

ANATOMÍA FOLIAR EN BROMELIACEAE DEL NORDESTE ARGENTINO Y PARAGUAY¹

FERNANDO S. DERWIDUEÉ² & ANA MARÍA GONZALEZ³

Resumen: Derwidueé, F. S. & A. M. Gonzalez. 2010. Anatomía foliar en Bromeliaceae del Nordeste Argentino y Paraguay. Bonplandia 19(2): 153-173. ISSN: 0524-0476.

Fueron estudiadas 31 especies de Bromeliaceae: 14 de la subfamilia Bromelioideae, 15 de Tillandsioideae y dos de Pitcairnioideae, con el fin de determinar las características anatómicas de sus hojas y la estructura y desarrollo de las escamas peltadas que las cubren. Las escamas peltadas están formadas por escudo y alas en las Tillandsioideae, y sólo por células lenticulares, sin escudo, en las restantes subfamilias. En transcurso las láminas presentan epidermis unistrata con cristales de sílice, hipodermis parenquimática o mecánica y parénquima acuífero. El clorénquima se ubica en la zona media, alternando con cámaras o columnas, ocupadas por células aerenquimáticas irregulares a estrelladas. Los haces vasculares presentan casquetes o vainas fibrosas, en algunos casos con largas prolongaciones. De acuerdo a la disposición de estos tejidos se describen tres tipos de mesófilo: dorsiventral, homogéneo e isolateral. Este estudio demostró que la anatomía foliar es una herramienta de importancia en la identificación de las especies que crecen en la región. Las hojas de Bromeliaceae presentan caracteres diferenciales que solos o en combinación permiten la identificación de especies o grupos de especies.

Palabras clave: Bromelioideae, escamas peltadas, hojas, ontogenia, Pitcairnioideae, Tillandsioideae.

Summary: Derwidueé, F. S. & A. M. Gonzalez. 2010. Leaf anatomy in Bromeliaceae of Northeast of Argentina and Paraguay. Bonplandia 19(2): 153-173. ISSN: 0524-0476.

Leaf anatomy, structure and ontogeny of peltate scales from 31 species of Bromeliaceae have been investigated: 14 species belonging to the subfamily Bromelioideae, 15 to Tillandsioideae and two to Pitcairnioideae. Peltate scales have a shield and wings in Tillandsioideae, in the remaining subfamilies they lack this organization, the scales are formed only by lenticular cells. Transversal view reveals one layer of epidermis with silica bodies inside their cells, parenchymatic and mechanical hypodermis, aquiferous parenchyma, chlorenchyma limited to the median region and alternating with air canals. These canals can be spherical or column shaped, they are filled with irregular or stellate cells. The leaves have collateral vascular bundles with sclerified bundle sheath, with caps or extensions in some species. According to the structure and distribution of all these tissues, three types of mesophyll could be recognized: dorsiventral, homogeneous and isolateral. This study proves that the leaf anatomy is an important tool to identify the species that grow in the region. The species can therefore be limited on the basis of the restricted or combined occurrence of some features.

Key words: Bromelioideae, leaf, ontogeny, peltate scales, Pitcairnioideae, Tillandsioideae.

¹ Los resultados de este trabajo constituyen el trabajo final de graduación del primer autor para acceder al título de Ingeniero Agrónomo.

² Becario SGCyT- Universidad Nacional del Nordeste. E-mail: ferderwiduee27@hotmail.com

³ Investigadora del CONICET. E-mail: anitama39@gmail.com

Introducción

La familia Bromeliaceae es predominantemente neotropical e incluye 56 géneros y 2700 especies (Luther & Sieff, 1996), subdivididas en tres subfamilias: Bromelioideae, Pitcairnioideae y Tillandsioideae (Smith & Downs, 1974, 1977, 1979; Tomlinson, 1969; Cronquist, 1981; Dahlgren & al., 1985; Judd & al., 1999; Stevens, 2001). En Argentina está representada por 15 géneros y 100 especies (Morrone & Zuloaga, 1996).

