

CRISTIANE KALIFE



Contribuição ao Conhecimento da Anatomia Ecológica das
Folhas de *Aechmea ornata* Baker e *Aechmea nudicaulis* (L.)
Griseb. (Bromeliaceae).

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Botânica do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito para a obtenção do grau de Mestre.

CURITIBA
1995

CRISTIANE KALIFE

Contribuição ao Conhecimento da Anatomia Ecológica das
Folhas de *Aechmea ornata* Baker e *Aechmea nudicaulis* (L.)
Griseb. (Bromeliaceae).

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Botânica do Setor de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Paraná, como requisito para a obtenção do grau de Mestre.

CURITIBA
1995



Ministério da Educação e do Desporto
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
SETOR DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
CURSO DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

“Contribuição ao Conhecimento da Anatomia Ecológica das Folhas de *Aechmea ornata* Baker e *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb. (Bromeliaceae)”.

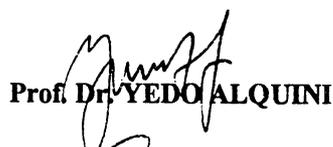
por

CRISTIANE KALIFFE

Tese aprovada como requisito parcial para o
obtenção do grau de mestre no Curso de Pós-
Graduação em Botânica, pela Comissão formada pelos Professores:

Orientador:


Prof. Dr. BERTA LANGE DE MORRETES


Prof. Dr. YEDO ALQUINI


Prof. Dr. JOÃO DE DEUS MEDEIROS

Curitiba, 16 de março de 1996

ORIENTADOR:
Dra. Berta Lange de Morretes

Aos meus pais Jonas e Graça e meus
irmãos Luis Alberto e Marco Aurélio,
por todo o carinho e apoio durante
estes três anos.

AGRADECIMENTOS

À Dra Berta Lange de Morretes, professora do Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo, pela dedicação e carinho com que sempre nos acolheu, e por tudo que nos ensinou sobre Anatomia Vegetal sem deixar de nos demonstrar o valor da paciência, determinação e ética profissional no desenvolvimento da pesquisa científica;

À Prof. Edna Scremin Dias, da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul, por ter nos iniciado no estudo da Anatomia Vegetal, e por todo o seu incentivo;

Ao Prof. Dr. Yedo Alquini, Coordenador do Curso de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Paraná, por nos proporcionar todas as condições necessárias para o desenvolvimento do presente trabalho e por seu auxílio às dúvidas surgidas;

Ao biólogo Nilson Belém Filho, pela grande ajuda no preparo do laminário e acima de tudo, por todo o carinho, compreensão e cuidados, que sempre nos dedicou;

Ao amigo Sr. Luis Puglia, por toda a ajuda, zelo e paciência a nós dedicados e principalmente, por sua imensa alegria que tantas vezes nos contagiou;

À colega e amiga Rosângela Capuano Tardivo, por seus preciosos ensinamentos sobre as Bromeliaceae, e por toda a ajuda prestada na utilização do microcomputador e na organização estrutural deste trabalho;

À querida Maria Eugênia Costa, por sua humildade em compartilhar conosco tantos ensinamentos de Anatomia Vegetal, e pelas sugestões para a confecção das pranchas;

À colega Ubirazilda Maria Resende, que com seu exemplo de persistência muito nos ajudou nos momentos de desânimo;

À Tânia Wendt, professora e pesquisadora da Universidade Federal do Rio de Janeiro, que gentilmente identificou as espécies analisadas neste trabalho;

Ao Prof. Sandro Menezes Silva, pela sugestão das espécies ora estudadas, e por compartilhar conosco os dados meteorológicos da Ilha do Mel;

À colega Simone F. de Athayde, por nos ensinar a reconhecer no campo as espécies estudadas;

Aos colegas Joalice e Alexandre, que nos ajudaram na coleta do material botânico e de solo na Ilha do Mel;

À secretária deste Curso de Pós-Graduação, Elisabeth França, por toda a atenção e paciência com que sempre nos atendeu;

Ao Prof. Flávio Paulo de Faria, do Centro de Microscopia Eletrônica da Escola Paulista de Medicina, por nos ajudar no preparo das amostras analisadas ao Microscópio Eletrônico de Varredura;

A todos os funcionários do Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná, pela realização das fotomicrografias do material estudado;

À bibliotecária Telma Stresser de Assis, pela gentileza com que sempre nos atendeu;

Aos meus pais, irmãos e amigos, por toda a confiança e incentivo demonstrados;

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico, CNPq, pela bolsa de estudos recebida.

Sumário

Resumo.....	vii
Summary.....	vii
1. Introdução.....	1
2. A família Bromeliaceae A.L. de Jussieu.....	3
2.1. Características morfológicas das Bromeliaceae.....	3
2.2. Características morfológicas de <i>Aechmea ornata</i> Baker.....	5
2.3. Características morfológicas de <i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb.....	6
3. Material e Métodos.....	7
4. A Ilha do Mel.....	10
5. Resultados.....	17
5.1. <i>Aechmea ornata</i> (floresta de restinga, terrestre, sombra).....	17
5.1.1. Morfologia.....	17
5.1.2. Anatomia.....	17
5.2. <i>Aechmea ornata</i> (floresta de restinga, terrestre, sol).....	28
5.2.1. Morfologia.....	28
5.2.2. Anatomia.....	28
5.3. <i>Aechmea nudicaulis</i> (floresta de restinga, terrestre, sombra).....	70
5.3.1. Morfologia.....	70
5.3.2. Anatomia.....	70
5.4. <i>Aechmea nudicaulis</i> (beira-mar, epífita, sol).....	79
5.4.1. Morfologia.....	79
5.4.2. Anatomia.....	79
6. Discussão.....	122
7. Conclusões.....	148
8. Referências Bibliográficas.....	153

RESUMO

Este trabalho trata do estudo morfo-anatômico das folhas de sol e sombra de *Aechmea ornata* Baker, em hábito terrestre, e das folhas de sol e sombra de *A. nudicaulis* (L.) Griseb., em hábito epifítico e terrestre, respectivamente. Essas espécies foram coletadas na Ilha do Mel, município de Paranaguá, PR. Ambas as espécies têm células epidérmicas com paredes anticlinais sinuosas. Estas células contêm um corpo silicoso esférico e suas paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e lignificadas. Sobre a epiderme ad e abaxial está presente uma cutícula. Em *A. nudicaulis* ela é mais espessa na superfície adaxial da folha. Ambas as espécies possuem tricomas na face ad e abaxial da epiderme, enquanto que estômatos estão sempre na superfície abaxial. Estes últimos são cobertos pelos escudos dos tricomas. Idioblastos com ráfides são vistos no mesofilo de ambas as espécies mas o maior número deles foram encontrados em *A. nudicaulis*. Os espinhos marginais são mais desenvolvidos em *A. nudicaulis* onde apresentam até três feixes vasculares, enquanto que em *A. ornata* eles possuem em geral, somente um feixe vascular. A folha de sol de *A. ornata* quando comparada à folha de sombra, é menor, possui parênquima aquífero mais desenvolvido na base foliar e maior número de tricomas na epiderme. A folha de sombra tem maior densidade estomática no seu terço médio e a folha de sol no terço apical. A folha de sol de *A. nudicaulis* quando comparada à folha de sombra, apresenta-se menor, com bainha mais desenvolvida, e com maior número de tricomas na epiderme. As folhas de sol e sombra tem maior densidade estomática no terço apical.

SUMMARY

This work is a morphoanatomical study of sun and shade leaves of *Aechmea ornata* Baker, in terrestrial habit; and sun and shade leaves of *A. nudicaulis* (L.) Griseb., in epifitic and terrestrial habit, respectively. These species were collected from Ilha do Mel, Paranaguá city, PR. Both species have epidermal cell with sinuous anticlinal wall. The inner periclinal wall and the anticlinal walls of epidermal cells are always thick and lignified. These cells include a spheric silica body. A cuticle is present on the upper and lower epidermis. In *A. nudicaulis* it is thicker on the upper surface of the leaf. The leaves of both species have trichomes in the upper and lower epidermis, whereas stomata are always in lower surface. Stomata are covered by trichome shields. Idioblasts with raphids are seen in the mesophyll of both species, but the largest number of them were found in *A. nudicaulis*. The marginal spines are well developed in *A. nudicaulis*, where they show up to three vascular bundles, whereas in *A. ornata* they possess in general, only one vascular bundle. The sun leaf of *A. ornata*, when compared with the shade one, has a larger aquiferous parenchyma in the leaf base and larger number of trichomes on the epidermis. The shade leaf has larger density of stomata in its median region and the sun leaf, in its apical region. The sun leaf of *A. nudicaulis*, when compared with the shade one, is smaller, with a larger sheath, and larger number of trichomes on the epidermis. The sun and shade leaves have larger density of stomata in their apical region.

1. Introdução

A família Bromeliaceae têm sido alvo de estudos recentes por tratar-se de um grupo de plantas que, por interagir intimamente com os demais seres vivos do ambiente que habita, chama a atenção por sua importância ecológica. Não menos importantes são suas adaptações ao epifitismo e ambientes onde a escassez hídrica é constante.

A disposição das folhas em roseta propicia um acúmulo de água na base destas plantas onde desenvolve-se um microhabitat formado por seres microscópicos, insetos, crustáceos, anfíbios, pequenos répteis e mamíferos (SMITH, 1941; BENZING et alii, 1972; REITZ, 1983). Como muitas destas plantas são epífitas, estes microhabitats além de se desenvolverem no solo, “povoam” também os galhos das árvores.

Em geral as Bromeliaceae se encontram em ambientes marcados pela deficiência de água. Esse fato fez com que tais plantas desenvolvessem mecanismos que visam uma absorção de água mais eficiente quando esta estiver disponível no meio. Com base no habitat e forma de obtenção de água, PITTENDRIGH (1948) reconhece quatro tipos biológicos dentre as Bromeliaceae. São eles: (a) plantas terrestres que absorvem água através das raízes; (b) plantas terrestres que já apresentam tanque armazenador de água, e cujas raízes às vezes desenvolvem-se para dentro deste tanque onde absorvem água e nutrientes; (c) plantas terrestres ou epífitas, cujas raízes funcionam mais como órgãos de fixação, já que a obtenção de água e nutrientes é em grande parte realizada pelos tricomas das bases foliares; e (d) plantas epífitas denominadas “atmosféricas”, sem tanque armazenador de água mas com folhas dotadas de densa cobertura de tricomas que absorvem água da chuva ou orvalho, sendo que suas raízes são rudimentares e com função única de fixação.

Muitos estudos foram e são realizados acerca dos tricomas absorventes das Bromeliaceae. Sua capacidade de absorver água foi mencionada por autores como HABERLANDT (1918), SOLEREDER & MEYER (1929), KRAUSS (1949) e TOMLINSON (1969), e comprovada por vários trabalhos, entre eles os de BENZING (1970), BENZING & RENFROW (1974) e BENZING et alii (1976). VARADARAJAN & GILMARTIN (1987) no entanto, acreditam que uma investigação mais acurada deve ser feita em representantes das Pitcairnioideae. Segundo estes autores, com exceção de *Brocchinia*, os demais gêneros da subfamília parecem apresentar tricomas com função única de proteção.

Investigações sobre a ultraestrutura dos tricomas também têm sido realizadas principalmente em *Tillandsia usneoides* (DOLZMANN, 1964; BRIGHIGNA, 1974 e 1976). Estes autores observaram adaptações na membrana plasmática da célula distal do pedicelo que propiciam o processo de absorção de água e nutrientes. SAKAI &

SANFORD (1980) encontraram polissacarídeos nos vacúolos das células do pedicelo de tricomas de *Ananas comosus*. Essas substâncias se intumescem quando o tricoma está úmido e funcionam como reguladores da pressão de turgor e como “captadores” de água. Aliado a isso, o grande número de mitocôndrias e plasmodesmos presentes nestas células, favorecem a evidência indireta da capacidade destes tricomas em absorver nutrientes dissolvidos na água dos reservatórios destas plantas.

As Bromeliaceae epífitas podem absorver juntamente com a água, poluentes que porventura estejam presentes na atmosfera e que chegam até estas plantas através da água das chuvas ou do orvalho. Tendo em vista esse fato, STREHL & LOBO (1989) e STREHL & ARNDT (1989) estudaram respectivamente, os efeitos da poluição urbana sobre *Tillandsia aeranthos* e *T. recurvata*, e as alterações apresentadas por estas duas espécies quando expostas ao gás fluorídrico (HF) e ao dióxido de enxofre (SO₂). Observaram que a poluição urbana inibe a parte reprodutiva destas plantas e pode causar necroses na parte vegetativa, sendo que *Tillandsia recurvata* se mostrou mais sensível à poluição, desaparecendo de áreas centrais da cidade de Porto Alegre. O segundo estudo revelou que estas espécies acumulam flúor e enxofre em suas folhas, sendo que *T. aeranthos* mostrou maior sensibilidade ao SO₂ e HF. Os autores acreditam que com o desenvolvimento de mais estudos nesta área possam ser indicadas espécies que seriam utilizadas como filtros em ambientes contaminados por emanações de flúor.

GOMEZ & WINKLER (1991) estudaram sete espécies de Bromeliáceas epífitas de manguezais da Guatemala e constataram que duas delas, *Tillandsia dasyliriifolia* e *Catopsis* sp. armazenam sal em células do mesofilo especialmente ao redor dos feixes vasculares.

Nota-se portanto, que as Bromeliaceae constituem um grupo de plantas que habitam ambientes extremos, sujeitas a grandes variações de temperatura, escassez hídrica, poluição e até mesmo alta salinidade, apresentando para isso características morfológicas e anatômicas próprias. O presente trabalho intenciona conhecer estas características em *Aechmea ornata* e *Aechmea nudicaulis* e observar possíveis diferenças que tais plantas possam apresentar crescendo em condições de sombra ou sol e ao se desenvolver em hábito terrestre ou epifítico.

2. A família Bromeliaceae A. L. de Jussieu

Segundo SMITH & DOWNS (1979), a família Bromeliaceae é constituída por 37 gêneros, 2070 espécies indígenas na América Tropical e Subtropical e apenas uma espécie no oeste da África, *Pitcairnia feliciana* (Aug. Chevalier) Harms et Mildbraed, da Guiné Francesa.

CRONQUIST (1981) menciona para esta família 45 gêneros e 2000 espécies. Segundo ele, mais de 2/3 das espécies pertencem a somente 6 gêneros: *Tillandsia* (400), *Pitcairnia* (250), *Vriesia* (200), *Aechmea* (150), *Puya* (140) e *Guzmania* (120).

De acordo com REITZ (1983), a maior riqueza de espécies encontra-se nos Andes, da Costa Rica até o Peru. No Brasil elas habitam desde as florestas úmidas mesotérmicas do sul até a caatinga semi-árida do nordeste (MEDINA, 1990).

2.1. Características morfológicas das Bromeliaceae

Segundo REITZ (1983), as Bromeliaceae são ervas terrestres, saxícolas ou epífitas.

De acordo com o mesmo autor, as raízes das Bromeliaceae atingem de 10 a 20 cm de comprimento aproximadamente. Raros são os casos de Bromeliáceas sem raízes, como *Anaplophytum*. Nas espécies terrestres as raízes têm função de fixação bem como absorção de nutrientes, o que não ocorre com as espécies epifíticas, onde a nutrição se dá por meio de pêlos escamosos ou tricomas. A fixação das raízes a seus suportes é realizada pela secreção de um mastique pardacento que em contato com o ar, endurece imediatamente e fixa a planta.

Embora comumente tidas como acaules, todas as Bromeliáceas possuem caule que em geral é muito curto e torcido, coberto por folhas que formam uma roseta ou tufo. Caules grossos e com mais de 1 m de comprimento podem ser observados em *Dyckia encholirioides* e *D. maritima* que os apresentam cobertos com restos de bainhas foliares atrás da roseta. A espécie *Nidularium bilbergioides* apresenta caule trepador que, com auxílio de ramificações de crescimento vertical, sobe até 3m de altura ao longo das árvores e rochas. Rizomas perfeitos ocorrem em espécies terrestre dos gêneros *Pitcairnia*, *Bilbergia*, *Dyckia*, e algumas *Aechmea*. Só foram encontrados estolhos em *Bromelia antiacantha* e *B. balansae*, que podem alcançar mais de 1m de comprimento permitindo a formação de grandes colônias impenetráveis (REITZ, 1983).

As folhas das Bromeliáceas em geral apresentam bainha, que nas espécies epífitas, desempenha um papel importante na nutrição da planta. A disposição das folhas na região de inserção no caule pode formar um pequeno receptáculo que além de guardar água de chuvas e neblina, retém detritos vegetais. A absorção de alimento nessa região, segundo REITZ (1983), se dá através de pêlos escamosos ou tricomas, que sugam a água e com ela, as substâncias alimentícias em solução. Funcionam ainda como protetores contra a luz, espalhando os raios solares. Nas Bromeliáceas que formam rosetas foliares, estes tricomas se reúnem principalmente na bainha foliar, para onde escorrem a água pluvial e as gotas de orvalho, sobre as lâminas foliares. Estes pequenos reservatórios de água constituem ambiente propício para o desenvolvimento de uma microflora e microfauna especiais (algas, protozoários, larvas de insetos). Também são portadores de macrofauna, representada por pererecas, lagartixas, pequenas cobras, caranguejos, aranhas, escorpiões, centopéias, grilos e outros. Ainda podem ser portadores de macroflora representada por orquídeas que introduzem suas raízes entre as folhas das Bromeliáceas até o reservatório, obtendo água e alimento. Além dessas, REITZ (1983) observou Aracéas - *Philodendron selloum* e *P. melanorrhizum* - se desenvolvendo nas rosetas de *Vriesia*, *Aechmea*, *Nidularium*, *Neoregelia*, *Canistrum*, *Wittrockia* e *Hohenbergia*.

A lâmina foliar das Bromeliáceas tem forma muito variada: ligulada, triangular-aguda ou ensiforme, linear, cilíndrica, etc.. A consistência foliar também varia: há espécies com folhas flácidas (*Pitcairnia flammea* var. *floccosa*), outras com folhas bastante duras (*Ananas*, *Bromelia*) e até mesmo aquelas de constituição rija e carnosa (*Dyckia*) (REITZ, 1983).

O referido autor afirma que a presença ou ausência de espinhos bem como sua constituição estão ligadas às subfamílias, a saber: **Tillandsioideae**, são sempre sem espinhos; **Pitcairnioideae**, (exceto *Pitcairnia flammea* var. *floccosa*) apresentam espinhos muito fortes, de constituição córnea, negro-castanhos e também terminam em forte espinho; e **Bromelioideae**, (exceto *Neoregelia laevis* e *Bilbergia schimperiana*) apresentam margens espinhosas, embora algumas apenas como simples serras (*Nidularium*). Segundo ele, a cor das folhas é geralmente verde ou verde acinzentada devido à presença de escamas brancacentas. Estas podem formar desenhos branco-estriados transversais ao se disporem mais numa certa altura da folha e rarearem em outra (*Aechmea nudicaulis* var. *cuspidata*). Há espécies como *Nidularium procerum* var. *procerum* que quando expostas ao sol intenso tomam cor avermelhada e outras como *Tillandsia stricta* aparecem verdes ou pouco pintadas de roxo quando vegetam na sombra, mas se tornam pintadas ou completamente roxo-avermelhadas quando estão sob o sol. Não é raro na época do desabrochar das flores, as Bromeliáceas apresentarem suas folhas com coloração avermelhada.

São interessantes as dimensões extremas atingidas por exemplares heliófilos e esciófilos em certas espécies como *Bromelia antiacantha* que ao sol apresenta folhas de 0,5m de comprimento e à sombra podem atingir cerca de 3,10m de comprimento (REITZ, 1983).

As Bromeliáceas possuem inflorescências simples ou compostas apresentando, em geral, brácteas belamente coloridas. As flores são andróginas ou excepcionalmente unissexuadas. Segundo CRONQUIST (1981), as flores das Bromeliáceas são adaptadas à polinização por insetos ou às vezes por pássaros ou morcegos ou raras vezes (*Navia*) pelo vento, podendo ocorrer ainda as cleistogâmicas. Perianto heteroclamídeo com três sépalas, três pétalas, sendo os segmentos livres entre si, ou unidos de diversos modos. Estames 6, com filamentos livres ou ajuntados às pétalas ou uns aos outros.

O ovário pode ser súpero (Tillandsioideae), semissúpero (Pitcairnioideae) ou ínfero (Bromelioideae). Nas Bromelioideae aparece acima do ovário um tubo cilíndrico, afundado ou em forma de jarro chamado tubo epígeno, que serve para recepção do néctar. O ovário é trilobulado com rudimentos seminais anátropos, às vezes campilótropos. Os gêneros de ovário súpero ou semissúpero, têm como fruto uma cápsula deiscente e os de ovário ínfero produzem como fruto uma baga. As sementes são nuas, aladas ou plumosas; o embrião é pequeno, localizando-se na base do endosperma farinoso (REITZ, 1983).

2.2. Características morfológicas de *Aechmea ornata* Baker

Planta florida com cerca de 40,0 - 100,0 cm de altura. Folhas verdes, estreito-triangulares, 45,0-120,0 cm de comprimento, 4,0-6,0 cm de largura, ápice pungente, margem laxamente serrada com espinhos de até 0,3 cm de comprimento, bainha interna e externamente escura, elíptica. Escapo ereto ou ligeiramente curvado, vermelho. Brácteas vermelhas, triangulares, coriáceas, ápice pungente, margem inteira ou minutamente serrilhada, laxamente imbricadas. Inflorescência simples, estrobiliforme, cilíndrica ou ligeiramente piramidal. Bráctea floral verde ou avermelhada, ovada, coriácea, engrossada para o ápice, que é obtuso-acuminado em espinho. Flor séssil; sépalas conatas, verdes, ovadas, levemente assimétricas, ápice obtuso-acuminado, não carenadas; pétalas livres, avermelhadas, lilases ou azuis, espatuladas, simétricas, de ápice arredondado ou ligeiramente agudo, apresentando ou não 1 par de apêndices petalóides basais fimbriados. Estames com filetes de 1,0 cm de comprimento e anteras de 0,4 cm de comprimento. Ovário comprimido, de superfície lisa. Placentação apical, óvulos

numerosos, longo-caudados. Fruto baga globosa e sementes claviformes caudadas (WENDT, 1993).

Distribuição geográfica e dados ecológicos: No Brasil esta espécie ocorre nos Estados do Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná e Santa Catarina. Ela ocorre em floresta pluvial de encosta, na mata atlântica e na restinga como terrícola ou epífita, do nível do mar até 1800 m. (WENDT, 1993)

2.3. Características morfológicas de *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb.

Planta florida com cerca de 35,0-90,0 cm de altura. Folhas verdes, vermelhas, com ou sem máculas arroxeadas, podendo apresentar-se longitudinalmente listradas de verde alvacento, ápice por vezes avermelhado, triangulares, de formato obtuso-apiculado ou até mesmo pungente, margem laxa ou densamente serrada com espinhos de até 0,5 cm de comprimento, bainha vermelha, vinosa ou albo-esverdeada, elíptica. Escapo ereto, alvacento a avermelhado. Brácteas escapais vermelhas ou rosadas, triangulares, papiráceas. Inflorescência simples, em espiga. Bráctea floral reduzida ou até mesmo ausente, verde ou amarela, triangular, papirácea. Flor séssil; sépalas livres, verdes, amarelas ou avermelhadas, freqüentemente bicolores, ovadas, assimétricas; pétalas livres, amarelas ou avermelhadas, freqüentemente bicolores, ovadas, simétricas, de ápice agudo, apresentando um par de apêndices petalóides basais fimbriados. Estames com filetes de 0,8 cm de comprimento e anteras de 0,4 cm de comprimento. Ovário cilíndrico a ligeiramente trígono, superfície lisa ou sulcada. Placentação apical; óvulos numerosos, curto-caudados. Fruto baga ovada, e sementes ovóides (WENDT, 1993).

Distribuição geográfica e dados ecológicos: No Brasil esta espécie ocorre nos Estados da Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo, Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul. Ao longo de sua ampla distribuição geográfica, esta espécie ocorre em diferentes habitats desde o nível do mar até 1200 m.s.m. Para o Brasil existem indicações de sua ocorrência no cerrado, na mata atlântica, na restinga, no mangue e até mesmo espontaneamente em áreas urbanas como parques públicos. Vegeta como rupícola, saxícola, terrícola e epífita (WENDT, 1993).

3. Material e Métodos

As espécies *Aechmea ornata* Baker e *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb. foram coletadas na Ilha do Mel, município de Paranaguá, Estado do Paraná, Brasil. A primeira espécie foi encontrada dentro da floresta de restinga, em hábito terrestre exposto ao sol e sombreado. A segunda espécie foi coletada à beira-mar, em hábito epifítico exposto ao sol e dentro da floresta de restinga, em hábito terrícola sombreado.

As coletas foram realizadas em março, junho e setembro de 1994, e em junho e setembro de 1995, sendo que a descrição anatômica foi baseada na análise do material coletado em setembro de 1994 e a contagem de estômatos e tricomas realizada no material coletado em setembro de 1995. Essa padronização foi feita para evitar possíveis diferenças anatômicas decorrentes das diferentes estações do ano, o que não era nosso objetivo. Nestas coletas obtivemos folhas adultas do 4º nó de indivíduos de cada um dos ambientes acima citados, bem como material reprodutivo para a montagem de exsicatas. Destas, algumas foram encaminhadas ao Jardim Botânico do Rio de Janeiro para identificação, e as restantes depositadas no herbário UPCB, da Universidade Federal do Paraná, sob os números 24054, 24056, 24060, 24064 e 24068 .

Para a análise anatômica, as folhas coletadas foram seccionadas em 3 terços: basal, médio e apical, e fixados em FAA 50° (JOHANSEN,1940) separadamente de acordo com a parte seccionada da folha.

O material fixado foi transferido para o álcool etílico 50°, dois dias após a coleta e posteriormente armazenado em álcool etílico 70°. Com este material foram confeccionadas lâminas de preparação semi-permanente. A folha foi analisada da seguinte maneira: dos três terços foram feitas secções transversais, longitudinais e paradérmicas da região mediana, e secções transversais e paradérmicas do bordo. Com base no terço e região da folha seccionados, adotamos a seguinte terminologia utilizada por BRAGA(1977): região base-meio, base-bordo, meio-meio, meio-bordo, e apical. O termo apical foi adotado somente para *Aechmea ornata*, já que a região mediana e o bordo da porção apical puderam ser observados numa única secção, dada a pequena largura da lâmina foliar nesta região. Para *Aechmea nudicaulis* utilizamos os termos: região ápice-meio e ápice-bordo.

As secções foram obtidas à mão livre com auxílio de lâmina de barbear tendo como suporte o isopor (QUINTAS,1963). O meio de montagem empregado foi glicerina diluída a 50% e as lâminas foram vedadas com esmalte de unha. Os corantes utilizados foram: safranina, fucsina básica, azul de astra, vermelho congo e verde iodo. Para os testes histoquímicos utilizou-se o cloreto férrico (JOHANSEN,1940), a fim de

evidenciar compostos fenólicos; o Sudam IV (FOSTER, 1949), para cutícula e paredes suberizadas; o azul de metileno (STEVENS, 1916), para mucilagem. Os grãos de amido foram evidenciados com o auxílio de polarizador adaptado ao microscópio fotônico. O material dissociado foi obtido utilizando-se a técnica de FRANKLIN (1946).

Com material coletado em junho de 1995 foram tomadas as medidas de comprimento e largura das folhas, ainda no campo. Para tanto, em cada ambiente, foram marcados 10 indivíduos, dos quais se removeu uma folha do 4º nó.

Em setembro de 1995, coletamos 5 folhas provenientes de indivíduos que vegetavam em cada um dos quatro ambientes, para realizarmos as contagens de estômatos e tricomas escamiformes. Estas folhas foram acondicionadas em sacos plásticos umedecidos para que em laboratório fossem analisadas a fresco. Para cada ambiente foram feitas quatro contagens em cada terço foliar, de cada uma das 5 folhas, obtendo-se posteriormente a média aritmética. A espessura da folha foi medida em seus 3 terços, sendo que nos bordos as medidas foram tomadas ao nível do feixe vascular mais distal.

Foram coletadas amostras do solo onde se desenvolviam os espécimes terrestres, para análise no Departamento de Solos do Setor de Ciências Agrárias da Universidade Federal do Paraná. Os dados meteorológicos aqui apresentados foram obtidos junto ao 7º e 8º Distritos de Meteorologia dos Estados de São Paulo e Rio Grande do Sul, respectivamente. A estação meteorológica situa-se em Paranaguá-PR a 25° 31'S e 48° 31'W.

Os desenhos foram feitos em microscópio fotônico Olympus CBB com auxílio de câmara clara, e as escalas projetadas nas mesmas condições ópticas. As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Wild e uma escala micrométrica foi fotografada e ampliada nas mesmas condições das fotos. Para maior clareza, os corpos silicosos foram desenhados com linha cheia, os estômatos com linha pontilhada e os grãos de amido foram totalmente coloridos de negro.

Para análise ao MEV, o material fixado em álcool etílico 70°, foi desidratado até o álcool absoluto e a seguir, submetido ao método do ponto crítico no equipamento Balzers CPD 030. Após a desidratação, as amostras foram coladas nos suportes metálicos e revestidas com ouro no equipamento Balzers Sputtering SCD 050. A desidratação e metalização das amostras foram realizadas no Centro de Microscopia Eletrônica da Escola Paulista de Medicina, em São Paulo. As fotos foram feitas em Microscópio Eletrônico de Varredura SEM 505 Philips e as escalas projetadas nas mesmas condições ópticas. Essa documentação foi feita no Centro de Microscopia Eletrônica da Universidade Federal do Paraná.

As abreviaturas usadas no texto e nas figuras têm os seguintes significados:

f.r., t., sombra: espécie que se desenvolve na floresta de restinga, em hábito terrestre, em local sombreado;

f.r., t., sol: espécie que se desenvolve na floresta de restinga, em hábito terrestre, exposta ao sol;

b-m., ep., sol: espécie que se desenvolve à beira-mar, em hábito epifítico e exposta ao sol;

e.d.: epiderme adaxial;

e.b.: epiderme abaxial;

e.s.: estrato(s) subepidérmico(s);

p.a.: parênquima aquífero;

p.c.: parênquima clorofiliano;

p.b.: parênquima braciforme;

f.v.: feixe vascular

xil.: xilema;

fl.: floema;

b.e.: bainha esclerenquimática;

b.p.: bainha parenquimática;

e.b.: extensão de bainha;

g.a.: grão de amido;

est.: estômato;

c.s.: câmara subestomática;

c.p.a.s.: célula do primeiro anel subestomático;

c.s.a.s.: célula do segundo anel subestomático;

c.t.a.s.: célula do terceiro anel subestomático;

p.t.: pedicelo do tricoma escamiforme;

tr.: tricoma escamiforme;

esc: escudo do tricoma escamiforme;

f.f.: feixe isolado de fibras;

i.r.: idioblasto portador de ráfides;

p.l.: parênquima lignificado;

t.e: tecido esclerenquimático;

c.si.: corpo silicoso;

cut.: cutícula.

4. A Ilha do Mel

A Ilha do Mel situa-se na Baía de Paranaguá, litoral do Estado do Paraná, a 25° 29' S e 48° 21' 18" W e tem área de aproximadamente 2760 ha., fazendo parte do município de Paranaguá.

A vegetação da ilha, segundo SILVA(1990), é caracterizada por diferentes associações vegetais, partindo da praia até seus pontos mais interiores. Faremos menção de apenas duas dessas associações, de onde coletamos as espécies *Aechmea ornata* e *A. nudicaulis*.

A primeira delas são as porções de praia, que de acordo com Joly, e Grande & Lopes, citados por SILVA(1990), têm uma constituição florística típica, que apresenta adaptações contra as adversidades do meio tais como: mobilidade do substrato, alto teor salino, rápida drenagem, deficiência em matéria orgânica e aquecimento das camadas mais superficiais pela insolação direta. Nesta região coletamos *A. nudicaulis* em hábito epifítico exposto ao sol. A segunda associação vegetal é formada segundo SILVA(1990), por plantas arbustivo-arbóreas, muitas herbáceas, epífitas e lianas, mas que ocasionalmente deixa espaços de areia nua. O referido autor menciona a existência de espécies arbustivo-herbáceas ocorrendo à sombra das moitas de vegetação ou em locais mais abertos; dentre essas espécies estão representantes das Bromeliaceae. Em seu estudo florístico e fitossociológico na Ilha do Mel, SILVA(1990) menciona ser acentuado o epifitismo nesta associação vegetal sendo que a família Bromeliaceae apresentou o 2º maior número dessas epífitas. Além disso, das 120 espécies de fanerógamas encontradas pelo referido autor, 13 delas pertencem à família Bromeliaceae.

O solo de onde os espécimes terrestres foram coletados apresentou-se constituído de 74% de areia fina, 23% de areia grossa e 3% de silte.

As tabelas seguintes apresentam as médias das temperaturas máximas absolutas (°C), das mínimas absolutas (°C), da temperatura compensada (°C), da umidade relativa (%) e da precipitação (mm) para cada mês do ano desde 1980 até setembro de 1995.

	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ
1980	35.1	33.2	34.6	35.3	29.3	32.1	31.7	28.4	26.2	33.1	37.7	37.7
1981	31.6	36.0	34.2	30.1	31.4	24.0	23.8	30.4	36.4	33.2	30.6	35.3
1982	33.8	35.8	31.6	28.2	29.8	32.2	28.5	32.3	28.0	35.2	38.4	35.7
1983	33.7	37.8	37.5	29.0	29.9	31.9	32.2	34.7	27.0	35.6	34.7	38.8
1984	38.0	36.6	33.2	31.4	33.0	31.3	32.5	29.5	25.8	29.0	35.2	31.6
1985	32.2	34.4	33.4	34.0	28.8	30.4	32.4	36.6	27.4	30.4	34.2	35.8
1986	38.6	36.0	33.7	32.2	32.1	32.0	27.7	29.0	32.6	30.4	34.0	36.7
1987	38.8	35.4	33.6	36.6	31.4	31.6	33.7	29.2	37.5	29.2	34.0	35.1
1988	36.4	31.8	33.8	31.2	29.0	29.4	31.2	35.4	26.9	30.6	36.8	34.8
1989	36.2	36.2	33.5	33.8	29.9	26.8	29.8	26.0	30.4	29.9	37.2	33.2
1990	35.0	33.2	33.2	33.4	27.0	26.6	*	*	*	*	*	37.2
1991	32.2	33.8	31.4	35.0	31.6	31.1	31.7	27.8	31.0	38.2	38.2	34.8
1992	37.2	36.6	33.8	31.6	31.3	33.8	*	*	*	33.3	33.6	36.1
1993	37.2	33.5	30.8	*	*	*	*	*	*	*	*	*
1994	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	33.6
1995	38.2	35.6	33.6	33.2	31.5	31.6	33.6	35.5	32.2	*	*	*
M	35.6	35.1	33.5	32.5	30.4	30.3	30.7	31.2	30.1	32.3	35.4	35.4

Tabela 1: Temperatura máxima absoluta (°C) apresentada no período de 1980 a 1995, e a média observada neste período para cada mês do ano.

* série mensal incompleta

	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ
1980	16.8	18.8	20.0	16.5	11.1	5.5	9.3	8.0	6.5	12.0	19.5	19.5
1981	19.5	20.3	18.5	14.7	12.2	5.6	9.6	10.1	8.7	10.7	17.7	15.9
1982	17.1	19.3	18.2	16.5	13.8	12.3	10.1	9.3	13.1	13.1	16.7	16.0
1983	21.1	18.9	16.2	17.5	11.1	9.3	10.0	7.9	8.7	12.3	18.5	17.7
1984	20.0	20.1	17.5	13.7	9.2	8.2	8.9	4.9	11.8	12.3	16.3	17.0
1985	16.9	19.8	18.3	17.9	11.6	7.7	4.1	10.3	11.6	11.4	14.7	17.8
1986	18.9	20.3	19.1	14.0	13.1	9.6	10.9	11.5	12.1	12.3	14.5	18.4
1987	20.2	16.2	14.6	18.1	7.9	6.5	9.2	8.3	11.1	13.3	16.1	17.1
1988	20.4	17.9	18.6	13.9	10.7	6.9	8.1	9.7	13.1	14.0	13.7	17.7
1989	19.3	19.7	17.8	16.8	13.5	11.6	4.1	8.9	10.6	13.3	14.1	16.9

1990	18.0	17.7	18.1	14.6	6.2	9.8	3.8	5.6	8.3	15.1	15.6	16.7
1991	18.0	17.4	16.1	15.6	14.6	9.8	9.6	4.9	12.2	13.1	16.7	17.7
1992	18.8	19.7	18.2	16.1	12.5	14.3	6.8	6.6	13.9	14.7	15.1	17.3
1993	19.9	18.7	17.1	16.3	11.6	8.3	5.2	6.3	8.7	11.4	16.7	17.6
1994	16.3	19.1	17.1	15.3	15.7	5.4	1.3	7.6	10.1	15.1	15.7	17.1
1995	19.7	19.1	17.5	14.5	10.3	11.3	11.3	10.8	11.0	*	*	*
M	18.8	18.9	17.7	15.7	11.6	8.9	7.6	8.2	10.7	12.9	16.1	17.4

Tabela 2: Temperatura mínima absoluta (°C) apresentada no período de 1980 a 1995, e a média encontrada neste período para cada mês do ano.

* série mensal incompleta

	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ
1980	24.2	20.3	26.3	23.1	21.3	17.2	16.9	17.5	17.1	20.0	24.5	24.6
1981	24.8	25.7	24.0	21.7	21.3	17.3	15.8	17.6	19.0	19.1	23.1	23.3
1982	23.9	24.8	23.4	18.9	19.3	19.3	17.1	18.3	19.5	19.5	22.0	23.8
1983	25.0	25.9	23.4	21.9	20.6	16.0	16.4	17.0	16.6	20.3	23.4	24.5
1984	26.6	26.6	23.9	21.6	21.0	18.3	17.4	15.4	18.1	20.8	21.7	22.6
1985	23.8	25.5	24.9	23.1	19.2	17.4	17.1	18.7	18.9	21.4	22.4	24.3
1986	25.9	25.6	24.5	23.4	21.6	18.1	17.5	18.8	19.0	20.4	22.9	23.9
1987	25.9	25.2	24.3	23.3	18.3	15.8	18.1	16.9	17.7	19.5	22.7	24.4
1988	26.4	23.9	25.0	21.7	17.9	15.4	15.1	17.4	18.4	20.0	22.3	24.1
1989	24.8	25.1	24.2	23.2	19.4	18.0	15.8	18.0	18.3	19.3	22.5	23.4
1990	24.7	25.5	25.0	23.8	18.5	17.7	*	*	*	*	*	24.3
1991	24.4	24.8	24.2	23.0	20.7	18.4	16.9	18.4	19.6	21.1	23.3	25.9
1992	26.0	25.9	24.6	23.3	20.7	20.0	*	*	*	21.7	22.4	23.9
1993	26.1	24.6	24.2	*	*	*	*	*	*	*	*	*
1994	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	25.7
1995	26.0	24.7	24.1	22.9	19.6	18.0	18.8	18.4	18.3	*	*	*
M	25.2	24.9	24.4	22.5	19.9	17.6	16.9	17.7	18.4	20.2	22.8	24.2

Tabela 3: Temperatura compensada (°C) apresentada no período de 1980 a 1995, e a média encontrada neste período para cada mês do ano.

* série mensal incompleta

	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ
1980	82	83	84	88	86	85	87	88	85	87	87	87
1981	87	87	87	84	88	86	84	86	83	86	83	81
1982	78	98	85	82	87	88	86	88	83	83	86	79
1983	83	85	85	90	91	89	91	87	89	88	83	87
1984	81	81	85	86	88	86	86	88	85	85	86	84
1985	81	84	86	88	83	84	87	83	86	83	82	78
1986	81	84	85	86	85	84	88	87	87	81	82	87
1987	82	85	82	88	85	87	87	85	87	86	81	80
1988	83	86	84	87	90	87	86	85	90	85	75	82
1989	87	85	87	86	87	89	84	85	87	82	77	84
1990	88	81	87	88	85	87	89	88	86	87	85	80
1991	82	90	87	86	86	88	82	86	86	84	81	84
1992	90	91	93	94	96	96	97	96	97	95	95	96
1993	95	96	96	94	94	95	94	93	95	94	91	93
1994	93	94	96	95	95	95	95	96	95	95	92	92
1995	94	95	95	94	95	95	94	94	94	*	*	*
M	85.4	87.8	87.7	88.5	88.8	88.8	88.6	88.4	88.4	86.7	84.4	84.9

Tabela 4: Umidade relativa (%) apresentada no período de 1980 a 1995, e a média encontrada neste período para cada mês do ano.

* série mensal incompleta

	JAN	FEV	MAR	ABR	MAI	JUN	JUL	AGO	SET	OUT	NOV	DEZ
1980	459.3	395.6	246.8	85.5	33.8	79.9	163.8	133.5	138.6	208.4	554.3	554.3
1981	559.4	210.5	422.3	94.9	111.8	40.5	83.8	80.1	53.5	139.5	130.8	245.5
1982	126.6	260.0	467.8	141.2	163.8	245.3	99.0	50.5	35.6	35.6	263.4	158.3
1983	236.7	183.2	195.3	234.9	356.4	177.8	266.2	16.3	203.8	111.9	221.3	257.8
1984	324.5	159.7	411.3	100.7	105.1	130.1	52.0	204.3	94.2	87.3	462.0	147.1
1985	132.2	409.2	176.6	173.3	21.7	31.0	28.5	4.1	152.2	110.3	174.9	57.7
1986	311.0	627.5	188.8	158.9	48.5	23.7	89.0	145.0	129.2	122.2	106.7	333.7
1987	503.3	359.5	133.7	278.8	247.8	179.5	34.0	66.7	164.6	129.9	78.9	106.3
1988	390.6	278.4	223.9	219.2	295.3	85.5	28.1	22.3	207.1	165.3	34.4	180.4
1989	558.3	305.1	338.2	168.3	159.9	58.1	152.5	40.6	259.2	164.8	91.8	272.6
1990	473.7	153.4	366.2	281.7	127.0	80.9	290.7	143.8	120.8	154.1	136.5	105.5
1991	130.0	322.6	329.8	111.5	97.3	162.5	1.1	46.2	108.7	223.8	403.8	340.9

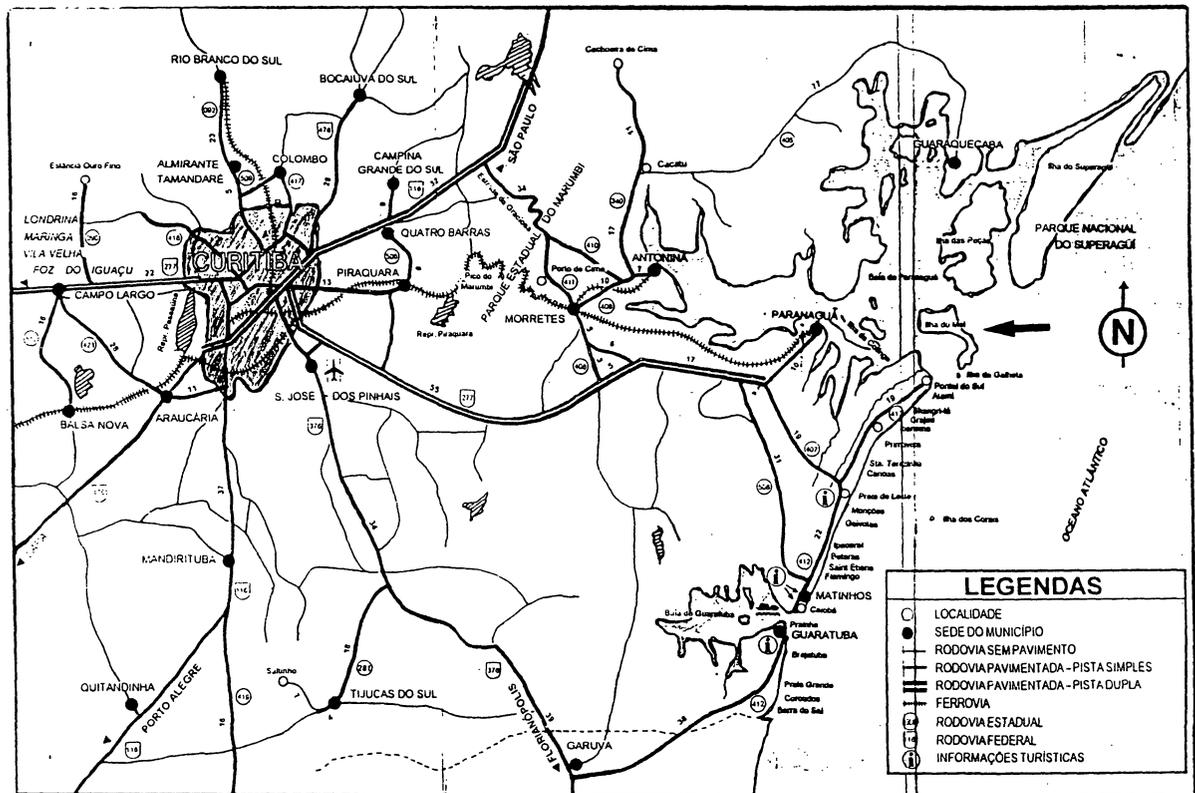
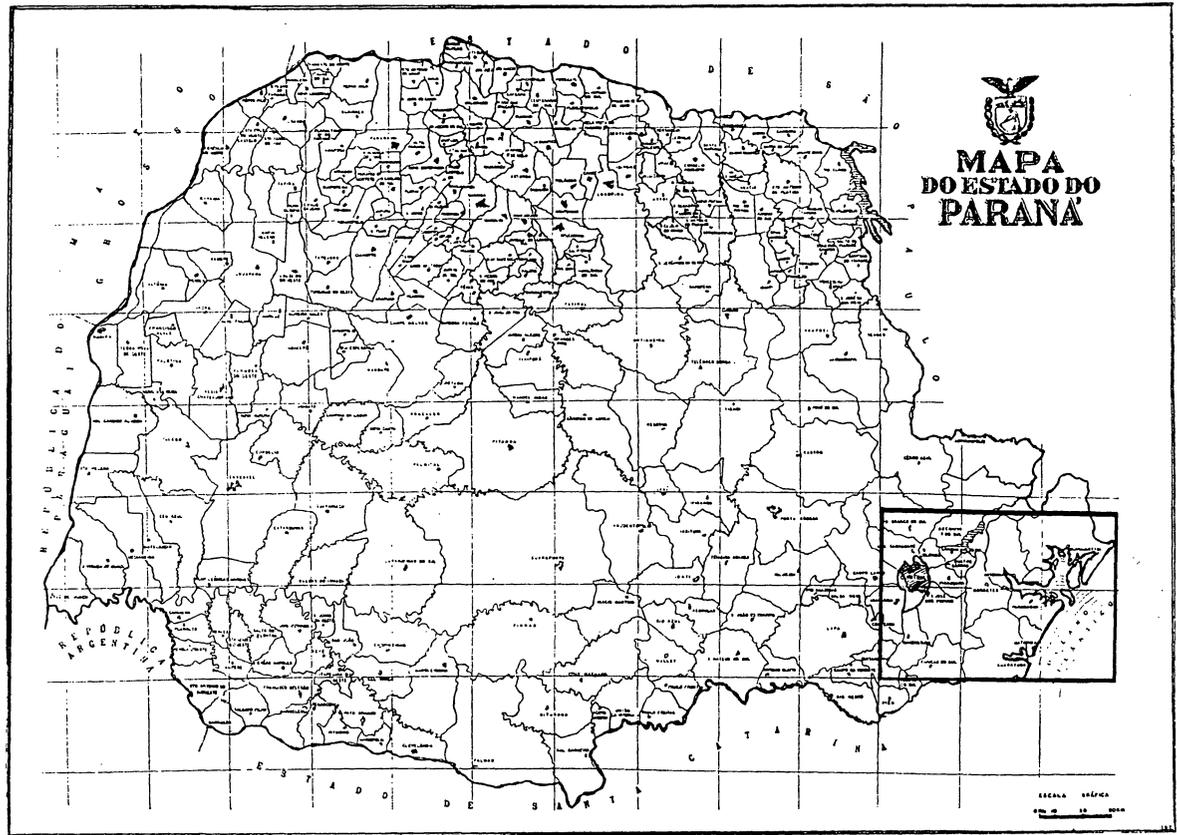
1992	84.7	155.2	283.7	111.5	270.7	68.0	160.1	114.9	82.6	126.6	154.6	123.7
1993	284.1	568.6	139.5	234.2	150.0	99.3	129.0	29.3	341.8	80.2	60.6	234.1
1994	311.5	255.0	286.4	162.0	109.3	97.6	120.4	21.1	36.1	165.5	297.4	143.3
1995	696.6	600.4	111.9	91.1	44.0	116.8	138.2	49.4	190.1	*	*	*
M	348.9	327.7	270.1	165.5	146.4	104.8	114.8	73.0	144.9	135.0	211.4	217.4

Tabela 5: Precipitação mensal total (mm) ocorrida no período de 1980 a 1995, e a média encontrada neste período para cada mês do ano.

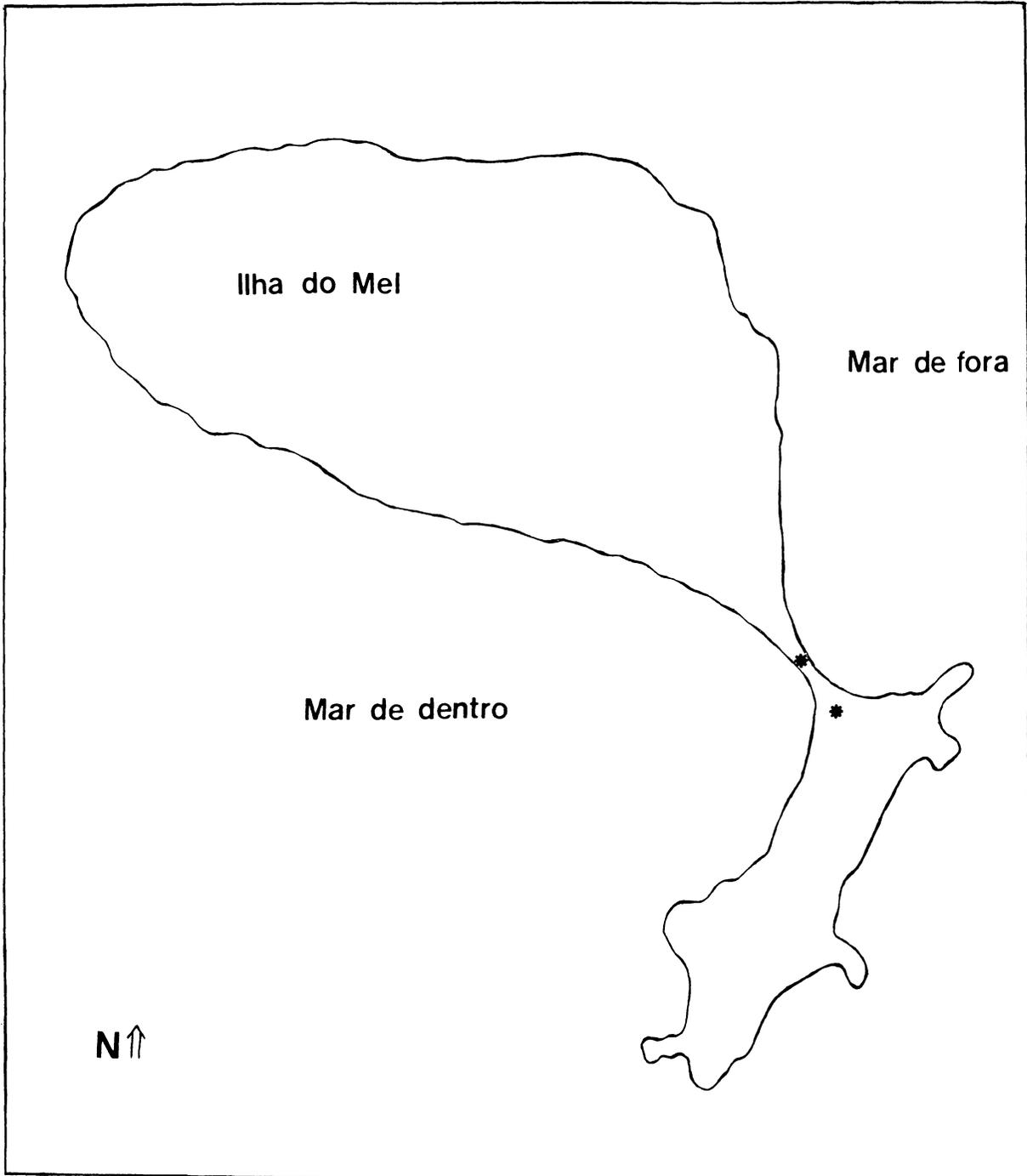
* série mensal incompleta

Observando-se os dados das tabelas constata-se que o mês de janeiro apresentou a maior média das máximas absolutas e das temperaturas compensadas. A menor média das mínimas absolutas e das temperaturas compensadas foram registradas em julho. O mês de setembro, onde concentraram-se nossas principais coletas, apresentou para o período de 1980 a 1995, 30,1 °C como média das máximas absolutas, 10,7 °C como média das mínimas absolutas e 18,4 °C como média das temperaturas compensadas. Esses resultados revelam que há uma variação de temperatura de cerca de 20 °C durante o mês, fazendo com que a média da temperatura compensada atinja um valor que não representa nem muito calor nem muito frio.

A média da umidade relativa (%) é alta durante todo o ano inclusive em setembro, e a precipitação total mensal foi maior nos meses de janeiro e fevereiro e menor no mês de agosto. No entanto o mês de setembro parece marcar o retorno das chuvas uma vez que o valor registrado para a média mensal de precipitação em setembro foi o dobro daquele registrado para o mês de agosto.



A) Mapa mostrando a localização da Baía de Paranaguá, no Estado do Paraná.
 B) Detalhe da Baía de Paranaguá. (→) localização da Ilha do Mel.



A Ilha do Mel e os locais de coleta (*).

5. Resultados

5.1. *Aechmea ornata* (floresta de restinga, hábito terrestre, sombra)

O hábito da planta é mostrado na fig. 1A.

5.1.1. Morfologia

As folhas desta espécie estão dispostas em roseta com as bainhas sobrepostas formando um tanque onde se acumulam água e detritos, servindo de abrigo para insetos e suas larvas. Estas folhas têm em média 75,0 cm de comprimento e 5,0 cm de largura em seu terço médio.

A folha de 4° nó é lanceolada, de ápice agudo, terminando em um espinho forte. Cerca de 1/7 da folha é representado pela bainha de coloração alva, e os 6/7 restantes representam a lâmina foliar de coloração verde escura (fig. 1A). A bainha é ligeiramente mais larga do que a lâmina foliar (fig. 2A).

O bordo foliar possui espinhos com cerca de 2 mm de comprimento que surgem na porção superior da bainha e chegam até cerca de 10 cm antes do espinho terminal. Próximos do ápice foliar os espinhos laterais diminuem de tamanho (fig. 2A).

5.1.2. Anatomia

Regiões	Espessura da folha
Base-meio -----	1448,3 μm
Base-bordo -----	196,5 μm
Meio-meio -----	915,3 μm
Meio-bordo -----	164,2 μm
Apical -----	1526,4 μm

A nervação da folha de *A. ornata* nos dois ambientes estudados é do tipo paralela (fig. 32A), sendo que no ápice da mesma, os feixes vasculares convergem e se fundem, restando um único feixe. Este irriga o espinho terminal. A fig. 32A mostra o parênquima braciciforme disposto entre os feixes vasculares.

Região base-meio

Em secção transversal da lâmina foliar observa-se que a face adaxial da epiderme é uniestratificada, composta por células que apresentam lume de formato triangular e paredes anticlinais e periclinal interna ligeiramente lignificadas (fig. 3). A cutícula que reveste a epiderme é delgada. Em cada lume celular ocorre um corpo silicoso esférico. Em vista frontal, as células epidérmicas apresentam as paredes anticlinais sinuosas, sendo que o seu maior eixo é paralelo ao maior eixo da folha (fig. 5A). Os corpos silicosos são melhor registrados nestas secções paradérmicas (fig. 5A). A face adaxial da epiderme apresenta tricomas escamiformes dispostos em fileiras longitudinais, sendo que tricomas de mesma fileira estão relativamente bem separados entre si. As células epidérmicas localizadas entre tricomas de mesma fileira são em geral, semelhantes àquelas presentes entre as fileiras.

A secção transversal da lâmina foliar revela que em posição subepidérmica adaxial existem duas camadas de células de paredes celulósicas e formato poliédrico ou ligeiramente arredondado (fig. 3). Em vista frontal tais células têm formato retangular e paralelo ao maior eixo da folha (fig. 5C). Em geral, as células subepidérmicas localizadas sob as fileiras de tricomas, são ligeiramente mais largas que aquelas presentes entre estas fileiras (fig. 5C). Em contato com a primeira ou segunda camada subepidérmica ocorrem pequenos feixes isolados de fibras esclerenquimáticas (fig.3). Abaixo da camada subepidérmica está o parênquima aquífero aclorofilado constituído de células grandes e arredondadas, e em seguida um parênquima formado por células menores que as do parênquima aquífero, e que contêm bem poucos cloroplastos (fig. 3). Os espaços intercelulares, quando presentes, são muito pequenos. Imersos neste parênquima estão feixes isolados de fibras esclerenquimáticas, maiores que os presentes nas camadas subepidérmicas adaxiais (fig. 3). Em geral, as células que envolvem tais feixes são menores que as do parênquima adjacente (fig. 3).

Em posição mediana no mesofilo estão os feixes vasculares colaterais que se apresentam basicamente de dois tamanhos, um maior e outro menor; intercalando-se ao longo da lâmina foliar. O xilema apresenta-se voltado para a face adaxial e o floema para a face abaxial. O feixe como um todo é envolto por duas bainhas, uma esclerenquimática e outra parenquimática, provida de pequenos grãos de amido. A bainha esclerenquimática forma calotas nos pólos dos feixes. Os feixes vasculares maiores apresentam entre o xilema e o floema, um estrato de células esclerenquimáticas. Alguns dos feixes vasculares menores não possuem o estrato esclerenquimático entre

xilema e floema, mas apresentam extensões de bainha esclerenquimática em direção às duas faces da folha (fig. 3).

Unindo os feixes vasculares longitudinais existem feixes vasculares transversais, também formados por floema e xilema envoltos por uma bainha esclerenquimática e outra parenquimática. Esta última às vezes é representada pelas células braciformes (fig. 31A).

Os canais ocupados pelo parênquima braciforme estão localizados em posição mediana no mesofilo entre os feixes vasculares, apresentando-se alongados em direção à face abaxial da folha. As células braciformes têm paredes celulósicas e contêm bem poucos cloroplastos (fig. 3).

O parênquima localizado na face abaxial é composto por células arredondadas de paredes celulósicas, sendo que as células mais próximas da epiderme na face abaxial possuem paredes lignificadas. Também são poucos os cloroplastos observados nestas células. Os espaços intercelulares são muito reduzidos. Existem feixes isolados de fibras esclerenquimáticas dispersos neste parênquima porém tais feixes nunca ocorrem próximos à epiderme abaxial (fig. 3).

A camada subepidérmica abaxial é formada por células que em secção transversal da folha, são ligeiramente arredondadas ou alongadas e suas paredes são levemente espessadas e lignificadas (fig. 3). Tal espessamento se estende também até às células das duas camadas inferiores à camada subepidérmica, como já foi dito. Em vista frontal estas células são retangulares e quando estão sob as fileiras de tricomas e estômatos elas são um pouco mais largas e curtas que aquelas localizadas entre as fileiras (fig. 6C).

A face abaxial da epiderme, em secção transversal da lâmina foliar, apresenta células com lume lenticular e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas (fig.3). Sobre a epiderme na face abaxial ocorre uma cutícula com a mesma espessura daquela observada sobre a face adaxial. Nesta face da base foliar a epiderme apresenta tricomas escamiformes e estômatos, que estão dispostos juntos, em fileiras longitudinais. Os estômatos podem estar isolados, em pares ou até mesmo em trios. Em geral, abaixo e paralelamente às fileiras de tricomas e estômatos, estão localizados os canais com parênquima braciforme (fig.3). Estes estão em contato com as câmaras subestomáticas através dos anéis subestomáticos dos quais faremos menção posteriormente. As células epidérmicas abaxiais apresentam em vista frontal, paredes anticlinais sinuosas, e no interior de cada uma delas um corpo silicoso (fig. 6A). Tais células quando localizadas entre os estômatos e tricomas, são mais curtas e mais largas do que aquelas localizadas entre as fileiras longitudinais de estômatos e tricomas (fig. 6A).

