundo Krauss (1948), Pyykkö (1966), Esau (1977) e Brighigna *et al.* (1984) essas adaptações estão relacionadas à

economia hídrica que está geralmente associada ao epifitismo e são características marcantes de plantas que vivem em ambientes estressantes.

De acordo com a distribuição dos feixes vasculares e da estrutura do periciclo dos escapos de alguns representantes de Bromeliaceae, Mez (1896 *apud* Tomlinson 1969) classifica-os em dois padrões: aquele com feixes vasculares isolados e com distribuição homogênea, cujos feixes periféricos ficam próximos uns dos outros, e não forma um cilindro esclerótico. O outro padrão é aquele em que os feixes vasculares periféricos ficam imersos num cilindro esclerótico. No primeiro padrão encaixam-se as *Aechmea* estudadas neste trabalho. Proença & Sajo (2008) estudaram *Aechmea bromeliifolia* ocorrentes no Cerrado do Estado de São Paulo e também descrevem o mesmo padrão. Ainda neste padrão encaixam-se *Tillandsia gardneri*, *T. geminiflora*, *T. stricta* e *T. tenuifolia* (Segecin & Scatena 2004).

As *Dyckia* e *Tillandsia* estudadas se enquadram no segundo padrão proposto por Mez (1896 *apud* Tomlinson 1969). Também nesse padrão se encaixam *Tillandsia crocata*, *T. mallemonitii*, *T. lorentziana*, *T. linearis*, *T. recurvata*, *T. streptocarpa* e *Tillandsia* sp. (Segecin & Scatena 2004) e *Tillandsia loliacea*, *T. recurvata*, *T. tricholepis*, *Vriesea* sp. e *Dyckia* sp. (Proença & Sajo 2008). Com isso, acredita-se que a organização do cilindro vascular dos escapos não é um caráter consistente para separar espécies e gêneros de Bromeliaceae.

Canais de ar foram observados apenas nas *Tillandsia* estudadas. Segecin & Scatena (2004) observaram esse caráter nas onze espécies de *Tillandsia* por elas estudadas. Segundo as autoras, possivelmente a presença desses canais esteja relacionada à função de transportar água por capilaridade, conforme descrito por Meyer (1940). Nas espécies de *Tillandsia* estudadas foram observados restos de paredes celulares nesses canais, sugerindo que sejam lisígenos.

A presença de idioblastos contendo ráfides nos escapos de *Aechmea* e *Tillandsia* sugere ação na neutralização do ácido oxálico, conforme demonstrado para as folhas de representantes de Bromeliaceae (Brighigna *et al.* 1984). O mesmo foi sugerido para os escapos de *Tillandsia* dos Campos Gerais do Paraná por Segecin & Scatena (2004) e escapos de espécies de Bromeliaceae de

Cerrado por Proença & Sajo (2008). Segundo Fahn & Cutler (1992), a ocorrência de idioblastos com ráfides é considerada adaptação das plantas às condições xerofíticas.

Todos os escapos das espécies estudadas apresentam canais de mucilagem. Essa característica também foi observada nas *Tillandsia* estudadas por Segecin & Scatena (2004). A mucilagem é uma substância vegetal macromolecular, de natureza glicídica, hidrófila, com textura de goma, que na presença de água intumescce e fica com aspecto viscoso (Esau 1977). Segundo a autora, é considerada produto normal do metabolismo de algumas plantas e sua presença, além de evitar a dessecação, também atua na troca iônica possibilitando a quelagem de nutrientes. De acordo com Fahn & Cutler (1992), a ocorrência de idioblastos com ráfides e mucilagem é considerada adaptação das plantas às condições xerofíticas. A presença de canais de mucilagem encontrada das espécies estudadas pode estar associada ao hábito epifítico. Inclusive é sugerido que, juntamente com o espessamento das paredes das células epidérmicas, hipodérmicas e mais a mucilagem pode atuar também na economia hídrica como estratégia das espécies.

Os escapos das Bromeliaceae estudadas apresentam canais de mucilagem no córtex, endoderme contínua e presença de feixes vasculares colaterais simples e compostos, como estruturas anatômicas consistentes para caracterizar as espécies.

Variação na constituição e espessamento de paredes das células epidérmicas, na extensão do córtex e, na constituição do cilindro vascular podem ser consideradas importantes na identificação das espécies. *Aechmea* e *Tillandsia* apresentam em comum feixes vasculares corticais e idioblastos contendo ráfides. *Dyckia* e *Tillandsia* têm em comum periciclo contínuo e feixes vasculares concentrados na periferia do cilindro vascular. Esses caracteres podem apresentar importância taxonômica à nível infrafamiliar.

Entre os caracteres anatômicos dos escapos, pode-se levantar aqueles importantes para delimitar gêneros. As *Aechmea* apresentam epiderme com células de paredes espessadas por lignina, periciclo descontínuo e feixes vasculares distribuídos homogeneamente no cilindro

vascular; enquanto as espécies *Dyckia* apresentam córtex com 10 a 18 camadas de células e as *Tillandsia* canais de ar no córtex.

A nível infragenérico, *Aechmea bromeliifolia* se diferencia das demais por apresentar número diferente de camadas de células corticais e de células hipodérmicas e *A. castelnavii* por não apresentar feixes vasculares corticais. *Dyckia racemosa* difere das demais por apresentar epiderme com células de paredes espessadas por celulose e *D. duckei* por apresentar duas camadas de células hipodérmicas. As espécies de *Tillandsia* se distinguem por apresentar diferentes números de camadas de células do córtex.

Características como presença de epiderme, hipoderme e periciclo com células de paredes espessadas, canais de ar, canais de mucilagem e idioblastos contendo ráfides são consideradas adaptativas ao hábito epifítico.

Referências bibliográficas

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG III). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- BENZING, D. H., HENDERSON, K., KESSEL, B. & SULAK, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany* 63: 1009-1014.
- BRIGHIGNA, L., FIORDI, A.C. & PALANDRI, M.R. 1984. Structural characteristics of mesophyll in some *Tillandsia* species. *Phytomorphology* 34: 191-200.
- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. 1985. The families of the monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin.
- ESAU, K. 1977. Anatomy of seed plants. 2^a ed., John Wiley & Sons, New York.
- FAHN, A. & CUTLER, D. F. 1992. Xerophytes. *Encyclopedia of plant taxonomy*. Gebruder Borntraeger, Berlin.

- GIVNISH, T. J., MILLAM, K. C., BERRY, P. E. & SYSTMA, K. J. 2007. Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23: 3-26.
- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Co. Inc., New York.
- KAISER, E. 1880. Verfahren zur Herstellung Einer Tadellosen Glycerin-Gelatine. *Botanisch zentralb* 1880: 25-26.
- KRAUSS, B.H. 1948. Anatomy of the vegetative organs of the Pineapple, *Annanas comosus* (L.) Merr. *Botanical Gazette* 110: 159-217.
- LANGERON, M. 1949. *Precis de Microscopie*. Masson et Ciencie, Paris.
- LUTHER, H.E. & SIEFF, E. 1996. An alphabetical list of bromeliad binomials. The Bromeliad Society, Oregon.
- MEDINA, J. C. 1990. Eco-fisiologia y evolucion de las Bromeliaceae. *Boletín de la Academia Nacional de Ciências* 59: 71-100.
- MEYER, L. 1940. Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Bromeliaceenwurzeln. *Planta* 31: 492-522.
- ORIANI, A., SCATENA, V.L. & SANO, P.T. 2005. Anatomia das folhas, brácteas e escapos de *Actinocephalus* (Koern.) Sano (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 28(2): 229-240.
- PAULA, C.C. & SILVA, H.M.P. 2004. *Cultivo prático de bromélias*. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- PITTENDRIGH, C.S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- PRATA, A.P., MENEZES, N.L., MAZZONI-VIVEIROS, S.C., WANDERLEY, M.G.L. & THOMAS, W.W. 2007. Anatomia do escapo e rizoma de espécies brasileiras de *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 30(2): 245-256.
- PROENÇA, S.L. & SAJO, M.G. 2008. Scape anatomy of Bromeliaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 31(3): 399-408.