Reúne plantas herbáceas, con hojas sin vaina diferenciada, dispuestas en roseta y densamente imbricadas. El hábito epífita es muy frecuente, especialmente en las Tillandsioideae donde las raíces cumplen funciones de fijación. Las hojas presentan caracteres xerofíticos, frecuentemente son suculentas, poseen parénquima almacenador de agua, tejidos de sostén y tricomas capaces de absorber agua y nutrientes (Tomlinson, 1969; Benzing, 1976; Aoyama & Sajo, 2003).

La anatomía foliar de las Bromeliáceas ha sido estudiada con diversos objetivos: Tomlinson (1969) caracterizó cada una de las tres subfamilias de Bromeliaceae, basándose en los tricomas foliares, estomas y mesófilo. Braga (1977) describió la anatomía foliar de algunas especies de bromelias de Amazonas. Algunos estudios utilizan la morfo-anatomía foliar para la taxonomía de diferentes grupos, como los de Robinson (1969), Sajo & al. (1998), Souza & Neves (1996) y Aoyama & Sajo (2003).

También se ha prestado especial atención al análisis de los tricomas foliares, capaces de absorber agua y nutrientes (Benzing & Burt, 1970; Benzing, 1976; Benzing & al., 1978; Braga, 1977; Tomlinson, 1969), los cuales además se utilizaron para establecer probables líneas filogenéticas en la familia (Strehl, 1983). Algunas especies de *Tillandsia*, como *T. usneoides*, fueron estudiadas como bioindicadores de la polución en la ciudad de San Pablo, Brasil (Figueredo & al., 2001, 2004).

De esta manera el análisis morfo-anatómico se convierte en una herramienta útil para el estudio y caracterización de estas plantas, ya sea considerándolo desde un punto de vista

taxonómico, como así también fisiológico y ecológico. Los objetivos del presente trabajo, basado en especies que crecen en el NE argentino y Paraguay, fueron: 1) estudiar la anatomía de la hoja de las especies de Bromeliaceae a fin de aportar datos para contribuir a su identificación taxonómica y caracterizar las especies y subfamilias, y 2) interpretar la estructura de las escamas en función de su ontogenia.

Material y Métodos

Para este estudio se utilizaron especímenes cuyas localidades y coleccionistas se detallan en el Anexo. Los testigos se encuentran en el Herbario del Instituto de Botánica del Nordeste (CTES), Corrientes, Argentina, y los Herbarios del Centro de Estudios y Colecciones Biológicas para la Conservación, Asunción, Paraguay (PY) y el de la Universidad Nacional de Asunción (FCQ).

Se coleccionaron hojas que fueron fijadas en FAA (alcohol 70°: formol: ácido acético, 90:5:5). Se seleccionaron hojas sanas, de la sección media de la lámina foliar. Se realizaron cortes a mano alzada o con micrótopo rotativo previa inclusión en parafina según la técnica de Johansen (1940) modificada por Gonzalez & Cristóbal (1997). Se usó la coloración safranina-Astra blue (Luque & al., 1996) para propósitos generales y Lugol para el reconocimiento de almidón (D'Ambroggio de Argüeso, 1986).

Las observaciones, dibujos y fotografías se realizaron con microscopio óptico (MO) Leica DM LV2, con luz polarizada y sistema de captura digital de imágenes y un MO Olympus BX 50 equipado con tubo de dibujo.

El análisis con microscopio electrónico de barrido (MEB) se realizó en base a material fijado en FAA, deshidratado en serie ascendente de acetona, secado a punto crítico y metalizado con oro-paladio de acuerdo a técnicas usuales. Se utilizó para las observaciones el MEB Jeol LV 5800 del Servicio de Microscopía Electrónica de la UNNE.

