
CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Isabele Frois da Costa Barreiros

**ADAPTAÇÕES FOLIARES DE BROMELIACEAE
EM DIFERENTES AMBIENTES NEOTROPICAIS:
UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**



Rio Claro - SP
2024

ISABELE FROIS DA COSTA BARREIROS

**ADAPTAÇÕES FOLIARES DE BROMELIACEAE EM DIFERENTES
AMBIENTES NEOTROPICAIS: UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau Bacharela em
Ciências Biológicas

Orientadora: Alessandra Ike Coan

Rio Claro - SP
2024

B271a

Barreiros, Isabele Frois da Costa

Adaptações foliares de Bromeliaceae em diferentes ambientes neotropicais: Uma revisão bibliográfica / Isabele Frois da Costa Barreiros. -- Rio Claro, 2024
48 p.

Trabalho de conclusão de curso (Bacharelado - Ciências Biológicas) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Alessandra Ike Coan

1. Bromeliaceae. 2. Anatomia. 3. Folha. 4. Adaptação. 5. Poales. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

ISABELE FROIS DA COSTA BARREIROS

**ADAPTAÇÕES FOLIARES DE BROMELIACE EM DIFERENTES
AMBIENTES NEOTROPICAIS: UMA REVISÃO BIBLIOGRÁFICA**

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao
Instituto de Biociências – Câmpus de Rio Claro, da
Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita
Filho”, para obtenção do grau de Bacharela em
Ciências Biológicas

BANCA EXAMINADORA:

Prof. Dr^a. Alessandra Ike Coan

Prof. Dr. Mariana Naomi Saka

Prof. Dr. Lilian Silva Santos

Aprovado em: 4 de Junho de 2024

Assinatura do discente

Assinatura da orientadora

AGRADECIMENTOS

Dedico este trabalho aos meus pais Jane e Vicente, a quem nessa vida devo tudo, desde todo investimento financeiro, emocional, além de sacrifícios pessoais que tornaram possível estar aqui. Também à minha família, especialmente aos meus avós Maria de Jesus e Jaci, que sempre acreditaram em mim e me motivaram a seguir os estudos. Vocês são as pessoas mais importantes da minha vida, amo vocês incondicionalmente.

Agradeço imensamente a todos os professores que fizeram parte da minha jornada, principalmente aos professores Felipe, Solange, Mariana Saka, Augusto, Alessandra Coan, Gustavo Habermann, Zuben, Marcos Antônio, Diogo, Laurence, entre outros que marcaram minha passagem pela UNESP com seus ensinamentos para além da vida acadêmica, contribuindo para o meu crescimento pessoal e profissional. Foi um imenso prazer conhecê-los. Admiro muito tamanha dedicação ao ensino público de qualidade e à ciência brasileira.

Agradeço aos funcionários da Seção Técnica de Graduação e da Biblioteca da UNESP. São pessoas muito comprometidas e solícitas, sempre oferecendo suporte e orientação aos discentes. Deixo aqui meu especial agradecimentos ao Renan, da biblioteca, que teve papel crucial no desenvolvimento da metodologia deste trabalho, além de direcionamentos que me permitiram concluí-lo.

Agradeço à minha orientadora Alessandra Coan pela descomunal paciência e compreensão diante de todos os desafios da vida que enfrentei durante o desenvolvimento deste trabalho. Sei que não foi fácil, ainda mais com os diversos erros que cometi. Foi graças a você que pude encontrar o caminho certo sempre, mesmo quando eu mesma não acreditava que era possível.

Agradeço aos meus amigos Enzo, Vitor, Gustavo, Renanzinho e Ariana. Cada um de vocês tiveram um grande impacto na minha vida, foram muitos momentos bons compartilhados e uma amizade que jamais esquecerei. Principalmente a Ari, minha irmã de outra mãe, que passou tantos perrengues ao meu lado e tantas horas de desabafos e conversas sobre a vida.

Agradeço ao meu namorado Lucas, por todo o suporte emocional, desabafos, companheirismo e toda a disposição. Você sempre acreditou em mim, estive ao meu lado nos momentos mais difíceis, me ajudou a atravessar os problemas da vida e tornou minha vida muito mais leve. É um privilégio ter você na minha vida.

Agradeço aos meus animais de estimação, Tata, Nininho, Serena, Lola, Nininha, Sol, Celeste, Blu, Nimbus, Estrela, Lua e Supla, que me acompanharam durante minha mudança para Rio Claro, por conta de vocês nunca estive sozinha. Vocês são a razão de levantar todos os dias e fonte de um amor inesgotável.

RESUMO

Bromeliaceae, com cerca de 3.700 espécies identificadas, é uma das maiores e mais bem estudadas famílias entre as angiospermas. Destaca-se por sua ampla irradiação adaptativa, diversidade de habitats, hábitos e nichos ecológicos. Com grande abundância de ocorrência nas regiões Neotropicais, ocupam os Andes, a Floresta Amazônica, a Mata Atlântica, entre uma variedade de biomas por vários países das Américas, resultado de uma soma de fatores ecológicos, fitogeográficos, fisiológicos, morfológicos e anatômicos. Este trabalho teve como objetivo investigar a variação morfológica e anatômica das folhas em espécies de Bromeliaceae em diferentes ambientes Neotropicais (com foco no território brasileiro), e cruzar informações entre características anatômicas e morfológicas da folha e ambientes de ocorrência, a fim de investigar respostas adaptativas a diferentes pressões seletivas. Para tanto, foi realizada uma revisão de literatura a partir de artigos publicados em periódicos nacionais e internacionais, que abordavam informações como a descrição anatômica e/ou morfológica de representantes de Bromeliaceae coletados em biomas brasileiros. As características morfoanatômicas foliares das espécies analisadas evidenciam adaptações selecionadas durante a irradiação adaptativa e consequente diversificação do grupo. Como exemplos, destacam-se as folhas hipoestomáticas, posicionamento dos estômatos em relação às células epidérmicas, inclusão de corpos silicosos e superfície epidérmica sinuosa. Diferentes estratégias de adaptação foram encontradas como resposta ao mesmo tipo de pressão do ambiente. Como resposta à escassez hídrica, encontraram-se diferenças no número de camadas do tecido aquífero, estômatos em sulcos, deposição de cera epicuticular, compartimentalização da folha, entre outros. Das características marcantes que conferem à Bromeliaceae grande resistência a ambientes xéricos, destacam-se escamas peltadas absortivas, formação de tanque e tecido de armazenamento. Espera-se que esse estudo contribua para a compreensão das estratégias de adaptação foliar em bromélias, evidenciando a importância da anatomia foliar na resiliência dessas espécies em ambientes com condições adversas.

Palavras-chave: anatomia; folha; monocotiledôneas; Poales.

ABSTRACT

Bromeliaceae, with about 3,700 identified species, is one of the largest and most well-studied families among angiosperms. It stands out for its wide adaptive radiation, diversity of habitats, habits, and ecological niches. With a high abundance in neotropical regions, they occupy the Andes, the Amazon Rainforest, the Atlantic Forest, among a variety of biomes across several countries in the Americas, as a result of a combination of ecological, phytogeographic, physiological, morphological, and anatomical factors. This study aimed to investigate the morphological and anatomical variation of leaves in Bromeliaceae species in different neotropical environments (with a focus on Brazilian territory), and to cross-reference information between leaf anatomical and morphological characteristics and occurrence environments, in order to investigate adaptive responses to different selective pressures. For this purpose, a literature review was conducted based on articles published in national and international journals, addressing information such as anatomical and/or morphological description of Bromeliaceae representatives collected in Brazilian biomes. The leaf morphoanatomical characteristics of the analyzed species demonstrate adaptations selected during adaptive radiation and consequent group diversification. Examples include hypostomatic leaves, stomatal positioning relative to epidermal cells, inclusion of siliceous bodies, and sinuous epidermal surface. Different adaptation strategies were found in response to the same type of environmental pressure. In response to water scarcity, differences were found in the number of layers of aquiferous tissue, stomata in grooves, deposition of epicuticular wax, leaf compartmentalization, among others. Among the remarkable characteristics that confer great resistance to xeric environments to Bromeliaceae, peltate absorptive scales, formation of phytotelma, and storage tissue stand out. It is expected that this study will contribute to the understanding of leaf adaptation strategies in bromeliads, highlighting the importance of leaf anatomy in the resilience of these species in environments with adverse conditions.

Keywords: anatomy; leaf; monocots; Poales.

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	07
2	METODOLOGIA	09
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO	10
3.1	Resultados da Busca	10
3.2	Resultados e Discussão	10
3.2.1	<i>Cerrado</i>	11
3.2.1.1	<u>Adaptações da epiderme</u>	11
3.2.1.2	<u>Adaptações do mesofilo</u>	13
3.2.2	<i>Mata Atlântica: floresta ombrófila e floresta de altitude</i>	15
3.2.2.1	<u>Adaptações da epiderme</u>	16
3.2.2.2	<u>Adaptações do mesofilo</u>	19
3.2.3	<i>Mata Atlântica: inselberg</i>	26
3.2.3.1	<u>Adaptações da epiderme</u>	27
3.2.3.2	<u>Adaptações do mesofilo</u>	28
3.2.4	<i>Mata Atlântica e Pampa: afloramentos rochosos</i>	28
3.2.4.1	<u>Adaptações da epiderme</u>	29
3.2.4.2	<u>Adaptações do mesofilo</u>	29
3.2.5	<i>Caatinga</i>	31
3.2.5.1	<u>Adaptações da epiderme</u>	32
3.2.5.2	<u>Adaptações do mesofilo</u>	32
3.2.6	<i>Pantanal</i>	33
3.2.6.1	<u>Adaptações da epiderme</u>	34
3.2.6.2	<u>Adaptações do mesofilo</u>	34
4	CONCLUSÃO	35
	REFERÊNCIAS	37

1 INTRODUÇÃO

A família Bromeliaceae possui cerca de 3.700 espécies, distribuídas em 82 gêneros e oito subfamílias: Bromelioideae, Brocchinioideae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae, Pitcairnioidea, Puyoideae e Tillandsioideae (Givnish *et al.*, 2007; Gouda; Butcher; Dijkgraaf, 2023). As bromélias, dessa forma, são conhecidas como uma das famílias mais diversificadas de Angiospermas e mais bem representadas da flora tropical (Proença & Sajo, 2007) (e, também, uma das mais bem estudadas por botânicos, sendo o principal motivo o fato de representar o caso mais extremo de irradiação adaptativa, o que permitiu sua diversificação em hábitos, nichos ecológicos e ocupação de diferentes habitats (Smith e Downs, 1974; Benzing, 2000). Sua distribuição nos Neotrópicos varia de ambientes desérticos a florestas ombrófilas úmidas, de altitudes de 3.000 m ao nível do mar e em diferentes estratos de um ecossistema por apresentarem hábitos que variam de terrestres a epífitos (Smith e Downs, 1974; Benzing, 2000; Males e Griffiths, 2017).

No passado, a família estava subdividida tradicionalmente em três grandes subfamílias, sendo elas: Bromelioideae, Tillandsioideae e Pitcairnioideae (Smith e Downs, 1974), baseadas em características morfológicas como a presença de sementes plumosas, posição do ovário e tipo de fruto. Entretanto, estudos baseados em análises moleculares usando sequência do gene *ndhF* (plastídio), revelaram que Pitcairnioideae é um grupo parafilético, portanto, artificial, implicando na revisão da classificação tradicional (Terry; Brown; Olmstead, 1997; Givnish *et al.*, 2007; Horres *et al.*, 2007). Dessa forma, uma nova classificação foi proposta, na qual Pitcairnioideae foi dividida e recircunscrita, resultando na descrição de quatro novas subfamílias: Lindmanioideae, Puyoideae, Hechtioideae e Brocchinioideae, além da recircunscrição de Navioideae (Givnish *et al.*, 2007). Além disso, a nova classificação proposta por Givnish *et al.* (2007) levou em consideração características foliares na definição das subfamílias, como, por exemplo, a presença de tricomas foliares e sua organização em fileiras paralelas, consideradas na delimitação da subfamília Tillandsioideae.

As áreas de abundância de ocorrência de Bromeliaceae localizam-se nas regiões Neotropicais, com todas as oito subfamílias ocorrendo nas Américas, principalmente nas Américas Central e do Sul. Apenas uma espécie, *Pitcairnia*

felicianae (A.Chev.) Harms & Mildbr. (Pitcairnioideae) ocorre fora das Américas, sendo encontrada exclusivamente no oeste da África, em inselbergs na Guiné Central (Givnish *et al.*, 2011; Porembski, 1998). A distribuição das subfamílias no Neotrópico é bem diversa, sendo algumas restritas a habitats/nichos específicos e outras de ocorrência mais ampla nas Américas (Smith e Downs, 1974; Santos-Silva *et al.*, 2013; Zizka *et al.*, 2020). As subfamílias Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae são os grupos mais diversos, tendo a primeira e a segunda um padrão de ocorrência centralizado nos Andes e a terceira na Floresta Amazônica e Mata Atlântica (Givnish *et al.*, 2011). As bromélias da subfamília Tillandsioideae são encontradas desde o sul do território estadunidense à Argentina, enquanto de Bromelioideae têm ocorrência abrangendo México, Índias Ocidentais, Chile, Argentina e Brasil, onde é encontrada em maior abundância na Mata Atlântica (Smith e Downs, 1974; Antonelli e Sanmartín, 2011; Zizka *et al.*, 2020). A subfamília Hechtioideae tem padrão de distribuição relacionado a habitats mais áridos e sazonais, com apenas alguns táxons se estendendo a outros países adjacentes da América Central (Ramírez-Morillo *et al.*, 2018). As subfamílias Brocchinioideae e Lindmanioideae estão restritas à América do Sul, mais especificamente à Venezuela oriental e às Guianas (Zizka *et al.*, 2020). A subfamília Puyoideae tem distribuição concentrada nos Andes, mas algumas espécies são encontradas pontualmente nos planaltos da Guiana e em algumas regiões do Chile (Jabaily e Sytsma, 2012). A subfamília Navioideae é restrita ao sul da Venezuela, Colômbia e alguns táxons são encontrados ao norte da Amazônia brasileira (Givnish *et al.*, 2014).