Região base-bordo

O bordo foliar da região basal da folha apresenta-se preenchido por um parênquima formado por células de paredes celulósicas, aclorofiladas e de formato ligeiramente alongado (fig. 7A), quando observadas em secção transversal da folha.

As células epidérmicas adaxiais têm lume ligeiramente arredondado quando visto em secção transversal da folha (fig. 7A). Suas paredes anticlinais e periclinal interna são ligeiramente lignificadas. As células epidérmicas abaxiais revelam um lume também arredondado, no entanto suas paredes anticlinais e periclinal interna são mais espessadas que as da face adaxial (fig. 7A). Em vista frontal, as células epidérmicas de ambas as faces têm formato alongado e levemente sinuoso, cujo maior eixo é paralelo ao maior eixo da folha. Não foram encontrados corpos silicosos nestas células (fig. 8A e C).

O feixe vascular mais distal mostra-se envolto por uma camada de células lignificadas. Uma pequena calota de células espessadas, de natureza celulósica é observada no pólo superior deste feixe (fig. 7A).

O bordo foliar é grandemente estreitado, com conseqüente diminuição no tamanho e número de células parenquimáticas. As células epidérmicas de ambas as faces vão perdendo seus espessamentos parietais em direção à região mais distal do bordo foliar. Finalmente o parênquima torna-se ausente, restando somente a epiderme adaxial e abaxial que se tocam (fig. 7A). Nesta região da folha não ocorrem tricomas escamiformes e estômatos.

Região meio-meio

A epiderme na face adaxial é formada por células que, em secção transversal da folha, apresentam lume de formato arredondado, paredes anticlinais e periclinal interna ligeiramente espessadas e lignificadas, e recobertas por uma cutícula delgada (fig. 9). É comum a ocorrência de corpos silicosos nas células epidérmicas. Em vista frontal estas células têm paredes anticlinais sinuosas (fig. 11A) e seu formato e tamanho são em geral os mesmos tanto para as células presentes nas fileiras longitudinais de tricomas como para aquelas localizadas entre estas fileiras.

A camada subepidérmica vista em secção transversal, é formada por células arredondadas de paredes lignificadas (fig. 9). Em vista frontal, tais células são

retangulares e ligeiramente mais curtas e mais largas quando presentes sob as fileiras de tricomas (fig.11C). Também se observa uma lignificação nas paredes da segunda camada subepidérmica, mas esta é menor do que o da primeira camada. Existem pequenos feixes isolados de fibras esclerenquimáticas em contato com a primeira camada, e menos freqüentemente, com a segunda camada subepidérmica (fig. 9).

Em seguida ocorre o parênquima aquífero aclorofilado composto por cerca de três estratos de células de paredes celulósicas, maiores que as subepidérmicas. Abaixo situa-se o parênquima clorofiliano, formado por células arredondadas e menores que as do parênquima anterior. Imersos neste tecido encontram-se feixes isolados de fibras esclerenquimáticas maiores que aqueles localizados próximos à epiderme adaxial (fig. 9).

Os feixes vasculares colaterais têm posição mediana no mesofilo e assim como na base foliar, são de dois tamanhos (fig. 9). Os feixes maiores possuem uma bainha esclerenquimática que forma calotas nos pólos do feixe. Essa bainha é formada por fibras libriformes septadas ou não, e por células parênquimáticas que sofreram esclerificação (fig.33). Separando o xilema do floema ocorre um estrato de células esclerenquimáticas (fig.9). Também se observa uma bainha parenquimática clorofilada circundando a bainha esclerenquimática. A bainha parenquimática se distingue do parênquima clorofiliano por possuir células menores que as deste tecido (fig.9). Os feixes vasculares de menor porte também são envoltos por uma bainha esclerenquimática, mas nem sempre ocorre o estrato esclerenquimático entre xilema e floema. A presença da bainha parenquimática ao redor do feixe menor é menos nítida que no feixe maior, devido à formação das extensões de bainha que se projetam em direção a ambas as faces da folha (fig. 9). Os feixes vasculares transversais neste terço da folha têm estrutura semelhante àqueles presentes no terço basal, já descritos anteriormente (fig. 31A).

O parênquima clorofiliano estende-se por toda a face abaxial do mesofilo e faz limite com a camada subepidérmica. Feixes de fibras esclerenquimáticas também aparecem dispersos nesta face do mesofilo, mas nunca estão em contato com a camada subepidérmica (fig. 9).

Os canais com parênquima braciiforme estão localizados em posição média inferior no mesofilo, entre dois feixes vasculares adjacentes (fig. 9). Os canais têm formato irregular, ligeiramente alongados no sentido perpendicular às epidermes da folha. As células braciiformes são clorofiladas (fig. 9). Foram observados canais contendo no seu centro, um pequeno feixe de fibras circundado por poucas células parenquimáticas.

As células subepidérmicas abaxiais têm paredes espessadas, lignificadas e formato ligeiramente arredondado quando vistas em secção transversal da folha (fig. 9).

Assim como na face adaxial, as células da segunda camada subepidérmica também têm, em menor grau, paredes lignificadas. Em vista frontal, as células subepidérmicas são retangulares, ligeiramente maiores que as células subepidérmicas adaxiais, e apresentam pontuações simples em suas paredes (fig. 12B). Quando presentes sob as fileiras longitudinais de estômatos e tricomas, estas células são ligeiramente mais curtas do que aquelas presentes entre as fileiras (fig. 12B).

Em secção transversal da folha, as células epidérmicas abaxiais apresentam lume lenticular, também com paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas (fig.9). Em vista frontal, as células epidérmicas mostram paredes anticlinais sinuosas e espessadas, semelhantes às células epidérmicas abaxiais da planta de ambiente exposto ao sol, mostradas na fig. 12A. Cada célula contém um corpo silicoso esférico. Sobre as fileiras longitudinais de estômatos e tricomas, as células epidérmicas são mais curtas que aquelas localizadas entre tais fileiras. A superfície epidérmica abaxial também é recoberta por uma fina cutícula.

Região meio-bordo

Em secção transversal da folha, as células epidérmicas adaxiais têm lume com formato arredondado e paredes periclinal interna e anticlinais espessadas e lignificadas (fig.13). Revestindo essa superfície epidérmica existe uma delgada camada de cutícula. Em vista frontal as células epidérmicas apresentam-se alongadas no sentido do maior eixo da folha e suas paredes anticlinais são sinuosas mas em menor grau quando comparadas às células epidérmicas adaxiais da região meio-meio da folha. A presença do corpo silicoso também foi registrada nestas células (fig. 15A).

As células subepidérmicas adaxiais vistas em secção transversal da folha, têm formato ligeiramente poligonal e também apresentam-se lignificadas (fig. 13).

O parênquima clorofiliano preenche toda a região compreendida entre os dois estratos subepidérmicos (fig. 13).

Os feixes vasculares nesta região são pequenos. A presença de bainha esclerenquimática e parenquimática clorofilada nos feixes vasculares também é aqui observada (fig. 13).

Os canais que contêm o parênquima braciforme vão reduzindo seu tamanho em direção ao bordo foliar, até desaparecerem.

A camada subepidérmica abaxial é formada por células ligeiramente arredondadas em secção transversal, com paredes espessadas e lignificadas (fig. 13).

As células epidérmicas abaxiais têm, em secção transversal da folha, lume lenticular arredondado e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas (fig. 13). Em vista frontal suas paredes anticlinais são menos sinuosas e mais espessadas que as células epidérmicas adaxiais, e contêm cada uma, um corpo silicoso esférico (fig.15C).

O espinho lateral possui epiderme e camadas subepidérmicas formadas por células de paredes esclerificadas, apresentando pontoações simples. Em vista frontal esse espessamento é saliente na superfície epidérmica (fig. 25B). Abaixo destas camadas esclerificadas existe parênquima clorofiliano e em geral um único feixe vascular como observado na folha de sol (fig. 32B). Podem ser vistos corpos silicosos nas células da epiderme do espinho. Na região do bordo compreendida entre um espinho e outro, nota-se uma lignificação maior das células epidérmicas e subepidérmicas.

Região apical

A região apical da folha sofre um estreitamento gradativo, observando-se uma convergência dos bordos foliares, acompanhada de uma forte lignificação das camadas epidérmicas e subepidérmicas para a formação de um espinho terminal (fig. 16A-E).

O ápice foliar em secção transversal, apresenta formato de meia-lua (fig.16A). A epiderme na região adaxial está na face côncava e a abaxial na face convexa (fig. 16A). A epiderme na região adaxial, nesta secção, possui células com paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas, e lume triangular contendo um corpo silicoso (fig. 17.1). Em vista frontal, estas células são alongadas e têm paredes anticlinais sinuosas (fig. 20A).

Abaixo da epiderme na face adaxial observam-se duas camadas de células que em secção transversal da folha, são ligeiramente alongadas anticlinalmente com paredes lignificadas, apresentando pontoações simples. A primeira camada subepidérmica quando observada frontalmente mostra células retangulares que são um pouco mais curtas quando presentes sob as fileiras longitudinais de tricomas. Em seguida ocorrem cerca de cinco estratos de células grandes aclorofiladas, também lignificadas e possuindo pontoações simples (fig.17.1). Em direção às margens da folha, diminui o tamanho e número de camadas dessas células (fig. 16A).

O parênquima clorofiliano localizado logo abaixo, é formado por células de paredes celulósicas e formato arredondado, contendo cada uma, vários cloroplastos.

Os espaços intercelulares deste tecido são pequenos e escassos. Ocorrem poucos feixes de fibras esclerenquimáticas dispersos neste parênquima (fig. 16A e 17.3).

Os feixes vasculares, geralmente em dois tamanhos, intercalam-se ao longo da porção mediana do mesofilo (fig. 16A). São envoltos por uma bainha esclerenquimática que forma grandes calotas nos pólos dos feixes vasculares (fig. 17.4). Em geral, todos os feixes apresentam o xilema separado do floema por um estrato esclerenquimático (fig. 17.4). Somente os feixes bem pequenos não a possuem. Externamente a essa bainha, existe outra, parenquimática, clorofilada, com células geralmente menores que as do parênquima clorofiliano adjacente (fig. 17.4).

Os canais contendo o parênquima braciforme ocorrem entre os feixes vasculares estendendo-se em direção à face abaxial (fig. 16A). As células braciformes também são clorofiladas (fig. 17.2).

O parênquima clorofiliano atinge a face abaxial, com as mesmas características observadas na face adaxial. Abaixo deste tecido, ocorrem duas camadas de células com paredes lignificadas, em geral aclorofiladas. Em seguida, justapostas à face abaxial da epiderme, existem outras duas camadas de células com paredes muito espessadas e lignificadas providas de pontoações simples (fig. 17.2). O lume dessas células é relativamente reduzido quando visto em secção transversal da folha. Em vista frontal, essas células são retangulares e alongadas, podendo se observar melhor as pontoações de suas paredes. Estas células são mais largas e mais curtas sob as fileiras de estômatos e tricomas (fig. 21B).

A epiderme na face abaxial é composta por células que possuem um lume pequeno de formato lenticular quando visto em secção transversal da folha, e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas (fig. 17.2). Em vista frontal, as paredes anticlinais são sinuosas, e cada célula é provida de um corpo silicoso esférico. Essas células são geralmente maiores e mais estreitas entre as fileiras longitudinais de tricomas e estômatos. As superfícies epidérmicas ad e abaxial são recobertas por uma fina camada de cutícula.

Espinho terminal

Os bordos foliares vão tornando-se cada vez mais lignificados e convergentes, formando o espinho terminal (fig. 16A-E). A base do espinho tem formato ligeiramente cordiforme quando observada em secção transversal (fig. 16B), e nesta região, as características da epiderme nas faces adaxial e abaxial, e camadas subepidérmicas, são as mesmas já descritas para o ápice da folha. Há no entanto, um

conseqüente aumento na lignificação da epiderme e camadas subepidérmicas, constituindo nesta região um tecido esclerenquimático (fig. 16C-E).

As células do parênquima clorofiliano vão diminuindo de tamanho e o espaço entre elas torna-se cada vez menor. Os canais com parênquima braciforme também diminuem de tamanho, conseqüentemente as células braciformes tornam-se menores, até desaparecerem (fig. 16C-E).

Os feixes vasculares vão se anastomosando ao longo do espinho em direção ao ápice; mas continuam apresentando as mesmas características já descritas.

No ápice do espinho resta um único feixe vascular, envolto por sua bainha esclerenquimática (fig. 16E e 17.5). A bainha parenquimática perde parte de sua nitidez; no entanto suas células são também providas de cloroplastos. O espaço entre as camadas periféricas esclerenquimáticas e o feixe vascular é ocupado por parênquima clorofiliano. As paredes das células esclerenquimáticas apresentam numerosas pontoações simples (fig. 17.6). Algumas cicatrizes dos pedicelos dos tricomas escamiformes podem ainda ser observadas na epiderme do espinho.

Tricomas escamiformes e estômatos

A espécie *Aechmea ornata* (f.r., t., sombra) possui tricomas escamiformes em ambas as faces da folha. Eles se dispõem em fileiras longitudinais ao longo da lâmina foliar sendo que nas fileiras da face abaxial os estômatos se fazem presentes junto aos tricomas.

A contagem dos tricomas escamiformes, por mm², ao longo da folha revelou o seguinte:

		Terços	Basal	Médio	Apical
Nº de tricomas por mm ²	face adaxial		13,2	12,7	13,8
	face abaxial		13,7	21,2	21,0

O número de tricomas na face adaxial pouco variou ao longo dos 3 terços da folha, sofrendo uma pequena diminuição no terço médio da mesma. Na face abaxial o número de tricomas encontrados foi superior ao da face adaxial com exceção do terço basal que apresentou número de tricomas quase igual ao da face adaxial.

Nos três terços da folha e em ambas as faces da epiderme, a secção longitudinal do tricoma revela a mesma estrutura: uma célula basal e duas ou três células

formando o pedicelo do tricoma (fig. 22A). Estas células são vivas e no ápice foliar, elas são menores e mais estreitas. Em vista frontal observam-se algumas diferenças na estrutura do escudo do tricoma. Na região basal da folha, na face adaxial, a porção central do escudo é formada por cerca de 4 células de formatos variados e paredes lignificadas. Destas células partem em geral duas séries de células alongadas também com paredes ligeiramente espessadas e sinuosas em alguns pontos (fig. 22B). Estas células dão um aspecto radiado ao tricoma. Todo este conjunto descrito constitui-se de células vivas. Ao redor das células alongadas, existem várias séries de células arredondadas e ovaladas, de paredes finas compondo o bordo do escudo (fig. 22B). Como estas células não apresentam conteúdo, essa região se mostra quase transparente. É difícil visualizar um tricoma individualmente, já que os bordos dos escudos vizinhos se sobrepõem, formando uma cobertura contínua sobre a epiderme.

Na face abaxial da região basal, o escudo do tricoma tem organização semelhante à observada na face adaxial. A única diferença observada reside no número de células alongadas que circundam as células centrais do escudo, que nesta face da folha, é menor que na face adaxial, constituindo geralmente uma única série.

Na região mediana e apical da folha, os escudos dos tricomas de ambas as faces da epiderme, apresentam a mesma redução no número de células alongadas periféricas às células centrais (fig. 23A e B). Além disso elas sofrem redução no seu tamanho o que conseqüentemente reduz o tamanho do escudo como um todo. A estrutura restante do tricoma é a mesma observada nos escudos da região basal da lâmina foliar.

Os estômatos desta espécie, como já mencionado anteriormente, ocorrem somente na face abaxial das folhas, sendo recobertos pelos escudos dos tricomas.

A contagem dos estômatos, por mm^2 , ao longo da folha revelou os seguintes resultados:

	Terços	Basal	Médio	Apical
Nº de estômatos por mm^2		6,6	47,4	31,8
proporção média estômato/tricoma		0,48 : 1	2,23 : 1	1,51 : 1

Como pode-se observar, o número de estômatos é muito pequeno no terço basal, sofrendo um grande aumento no terço médio e um leve decréscimo no terço apical. Geralmente as fileiras abaxiais de tricomas e estômatos são subjacentes aos canais

com parênquima braciforme, estabelecendo um contato entre este tecido e a câmara subestomática. Isso ocorre através de canais secundários formados por anéis de células parenquimáticas. O primeiro anel da câmara subestomática é em geral formado por duas células em forma de “C” (fig. 24A), cujas extremidades formam lobos que se projetam na direção da abertura estomática (fig. 26C e D). Os outros anéis podem ser formados por 2, 3 ou 4 células (fig. 24B e E).

Os estômatos situam-se um pouco abaixo do nível da epiderme (fig. 26B e D) sendo que essa depressão é menor na região basal e maior na região apical da folha.

Em vista frontal as células-guarda têm formato reniforme e estão em posição ligeiramente inferior às células epidérmicas (fig. 25A e 26A). O estômato apresenta em geral seis células epidérmicas ao seu redor. Duas destas células estão localizadas nos pólos do estômato e se projetam sob ele; e as demais células estão nas laterais do mesmo (fig. 26A). Em geral, estas células que circundam o estômato também possuem corpos silicosos. Sob cada uma das células-guarda existe uma célula de formato retangular e paredes celulósicas, com o seu maior eixo paralelo ao maior eixo da lâmina foliar (fig. 26A).

A secção transversal mediana do estômato e a secção segundo o maior eixo da célula-guarda, revelam paredes periclinais externa e interna espessadas e lume reduzido (fig. 26C e D). A secção transversal na região polar do estômato evidencia um lume com formato de um triângulo deitado (fig. 26B). Geralmente uma fina cutícula recobre a parede periclinal externa do complexo estomático, estendendo-se até a superfície da parede periclinal interna voltada para o interior da câmara subestomática (fig. 26B-D)

Todas estas características descritas acima são observadas para os estômatos dos três terços da folha. Uma pequena diferença ocorre nos estômatos da região apical onde as camadas subepidérmicas começam a se esclerificar e as células do primeiro anel subestomático, e em seguida os demais anéis, sofrem grande lignificação, diminuindo a câmara subestomática.

5.2. *Aechmea ornata* (floresta de restinga, hábito terrestre, sol)

O hábito da planta é mostrado na fig. 1B.

5.2.1. Morfologia

As folhas dispõem-se em roseta formando um tanque na base, onde se acumulam água e detritos. Têm em média 41,8 cm de comprimento e 4,3 cm de largura no seu terço médio. A roseta de *A. ornata* em ambiente exposto ao sol apresenta-se mais fechada e com folhas dispostas mais verticalmente do que a roseta e folhas da mesma espécie em ambiente sombreado.

A folha do 4º nó é lanceolada, de ápice agudo com um espinho terminal (fig.2B). A lâmina foliar é verde clara (fig. 1B) e a bainha, que corresponde a cerca de ¼ da folha, é ligeiramente amarronzada, mais larga do que a lâmina foliar e de contorno arredondado. Os espinhos do bordo foliar surgem na porção superior da bainha e chegam até cerca de 10 cm antes do espinho terminal (fig. 2B). Eles têm cerca de 2 mm de comprimento, diminuindo de tamanho quanto mais próximos do ápice foliar.

5.2.2 Anatomia

Regiões	Espessura da folha
Base-meio -----	788,8 µm
Base-bordo -----	137,3 µm
Meio-meio -----	1028,3 µm
Meio-bordo -----	231,5 µm
Apical -----	1056,6 µm

Comparando-se as folhas de *A. ornata* nos dois ambientes estudados, observa-se que a folha de sol apresentou somente as regiões meio-meio e meio-bordo mais espessas do que a folha de sombra.

A nervação da folha desta espécie é do tipo paralela (fig. 32A), como já mencionado para a mesma espécie que habita locais sombreados. Os feixes vasculares convergem no ápice foliar e se fundem.

Região base-meio

Em secção transversal da folha, a epiderme na face adaxial é composta por células de lume ligeiramente arredondado, contendo cada uma um corpo silicoso esférico. As paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e lignificadas (fig. 4). Em vista frontal estas células revelam paredes anticlinais sinuosas (fig. 5B). Nesta face da epiderme ocorrem tricomas escamiformes dispostos em fileiras longitudinais. As células epidérmicas localizadas entre essas fileiras, são ligeiramente mais alongadas e estreitas do que aquelas presentes nas fileiras de tricomas (fig. 5B).

A camada subepidérmica é formada por células que, em secção transversal da folha, apresentam-se arredondadas, com paredes espessadas e lignificadas (fig. 4). Em vista frontal, estas células são retangulares apresentando algumas pontoações simples. Quando estão localizadas sob as fileiras de tricomas elas são mais largas do que aquelas presentes entre essas fileiras (fig. 5D).

Em seguida, ocorre o parênquima aquífero aclorofilado formado por cerca de 5 estratos de células maiores que as células subepidérmicas. Dispersos neste tecido estão pequenos feixes isolados de fibras (fig. 4).

Em posição mediana no mesofilo estão os feixes vasculares colaterais que são basicamente de dois tamanhos (fig. 4). Cada feixe é envolto por duas bainhas, a externa parenquimática e a interna esclerenquimática. A externa apresenta pequenos grãos de amido (fig. 4). O xilema e o floema dos feixes maiores estão separados um do outro por um estrato de células esclerenquimáticas. Estes feixes geralmente não apresentam extensões de bainha, mas nos pólos destes feixes ficam muito evidentes as calotas de fibras esclerenquimáticas (fig. 4). Os feixes de menor porte apresentam extensões de bainha que estendem-se em direção às duas faces da folha (fig. 4). Feixes vasculares transversais são observados interligando os feixes longitudinais paralelos, e possuem além de uma bainha esclerenquimática, uma bainha parenquimática externa que pode ser constituída às vezes, por células braciiformes (fig. 31B).

Os canais que contêm o parênquima braciiforme surgem em posição mediana inferior no mesofilo e são arredondados (fig. 4). Algumas células do parênquima braciiforme possuem cloroplastos, mas estes são muito escassos. Feixes isolados de fibras esclerenquimáticas estão dispersos no parênquima da face abaxial, em número um pouco maior que o da face adaxial (fig. 4)

As células da camada subepidérmica são ligeiramente arredondadas quando observadas em secção transversal da folha (fig. 4). Suas paredes são espessadas e lignificadas. Em vista frontal estas células têm formato retangular, suas paredes

anticlinais mostram-se mais espessadas do que as células subepidérmicas adaxiais, e contêm inúmeras pontoações simples. Estas pontoações estão representadas na fig. 6D, em vista frontal e seccionadas transversalmente. Sob as fileiras de tricomas e estômatos estas células subepidérmicas são mais largas (fig. 6D). As células epidérmicas abaxiais têm lume arredondado e suas paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e lignificadas, quando vistos em secção transversal da folha (fig. 4). Em vista frontal, elas têm paredes anticlinais sinuosas e a presença do corpo silicoso em cada célula é melhor registrada (fig. 6B).

Região base-bordo

O bordo foliar na porção basal da folha tem uma estrutura anatômica relativamente simples. Em sua extremidade, as epidermes adaxial e abaxial se tocam, não existindo mesofilo (fig. 7B). Em vista frontal, as células epidérmicas ad e abaxiais têm formato alongado, com as extremidades afiladas e paredes anticlinais levemente sinuosas (fig. 8B e D). Estas células possuem corpos silicosos, ao contrário do que se observou para as mesmas células da planta de local sombreado (fig. 8B e D). Aos poucos as duas faces da epiderme vão sendo separadas por células parenquimáticas de formato irregular. As paredes anticlinais e periclinal interna das células epidérmicas ad e abaxiais vão se tornando lignificadas, sendo que esse processo é primeiramente melhor observado nas células epidérmicas abaxiais (fig. 7B). Quando isto ocorre, as células epidérmicas assumem, em vista frontal, um formato retangular, com paredes sinuosas, já observados nas células epidérmicas da região base-meio da folha. Nesta região mais distal do bordo foliar não são observados estômatos ou tricomas escamiformes.

O feixe vascular mais distal tem estrutura semelhante àquele encontrado no bordo da base foliar da planta de local sombreado. Ele é envolto por um estrato de células lignificadas, sendo que o xilema e floema não apresentam-se separados por um estrato de células.

Região meio-meio

As células da face adaxial da epiderme apresentam lume triangular ou arredondado quando visto em secção transversal da lâmina foliar (fig. 10). Suas paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e lignificadas, sendo que as anticlinais, quando vistas frontalmente, apresentam a mesma sinuosidade já observada nas células da

região basal da folha. É freqüente a presença de corpos silicosos nestas células (fig. 11B).

Em posição subepidérmica existem uma ou duas camadas de células com paredes lignificadas. A primeira delas, imediatamente abaixo da epiderme, é composta por células arredondadas menores que aquelas das camadas subseqüentes (fig. 10). Em geral, as células dessa primeira camada apresentam-se mais largas e mais curtas quando estão sob as fileiras de tricomas (fig. 11D), embora esta diferença seja menos evidente quando os tricomas de mesma fileira estão mais afastados uns dos outros. Entre a primeira e a segunda camadas subepidérmicas, ocorrem pequenos feixes isolados de fibras esclerenquimáticas (fig. 10).

Existem cerca de duas camadas de células aclorofiladas com paredes celulósicas constituindo o parênquima aquífero, que antecede o parênquima clorofiliano. Observa-se também entre estas células, feixes pequenos de fibras esclerenquimáticas (fig. 10).

O parênquima clorofiliano é formado por células ovaladas e arredondadas e preenche não só a porção superior do mesofilo como também a inferior (fig. 10).

Os feixes vasculares colaterais encontram-se em posição mediana no mesofilo, são de dois tamanhos, e envolvidos por duas bainhas. A interna é esclerenquimática, formada por células parênquimáticas esclerificadas e por fibras libriiformes septadas ou não (fig. 33), e a externa é parenquimática, provida de cloroplastos, sendo suas células menores que as demais células do parênquima clorofiliano (fig. 10). Os feixes maiores apresentam o floema e o xilema separados um do outro por um estrato de células esclerenquimáticas, e possuem calotas de fibras em seus pólos superior e inferior (fig. 10). Os feixes vasculares menores apresentam extensões de bainha. Entre dois feixes vasculares maiores podem ocorrer de um a três feixes menores. Os feixes vasculares transversais observados nesta região têm estrutura semelhante aos já descritos para a região basal da folha (fig. 31B). Os canais com parênquima braciforme têm formato irregular contrastando com a forma arredondada observada nos canais da base da folha. Os feixes vasculares estão mais próximos uns dos outros, tornando os canais mais estreitos. As células braciformes também são clorofiladas (fig. 10).

O parênquima clorofiliano na porção inferior do mesofilo faz limite com a segunda camada subepidérmica abaxial. Nesse parênquima estão imersos feixes de fibras esclerenquimáticas; alguns ligeiramente maiores que os da porção superior do mesofilo (fig.10).

As duas camadas subepidérmicas abaxiais apresentam paredes lignificadas sendo que na primeira, as células são ligeiramente retangulares ou arredondadas em secção transversal da folha, e menores que as da segunda camada, onde as células não

têm um formato padrão (fig. 10). Quando em vista frontal, as células subepidérmicas são retangulares, com pontoações simples, e ligeiramente mais largas sob as fileiras de tricomas e estômatos (fig. 12C).

As células epidérmicas da face abaxial apresentam lume lenticular e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas quando observadas em secção transversal da lâmina foliar (fig. 10). As células epidérmicas abaxiais, quando localizadas entre as fileiras longitudinais de tricomas e estômatos, são ligeiramente mais alongadas que aquelas localizadas sob as fileiras (fig. 12A). Embora os estômatos e tricomas presentes na face abaxial desta região da folha estejam localizados na mesma direção dos canais com parênquima bracicforme, às vezes eles podem ocorrer abaixo dos feixes vasculares. Mesmo nestes casos, a conexão entre a câmara subestomática e os canais continua existindo.

Região meio-bordo

Em secção transversal da lâmina foliar as células da face adaxial da epiderme apresentam lume triangular e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas (fig. 14). Em vista frontal, cada célula contém um corpo silicoso e suas paredes anticlinais são sinuosas, sendo que essa sinuosidade é menor que a observada nas células epidérmicas adaxiais da região meio-meio (fig. 15B).

A camada subepidérmica é formada por células arredondadas com paredes lignificadas, sendo que tal lignificação às vezes é observada nas paredes das células da camada subsequente (fig. 14).

O parênquima clorofiliano se dispõe no mesofilo entre os estratos epidérmicos ad e abaxial. Este tecido é formado por células arredondadas de paredes celulósicas (fig. 14).

Os feixes vasculares colaterais são pequenos, envoltos por uma bainha esclerenquimática interna e outra parenquimática clorofilada externa (fig. 14).

Os canais com parênquima bracicforme não se fazem presentes no bordo foliar.

A camada subepidérmica abaxial é composta por células que, em secção transversal da folha, são arredondadas e com paredes lignificadas (fig. 14).

As células da face abaxial da epiderme têm paredes anticlinais e periclinal interna espessadas, e lume lenticular quando visto em secção transversal (fig.14). As paredes anticlinais, em vista frontal, são sinuosas, mas em menor grau que as células epidérmicas abaxiais da região meio-meio. As superfícies ad e abaxial são recobertas por

uma fina camada de cutícula. Observa-se a presença de um corpo silicoso esférico em cada célula epidérmica abaxial (fig. 15D).

O espinho lateral apresenta epiderme e camadas subepidérmicas esclerificadas. Abaixo desse estrato existe parênquima clorofiliano e em geral um único feixe vascular (fig. 32B). Também na superfície epidérmica do espinho são encontrados tricomas escamiformes (fig. 31.C)

Região apical

A porção apical da folha é afilada terminando em um espinho. Esta região quando vista em secção transversal, apresenta formato de meia-lua. No entanto, para a formação do espinho, os bordos foliares convergem para o centro da lâmina foliar fazendo com que essa região assumira um formato circular (fig. 18A-E).

Na secção em meia-lua, a epiderme da face adaxial é formada por células que apresentam lume triangular contendo um corpo silicoso e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas (fig. 19.1). Em vista frontal, as paredes anticlinais destas células são sinuosas (fig. 20B). Uma fina cutícula recobre esta superfície epidérmica.

A camada subepidérmica é composta por células alongadas quando vistas em secção transversal da folha, possuindo paredes lignificadas (fig. 19.1). Em vista frontal estas células são retangulares, às vezes com as extremidades afiladas (fig. 20D). As duas ou três camadas celulares seguintes também possuem células alongadas com paredes lignificadas, mas são maiores que as células subepidérmicas (fig. 19.1).

Em seguida ocorre um parênquima clorofiliano formado por células arredondadas de paredes celulósicas e menores que as anteriores. Imersos neste tecido existem grandes e pequenos feixes de fibras esclerenquimáticas (fig. 18A e 19.3).

Em posição mediana inferior estão os feixes vasculares intercalados com os canais de parênquima braciforme (fig. 18A). Os feixes vasculares são colaterais e de dois tamanhos. Em geral, apresentam o xilema separado do floema por uma ou duas camadas de células esclerenquimáticas. O feixe também é envolto por uma bainha esclerenquimática que nas regiões polares do feixe, formam grandes calotas (fig. 19.4). Às vezes estas se estendem em direção às faces adaxial e abaxial constituindo extensões de bainha. Externamente a esta, existe uma bainha de células parenquimáticas clorofiladas ligeiramente menores que as demais células adjacentes (fig. 19.4). Os feixes vasculares menores têm basicamente a mesma organização dos maiores, sendo que as extensões de bainha geralmente são mais estreitas que as dos feixes maiores.

Os canais com parênquima braciforme são alongadas no sentido transversal da folha, mas são bem mais estreitos que aqueles localizados nos terços médio e basal da folha. As células braciformes têm paredes celulósicas e são clorofiladas, possuindo “braços” curtos como pequenas projeções (fig.19.2).

O parênquima clorofiliano voltado para a face abaxial apresenta a mesma organização descrita para a face adaxial. A camada subepidérmica é composta por células arredondadas em vista transversal, com paredes espessadas, que apresentam pontoações simples (fig. 19.2) Em vista frontal elas são ligeiramente retangulares e quando estão sob as fileiras de tricomas e estômatos, são mais curtas (fig. 21C).

O lume das células epidérmicas abaxiais têm formato lenticular quando visto em secção transversal da folha. As paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e uma fina cutícula recobre esta superfície epidérmica (fig. 19.2). Em vista frontal esta células apresentam as paredes anticlinais sinuosas (fig. 21A), sendo que, quando presentes nas fileiras longitudinais de tricomas e estômatos, tais células são em geral mais curtas do que aquelas presentes entre as fileiras.

Espinho terminal

Os bordos foliares da região apical convergem e sofrem um conseqüente aumento na lignificação de suas camadas epidérmica e subepidérmicas, formando o espinho terminal (fig. 18A-E).

As células do parênquima clorofiliano são arredondadas e quase não se observam espaços intercelulares.

Os canais com parênquima braciforme tornam-se cada vez menores, até desaparecerem (fig. 18B-E). Os feixes isolados de fibras também diminuem em direção ao ápice (fig. 18B-E).

Os feixes vasculares apresentam a mesma estrutura descrita para os feixes vasculares da região apical da folha. No entanto, eles vão se anastomosando até restar um único feixe no ápice do espinho (fig. 18E). Nesta região as camadas subepidérmicas lignificadas constituem um tecido esclerenquimático espesso, com células de lume muito reduzido interligadas por inúmeras pontoações (fig. 19.6). As cicatrizes dos pedicelos dos tricomas são vistas na epiderme do espinho.

Tricomas escamiformes e estômatos

Os tricomas escamiformes presentes na face ad e abaxial da folha de *A. ornata* (f.r., t., sol), dispõem-se em fileiras longitudinais, sendo que na face abaxial estas fileiras abrigam também os estômatos.

A contagem dos tricomas, por mm², ao longo da folha revelou os seguintes números:

		Terços	Basal	Médio	Apical
Nº de tricomas	face adaxial		15,1	12,5	18,0
por mm ²	face abaxial		22,1	19,1	29,1

Na face adaxial, o número de tricomas escamiformes é um pouco maior que o número encontrado na face adaxial de *A. ornata* (f.r., t., sombra). Em ambas as faces, o terço que possui menos tricomas por mm² é o médio, e o que possui mais tricomas é o apical. A face abaxial apresenta número de tricomas maior que a face adaxial e maior também que o número encontrado na face abaxial da planta de ambiente sombreado.

Ao longo de toda a folha e em ambas as faces da mesma, a secção longitudinal do tricoma revela a presença de uma célula basal e cerca de três células constituindo o pedicelo (fig. 27A). Todas estas células são vivas, no entanto no terço apical elas se mostram bastante estreitadas.

Na região basal da folha, o escudo do tricoma das faces ad e abaxial revelam a mesma estrutura. A porção central do escudo é formada por cerca de 4 células de diferentes formatos e paredes espessadas. Ao redor destas células centrais existem duas séries de células alongadas que apresentam sinuosidades em suas paredes (fig. 27B). Estas células alongadas bem como as células centrais do escudo são vivas e apresentam suas paredes um pouco espessadas, sendo esse espessamento maior na parede periclinal externa (fig. 27A). Constituindo o bordo do escudo observam-se cerca de três séries de células arredondadas, e sem conteúdo. Os bordos dos tricomas se tocam formando uma cobertura contínua sobre a epiderme (fig. 27B).

Na região mediana e apical da folha, em ambas as faces da mesma, as células alongadas adjacentes às células centrais do escudo, são mais curtas e dispostas em uma única série fazendo com que o tamanho do escudo destas regiões seja menor que o observado na região basal da folha (fig. 28A e B).

Esta espécie, em ambiente exposto ao sol, possui estômatos com disposição e estrutura anatômica semelhantes ao já descrito para a mesma espécie que se desenvolve à sombra (fig. 29 A-D). Os anéis subestomáticos estão representados na fig. 30A-G. A diferença observada está no número de estômatos, por mm^2 , presentes na face abaxial das folhas. Os números encontrados foram:

	Terços	Basal	Médio	Apical
Nº de estômatos por mm^2		2,4	31,6	55,2
proporção média estômato/tricoma		0,11 : 1	1,65 : 1	1,90 : 1

Com os resultados acima verifica-se que o terço apical é o que apresenta o maior número de estômatos por mm^2 sendo que, na planta de ambiente sombreado o maior número foi encontrado no terço médio. O terço basal apresentou número quase três vezes menor que o registrado para esse terço na planta de ambiente sombreado.



Fig. 1. Vista geral do hábito de *Aechmea ornata* dentro da floresta de restinga, em hábito terrestre. A) ambiente sombreado; B) expostas ao sol.

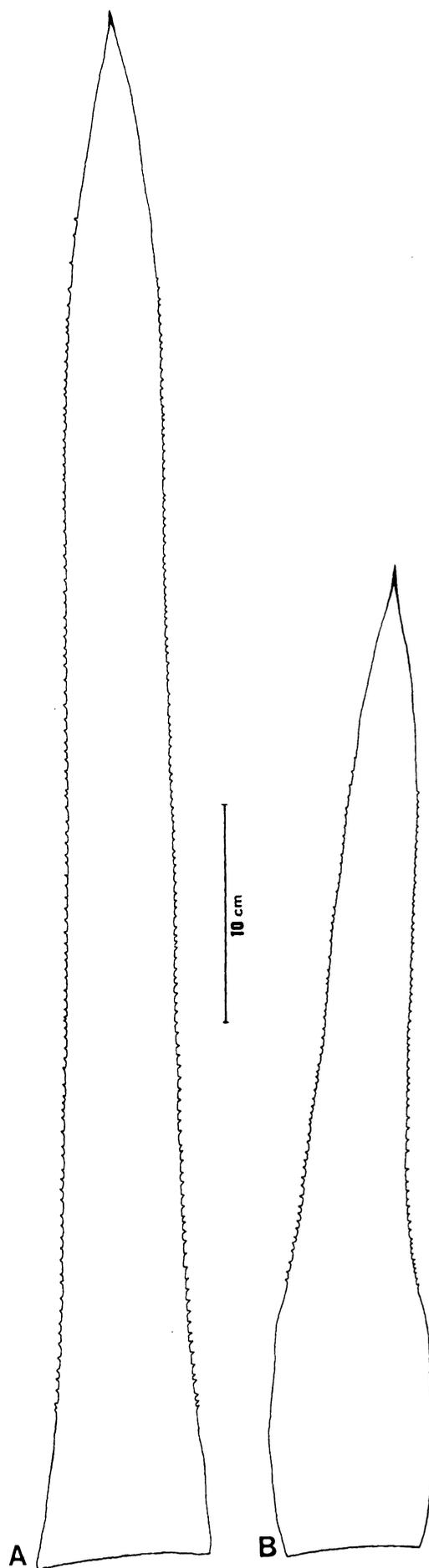


Fig. 2. Morfologia da folha de 4° nó de A) *A. ornata* (fr., t., sombra) e B) *A. ornata* (fr., t., sol).

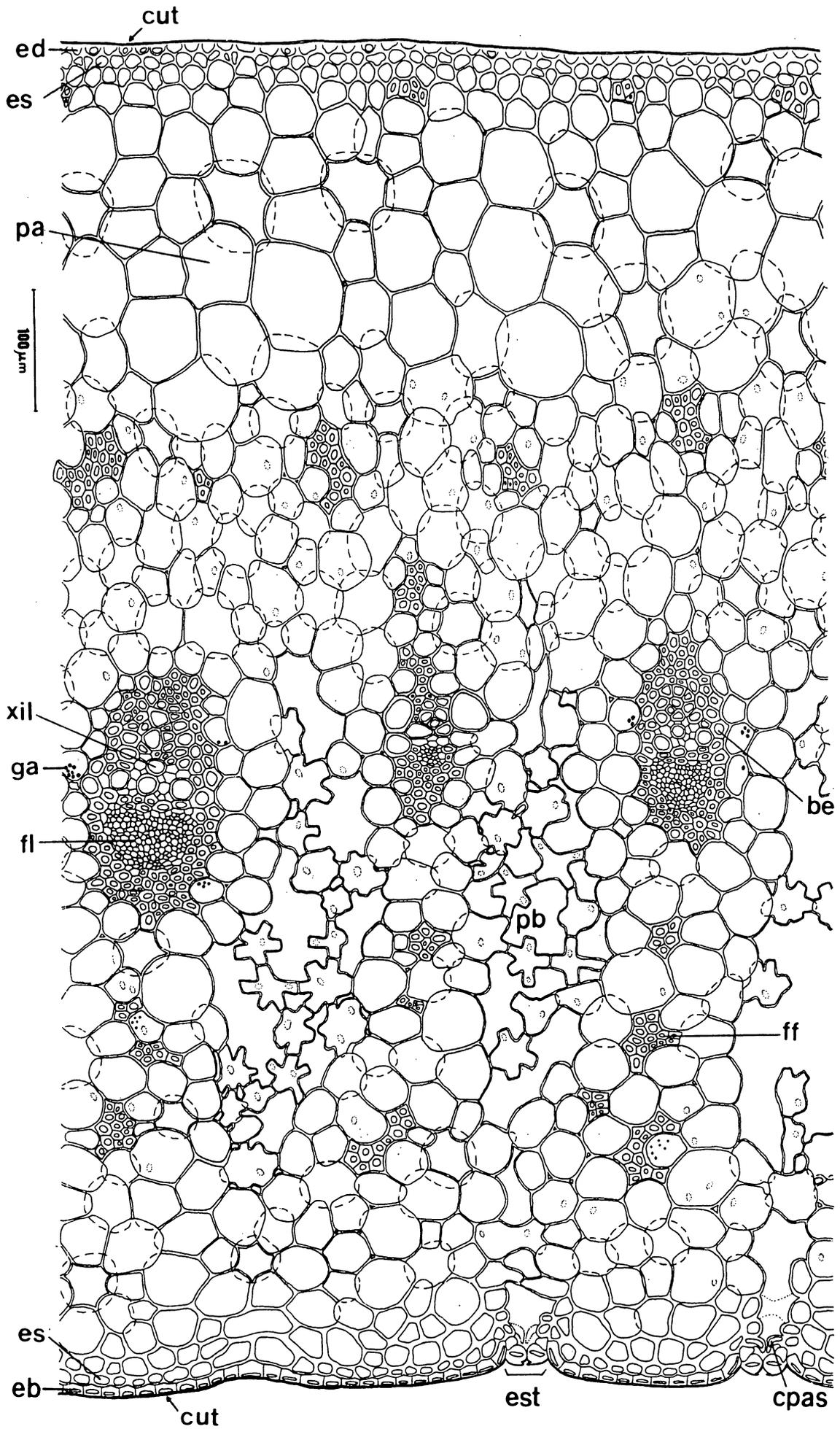


Fig. 3. *A. ornata* (fr., t, sombra). Secção transversal da região base-meio.

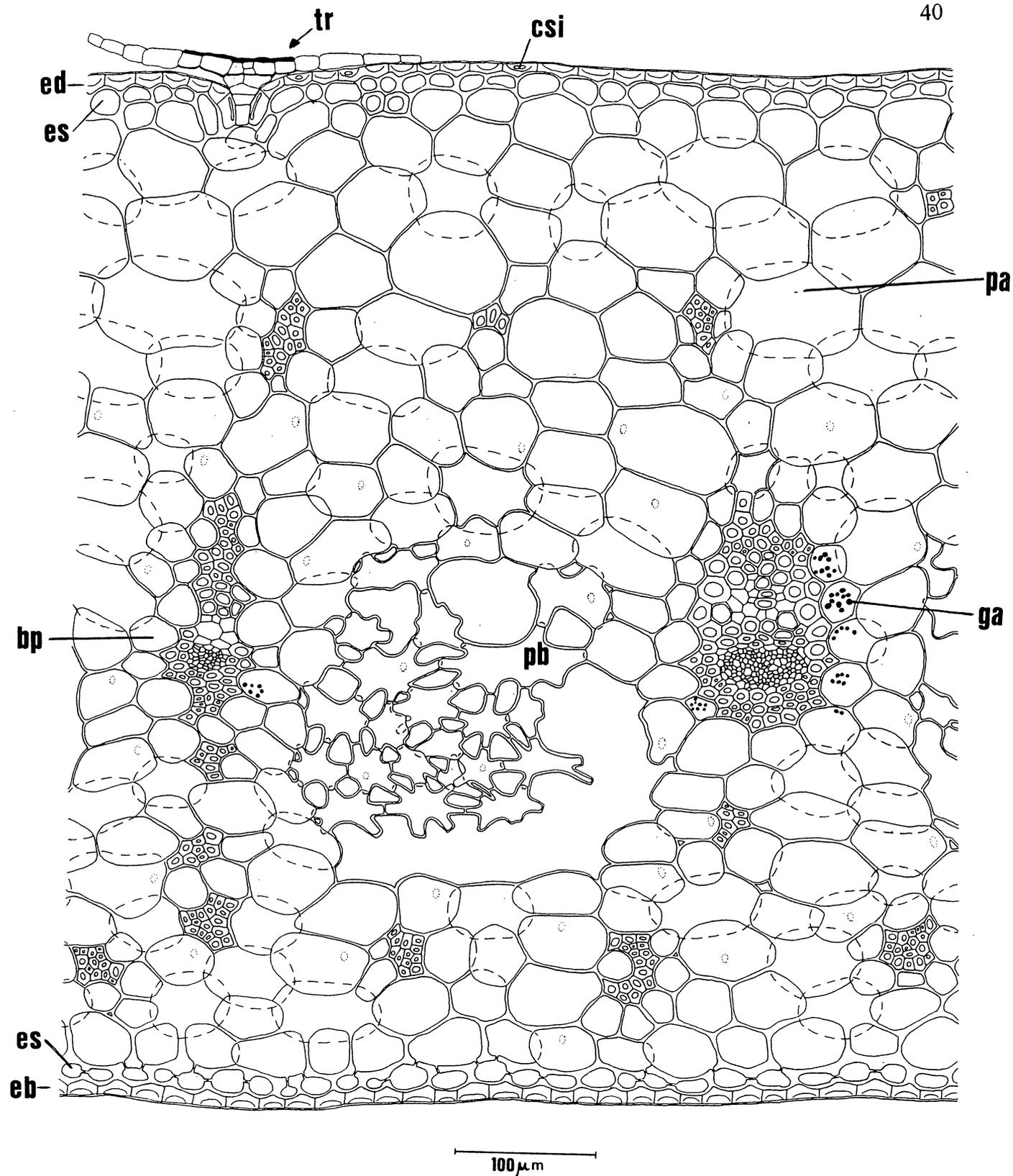


Fig. 4. *A. ornata* (fr., t., sol). Secção transversal da região base-meio.

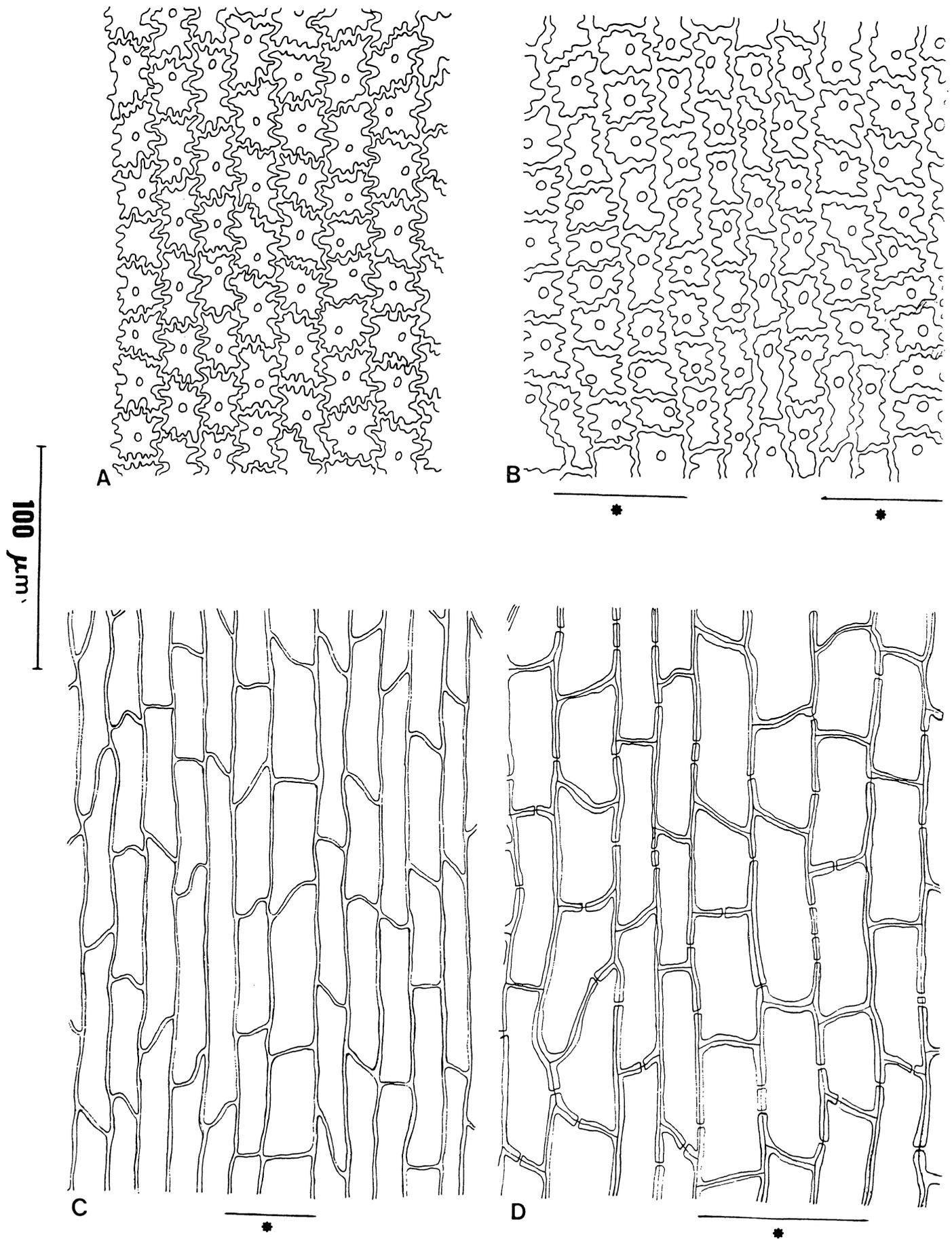


Fig. 5. Região base-meio, face adaxial. Vista frontal da epiderme (A) e camada subepidérmica (C) de *A. ornata* (f.r., t., sombra); e epiderme (B) e camada subepidérmica (D) de *A. ornata* (f.r., t., sol). * fileira longitudinal de células sob tricomas escamiformes.

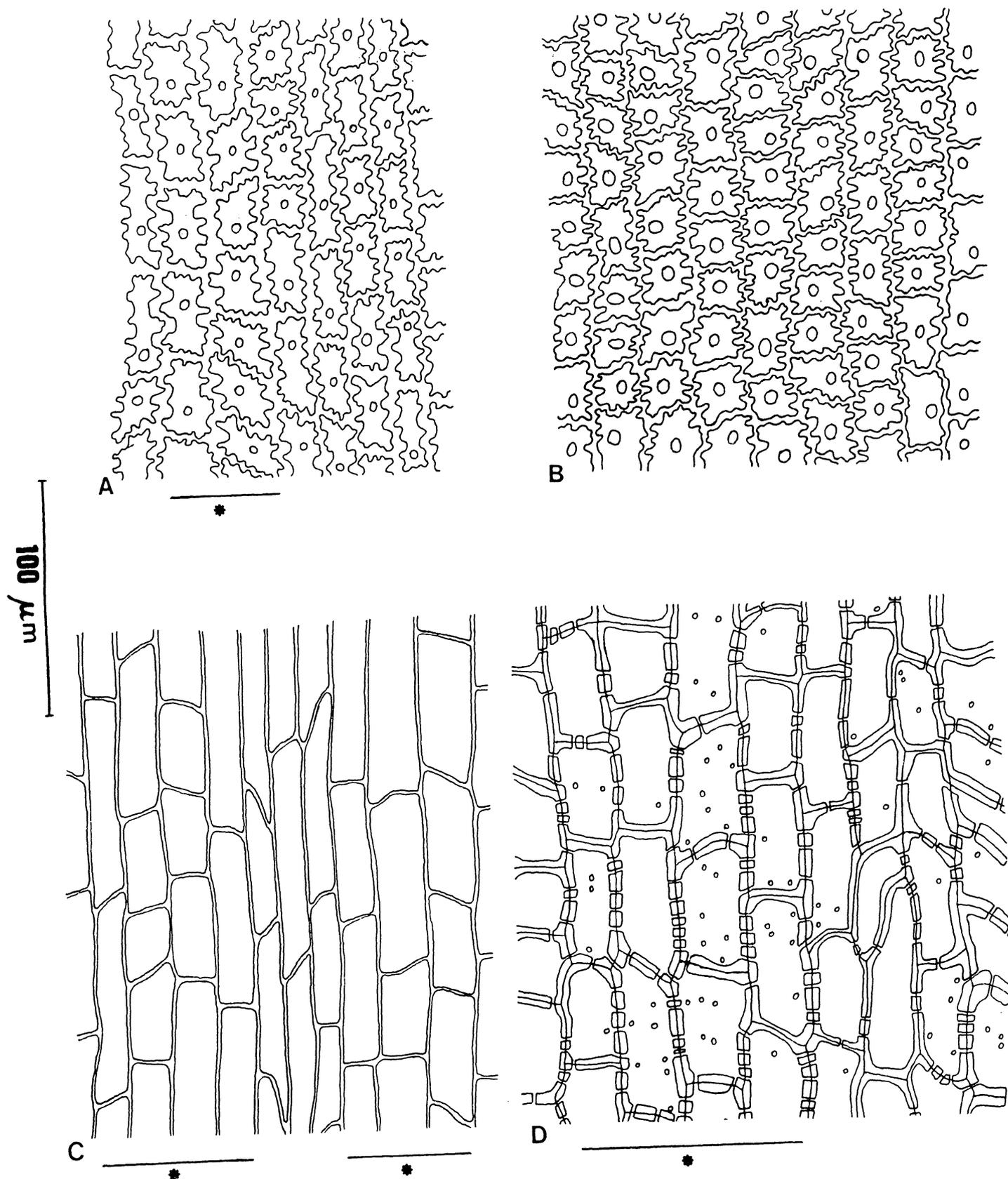


Fig. 6. Região base-meio, face abaxial. Vista frontal da epiderme (A) e camada subepidérmica (C) de *A. ornata* (f.r., t., sombra); e epiderme (B) e camada subepidérmica (D) de *A. ornata* (f.r., t., sol). * fileira longitudinal de células sob tricomas e estômatos.

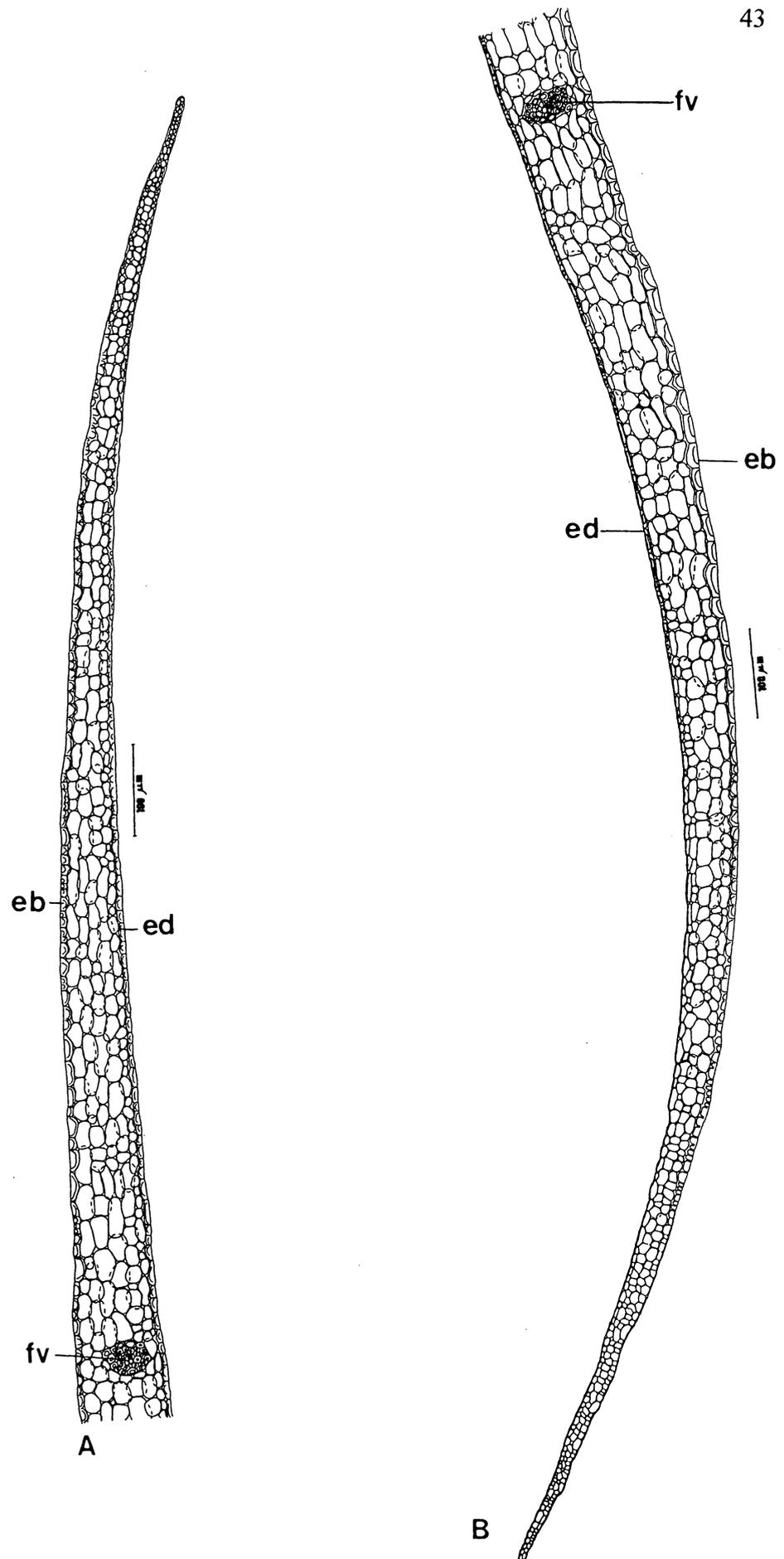


Fig. 7. Secção transversal da região base-bordo.
 A) *A. ornata* (fr., t., sombra) e B) *A. ornata* (fr., t., sol).

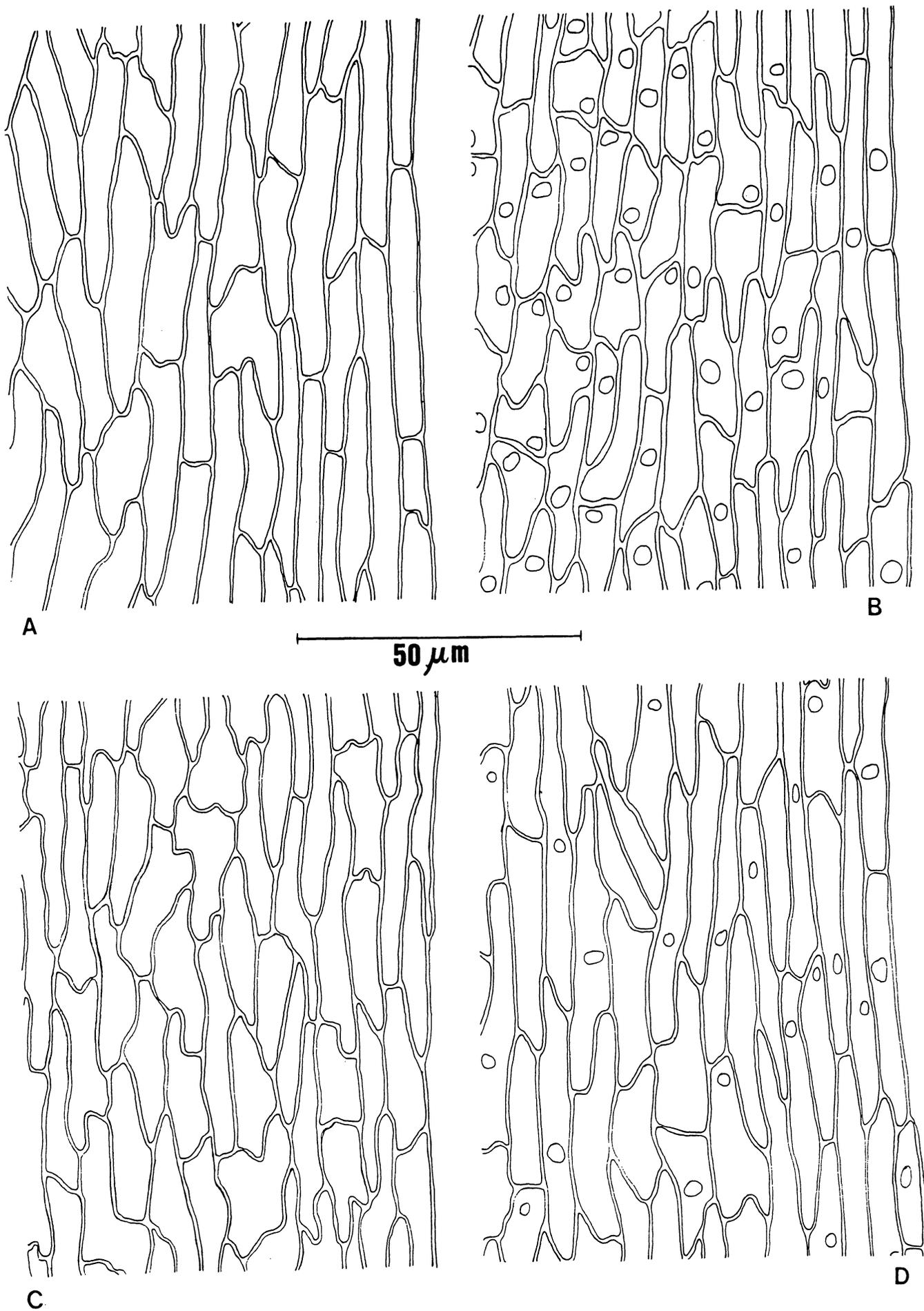


Fig. 8. Vista frontal da região base-bordo. A e C) epidermes ad e abaxial respectivamente, de *A. ornata* (fr., t., sombra) e B e D) epidermes ad e abaxial respectivamente, de *A. ornata* (fr., t., sol).