Resultados

Escamas peltadas

Se disponen sobre ambas epidermis, variando su densidad y distribución. Pueden cubrir totalmente la epidermis como en *T. tricholepis* y *T. loliacea* (Fig. 1 A) entre otras, o bien cubrir parcialmente la superficie como en *A. bracteatus* var. *bracteatus*, *B. serra*, *V. friburgensis* var. *tucumanensis* y *V. platynema* (Fig. 1 B, C). Las escamas pueden distribuirse en hileras o aleatoriamente. En hileras es la organización típica de aquellas especies que presentan la superficie ondulada, donde las escamas se insertan en los valles y su porción peltada se extiende sobre las crestas, p. ej.: *B. serra* y *A. calyculata* var. *calyculata* entre otras (Fig. 1 C, D, E). Se distribuyen aleatoriamente en aquellas especies de epidermis lisa, sin ondulaciones; en *B. balansae*, *T. recurvata* y *Aechmea distichantha* f. *distichantha* la epidermis adaxial es lisa y la abaxial ondulada (Fig. 1 B, F) o bien como en *V. friburgensis* var. *tucumanensis* y *V. platynema* donde ambas epidermis son lisas. Las escamas proporcionan cobertura a los estomas, a excepción de *V. friburgensis* var. *tucumanensis* y *V. platynema*, donde se hallan dispersas y en baja densidad dejando los estomas al descubierto. Es característico de las especies de las subfamilias Bromelioideae y Pitcairnioideae tener el envés de la hoja ondulado, formando valles donde se ubican los estomas y se insertan las escamas, y las crestas por lo general cubiertas por la porción peltada de las escamas (Fig. 1 E, G). Sin embargo, en Tillandsioideae el envés carece de dichas ondulaciones o bien las mismas son leves (Fig. 1 A, B). (Tabla 1).

Las escamas están compuestas por un pie que se inserta en la epidermis y una porción peltada, con la zona periférica libre y adpresa sobre la superficie de la lámina foliar (Fig. 1 G-I). El pie está formado por dos células basales, incrustadas entre las células epidérmicas, un pedículo de 2-5 células y una célula tronco obcónica que soporta la porción peltada (Fig. 1 G). Dicha porción puede estar formada por un escudo con células dispuestas simétricamente y una expansión

membranácea o ala (Fig. H-K), o sólo por células lenticulares a poligonales sin dicha organización (Fig. 1 L-O). Las células de la porción peltada sufren apoptosis a la madurez, ocurriendo en sentido centripeto, las células del ala son las primeras en deshidratarse y colapsar (Fig. 1 M).

El tipo de escama presente es característico de cada sub familia y depende de la organización de la porción peltada (Fig. 2).

1. Tillandsioideae: en VS la escama posee un escudo formado por un disco central radiosimétrico, formado por cuatro células organizadas en un círculo, con paredes tangenciales finas. Rodeando estas, se encuentran dos series de células con paredes delgadas, la primera tiene 8 células pericentrales, la segunda serie está constituida por 16 células sub-periféricas. Externamente se encuentran entre 50 a 74 células alargadas radialmente y de paredes finas que forman el ala o porción periférica libre (Figs. 1 H-I, 2 A, B). El ala puede ser simétrica y el tricoma presenta entonces un contorno circular (Figs. 1 I, 2 A), o bien ser asimétrica (Figs. 1 J, 2 B).

En corte transversal se observa que las escamas se insertan mediante dos células basales en una depresión de la epidermis, tienen un pedículo uniseriado de 3-5 células rectangulares, de paredes delgadas, la célula apical tiene forma obcónica y es de mayor tamaño (Fig. 3 J). Todas las células conservan el núcleo a la madurez. Las células del disco central, tienen paredes tangenciales externas con engrosamientos notables mientras que las paredes tangenciales internas solo están engrosadas parcialmente, especialmente en las paredes radiales (Figs. 1 H, 3 J). Estas células pierden su citoplasma al completarse el desarrollo de la escama. Las células del ala poseen paredes muy delgadas y son comprimidas dorsiventralmente (Fig. 1 I).