A ampla distribuição de Bromeliaceae nas Américas é resultado de um somatório de fatores ecológicos, fitogeográficos, fisiológicos, morfológicos e anatômicos. A respeito dos fatores morfológicos e anatômicos, é possível elencar diversas adaptações presentes principalmente nas folhas das bromélias que permitiram sua diversificação, como, por exemplo: as folhas inteiras, sobrepostas, formando uma roseta com capacidade de armazenar água (tanque ou “tanque”); a presença de tricomas em formato de escudo capazes de absorver água atmosférica e proteger contra a irradiação solar; pigmentos no mesófilo; estômatos em criptas; folhas suculentas, entre outras características (Tomlinson, 1969; Smith e Downs, 1974; Benzing; Seemann; Renfrow, 1978; Benzing, 2000; Proença e Sajo, 2007).

O território brasileiro abriga mais de 36% das espécies catalogadas de Bromeliaceae, com diversos gêneros endêmicos, sendo alguns encontrados exclusivamente na Mata Atlântica (Martinelli, 2008).

Nesse contexto, esta revisão tem dois principais objetivos: investigar a variação morfológica e anatômica das folhas em espécies de Bromeliaceae em diferentes ambientes neotropicais, com foco no território brasileiro, e cruzar informações entre características anatômicas e morfológicas da folha e ambientes de ocorrência, a fim de investigar respostas adaptativas a diferentes pressões seletivas.

2 METODOLOGIA

A revisão de literatura foi realizada a partir de artigos publicados em periódicos nacionais e internacionais, que tinham como objetivo a descrição anatômica e/ou morfológica de folhas de representantes de Bromeliaceae com distribuição no Brasil.

Para a prospecção de artigos científicos foram utilizadas duas bases de dados: Web of Science® - WoS (Institute of Scientific Information, Thomson Scientific) e Scopus. A estratégia de busca foi a utilização de combinações de palavras-chave: Brazil OR Brazilian OR Brasil + bromeliaceae + leaf + anatomy OR morphoanatomy OR morpho*.

A partir da aplicação das palavras-chave nos bancos de dados, foram comparados os resultados a fim de identificar artigos exclusivos e aqueles que foram publicados em cada plataforma. Em seguida, foi feita uma análise de cada artigo encontrado, excluindo todos os que não se relacionavam com o tema ou que apenas continham uma breve descrição morfológica da planta como um todo. Os artigos selecionados foram estudos que abordavam informações como a descrição anatômica e/ou morfológica da folha de representantes de Bromeliaceae que foram coletados em biomas brasileiros.

Utilizando a expressão de busca apresentada na linha #4 da Tabela 1 a seguir, foram recuperados 60 e 59 documentos nas bases de dados Web of Science e Scopus, respectivamente. A busca foi realizada considerando o título do documento, resumo e palavras-chave.

Tabela 1 - Estratégia de busca nos bancos de dados Web of Science e Scopus utilizada no presente estudo

	Expressão de busca	Resultados encontrados WoS	Resultados encontrados Scopus
#1	Bromeliaceae	1,797	2,061
#2	Bromeliaceae AND leaf	417	479
#3	(Bromeliaceae AND leaf) AND (Brazil OR Brasil OR Brazilian)	109	128
#4	(Bromeliaceae AND leaf) AND (Brazil OR Brasil OR Brazilian) AND (Anatomy OR Morpho*)	60	59

Fonte: Elaboração própria

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Resultados da Busca

A estratégia de busca aplicada recuperou 60 artigos no Web of Science e 59 no Scopus, sendo 50 deles comuns entre ambos os bancos de dados. Após análise e seleção criteriosa dos artigos, foram selecionados 17 artigos no Web of Science e 3 no Scopus, o que resultou num total de 20 artigos que foram processados, em busca de informações como: descrição morfoanatômica da espécie, distribuição e ambiente/habitat em que foi coletado o exemplar. Os artigos que não continham tais informações foram descartados, o que resultou na seguinte relação:

Foram recuperados 9 artigos de espécies que ocorrem na Mata Atlântica (Aoyama e Sajo, 2003; Freitas; Scarano; Biesboer, 2003; Proença e Sajo, 2004; Versieux *et al.*, 2010; Pereira *et al.*, 2011; Mantovani *et al.*, 2012; Marcondes *et al.*, 2018; Pontes *et al.*, 2019; Monteiro, 2021; Faria *et al.*, 2021), 4 artigos do Cerrado (Proença e Sajo, 2007; Pereira *et al.*, 2013; Guarçoni; Azevedo; Costa., 2014; Carvalho e Forzza, 2022), 3 da Caatinga (Pereira *et al.*, 2013; Silva; Versieux; Oriani, 2018; Almeida; Siqueira; Leme, 2022), 2 do Pantanal (Versieux; Vasconcellos; Martinelli, 2013; Paggi *et al.*, 2015), 1 de Inselberg (Versieux *et al.*, 2010) e 1 no Pampa (Troleis *et al.*, 2023).

3.2 Resultados e Discussão

A seguir, serão apresentados e discutidos os resultados subdivididos nos domínios fitogeográficos do território brasileiros.

3.2.1 Cerrado

O bioma Cerrado tem sua paisagem estruturada por mosaicos fitofisionômicos que variam entre florestas densas e campos abertos, existindo entre esses dois extremos uma gama de formas intermediárias classificadas, segundo Ribeiro e Walter (1998), em: formações florestais (mata ciliar, mata de galeria, mata seca, cerradão), formações savânicas (Cerrado sentido restrito, parque de Cerrado, palmeiral e vereda) e formações campestres (campo sujo, campo rupestre e campo limpo). Quanto ao contexto climático, no domínio do Cerrado predomina o clima tropical sazonal de invernos secos, pouco vigorosos, e estação chuvosa, que se concentra nos meses de primavera e verão (outubro a março). Neste período, há ocorrência de curtos períodos de seca (Coutinho, 2016).

3.2.1.1 Adaptações da epiderme

As bromélias são dotadas de uma variedade de adaptações estruturais nas folhas, que são decisivas para o seu estabelecimento em climas sazonais onde há ocorrência de estresse hídrico (Benzing *et al.*, 1976; Martin, 1994; Males e Griffiths, 2017). No domínio fitogeográfico Cerrado, a maioria das espécies analisadas é de hábito epífítico, sendo grande parte pertencente à subfamília Tillandsioideae, três pertencente à Bromelioideae, ocorrendo no Cerrado *sensu stricto*, cerradão e mata de galeria (Proença e Sajo, 2007). O restante das espécies levantadas neste trabalho inclui *Ananas ananassoides* (Baker) L.B.Sm., *Bromelia balansae* Mez e *Dyckia tuberosa* (Vell.) Beer (Proença e Sajo, 2007), *Dyckia sulcata* Guarçoni (Guarçoni; Azevedo; Costa, 2014) e *Pitcairnia mineira* B.M.Carvalho & Forzza (Carvalho e Forzza, 2022), todas de hábito terrestre e ocorrência em campo sujo, campos rupestres e Cerrado *sensu stricto*. Espécies presentes em mata de galeria ou cerradão vivem à sombra das árvores e espécies de áreas campestres estão expostas à luz direta. Entretanto, Proença e Sajo (2007) não verificaram diferenças significativas na estrutura anatômica foliar, sendo similares entre si.

Acerca das características relacionadas a esse ambiente, várias delas resultam da excessiva perda de água, dado o clima tropical e alta irradiação solar no Cerrado. Foram observadas nas espécies de Bromeliaceae de Cerrado, células epidérmicas com paredes anticlinais em vista frontal, resultado do espessamento diferencial que, segundo Krauss (1949), confere resistência durante as variações de turgor no decorrer das expansões e contrações foliares, evitando que as células colapsem em situações de déficit hídrico.

A presença de escamas ou tricomas foliares é considerada uma das características mais importantes e distintivas para a família, ocorrendo em praticamente todas as espécies estudadas, configurando-se como uma apomorfia para o grupo (Benzing *et al.*, 1976). Suas funções são muito bem documentadas e estão associadas à redução da transpiração e absorção de água e minerais da atmosfera, além de proteção contra fotoinjúrias e superaquecimento em ambientes de alta radiação. Também são relacionadas como um recurso de atratividade para animais dispersores de sementes (Tomlinson, 1969; Benzig, 2000).

Em espécies altamente especializadas ao epifitismo (atmosféricas extremas), com raízes apenas fixadoras ou ausentes, a presença adensada das escamas é crítica para a ocupação desse habitat, uma vez que essas estruturas substituem a função da raiz, como no caso da maioria das espécies do gênero *Tillandsia* (Tillandsioideae) (Tomlinson, 1969; Benzing, 2000; Pierce *et al.*, 2001). Nas espécies aqui analisadas, *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult.f., *T. usneoides* (L.) L., *T. tricholepis* Baker e *T. recurvata* (L.) L., as escamas são peltadas e recobrem praticamente toda a área da epiderme, sendo distribuídas irregularmente nas faces adaxial e abaxial da folha e, devido ao prolongamento assimétrico no escudo das escamas, há uma sobreposição destas, diminuindo a superfície exposta e aumentando a área de absorção de água atmosférica pelo tricoma (Strehl, 1983).

Diferentemente, em todas as Bromelioideae e Pitcairnioideae, analisadas as escamas foliares possuem arranjo organizado em fileiras longitudinais na face abaxial, sem sobreposição e recobrindo bem menos a superfície da folha, o que reflete o fato dessas espécies possuírem hábito terrestre ou formação de tanque para captação de água, o que dispensa a função do tricoma de absorção de água, assim estando mais relacionado com a proteção contra perda de água (Tomlinson; 1969; Benzing *et al.*, 1976; Benzing, 2000). Adicionalmente, na epiderme foliar de Pitcairnioideae e nas Bromelioideae (exceto no gênero *Vriesea* e em *Dickia*.

tuberosa), os estômatos se localizam em depressões (regiões intercostais) somente na face abaxial, o que na literatura é amplamente estudado como uma adaptação para atenuar a perda de água por transpiração, principalmente em espécies de ambientes bem iluminados e com baixa umidade (Benzing, 2000).

Na maioria das espécies de Bromeliaceae, as folhas são hipoestomáticas, exceto em *Tillandsia loliacea*, *T. recurvata*, *T. tricholepis* e *T. usneoides*, que são anfiestomáticas, o que de acordo com Fahn e Cutler (1992) aumenta a circulação de CO₂ no mesofilo de epífitas altamente especializadas e em espécies xeromórficas no geral. Entretanto, a característica “presença de estômatos nas faces da folha” se encontra em todos os gêneros presentes em ambiente xéricos, como em *Vriesea* sp., em que o estômato se posiciona no mesmo nível das células da epiderme, e *Dyckia tuberosa*, com estômatos acima do nível das células da epiderme, o que aparentemente é uma característica particular deste gênero, visto que é relatada em estudos com outras espécies, como em *D. sulcata* e outras (Pita, 1997; Guarçoni; Azevedo; Costa, 2014). Folhas hipoestomáticas, segundo Nobel (1999), correspondem a uma estratégia para evitar perda de água por correntes de ar de convecção, que poderiam remover o vapor de água da superfície da folha com facilidade. Entretanto, autores como Scatena e Segecin (2005) defendem que essa característica pode ter relação com a herança filogenética de Bromeliaceae e não necessariamente com a resposta ambiental.

3.2.1.2 Adaptações do mesofilo

No mesofilo são observadas muitas características de valor adaptativo similares entre as espécies em subfamílias como Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae, como alterações no formato das células do clorênquima, presença e posição da hipoderme mecânica e aquífera, canais de aeração, presença de fibras perivasculares, presença de corpos silicosos, entre outros. As inclusões de corpos silicosos foram associadas, em estudos como de Krauss (1949) e Yoshida, Ohnishi e Kitagishi (1962), como uma resposta à herbivoria e ao déficit hídrico, pois sua capacidade refrativa de luz pode beneficiar a redução da taxa transpiratória e consequentemente a perda de água para o ambiente.

A hipoderme é diferenciada em hipoderme aquífera e mecânica em todas as espécies de bromélias de hábito terrestre em que as raízes são funcionais, ao passo

que em bromélias atmosféricas esta divisão não é muito clara e apenas favorece o armazenamento de água, sem função mecânica (Aoyama e Sajo, 2003). Nas espécies analisadas aqui, a hipoderme aquífera em algumas Tillandsioideae, Bromelioideae e Pitcairnioideae, apesar de ocupar boa parte do mesofilo e possivelmente armazenar água obtida pelos tricomas, não corresponde a um tecido aquífero especializado (células parenquimáticas desprovidas de cloroplastos) e também possui função de proteger a região da forte irradiação e auxiliar na fotossíntese através da refração da luz (Brighigna; Cecchi Fiordi; Palandri, 1984).

