



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
LABORATÓRIO DE ANATOMIA VEGETAL
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL**

CAROLINE HEINIG VOLTOLINI

**Anatomia de folhas e raízes de
Aechmea lindenii (E. Morren) Baker var. *lindenii*
(Bromeliaceae)**

Florianópolis, SC

2009

CAROLINE HEINIG VOLTOLINI

**Anatomia de folhas e raízes de
Aechmea lindenii (E. Morren) Baker var. *lindenii*
(Bromeliaceae)**

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

Orientadora: Dr^a: Marisa Santos

**Florianópolis, SC
2009**

Voltolini, Caroline Heinig

Anatomia de folhas e raízes de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*
(Bromeliaceae)

f. 96, figs.

Orientador: Dra. Marisa Santos

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

Bibliografia: f. 96

1. *Aechmea lindenii*; 2. Bromeliaceae; 3. anatomia; 4. folha; 5. raiz

AGRADECIMENTOS

À minha família por ser minha base e pelo amor incondicional. Aos meus pais, meus grandes professores e incentivadores, agradeço por nossa casa no campo, do tamanho ideal, por terem me proporcionado o contato com a natureza, com seus livros e seus discos. E principalmente obrigada pelo maior presente e alegria da minha vida, meu irmão Fernando.

À Professora Marisa Santos pela orientação e dedicação. Agradeço o carinho, a paciência e as ricas discussões. Obrigada pela confiança e pelo valioso aprendizado.

A todos os professores que contribuíram em minha formação. À Professora Maria Terezinha Silveira Paulilo pelo auxílio em questões fisiológicas e por aproximar professores e alunos. Ao professor Ademir Reis pelo auxílio na confirmação do táxon em estudo. Aos Professores Maurício Sedrez dos Reis, Malva Isabel Hernández Medina e Pablo Riul pela ajuda na estatística.

A todos os funcionários do Departamento de Botânica em especial ao Ademir pelo seu bom-humor matinal e à secretária do curso de Pós-Graduação em Biologia Vegetal Vera Zapellini, por ser sempre prestativa.

À Capes pela bolsa de mestrado.

Aos amigos e colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal, a professora Ana Cláudia Rodrigues, Rafaella, Morgana, Roberta e Eduardo. Aos que já deixaram sua marca no laboratório Ghislaine, Tagiane, Paulo, Andresa, Sérgio e Narah.

Às integrantes do Laboratório de Ficologia Bianca, Dávia, Débora e Julyana pela amizade e pela ajuda! E às integrantes do Laboratório de Micologia Marisa e Alice pelas conversas nos corredores.

Às minhas queridas amigas Thaysi, Maria Luiza e Carla, agradeço também à Dávia, Taciane, Joice e Roberto não só pelo auxílio logístico, mas pela amizade sincera. As amigas de morada Carina, Thaísa e Flávia. A todos meus amigos pelo prazer da convivência.

Ao Carlos Eduardo pelo companheirismo, por compartilhar o amor ao estudo da vida e por segurar em minha mão durante esta caminhada.

Meus sinceros agradecimentos a todos aqueles que direta ou indiretamente fizeram e fazem parte deste trabalho.

RESUMO

Aechmea lindenii (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae-Bromelioideae) ocorre em restingas e Floresta Pluvial de Encosta Atlântica em Santa Catarina e Nordeste do Rio Grande do Sul, BR. Pode ser encontrada total ou parcialmente exposta à irradiação solar e em distintas formas de vida - terrícola, rupícola e epifítica. Apresenta variações morfológicas (tamanho das folhas, coloração) em resposta à intensidade da irradiação solar. O objetivo deste trabalho foi comparar morfo-anatomicamente às características de folhas e raízes de *A. lindenii* var. *lindenii* em distintas condições ambientais. Foram coletadas, na Ilha de Santa Catarina (Florianópolis, SC), folhas de plantas terrícolas em restinga herbácea (alta irradiação solar), rupícolas de costões rochosos (alta irradiação solar), terrícolas e epifíticas de sub-bosques (baixa irradiação solar) de restinga arbórea e rupícolas de sub-bosque (baixa irradiação solar) de Floresta Pluvial de Encosta Atlântica. Foram feitas análises *in vivo* e testes histoquímicos. Amostras foram fixadas em glutaraldeído 2,5%, tampão fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2, desidratadas em série etílica. Para microscopia óptica foram infiltradas em parafina e hidroxietilmetacrilado, coradas com azul de astra/fucsina básica ou azul de toluidina. Para microscopia eletrônica de varredura foram embebidas em éter e secas. Foram mensurados comprimento; largura; área; suculência; esclerofilia; teor de clorofila *a* e *b*; densidade estomática; comprimento e largura das células-guarda; espessuras da lâmina foliar e das estruturas constituintes. Foi determinado o número mínimo amostral dos dados quantitativos das folhas nas distintas condições e analisados com ANOVA ou Kruskal-Wallis e comparados por teste Tuckey ou dum. A folha é lanceolada, constituída por lâmina (com espinhos marginais) e bainha. A lâmina foliar tem epiderme uniestratificada, membrana cuticular espessada, paredes celulares anticlinais sinuosas e um corpo silicoso por célula. Tricomas peltados ocorrem em ambas as faces foliares e estômatos só na face abaxial, em regiões sulcadas. Subepidermicamente, há esclerênquima, hidrênquima, clorênquima, feixes vasculares e cordões de fibras extra-vasculares. Na bainha foliar há aerênquima com células estreladas e raramente ocorre clorênquima. A baixa irradiação solar determinou maior expansão da área foliar, decorrente do alongamento da lâmina. Lâmina e bainha foliares têm maior largura sob alta irradiação. A esclerofilia variou entre 0,018 e 0,029 g/cm². A suculência de plantas rupícolas sob alta irradiação é maior que nas demais condições analisadas. Os espécimes de *A. lindenii* var. *lindenii* em costões rochosos, além da alta irradiação, estão expostas diretamente a ventos, borrifos marinhos e calor potencializado pela rocha. Tais fatores podem influenciar resultando em maior reserva hídrica quando comparada às demais condições analisadas. O teor de clorofila *a*, *b* e total foi maior nas folhas de plantas sob baixa irradiação solar. A densidade estomática foi maior em folhas de plantas sob alta irradiação solar. A espessura foliar total foi menor em plantas terrícolas sob alta irradiação, porém não mostrou diferenças estatísticas significativas entre as outras condições. Os dados mostraram que o conjunto dos fatores ambientais determinam as variações entre as características morfo-anatômicas e fisiológicas de diferentes formas de vida de *A. lindenii* var. *lindenii*, sob alta e baixa irradiação solar. As raízes adventícias estão constituídas por epiderme, córtex e cilindro central. A epiderme é uniestratificada e possui pêlos absorventes, o córtex está constituído por parênquima externo, incluindo a exoderme, anel esclerenquimático, parênquima interno, com amplos espaços intercelulares, e endoderme, com espessamento em "O". O cilindro central é poliarco e a medula esclerificada. Não foram observadas diferenças qualitativas nas raízes adventícias das formas de vida terrícola, rupícola e epifítica.

Palavras-chave: *Aechmea lindenii*, Bromeliaceae, anatomia, folha, raiz

ABSTRACT

Aechmea lindenii (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae-Bromelioideae) occurs in restingas and Hillside Atlanticrain Forest in Santa Catarina and the Northeast of Rio Grande do Sul, BR. It can be found totally or partially exposed to solar irradiation and in different life forms - terricolous, rupicolous and epiphytes. It has morphological variation (leaves size, coloration) in reaction to the intensity of solar irradiation. The aim of this work was to compare the morpho-anatomically characteristics of the leaves and roots of *A. lindenii* var. *lindenii* in distinct environmental conditions. In Santa Catarina Island (Florianópolis, SC), the following were collected: leaves of terricolous plants in the herbaceous restinga (high solar irradiation), rupicolous of rocky coast (high solar irradiation), terricolous and epiphytes understory (low solar irradiation) of arboreal restinga and rupicolous of understory (low solar irradiation) of Hillside Atlanticrain Forest. Samples were fixed in 2.5 % glutaraldehyde, in phosphate 0.1 M sodium buffer, pH 7.2, dehydrated in ethanol graded series. For light microscopy foram included in paraffin and hydroxyethylmethacrylate, stained with basic fuchsin/astra blue or toluidine blue. For the Scanning Electron Microscopy were soaked in ether and dried. They were measured length; breadth; area; succulence; sclerophylly; teor of chlorophyll a and b; stomatic density; length and breadth of the guard-cells; width of the blade leaf and structure components. It was determined a minimum number of samples of the quantitative data of the leaves of the distinct conditions and analysis of ANOVA or Kruskal-Wallis and compared per Tuckey test or dum. The leaf is lanceolate, with blades (with marginal spines) and sheath. The blade has one-layer epidermis, thickened cuticular membrane, sinuous anticlinal cellular walls and one silica bodies per cell. Peltate scales occurs in both the leaves faces and stomata, only an abaxial face, in furrowed regions. Subepidermically, there is sclerenchyma, hydrenchyma, chlrenchyma, vascular bundles and strings of extravascular fibers. In the sheath there is aerenchyma with stellate cells and chlrenchyma rarely occurs. The low solar irradiation determined more expansions of the leaf area, due to the stretching of the blade. Leaf blade and sheath have more breadth under high solar irradiation. The sclerophylly varied between 0,018 e 0,029 g/cm². The succulence in rupicolous plants under high irradiation is larger than in the other conditions analyzed. The specimes of *A. lindenii* var. *lindenii* in rocky coast under high irradiation are directly exposed to wind, sea spray and heat which is potentialized by rock. These factors may influence and result in hydric store when compared to other conditions analyzed. The level of chlorophyll *a* and *b* and total was larger in the leaves of plants under low solar irradiation. The stomatic density was larger in the leaves of plan was smaller in high solar irradiation. The width of the total blade leaf was smaller in leaves of terricolous plants under high solar irradiation, nevertheless, statistically significant differences were not found among other conditions. The data shows that the group of environmental factors determines the variations amongs the morpho-anatomical and physiological characteristics of different life forms of *A. lindenii* var. *lindenii*, under high and low solar irradiation. The adventitious roots are made up of epidermis, cortex and central cylinder. The epidermis is one-layer and has root- hairs, the cortex is made up of outer parenchyma, sclerenchymatic ring, inner parenchyma, with intercellular spaces and endodermis, with thickened in "O". The central cylinder is poliarch and the pith is sclerified. Qualitative differences were not found in the adventitious roots of de life forms terricolous, rupicolous and epiphytes.

Key - words: *Aechmea lindenii*, Bromeliaceae, anatomy, leaf, root.

SUMÁRIO

| | |
|---|----|
| INTRODUÇÃO..... | 8 |
| OBJETIVOS..... | 17 |
| 1. Objetivo geral..... | 17 |
| 2. Objetivos específicos..... | 17 |
| MATERIAL E MÉTODOS..... | 18 |
| 1. Local de coleta e material de estudo..... | 18 |
| 2. Procedimentos de Coleta..... | 20 |
| 3. Procedimentos para obtenção de dados qualitativos..... | 20 |
| 3.1. Estudo estrutural em Microscopia Óptica..... | 20 |
| 3.1.1. Preparação de amostras <i>in vivo</i> | 21 |
| 3.1.2. Preparação de amostras fixadas..... | 21 |
| 3.2. Estudo ultraestrutural em Microscopia Eletrônica de Varredura..... | 22 |
| 4. Procedimentos para obtenção de dados quantitativos..... | 23 |
| 4.1. Área, comprimento e largura foliar..... | 23 |
| 4.2. Suculência foliar..... | 24 |
| 4.3. Grau de esclerofilia..... | 24 |
| 4.4. Densidade estomática e de tricomas..... | 24 |
| 4.5. Dimensões das células-guarda..... | 24 |
| 4.6. Espessuras da lâmina foliar e estruturas constituintes..... | 25 |
| 4.7. Extração e dosagem de clorofilas..... | 25 |
| RESULTADOS E DISCUSSÃO..... | 26 |
| 1. Folha..... | 26 |
| 1.1. Características Qualitativas..... | 26 |
| 1.2. Características Quantitativas..... | 32 |
| 1.2.1. Comprimento, Largura e Área Foliar..... | 32 |
| 1.2.2. Suculência e Esclerofilia..... | 34 |
| 1.2.3. Teor de clorofila..... | 36 |
| 1.2.4. Espessura da lâmina foliar e estruturas constituintes..... | 38 |
| 1.2.5. Densidade estomática..... | 42 |
| 1.2.6. Densidade de tricomas e razão estômatos-tricoma..... | 44 |
| 1.2.7. Dimensões das células-guarda..... | 45 |
| 2. Raízes adventícias..... | 46 |
| 2.1. Características Qualitativas..... | 46 |
| 2.1.1. Epiderme..... | 46 |
| 2.1.2. Córtex..... | 47 |
| 2.1.3. Cilindro central..... | 48 |
| CONSIDERAÇÕES FINAIS..... | 50 |
| REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS..... | 52 |
| FIGURAS..... | 64 |
| TABELAS..... | 90 |

INTRODUÇÃO

A família Bromeliaceae está amplamente distribuída nas Américas, especialmente nas regiões tropicais e subtropicais, com exceção de uma espécie do gênero *Pitcairnia* L'Hér. restrita ao Oeste do Continente Africano (Judd *et al.* 1999, Benzing 2000). Bromeliaceae compreende 56 gêneros, aproximadamente 2885 espécies e possui três subfamílias – Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae (Smith & Downs 1974, Reitz 1983, Luther 2000). As Pitcairnioideae são terrícolas ou rupícolas de natureza xerofítica (Reitz 1983), apresentam sistema radicular bastante desenvolvido, lâmina foliar com espinhos na margem e recoberta por tricomas peltados, os quais possuem pouca ou nenhuma função de absorção (Pittendrigh 1948, Smith & Downs 1974, Reitz 1983). Em Bromelioideae, conforme referem estes mesmos autores, as plantas são geralmente epífitas, apresentando sistema radicular reduzido, o qual serve para fixação no substrato, porém a absorção de água e nutrientes é realizada por tricomas peltados irregulares, os quais recobrem a lâmina foliar; a margem foliar é inteira ou serrilhada; as folhas formam tanques basais onde há armazenamento de água. As espécies da subfamília Tillandsioideae são principalmente epífitas de natureza xerofítica, nas quais, comentam os autores, o sistema radicular restringe-se à fixação e os tricomas peltados regulares desempenham a absorção; a margem foliar é inteira. Quanto ao modo de vida, Reitz (1983) agrupou as Bromeliaceae em terrícolas ou rupícolas, epífitas e facultativas, incluindo *Aechmea* nesta última categoria.

O gênero *Aechmea* Ruiz & Pavon pertence a Bromelioideae, sendo constituído por 172 espécies (Smith & Downs 1974, Reitz 1983). No Estado de Santa Catarina ocorrem 17 espécies de *Aechmea*, entre elas *A. lindenii* (E. Morren) Baker, que possui duas variedades: *makoyana* e *lindenii* (Reitz 1983). Segundo o autor, *A. lindennii* var. *makoyana* Mez, muito apreciada como ornamental por ter folhas com faixas longitudinais alternas, verdes e amarelas, só foi encontrada ao Norte da Ilha de Santa Catarina (Florianópolis, SC) e, atualmente, seus clones estão amplamente difundidos entre os bromelicultores. Já, com relação a *A. lindenii* var. *lindenii*, refere que é endêmica do litoral de Santa Catarina e do Nordeste do Rio Grande do Sul (Torres), possuindo dispersão irregular e descontínua, ocorrendo desde restingas até florestas de encostas. O autor ainda menciona que esta variedade é heliófita, porém pode ser encontrada sob luz difusa, ocorrendo como epífitica, rupícola e terrícola. Lenzi *et al.* (2006) constataram variações morfológicas e reprodutivas

entre *A. lindenii* var. *lindenii* presente em ambientes de restinga herbácea (alta irradiação solar) e sub-bosque de restinga arbórea (baixa irradiação solar). Falkenberg (1999) ressalta que *A. lindenii* var. *lindenii* é uma espécie crítica¹ em restingas arbustivas e arbóreas catarinenses.

As restingas e os manguezais são ambientes que comportam tipos de vegetação peculiares, acompanhando a faixa litorânea e encontrando-se instalados nos sedimentos próximos ao Oceano Atlântico (Falkenberg 1999). A flora das restingas, conforme Rizzini (1979), possivelmente originou-se quase que totalmente da Mata Atlântica. A restinga, para efeito do Decreto N° 750/93 está inserida no domínio Mata Atlântica, sendo considerada um ecossistema associado à formação de Floresta Ombrófila Densa Atlântica (Brasil 1993). Capobianco (2002) ressalta que a Mata Atlântica é um dos mais ricos conjuntos de ecossistemas, em relação à diversidade biológica, porém, atualmente, está muito reduzida e fragmentada. A vegetação de restinga, presente em áreas litorâneas, sofre grande pressão antrópica, descaracterizando este ambiente; Esteves & Lacerda (2000) ressaltam que os ecossistemas que compõem a restinga, desde a colonização européia, têm sido submetidos à intensa degradação.

As restingas catarinenses, segundo Klein (1978), pertencem à formação vegetacional denominada Vegetação Litorânea. A restinga sul-brasileira, conforme Falkenberg (1999), é formada por um conjunto de ecossistemas costeiros, com comunidades florísticas e fisionomicamente distintas, encontrados em terrenos predominantemente arenosos, de origem marinha, fluvial, lagunar, eólica, de idade quaternária, com solos pouco desenvolvidos, formando um complexo edáfico e pioneiro, presente em praias, cordões arenosos, dunas e depressões associadas, planícies e terraços. O autor menciona que a restinga herbácea é encontrada em praias, dunas frontais e internas, lagunas e suas margens, planícies e terraços arenosos, banhados e depressões, enquanto as restingas arbustivas e arbóreas ocorrem em dunas semifixas e fixas, em depressões associadas, cordões, planícies e terraços arenosos.

Diversos fatores limitantes para o estabelecimento e desenvolvimento de espécies vegetais são observados na restinga. Em ambientes de dunas costeiras ocorrem fatores de estresse como borrifos marinhos, soterramento por areia, inundações, seca, alta irradiação solar, altas temperaturas, exposição ao vento, salinidade e deficiência nutricional (Hesp 1991). Respostas adaptativas, expressas em estratégias morfoanatômicas e fisiológicas,

¹ Espécie crítica, segundo Falkenberg (1999), é aquela rara, endêmica ou ameaçada de extinção.

permitem a sobrevivência das plantas sob distintas condições ambientais (Eames & MacDaniels 1947, Roth 1976, Metcalfe 1983, Lambers *et al.* 1998, Dickison 2000). Relativamente à condição hídrica, as plantas têm sido consideradas como pertencentes a distintos grupos ecológicos – xerófitos (baixa disponibilidade), mesófitos e hidrófitos (alta disponibilidade). Quanto ao elevado teor de salinidade são mencionados como halófitos (Daubenmire 1974, Metcalfe 1983, Napp-Zinn 1984, Fahn & Cutler 1992, Lambers *et al.* 1998). Portanto, plantas que ocupam áreas de restinga podem ser incluídas em dois grupos ecológicos: xerófitos e halófitos. Fahn & Cutler (1992) referem que plantas que crescem em regiões com limitação na quantidade de precipitação pluviométrica, altas temperaturas, solos pobres em matéria orgânica e freqüentemente salinos são denominadas xerófitas.

De modo geral, as bromélias possuem características xeromórficas (Tomlinson 1969, Benzing 1980), o que pode explicar a ocorrência de algumas espécies desta família na restinga. Diversos autores (Pittendrigh 1948, Tomlinson 1969, Benzing 1980, Reitz 1983, entre outros) mencionam características estruturais de representantes de Bromeliaceae relacionadas às condições de baixo suprimento hídrico e nutricional e de alta irradiação solar.

As espécies de Bromeliaceae ocupam habitats diversos e são reconhecidas pela habilidade de florescer em ambientes áridos e com deficiência nutricional (Pittendrigh 1948, Benzing *et al.* 1976), podendo ser epifíticas, terrícolas, rupícolas ou reófitas (Smith & Downs 1974, Reitz 1983).

As bromélias, considerando o grau de independência da planta em relação ao substrato, para obtenção de água e nutrientes, são classificadas por Pittendrigh (1948) em quatro categorias ecológicas. O Tipo I (solo-raiz) engloba principalmente espécies pertencentes à subfamília mais primitiva, Pitcairnioideae, nas quais o sistema radicular é bem desenvolvido, absorvendo água e minerais do solo, e os tricomas possuem baixo grau de organização. Nas espécies do Tipo II (cisterna-raiz), a água e os conteúdos húmicos são explorados predominantemente por meio de um sistema radicular auxiliar que cresce entre as bases imbricadas das folhas para alcançar a água. O Tipo III (cisterna-tricoma) é caracterizado por absorver água e nutrientes principalmente por tricomas localizados nos nichos interfoliares basais que retêm grandes quantidades de água; as raízes possuem sistema vascular reduzido e tecidos de sustentação fortalecidos, para favorecer a ancoragem da planta. Neste tipo encontra-se a maioria das bromélias. As espécies do Tipo IV (atmosfera-tricoma absorvente) pertencem principalmente à subfamília Tillandsioideae,

sendo que a água obtida diretamente da atmosfera, do orvalho ou da chuva, sendo absorvida pelos tricomas foliares que cobrem todo o órgão; o sistema radicular é reduzido.

Haberlandt (1928) menciona que a absorção pelas folhas em espécies atmosféricas, como em *Tillandsia usneoides* (L.) L., é realizada por tricomas especializados. Benzing & Burt (1970) e Benzing *et al.* (1976) demonstraram que a permeabilidade foliar, em bromélias, varia muito entre as subfamílias. Esta variação relaciona-se com o tipo de tricoma presente, a alocação na folha (lâmina ou bainha) e a frequência de distribuição na superfície foliar, bem como com o hábitat ocupado pela planta. Benzing *et al.* (1976) constataram através de experimentos com a bromélia-tanque *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb (Bromelioideae), uma acumulação moderada de glicina tritiada e leucina, na região da bainha foliar, porém não na lâmina foliar, concluindo que a absorção é restrita à bainha.

Com base no grau de xerofitismo, Tomlinson (1969) esclarece que algumas espécies primitivas de Pitcairnioideae possuem tricomas unisseriados e nas demais Bromeliaceae os tricomas são estruturas multicelulares complexas. O autor descreve que estas estruturas são constituídas por um pedúnculo, formado de células vivas, o qual se eleva acima do nível da epiderme e expande-se constituindo um escudo, cujas células são vazias. O escudo dos tricomas, além de estar relacionado com a proteção das células do pedúnculo, evitando a dessecação, protege os estômatos da transpiração excessiva (Tomlinson 1969, Benzing 1980).

Nos representantes de Bromeliaceae, como mencionado acima, muitas vezes os tricomas exercem a função de absorção, sendo as raízes responsáveis apenas pela fixação. Benzing (1980) salienta que nas espécies sem tanque, mas cobertas por densa camada de tricomas peltados, como nas Tillandsioideae, o sistema radicular é rudimentar, porém a correspondência entre a especialização da parte aérea e o desenvolvimento radicular em Bromelioideae epifíticas é pouco conhecida. Além, do desenvolvimento ou não do sistema radicular, as características estruturais, tais como presença de velame ou região pilífera, podem indicar sua função e colaborar no esclarecimento de como é obtido o suprimento hídrico da planta. Deste modo, ressalta-se que o entendimento das características estruturais das raízes pode complementar as especulações relacionadas à anatomia foliar e fundamentar questões filogenéticas, fisiológicas, ecológicas e taxonômicas.

As raízes adventícias de Bromeliaceae terrestres apresentam epiderme uniestratificada, com zona pilífera bem desenvolvida (Meyer 1940, Krauss 1949b, Tomlinson 1969, Benzing 2000). Pita & Menezes (2002) caracterizam a epiderme de

algumas espécies de Bromeliaceae (*Dyckia macedoi* L.B. Sm., *D. rariflora* Schult. f., *Encholirium heloisa* (L.B.Smith) Forzza & Wanderley e *E. subsecundum* Mez) como sendo pluriestratificada, constituindo um velame. Este tipo de epiderme, constituída por múltiplas camadas de células, originadas de divisões periclinais das iniciais da protoderme, tem sido referida na literatura como de grande relevância na absorção de nutrientes em raízes aéreas de espécies epífitas de Araceae e Orchidaceae (Eames & MacDaniels 1947, Esau 1959, Cutter 1978, Fahn 1978, Mauseth 1988). Lobo (2007), analisando a ontogênese das raízes de *D. brevifolia* Baker, constata a presença de epiderme uniestratificada em estruturas mais jovens e periderme em raízes maduras. Voltolini (2007) também refere à presença de epiderme uniestratificada e com pêlos absorventes em raízes de *D. distachya* Hassler.

Além das adaptações das Bromeliaceae ao suprimento hídrico e nutricional, também destacam-se aspectos relacionados ao grau de exposição à irradiação solar. A estrutura de folhas maduras pode ser afetada pelo nível de irradiação solar (quantidade e qualidade) ao qual estão expostas durante o desenvolvimento (Dickison 2000). Portanto, as espécies vegetais podem mostrar diferentes capacidades de tolerância à irradiação solar. Pittendrigh (1948) considera três categorias de Bromeliaceae com base na afinidade à total exposição à luz, ao profundo sombreamento ou ao grau intermediário na microlocalização. De modo similar, Reitz (1983) classifica as espécies desta família em esciófitas, mesófitas ou indiferentes e heliófitas, sendo estas últimas, devido à exigência de luz, geralmente fixadas nos galhos das árvores.

Folhas do mesmo indivíduo desenvolvendo-se em pleno sol, em relação às sombreadas, tendem a reduzir a área foliar e aumentar a espessura e a densidade estomática, em relação a folhas sombreadas (Mauseth 1988, Dickison 2000). Outro parâmetro que pode variar em folhas sob distintas condições de luz é o teor de clorofila *a* e *b* (Anderson 1986, Chow & Anderson 1987, Givnish 1988, Yin & Johnson 2000). Pesquisas realizadas com *Euterpe edulis* Mart. (palmiteiro) crescendo sob distintas intensidades luminosas relatam diminuição dos teores de clorofila *b* em relação à clorofila *a*, em plantas expostas à alta luminosidade, ou quando transferidas de condições de baixa para alta luminosidade (Paulilo 2000). Para reduzir a ação da alta incidência solar, conforme Roth (1976), as folhas podem estar constituídas por mesófilo bem desenvolvido, grandes quantidades de tecidos esclerenquimatosos, cutícula e paredes das células epidérmicas espessadas e estômatos protegidos, em cavidades especiais e por tricomas.

Alguns trabalhos têm apresentado dados com relação à influência da intensidade de exposição solar nos representantes de Bromeliaceae. Lobo (2007) pesquisando a bromélia *Dyckia brevifolia* observou que folhas de plantas expostas ao sol, em relação às sombreadas, possuem maior espessura da lâmina e do hidrênquima adaxial, maior grau de succulência e esclerofilia, maior densidade estomática e menor índice foliar. Mantuano (2008) estudando a estrutura populacional, plasticidade morfoanatômica e integração fisiológica de *Neoregelia cruenta* (R. Graham) L.B. Smith na restinga de Jurubatiba, Rio de Janeiro, estabelece que as plantas encontram-se em três ambientes distintos: expostas à irradiação total, ocorrendo fora das ilhas de vegetação; parcialmente expostas à irradiação total, ocorrendo na borda das ilhas de vegetação; e sombreadas, ocorrendo dentro da ilha de vegetação. Quanto às características anatômicas qualitativas, Mantuano (2008) não observou variação em resposta a condições de irradiação solar, porém verificou que a área foliar, o comprimento da lâmina foliar, o conteúdo de clorofila e de carotenóides diminuíram em maiores exposições luminosas.

Entre as Bromeliaceae, Benzing (1980) menciona que algumas espécies possuem metabolismo C₃ e outras CAM. O autor inclui *Aechmea* entre aquelas do tipo CAM. Na literatura, encontram-se registros da relação funcional entre os tecidos clorofilados, de reserva hídrica e presença de espaços intercelulares das plantas CAM (Schmidt & Kaiser 1987). Fitter & Hay (1987) esclarecem que nas plantas CAM, cujo fechamento diurno dos estômatos bloqueia a evapotranspiração, a reserva hídrica proporcionada pelo hidrênquima ajuda a evitar o super aquecimento, pois este funciona como um depósito de calor. Lüttge (2002) registra que a pressão parcial interna de CO₂, em plantas CAM, é resultado da alta concentração do CO₂ nos espaços de ar da folha, em virtude da descarboxilação do malato, o que induz o fechamento estomático e conseqüentemente aumenta a eficiência hídrica.

Inúmeros trabalhos têm sido desenvolvidos envolvendo anatomia de espécies de Bromeliaceae, abordando aspectos taxonômicos, em sua maioria, filogenéticos e ecológicos. Alguns destes incluem dados sobre anatomia foliar de espécies de *Aechmea*, sendo mais raros aqueles que investigam estruturas das raízes deste gênero, porém nenhum sobre *A. lindenii*. A anatomia foliar das bromélias da Campina Amazônica, entre elas *A. mertensii* (Meyer) Schult., *A. setigera* Mart. ex Schult., foram estudadas por Braga (1977) e os dados foram discutidos anatômica, fisiológica e filogeneticamente. A autora considera as espécies adaptadas à campina (manchas arenosas com vegetação baixa, dispersas em meio à Floresta Amazônica), porém sugere futuras análises com as mesmas espécies em

distintos ambientes, o que possibilitaria afirmar se ocorrem adaptações anatômicas realmente exclusivas para o ambiente analisado. Strehl (1983) pesquisou a forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas em diversas bromélias, inclusive em espécies de *Aechmea* (*A. bracteata* (Swartz) Grisebach, *A. fulgens* Brogniart var. *discolor* (C. Morren) Brongn, *A. gamossepala* Wittmarck e *A. weibachii* Didrichsen), além disso discutiu relações filogenéticas com base nos dados obtidos. Horres *et al.* (2007) contribuem com dados moleculares e anatômicos da folha em hipóteses filogenéticas em Bromelioideae-Bromeliaceae, inclusive em 35 espécies de *Aechmea*. Neste artigo além da relação investigada entre a anatomia foliar e árvores filogenéticas derivadas de análise moleculares os autores citam outros estudos recentes de anatomia foliar com informações relevantes para avaliar relações entre Bromeliaceae, porém ressaltam que tais características ainda permanecem pouco exploradas na sistemática desta família.

Scarano *et al.* (2002) pesquisaram aspectos morfoanatômicos, fisiológicos e ecológicos da espécie *A. bromeliifolia* (Rudge) Baker, presente em quatro habitats na restinga do Estado do Rio de Janeiro, que determinam combinações de distintas condições de irradiação solar (expostas à irradiação solar e sombreadas) e regimes de inundação (inundadas e em locais secos). Os autores observaram variações fenotípicas entre as quatro populações indicando alta plasticidade da espécie mesmo dentro de pequena área geográfica. Acrescentam que, enquanto a maioria das plantas mostra-se aclimatada, aquelas expostas à irradiação solar e sem sofrer inundações possuem sintomas de estresse. Mantovani & Iglesias (2005) estudaram comparativamente o surgimento de tricomas absorptivos em três espécies de bromélias terrestres de restinga (*Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb, *Neoregelia cruenta* L. B. Smith e *Vriesea neoglutinosa* Mez).

Aoyama & Sajo (2003) estudaram a anatomia foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav., subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas, com fins taxonômicos e observaram que todas as folhas, apesar de possuírem muitas características em comum, podem diferir na posição dos estômatos em relação à superfície foliar, presença ou não de oclusão nas câmaras subestomáticas, ocorrência ou não de grupos de fibras dispersos no mesofilo, natureza química das paredes das células que compõem as bainhas dos feixes vasculares e suas extensões e morfologia das células dos diafragmas, que interrompem os canais de aeração. As autoras ressaltam que a análise em conjunto destas características pode auxiliar na identificação de cada espécie.

Seguindo esta linha taxonômica encontram-se os trabalhos de Proença & Sajo (2004) e Sousa *et al.* (2005). O primeiro artigo relata aspectos da estrutura foliar espécies de *Aechmea* de São Paulo pertencentes aos subgêneros *Ortigiesia*, *Pothuava*, *Macrochordium* e *Platyaechmea*, usando as características consideradas exclusivas de cada espécie para a elaboração de uma chave de identificação. Descrevem que todas as bromélias analisadas são hipoestomáticas, com células epidérmicas de paredes sinuosas e com corpos silicosos; apresentam hipoderme na forma de esclerênquima e hidrênquima, tricomas em ambas faces foliares e canais de aeração, interrompidos por diafragmas de células braciiformes, no parênquima clorofiliano. O segundo artigo ressalta aspectos da anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, relacionando características comuns ao gênero/família e elaborando chave de identificação com características específicas.