- PRYCHID, C.J., RUDALL, P.J. & GREGORY, M. 2004. Systematics and biology of silica bodies in monocotyledons. *Botanical Review* 69: 377-440.
- PYYKKÖ, M. 1966. The leaf anatomy of east Patagonian xeromorphic plants. *American Journal of Botany* 68: 64-71.
- ROESER, K.R. 1962. Die Nadel der Schwarzkiefer-Masenprodukt und Keinstwert der Natur. *Microkosmos* 61: 33-36.
- SCATENA, V.L. & MENEZES, N.L. 1996. Anatomia de escapos e folhas de *Syngonanthus* Ruhl. (Eriocaulaceae) de Campos Rupestres. *Revista Brasileira de Biologia* 56: 317-332.
- SCATENA, V.L. & MORAES, A.R.S. 1996. Anatomia de raízes, folhas e escapos de *Paepalanthus* subgênero *Platycaulon* (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó - MG. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 39: 1021-1035.
- SCATENA, V.L., GIULIETTI, A.M. & CARDOSO, V.A. 1998. Anatomia do escapo floral de espécies brasileiras de *Paepalanthus* subgênero *Platycaulon* (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasílica* 2: 121-133.
- SEGECIN, S. & SCATENA, V. L. 2004. Anatomia de escapos de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 27: 515-525.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 1-662.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 663-1492.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14: 1493-2142.
- SOUSA, G.M. & WANDERLEY, M.G.L. 2000. *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de Pernambuco, Brasil. *Acta Botanica Brasílica* 14(1): 77-97.
- STEVENS, P.F. 2008. Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008. [and more or less continuously updated since]." will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/Apweb/>.

- TOMLINSON, P.B. 1969. III- Commelinales-Zingiberales. *In* Anatomy of the Monocotyledons. (C.R. Metcalfe, ed.). Clarendon Press, Oxford.
- 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.
- WILLIAMS, A.C. 1978. The systematic implications of the complexity of leaf flavonoids in the Bromeliaceae. *Phytochemistry* 17: 729-734.
- 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.

ILUSTRAÇÕES

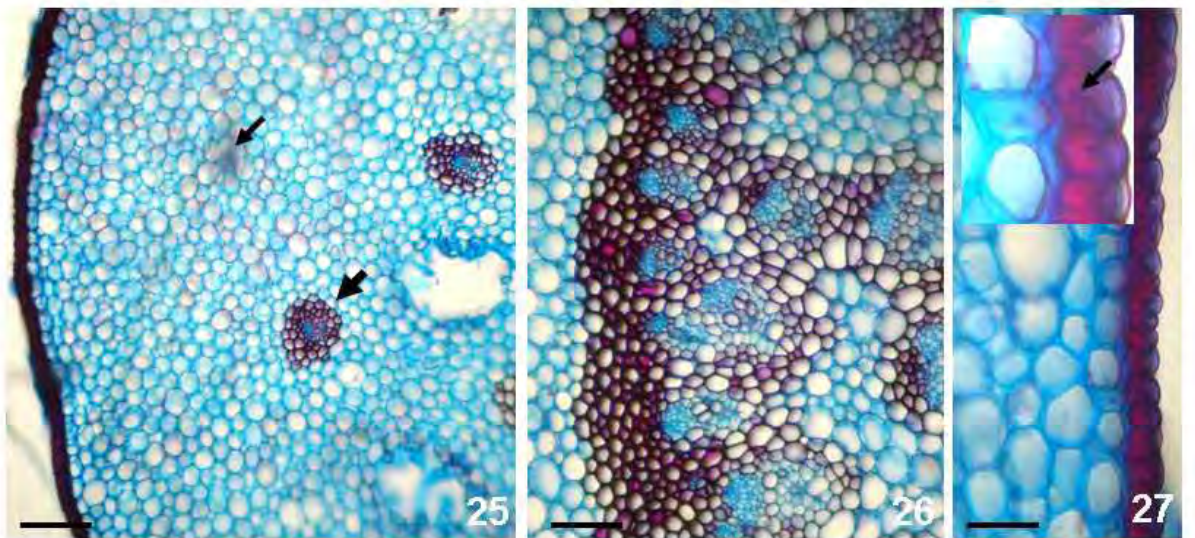
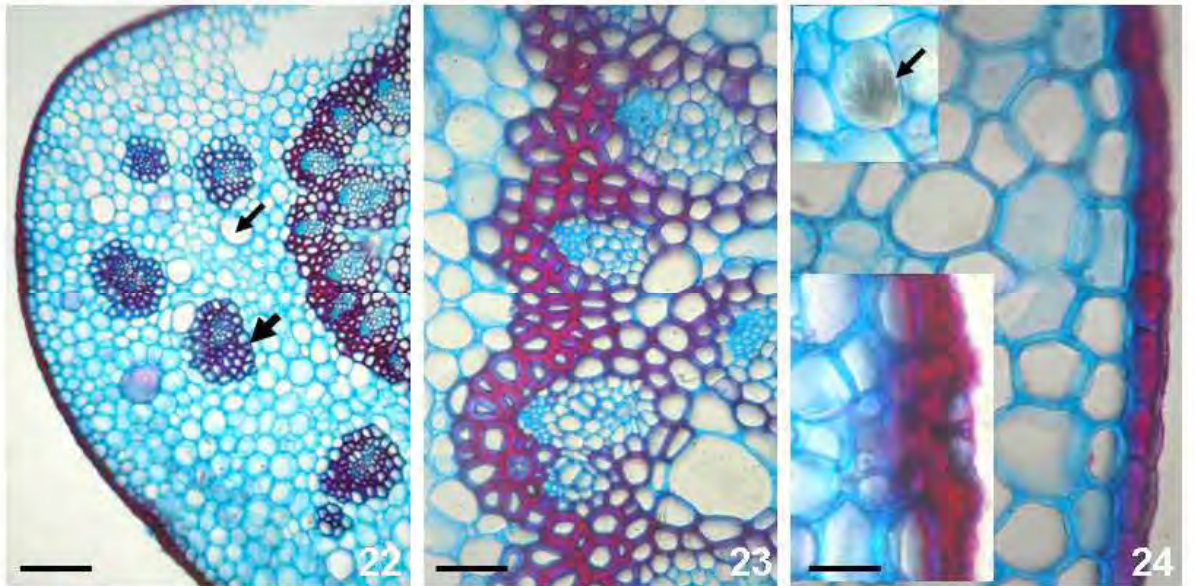
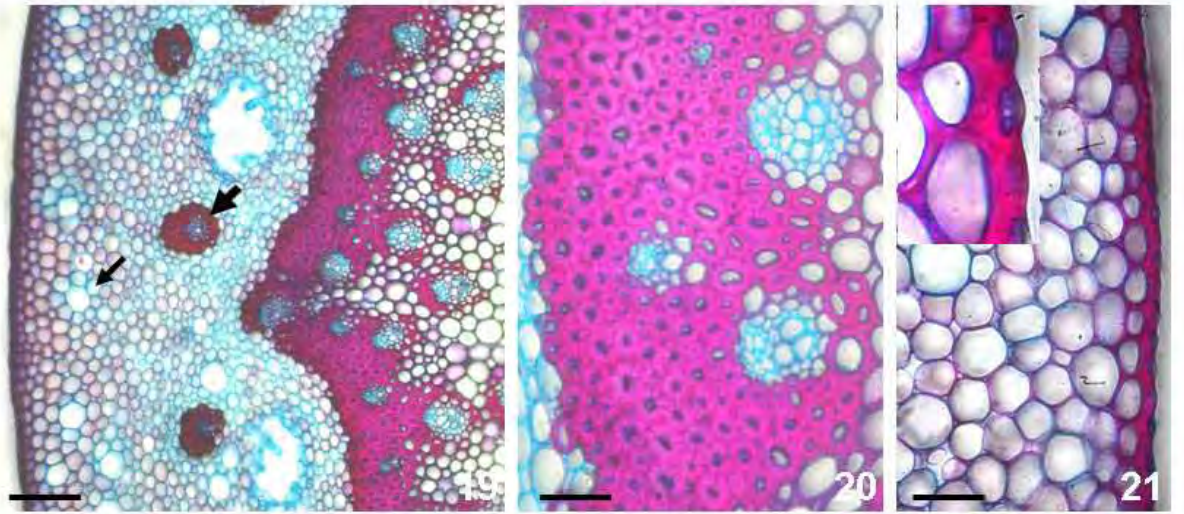
Figuras 1 a 9. Aspectos anatômicos de secções transversais de escapos de Bromeliaceae (Bromelioideae): *Aechmea bromeliifolia* - aspecto geral (Fig. 1), detalhe do cilindro vascular (Fig. 2), epiderme e hipoderme (Fig. 3). *Aechmea castelnavii* - aspecto geral (Fig. 4), detalhe do cilindro vascular (Fig. 5), epiderme e hipoderme (Fig. 6). *Aechmea mertensii* - aspecto geral (Fig. 7), detalhe do cilindro vascular (Fig. 8), epiderme (detalhe de espessamento de parede) e hipoderme (Fig. 9). (setas espessas – feixes vasculares corticais; setas finas – canais de mucilagem). (Figs. 1, 4, 7: Barra=150µm; Figs. 2, 8: Barra=60µm; Figs. 3, 5, 6, 9: Barra=30µm).