Os canais de aeração dispostos longitudinalmente no mesofilo, alternados entre os feixes vasculares, são um atributo comum das as subfamílias analisadas e estão diretamente relacionados às relações hídricas da planta. Esses canais estão associados às câmaras subestomáticas e permitem uma maior ciclagem dos gases, sendo mais desenvolvidos em epífitas-tanque de metabolismo C₃ da subfamília Tillandsioideae que têm partes dos tecidos foliares submersos em água, permitindo sua melhor aeração (Tomlinson, 1969; Males e Griffiths, 2017). Outra possível função para essas estruturas é armazenar CO₂ para sua utilização na respiração em plantas de metabolismo CAM (Smith; Griffiths; Lüttge, 1986; Martin, 1994).

Fibras perivasculares, bem como espessamento e lignificação da parede de células da epiderme e hipoderme, são características observadas em *Acanthostachys strobilacea* (Schult. & Schult.f.) Klotzsch, *Ananas ananassoides*, *Billbergia portiana* Brong. ex Beer, *Bromelia balansae*, *Dyckia sulcata*, *D. tuberosa* e *Pitcairnia mineira*. Segundo Krauss (1949), essas estruturas conferem proteção mecânica contra eventos de ventos fortes e proteção do mesofilo contra estresse hídrico (Pyykkö, 1966; Brighigna; Cecchi Fiordi; Palandri, 1984). No restante das espécies, fibras extravasculares ocorrem em grupos na porção adaxial do mesofilo de *Vriesea* sp. e, em folhas do gênero *Tillandsia*, essas estruturas são ausentes, conforme descrito por Tomlinson (1969) e Scatena e Segecin (2005). A relação de espécies encontradas no Cerrado encontra-se detalhada na Tabela 2, a seguir.

Tabela 2 - Relação de espécies de Bromeliaceae de ocorrência no Cerrado e respectivos hábitos

Referências	Espécie	Subfamília	Hábito
Proença e Sajo, 2007	<i>Acanthostachys strobilacea</i> (Baker) L.B.Sm.	Bromelioideae	Epífita

<i>Ananas ananassoides</i> (Baker) L.B.Sm.	Bromelioideae	Terrestre
<i>Billbergia distachia</i> (Vell.) Mez	Bromelioideae	Epífita
<i>Billbergia porteara</i> Brongn. ex Beer	Bromelioideae	Epífita

(continua)

Referências	Espécie	Subfamília	Hábito
Proença e Sajo, 2007	<i>Bromelia balansae</i> Mez	Bromelioideae	Terrestre
	<i>Dyckia tuberosa</i> (Vell.) Beer	Pitcairnioideae	Terrestre
	<i>Tillandsia loliacea</i> Mart. ex Schult. & Schult. f.	Bromelioideae	Epífita
	<i>Tillandsia pohliana</i> Mez	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Tillandsia tenuifolia</i> L.	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Tillandsia tricholepis</i> Baker	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea</i> sp.	Tillandsioideae	Epífita
Guarçoni, Azevedo e Costa, 2014	<i>Dyckia sulcata</i> Guarçoni	Pitcairnioideae	Terrestre
Carvalho e Forzza, 2022	<i>Pitcairnia mineira</i> B.M.Carvalho & Forzza	Pitcairnioideae	Rupícola/ Reofítica
Rodrigues et al., 2013	<i>Billbergia elegans</i> Mart. ex Schult. & Schult. f.	Bromelioideae	Rupícola

Fonte: Elaboração própria

3.2.2 Mata Atlântica: floresta ombrófila e floresta de altitude

O domínio fitogeográfico da Mata Atlântica é caracterizado pelo clima úmido, grande variação topográfica (variando do nível do mar até 2.900 m de altitude) (Mantovani, 2003) e precipitação média de 1.500 a 2000 mm anuais (Roberto *et al.*, 2005). O clima em toda extensão do bioma é variável, de regimes subúmidos com estações secas ao Nordeste a zonas de precipitação extrema em locais como a Serra do Mar (Coutinho, 2016). Esse gradiente climático e geográfico é um dos fatores responsáveis pela grande diversidade de espécies vegetais presentes na

Mata Atlântica, considerado um dos *hotspots* de biodiversidade no mundo (Mittermeier, 2004).

Considerada um dos biomas mais heterogêneos do Brasil, a Mata Atlântica engloba um conjunto de mosaicos florestais e não florestais, que inclui floresta ombrófila, floresta ombrófila mista, mata de araucária, floresta estacional decidual, floresta estacional semidecidual, formações pioneiras (restinga, manguezal, campo salino), campos de altitude e encaves de Cerrado (Tonhasca Júnior, 2005).

3.2.2.1 Adaptações da epiderme

A relação de espécies analisadas neste ambiente, com respectivas referências, está listada na Tabela 3. As espécies possuem epiderme unisseriada, com células de paredes sinuosas em vista frontal e paredes espessadas e lúmen reduzido em corte transversal, uma característica xeromórfica da família (Krauss, 1949; Tomlinson, 1969; Aoyama e Sajo, 2003; Proença e Sajo, 2004, 2007; Souza; Estelita; Wanderley, 2005; Pereira *et al.*, 2011; Mantovani *et al.*, 2012; Voltolini e Santos, 2011; Pontes *et al.*, 2019). Essa característica teve pouca variação entre os estudos aqui abordados, sendo apenas no estudo de Mantovani *et al.* (2012) que algumas espécies do gênero *Quesnelia* (*Q. edmundoi* L.B.Sm., *Q. edmundoi* var. *rubrobracteata* E. Pereira, *Q. humilis* Mez e *Q. imbricata* L.B.Sm.) apresentaram lúmen mais amplo e espessamento reduzido das paredes celulares da face abaxial da folha, podendo ser ou não uma característica apenas de valor taxonômico.

Adicionalmente, foram observadas outras variações na epiderme como espessura da cutícula e deposição ou não de lignina, sendo que os gêneros *Billbergia*, *Quesnelia*, *Bromelia*, *Wittrockia* (Pereira *et al.*, 2011), *Vriesea* (Faria *et al.*, 2021), *Aechmea* (PROENÇA e SAJO, 2004) e *Guzmania* (Belotto *et al.*, 2014) apresentaram cutícula delgada em ambas as faces, com deposição parcial ou total de lignina, celulose e até pectina (*Vriesea*). Em *Araeococcus* (Pontes *et al.*, 2019) não há registro de deposição ou a característica não foi avaliada. Por outro lado, foi observada uma camada espessa de cutícula na espécie *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker (Voltolini e Santos, 2011) e no gênero *Alcantarea* (Versieux *et al.*, 2010) uma camada espessa de cutícula e cera epicuticular. No estudo de Marcondes *et al.* (2018), para o gênero *Catopsis*, há apenas a informação de presença de cera epicuticular em ambas as faces da folha, assim como em *Vriesea*.

Em todos os gêneros aqui tratados, foi detectada a presença de inclusões de corpos silicosos na células da epiderme, uma característica plesiomórfica das Poales (APG IV, 2016) com função de refração da luz solar, a fim de reduzir o índice de transpiração do órgão (Krauss, 1949; Tomlinson, 1969; Yoshida; Ohnishi; Kitagishi, 1962) e também torná-lo impalatável, evitando assim a herbivoria (Prychid e Rudall, 2000). Outra interessante variação observada foi a textura da epiderme, que em alguns gêneros é ondulada/sulcada, formando zonas intercostais e costais na face abaxial, como em *Fernseea* (Monteiro, 2021), *Alcantarea*, *Dyckia* (Troleis et al., 2023), *Guzmania* (Belotto et al., 2014), *Aechmea lindenii*, *Billbergia*, *Bromelia*, *Wittrockia*, algumas espécies de *Quesnelia*, como *Q. alvinii* Leme, *Q. arvensis* (Vell) Mez, *Q. marmorata* (Lem.) R.W. Read e *Q. quesneliana* (Brongn.) L.B.Sm.; apenas em *Q. testudo* Lindm. a superfície é ondulada/sulcada na face adaxial. Nesses táxons, a superfície sulcada é provida de estômatos e escamas dispostos em duas fileiras longitudinais nas zonas intercostais da epiderme, considerada uma característica xeromórfica por Tomlinson (1969), o que, segundo o autor, evitaria a perda de água. Outros autores, como Strehl (1983), consideram que o arranjo dos estômatos em fileiras longitudinais é um caráter plesiomórfico para a família. No restante dos gêneros, as superfícies adaxial e abaxial da epiderme são lisas, e a distribuição dos estômatos é aleatória, assim como as escamas, o que corrobora com as observações de Derwidueé e Gonzalez (2010), que relatam a relação entre a textura da superfície e a forma em que essas estruturas estão arranjasdas.

Em todos os gêneros, as escamas possuem distribuição nas duas faces da folha (com exceção de *Araeococcus*, em que são encontradas apenas na face adaxial), com variações apenas na densidade e distribuição na superfície, ora adensados aleatoriamente (como em *Catopsis* e algumas espécies de *Alcantarea*), ora dispostos em fileiras longitudinais (como em *Vriesea*, *Q. strobilispica* Wawra e *Bromelia antiacantha* Mez), juntamente com estômatos, em que as células do disco cobrem inteira ou parcialmente os estômatos (como em *B. antiacantha*), disposição que é considerada uma característica xérica, pois tem como finalidade criar um microclima na superfície foliar através da redução da taxa de transpiração (Fahn e Cutler, 1992). Também foi observada maior cobertura e adensamento de escamas na superfície epidérmica de espécies epífitas atmosféricas extremas, devido a sua grande dependência de suprimento de água atmosférica (Benzing, 2000). Em espécies epífitas não atmosféricas, que formam tanque, existe uma heterogeneidade

no adensamento das escamas ao longo da folha, sendo mais adensadas na região da bainha foliar em comparação a outras partes, por ser local em que há acúmulo de água, necessitando maior número de tricomas de função absortiva para captar este recurso. Ademais, é também observado um desenvolvimento maior do tecido de armazenamento de água na região da bainha, evidenciando a compartimentalização da folha, em que há relação entre região da folha e sua funcionalidade: na bainha há maior predominância de tricomas absortivos devido ao acúmulo de água nas rosetas da planta, enquanto a região mediana da folha é dedicada à síntese (Sousa e Neves, 1996; Freschi *et al.*, 2010; Kowalski e Tardivo, 2015). Por outro lado, espécies terrestres de ambientes sombreados apresentaram menor número de escamas e espécies terrestres expostas a alta irradiação apresentaram maior cobertura de escamas, algo que foi observado também por Pereira *et al.* (2013), o que é explicado pela atuação dos tricomas na fotoproteção e regulação térmica da folha.

Acerca dos estômatos, a maioria dos táxons apresentou estômatos somente na face abaxial, exceto *Catopsis berteroniana* (Schult. & Schult.f.) Mez e *Guzmania lingulata* (L.) Mez de folha anfiestomática, uma rara exceção, característica também encontrada em *Tillandsia usneoides* (Tomlinson, 1969). A posição do aparato estomático em relação ao nível das células da epiderme também foi uma característica variável entre os gêneros. Na maioria das espécies, está inserido no mesmo nível das células da epiderme. A inserção ocorre abaixo das células da epiderme apenas nas espécies *Billbergia euphemiae* E.Morren, *Bromelia antiacantha* e *Quesnelia strobilispica*, como observado por Pereira *et al.* (2011) e no gênero *Aechmea*, observado por Proença e Sajo (2004). O aparato estomático foi observado acima das células da epiderme em *Fernseea* e *Dyckia*, sendo neste último um caráter usado para separar o gênero em clado xérico e mésico, e neste caso se enquadrando no quadro xérico (Santos-Silva *et al.*, 2013). Nos gêneros *Quesnelia* (com exceção de *Q. clavata* Amorin & Leme, *Q. dubia* Leme, *Q. edmundoi*, *Q. edmundoi* var. *rubrobracteata*, *Q. kaustsky* C.M.Vieira e *Q. koltesii* Amori & Leme), *Billbergia* e *Bromelia* os estômatos estão localizados em depressões na epiderme, enquanto em *Ronnbergia* (Aoyama e Sajo, 2003) e *Alcantarea* (Versieux *et al.*, 2010) o complexo estomático se encontra no nível abaixo das demais células da epiderme, ou seja, em sulcos; uma importante adaptação para ambientes em que a disponibilidade de água é um fator limitante (Benzing, 2000).

Estômatos com câmara subestomática com abertura ocluída ocorrem em *Q. augusto-coburgii* Wawra, *Q. indecora* Mez, *Q. lateralis* Wawra (Mantovani *et al.*, 2012) *Aechmea*, *Araeococcus* (Aoyama e Sajo, 2003), *Aechmea coelestis* (K.Koch) E.Morren, *A. cylindrata* Lindm., *A. gracilis* Lindm. e *A. ornata* Baker (Proença e Sajo, 2004) na porção abaxial do mesofilo. A oclusão é produto das projeções de células da hipoderme para o interior da cavidade subestomática, observada também por Sajo, Machado e Carmello-Guerreiro (1998) em *Aechmea echinata* (Leme) Leme. Tal estado de carácter não foi observado nas espécies estudadas de *Aechmea*, *Alcantarea*, *Araeococcus*, *Quesnelia*, e *Ronnbergia* por Proença e Sajo (2004) e de *Catopsis* por Monteiro (2021). A oclusão da câmara subestomática está relacionada ao suporte mecânico do poro estomático, mesmo quando há baixa pressão de turgor na folha causada pelo déficit hídrico da planta (Krauss, 1949).