Meyer (1940) estudou aspectos estruturais de raízes de Bromeliaceae e é um dos poucos trabalhos encontrados com espécies de *Aechmea* (*A. miniata* var. *discolor* e *A. fasciata*). Krauss (1949b) descreveu e analisou ontogeneticamente as raízes de *Ananas comosus* (abacaxi). Raros trabalhos tratam das características morfoanatômicas das raízes de Bromeliaceae brasileiras, entre os quais encontram-se: Pita & Menezes (2002) que pesquisaram raízes de espécies terrícolas e rupícolas de *Dyckia* e *Encholirium*; Segecin & Scatena (2004) que estudaram a morfoanatomia de raízes de espécies de *Tillandsia*; e Proença & Sajo (2008) que caracterizaram anatomicamente as raízes de 14 espécies terrícolas e epífitas de Bromeliaceae. Estes três artigos citam a presença de velame como tecido de revestimento das raízes das espécies analisadas. Enquanto trabalhos anteriores não reconhecem a presença de velame em raízes de Bromeliaceae (Meyer 1940, Krauss 1949b, Tomlinson 1969).

Estudos das respostas das plantas a estresses ambientais múltiplos devem ser considerados prioridade para compreensões mais abrangentes do papel de uma espécie dentro de seu ecossistema e para o entendimento das relações causais que são responsáveis, em grande parte, pelos padrões de estabelecimento, crescimento e reprodução dos vegetais (Mattos *et al.* 1998, Mattos *et al.* 2004). O sucesso adaptativo de uma espécie em determinado ambiente depende de um conjunto de características que permitem um balanço de carbono positivo para a planta (Lambers *et al.* 1998). Apesar da importância e diversidade da flora brasileira, atualmente pouco é conhecido sobre a influência dos fatores ambientais no balanço de carbono em espécies nativas (Mattos *et al.* 1998). A esclerofilia é

uma característica fundamental da economia de carbono das plantas representando o investimento requerido por unidade de área (Wright *et al.* 2002, Mattos *et al.* 2004). Trabalhos com relação a esclerofilia de espécies de restinga são escassos (Mattos *et al.* 2004), porém até o presente momento as espécies já analisadas mostram valores moderados desta característica quando comparados a outros ambientes com deficiência hídrica e/ou nutricional (Wright *et al.* 2002).

Este estudo abordará a anatomia de folhas e raízes de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, presente na restinga, sob diferentes exposições à irradiação solar (alta, em restinga herbácea e baixa em restinga arbórea) e com distintas formas de vida – terrícola, rupícola e epifítica. A investigação pretende contribuir para o melhor entendimento da biologia e adaptações desta espécie relacionadas às diferentes condições de sobrevivência.

OBJETIVOS

1. Objetivo geral

Avaliar as características qualitativas e quantitativas das folhas e das raízes de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* em alta e baixa irradiação solar e em distintas formas de vida - terrícola, rupícola e epifítica.

2. Objetivos específicos

- Caracterizar e comparar qualitativamente (morfológica e histologicamente) as folhas e as raízes deste táxon nas diferentes condições analisadas (formas de vida terrícola, rupícola e epifítica; irradiação solar, alta e baixa).
- Determinar e comparar as características quantitativas das folhas deste táxon nos diferentes tratamentos: área e dimensões da folha (comprimento e largura), suculência, esclerofilia, teor de clorofila *a* e *b*; densidade estomática; comprimento e largura das células-guarda; espessuras da lâmina foliar e das estruturas constituintes.
- Inferir, com base nos dados obtidos, sobre aspectos ecofisiológicos e estratégias que possibilitam as plantas de *A. lindenii* var. *lindenii* ajustarem-se às diferentes condições de forma de vida e irradiação solar.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Local de coleta e material de estudo

As coletas do material foram realizadas na Ilha de Santa Catarina (Florianópolis, SC, Brasil), que está situada entre as latitudes 27°22'45'' e 27°50'10'' e longitude 48°21'37'' e 48°34'49'' (Fig. 1-2), possui um clima do tipo Cfa, de acordo com Köppen, subtropical úmido, com temperatura média anual de 20°C (Atlas de Santa Catarina 1986). A precipitação total anual é de 1400 mm, sem déficit hídrico (há excedente anual de 400-600 mm) e a umidade relativa anual é de 80-85% (Atlas de Santa Catarina 1986).

Amostras foram coletadas em restingas localizadas na Barra da Lagoa, na Praia do Campeche e na Lagoa do Peri e em região de transição entre restinga e Floresta Ombrófila Densa na Lagoa do Peri (Fig. 1-2).

Para o estudo foram utilizadas as estruturas vegetativas (raízes e folhas) de *Aechmea lindenni* (E. Morren) Baker var. *lindenni* (Bromeliaceae). Foram selecionadas plantas adultas sob cinco condições (Fig. 3-7): terrícolas na vegetação herbácea de restinga sob alta irradiação solar; terrícolas ocorrentes na vegetação arbustiva/arbórea de restinga sombreadas pela vegetação vizinha sob baixa irradiação solar; rupícolas em costão rochoso sob alta irradiação solar; rupícolas em região de transição entre restinga arbórea e em Floresta Ombrófila Densa de Encosta sob baixa irradiação solar e epifíticas na restinga arbustiva/arbórea sombreadas pelas copas das árvores sob baixa irradiação solar. Exemplares do táxon estudado nos diferentes pontos de coleta foram depositados no Herbário FLOR (UFSC, Florianópolis, SC) sob números: 36.272, 36.275, 36.276, 36.277 e 36.871.

Os pontos de coleta foram referenciados utilizando GPS Garmin, modelo GPSmap 765. A irradiância solar foi mensurada com quantômetro LI-COR Model LI-250 *light meter* utilizando-se a metodologia conforme Scarano *et al.* (2002) que consiste em 20 medidas em cada ambiente, em uma dia de verão de sol, sem nuvens, entre 11h e 13:00h. Neste mesmo período, com um termômetro de mercúrio, foi mensurada a temperatura nos distintos ambientes (Tab. 1). Análises de solo e matéria orgânica foram realizadas no Laboratório Físico Químico e Biológico da Companhia Integrada de Desenvolvimento Agrícola de Santa Catarina- CIDASC; a matéria orgânica foi determinada a partir de três amostras para cada condição, porém somente nas amostras das terrícolas foi encontrada quantidade suficiente de solo para a análise completa (Tab. 2).

Amostras analisadas de plantas de *A. lindenii* var. *lindenii* terrícolas sob alta irradiação solar (Fig. 3; Tab. 1) foram retiradas de plantas que ocorrem na vegetação herbácea, acompanhando o limite da vegetação arbustiva. Localizam-se na praia do Campeche, na região do Rio Tavares, imediações da Lagoa Pequena, nas coordenadas UTM 22J 0749383 e 6938212. Neste local a população encontra-se na duna interna mais próxima da duna frontal e da faixa de praia. Esta localização determina menor ou nenhuma influência da salinidade marinha (Falkenberg 1999). O substrato é arenoso e com baixo nível de matéria orgânica (Tab. 2). Solos com teor de matéria orgânica até 1,5% são classificados como nível baixo; de 1,6 a 3,0%, nível médio; e acima de 3,0%, nível alto (Guimarães *et al.* 1980 *apud* Tebaldi *et al.* 2000).

Aechmea lindenii var. *lindenii* terrícolas sob baixa irradiação solar (Fig. 4) e epifíticas (Fig. 7) analisadas ocorrem na restinga arbórea do Parque Municipal da Lagoa do Peri, nas coordenadas UTM 22J 0745642 e 6930651. As plantas terrícolas encontram-se no estrato herbáceo estão sombreadas por árvores e arbustos, recebendo baixa irradiação solar (Tab. 1). O substrato é arenoso, porém com nível alto de matéria orgânica (Tab. 2), e apresenta abundante serrapilheira. Já as plantas epifíticas ocorrem em diferentes alturas no forófito. O substrato é o próprio tronco ou galho da árvore e material em decomposição acumulado entre as raízes, com alto nível de matéria orgânica (Tab. 2).

Para a condição rupícola sob alta irradiação solar (Tab. 1), foram analisadas plantas de *A. lindenii* var. *lindenii* (Fig. 5) que ocorrem no costão da Prainha da Barra da Lagoa, nas coordenadas UTM 22J 0754918 e 6947479. Neste local a população deste táxon encontra-se sob influência marinha direta (salinidade, ventos). As plantas analisadas ocorriam nas margens de touceiras que estavam totalmente expostas ao sol. O substrato é a própria rocha e material em decomposição, em fendas e entre raízes, com alto nível de matéria orgânica (Tab. 2).

As plantas de *A. lindenii* var. *lindenii* rupícola, sob baixa irradiação solar (Fig. 6; Tab. 1), ocorrem em Floresta Ombrófila Densa de Encosta, em região de transição com a restinga, próximas às margens da Lagoa do Peri, nas coordenadas UTM 22J 0744601 e 6928785. As amostras analisadas foram retiradas de plantas sombreadas por árvores e arbustos e os substratos são afloramentos rochosos. Porém, nestes substratos há maior acúmulo de material de decomposição com alto nível de matéria orgânica (Tab. 2) em fendas e entre as raízes do que naqueles de plantas rupícolas sob alta irradiação solar.

2. Procedimentos de Coleta

As plantas de *A. lindenii* var. *lindenii* foram caracterizadas como sendo adultas quando as rosetas apresentavam vestígios de pós-floração. Plantas durante o período de floração foram marcadas com anel plástico para facilitar, em meses posteriores, a identificação da espécie. Para as análises qualitativas e quantitativas foram retiradas amostras de no mínimo cinco indivíduos (rosetas) distintos, por local de ocorrência. Os indivíduos possivelmente com genótipos idênticos, aqueles do mesmo agrupamento de rosetas, foram evitados, fato que ocorre devido à propagação vegetativa.

O estudo envolveu apenas as partes vegetativas – raízes adventícias e folhas. Foram utilizadas somente as folhas totalmente expandidas da porção intermediária da roseta, uma vez que as folhas da porção apical ainda estão em fase de formação e as da porção basal, já estão em fase de senescência. O material coletado foi acondicionado em sacos plásticos, para o transporte até o laboratório, onde foi mantido em geladeira, até a sua utilização. Imagens macroscópicas do local de coleta, das rosetas e de suas partes vegetativas foram obtidas com câmera digital Sony P92.

3. Procedimentos para obtenção de dados qualitativos

3.1. Estudo estrutural em Microscopia Óptica

Para o estudo, os terços médios da lâmina e da bainha foliar, foram seccionados paradérmica, transversal e longitudinalmente, na porção central entre bordos.

Para estudos complementares foi analisada a epiderme de primórdios foliares. Para obtenção destes foram coletados frutos, em ambiente natural. Em laboratório, as sementes foram retiradas e colocadas para germinar em placas de Petri com papel absorvente umedecido periodicamente. Após uma semana a maioria das sementes germinou, possibilitando a coleta dos primórdios foliares. Primórdios foliares foram seccionados paradérmicamente.

Raízes adventícias foram seccionadas transversal e longitudinalmente na região apical, buscando a origem dos tecidos, e em regiões já com total diferenciação dos tecidos. Para retirada de rizosfera aderida às raízes foi utilizado aparelho de ultrassom, Maxiclean 750, por 30 minutos.

As amostras foram analisadas em microscópio óptico (MO), marca Zeiss-Jena, modelo Loboval 4. Representações esquemáticas foram realizadas no mesmo microscópio com auxílio de câmara clara. Imagens macroscópicas foram feitas com câmara digital Sony

P92. A mesma câmara foi usada para captura de imagens em microscópio óptico Leica MPS 30 DMLS, no Laboratório de Anatomia Vegetal da UFSC.

3.1.1. Preparação de amostras *in vivo*

Foram feitas secções à mão-livre, nas amostras, com auxílio de lâmina de barbear, para confecção de lâminas temporárias, com água, e semipermanentes, com gelatina-glicerinada (Kaiser 1880, *apud* Kraus & Arduin 1997). Estas amostras serviram para observações sem ação de reagentes e para aplicação de testes histoquímicos. Algumas secções foram clarificadas com hipoclorito de sódio a 2 a 2,5%, lavadas em água destilada, coradas com azul de Astra 0,5% em ácido tartárico 2% (Kropp 1972 *apud* Kraus & Arduin 1997) e fucsina básica aquosa 0,06% (Kraus & Arduin 1997) e montadas em gelatina-glicerinada.

Para detecção da natureza química dos componentes estruturais e possíveis conteúdos foram utilizados: reativo de Steimetz, para suberina, lignina, cutina, celulose, mucilagem, amido e compostos fenólicos (Costa 1982); Lugol para amido (Johansen 1940); Sudan IV, para óleos e cutina (Costa 1982); floroglucinol acidificado, para lignina (Costa 1982); tionina, para mucilagem (Purvis *et al.*, 1964 *apud* Kraus & Arduin 1997); vermelho de rutênio para mucilagem e substâncias pécticas (Gerlach 1984); fenol e óleo de cravo para sílica (Johansen 1940); ácido clorídrico, para cristais de oxalato de cálcio (Souza *et al.* 2005). Amostras fixadas foram seccionadas e clarificadas com hipoclorito de sódio a 2 a 2,5%, lavadas em água destilada, coradas com azul de Astra 0,5% em ácido tartárico 2% (Kropp 1972, *apud* Kraus & Arduin 1997) e fucsina básica aquosa 0,06% (Kraus & Arduin 1997) e montadas em gelatina-glicerinada.

Para análise de elementos traqueais e células esclerenquimáticas (fibras, macroesclereídes ou braquiesclereídes), algumas amostras de lâminas foliares foram dissociadas, sendo imersas em solução de peróxido de hidrogênio e ácido acético, lavadas em água (Franklin 1945, modificado Kraus & Arduin 1997) e coradas com safranina alcoólica (Johansen, 1940) Com este material foram confeccionadas lâminas semipermanentes, com gelatina-glicerinada.

3.1.2. Preparação de amostras fixadas

Pequenas amostras foram fixadas em glutaraldeído 2,5%, em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2, por três horas. Após, o material foi lavado, por três vezes em tampão

fosfato de sódio e mantido, por três dias, em etilenodiamina 10% (para amolecimento de estruturas rígidas, conforme Carlquist 1982). Após este período, o material foi lavado em água destilada e desidratado em série etílica gradual e conservado em etanol 70°GL. Estas amostras foram utilizadas para preparação de lâminas permanentes e semi-permanentes para microscopia óptica e preparação de material para microscopia eletrônica de varredura.

Amostras fixadas e desidratadas foram infiltradas em historresina (hidroxietilmetacrilato, *Jung's Historesin* – marca Leica) e outras em parafina. Para o processo utilizando historresina, o material foi mantido por pelo menos 12 horas em solução de pré-infiltração e 2 horas em solução de infiltração, para posterior montagem dos blocos utilizando a solução endurecedora, conforme instruções do fabricante. Desde o processo de fixação até a infiltração, as amostras foram mantidas em vácuo. Blocos de historresina, contendo o material, foram seccionados com 5 µm de espessura, em micrótomo de rotação Leica — RM 2125 RT. As secções foram distendidas sobre lâminas de vidro contendo água, em chapa aquecedora (40°C). Após a secagem das lâminas, o material foi corado com azul de toluidina 0,25% aquoso (Ruzin 1999) ou com Fuccina Básica e Azul de Astra (Alquini & Brito 1996).

Outras amostras fixadas e desidratadas em etanol foram posteriormente desidratadas em butanol terciário mais parafina (Johansen 1940); pré-infiltradas em butanol mais óleo de parafina (1:1). Em seguida incluídas nas proporções: 3:1: 2:2 e 1:3, por fim em parafina pura e incluídas em parafina. Foram montados blocos, como apoio para as amostras, os quais foram seccionados em micrótomo de rotação Leica – RM 2125 RT, com 10 µm de espessura. As secções foram aderidas às lâminas histológicas, com adesivo de Bissing (Bissing 1974), e distendidas sobre chapa aquecedora (40°C). Após a secagem das lâminas, com as amostras, foram feitas as colorações com safranina e *fast-green* (Kraus & Arduin 1997) e com azul de astra e fucsina básica acidificada com ácido pícrico (Luque *et al.* 1996). Para montagem entre lâmina-lamínula foi utilizado Veniz Vitral 500[®] (Paiva *et al.* 2006). O procedimento com parafina não proporcionou resultados tão bons quanto aos com historresina, principalmente em relação à conservação estrutural do hidrênquima e à fraca reação aos corantes utilizados.

3.2. Estudo ultraestrutural em Microscopia Eletrônica de Varredura

Para estudos ultraestruturais em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), algumas amostras fixadas conforme referido no item **3.1.2.**, após a desidratação, foram

colocadas em frascos *eppendorfs* fechados contendo éter e mantidas em freezer à -20°C *overnight*. Depois os recipientes foram abertos à temperatura ambiente, a fim de favorecer a evaporação do éter, e secar as amostras. Esta técnica é utilizada como substitutivo de ponto crítico de CO_2 , que pelo processo de sublimação reduz a tensão superficial, evitando o colapso das estruturas (Miguens, comunicação pessoal). As amostras secas foram aderidas, sobre suportes de alumínio, com auxílio de fita de carbono dupla face, e cobertas com 20 nm de ouro, em metalizador marca Baltec, modelo CED030. As amostras foram observadas e documentadas em MEV, marca Phillips, modelo XL30.

4. Procedimentos para obtenção de dados quantitativos

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

Foram avaliadas a normalidade dos dados com o teste Shapiro-wilk e a homogeneidade das variâncias com o teste Levene através dos programas computacionais BioEstat 5.0 (Ayres *et al.* 2007) e Statistica 7.0 (Statistica 2004), respectivamente. Após foram aplicadas transformações, quando necessário, e os dados obtidos para os cinco tratamentos foram comparados por análise de variância ANOVA (one-way), seguido por teste Tukey (ao nível de significância de 5%), quando paramétricos ou por análise Kruskal-Wallis seguido de teste DUM, quando não paramétricos, através dos programas computacionais Statistica 7.0. e BioEstat 5.0, respectivamente.

4.1. Área, comprimento e largura foliar

Para avaliar a área foliar média, de cada folha, foram delineados os contornos das lâminas foliares, em papel 75g/m^2 , com densidade constante (tamanho ofício padrão). Os moldes foram recortados e medidos em balança digital. A massa destes moldes foi relacionada à massa de área conhecida em cm^2 do mesmo papel, para a determinação da área foliar em cm^2 . Foram medidas as dimensões da lâmina e bainha foliar: comprimento (C = eixo longitudinal, desde a base até o ápice) e largura (L = eixo transversal, de bordo a bordo, na região média). Para dados totais da folha apenas foi mensurado o comprimento.

4.2. Suculência foliar

As folhas foram acondicionadas em sacos plásticos umedecidos e mantidos em refrigerador, a 4°C, por 12 horas, para permitir a embebição de água (Araus & Hogan 1994). Posteriormente, foi determinada a massa fresca máxima (MFM) das folhas. A seguir, as folhas foram colocadas em estufa, a 60°C, por um período superior à 48h para obter uma massa seca constante (MS). A área foliar (A) foi determinada conforme descrito no item 4.1. Foi adotada a fórmula proposta por Mantovani (1999) para determinação da suculência foliar: $SF = (MFM-MS)/A$.

4.3. Grau de esclerofilia

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

4.4. Densidade estomática e de tricomas

A contagem do número de estômatos e das bases dos tricomas por área foi feita em MO, utilizando secções paradérmicas montadas em lâminas semipermanentes conforme referido no item 3.1.1, para observações em vista frontal da superfície epidérmica, em amostras após a retirada das alas dos tricomas.

Para determinar a densidade estomática média por mm^2 da folha, as imagens foram projetadas com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico, sobre área delimitada conhecida.

4.5. Dimensões das células-guarda

As mesmas amostras usadas no item anterior foram usadas para a determinação das dimensões das células-guarda, em vista frontal da superfície epidérmica, sendo considerados o comprimento (eixo longitudinal, entre os dois polos da célula) e largura (eixo transversal, na porção média da célula).

As imagens também foram projetadas sobre papel, com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico. As dimensões foram determinadas com régua milimetrada e aferidas com escala micrometrada, para apresentação dos dados em micrômetros.

4.6. Espessuras da lâmina foliar e estruturas constituintes

Para determinação da espessura da lâmina foliar foram usadas lâminas permanentes, preparadas conforme referido no item 3.1.2., com amostras seccionadas transversalmente. Com este procedimento procurou-se uniformizar o grau de turgescência das células principalmente do hidrênquima, minimizando o efeito de distintos graus de hidratação das folhas no momento da coleta, mas valorizando o potencial máximo de expansão dos tecidos. Foram consideradas as espessuras de: lâmina, da epiderme, da membrana cuticular, mesofilo e tecidos constituintes deste.

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

4.7. Extração e dosagem de clorofilas

Para medidas do teor de clorofila foram utilizadas três repetições para cada um dos cinco tratamentos. Foram retirados discos da lâmina foliar, com área conhecida, sendo estes colocados em tubos de ensaio contendo 3 ml de acetona 80% e macerados, para retirada total da clorofila. Após a solução de acetona (80%)+ clorofila foi transferida para tubos graduados, adicionando-se acetona 80% até completar 5 ml. Os tubos de ensaio, com a solução foram agitados, centrifugados e filtrados. Alíquotas dessa solução foram utilizadas para medir o teor de clorofila.

O teor de clorofila foi medido segundo Arnon (1949): verificando a absorbância, em espectrofotômetro digital, de alíquotas das soluções de acetona (80%) a 663nm para a clorofila *a*; 645 nm para clorofila *b*. O teor de clorofila total (Cl) foi calculado a partir da seguinte fórmula:

$$Cl\ a = \{ [12,7 \times (A663)] - [2,69 \times (A645)] \} \times Vol(ml) / [peso(g) \times 1000]$$

$$Cl\ b = \{ [22,9 \times (A645)] - [4,68 \times (A663)] \} \times Vol(ml) / [peso(g) \times 1000]$$

$$Cl\ total = Cl\ a + Cl\ b$$

Onde: A=absorbância, Cl *a*=clorofila *a*, Cl *b*= clorofila *b*.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

1. Folha

1.1. Características Qualitativas

Aechmea lindenii var. *lindenii* possui aspecto rosetado decorrente da filotaxia espiralada e tem bainhas foliares imbricadas (Fig. 8-9), o que favorece o acúmulo de água. O aspecto geral da planta apresenta variações decorrentes das distintas exposições à irradiação solar (Fig. 8-13), relacionadas às características quantitativas, as quais serão tratadas posteriormente (item 1.2).

As folhas são perenes, têm forma lanceolada, sendo constituídas por lâmina, com espinhos marginais, e bainha (Fig. 14-20). Os espinhos marginais são rígidos e recurvados (Fig. 15 e 17); são raros ou ausentes na bainha. Morfologicamente, a delimitação entre lâmina e bainha é caracterizada por tênue saliência. A face adaxial da bainha é levemente arroxeadada. A filotaxia espiralada é característica da Bromeliaceae (Benzing 1980). Algumas adaptações foliares nesta família garantem suprimento de água e nutrientes em ambientes nos quais as raízes são prioritariamente fixadoras (epifíticas e rupícolas). Em algumas espécies há presença de folhas estreitas e densamente cobertas por tricomas, os quais absorvem água e nutrientes quando a superfície está úmida, e, em outras espécies, bainhas amplas e imbricadas, formando um tanque onde acumulam água e detritos (Benzing *et al.* 1976; Benzing 2000).

As folhas de *A. lindenii* var. *lindenii* são dorsiventrais (Fig. 21-25). A superfície da lâmina foliar apresenta-se com sulcos e saliências em ambas faces (Fig. 21-25). Esta característica fica melhor evidenciada ultraestruturalmente, em vista frontal, sendo mais regulares e acentuados na face abaxial (Fig. 26-30; 31-35) do que na adaxial (Fig. 36-40). Independente do ambiente e da forma de vida apresentam características anatômicas qualitativas semelhantes, embora lâminas foliares de plantas terrícolas e rupícolas sob alta irradiação solar (Fig. 31, 33) apresentem-se mais sulcadas em relação àquelas sob baixa irradiação (Fig. 32, 34, 35).

A epiderme é uniestratificada (Fig. 41-42). As células epidérmicas ordinárias possuem formato retangular no sentido ápice-base da folha, nas zonas salientes, porém, nas zonas de sulcadas, possuem formato quadrangular. Estas células têm paredes celulares anticlinais sinuosas (Fig. 43) e um corpo silicoso por célula (Fig. 44-45). As células

epidérmicas, além do tamanho pequeno em relação às demais células da folha, possuem lume celular reduzido devido ao espessamento das paredes periclinal interna e anticlinais (Fig. 41-42). A membrana cuticular é espessa (Fig. 41), dados quantitativos serão apresentados no item 1.2).

Diversos autores observaram em Bromeliaceae células epidérmicas com paredes sinuosas em vista frontal, parede interna da célula epidérmica mais espessada que a externa, presença de corpos silicosos e membrana cuticular delgada (Krauss 1949a, Tomlinson 1969, Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005, Proença & Sajo 2007). Corpos silicosos têm sido relacionados à proteção da planta contra herbivoria por serem indigestos e a economia hídrica por otimizar a refração de luz reduzindo desta forma a transpiração (Krauss 1949a, Yoshida *et al.* 1962). Células pequenas são menos suscetíveis a pressão de turgor negativa do que células maiores, desta forma resistindo de modo mais eficiente a plasmólise (Fahn & Cutler 1992).

Espécies de *Aechmea* apresentam tricomas peltados em ambas as faces foliares (Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005), porém são mais abundantes na face abaxial (Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005). Tricomas peltados ocorrem em ambas às faces da lâmina foliar de *A. lindenii* var. *lindenii* (Fig. 26-30; 36-40). Na face adaxial são mais esparsos (Fig. 36-40) e na face abaxial, estão densamente arranjados nas zonas sulcadas (Fig. 26-30), protegendo os estômatos. Segundo Tomlinson (1969), são característicos de Bromeliaceae e em algumas espécies encontram-se em sulcos nas zonas intercostais, associados com os estômatos.

Os tricomas peltados (Fig. 46-48) localizam-se em depressões individualizadas e são constituídos por ala, pedúnculo e base (Fig. 47-48). As células das extremidades da ala mostram-se alongadas (Fig. 48), tendo paredes periclinais externas delgadas e a região do disco central apresenta-se muito afundada, o que dificulta sua visualização e caracterização, mesmo ultraestruturalmente. Para Tomlinson (1969), o tipo mais especializado de tricoma peltado está diferenciado em disco central e ala marginal. Conforme o autor, os tricomas peltados possuem duas células basais, quase não variando entre as espécies, além disso apresentam um pedúnculo unisseriado imerso na epiderme e um escudo protetor distal, paralelo à epiderme. A estrutura dos tricomas peltados completamente expandidos está associada a sua função e está relacionado com absorção de água e redução da transpiração (Chodat and Vischer 1916, *apud* Tomlinson 1969). Em

Aechmea há de 3-4 ou mais células no pedúnculo do tricoma peltado (Tomlinson 1969, Sousa *et al.* 2005), em *A. lindenii* var. *lindenii* há de 3 a 4 células.

A folha de *A. lindenii* var. *lindenii* é hipoestomática, o que corresponde às constatações feitas em outras espécies de *Aechmea* (Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004 e Sousa *et al.* 2005). Os estômatos estão protegidos por tricomas e localizam-se nas zonas sulcadas (Fig. 46) e, além disso, as células-guarda estão abaixo do nível das demais células epidérmicas (Fig. 46-47). Tomlinson (1969) esclarece que a proliferação das células hipodérmicas determina a formação dos sulcos epidérmicos, onde encontram-se os estômatos. Os estômatos possuem um átrio externo conspícuo (Fig. 49), entre o poro e o ostíolo, e são do tipo tetracítico, com duas células subsidiárias laterais e duas polares. Krauss (1949a) caracteriza os estômatos de uma Bromeliaceae, *Ananas comosus*, com base na ontogênese, como sendo constituídos por quatro células subsidiárias, duas laterais e duas terminais (polares), portanto tratando-se de estômato tetracítico. Cabe ressaltar, entretanto, que as células subsidiárias em lâminas foliares completamente expandidas de *A. lindenii* var. *lindenii*, são de difícil visualização devido à invaginação das células epidérmicas. Porém, durante a ontogênese estomática, em primórdios foliares, foi possível observar tal conformação (Fig. 50), quando o tecido de sustentação subepidérmico ainda não está diferenciado (este determina posteriormente elevações irregulares da superfície abaxial). A presença de quatro células subsidiárias, duas laterais às células-guarda e duas terminais é mencionada por Tomlinson (1969), para os estômatos de Bromeliaceae.

Subepidermicamente, na lâmina foliar de *A. lindenii* var. *lindenii*, ocorre esclerênquima, hidrênquima, clorênquima, feixes vasculares e cordões de fibras extra-vasculares (Fig. 21-25). Estes tecidos também são referidos como presentes na lâmina foliar da maioria das outras espécies de *Aechmea* estudadas (Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005), existindo raras exceções, tais como ausência de hidrênquima em *A. corymbosa* (Mart. ex Schult. f.) Mez (Aoyama & Sajo 2003) e ausência de cordões de fibras extra-vasculares em *A. capixabae* L.B.Sm. (Aoyama & Sajo 2003) e em *A. distichantha* Lem., G. Martinelli *et al.* (Proença & Sajo 2004). A disposição destes tecidos, somada às demais características anatômicas peculiares, pode auxiliar na identificação taxonômica (Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005).

O esclerênquima, localizado subepidermicamente em ambas as faces foliares (Fig. 51 e 52), é formado por macroesclereídes e braquiesclereídes, possui de um a dois estratos celulares, sendo interrompido apenas quando ocorrem estômatos ou tricomas (Fig. 47). Os

macroesclereídes são alongados (Fig. 53) no sentido ápice-base das folhas, e possuem paredes espessas e lignificadas. Próximo aos tricomas e estômatos, ocorrem braquiesclereídes (Fig. 53). Dependendo da espécie de *Aechmea*, estas células esclerenquimáticas podem apresentar ou não lignificação (Aoyama & Sajo 2003). Proença & Sajo (2004) verificaram que, na lâmina foliar de algumas espécies de *Aechmea*, internamente à epiderme, em ambas as faces foliares, ocorre um estrato cujas células apresentam formato variado, com paredes pouco ou muito espessadas, esclerificadas e pontoadas. Em lâminas foliares de espécies de *Aechmea* estudadas por Sousa *et al.* (2005), foram observados subepidermicamente, de um a quatro estratos esclerenquimáticos que podem estar constituídos por células alongadas no sentido anticlinal, como em *A. hostilis* E. Pereira, ou células retangulares como em *A. conifera* L.B. Sm.

O esclerênquima, em Bromeliaceae, constitui uma hipoderme mecânica e possui papel fundamental para a sustentação da folha (Krauss 1949a). A presença de esclerênquima com células lignificadas também pode auxiliar evitando a herbivoria, pois a lignina não é digerida pelos animais (Scatena & Scremin-Dias 2003).

Na face abaxial das folhas de *A. lindenii* var. *lindenni*, no clorênquima, ocorrem cordões de fibras extra-vasculares dispostos longitudinalmente (Fig. 21-25, 52). Tomlinson (1969) cita a presença de cordões de fibras extra-vasculares, porém refere que ocorre em poucos gêneros de Bromeliaceae, não sendo necessariamente encontradas em todas as espécies de um gênero. A localização destes cordões varia com a espécie de *Aechmea*. Proença & Sajo (2004) referem que ocorrem na região abaxial do clorênquima (em posição nivelada ou abaixo dos feixes vasculares) em *A. coelestis*, *A. gracilis*, *A. cylindrata*, *A. pectinata*, *A. nudicaulis*; dispersos por todo o clorênquima em *A. bromeliifolia* e em *A. ornata*, nesta última também no hidrênquima; em *A. distichantha* não foram observados. Sousa *et al.* (2005) encontraram estes cordões dispersos no clorênquima próximo à face abaxial em *A. saxicola* e *A. hostilis*; em todo o mesofilo, hipoderme e parênquima clorofiliano em *A. castanea*, *A. conifera*, *A. perforata* e *A. rodriguesiana*; na periferia do esclerênquima subepidérmico da face adaxial e no clorênquima em *A. digitata* e *A. leucolepis*; e dispersos somente no clorênquima em *A. depressa* e *A. multiflora*.

As células dos cordões de fibras extra-vasculares são septadas (Fig. 54) e não apresentam reação positiva ao floroglucinol acidificado e cloreto férrico. Tomlinson (1969) menciona que estas fibras são septadas e não lignificadas; Aoyama & Sajo (2003) esclarecem que podem ou não ser lignificadas conforme a espécie. Em *A. lindenii* var.

lindenii a presença de lignina não pode ser confirmada, entretanto é possível que apenas o tipo de lignina não reage as substâncias usadas, mesmo assim, estes cordões de fibras devem ter importante papel no suporte e flexibilidade da folha.