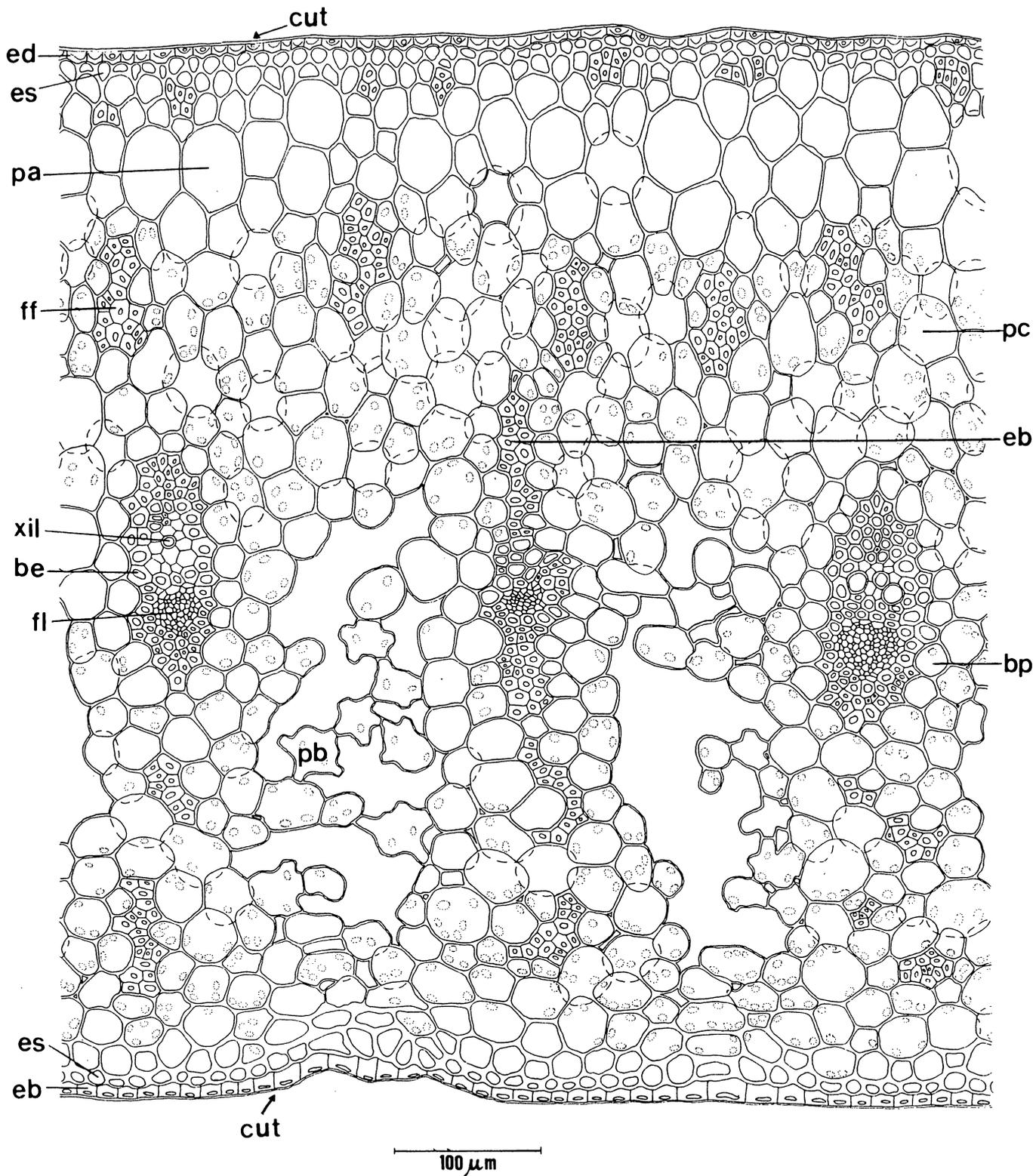


Fig. 9. *A. ornata* (fr., t., sombra). Secção transversal da região meio-meio.

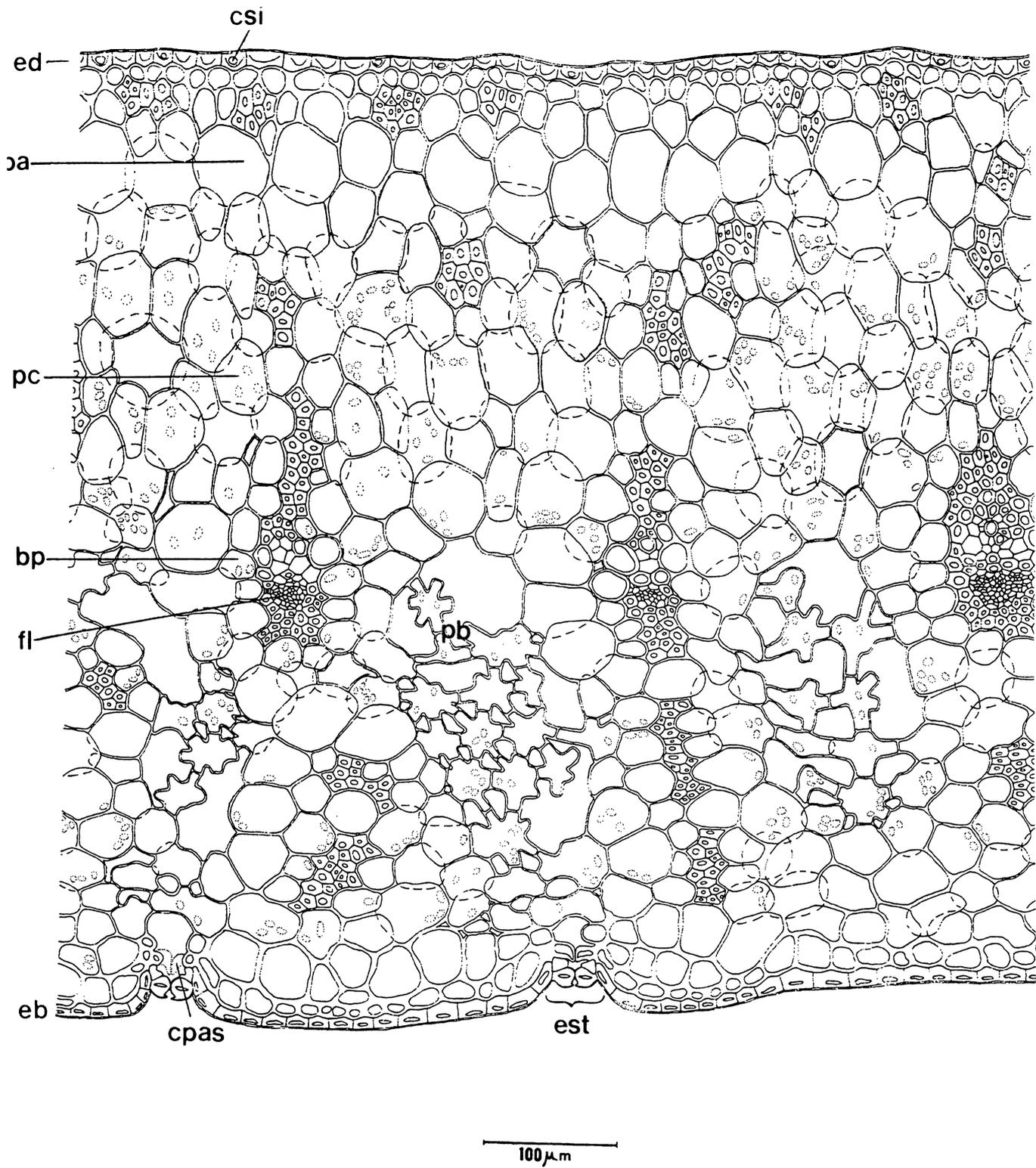


Fig. 10. *A. ornata* (fr., t, sol). Secção transversal da região meio-meio.

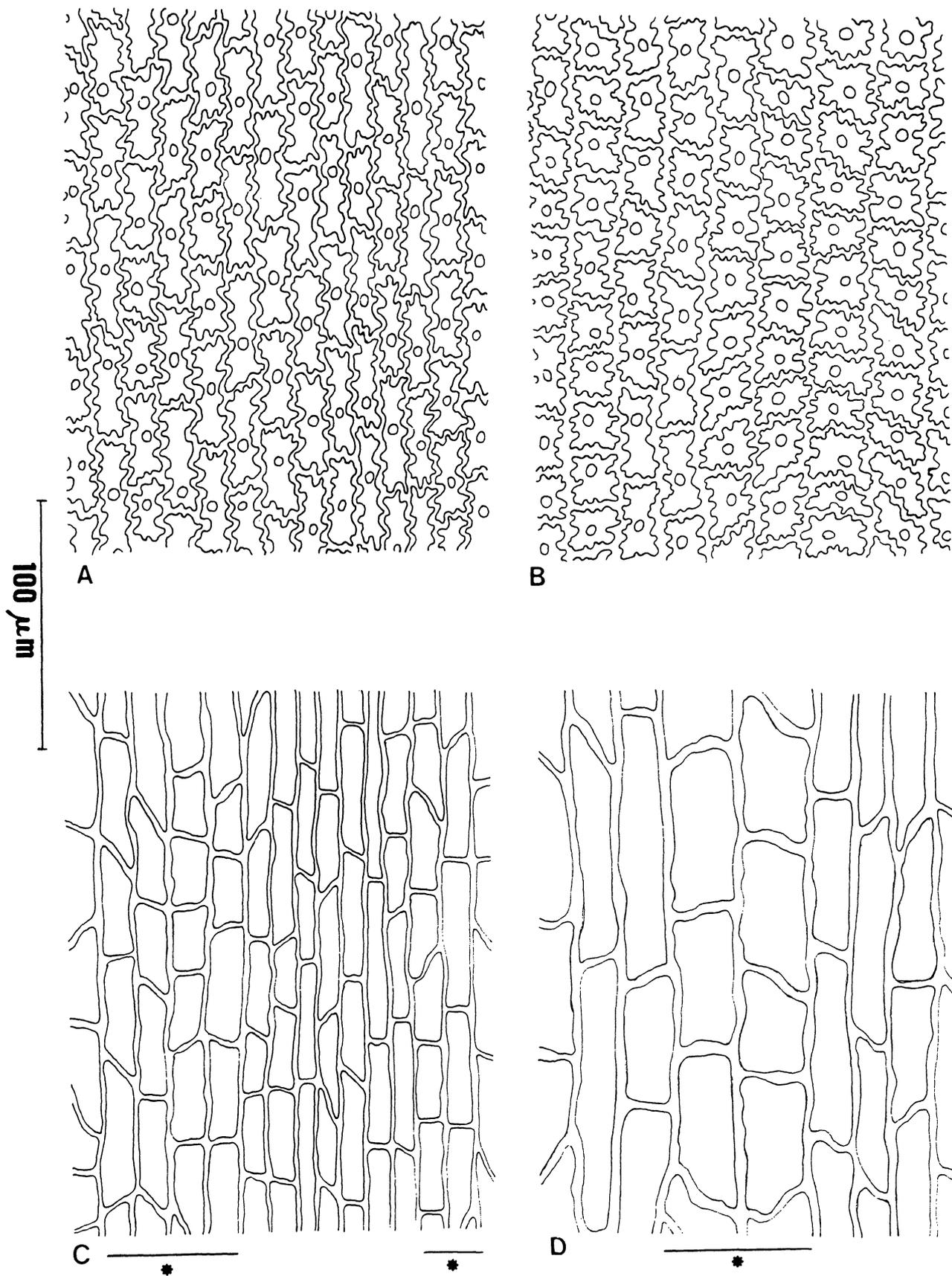


Fig. 11. Região meio-meio, face adaxial. Vista frontal da epiderme (A) e camada subepidérmica (C) de *A. ornata* (f.r., t., sombra); e epiderme (B) e camada subepidérmica (D) de *A. ornata* (f.r., t., sol). * fileira longitudinal de células sob tricomas escamiformes.

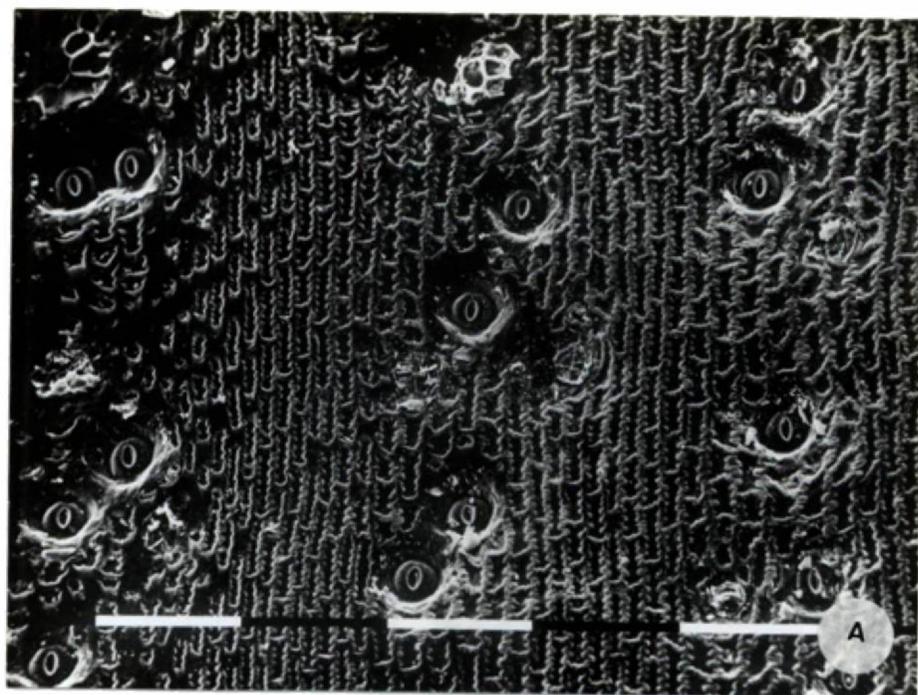
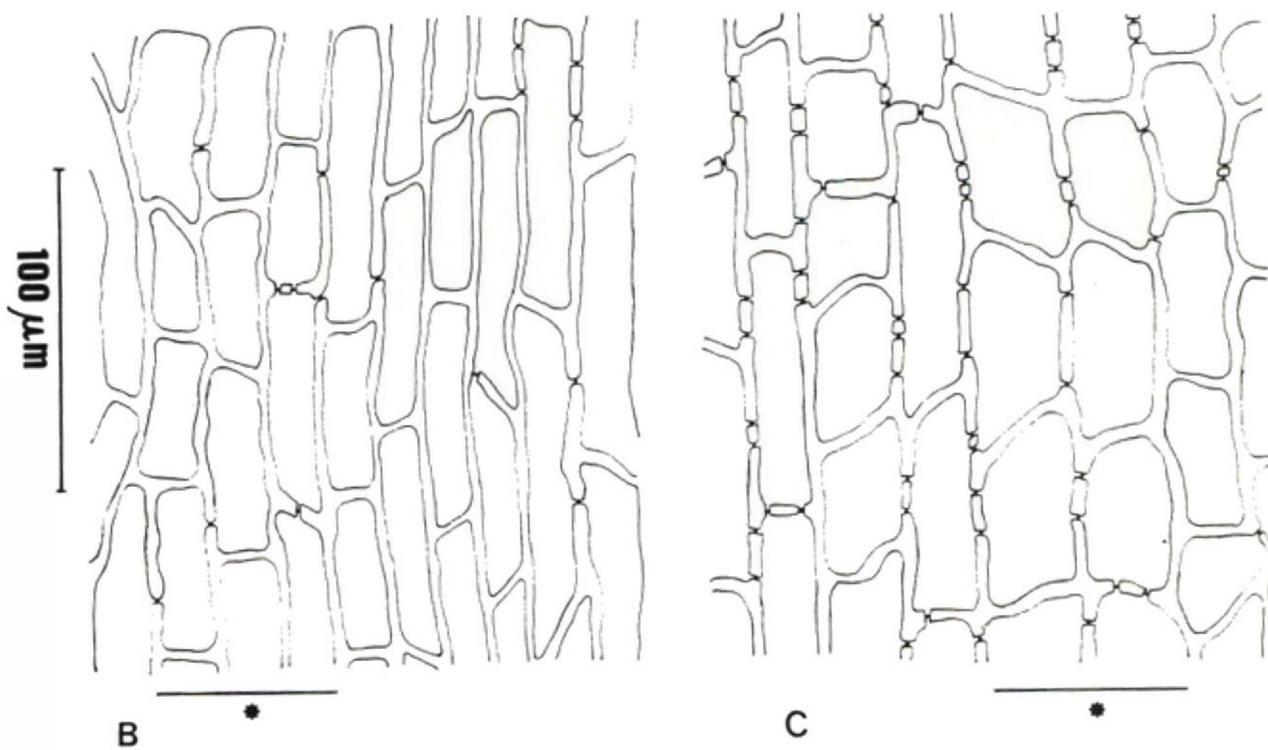
100 μm 

Fig. 12. Região meio-meio, face abaxial. Vista frontal da epiderme (A) e camada subepidérmica (C) de *A. ornata* (f.r., t., sol); e camada subepidérmica (B) de *A. ornata* (f.r., t., sombra). * fileira longitudinal de células sob tricomas e estômatos.

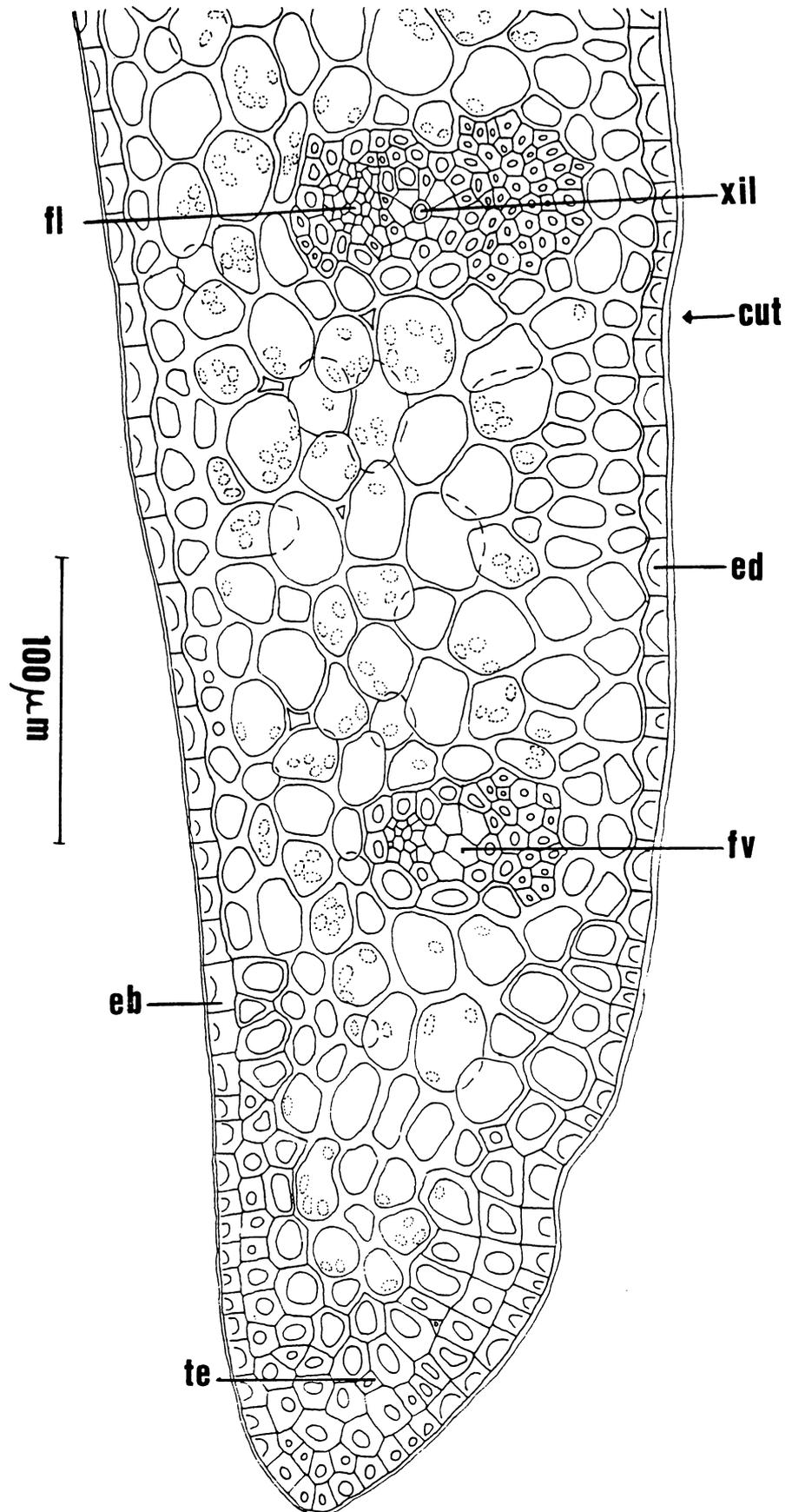


Fig. 13. *A. ornata* (fr., t., sombra). Secção transversal da região meio-bordo.

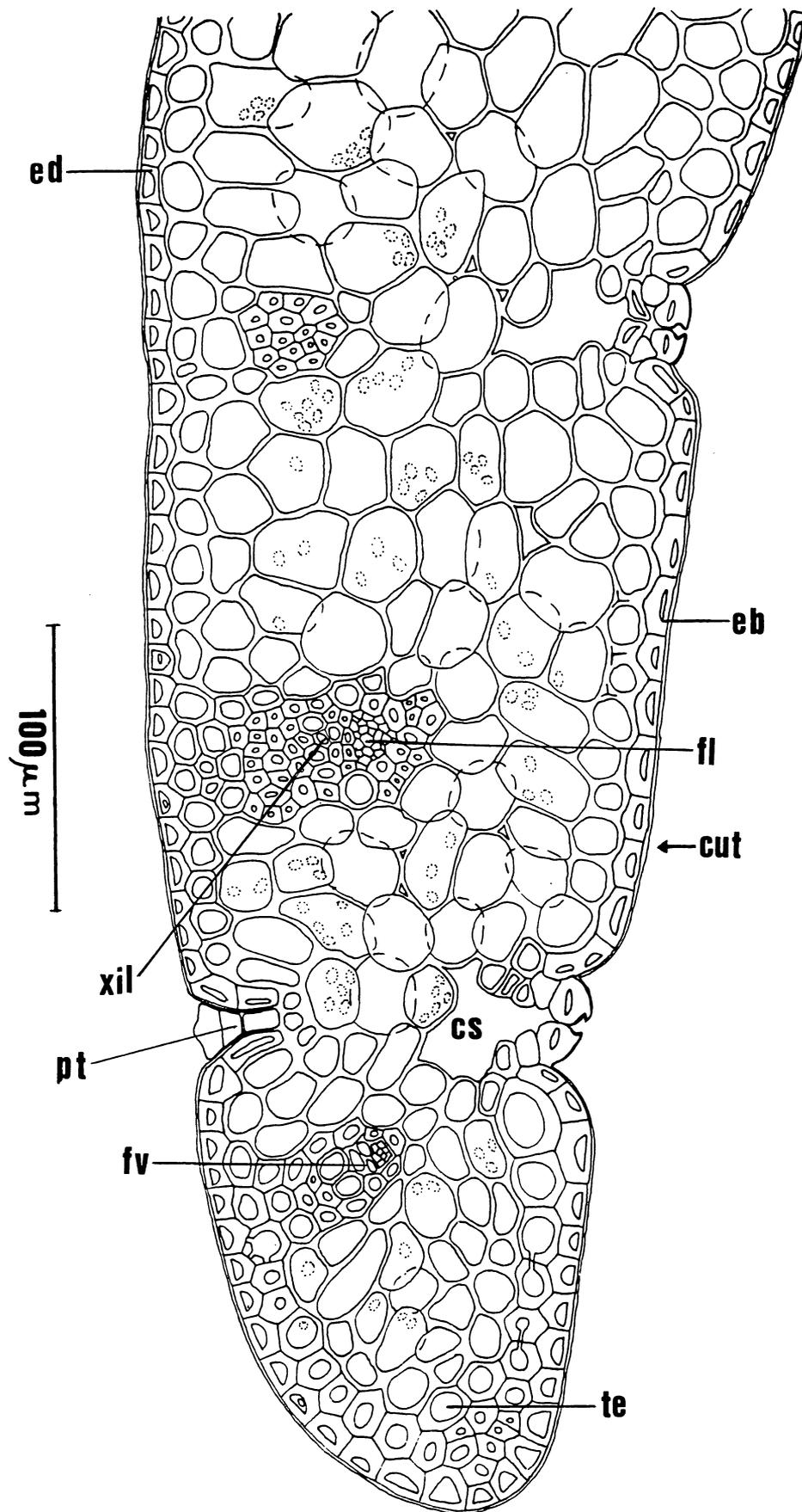


Fig 14. *A. ornata* (fr., t., sol). Secção transversal da região meio-bordo.

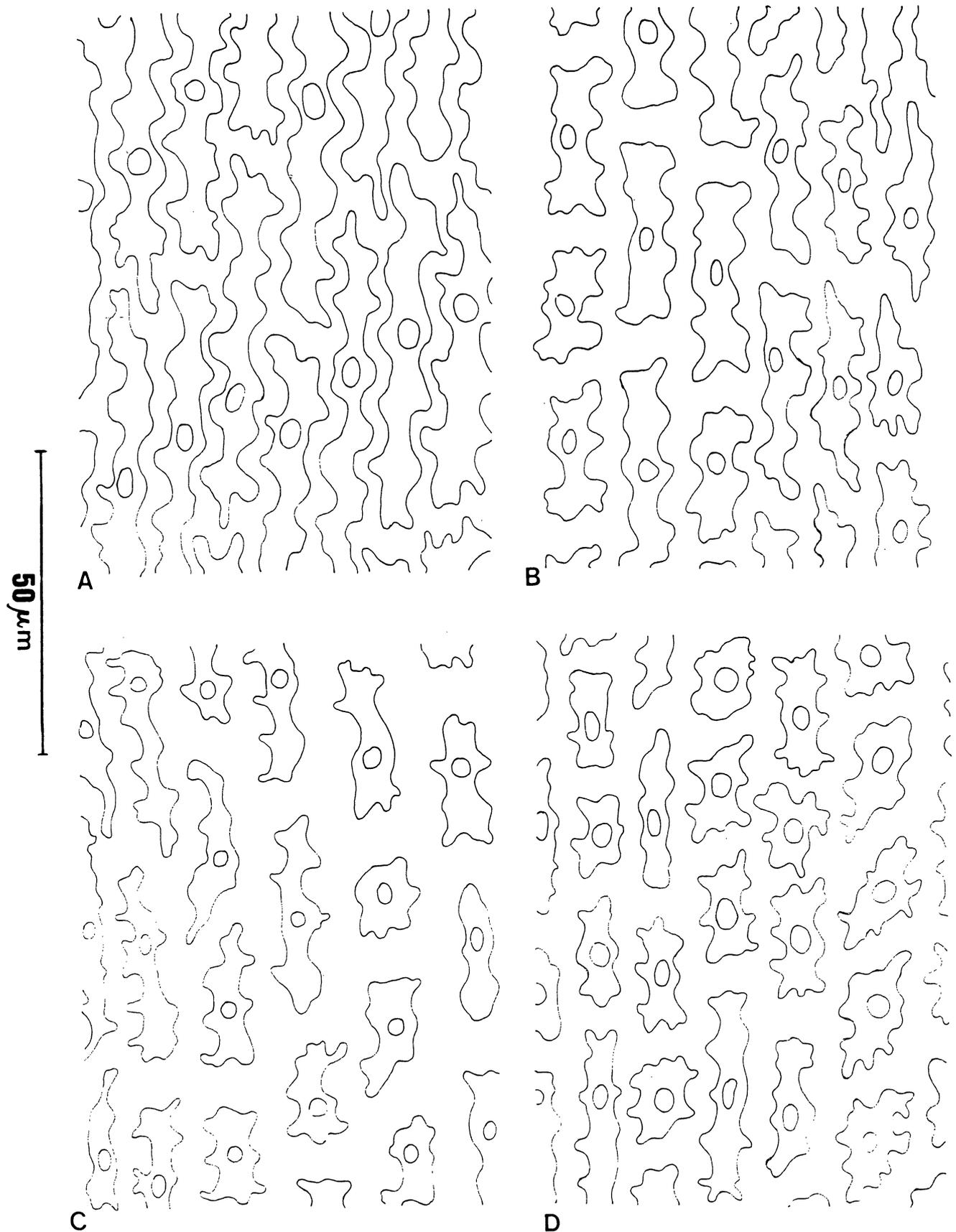


Fig. 15. Vista frontal da região meio-bordo. A e C) epidermes ad e abaxial respectivamente, de *A. ornata* (fr., t., sombra); e B e D) epidermes ad e abaxial respectivamente, de *A. ornata* (fr., t., sol).

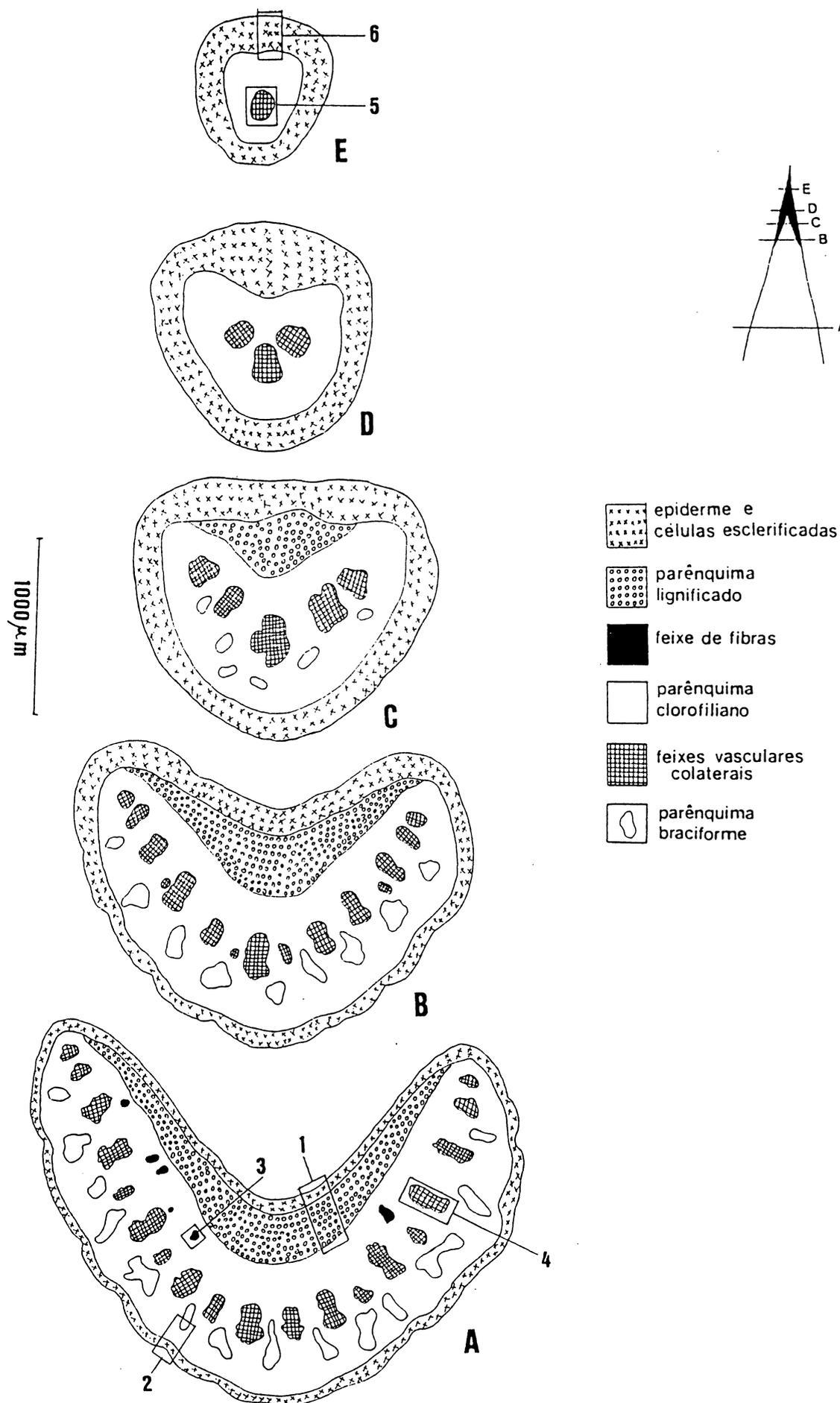


Fig. 16. *A. ornata* (fr., t., sombra).

Desenho esquemático da secção transversal da região apical da folha (A) e do espinho terminal (B-E).

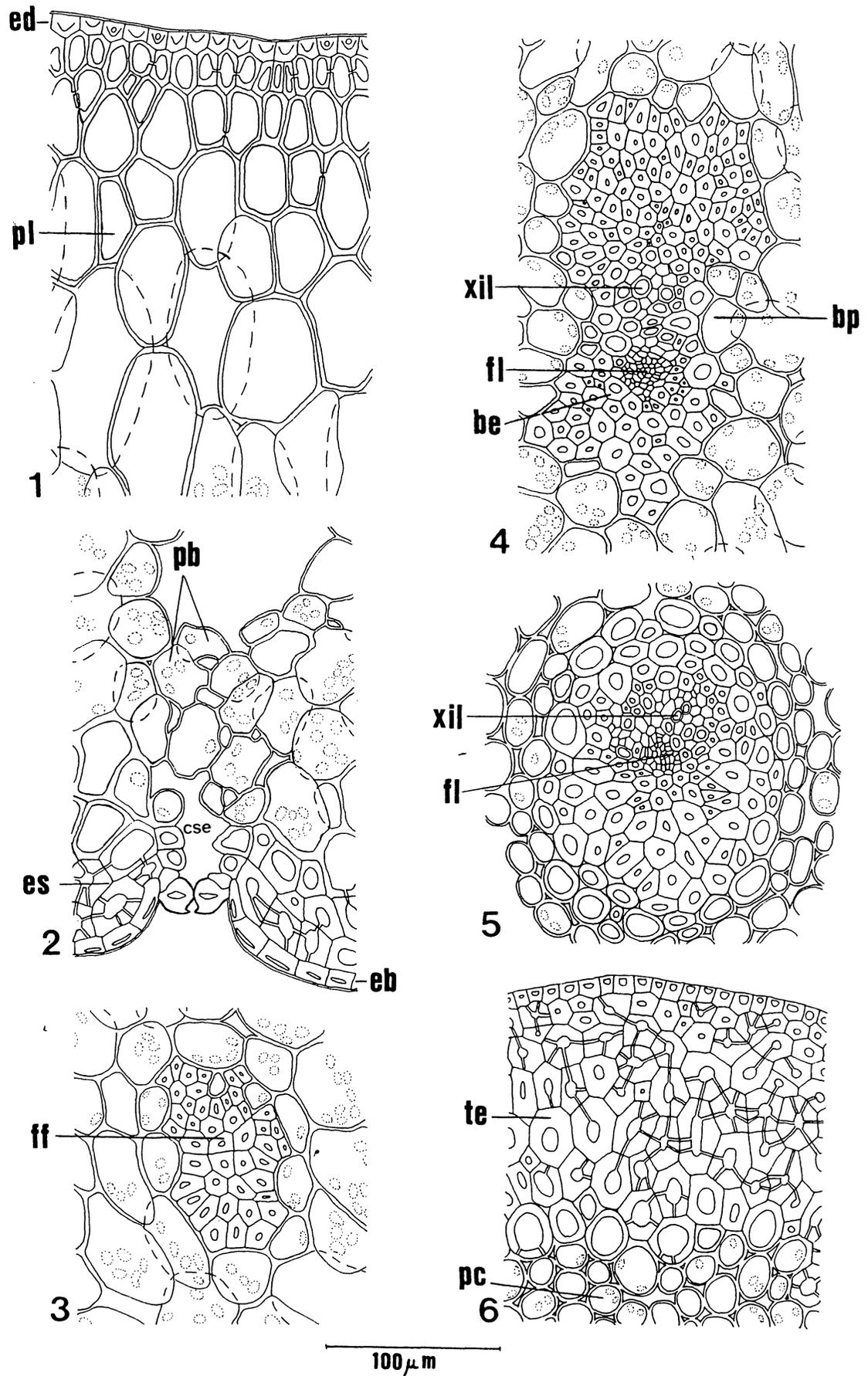


Fig. 17. *A. ornata* (fr., t., sombra).

Detalhes da secção transversal do ápice foliar: 1) face adaxial; 2) face abaxial; 3) feixe de fibras esclerenquimáticas; 4) feixe vascular colateral. Detalhes da porção distal do espinho em secção transversal: 5) feixe vascular colateral; e 6) epiderme e camadas subepidérmicas esclerificadas.

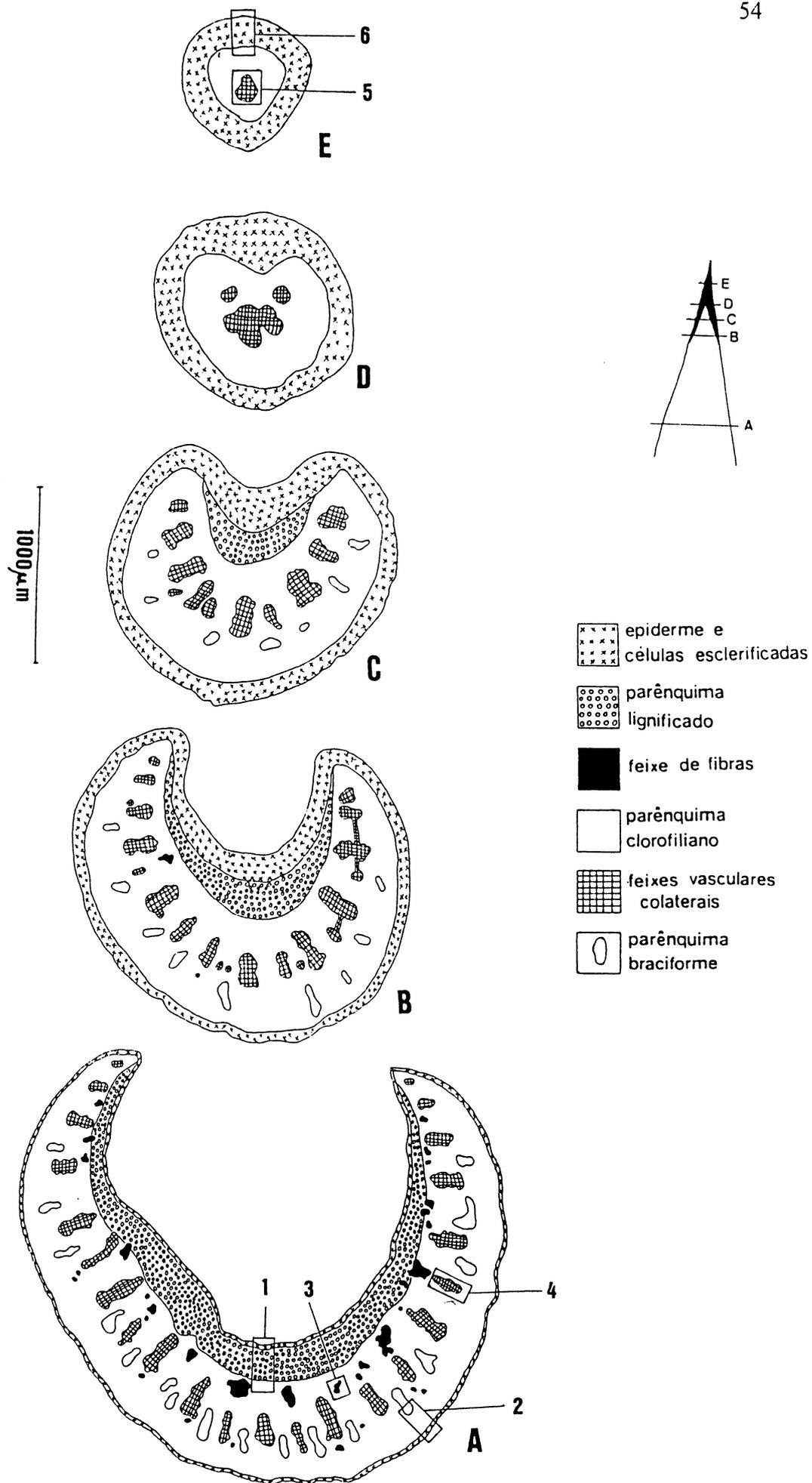


Fig. 18. *A. ornata* (fr., t., sol).

Desenho esquemático da secção transversal da região apical da folha (A) e do espinho terminal (B-E).

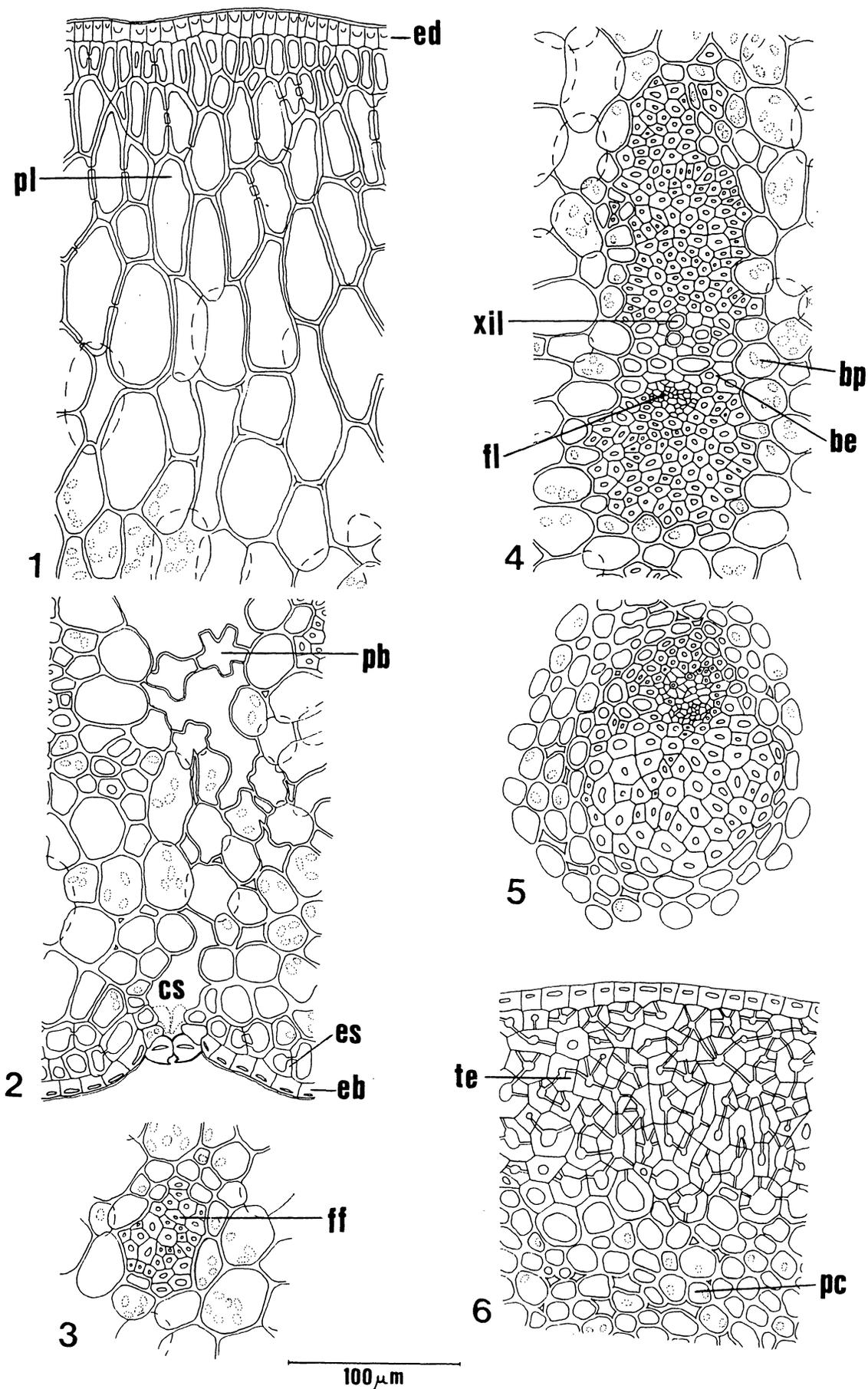


Fig. 19. *A. ornata* (fr., t., sol).

Detalhes da secção transversal do ápice foliar; 1) face adaxial; 2) face abaxial; 3) feixe de fibras esclerenquimáticas; 4) feixe vascular colateral. Detalhes da porção distal do espinho em secção transversal: 5) feixe vascular colateral; e 6) epiderme e camadas subepidérmicas esclerificadas.

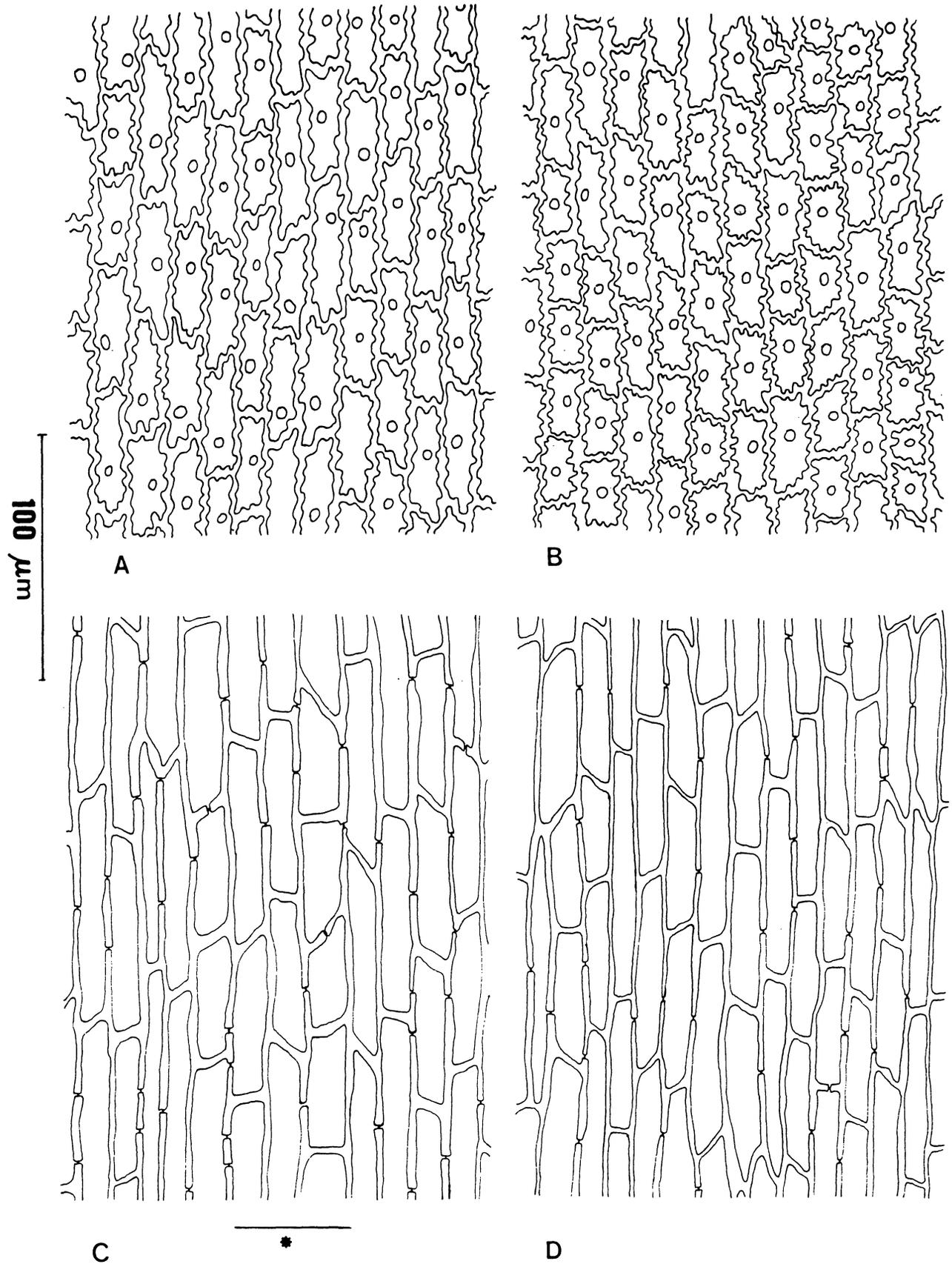


Fig. 20. Região apical, face adaxial. Vista frontal da epiderme (A) e camada subepidérmica (C) de *A. ornata* (f.r., t., sombra); e epiderme (B) e camada subepidérmica (D) de *A. ornata* (f.r., t., sol). * fileira longitudinal de células sob tricomas escamiformes.



100 μm

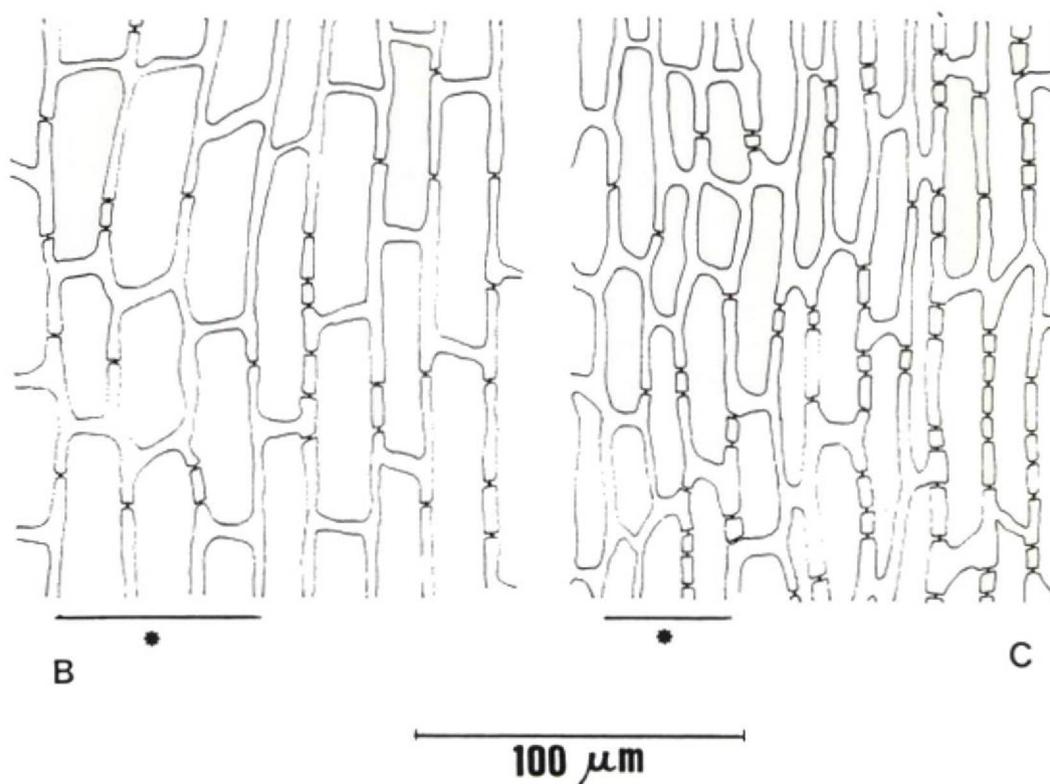


Fig. 21. Região apical, face abaxial. Vista frontal da epiderme (A) e camada subepidérmica (C) de *A. ornata* (f.r., t., sol); e camada subepidérmica (B) de *A. ornata* (f.r., t., sombra).
* fileira longitudinal de células sob tricomas e estômatos.

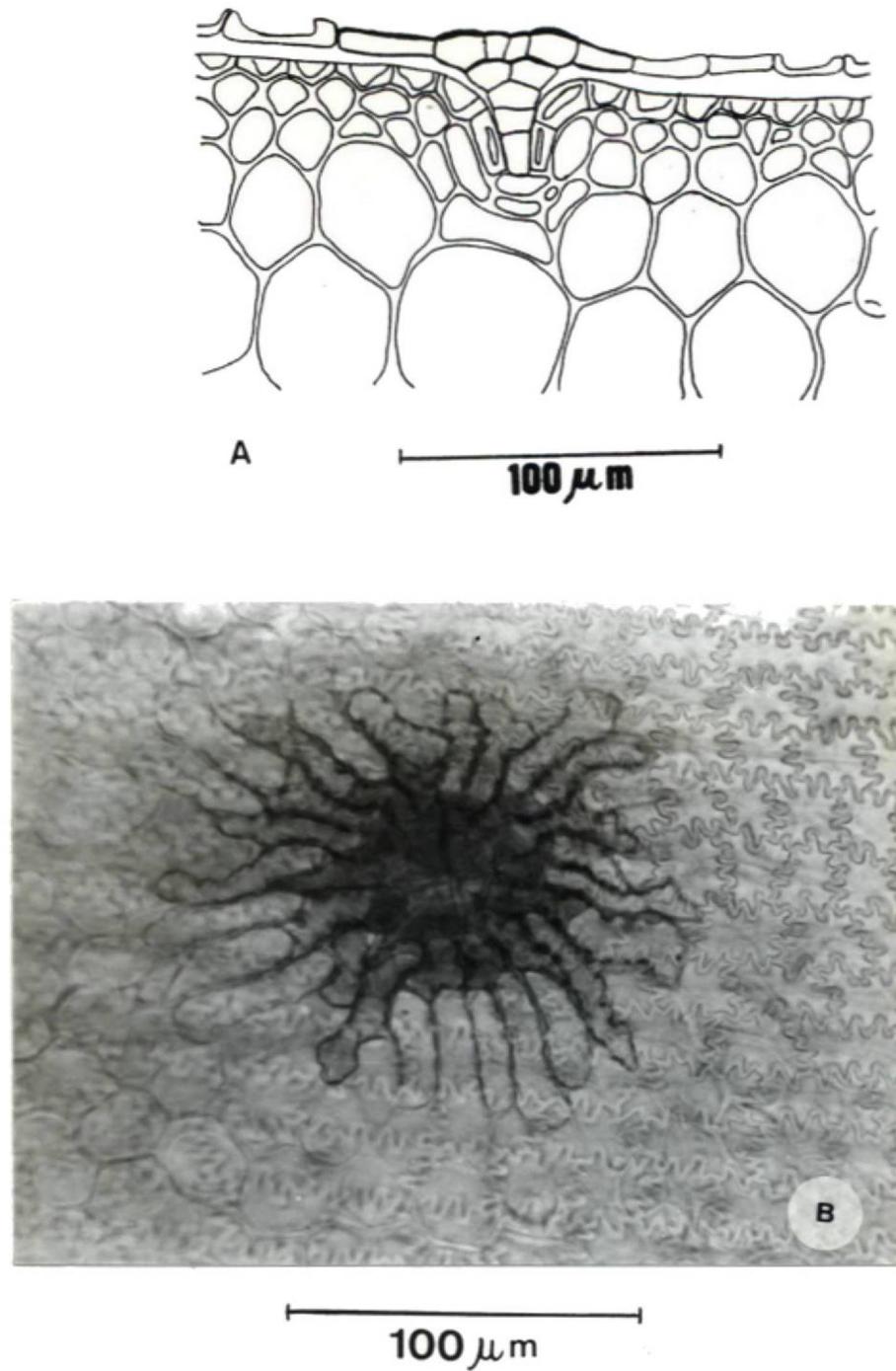
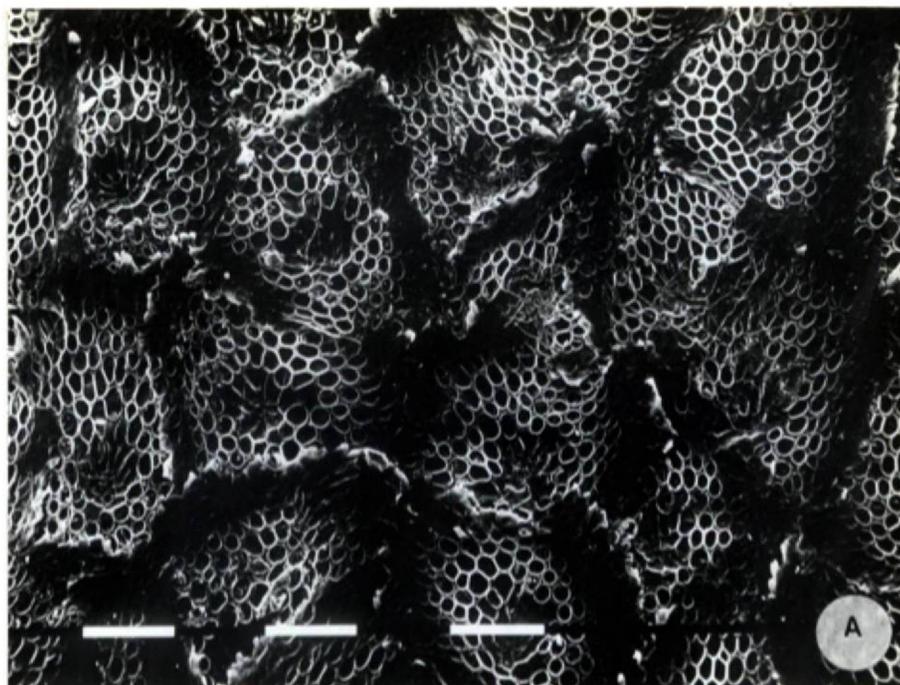
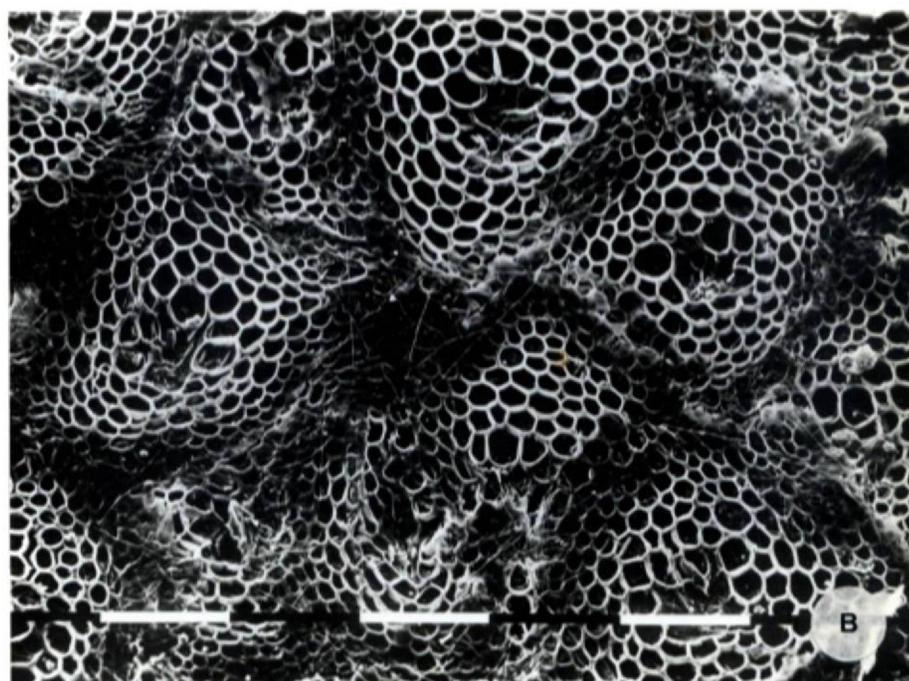


Fig. 22. Tricoma escamiforme de *A. ornata* (fr., t., sombra), região base-meio, face adaxial. A) secção longitudinal; B) vista frontal do escudo.