3.2.2.2 Adaptações do mesofilo

Em todas as espécies analisadas aqui, foi observada a presença de hipoderme esclerificada (mecânica) e hipoderme aquífera, sendo mais comumente encontradas em ambas as faces da folha, com espessura de uma a cinco camadas de células como em *Aechmea*, *Araeococcus*, *Billbergia*, *Bromelia*, *Lymania*, *Quesnelia*, *Ronnbergia*, *Vriesea* e *Wittrockia* (Aoyama e Sajo, 2003; Proença e Sajo, 2004), *Fernseea* (Monteiro, 2021) e *Catopsis sessiliflora* (Ruiz & Pav.) Mez (Marcondes *et al.*, 2018). A hipoderme mecânica presente em uma face é observada em *Alcantarea*, *Catopsis berteroniana* e *Vriesea flava* A.F.Costa, H. Luther & Wawra (Versieux *et al.*, 2010; Marcondes *et al.*, 2018; Faria *et al.*, 2021). Esse tecido, em alguns casos, pode ser lignificado, como observado em *Aechmea* e em *Catopsis berteroniana* na face abaxial (Proença e Sajo, 2004; Marcondes *et al.*, 2018). Sua principal função é a proteção mecânica da folha contra impactos e ventos fortes, mantendo íntegros tecidos subjacentes e impedindo transpiração (Tomlinson, 1969; Pereira *et al.*, 2013), e tende a ser mais espesso em plantas de ambientes áridos, como observado nas espécies *Billbergia elegans* Mart. ex Schult. e *Neoregelia mucugensis* Leme (Pereira *et al.*, 2013).

A hipoderme aquífera é localizada na porção adaxial, logo abaixo da hipoderme mecânica (se presente), composta por células de paredes parenquimáticas, com paredes delgadas e por vezes sanfonadas, como observado

na face abaxial das espécies *Vriesea gradata* (Baker) Mez, *V. jonesiana* Leme, *V. psittacina* (Hook) Lindl., *Quesnelia strobilispica* e nos gêneros *Alcantarea* e *Billbergia* (Versieux *et al.*, 2010; Pereira *et al.*, 2013; Faria *et al.*, 2021). Essa característica tem relação com a resistência contra mudanças no turgor das células devido à sazonalidade de precipitação a que essas espécies estão submetidas, podendo ser considerada um importante atributo de caráter xérico por vários autores (Shields, 1950; Brighigna; Cecchi; Palandri, 1984; Scatena e Segecin, 2005; Faria *et al.* 2021), decisivo no estabelecimento de bromélias em ambientes sazonais. Apesar do tecido de armazenamento de água desenvolvido ter grande importância em ambientes áridos, é predominante na maioria das Bromeliaceae, podendo-se inferir que tal carácter seja ancestral na família, e em espécies em que esse tecido seja reduzido, pode ter sido possivelmente um *trade-off* ou uma resposta a diferenças microclimáticas (Tomlinson, 1969; Sajo; Machado; Carmello-Guerreiro, 1998; Givnish *et al.*, 2007, 2011). Outra função importante deste tecido, além do armazenamento de água para atravessar períodos de estiagem, é a refração da luz incidente na folha, como forma de proteger a região clorofiliana da alta radiação solar, favorecendo o processo de fotossíntese e evitação de perda de água pelos canais aeríferos (Brighigna; Cecchi Fiordi; Palandri, 1984).

A espessura desse tecido varia bastante entre as espécies consideradas, podendo ser reduzido, como encontrado nas espécies estudadas por Proença e Sajo (2004) do gênero *Aechmea*, em que a maioria apresenta cerca de 25% do mesofilo ocupado por tecido aquífero na lâmina foliar. Por outro lado, em outros gêneros, esse tecido compreende até mais da metade do mesofilo da lâmina, como em *Alcantarea*, *Araeococcus*, *Catopsis*, *Fernseea*, *Lymania*, *Quesnelia* e *Ronnbergia* (Aoyama e Sajo, 2003; Pereira *et al.*, 2011; Mantovani *et al.*, 2012; Marcondes *et al.*, 2018; Pontes *et al.*, 2019; Monteiro, 2021). Portanto, na região basal da folha (bainha foliar), a hipoderme possui maior tamanho em relação a lâmina, atingindo até 70% do mesofilo, como observado por Proença e Sajo (2004) nas espécies *Aechmea distichantha* Lem. e *A. gracilis*, característica também constatada por Marcondes (2018). Segundo Freschi *et al.* (2010), a bainha foliar tem tecido aquífero mais desenvolvido por corresponder à região de acúmulo de água em espécies que têm formação de tanque. Tal característica não é observada em epífitas atmosféricas.

Outra característica notável na família é a frequente presença de canais aeríferos que interrompem a hipoderme e se intercalam com os feixes vasculares na face abaxial, proporcionados por espaços intercelulares das células de parênquima estrelado, tendo atuação nas trocas gasosas da folha, facilitando a aeração de espécies méxicas (Tomlinson, 1969). Esses canais também possuem, em alguns gêneros e espécies, conexão com as câmaras subestomáticas, como observado em *Aechmea*, *Alcantarea*, *Araecoccus*, *Billbergia*, *Bromelia*, *Catopsis*, *Guzmania*, *Lymania*, *Quesnelia*, *Ronnbergia* e *Wittrockia*. Essa comunicação entre os canais aeríferos e câmaras subestomáticas permite uma conexão contínua entre atmosfera externa e interna da folha, favorecendo a aeração do tecido, segundo Tomlinson (1969) e Krauss (1949). Essa característica é reduzida em *Araecoccus lageniformis* R.A.Pontes & Versieux (Pontes *et al.*, 2019) e *Fernseea* (Monteiro, 2021) ou ausente em algumas espécies do gênero *Quesnelia*, como *Q. imbricata* e *Q. violacea*, sendo tal estado de caráter possivelmente de valor taxonômico.

Em todas as espécies também foi relatada a presença de bainha lignificada ou celulósica envolvendo os feixes vasculares, uma característica que tem sido relacionada por muitos autores ao incremento da resistência mecânica da estrutura da folha, para resistir a eventos adversos (Tomlinson, 1969; Mauseth, 2008; Pereira *et al.*, 2011).

Em resumo, nas espécies de Bromeliaceae presentes no fitodomínio da Mata Atlântica, especificamente nas fitofisionomias floresta ombrófila e floresta de altitude, foi possível observar diversas estratégias adaptativas. Destacam-se a presença de cutícula delgada, podendo ser espessada ou não, e a presença de cera epicuticular em algumas espécies, que está relacionada ao espelhamento da superfície epidérmica, impedindo a total absorção dos raios solares e reduzindo, assim, a temperatura da folha (Evert, 2013).

A cutícula também tem como função manter a folha hidrofóbica, conservando as condições ideais para as trocas gasosas mesmo durante tempo úmido/chuvoso, além de favorecer a proteção contra patógenos e a auto-limpeza contra partículas (Pierce *et al.*, 2001).

Na espécie protocarnívora *Catopsis berteroniana*, a cera epicuticular também funciona como recurso de atração e captura de insetos (Marcondes *et al.*, 2018). A hipoderme com células de paredes mais delgadas, pouco lignificadas e quase

indistintas do parênquima aquífero, é uma característica comum a bromélias mesofíticas (Tomlinson, 1969).

A presença de estômatos no mesmo nível de células epidérmicas é considerada uma característica mesofítica em plantas que habitam ambiente úmidos, como a Mata Atlântica (Fahn e Cutler, 1992), devido à sua função de permitir que a água liberada pelo estômato não retorne e evapore lentamente na superfície da epiderme (Mauseth, 2008; Evert, 2013).

Algumas espécies apresentam parênquima aquífero com células de paredes sanfonadas, uma adaptação às mudanças de turgor da folha, protegendo as células contra colapsos, frente às condições úmidas e períodos de estiagem (Faria *et al.*, 2021). Este tecido é observado subdesenvolvido em algumas espécies deste ambiente, devido a diferenças nas condições microclimáticas (Pereira *et al.*, 2011).

Lacunas de ar no mesofilo permitem a melhor difusão dos gases no tecido foliar e também favorecem uma maior elasticidade da folha (Mauseth, 2008; Evert, 2013). Tais estruturas também foram observadas por Faria *et al.* (2021), sendo mais hipertrofiadas em espécies maiores e com formação de tanque.

A compartimentalização da folha, em que há maior concentração de tricomas e tecidos de reserva na bainha foliar em comparação à lâmina, é mais presente em espécies tanque (Sousa e Neves, 1996). A combinação de tecido de reserva somada à formação do tanque é considerada por Tomlinson (1969) e Freschi *et al.* (2010) como responsável pelo sucesso dessas espécies em períodos de estiagem.

Outras características que também estão presentes nas espécies analisadas e são consideradas xeromórficas, como tecido de reserva de água, cutícula espessada e paredes da epiderme sinuosas, segundo Benzing (2000) e Proença e Sajo (2007), não podem ser consideradas como produtos de uma estratégia adaptativa a um ambiente em particular, mas podem representar adaptações ancestrais, selecionadas durante a irradiação e diversificação da família. Isso ocorre também com a folha hipoestomática, que segundo Parkhurst (1994) é uma característica comum a plantas de regiões úmidas, entretanto, em Bromeliaceae não está relacionada a aspectos ecológicos, sendo assim uma característica plesiomórfica.

Tabela 3 - Relação de espécies de Bromeliaceae de ocorrência em florestas ombrófilas e florestas de altitude da Mata Atlântica e respectivos hábitos

Referência	Espécie	Subfamília	Hábito
Aoyama e Sajo, 2003	<i>Aechmea andersonii</i> H. Luther & Leme	Bromelioideae	Epífita
	<i>Aechmea capixabae</i> L.B.Sm.	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Aechmea farinosa</i> (Regel) L.B.Sm.	Bromelioideae	Epífita
	<i>Aechmea fulgens</i> Brongn.	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
(continua)			

Referência	Espécie	Subfamília	Hábito
Aoyama e Sajo, 2003	<i>Aechmea glandulosa</i> Leme	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Aechmea racinae</i> L.B.Sm.	Bromelioideae	Epífita
	<i>Aechmea victoriana</i> L.B.Sm.	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Aechmea warasii</i> E. Pereira	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>albipetala</i> Leme & A.F.Costa	Bromelioideae	Epífita
	<i>Aechmea weilbachii</i> Didr.	Bromelioideae	Epífita
	<i>Aechmea weilbachii</i> fo. <i>viridisepala</i> E. Pereira & Leme	Bromelioideae	Epífita
	<i>Araeococcus montanus</i> Leme	Bromelioideae	Epífita
	<i>Araeococcus parviflorus</i> (Mart. ex Schult. & Schult f.) Lindm.	Bromelioideae	Epífita
	<i>Lymania alvimii</i> (L.B.Sm. & R.W.Read) R.W.Read	Bromelioideae	Epífita
	<i>Lymania azurea</i> Leme	Bromelioideae	Epífita
	<i>Lymania corallina</i> (Brongn. ex Beer) R.W.Read	Bromelioideae	Epífita
	<i>Lymania globosa</i> Leme	Bromelioideae	Epífita
	<i>Lymania smithii</i> R.W.Read	Bromelioideae	Epífita

	<i>Ronnbergia brasiliensis</i> E. Pereira & L.A.Penna	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Ronnbergia carvolhoi</i> Martinelli & Leme	Bromelioideae	Epífita
	<i>Ronnbergia neoregelioides</i> Leme	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
Belotto <i>et al.</i> , 2014	<i>Guzmania lingulata</i>	Tillandsioideae	Epífita
Faria <i>et al.</i> , 2021	<i>Vriesea billbergioides</i> E.Morren ex Mez	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea botafogensis</i> Mez	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Vriesea cacuminis</i> L.B.Sm.	Tillandsioideae	Rupícola
(continua)			

Referência	Espécie	Subfamília	Hábito
Faria <i>et al.</i> , 2021	<i>Vriesea eltoniana</i> E. Pereira & L.A.Penna	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea ensiformis</i> (Vell.) Beer	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea flava</i> A.F.Costa, H. Luther & Wand.	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea gradata</i> (Baker) Mez	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea guttata</i> Linden & André	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea hydrophora</i> Ule	Tillandsioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Vriesea incurvata</i> Gaudich.	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea jonesiana</i> Leme	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea pabstii</i> McWill. & L.B.Sm.	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea paratiensis</i> E.Pereira	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea philippocoburgii</i> Wawra	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea pseudoatra</i> Leme	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Vriesea psittacina</i> (Hook.) Lindl.	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea saundersii</i> (Carrière) E.Morren ex Mez	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Vriesea sucrei</i> L.B.Sm. & Read	Tillandsioideae	Terrestre/Epífita

	<i>Vriesea vagans</i> (L.B.Sm.) L.B.Sm.	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea zildae</i> R.Moura & A.F.Costa	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Vriesea sincorana</i> Mez	Tillandsioideae	Rupícola
Mantovani et al., 2012	<i>Quesnelia alvimii</i> Leme	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia arvensis</i> (Vell) Mez	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia augusto-coburgii</i> Wawra	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia clavata</i> Amorim & Leme	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia conquistensis</i> Leme	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia dubia</i> Leme	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
(continua)			

Referência	Espécie	Subfamília	Hábito
Mantovani et al., 2012	<i>Quesnelia edmundoi</i> L.B.Sm. var. <i>edmundoi</i>	Bromelioideae	Epífita
	<i>Quesnelia edmundoi</i> var. <i>rubrobracteata</i> E.Pereira	Bromelioideae	Epífita
	<i>Quesnelia humilis</i> Mez	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia imbricata</i> L.B.Sm.	Bromelioideae	Rupícola
	<i>Quesnelia indecora</i> Mez	Bromelioideae	Rupícola
	<i>Quesnelia kautskyi</i> C.M.Vieira	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia lateralis</i> Wawra	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia liboniana</i> (De Jongle) Mez	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia marmorata</i> (Lem.) R.W. Read	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia quesneliana</i> (Brongn.) L.B.Sm.	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia seideliana</i> L.B.Sm. & R.Reitz	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia strobilispica</i> Wawra	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia testudo</i> Lindm.	Bromelioideae	Terrestre/Epífita
	<i>Quesnelia tubifolia</i> Leme & L.Kollmann	Bromelioideae	Epífita