Figuras 10 a 18. Aspectos anatômicos de secções transversais de escapos de Bromeliaceae (Pitcairnoideae): *Dyckia duckei* - aspecto geral (Fig. 10), detalhe do cilindro vascular (Fig. 11), epiderme (corpos silicosos – setas) e hipoderme (Fig. 12). *Dyckia paraensis* - aspecto geral (Fig. 13), detalhe do cilindro vascular (Fig. 14), epiderme (detalhe de espessamento de parede) e hipoderme (Fig. 15). *Dyckia racemosa* - aspecto geral (Fig. 16), detalhe do cilindro vascular (Fig. 17), epiderme (detalhe de espessamento de parede) e hipoderme (Fig. 18). (setas – canais de mucilagem). (Figs. 10, 13, 16: Barra=150µm; Figs. 14, 17: Barra=60µm, Figs. 11, 12, 15, 18: Barra=30µm).

Figuras 19 a 27. Aspectos anatômicos de secções transversais de escapos de Bromeliaceae (Tillandsioideae): *Tillandsia adpressiflora* - aspecto geral (Fig. 19), detalhe do cilindro vascular (Fig. 20), epiderme (detalhe de espessamento de parede) e hipoderme (Fig. 21). *Tillandsia didistachae*: - aspecto geral (Fig. 22), detalhe do cilindro vascular (Fig. 23), epiderme (detalhe de estômato), hipoderme e idioblasto com ráfides (seta) (Fig. 24). *Tillandsia paraensis* - aspecto geral (Fig. 25), detalhe do cilindro vascular (Fig. 26), epiderme (corpos silicosos - setas) e hipoderme (Fig. 27). (setas espessas - feixes vasculares corticais; setas finas - canais de mucilagem). (Figs. 19, 22, 25, 26: Barra=150µm; Figs. 20, 23: Barra=60µm, Figs. 21, 24, 27: Barra=30µm).







CAPÍTULO IV

**Morfologia de sementes e do desenvolvimento pós-seminal de espécies de Bromeliaceae
(Poales) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil.**

(Segundo normas da Revista Brasileira de Botânica)

Resumo

(Morfologia de sementes e do desenvolvimento pós-seminal de espécies de Bromeliaceae (Poales) da Amazônia, Mato Grosso, Brasil). Sementes de *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae) e *Tillandsia adpressiflora* (Tillandsioideae) foram coletadas nas regiões amazônicas (MT) e estudadas visando sua caracterização morfológica e o desenvolvimento pós-seminal com finalidades taxonômicas, além de verificar a porcentagem de germinação. Todas as espécies apresentam germinação epígea e plântulas criptocotiledonares. As sementes não apresentam dormência e a porcentagem de germinação é alta, acima de 86%, facilitando a produção de mudas e estudos de conservação. Como característica exclusiva dos gêneros, o envoltório das sementes de *Aechmea* (Bromelioideae) apresenta mucilagem que evita a dessecação; enquanto que o de *Dyckia* (Pitcairnioideae) apresenta alas membranáceas e o de *Tillandsia* (Tillandsioideae) apresenta apêndices plumosos, ambos para facilitar a dispersão e estabelecer o hábito epifítico. O início do desenvolvimento pós-seminal de *Aechmea* (Bromelioideae) e *Dyckia* (Pitcairnioideae) é marcado pela emergência da raiz primária e interpretado como caráter basal, enquanto que o de *Tillandsia adpressiflora* (Tillandsioideae) é marcado pela emergência do cotilédone, interpretado como caráter derivado. *Dyckia* e *Tillandsia* apresentam pequeno tanque apenas na fase de plântula e em *Aechmea* ocorre o contrário.

Palavras-chave: *Aechmea*, *Dyckia*, Germinação, Plântula, *Tillandsia*

Abstract

(Morphology of seeds and of post-seminal development of species of Bromeliaceae (Poales) from the Amazon, Mato Grosso, Brazil). Seeds of *Aechmea bromeliifolia*, *A. castelnavii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae) and *Tillandsia adpressiflora* (Tillandsioideae) were collected in the Amazon regions (MT) and studied to describe their morphological characterization and post-seminal development, which can be taxonomically useful, and assess their percentage of germination. All the species present epigeous germination and produce cryptocotyledonary

plantlets. Seeds have no dormancy and their percentage of germination, above 86%, is high, which facilitates the production of seedlings and conservation studies. Exclusive characteristics of the genera include: the seed coat of *Aechmea* (Bromelioideae) presents mucilage that avoids desiccation; whereas that of *Dyckia* (Pitcairnioideae) presents membranaceous wings and that of *Tillandsia* (Tillandsioideae) has feathery appendages, both of which make dispersion easier and establish the epiphytic habit. The beginning of the post-seminal development of *Aechmea* (Bromelioideae) and *Dyckia* (Pitcairnioideae) is marked by the emergence of primary roots, interpreted as a basal character, whereas that of *Tillandsia adpressiflora* (Tillandsioideae) is marked by the emergence of cotyledon, interpreted as a derived character. *Dyckia* and *Tillandsia* present a small tank only in the seedling phase while the contrary occurs in *Aechmea*.

Key words: *Aechmea*, *Dyckia*, Germination, Seedling, *Tillandsia*

Introdução

Bromeliaceae é uma das 16 famílias pertencentes à ordem Poales (APG III 2009) e apresenta cerca de 3010 espécies distribuídas em 56 gêneros (Luther 2004). Suas espécies ocorrem nas mais variadas condições de altitude, temperatura e umidade (Dahlgren *et al.* 1985). Com exceção de *Pitcairnia feliciana* que ocorre no oeste do continente africano, as demais espécies da família são essencialmente neotropicais (Smith & Downs 1974, Cronquist 1981).