Os feixes vasculares são do tipo colateral (Fig. 55) e estão dispostos longitudinalmente na lâmina foliar, apresentando alternância de maiores e menores calibres (Fig. 21-25). São delimitados por esclerênquima formado por dois tipos celulares, próximo ao xilema e floema ocorrem esclereídes de tamanhos variados, os quais mostraram reação positiva à lignina, porém externamente ao feixe vascular ocorrem fibras septadas, que não apresentam reação positiva ao fluoroglucinol acidificado, semelhantes às observadas nos cordões de fibras extra-vasculares. Feixes vasculares colaterais, em Bromeliaceae, foram observados por diversos autores (Krauss 1949a, Tomlinson 1969, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005, Proença & Sajo 2007). Em espécies de *Aechmea*, Aoyama & Sajo (2003) relatam a alternância entre feixes vasculares de maior e menor calibre. Em *A. lindenii* var. *lindenii* os feixes vasculares longitudinais são interligados por feixes vasculares comissurais (Fig. 56), esta característica também foi verificada em outras espécies de *Aechmea* (Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005).

O hidrênquima (Fig. 21-25) está localizado adaxialmente na lâmina foliar, internamente ao esclerênquima. As células do hidrênquima são mais isodiamétricas e, no sentido interno do mesofilo, mostram-se mais alongadas (Fig. 51). Estas células têm paredes delgadas e são aclorofiladas (Fig. 51). Segundo Tomlinson (1969), a hipoderme em Bromeliaceae possui externamente estratos esclerenquimáticos e internamente tecido de reserva hídrica. O hidrênquima é um tecido especializado na reserva de água em plantas suculentas; possui células de paredes delgadas, sem cloroplastos e com amplos vacúolos, constitui uma característica xeromorfa (Lambers *et al.* 1998). A presença desta reserva de água pode diminuir as taxas de transpiração (Jones 1994). Em espécies de *Aechmea* o número de estratos é muito variado e, em algumas espécies, este tecido pode ocorrer em ambas as faces foliares (Aoyama & Sajo 2003, Proença & Sajo 2004, Sousa *et al.* 2005). De acordo com Brighigna *et al.* (1984, *apud* Proença & Sajo 2004), este tecido retém a água absorvida através dos tricomas e protege o clorênquima contra a excessiva irradiação solar, deste modo evitando a perda de água e favorecendo a fotossíntese.

O clorênquima (Fig. 21-25) ocorre na porção centro-abaxial, possui células isodiamétricas, com paredes delgadas (Fig. 57). Estas células apresentam-se justapostas, exceto nas regiões entre os feixes vasculares e em comunicação com as câmaras

subestomáticas, onde ocorrem espaços intercelulares conspícuos (Fig. 57). Tais espaços devem contribuir para a difusão de gases, porém não chegam a constituir canais de aeração.

O clorênquima, em muitas espécies de *Aechmea*, possui células isodiamétricas, porém em algumas podem ocorrer estratos em paliçada na região próxima ao hidrênquima (Sousa *et al.* 2005). Nas lâminas foliares de espécies de *Aechmea* estudadas por Aoyama & Sajo (2003), Proença & Sajo (2004) e Sousa *et al.* (2005), o clorênquima apresenta canais longitudinais de aeração, ocasionalmente interrompidos por diafragmas de células braciiformes; localiza-se entre os feixes vasculares e comunica-se com as câmaras subestomáticas. Aoyama e Sajo (2003) referem que, dependendo da espécie, as células destes canais podem ser alongadas, isodiamétricas ou estreladas. Proença & Sajo (2004) relatam que no ápice das lâminas foliares o clorênquima é compacto, sem canais de aeração.

No clorênquima de *A. lindenii* var. *lindenii* podem ser observados cristais rombóides (Fig. 56), de oxalato de cálcio. Ráfides também foram observadas, porém estas são mais freqüentes nas folhas em desenvolvimento. Cristais de oxalato de cálcio em monocotiledôneas podem ter funções variadas, dentre elas, depósito de substâncias desnecessárias a planta e restrição a ação de herbívoros (Prychid & Rudall 1999). Segundo Brighigna *et al.* (1984 *apud* Segecin & Scatena 2004) a grande quantidade de idioblastos com ráfides de oxalato de cálcio em Bromeliaceae está relacionada com a necessidade de neutralizar a grande quantidade de ácido oxálico produzida nas folhas. Na lâmina foliar de *A. lindenii* var. *lindenii* os cristais rombóides de oxalato de cálcio foram mais freqüentes em relação às ráfides.

Em *A. lindenii* var. *lindenii* também ocorrem gotículas de gorduras (Fig. 52), as quais ocorrem freqüentemente em células do clorênquima e também em células subsidiárias e células-guarda.

Na região do bordo da lâmina foliar ocorre redução do hidrênquima e ampliação de esclerênquima subepidérmico (Fig. 58). Sousa *et al.* (2005) observaram que em espécies de *Aechmea* a região do bordo está constituída por maior número de estratos celulares e que estas se conectam com as projeções espinescentes. Os espinhos, em *A. lindenii* var. *lindenii*, são formados por epiderme e internamente por esclerênquima e parênquima.

A disposição dos tecidos na bainha foliar de *A. lindenii* var. *lindenii* é semelhante à lâmina, com exceção da presença de aerênquima entre os feixes vasculares (Fig. 59). O

aerênquima é constituído por células estreladas no interior de canais longitudinais (Fig. 60-61). No hidrênquima as células são isodiamétricas (Fig. 62), e, dependendo do grau de exposição à luz solar, a bainha possui clorênquima abaxialmente (Fig. 63). As paredes das células de esclerênquima de modo geral são mais espessadas que as do mesmo tecido na lâmina foliar (Fig. 63). A bainha foliar possui tricomas em ambas faces foliares densamente arranjados e distribuídos aleatoriamente (Fig. 64-65). Os tricomas peltados possuem 3-4 células no pedúnculo (Fig. 63). Estômatos, como na lâmina foliar, também são encontrados na face abaxial, porém escassos. Idioblastos com antocianinas ocorrem no tecido subepidérmico, apresentando-se na cor azulada na face adaxial (Fig. 62) e mais rosada na face abaxial (Fig. 63). A cor das antocianinas pode variar com o pH (Brouillard 1988, *apud* Provenzi *et al.* 2006). Outros fatores como variação de oxigênio, luz e temperatura também afetam a cor das antocianinas (Provenzi *et al.* 2006). Portanto, estas informações apontam para a probabilidade de distinções entre células adaxiais e abaxiais, quanto ao pH do meio onde estão as antocianinas e/ou de outros fatores (oxigenação, luz e temperatura). Com relação à coloração observada nas bainhas das folhas de *A. lindenii* var. *lindenii*, e presença de idioblastos com antocianinas, há referência na literatura. Tomlinson (1969) menciona que em Bromeliaceae variegadas há presença de antocianina, pigmento localizado em vacúolos de células hipodérmicas.

Na bainha foliar de *A. lindenii* var. *lindenii*, amido e mucilagem nas células parenquimáticas do mesofilo são mais evidentes do que na lâmina; também ocorrem idioblastos com ráfides de oxalato de cálcio. É comum a ocorrência de grãos de amido em Bromeliaceae (Tomlinson 1969). A mucilagem presente nos tecidos da espécie em estudo, também é característica importante, pois, de acordo com Costa (1982), é um produto natural do metabolismo de algumas plantas, exercendo a função de reserva como substância alimentar e de retenção de água e, segundo Fahn & Cutler (1992), esta substância pode ser considerada uma adaptação xerofítica com papel fundamental na regulação da economia hídrica.

1.2. Características Quantitativas

As variações no aspecto geral de *A. lindenii* var. *lindenii* sob as distintas condições analisadas (Fig. 8-13) são decorrentes de características quantitativas.

1.2.1. Comprimento, Largura e Área Foliar

Lenzi *et al.* (2006) relatam que folhas de *A. lindenii* var. *lindenii* em ambientes de restinga herbácea (totalmente expostas à irradiação solar) são mais curtas, largas e coriáceas em relação as de restinga arbórea (sombreadas), estas mais longas, estreitas e membranáceas. Dados do presente estudo revelaram que o comprimento da folha apresenta distinção entre as formas de vida (terrícola, rupícola e epifítica), porém é importante ressaltar que a irradiação solar afeta de modo mais evidente (Fig. 66). A área foliar não mostrou esta relação com a intensidade da irradiação solar (Fig. 67). Lobo (2007) verificou que folhas da bromélia reófita rupícola *Dyckia brevifolia* de rosetas expostas ao sol possuem menor área e comprimento e maior largura que as de sombra.

As variações na folha podem ser melhor interpretadas quando analisadas lâmina e bainha em separado (Tab. 3), devido as funções específicas destas regiões. As lâminas foliares mostram-se mais alongadas sob baixa irradiação solar, em relação àquelas sob alta irradiação, determinando aumento na área, embora com menor largura. Maior expansão da superfície de folhas de sombra, em relação às de sol, é amplamente referido na literatura (Parkhurst & Loucks 1972, Lambers *et al.* 1998, Cao 2000, Rôças *et al.* 2001), o que favorece a captação de fótons de luz (Lee *et al.* 1996).

A bainha foliar apresenta maior largura e maior área sob alta irradiação (Tab. 3). Plantas sob alta irradiação solar possuem folhas mais imbricadas (comparar Fig. 8-9 e 11 com 10, 12- 13), em decorrência da maior largura da bainha, fator este que favorece a melhor formação do tanque de reserva de água.

Em plantas sob alta irradiação, as folhas (Fig. 8 e 11) apresentam-se mais eretas devido ao menor comprimento da lâmina, porém com o alongamento, sob condição de sombreamento, a lâmina flexiona em direção ao solo (Fig.10, 12-13). As folhas de plantas sombreadas tendem ao posicionamento horizontal, maximizando a superfície de incidência de irradiação, enquanto aquelas mais expostas ao sol mostram-se mais verticais (Smith *et al.* 1998). A filotaxia e especificamente o ângulo de divergência entre folhas sucessivas são relacionadas com a maximização de captura da irradiação solar (Valladares & Brites 2004, Pearcy *et al.* 2005). Tais mudanças no tamanho, largura e ângulo foliar relacionado com diferenças na irradiação solar já foram relatadas para Bromeliaceae (Lee *et al.* 1989; Martin 1994; Scarano *et al.* 2002; Mantuano 2008).

1.2.2. Suculência e Esclerofilia

Na literatura, frequentemente uma maior suculência tem sido associada com a elevação da irradiação solar (Fahn & Cutler 1992; Maxwell *et al.* 1992). Isto vem sendo constatado para espécies de Bromeliaceae, entre estas *Bromelia humilis* Jacq. (Lee *et al.* 1989) e *Dyckia brevifolia* (Lobo 2007). Nas folhas de *A. lindenii* var. *lindenii*, a irradiação solar não parece ser o único fator determinante da variação da suculência (Fig. 68), o mesmo verificando-se com a massa fresca máxima (Fig. 69) e massa seca (Fig. 70), dados que interferem na avaliação da suculência, e com a percentagem de água (Fig. 71). A suculência das folhas de plantas rupícolas sob alta irradiação solar é maior que nas demais condições analisadas e não há distinção entre terrícolas de alta e baixa irradiação (Fig. 68). Outros aspectos, além da irradiação solar, também podem influenciar na suculência foliar, tais como salinidade, nutrientes e disponibilidade hídrica (Dillenburg *et al.* 1986, Lacerda *et al.* 2006).

Considerando lâmina e bainha separadamente (Tab. 4), constata-se maior suculência na lâmina das rupícolas sob alta irradiação, mas na bainha não há variação relativa a intensidade de irradiação. Plantas de *A. lindenii* var. *lindenii* em costões rochosos, além da alta irradiação solar, estão expostas a ventos, borrifos marinhos e calor potencializado pela rocha. Estes fatores podem estar contribuindo para a maior suculência da lâmina foliar de plantas rupícolas sob alta irradiação solar. Dillenburg *et al.* (1986), em experimentos com a planta de restinga *Blutaparon portulacoides* (St. Hil.) Mears (Amaranthaceae), verificaram maior suculência nas plantas cultivadas com soluções nutritivas salinas, quando comparadas àquelas isentas de sal. Segundo Larcher (2000), o aumento na suculência foliar pode ser considerado uma importante resposta morfofisiológica envolvida na aclimação da planta ao estresse salino, promovendo a diluição de íons potencialmente tóxicos e deste modo reduzindo seus efeitos negativos. Como resposta ao estresse salino, Lacerda *et al.* (2006) detectaram, em folhas de feijão-de-corda, *Vigna unguiculata* (L.) Walp. (Fabaceae), o aumento na suculência correlacionado à acumulação de íons. Além do aumento na suculência foliar, em resposta ao estresse salino, em *V. unguiculata*, também foi verificado o aumento no grau de esclerofilia, (Lacerda *et al.* 2006).

A esclerofilia (massa seca por área) pode integrar dois mecanismos diferentes de xeromorfismo representados pela alteração dos componentes espessura e densidade foliar (Witkowski & Lamont 1991, Niinemets 2001). Enquanto as alterações na espessura estão mais relacionadas com o incremento nos estratos celulares, arranjo das estruturas e formato

da folha, a densidade varia com a espessura e densidade da membrana cuticular e paredes celulares, presença de cristais, amidos e espaços celulares entre outros (Witkowski & Lamont 1991).

A composição e morfologia da folha estão diretamente relacionadas com sua funcionalidade (Roderick *et al.* 1999), englobando balanços de energia, de carbono e nutrientes para o vegetal (Givish 1979, *apud* Mattos *et al.* 2004). A esclerofilia é uma característica fundamental da economia de carbono das plantas, representando o investimento requerido por unidade de área (Wright *et al.* 2002, Mattos *et al.* 2004). Espécies em solos secos e pobres convergem para altos valores de esclerofilia (Fonseca *et al.* 2000, Wright *et al.* 2002). Porém, dependendo da alocação de carbono de uma folha, quanto mais massa seca em relação a sua área, maior proporção de elementos lignificados, espessamento de parede celular, menor proporção de espaços intercelulares, dentre outros, pode ocorrer redução na magnitude de difusão de CO₂ atmosférico para sítios de carboxilação no cloroplasto (Parkhurst 1994, Syversten *et al.* 1995, Niinemets 2001).

Witkowski & Lamont (1991) verificaram que folhas de esclerófitas australianas em baixas condições nutricionais ou em alta irradiação tendem a ser menores, com alta massa específica foliar, densidade e espessura. Os autores, porém ressaltam que em alguns casos as variações na massa específica foliar ocorrem devido à densidade foliar, em particular ou à espessura ou a ambos, enquanto que em outros casos a densidade e a espessura variam sem um efeito na massa específica foliar.

A relação entre a massa específica foliar e a espessura medidas em uma folha pode apontar qual mecanismo está atuando no xeromorfismo foliar, contudo, é importante ressaltar que para espécies que apresentem tecidos de armazenamento de água, a relação entre a espessura foliar total e a massa específica foliar contém a espessura do hidrênquima como fonte de variação adicional (Mattos *et al.* 2004).

A esclerofilia em folhas de *A. lindenii* var. *lindenii* (Fig. 72), da mesma forma que verificado para suculência, deve ser influenciada por uma combinação de fatores abióticos. Considerando-se plantas de mesma forma de vida, o grau de esclerofilia da lâmina foliar eleva-se sob alta irradiação solar (Tab. 4). Em *D. brevifolia*, Bromeliaceae rupícola, Lobo (2007) constatou maior grau de esclerofilia em folhas de sol. Entretanto, outras comparações, entre dados obtidos para *A. lindenii* var. *lindenii* (Tab. 4), apontam para interação de fatores abióticos (irradiação, substrato e outros) que podem resultar em semelhanças ou distinções. Assim, o grau de esclerofilia da lâmina foliar de plantas sob

condição epifítica não difere daquele de outras formas de vida sob a mesma irradiação, porém distingue-se daquele encontrado em terrícolas e rupícolas sob alta irradiação (Tab. 4). Nas terrícolas sob alta irradiação, o grau de esclerofilia assemelham-se ao de rupícolas sob baixa irradiação. A interação entre os fatores abióticos torna ainda mais complexa a interpretação dos resultados obtidos para o grau de esclerofilia da bainha foliar, indicando que novos estudos ainda são necessários. Outros estudos têm referido que a produção de folhas pequenas, compactas e com maior quantidade de tecido esclerenquimático, está relacionada com a baixa disponibilidade de nitrogênio e fósforo (Turner 1994, Boeger & Wisniewski 2003).

A esclerofilia, conforme Read *et al.* (2006), além de proteção contra herbívoros, reduz a irradiação solar, representando redução de fótons e calor transmitidos para a folha. Segundo os autores, as características da esclerofilia não são vantajosas em ambientes sombreados, pois ocorre redução da taxa fotossintética e da disponibilidade de carbono interno para o desenvolvimento estrutural da planta.

1.2.3 . Teor de clorofila

As folhas de plantas sob alta irradiação solar são evidentemente mais claras que as sob baixa irradiação (Fig. 8-13), o que se relaciona com o teor de clorofila. O teor de clorofilas *a*, *b* e total foi maior nas folhas de plantas sob baixa irradiação solar (Fig. 73-75). Folhas de plantas rupícolas sob alta irradiação solar apresentam os valores mais baixos de clorofilas *a*, *b* e total (Fig. 73-75). Esse resultado pode ser interpretado como uma compensação à baixa irradiação disponível, no primeiro caso. Isto corresponde ao esperado conforme informações na literatura. Há maior teor de clorofila total por unidade de peso foliar, em baixos níveis de irradiação solar, quando comparado a altos níveis (Lambers *et al.* 1998). Os teores de clorofila *a*, *b* e total em *Bromelia humilis* são maiores em folhas de plantas sombreadas (Lee *et al.* 1989).

Mesmo a luz sendo um fator importante na conversão de energia fotossintética, quando em excesso pode causar danos à planta, relacionados com a degradação de proteínas do centro de reação D₁ prejudicando o fotossistema II (Barber & Andersson 1992). Segundo os autores, a frequência destes danos aumenta com o aumento da irradiação solar e, especialmente, quando combinado com outros fatores de estresse ambiental; contudo, as plantas possuem mecanismos que previnem a absorção excessiva de irradiação solar.

Apesar dos resultados neste estudo mostrarem clara distinção entre os teores de clorofila presente em lâminas foliares de plantas sob alta e baixa irradiação solar, a mesma não foi verificada para a razão clorofila entre *a*, *b* (Fig. 76), que não mostrou padrão definido entre as condições. Em condições de sombreamento geralmente ocorre maior proporção do fotossistema II em relação ao fotossistema I e aumento das antenas coletoras de luz do fotossistema II, as quais possuem grande quantidade de clorofila *b* resultando em menor razão clorofila *a/b* em relação plantas sob alta irradiação (Anderson 1986, Chow & Anderson 1987, Givnish 1988).

Contudo, Murchie & Horton (1997) ressaltam que não há um padrão constante e universal para a variação da razão clorofila *a/b*. Os autores avaliaram vinte e duas espécies de angiospermas comuns na Inglaterra, em suas habilidades de aclimação fotossintética às condições de sol e sombra, e observaram tendência a redução na taxa de clorofila *a/b* em condições de sombra na maioria das espécies estudadas, porém, em seis espécies não foram verificadas mudanças nestas taxas.

Na bromélia epifítica *Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez var. *monostachia*, o total de clorofila por massa fresca também reduz sob alta irradiação, quando comparada com plantas sob baixa irradiação, porém a razão clorofila *a/b* permanece constante em ambas condições de irradiação (Maxwell *et al.* 1999). Além disto, plantas desta Bromeliaceae sob alta irradiação apresentam redução no volume dos cloroplastos, número de cloroplastos por célula, na área de cloroplastos (em secção transversal) e no volume destas organelas, quando comparadas com plantas sob baixa irradiação (Maxwell *et al.* 1999). Griffiths & Maxwell (1999) não verificaram diferenças estatisticamente significativas na razão clorofila *a/b* em espécies de Bromeliaceae epifíticas aclimatadas a alta e baixa irradiação solar. A razão entre clorofila *a* e *b* pode variar em função de estresses ambientais, estes tendem a reduzir esta razão devido à degradação de clorofila *a* (Hendry *et al.* 1987).

A menor concentração de clorofila *a*, *b* e total em *A. lindenii* var. *lindenii* (Fig. 73-75) pode estar sendo compensada por maior espessamento do clorênquima em lâminas foliares de plantas rupícolas sob alta irradiação solar (Tab. 5). O clorênquima é o tecido que mais contribui para a espessura da lâmina foliar em todas as condições analisadas (Fig. 77-81).

1.2.4. Espessura da lâmina foliar e estruturas constituintes

Em *A. lindenii* var. *lindenii*, lâminas foliares menos espessas foram observadas em plantas terrícolas sob alta irradiação solar (Tab. 5), resultado que contraria o que usualmente é referido na literatura. Folhas de sol são mais espessas que folhas de sombra, destacando-se o maior espessamento cuticular e do parênquima paliçádico, bem como dos tecidos de reserva hídrica (Eames & MacDaniels 1947, Napp-Zinn 1984, Lee *et al.* 1989, Fahn & Cutler 1992, Lamber *et al.* 1998, Dickison 2000, Taiz & Zeiger 2004, Mantuano *et al.* 2006, Terashima *et al.* 2006). Em Bromeliaceae, o aumento na espessura total da lâmina foliar em folhas de sol foi relatado por Lobo (2007), para a reófito *D. brevifolia*. Mantuano (2008) não observou diferença estatística significativa na espessura total do mesofilo das folhas de *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) crescendo em distintos micro-habitats – exterior (sol) e interior (sombra) de moitas na restinga, embora relatem uma tendência ao espessamento acompanhando o aumento do grau de exposição luminosa quando analisados entre micro-habitat e entre rametes. Por outro lado, alguns estudos não mostram esta tendência ao espessamento das folhas de sol em relação às de sombra. Fernandes (2007) relata que, em *Clusia criuva* Cambess (dicotiledônea- Clusiaceae) crescendo em ambiente de Cerrado sob distintas condições de irradiação solar, as lâminas foliares sob baixa irradiação solar são mais espessas do que aquelas sob alta irradiação.

Entre as demais condições analisadas neste estudo, inclusive para plantas rupícolas sob alta irradiação solar comparadas àquelas sob baixa irradiação, não foram verificadas diferenças estatisticamente significativas (Tab. 5).

As espessuras das estruturas e tecidos constituintes da lâmina foliar de *A. lindenii* var. *lindenii* (membrana cuticular, célula epidérmica, esclerênquima, hidrênquima e clorênquima) mostram variações peculiares, que somadas resultam em diferenças ou semelhanças na espessura total da lâmina.

A espessura do hidrênquima, tecido de reserva hídrica, atinge maior dimensão nas folhas sob baixa irradiação solar (Tab. 5). O fato do hidrênquima ser mais espesso sob baixa irradiação, contrariando o que seria esperado conforme dados de literatura, aponta para a possibilidade de maior número de camadas celulares ou maior alongamento das células. A estratificação deste tecido (Tab. 6) é maior nas plantas sob baixa irradiação, porém se considerada a mesma forma de vida. Em epifíticas, plantas que também estão sob baixa irradiação solar, o número de estratos é semelhante às demais formas de vida sob baixa irradiação, mas também às terrícolas sob alta irradiação. Dados comparativos entre

as epifíticas e as terrícolas sob alta irradiação – distinta espessura e semelhante número de estratos – apontam para ocorrência de maior alongamento das células do hidrênquima nas epifíticas (comparar Fig. 21 e 25).

Diversos autores, como citado anteriormente, referem a ampliação do tecido de reserva hídrica, acompanhando o aumento da irradiação solar. Na reófito *D. brevifolia* (Bromeliaceae) ocorre aumento na espessura total do hidrênquima em folhas de sol em relação às de sombra (Lobo 2007). Nas folhas de *A. bromeliifolia* (Rudge) Baker (Bromeliaceae), quando em ambientes secos, o hidrênquima é mais espesso em plantas sombreadas do que naquelas totalmente expostas a irradiação solar, porém o número de células no hidrênquima não se altera (Scarano *et al.* 2002). Entretanto, estes autores comparando plantas de ambientes sujeitos à alagamento, constataram que, nas plantas totalmente expostas à irradiação solar comparadas às sombreadas, a espessura do hidrênquima, bem como o número de estratos deste tecido, não se alteram. Os autores consideram como sendo um sintoma do estresse das condições ambientais o fato de ocorrer um menor espessamento do hidrênquima nas plantas totalmente expostas e em ambiente seco. Mantuano (2008) estudando a bromélia *Neoregelia cruenta* não observou diferença estatística significativa na espessura hidrênquima das folhas de plantas crescendo em distintos micro-habitats – exterior (sol) e interior (sombra) de moitas na restinga. Este fato não tem sido registrado apenas para algumas Bromeliaceae, mas pode ocorrer também com espécies de outras famílias, como registrado por Fernandes (2007), em *Clusia criuva*, na qual o hidrênquima na face adaxial não mostrou distinção na espessura entre condições de alta e baixa irradiação solar.

Outro aspecto a ser considerado, e que pode estar relacionado ao espessamento do hidrênquima, é a arquitetura das plantas sob alta irradiação solar, comparadas com aquelas sob baixa irradiação (Fig. 8-13), a qual permite maior reserva de água no tanque formado. Deste modo pode ocorrer menor necessidade de reserva hídrica nos tecidos internos da folha, resultando em menor espessura do hidrênquima da lâmina foliar. Porém, é importante ressaltar que o hidrênquima da lâmina foliar, não constitui a única reserva hídrica nesta planta. As células parênquimáticas da bainha também podem ter importante contribuição neste aspecto, considerando que a área da bainha é maior em plantas sob alta irradiação solar (Tab. 3). Além disso, as plantas geradas por reprodução assexuada na maioria das vezes continuam interligadas por estolão e entre estas pode ocorrer translocação de água e solutos. Tal aspecto pode dificultar o entendimento sobre a reserva

hídrica. Entretanto, no caso específico da lâmina foliar, o hidrênquima é a reserva de água com maior proximidade do clorênquima, tecido responsável pela fotossíntese e dependendo do metabolismo da planta pode utilizar de maneira distinta esta reserva disponível. Schmidt & Kaiser (1987) sugeriram que ocorre a transferência de água do hidrênquima para o clorênquima em *Peperomia magnoliaefolia* Jac. Em situações de perda de água pela folha, devido ao fluxo de solutos e água, a desidratação é maior no hidrênquima do que no clorênquima (Lambers *et al.* 1998). Segundo os autores, deste modo o clorênquima mantém o equilíbrio hídrico e a atividade fotossintética, mesmo que a planta demore dias para voltar a absorver água do ambiente. Além disto, os autores ainda acrescentam que o hidrênquima, em folhas de plantas sombreadas, pode ser considerado como uma lente, direcionando os raios solares, para os tecidos clorofilados e aumentando a capacidade fotossintética.

Com relação ao clorênquima ocorrem diferenças entre os tratamentos. Em *A. lindenii* var. *lindenii*, as epifíticas diferem apenas das plantas rupícolas sob alta irradiação, estas plantas mostraram o clorênquima com maior desenvolvimento (Tab. 5). Comparando a mesma forma de vida, plantas rupícolas apresentam maior espessura quando sob alta irradiação, correspondendo ao usualmente referido na literatura, entretanto nas terrícolas ocorre o contrário (Tab. 5). Lee *et al.* (1989) ressaltam que folhas mais expostas à irradiação tendem a ampliar os tecidos clorofilados. Scarano *et al.* (2002) comparando plantas de *A. bromeliifolia* desenvolvidas em ambiente seco e sujeito ao alagamento observaram que a espessura do clorênquima nas folhas reflete interações que não estão diretamente relacionadas com distintos níveis de exposição solar. Em ambiente seco, as folhas de plantas sombreadas apresentavam maior espessura do clorênquima em relação àquelas sob alta irradiação solar, enquanto que em ambientes sujeitos ao alagamento foi observado o oposto, folhas sob alta irradiação mostraram maior espessura deste tecido em relação às sombreadas.

A maior espessura da membrana cuticular e das células epidérmicas ocorre sob alta irradiação, em ambas faces da folha, nas terrícolas (Tab. 5). Em rupícolas, na face adaxial, apenas as células epidérmicas mostram-se mais espessas e, na face abaxial, apenas a membrana cuticular (Tab. 5). Comparando as espessuras destas estruturas das epifitas em relação aos demais tratamentos (Tab. 5), constata-se maior similaridade às plantas sob baixa irradiação, embora, na face adaxial, a espessura da membrana cuticular não distingue-se das rupícolas sob alta irradiação e a espessura das células epidérmicas

distingue-se também das rupícolas sob baixa irradiação. Tais fatos apontam para alguma interação entre a forma de vida, epifítica ou rupícola, e a intensidade de irradiação.

Diversos autores, entre eles Napp-Zinn (1984) e Fahn & Cutler (1992), mencionam que folhas de sol mostram maior espessura de membrana cuticular. Mantuano *et al.* (2006) verificaram células epidérmicas adaxiais mais espessas em folhas de plantas de *Erythroxylum ovalifolium* Peyr (dicotiledônea-Erythroxilaceae) mais expostas à irradiação solar quando comparadas às daquelas sombreadas. Tanto a espessura da membrana cuticular da face abaxial, devido à posição mais ereta da folha, quanto da célula epidérmica adaxial, podem ter uma função de proteção em condições de alta irradiação solar. Em ambientes de alta irradiação solar estratégias estruturais como diminuição dos ângulos foliares e o auto-sombreamento auxiliam na fotoproteção minimizando os danos potenciais por fotoinibição (Pearcy *et al.* 2005).

Com relação a espessura do esclerênquima em folhas de *A. lindenii* var. *lindenii*, há diferenças entre os tratamentos, em ambas faces, entretanto, é mais marcante a maior espessura deste tecido subepidérmico na face abaxial das rupícolas sob alta irradiação (Tab. 5). Este fato é visível inclusive nas imagens ultraestruturais da face abaxial, quando comparados os tratamentos (Fig. 26-30), ocorrendo saliências mais acentuadas nas rupícolas sob alta irradiação (Fig. 28). As células que constituem o esclerênquima estão organizadas em um a três estratos celulares; a estratificação também varia entre os tratamentos (Tab. 6), porém isto não mostra relação com a espessura, tendo em vista que as rupícolas sob alta irradiação não mostram distinções com os demais tratamentos.

Os tecidos subepidérmicos esclerenquimáticos, além do importante papel na sustentação das folhas (Krauss 1949a), também podem contribuir para o bloqueio do excesso de irradiação, amenizando o excesso de luz e calor. Plantas rupícolas sob alta irradiação solar recebem ventos fortes diretos provenientes do mar, enquanto que as terrícolas sob alta irradiação são protegidas pelas dunas frontais, que servem como barreiras aos ventos. Nas plantas sob baixa irradiação, a força do vento é amenizada pela proteção da vegetação no entorno.

Aspectos relacionados à variação na espessura dos tecidos constituintes da folha sob distintas condições de exposição à irradiação solar são pouco investigados em espécies de monocotiledôneas, pois comumente os estudos abordam dicotiledôneas. Entre estes dois grupos vegetais há muitas diferenças estruturais, incluindo a origem dos órgãos, como a folha, e seu desenvolvimento. Estudos realizados por Stewart e Dermen (1975, 1979) com

quimeras periclinais (plantas nas quais um dos estratos celulares no meristema apical é geneticamente diferente de outros estratos) demonstraram que em monocotiledôneas e dicotiledôneas o primórdio foliar geralmente origina-se de pelo menos três estratos apicais independentes, porém a contribuição final de cada estrato difere muito entre estes dois grupos de plantas. De acordo com os modelos comparativos de zonação e histogênese foliar, elaborados por morfologistas (Kaplan 1973, *apud* Piazza *et al.* 2005), todas as folhas de angiospermas estão divididas em zona superior e inferior, porém em dicotiledôneas, a zona superior dá origem à lâmina e pecíolo e a zona inferior à base foliar e estípulas, enquanto que, em muitas monocotiledôneas, a zona inferior origina a bainha e a maior parte da lâmina e a zona superior limita-se a ser precursor de uma estrutura rudimentar no ápice (Canales *et al.* 2005, Piazza *et al.* 2005). Além disso, a principal diferença no padrão de divisão celular, durante a morfogênese foliar em milho (monocotiledônea) e tabaco (dicotiledônea), é a orientação (Poething 1984). No milho, a divisão celular é polarizada (com as paredes celulares perpendiculares a nervura central); no tabaco, a divisão celular, na lâmina foliar, é na maior parte não-polarizada. Deste modo, no milho, o rápido e prolongado crescimento da base foliar conduz ao alongamento da folha, enquanto no tabaco resulta em aumento na espessura da base quando comparado com o ápice.