	<i>Quesnelia violacea</i> Wand. & S.L. Proença	Bromelioideae	Epífita
Marcondes et al., 2018	<i>Catopsis sessiliflora</i> (Ruiz & Pav.) Mez	Tillandsioideae	Epífita
	<i>Catopsis berteroniana</i> (Schult. & Schult.f.) Mez	Tillandsioideae	Epífita
Monteiro, 2021	<i>Fernseea itatiaiae</i> (Wawra) Baker	Bromelioideae	Rupícola
Pereira et al., 2011	<i>Billbergia euphemiae</i> E.Morren	Bromelioideae	Epífita
	<i>Bromelia antiacantha</i> Bertol.	Bromelioideae	Terrestre
	<i>Quesnelia strobilispica</i> Wawra	Bromelioideae	Terrestre
	<i>Wittrockia gigantea</i> (Baker) Leme	Bromelioideae	Epífita
(continua)			

Referência	Espécie	Subfamília	Hábito
Pontes et al., 2019	<i>Araeococcus lageniformis</i> R.A.Pontes & Versieux	Bromelioideae	Epífita
	<i>A. nigropurpureus</i> Leme & J.A.Siqueira	Bromelioideae	Terrestre/ Epífita
Proença e Sajo, 2007	<i>Aechmea coelestis</i> (K.Koch) E.Morren	Bromelioideae	Terrestre, Epífita e Rupícola
	<i>Aechmea cylindrata</i> Lindm.	Bromelioideae	Terrestre/ Epífita
	<i>Aechmea gracilis</i> Lindm.	Bromelioideae	Epífita
	<i>Aechmea ornata</i> Baker	Bromelioideae	Terrestre, Epífita e Rupícola
	<i>Aechmea pectinata</i> Baker	Bromelioideae	Terrestre/ Epífita
Versieux et al., 2010	<i>Alcantarea extensa</i> (L.B.Sm.) J.R.Grant	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Alcantarea farneyi</i> (Martinelli & A.F.Costa) J.R.Grant	Tillandsioideae	Terrestre
	<i>Alcantarea geniculata</i> (Wawra) J.R.Grant	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Alcantarea glaziouna</i> (Leme) J.R.Grant	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Alcantarea nigripetala</i> Leme & L.Kollmann	Tillandsioideae	Rupícola

	<i>Alcantarea robertokautskyi</i> Leme	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Alcantarea trepida</i> Versieux & Wand.	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Alcantarea turgida</i> Versiux & Wand.	Tillandsioideae	Rupícola
	<i>Vriesea minarum</i> L.B.Sm.	Tillandsioideae	Terrestre
Voltolini e Santos, 2011	<i>Aechmea lindenii</i> (E. Morren) Baker var. <i>lindenii</i>	Bromelioideae	Terrestre/ Epífita/ Rupícola

Fonte: Elaboração própria

3.2.3 Mata Atlântica: inselbergs

As condições ambientais em inselbergs são consideradas extremas para o estabelecimento de plantas, sendo conhecidas por “ilhas xéricas”, devido ao alto índice de insolação, causando uma alta temperatura superficial e alta declividade (o que impede ou limita a formação de solo, retenção de nutrientes e água), tornando a disponibilidade de água limitada. Todos esses fatores somados tornam os inselbergs ambientes extremos, provendo habitat somente a espécies altamente especializadas e distintas da vegetação de seu entorno (Porembski e Barthlott, 2000).

3.2.3.1 Adaptações da epiderme

A espécie aqui analisada, *Alcantarea duarteana* (L.B.Sm.) J.R. Grant e *A. farneyi* (Martinelli & A. F. Costa) J. R. Grant, ocorrem em inselberg, segundo estudo de Versieux *et al* (2010), e possuem características xeromórficas, como espessamento anticlinal das células da epiderme tornando-as sinuosas e resistentes às mudanças de turgor do tecido.

Há presença de cutícula espessa e cera epicuticular, principalmente em bromélias que formam tanque, como as espécies aqui tratadas, muito provavelmente relacionada a captação e retenção de água pelas folhas, o que mantém a capacidade de trocas gasosas e proteção dos complexos de estômatos, respectivamente (Versieux *et al.*, 2010).

Os tricomas são observados em ambas as faces da folha em ambas as espécies, que por pertencerem a um ambiente aberto e com alto índice de radiação, indicam que essa estrutura pode estar relacionada com evitação de perda de água, refração da luminosidade, absorção de água e minerais, entre outras funções já

citadas (Benzing *et al.*, 1976). Em espécies em que não há a formação de tanque ou uma redução de tal estrutura o arranjo adensado das escamas pode estar desempenhando um papel compensatório, como nas espécies *A. duarteana* e *A. farneyi* que possuem tanque de capacidade limitada mas ocupam locais de altitude em que a formação de neblina e orvalho é comum, sendo sua principal fonte de água e minerais.

Em todas as espécies do estudo, os estômatos se encontram ao mesmo nível das células da epiderme, o que não representa o padrão de atributos de plantas de ambientes xéricos, que têm seus estômatos localizados dentro de criptas ou nas regiões intercostais da epiderme (Fahn e Cutler, 1992). Sua distribuição está limitada à face abaxial, uma característica considerada de táxons méxicos, sendo que comumente em táxons xéricos as folhas são anfiestomáticas (Fahn e Cutler, 1992). Scatena e Segecín (2005) argumentam que essa característica pode não ter sido necessariamente uma característica selecionada por pressões ambientais e sim uma herança filogenética do táxon. Outros autores como Nobel (1999) defendem o fato dessa característica ser mantida em bromélias xéricas por desempenharem função de minimização de perda de água por correntes de ar de convecção.

3.2.3.2 Adaptações do mesófilo

Em ambas as espécies foi observada a presença de corpos silicosos, cujas funções são evitar a herbivoria e a refração da luz (Krauss, 1949), além de estarem comumente presentes entre as Poales, sendo assim também uma característica de importância filogenética (Gilmartin e Brown, 1987). A hipoderme em algumas espécies possui cerca de 2 a 5 camadas lignificadas com células com espessamento de parede, o que representa uma adaptação para evitar a evapotranspiração e proteger o tecido de armazenamento de água. As células que compõem a hipoderme possuem paredes flexíveis que podem tolerar a grande variação de volume de água, causada por situações de déficit e excedente hídrico (Versieux *et al.*, 2010). A hipoderme aquífera em *Vriesea* é mais espessa, composta por mais camadas de células, padrão encontrado no gênero (Arruda e Costa, 2003).

Os canais de aeração estão presentes em todas as espécies do gênero *Alcantarea*, com forma mais estreita e alongada, preenchidos com parênquima

esponjoso de células estreladas, enquanto em *Vriesea*, os canais são mais largos com preenchimento difuso de células do parênquima (Versieux *et al.*, 2010).

3.2.4 Mata Atlântica e Pampa: afloramentos rochosos

O Pampa, ou Campos Sulinos, é um bioma que se distribui majoritariamente pelo estado do Rio Grande do Sul e nos estados de Santa Catarina e Paraná, com altitudes variando de 700 a 1.300 metros aproximadamente (Coutinho, 2016). O clima na região é subtropical úmido, com verões quentes, sem estação seca pronunciada. A precipitação anual varia de 1.300 mm em direção ao interior e 2.000 mm na borda leste do Planalto, sendo as chuvas bem distribuídas ao longo do ano. As paisagens do Pampa são caracterizadas pelos vastos campos recobertos por uma grande diversidade de gramíneas (cerca de 450 espécies), além de outras espécies arbustivas e de hábitos epifíticos (Soriano *et al.*, 1992; Coutinho, 2016).

Assim como os outros biomas do Brasil, o Pampa é composto por inúmeras paisagens: campos secos, campos úmidos, banhado, formações savanoides (butiazais, espinilho e matorrais), floresta ciliar, floresta estacional e floresta de restinga (Overbeck; Podgasiki; Muller, 2015). A paisagem abordada neste trabalho trata de um recorte pertencente aos afloramentos rochosos, que são encontrados em regiões bem drenadas, em que as rochas parcialmente expostas fornecem um microambiente específico dentro do fitodomínio do Pampa (Overbeck; Podgasiki; Muller, 2015). As espécies que habitam tal ambiente lidam com desafios: alta mobilidade dos sedimentos do solo, ocasionada pelas águas das chuvas e ventos; alta susceptibilidade erosiva e, conseqüentemente, a instabilidade do sistema hídrico; déficit hídrico pela baixa capacidade de retenção de água do solo; excesso de radiação solar e calor; chuvas concentradas em períodos curtos, intercalados com períodos de estiagem (Overbeck; Podgasiki; Muller, 2015; Viana, 2018).

3.2.4.1 Adaptações da epiderme

As espécies aqui abordadas estão listadas na Tabela 4. A epiderme de bromélias do gênero *Dyckia* possui superfície sinuosa e presença de escamas, padrão visto em todas as plantas da família *Bromeliaceae*. Entretanto, segundo Troleis *et al.* (2023), nesse gênero existem características diferenciais, como estômatos localizados acima do nível da epiderme, que em *Pitcairnioideae* define que esta

espécie está no grupo xérico da subfamília (Santos-Silva *et al.*, 2013). Os tricomas peltados estão distribuídos em ambas as faces, sendo que na face abaxial essas estruturas se localizam em regiões intercostais, juntos aos estômatos e alinhados, mas sem função absortiva como em outros táxons, por se tratarem de espécies terrestres sem formação de tanque. Dessa forma, sua função aqui está relacionada à refração da luz, que permite a diminuição da transpiração e entre outras já citadas neste trabalho.

3.2.4.2 Adaptações do mesofilo

A hipoderme mecânica é presente em ambas as faces e também possui características distintivas do gênero *Dyckia*, sendo composta por células com diferentes padrões de deposição de lignina e pectina na parede celular, o que auxilia na condução de água para o mesofilo da folha (Troleis *et al.*, 2023). O tecido de reserva de água se localiza logo abaixo da hipoderme mecânica, nas faces adaxial e abaxial, composto por células parenquimáticas que podem ou não ser providas de cloroplastos, ocupando aproximadamente $\frac{2}{3}$ do mesofilo. O tecido esclerenquimático no gênero *Dyckia* (hipoderme com espessamento secundário) está presente nas faces abaxial e adaxial.

Em síntese, pode-se inferir que as características anatômicas observadas no gênero *Dyckia*, particularmente as espécies analisadas aqui, pouco diferem de bromélias que habitam os outros ambientes, possuindo todas as principais características xéricas da família e de Pitcairnioideae, favorecendo-as inclusive em seu estabelecimento em campos rochosos. Algumas observações que se destacam são a não formação de tanque e o hábito terrestre, que explicam a ausência de compartimentalização da folha e tricomas sem função absortiva, respectivamente (Sousa e Neves, 1996; Troleis *et al.*, 2023). Destacam-se também os padrões de deposição diferenciais de pectina e lignina na parede celular das células da hipoderme mecânica, que permitem um tecido mais hidrofílico, ou seja, mais permeável. Assim, diversifica-se a captação de recursos hídricos pela planta, favorecendo a hidratação durante um período de estiagem, por exemplo, em que não há disponibilidade de água no solo. Outra adaptação às condições xerofíticas dos afloramentos rochosos é a hipoderme mecânica com espessamento secundário,

que é considerada como uma estratégia de adaptação à baixa umidade e alta irradiação solar (Pyykkö, 1966; Santos-Silva *et al.*, 2013).

Tabela 4 - Relação de espécies de Bromeliaceae de ocorrência em afloramentos rochosos da Mata Atlântica e Pampas e respectivos hábitos

Referência	Espécie	Subfamília	Hábito	Domínio Fitogeográfico
Troleis <i>et al.</i> , 2023	<i>Dyckia agudensis</i> Irgangc & Sobral	Pitcairnioideae	Terrestre	Mata Atlântica
	<i>Dyckia alba</i> S.Winkl.	Pitcairnioideae	Terrestre	Pampa
	<i>Dyckia delicata</i> Larocca & Sobral	Pitcairnioideae	Terrestre	Mata Atlântica
	<i>Dyckia domfelicianensis</i> Strehl	Pitcairnioideae	Terrestre	Pampa
Referência	Espécie	Subfamília	Hábito	Domínio Fitogeográfico
Troleis <i>et al.</i> , 2023	<i>Dyckia hebdingii</i> L.B.Smith	Pitcairnioideae	Terrestre	Pampa
	<i>Dyckia maritima</i> Baker	Pitcairnioideae	Terrestre	Mata Atlântica
	<i>Dyckia myriostachya</i> Baker	Pitcairnioideae	Terrestre	Mata Atlântica
	<i>Dyckia nigrospinulata</i> Strehl	Pitcairnioideae	Terrestre	Mata Atlântica
	<i>Dyckia retroflexa</i> S.Winkl.	Pitcairnioideae	Terrestre	Mata Atlântica
	<i>Dyckia rigida</i> Strehl	Pitcairnioideae	Terrestre	Mata Atlântica
	<i>Dyckia selloa</i> (K.Koch) Baker	Pitcairnioideae	Terrestre	Pampa
	<i>Dyckia tomentosa</i> Mez	Pitcairnioideae	Terrestre	Pampa

Fonte: Elaboração própria

3.2.5 Caatinga

A Caatinga é um domínio fitogeográfico exclusivo do Brasil, localizado na região Nordeste. Seu nome tem origem indígena e significa “vegetação branca”, devido a seu aspecto acinzentado durante o período seco, em que os troncos e ramos estão completamente visíveis nas plantas decíduas (Brasil, 2012). Segundo Velloso, Sampaio e Pareyn (2002), esse bioma é caracterizado pelo clima quente e semiárido, com chuvas escassas (menos de 1.000 mm anuais de chuva) e períodos longos de estiagem, influenciando fortemente a fenologia da vegetação, que desenvolve estratégias de conservação da água. Estas estratégias incluem tecidos especializados para o armazenamento de água, abscisão foliar (caducifólias) e abertura estomática durante o período noturno (em plantas com metabolismo CAM), entre outras. A região abrangida por esse ambiente enfrenta desafios como a evapotranspiração, que excede a precipitação (Silva *et al.*, 2017), e ação antrópica que leva à degradação do bioma, aumentando a vulnerabilidade à desertificação (Tabarelli e Vicente, 2003).