Os representantes da família apresentam em geral inflorescências vistosas e folhas distribuídas em roseta, usualmente com bainha alargada na base, propiciando a formação de um reservatório de água e nutrientes em muitas espécies (Cronquist 1981), importante na nutrição das Bromeliaceae e como micro ambiente para animais diversos (Oliveira 2004).

A importância econômica da família está na utilização como plantas alimentícias, como produtoras de fibras e como ornamentais, sendo cultivadas e utilizadas em decoração de interiores e em projetos paisagísticos (Pereira 1988). Segundo o autor as Bromeliaceae da Amazônia estão

ameaçadas de extinção pelo intenso desmatamento, que pode gerar perda da diversidade e do banco genético.

Embora a semente não seja o principal meio de propagação das espécies herbáceas de monocotiledôneas, ela é importante evento biológico (Tillich 1995). A partir do conhecimento de sua estrutura, pode-se obter informações que auxiliem em estudos de germinação, armazenamento e métodos de cultivo (Pereira 1988, Andrade *et al.* 2003), além de auxiliar estudos sobre regeneração de ecossistemas naturais (Melo & Varela 2006).

Para espécies de monocotiledôneas, as características de plântulas foram utilizadas como ferramenta na sistemática do grupo (Tillich 1995, 2000, 2007). De um modo geral, os tipos de plântulas representam uma adaptação funcional ao ambiente e estão associados a fatores ecológicos como: forma de vida da planta, capacidade de dispersão das sementes e estratégias de regeneração (Garwood 1996, Ibarra-Manríquez *et al.* 2001).

Estudos sobre morfologia de sementes e plântulas com vários representantes de Bromeliaceae forneceram informações importantes para circunscrição infragenérica e infrafamiliar (Pereira 1988, Tillich 1995, 2000, 2007, Strehl & Beheregaray 2006, Scatena *et al.* 2006, Pereira *et al.* 2008).

Nesse contexto, escolheu-se para estudo as espécies *Aechmea castelnavii*, *Aechmea bromeliifolia* (Bromelioideae), *Dyckia duckeyi*, *Dyckia racemosa* (Pitcairnioideae) e *Tillandsia adpressiflora* (Tillandsioideae) que são abundantes no Parque Estadual Cristalino, localizado na Amazônia Meridional, nos municípios de Alta Floresta- MT e Novo Mundo- MT. O objetivo do trabalho é estudar a morfologia das sementes e do desenvolvimento pós- seminal, visando levantar caracteres importantes para a taxonomia do grupo. Os dados obtidos poderão contribuir para estudos futuros sobre conservação das espécies.

Material e métodos

As sementes das espécies estudadas foram coletadas no Parque Estadual Cristalino, municípios de Alta Floresta-MT e Novo Mundo-MT. As exsiccatas estão depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Mato Grosso (HERBAN) sob os números: *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker 444, *Aechmea castelnavii* Baker 442, *Dyckia duckei* L.B. Smith 1231, *Dyckia racemosa* Baker 1259 e *Tillandsia adpressiflora* Mez 2011.

Foram colocadas para germinar 200 sementes de cada espécie, distribuídas em oito repetições de 25 sementes. As sementes foram distribuídas sobre duas camadas de papel filtro em caixa gerbox e irrigadas com 1 ml de água destilada. As caixas foram colocadas em germinadores a 25 °C, com fotoperíodo de oito horas, utilizando lâmpadas fluorescentes do tipo luz do dia (4 × 20w).

A emergência da raiz primária ou do cotilédone foi o critério usado para definir germinação (Pereira *et al.* 2008), e os cálculos de porcentagem e velocidade de germinação foram realizados de acordo com Labouriau & Valadares (1976) e Maguire (1962), respectivamente. A observação do desenvolvimento pós-seminal foi feita diariamente e as ilustrações realizadas com o auxílio de estereomicroscópio óptico, equipado com câmara clara.

Critérios adotados para estágio de plântula: desenvolvimento radicular com expansão total da primeira folha e aparecimento da segunda folha. Para planta jovem foi considerado a expansão total da segunda e o aparecimento da terceira folha.

Resultados

Aechmea bromeliifolia (Fig. 1) e *A. castelnavii* (Fig. 2) apresentam sementes elípticas, com porção micropilar mais estreita; com aproximadamente 3,87 mm de comprimento e 1,60 mm de largura. O envoltório das sementes é liso, com presença de substância mucilaginosa (Fig. 1-2). *Aechmea castelnavii* e *A. bromeliifolia* apresentaram 96% e 99% de germinação e índice de velocidade (IVG) de 3,95 e 4,1, respectivamente (Tabela 1).

Dyckia duckey (Fig. 3) e *D. racemosa* (Fig. 4) apresentam sementes ovaladas, achatadas, discóides; com aproximadamente 4,65 mm de comprimento e 6,12 mm de largura. Apresentam envoltório rugoso, com alas membranáceas e circulares em uma das extremidades (Fig. 3-4). A região que delimita o embrião apresenta coloração mais escura. *Dyckia racemosa* e *D. duckey* apresentaram 86% e 92% de germinação e IVG de 4,8 e 5,2 respectivamente (Tabela 1).

Tillandsia adpressiflora apresenta sementes fusiformes; com cerca de 3,60 mm de comprimento e 0,60 mm de largura. Apresenta envoltório rugoso, com apêndices plumosos (Fig. 5, 27). Esses apêndices são filiformes, esbranquiçados, ligados à porção micropilar (Fig. 5, 27). *T. adpressiflora* apresentou 97% de germinação e IVG de 7,5 (Tabela 1).

Todas as espécies estudadas apresentam germinação epígea e o cotilédone não se desprende do tegumento da semente, mantendo sua função haustorial, originando plântulas criptocotiledonares (Fig. 9-13, 20-24, 30-32).

A germinação inicia-se após quatro a cinco dias de embebição em *Aechmea castelnavii* e *A. bromeliifolia*, pelo rompimento do envoltório e emissão da raiz primária na região da micrópila (Fig. 6). A raiz primária é esbranquiçada e cônica (Fig. 6-8). As raízes adventícias crescem antes do aparecimento da primeira folha (Fig. 10, 11). Nas *Aechmea* o eofilo cresce entre dois a quatro dias após a germinação e apresenta-se levemente lanceolado, de ápice ligeiramente acuminado e bordo inteiro (Fig. 12). A bainha cotiledonar é foliácea, se rompe no ápice; o colo é demarcado, com hipocótilo conspícuo e cilíndrico (Fig. 9-11).

Com aproximadamente três a cinco dias de germinação as plântulas de *Aechmea* apresentam raiz principal robusta, cônica, pilosa, com início de formação de raízes adventícias (Fig. 12, 14). O hipocótilo é longo e a bainha cotiledonar é membranosa, cupuliforme ou arqueada, freqüentemente reflexas, com escamas (Fig. 12, 14). As plantas jovens apresentam hipocótilo cilíndrico, raízes adventícias e folhas elevadas pelos entrenós longos (Fig. 13-16).

Em *Dyckia duckey* e *D. racemosa* a germinação inicia-se após três a quatro dias de embebição, com o rompimento do envoltório (Fig. 17-19) na região micropilar e emissão da raiz

primária, que é cônica, com pêlos absorventes (Fig. 19-20). Após um a dois dias de germinação a bainha cotiledonar se rompe no ápice e cresce o eofilo que é largo e cupuliforme, com escamas (Fig. 20-22). A plântula (cinco a seis dias após a germinação) forma um pequeno tanque, apresentando eofilo com bainha larga e sobreposta com a da segunda folha (Fig. 21-23). Apresenta raiz principal em processo de necrose, densamente pilosa, com bainha cotiledonar evidente (Fig. 21-23).