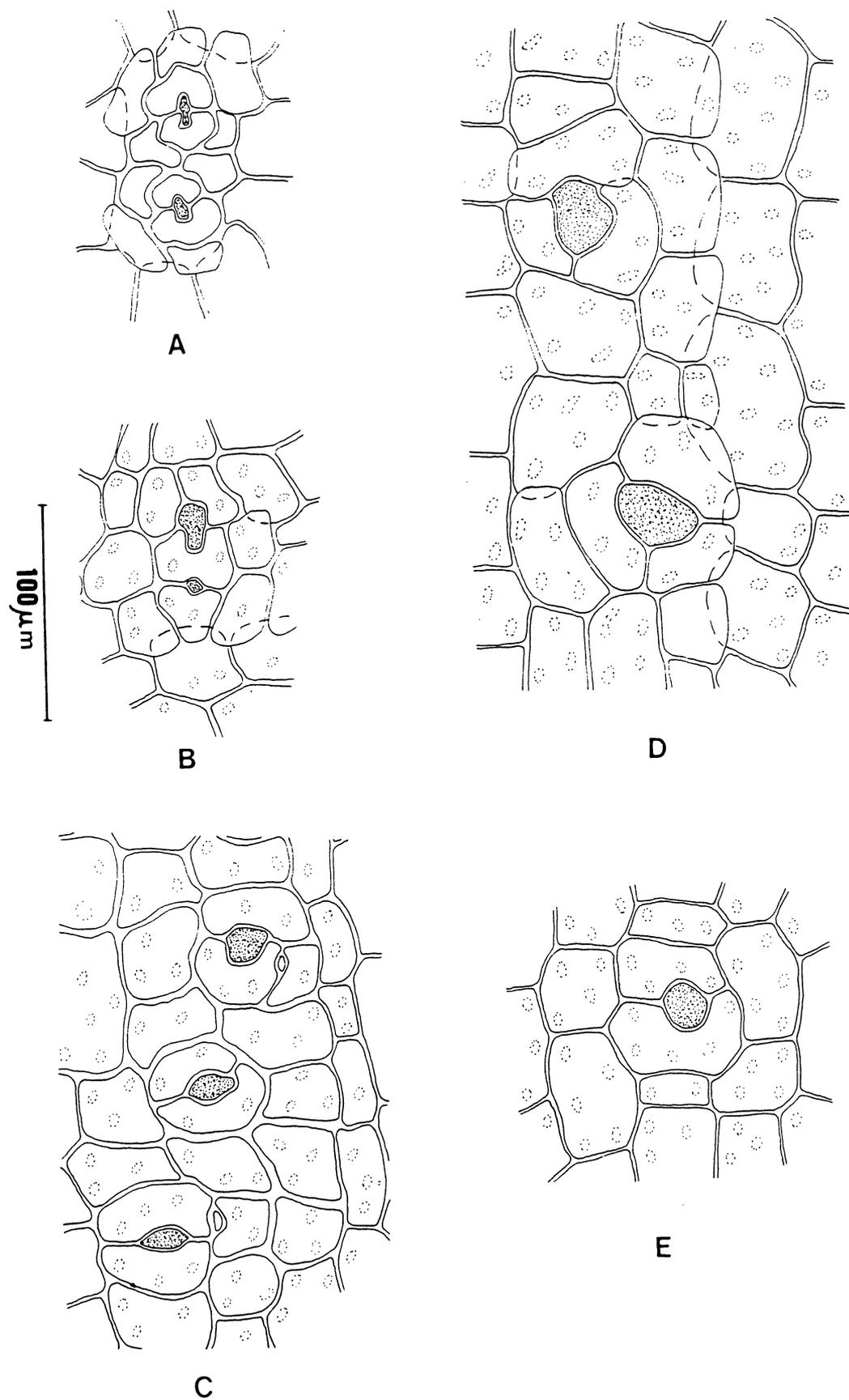


100 μm

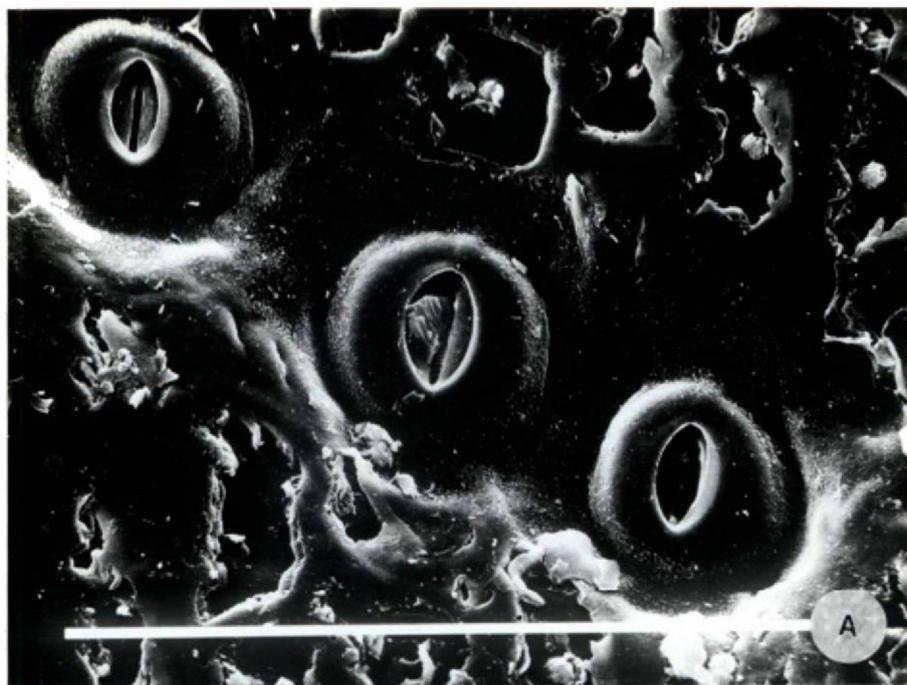


100 μm

Fig. 23. Tricomas escamiformes da face abaxial de *A. ornata* (fr., t., sombra).
A) região meio-meio; B) região apical.



**Fig. 24. Anéis subestomáticos de *A. ornata* (fr., t., sombra).
 A) 1° anel; B e C) 2° anel; D e E) 3° anel. (a área pontilhada corresponde à luz do anel).**



10 μ m



1000 μ m

Fig. 25. *A. ornata* (f.r., t., sombra), região meio-meio. A) vista frontal dos estômatos e B) espinho lateral.

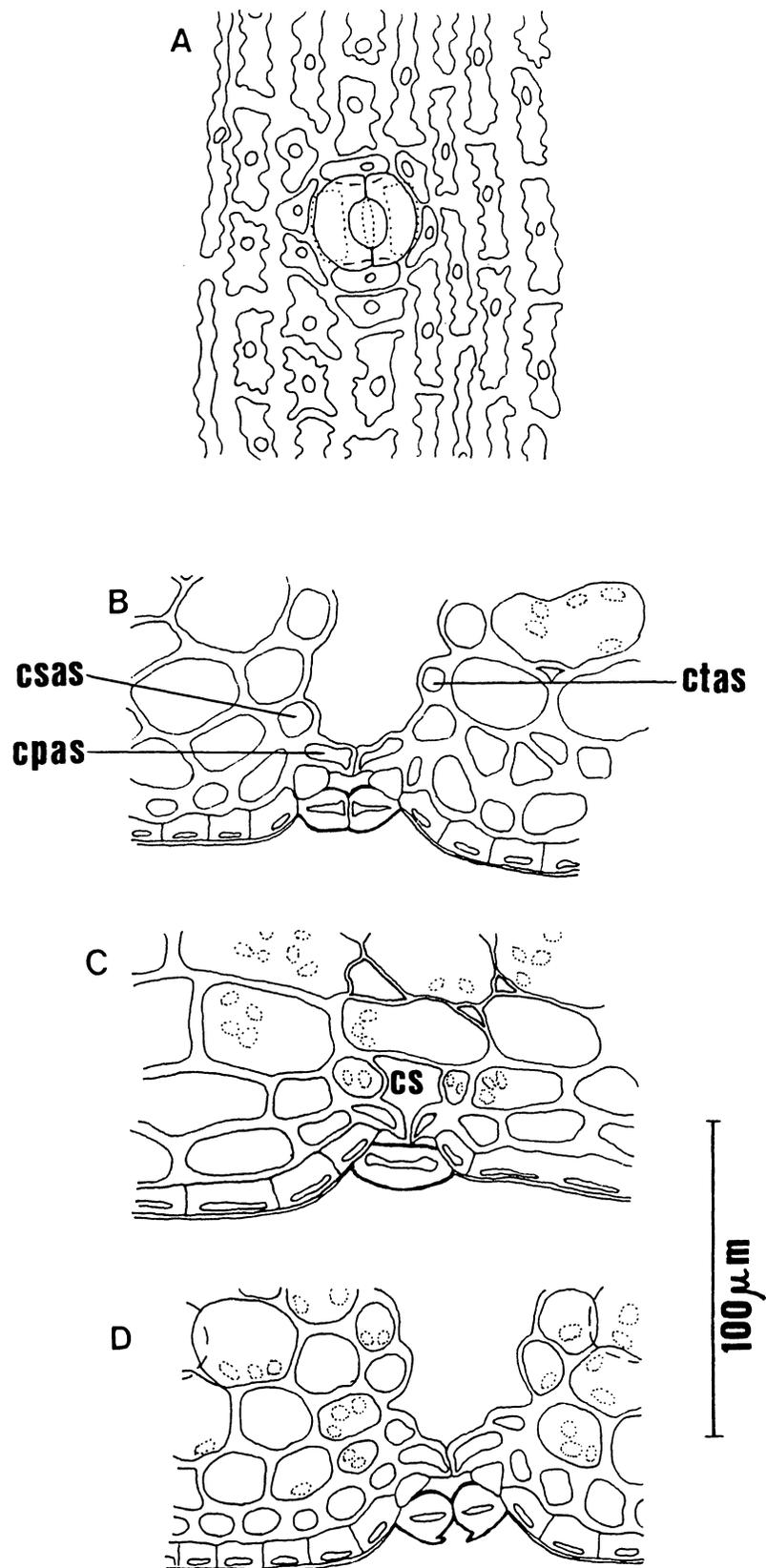


Fig. 26. Estômatos na face abaxial da folha de *A. ornata* (fr., t., sombra).
 A) vista frontal; B) secção transversal da região polar do estômato; C) célula estomática seccionada segundo seu maior eixo; e D) secção transversal mediana.

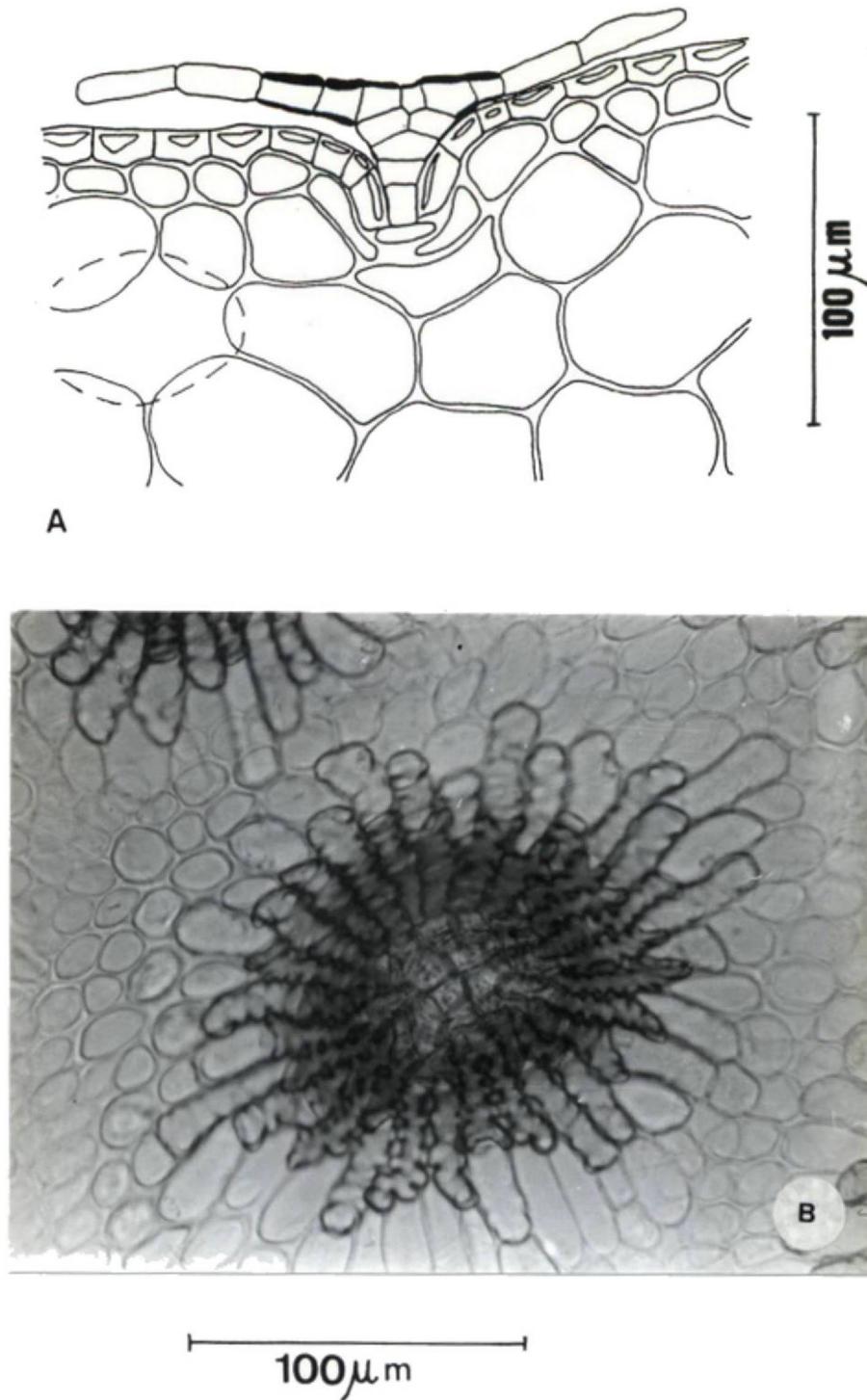
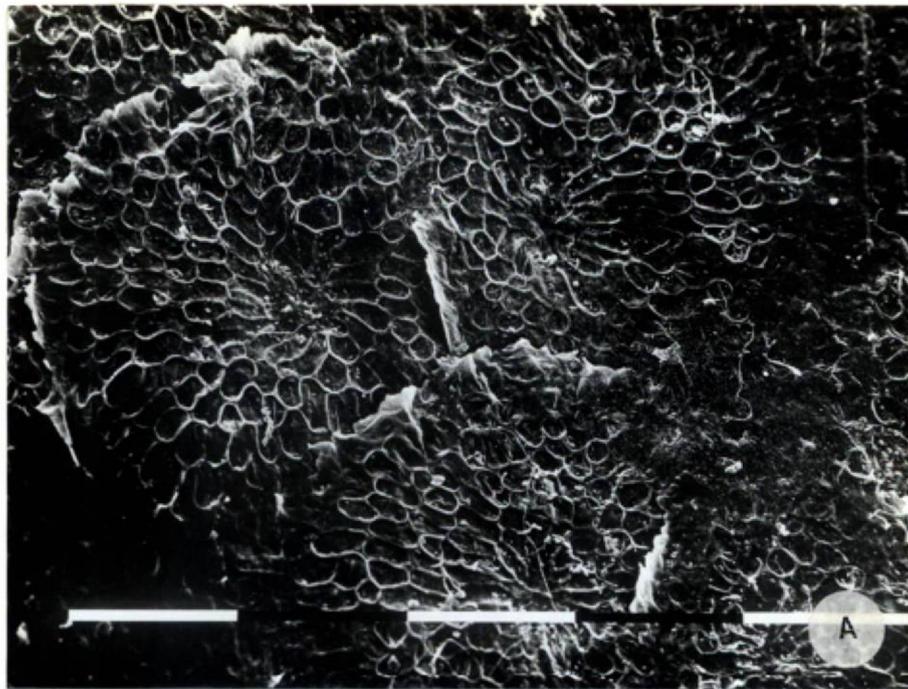
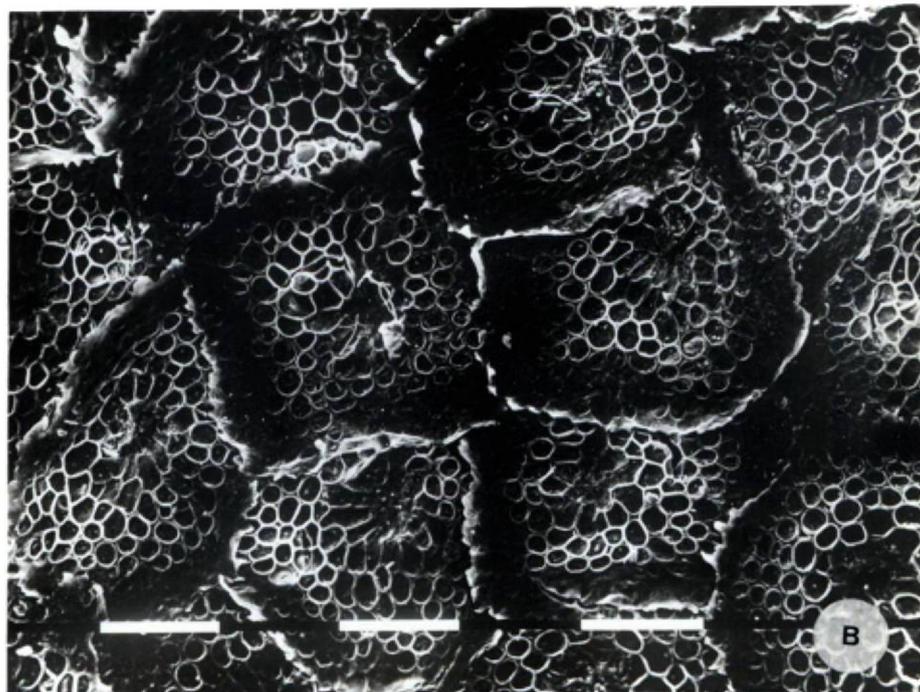


Fig. 27. Tricoma escamiforme de *A. ornata* (fr., t., sol), região base-meio, face abaxial. A) secção longitudinal e B) vista frontal do escudo.



100 μ m



100 μ m

Fig. 28. Tricomas escamiformes da região meio-meio de *A. ornata* (fr., t., sol).
A) face adaxial e B) face abaxial.

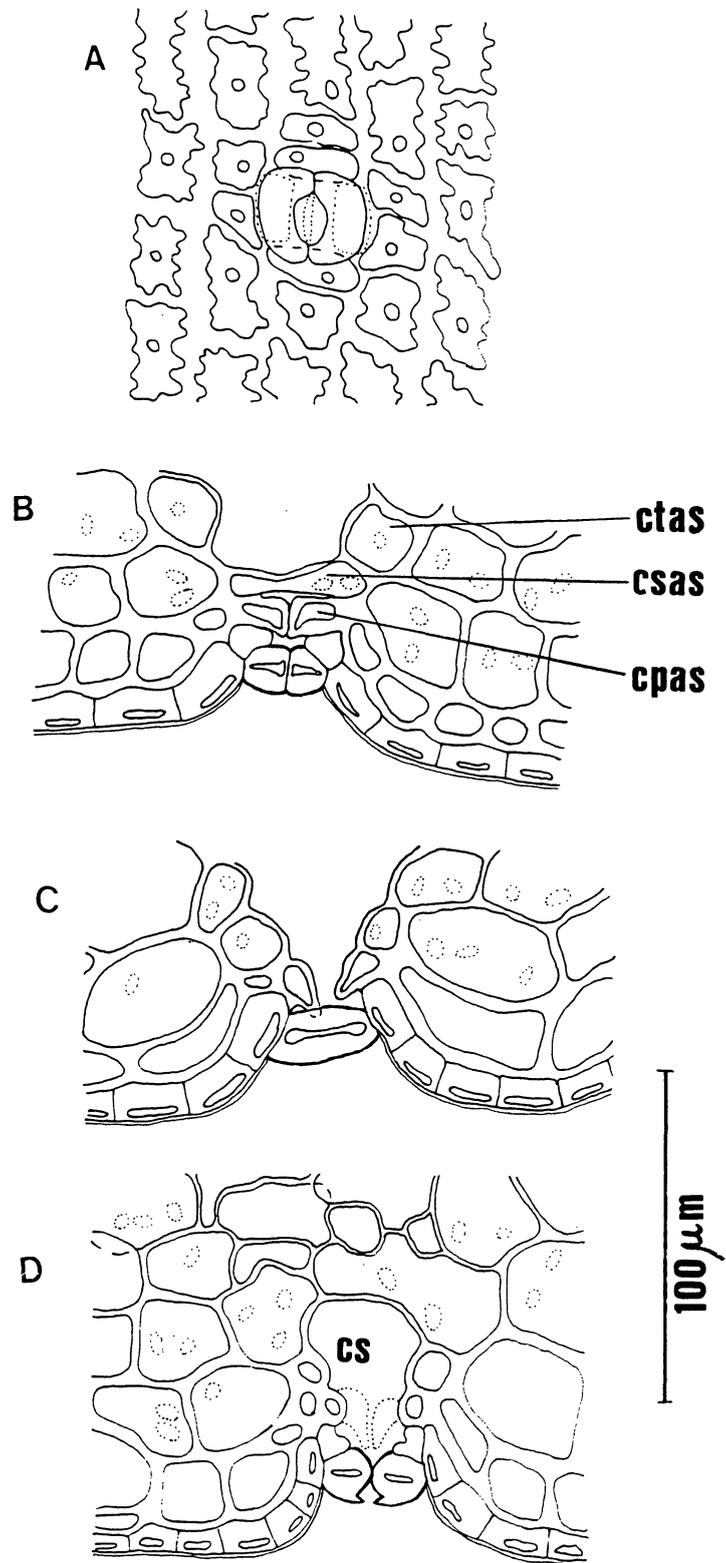


Fig. 29. Estômatos na face abaxial da folha de *A. ornata* (Fr., t., sol).
 A) vista frontal; B) secção transversal da região polar do estômato; C) secção segundo o maior eixo da célula estomática; e D) secção transversal mediana.

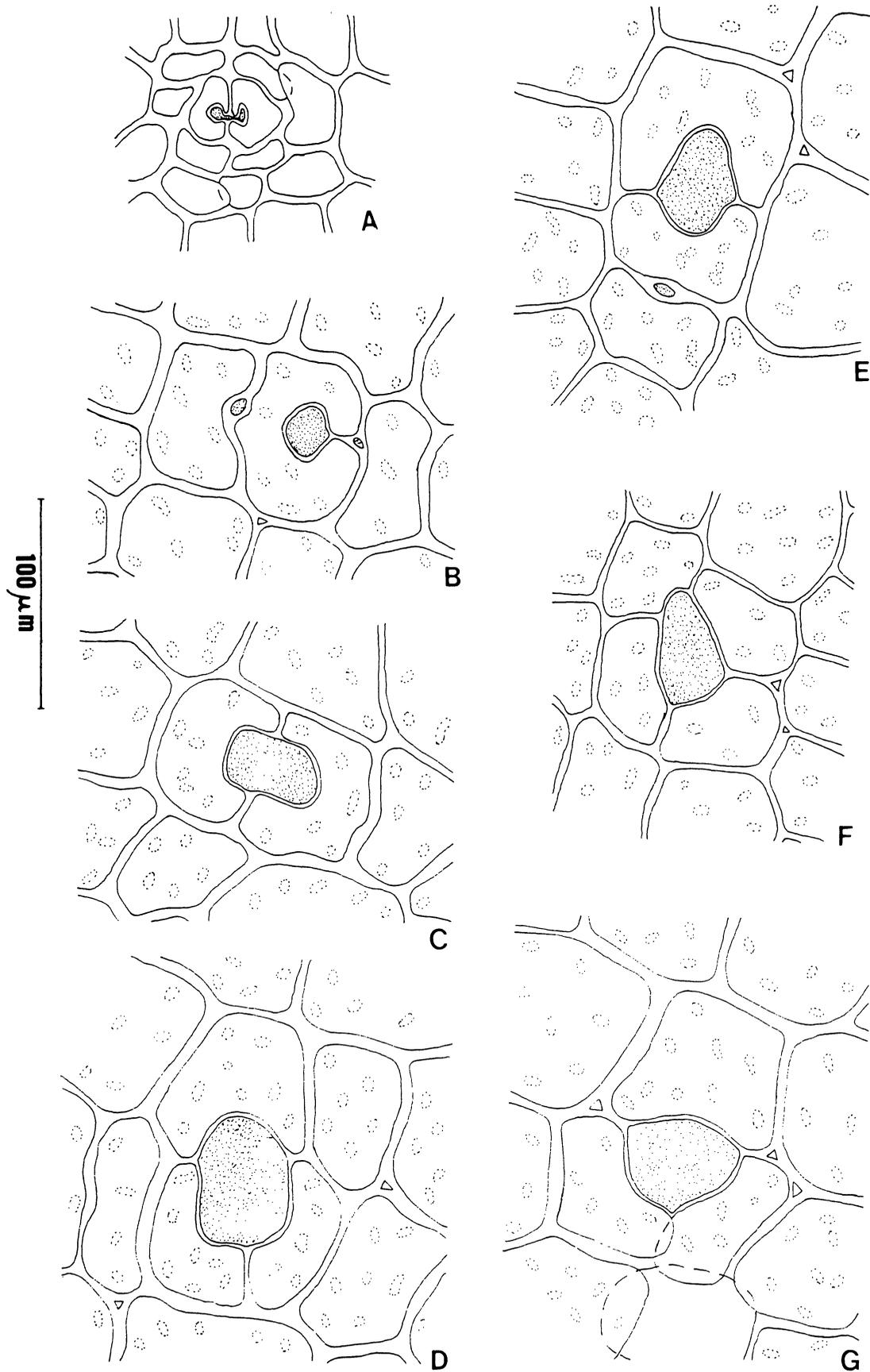
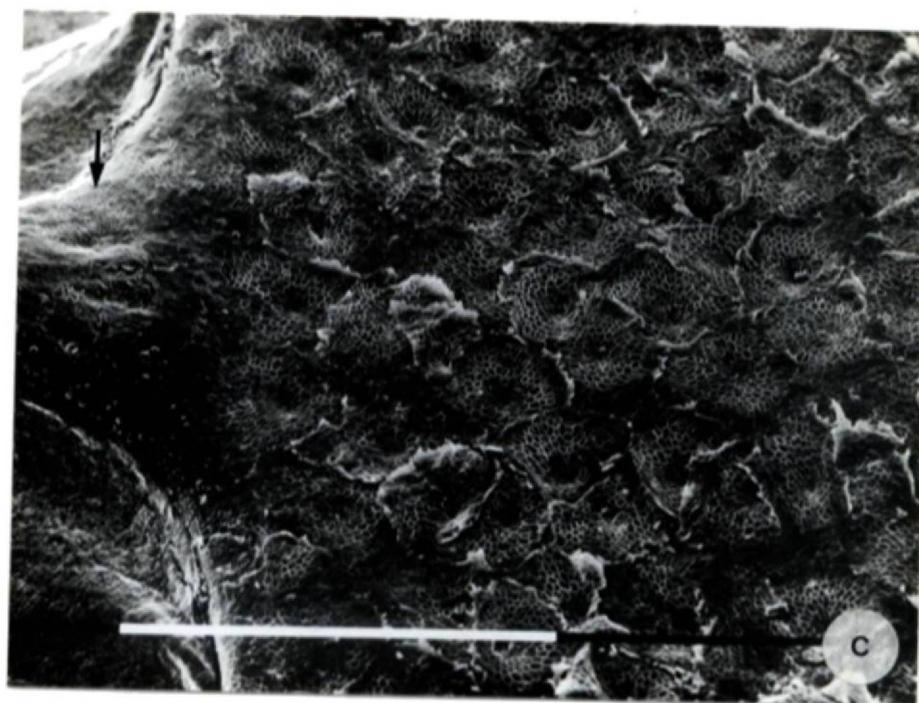
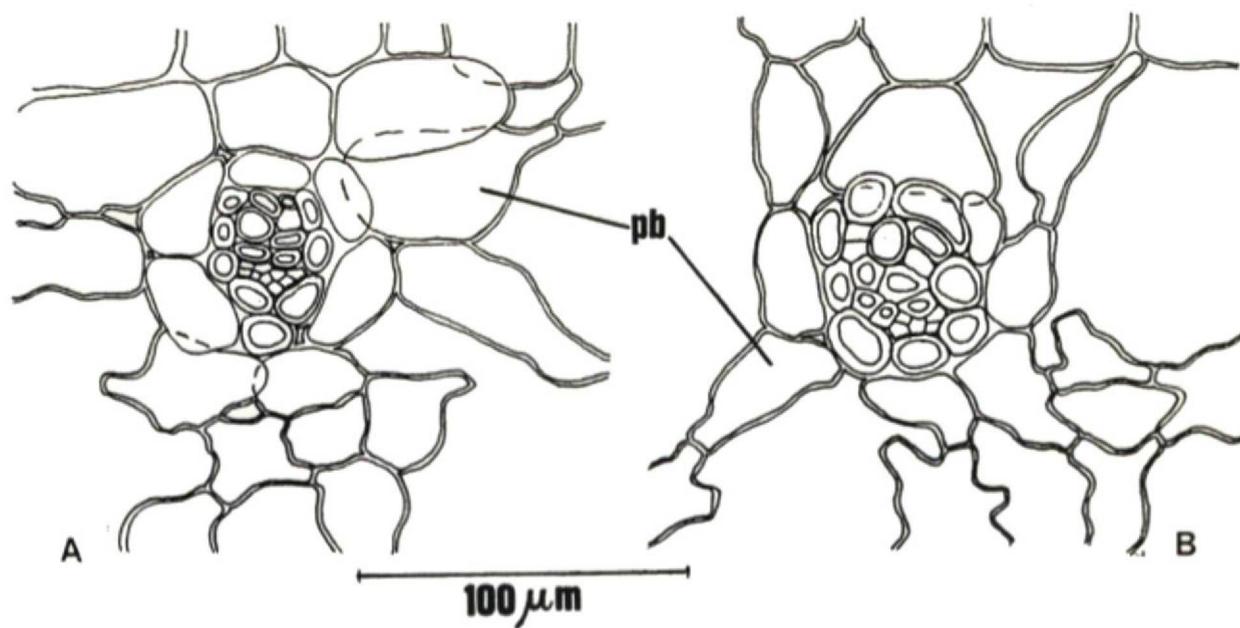


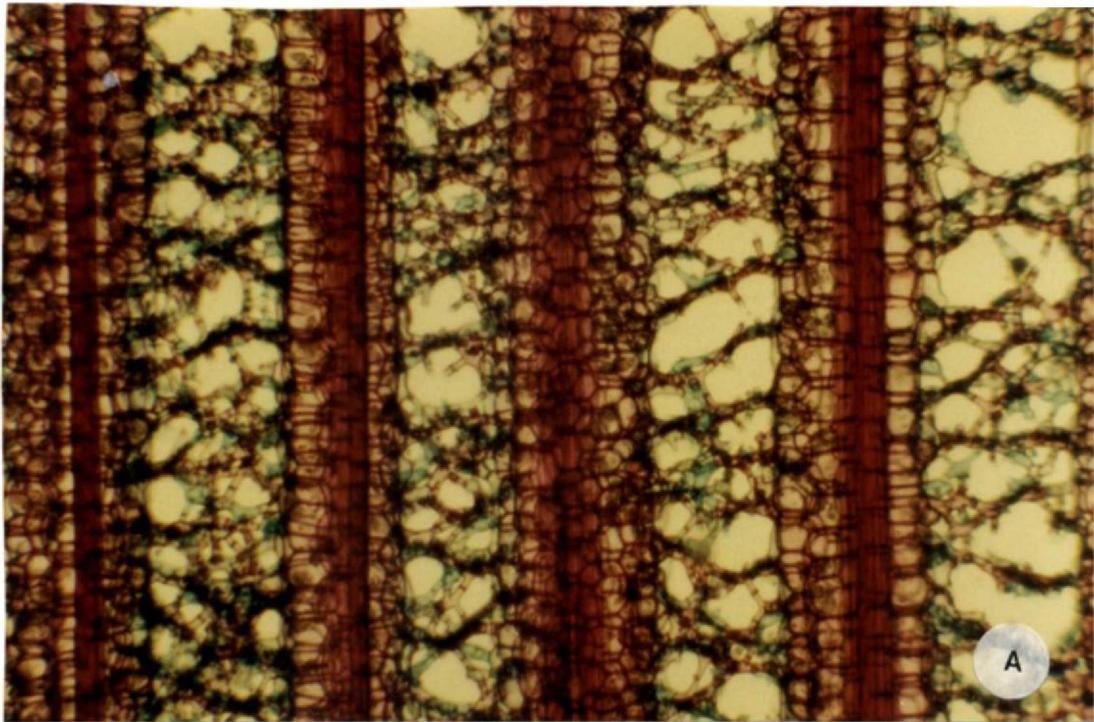
Fig. 30. Anéis subestomáticos da folha de *A. ornata* (fr., t., sol).
 A) 1° anel; B-D) 2° anel; e E-G) 3° anel. (a área pontilhada corresponde à luz do anel).



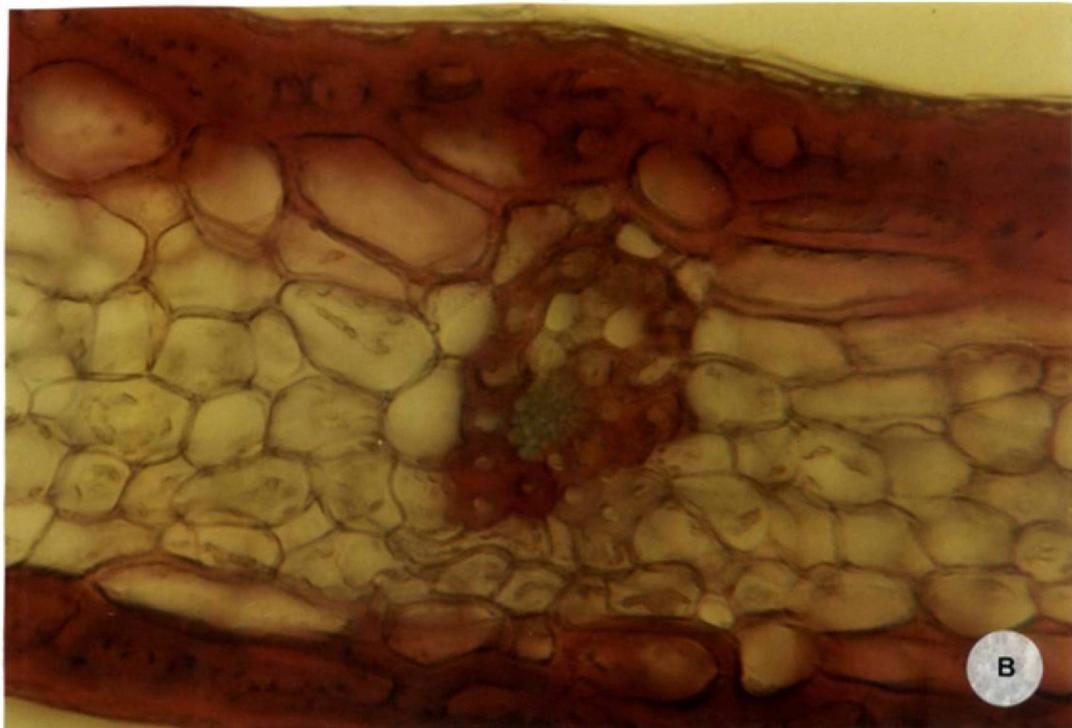
1000 μ m

Fig. 31. A e B) secção transversal de um feixe vascular transversal de *A. ornata* (fr., t., sombra) e *A. ornata* (fr., t., sol) respectivamente, C) bordo foliar de *A. ornata* (fr., t., sol), face adaxial, região meio-meio.

(\leftarrow) tricomas presentes na base do espinho.



200 μm



100 μm

Fig. 32. *A. ornata* (fr., t., sol).

A) secção longitudinal da região meio-meio evidenciando a nervação paralela e os canais com parênquima braciforme. B) secção transversal de um espinho lateral, mostrando a epiderme e camadas subepidérmicas esclerificadas, o parênquima clorofiliano e um feixe vascular colateral.

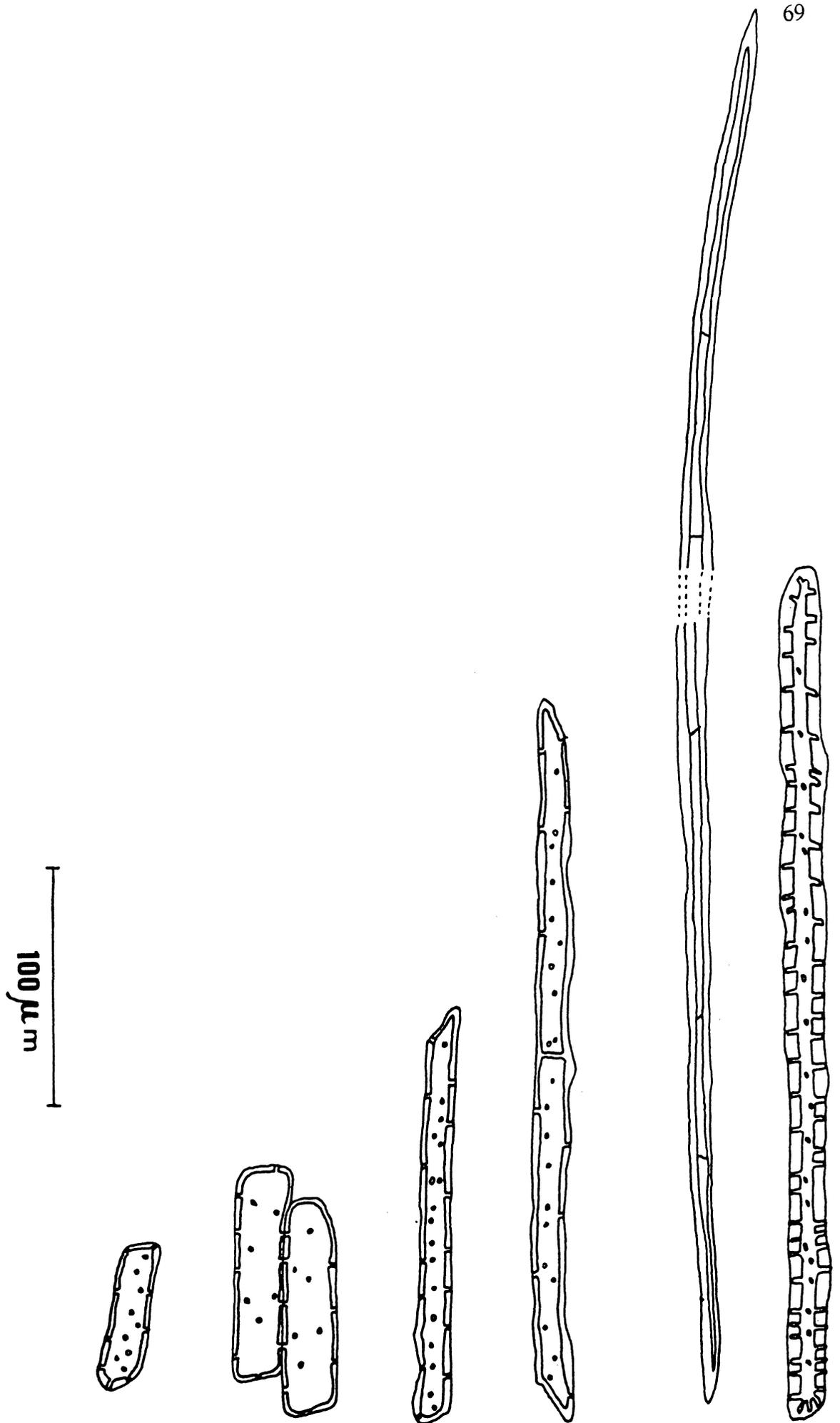


Fig. 33. *A. ornata* (fr., t., sombra e sol).
Células que constituem a bainha esclerenquimática dos feixes vasculares.

5.3. *Aechmea nudicaulis* (floresta de restinga, hábito terrestre, sombra)

O hábito da planta é mostrado na fig. 34.

5.3.1. Morfologia

As folhas desta espécie se dispõem em roseta cujas bainhas sobrepostas formam um tubo longo que armazena água e detritos, além de abrigar insetos e pequenos batráquios. Geralmente, mais da metade da folha é representada pela bainha, que tem bordos lisos, coloração vinosa e é um pouco mais larga do que a lâmina foliar (fig. 36A). Esta, no entanto, é verde escura (fig. 34), possui espinhos fortes no bordo com cerca de 4 mm de comprimento, e tem o ápice arredondado, onde existe um espinho terminal bem menos rígido que os espinhos laterais (fig. 36A).

As folhas desta espécie, quando desenvolvidas à sombra, apresentam em média 44,0 cm de comprimento e 7,5 cm de largura no seu terço médio.

5.3.2. Anatomia

Regiões	Espessura da folha
Base-meio -----	1043,1 μm
Base-bordo -----	98,0 μm
Meio-meio -----	1348,7 μm
Meio-bordo -----	238,2 μm
Ápice-meio -----	1333,9 μm
Ápice-bordo -----	231,5 μm

A nervação desta espécie é do tipo paralela (fig. 65A), sendo que os feixes vasculares convergem e se fundem no ápice foliar. Os feixes vasculares apresentam-se conectados entre si por feixes vasculares transversais. A fig. 65B mostra um detalhe destes feixes transversais e pode-se observar ainda pequenos traqueídeos nestes feixes e no feixe vascular longitudinal.

Região base-meio

A epiderme na face adaxial é uniestratificada apresentando em secção transversal da folha, células com lume lenticular e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas, sendo que esta última representa cerca de 2/3 da altura da célula (fig. 37). Neste mesmo tipo de secção, observa-se que as superfícies epidérmicas ad e abaxial apresentam-se onduladas a intervalos regulares, devido à presença dos tricomas escamiformes localizados em depressões da epiderme (fig. 37). Uma cutícula relativamente fina recobre a superfície epidérmica adaxial. Em vista frontal nota-se a presença de um corpo silicoso em cada célula e a sinuosidade e espessamento característicos de suas paredes anticlinais (fig. 39A).

As células subepidérmicas têm formato arredondado ou retangular quando observadas em secção transversal, e paredes lignificadas (fig. 37). O formato destas células em vista frontal tende ao retangular, sendo que, quando presentes entre duas fileiras de tricomas, elas são mais estreitas e alongadas (fig. 39C).

O parênquima aquífero que ocorre em seguida ocupa cerca de 1/3 do mesofilo e é formado por células de formato esférico até poliédrico com paredes celulósicas e pequenos espaços intercelulares. Destas células, poucas contêm grãos de amido (fig. 37).

Os feixes vasculares colaterais ocupam posição mediana no mesofilo (fig.37). O xilema está voltado para a face adaxial e o floema para a abaxial. Em geral, estes feixes são de dois tamanhos e envoltos por duas bainhas; a interna é constituída por células de paredes lignificadas, e a externa é parenquimática com células contendo grãos de amido. Todos os feixes vasculares possuem calotas de fibras nos pólos superior e inferior (fig. 37). Os feixes maiores apresentam um ou dois estratos de células lignificadas separando o xilema do floema. Em geral os feixes menores não têm essa separação. Unindo os feixes vasculares longitudinais, existem feixes transversais que apresentam células lignificadas envolvendo-os e também separando o xilema do floema (fig. 46C). A bainha parenquimática externa destes feixes pode ser constituída por células do parênquima braciforme ou do parênquima portador de grãos de amido.

Entre os feixes vasculares estão os canais que contêm o parênquima braciforme. As células deste tecido possuem grãos de amido e bem poucos cloroplastos (fig.37). Em secção longitudinal da folha encontram-se, raras vezes, idioblastos portadores de ráfides, com seu maior eixo paralelo ao maior eixo da folha. Tais células não apresentam poro para liberação das ráfides.

O parênquima encontrado na face abaxial constitui-se de células com formato arredondado, contendo inúmeros grãos de amido. Dispersos neste tecido ocorrem feixes isolados de fibras esclerenquimáticas (fig. 37).

Em posição subepidérmica abaxial existem dois ou três estratos de células, menores que as células do parênquima adjacente, e com paredes lignificadas. Em vista frontal essas células têm formatos variados, sendo que aquelas localizadas sob as fileiras longitudinais de tricomas e estômatos, são um pouco mais curtas que as demais (fig. 40C).

As células epidérmicas abaxiais têm lume reduzido, de formato lenticular quando visto em secção transversal da lâmina foliar. As paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e lignificadas (fig. 37). Em vista frontal essas células têm paredes sinuosas, contêm cada uma um corpo silicoso e são menores que as células epidérmicas adaxiais (fig. 40A). A cutícula que recobre a superfície epidérmica abaxial tem aproximadamente a mesma espessura da cutícula presente na face adaxial. Na face abaxial da folha, ocorrem tricomas (fig. 37) e estômatos.

Região base-bordo

A epiderme na face adaxial é formada por células que apresentam lume lenticular ou arredondado quando observado em secção transversal da folha. Suas paredes anticlinais e periclinal interna são ligeiramente lignificadas (fig. 41A). A epiderme na face abaxial, ao contrário, apresenta estas paredes mais espessadas e lignificadas. O lume das células epidérmicas abaxiais também têm formato lenticular ou arredondado em secção transversal (fig. 41A). Em vista frontal as células epidérmicas ad e abaxiais têm formatos variados, e suas paredes anticlinais são sinuosas. Cada uma destas células possui um corpo silicoso esférico (fig. 42A e C). A cutícula que recobre as superfícies epidérmicas ad e abaxial é delgada.

O parênquima que constitui o mesofilo entre as duas superfícies epidérmicas, possui células quase aclorofiladas que diminuem em número e tamanho quanto mais próximas do bordo (fig. 41A). Imersos neste tecido encontram-se idioblastos portadores de ráfides. Estas células são grandes e alongadas no sentido do maior eixo da folha (fig. 41C).

O feixe vascular mais distal é pequeno, envolto por uma bainha de células em início de lignificação e possui uma calota de fibras no pólo superior do feixe. Existe uma bainha de células parenquimáticas pequenas envolvendo externamente este feixe vascular (fig. 41A).

Nesta região basal da folha os tricomas e estômatos não alcançam o bordo foliar. No entanto os tricomas que mais se aproximam do bordo são os da face abaxial.

Região meio-meio

As células epidérmicas adaxiais têm lume triangular em secção transversal da lâmina foliar e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas (fig. 43). As células contêm cada uma um corpo silicoso (fig. 43) e em vista frontal suas paredes anticlinais se mostram sinuosas (fig. 45A). A cutícula que reveste esta face da epiderme é espessa (fig. 43).

A camada subepidérmica quando observada em secção transversal, revela células de lume arredondado e paredes muito espessadas e lignificadas (fig. 43). Em vista frontal, as células que estão sob as fileiras de tricomas têm formato retangular enquanto que aquelas localizadas entre duas fileiras paralelas, são mais compridas e afiladas, com lume estreito (fig. 46). As células subepidérmicas possuem muitas pontoações em suas paredes. Foi registrada a divisão destas células através de delgadas paredes de natureza celulósica geralmente em posição mediana da célula (fig. 46A).

O parênquima aquífero subjacente possui cerca de três estratos de células de formato arredondado e a seguir, mais dois estratos formados por células grandes de formato retangular ou oval, com seu maior eixo formando ângulo reto com o maior eixo da lâmina foliar. Estas células possuem espessamentos celulósicos em forma de delgadas barras em suas paredes anticlinais (fig. 43).

O parênquima clorofiliano que se segue é formado por três ou quatro camadas de células que se dispõem como um típico parênquima paliçádico. Abaixo destas, as camadas subseqüentes são constituídas por células arredondadas, também portadoras de vários cloroplastos. Este tecido se estende por toda a face abaxial (fig. 43)

Os feixes vasculares colaterais, em posição mediana no mesofilo, são em geral, de dois tamanhos. A bainha esclerenquimática característica que envolve os feixes maiores não é completa nos feixes menores, ocorrendo com mais evidência nos pólos destes feixes. Essa bainha constitui-se de células parenquimáticas esclerificadas e fibras libriformes (fig. 67). A bainha parenquimática, no entanto, envolve externamente todos os feixes, sendo formada por células clorofiladas e menores que as do parênquima adjacente. Todos os feixes vasculares possuem calotas de fibras esclerenquimáticas nos pólos superior e inferior e também têm o xilema e floema separados um do outro por um ou dois estratos de células esclerenquimáticas (fig. 43). Os feixes vasculares transversais nesta região são semelhantes àqueles da região base-meio (fig. 46C).

Os canais com parênquima braciforme localizados entre os feixes vasculares entra em contato com as câmaras subestomáticas. As células braciformes são densamente clorofiladas (fig. 43). Feixes isolados de fibras esclerenquimáticas ocorrem dispersos no parênquima clorofiliano da porção abaxial do mesofilo (fig. 43).

As células subepidérmicas abaxiais são quadradas ou arredondadas em secção transversal da folha, possuindo paredes lignificadas (fig. 43). Em vista frontal pode-se observar muitas pontoações em suas paredes. As células que estão sob as fileiras de estômatos e tricomas são arredondadas, enquanto que aquelas que estão entre duas destas fileiras, são retangulares (fig. 47C).

A secção transversal da folha revela para as células epidérmicas abaxiais, um lume reduzido e de formato arredondado. Suas paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e lignificadas. Cada célula possui um corpo silicoso esférico e em vista frontal apresentam um grande espessamento em suas paredes anticlinais, além da sinuosidade característica (fig. 47A). A cutícula que recobre a superfície epidérmica abaxial é menos espessa que aquela registrada na face adaxial (fig. 43).

Região meio-bordo

A epiderme nas faces ad e abaxial apresenta lume de formato triangular a arredondado quando observada em secção transversal da folha (fig. 48A). As células epidérmicas de ambas as faces contêm cada uma um corpo silicoso e possuem paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas. Em vista frontal, o espessamento e sinuosidade das paredes anticlinais parece ser igual nas duas faces da epiderme; no entanto as células epidérmicas adaxiais são mais alongadas que as células epidérmicas abaxiais (fig. 49A e C).

Também em ambas as faces do bordo foliar a camada subepidérmica apresenta espessamento parietal (fig. 48A). Esse espessamento é maior nas regiões próximas ao espinho lateral, onde o número de camadas esclerificadas é maior.

Constituindo o mesofilo existe o parênquima clorofiliano com células arredondadas e poucos espaços intercelulares (fig. 48A). O feixe vascular distal é muito pequeno e às vezes o tecido vascular não é bem nítido (fig. 48A). O penúltimo feixe vascular, no entanto, apresenta as bainhas esclerenquimática e parenquimática características já descritas nas outras regiões da folha, uma pequena calota de fibras no pólo superior e as células de paredes lignificadas separando xilema e floema.

Tricomas escamiformes ocorrem em ambas as faces do bordo foliar e os estômatos na face abaxial. A camada de cutícula que recobre a face adaxial da epiderme é mais espessa que a observada na face abaxial (fig. 48A).

O espinho lateral possui epiderme e camadas subepidérmicas esclerificadas com muitas pontoações em suas paredes. Abaixo deste tecido esclerenquimático existe parênquima clorofiliano e de um a três feixes vasculares. Estes espinhos são anatomicamente iguais aos espinhos laterais encontrados em *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol), (fig. 66).

Região ápice-meio

A epiderme e camadas subepidérmicas da face adaxial têm as mesmas características já descritas para os mesmos estratos celulares da região meio-meio, no que diz respeito ao formato do lume, espessamento, sinuosidade das paredes e presença de pontoações (fig. 50 e 52A e C). No entanto nem todas as células epidérmicas adaxiais possuem o corpo silicoso (fig. 52A).

O parênquima aquífero preenche a metade do mesofilo sendo que as células das três primeiras camadas geralmente são arredondadas. As três camadas subseqüentes são formadas por células altas, de formato ligeiramente retangular e que possuem barras de espessamento de natureza celulósica em suas paredes anticlinais (fig. 50).

O parênquima clorofiliano é subjacente ao parênquima aquífero e ocupa a outra metade do mesofilo (fig. 50). As células clorofilianas são arredondadas, com exceção da primeira camada, que às vezes é formada por células um pouco alongadas no mesmo sentido das células do parênquima aquífero. Existem grandes idioblastos portadores de ráfides dispersos no parênquima clorofiliano (fig. 50), com seu maior eixo paralelo ao maior eixo da lâmina foliar. Também dispersos na porção inferior deste tecido ocorrem pequenos feixes isolados de fibras esclerenquimáticas (fig. 50).

Uma característica não encontrada nas outras regiões da folha foi a ausência quase total da bainha esclerenquimática ao redor dos feixes vasculares. No entanto a bainha parenquimática se faz presente (fig. 50). Os feixes maiores apresentam o xilema separado do floema por um estrato de células de paredes lignificadas. Em geral esta separação não ocorre nos feixes menores. Poucas são as fibras existentes nos pólos dos feixes, não constituindo as calotas presentes nos feixes dos terços médio e basal da folha (fig. 50).

O parênquima braciforme é pouco conspicuo, apresentando células clorofiladas com “braços” curtos e mais agrupadas entre si (fig. 50).

Em posição subepidérmica abaxial existem dois estratos celulares cujas paredes são lignificadas (fig. 50). Estas células têm formato retangular em secção transversal da folha, mas em vista frontal, elas são quadradas ou arredondadas sob as fileiras de estômatos e tricomas, e retangulares entre duas fileiras paralelas. Várias pontoações simples são observadas nas paredes destas células (fig. 53B).

A epiderme na face abaxial é formada por células de paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas. O lume destas células em vista frontal, têm formato lenticular (fig. 50). As células que estão localizadas entre duas fileiras de tricomas e estômatos são mais alongadas do que as presentes nas fileiras (fig. 53A). A cutícula que reveste a superfície epidérmica abaxial é menos espessa do que aquela presente na face adaxial (fig. 50).

Espinho terminal

No bordo da região apical, em posição mediana, existe um pequeno espinho. Em secção transversal ele tem formato arredondado (fig. 54A) e células epidérmicas com lume lenticular (fig. 54B). As paredes anticlinais e periclinal interna são lignificadas e espessadas. Cerca de dois estratos subepidérmicos sofrem esclerificação e possuem pontoações simples (fig. 54B).

A porção basal do espinho apresenta parênquima aquífero sob as camadas subepidérmicas esclerificadas, em toda a sua circunferência. As células deste tecido possuem as barras de espessamento celulósicas, são ovaladas, e em direção ao ápice do espinho elas sofrem uma ligeira lignificação em suas paredes. Em posição central existe o parênquima clorofiliano envolvendo cerca de 3 ou 4 feixes vasculares colaterais. Estes apresentam as bainhas esclerenquimática interna e parenquimática externa, bem como a separação entre floema e xilema por um estrato de células de paredes lignificadas. As calotas de fibras estão presentes nos pólos dos feixes vasculares sendo que a do pólo superior é a mais conspicua.

No ápice resta um único feixe vascular com as mesmas características já descritas acima (fig. 54B). O parênquima clorofiliano persiste e a esclerificação da epiderme e camadas subepidérmicas não aumenta em relação à porção basal do espinho.

Alguns poucos tricomas escamiformes, já bastante danificados, ocorrem na epiderme do espinho.

Região ápice-bordo

A epiderme na face adaxial, quando em secção transversal da folha, apresenta células com lume triangular enquanto que as células abaxiais têm lume lenticular (fig. 56A). As paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e lignificadas. Em vista frontal as células epidérmicas ad e abaxiais apresentam paredes anticlinais sinuosas sendo que estas paredes são mais espessadas nas células abaxiais (fig. 57A e C). Cada célula possui um corpo silicoso esférico. Ambas as faces da epiderme são recobertas por cutícula, embora esta seja mais espessa sobre a face adaxial (fig. 56A).

As camadas subepidérmicas ad e abaxial são lignificadas (fig. 56A) sendo que o bordo foliar próximo a um espinho lateral possui maior número de camadas subepidérmicas esclerificadas.

O parênquima clorofiliano que constitui o mesófilo desta região possui células arredondadas pequenas. O feixe vascular mais distal é pequeno com pouco tecido de condução. É envolto por uma bainha esclerenquimática interna e uma bainha parenquimática externa, formada por células clorofiladas pequenas (fig. 56A).

O espinho lateral tem a mesma estrutura anatômica já descrita para os espinhos da região meio-bordo (fig. 66).

Tricomas escamiformes e estômatos

Os tricomas escamiformes ocorrem em ambas as faces da epiderme, nos 3 terços da folha e se dispõem em fileiras longitudinais, sendo que na face abaxial estas fileiras são mais largas pois abrigam também os estômatos.

A contagem dos tricomas por mm^2 , revelou os seguintes resultados:

		Terços	Basal	Médio	Apical
Nº de tricomas por mm^2	face adaxial		24,1	11,2	9,1
	face abaxial		33,4	15,7	15,4

O número de tricomas na face adaxial é menor que o da face abaxial e em ambas as faces esse número decresce da base para o ápice, embora esse decréscimo seja mais abrupto entre o terço basal e médio do que entre este último e o apical.

A secção longitudinal do tricoma escamiforme nos 3 terços da folha revela a existência de uma célula basal e 4 ou 5 células constituindo o pedicelo, sendo que destas, a mais distal tem formato triangular e alguns tricomas a possuem com paredes espessadas (fig.37). No terço apical da folha, as células do pedicelo em geral apresentam-se mais estreitas e com paredes lignificadas.

Em secção longitudinal e em vista frontal, observa-se um rebaixamento da região central dos escudos dos tricomas (fig. 37). Com isso a epiderme sofre ondulações que são mais pronunciadas no terço basal e mais suaves no terço apical da folha.

Em vista frontal observam-se 4 ou 5 células constituindo o centro do escudo, e em posição periférica e superior a estas células, seguem-se cerca de 5 séries de células de formatos que variam do oval ao retangular (fig. 58A). Em geral as células centrais do escudo têm suas paredes periclinais externas espessadas, enquanto que as séries de células seguintes apresentam esse espessamento nas paredes periclinais externa e interna, e às vezes nas paredes anticlinais (fig. 37). A última e mais externa série, é formada por células mortas, de paredes muito finas e alongadas, cujas extremidades livres tendem a confluir juntas para uma dada direção, colocando em contato os escudos de tricomas vizinhos (fig. 58A). Isso cria uma cobertura contínua sobre as superfícies epidérmicas ad e abaxial.

Como já mencionado, os estômatos ocorrem na face abaxial em fileiras longitudinais, juntamente com os tricomas escamiformes. Eles se situam em depressões (fig.58B) e apresentam a mesma estrutura anatômica ao longo de toda a folha.

A contagem dos estômatos, por mm^2 , mostrou os seguintes resultados:

	Terços	Basal	Médio	Apical
Nº de estômatos por mm^2		1,1	45,4	52,6
Proporção média estômato/tricoma		0,032 : 1	2,89 : 1	3,41 : 1

As câmaras subestomáticas estão sempre em contato com o parênquima braciforme através de canais secundários. Estes são formados por anéis de células parenquimáticas (fig. 59 A-F) que se dispõem verticalmente e “empilhados”. O primeiro deles, ou seja, o mais próximo do estômato é formado por duas células em forma de “C”, que projetam suas extremidades em direção da abertura estomática (fig. 60C). Os demais podem ser formados por 2, 3 ou 4 células (fig. 59 B-F).

As células-guarda quando vistas frontalmente apresentam formato reniforme, têm paredes celulósicas e estão abaixo do nível da epiderme (fig. 60A). Circundando a cavidade onde está o estômato existem de 5 a 7 células epidérmicas de formatos variados contendo cada uma um corpo silicoso esférico (fig. 60A). Embaixo de cada célula-guarda existe uma célula de paredes celulósicas que, em vista frontal, tem formato retangular.

A secção transversal mediana e polar do estômato mostra que as células-guarda apresentam paredes periclinais espessadas e lume estreito, de formato lenticular na secção mediana (fig. 60B) e em forma de triângulo retângulo, na secção polar (fig. 60C). Na secção segundo o maior eixo da célula-guarda, observamos o mesmo espessamento das paredes periclinais e o formato lenticular do lume (fig. 60D). Geralmente a cutícula que recobre a superfície epidérmica abaxial também se estende, embora mais delgada, sobre as células-guarda, chegando até à parede periclinal interna, dentro da câmara subestomática (fig. 60B-D).

5.4. *Aechmea nudicaulis* (beira-mar, hábito epifítico, exposta ao sol)

O hábito da planta é mostrado na fig. 35A e B.