Portanto, a interpretação estrutural relacionada com as condições ambientais a que as plantas de determinada espécie estão sujeitas, não pode ser norteada por conclusões generalizadas baseadas em experimentos e observações com dicotiledôneas, tendo em vista as diferenças intrínsecas entre monocotiledôneas e dicotiledôneas.

1.2.5. Densidade estomática

A densidade estomática é maior nas folhas mais expostas à irradiação (Tab. 7). Aspecto que corresponde aos dados usualmente referidos na literatura (Allard *et al.* 1991, Abrans *et al.* 1992, Cao 2000, Duz *et al.* 2004, Fermino Jr. 2004). Em Bromeliaceae, o aumento na densidade estomática em folhas de sol, em relação às de sombra, foi verificada em *A. bromeliifolia* (Scarano *et al.* 2002) e em *D. brevifolia* (Lobo 2007). É por meio dos estômatos que ocorrem as trocas gasosas (Salisbury & Ross 1992, Lüttge 2002, Taiz & Zeiger 2004). Portanto, maior densidade estomática aumenta a captação de CO₂ e determina maior proximidade entre os estômatos, reduzindo a transpiração devido à

sobreposição de nuvens de vapor de água, além de reduzir a temperatura da superfície foliar (Larcher 2000, Dickison 2000).

Benzing (1980) inclui *Aechmea* entre as Bromeliaceae com via fotossintética do tipo CAM; entretanto não foram encontrados dados na literatura sobre o táxon em estudo. Fitter & Hay (1987) esclarecem que nas plantas CAM, cujo fechamento diurno dos estômatos bloqueia a evapotranspiração, a reserva hídrica proporcionada pelo hidrênquima ajuda a evitar o super aquecimento, pois este funciona como um depósito de calor. Lüttge (2002) registra que a pressão parcial interna de CO₂, em plantas CAM, é resultado da alta concentração do CO₂ nos espaços de ar da folha, em virtude da descarboxilação do malato, o que induz o fechamento estomático e conseqüentemente aumenta a eficiência hídrica. O gás carbônico, a água, a luz, a temperatura, a salinidade e os nutrientes são reconhecidos como os *inputs* ambientais mais importantes e estudados para a via fotossintética CAM; estes fatores estão direta ou indiretamente conectados, inibindo ou estimulando esta via (Lüttge 2004). Dada a variedade de fatores ambientais implicados na regulação da expressão CAM, mudanças substanciais nos conteúdos de hormônios endógenos têm sido observados em pesquisas com plantas pertencentes a esta via fotossintética (Taybi *et al.* 2002). As variedades de abacaxi (*Ananas comusus*-Bromeliaceae) tradicionalmente eram consideradas plantas CAM (Medina *et al.* 1994). Porém plantas de *Ananas comusus* (L.) Merr. var. *Smooth Cayenne* crescendo *in vitro* sob distintos regimes de temperaturas, podem desenvolver metabolismo C₃ ou via fotossintética CAM (Nievola *et al.* 2005).

No caso de uma planta CAM, que possui como estratégia de economia hídrica a abertura dos estômatos no período noturno, o aumento na densidade estomática não é justificada pela formação de microclima com sobreposição das nuvens de transpiração dos estômatos. Portanto este aumento pode ter papel relevante apenas em aumentar a captação de CO₂. Porém, no caso de uma planta CAM facultativa (que alterna CAM e C₃) este resultado poderia ser compreendido sob estes dois aspectos ecológicos, formação de microclima e maior capacidade de trocas gasosas.

Sob este ponto de vista até mesmo a função dos tricomas peltados pode ser analisada, pois além da função de absorção dos tricomas em algumas espécies de Bromeliaceae, estes incondicionalmente possuem função protetora da epiderme e mesofilo pois constituem uma barreira mecânica inicial para os raios solares. Porém, em plantas C₃, os tricomas também protegem os estômatos proporcionando sombra e a melhor formação de um microclima ameno, o que pode não estar ocorrendo em uma planta exclusivamente CAM. O

conhecimento da via fotossintética atuante em *A. lindenii* var. *lindenii* aponta para a necessidade de mais estudos fisiológicos com este táxon. Com o esclarecimento deste aspecto os dados sobre a anatomia poderão ser discutidos com maior embasamento.

1.2.6. Densidade de tricomas e razão estômatos-tricoma

A densidade de tricomas reduz com a irradiação, quando considerada a mesma forma de vida, e a relação entre quantidade de estômatos e tricomas é maior em plantas sob alta irradiação solar (Tab. 7).

Tomlinson (1969) relata as diferenças na razão estômato-tricoma entre as subfamílias (Tillandsioideae de um a 5 estômatos por tricoma; Bromelioideae de dois a três e Pitcairnioideae de 6 a 13) considerando a redução como uma especialização. Conforme o autor, a subfamília mais derivada, que inclui a maioria dos táxons epifíticos, possui menores índices, enquanto na subfamília menos especializada, onde encontram-se muitas terrícolas, o índice é maior. *Aechmea lindenii* var. *lindenii*, em relação à esta característica, conforme proposta de Tomlinson (1969), mostra-se com alto índice de especialização, pois varia de um a dois estômatos por tricoma (Tab. 7), apesar deste táxon pertencer a subfamília Bromelioideae.

Todos os tricomas peltados em Bromeliaceae são formados por pedicelo e ala, porém seu tamanho e forma podem variar entre os táxons ou até na mesma folha (Strehl 1983). A autora ressalta que as diferenças na estrutura, distribuição e tamanho dos tricomas, podem ser usadas para o estudo da filogenia das três subfamílias. Os tricomas peltados, em algumas espécies de Bromeliaceae, absorvem água e nutrientes, porém num contexto geral podem atuar como uma barreira mecânica na superfície foliar atenuando a irradiação solar incidente e protegendo os tecidos internos da folha. Além disso quando suas alas cobrem os estômatos favorecem a redução da transpiração contribuindo para a economia hídrica da planta (Tomlinson 1969). Os resultados não esperados na espessura da lâmina foliar e tecidos constituintes podem ter sido afetados por estes fatores. Portanto, a forma e tamanho destes tricomas podem ser mais relevantes para a compreensão das relações ecológicas existentes do que características quantitativas, como densidade de tricomas e relação estômato-tricoma. A completa visualização e mensuração do tamanho e formato do tricoma peltado em vista frontal em microscópio óptico é praticamente impossível devido à tridimensionalidade e translucidez desta estrutura. Apenas em microscopia eletrônica de

varredura que estes detalhes são esclarecidos, o que, apesar de esclarecedor, torna oneroso e complexo (tamanho x forma x quantidade) um estudo quantitativo sobre este aspecto.

1.2.7. Dimensões das células-guarda

As células-guarda expandem-se mais longitudinalmente nas folhas sob baixa irradiação, em relação àquelas sob alta irradiação, se considerada a mesma forma de vida (Tab. 7). O comprimento das células-guarda em lâminas foliares de plantas epifíticas, sob baixa irradiação, só diferiu das rupícolas sob alta irradiação. As plantas epifíticas em muitas das características analisadas mostram um padrão intermediário entre características de plantas sob alta e baixa irradiação solar.

De acordo com Abrans *et al.* (1992), a menor expansão das células-guarda pode minimizar a perda de água em situações de maior irradiação solar no ambiente. Dados de literatura (Duz *et al.* 2004, Arioli *et al.* 2008), referem que muitas vezes as células-guarda apresentam alteração de ambas dimensões (comprimento e largura), sob distintas intensidades de irradiação solar. Entretanto, estes dados geralmente correspondem a estudos com dicotiledôneas. É importante considerar que nestas os estômatos estão dispostos aleatoriamente (Wilkinson 1979) e a lâmina expande-se preferencialmente no sentido transversal (Poething 1984). Portanto, a divergência observada em *A. lindenii* var. *lindenii*, deve estar relacionada com as características intrínsecas das folhas de monocotiledôneas: os estômatos orientam-se longitudinalmente e há tendência a maior desenvolvimento sentido base-ápice.

2. Raízes adventícias

2.1. Características Qualitativas

As raízes de plantas adultas de *A. lindenii* var. *lindenii* são adventícias, provenientes do caule (Fig. 82-85). A raiz primária, em monocotiledôneas, frequentemente é efêmera e suas funções de absorção e/ou fixação passam a ser desempenhadas pelas raízes adventícias (Tillich 2000). Este padrão foi verificado em Bromeliaceae, como por exemplo para *Ananas comosus* (Krauss 1949b). Em *A. lindenii* var. *lindenii* ocorrem raízes intracorticais no rizoma, porém o detalhamento destas estruturas não será abordado no presente trabalho. As raízes adventícias externas estão constituídas por epiderme, córtex e cilindro central.

2.1.1. Epiderme

A epiderme nas raízes de *A. lindenii* var. *lindenii* é uniestratificada (Fig. 86-87) e possui pêlos absorventes (Fig. 88), características que ocorrem em raízes das três formas de vida (terrícola, rupícola e epífita). Meyer (1940), Krauss (1949b), Pita & Menezes (2002), Segecin & Scatena (2004) e Proença & Sajo (2008) observaram pêlos absorventes na epiderme de raízes de espécies de Bromeliaceae.

As células epidérmicas, em *A. lindenii* var. *lindenii*, alongadas no sentido longitudinal, semelhante ao que é descrito, por Krauss (1949b), para outra espécie de Bromeliaceae (*Ananas comosus*).

Com relação a estratificação deste tecido, em raízes de representantes da família, diversos autores (Meyer 1940, Krauss 1949b, Tomlinson 1969, Voltolini 2007, Lobo 2007) têm referido a presença de apenas um estrato celular. Entretanto, alguns autores (Pita & Menezes 2002, Segecin & Scatena 2004 e Proença & Sajo 2008) registram a ocorrência de velame em espécies de Bromeliaceae, ressaltando-se que Proença & Sajo (2008) incluem uma espécie de *Aechmea* epífita (*A. bromeliifolia* (Rudge) Baker), entre as 14 espécies investigadas. Tal fato mereceu especial atenção no presente estudo, especialmente considerando o fato de que uma das formas de vida de *A. lindenii* var. *lindenii* é epífita. Na literatura (Eames & MacDaniels 1947; Esau 1959; Cutter 1978; Fahn 1978, Mauseth 1988) é relatada a ocorrência de velame, tecido pluriestratificado, originado de divisões periclinais das células iniciais da protoderme, em raízes aéreas de espécies epífitas de

Araceae e Orchidaceae, sendo considerada de grande relevância para absorção de nutrientes. Porém, em *A. lindenii* var. *lindenii* não ocorre velame, o que foi confirmado pela análise dos tecidos do ápice meristemático (Fig. 86-87). Constata-se que não há ocorrência de divisões periclinais nem na protoderme, nem na epiderme. O tecido adjacente à epiderme, assim como os demais tecidos externos ao cilindro central, tem origem no meristema fundamental, o qual através de divisões anticlinais e periclinais e diferenciações celulares (forma celular, constituição da parede celular, entre outras) origina os distintos tecidos corticais (parênquima externo, anel esclerenquimático, parênquima interno e endoderme – Fig. 89).

2.1.2. Córtex

O córtex, nas raízes de *A. lindenii* var. *lindenii*, está constituído por parênquima, intercalado por esclerênquima, e endoderme (Fig. 89-94). A exoderme não é distinta histologicamente. O parênquima externo é um tecido compacto, com raros espaços intercelulares, e possui células de tamanho muito variado (Fig. 89). O parênquima interno caracteriza-se por apresentar conspícuos espaços intercelulares (Fig. 89).

Krauss (1949b), para outra espécie de Bromeliaceae (*Ananas comosus*), refere que as lacunas presentes no córtex interno são de origem lisígena. Conforme a autora, células contendo ráfides, arranjadas em uma única fileira longitudinal, na região cortical das raízes rompem-se e formam os canais de ar. Tomlinson (1969) menciona que o córtex interno, em Bromeliaceae, tipicamente lacunoso, é produzido pelo colapso celular. Lobo (2007) constatou que, próximo ao ápice de raízes de *D. brevifolia* (Bromeliaceae), ocorrem fileiras de células corticais contendo ráfides, concluindo sobre a possibilidade da origem das lacunas nas raízes da espécie serem similares ao de *Ananas comosus*. Foram observadas ráfides de oxalato de cálcio em idioblastos dispersos ápice radicular e no córtex interno de *A. lindenii* var. *lindenii*. Ráfides de oxalato de cálcio podem estar relacionadas com a deposição de substâncias desnecessárias a planta e, especialmente em partes jovens, com a proteção a herbivoria (Prychid & Rudall 1999). A relação das ráfides com a formação do aerênquima não foi investigada neste estudo. O aerênquima lisígeno promove não somente um sistema de aeração interno facilitando transferência de O₂, como também reduz o número de células que consome O₂, uma característica que pode facilitar em ambientes pouco oxigenados, como no caso dos solos úmidos (Drew *et al.* 2000). Porém, não parece ser o caso ocorrente no substrato onde ocorrem as espécies em estudo, talvez a espécie

apresente estas lacunas apenas como resultado de uma morte celular por aumento da espessura do órgão, ou seja, as células não expandem-se e conseqüentemente são rompidas.

As células de ambos parênquimas, externo e interno, são alongadas longitudinalmente. O anel esclerênquimático (Fig. 90-94) possui de dois a dez estratos de fibras septadas com parede celulares espessadas (Fig. 95), e alongadas longitudinalmente (Fig. 96). A presença de córtex constituído por parênquima externo compacto e interno com amplos espaços celulares, intercalados por esclerênquima foi verificado em raízes adventícias das bromélias *D. brevifolia* e *D. distachya* (Voltolini 2007, Lobo 2007). Segundo Krauss (1949b), o anel esclerênquimático, tecido pluriestratificado formado por células de paredes espessadas pode ajudar a retardar a perda de água do córtex interno da raiz para a região externa. Em *A. lindenii* var. *lindenii*, espécie que independente da forma de vida está sujeita à restrição hídrica, esta estruturação cortical deve também desempenhar relevante função de retenção hídrica.

Internamente, o córtex está delimitado por conspícua endoderme, cujas estrias de Caspary são visíveis apenas em regiões mais jovens das raízes. As paredes celulares deste tecido sofrem espessamento em forma de “O” (Fig. 94-95 e 97), com deposição de lignina e suberina, em camadas alternadas. Entre estas células ocorrem células de passagem, as quais mantêm paredes delgadas (Fig. 95). A célula endodérmica é alongada no sentido longitudinal (Fig. 98). Foram observados, em algumas raízes, indícios de atividade meristemática da endoderme (Fig. 99), contribuindo para a formação do parênquima interno. Endoderme meristemática ocorre em outras monocotiledôneas (Melo-de-Pina & Menezes 2003, Alonso *et al.* 2004, Almeida 2006, Voltolini 2007). Esta atividade meristemática deve possuir grande importância na formação do parênquima interno, porém em fases anteriores a total diferenciação da endoderme.

2.1.3. Cilindro central

O cilindro central, em raízes adventícias de *A. lindenii* var. *lindenii*, o está constituído por periciclo, sistema vascular e medula (Fig 97).

As raízes apresentam muitas ramificações, sendo comum a ocorrência de raízes laterais nas secções transversais (Fig. 97), originadas a partir do periciclo. Este tecido uniestratificado possui células parenquimáticas alongadas longitudinalmente. Em Bromeliaceae o número de estratos do periciclo pode variar entre um e dois (Solleder &

Meyer 1929 *apud* Krauss 1949b). Krauss (1949b) observou, no periciclo das raízes de *Ananas comosus* (Bromeliaceae), dois estratos de células parenquimáticas. Segecin & Scatena (2004) verificaram periciclo unisseriado, com células de paredes delgadas, em raízes de espécies de *Tillandsia*.

O sistema vascular (Fig 95 e 97) é poliarco, sendo formado por cordões de xilema alternos com o floema, o que, de acordo com Fahn (1974) é característica usualmente observada em raízes adventícias das monocotiledôneas.

O metaxilema, em *A. lindenii* var. *lindenii*, apresenta placas de perfuração escalariforme. Este tipo de placa foi reportada para elementos de vaso de raízes de oito espécies de Bromeliaceae (Cheadle 1942, *apud* Krauss 1949b).

A região medular é formada por células de paredes espessadas (Fig. 97), septadas e lignificadas, na forma de fibras.

Não foram observadas diferenças qualitativas entre as raízes adventícias de plantas terrícolas, rupícolas e epifíticas de *A. lindenii* var. *lindenii*.

As raízes em Bromeliaceae parecem manter sua estrutura e funções (ancoragem e absorção) independentemente da forma de vida desenvolvida pela espécie. A absorção deve ser otimizada por pêlos absorventes, pois estando presentes em grande quantidade, ampliam muito a superfície de contato com a rizosfera, com escassa disponibilidade hídrica e, portanto, com rara disponibilidade de nutrientes na fase líquida. O parênquima externo deve contribuir com a reserva hídrica, porém com características distintas das de tecido denominado velame. Enquanto células de um velame absorvem rapidamente a água e minerais que entram em contato com a rizoderme e liberam esta solução de modo lento para os tecidos externos do córtex (Benzig 1980), o parênquima externo em *A. lindenii* var. *lindenii* parece estar mais relacionado com um hidrênquima, absorvendo, reservando e liberando água e minerais de forma mais lenta. A resistência para ancoragem e boa sustentação é conferida pelo anel esclerenquimático e medula esclerificada.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Aechmea lindenii var. *lindenii* é uma bromélia que apresenta expressiva variação morfológica relacionada às condições ambientais. Evidentemente, as folhas são mais longas e com coloração mais escura nas plantas sob baixa irradiação solar, quando comparadas às sob alta irradiação solar.

As folhas e raízes de *A. lindenii* var. *lindenii* possuem estruturas histológicas semelhantes às descritas na literatura para *Aechmea*. As características anatômicas qualitativas não diferem sob distintas condições ambientais. As variações encontradas nestas condições são quantitativas e em geral relacionadas à intensidade de irradiação solar, contudo outros fatores certamente estão influenciando estes resultados.

Existem complexas situações ecológicas envolvidas no desenvolvimento das plantas analisadas envolvendo diferentes níveis de irradiação, água, temperatura e nutrientes. Tais variações ocorrem de maneira mais evidente entre distintos habitats, mas também podem ocorrer dentro do mesmo ambiente. Estudos experimentais, padronizados e com variáveis isoladas são importantes, contudo na natureza esta regularidade nunca é encontrada. A interpretação dos resultados de estudos realizados com plantas retiradas do ambiente natural é complexa, pois envolve a história ontogenética de cada indivíduo, assim como os fatores ambientais de difícil mensuração. Tais estudos são essenciais, pois, apesar da complexidade, consideram a heterogeneidade ambiental na interpretação dos padrões observados, e, por consequência, apontam para necessidade de maior aprofundamento.

Como exemplo, neste estudo, citamos a ocorrência de hidrênquima mais espesso em lâminas foliares de plantas sob baixa irradiação do que em alta irradiação e valores estatisticamente iguais de suculência em plantas sob baixa irradiação solar e terrícolas sob alta irradiação. A situação esperada, com base na literatura relativa à variação na espessura do hidrênquima, sob diferentes irradiações solares, seria inversa. Entretanto, o sinergismo e antagonismo de diversos fatores bióticos e abióticos determinam padrões distintos dos que seriam esperados se considerados apenas um dos fatores.

Algumas características que destacaram às plantas rupícolas sob alta irradiação solar, em relação às demais condições, como maior espessura do clorênquima e menor teor de clorofila *a*, *b* e total, devem ser analisadas considerando-se, além da questão da irradiação, a influência de borrifos marinhos e ventos fortes às quais estão submetidas. Em relação às distinções encontradas entre as características de terrícolas e rupícolas sob alta irradiação solar, outro fator relevante pode ser a coloração do substrato influenciando na

luminosidade e temperatura. A areia, no caso das terrícolas, é de cor clara, esbranquiçada e deve refletir mais a irradiação, enquanto as rochas possuem coloração escura, entre cinza e negro, devem absorver parte desta irradiação.

Características quantitativas observadas nas folhas de plantas *A. lindenii* var. *lindenii* totalmente expostas ao sol podem auxiliar na prevenção do excesso de incidência da irradiação solar e restrições hídricas, como menor área da lâmina foliar, aumento na densidade de estômatos, maior espessura da célula epidérmica da face adaxial e membrana cuticular na face abaxial, quando comparados com plantas sob baixa irradiação solar.

Durante a discussão deste trabalho tornou-se evidente a necessidade de estudos relacionadas a aspectos de anatomia ecológica de monocotiledôneas. Sugere-se pesquisas futuras com *A. lindenii* var. *lindenii* nas áreas de Fisiologia e Ecofisiologia referentes a capacidade absorviva dos tricomas em distintas regiões da folha e o sobre o tipo de metabolismo fotossintético atuante; bem como trabalhos ecológicos de dinâmica de população, relacionando a distribuição da espécie, características da reprodução assexuada e distintos fatores ambientais. Estes estudos somados aos resultados morfo-anatômicos do presente trabalho poderão esclarecer de modo mais amplo as adaptações e/ou aclimações que ocorrem em *A. lindenii* var. *lindenii*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M.C.; Klooppel, B.D. & Kubiske, M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus setorina*. **Tree Physiology**, **10**: 343-355.
- Aguiar, T.V.; Sant'anna-Santos, B.F.; Azevedo, A.A. & Ferreira, R.S. 2007. ANATI QUANTI: Software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. **Planta Daninha**, **25**: 649-659.
- Allard, G.; Nelson, C.J. & Pallardy, S.G. 1991. Shade effects on growth of tall fescue: I. leaf anatomy and dry matter partitioning. **Crop Science**, **31**: 163-167.
- Almeida, S.L. 2006. Morfoanatomia dos órgãos vegetativos de *Anthurium coriaceum* G. Don (Araceae) em diferentes estádios de desenvolvimento. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. Florianópolis. UFSC, 75 p.
- Alonso, A. A.; Moraes-Dallaqua, M. A. & Menezes, N. L. 2004. Endoderme com atividade meristemática em raiz de *Canna edulis* Kerr-Gawler (Cannaceae). **Acta Botanica Brasilica**, **18**: 693-699.
- Alquini, Y. & Brito, C.J.F.A. 1996. A New Method for Staining Botanical Material Embedded in Glycol Methacrylate (Gma). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, **39**: 949-951.
- Anderson, I.M. 1986. Photoregulation of the composition, function and structure of thylacoid membranes. **Annual Review of Plant Physiology**, **37**: 93-136.
- Aoyama, E.M & Sajo, M.G .2003. Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, **26**: 461-473.
- Araus, J.L. & Hogan, K.P. 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearing and forest understory during the dry season. **American Journal of Botany**, **81**: 726-738.
- Arioli, T.; Voltolini, C.H. & Santos, M. 2008. Morfoanatomia foliar da reófito *Raulinoa echinata* R.S. Cowan –Rutaceae. **Acta Botanica Brasilica**, **22**: 723-732.

- Arnon, D.J. 1949. Copper enzymes in isolated chloroplast polyphenoloxidases in *Beta vulgaris*. **Plant Physiology**, **24**: 1-15.
- Atlas de Santa Catarina**. 1986. Gabinete de Planejamento e Coordenação Geral. Subchefia de Estatística, Geografia e Informática. Rio de Janeiro, Aerofoto Cruzeiro. 173p.
- Ayres, M.; Ayres, Júnior M.; Ayres D.L. & Santos, A.S. 2007. **BioEstat 5.0: Aplicações estatísticas nas áreas das ciências biológicas e médicas**. Sociedade Civil Mamirauá/CNPq: Belém, Brasil.
- Barber, J. & Andersson, B. 1992. Too much a good thing: light can be bad for photosynthesis. **Trends in Biochemical Sciences**, **17**: 61-66.
- Benzing, D.H. 1980. **The Biology of the Bromeliads**. USA, Mad River Press. 228p.
- Benzing, D.H. 2000. **Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation**. USA, Cambridge University Press. 690p.
- Benzing, D.H. & Burt, K.M. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, **97**: 269-279.
- Benzing, D.H.; Henderson, K. Kessel, B. & Sulak, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. **American Journal of Botany**, **63**: 1009-1014.
- Bissing, D.R. 1974. Haupt's Gelatin Adhesive Mixed with Formalin for Affixing Paraffin Sections to Slides. **Stain Technology**, **49**: 116-117.
- Boeger, M.R.T. & Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, **26**: 61-72.
- Braga, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. **Acta Amazônica**, **7**:1-74.
- Brasil. 1993. Decreto-lei nº 750, 10 de fevereiro de 1993. **Coletânea de Legislação e Jurisprudência**, **57**: 94-96.
- Camerik, A.M. & Werger, M.J.A. 1981. Leaf characteristics of the flora of the high plateau of Itatiaia, Brasil. **Biotropica**, **13**: 39-48.

- Canales, C.; Grigg, S. & Tsiantis, M. 2005. The formation and patterning of leaves: recent advances. **Planta**, **221**: 752–756.
- Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany**, **78**: 1245-1253.
- Capobianco, J.P.R. 2002. Mata Atlântica: Conceito, abrangência e área original. In: Schäffer, W.B. & Prochnow, M. (Org.). **A Mata Atlântica e você: como preservar, recuperar e se beneficiar da mais ameaçada floresta brasileira**. Brasília, Apremavi. p.111-124.
- Carlquist, S. 1982. The use of ethylenediamine in softening hard plant structures for paraffin sectioning. **Stain Technology**, **57**: 311-317.
- Chow, W.S. & Anderson, J.M. 1987. Photosynthetic responses of *Pisum sativum* to an increase irradiance during growth I. Photosynthetic activities. **Australian Journal of Plant Physiology**, **14**: 1-18.
- Comitê Itajaí. 2006. Disponível em: <<http://www.comiteitajai.org.br/brhpindex.php>>. Acesso em 19 de outubro de 2006.
- Costa, A.F. 1982. **Farmacognosia**. Vol.III. Farmacognosia Experimental. 2ª ed. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian. 1032p.
- Cutter, E.G. 1978. **Plant Anatomy. Part 1: Cells and tissues**. 2ª ed. London, William Clowes & Sons Limited. 315p.
- Daubenmire, R.F. 1974. **Plants and Environment**. 3ª ed. New York, Wiley & Sons. 422p.
- Dickison, W.C. 2000. **Integrative Plant Anatomy**. USA, Academic Press. 533p.
- Dillenburg, L.R.; Rosa, L.M.G. & Oliveira, P.L. 1986. Anatomia foliar de *Blutaparou portulacoides* (St. Hil.) Mears (AMARANTHACEAE) sob condições salinas e não salinas. **Iheringia, Série Botânica**, **35**: 151-164.
- Drew, M.C.; He, C.J. & Morgan, P.W. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. **Trends in Plant Science**, **5**: 123-7.

- Duz, S.R.; Siminski, A.; Santos, M. & Paulilo, M.T.S. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, **27**: 587-596.
- Eames, A.J. & MacDaniels, L.H. 1947. **An Introduction to Plant Anatomy**. London, MacGraw-Hill Books. 427p.
- Esau, K. 1959. **Anatomia Vegetal**. Barcelona, Ed.Omega. 729 p.
- Esteves, F.A. & Lacerda, L.D. 2000. Introdução. In: Esteves, F.A. & Lacerda, L.D. (Eds.). 2000. **Ecologia de restingas e lagoas costeiras**. Rio de Janeiro, Computer & Publish Editoração Gráfica. 394p.
- Fahn, A. 1974. **Plant Anatomy**. 2^a ed. Oxford, Pergamon Press. 643p.
- Fahn, A. 1978. **Anatomia Vegetal**. Madrid, H. Blume Ediciones. 643p.
- Fahn, A. & Cutler, D.F. 1992. **Xerophytes**. Germany, Gebrüder Borntraeger. 176p.
- Falkenberg, D. B. 1999. Aspectos da Flora e da Vegetação Secundária da restinga de Santa Catarina, Sul do Brasil. **Insula**, **28**: 1-30.
- Fermino-Jr., P.C.P. 2004. Anatomia ecológica comparada de folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) na vegetação de restinga e na Floresta Ombrófila Densa. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. Florianópolis. UFSC, 69 p.
- Fernandes, S. D. C. 2007. Morfologia, anatomia, histoquímica e aspectos fisiológicos da lâmina foliar de espécies de *Clusia* (Clusiaceae). Dissertação de Mestrado em Botânica. Brasília. Universidade de Brasília, 134p.
- Fitter, A.H. & Hay, R.K.M. 1987. **Environmental physiology of plants**. 2^a ed. London, Academic Press. 423 p.
- Fonseca, C.R.; Overton, J.M.; Collins, Bronwyn, C. 2000. Shifts in trait-combinations along rainfall and phosphorus gradients. **Journal of Ecology**, **88**: 964-977.
- Gerlach, D. 1984. **Botanische mikrotechnik**. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 311p.
- Givnish, T.J. 1988. Adaptation to sun and shade: a whole perspective. **Australian Journal of Plant Physiology**, **15**: 63-92.

- Griffiths, H. & Maxwell, K. 1999. In memory of C. S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? **Functional Ecology**, **13**: 15–23.
- Haberlandt, G. F. J. 1928. **Physiological Plant Anatomy**. Reedição. London, Macmillan. 777p.
- Hendry, G.A.F.; Houghton, J.D. & Brown, S.B. 1987. The degradation of chlorophyll. A biological enigma. **New Phytologist**, **107**: 255-302.
- Hesp, A.P. 1991. Ecological processes and plant adaptations on coastal dunes. **Journal of Arid Environments**, **21**: 165-191.
- Horres, R.; Schulte, K.; Weising, K. & Zizka, G. 2007. Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae)—evidence from molecular and anatomical studies. **Aliso**, **23**: 27-43.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant Microtechnique**. New York, McGraw Hill Book. 523p.
- Jones, H.G. 1994. **Plantas and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. Cambridge, Cambridge University Press. 428p.
- Judd, W.S.; Campbell, C.S.; Kellogg, E.A. & Stevens, P.F. 1999. **Plant Systematics: a phylogenetic approach**. USA, Sinauer Associates. 465p.
- Klein, R.M. 1978. **Mapa fitogeográfico do estado de Santa Catarina**. Itajaí, SUDESUL/FATMA/HBR. 24p.
- Kraus, J.E & Arduin, M. 1997. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédica, RJ, Editora Universidade Rural. 194p.
- Krauss, B.H. 1949a. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L) Merr. (continued) II. The leaf. **Botanical Gazette**, **110**: 303-404.
- Krauss, B.H. 1949b. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L) Merr. (concluded) II. The root and the cork. **Botanical Gazette**, **110**: 555-587.
- Lacerda, C.F.; Júnior, J.O.A.; Filho, L.C.A.L.F.; Oliveira, T.S.; Guimarães, F.V.A.; Gomes-Filho, E.; Prisco, J.T. & Bezerra, M.A. 2006. Morpho-physiological responses of cowpea leaves to salt stress. **Brazilian Journal of Plant Physiology**, **18**: 455-465.
- Lambers, H.; Stuart, F. & Pons, T.L. 1998. **Plant Physiological Ecology**. New York, Springers-Verlag. 540p.