A plântula das *Dyckia* estudadas com seis a oito dias após a germinação apresenta bainha cotiledonar foliácea, cupuliforme (Fig. 24). A planta jovem, após nove dias de germinação, apresenta colo delimitado e raiz primária curta (Fig. 24-26). O hipocótilo é reduzido, com folhas em roseta e início do crescimento de raízes adventícias (Fig. 24-25). A bainha cotiledonar é foliácea, cupuliforme, com margem ondulada e fendida (Fig. 22-24). As folhas subseqüentes são dispostas em roseta (Fig. 23-26), com escamas no limbo e bordos espinhosos.

Em *Tillandsia adpressiflora* após oito dias de embebição a semente inicia a germinação, que se dá através da emergência do cotilédone haustorial na região micropilar (Fig. 28-29) e não forma raiz primária. O haustório é longo e tubular (Fig. 29). Após oito dias de germinação emerge a folha primária (Fig. 30-31). Com nove a dez dias após a germinação essa folha apresenta-se clorofilada, suculenta, cupuliforme, com ápice acuminado, bordo inteiro, margem flexionada e bainha larga (Fig. 31-32). Na plântula ocorre pequeno tanque, formado pela base da bainha da folha primária que fica superposta com a base da bainha da folha secundária (Fig. 32). A folha secundária emerge após cerca de 15 dias de germinação e apresenta as mesmas características morfológicas que a folha primária (Fig. 32). A planta jovem (a partir dos 32 dias após a germinação) apresenta início de formação de raízes adventícias, folhas lanceoladas, de ápices ligeiramente acuminados e filotaxia alterna, com entrenós alongados (Fig. 33).

Discussão

As espécies estudadas apresentam sementes que são responsáveis pela instalação das plântulas e permanência das plantas na floresta Amazônica. Apresentam adaptações facilitadoras da dispersão, evidenciadas na sua morfologia: as sementes de *Aechmea* (Bromelioideae) são revestidas por mucilagem, as de *Dyckia* (Pitcairnioideae) apresentam ala membranácea e a de *Tillandsia* (Tillandsioideae) apêndices plumosos na porção micropilar. Esses caracteres também foram encontrados em sementes de outros representantes de Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae já estudados (Pereira 1988, Varadarajan & Gilmartin 1988, Scatena *et al.* 2006, Pereira *et al.* 2008) e confirmam-se como caracteres de importância à nível infrafamíliar.

As sementes de *Aechmea* (Bromelioideae) apresentam-se revestidas por mucilagem e são protegidas contra a dessecação, enquanto que as de *Dyckia* (Pitcairnioideae) e a de *Tillandsia* (Tillandsioideae) são menores, mais leves e são transportadas pelas correntes de ar nos períodos secos, facilitando sua dispersão. Apêndices membranáceos ou plumosos como ocorrem nessas últimas, auxiliam sua fixação em troncos e cascas de árvores, garantindo o sucesso de sua dispersão, considerando o hábito epifítico (Van der Pijl 1982, Benzing 2000, Scatena *et al.* 2006).

A ausência de dormência nas sementes das espécies estudadas é importante para a produção de mudas de Bromeliaceae em viveiros, facilitando sua reintrodução em ambientes degradados. Essa característica permite sua comercialização, uma vez que reduz o tempo gasto no processo de crescimento (Pereira *et al.* 2008).

Aechmea bromeliifolia, *A. castelnavii*, *Dyckia duckey* e *Tillandsia adpressiflora* apresentam alta porcentagem de germinação, variando entre 92% e 99%. Resultados semelhantes foram encontrados em outros representantes de Bromelioideae (Pereira 1988), em *Aechmea distichantha* (Mercier & Guerreiro Filho 1990) e em *Aechmea beeriana* (Nara & Webber 2002). *Dyckia racemosa* apresentou a menor porcentagem de germinação (86%) das sementes entre as espécies estudadas, que apesar de menor, assim como as demais espécies, indica alta qualidade fisiológica e conseqüentemente alto potencial para produção de mudas (Pereira *et al.* 2008).

Destaca-se a importância dessas espécies apresentarem sementes com alta porcentagem de germinação, pois a produção de mudas via sementes mantém a variabilidade genética, importante fator ecológico para futuros estudos de recuperação de áreas degradadas e reintrodução de espécies ameaçadas de extinção. A germinação epígea das espécies também foi observada em outros representantes de Bromeliaceae (Pereira 1988, Pereira *et al.* 2008). As características que condicionam a germinação epígea em Bromeliaceae estão relacionadas com a tendência ao epifitismo (Boyd 1932).

Segundo Labouriau (1983), sob o ponto de vista botânico, consideram-se germinadas as sementes em que uma das partes do embrião emerge dos envoltórios seminais. O início da germinação nas *Aechmea* e *Dyckia* estudadas é marcado pela emergência da raiz primária, corroborando estudos de desenvolvimento pós-seminal de outras Bromelioideae e Pitcairnioideae (Pereira 1988, Pereira *et al.* 2008).

Em *Tillandsia adpressiflora* (Tillandsioideae) o início da germinação é marcada pela emergência do cotilédone, mesmo padrão de desenvolvimento pós seminal verificado em outras espécies do gênero *Tillandsia* (Scatena *et al.* 2006). Para outras Tillandsioideae como *Vriesea heterostachys* e *Alcantarea imperialis* a primeira estrutura a emergir também é a base do cotilédone (Pereira *et al.* 2008). Esse caráter pode ser considerado derivado e tem importância taxonômica para o grupo.

Tillich (1995) sugere que a presença de raiz primária em monocotiledôneas é provavelmente uma condição ancestral para o grupo. Nas Poaceae a raiz primária cessa seu crescimento pouco depois da germinação e permanece na plântula apenas como resquício, indicado pelo pólo radicular (Nakamura & Scatena 2008). A ausência completa de raiz primária em plântulas de monocotiledôneas é o último passo evolutivo e, para Poales, sua presença foi observada na maioria das famílias (Tillich 2000, 2007). Entretanto, em Bromeliaceae família considerada basal dentro de Poales (APG III 2009), foi observada sua presença em representantes de Bromelioideae (Pereira

1988, Pereira *et al.* 2008) e sua ausência em representantes de Tillandsioideae (Tillich 1995, Scatena *et al.* 2006).

Nas *Dyckia* e *Aechmea* estudadas a raiz primária da plântula é coberta por pêlos absorventes. Para plântulas de Bromelioideae as raízes são responsáveis pela absorção de água e nutrientes (Benzing 2000). Os pêlos absorventes são estruturas auxiliares na sobrevivência das Pitcairnioideae e Bromelioideae, espécies terrestres ou rupícolas, ocorrentes em áreas expostas à luminosidade, a fim de garantir seu desenvolvimento (Smith & Downs 1974).

As escamas foliares foram encontradas em todas as fases do desenvolvimento pós-seminal. Elas podem representar um mecanismo importante para a absorção de água e nutrientes desde o início do desenvolvimento e também apresentar proteção contra a excessiva luminosidade (Benzing *et al.* 1976); assim, sua presença pode contribuir com a ecologia do grupo (Tomlinson 1969).

As plântulas de *Dyckia* e *Tillandsia* apresentam-se como bromélias tanque apenas no início do desenvolvimento, e não na fase adulta. O contrário ocorre com as *Aechmea*. A heterofilia entre fase juvenil e adulta de Bromeliaceae é devido à transição súbita entre plântula e planta adulta (Lieske 1914, Schulz 1930). Esse caráter também foi observado em espécies de *Tillandsia* que ocorrem nos campos gerais do Paraná (Scatena *et al.* 2006) e acredita-se que, além de favorecer a absorção de água pelas escamas, possibilita seu armazenamento para a nutrição destas plantas jovens, promovendo o seu estabelecimento.