5.4.1. Morfologia

As folhas desta espécie, no ambiente mencionado acima, têm em média 36,3 cm de comprimento e 8,5 cm de largura no terço médio. Portanto, são um pouco menores e mais largas do que as folhas da mesma espécie que é terrestre e habita locais sombreados.

Quase $\frac{3}{4}$ da folha são representados pela bainha, que tem bordos lisos (fig.36B) e cor vinosa. As bainhas se sobrepõem e formam um tubo onde ficam armazenados água e detritos. A lâmina foliar é verde clara (fig. 35B), tem em geral a mesma largura da bainha e possui em seus bordos espinhos fortes com cerca de 4 mm de comprimento (fig.36B). O ápice da folha é arredondado e possui na região mediana um espinho pouco rígido (fig. 36B).

5.4.2. Anatomia

Regiões	Espessura da folha
Base-meio -----	744,3 μm
Base-bordo -----	98,2 μm
Meio-meio -----	1367,5 μm
Meio-bordo -----	316,3 μm
Ápice-meio -----	1483,3 μm
Ápice-bordo -----	270,5 μm

As folhas de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol) apresentaram-se mais espessas do que *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra), com exceção das regiões base-meio e base-bordo.

A nervação da folha desta espécie no ambiente acima mencionado é do mesmo tipo já descrito para *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra) (fig. 65A).

Região base-meio

A epiderme na face adaxial é uniestratificada apresentando em secção transversal da folha, células com lume lenticular ou arredondado e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas (fig. 38). Em vista frontal, a sinuosidade das paredes anticlinais e a presença do corpo silicoso também são registradas nestas células epidérmicas (fig. 39B). Esta superfície epidérmica é recoberta por uma cutícula de espessura ligeiramente menor que a observada na mesma região da folha de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra). As depressões causadas pela inserção dos tricomas nas epidermes ad e abaxial faz com que essas superfícies sejam onduladas quando vistas em secção transversal da folha.

A camada subepidérmica é composta por células de paredes lignificadas, que em secção transversal e em vista frontal, têm formato ligeiramente retangular (fig. 38 e 39D). Estas células apresentam-se mais estreitas e mais alongadas quando localizadas entre as fileiras longitudinais de tricomas (fig. 39D).

Em seguida ocorre o parênquima aquífero formado por células de formato esférico até poliédricas. Poucas destas células contêm grãos de amido. Os espaços intercelulares deste tecido são quase inexistentes (fig. 38).

Os feixes vasculares colaterais dispõem-se na porção mediana do mesofilo. Feixes vasculares maiores alternam-se com feixes menores, e entre eles ocorrem os

canais com parênquima braciforme (fig. 38). Os feixes maiores apresentam um ou dois estratos de células com paredes lignificadas separando o xilema do floema. Quase todos os feixes vasculares menores possuem esta separação, mas esta é representada por um único estrato de tais células. O feixe vascular é envolto por duas bainhas; a interna esclerenquimática e a externa parenquimática. Esta última é formada por células menores que as do parênquima adjacente e contêm grãos de amido (fig. 38). Nos pólos superior e inferior dos feixes vasculares formam-se calotas de fibras esclerenquimáticas. Os feixes vasculares transversais que interligam os feixes longitudinais são envoltos por uma camada de células de paredes lignificadas que também surge separando o xilema do floema. A bainha parenquimática externa que envolve estes feixes pode ser representada pelas células braciformes (fig. 46D).

Os canais que contêm o parênquima braciforme possuem formato arredondado quando observados em secção transversal. As células braciformes têm paredes celulósicas e possuem grãos de amido, sendo poucos os cloroplastos encontrados neste tecido (fig. 38). Assim como em *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra), raros são os idioblastos portadores de ráfides dispersos no parênquima braciforme.

O parênquima que ocorre na face abaxial constitui-se de células portadoras de vários grãos de amido que freqüentes vezes são compostos, e bem poucos cloroplastos. Feixes isolados de fibras estão dispersos neste parênquima. Assim como na face adaxial os espaços intercelulares deste tecido são pequenos e escassos (fig. 38).

Em secção transversal a camada subepidérmica abaxial apresenta células de vários formatos tendendo ao retangular (fig. 38) e em vista frontal elas também são retangulares, mostrando-se mais estreitas e alongadas quando localizadas entre duas fileiras de tricomas (fig. 40D).

As células epidérmicas abaxiais possuem paredes anticliniais e periclinal interna espessadas e lignificadas, e lume lenticular ou arredondado, quando visto em secção transversal da folha (fig. 38). Em vista frontal suas paredes anticliniais são sinuosas e também se observa um corpo silicoso esférico no lume de cada célula (fig. 40B). Estas células são maiores que as células epidérmicas adaxiais. A superfície epidérmica abaxial é revestida por uma cutícula que têm aproximadamente a mesma espessura da cutícula observada na face adaxial.

Região base-bordo

Em secção transversal da folha a epiderme na face adaxial apresenta células de lume lenticular e paredes anticliniais e periclinal interna ligeiramente

lignificadas (fig. 41B). Quando em vista frontal, tais células contêm um corpo silicoso, apresentam paredes anticlinais onduladas (fig. 42B) e são mais alongadas e dispostas mais irregularmente que as células epidérmicas adaxiais da região base-meio. Esta superfície epidérmica é recoberta por uma cutícula delgada.

Constituindo o mesofilo, existe um parênquima formado por células que contêm bem poucos cloroplastos. Dispersos neste parênquima, em posição mediana, existem idioblastos portadores de ráfides (fig. 41B). São células alongadas, maiores que as demais células parenquimáticas e com seu maior eixo paralelo ao maior eixo da folha. São semelhantes aos idioblastos presentes na região base-bordo de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra), mostrados na fig. 41C.

O feixe vascular mais distal é pequeno, com pouco tecido vascular, mas já envolto por uma bainha de células em início de lignificação (fig. 41B). Em geral, no pólo superior deste feixe já se observa uma pequena calota de fibras. A bainha parenquimática externa comumente é formada por células menores que as do parênquima adjacente. Comparando-se as plantas dos dois ambientes, esta apresenta o feixe vascular distal mais afastado do bordo foliar. No entanto, a espessura do bordo ao nível deste feixe vascular é aproximadamente a mesma para ambas as plantas (fig. 41A e B).

Em secção transversal da folha, as células epidérmicas abaxiais mostram lume arredondado e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas (fig. 41B). Tal espessamento é maior que o observado nas células epidérmicas adaxiais, mas a cutícula presente sobre esta epiderme tem a mesma espessura daquela registrada na face adaxial. Vistas frontalmente estas células apresentam um corpo silicoso e suas paredes anticlinais têm formato semelhante ao das células epidérmicas adaxiais (fig. 42D).

Os tricomas escamiformes que mais se aproximam do bordo foliar são os da face abaxial. No entanto, na porção mais distal do bordo, não existem tricomas e estômatos em ambas as faces da folha.

Região meio-meio

A epiderme adaxial é constituída por células que em secção transversal da lâmina foliar apresentam lume triangular ou arredondado e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas (fig. 44). Cada célula contêm um corpo silicoso e em vista frontal, suas paredes anticlinais são sinuosas (fig. 45B).

A camada subepidérmica é formada por células de formato arredondado, em secção transversal, e paredes lignificadas (fig. 44). Em vista frontal, elas são retangulares, apresentam algumas pontoações simples, e quando localizadas sob as

fileiras longitudinais de tricomas, mostram-se ligeiramente mais curtas e mais largas (fig. 46B). Essas células subepidérmicas, bem como as epidérmicas, têm seu maior eixo paralelo ao maior eixo da folha. A fig. 46B mostra estas células subepidérmicas em divisão, com uma fina parede de natureza celulósica atravessando a célula no seu menor eixo.

Abaixo da camada subepidérmica ocorre o parênquima aquífero, que preenche cerca de um terço da espessura do mesofilo (fig. 44). As três primeiras camadas deste tecido são formadas por células arredondadas e as duas subseqüentes por células retangulares ou ovais, cujo maior eixo forma ângulo reto com a epiderme. Nas paredes anticlinais destas células existem barras de espessamento de natureza celulósica dispostas transversalmente ao maior eixo da célula (fig. 44). Freqüentes vezes as paredes anticlinais destas células se mostram enrugadas.

O parênquima clorofiliano localiza-se abaixo do parênquima aquífero e estende-se até à face abaxial. As duas primeiras camadas desse parênquima, são formadas por células alongadas, e as células das camadas subseqüentes são arredondadas (fig. 44).

Os feixes vasculares colaterais em posição mediana no mesofilo, apresentam-se basicamente de dois tamanhos, e estes se intercalam ao longo da lâmina foliar. Os feixes maiores, em geral, têm xilema e floema separados entre si por um estrato esclerenquimático formado por fibras libriformes e células parenquimáticas esclerificadas (fig. 67), que também envolve o feixe como um todo, constituindo a bainha esclerenquimática interna. Nesta região média da folha, a presença das calotas de fibras esclerenquimáticas nos pólos do feixe também é observada. Envolvendo o feixe, externamente às calotas de fibras, ocorre uma bainha parenquimática constituída por células menores que as células do parênquima adjacente. Os feixes vasculares menores têm a mesma estrutura dos feixes maiores com exceção da camada esclerenquimática que separa o xilema do floema e envolve o feixe (fig.44). As laterais desses feixes estão em contato com a bainha parenquimática externa. Entre os feixes vasculares longitudinais adjacentes ocorrem feixes vasculares transversais semelhantes aos feixes transversais da região basal da folha (fig. 46D).

Os canais contendo o parênquima braciiforme localizam-se entre os feixes vasculares, mas em posição inferior a estes, estando em geral, em contato com as câmaras subestomáticas. As células braciiformes também são clorofiladas (fig. 44).

Feixes isolados de fibras esclerenquimáticas estão dispersos no parênquima clorofiliano na face abaxial do mesofilo. Estes feixes são em geral, circundados por células parenquimáticas menores que as demais células do parênquima (fig. 44).

Em posição subepidérmica abaxial existem duas camadas de células de paredes lignificadas. A camada imediatamente adjacente à epiderme abaxial, possui células menores e com paredes mais espessadas que as células da segunda camada (fig. 44). Em vista frontal, essas células subepidérmicas têm formato retangular quando localizadas entre as fileiras longitudinais de tricomas e estômatos e ligeiramente arredondadas quando posicionadas sob estas fileiras (fig. 47D).

A epiderme na face abaxial é formada por células de lume lenticular quando vistas em secção transversal da lâmina foliar (fig. 44), e paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas. Em vista frontal observa-se um corpo silicoso no lume de cada uma destas células e suas paredes anticlinais são sinuosas (fig. 47B). As superfícies ad e abaxial são recobertas por cutícula, sendo que na face adaxial esta camada é mais espessa do que sobre a face abaxial (fig. 44).

Região meio-bordo

A epiderme da face adaxial e abaxial são formadas por células que em secção transversal da lâmina foliar mostram lume triangular a lenticular, com paredes anticlinais e periclinal interna espessadas (fig. 48B). Essas células contêm corpos silicosos esféricos e em vista frontal suas paredes anticlinais são sinuosas (fig. 49B e D). Observou-se no entanto que, em ambas as faces, algumas células epidérmicas não têm seu maior eixo paralelo ao maior eixo da folha (fig. 49B). A superfície epidérmica de ambas as faces do bordo foliar é revestida por cutícula, sendo esta mais espessa sobre a face adaxial (fig. 48B).

As camadas subepidérmicas ad e abaxial constituem-se de células que em secção transversal da lâmina têm formato arredondado e paredes lignificadas (fig. 48B). Nas regiões próximas a um espinho terminal o número de camadas subepidérmicas esclerificadas aumenta.

Preenchendo o bordo foliar observa-se o parênquima clorofiliano, cujas células são arredondadas, e um feixe vascular distal. Este é pequeno, sendo difícil a identificação de seus elementos vasculares em secção transversal (fig. 48B). O penúltimo feixe tem o tecido vascular mais conspícuo. O xilema e o floema são separados por um estrato de células com paredes lignificadas. Envolvendo este feixe existe uma bainha esclerenquimática interna, outra parenquimática externa e uma calota de fibras no pólo superior do mesmo (fig. 48B).

No bordo foliar também ocorrem tricomas escamiformes e estômatos. Na fig. 48B pode-se observar o pedicelo de um desses tricomas.

O espinho lateral possui epiderme e camadas subepidérmicas com paredes esclerificadas, onde ocorrem inúmeras pontoações simples. O interior do espinho é preenchido por parênquima clorofiliano e em geral, por 1, 2 ou 3 feixes vasculares (fig. 66).

Região ápice-meio

A estrutura anatômica desta região não apresenta diferenças significativas quando comparada à região meio-meio, a não ser por um maior número de idioblastos portadores de ráfides, presentes no parênquima clorofiliano (fig. 51), e a ausência de corpos silicosos em algumas células epidérmicas. A fig. 51 mostra a secção transversal dessa região, as fig. 52B e D a epiderme e camada subepidérmica adaxiais, e a fig. 53C apresenta a camada subepidérmica abaxial.

Espinho terminal

A espécie *A. nudicaulis* (b.m., ep., sol) também apresenta um espinho terminal no bordo do ápice foliar. Em secção transversal este espinho apresenta formato ligeiramente esférico (fig. 55A) e o lume das células epidérmicas é lenticular ou arredondado (fig. 55B). Suas paredes anticlinais e periclinal interna são espessadas e lignificadas.

O estrato celular subepidérmico também apresenta paredes lignificadas (fig. 55B). O parênquima aquífero ocorre em toda a circunferência do espinho e suas células apresentam também as barras de espessamento já descritas para o parênquima aquífero das outras regiões da folha.

O parênquima clorofiliano circunda os feixes vasculares (fig. 55B) e pode ser visto às vezes um idioblasto portador de ráfides neste tecido. Em geral são 3 os feixes vasculares na porção basal do espinho, que se anastomosam, restando um único feixe vascular no ápice dessa estrutura (fig. 55B). Estes feixes vasculares têm bainhas esclerenquimática e parenquimática envolvendo-os e um estrato celular esclerenquimático separando xilema e floema (fig. 55B).

No ápice do espinho o parênquima aquífero apresenta paredes ligeiramente lignificadas (fig. 55B). Observou-se alguns tricomas escamiformes na epiderme do espinho bem como cicatrizes de estômatos.

O espinho terminal de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra) é um pouco mais rígido que este ora descrito provavelmente pelo maior número de camadas periféricas esclerificadas.

Região ápice-bordo

As células epidérmicas adaxiais e abaxiais têm paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas. Em secção transversal da folha o lume das células epidérmicas adaxiais é triangular e o lume das abaxiais é lenticular (fig. 56B). Em ambas as faces, as células epidérmicas contêm um corpo silicoso esférico e em vista frontal apresentam suas paredes anticlinais sinuosas (fig. 57B e D). A cutícula presente sobre a face adaxial da epiderme é mais espessa do que aquela da face abaxial (fig. 56B).

As camadas subepidérmicas ad e abaxial são lignificadas (fig. 56B). Próximo a um espinho lateral, o bordo foliar possui número maior de camadas subepidérmicas esclerificadas. As células do parênquima clorofiliano que preenchem o bordo foliar são arredondadas e ao redor do feixe vascular mais distal elas são menores, constituindo uma bainha (fig. 56B). Este feixe vascular é pequeno mas já possui uma bainha esclerenquimática envolvendo-o. Idioblastos portadores de ráfides às vezes são encontrados nesta região, (fig. 56B) assim como tricomas escamiformes e estômatos. Os espinhos laterais nesta região têm a mesma estrutura anatômica dos espinhos da região meio-bordo já descrita (fig. 66)

Tricomas escamiformes e estômatos

Os tricomas escamiformes e estômatos de *A. nudicaulis*, (b-m., ep., sol) são semelhantes aos tricomas e estômatos encontrados nas folhas da mesma espécie que é terrestre e habita locais sombreados. Em termos anatômicos a única diferença encontrada nestes tricomas foi que, todos os pedicelos apresentam sua célula distal, de

formato triangular, com paredes externas e internas espessadas e lignificadas (fig. 38). Essa característica foi poucas vezes encontrada em *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra).

O escudo destes tricomas têm basicamente a mesma disposição das células nos três terços da folha e em ambas as faces da epiderme (fig. 62A). Na fig. 61A nota-se a união dos bordos dos tricomas através das células alongadas que compõem a série celular periférica do escudo. Essa união proporciona uma cobertura contínua sobre a epiderme. Na fig. 61B podemos observar os estômatos encobertos pelos escudos dos tricomas. Estes últimos ocorrem na epiderme dos espinhos, como mostra a fig. 62B. As figs. 63A-D e 64A-F mostram os estômatos em vista frontal e secção transversal bem como os anéis subestomáticos que juntos conectam a câmara subestomática e o parênquima braciciforme. Através destas figuras percebe-se a semelhança destas estruturas nas plantas dos dois ambientes estudados.

A contagem de tricomas escamiformes e estômatos, por mm^2 , revelou os seguintes resultados:

		Terços	Basal	Médio	Apical
Nº de tricomas por mm^2	face adaxial		25,7	23,4	21,7
	face abaxial		32,0	20,2	24,3
Nº de estômatos por mm^2			0,9	13,1	64,2
Proporção média estômato/tricoma			0,028 : 1	0,65 : 1	2,64 : 1

O número de tricomas na face adaxial só se mostrou maior que o da face abaxial no terço médio da folha. Na face adaxial o número de tricomas diminui em direção ao terço apical, no entanto na face abaxial, esse número decresce do terço basal para o médio e aumenta um pouco no terço apical.

No terço basal o número de estômatos nas plantas dos dois ambientes é quase o mesmo. No entanto *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol) apresenta mais estômatos no terço apical do que *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra), mas esta última tem cerca de três vezes mais estômatos no terço médio do que a primeira.



Fig. 34. Vista geral de *Aechmea nudicaulis*, em hábito terrestre, dentro da floresta de restinga.

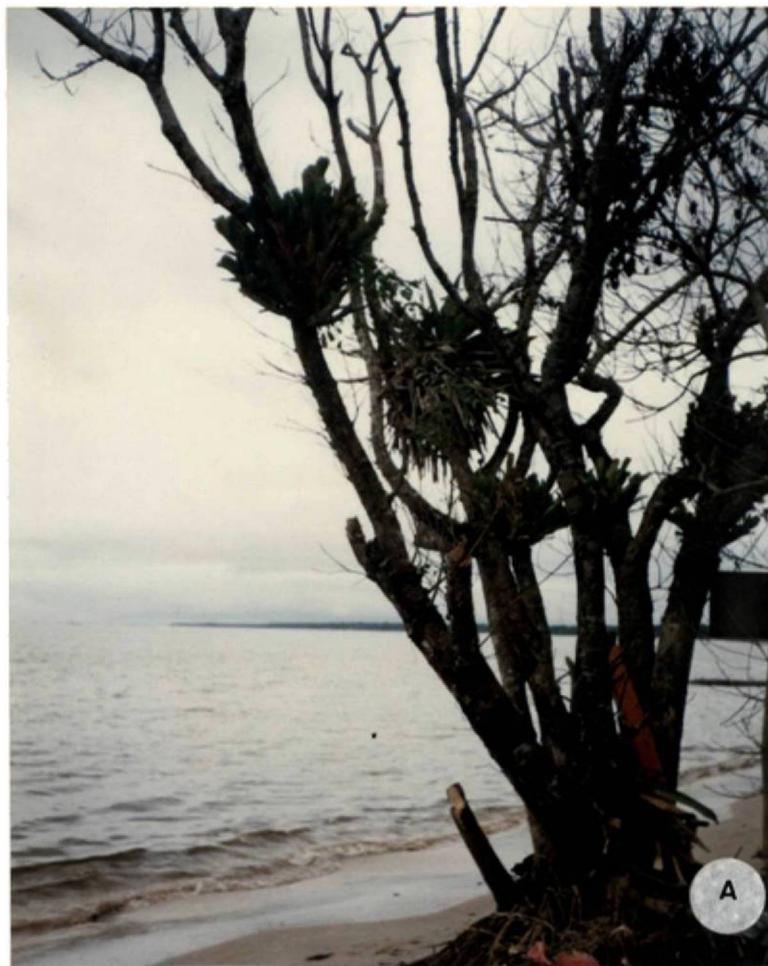


Fig. 35. A) Vista geral de *Aechmea nudicaulis*, em hábito epifítico, à beira-mar. B) detalhe mostrando a inflorescência de *A. nudicaulis*.

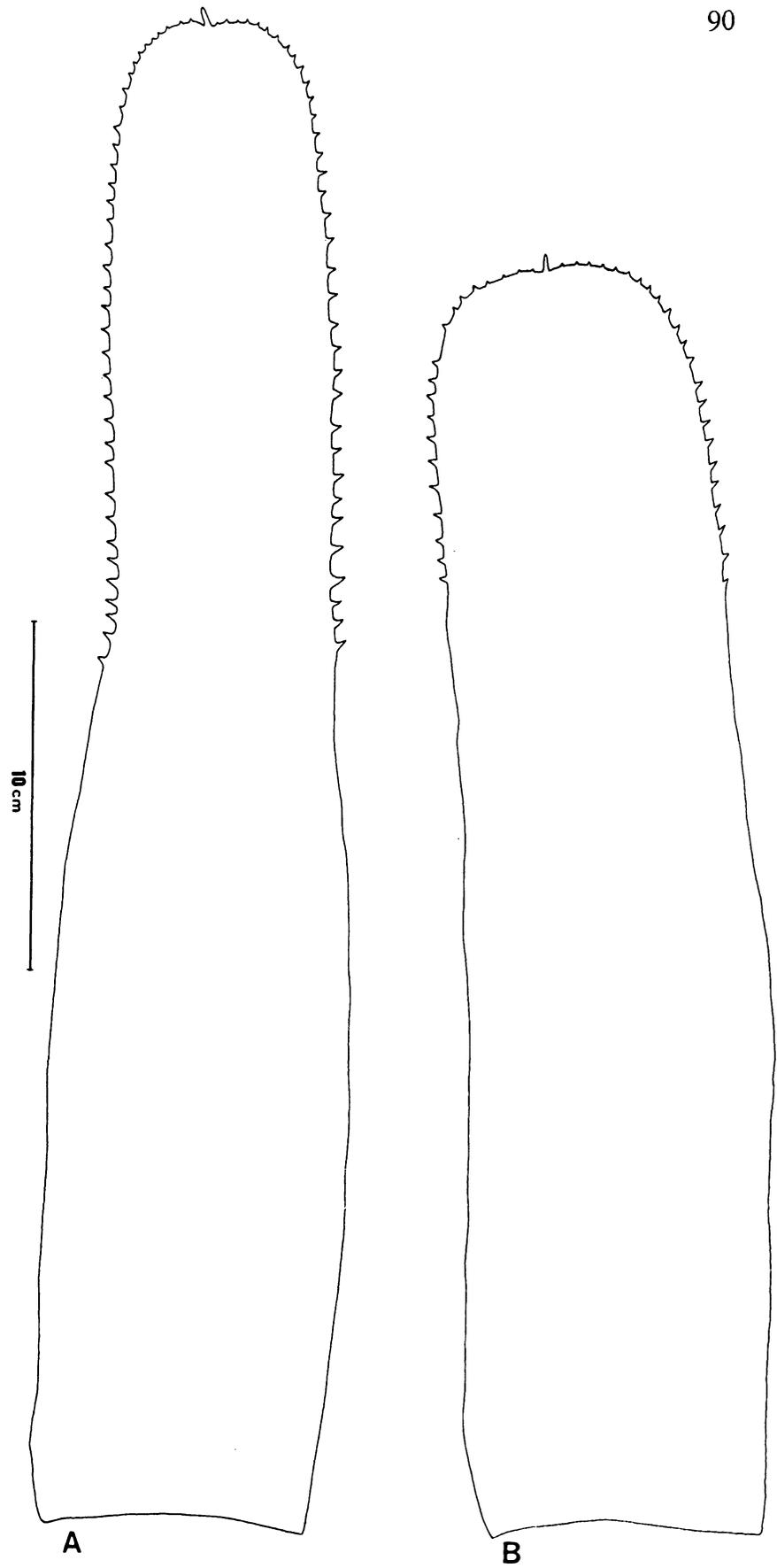


Fig. 36. Morfologia da folha de 4º nó de: A) *Aechmea nudicaulis* (Fr., t., sombra) e B) *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).

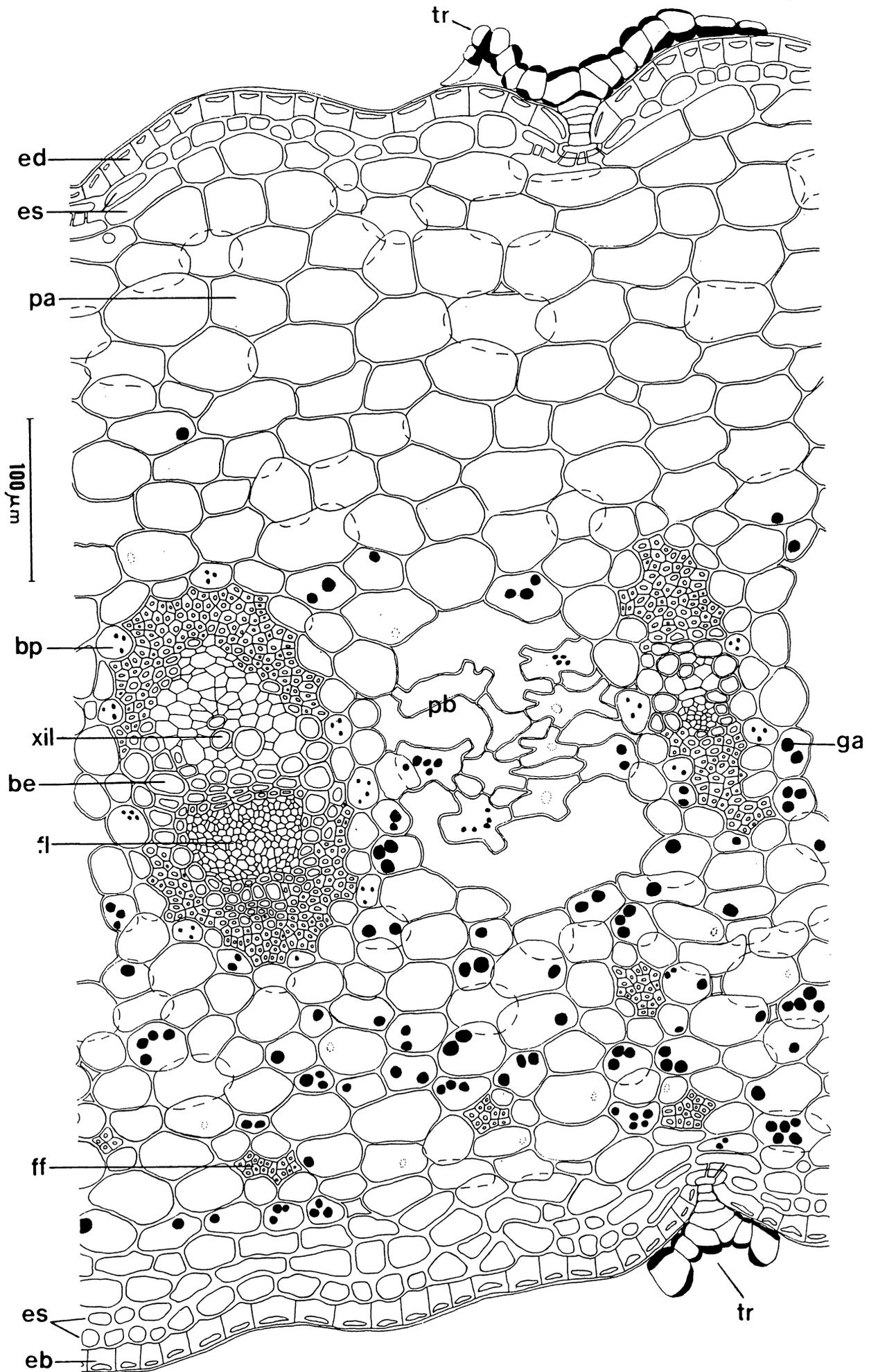


Fig. 37. *A. nudicaulis* (fr., t., sombra). Secção transversal da região base-meio.

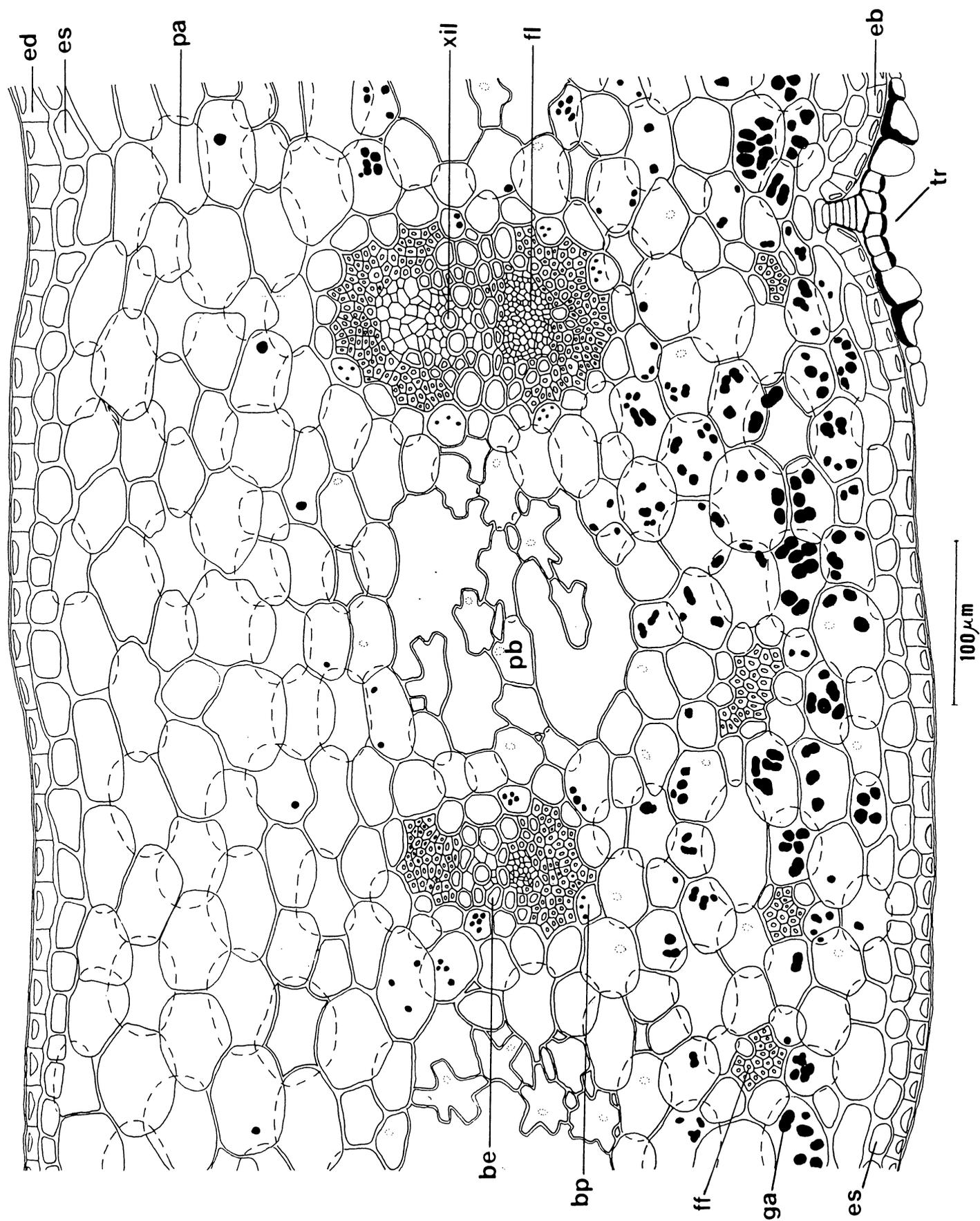


Fig. 38. *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol). Secção transversal da região base-meio.

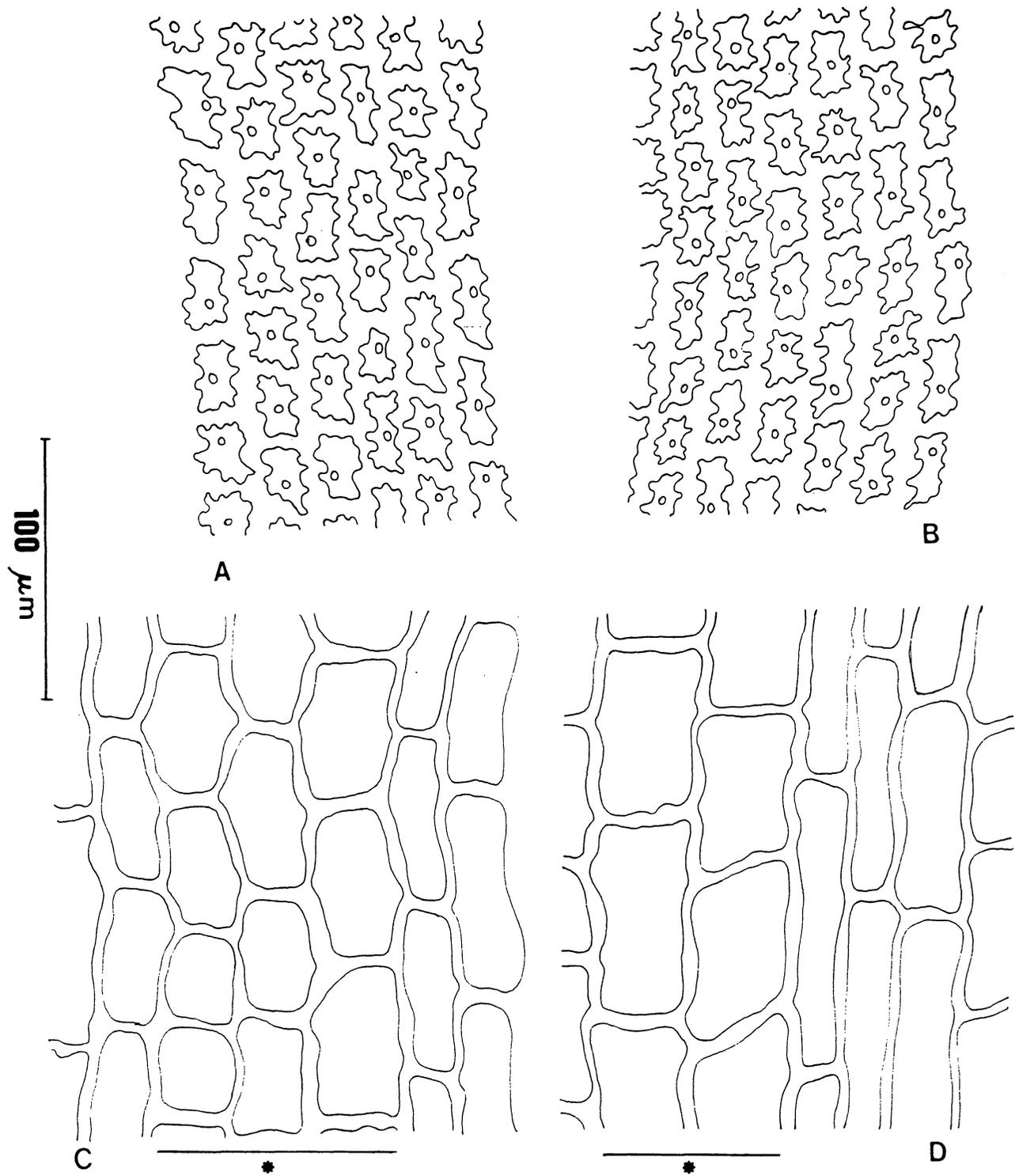


Fig. 39. Região base-meio, face adaxial.

Vista frontal da epiderme (A) e camada subepidérmica (C) de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra); e epiderme (B) e camada subepidérmica (D) de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol). * fileira longitudinal de células sob tricomas escamiformes.

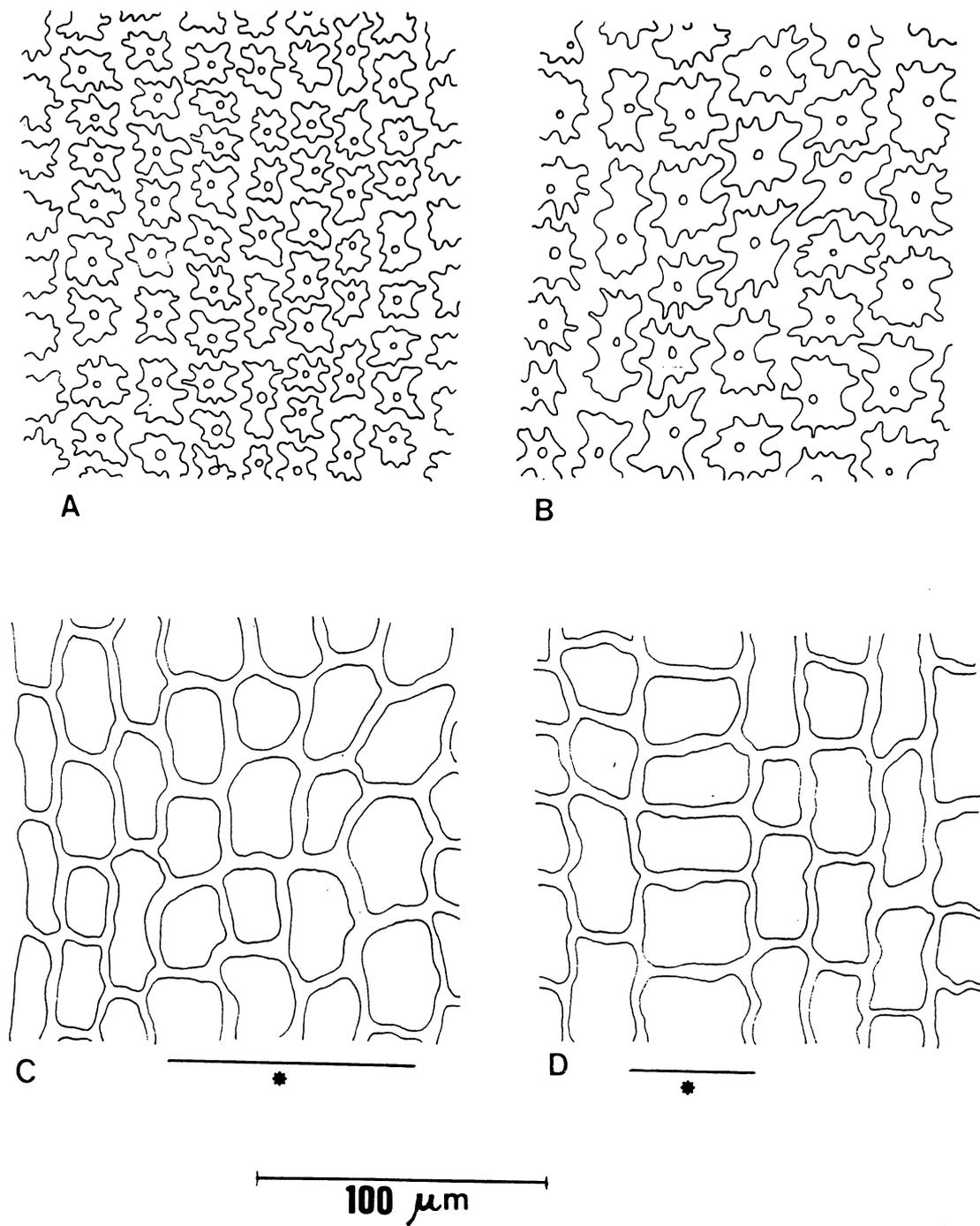


Fig. 40. Região base-meio, face abaxial.
 Vista frontal da epiderme (A) e camada subepidérmica (C) de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra);
 e epiderme (B) e camada subepidérmica (D) de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol). * fileira
 longitudinal de células sob tricomas e estômatos.

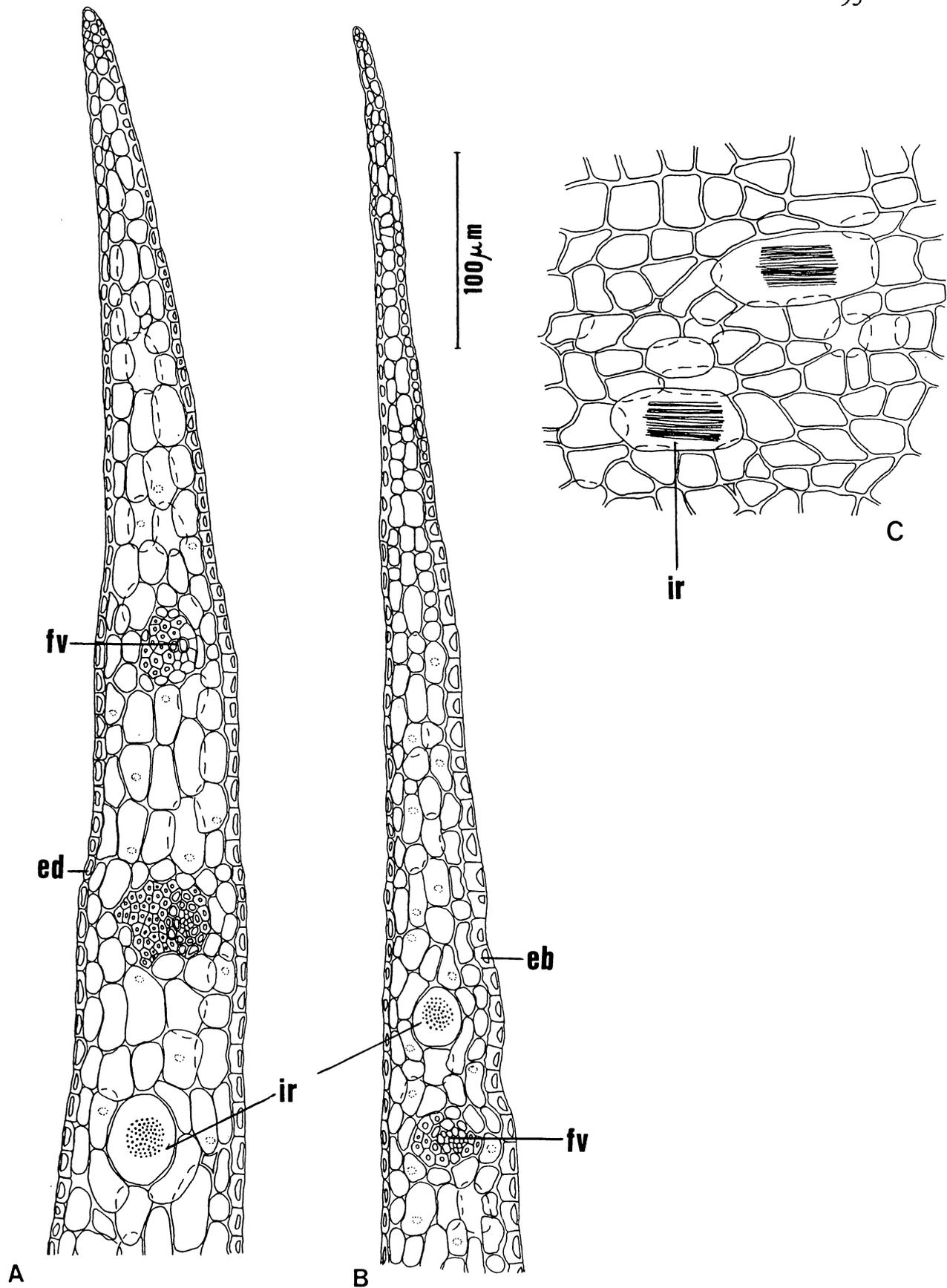


Fig. 41. Região base-bordo. A) secção transversal da folha de *A. nudicaulis* (fr., t., sombra); B) secção transversal da folha de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol); C) detalhe da secção longitudinal dos idioblastos portadores de ráfides do bordo foliar de *A. nudicaulis* (fr., t., sombra).

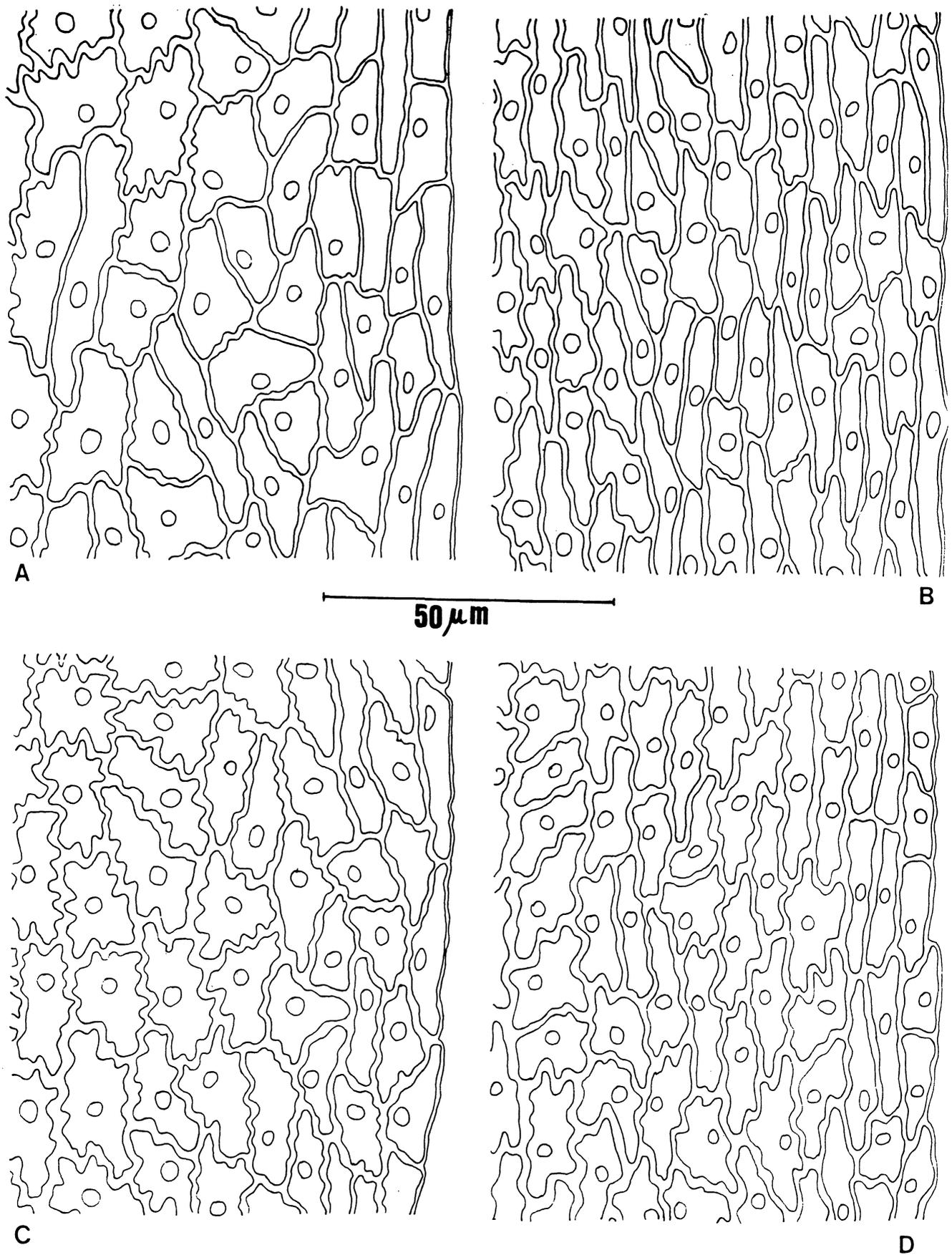


Fig. 42. Vista frontal da região base-bordo.

A e C) *A. nudicaulis* (fr., t., sombra), epidermes ad e abaxial respectivamente;
 B e D) *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol), epidermes ad e abaxial respectivamente.

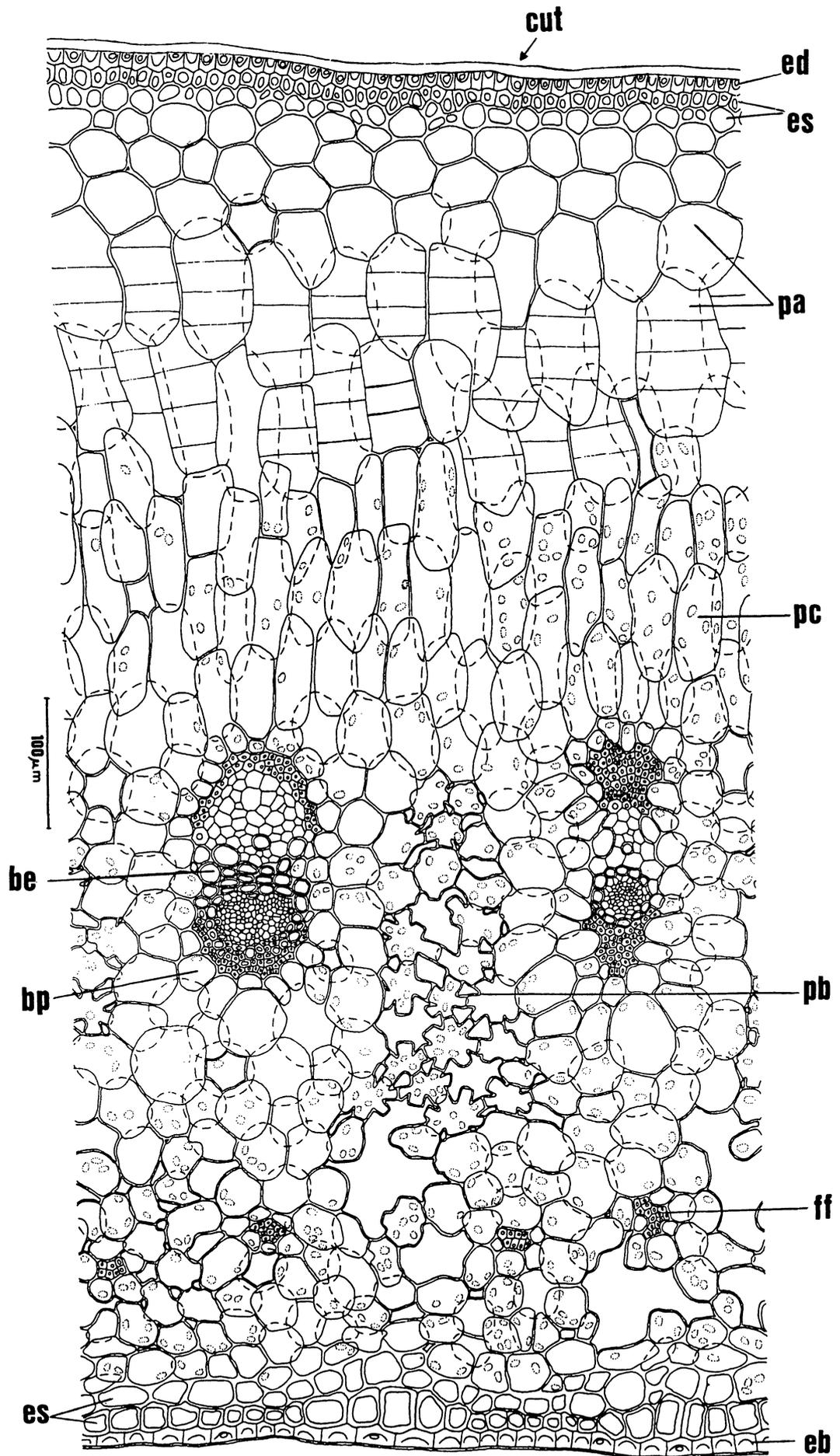


Fig. 43. *A. nudicaulis* (fr., t., sombra). Secção transversal da região meio-meio.

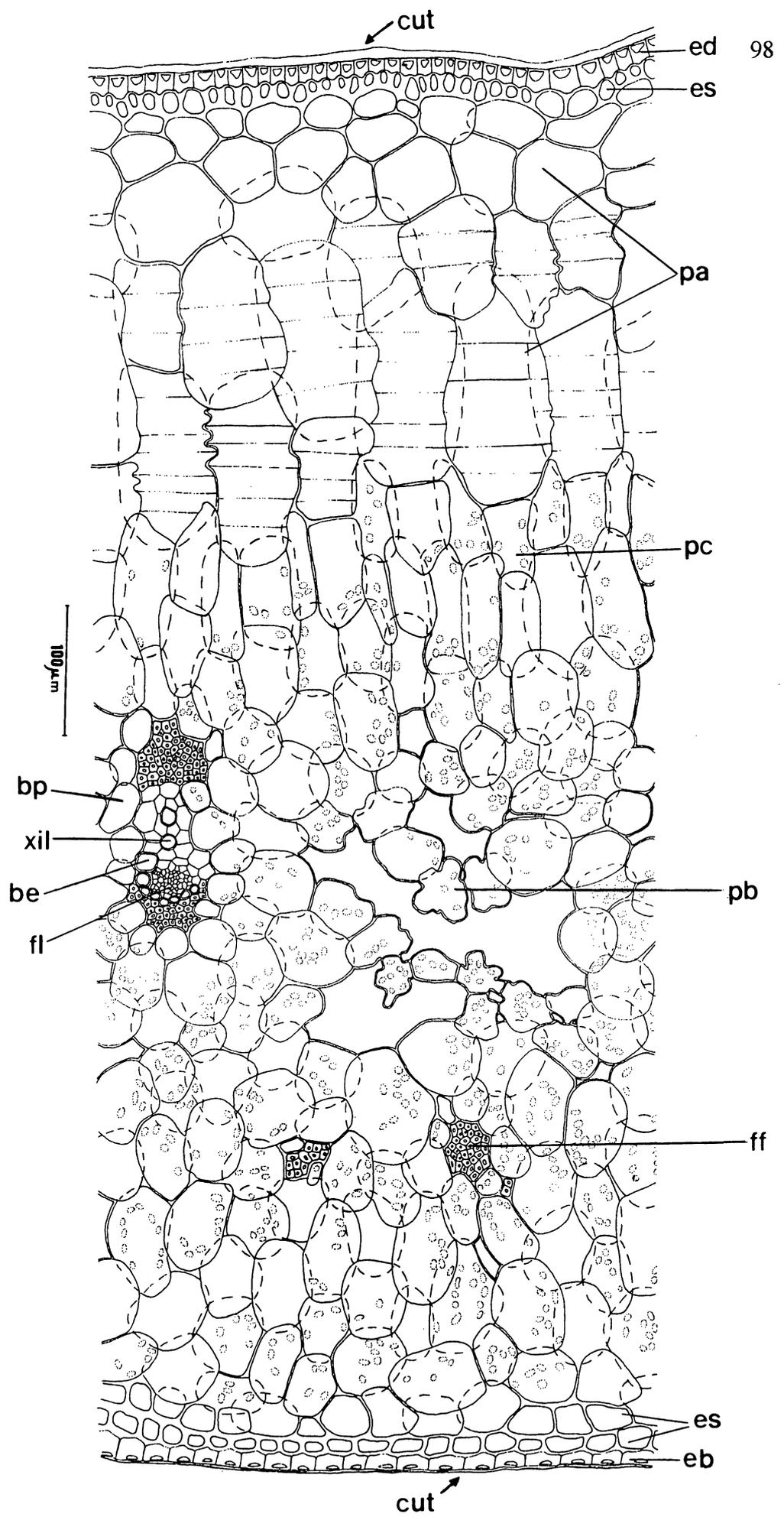
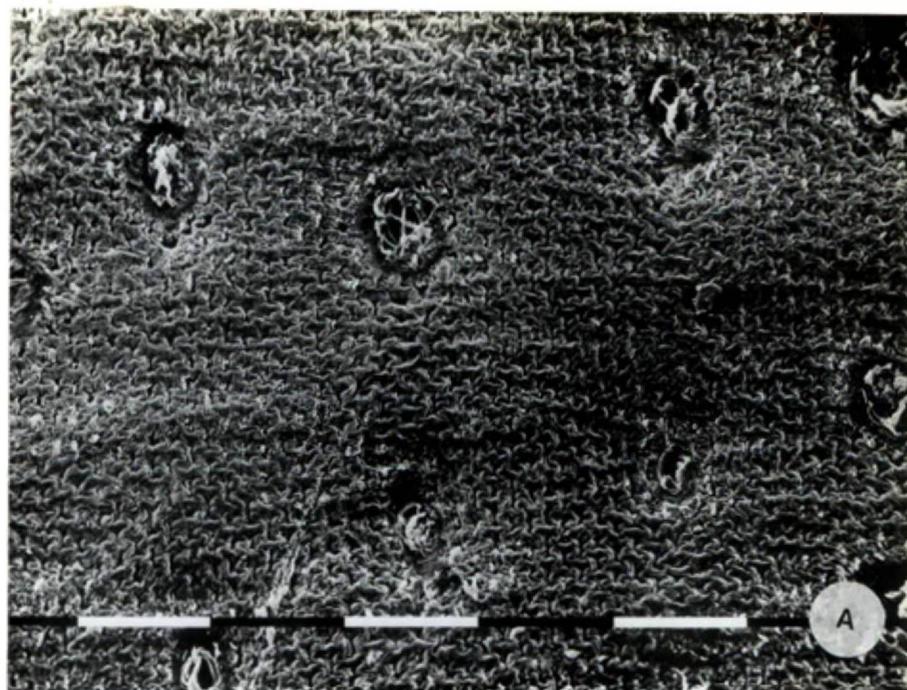
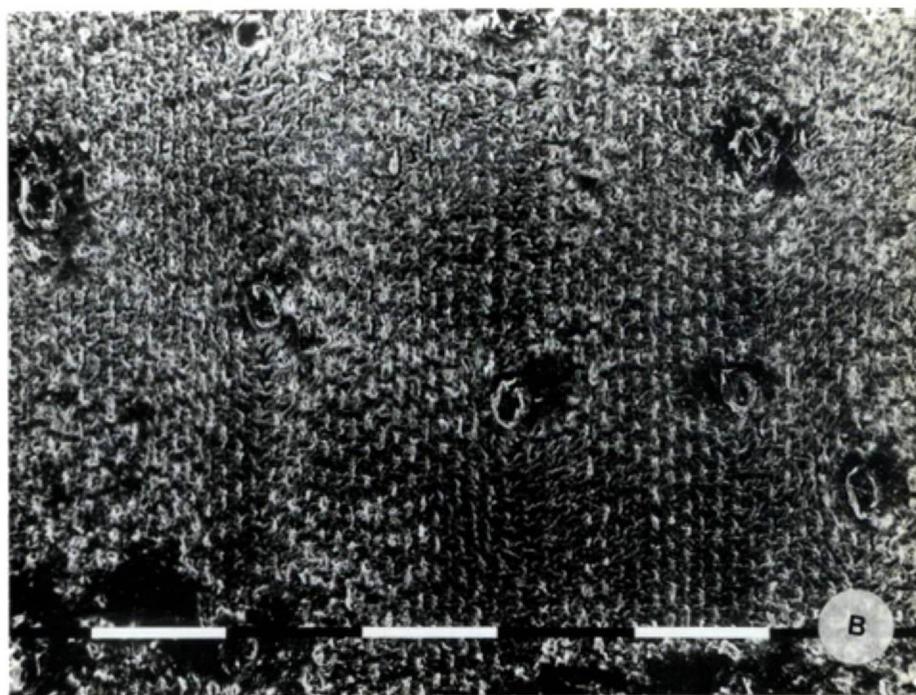


Fig. 44. *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol). Secção transversal da região meio-meio.



100 μm



100 μm

Fig. 45. Vista frontal da epiderme adaxial da região meio-meio de A) *A. nudicaulis* (fr., t., sombra); B) *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).