- Larcher, W. 2000. **Ecofisiologia Vegetal**. Rima Artes e Textos: São Paulo. 531p.
- Lee, D.W.; Baskaran, K. Mansor, M.; Mohamad, H. & Yap, S. K. 1996. Irradiance and spectral quality effect Asian tropical rain forest tree seedling development. **Ecology**, **77**: 568-580.
- Lee, H.S.J.; Lüttge, U.; Medina, E.; Smith, J.A.C.; Cram, W.J.; Diaz, M.; Griffiths, H.; Popp, M.; Schäfer, C.; Stimmel, K-H. & Thonke, B. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela III – *Bromelia humilis* Jacq. a terrestrial CAM bromeliad. **New Phytologist**, **111**: 253–271.
- Lenzi, M.; Matos J.M. & Orth, A.I. 2006. Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). **Acta Botanica Brasilica**, **20**: 487-500.
- Lobo, G.M. 2007. Morfoanatomia da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae). Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. Florianópolis. UFSC, 93 p.
- Luque, R.; Sousa, H.C. & Kraus, J.E. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azulão 8 GS ou 8GX. **Acta Botanica Brasilica**, **10**: 199-212.
- Luther, H.E. 2000. **An alphabetical list of bromeliad binomials**. The Bromeliad Society, Inc., Oregon. 109p.
- Lüttge, U. 2002. CO₂-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. **Journal of Experimental Botany**, **53**: 2131-2142.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). **Annals of Botany**, **93**: 629-652.
- Mantovani, A. 1999. A Method to Improve Leaf Succulence Qualification. **Brazilian Archives and Biology and Tecnology**, **42**: 9-14.
- Mantovani, A. & Iglesias, R.R. 2005. Quando aparece a primeira escama? Estudo comparativo sobre o surgimento de escamas de absorção em três espécies de bromélias terrestres de restinga. **Rodriguésia**, **56**: 73-84.
- Mantuano, D.G. 2008. Crescimento clonal em *Neoregelia cruenta* na restinga de Jurubatiba: estrutura populacional, plasticidade morfo-anatômica e integração

- fisiológica. Tese de Doutorado em Botânica. Rio de Janeiro. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 104 p.
- Mantuano, D.G.; Barros, C.F. & Scarano, F. R. 2006. Leaf anatomy variation within and between three “restinga” populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr. (Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, **29**: 209-215.
- Martin, C.E. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. **Botanical Review**, **60**: 1–82.
- Mattos, E.A. 1998. Perspectives comparative ecophysiology of some brasilian vegetation types: leaf CO₂ and H₂O gas exchange, chlorophyll a fluorescence and carbon isotope discrimination. In.: Scarano, F.R. & Franco, A.C. (Eds). 1998. **Ecophysiological strategies of xerophytic and amphibious plants em the neotropics**. Series Oecologia Brasiliensis. Vol.IV. Rio de Janeiro, PPGE-UFRJ. p.1.-22.
- Mattos, E.A.; Braz, M.I.G.; Cavalin, P.O.; Rosado, B.H.P.; Gomes, J.M.; Martins, L.S.T. Arruda, R.C.O. 2004. Variação espacial e temporal em parâmetros fisioecológicos de plantas. In: Rocha, C.F.D; Esteves, F.A. & Scarano, F.R. (eds). 2004. Pesquisas de longa duração na Restinga de Jurubatiba: ecologia, história natural e conservação. São Carlos, RiMa. 374p.
- Mauseth, J.D. 1988. **Plant Anatomy**. USA, The Benjamin/Cummings. 560p.
- Maxwell, C.; Griffiths, H.; Borland, A.M.; Broadmeadow, S.J. & McDavid, C.R. 1992. Photoinhibitory responses of the epiphytic bromeliad *Guzmania monostachia* during the dry season in Trinidad maintain photochemical integrity under adverse conditions. **Plant, Cell & Environment**, **15**: 37–47.
- Maxwell, K.; Marrison, J.L.; Leech, R.M.; Griffiths, H. & Horton, P. 1999. Chloroplast acclimation in leaves of *Guzmania monostachia* in response to high light. **Plant Physiology**, **121**: 89-95.
- Medina, E.; Ziegler, H.; Lüttge, U.; Trimborn, P. & Francisco, M. 1994. Light conditions during growth as revealed by C values of leaves of primitive cultivars of *Ananas comosus*, an obligate CAM species. **Functional Ecology**, **8**: 298–305.

- Melo-de-Pina, G.F.A. & Menezes, N.L. 2003. Meristematic endodermis and secretory structures in adventitious roots of *Richtera* Kuntze (Mutisieae-Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, **26**: 1-10.
- Metcalf, C.R. 1983. Ecological Anatomy and Morphology General Survey. In: Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1983. **Anatomy of the Dicotyledons**. Vol.II. 2^a ed. Oxford, Clarendon Press. p.126-149.
- Meyer, L. 1940. Zur anatomie und entwicklungsgeschichte der Bromeliaceenwurzeln. **Planta**, **31**: 492-522.
- Murchie, E. H. & Horton, P. 1997. Acclimation of photosynthesis to irradiance and spectral quality in British plant species: chlorophyll content, photosynthetic capacity and habitat preference. **Plant, Cell and Environment**, **20**: 438-448
- Napp-Zinn, K. 1984. **Handbuch der Pflanzenanatomie. VIII Anatomie des Blattes**, 2. Blattanatomie der Angiospermen, B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. Germany, Gbdr. Borntraeger. 520p.
- Nievola, C.C.; Kraus, J.E.; Freschi, L.; Souza, B.M. & Mercier, H. 2005. Temperature determines the occurrence of CAM or C₃ photosynthesis in pineapple plantlets grown in vitro. **In Vitro Cell. Dev. Biol.—Plant**, **41**: 832–837.
- Niinemets, U. 2001. Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. **Ecology**, **82**: 453–469.
- Paiva, J.G.A; Fank-de-Carvalho, S.M.; Magalhães, M.P. & Graciano-Ribeiro, D. 2006. Verniz vitral incolor 500[®]: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. **Acta Botanica Brasilica**, **20**: 257-264.
- Parkhurst, D.F. 1994. Tansley review n^o 65. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. **New Phytologist**, **126**: 449-479.
- Parkhurst, D.F. & Loucks, O.L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. **Journal of ecology**, **60**: 505-537.
- Paulilo, M.T.S. 2000. Ecofisiologia de plântulas e plantas jovens de *Euterpe edulis* Mart. (Arecaceae): Comportamento em relação à variação de radiação solar. **Sellowia**, **49**: 93-105.

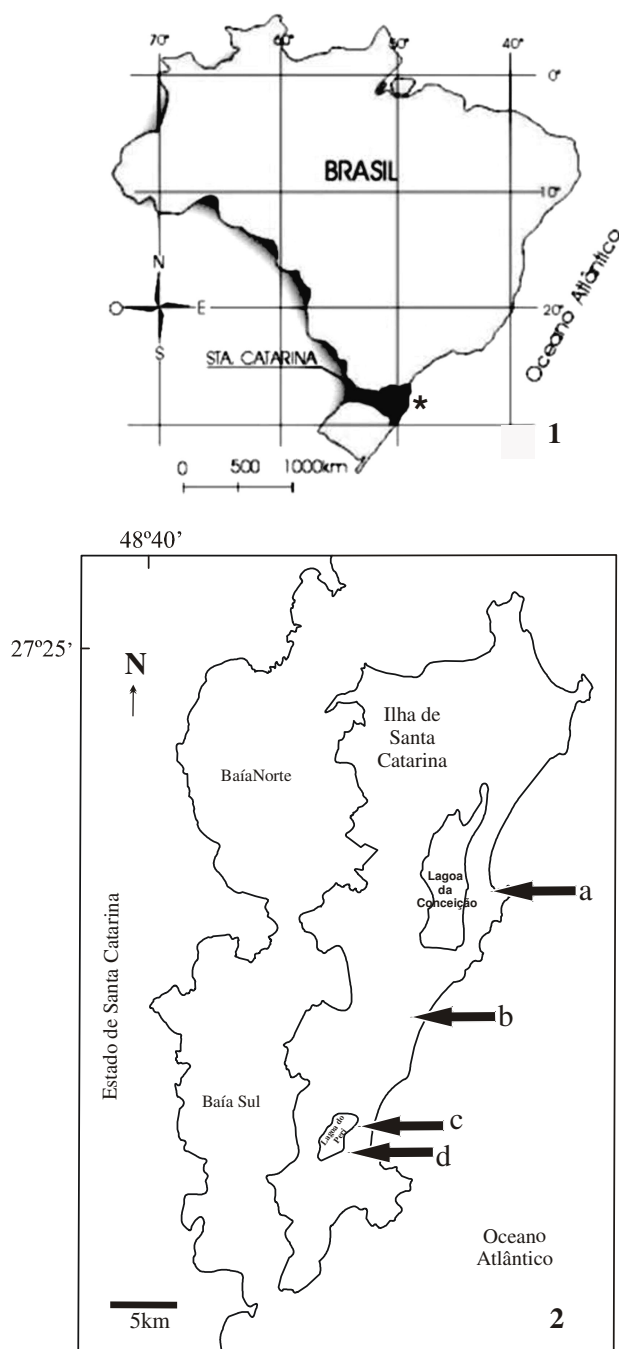
- Pearcy, R. W.; Muraoka, H. & Valladares, F. 2005. Crown architecture in sun and shade environments: assessing function and trade-offs with a three-dimensional simulation mode. **New Phytologist**, **166**: 791–800.
- Piazza, P.; Jasinski, S. & Tsiantis, M. 2005. Evolution of leaf developmental mechanisms. **New Phytologist**, **167**: 693–710.
- Pita, P.B. & Menezes, N.L. 2002. Anatomia da raiz de espécies de *Dyckia Schult. f.* e *Encholirium Mart. ex Schult. & Schult. f.* (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. **Revista Brasileira de Botânica**, **25**: 25-34.
- Pittendrigh, C. S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. **Evolution**, **2**: 58-89.
- Poething, S. 1984. Cellular parameters of leaf morphogenesis in maize and tobacco. In: White, R. A. & Dickison, W. C. (Eds). 1984. **Contemporary problems in Plant anatomy**. Academic Press, Inc. 598p.
- Proença, S. L. & Sajo, M.G. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea Ruiz & Pav.* (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, **18**: 319-331.
- Proença, S. L. & Sajo, M.G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, SP. **Acta Botanica Brasilica**, **21**: 657-673.
- Proença, S.L. & Sajo, M.G. 2008. Rhizome and root anatomy of 14 species of Bromeliaceae. **Rodriguésia**, **59**: 113-128.
- Provenzi, G.; Falcão, L.D.; Fett, R. & Luiz, M.T. B. 2006. Estabilidade de antocianinas de uvas Cabernet Sauvignon com β - e γ -Ciclodextrinas. **Brazilian Journal Food Technology**, **9**: 165-170.
- Prychid, C.J. & Rudall, P.J. 1999. Calcium oxalate crystals in monocotyledons: a review of their structure and systematics. **Annals of Botany**, **84**: 725–739.
- Read, J.; Sanson, G.D.; Wichatitsky, M.G. & Jaffre, T. 2006. Sclerophylly in two contrasting tropical environments: low nutrients vs. low rainfall. **American Journal of Botany**, **93**: 1601–1614.
- Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a Malária-Bromélia Endêmica. In: **Flora Ilustrada Catarinense**. Parte I. Fascículo Bromélia. 808p.

- Rizzini, C.T. 1979. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos sociológicos e florísticos**. São Paulo, Hucitec & Ed. da Universidade de São Paulo. 325p.
- Rôças, G.; Scarano, F.R. & Barros, C.F. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **136**: 231-238.
- Roderick, M.L.; Berry, S.L.; Noble, I.R. & Farquhar, G.D. 1999. A theoretical approach to linking the composition and morphology with the functional leaves. **Functional Ecology**, **13**: 683-695.
- Roth, I. 1976. **Anatomy de las Plantas Superiores**. Caracas, Ed. Biblioteca Universidade Central de Venezuela. 357p.
- Ruzin, S.E. 1999. **Plant Microtechnique and Microscopy**. New York, Oxford University Press. 322p.
- Salisbury, F.B. & Ross, C.W. 1992. **Plant Physiology**. 4^a ed. California, Wadsworth Publishing Company. 322p.
- Scarano, F. R.; Duarte, H. M.; Rôças, G.; Barreto, S. M. B.; Amado, E. F.; Reinert, F.; Wendt, T.; Mantovani, A.; Lima H. R. P. & Barros, C. F. 2002. Acclimation or stress symptom? An integrated study of intraspecific variation in the clonal plant *Aechmea bromeliifolia*, a widespread CAM tank-bromeliad. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **140**: 391-401.
- Scatena, V.L. & Scremin-Dias, E. 2003. Parênquima, colênquima e esclerênquima. In: Appezzato-da-Glória, B.A. & Carmello-Guerreiro, S.M (Eds.). 2003. **Anatomia Vegetal**. Viçosa, UFV. p.109-127.
- Schmidt, J.E. & Kaiser, W. M. 1987. Response of the succulent leaves of *Peperomia magnoliaefolia* to dehydration water relations and solute movement in chlorenchyma and hydrenchyma. **Plant Physiologist**, **83**: 190-194.
- Segecin, S. & Scatena, V.L. 2004. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, **18**: 253-260.
- Smith, L.B. & Downs, R. J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica** **1**. New York, Hafner Press. 658p.

- Smith, W.K.; Bell, D.T. & Shepherd, K.A. 1998. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five western Australian communities. **American Journal of Botany**, **85**: 56–63.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1969. **Biometry**. San Francisco, Freeman and Company. 776p.
- Sousa, G.M.; Estelita, M.E.M. & Wanderley, M.G.L. 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromelioideae. **Revista Brasileira Botânica**, **28**: 603-613.
- Souza, L.A.; Rosa, S.M; Moscheta, I. S.; Mourão, K.S.M.; Rodella, R.A.; Rocha, D.C. & Lolis, M.I.G.A. 2005. **Morfologia e Anatomia Vegetal. Técnicas e Práticas**. Ponta Grossa, UEPG. 192p.
- Statistica. 2004. StatSoft, Inc. (data analysis software system), version 7.
- Stewart, R.N. & Dermen, H. 1975. Flexibility in ontogeny as shown by the contribution of the shoot apical layers to leaves of periclinal chimeras. **American Journal of Botany**, **62**: 935-947.
- Stewart, R.N. & Dermen, H. 1979. Ontogeny in monocotyledons as revealed by studies of the developmental anatomy of periclinal chimeras. **American Journal of Botany**, **66**: 47-58.
- Strehl, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usadas na filogenia de bromeliáceas. **Iheringia Serie Botanica**, **31**: 105-119.
- Syversten, J.P.; Lloyd, J.; McConchie, C.; Kriedemann, P.E. & Farquhar, G.D. 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant, Cell and Environment**, **18**: 149-157.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2004. **Fisiologia Vegetal**. 3ª ed. Porto Alegre, Artmed Editora. 719p.
- Taybi, T.; Cushman, J.C. & Borland, A.M. 2002. Environmental, hormonal and circadian regulation of crassulacean acid metabolism expression. **Functional Plant Biology**, **29**: 669 – 678.
- Tebaldi, F.L.H.; Silva, J.F.C.; Vasquez, H.M.; Thiebaut, J.T.L. 2000. Composição Mineral das Pastagens das Regiões Norte e Noroeste do Estado do Rio de Janeiro. 3. Matéria Orgânica, Alumínio e pH dos Solos. **Revista Brasileira de Zootecnia**, **29**:382-386

- Terashima, I; Miyazawa, S-I & Handa, Y.T. 2006. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, **114**: 93-105.
- Tillich, H.J. 2000. Ancestral and derived character states in seedlings of Monocotyledons. In: Wilson, K.L. & Morrison, D.A. (Eds.) 2000. **Monocots: Systematics and Evolution**. Melbourne, Csiro. p. 221-229.
- Tomlinson, P.B. 1969. **Anatomy of the monocotyledons: III Commelinales-Zingiberales**. Oxford, Oxford University Press. 446p.
- Turner, I.M. 1994. A quantitative analysis of leaf form in woody plants from the world's major broadleaved forest types. **Journal of Biogeography**, **21**: 413-419.
- Valladares, F. & Brites, D. 2004. Leaf phyllotaxis: Does it really affect light capture? **Vegetatio**, **174**: 11-17.
- Voltolini, C.H. 2007. Morfoanatomia de órgãos vegetativos da reófito *Dyckia distachya* Hassler (Bromeliaceae). Trabalho de Conclusão de Curso em Ciências Biológicas. Florianópolis. UFSC, 58p.
- Wilkinson, H. P. 1979. The plant surface (mainly leaf). In: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1979. **Anatomy of the Dicotyledons**. Vol.I. 2^a ed. Oxford, Clarendon Press. p.97-162.
- Witkowski, E.T.F & Lamont, B.B. 1991. Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. **Oecologia**, **88**: 486-493.
- Wright, I.J.; Westoby, M. & Reich, P.B. 2002. Convergence towards higher leaf mass per area in dry and nutrient-poor habitats has different consequences for leaf life span. **Journal of Ecology**, **90**: 534-543.
- Yin, Z. & Johnson, G. 2000. Photosynthetic acclimation of higher plants to growth in fluctuating light environments. **Photosynthesis Research**, **63**: 93-107.
- Yoshida, S.; Ohnishi, Y. & Kitagishi, K. 1962. Histochemistry of silicon in rice plant. III. The presence of cuticle-silica double layer in the epidermal tissue. **Soil Science And Plant Nutrition**, **8**: 1-5.

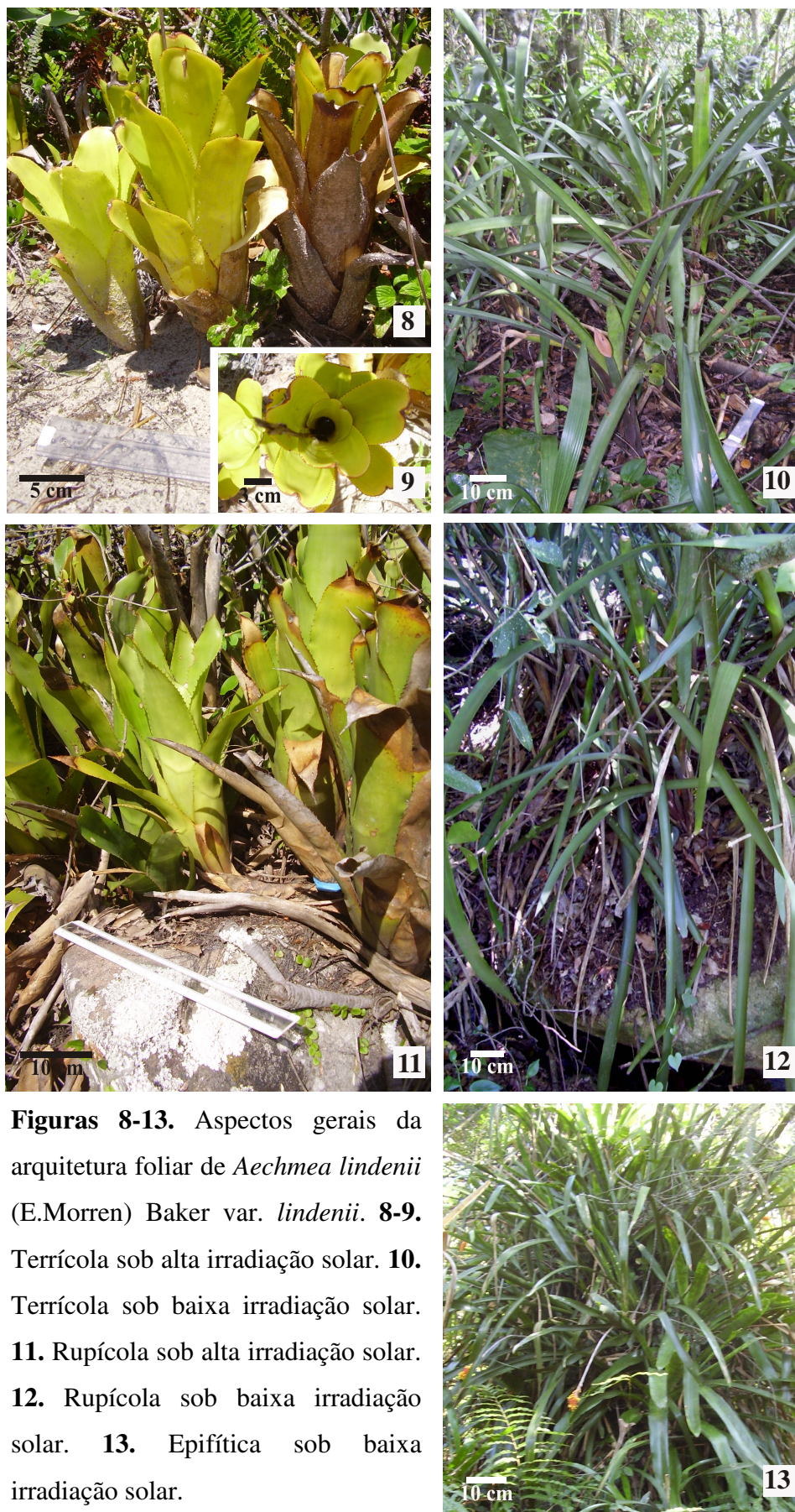
FIGURAS



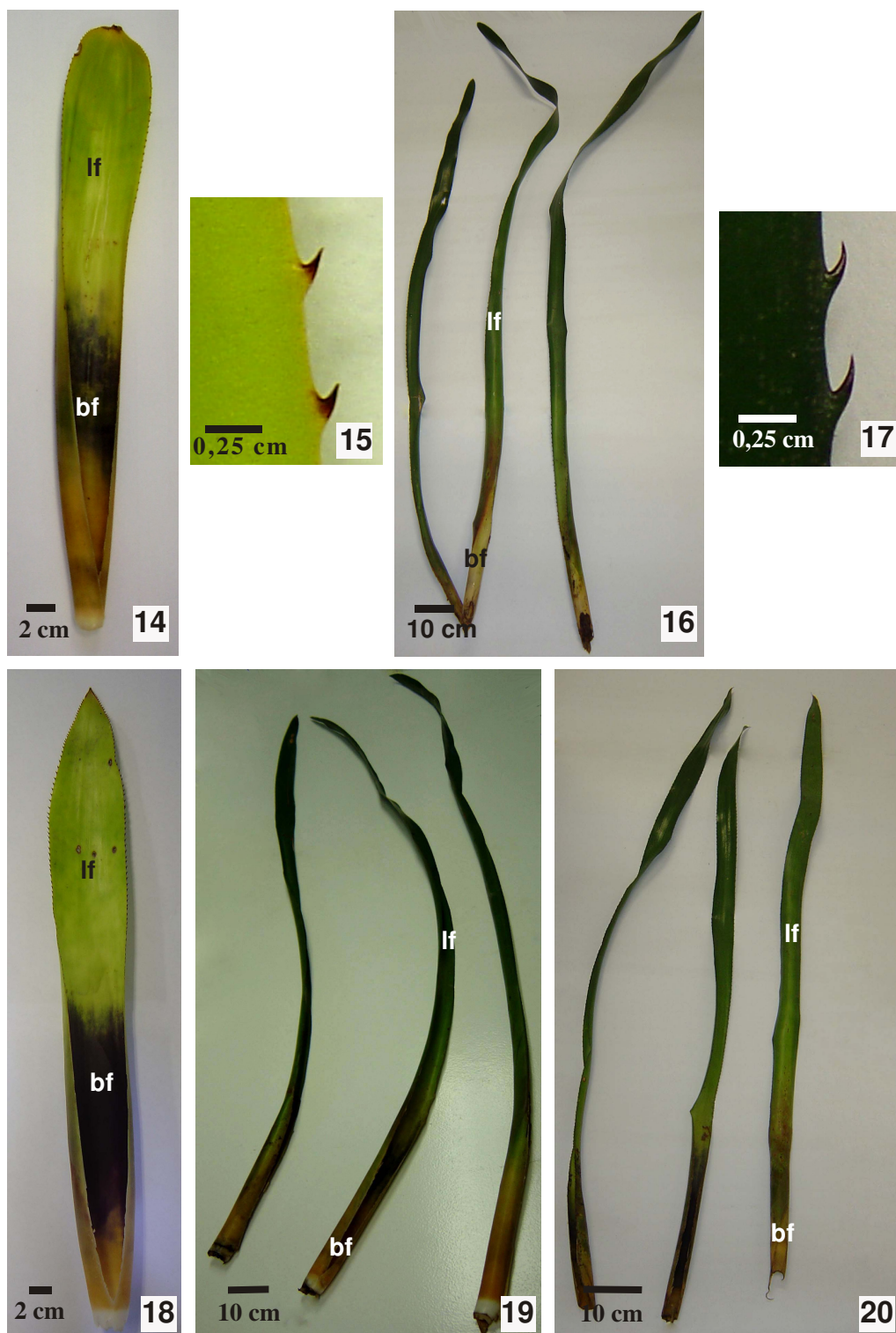
Figuras 1-2. Mapas localizando as áreas de coleta do material de estudo. **1.** Mapa do Brasil destacando o Estado de Santa Catarina e localização da Ilha de Santa Catarina (*) (adaptado de Comitê do Itajaí 2006). **2.** Ilha de Santa Catarina, Florianópolis, SC. (adaptado do Atlas de Santa Catarina 1986). Setas indicam os locais de coleta de amostras de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*: **a-** Barra da Lagoa, rupícolas sob alta irradiação solar; **b-** Praia do Campeche, terrícolas sob alta irradiação solar; **c-** Lagoa do Peri, terrícolas e epifíticas sob baixa irradiação solar; **d-** Lagoa do Peri- rupícolas sob baixa irradiação solar.



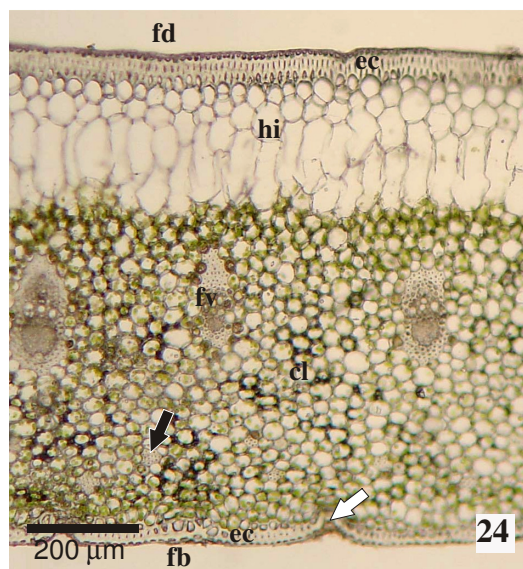
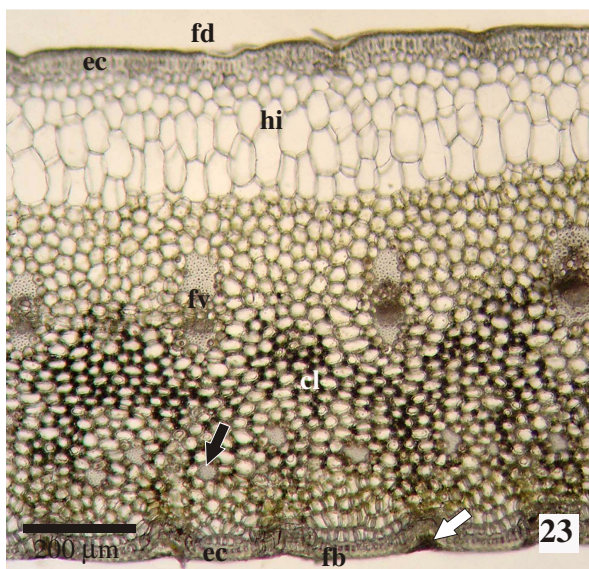
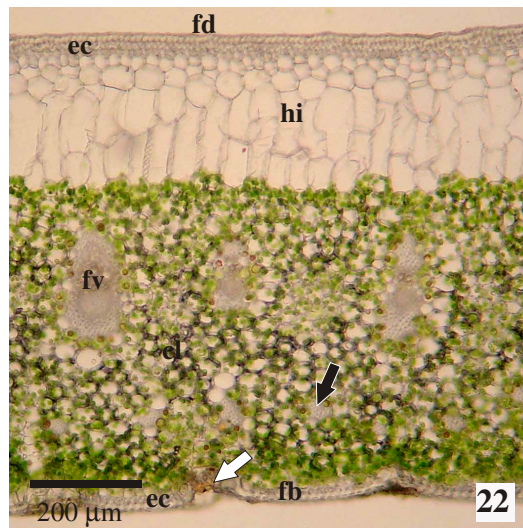
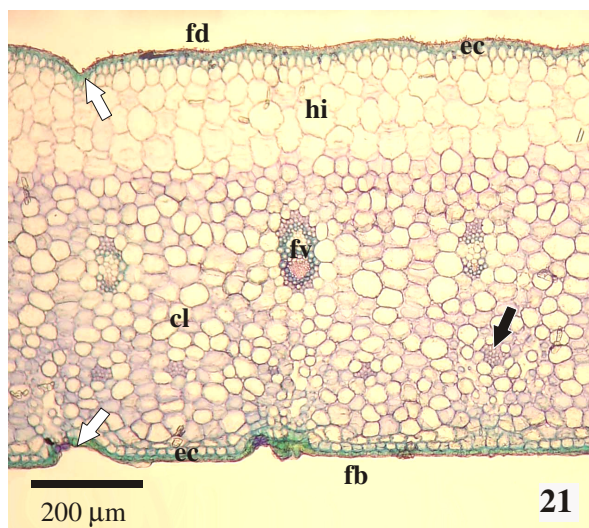
Figuras 3-7. Vistas gerais de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii* em hábitat natural. **3.** Terrícola sob alta irradiação solar. **4.** Terrícola sob baixa irradiação solar (seta). **5.** Rupícola sob alta irradiação solar. **6.** Rupícola sob baixa irradiação solar. **7.** Epifítica sob baixa irradiação solar (seta).



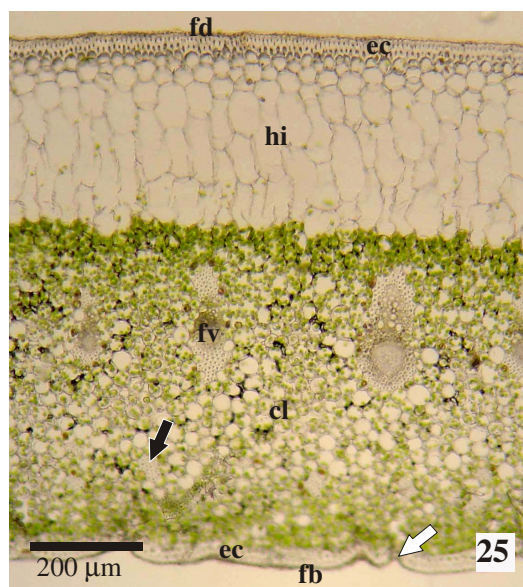
Figuras 8-13. Aspectos gerais da arquitetura foliar de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **8-9.** Terrícola sob alta irradiação solar. **10.** Terrícola sob baixa irradiação solar. **11.** Rupícola sob alta irradiação solar. **12.** Rupícola sob baixa irradiação solar. **13.** Epifítica sob baixa irradiação solar.

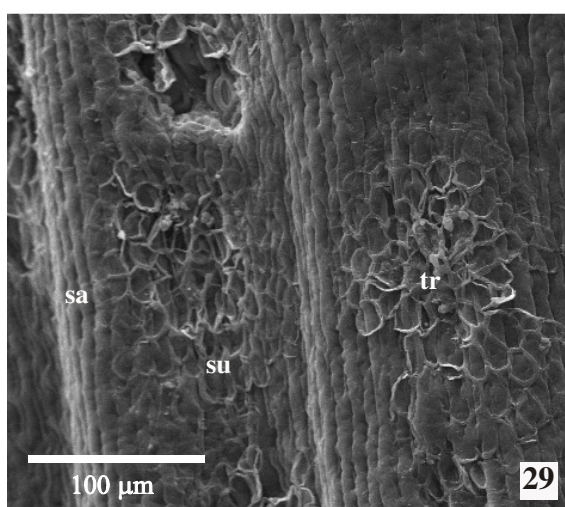
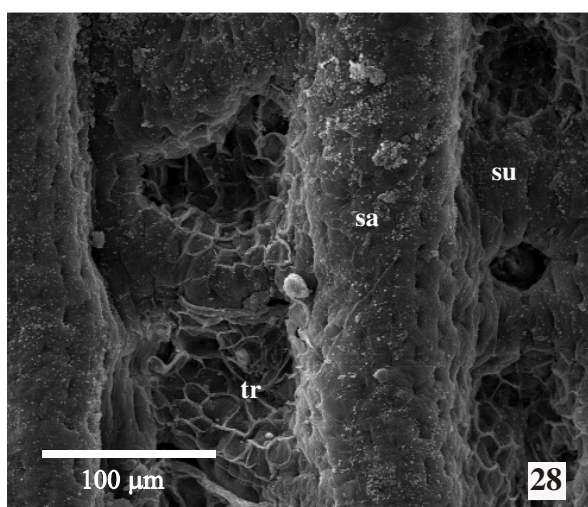
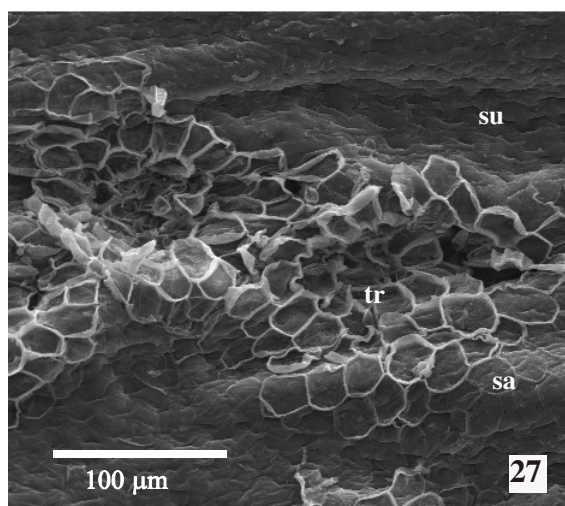
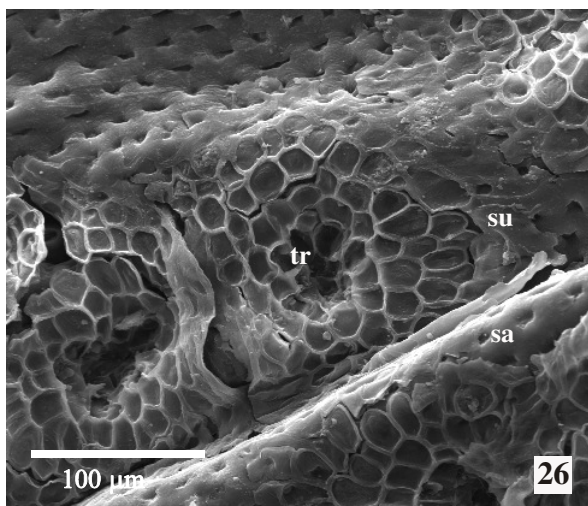


Figuras 14-20. Folhas de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **14-15.** Terrícola sob alta irradiação solar. **15.** Detalhe de espinhos na margem da lâmina. **16-17.** Terrícola sob baixa irradiação solar. **17.** Detalhe de espinhos na margem da lâmina. **18.** Rupícola sob alta irradiação solar. **19.** Rupícola sob baixa irradiação solar. **20.** Epifítica sob baixa irradiação solar. Legenda: bf- bainha foliar; lf- lâmina foliar.