Las variaciones entre las especies de esta subfamilia se aprecian en la forma y longitud de las células del ala, lo cual determina la forma general del tricoma en vista superficial; dependen también de la posición de la escama en la lámina foliar. *Tillandsia bandensis* po-

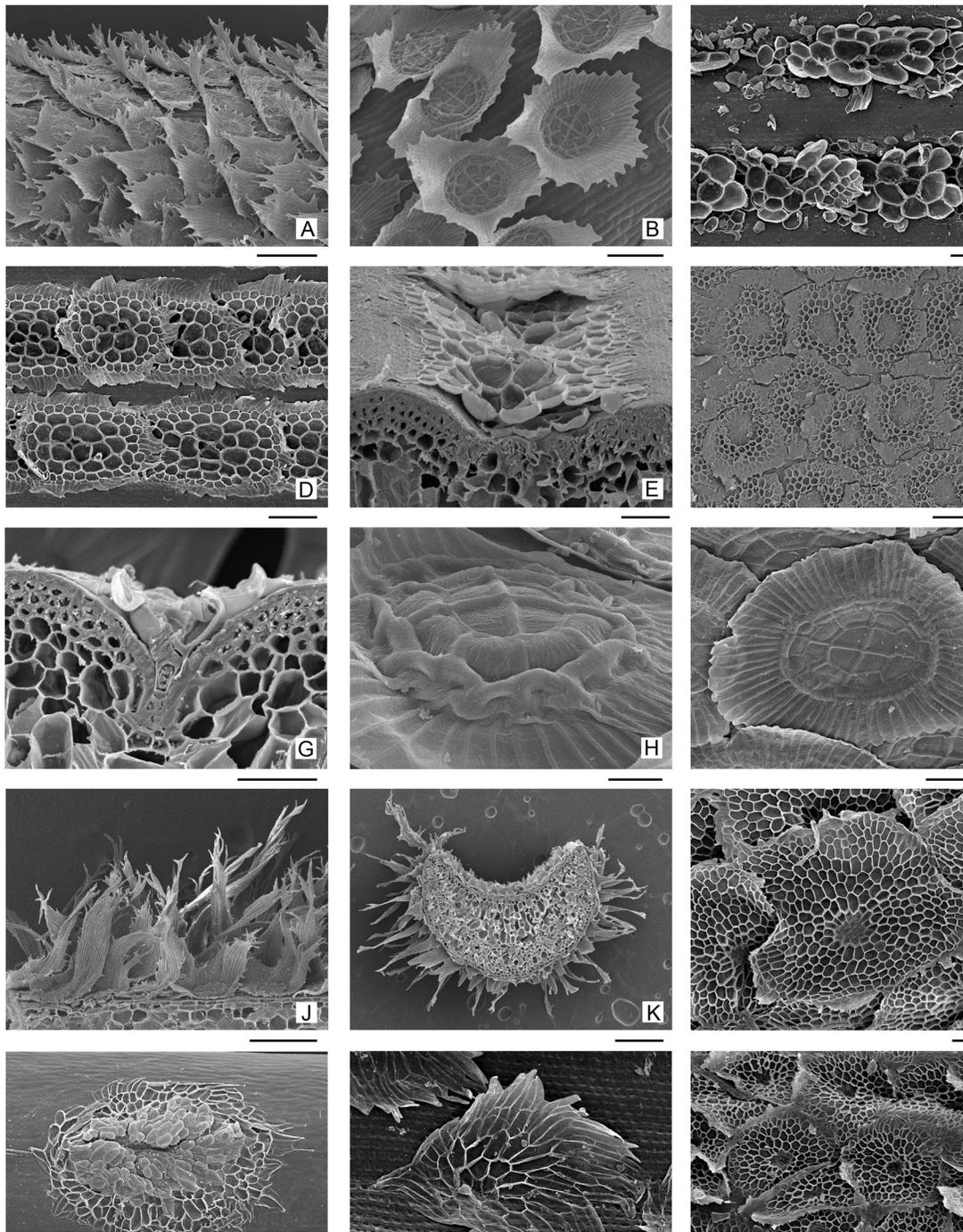


Fig. 1. Escamas peltadas en Bromeliaceae (MEB). A: *Tillandsia loliacea*. B: *Tillandsia recurvata*. C: *Ananas bracteatus* var. *bracteatus*. D: *Aechmea calyculata* var. *calyculata*. E: *Bromelia serra*, CT mostrando escamas dispuestas en los valles de la epidermis. F: *Aechmea distichantha* f. *distichantha*. G: CT de epidermis mostrando la inserción de la escama de *Ananas bracteatus* var. *bracteatus*. H: *Tillandsia recurvata*, detalle del escudo. I: *Tillandsia tenuifolia* var. *tenuifolia*. J: escamas asimétricas de *Tillandsia streptocarpa*. K: CT de hoja de *Tillandsia bandensis* con escamas de diferente tamaño en haz y envés. L: *Billbergia nutans* var. *nutans*. M: *Dyckia ferox*. N: *Deuterocohnia meziana*. O: *Aechmea recurvata* var. *recurvata*. Escalas: A-F-J: 0,25 mm; K: 0,5 mm; B-C-D-L-M-N: 100 μ m; E-G-I: 50 μ m; H: 20 μ m.

Tabla 1: Caracteres anatómicos en especies de Bromeliaceae del NE Argentino y Paraguay

Especie	Forma de la lámina				Epidermis				Ep. abaxial	Hipo-dermis	Parénquima acuífero				Mesófilo				Aerénquima				Haces vasculares				Fibras extra-vasculares										
	Levemente curvada	Curvada	Plano-convexo	Concavo-convexo	Circular	Hoja hipostomática	Hoja anfiestomática	Estomas húmedos o semi-húmedos	Estomas a nivel	Con sílice	Lisa	Levemente ondulada	Ondulada	Mecánica	Parenquimática	Heterogéneo	Homogéneo: células redondeadas	Homogéneo: células alargadas	Con cloroplastos	Con cristales	Dorsiventral	Isolateral	Homogéneo	Almidón en el clorénquima	Canales mucilaginosos	En cámaras	En columnas	Con idioblastos	Ausente	De tamaño uniforme	De dos tamaños	Con vaina de fibras	Con casquetes de fibras	Prolongaciones fibrosas	En clorénquima	En parénquima acuífero	
<i>Acantostachis</i>		X				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					X	X				X						X	X	X	X	X		
<i>Aechmea bromeliifolia</i>	X					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X						X				X	X					X	X	X	X	X		
<i>A. calyculata</i>	X					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X						X				X						X	X	X	X	X		
<i>A. d. f. distichantha</i>	X					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X					X				X						X	X	X	X	X		
<i>A. d. var. schlumbergeri</i>	X					X	X	X	X	X	X	X	X	X	X						X				X						X	X	X	X	X		