As sementes de *Aechmea* (Bromelioideae) são elípticas e seu envoltório apresenta mucilagem, diferindo das de *Dyckia* (Pitcairnioideae) que são achatadas e o envoltório apresenta alas membranáceas e das de *Tillandsia* (Tillandsioideae) que são fusiformes e o envoltório apresenta apêndices plumosos.

Referências bibliográficas

- ANDRADE, A.C.S.; CUNHA, R.; SOUZA, A.F.; REIS, R.B. & ALMEIDA, K.J. 2003. Physiological and morphological aspects of seed viability of a neotropical savannah tree, *Eugenia dysenterica* DC. *Seed Science and Technology* 31: 125-137.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG II). 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- BENZING, D.H., HENDERSON, K., KESSEL, B. & SULAK, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany* 63: 1009-1014.
- BENZING, D. H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. UK: Cambridge University Press, Cambridge.
- BOYD, L. 1932. Monocotylous seedlings. Morphological studies in the post-seminal development of the embryo. *Transactions and Proceedings of the Botanical Society of Edinburgh* 31: 5-224.
- CRONQUIST, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. 1985. The families of the monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin.
- GARWOOD, N.C. 1996. Functional morphology of tropical tree seedlings. In: M.D. Swaine (ed.). *The ecology of tropical forest tree seedlings. Man and the Biosphere series.* Paris.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G.; RAMOS, M.M. & OYAMA, K. 2001. Seedling functional types in a lowland rain forest in México. *American Journal of Botany* 88: 1801-1812.

- LABOURIAU, L.G. & VALADARES, M.E.B. 1976. On the germination of seeds *Calotropis procera* (Ait.) Ait.f. Anais. Academia Brasileira de Ciências 48(2): 263-284.
- LABOURIAU, L.G. 1983. A germinação das sementes. Caracas. Instituto Venezuelano de Investigaciones Cientificas. Programa Regional de Desenvolvimento Cientifico e Tecnológico, OEA, Washington (Serie de Biologia, monografia 24).
- LIESKE, R. 1914. Die Heterophyllie Epiphytischer, Rosettenbildender Bromeliaceen. Jb. Wiss. Bot. 53: 10-502.
- LUTHER H.E. 2004. An alphabetical list of Bromeliad binomials. The Bromeliad Society International, Sarasota.
- MAGUIRE, J.D. 1962. Speeds of germination-aid and evaluation for seedling emergence and vigor. Crop Science 2(2): 176-777.
- MELO, M.F.F. & VARELA, V.P. 2006. Aspectos morfológicos de frutos, sementes, germinação e plântulas de duas espécies florestais da Amazônia: *Dinizia excelsa* Ducke (Angelim Pedra) e *Cedrelinga catenaeformis* Ducke (Cedrorana) Leguminosae: Mimosoideae. Revista Brasileira de Sementes 28: 54-62.
- MERCIER, H. & GUERREIRO FILHO, O. 1990. Propagação sexuada de algumas bromélias nativas da Mata Atlântica: efeito da luz e da temperatura na germinação. Hoehnea 17: 19-26.
- NAKAMURA, A.T. & SCATENA. V.L. 2009. Desenvolvimento pós-seminal de espécies de Poaceae (Poales). Acta Botânica Brasílica 23(1): 212-222.
- NARA, A. K. & WEBBER, A. C. 2002. Biologia floral e polinização de *Aechmea beeriana* (Bromeliaceae) em vegetação de baixio na Amazônia Central. Acta Amazônica 32: 571-588.

- OLIVEIRA, R.R. 2004. Importância das bromélias epífitas na ciclagem de nutrientes da Floresta Atlântica. *Acta Botânica Brasilica* 18(4): 793-799.
- PEREIRA, T.S. 1988. Bromelioideae (Bromeliaceae): Morfologia de desenvolvimento pós-seminal de algumas espécies. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 29(1): 115-154.
- PEREIRA, A.R., PEREIRA, T.S., RODRIGUES, A.S. & ANDRADE, A.C.S. 2008. Morfologia de sementes e do desenvolvimento pós-seminal de espécies de Bromeliaceae. *Acta Botânica Brasília* 22(4): 1150-1162.
- SCATENA, V.L., SEGECIN, S. & COAN, A.I. 2006. Seed morphology and post-seminal development of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from the “Campos Gerais”, Paraná, Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49(6):945-951.
- SCHULZ, E. 1930. Beiträge zur Physiologischen und Phylogenetischen Anatomie der Vegetativen Organe der Bromeliaceen. *Botany Archives* 29: 122-209.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica, Monograph* 14: 1-662.
- STREHL, T. & BEHEREGARAY, R.C.P. 2006. Morfologia de sementes do gênero *Dyckia*, subfamília Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Pesquisas Botânicas* 57: 103-120.
- TILLICH, H.J. 1995. Seedlings and systematics in monocotyledons. In: P.J. Rudall; P.J. Cribb; D.F. Cutler & C.J. Humphries (eds.) *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- TILLICH, H.J. 2000. Ancestral and derived character states in seedlings of monocotyledons. In: K.L. Wilson & D.A. Morrison (eds.) *Monocotyledons: systematics and evolution*. CSIRO, Melbourne.

- TILLICH, H.J. 2007. Seedling diversity and homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons). *Annals of Botany* 100(1): 1-17.
- TOMLINSON, P.B. 1969. Comelinales - Zingiberales. In: C.R. Metcalfe (ed.). *Anatomy of the monocotyledons: III*. Clarendon Press, Oxford.
- VAN DER PILJ, L. 1982. *Principals of dispersal in higher plants*. 3rd ed. Springer Verlag, Berlin.
- VARADARAJAN, G.S. & GILMARTIN, A.J. 1988. Taxonomic realignments within the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Systematic Botany* 13(2): 294-299.

Tabela 1. Porcentagem e velocidade de germinação de sementes de espécies de Bromeliaceae. *

IVG - índice de velocidade de germinação (Maguire 1962).

Espécies	Geminação (%)	IVG*
<i>Aechmea bromeliifolia</i>	99,0	4,10
<i>Aechmea castelnavii</i>	96,0	3,95
<i>Dyckia duckey</i>	92,0	5,20
<i>Dyckia racemosa</i>	86,0	4,80
<i>Tillandsia adpressiflora</i>	97,0	7,50