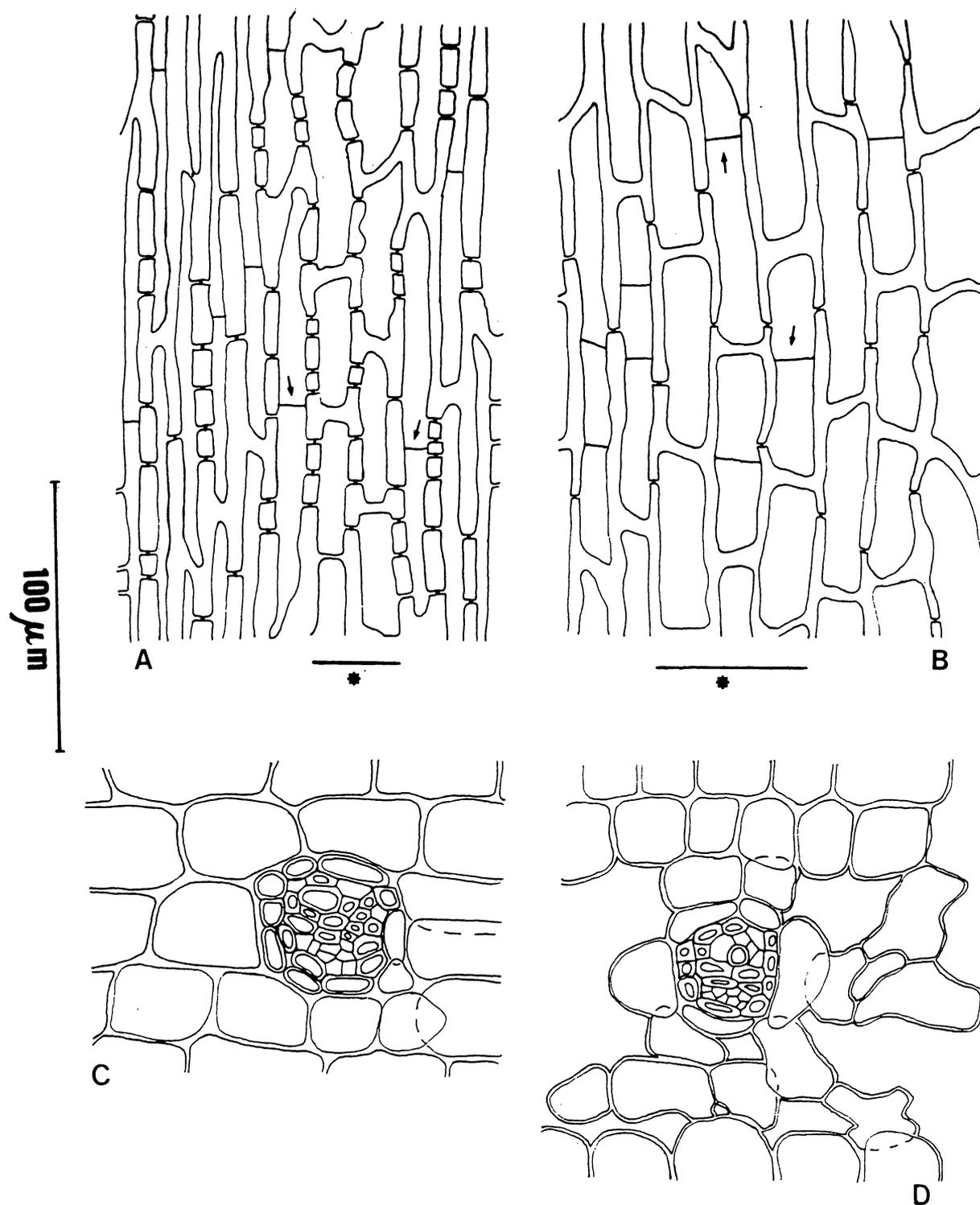


Fig. 46. A e B) região meio-meio, camadas subepidérmicas adaxiais de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra) e (b-m., ep., sol) respectivamente. C e D) região base-meio, secção transversal de um feixe vascular transversal de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra) e (b-m., ep., sol) respectivamente. (→) células em divisão. * fileira longitudinal de células sob tricomas.

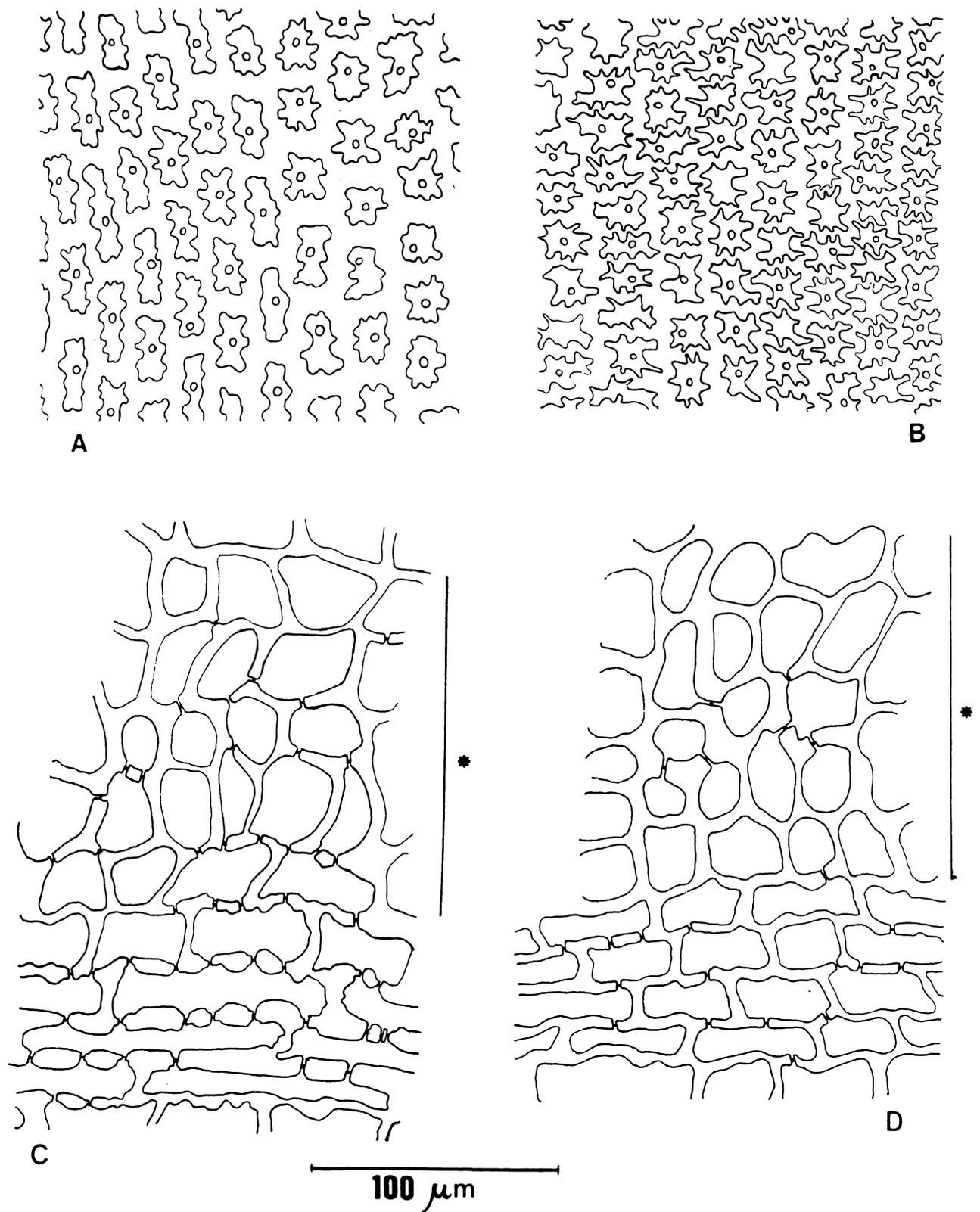


Fig. 47. Região meio-meio, face abaxial.

A e C) epiderme e camada subepidérmica respectivamente, de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra); e B e D) epiderme e camada subepidérmica respectivamente, de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol). * fileira longitudinal de células sob tricomas e estômatos.

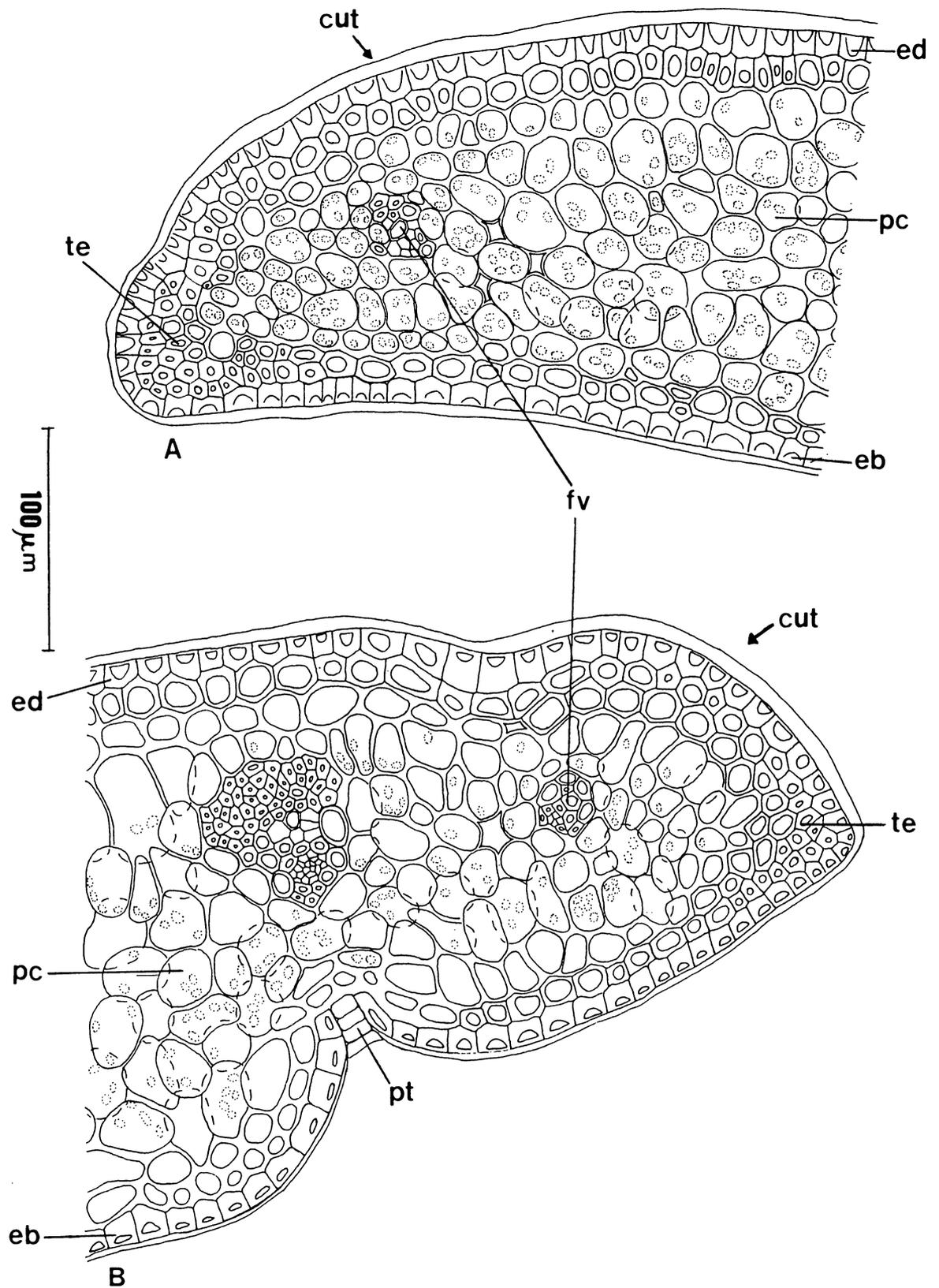


Fig. 48. Secção transversal da região meio-bordo.
 A) *A. nudicaulis* (fr., t., sombra);
 B) *A. nudicaulis* (b-m, ep., sol).

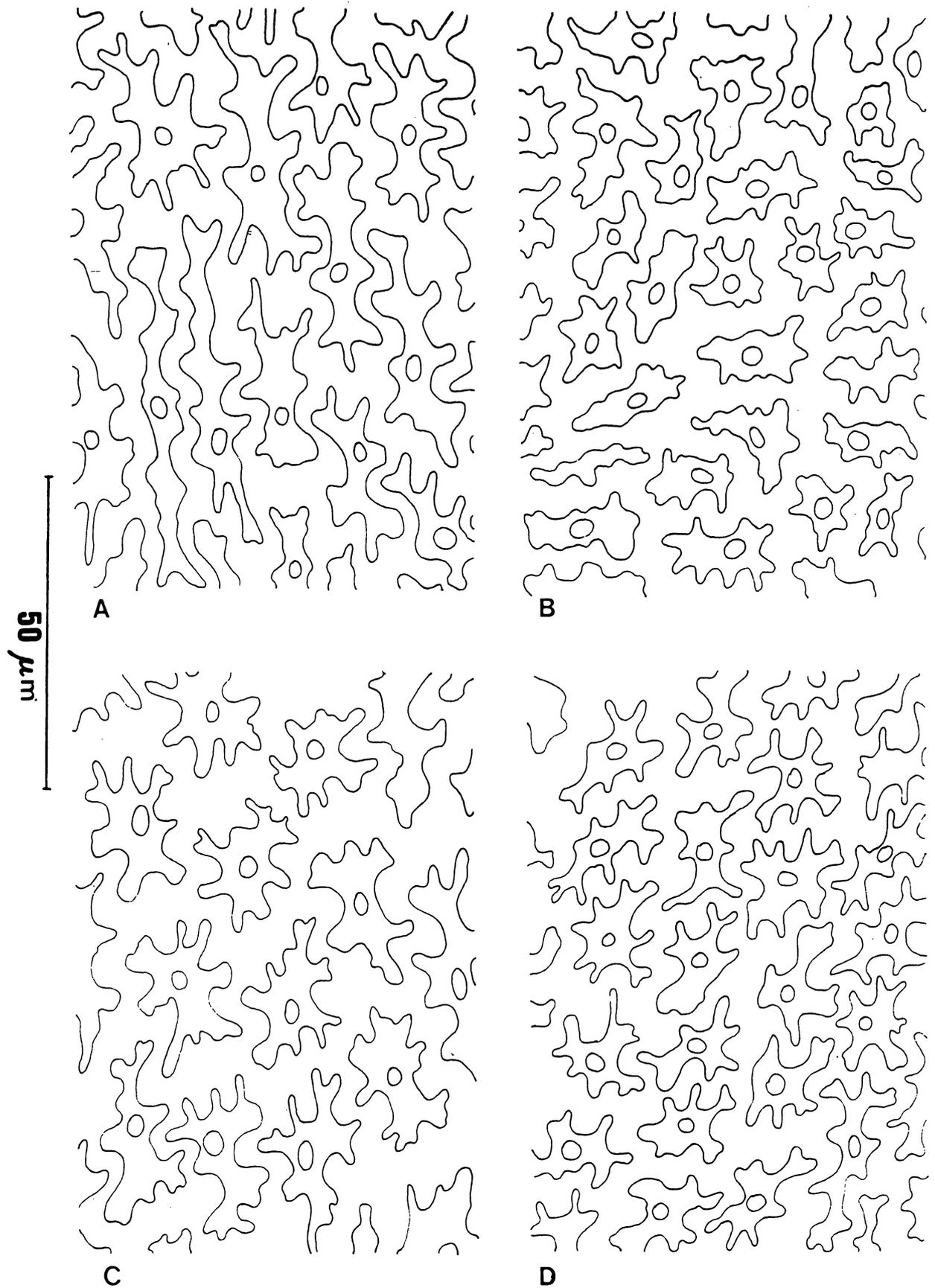


Fig. 49. Vista frontal da região meio-bordo.

A e C) epidermes ad e abaxial respectivamente, de *A. nudicaulis* (fr., t., sombra);
 B e D) epidermes ad e abaxial respectivamente, de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).

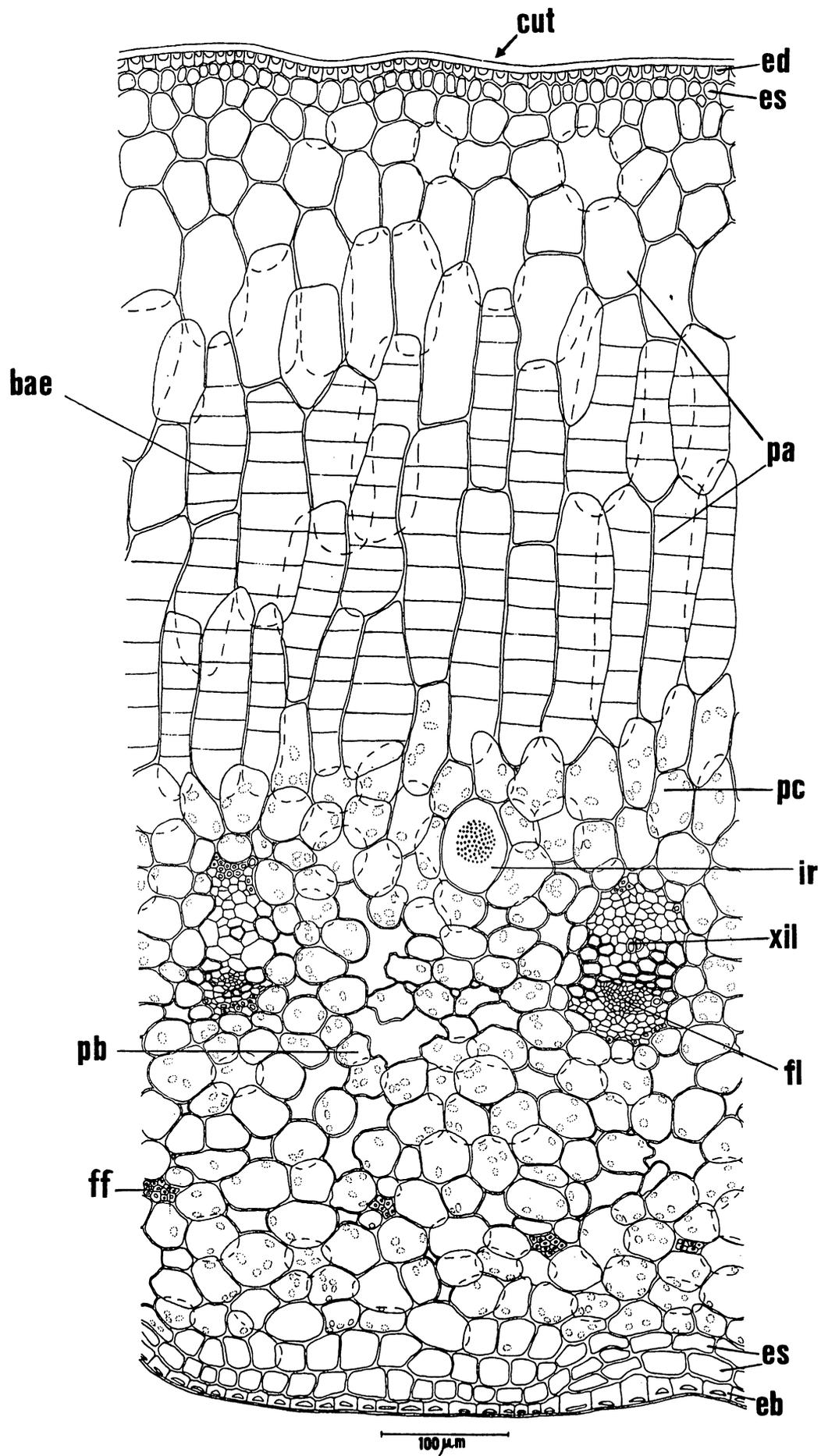


Fig. 50. Secção transversal da região ápice-meio de *A. nudicaulis* (fr., t., sombra).

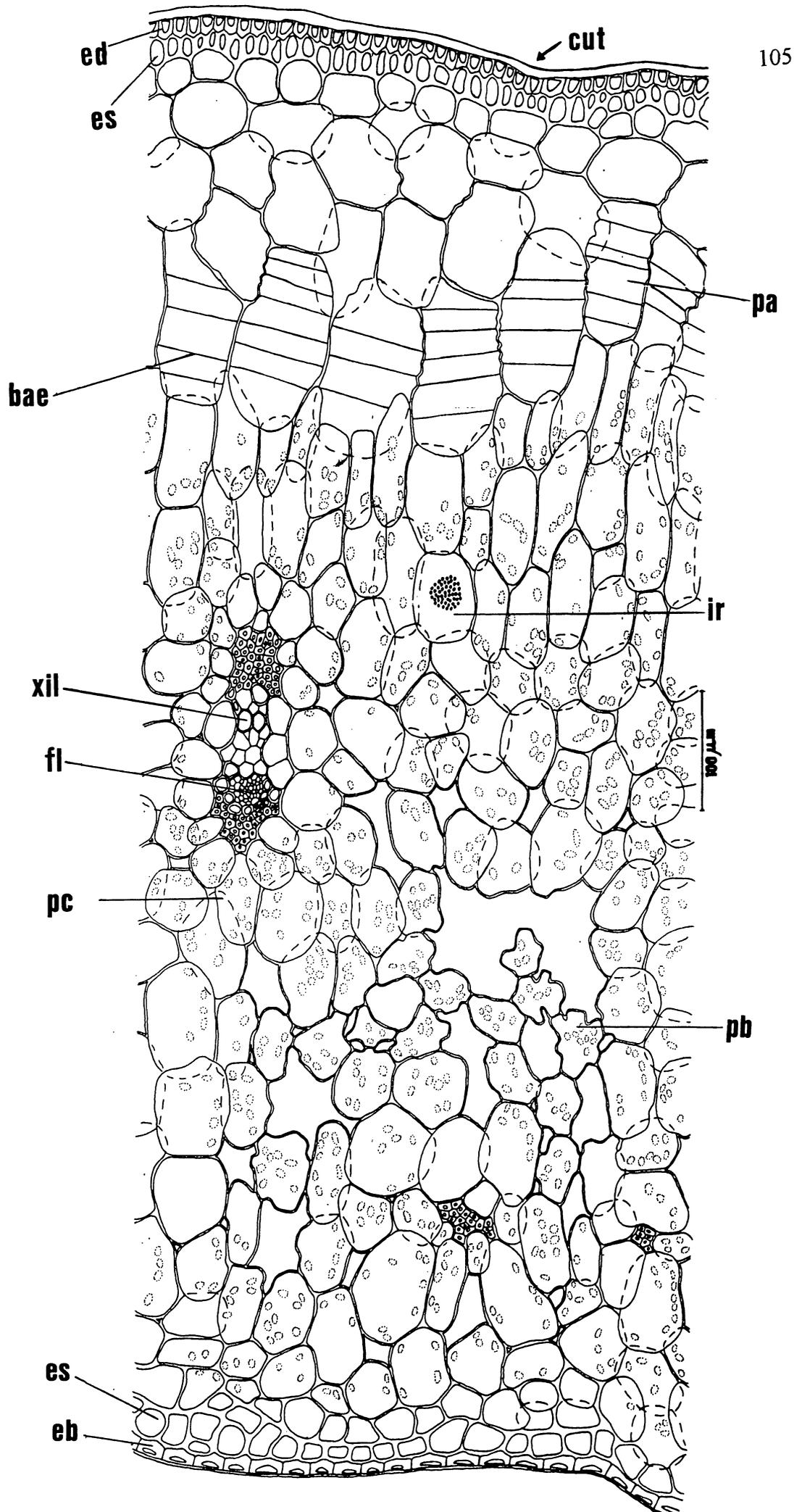


Fig. 51. Secção transversal da região ápice-meio de *A. nudicaulis* (b-m, ep., sol).

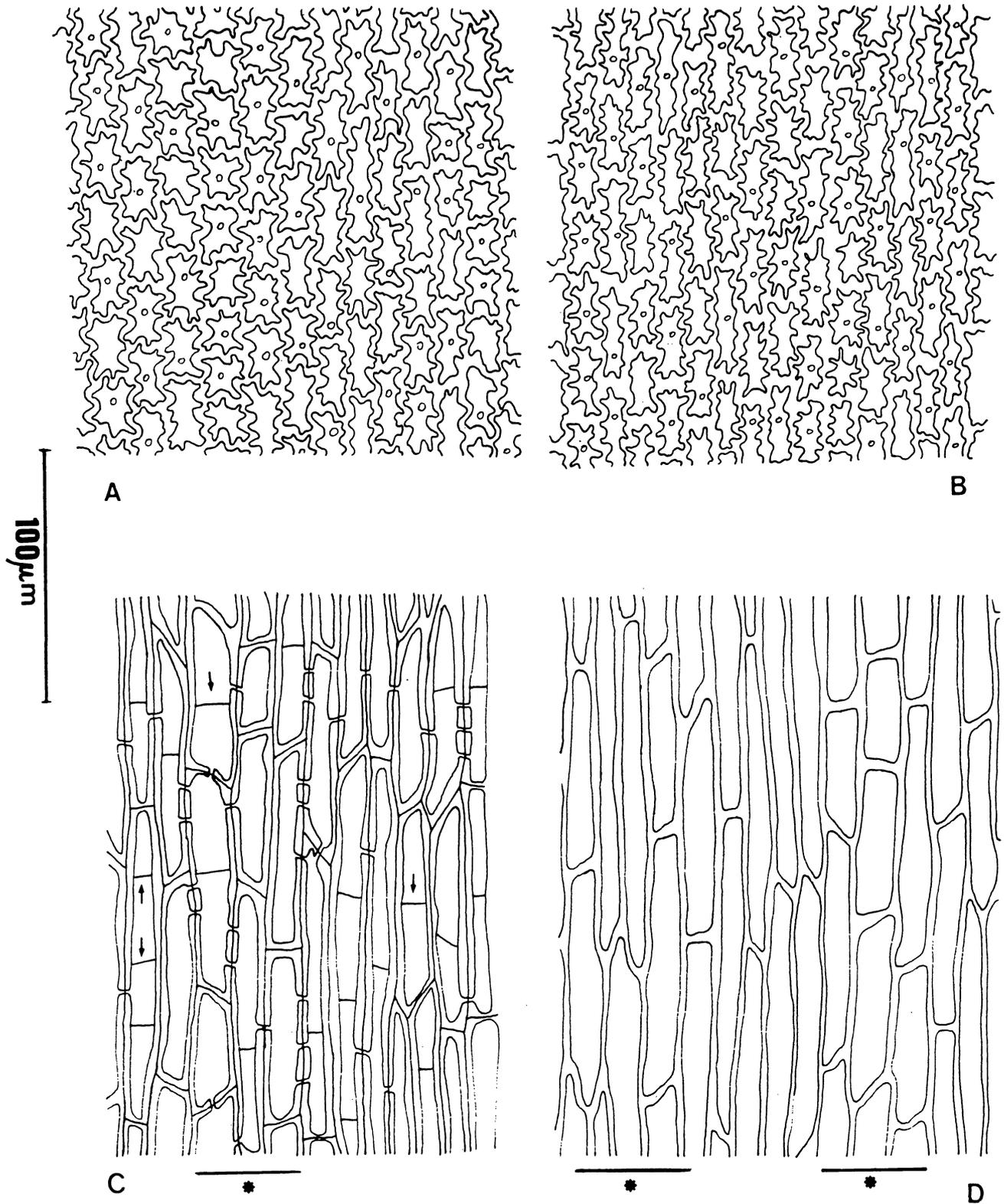


Fig. 52. Vista frontal da região ápice-meio; face adaxial. A e C) epiderme e camada subepidérmica respectivamente, de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra); B e D) epiderme e camada subepidérmica respectivamente, de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).

← célula em divisão, * fileira longitudinal de células sob tricomas escamiformes.

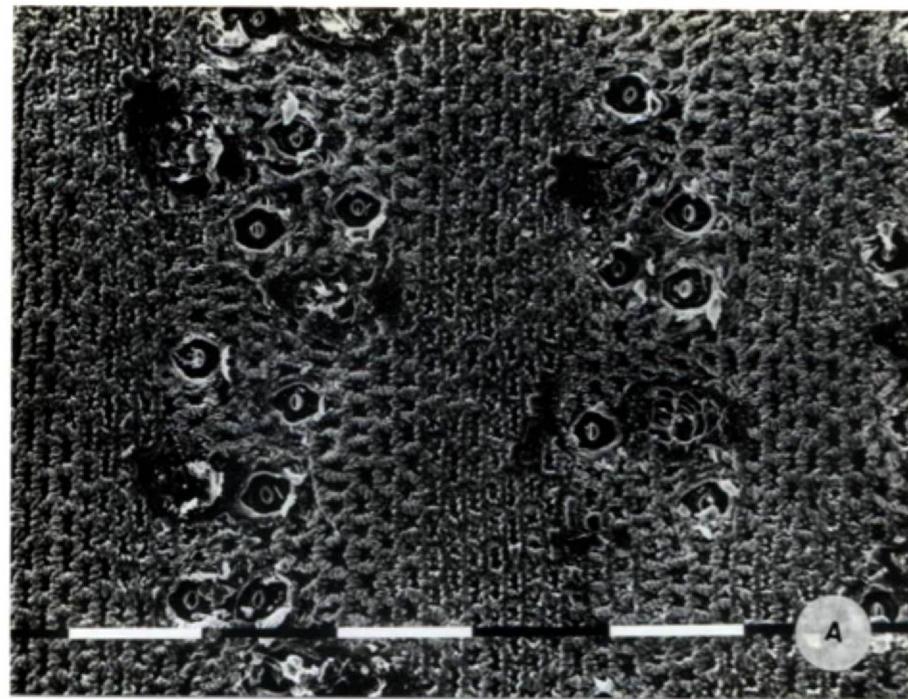
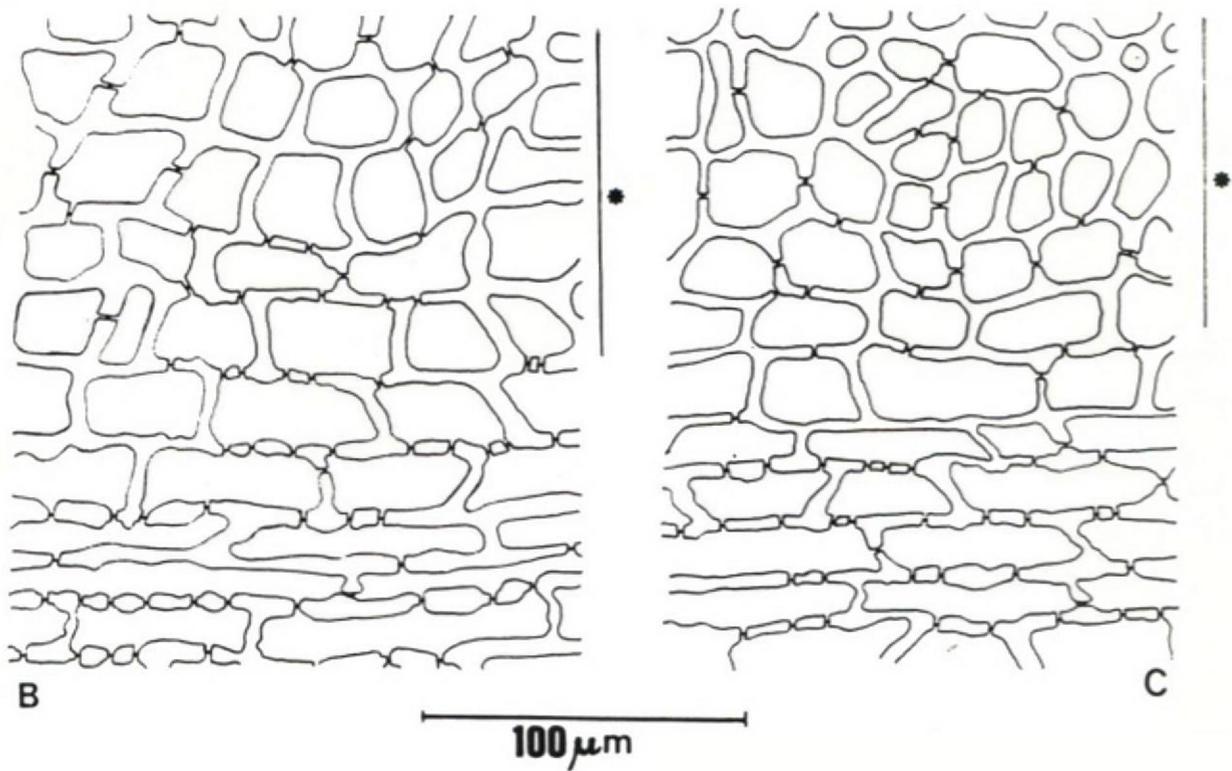
100 μ m

Fig. 53. Vista frontal da região ápice-meio; face abaxial. A e B) epiderme e camada subepidérmica respectivamente de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra); e C) camada subepidérmica de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).

* fileira longitudinal de células sob tricomas e estômatos.

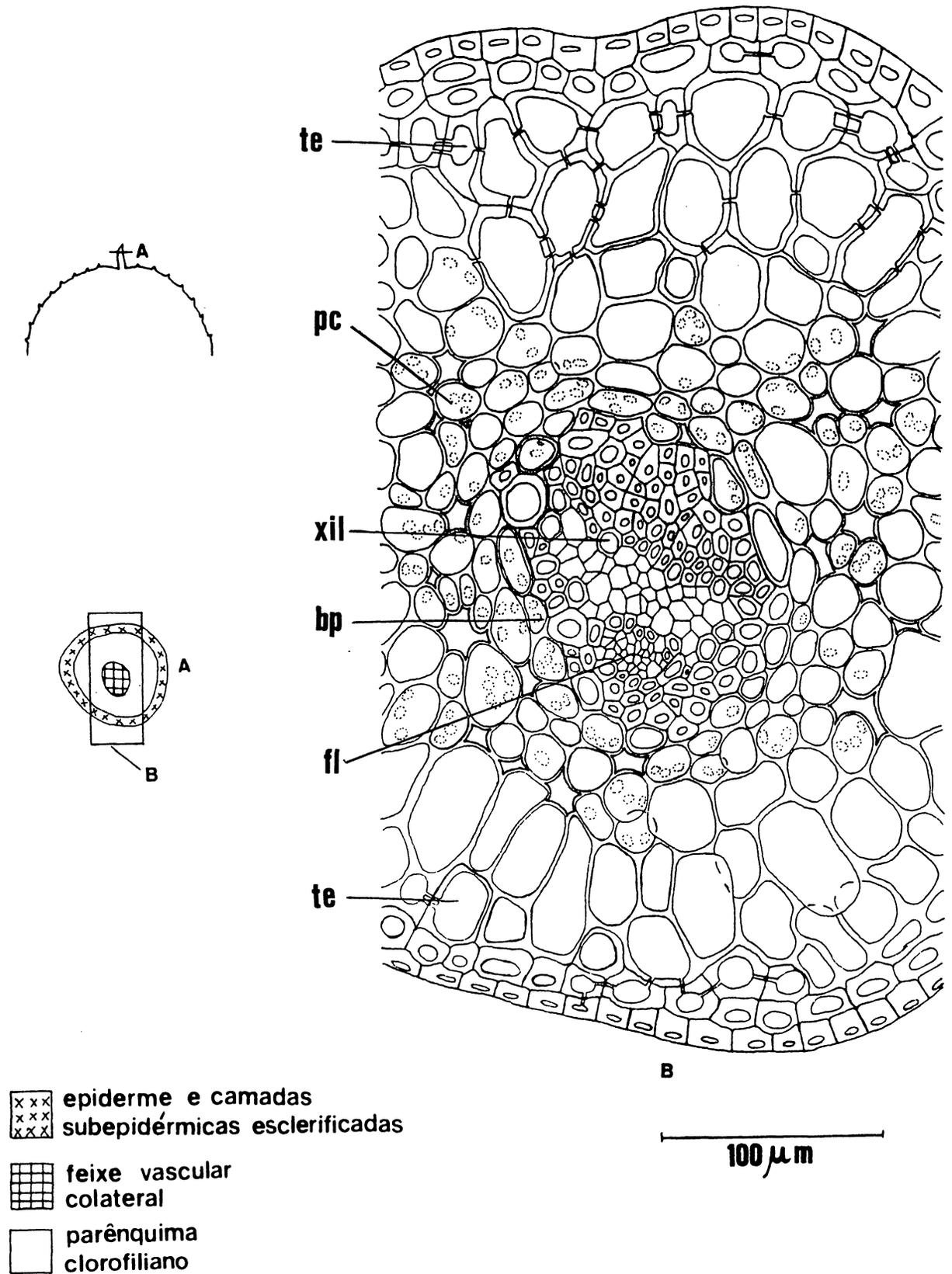


Fig. 54. *A. nudicaulis* (Er., t., sombra).

A) desenho esquemático da secção transversal do espinho, em sua porção distal;
 B) detalhe da estrutura anatômica da região destacada em A.

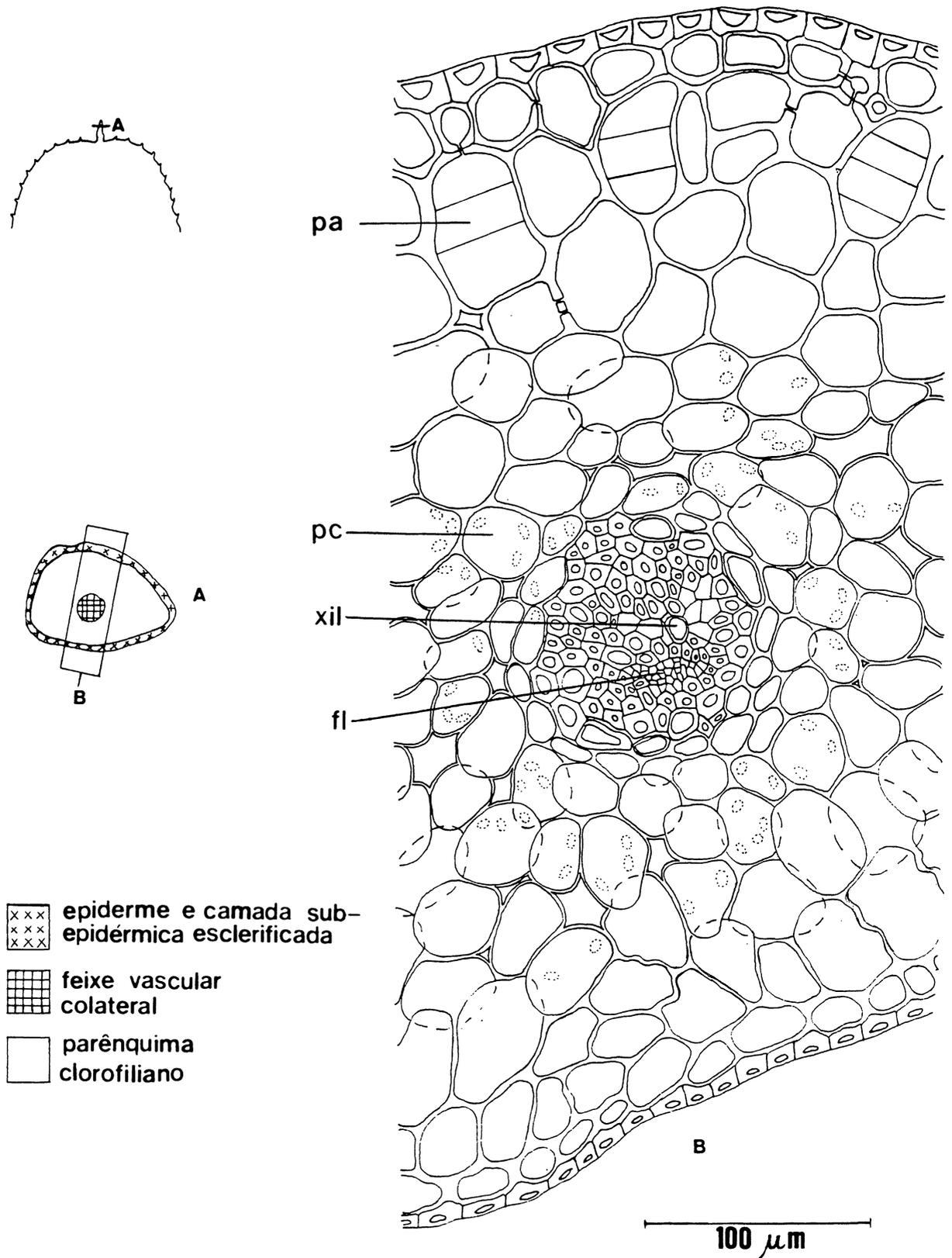


Fig. 55. *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).

A) desenho esquemático da secção transversal do espinho, em sua porção distal;
 B) detalhe da estrutura anatômica da região destacada em A.

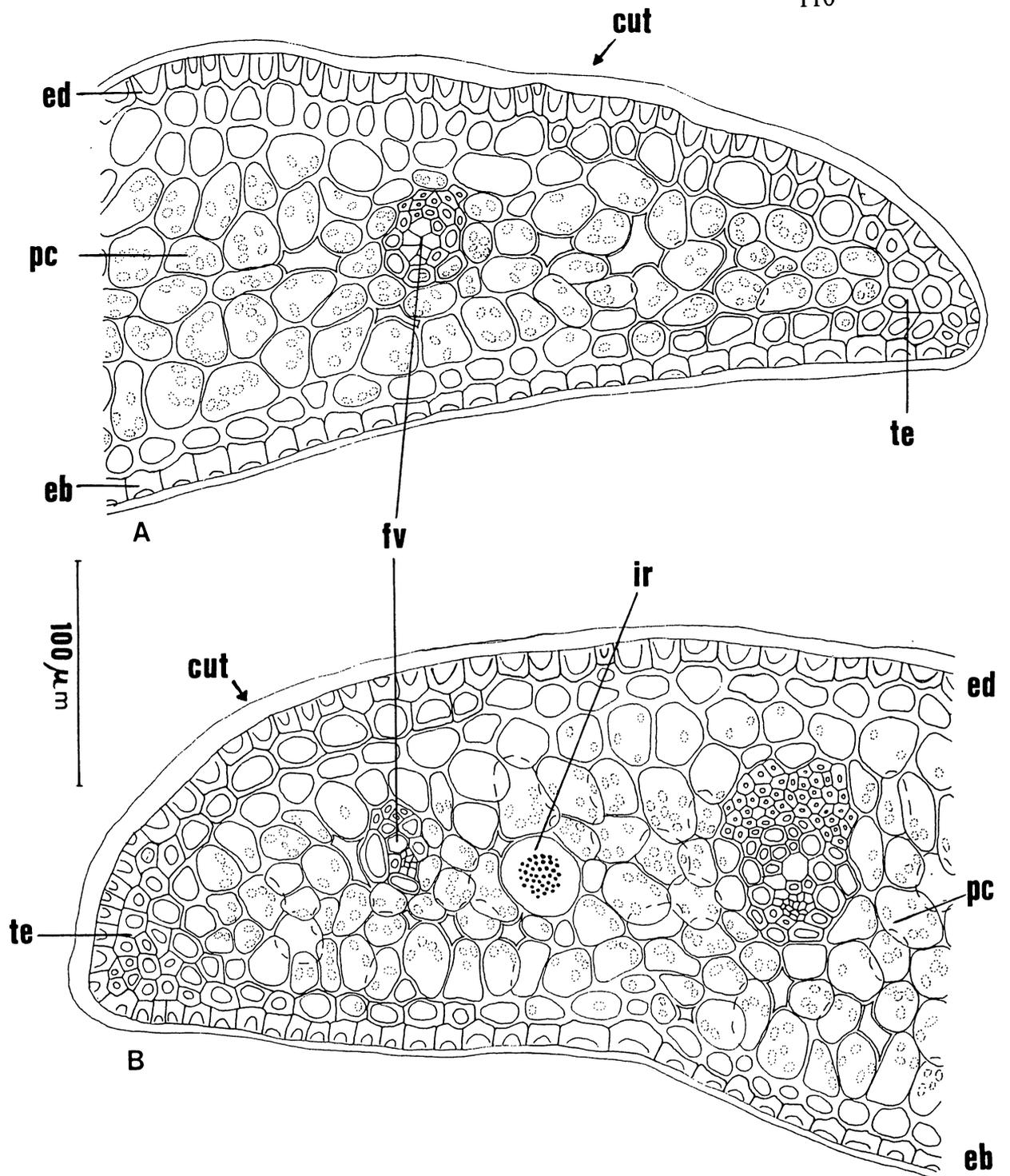


Fig. 56. Região ápice-bordo em secção transversal.

A) *A. nudicaulis* (fr., t., sombra); B) *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).

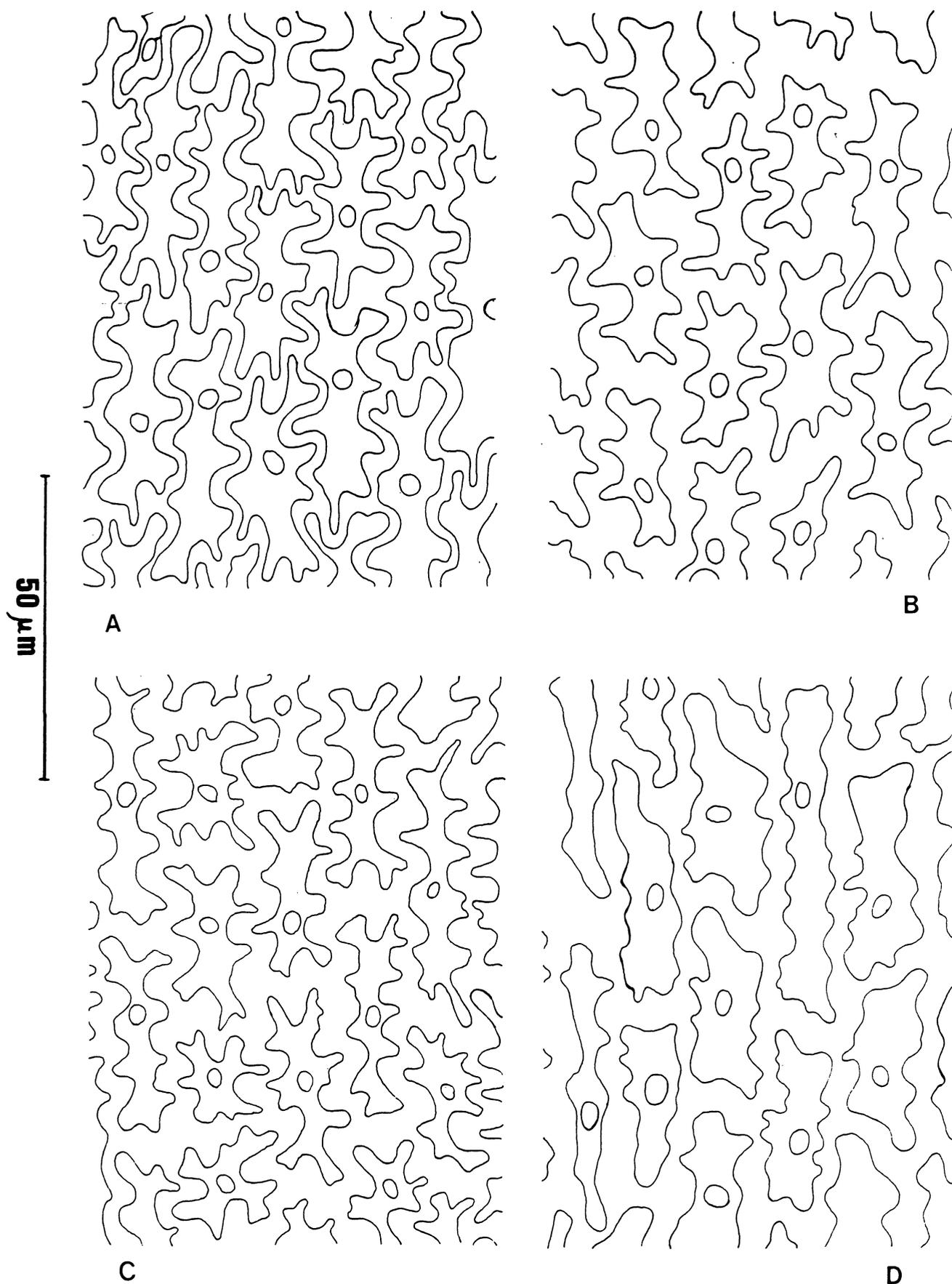
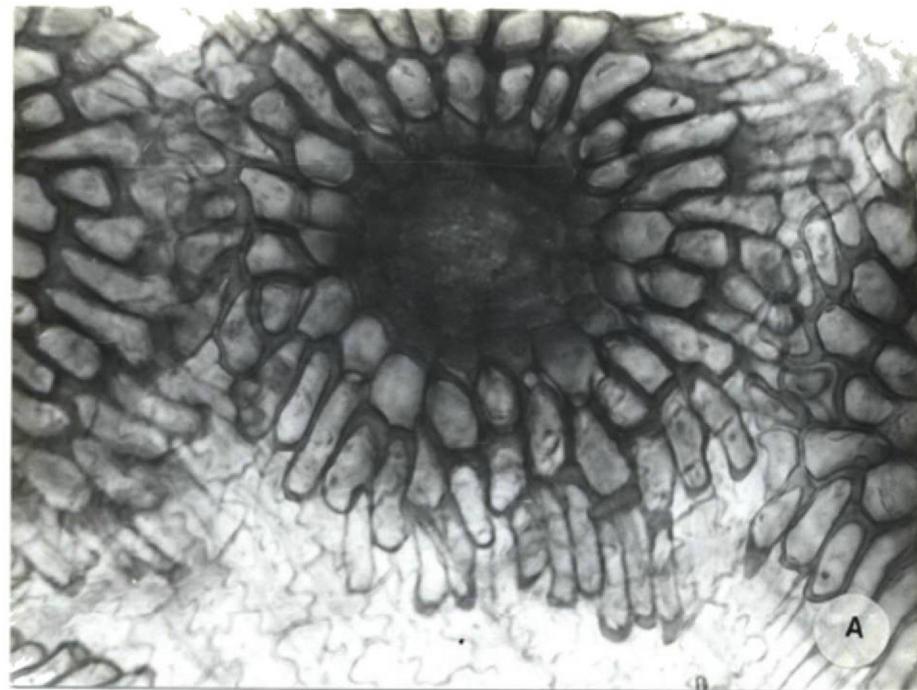
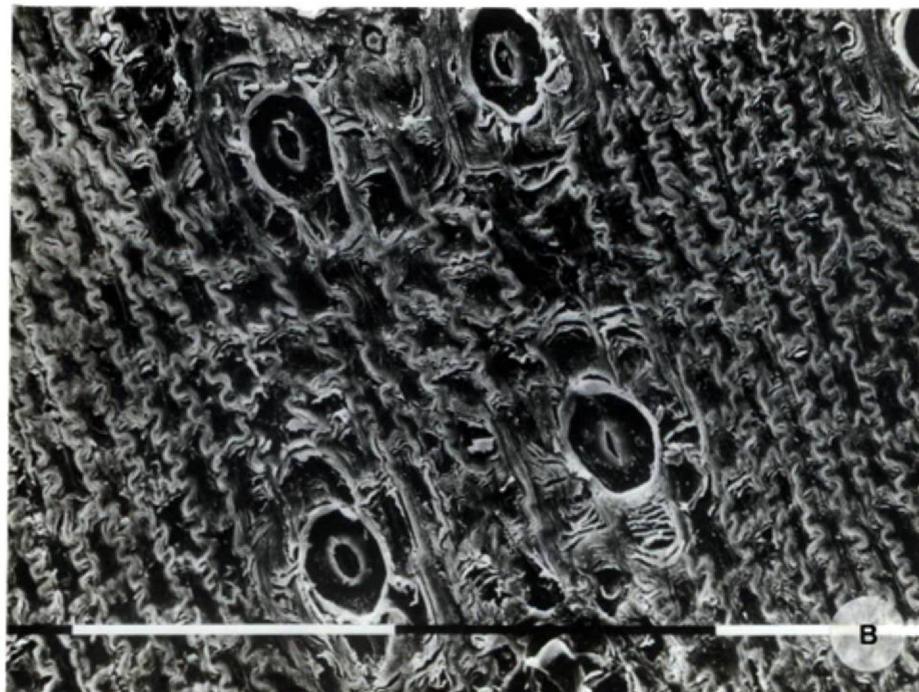


Fig. 57. Vista frontal da região ápice-bordo.

A e C) epidermes ad e abaxial respectivamente, de *A. nudicaulis* (fr., t., sombra);
 B e D) epidermes ad e abaxial respectivamente, de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).



100 μ m



100 μ m

Fig. 58. *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra).

A) vista frontal do escudo do tricoma na face adaxial da região base-meio.

B) região meio-meio; vista frontal da face abaxial da folha, evidenciando os estômatos em depressões na epiderme.

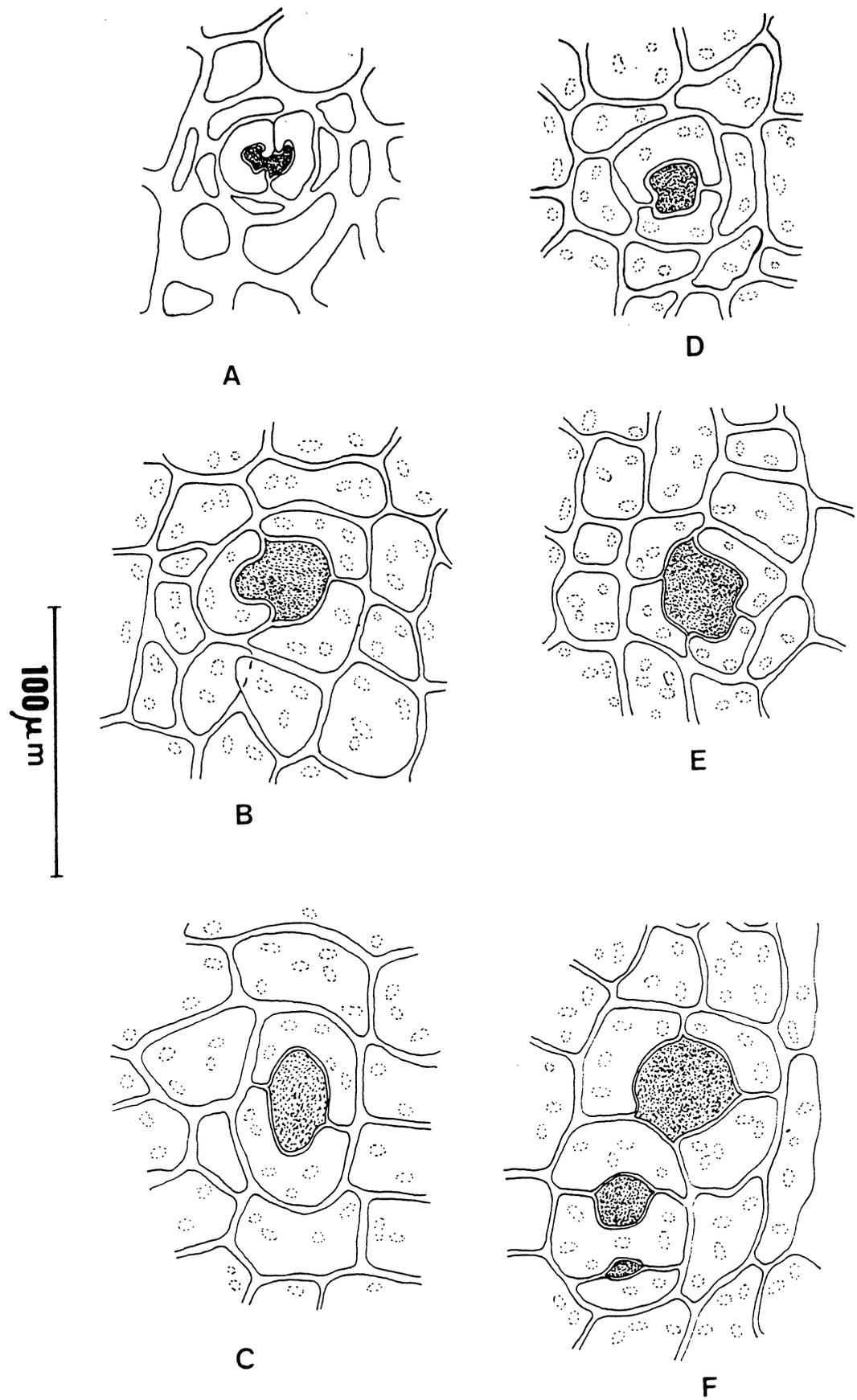


Fig. 59. Anéis subestomáticos de *A. nudicaulis* (fr., t., sombra).
 A) 1° anel; B-D) 2° anel; E-F) 3° anel. (a área pontilhada corresponde à luz do anel).

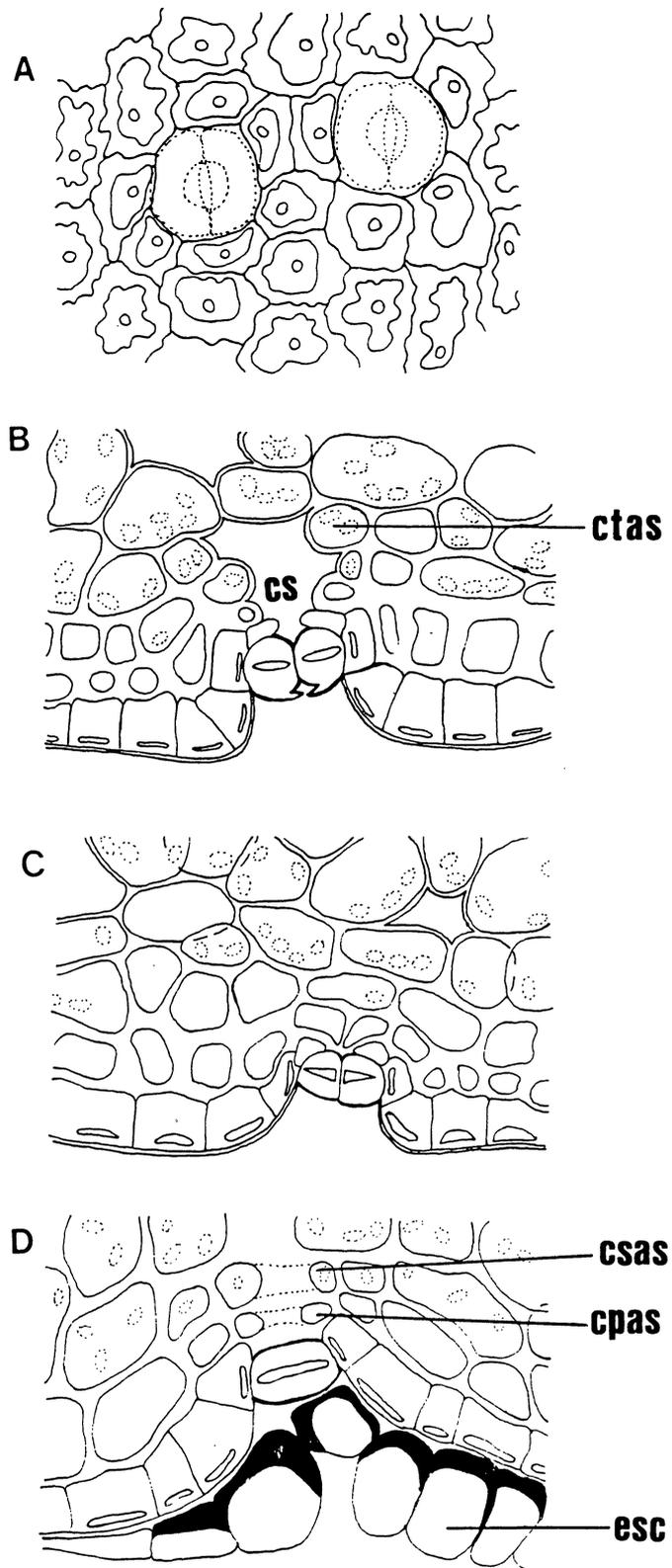
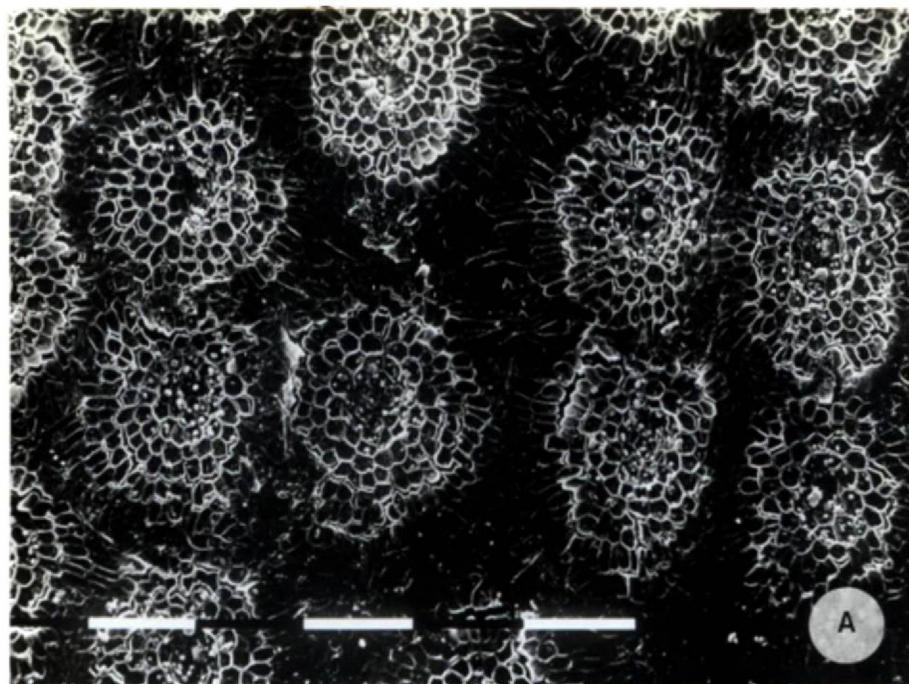
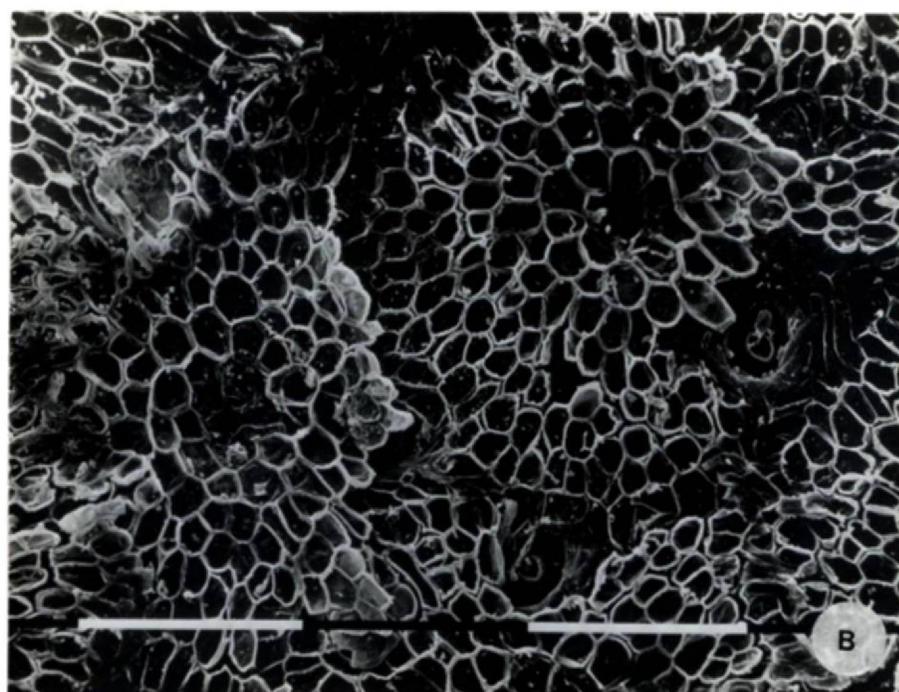


Fig. 60. *A. nudicaulis* (fr., t., sombra), região meio-meio. Estômatos na face abaxial da folha. A) vista frontal mostrando os estômatos em depressões; B) secção transversal mediana; C) secção transversal na região polar do estômato; e D) secção segundo o maior eixo da célula estomática. Nota-se a presença do escudo de um tricoma cobrindo o estômato.