Assim como outros biomas, a Caatinga é heterogênea e apresenta uma diversidade de fitofisionomias, entre elas a caatinga arbórea, caatinga arbustiva, mata seca e carrasco (IBGE, 2024).

3.2.5.1 Adaptações da epiderme

Neste ambiente, serão abordadas as espécies *Neoregellia bahiana* (Ule) L.B.Sm. (Silva; Versieux; Oriani, 2018) e *Neoregelia mucugensis* Leme (Pereira *et al.*, 2013). Apesar de pertencerem ao mesmo gênero, foi possível observar algumas variações anatômicas na epiderme, como a espessura da cutícula, que em *Neoregelia bahiana* (Ule) L.B.Sm (Silva; Versieux; Oriani, 2018) é maior do que a observada em *N. mucugensis* (Pereira *et al.*, 2013), sendo nesta uma camada delgada. As células da epiderme, de acordo com o encontrado na família Bromeliaceae, possuem espessamento anticlinal das paredes celulares em formato de “U”, com inclusões de corpos silicosos (Tomlinson, 1969).

Os estômatos dessas espécies são arranjados em fileiras na face abaxial, levemente abaixo do nível das demais células de epiderme, sendo em *N. bahiana*

inserido em sulcos (Silva; Versieux; Oriani, 2018). Em *N. bahiana* e *N. mucugensis*, as escamas são encontradas em ambas as faces juntamente com os estômatos nas fileiras longitudinais, adensados em zonas intercostais e com as células do disco sobrepondo os estômatos (Pereira *et al.*, 2013; Silva; Versieux; Oriani, 2018).

3.2.5.2 Adaptações do mesofilo

Ambas as espécies aqui analisadas possuem hipoderme diferenciada em tecido esclerificado e tecido de armazenamento de água. Entretanto, enquanto em *N. bahiana* esses tecidos estão presentes nas duas faces da folha (Silva; Versieux; Oriani, 2018), em *N. mucugensis* a hipoderme aquífera é encontrada na face adaxial e a hipoderme mecânica na face abaxial (Pereira *et al.*, 2013). A hipoderme mecânica em *N. bahiana* apresenta deposição de lignina em duas ou mais camadas na face adaxial e uma a duas camadas na face abaxial (Silva; Versieux; Oriani, 2018). Em *N. mucugensis* a hipoderme mecânica possui paredes espessadas, sem informação do número de camadas de células (Pereira *et al.*, 2013). Quanto à hipoderme aquífera, é presente em ambas as faces em *N. bahiana*, com 4 a 6 camadas na face adaxial e 2 a 3 camadas na face abaxial e em *N. mucugensis* está localizada na face adaxial, mas sem informação acerca da quantidade de camadas (Pereira *et al.*, 2013; Silva; Versieux; Oriani, 2018).

Canais aeríferos estão presentes em ambas as espécies, localizados abaixo da hipoderme aquífera da face adaxial, interrompendo o tecido clorenquimático, e conectados com câmaras subestomáticas. Tais canais são compostos por células braciiformes e alternados com feixes vasculares (Pereira *et al.*, 2013; Silva; Versieux; Oriani, 2018).

Considerando as duas espécies deste mesmo ambiente, é possível pontuar algumas importantes adaptações às condições áridas.

A formação de tanque facilita a acumulação de água e nutrientes (Benzing e Burt, 1970; Martin, 1994). Sulcos na epiderme funcionam como canais de drenagem, permitindo que a água seja armazenada no tanque, ou também podem atuar como uma forma de reduzir a exposição dos estômatos (que se localizam nessas depressões da epiderme junto dos tricomas) ao ambiente externo, evitando a evaporação e, possivelmente, ao assimilando água atmosférica, por conta das propriedade absorvente das escamas (Silva; Versieux; Oriani, 2018).

O espessamento lignificado nas paredes das células em ambas epiderme e mesofilo forma um revestimento que protege o tecido da dissecação, mantendo a integridade física da folha durante o processo de murchamento (Scatena e Segecin, 2005). Por fim, a presença de tecido de armazenamento de água garante a reserva hídrica durante os longos períodos de estiagem, enquanto protege o aparato fotossintético da alta irradiação solar, devido a suas propriedades refrativas (Smith e Downs, 1974; Brighigna; Cecchi Fiordi; Palandri, 1984), uma característica indispensável em ambientes áridos.

3.2.6 *Pantanal*

O Pantanal é um dos biomas mais específicos do Brasil, cujas enormes planícies abrangem o Centro-Oeste do país e até países como Bolívia e Paraguai (Coutinho, 2016). A região pantaneira é denominada uma bacia sedimentar (depressão), em que a altitude varia de 100 a 200 m acima do nível do mar, criando extensas planícies alagadas devido à lenta drenagem das águas. Tal geografia torna o Pantanal a maior planície inundável do mundo, ocupando cerca de 150.000 km² de extensão e configura uma paisagem denominada mutante por Ab'Saber (1988), em referência aos rios nômades. O clima nessa região é classificado como tropical estacional, caracterizado por chuvas na primavera e verão e estiagem no outono-inverno, com índices de precipitação de 1.000-1.500 mm anuais, com 4 meses secos e temperaturas elevadas no verão, atingindo cerca de 40°C (Cunha e Junk, 2001).

Apesar da uniformidade climática do Pantanal, a vegetação é heterogênea e influenciada por quatro biomas: Cerrado, Floresta Amazônica, Floresta Atlântica e Chaco (Costa; Cunha; Costa, 2010). São dessas intersecções que se originam as fitofisionomias do Pantanal, composta por campos de murundus, paratudais, cambarazal, florestas semidecíduais e formações savânicas, que oferecem uma multiplicidade de fatores abióticos e bióticos com múltiplas condições ecológicas reunidos num mesmo espaço geográfico. O recorte fitofisionômico a ser analisado aqui, compreende afloramentos rochosos em meio a floresta semidecídua dentro do bioma Pantanal, que fornece condições ambientais específicas.

3.2.6.1 Adaptações da epiderme

As espécies aqui abordadas, *Tillandsia bonita* Versieux & Martinelli e *Dyckia excelsa* Leme, apresentam características da epiderme comuns à família Bromeliaceae, com células de paredes espessadas e sinuosas, com inclusões de corpos silicosos, sendo a epiderme lignificada apenas em *Dyckia* (Paggi *et al.*, 2015). Em ambas espécies, a superfície abaxial da epiderme forma regiões intercostais e costais. Em *Tillandsia*, as escamas são localizadas em ambas as faces da folha, agrupadas em fileiras longitudinais e adensadas (Versieux, Vasconcellos e Martinelli, 2013). Em *Dyckia*, as escamas ocorrem apenas na face adaxial, restritas às regiões intercostais da epiderme, juntamente com os estômatos, dispostos de forma adensada (Paggi *et al.*, 2015). Os estômatos estão restritos à face abaxial, no mesmo nível das demais células da epiderme em ambas as espécies, localizados em sulcos e sobrepostos por escamas em *Dyckia excelsa* (Paggi *et al.*, 2015).

3.2.6.2 Adaptações do mesofilo

As características do mesofilo incluem hipoderme diferenciada em mecânica e aquífera em *Dyckia excelsa* e ausência de tecido mecânico em *Tillandsia bonita*, sendo essa característica comum ao gênero *Tillandsia* (Tomlinson, 1969; Loeschen *et al.*, 1993; Scatena e Segecin, 2005). A hipoderme aquífera é composta por células parenquimáticas de paredes delgadas e volumosas, ocupando $\frac{1}{3}$ do mesofilo superior e inferior em *Tillandsia* (Versieux, Vasconcellos e Martinelli, 2013), enquanto em *Dyckia* ocupa $\frac{3}{4}$ do mesofilo superior (Paggi *et al.*, 2015). A hipoderme mecânica é composta por células fortemente espessadas e lignificadas, arranjadas em 2 a 3 camadas em *Dyckia* (Paggi *et al.*, 2015). O mesofilo desta última também inclui canais aeríferos intercalados com feixes vasculares no clorênquima localizado na face abaxial e que se conectam com as câmaras subestomatais (Paggi *et al.*, 2015).

Em resumo, podemos classificar características comuns a ambas espécies como xéricas e essenciais para a invasão de ambientes condições áridas e quentes: células da epiderme com paredes espessadas; estômatos em sulcos; hipoderme diferenciada em camada mecânica (exceto *Tillandsia bonita*) e aquífera com várias camadas, composta por células de paredes delgadas e providas de cloroplasto (Givnish *et al.*, 2007, 2014; Santos-Silva *et al.*, 2013). As células da hipoderme, alongadas com presença de cloroplastos, são uma adaptação para tornar o

processo fotossintético mais eficiente e a alta densidade de tricomas (exceto *Dyckia excelso*), assim como lâminas foliares espessas (com muitas camadas de tecido de reserva de água), são compatíveis com o tanque subdesenvolvido ou ausente e metabolismo CAM (Griffiths e Smith, 1983; Santos-Silva *et al.*, 2013; Givnish *et al.*, 2014). Essas características anatômicas foliares são compatíveis com a adaptação às condições ambientais fornecidas pelos afloramentos rochosos do Pantanal, lugar em que há períodos de estiagem e altas temperaturas (Pennington; Prado; Pendry, 2000).

4 CONCLUSÃO

O presente trabalho teve como principal objetivo investigar a adaptação morfológica das folhas de bromélias presentes nos diferentes domínios fitogeográficos brasileiros, avaliando as variações morfoanatômicas específicas resultantes da adaptação às distintas condições ambientais, por meio de um levantamento bibliográfico. Assim, a análise permitiu chegar a uma conclusão, sintetizada em três pontos principais, acerca da relação entre a variação morfológica e o ambiente de ocorrência.

O primeiro ponto diz respeito às características morfoanatômicas presentes nas folhas das espécies analisadas, que são resultado de sua herança filogenética, representando adaptações ancestrais selecionadas durante a irradiação adaptativa e consequente diversificação do grupo. Exemplos incluem folhas hipoestomáticas, a posição do estômato em relação às demais células epidérmicas, as inclusões de corpos silicosos e a superfície epidérmica sinuosa, características constantes na família e que não sofrem influência ambiental significativa. Ademais, é importante destacar que características de valor taxonômico ocorrem em gêneros/espécies filogeneticamente próximos, enquanto que similaridades entre espécies distantes podem ser explicadas pela convergência adaptativa, na qual há pressões seletivas parecidas.

O segundo ponto é que as espécies que pertencentes a diferentes grupos, cada qual com histórias filogenéticas e biogeográficas distintas, apresentavam diversas estratégias para solucionar o mesmo desafio ambiental. Por exemplo, escassez de recurso hídrico, gerando uma diversificação nas adaptações presentes na família. Além disso, há características mais plásticas e, portanto, suscetíveis à

adaptação ambiental, como o número de camadas de tecido aquífero, estômatos em sulcos ou não, deposição de cera epicuticular, compartimentalização da folha, entre outros.

O terceiro ponto destaca que a família Bromeliaceae distingue-se por inovações-chave como escamas peltadas absortivas, formação de tanque, tecido de armazenamento de água e outras características morfoanatômicas que conferam alta resistência a ambientes xéricos, muitos dos quais possuem sazonalidade de precipitação.

Em suma, este estudo contribui para a compreensão das estratégias adaptativas foliares das bromélias, ressaltando a importância da anatomia foliar na resiliência dessas plantas em ambientes desafiadores.

REFERÊNCIAS

AB'SABER, A. N. O Pantanal Mato-Grossense e a teoria dos refúgios. **Revista brasileira de geografia**, v. 50, n. esp., p. 9-57, 1988.

ALMEIDA, E. D. S.; SIQUEIRA, J. A. J.; LEME, E. M. *Cryptanthus euglossinii* (Bromeliaceae: Bromelioideae), a new species from Chapada Diamantina, Bahia. **Rodriguésia**, v. 73, p. e02092020, jan. 2022. Disponível em: <http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S2175-78602022000100241&lng=en>. Acesso em: 5 mar. 2023.

ANTONELLI, A.; SANMARTÍN, I. Why are there so many plant species in the Neotropics? **Taxon**, v. 60, n. 2, p. 403-414, abr. 2011. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/tax.602010>>. Acesso em: 17 fev. 2024.

AOYAMA, E. M.; SAJO, M. G. Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, n. 4, p. 461-473, 1 dez. 2003. Disponível em: <<https://www.scielo.br/j/rbb/a/9fzWZthCTPBSN5h4tXVDzgg/?lang=pt&format=html>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

APG. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, n. 181, p. 1-20, 2016.

ARRUDA, R. C. O.; COSTA, A. F. Foliar anatomy of five *Vriesea* sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) species. **Selbyana**, v. 24, n. 2, p. 180-189, 2003. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/41760131>>. Acesso em: 12 dez. 2023.