<i>A. recurvata</i>			X			X	X	X	X		X	X	X	X	X						X				X						X	X	X	X	X		
<i>Ananas bracteatus</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X						X			X	X	X				X	X	X	X	X			
<i>Billbergia nutans</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X						X		X						X	X	X	X	X				
<i>B. zebrina</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X						X			X	X					X	X	X	X	X		X	
<i>Bromelia balansae</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X						X				X					X	X	X	X	X			
<i>B. hieronymi</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X						X			X	X					X	X	X	X	X			
<i>B. serra</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X	X		X	X		X			X	X					X	X	X	X	X			
<i>B. urbaniana</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X						X				X					X	X	X	X	X	X		
<i>Pseudananas</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X						X				X					X	X	X	X	X		X	
<i>Deuterocohnia</i>			X			X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X					X	X	X	X	X			
<i>Dyckia ferox</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X	X				X	X	X	X	X			
<i>Tillandsia aëranthos</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X						X									X	X	X	X	X			
<i>T. bandensis</i>			X			X	X	X	X		X	X	X	X	X	X		X	X											X	X	X	X	X			
<i>T. duratii</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X								X	X	X	X	X				
<i>T. ixioides</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X					X	X	X	X	X			
<i>T. loliacea</i>			X			X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X									X	X	X	X	X			
<i>T. meridionalis</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X					X	X	X	X	X			
<i>T. recurvata</i>			X			X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X									X	X	X	X	X			
<i>T. streptocarpa</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X									X	X	X	X	X			
<i>T. stricta</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X	X				X	X	X	X	X			
<i>T. tenuifolia</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X	X				X	X	X	X	X			
<i>T. tricholepis</i>				X		X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X					X	X	X	X	X			
<i>T. usneoides</i>		X				X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X									X	X	X	X	X			
<i>T. vernicosa</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X					X	X	X	X	X			
<i>Vriesea friburgensis</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X					X	X	X	X	X		X	
<i>V. platynema</i>	X					X	X	X	X		X	X	X	X	X		X	X			X				X					X	X	X	X	X		X	