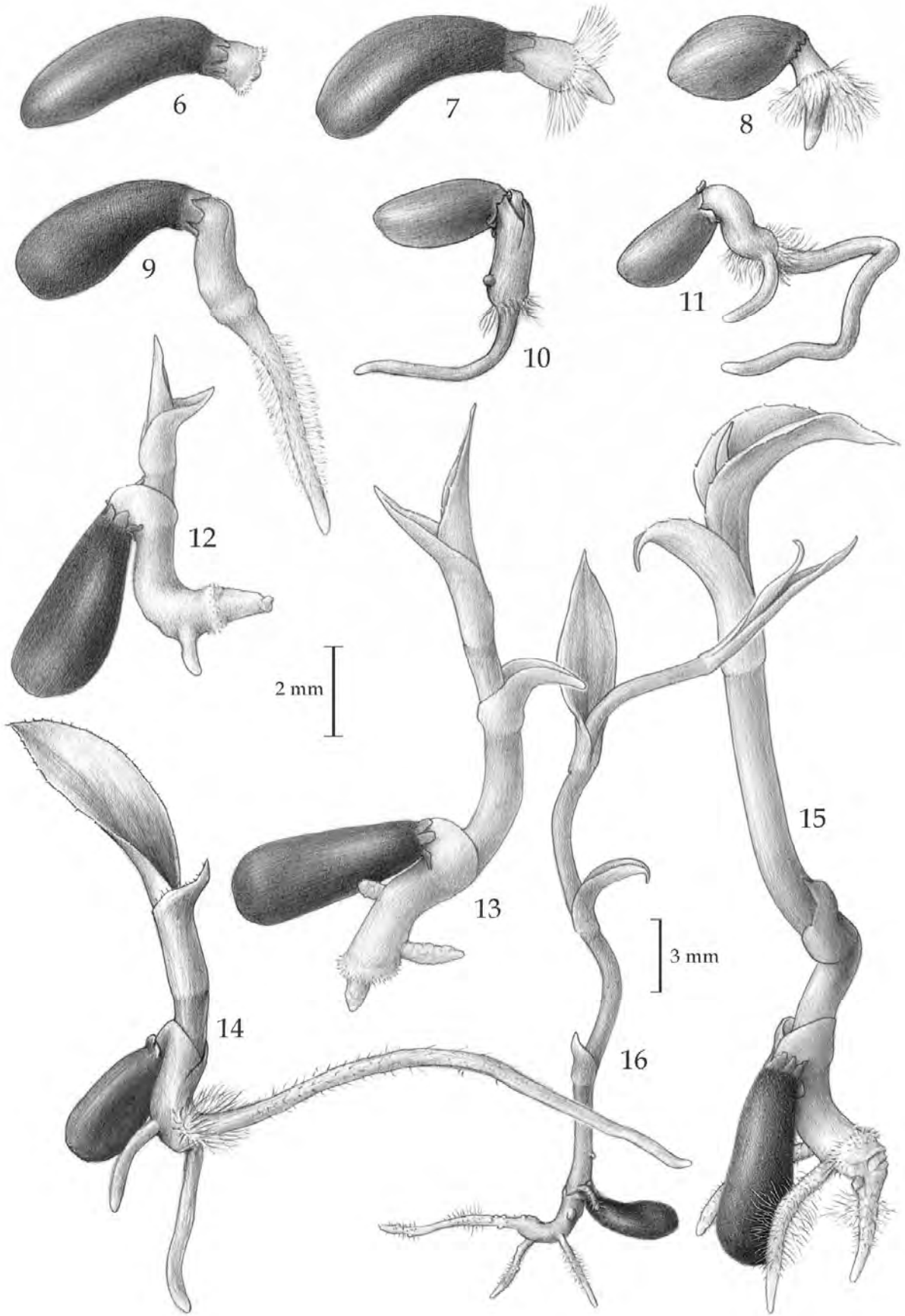
ILUSTRAÇÕES

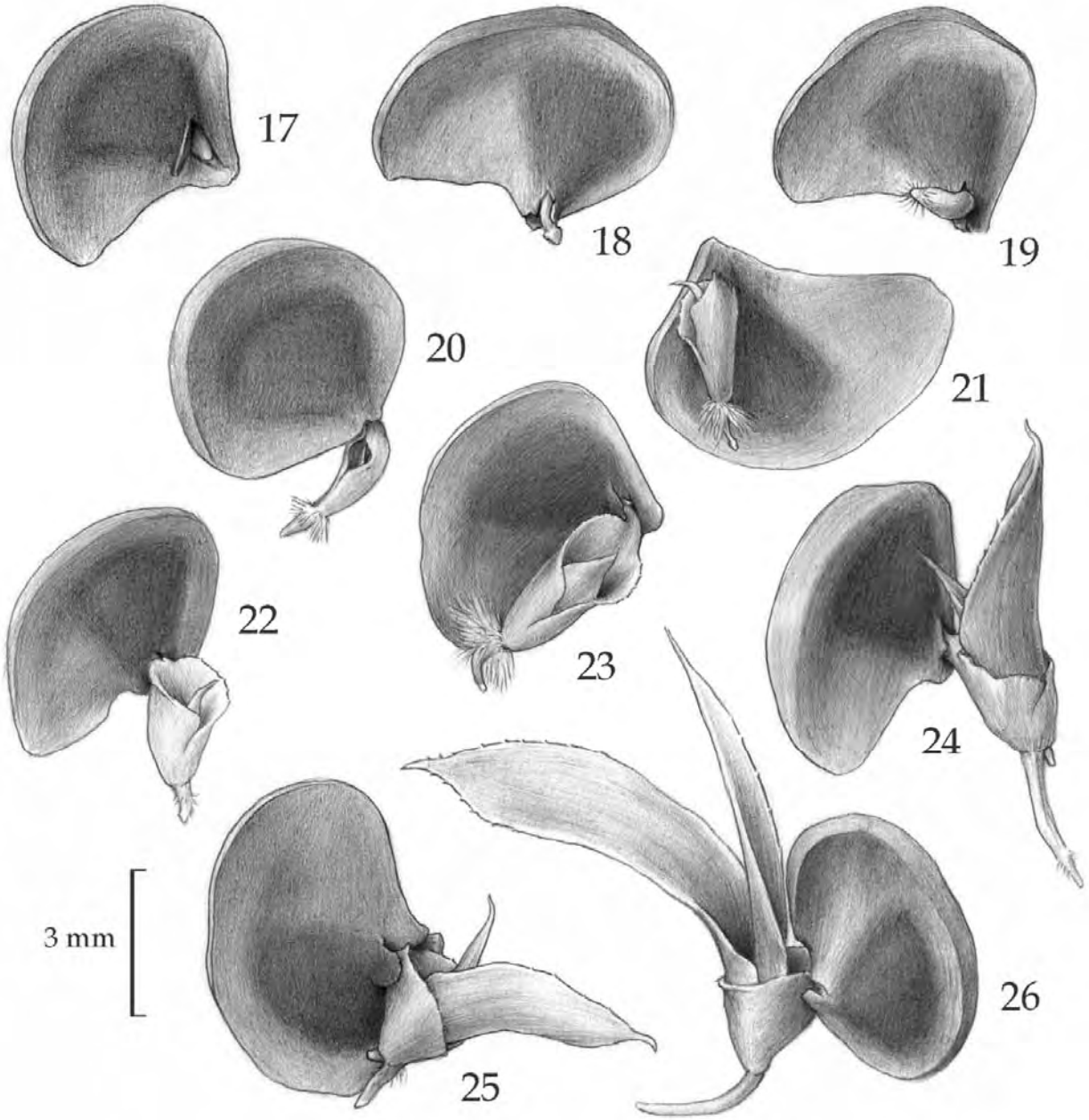
Figura 1 a 5. Aspectos morfológicos de semente de espécies de Bromeliaceae: *Aechmea castelnavii* Baker (Fig. 1), *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker (Fig. 2), *Dyckia duckei* L.B. Smith (Fig. 3), *Dyckia racemosa* Baker (Fig. 4) e *Tillandsia adpressiflora* Mez (Fig. 5).