BELOTTO, E. M. et al. Caracterização anatômica, histoquímica e de classes de metabólitos secundários de folhas de *Guzmania lingulata* (L.) Mez. **Revista Brasileira de Plantas Medicinais**, v. 16, n. 1, p. 127-134, mar. 2014. Disponível em: <<https://www.scielo.br/j/rbpm/a/MTFvXfCw8crRN6DV9ZXy8bg/?lang=pt>>. Acesso em: 28 jun. 2023.

BENZING, D. H. **Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation**. Nova Iorque: Cambridge University Press, 2000.

BENZING, D. H.; BURT, K. M. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 97, n. 5, p. 269, set. 1970. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/2483646>>. Acesso em 10 fev. 2024.

BENZING, D. H.; SEEMANN, J.; RENFROW, A. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. **American Journal of Botany**, v. 65, n. 3, p. 359-365, mar. 1978. Disponível em: <<https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/j.1537-2197.1978.tb06079.x>>. Acesso em: 20 mai. 2023.

BENZING, D. H. et al. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. **American Journal of Botany**, v. 63, n. 7, p. 1009-1014, ago. 1976. Disponível em:

<<https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1002/j.1537-2197.1976.tb13183.x>>.
Acesso em: 20 mai. 2023.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Caatinga**. 2012. Disponível em:
<<http://www.mma.gov.br/component/k2/itemlist/category/55-caatinga?start=15>>.
Acesso em: 15 mar. 2024.

BRIGHIGNA, L.; CECCHI FIORDI, A.; PALANDRI M. R. Structural characteristics of the mesophyll in some *Tillandsia* species. **Phytomorphology**, v. 34, p. 191-200, 18 out. 1984. Disponível em: <<https://repositorio.ipicyt.edu.mx///handle/11627/4676>> .
Acesso em: 24 jan. 2024.

CARVALHO, B. M.; FORZZA, R. C. *Pitcairnia mineira* (Bromeliaceae): A new rheophytic species from the Espinhaço Range, Brazil. **Acta Botanica Brasílica**, v. 36, e2021abb0377, 1 jan. 2022. Disponível em:
<<https://www.scielo.br/j/abb/a/BZHLkDZyF6vKLHySD3XNLcG/?lang=en>. Acesso em: 5 mar. 2023.

COSTA, C. P.; CUNHA, C. N.; COSTA, S. C. Caracterização da flora e estrutura do estrato arbustivo-arbóreo de um Cerrado no Pantanal de Poconé, MT. **Biota Neotropica**, v. 10, n. 3, p. 61-73, set. 2010. Disponível em:
<https://www.scielo.br/j/bn/a/mPF6YXhFzbf8mn9Js6W8wF/?lang=pt>> . Acesso em: 15 mar. 2024.

COUTINHO, L. M. **Biomass brasileiros**. São Paulo: Oficina De Textos, 2016.

CUNHA, C. N.; JUNK, W. J. Distribution of woody plant communities along the flood gradient in the Pantanal of Poconé, Mato Grosso, Brazil. **International Journal of Ecology and Environmental Sciences**, v. 27, n. 2, p. 63-70, 2001. Disponível em:
<https://pure.mpg.de/pubman/faces/ViewItemOverviewPage.jsp?itemId=item_1507809> . Acesso em: 15 mar. 2024.

DERWIDUEÉ, F. S.; GONZALEZ, A. M. Anatomía foliar en Bromeliaceae del Nordeste argentino y Paraguay. **Bonplandia**, v. 19, n. 2, p. 153-173, 1 dez. 2010. Disponível em:
<https://www.jstor.org/stable/41941370?casa_token=vJeXYIPnG4MAAAAA%3AkNoAH2bVs4LmquhnZMPDKFj-ONPEFQw7X3eAziXTaV6D-Wg2fAz7yl4a57x_O-UKhMxY_T-U1xcFbJsfCx8LIE0hH9L9zs8wlj-GHXRmVZfbHfhT-ZbxJQ> . Acesso em: 10 jan. 2024.

EVERT, R. F. **Anatomia das plantas de Esau: meristemas, células e tecidos do corpo da planta: sua estrutura, função e desenvolvimento**. São Paulo: Blucher, 2013.

FAHN, A.; CUTLER, D. F. **Xerophytes**. Berlin: G. Borntraeger, 1992.

FARIA, C. G. et al. Leaf anatomy of *Vriesea* (Tillandsioideae - Bromeliaceae). **Brittonia**, v. 73, n. 1, p. 27-52, 7 jan. 2021. Disponível:
<<https://doi.org/10.1007/s12228-020-09645-6>> . Acesso em: 5 mar. 2023.

FREITAS, C. A.; SCARANO, F. R.; BIESBOER, D. D. Morphological variation in two facultative epiphytic bromeliads growing on the floor of a swamp forest. **Biotropica**, v. 35, n. 4, p. 546, 2003. Disponível em:

<[https://bioone.org/journals/biotropica/volume-35/issue-4/03028/Morphological-Variation-in-Two-Facultative-Epiphytic-Bromeliads-Growing-on-the/10.1646/03028.full](https://bioone.org/journals/biotropica/volume-35/issue-4/03028/Morphological-Variation-in-Two-Facultative-Epiphytic-Bromeliads-Growing-on-the-floor-of-a-swamp-forest/10.1646/03028.full)>.

Acesso em: 5 mar. 2023.

FRESCHI, L. et al. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 7, p. 526-533, maio 2010. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0176161709004556?casa_token=eBvYNp7tA5cAAAAA:Ft83S20cErOA-tZUYN8ahJP3rIBg5_EEqdImWyEgYjrkBcSxr8eMufEnHzP20Bd45vRO_LvGlrN>. Acesso em: 10 mar. 2024.

GILMARTIN, A. J.; BROWN, G. K. Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. **Systematic Botany**, v. 12, n. 4, p. 493, out. 1987. Disponível em:

<https://www.jstor.org/stable/2418884?casa_token=SVVM9FXd0soAAAAA%3AEX-NRC3WZIfI9JtguQv-vzXXxW7PIH5ZvMhjzFFyNc2Tb4W915bxoa-cjyhCEXIC6FwTYM M2r2k5EfJggCNo34nZ1rNqKJP59IIPt74oodXGT5yWTxzIUA>. Acesso em: 5 jan. 2024.

GIVNISH, T. J. et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. **Aliso**, v. 23, n. 1, p. 3-26, 2007.

Disponível em <<https://scholarship.claremont.edu/aliso/vol23/iss1/4/>>. Acesso em: 10 ago. 2023.

GIVNISH, T. J. et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. **American Journal of Botany**, v. 98, n. 5, p. 872-895, maio 2011. Disponível em:

<<https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.3732/ajb.1000059>>. Acesso em: 10 ago. 2023.

GIVNISH, T. J. et al. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 71, p. 55-78, fev. 2014. Disponível em:

<https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1055790313003965?casa_token=FMIUAkuK2hkAAAAA:LQMDuiWRXZTOuthLAluiYXk5Bod5Ipt0rLw_zriK_-PY-PNyoQGm5DCMKtKR9ve3IT3KC9jTa0Qp>. Acesso em: 5 jun. 2023.

GOUDA E. J., BUTCHER, D., DIJKGRAAF, L., D. **Encyclopaedia of Bromeliads**, Version 5. Jardim Botânico da Universidade de Utrecht. Disponível em:

<<http://bromeliad.nl/encyclopedia>>. Acesso em: 10 de abr. de 2023.

GRIFFITHS, H.; SMITH, J. A. C. Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM. **Oecologia**, v. 60, n. 2, p. 176-184, nov. 1983. Disponível em:

<<https://link.springer.com/article/10.1007/BF00379519>>. Acesso em: 11 ago. 2023.

GUARÇONI, E. A. E.; AZEVEDO, A. A.; COSTA, A. F. *Dyckia sulcata* (Bromeliaceae), a new species from Minas Gerais, Brazil, with notes on leaf anatomy. **Phytotaxa**, v. 188, n. 3, p. 169, 12 dez. 2014. Disponível em: <<https://biotaxa.org/Phytotaxa/article/view/phytotaxa.188.3.6>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

HORRES, R. et al. Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae) - evidence from molecular and anatomical studies. **Aliso**, v. 23, n. 1, p. 27-43, 1 jan. 2007. Disponível em: <<https://scholarship.claremont.edu/aliso/vol23/iss1/5/>>. Acesso em: 11 ago. 2023.

IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística. **Portal de mapas do IBGE**. Rio de Janeiro, RJ. Disponível em: <<http://mapas.ibge.gov.br/biomas2/viewer.htm>>. Acesso em: 10 mar. 2024.

JABAILY, R. S.; SYTSMA, K. J. Historical biogeography and life-history evolution of Andean *Puya* (Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 171, n. 1, p. 201-224, 13 nov. 2012. Disponível em: <[Historical biogeography and life-history evolution of Andean Puya \(Bromeliaceae\) | Botanical Journal of the Linnean Society | Oxford Academic \(oup.com\)](https://academic.oup.com/bjls/advance-article/doi/10.1093/bjls/171.1.201/297095)>. Acesso em: 12 ago. 2023.

KOWALSKI, V. K.; TARDIVO, R. C. O grupo *Vriesea platynema* Gaudich. (Bromeliaceae: Tillandsioideae) no estado do Paraná, Brasil. **Rodriguésia**, v. 66, n. 2, p. 465-475, jun. 2015. Disponível em: <<https://www.scielo.br/rj/rod/a/Qn7qz7nhvCmVrCQwj7xQvtB/?lang=pt#>>. Acesso em: 10 fev. 2024.

KRAUSS, B. H. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. (Continued) II. **The leaf Botanical Gazette**, v. 110, n. 3, p. 333-404, mar. 1949. Disponível em: <[Anatomy of the Vegetative Organs of the Pineapple. Ananascomosus \(L.\) Merr. \(Continued\) II. The Leaf | Botanical Gazette: Vol 110, No 3 \(uchicago.edu\)](https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/297095)>. Acesso em: 23 set. 2023.

LAGOS, A. R.; MULLER, B. L. A. Hotspot brasileiro - Mata Atlântica, **Saúde & Ambiente em Revista**, Duque de Caxias, v. 2, n. 2, p. 35-45, jul. 2007.

LOESCHEN, V. S. et al. Leaf anatomy and CO₂ recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 154, n. 1, p. 100-106, mar. 1993. Disponível em: <<https://www.journals.uchicago.edu/doi/abs/10.1086/297095>>. Acesso em: 10 mar. 2024.

MALES, J.; GRIFFITHS, H. Functional types in the Bromeliaceae: relationships with drought-resistance traits and bioclimatic distributions. **Functional Ecology**, v. 31, n. 10, p. 1868-1880, 10 jul. 2017. Disponível em: <[Functional types in the Bromeliaceae: relationships with drought-resistance traits and bioclimatic distributions - Males - 2017 - Functional Ecology - Wiley Online Library](https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-3113.12555)>. Acesso em 10 jan. 2024.

MANTOVANI, A. et al. Leaf anatomy of *Quesnelia* (Bromeliaceae): implications for the systematics of core bromelioids. **Plant Systematics and Evolution**, v. 298, n. 4, p. 787-800, 4 fev. 2012. Disponível em: <https://doi.org/10.1007/s00606-012-0590-z>. Acesso em: 5 mar. 2023.

MANTOVANI, W. A degradação dos biomas brasileiros. In: RIBEIRO, W. C. (ed.). **Patrimônio ambiental brasileiro**. São Paulo: Editora Universidade de São Paulo, 2003. pp. 367-439.

MARCONDES, J. P. B. A. C. et al. O gênero *Catopsis* (Bromeliaceae: Tillandsioideae) no estado do Paraná: aspectos taxonômicos e anatômicos. **Rodriguésia**, v. 69, n. 2, p. 649-662, jun. 2018. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rod/a/L3MDSZgkq7Fm5vDZq3t5zRS/?lang=pt>. Acesso em: 5 mar. 2023.

MARTIN, C. T. Physiological ecology of the Bromeliaceae. **The Botanical Review**, v. 60, n. 1, p. 1-82, 1 jan. 1994. Disponível em: <https://link.springer.com/article/10.1007/BF02856593>. Acesso em: 22 jan. 2024.

MARTINELLI, G. et al. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: Lista de espécies, distribuição e conservação. **Rodriguésia**, v. 59, p. 209–258, 2008. Disponível em: <https://www.scielo.br/j/rod/a/n5M7TJxfybpLHZ6RFqBMddb/?lang=pt>. Acesso em: 5 mar. 2023.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**. Caldwell: Blackburn Press, 2008.

MITTERMEIER, R. A. **Hotspots revisited : Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions**. Mexico City: Cemex, 2004.

MONTEIRO, R. F. Taxonomy of *Fernseea*: a brazilian endemic and endangered genus of Bromeliaceae. **Brittonia**, v. 73, n. 1, p. 53-61, 17 nov. 2021. Disponível em: <https://link.springer.com/10.1007/s12228-020-09640-x>. Acesso em: 5 mar. 2023.

NOBEL, P. S. **Physicochemical & environmental plant physiology**. San Diego: Academic Press, 1999. Disponível em: https://books.google.com.br/books?hl=pt-BR&lr=&id=yW_pptyiMHoC&oi=fnd&pg=PR11&dq=nobel+1999+plant&ots=UCdZ0Di5ru&sig=qsE6uxPVyHW5TgbPGlw3abmHbPw#v=onepage&q=nobel%201999%20plant&f=false. Acesso em: 2 fev. de 2024.