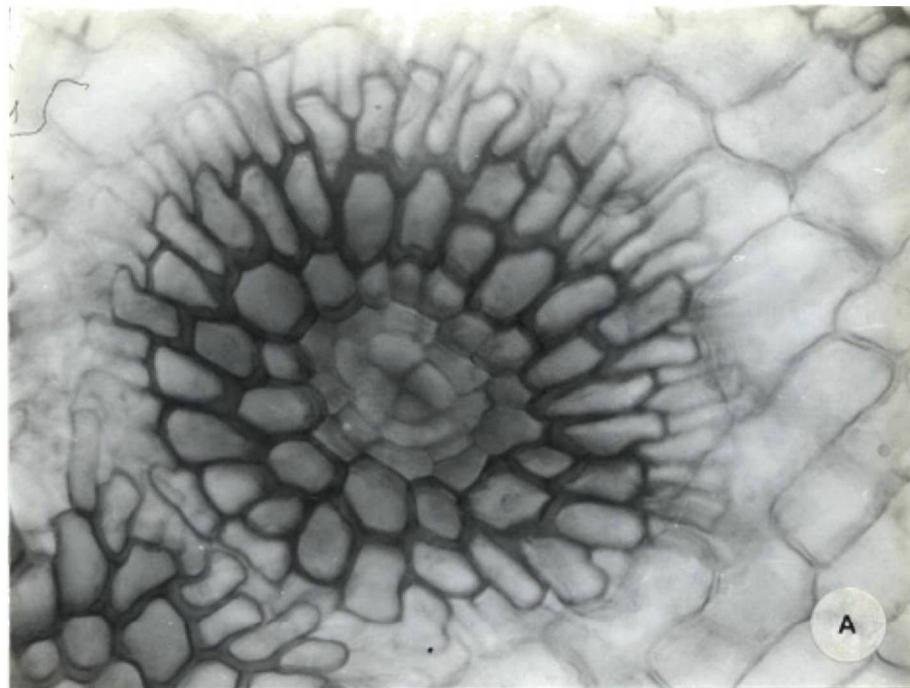


100 μ m

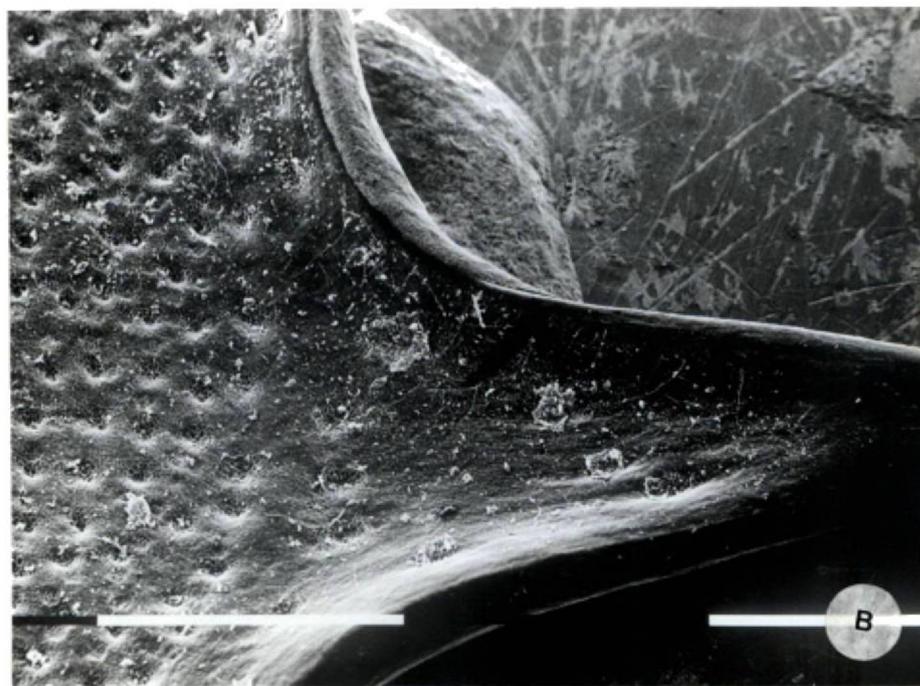


100 μ m

Fig. 61. Escudos dos tricomas escamiformes de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).
A) região meio-meio, face adaxial; B) região meio-meio, face abaxial.



100 μm



1000 μm

Fig. 62. *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).

A) escudo de um tricoma da face adaxial da folha, região base-meio;

B) tricomas da epiderme abaxial de um espinho da região meio-meio da folha.

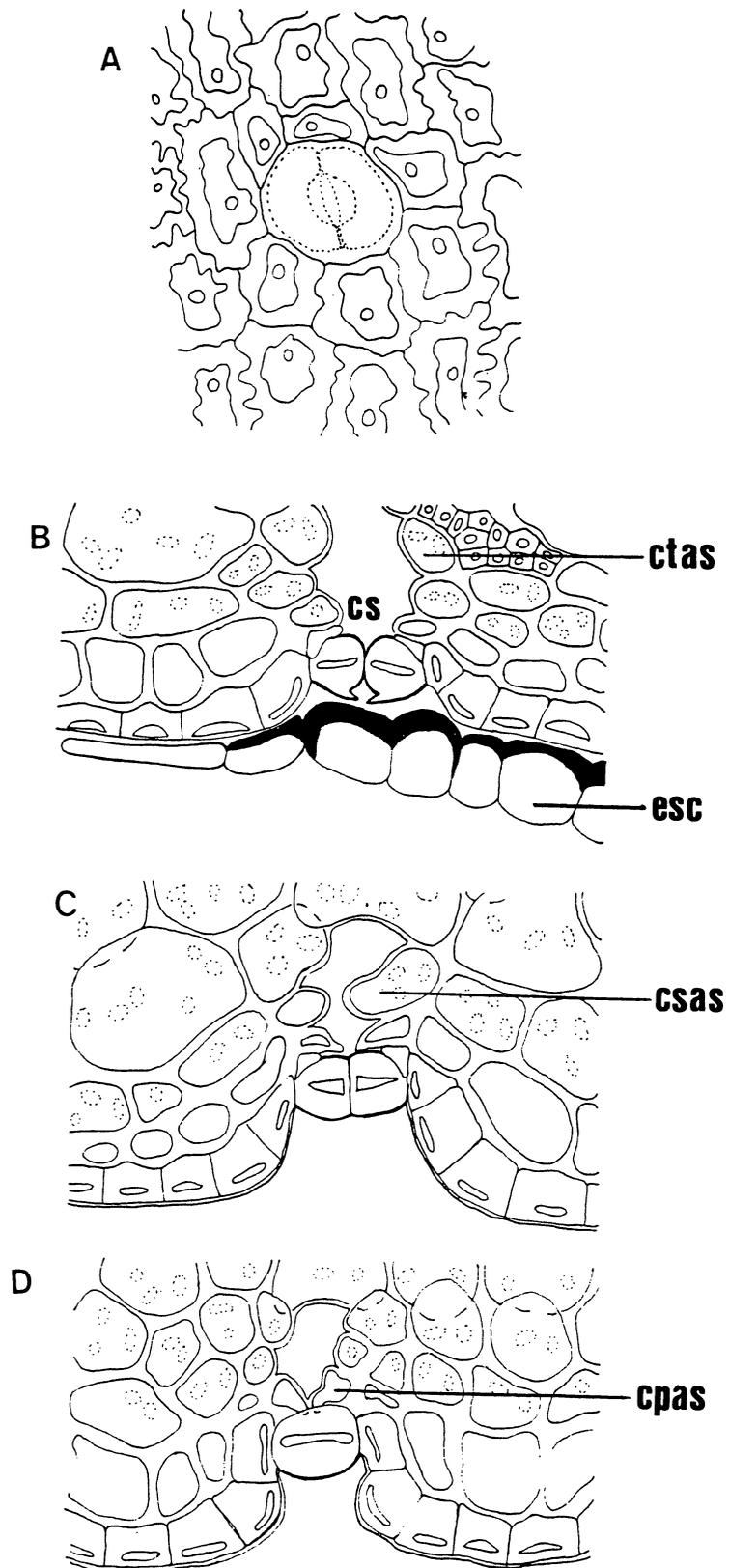


Fig. 63. Estômatos na face abaxial da folha de *A. nudicaulis* (b-m, ep., sol), região meio-meio. A) vista frontal mostrando o estômato em depressão na epiderme; B) secção transversal mediana do estômato; (nota-se o escudo de um tricoma recobrindo o estômato); C) secção transversal da região polar; e D) secção segundo o maior eixo da célula estomática.

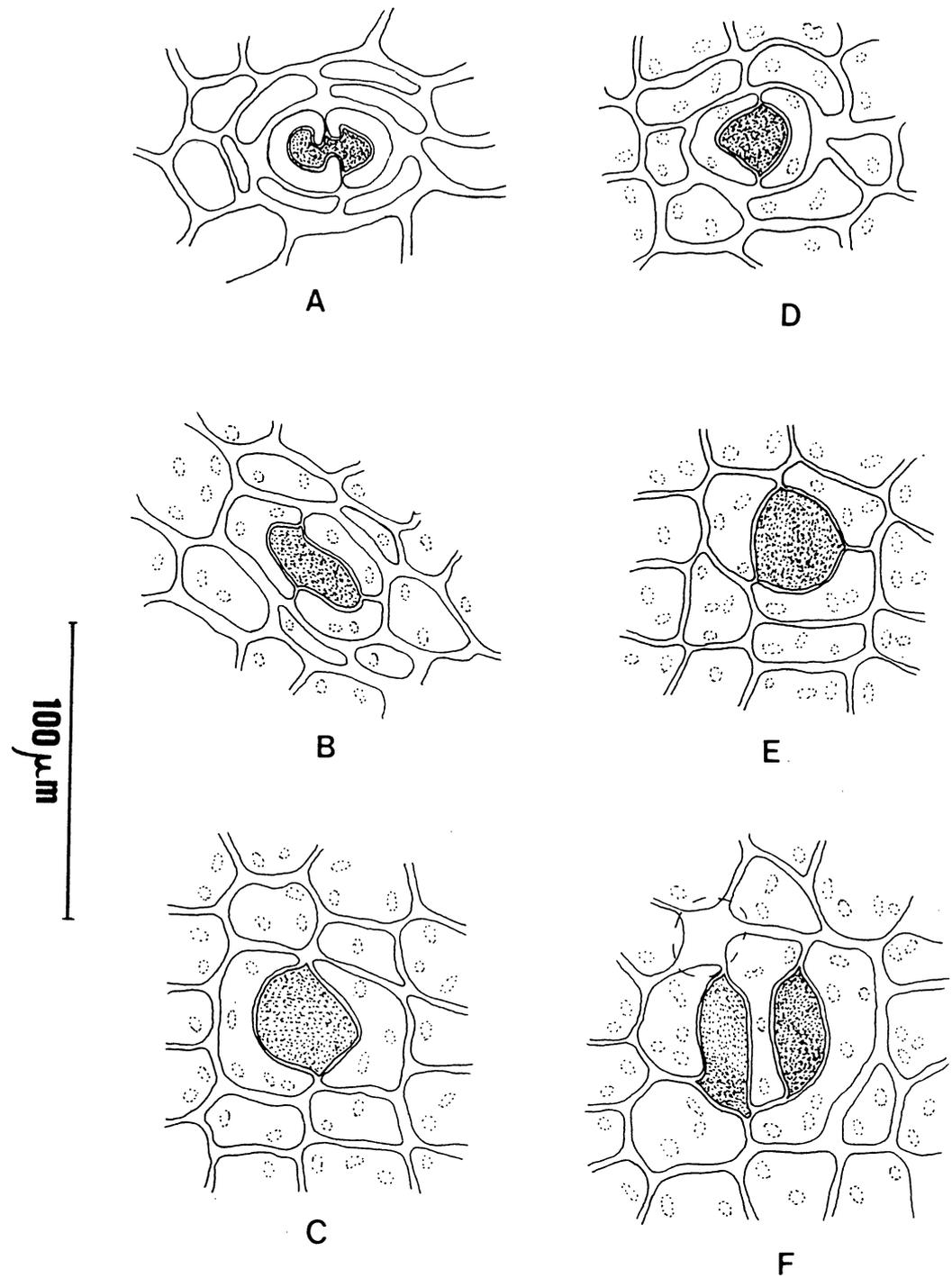
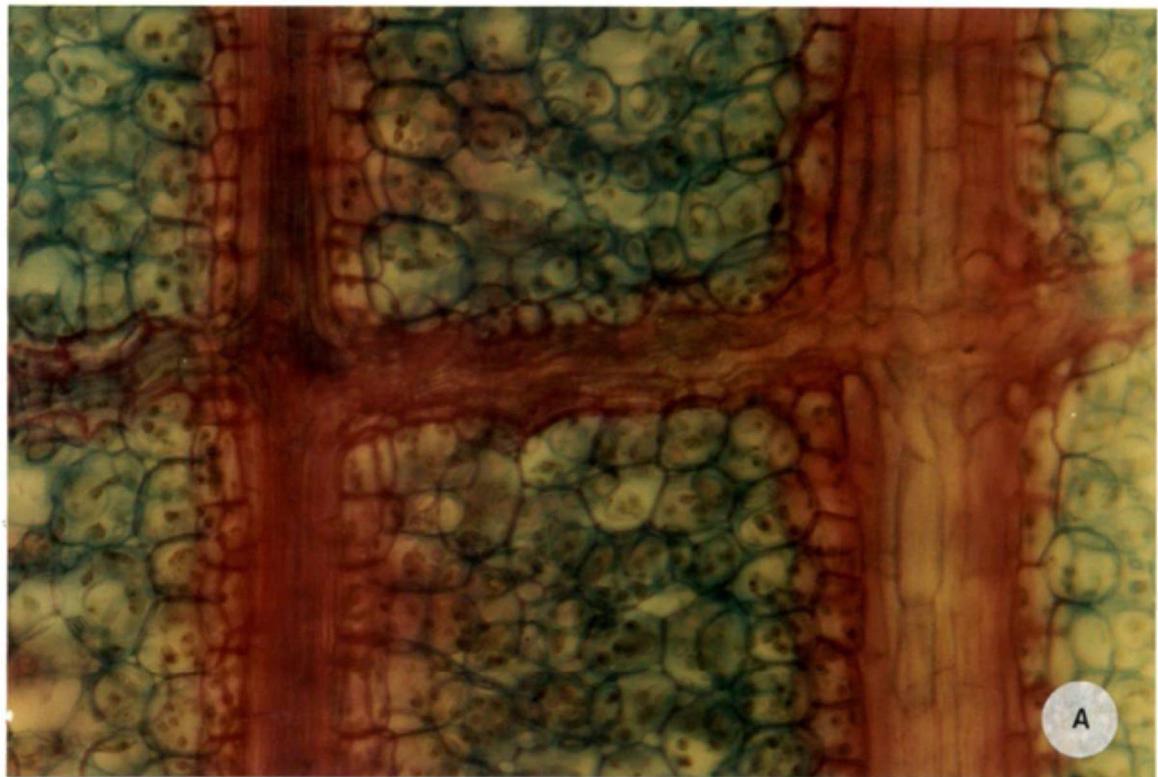
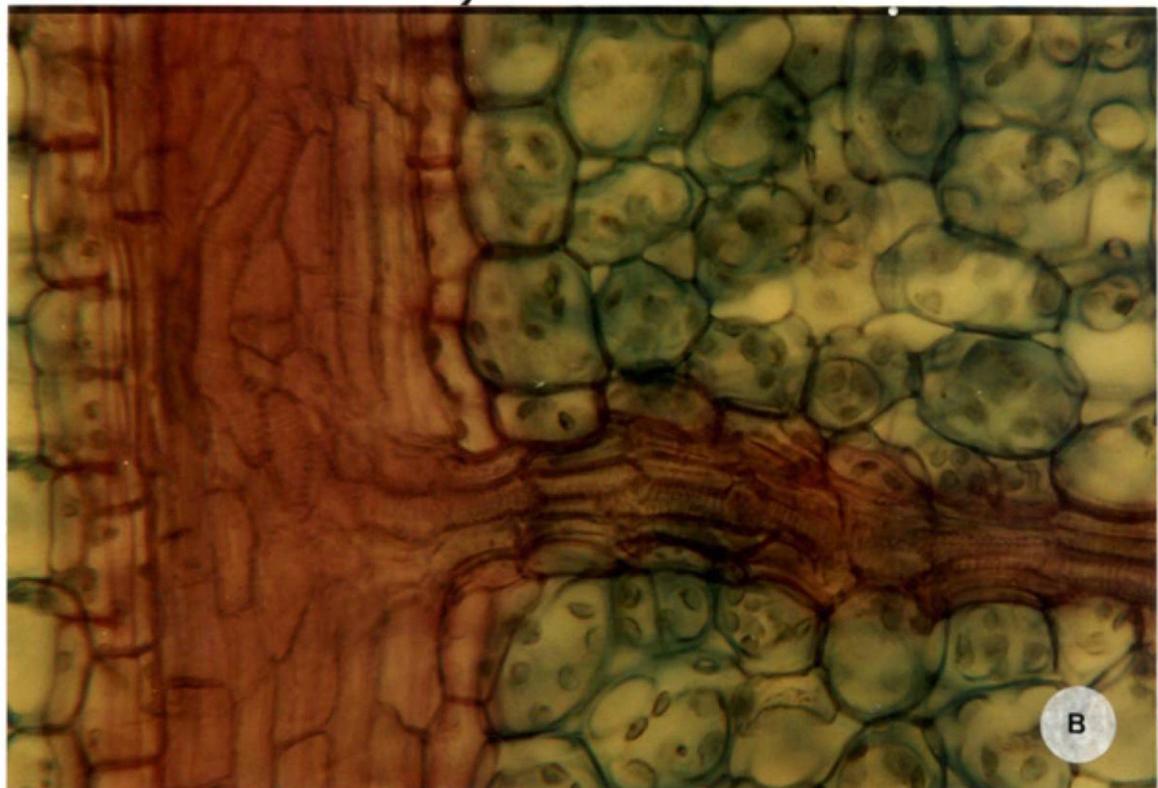


Fig. 64. Anéis subestomáticos da folha de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).
 A) 1° anel; B-C) 2° anel; D-F) 3° anel. (a área pontilhada corresponde à luz do anel).

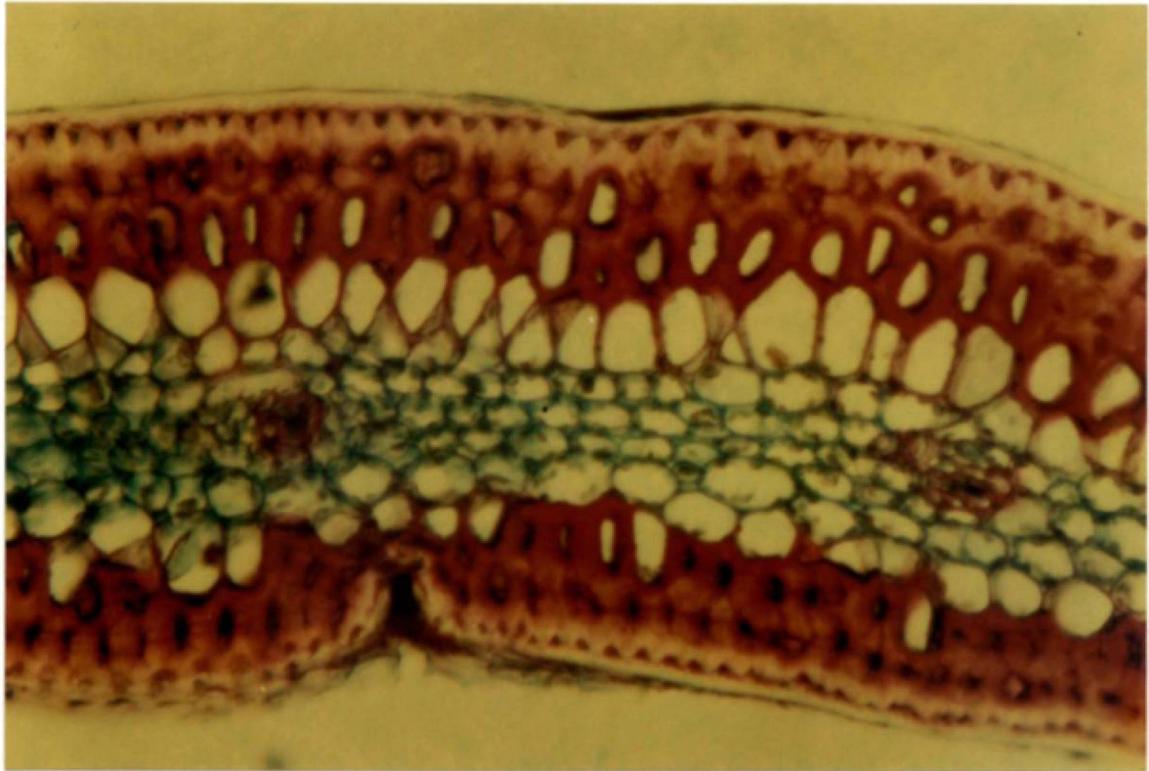


100 μm



100 μm

Fig. 65. *A. nudicaulis* (Fr., t., sombra).
 A) secção longitudinal da região meio-meio mostrando a nervação paralela da folha.
 B) detalhe de um feixe vascular longitudinal e um feixe transversal onde pode-se observar inúmeros traqueídeos de pequeno porte.



100 μm

Fig. 66. *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol).
Secção transversal de um espinho lateral mostrando a epiderme e camadas subepidérmicas esclerificadas, o parênquima clorofiliano e dois feixes vasculares. Pode-se notar ainda a presença de um tricoma escamiforme na face abaxial da epiderme

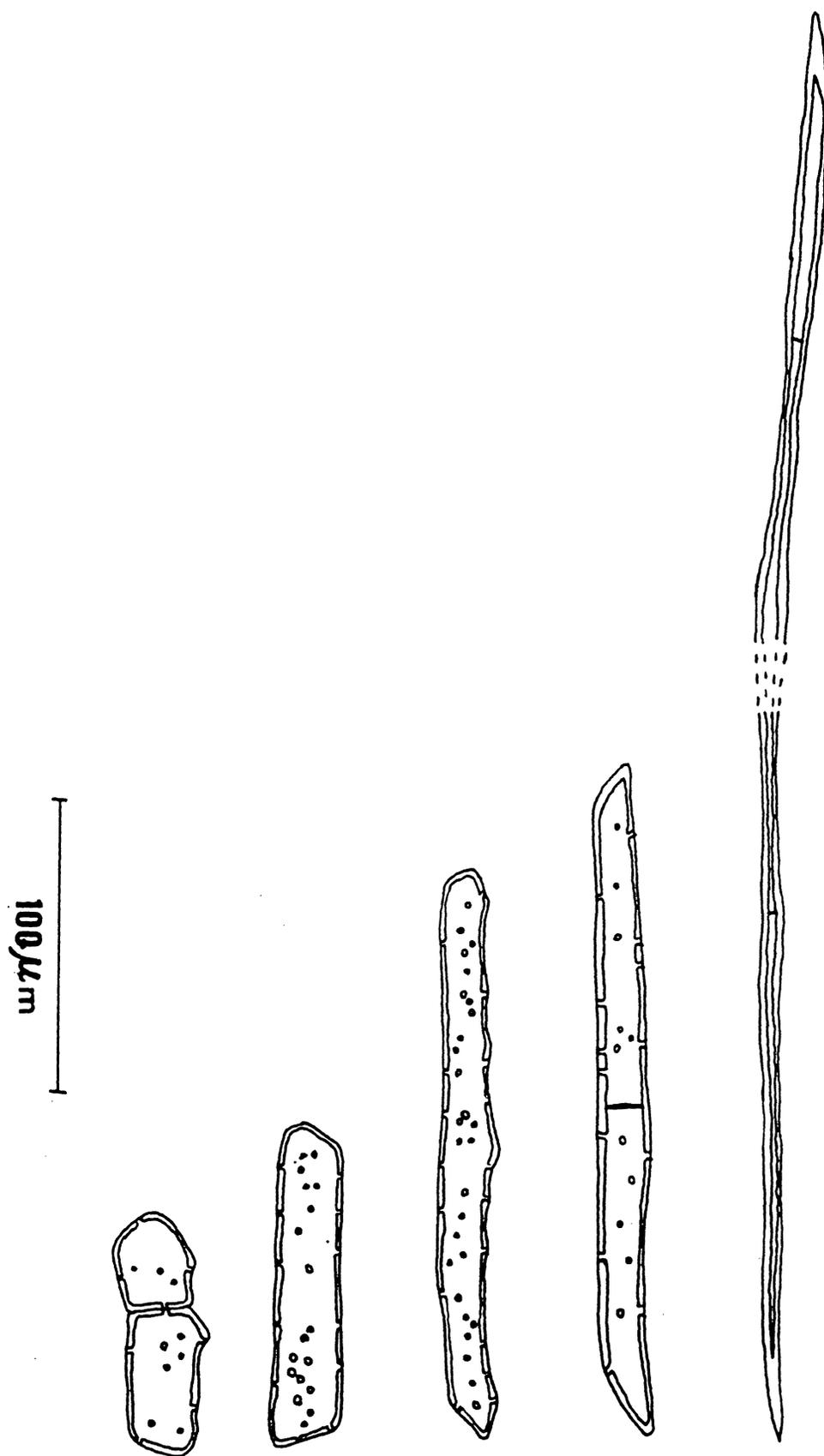


Fig. 67. *A. nudicaulis* (fr., t., sombra, e b-m., ep., sol).
Células que constituem a bainha esclerenquimática dos feixes vasculares.

6. Discussão

De acordo com ESAU (1974), a relação vegetal-água classifica as plantas em três grupos: xerófitas, mesófitas e hidrófitas. As xerófitas são adaptadas ao habitat seco; mesófitas requerem abundante disponibilidade de água no solo e atmosfera relativamente úmida; e hidrófitas exigem grande suprimento de umidade ou crescem parcial ou completamente submersas em água.

Embora a umidade relativa do ar na nossa região de estudo seja proporcionalmente alta, observamos temperaturas extremas com grandes variações e um solo essencialmente arenoso, que dificilmente retém água. Estas duas últimas características levam-nos a crer que *Aechmea ornata* e *Aechmea nudicaulis* são plantas xerófitas, levando em consideração a definição de ESAU (1974).

Além das características ambientais, as plantas aqui estudadas apresentaram características anatômicas que coincidiram com aquelas descritas por HABERLANDT (1918), SOLEREDER & MEYER (1929), NAPP-ZINN (1984-88), CUTTER (1987), FAHN & CUTLER (1992) e ESCHRICH (1995) para plantas xerófitas. São elas: folhas espessas e coriáceas, tricomas abundantes, paredes epidérmicas e subepidérmicas freqüentemente lignificadas e abundância de esclerênquima na forma de esclerócitos ou de fibras.

Schimper citado por SHIELDS (1950) e CUTTER (1986 e 1987) afirmam que folhas altamente iluminadas tendem a ser menores e mais espessas. NAPP-ZINN (1984-88) ao analisar uma série de trabalhos referentes a anatomia foliar de xerófitas, relata que em grande parte dos casos ocorre um aumento da espessura da lâmina foliar quando a planta se desenvolve em ambiente seco. Esse espessamento é consequência da altura das células epidérmicas, da instalação de um parênquima aquífero da altura das células do parênquima paliádico ou então de um maior número de camadas deste parênquima. O autor no entanto chama a atenção que em certos casos alguns pesquisadores observaram que as folhas de espécies crescidas em ambientes secos podem ser mais delgadas do que as folhas crescidas em ambientes úmidos. Com relação ao tamanho das folhas, constatamos que as folhas de *A. ornata* (f.r., t., sol) e *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol) são em média, menores do que as folhas das mesmas espécies que habitam locais sombreados. Quanto à espessura das mesmas, observamos que as folhas de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol) são mais espessas que as folhas de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra) a partir da região meio-meio para o ápice, onde a incidência da luz solar é maior. No entanto em *A. ornata*, as folhas de sol só são mais espessas do que as de sombra, no terço médio da folha, fato que vai de encontro ao alerta de NAPP-ZINN (1984-88).

Ainda com relação à incidência luminosa nas folhas, SHIELDS (1950) menciona que, folhas dispostas paralelamente aos raios de luz incidentes, podem ser menos rapidamente aquecidas pelo sol. Esta disposição das folhas foi observada em *A. ornata* (f.r., t., sol). Suas folhas têm posição mais próxima da vertical e formam uma roseta mais fechada do que as folhas de sombra da mesma espécie. Nos parece claro o mecanismo de proteção contra a intensa radiação solar nestas plantas.

Morfologia

A morfologia das folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis*, estudadas neste trabalho, está de acordo com o que foi descrito por WENDT (1993). A cor das folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis* expostas ao sol é verde clara enquanto que as mesmas espécies que vegetam à sombra são mais escuras.

Epiderme

Segundo TOMLINSON (1969), a epiderme na face adaxial das Bromeliaceae é em geral uniforme, sem estômatos e não diferenciada em bandas costal e intercostal. As células se dispõem em fileiras longitudinais regulares, e têm formato quadrado ou retangular quando observadas frontalmente. O contorno irregular destas células, de acordo com o mesmo autor, é causado pela lamela média marcadamente sinuosa e cutinizada. Estas características estão de acordo com o que observamos na face adaxial das folhas de *A. ornata* (f.r., t., sombra e sol) e *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra e b-m., ep., sol).

DE BARY (1877) e Ayensu citado por NAPP-ZINN (1973-74), afirmam que dentro da mesma espécie o grau de ondulação das paredes celulares varia com as condições ambientais; as paredes lisas ocorreriam em plantas de regiões secas e as mais onduladas em regiões úmidas. Essa afirmação não coincide com o que observamos para *A. ornata* e *A. nudicaulis*, pois ambas as espécies, nos quatro ambientes estudados, apresentaram células epidérmicas com paredes anticlinais marcadamente sinuosas embora habitando uma região seca. Provavelmente a maior ou menor sinuosidade parietal esteja relacionada também ao fator temperatura.

HABERLANDT (1918) menciona que o aumento da superfície de contato representado pela sinuosidade das paredes das células epidérmicas propicia um fortalecimento da camada epidérmica. KRAUSS (1949) acredita que essa característica é muito importante para folhas como a do abacaxi, *Ananas comosus*, que são finas, estreitas e muito compridas, e portanto sujeitas a grande variedade de estresses. A

referida autora acrescenta que a rigidez das células epidérmicas contribui para a sua própria proteção contra o estresse causado pelo colapso do tecido armazenador de água localizado abaixo da epiderme, durante períodos de seca.

As folhas de *A. ornata* têm morfologia semelhante às folhas de *Ananas comosus* descritas por KRAUSS (1949), e portanto em concordância com a referida autora, acreditamos que a sinuosidade das paredes das células epidérmicas ajude no fortalecimento deste tecido. O mesmo podemos afirmar para *A. nudicaulis* que embora possua folhas menores e mais largas, apresenta um parênquima aquífero mais desenvolvido do que *A. ornata* e portanto mais sujeita aos efeitos do colapso deste tecido.

De acordo com TOMLINSON (1969), a parede periclinal externa das células epidérmicas é fina e totalmente cutinizada enquanto que a parede periclinal interna em geral é marcadamente espessa e pontoada. Esse espessamento parietal das células epidérmicas em folhas de Bromeliaceae foi descrito também por DE BARY(1877), CEDERVALL (1884), LINSBAUER (1911), KEILINE (1915), SOLEREDER & MEYER(1929), de Wèvre e Chodat & Vischer, citados por NAPP-ZINN (1973-74), BRAGA (1977), entre outros. LINSBAUER(1911) acrescenta que esse espessamento pode ser de natureza colenquimatosa.

A diferença de espessamento entre as paredes periclinal interna e externa, bem como a cutinização desta última, também foram registradas nas células epidérmicas de *A. ornata* e *A. nudicaulis*, embora esse espessamento nunca fosse de natureza colenquimática. Tal espessamento atinge a parede como um todo, e não em ângulos ou faixas, e em geral é fortemente lignificado.

As funções das células epidérmicas, em especial, a parede externa das mesmas, segundo HABERLANDT (1918), são: proteção do tecido subjacente contra a dessecação, proteção contra injúrias mecânicas, contra iluminação excessiva e violentas variações de temperatura. Como em geral a parede periclinal externa das células epidérmicas das Bromeliaceae é fina, KRAUSS (1949) acredita que estas funções são assumidas pelo espessamento da parede periclinal interna de tais células; afirmativa com a qual estamos de acordo. Acrescentamos que, como parte integrante da epiderme, os tricomas escamiformes das Bromeliaceae também ajudam no desempenho de quase todas as funções citadas acima.

Ao analisar a epiderme de Bromeliaceae, DE BARY (1877) constata que as folhas de *Pholidophyllum zonatum* apresentam células epidérmicas dispostas com seu maior eixo transversalmente ao maior eixo da folha. No entanto autores como LINSBAUER (1911), Miles Thomas & Holmes, e Mez, citados por KRAUSS (1949), BRAGA (1977), e outros, descrevem como sendo mais comum as células epidérmicas apresentarem seu maior eixo paralelo ao maior eixo da folha. Este arranjo das células

epidérmicas foi praticamente constante nas folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis* embora as epidermes ad e abaxial da região meio-bordo de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol) apresentassem algumas células com seu maior eixo perpendicular ao maior eixo da folha.

Ao descrever a epiderme abaxial, TOMLINSON (1969) o faz distinguindo duas categorias. Uma delas reúne gêneros cuja epiderme abaxial possui bandas costais proeminentes separadas umas das outras por depressões que abrigam tricomas e estômatos. A outra categoria inclui gêneros cuja epiderme abaxial é uniforme; dentre eles o autor cita *Aechmea*, *Araeococcus*, *Canistrum*, *Cryptanthus*, *Gravisia*, *Portea* e *Tillandsia*. No entanto, ainda dentro desta categoria, o autor reconhece que algumas espécies de *Aechmea* bem como outros gêneros, apresentam a epiderme abaxial da região distal da folha ligeiramente diferenciada em bandas mais uniformes de células e bandas menos uniformes. Acreditamos que as espécies *A. ornata* e *A. nudicaulis* se enquadram nesta segunda categoria já que, embora os tricomas e estômatos estejam dispostos, na face abaxial, em fileiras longitudinais, não existem depressões abrigando as duas estruturas juntas. O que se observa são estômatos geralmente em posição inferior ao nível das demais células da epiderme e, em *A. nudicaulis*, uma certa ondulação das epidermes ad e abaxial decorrente de uma depressão da epiderme na qual estão inseridos os pedicelos dos tricomas escamiformes.

Referências sobre a presença de cutícula sobre a epiderme das folhas de Bromeliaceae foram primeiramente dadas em 1845 por von Mohl, citado por KRAUSS (1949), que afirma que, em geral folhas finas que apresentam células epidérmicas com parede periclinal externa também fina, possuem cutícula, enquanto que folhas mais espessas com células epidérmicas de paredes anticliniais e periclinal externa espessadas apresentam além da cutícula, uma cutinização destas paredes. Embora as folhas de *Ananas comosus* sejam finas e também a parede periclinal externa de suas células epidérmicas, KRAUSS (1949) observou que além da cutícula presente sobre a parede periclinal externa, todas as paredes destas células são cutinizadas. Essa autora revela não ter observado a ocorrência de estriações na cutícula, característica que foi observada por LINSBAUER (1911) em outras Bromeliaceae. No entanto SOLEREDER & MEYER (1929) afirmam ser rara a presença de tais estriações nesta família.

Os trabalhos mais recentes que tratam da anatomia foliar de Bromeliaceae (BRAGA, 1977 e SOUZA, 1995) não fazem menção à presença de cutícula sobre a epiderme das espécies que estudaram. TOMLINSON (1969) também é sucinto ao mencionar para as Bromeliaceae uma cutícula fina.

Com relação à função dessa camada na folha, ESAU (1974), CUTTER (1986) e MAUSETH (1988) afirmam que a cutícula, por não ser digerível, confere proteção contra fungos e bactérias, que não conseguem atravessar tal barreira. CUTTER (1986) menciona que a cutícula é impermeável mas que a água pode se difundir através

dela. MAUSETH (1988) acrescenta que a epiderme adaxial geralmente apresenta cutícula mais espessa e maior quantidade de cêra que a cutícula da epiderme abaxial, provavelmente para prevenir a transpiração cuticular e também refletir a luz solar intensa.

As folhas de *Aechmea nudicaulis* apresentam a cutícula da face adaxial mais desenvolvida que a da face abaxial, nos terços médio e apical, em concordância com o afirmado por MAUSETH (1988). No entanto *A. ornata* não revela tal diferença. Se pensarmos na cutícula tendo como função a de diminuir a transpiração, mesmo que a água passe através dela, podemos admitir que a presença de uma cutícula mais desenvolvida nas folhas de *A. nudicaulis* se deva ao fato de que o parênquima aquífero desta espécie é também mais desenvolvido que o de *A. ornata*.

Uma característica marcante da família Bromeliaceae é a presença de corpos silicosos nas células epidérmicas, e o primeiro autor a fazer referência a estas estruturas nas folhas de representantes deste grupo foi LINSBAUER (1911). Autores como SOLEREDER & MEYER (1929), KRAUSS (1949), TOMLINSON (1969), Ayensu, citado por NAPP-ZINN (1973-74), BRAGA (1977) e SOUZA (1995) também encontraram corpos silicosos na epiderme dos representantes das Bromeliaceae que estudaram.

Bulitsch, citado por NAPP-ZINN (1973-74), afirma que os corpos silicosos das Bromeliaceae terrestres são mais desenvolvidos do que os encontrados em epífitas. No entanto em *A. nudicaulis*, a planta terrestre não apresentou corpos silicosos maiores do que os da planta epífita. Em *A. ornata* não houve diferenças significativas de tamanho dos corpos silicosos ao longo das folhas dos dois ambientes estudados.

BAUMERT (1909) acredita que a função do corpo silicoso seria a de servir na dispersão da luz por causa de sua posição e estrutura, mas ele admite não possuir nenhuma prova experimental para sua teoria. Analisando esta afirmativa esperaríamos encontrar nas plantas de sombra, corpos silicosos maiores na região meio-meio e ápice-meio da folha, uma vez que eles funcionariam como coletores de luz - já escassa no ambiente - a ser dirigida sobre o parênquima clorofiliano, melhorando a condição para a fotossíntese. No entanto, não encontramos diferenças no tamanho dos corpos silicosos presentes nas folhas de sol e sombra. SOUZA (1995), ao estudar quatro espécies de *Tillandsia*, verificou que os corpos silicosos presentes nas células epidérmicas de regiões da lâmina foliar não recobertas pelos tricomas escamiformes, eram maiores do que aqueles presentes em regiões protegidas pelos tricomas. A autora interpreta o fato evidenciando o aspecto protetor da sílica contra a dessecação dos tecidos adjacentes.

KRAUSS (1949) em seu trabalho sobre *Ananas comosus* cita que ela e outro pesquisador, pensaram ter encontrado uma possível função para os corpos

silicosos - a de proteção contra alta iluminação. Descobriram acidentalmente que os corpos silicosos de algumas plantas que cresciam em recipientes com soluções nutrientes e com pouca luz, eram muito menores que aqueles de plantas crescendo sob intensa luz solar e fora dos recipientes com solução nutriente. No entanto eles descobriram mais tarde que, plantas que cresciam sob intensa luminosidade e naquelas mesmas soluções nutrientes, tinham também corpos silicosos muito pequenos. Verificaram então que a solução nutriente era deficiente em sílica.

Outra característica da família Bromeliaceae é a presença de um tecido subepidérmico formado por células de paredes espessadas e lignificadas. Como este trabalho não trata da ontogênese da folha, não denominaremos esse tecido como hipoderme mas sim como camada subepidérmica. No entanto, se os autores aqui citados usaram o termo hipoderme em suas descrições, ele será transcrito como tal no texto já que, Pfitzer, citado por SOLEREDER & MEYER (1929) realizou estudos ontogênicos em *Acanthostachys strobilacea* e verificou tratar-se de uma real hipoderme.

Segundo SOLEREDER & MEYER (1929), TOMLINSON (1969), e FLORES (1975), o tecido hipodérmico ocorre em geral em ambas as faces da lâmina mas com grande frequência não é igualmente desenvolvido nas duas faces apresentando, em geral, um maior número de estratos na face adaxial. Os dois primeiros autores acrescentam que na face abaxial esse tecido é bem mais desenvolvido sob as nervuras do que nas regiões onde se situam os estômatos.

Em *A. ornata* (f.r., t., sombra), as camadas subepidérmicas ad e abaxial não apresentaram diferenças quanto ao seu desenvolvimento, mas em ambas as faces observou-se um ligeiro aumento no espessamento de suas paredes em direção ao ápice foliar. Em *A. ornata* (f.r., t., sol) pudemos notar que a camada subepidérmica abaxial apresentou paredes mais espessadas ao longo da folha do que a camada subepidérmica adaxial, mas ambas se mostraram igualmente desenvolvidas da região basal à região apical. O tamanho destas células em ambas as faces diminui em direção ao ápice da folha. Comparando as plantas dos dois ambientes, percebe-se que as células das camadas subepidérmicas são menores na planta de local sombreado. Em *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra) observamos que há um desenvolvimento maior das camadas subepidérmicas abaxiais desde a região basal até a região apical, ou seja o número destas camadas é maior na face abaxial. Em *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol) encontramos essa mesma peculiaridade, com exceção da região basal que apresentou o mesmo número de camadas subepidérmicas para ambas as faces da folha. Nas folhas de *A. nudicaulis* provenientes dos ambientes estudados, pudemos observar em direção ao ápice foliar, um nítido alongamento das células subepidérmicas em ambas as faces da folha, e um aumento no espessamento de suas paredes.

De acordo com TOMLINSON (1969), a hipoderme é formada adaxialmente por um tecido mecânico periférico de uma a várias camadas de esclerênquima e um tecido aquífero interno, constituído por células incolores e de paredes finas. Acrescenta que nesta face da folha, a camada esclerenquimática é contínua e uniforme ou às vezes apresenta fileiras de pequenas células abaixo das fileiras de tricomas escamiformes. Com relação a esta última peculiaridade TOMLINSON (1969) exemplifica a situação descrita acima com os gêneros *Aechmea*, *Dyckia*, *Encholirium*, *Neoglaziovia* e *Quesnelia*. O referido autor menciona que esse tecido esclerenquimático é pronunciado nas margens da folha e contínuo dentro dos espinhos marginais. Realmente nas duas espécies estudadas verificamos que as células subepidérmicas que estão sob as fileiras de tricomas na face adaxial e sob tricomas e estômatos na face abaxial, têm tamanho diferente das demais células. São em geral menores e mais largas. Também concordamos com TOMLINSON (1969) a respeito da presença deste tecido esclerenquimático nas margens da folha e dentro dos espinhos, pois registramos essa situação em ambas as espécies por nós estudadas.

KRAUSS (1949) observou que em *Ananas comosus* as células hipodérmicas, quando observadas frontalmente, são alongadas no sentido do maior eixo da lâmina foliar, com as paredes terminais usualmente oblíquas ou afiladas; às vezes no entanto são truncadas ou em ângulos retos com suas paredes radiais. Essa variedade de formas das paredes terminais dessas células, bem como seu formato alongado, foram constatados tanto em *A. ornata* como em *A. nudicaulis*.

Observou-se freqüentes vezes a presença de pontoações simples nas paredes das células subepidérmicas para ambas as espécies de *Aechmea*. No entanto *A. ornata* (f.r., t., sol) apresentou, grosso modo, mais pontoações que *A. ornata* (f.r., t., sombra). A ocorrência de pontoações neste tecido das folhas de Bromeliaceae foi relatada por outros autores, dentre eles KEILINE (1915) e KRAUSS (1949). Esta última autora observou que na folha do abacaxi, é freqüente a presença de pontoações cegas, ou seja o canal do poro da pontoação não tem um canal complementar nas células adjacentes. Em *Aechmea ornata* e *A. nudicaulis*, as pontoações das células subepidérmicas em geral apresentam o canal complementar na célula adjacente. Podemos supor que a situação registrada por KRAUSS (1949) seja decorrente do plano de corte obtido. Se este fosse o caso, secções seriadas elucidariam a existência ou não de pontoações cegas. A mesma autora atribui duas prováveis funções à camada hipodérmica. A primeira delas seria proporcionar rigidez e resistência às longas, estreitas e relativamente finas folhas de *Ananas comosus*. Essa camada reforçaria a função mecânica dos feixes isolados de fibras e bainhas esclerenquimáticas dos feixes vasculares. A segunda função seria de proteção contra a perda de água, desempenhada juntamente com a epiderme de paredes internas espessadas. Segundo ela, as fileiras adicionais de

células hipodérmicas nas margens da folha evitam que essas regiões se rasguem facilmente.

Tricomas escamiformes

Os tricomas escamiformes são as estruturas mais estudadas dentro da família Bromeliaceae uma vez que desempenham funções primordiais nestas plantas.

BENZING é um dos pesquisadores mais interessados no estudo dos tricomas das Bromeliaceae e em seu trabalho de 1976 ele ressalta a importância para as plantas dos tricomas em geral. Segundo ele estas estruturas epidérmicas evoluíram para desempenhar funções significativas nas plantas que as possuem. Estas funções seriam: excreção (por ex. as glândulas de sal nas halófitas); secreção, nos tricomas digestivos de espécies carnívoras; reflexão da luz; isolantes térmicos; e proteção contra fitófagos. Nas Bromeliaceae essa evolução foi tão significativa que, de acordo com o mesmo autor, os tricomas escamiformes são agora indispensáveis a muitas Bromeliáceas que ocupam habitats epifíticos e terrestres áridos.

De acordo com KRAUSS (1949) e UPHOF (1962), os tricomas escamiformes foram primeiramente descritos, no século passado, pelos autores Rudolphi, Ehrenberg, Schacht e von Mohl. Estes tricomas são formados por um pedicelo e um escudo. O pedicelo em geral localiza-se numa depressão formada pela epiderme e é constituído por um número variado de células em função das espécies consideradas. O escudo apresenta um conjunto de células centrais vivas e várias séries de células mortas. STREHL (1983), menciona existir diferenças na estrutura, distribuição e tamanho das células das escamas, em todas as três subfamílias de Bromeliaceae, e acrescenta que estas diferenças podem ser usadas para o estudo de suas filogenias. Ao estudar 100 espécies de Bromeliáceas, STREHL (1983) traça as principais características dos tricomas das subfamílias Pitcairnioideae, Bromelioideae e Tillandsioideae, que transcrevemos a seguir.

Na subfamília Pitcairnioideae, os tricomas apresentam um escudo circular, em geral com uma célula central circundada por células pequenas com disposição irregular e células marginais alongadas livres ou concrecidas longitudinalmente. Nas Bromelioideae a variação da forma das escamas é muito grande, já que pode-se encontrar, numa mesma espécie e numa mesma folha, formas diferentes de escamas. São observadas nesta subfamília formas semelhantes às presentes nas Pitcairnioideae até formas bem simétricas como as encontradas em representantes das Tillandsioideae. Entre as Tillandsioideae a forma das escamas, em comparação com as outras duas subfamílias, varia muito menos. As escamas sempre têm quatro células centrais no escudo, em volta das quais há um anel de 8 células. O 3º círculo pode estar formado por 16, 32 ou 64

células, ou a escama pode ser formada por vários anéis com essa seqüência de células. Além destes tricomas com escudos circulares, há espécies desta subfamília que apresentam escudos mais evoluídos, segundo STREHL (1983), com um prolongamento assimétrico lateral que serve na captação de orvalho. Estes tricomas são encontrados em espécies “atmosféricas” extremas como por exemplo, *Tillandsia recurvata*.

Nota-se portanto que há grande variedade de formas dentre os escudos dos tricomas das Bromeliaceae e em particular dentro da subfamília Bromelioideae, onde as espécies *A. ornata* e *A. nudicaulis* estão incluídas. Registramos uma pequena diferença na constituição dos escudos ao longo da folha de *A. ornata* nos dois ambientes estudados. No terço basal as células que circundam a região central do escudo são alongadas e dispõem-se em geral, em duas séries. No terço médio e apical estas células reduzem seu tamanho e constituem somente uma série. Essa diferença resulta na diminuição de tamanho destes escudos, nestes dois terços da folha.

Schimper segundo NAPP-ZINN (1973-74), foi o primeiro a demonstrar a função de absorção de água pelos tricomas, em formas terrestres e epífitas. Juntamente com a água, são absorvidos também nutrientes (SOLEREDER & MEYER, 1929; TOMLINSON, 1969; BENZING, 1976; BENZING et alii, 1976). Para as plantas epífitas que geralmente têm raízes com função única de fixação, essa captação de água e nutrientes pelos tricomas é de fundamental importância. Uma outra função - a de redução da transpiração- foi atribuída aos tricomas, por autores como CEDERVALL (1884) e Richter, citado por KRAUSS (1949).

VARADARAJAN & GILMARTIN (1987) estudaram representantes da subfamília Pitcairnioideae e constataram que, com exceção de *Brocchinia*, a função absorptiva dos tricomas deve ser ainda melhor estudada nesta subfamília. Segundo eles, estes tricomas parecem ter a função de refletir a radiação solar, protegendo os tecidos internos da folha.

ESCHRICH (1995) afirma que os tricomas escamiformes podem apresentar dois padrões de comportamento em relação à água. No primeiro caso funcionam como agentes de absorção de vapor d'água ou água sob forma líquida. No segundo caso, apenas permitem a retenção passiva de água nos espaços entre os tricomas escamiformes.

A maneira como se dá a absorção de água e nutrientes pelos tricomas, segundo Mez citado por TOMLINSON (1969), é a seguinte: cada tricoma funciona como uma bomba com uma válvula de mão-única. Quando o escudo está seco ele fica contraído e o lume das células do disco central fica comprimido em cima e embaixo pelas paredes espessadas, por causa do colapso das paredes verticais delgadas. No momento que são umedecidos, as paredes espessadas se expandem por causa de seu conteúdo rico em pectina e a água é “sugada” para o interior do lume, que então se expande. O

resultado desse “bombeamento” é que a água entra em contato com o protoplasto da célula distal do pedicelo e por osmose é transferida através das demais células do pedicelo até o mesofilo.

WETZEL (1924), e Chodat & Vischer, citados por TOMLINSON (1969), observaram que as paredes laterais das células do pedicelo são cutinizadas e as paredes transversais apresentam um anel periférico descontínuo de cutina, fazendo desta estrutura um “funil lacrado lateralmente”, mas com paredes permeáveis em ambas as extremidades e atravessado por septos permeáveis. Quando termina a absorção de água, o escudo do tricoma seca e se contrai contra a epiderme selando a extremidade externa do “funil”, ou pedicelo.

Os tricomas de *A. ornata* e *A. nudicaulis*, ao serem tratados com Sudam IV mostraram reação positiva nas células com paredes espessadas que em geral são aquelas que constituem a região central do escudo, e as 3 ou 4 séries de células seguintes. No entanto as células do pedicelo não mostraram reação com tal reagente. Provavelmente as paredes espessadas e cuticularizadas das células do escudo sejam eficientes o bastante no controle da transpiração não se fazendo necessária a cutinização do pedicelo.

SOUZA (1995) ao estudar 4 espécies de *Tillandsia* verificou a presença de mucilagem no interior das células centrais do escudo e também nas paredes externas desses elementos. Além da mucilagem, a autora encontrou compostos tânicos em células do disco dos tricomas. A mucilagem, segundo ela, protegeria os tricomas contra a dessecação, e os compostos tânicos contra a destruição por ataque de microorganismos, contra a putrefação e a dessecação. Estas duas substâncias não foram encontradas nas folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis*.

Como já foi mencionado anteriormente, uma segunda função dos tricomas seria a de redução da transpiração, uma vez que a sobreposição dos bordos de seus escudos forma uma cobertura contínua sobre os estômatos (KRAUSS, 1949). Em *A. nudicaulis* e *A. ornata*, verificamos que tanto na face adaxial quanto na abaxial essa cobertura é contínua sobre a epiderme.

A proteção contra luz solar intensa é outra provável função destes tricomas. BAUMERT (1909) demonstrou que a dispersão da luz incidente nas folhas de Bromeliaceae cobertas com tricomas secos era 23,8% maior que naquelas folhas que tiveram seus tricomas removidos. Em concordância com este autor, ESCHRICH (1995) afirma que a existência de folhas tomentosas com tricomas claros não representa apenas uma proteção contra a transpiração mas impede que a luminosidade intensa afete a folha. STAUDERMANN (1924) acredita que os escudos secos dos tricomas também servem como proteção contra grandes mudanças súbitas de temperatura já que as células cheias de ar são más condutoras de calor.

Comparando o número de tricomas escamiformes por mm², encontrados nos três terços da folha, para *A. ornata* (f.r., t., sombra e sol) e *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra e b-m., ep., sol), temos:

Aechmea ornata

	TERÇOS	Basal	Médio	Apical
FACE ADAXIAL				
<i>A. ornata</i> (f.r., t., sombra)		13,2	12,7	13,8
<i>A. ornata</i> (f.r., t., sol)		15,1	12,5	18,0
FACE ABAXIAL				
<i>A. ornata</i> (f.r., t., sombra)		13,7	21,2	21,0
<i>A. ornata</i> (f.r., t., sol)		22,1	19,1	29,1

Aechmea nudicaulis

	TERÇOS	Basal	Médio	Apical
FACE ADAXIAL				
<i>A. nudicaulis</i> (f.r., t., sombra)		24,1	11,2	9,1
<i>A. nudicaulis</i> (b-m., ep., sol)		25,7	23,4	21,7
FACE ABAXIAL				
<i>A. nudicaulis</i> (f.r., t., sombra)		33,4	15,7	15,4
<i>A. nudicaulis</i> (b-m., ep., sol)		32,0	20,2	24,3

Analisando primeiramente a espécie *A. ornata* observamos que as folhas dos dois ambientes apresentaram um número médio de tricomas maior na face abaxial da folha. Essa característica foi registrada por KRAUSS (1969) em *Ananas comosus*, e das 5 espécies de Bromeliaceae que BRAGA (1977) estudou, 3 delas, inclusive *Aechmea setigera*, apresentaram maior número de tricomas na face abaxial da folha. Acreditamos

que esse fato decorre da necessidade de se proteger os estômatos que ocorrem nesta face da folha.

Nos dois ambientes as folhas de *A. ornata* apresentaram, em ambas as faces, o maior número de tricomas no terço apical, embora na face abaxial da folha de sombra este número foi quase igual ao observado no terço médio. Isso provavelmente pode ser explicado pelo tamanho dos tricomas da região apical que, como já foi descrito, são menores que os do terço basal. Além disso acreditamos que, na região apical estes tricomas tenham a função de proteção e não de absorção de água, uma vez que seus pedicelos são bem mais estreitos e às vezes se mostram lignificados como as camadas epidérmica e subepidérmicas. Assim, por serem menores necessitam estar em maior número para cobrir a superfície epidérmica.

Como esta espécie armazena água no reservatório formado pela sobreposição de suas bases foliares, a absorção de água com certeza é maior nesta região. Poderia se esperar então que o número de tricomas fosse maior neste terço da folha. Como isso não acontece, podemos supor então que o maior número de células alongadas vivas ao redor das células centrais do escudo dos tricomas dessa região, signifique uma tentativa de aumentar a eficiência na absorção de água. A situação inversa foi registrada por BRAGA (1977). Ela constatou que os tricomas da base foliar de *Aechmea setigera*, *Tillandsia adpressiflora* e *Vriesea splitgerberi* são menores que os da região mediana e apical da folha. Como estes tricomas teriam a função de absorver água, e essa função é desempenhada principalmente pelas células centrais do escudo e pedicelo, a autora acredita que a maior eficiência seria representada pelo aumento no número de tricomas nesta região. Este aumento realmente ocorria em tais espécies.

Uma última observação a se fazer para *A. ornata* é que, ao se comparar as folhas de sombra e sol, o número de tricomas da folha de sol em quase todos os terços, e em ambas as faces da mesma, foi maior do que o observado na folha de sombra. Essa característica é mencionada por CUTTER (1986 e 1987) para folhas de sol.

Com relação aos tricomas das folhas de *A. nudicaulis*, observa-se que em ambos os ambientes o número de tricomas na face abaxial é maior que o da face adaxial, com exceção do terço médio da folha de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol). Também nesta espécie, a planta exposta ao sol apresentou um número maior de tricomas do que a planta de sombra, a não ser na face abaxial do terço basal, onde o número foi ligeiramente menor na planta epífita de sol.

Nos dois ambientes o maior número de tricomas foi registrado no terço basal. Esse fato nos leva a pensar que a absorção de água nestas plantas por parte dos tricomas é muito importante principalmente para a planta epífita. Poderíamos nos perguntar então porque a espécie terrestre não apresentou número de tricomas bem menor nesta região do que a epífita. Acreditamos que essa densidade mais alta de

tricomas na base da folha seja uma característica inerente a esta espécie que ocorre muito mais em hábito epifítico. Mas quando se desenvolve no solo, que no caso das *Aechmea* estudadas é arenoso, com pequena disponibilidade de água, a planta terrestre demonstra densidade de tricomas na base foliar semelhante à da planta epífita.

A face adaxial geralmente é a que mais sofre com a incidência direta da luz solar e nesta face observamos uma grande diferença entre as duas plantas. A face adaxial do terço médio e apical da folha da planta de sol apresentou mais do que o dobro de tricomas do que os mesmos terços da planta de sombra. Esse fato sugere uma adaptação contra a intensa exposição ao sol. Na face abaxial esta mesma característica foi observada para os mesmos terços, sendo que a diferença foi um pouco menor. Poderíamos pensar que nesta face da folha a função deste número maior de tricomas na planta epífita de sol seria o de proteger melhor os estômatos diminuindo a transpiração.

Estômatos

As folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis* são hipoestomáticas e essa é uma característica de quase todas as Bromeliaceae segundo SOLEREDER & MEYER (1929) e TOMLINSON (1969). De acordo com este último autor poucas são as espécies que possuem estômatos na face adaxial e como exemplo cita *Catopsis berteroniana*.