se escamas con alas simétricas en el haz y asimétricas en el envés de la hoja donde el ala posee una longitud de hasta seis veces mayor que el diámetro del escudo (Figs. 1 K, 2 B).

Ontogenia. Siendo la escama una estructura compleja, conformada por un pedículo inserto profundamente en la epidermis y un escudo y ala dispuestos de manera tangente a la epidermis, el estudio de su ontogenia se realizó en cortes transversales (CT), longitudinales y vista superficial (VS). En CT se observa la relación de la escama con las restantes células protodérmicas (Fig. 3 A-J), mientras que en VS se logra analizar la secuencia de divisiones para la formación del escudo y ala (Fig. 3 K-T).

CT: La protodermis de los primordios foliares está formada por células rectangulares en las que se diferencia una célula en forma de cono truncado invertido (Fig. 3 A). Este meristemoide se divide periclinalmente hasta formar 5-6 células, que en conjunto tienen el mismo tamaño que el meristemoide original (Fig. 3 B-E). La célula basal se divide anticlinalmente una vez (Fig. 3 E-F). A partir de este momento se inicia el desarrollo del escudo, a partir de sucesivas divisiones anticlinales de la célula apical (Fig. 3G-I). La célula sub-apical (la del ápice del pedículo) adquiere forma obcónica y aumenta notablemente de tamaño (Fig. 3 J). Durante la maduración de la escama, las células del escudo engrosan las paredes tangenciales, especialmente la externa (Fig. 3 J).

VS: el meristemoide que inicia el desarrollo

de la escama es una célula de contorno circular, diferente a las células de la protodermis que tienen contorno poligonal (Fig. 3 K). El meristemoide sufre dos mitosis formando cuatro células [cada una corresponde a un cuarto de círculo] (Fig. 3 L). Estas cuatro células se dividen periclinalmente quedando cuatro células internas y cuatro externas (Fig. 3 M-N). Cada célula del cuarteto externo se divide de manera radial, resultando en ocho células (Fig. 3 N). Este octeto se divide periclinalmente dando una tercera serie de 8 células (Figs. 3 O). Las 8 células de la tercera serie se dividen radialmente, quedando la serie constituida por 16 células (Fig. 3 P). Cada una de las 16 células sufre divisiones periclinales, formando una cuarta serie (Fig. 3 Q; 4 A-B); las células externas se dividen radialmente formando 32 células. En este momento queda determinado el escudo de la escama, formado por las tres series interiores de: 4, 8 y 16 células respectivamente y el ala formada por la cuarta serie celular (Figs. 3 R, 4 C). Estas células externas se alargan y se dividen radialmente una o dos veces (Fig. S-T).

Únicamente se observó variación en el número de las células del pedículo o en las que forman el ala, nunca en las células del escudo central.