OVERBECK, G. E.; PODGASIKI, L. R.; MULLER, S. C. Biodiversidade dos Campos. In: PILLAR, V. P.; LANGE, O. **Os Campos do Sul**. Porto Alegre: Rede Campos Sulinos, 2015. p. 45-52. Disponível em: https://www.researchgate.net/profile/Laura-Verrastro/publication/344942450_Os_Campos_do_Sul_-_Cap_8_-_Biodiversidade_de_Repteis_Porto_Alegre_UFRGS_2015_v1_p192/links/5f9b3e64a6fdccfd7b8a6a51/Os-Campos-do-Sul-Cap-8-Biodiversidade-de-Repteis-Porto-Alegre-UFRGS-2015-v1-p192.pdf. Acesso em: 15 mar. 2024.

PAGGI, G. M. et al. Rediscovering *Dyckia excel/sa* (Bromeliaceae) in Mato Grosso do Sul, Brazil: taxonomy, geographic distribution, and notes on leaf anatomy. **Systematic Botany**, v. 40, n. 1, p. 129-135, 1 fev. 2015. Disponível em:

<<https://www.ingentaconnect.com/content/aspt/sb/2015/00000040/00000001/art00017>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

PARKHURST, D. F. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. **New Phytologist**, v. 126, n. 3, p. 449-479, mar. 1994. Disponível em: <<https://nph.onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1111/j.1469-8137.1994.tb04244.x>>. Acesso em: 11 jan. 2024.

PENNINGTON, T. R.; PRADO, D. E.; PENDRY, C. A. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. **Journal of Biogeography**, v. 27, n. 2, p. 261-273, mar. 2000. Disponível em: <https://onlinelibrary.wiley.com/doi/abs/10.1046/j.1365-2699.2000.00397.x?casa_tok=en=Xn0Q_7Waf8AAAAA:Yn8zLO8jHRzvGtEWNdk2-cQu7n2BD0-kRaPAAzyhdwgpNmGealdYp_W3D8S5VYvYLmt73dLIYVcZAYwfTg>. Acesso em: 10 mar. 2024.

PEREIRA, T. A. et al. Comparative leaf anatomy of four species of Bromelioideae (Bromeliaceae) occurring in the Atlantic Forest, Brazil. **Botany**, v. 89, n. 4, p. 243-253, 1 abr. 2011. Disponível em: <<http://www.nrcresearchpress.com/doi/10.1139/b11-011>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

PEREIRA, T. A. et al. Leaf morpho-anatomical variations in *Billbergia elegans* and *Neoregelia mucugensis* (Bromeliaceae) exposed to low and high solar radiation. **Botany**, v. 91, n. 6, p. 327-334, jun. 2013. Disponível em: <<https://cdnsiencepub.com/doi/10.1139/cjb-2012-0276>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

PIERCE, S. et al. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. **American Journal of Botany**, v. 88, n. 8, p. 1371-1389, ago. 2001. Disponível em: <<https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2307/3558444>>. Acesso em: 15 dez. 2023.

PITA, P. B. **Estudo anatômico dos órgãos vegetativos de *Dyckia* Schultz f. e *Encholirium* Mart ex Schultz f. (Bromeliaceae) da Serra do Cipó-MG**. 1997. Dissertação (Mestrado) - Universidade de São Paulo, São Paulo, 1997. Disponível em: <<https://repositorio.usp.br/item/000941998>>. Acesso em: 11 mar. 2024.

PONTES, R. A. S. et al. A new species of *Araeococcus* (Bromeliaceae) from Bahia, Brazil and a comparative morphological and anatomical analysis. **Systematic botany**, v. 44, n. 4, p. 790-797, 14 nov. 2019. Disponível em: <<https://www.ingentaconnect.com/content/aspt/sb/2019/00000044/00000004/art00006>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, W. (org.). **Inselbergs**. Berlin: Springer, 2000. v. 14. Disponível em: <<http://link.springer.com/10.1007/978-3-642-59773-2>>. Acesso em: 19 mar. 2024.

POREMBSKI, S. et al. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. v. 4, n. 3, p. 107-119, 1 maio 1998. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/full/10.1046/j.1365-2699.1998.00013.x>>. Acesso em: 19 mar. 2024.

PROENÇA, S. L.; SAJO M. G.. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, n. 2, p. 319–331, 1 jun. 2004. Disponível em:

<<https://www.scielo.br/j/abb/a/XTTwxHTZq4NKbTnvDpWtMdb/?lang=pt>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

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

<<https://www.scielo.br/j/abb/a/TVwzxQM7c36jJsmF3bH5THd/?lang=pt>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

PRYCHID, C. J.; RUDALL, P. J. Distribution of calcium oxalate crystals in monocotyledons. In: WILSON, K. L.; MORRISON, D. A. (eds.). **Monocots: systematics and evolution**, p. 159-162, 2000. Disponível em:

<https://scholar.google.com.br/scholar?hl=pt-BR&as_sdt=0%2C5&q=prychid+and+rudall+2000&btnG=>>. Acesso em: 5 jan. 2024.

PYYKKÖ, M. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants. *Annales Botanici Fennici*, v. 3, n. 4, p. 453-622, 1966. Disponível em:

<<https://www.jstor.org/stable/23724197>>. Acesso em: 15 dez. 2023.

RAMÍREZ-MORILLO, I. M. et al. Phylogenetic relationships of *Hechtia* (Hechtioideae; Bromeliaceae). **Phytotaxa**, v. 376, n. 6, p. 227-227, 22 nov. 2018. Disponível em:

<<https://www.biotaxa.org/Phytotaxa/article/view/phytotaxa.376.6.1>>. Acesso em: 16 mar. 2024.

RIBEIRO, J. F.; WALTER, B. M. T. Fitofisionomias do Cerrado. In: SANO, S. M.; ALMEIDA, S. P.; RIBEIRO, J. F. (eds.). **Cerrado: ecologia e flora**. Planaltina: Embrapa Cerrados, 1998. p 91-147. Disponível em:

<https://www.researchgate.net/publication/283072910_As_principais_fitofisionomias_do_bioma_Cerrado>. Acesso em: 20 jan. 2024.

ROBERTO, C. et al. Mata Atlântica e Biodiversidade. 01 ed. Salvador: Edufba, 2005. 480p. Disponível em:

<https://repositorio.ufba.br/ri/bitstream/ri/3014/1/mata_atlantica_e_biodiversidade> Acesso em: 20 fev. 2024.

RODRIGUES PEREIRA, T. A.; DA SILVA, L. C.; AZEVEDO, A. A.; FRANCINO, D. M. T.; DOS SANTOS COSER, T.; PEREIRA, J. D. Leaf morpho-anatomical variations in *Billbergia elegans* and *Neoregelia mucugensis* (Bromeliaceae) exposed to low and high solar radiation. **Botany**, v. 91, n. 6, p. 327–334, 2013. DOI:

[10.1139/cjb-2012-0276](https://doi.org/10.1139/cjb-2012-0276).

SAJO, M. G.; MACHADO, S. R.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. In: LEME, E. M. C. (ed.). **Bromélias da Mata Atlântica: Canistropsis**. Rio de

Janeiro: Salamandra Consultoria Editorial Ltda, pp. 102-111, 1998.

SANTOS-SILVA, F. et al. Invasion of the South American dry diagonal: what can the leaf anatomy of Pitcairnioideae (Bromeliaceae) tell us about it? **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 208, n. 8-9, p. 508-521, ago. 2013.

Disponível em:

<<https://www.sciencedirect.com/science/article/abs/pii/S0367253013000911?via%3Dihub>>. Acesso em: 21 dez. 2023.

SCATENA V. L.; SEGECIN, S. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, n. 3, 1 set. 2005.

SHIELDS, L. M. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. **The Botanical Review**, v. 16, n. 8, p. 399-447, out. 1950. Disponível em:

<<https://link.springer.com/article/10.1007/BF02869988>>. Acesso em: 15 mar. 2024.

SILVA, J. M. C. et al. The Caatinga: understanding the challenges. In: SILVA, J. M. C.; LEAL, I. R.; TABARELLI, M. (Org.). **Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America**. 1. ed. Cham: Springer International Publishing, 2017. p. 3-19. Disponível em: <<https://link.springer.com/book/10.1007/978-3-319-68339-3>>. Acesso em: 10 mar. 2024.

SILVA, K. R.; VERSIEUX, L. M.; ORIANI, A. Anatomy of vegetative organs, inflorescence axis and pedicel in the *Neoregelia bahiana* complex (Bromeliaceae): taxonomic and ecological importance. **Nordic Journal of Botany**, v. 36, n. 7, 1 jul. 2018. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/njb.01800>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

SMITH, J. A. C.; GRIFFITHS, H.; LÜTTGE, U. Comparative ecophysiology of CAM and C3 bromeliads. I. The ecology of the Bromeliaceae in Trinidad. **Plant, Cell and Environment**, v. 9, n. 5, p. 359-376, jul. 1986. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-3040.1986.tb01750.x>>. Acesso em: jan. 2024.

SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica**, v. 14, n. 1, p. 1-658, 1974. Disponível em: <<https://www.jstor.org/stable/pdf/4393694.pdf>>. Acesso em: 10 jan. 2024.

SORIANO, A. et al. Rio de la Plata grasslands. In: COUPLAND, R.T. (ed.). **Ecosystems of the world. Natural Grasslands. Introduction and Western Hemisphere**. Elsevier, Amsterdam, pp. 367-407, 1992.

SOUSA, R. C. O. S.; NEVES, L. J. Leaf anatomy of four *Tillandsia* species. **Bromélia**, v. 3, n. 2, p. 28-39, 1996.

SOUZA, G. M.; ESTELITA, M. E. M.; WANDERLEY, M. G. L. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 28, n. 3, p. 603-613, set. 2005. Disponível em:

<<https://www.scielo.br/j/rbb/a/FH3Y7BJ56xbD8WcmDYyNxcl/?lang=pt&format=html>>. Acesso em: 10 mar. 2024.

STREHL, T. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliáceas. **Iheringia, Série Botânica**, v. 31, n. 5, p105-119, 1983.

TABARELLI, M.; VICENTE, A. Conhecimento sobre plantas lenhosas da Caatinga: lacunas geográficas e ecológicas. *In*: SILVA, J. M. C. et al. (org.). **Biodiversidade da Caatinga: áreas e ações prioritárias para a conservação**. Brasília: Ministério do Meio Ambiente; Universidade Federal de Pernambuco, 2003. p. 101-112.

TERRY, R. G.; BROWN, G. K.; OLMSTEAD, R. G. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. **American Journal of Botany**, v. 84, n. 5, p. 664-670, maio 1997. Disponível em: <<https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/10.2307/2445903>>. Acesso em: 12 jan. 2024.

TOMLINSON, P. B. **Anatomy of the monocotyledons. III: Commellinales-Zingiberales**. Oxford: Oxford University Press, 1969.

TONHASCA JÚNIOR, A. **Ecologia e história natural da Mata Atlântica**. 1. ed. Rio de Janeiro: Interciência, 2005. E-book. Disponível em: <<https://plataforma.bvirtual.com.br>>. Acesso em: 19 mar. 2024.

TROLEIS, J. et al. Could leaf morphoanatomy characters help in the delimitation of *Dyckia selloa* complex? **Acta Botanica Brasilica**, v. 37, p. e20220079, 1 jan. 2023. Disponível em: <<https://www.scielo.br/j/abb/a/pgpjbsLMtdXrTTRx8LyDhPG/?lang=en>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

VELLOSO, A. L.; SAMPAIO, E. V. S. B.; PAREYN, F. G. C. **Ecorregiões propostas para o bioma Caatinga**. Recife: Associação Plantas do Nordeste; The Nature Conservancy Brasil, 2002. 76 p.

VERSIEUX, L. M.; VASCONCELLOS, N.; MARTINELLI, G. *Tillandsia bonita* (Bromeliaceae), a new species from Mato Grosso do Sul, Brazil, with notes on leaf anatomy. **Systematic Botany**, v. 38, n. 1, p. 75-81, 1 mar. 2013. Disponível em: <<https://www.ingentaconnect.com/content/aspt/sb/2013/00000038/00000001/art00009>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

VERSIEUX, L. M. et al. *Alcantarea* (Bromeliaceae) leaf anatomical characterization and its systematic implications. **Nordic Journal of Botany**, v. 28, n. 4, p. 385-397, 9 jul. 2010. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1756-1051.2010.00727.x>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

VIANA, A. **Morfologia e anatomia foliar de espécies de angiospermas com ocorrência nos campos de areais do bioma Pampa**. Dissertação (Mestrado em Conservação e Manejo de Recursos Naturais) - Universidade Estadual do Oeste do

Paraná, Cascavel, 2018. Disponível em: <<https://tede.unioeste.br/handle/tede/3800>>. Acesso em: 10 fev. 2024.

VOLTOLINI, C. H.; SANTOS, M. Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, n. 1, p. 2-10, mar. 2011. Disponível em: <<https://www.scielo.br/j/abb/a/Hh5CrnnL4jZjnGsZCWtfPHF/?lang=pt>>. Acesso em: 5 mar. 2023.

YOSHIDA, S.; OHNISHI, Y.; KITAGISHI, K. Histochemistry of silicon in rice plant. **Soil Science and Plant Nutrition**, v. 8, n. 2, p. 1-5, mar. 1962. Disponível em: <<https://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1080/00380768.1962.10430982>>. Acesso em: 28 dez. 2023.

ZIZKA, A. et al. Biogeography and conservation status of the pineapple family (Bromeliaceae). **Diversity and Distributions**, v. 26, n. 2, p. 183-195, 23 nov. 2020. Disponível em: <<https://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ddi.13004>>. Acesso em: 25 set. 2023.