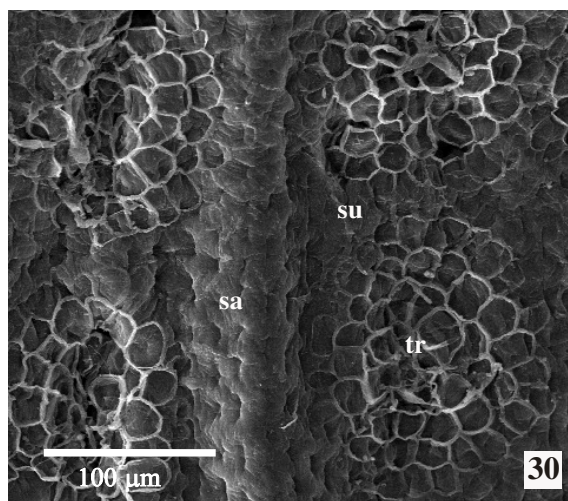


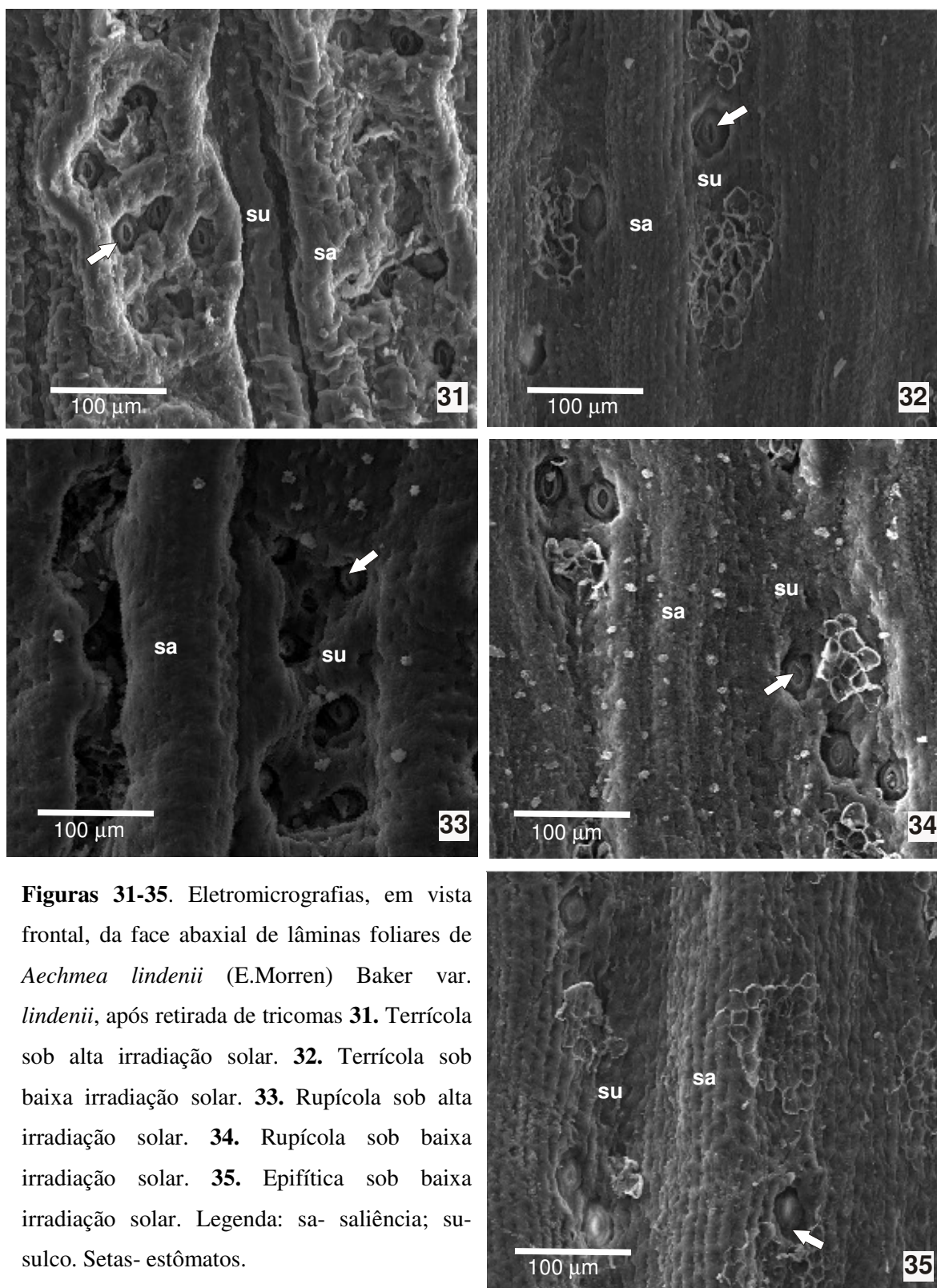
Figuras 21-25. Fotomicrografias de seções transversais de lâminas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **21.** Terrícola sob alta irradiação solar. **22.** Terrícola sob baixa irradiação solar. **23.** Rupícola sob alta irradiação solar. **24.** Rupícola sob baixa irradiação solar. **25.** Epifítica sob baixa irradiação solar. Legenda: cl-clorênquima; ec-esclerênquima; fb-face abaxial; fd- face adaxial; fv- feixe vascular; hi-hidrênquima. Setas pretas- cordões de fibras extra-vasculares. Setas brancas- sulcos.



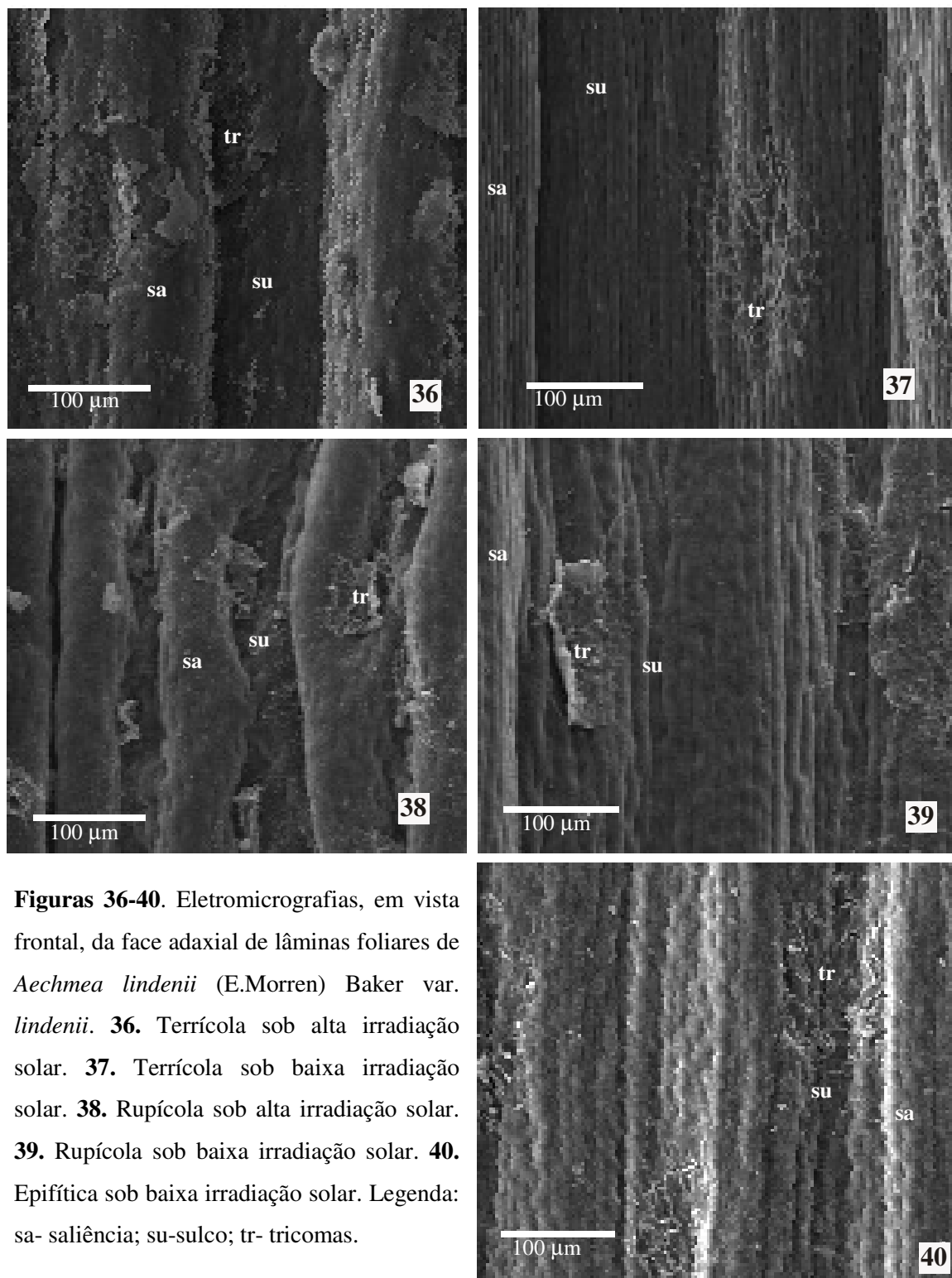


Figuras 26-30. Eletromicrografias, em vista frontal, da face abaxial de lâminas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **26.** Terrícola sob alta irradiação solar. **27.** Terrícola sob baixa irradiação solar. **28.** Rupícola sob alta irradiação solar. **29.** Rupícola sob baixa irradiação solar. **30.** Epifítica sob baixa irradiação solar. Legenda: sa-saliência; su-sulco; tr- tricoma.

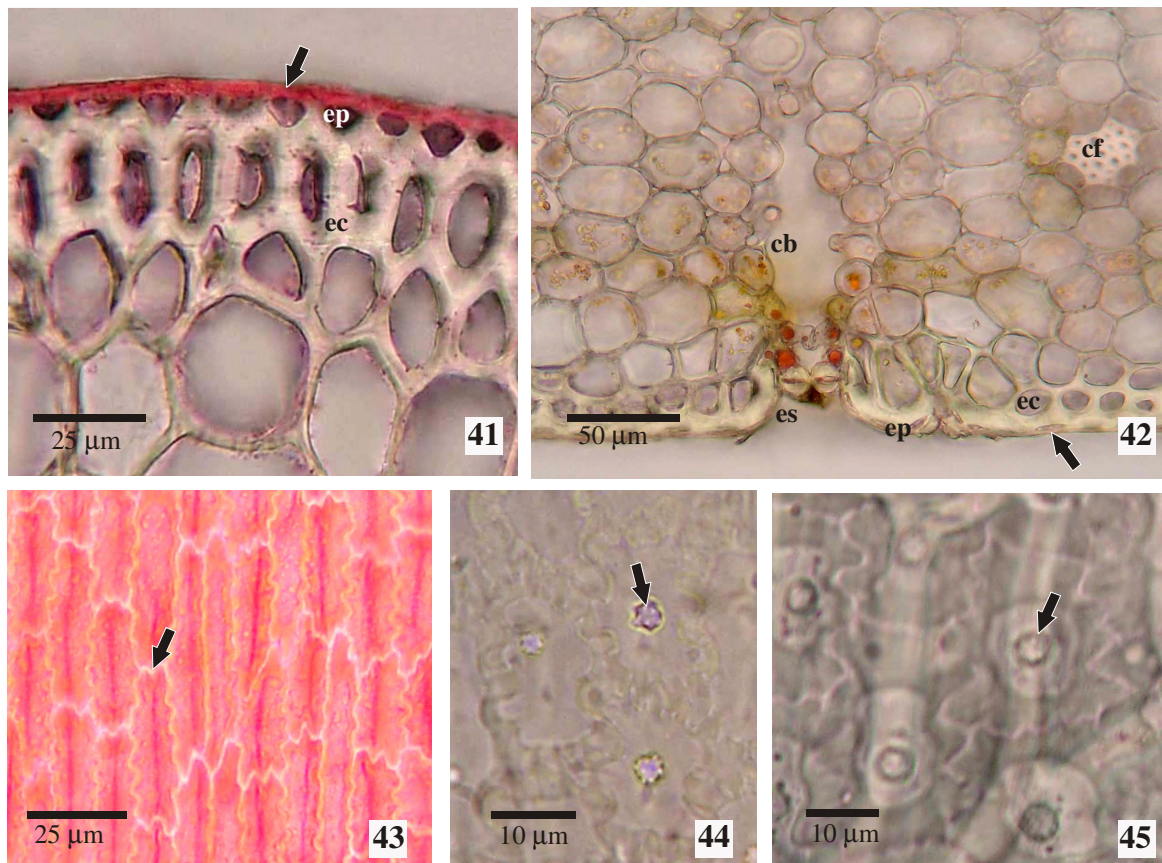




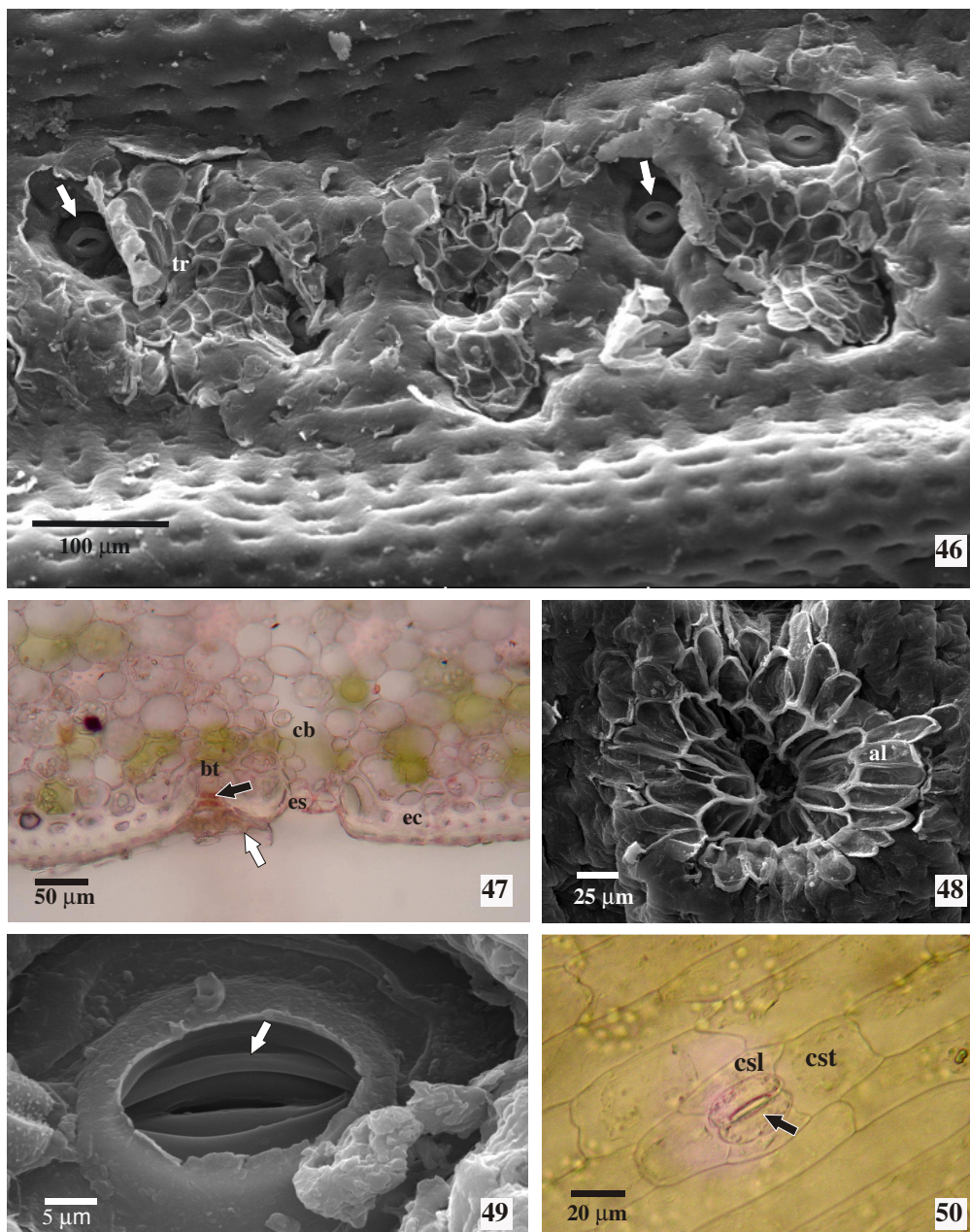
Figuras 31-35. Eletromicrografias, em vista frontal, da face abaxial de lâminas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*, após retirada de tricomas **31**. Terrícola sob alta irradiação solar. **32**. Terrícola sob baixa irradiação solar. **33**. Rupícola sob alta irradiação solar. **34**. Rupícola sob baixa irradiação solar. **35**. Epifítica sob baixa irradiação solar. Legenda: sa- saliência; su- sulco. Setas- estômatos.



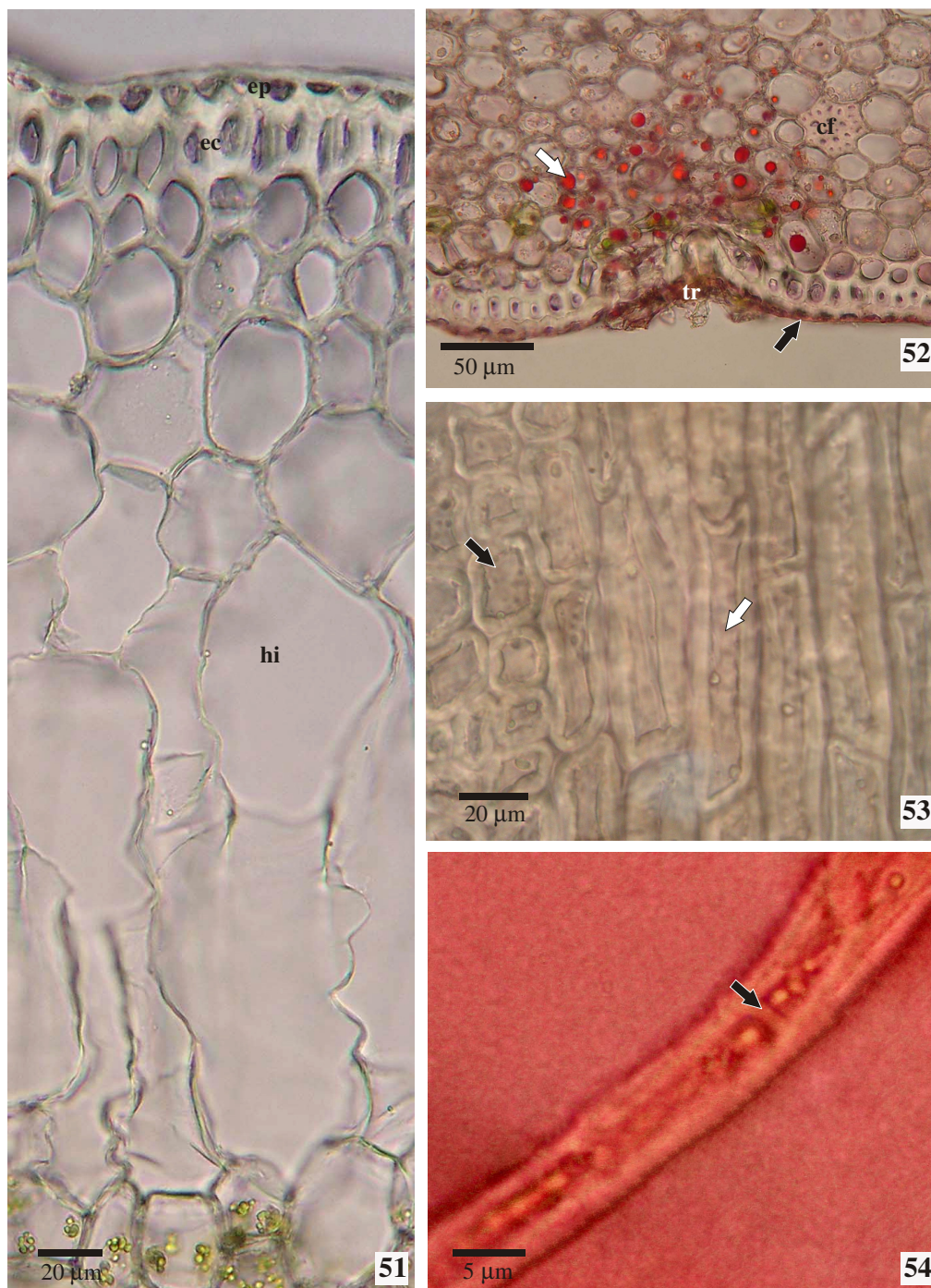
Figuras 36-40. Eletromicrografias, em vista frontal, da face adaxial de lâminas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **36.** Terrícola sob alta irradiação solar. **37.** Terrícola sob baixa irradiação solar. **38.** Rupícola sob alta irradiação solar. **39.** Rupícola sob baixa irradiação solar. **40.** Epifítica sob baixa irradiação solar. Legenda: sa- saliência; su-sulco; tr- tricomas.



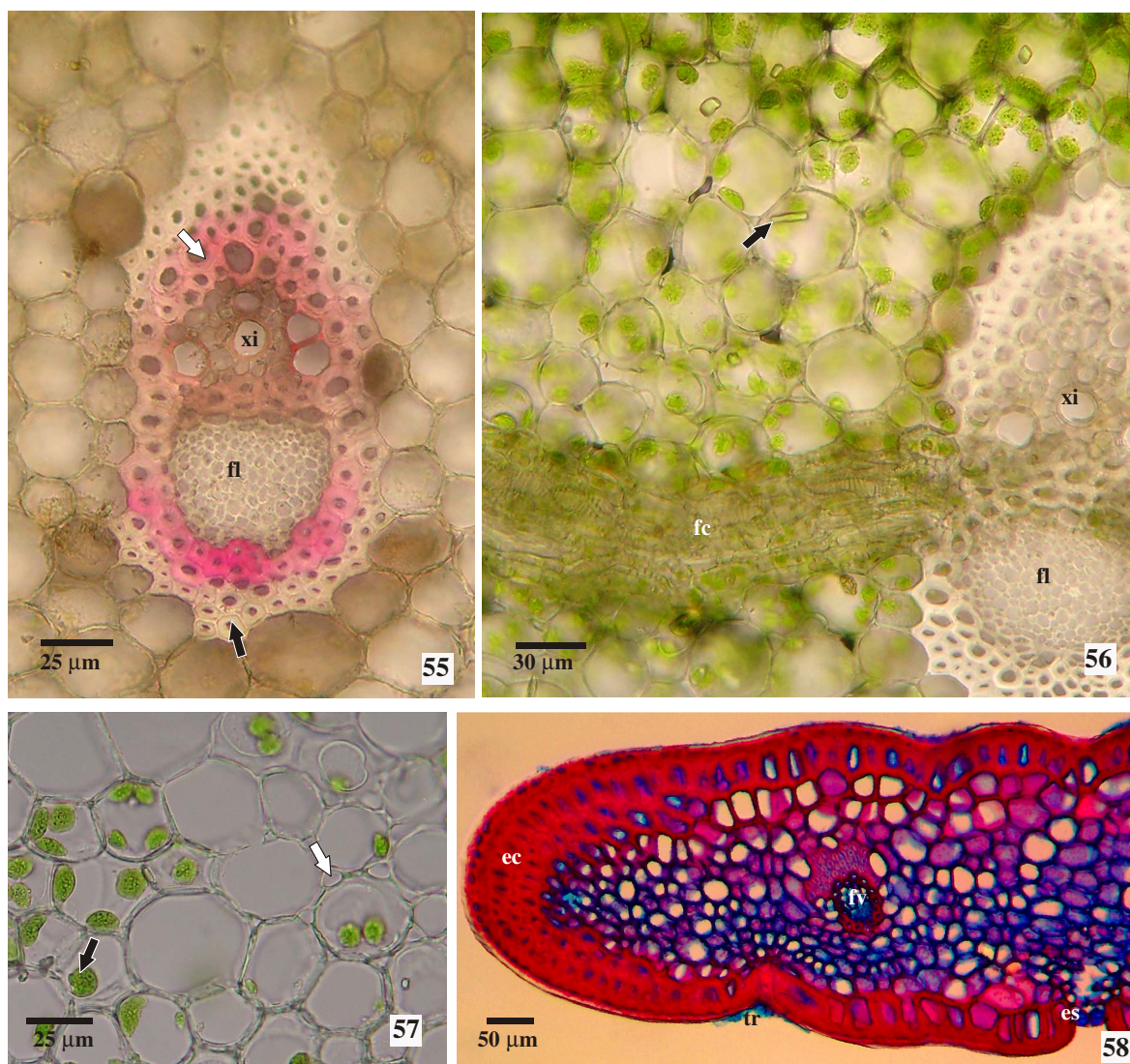
Figuras 41-45. Fotomicrografias de lâminas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **41-42.** Tecidos adaxiais, em secção transversal, evidenciando reação da membrana cuticular com Sudan. **42.** Tecidos abaxiais, em secção transversal. Seta indica membrana cuticular. **43-45.** Vistas frontais da epiderme com paredes celulares sinuosas e corpos silicosos (setas). As células epidérmicas, devido à reduzida altura, transparência e intensa coesão com o tecido esclerenquimático, possibilitam evidenciar a delimitação das células subjacentes. **43-44.** Face adaxial. **45.** Face abaxial. Legenda: cb-câmara subestômata; cf- cordão de fibras extra-vasculares; ec- esclerênquima; ep- epiderme; es- estômato.



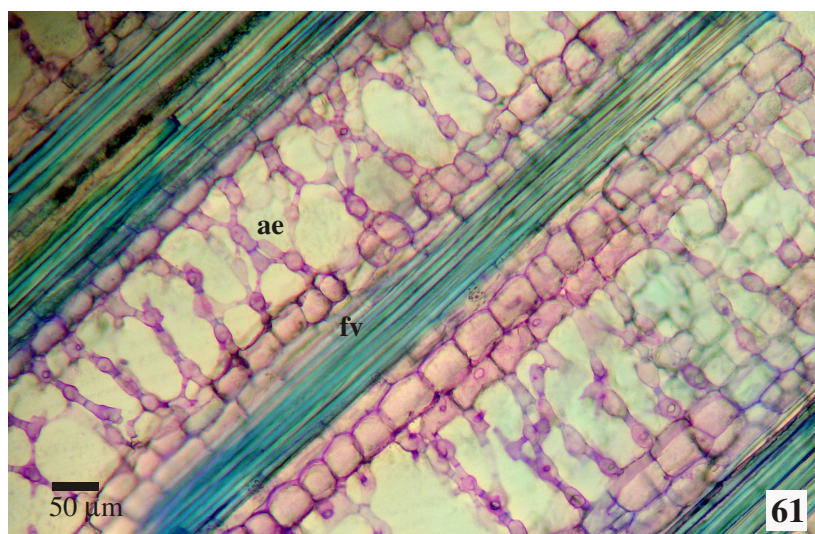
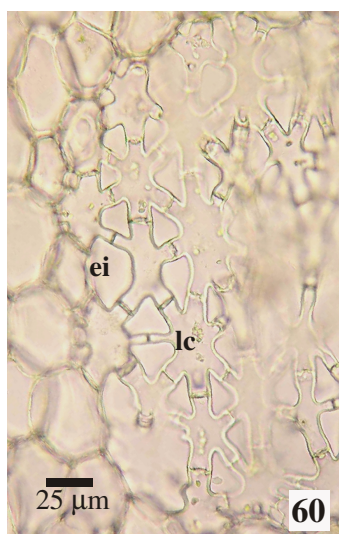
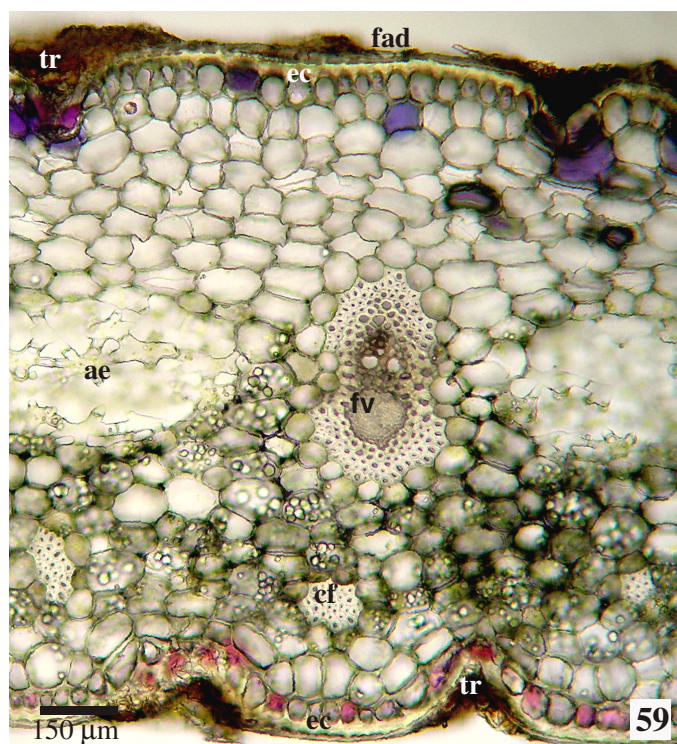
Figuras 46-50. Estruturas da face abaxial de lâminas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **46.** Eletromicrografia de vista frontal da epiderme evidenciando, na região sulcada, estômatos (seta), geralmente encobertos por tricomas peltados. **47.** Fotomicrografia de secção transversal; tricoma e estômato localizados em depressões individualizadas; tricoma constituído por pedúnculo (seta preta) e ala (seta branca). **48-49.** Eletromicrografias de vistas frontais da epiderme. **48.** Tricoma peltado. **49.** Estômato com átrio externo (seta). **50.** Fotomicrografia de vista frontal da epiderme de primórdio foliar destacando células-guarda (seta) circundadas por quatro células subsidiárias. Legenda: al-ala; bt- base do tricoma; cb- câmara subestomática; csl- célula subsidiária lateral; cst- célula subsidiária terminal; ec- esclerênquima; es- estômato; tr- tricoma.



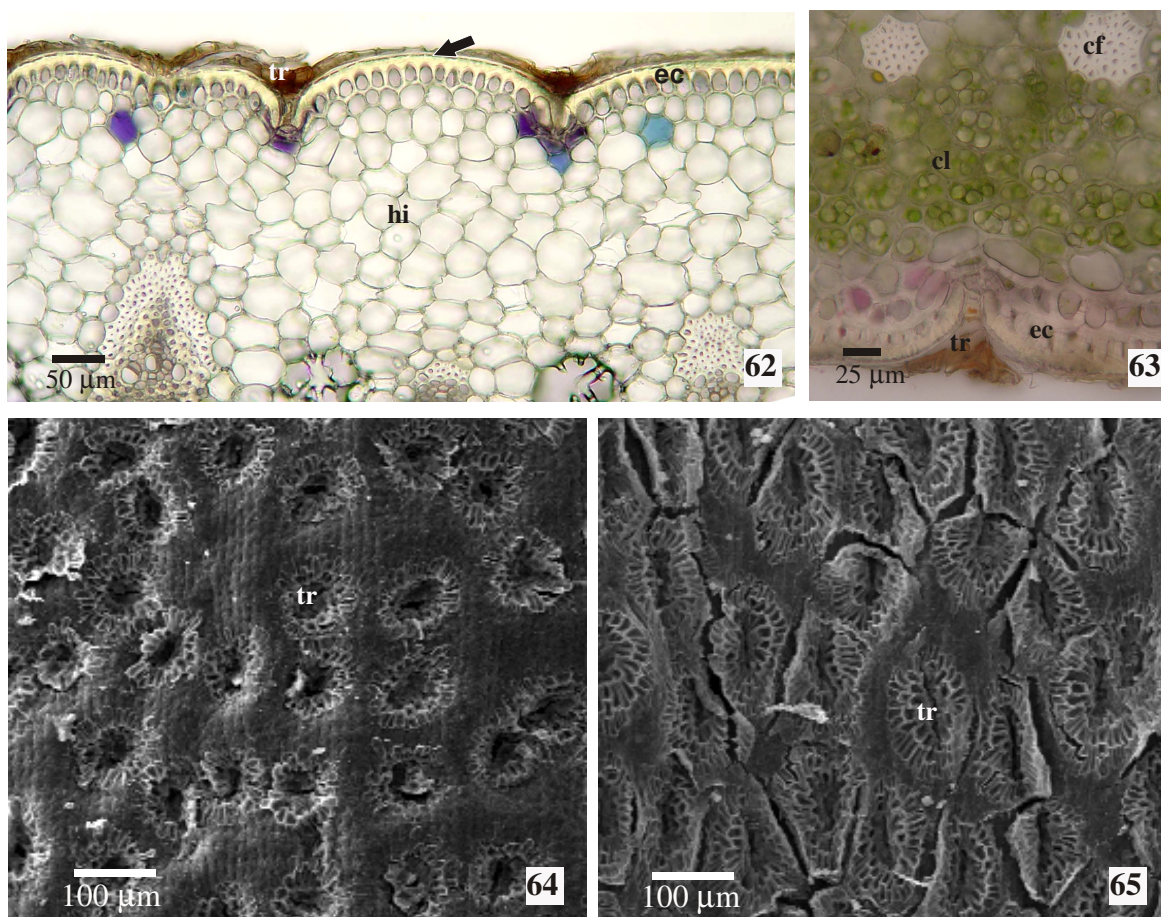
Figuras 51-54. Fotomicrografias de lâminas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **51-52.** Secções transversais. **51.** Tecidos adaxiais. **52.** Tecidos abaxiais evidenciando gotas de lipídios (seta branca) em reação com Sudan. Seta preta indica epiderme. **53.** Secção paradérmica do tecido esclerenquimático, destacando braquiesclereídes (seta preta), que localizam-se na região do sulco, e macrosclereídes (seta branca), na região da saliência. **54.** Detalhe de uma fibra septada dos cordões extra-vasculares; seta indica septo. Legenda: cf- cordão de fibras extra-vasculares; ec-esclerênquima; ep- epiderme; hi- hidrênquima; tr-tricoma.