2. Bromelioideae: la porción peltada de las escamas está formada por células lenticulares siendo la característica principal la escasa diferenciación o ausencia de escudo

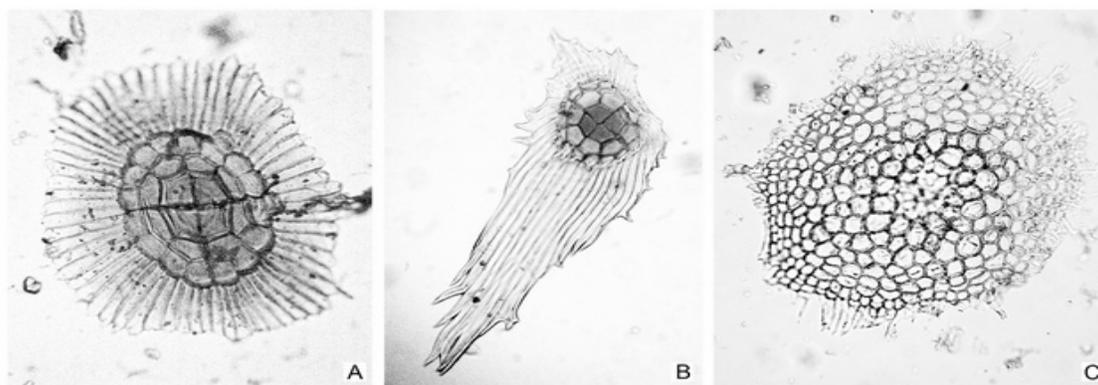


Fig. 2. Escamas de Tillandsioideae y Bromelioideae (MO). A: *Tillandsia aëranthos* var. *aëranthos*. B: *Tillandsia bandensis*. C: *Aechmea bromeliifolia*.