Os estômatos das duas espécies estudadas no presente trabalho se dispõem em fileiras longitudinais juntamente com os tricomas escamiformes. Essa disposição em fileiras foi registrada para Bromeliaceae em 1887 por De Wèvre citado por NAPP-ZINN (1973-74). ESAU (1974) e CUTTER (1987), descrevem como sendo uma característica das monocotiledôneas de folhas estreitas, a disposição dos estômatos em fileiras longitudinais. No entanto, TOMLINSON (1969) afirma que os estômatos nunca se encontram em fileiras longitudinais mas sim estão restritos a séries longitudinais nas bandas intercostais ou na base e lados de sulcos da epiderme. Acreditamos que estas fileiras longitudinais mencionadas por ESAU (1974), CUTTER (1987), e também registradas por nós no presente trabalho, e as séries longitudinais citadas por TOMLINSON (1969) sejam a mesma coisa. A única diferença é que provavelmente as espécies estudadas por ele apresentavam sulcos na epiderme abaxial e as nossas espécies possuem essa epiderme geralmente plana. Também CEDERVALL (1884), e Chodat & Vischer, citados por NAPP-ZINN (1973-74), descrevem a existência de depressões lineares providas de estômatos, em espécies de *Dyckia*. NAPP-ZINN (1973-74) revela que os estômatos situados nestes sulcos podem estar posicionados ao mesmo nível das células epidérmicas ou podem apresentar-se abaixo ou acima das mesmas. Estômatos em criptas foram descritos por Mez, citado por SOLEREDER & MEYER (1929) para diferentes espécies de *Aechmea*. Cabe ressaltar que as folhas de *A. nudicaulis* nos dois

ambientes estudados apresentaram suas epidermes ligeiramente onduladas devido às depressões epidérmicas nas quais estão situados os pedicelos dos tricomas escamiformes, no entanto essa ondulação não provocou a formação de sulcos nas epidermes. Acrescentamos ainda que os estômatos ora estudados encontram-se em, depressões da epiderme, e essas são individuais, ou seja, em geral a depressão abriga um único estômato. Isso não impede entretanto de dois ou três estômatos estarem lado a lado.

BRAGA (1977) também descreve a presença de sulcos na face abaxial das folhas de *Ananas ananassoides*, *Streptocalyx poeppigii*, *Aechmea setigera*, *Vriesia splitgerberi* e *Aechmea mertensii*, mas menciona a disposição dos estômatos em fileiras longitudinais. Essa mesma disposição foi observada por KRAUSS (1949) nas folhas de *Ananas comosus*.

Preferimos não classificar os estômatos de *A. ornata* e *A. nudicaulis* por não encontrar dentre as classificações usuais, um tipo que representasse os estômatos destas espécies. Geralmente as classificações tomam por base somente os estômatos de dicotiledôneas, o que acaba por gerar uma certa confusão quando se tenta “encaixar” os estômatos de monocotiledôneas nestas classificações. A classificação de STEBBINS & KHUSH (1961), para estômatos de monocotiledôneas também não apresentou um tipo que descrevesse o que encontramos nas folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis*. PALIWAL (1969) classificou os estômatos das monocotiledôneas em 5 grupos, em função do número e posição das células subsidiárias. O quarto grupo - hexapérigeno - é o que melhor caracteriza o arranjo das células epidérmicas vistas ao redor dos estômatos das espécies ora estudadas. O autor menciona a existência de 6 células subsidiárias; duas das quais nos pólos do estômato e as quatro outras em posição lateral. No entanto, ele não inclui neste grupo as Bromeliaceae, mas as Commelianaceae, Musaceae e Palmae. Assim, concordamos com LINSBAUER (1911), que concluiu que os estômatos da maioria das Bromeliaceae têm um padrão estrutural característico e em consequência do qual poderia se falar em um tipo de estômato “bromeliáceo”. Com base nesta afirmação seria interessante estudar melhor tais estômatos a fim de se criar uma classificação própria para a família ou pelo menos um tipo “bromeliáceo” de estômato para ser incluído nas classificações de monocotiledôneas.

Talvez a primeira tentativa tenha sido feita por TOMLINSON (1969). Ele separou os estômatos das Bromeliaceae em três classes. A primeira delas reúne os estômatos chamados pelo autor, de estômatos simples, não especializados. Segundo ele, os gêneros *Catopsis*, *Cottendorfia*, *Fosterella* entre outros, fazem parte desta classe. A segunda classe abriga os estômatos com células subestomáticas modificadas. As principais características apresentadas pelos estômatos desta classe são: células-guarda geralmente em posição inferior às demais células epidérmicas e com paredes espessadas; estômatos comumente situados em sulcos da epiderme ou mesmo em depressões

individuais; câmaras subestomáticas geralmente rodeadas por 2, ou menos freqüentemente, 3 ou 4 células hipodérmicas clorofiladas de paredes delgadas e em forma de “U” formando um anel; e células subestomáticas com suas terminações polares lobadas se projetando em direção à câmara subestomática, freqüentes vezes se encontrando abaixo ou até mesmo dentro do poro estomático. O autor cita para esta classe os seguintes gêneros: *Aechmea*, *Araeococcus*, *Bilbergia*, *Canistrum*, *Gravisia*, *Guzmania*, *Hohenbergia*, *Navia*, *Neoregelia*, *Nidularium*, *Portea*, *Quesnelia*, *Streptocalyx*, *Tillandsia*, *Vriesea* e *Wittrockia*. A terceira classe reúne os estômatos que apresentam células subsidiárias e vizinhas modificadas. A câmara subestomática em geral é obstruída em maior ou menor grau pelas células subsidiárias infladas que se arqueiam por baixo das células-guarda. Os gêneros que fazem parte desta classe segundo TOMLINSON (1969) são: *Abromeitiella*, *Acanthostachys*, *Ananas*, *Bromelia*, *Cryptanthus*, *Deinacanthon*, *Deuterocohnia*, *Dyckia*, *Encholirium*, *Fascicularia*, *Hechtia*, *Neoglaziovia*, *Orthophytum*, *Pseudananas* e *Puya*. As características descritas para os estômatos da segunda classe estão de acordo com o que observamos para *A. ornata* e *A. nudicaulis*. A única diferença é que as células que constituem o primeiro anel subestomático em geral não possuem cloroplastos nas espécies que estudamos. No entanto, os demais anéis, não mencionados por TOMLINSON (1969), são clorofilados.

Os estômatos das folhas de *A. ornata*, nos dois ambientes estudados, apresentam-se em posição ligeiramente inferior às demais células epidérmicas. Em geral estes estômatos são circundados por seis células epidérmicas que contêm corpos silicosos, sendo que duas delas se situam nos pólos superior e inferior do estômato e se projetam sob ele. Estas células circunjacentes ao estômato têm suas paredes anticlinais pouco ou nada sinuosas.

BRAGA (1977) observou estas mesmas características para os estômatos de *Aechmea setigera* e *A. mertensii*, sendo que nesta última, as células epidérmicas que circundam o estômato não possuem corpos silicosos.

Em *A. nudicaulis*, as folhas provenientes dos dois ambientes estudados apresentam estômatos que em vista frontal são semelhantes aos de *A. ornata*. São circundados por células epidérmicas de paredes pouco sinuosas, e que contêm corpos silicosos. No entanto, estes estômatos estão em depressões mais profundas do que os estômatos de *A. ornata*. Portanto as células epidérmicas que constituem as paredes dessa depressão somente são vistas em secção transversal da folha. Isso significa que as células epidérmicas que se situam nos pólos do estômato em vista frontal, não são as mesmas que também estão nos pólos do estômato e que se projetam sob ele.

Com relação a estas células epidérmicas que se projetam sob as células-guarda, LINSBAUER (1911) sugere uma função mecânica para elas. Segundo ele estas células protegem o complexo estomático contra o rompimento e os efeitos de vai-e-vem

provocados pelo movimento de “sanfona” do tecido aquífero localizado abaixo. KRAUSS (1949) acrescenta outra provável função, que seria a de redução da transpiração, uma vez que estas células causam um estreitamento da câmara subestomática. Para as folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis* a sugestão de LINSBAUER (1911) provavelmente não se aplicaria, já que o parênquima aquífero destas espécies se situa na face adaxial. A segunda função, sugerida por KRAUSS (1949) nos parece mais provável considerando-se ainda a presença junto ao poro, dos lobos das células que constituem o anel subestomático.

LINSBAUER (1911) menciona a existência de projeções papilosas que penetram nas câmaras subestomáticas de *Aechmea glomerata*. Provavelmente estas projeções papilosas às quais o autor se refere são os lobos das células do anel subestomático, já descrito anteriormente.

As células-guarda que constituem os estômatos de *A. ornata* e *A. nudicaulis* têm paredes periclinais externa e interna espessadas e de natureza celulósica. O lume se mostra reduzido ao longo de toda a célula. SOLEREDER & MEYER (1929) e KRAUSS (1949), referem para Bromeliaceae este lume reduzido com formato de fenda. SCHULZ (1930) descreveu estômatos de certas Bromeliaceae, que possuem paredes parcialmente lignificadas e paredes parcialmente celulósicas. Os trechos não lignificados permitem o movimento das células estomáticas. Florin, citado por ESAU (1965) refere este mesmo tipo de organização do complexo estomático em coníferas.

Na descrição dos estômatos de *A. ornata* e *A. nudicaulis*, mencionamos a existência de duas células de paredes delgadas sob o estômato, cada uma delas sob uma célula-guarda. Uma provável função destas células foi descrita por KRAUSS (1949). Em *Ananas comosus*, estas células são laterais ao estômato e se projetam sob o mesmo; fato que levou a autora a chamá-las de células acessórias laterais. Para ela, estas células são responsáveis pelo movimento de abertura e fechamento do poro estomático, uma vez que, quando túrgidas elas empurrariam as células-guarda para cima forçando sua separação. Quando não túrgidas, suas paredes voltadas para a câmara subestomática se colapsariam resultando no abaixamento das células-guarda e conseqüentemente o poro estomático se fecharia.

Os estômatos de *A. nudicaulis* e *A. ornata*, apresentam-se recobertos por uma fina cutícula, em geral mais delgada que a presente sobre as células epidérmicas adjacentes, mas que se estende até à parede periclinal interna das células-guarda, dentro da câmara subestomática. FLORES (1975) também registrou a presença de cutícula sobre os estômatos de *Aechmea mexicana* e *Hechtia glomerata*. SCHULZ (1930). registrou para as Bromeliaceae que estudou uma cutícula espessa que origina sobre os estômatos uma câmara que retem vapor d'água.

As células subestomáticas que emitem projeções em direção ao poro estomático, formam um anel, já mencionado anteriormente, e que constituem uma característica de muitas Bromeliaceae. No entanto este não é o único anel ali existente, ou seja, outros anéis se dispõem sobrepostos formando um canal que liga a câmara subestomática ao parênquima braciforme. A maioria dos trabalhos analisados não faz menção a este canal; descreve apenas o primeiro anel subestomático. No entanto LINSBAUER (1911) refere-se a esta estrutura como sendo um canal secundário de aeração. Segundo alguns autores, entre eles EAMES & MCDANIELS (1947), estes canais interligados pelos canais que contêm o parênquima braciforme, serviriam como reservatório de gás, ou seja, armazenam o oxigênio produzido pela fotossíntese, que será usado na respiração, e o gás carbônico da respiração que será utilizado na fotossíntese.

KRAUSS (1949) acredita que os estômatos de *Ananas comosus* não são funcionais nas porções mais velhas da folha madura. Em concordância com esta autora, observamos que no ápice da folha de *A. ornata*, onde a epiderme e camadas subepidérmicas sofrem esclerificação, o estômato parece perder sua função. A câmara subestomática sofre redução de tamanho e as células dos anéis subestomáticos se esclerificam, principalmente aquelas cujos lobos se projetam em direção do poro estomático. Assim o contato entre a câmara subestomática e o parênquima braciforme fica parcial ou totalmente interrompido.

VIEIRA (1990) ao estudar *Bauhinia radiata* Vell., e MERUVIA (1990), afirmam que em condições de sombra, ocorre um aumento do diâmetro dos complexos estomáticos, o que foi comprovado por esta última autora, ao estudar a anatomia ecológica das folhas de *Colubrina glandulosa* var. *reitzii*, uma espécie da família Rhamnaceae. No entanto, em *A. ornata* e *A. nudicaulis* não encontramos esta diferença entre os estômatos das folhas de sol e sombra. Observamos porém que os estômatos da folha de sol de *A. ornata* são ligeiramente mais rebaixados na epiderme do que os estômatos da folha de sombra. Este fato sugere uma proteção adicional à perda de vapor d'água nas folhas expostas ao sol.

A densidade estomática é variável nas diferentes espécies, de acordo com o ambiente. O número mais freqüente situa-se entre 100 e 300 estômatos por mm² (STALFELT, 1956). O número médio encontrado nas duas espécies estudadas neste trabalho está sensivelmente abaixo do mencionado por STALFELT, provavelmente em função da proteção oferecida pelos tricomas escamiformes.

Comparando-se o número de estômatos por mm² encontrado nos três terços das folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis*, temos:

Nº de estômatos por mm² / Proporção média entre
estômatos e tricomas

TERÇOS	Basal	Médio	Apical
<i>A. ornata</i> (f.r., t., sombra)	6,6 / 0,48:1	47,4 / 2,23:1	31,8 / 1,51:1
<i>A. ornata</i> (f.r.,t., sol)	2,4 / 0,11:1	31,6 / 1,65:1	55,2 / 1,90:1
<i>A. nudicaulis</i> (f.r. t., sombra)	1,1 / 0,032:1	45,4 / 2,89:1	52,6 / 3,41:1
<i>A. nudicaulis</i> (b-m., ep., sol)	0,9 / 0,028:1	13,1 / 0,65:1	64,2 / 2,64:1

As duas espécies apresentaram número de estômatos muito pequeno no terço basal. Esta característica também foi registrada por BRAGA (1977), que justifica o fato afirmando que nesta região onde se acumula água, os estômatos não efetuam muitas trocas gasosas. No entanto, nos terços médio e apical, a presença de estômatos é grande. Acreditamos que essa densidade estomática alta pode ser explicada pela conclusão de Salisbury citado por LLERAS (1977) e por MAUSETH (1988). Segundo estes autores, o aumento da densidade estomática permite uma troca de gases mais eficiente nos períodos em que a umidade relativa é alta e o perigo de desidratação excessiva é mínimo. Se as plantas aqui estudadas apresentarem o metabolismo do ácido crassuláceo, como muitas Bromeliaceae, esta afirmativa seria melhor justificada, já que os estômatos seriam abertos à noite e realizariam as trocas gasosas num período onde a umidade do ar provavelmente seria mais alta. Durante o dia então, os estômatos estariam fechados e sob a proteção dos escudos dos tricomas. Esta proteção, aliás, parece ser eficiente tendo em vista os números apresentados para a proporção entre estômatos e tricomas. TOMLINSON (1969) revela que para as 18 espécies de Pitcairnioideae que ele estudou, encontrou uma proporção média de 13,6 estômatos para cada tricoma. Na subfamília Bromelioideae, o referido autor encontrou em média 3,2 estômatos para cada tricoma, para as 43 espécies examinadas por ele. Comparando os dados apresentados por TOMLINSON para estas 43 espécies de Bromelioideae, verifica-se que *A. ornata* e *A. nudicaulis* apresentam valores médios ainda menores do que os por ele obtidos, sugerindo uma maior proteção oferecida pelos tricomas sobre os estômatos.

Mesofilo

A definição de mesofilo segundo ESAU (1974) é: “parênquima fotossintetizante da folha localizado entre camadas da epiderme”, e de acordo com MAUSETH (1988) o mesofilo é representado na maior parte das folhas por todos os tecidos compreendidos entre as epidermes, menos o tecido vascular. Entretanto, neste tópico trataremos de todos os tecidos que estão localizados entre as camadas subepidérmicas ad e abaxiais, e tecido vascular.

Os autores que descrevem o tecido subepidérmico como hipoderme geralmente o fazem subdividindo-o em tecido mecânico periférico e tecido armazenador de água (SOLEREDER & MEYER, 1929; TOMLINSON, 1969). Como já tratamos desse tecido mecânico, iniciaremos esta parte da discussão pelo parênquima aquífero.

As folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis* possuem parênquima aquífero na face adaxial sendo que nesta última espécie ele se apresenta mais conspícuo. O parênquima aquífero também pode ocorrer em ambas as faces da folha como é o caso por exemplo de *Aechmea mexicana* (FLORES, 1975) e algumas espécies de *Tillandsia* estudadas por BRIGHIGNA et alii (1984).

KRAUSS (1949) menciona que embora as células do parênquima aquífero possam apresentar diversos formatos, o mais comum é o formato das células do parênquima paliádico. Esse fato já havia sido observada por SOLEREDER & MEYER (1929) e posteriormente por TOMLINSON (1969). KRAUSS (1949), estudando as folhas do abacaxi, observou que tais células têm paredes delgadas e celulósicas e seu conteúdo é incolor. Estas mesmas características foram observadas em *A. ornata* e *A. nudicaulis*. No entanto o formato das células desse tecido nas folhas de *A. ornata*, é predominantemente arredondado nos terços basal e médio, e ligeiramente alongado no terço apical da folha. As células em questão apresentam paredes lignificadas. Em *A. nudicaulis* elas são arredondadas na base foliar e nos terços médio e apical da folha as primeiras camadas são representadas por células arredondadas e as demais em paliçada. Em direção às margens da folha este tecido falta como também observaram KRAUSS (1949) e TOMLINSON (1969). MEYER (1962) ao analisar o parênquima aquífero, refere que em muitos casos essas células são grandes podendo ou não conter cloroplastos. Segundo ALEXANDROV (1925) muitas vezes as células do parênquima aquífero situam-se entremeadas no parênquima paliádico. Nestes casos ocorre uma redução no número de cloroplastos e estes são menores quando comparados aos cloroplastos do parênquima restante. ALEXANDROV (1925) relata que existem formas de transição entre as células do parênquima paliádico típico e as células do parênquima aquífero. Estas características não ocorrem no parênquima aquífero aclorofilado de *A. ornata* e *A. nudicaulis*.

De acordo com TOMLINSON (1969) o parênquima aquífero é mais desenvolvido na região mediana da base foliar, tornando-se menos pronunciado distalmente. Esse fato foi observado em *A. ornata*, mas em *A. nudicaulis*, esse tecido não se reduziu em direção ao ápice da folha, principalmente na espécie terrestre de sombra que teve mais da metade de sua espessura representada por esse parênquima na região em questão.

DE BARY (1877), KEILINE (1915), SOLEREDER & MEYER (1929), SCHULZ (1930), KRAUSS (1949), TOMLINSON (1969), BRAGA (1977) e BRIGHIGNA et alii (1984), observaram que as células do parênquima aquífero se mostravam enrugadas nas secções das folhas de Bromeliaceae por eles estudadas. Segundo KRAUSS (1949) durante períodos de maior disponibilidade hídrica, o parênquima armazena água que será utilizada pelos demais tecidos da planta em períodos de seca. Este ganho e perda de água por parte destas células faz com que elas sofram constante distensão e retração de suas paredes, que devido a isso, se mostram enrugadas em diversas secções. Observamos esta peculiaridade nas folhas de *A. nudicaulis*. SOUZA (1995) ao estudar espécies de *Tillandsia* verificou na face adaxial das folhas, a existência de um tecido constituído por células de paredes delgadas e sem conteúdo aparente. No entanto a autora não o descreveu como um parênquima aquífero e interpreta o “enrugamento” das paredes anticlinais, observado nestas células como sendo decorrente do estado fisiológico das mesmas ou de artefato de técnica.

Kruger e Möbius, citados por NAPP-ZINN (1973-74) descrevem a presença de barras de espessamento lignificadas em células muito grandes do parênquima aquífero nas folhas de Orchidaceae, informando que tais espessamentos impedem o colapamento das células em questão. Os dois autores referem ainda que essas barras de espessamento também podem ocorrer no parênquima clorofiliano. Observamos nas paredes das células do parênquima aquífero de *A. nudicaulis*, delgadas barras de espessamento celulósico dispostas transversalmente em suas paredes anticlinais, cuja função é a mesma mencionada acima, na citação de NAPP-ZINN (1973-74). Estas barras não ocorrem nas células arredondadas deste parênquima em *A. ornata*, e em *A. nudicaulis* só ocorrem nas células alongadas dispostas em paliçada. Embora não tenhamos encontrado referências claras destas barras de espessamento para a família Bromeliaceae, sabemos que outras espécies possuem essa característica. É o caso por exemplo de *Codonanthe* aff. *crassifolia* (MORRETES, 1980), que apresenta essa mesma proteção nas células do tecido aquífero.

KRAUSS (1949) e FLORES (1975), constataram a presença de substâncias mucilaginosas no interior das células do parênquima aquífero das espécies que estudaram. Segundo a primeira autora, estas substâncias, devido à sua natureza coloidal, servem não somente para reter água ou perdê-la bem devagar sob condições

onde o suprimento externo de água está extremamente baixo, mas também para absorver água quando este suprimento externo torna-se disponível. KEILINE (1915) afirma que este tecido pode faltar em várias espécies de Bromeliaceae e neste caso ele é substituído por células mucilaginosas isoladas e dispersas entre o tecido assimilador. Ela acrescenta que às vezes estas células contêm também ráfides.

Além da função de armazenar água, EAMES & MCDANIELS (1947) e BRIGHIGNA et alii (1984), acreditam que o parênquima aquífero protege o tecido assimilador, que está mais abaixo, contra a luz excessiva. Para Pfitzer, citado por KRAUSS (1949), este tecido absorve calor sem reduzir apreciavelmente a incidência luminosa sobre o tecido assimilador. CEDERVALL (1884), menciona que quando as células deste tecido estão túrgidas, elas proporcionam uma certa rigidez à folha.

Em *A. ornata* o maior número de camadas de parênquima aquífero é encontrado na região base-meio onde a absorção e armazenamento de água é supostamente maior. Nesta região a folha de sol apresenta este tecido mais desenvolvido do que a folha de sombra. Isso sugere maior necessidade de retenção de água, já que provavelmente esta folha de sol sofre mais com a transpiração do que a folha de sombra. Na região meio-meio a folha de sombra e sol tem aproximadamente o mesmo número de camadas de tecido aquífero. Na região apical as células deste tecido tornam-se alongadas e suas paredes sofrem lignificação.

Em *A. nudicaulis* o parênquima aquífero apresentou basicamente o mesmo tamanho nas folhas provenientes dos dois ambientes estudados, com exceção da região apical, onde a folha da planta terrestre de sombra apresentou seu parênquima aquífero bastante desenvolvido, com cerca do dobro da espessura observada para a planta epífita de sol. Essa característica é de difícil interpretação uma vez que sua explicação dependeria de experimentação fisiológica. Mas três possibilidades podem ser consideradas. A primeira delas seria a de proporcionar rigidez a essa porção da folha, como mencionado por CEDERVALL (1884), já que a bainha esclerenquimática dos feixes vasculares desta região é quase ausente. A segunda possibilidade estaria relacionada com a fotossíntese, que provavelmente deve ser maior nesta região já que é a parte mais exposta da folha de sombra. Assim deveria haver pronta disponibilidade de água nesta região. Outra possibilidade a se considerar seria a de que a planta que se desenvolve neste ambiente, cresce sobre solo arenoso, que não retem água, enquanto que a epífita situa-se sobre a casca das árvores que normalmente são úmidas em virtude da alta umidade relativa do ar. Essa deficiência hídrica induziria a formação de um parênquima aquífero mais desenvolvido para que uma quantidade maior de água possa ser armazenada quando esta estiver disponível no ambiente.

ESAU (1965) lembra que em folhas de xerófitas o parênquima paliçádico freqüentes vezes ocorre em ambas as faces da lâmina foliar, e o parênquima lacunoso é

muito reduzido ou ausente. Ela acrescenta que o aumento proporcional do parênquima paliçádico em relação à xeromorfia ocorre em dicotiledôneas e monocotiledôneas. No entanto o parênquima clorofiliano nas Bromeliaceae, em geral não se apresenta subdividido em parênquima paliçádico e parênquima lacunoso típicos, como em muitas outras plantas. SOLEREDER & MEYER (1929) mencionam que na folha este tecido ocupa em geral a região mediana, na zona dos feixes vasculares e TOMLINSON (1969) acrescenta que este parênquima é delimitado por parênquima aquífero em ambas as faces da folha. De acordo com KEILINE (1915) e MEYER (1962), o parênquima clorofiliano muitas vezes é mais desenvolvido no lado adaxial da folha.

Segundo DE BARY (1877), o tecido assimilador das Bromeliaceae freqüentes vezes é representado por células arredondadas justapostas e só raras vezes sob forma de parênquima paliçádico; mas ele acrescenta que este nunca é formado por células muito altas. De acordo com o mesmo autor o parênquima lacunoso é representado pelas células braciiformes. Esta mesma observação é feita por SOLEREDER & MEYER (1929) e TOMLINSON (1969). *Aechmea ornata* e *A. nudicaulis*, quanto à organização do parênquima clorofiliano enquadram-se na descrição feita por DE BARY (1877). No entanto não concordamos com os autores acima citados no que diz respeito à interpretação de que o parênquima clorofiliano lacunoso e braciiforme sejam a mesma coisa, pois a nosso ver, pelo formato das células e sua disposição tratam-se de tipos diferentes de parênquima.

KRAUSS (1949) e BRAGA (1977) referem-se em seus trabalhos à ausência de tecido assimilador na base da folha. FLORES (1975) menciona que em *Aechmea mexicana*, este parênquima está quase ausente da base foliar. Em *A. ornata* e *A. nudicaulis* a base foliar é quase aclorofilada, mas nas folhas das plantas de sombra as células apresentam maior número de cloroplastos e a região em questão é mais espessa do que a da folha de sol. Nos terços médio e apical de *A. ornata*, o parênquima assimilador também apresenta maior número de cloroplastos na planta de sombra. Este tecido tem posição subjacente ao parênquima aquífero e se estende até a face abaxial entrando em contato com a camada subepidérmica. Em *A. nudicaulis*, a região meio-meio apresenta o parênquima clorofiliano em geral com a mesma espessura nas folhas dos dois ambientes. No entanto este tecido no ápice da folha de sombra possui quase a metade da espessura do parênquima clorofiliano da folha de sol; e suas células são menores e estão mais agrupadas que as da folha de sol. Esta espécie também apresenta mais cloroplastos na folha de sombra da planta terrestre.

Os canais que contêm o parênquima braciiforme foram denominados por LINSBAUER (1911) de canais de aeração. Segundo esse autor, esses canais são parte de um sistema de aeração extenso que se estende pela folha proporcionando uma conexão mais ou menos contínua entre as atmosferas interna e externa. Isso é possível

através dos canais secundários de aeração que conectam as aberturas estomáticas e câmaras de aeração subestomática com os canais centrais.

Em *A. nudicaulis* e *A. ornata* estes canais centrais têm posição mediana no mesofilo intercalando-se com os feixes vasculares e assim como estes, se dispõem longitudinalmente na folha. A mesma descrição é feita por KRAUSS (1949) para a folha de *Ananas comosus* e por NAPP-ZINN (1973-74). No entanto a primeira autora observou que nas regiões mais velhas da folha estes canais estão dispostos mais acima, em direção à epiderme adaxial. Esta disposição não ocorre nas espécies estudadas no presente trabalho.

O formato destes canais é muito variável. Em *A. ornata* observamos um formato irregular para os mesmos ao longo de toda a folha, com exceção da região base-meio da folha de sol onde estes canais são em geral arredondados. Em *A. nudicaulis* o formato dos canais é arredondado na base foliar e irregular nos demais terços da folha, em ambos os ambientes.

Estes canais são preenchidos por células braciiformes (KEILINE, 1915; KRAUSS, 1949; TOMLINSON, 1969; NAPP-ZINN, 1973-74; FLORES, 1975; BRAGA, 1977 e SOUZA, 1995). As células braciiformes são clorofiladas embora na base foliar de *A. ornata* e *A. nudicaulis* a presença de cloroplastos nestas células é quase nula. KRAUSS (1949) menciona a ocorrência de feixes de ráfides em algumas células braciiformes. Nas duas espécies ora estudadas, observamos mais facilmente nas secções longitudinais, a presença de escassos idioblastos contendo ráfides. Estes idioblastos são células alongadas, sem poro para liberação de ráfides, e que não se assemelham às braciiformes, embora estejam presentes neste parênquima.

ESAU (1974) refere-se à grande quantidade de esclerênquima que muitas monocotiledôneas apresentam nas folhas, sendo este tecido representado por fibras, que podem estar associadas aos feixes vasculares ou aparecer como feixes independentes. ALQUINI (1992) ao estudar *Musa rosaceae*, também monocotiledônea, encontrou a disposição de fibras descritas por ESAU (1974). DE BARY (1877) descreve ainda a presença de camadas de fibras em posição subepidérmica em folhas resistentes de Bromeliaceae. Em algumas espécies este tecido representa fonte importante de fibras comerciais, como também sugeriu ALQUINI (1992) para as folhas de *Musa rosacea*.

KEILINE (1915) acredita que o tecido esclerenquimático que acompanha os feixes vasculares representam os verdadeiros elementos de sustentação das folhas. Segundo ela muitas Bromeliaceae possuem feixes esclerenquimáticos independentes que podem ocorrer no tecido aquífero e no tecido clorofiliano. Observamos estes feixes em *A. ornata* e *A. nudicaulis* ocorrendo dispersos nos dois tecidos acima mencionados, sendo que no parênquima aquífero eles em geral se situam nos limites desse tecido.

De acordo com TOMLINSON (1969) as fibras são sempre mais abundantes ou algumas vezes restritas à base foliar. Em *A. nudicaulis* as folhas provenientes dos dois ambientes apresentaram mais tecido esclerenquimático na base da folha, seja na forma de feixes isolados ou aqueles associados aos feixes vasculares. A folha de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra) possui feixes vasculares quase desprovidos de bainha esclerenquimática no ápice foliar. Em *A. ornata* também observa-se menor número de feixes de fibras no ápice das folhas. Essa característica provavelmente é consequência da presença das camadas subepidérmicas esclerificadas ali existentes. Nota-se nesta espécie a ocorrência mais freqüente das extensões de bainha nos feixes vasculares de pequeno porte.

Assim como KRAUSS (1949), observamos que os feixes isolados de fibras são menores e em menor quantidade em direção às margens da folha, e que o parênquima que circunda estes feixes constitui-se de células menores que as demais.

KEILINE (1915) afirma que no gênero *Aechmea*, a camada esclerificada junto dos grandes feixes vasculares apresenta duas partes: uma externa constituída de fibras que desempenham papel mecânico para toda a folha, e outra interna, de células esclerificadas destinada a proteger os elementos condutores. Esta parte interna é especialmente desenvolvida ao redor do floema e pode envolvê-lo separando-o do xilema. MORRETES & FERRI (1972) e MORRETES (1980) descrevem a existência de esclerênquima separando o xilema do floema nos feixes vasculares das folhas de *Bachtrix cuspidata* (Arecaceae) e *Protium heptaphyllum* (Burseraceae), respectivamente. *A. nudicaulis* e *A. ornata* apresentaram estes dois tipos de células, constituindo as bainhas de feixe. As células menores, de paredes muito espessadas, ocorrem junto ao tecido vascular, enquanto que longas fibras, em geral, septadas, envolvem este conjunto. Tais fibras freqüentes vezes formam calotas nos feixes vasculares. Em *A. ornata*, é comum se observar as extensões de bainha nos feixes vasculares de menor porte. Segundo WYLIE (1952) e CUTTER (1987), existem evidências de que a bainha do feixe e suas extensões funcionem na condução e armazenagem de alimento sendo que MORRETES (1980) observou extensões de bainha estabelecendo conexões entre pedicelo de tricomas escamiformes e xilema.

Os feixes vasculares são colaterais em *A. ornata* e *A. nudicaulis*, em *Ananas comosus* (KRAUSS, 1949), *Aechmea mexicana* (FLORES, 1975), as 5 espécies estudadas por BRAGA (1977) e espécies de *Tillandsia* estudadas por BRIGHIGNA et alii (1984). Estes feixes vasculares são envoltos externamente por uma bainha de células parenquimáticas de tamanho menor que as demais células do parênquima adjacente. Em *A. nudicaulis* e *A. ornata* encontramos pequenos grãos de amido nestas células da região basal da folha, mas BRIGHIGNA et alii (1984) observaram nestas células, em espécies

de *Tillandsia*, a presença de ráfides, e TOMLINSON (1969) descreve estas células como sendo clorofiladas e portando conteúdos resiníferos.

Grãos de amido parecem ser comuns em folhas de Bromeliaceae. Ocorrem preferencialmente no terço basal das mesmas. Registramos na base foliar de *A. nudicaulis*, provenientes dos dois ambientes, uma grande quantidade desses grãos, principalmente nas células da face abaxial e pequenos grãos na bainha do feixe vascular da região basal. BRAGA (1977) também observou estas reservas de amido na base das folhas das Bromeliaceae que estudou. ALQUINI (1992) registrou a presença de grande quantidade de grãos de amido no parênquima lacunoso das folhas de outra monocotiledônea, *Musa rosacea*.

Os feixes vasculares estão dispostos em geral na porção mediana do mesofilo e segundo KRAUSS (1949) eles são de dois tamanhos que se alternam ao longo da folha. Esta mesma autora afirma que os feixes vasculares diminuem de diâmetro em direção às margens e ao ápice foliar, o mesmo acontecendo com a quantidade dos tecidos vasculares em cada feixe. Todas essas características estão de acordo com o que observamos em *A. ornata* e *A. nudicaulis*.

BRIGHIGNA et alii (1984) observaram que em espécies de *Tillandsia* o floema é consideravelmente mais desenvolvido do que o xilema, o que também ocorre em *A. ornata* e *A. nudicaulis*.

Segundo TOMLINSON (1969), células contendo ráfides são comuns em todos os tecidos fundamentais das espécies por ele estudadas. No mesofilo da folha estes idioblastos se encontram freqüentemente restritos ao parênquima assimilador e comumente suspensos dentro das lacunas de ar. Em *A. ornata* encontramos idioblastos contendo ráfides somente junto ao parênquima braciforme. São melhor observados em secções longitudinais da folha uma vez que seu maior eixo é paralelo à superfície epidérmica. Não houve diferença quanto à quantidade destas células nas plantas provenientes dos dois ambientes estudados. Em *A. nudicaulis*, também ocorrem esses idioblastos ao longo de toda a folha e na mesma posição observada em *A. ornata*, sendo que no terço apical e na região base-bordo este número é bem maior do que no restante da folha. No ápice da folha desta espécie, as ráfides são vistas não somente no parênquima braciforme como também dispersas no restante do tecido assimilador.

Segundo NAPP-ZINN (1973-74), ao estudar bordos foliares de diversas espécies, verificou que em secção transversal da lâmina, estes podem ser constituídos apenas pelas epidermes ad e abaxial ou apenas por uma delas. O bordo foliar de *A. ornata* e *A. nudicaulis* apresenta espessura menor no terço basal. Nesta região os feixes vasculares são menores e estão mais espaçados entre si, não se observam tricomas, estômatos e espinhos, e o parênquima de preenchimento é constituído de células pequenas e de conteúdo incolor. As epidermes ad e abaxial se tocam na extremidade do

bordo foliar. Como já foi mencionado anteriormente, em *A. nudicaulis* ocorrem nesta região inúmeros idioblastos portadores de ráfides.

Nas demais regiões da folha o bordo é mais espesso. Em geral apresenta camadas subepidérmicas fortemente lignificadas e em maior número do que a região mediana do mesmo terço. Esse fato está de acordo com o mencionado por KRAUSS (1949), que acredita que esse reforço oferecido por estas células no bordo foliar o protege de ser facilmente dilacerado. Admitimos que esse tipo de reforço em *A. ornata* e *A. nudicaulis* também proporciona suporte para os diversos espinhos que ocorrem no bordo da folha. Nas espécies em questão, o parênquima clorofiliano é o tecido que preenche o bordo foliar na região mediana e apical, já que o parênquima aquífero e braciforme geralmente estão ausentes dessa região. Os feixes vasculares são de pequeno porte e em algumas secções pode-se observar o mais distal deles dirigindo-se em direção do espinho lateral. Como encontramos feixes vasculares irrigando esta estrutura em ambas as espécies estudadas, adotamos o termo espinho, no entanto são escassas as referências acerca de espinhos ou acúleos em Bromeliaceae. Os espinhos marginais de *A. ornata* são menos desenvolvidos do que os de *A. nudicaulis*, e também apresentam em geral um único feixe vascular enquanto que esta última espécie pode apresentar até três feixes vasculares. No entanto, o espinho terminal de *A. ornata* é mais desenvolvido que o mesmo espinho em *A. nudicaulis*. Embora TOMLINSON (1969), se refira a espinhos para as Bromeliaceae, ele afirma que tais estruturas não possuem feixes vasculares. Ao descrever a morfologia e hábito de *Aechmea setigera* BRAGA (1977) menciona a existência de acúleos nas margens das folhas desta espécie, mas não trata em seu trabalho da anatomia dos mesmos. Também pouco clara foi a descrição de KRAUSS (1949) para os espinhos marginais. A autora não esclarece sobre a presença ou ausência de tecido vascular nestas estruturas; menciona apenas que “a porção basal do espinho, envolta pelas camadas epidérmica e hipodérmica, é ocupada por um mesofilo semelhante ao encontrado no tecido assimilador da folha.” Devemos referir ainda que os espinhos terminais, ou seja, aqueles situados no ápice das folhas, têm em geral a mesma constituição anatômica dos espinhos laterais. No entanto eles apresentam em sua porção basal resquícios de parênquima aquífero. Em *A. nudicaulis* podem ocorrer ainda idioblastos com ráfides neste espinho.

7. Conclusões

As folhas de *A. ornata* (f.r., t., sombra) são de cor verde escura e as folhas de *A. ornata* (f.r., t., sol) são verde claras. Estas últimas são em geral menores do que as primeiras. As folhas de sol apresentam bainha com formato ligeiramente arredondado enquanto que na folha de sombra a bainha é reta acompanhando o formato do restante da lâmina foliar.

Aechmea nudicaulis (f.r., t., sombra) também apresentou folhas mais escuras e maiores do que as de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol). As folhas de sombra desta espécie apresentam bainha proporcionalmente menor e lâmina foliar maior do que as folhas de sol.

As folhas de sombra de *A. ornata* são geralmente mais espessas do que as de sol; já em *A. nudicaulis* a folha da planta epífita de sol revela espessura maior do que a folha da planta terrestre de sombra, a partir do terço médio.

As células epidérmicas ad e abaxiais de ambas as espécies são marcadamente sinuosas e não há variação significativa no tamanho dos corpos silicosos dentro da mesma espécie e em ambientes diferentes. Também é constante a disposição das células epidérmicas com seu maior eixo paralelo ao maior eixo da folha, exceção feita a algumas células epidérmicas ad e abaxiais da região meio-bordo de *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol), que apresentam seu maior eixo perpendicular ao maior eixo da folha.

Tanto as células epidérmicas adaxiais como as abaxiais de ambas as espécies apresentam paredes anticlinais e periclinal interna espessadas e lignificadas. Quanto à presença de cutícula, esta é uniforme ao longo da folha de *A. ornata* nos dois ambientes estudados, não apresentando diferenças entre as folhas de sol e sombra. Em *A. nudicaulis* a cutícula sobre a epiderme adaxial dos terços médio e apical é mais espessa do que a abaxial, sendo que no terço apical esta cutícula é ligeiramente mais espessa na folha de sol.

A camada subepidérmica de ambas as espécies apresentam suas células dispostas com seu maior eixo paralelo ao maior eixo da folha. Em *A. ornata* (f.r., t., sombra) este estrato de células é igualmente desenvolvido em ambas as faces, mostrando um ligeiro aumento na espessura de suas paredes em direção ao ápice foliar. Na folha de sol, a camada subepidérmica é igualmente desenvolvida em ambas as faces da lâmina, mas na face abaxial suas células são mais espessadas do que as adaxiais. Estas células subepidérmicas são em geral menores na folha de sombra.

Em *A. nudicaulis* o estrato subepidérmico abaxial é mais desenvolvido que o adaxial nas folhas provenientes dos dois ambientes estudados. Também em ambas as folhas desta espécie se observa um alongamento das células subepidérmicas e um aumento no espessamento de suas paredes, da base foliar em direção ao ápice.

Os tricomas escamiformes ocorrem em ambas as faces da folha, nas duas espécies estudadas. Em *A. ornata* eles são maiores no terço basal da folha. O escudo dos tricomas de ambas as espécies possuem um espessamento nas paredes de suas células vivas, bem como cuticularização das mesmas.

O número de tricomas varia ao longo da lâmina foliar em ambas as faces da epiderme, mas nas duas espécies este número é em geral maior na face abaxial.

A. ornata apresenta, nos dois ambientes estudados, maior número de tricomas no terço apical, em ambas as faces da epiderme. O estreitamento e conseqüente lignificação dos pedicelos dos tricomas desta espécie no ápice foliar, sugere que tais estruturas não desempenham função de absorção de água nesta região, mas sim função de proteção. Ao compararmos as folhas de sol e sombra desta espécie, verificamos que as primeiras apresentam em ambas as faces e em quase todos os terços da folha, um número maior de tricomas do que as últimas.

Ao contrário de *A. ornata*, as folhas de *A. nudicaulis*, nos dois ambientes estudados, apresentam maior número de tricomas na porção basal da folha o que nos indica a provável importância da absorção de água nestas plantas. A face adaxial dos terços médio e apical da folha de sol (planta epífita) apresenta mais do que o dobro de tricomas presentes nos mesmos terços da folha de sombra (planta terrestre), demonstrando a necessidade da planta de sol em proteger suas folhas contra a intensa incidência luminosa. A mesma diferença no número de tricomas foi observada na face abaxial, mas em menor grau do que na face adaxial. Esse fato sugere a necessidade de maior proteção dos estômatos na folha de sol, como tentativa de reduzir a transpiração.

As folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis* são hipoestomáticas e apresentam seus estômatos em posição inferior ao nível das demais células epidérmicas. Em *A. nudicaulis*, no entanto, essa depressão dos estômatos é maior do que em *A. ornata*. Em média, seis células epidérmicas circundam os estômatos de ambas as espécies, sendo que em geral duas delas se situam nos pólos dos mesmos.

Ambas as espécies apresentam um anel subestomático formado por células em forma de "C" que projetam suas extremidades lobadas em direção da abertura estomática. Essa característica é vista como proteção contra a transpiração, e em *A. ornata* tais células sofrem lignificação e posterior esclerificação no ápice foliar, causando a obstrução da câmara subestomática. Também em ambas as espécies os estômatos são recobertos por fina cutícula que se estende até a parede periclinal interna das células-guarda.

A densidade estomática foi pequena no terço basal de ambas as espécies em todos os ambientes estudados. No entanto nos terços médio e apical da folha esse número

aumenta bastante e tem como explicação provável uma maior eficiência nas trocas gasosas quando a umidade relativa estiver alta e o perigo de desidratação for mínimo.

A proporção média entre tricomas e estômatos revelou para as duas espécies números baixos, ou seja, cada tricoma recobre um número não muito grande de estômatos.

O parênquima aquífero ocorre na face adaxial do mesofilo de *A. ornata* e *A. nudicaulis*. Na primeira espécie ele constitui-se de células arredondadas e na segunda, com exceção da base foliar onde tais células são predominantemente arredondadas, este parênquima apresenta células arredondadas nos primeiros estratos e células em forma de paliçada nos estratos mais inferiores. Estas últimas possuem barras de espessamento celulósico em suas paredes anticlinais.

Nas folhas de sol e sombra de *A. ornata*, o parênquima aquífero se mostra mais desenvolvido no terço basal, tornando-se menos pronunciado em direção ao ápice. A folha de sol possui esse tecido mais conspícuo na base foliar do que a folha de sombra. As folhas de *A. nudicaulis* não apresentam redução do tecido aquífero em direção ao ápice foliar, principalmente na planta terrestre de ambiente sombreado, onde esse tecido se mostrou mais desenvolvido no ápice foliar.

As folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis* possuem tecido assimilador pouco desenvolvido na base foliar. Nos terços médio e apical da folha de *A. ornata*, suas células são predominantemente arredondadas não existindo divisão deste tecido em parênquima paliçádico e lacunoso. As células braciformes também são clorofiladas. No entanto em *A. nudicaulis* nos terços médio e apical, os primeiros estratos do parênquima clorofiliano são formados por células dispostas em paliçada e as demais são arredondadas. O parênquima braciforme desta espécie também é clorofilado.

As folhas de sombra das duas espécies estudadas apresentam maior número de cloroplastos do que as folhas de sol. Em *A. nudicaulis* a folha de sombra da planta terrestre possui no ápice foliar, parênquima clorofiliano menos desenvolvido do que a folha de sol.

O parênquima braciforme de ambas as espécies é clorofilado e dispõe-se intercalado com os feixes vasculares. As câmaras subestomáticas estão sempre em contato com esse tecido através dos canais secundários de aeração. Essa comunicação só é interrompida no ápice foliar de *A. ornata* onde as camadas subepidérmicas sofrem esclerificação.

A presença de idioblastos contendo ráfides foi poucas vezes registrada neste parênquima de ambas as espécies, mas em *A. nudicaulis* o número destes idioblastos é maior do que em *A. ornata*, e não se restringem a este tecido, ocorrendo principalmente no ápice foliar entre as células do tecido assimilador e na região base-bordo.

Não observamos diferenças na quantidade de tecido esclerenquimático entre as folhas de sol e sombra de *A. ornata*, mas na mesma folha esse tecido se mostra mais desenvolvido na base foliar, seja na forma de feixes isolados de fibras, seja na forma de bainha dos feixes vasculares.

Em *A. nudicaulis* também se observa o tecido esclerenquimático mais desenvolvido na base foliar, mas o ápice foliar de *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra) possui feixes vasculares cuja bainha esclerenquimática é quase ausente.

Os feixes vasculares de *A. ornata* e *A. nudicaulis* são do tipo colateral. Além da bainha esclerenquimática interna, eles possuem uma bainha parenquimática externa que na base foliar, contém grãos de amido. A disposição de tais feixes ao longo da folha é paralela, sendo que no ápice da mesma, eles convergem. A base foliar de *A. nudicaulis* possui grande quantidade de grãos de amido nas células parênquimáticas da face abaxial da folha.

Em direção ao bordo foliar os feixes vasculares diminuem seu diâmetro e também a quantidade de tecido vascular que possuem. O bordo das folhas de *A. ornata* e *A. nudicaulis* é pouco espesso no terço basal, não apresentando tricomas, estômatos, parênquima bractiforme e feixes isolados de fibras. As epidermes ad e abaxial se tocam na região mais distal do bordo. Nas demais regiões da folha o bordo é mais espesso e apresenta-se esclerificado nas proximidades dos espinhos. Além disso possuem tricomas e estômatos.

Os espinhos marginais de *A. ornata* são menos desenvolvidos do que os de *A. nudicaulis* e apresentam em geral um único feixe vascular, enquanto que esta última pode apresentar até três feixes vasculares. Por outro lado, o espinho terminal de *A. ornata* é bem mais conspicuo que o de *A. nudicaulis*.

Concluimos que, para *A. ornata* (f.r., t., sol), quando comparada com *A. ornata* (f.r., t., sombra),

- a diminuição no tamanho da folha,
- o aumento na espessura das paredes subepidérmicas em direção ao ápice,
- o maior número de tricomas nas duas faces da epiderme, e
- parênquima aquífero mais desenvolvido na base foliar,

constituem, a nosso ver, medidas de proteção contra a transpiração excessiva, contra a intensa incidência luminosa e a favor de uma absorção e armazenagem de água mais eficiente.

Mas para a espécie *A. ornata*, características como:

- densidade de tricomas maior na face abaxial,
- estômatos em posição inferior às demais células epidérmicas,
- obstrução da câmara subestomática no ápice foliar, e

- cobertura praticamente total dos estômatos pelos tricomas, mostram as estratégias desta espécie em reduzir a transpiração.

Podemos acrescentar ainda que a presença de tricomas maiores na base foliar, servem para aumentar a absorção de água, uma vez que possuem maior número de células vivas em seus escudos; e que o maior número de tricomas no ápice foliar, promovem melhor cobertura da epiderme propiciando maior reflexão da luz.

Para *A. nudicaulis* (b-m., ep., sol), quando comparada com *A. nudicaulis* (f.r., t., sombra), concluímos que:

- a diminuição no tamanho da folha e aumento proporcional da bainha foliar,
- cutícula mais espessa sobre a face adaxial da região apical, e
- maior número de tricomas na face ad e abaxial,

são características que visam maior proteção da epiderme contra a alta incidência luminosa e a alta transpiração.

Mas para a espécie *A. nudicaulis*, características como:

- cutícula mais espessa sobre a epiderme adaxial,
- estrato subepidérmico abaxial mais desenvolvido do que o adaxial,
- aumento no espessamento das paredes dessas células em direção ao ápice foliar,
- estômatos localizados abaixo do nível das demais células epidérmicas, e
- eficiente cobertura dos estômatos oferecida pelos escudos dos tricomas,

são medidas eficazes na proteção contra a transpiração. Já um maior número de tricomas na porção basal da folha e um parênquima aquífero desenvolvido, conferem maior eficiência na absorção e armazenamento de água. Não encontramos evidências que confirmem que o hábito epifítico seja melhor para esta espécie do que o hábito terrestre ou vice-versa. Acreditamos portanto que ambas as plantas desenvolveram características que proporcionam maior eficiência na conquista de um ou outro hábito.

Dado o grande número de representantes de *A. ornata* e *A. nudicaulis* que se desenvolvem na Ilha do Mel, acreditamos que tais espécies têm sucesso ao habitar locais onde há grande variação de temperatura e escassez hídrica, em função das características antômicas descritas anteriormente.

8. Referências Bibliográficas

- ALEXANDROV, W.G. Über ein neues Beispiel einer besonderen Art des Wassergewebes in den Blättern. **Berichte d. Dtsch. Botan. Ges.**, v.43, 1925 (II)
- ALQUINI, Y. **Anatomia dos órgãos em desenvolvimento de *Musa rosaceae* Jacq. (Musaceae)**. São Paulo, 1992. Tese (Doutorado em Botânica) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- BAUMERT, K. Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünen Blättern. **Beitr. Biol. Pflanzen**. Berlin, v.9, p. 83-162, 1909.
- BENZING, D.H. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. **Bot. Gaz.**, Chicago, v.131, n.1, p.23-31, 1970.
- BENZING, D.H.; DERR, J.A.; TITUS, J.E. The water chemistry of microcosms associated with the bromeliad *Aechmea bracteata*. **Amer. Midl. Natur.**, v.87, n.1, p.60-70, 1972.
- BENZING, D.H.; RENFROW, A. The mineral nutrition of Bromeliaceae. **Bot. Gaz.**, Chicago, v.135, n.4, p.281-288, 1974.
- BENZING, D.H. Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. **Selbyana**, Sarasota, v.1, p.330-348, 1976.
- BENZING, D.H.; HENDERSON, K.; KESSEL, B.; SULAK, J. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. **Am. J. Bot.**, Columbus, v.63, n.7, p.1009-1014, 1976.
- BRAGA, M. M.N. Anatomia foliar de Bromeliaceae da campina. **Acta Amazonica**, Manaus, v.7, n.3 (Supl.), 1977.
- BRIGHIGNA, L. The ultrastructure of plasmodesmata in sucking scale in *Tillandsia*. **Caryologia**, Florence, v.27, n.3, 369-377, 1974.
- BRIGHIGNA, L. Peculiar adaptations of the plasma-membrane in the sucking-scale's dome cell of *Tillandsia usneoides*. **Caryologia**, Florence, v.29, n.4, p. 467-475, 1976.
- BRIGHIGNA, L.; FIORDI, A.C.; PALANDRI, M.R. Structural characteristics of the mesophyll in some *Tillandsia*. **Phytomorphology**, Delhi, v.34, n.1/4, p. 191-200, 1984.
- CEDERVALL, E.V. Anatomist-fysiologiska Undersökningar öfver Bladet hos Bromeliaceerna. **Göteborgs K. Vetensk. Akad. Handl.** v.19, 1884.
- CRONQUIST, A. **An integrated system of classification of flowering plants**. New York: Columbia University, 1981.

- CUTTER, E.G. **Anatomia vegetal. I. Células e Tecidos.** São Paulo: Livraria Roca, Ltda, 1986.
- CUTTER, E.G. **Anatomia vegetal. II. Órgãos.** São Paulo: Livraria Roca Ltda, 1987.
- DE BARY, A **Comparative anatomy of the vegetative organs of the phanerogams and ferns.** Oxford: Clarendon Press, 1877.
- DOLZMANN, P. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Saughaaren von *Tillandsia usneoides* (Bromeliaceae). **Planta.** Berlin, v.60, p.461-472, 1964.
- EAMES, A. J.; MCDANIELS, L.H. **An introduction to plant anatomy.** 2.ed. New York: McGraw-Hill, 1947.
- ESAU, K. **Plant anatomy.** 2. ed. New York: John Wiley & Sons Inc., 1965.
- ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes.** São Paulo : Edgard Blücher, 1974.
- ESCHRICH, W. **Funktionelle Pflanzenanatomie.** Springer, 1995.
- FAHN, A.; CUTLER, D.F. Xerophytes. In: **Encyclopedia of Plant Anatomy.** Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1992, v.8, parte 3.
- FLORES, E. M. Alguns aspectos de anatomía foliar comparada de dos especies de Bromeliaceae (*Aechmea mexicana* Baker y *Hechtia glomerata* Zucc.) **Rev. Biol. Trop.**, San Jose, v.23, n.1, p.29-52, 1975.
- FOSTER, A.S. **Practical plant anatomy.** New York: Van Nostrand, 1949.
- FRANKLIN, G.L. A rapid method of softening wood for microtome sectioning. **Austr. J. Bot.** , East Melbourne, v.33, p.393-408, 1946.
- GOMEZ, M.A.; WINKLER, S. Bromelias en manglares del Pacifico de Guatemala. **Rev. Biol. Trop.**, San Jose, v.39, n.2, p.207-214, 1991.
- HABERLANDT, G. **Physiological plant anatomy.** London: MacMillan, 1918.
- JOHANSEN, D.A. **Planta microtechnique.** New York: McGraw-Hill, 1940.
- KEILINE, E. Recherches anatomiques sur les feuilles des Broméliacées. **Rev. Gén. Bot.**, Paris, v.27, p.77-95, 1915.
- KRAUSS, B. H. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II. The leaf. **Bot. Gaz.**, Chicago, v.110, n.3, p.333-404, 1949.
- LINSBAUER, K. Fur physiologischen Anatomie der Epidermis und Durchlüftungsapparates der Bromeliaceen. **Sitzungsber. kais. Akad. Wiss. Wien (Math.- naturwiss. Klasse)**, v.120, p.319-348, 1911.

- LLERAS, E. Differences in stomatal number per unit area within the same species under different microenvironmental conditions. **Acta Amazonica**, Manaus, v.7, n.4, p.473-476, 1977.
- MAUSETH, J.D. **Plant anatomy**. California: Benjamin/Cummings, 1988.
- MEDINA, E. Eco-fisiologia y evolucion de las Bromeliaceae. **Bol. Acad. Nac. Ciên.**, Cordoba, v.59, n.1/2, p.71-100, 1990.
- MERUVIA, M. Y.L. **Contribuição ao conhecimento da anatomia foliar de *Colubrina glandulosa* Perkins var. *reitzii* (M.C. Johnston) M.C. Johnston (Rhamnaceae)**. Curitiba, 1990. Tese (Mestrado em Botânica) - Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná.
- MEYER, F. J. Das Trophische Parenchym. In: **Handbuch der Pflanzenanatomie**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1962, bd. IV, n.7A.
- MORRETES, B.L. de ; FERRI, M.G. Contribuição ao conhecimento da anatomia das folhas de plantas de uma "caatinga" do Rio Negro (Amazonas). **Rev. Biol.**, Lisboa, v.8, n. 1/4, p.97-122, 1972.
- MORRETES, B.L. de **Contribuição ao conhecimento da anatomia ecológica de plantas do Cerrado de Emas - SP e da Caatinga Amazônica do Km 62 da rodovia BR 174**. São Paulo, 1980. Tese (Livre-Docência) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- NAPP-ZINN, K. Anatomie des Blattes II. Blattanatomie der Angiospermen. In: **Handbuch der Pflanzenanatomie**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1973-1974, bd. VIII, n. 2A.
- . Anatomie des Blattes II. Blattanatomie der Angiospermen B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. In: **Handbuch der Pflanzenanatomie**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1984-1988, bd. VIII, n.2B.
- PALIWAL, G. S. Stomatal ontogeny and phylogeny. I. Monocotyledons. **Acta Bot. Neerl.**, Oxford, v.18, n.5, p.654-668. 1969.
- PITTENDRIGH, C.S. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I- The bromeliad flora. **Evolution**, Lawrence, v.2, p.58-89, 1948.
- QUINTAS, A.T. Novo material de apoio para cortes histológicos. **Rev. Fac. Agron. Univ. Fed. Rio Grande do Sul**, Porto Alegre, v.6, p.51-54, 1963.
- REITZ, R. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. In: **Flora Ilustrada Catarinense**, Itajaí, 1983.

- SAKAI, W.S.; SANFORD, W.G. Ultrastructure of the water-absorbing trichomes of pineapple (*Ananas comosus*, Bromeliaceae). **Ann. Bot.**, London, v.46, n.1, p.7-11, 1980.
- SCHULZ, E. Beiträge zur physiologischen und phylogenetischen Anatomie der vegetativen Organe der Bromeliaceen. **Bot. Arch.**, v.29, p.122-209, 1930.
- SHIELDS, L. M. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences. **Bot. Rev.**, New York, v.16, n.8, p.399-447, 1950.
- SILVA, S.M. **Composição florística e fitossociologia de um trecho de Floresta de Restinga da Ilha do Mel, Município de Paranaguá, PR.** Campinas, 1990. Dissertação (Mestrado) - Universidade Estadual de Campinas.
- SMITH, H.M. Snakes, frogs and bromeliads. **Chicago Nat. Hist. Mus. Annu. Rep.**, Chicago, v.4, n.2, p.35-43, 1941.
- SMITH, L.B.; DOWNS, R. J. Bromelioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotrop. Monogr.**, New York, v.14, n.3, p.1491-2142, 1979.
- SOLEREDER, H; MEYER, F.J. Bromeliaceae. In: **Systematische Anatomie der Monokotyledonen**, Berlin, 1929, p. 80-129.
- SOUZA, R.C.O.S. de **Anatomia foliar de *Tillandsia neglecta* Edmundo Pereira, *Tillandsia araujei* Mez, *Tillandsia montana* Reitz e *Tillandsia tenuifolia* var. *saxicola* (L.B. Smith) L.B. Smith Tillandsioideae (Bromeliaceae).** Rio de Janeiro, 1995. Dissertação (Mestrado em Botânica)- Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- STALFELT, M.G. Die stomatäre Transpiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. In: **Handbuch der Pflanzenanatomie**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1956, bd. IV, n.7A.
- STAUDERMANN, W. Die Haare der Monokotylen. **Bot. Arch.**, v.8, p.105-184, 1924.
- STEBBINS, G.L.; KHUSH, G.S. Variation in the organization of the stomatal complex in the leaf of monocotyledons and its bearing on their phylogeny. **Amer. J. Bot.**, Columbus, v.48, p.51-59, 1961.
- STEVENS, W.C. **Plant anatomy** London: J & A Churchill, 1916.
- STREHL, T. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de bromeliáceas. **Iheringia Ser. Bot.**, Porto Alegre, v.31, p.105-119, 1983.
- STREHL, T.; ARNDT, U. Alterações apresentadas por *Tillandsia aeranthos* e *T. recurvata* (Bromeliaceae) expostas ao HF e SO₂. **Iheringia Ser. Bot.**, Porto Alegre, v.39, p.3-17, 1989.

- STREHL, T.; LOBO, E.A. Analysis of the morphological characters of *Tillandsia aeranthos* (Loisel.) L.B. Smith and *T. recurvata* (L.) L. (Bromeliaceae) as bioindicators of the urban pollution in Porto Alegre city, Southern Brasil. **Aquilo Ser. Bot.**, Porto Alegre, v.27, p.19-27, 1989.
- TOMLINSON, P.B. **Anatomy of the monocotyledons III. Commelinales-Zingiberales**. Oxford: Clarendon Press, 1969.
- UPHOF, J.C. Th. Plant hairs. In: **Encyclopedia of Plant Anatomy**. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1962, v.4, parte 5.
- VARADARAJAN, G.S.; GILMARTIN, A. Foliar scales of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Syst. Bot.**, Oshkosh, v.12, n.4, p.562-571, 1987.
- VIEIRA, R.C. **Contribuição ao conhecimento da anatomia ecológica de *Bauhinia radiata* Vell.** Rio de Janeiro, 1990. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- WENDT, T. **Taxonomia das espécies brasileiras de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Pothuava* (Baker) Baker - Bromeliaceae**. Rio de Janeiro, 1993. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade Federal do Rio de Janeiro.
- WETZEL, K. Beitrag zur Anatomie der Saughaare von Bromeliaceen. **Flora**, (Jena), v.117, p.133-143, 1924.
- WYLIE, R.B. The bundle sheath extension in leaves of dicotyledons. **Amer. J. Bot.**, Columbus, v.39, p.645-651, 1952.