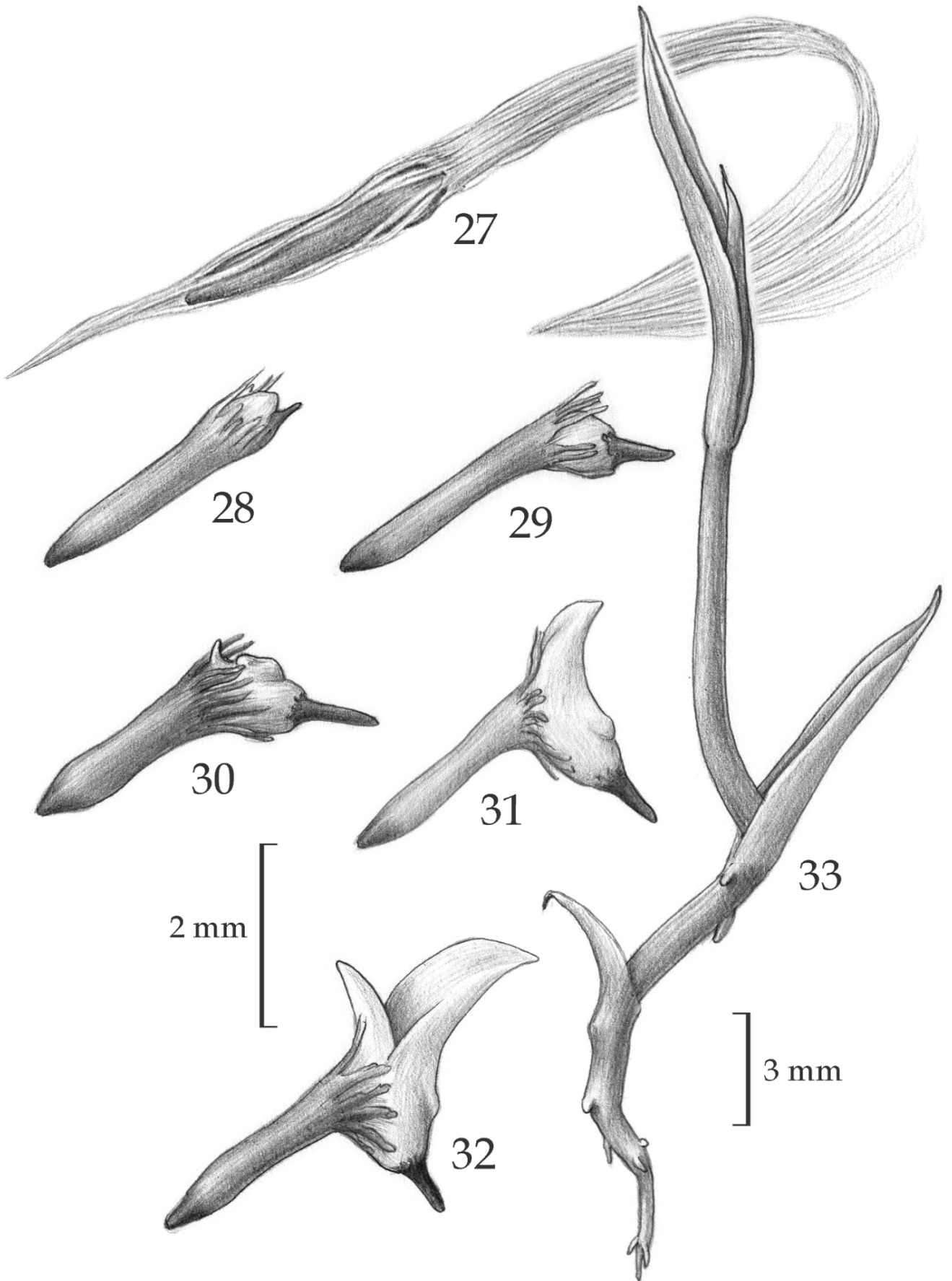
Figura 6 a 16. Desenvolvimento pós-seminal de espécies de *Aechmea* (Bromelioideae, Bromeliaceae): *Aechmea castelnavii* Baker (Fig. 6-7, 9, 12-13, 15-16). *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker (Fig. 8, 10, 11, 14). Fases da germinação (Fig. 6-8). Plântulas (Fig. 12-14). Plantas jovens (Fig. 13, 15-16). (Figs. 6-15: Barra = 2 mm; Fig. 16: Barras = 3 mm).

Figura 17 a 26. Desenvolvimento pós-seminal de espécies de *Dyckia* (Piticairnioideae, Bromeliaceae): *Dyckia racemosa* Baker (Fig. 17, 20, 22-24, 26). *Dyckia duckei* L.B. Smith (Fig. 18-19, 21, 25). Fases da germinação (Fig. 17-19). Plântulas (Fig. 20-23). Plantas jovens (Fig. 24-26). (Figs. 17-26: Barras = 3 mm).

Figura 27 a 33. Desenvolvimento pós-seminal de *Tillandsia adpressiflora* Mez (Tillandsioideae, Bromeliaceae). Semente com apêndices plumosos (Fig. 27). Fases da germinação (Fig. 28-30). Plântulas (Fig. 31-32). Planta jovem (Fig. 33). (Figs. 27-32: Barras = 2 mm; Fig. 33: Barra = 3 mm).







6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Aechmea bromeliifolia, *A. castelnavii*, *A. mertensii* (Bromelioideae); *Dyckia duckei*, *D. paraensis*, *D. racemosa* (Pitcairnioideae); *Tillandsia adpressiflora*, *T. didistachae* e *T. paraensis* (Tillandsioideae) apresentam caracteres úteis para a taxonomia. Como caráter diagnóstico das espécies, *Aechmea bromeliifolia* apresenta folhas com fibras extravasculares voltadas para ambas as faces; *A. castelnavii* apresenta raízes com canais de mucilagem, periciclo com células de paredes espessadas e folhas anfiestomáticas, com estômatos situados abaixo do nível das demais células epidérmicas; *A. mertensii* apresenta raízes com velame constituído de células de paredes com espessamento helicoidal, exoderme e endoderme com células de paredes espessadas em “U”, e folhas com escamas simétricas; *D. racemosa* apresenta escapo com epiderme constituída de células de paredes espessadas por celulose; *Tillandsia adpressiflora* apresenta raízes com células do velame cujas paredes são espessadas por lignina.

Em relação aos gêneros, as *Aechmea* (Bromelioideae) apresentam como características diagnósticas: sementes elípticas envolvidas por mucilagem; raízes com idioblastos contendo cristais e cilindro vascular com cerca de 11 pólos de protoxilema; folhas com estômatos situados abaixo ou no mesmo nível das demais células epidérmicas, mesofilo com fibras extravasculares e células braciformes estreladas; escapos com periciclo descontínuo e feixes vasculares distribuídos homogeneamente no cilindro vascular. As *Dyckia* (Pitcairnioideae) apresentam: sementes com ala membranácea; raízes com velame de 7-10 camadas de células; folhas com células braciformes isodiamétricas. As *Tillandsia* (Tillandsioideae) apresentam: sementes com apêndices plumosos; plântulas sem raízes primárias; folhas com escamas de distribuição aleatória e células braciformes alongadas; escapos com canais de ar no córtex.

Aechmea (Bromelioideae) e *Dyckia* (Pitcairnioideae) compartilham estruturalmente a presença de escamas com distribuição longitudinal nas folhas. *Aechmea* (Bromelioideae) e *Tillandsia* (Tillandsioideae) compartilham idioblastos contendo ráfides nas raízes e feixes

vasculares corticais nos escapos. *Dyckia* (Pitcairnioideae) e *Tillandsia* (Tillandsioideae) compartilham exoderme pluriestratificada nas raízes; estômatos situados acima do nível das demais células epidérmicas nas folhas; periciclo contínuo e feixes vasculares concentrados na periferia do cilindro vascular nos escapos.

Dos três gêneros estudados, *Aechmea* é o que apresenta maior variação de caracteres que possibilitam distinguir suas espécies.

Caracteres considerados adaptativos ao hábito epifítico: *Aechmea* (Bromelioideae) apresenta sementes com mucilagem que evita a dessecação; *Dyckia* (Pitcairnioideae) apresenta sementes com alas membranáceas e *Tillandsia* (Tillandsioideae) com apêndices plumosos, ambos para facilitar a dispersão. Nos demais órgãos, as espécies apresentam nos diferentes tecidos células com paredes espessadas, como resposta à intensa luminosidade e como suporte mecânico; células epidérmicas revestidas por escamas, com função de absorção e proteção; idioblastos contendo cristais que evitam a herbivoria e parênquima aquífero como reserva de água. Esses caracteres são xeromórficos e indicam que Bromeliaceae é um grupo adaptado para sobreviver em ambientes sujeitos a estresse.

Os dados apresentados sobre morfologia das sementes e do desenvolvimento pós-seminal poderão subsidiar futuros estudos de conservação das espécies.