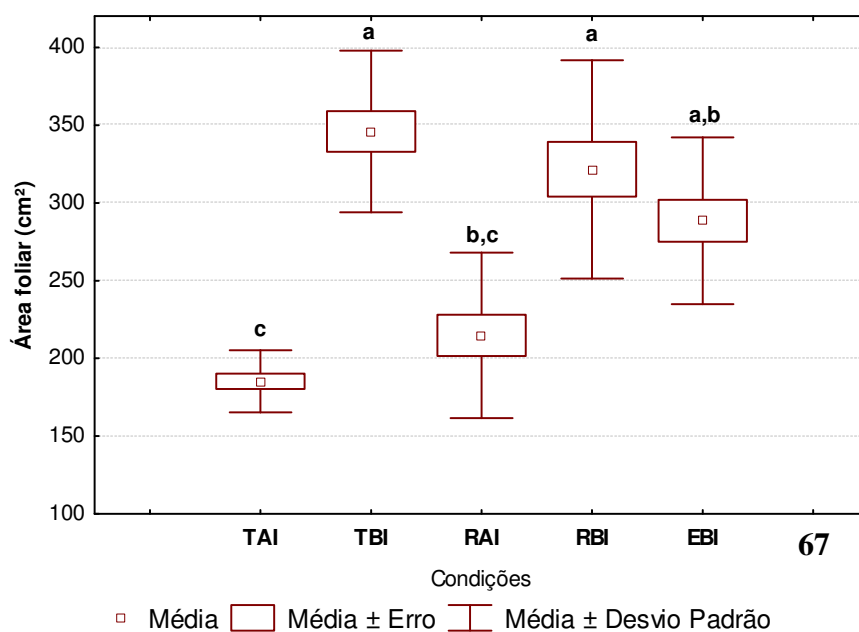
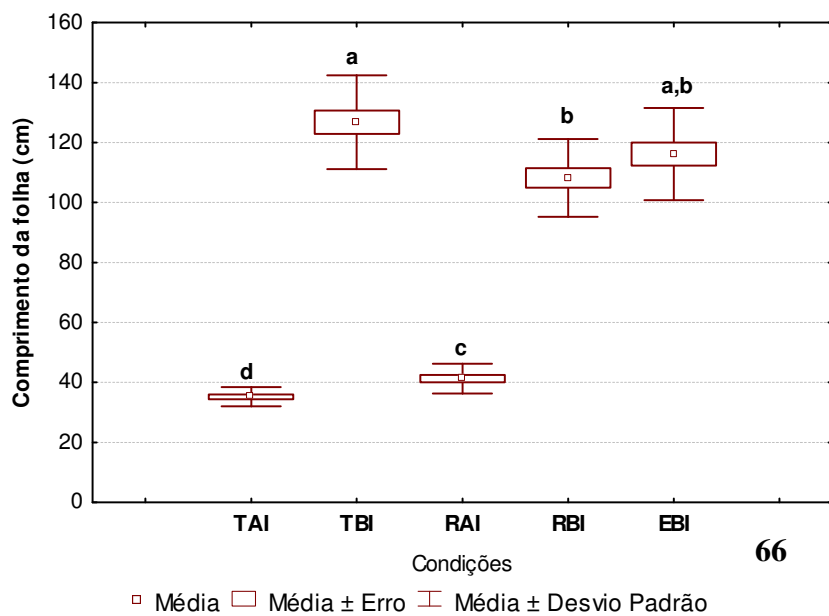
Figuras 55-58. Fotomicrografias de seções transversais de lâminas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **55.** Feixe vascular contornado por esclerênquima, com esclereídes (seta branca) mostrando reação positiva à floroglucinol acidificado e fibras (seta preta) contornando externamente e com reação negativa. **56.** Feixe comissural conectado com um feixe longitudinal e circundado por clorênquima. Seta indica cristal de oxalato de cálcio na forma rombóide. **57.** Detalhe das células do clorênquima, destacando espaços intercelulares conspícuos (seta branca) e cloroplasto (seta preta). **58.** Tecidos da região do bordo foliar. Legenda: ec-esclerênquima; es- estômato; fc-feixe comissural; fl-floema; tr-tricoma; xi-xilema.



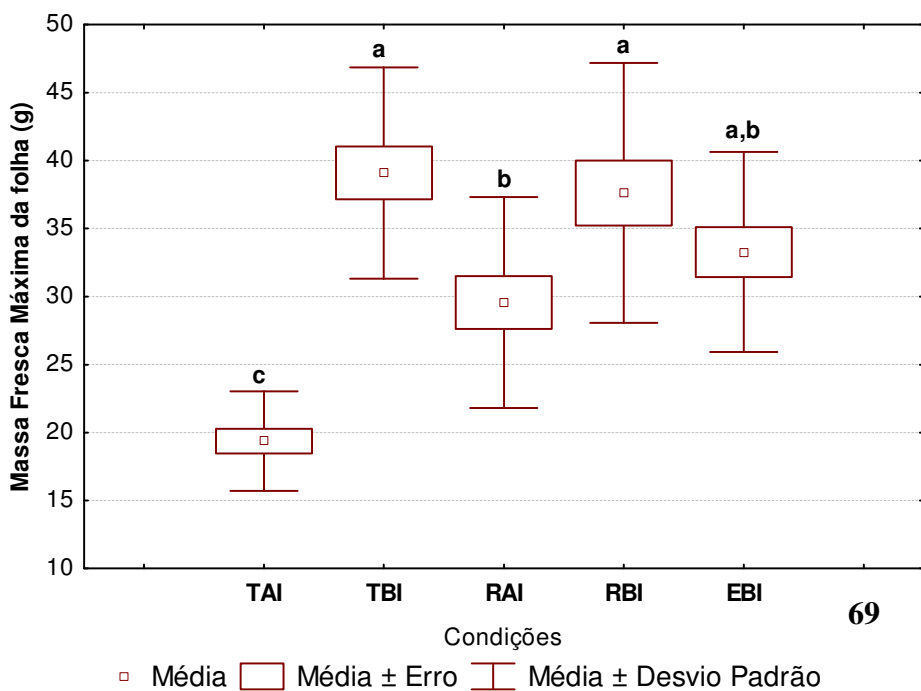
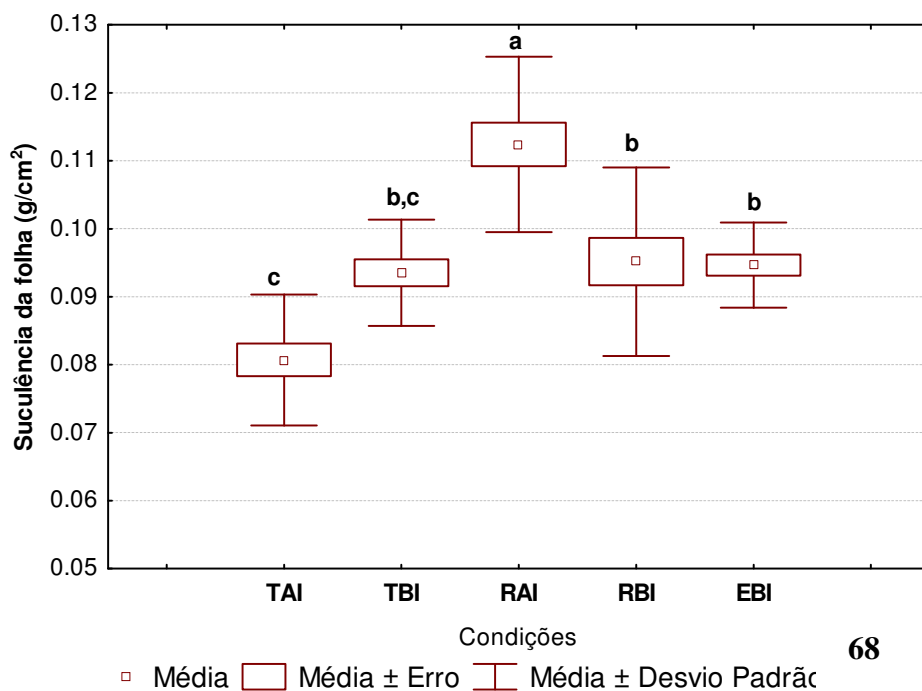
Figuras 59-61. Microfotografias de bainhas foliares de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **59.** Vista geral de secção transversal. **60.** Detalhe das células estreladas do aerênquima em secção transversal. **61.** Canais de aeração constituído por células estreladas, vistos em secção longitudinal. Legenda: ae- aerênquima; cf- cordão de fibras extra-vascular; cl- clorênquima; ec-esclerênquima; ei- espaço intercelular; fad- face adaxial; fv- feixe vascular; hi- hidrênquima; lc- lúmen celular; tr-tricoma.



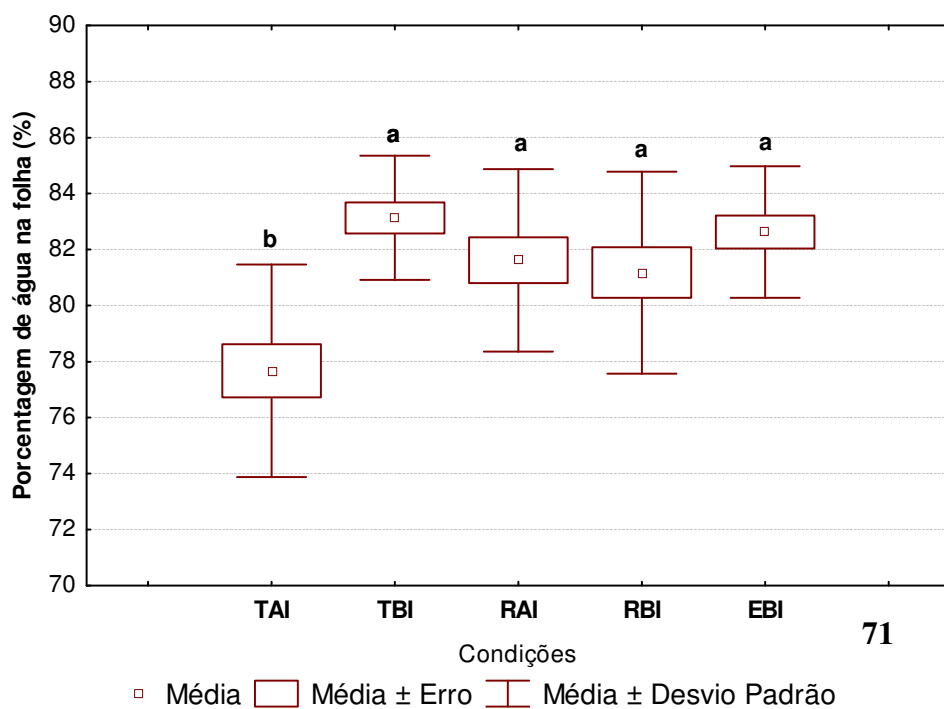
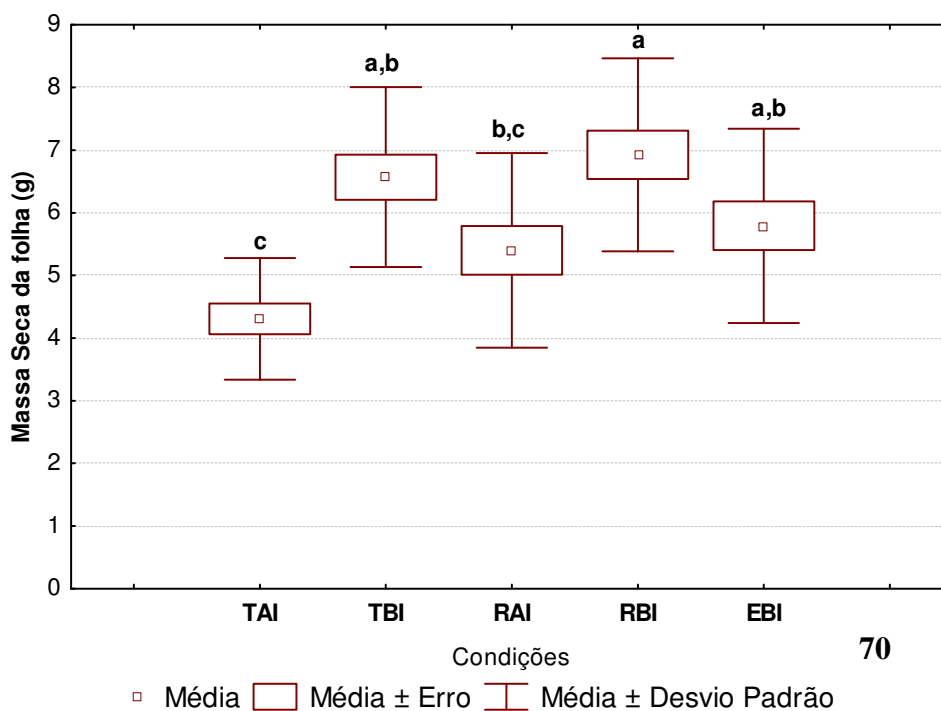
Figuras 62-65. Bainha foliar de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **62-63.** Fotomicrografias de secções transversais. **62.** Tecidos adaxiais. Seta indica epiderme. **63.** Tecidos abaxiais. **64-65.** Eletromicrografias da superfície epidérmica evidenciando os tricomas peltados. **64.** Face adaxial. **65.** Face abaxial. Legenda: cf- cordão de fibras extra-vasculares; cl- clorênquima; ec-esclerênquima; hi- hidrênquima; tr-tricoma.



Figuras 66-67. Dados quantitativos das folhas de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, em Box Plot, terrícola sob alta irradiação solar (**TAI**), terrícola sob baixa irradiação solar (**TBI**), rupícola sob alta irradiação solar (**RAI**), rupícola sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifítica sob baixa irradiação solar (**EBI**). (n=16) **66.** Comprimento da folha, letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias quando transformadas em \log_{10} , analisadas por Anova “one-way” ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey. **67.** Área foliar, letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias analisadas por Kruskal-Wallis ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Dum.



Figuras 68-69. Dados quantitativos das folhas de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, em Box Plot, terrícola sob alta irradiação solar (TAI), terrícola sob baixa irradiação solar (TBI), rupícola sob alta irradiação solar (RAI), rupícola sob baixa irradiação solar (RBI) e epifítica sob baixa irradiação solar (EBI). (n=16) **68.** Suculência da folha, letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias analisadas por Kruskal-Wallis ao nível de 5% de probabilidade pelo teste DUM. **69.** Massa fresca máxima da folha, letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias quando transformadas em \log_n , analisadas por Anova “one-way” ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey.



Figuras 70-71. Dados quantitativos das folhas de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, em Box Plot, terrícola sob alta irradiação solar (TAI), terrícola sob baixa irradiação solar (TBI), rupícola sob alta irradiação solar (RAI), rupícola sob baixa irradiação solar (RBI) e epifítica sob baixa irradiação solar (EBI). (n=16) **70.** Massa seca da folha, letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias analisadas por Anova “one-way” ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey. **71.** Porcentagem de água da folha, letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias analisadas por Anova “one-way” ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey.

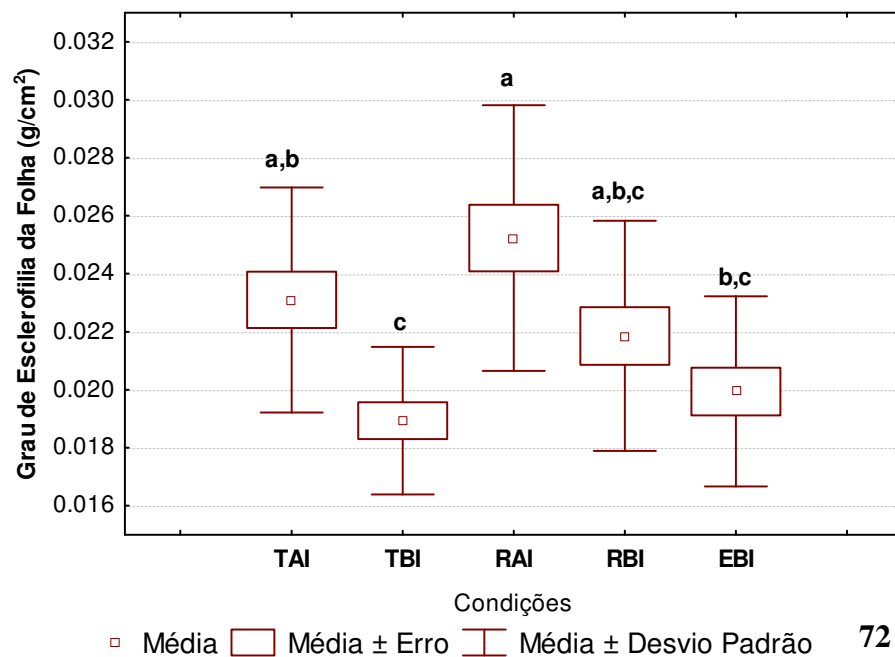
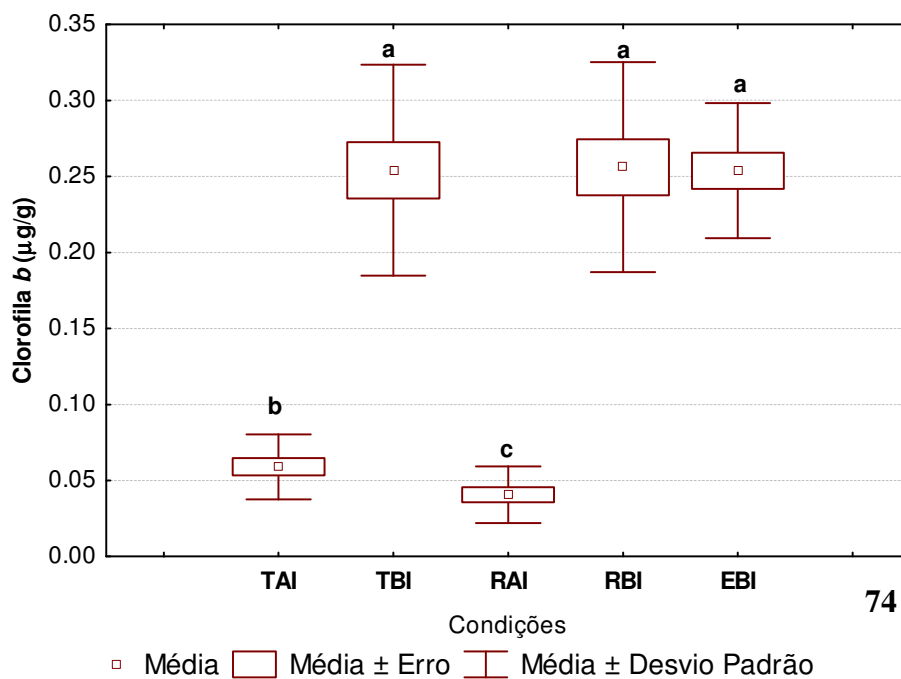
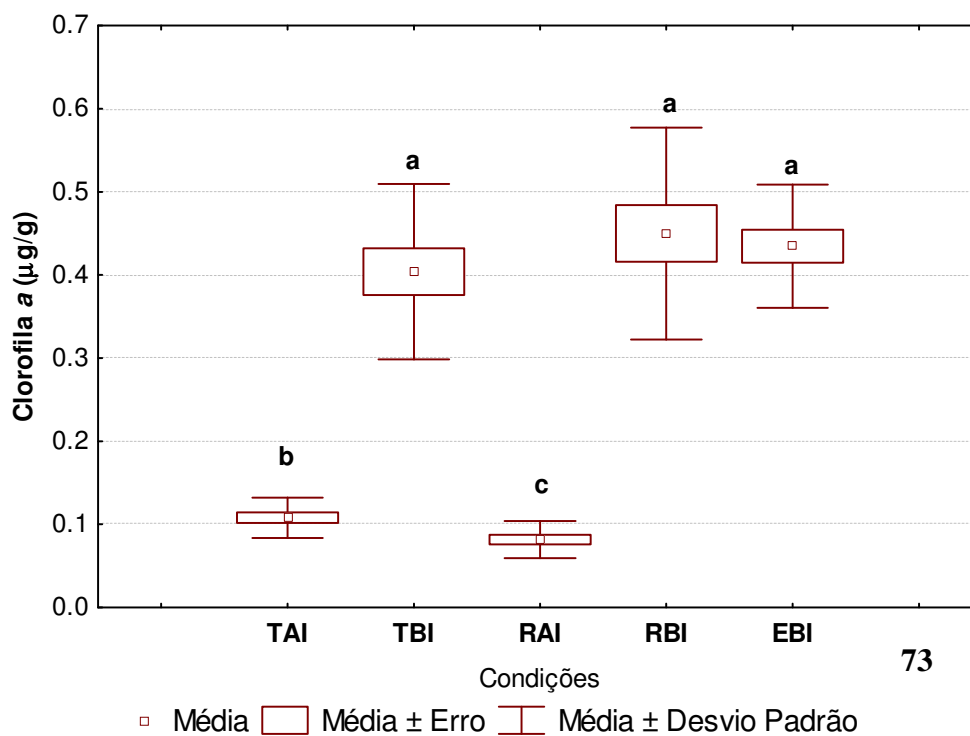
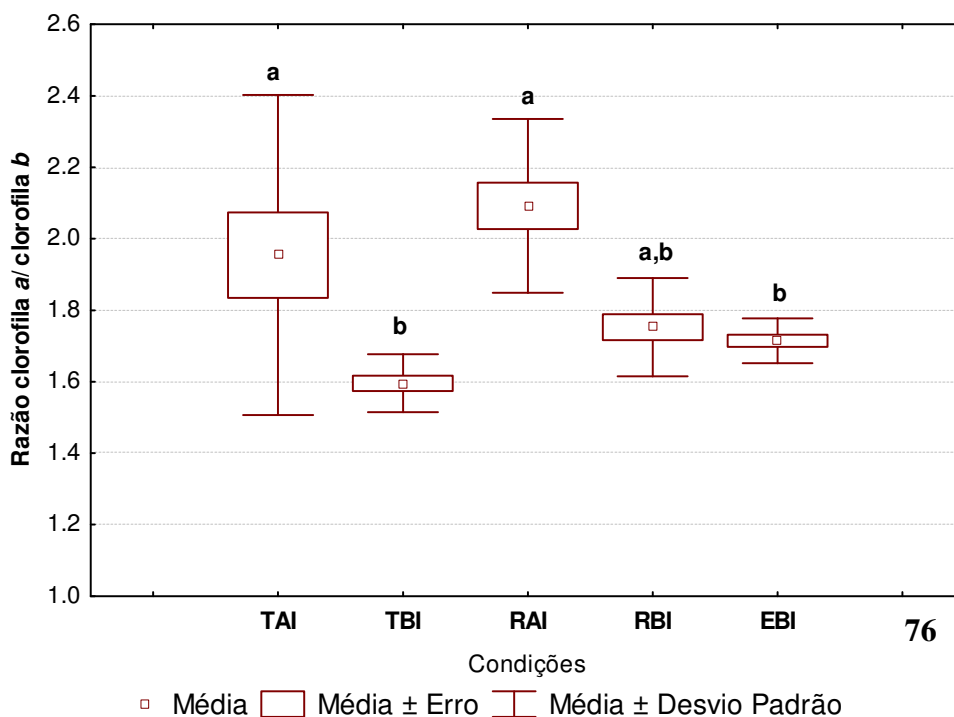
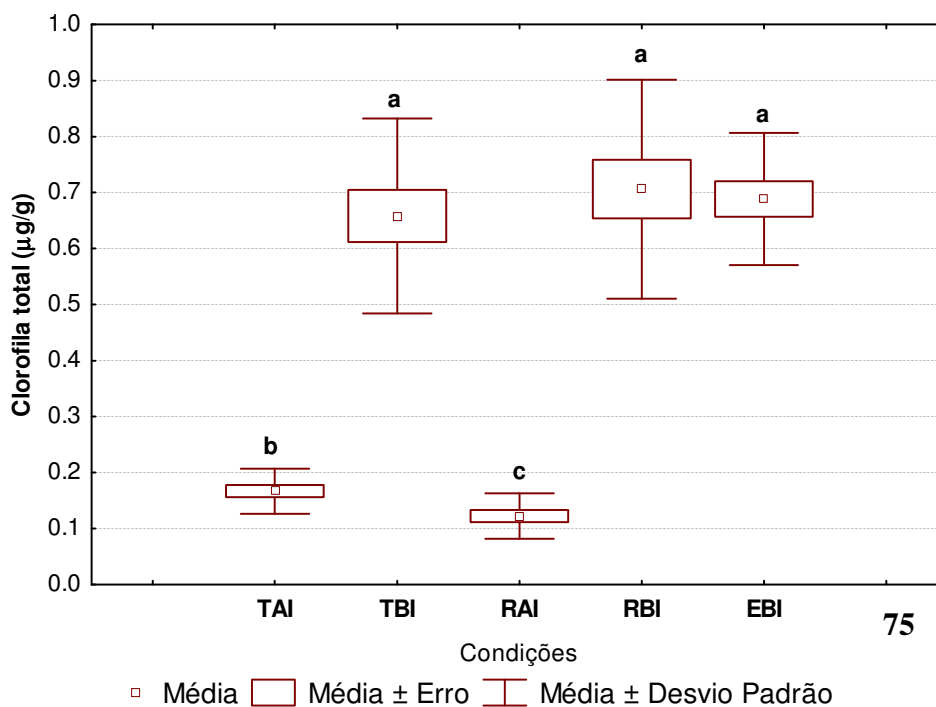


Figura 72. Grau de esclerofilia das folhas de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, em Box Plot terrícola sob alta irradiação solar (**TAI**), terrícola sob baixa irradiação solar (**TBI**), rupícola sob alta irradiação solar (**RAI**), rupícola sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifítica sob baixa irradiação solar (**EBI**). Letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, transformadas para \log_n analisadas por Anova “one-way” ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey. (n=16).



Figuras 73-74. Concentração de clorofila *a*, *b* na lâmina foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, em Box Plot terrícola sob alta irradiação solar (**TAI**), terrícola sob baixa irradiação solar (**TBI**), rupícola sob alta irradiação solar (**RAI**), rupícola sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifítica sob baixa irradiação solar (**EBI**). (n=14). **73.** clorofila *a* **74.** clorofila *b*. Letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, quando transformadas em \log_n , analisadas por Anova “one-way” ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey.



Figuras 75-76. Concentração de clorofila total e razão clorofila *a/b* em na lâmina foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*, em Box Plot, terrícola sob alta irradiação solar (TAI), terrícola sob baixa irradiação solar (TBI), rupícola sob alta irradiação solar (RAI), rupícola sob baixa irradiação solar (RBI) e epifítica sob baixa irradiação solar (EBI). (n=14). **75.** Letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, quando transformadas em \log_n , analisadas por Anova “one-way” ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey. **76.** Letras distintas indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias analisadas por Kruskal-Wallis ao nível de 5% de probabilidade pelo teste DUM.

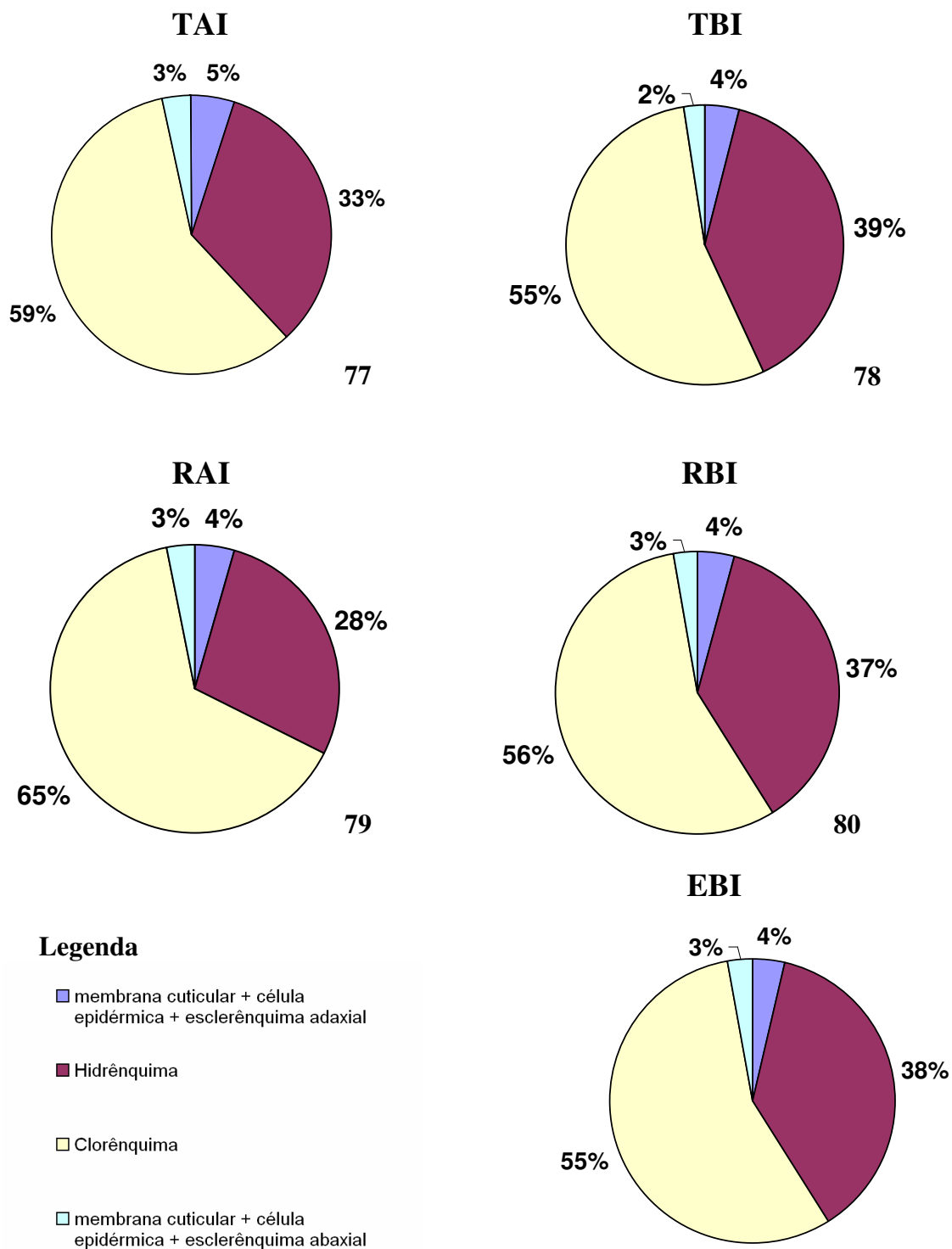
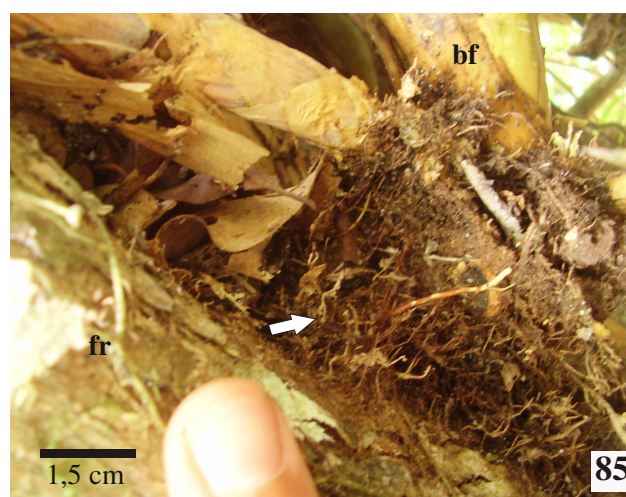
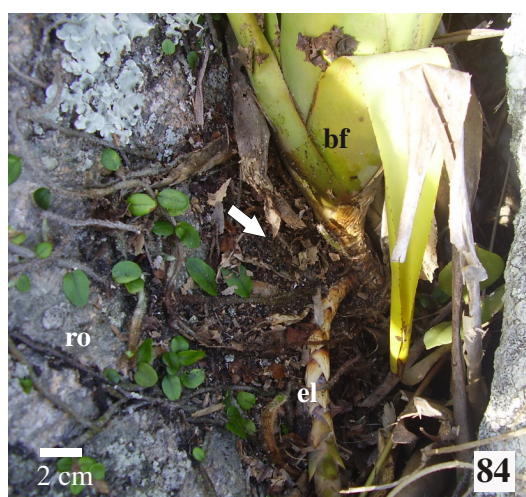
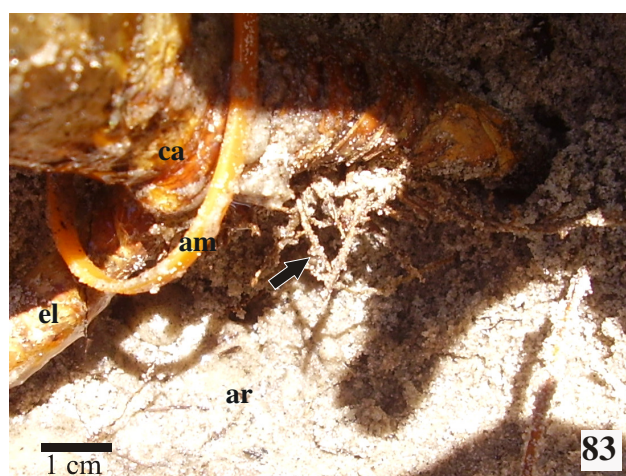
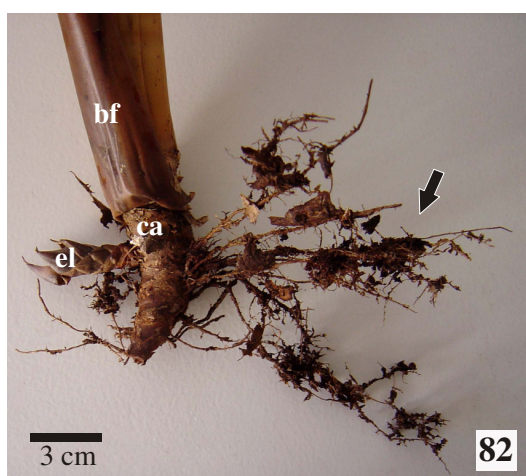
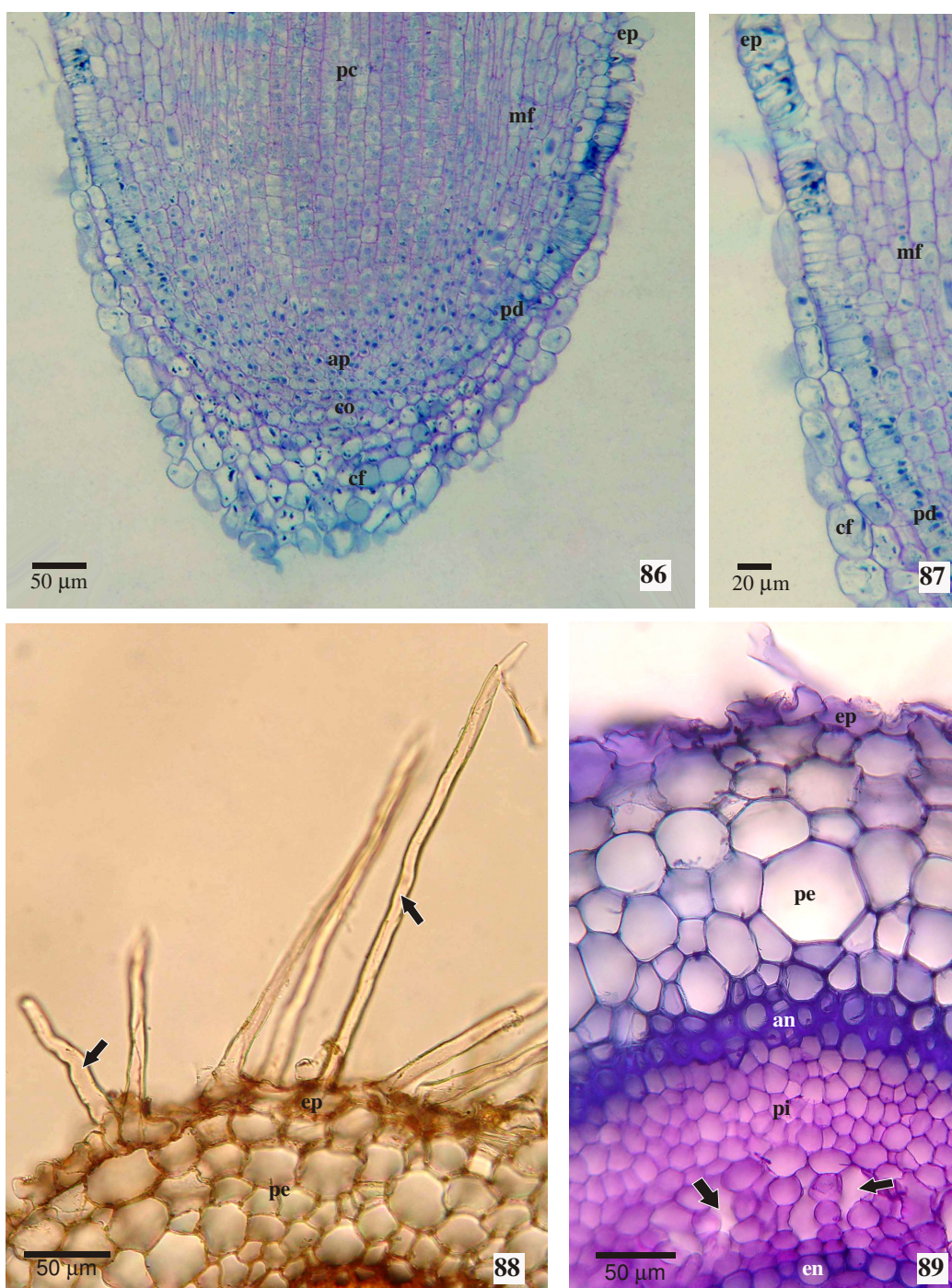


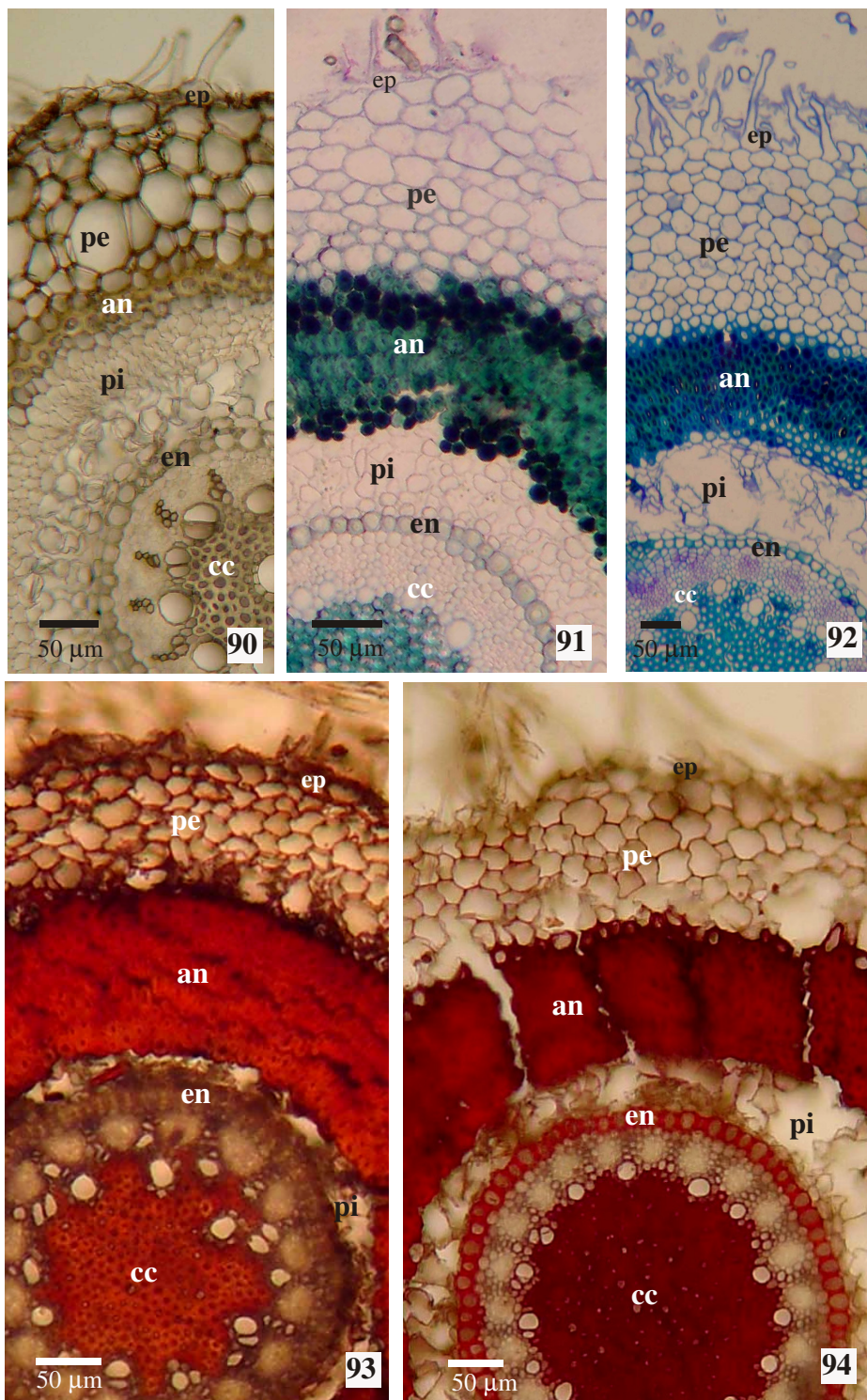
Figura 77-81. Gráficos da porcentagem de contribuição das estruturas e tecidos constituintes para a espessura total da lâmina foliar em *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii*. **77.** Terrícola sob alta irradiação solar (TAI). **78.** Terrícola sob baixa irradiação solar (TBI). **79.** Rupícola sob alta irradiação solar (RAI). **80.** Rupícola sob baixa irradiação solar (RBI). **81.** Epifíticas sob baixa irradiação solar (EBI).



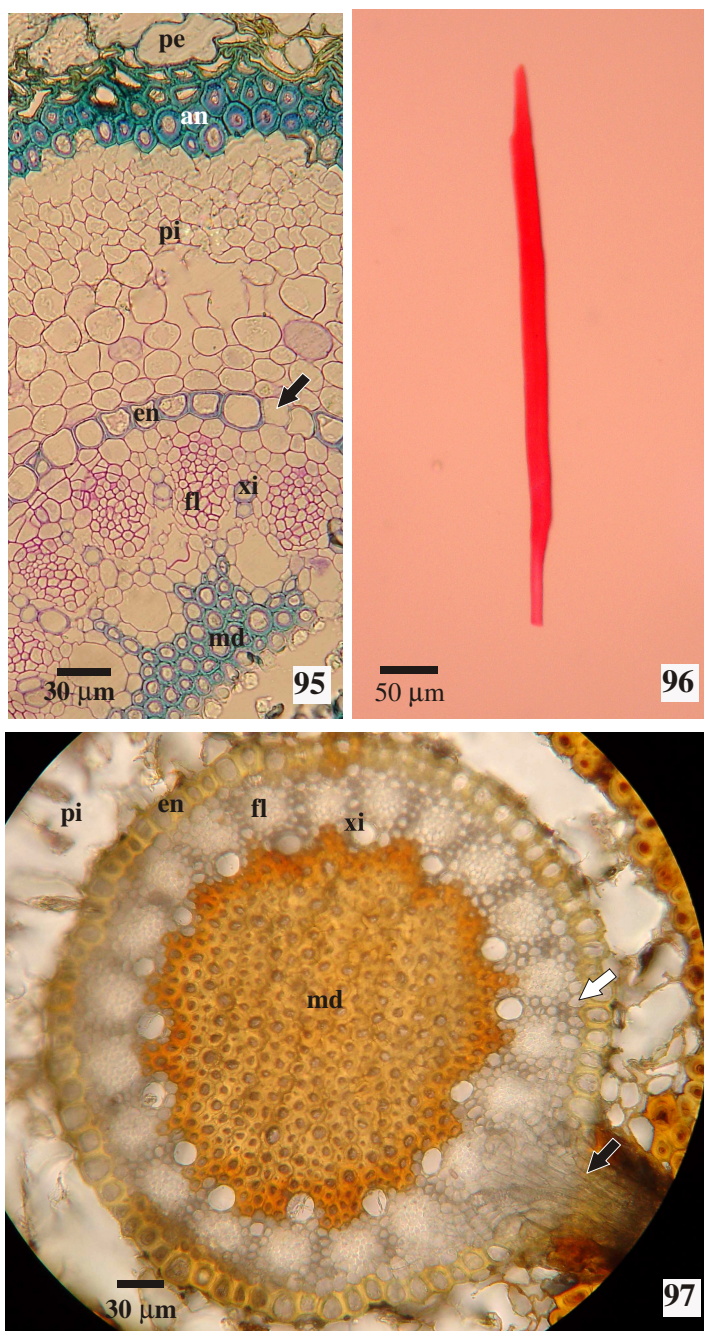
Figuras 82-85. Porção basal de plantas de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii* evidenciando as raízes adventícias (setas). **82.** Aspecto geral após retirada do substrato que envolve as raízes, possibilitando visualizar origem a partir dos nós caulinares. **83.** Terrícola sob alta irradiação solar, após escavar a areia é possível observar as raízes. **84.** Rupícola sob alta irradiação solar, matéria orgânica acumula-se entre a planta e a rocha. **85.** Epifítica sob baixa irradiação solar, as raízes conferem forte fixação ao forófito. Legenda: am- anel plástico para marcação; ar- areia; ca- caule; bf- bainha foliar; el-estolão; fr- forófito; ro- rocha.



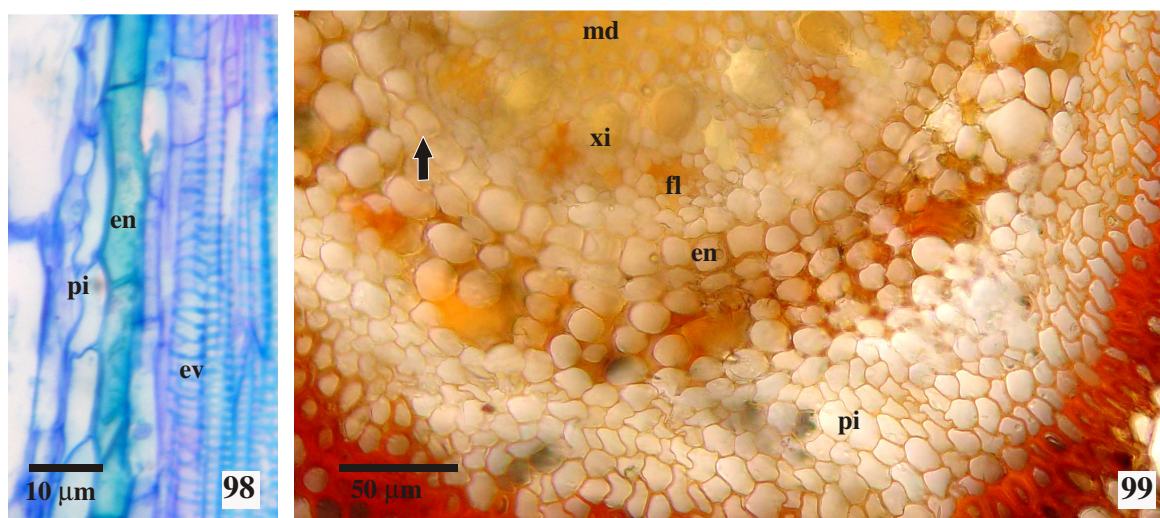
Figuras 86-89. Fotomicrografias de raízes adventícias de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **86-87.** Secções transversais evidenciando tecidos periféricos já diferenciados. **86.** Setas indicam pêlos absorventes. **87.** Setas indicam espaços intercelulares. **88-89.** Secções longitudinais de região apical. **88.** Aspecto geral. **89.** Detalhe de tecidos periféricos; protoderme e epiderme uniestratificadas. Legenda: an- anel esclerênquimático; ap- ápice meristemático; cf- coifa; co- columela; en- endoderme; ep- epiderme; pc- procâmbio; pd- protoderme; pe- parênquima externo; pi- parênquima interno; mf- meristema fundamental.



Figuras 90-94. Fotomicrografias de secções transversais de raízes adventícias de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **90.** Terrícola sob alta irradiação solar. **91.** Terrícola sob baixa irradiação solar. **92.** Rupícola sob alta irradiação solar. **93.** Rupícola sob baixa irradiação solar. **94.** Epifítica sob baixa irradiação solar. Legenda: an- anel esclerenquimático; cc- cilindro central; en- endoderme; ep- epiderme; pe- parênquima externo; pi- parênquima interno.



Figuras 95-97. Fotomicrografias de raízes adventícias de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **95.** Secção transversal evidenciando tecidos corticais e do cilindro central. Seta indica células de passagem na endoderme. **96.** Fibra septada do anel esclerenquimático. **97.** Secção transversal de cilindro central e porção mais interna do córtex. Seta branca indica periciclo e seta preta indica raiz lateral. Legenda: an- anel esclerenquimático; en- endoderme; fl- floema; md- medula; pe- parênquima externo; pi- parênquima interno; xi- xilema.



Figuras 98-99. Fotomicrografias de raízes adventícias de *Aechmea lindenii* (E.Morren) Baker var. *lindenii*. **98.** Secção longitudinal; endoderme com células alongadas. **99.** Secção transversal; endoderme meristemática com indícios de divisão periclinal (seta). Legenda: en- endoderme; ev- elemento de vaso; fl- floema; md- medula; pi- parênquima interno; xi- xilema.

TABELAS

Tabela 1. Irradiância solar e temperatura do ar nos ambientes de coleta das plantas de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* terrícolas sob alta irradiação solar (**TAI**) ; terrícolas sob baixa irradiação solar (**TBI**); rupícolas sob alta irradiação solar (**RAI**); rupícolas sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifíticas sob baixa irradiação solar (**EBI**). (IS- Irradiância solar; n=20)

| | TAI | TBI | RAI | RBI | EBI |
|--|--------------------|-----------------|--------------------|-----------------|-----------------|
| IS ($\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$) | 741,82 \pm 22,95 | 8,11 \pm 7,89 | 566,96 \pm 25,24 | 7,76 \pm 7,48 | 9,57 \pm 7,42 |
| IS ($\mu\text{moles m}^{-2}\text{s}^{-1}$) mín-máx | 707,1 - 776,6 | 2,3 - 29,8 | 544,8 - 618,5 | 1,1 - 27,7 | 2,0 - 24,7 |
| Temperatura (°C) | 28 | 22,5 | 27 | 22 | 22 |

Tabela 2. Porcentagem de matéria orgânica no substrato nos ambientes de coleta das plantas de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* e análise de solo no substrato das terrícolas; terrícolas sob alta irradiação solar (**TAI**) ; terrícolas sob baixa irradiação solar (**TBI**); rupícolas sob alta irradiação solar (**RAI**); rupícolas sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifíticas sob baixa irradiação solar (**EBI**). (n=3)

| | TAI | TBI | RAI | RBI | EBI |
|----------------------|-------------------------|-------------------------|---------------|--------------|---------------|
| Matéria orgânica (%) | 1,55 ± 1,38 | 6,82 ± 3,24 | 56,87 ± 10,95 | 40,18 ± 6,00 | 53,63 ± 20,04 |
| Textura (%argila) | 11,33 ± 0,58 (Classe 4) | 12,33 ± 0,58 (Classe 4) | | | |
| pH | 5,07 ± 0,38 | 4,57 ± 0,29 | | | |
| Fósforo (ppm) | 4,27 ± 2,06 | 11,60 ± 6,50 | | | |
| Potássio (ppm) | 16,67 ± 3,06 | 54,00 ± 11,14 | | | |
| Alumínio (cmolc/l) | 0,20 ± 0,17 | 0,50 ± 0,17 | | | |
| Cálcio (cmolc/l) | 0,73 ± 0,32 | 3,30 ± 2,72 | | | |
| Magnésio (cmolc/l) | 0,30 ± 0,17 | 1,43 ± 0,85 | | | |
| Sódio (ppm) | 12,67 ± 5,03 | 36,67 ± 3,06 | | | |

Tabela 3. Dados quantitativos das folhas de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* terrícola sob alta irradiação solar (**TAI**), terrícola sob baixa irradiação solar (**TBI**), rupícola sob alta irradiação solar (**RAI**), rupícola sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifítica sob baixa irradiação solar (**EBI**). (n=16).

| | TAI | TBI | RAI | RBI | EBI |
|--------------------------|----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-------------------------------|-------------------------------|
| LÂMINA FOLIAR | | | | | |
| Comprimento (cm) | 16,14 ± 2,74 ^d | 115,35 ± 16,08 ^a | 26,24 ± 3,10 ^c | 94,76 ± 12,11 ^b | 103,73 ± 16,46 ^{a,b} |
| Largura (cm) | 6,45 ± 0,58 ^a | 3,63 ± 0,54 ^{b,c} | 7,00 ± 1,00 ^a | 3,73 ± 0,41 ^b | 3,28 ± 0,47 ^c |
| Área (cm ²) | 71,75 ± 13,35 ^d | 304,00 ± 46,79 ^a | 118,88 ± 25,04 ^c | 266,31 ± 62,87 ^{a,b} | 243,81 ± 51,56 ^b |
| BAINHA FOLIAR | | | | | |
| Comprimento (cm)* | 19,09 ± 0,94 ^a | 11,44 ± 1,94 ^c | 15,06 ± 2,97 ^b | 13,45 ± 2,53 ^{b,c} | 12,48 ± 2,95 ^{b,c} |
| Largura (cm)* | 8,14 ± 0,43 ^a | 5,21 ± 0,76 ^b | 8,14 ± 1,57 ^a | 5,73 ± 0,58 ^b | 5,08 ± 0,60 ^b |
| Área (cm ²)* | 113,63 ± 9,92 ^a | 41,88 ± 13,47 ^b | 95,94 ± 33,46 ^a | 55,25 ± 11,38 ^b | 44,75 ± 13,33 ^b |

Nota: Letras diferentes comparadas horizontalmente indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey (paramétrico) ou DUM* (não-paramétrico).

Tabela 4. Dados quantitativos da lâmina foliar e bainha de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* terrícola sob alta irradiação solar (**TAI**), terrícola sob baixa irradiação solar (**TBI**), rupícola sob alta irradiação solar (**RAI**), rupícola sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifítica sob baixa irradiação solar (**EBI**). (n=16).

| | TAI | TBI | RAI | RBI | EBI |
|---|------------------------------|------------------------------|----------------------------|------------------------------|------------------------------|
| LÂMINA FOLIAR | | | | | |
| Suculência (g/cm ²)* | 0,092 ± 0,013 ^b | 0,091 ± 0,008 ^b | 0,127 ± 0,016 ^a | 0,093 ± 0,016 ^b | 0,094 ± 0,006 ^b |
| Massa Fresca Máxima (g) | 8,48 ± 1,97 ^c | 33,39 ± 6,89 ^a | 18,60 ± 4,70 ^b | 30,20 ± 8,14 ^a | 27,69 ± 6,65 ^a |
| Massa Seca (g) | 1,85 ± 0,68 ^c | 5,58 ± 1,21 ^a | 3,47 ± 1,23 ^b | 5,39 ± 1,24 ^a | 4,62 ± 1,24 ^a |
| Porcentagem de água (%) * | 77,95 ± 7,95 ^b | 83,18 ± 2,31 ^a | 81,40 ± 4,62 ^a | 81,59 ± 4,32 ^a | 83,31 ± 2,06 ^a |
| Grau de Esclerofilia (g/cm ²) | 0,026 ± 0,008 ^{a,b} | 0,018 ± 0,003 ^c | 0,029 ± 0,007 ^a | 0,021 ± 0,005 ^{b,c} | 0,019 ± 0,003 ^c |
| BAINHA FOLIAR | | | | | |
| Suculência (g/cm ²) | 0,074 ± 0,009 ^c | 0,115 ± 0,016 ^a | 0,095 ± 0,012 ^b | 0,107 ± 0,018 ^{a,b} | 0,102 ± 0,020 ^{a,b} |
| Massa Fresca Máxima (g) | 10,89 ± 1,91 ^a | 5,71 ± 1,66 ^c | 10,97 ± 3,54 ^a | 7,42 ± 1,82 ^b | 5,58 ± 1,48 ^c |
| Massa Seca (g) | 2,46 ± 0,42 ^a | 0,99 ± 0,36 ^c | 1,93 ± 0,60 ^b | 1,53 ± 0,37 ^{b,c} | 1,17 ± 0,48 ^c |
| Porcentagem de água (%) * | 77,36 ± 1,41 ^b | 82,90 ± 2,86 ^a | 82,21 ± 1,95 ^a | 79,10 ± 2,91 ^b | 79,56 ± 4,04 ^{a,b} |
| Grau de Esclerofilia (g/cm ²) | 0,022 ± 0,003 ^{b,c} | 0,024 ± 0,005 ^{b,c} | 0,021 ± 0,004 ^c | 0,028 ± 0,004 ^a | 0,026 ± 0,005 ^{a,b} |

Nota: Letras diferentes comparadas horizontalmente indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey (paramétrico) ou DUM* (não-paramétrico).

Tabela 5. Espessuras da lâmina foliar e tecidos constituintes de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* terrícola sob alta irradiação solar (**TAI**), terrícola sob baixa irradiação solar (**TBI**), rupícola sob alta irradiação solar (**RAI**), rupícola sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifíticas sob baixa irradiação solar (**EBI**). (n=45)

| | TAI | TBI | RAI | RBI | EBI |
|---|---------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|-----------------------------------|
| Espessura total (μm) * | 891,53 \pm 82,98 ^b | 1054,62 \pm 146,77 ^a | 1096,37 \pm 170,74 ^a | 1031,48 \pm 134,93 ^a | 1005,46 \pm 152,57 ^a |
| Face Adaxial | | | | | |
| Membrana cuticular (μm) | 3,81 \pm 1,07 ^a | 3,19 \pm 0,98 ^b | 3,33 \pm 0,93 ^{a,b} | 3,00 \pm 0,82 ^b | 2,93 \pm 0,90 ^b |
| Célula epidérmica \blacklozenge (μm) | 13,59 \pm 2,61 ^a | 8,11 \pm 1,76 ^d | 10,97 \pm 2,45 ^b | 9,63 \pm 2,28 ^c | 8,18 \pm 1,91 ^d |
| Esclerênquima* (μm) | 27,02 \pm 5,87 ^b | 29,91 \pm 9,20 ^{a,b} | 34,46 \pm 8,66 ^a | 29,01 \pm 9,36 ^{a,b} | 26,01 \pm 12,17 ^b |
| Hidrênquima (μm)* | 294,12 \pm 85,56 ^b | 412,38 \pm 141,82 ^a | 306,08 \pm 141,56 ^b | 383,71 \pm 136,63 ^a | 377,60 \pm 92,69 ^a |
| Clorênquima (μm)* | 522,44 \pm 85,29 ^c | 575,48 \pm 61,11 ^b | 707,86 \pm 60,18 ^a | 578,64 \pm 54,28 ^b | 562,80 \pm 85,06 ^{b,c} |
| Face Abaxial | | | | | |
| Membrana cuticular (μm) * | 3,24 \pm 0,88 ^a | 2,23 \pm 0,81 ^b | 3,06 \pm 0,75 ^a | 2,44 \pm 0,93 ^b | 2,12 \pm 0,59 ^b |
| Célula epidérmica \blacklozenge (μm) | 8,93 \pm 2,17 ^a | 6,25 \pm 1,45 ^d | 8,58 \pm 1,64 ^{a,b} | 7,72 \pm 1,92 ^{b,c} | 6,96 \pm 1,87 ^{c,d} |
| Esclerênquima (μm) | 18,36 \pm 5,15 ^b | 16,93 \pm 6,81 ^b | 22,04 \pm 4,75 ^a | 17,34 \pm 5,24 ^b | 18,86 \pm 5,51 ^b |

Nota: \blacklozenge Considerado lume+parede celular. Letras diferentes comparadas horizontalmente indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey (paramétrico) ou DUM* (não-paramétrico).

Tabela 6. Estratificação do esclerênquima na face adaxial e abaxial e do hidrênquima na lâmina foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* terrícola sob alta irradiação solar (**TAI**), terrícola sob baixa irradiação solar (**TBI**), rupícola sob alta irradiação solar (**RAI**), rupícola sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifíticas sob baixa irradiação solar (**EBI**); (n=45); médias e desvio-padrão (mínimos e máximos).

| | TAI | TBI | RAI | RBI | EBI |
|-----------------------|------------------------------------|----------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|
| Número de Estratos | | | | | |
| Esclerênquima adaxial | 1,07± 0,25 ^d ; (1-2) | 2,00 ± 0,43 ^a ; (1-3) | 1,42 ± 0,50 ^c ; (1-2) | 1,82 ± 0,44 ^{a,b} ; (1-2) | 1,62 ± 0,49 ^{b,c} ; (1-2) |
| Esclerênquima abaxial | 1,00 ± 0,00 ^b ; (1-1) | 1,67 ± 0,48 ^a ; (1-2) | 1,13 ± 0,34 ^{a,b} ; (1-2) | 1,44 ± 0,50 ^a ; (1-2) | 1,44 ± 0,50 ^a ; (1-2) |
| Hidrênquima | 4,24 ± 0,57 ^{b,c} ; (3-6) | 5,13 ± 0,95 ^a ; (3-7) | 3,84 ± 0,95 ^c ; (2-6) | 4,98 ± 0,84 ^a ; (3-7) | 4,60 ± 0,84 ^{a,b} ; (3-8) |

Nota: Letras diferentes comparadas horizontalmente indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste DUM.

Tabela 7. Comprimento e largura das células-guarda, densidade estomática e de tricomas e razão estômatos/tricoma na lâmina foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* terrícola sob alta irradiação solar (**TAI**), terrícola sob baixa irradiação solar (**TBI**), rupícola sob alta irradiação solar (**RAI**), rupícola sob baixa irradiação solar (**RBI**) e epifíticas sob baixa irradiação solar (**EBI**). (n=45)

| | TAI | TBI | RAI | RBI | EBI |
|---------------------------------------|------------------------------|------------------------------|-----------------------------|-----------------------------|-----------------------------|
| Densidade | | | | | |
| estomática (est/mm ²) * | 113,11 ± 23,24 ^a | 65,78 ± 15,15 ^b | 118,44 ± 18,94 ^a | 57,33 ± 19,59 ^b | 54,00 ± 16,01 ^b |
| de tricomas (trico/mm ²)* | 56,22 ± 12,67 ^{a,b} | 46,00 ± 12,14 ^{c,d} | 64,22 ± 10,76 ^a | 50,89 ± 9,73 ^{b,c} | 40,00 ± 8,79 ^d |
| Razão estômatos/tricoma | 2,09 ± 0,52 ^a | 1,51 ± 0,49 ^b | 1,88 ± 0,37 ^a | 1,13 ± 0,35 ^{b,c} | 1,38 ± 0,41 ^b |
| Células-guarda (µm) | | | | | |
| Comprimento* | 26,45 ± 3,65 ^{b,c} | 29,57 ± 3,90 ^a | 23,97 ± 3,14 ^c | 27,91 ± 3,09 ^{a,b} | 28,08 ± 3,32 ^{a,b} |
| Largura | 10,13 ± 1,61 ^a | 9,96 ± 1,38 ^a | 10,38 ± 2,15 ^a | 10,13 ± 1,44 ^a | 10,26 ± 1,64 ^a |

Nota: Letras diferentes comparadas horizontalmente indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste Tuckey ou DUM* (não-paramétrico).