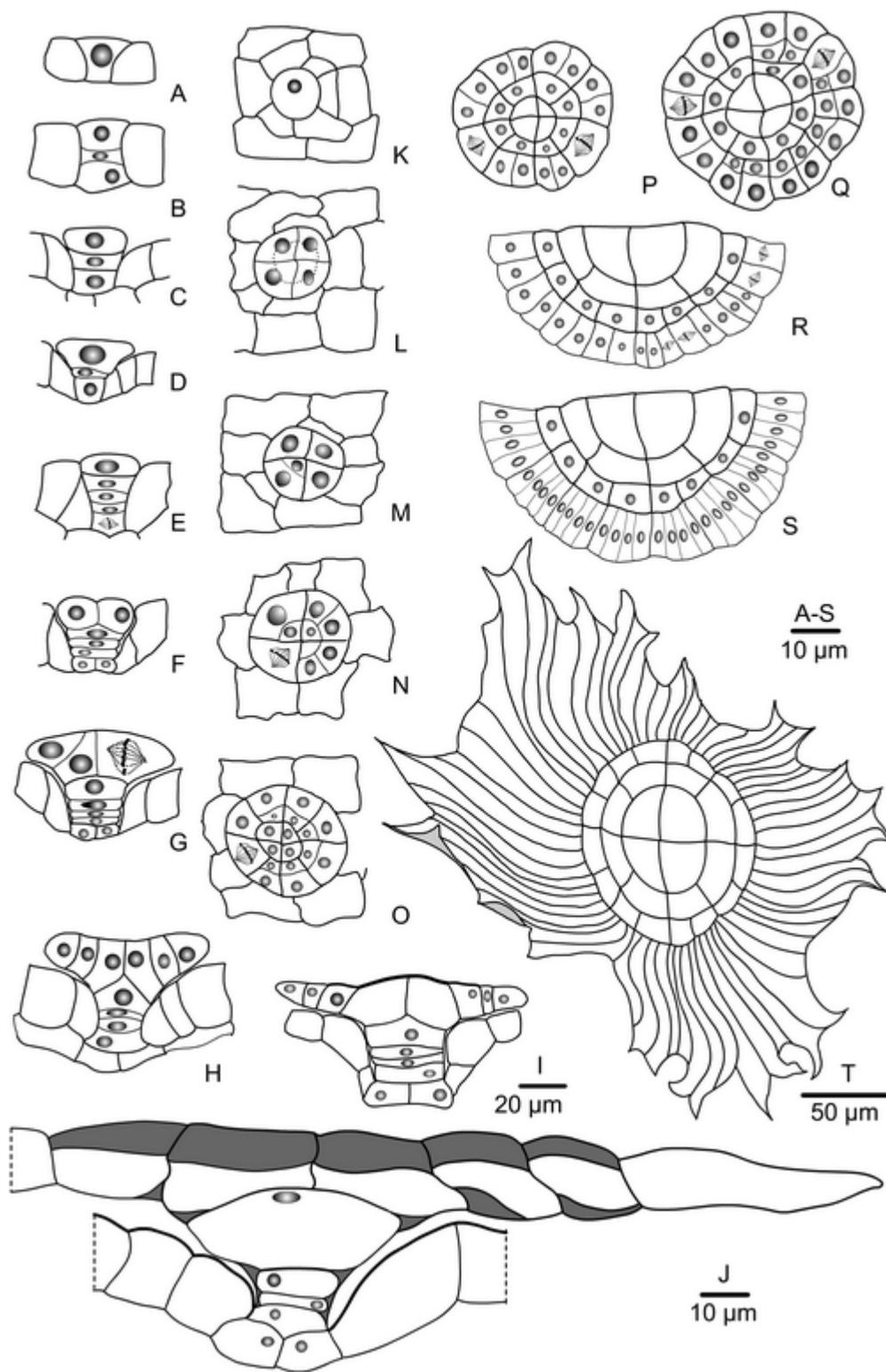


Fig. 3. Diagramas de la ontogenia de las escamas peltadas de Tillandsioideae. A-J: *Tillandsia aëranthos* var. *aëranthos* en corte longitudinal. K-T: *Tillandsia recurvata* en transcorte.

central (Figs. 1C, 2C). Las células que forman la escama disminuyen de tamaño del centro a la periferia, las del borde externo se extienden radialmente y colapsan aplastándose sobre la epidermis o bien superponiéndose con las escamas vecinas (Fig. 1D, L, O). En escamas maduras de numerosas especies se observó que con frecuencia las células periféricas se adhieren firmemente a la epidermis por lo que es difícil distinguir el contorno de la escama (Fig. 1M). En VS el contorno es circular, salvo en *Acanthostachys strobilacea*, *Aechmea calyculata* var. *calyculata* (Fig. 1D), *Ananas bracteatus* var. *bracteatus* (Fig. 1C), *Bromelia balansae*, *B. serra* y *B. urbaniana* donde es irregular. En algunas especies las escamas son pequeñas y se componen de unas pocas células, en otras por el contrario su desarrollo es notable cubriendo completamente la superficie foliar (Fig. 1O).

Ontogenia. VS: el meristemoide que inicia el desarrollo de la escama es una célula de contorno circular (Figs. 4D, 5A), sufre mitosis sucesivas formando primero cuatro células (Figs. 4E-F, 5B-C) y luego 8 (Figs. 4G, 5D). Las divisiones celulares ocurren de modo que se forman ciclos más o menos concéntricos (Figs. 4H-J, 5E-G). Dichos ciclos se tornan menos aparentes con el aumento de tamaño y continuas divisiones mitóticas, por lo que no se aprecian con claridad en las escamas que han completado su desarrollo (Fig. 1M-O). Las células de la periferia son las primeras en perder el citoplasma y colapsarse formando una porción periférica similar a un ala (Fig. 4K-L, 5H).

CT: el origen de la escama es una célula en forma de cono truncado invertido (Fig. 5I). Este meristemoide se divide periclinalmente (Fig. 5J). La célula apical se divide periclinal y anticlinalmente numerosas veces formando la porción peltada de la escama (Fig. 5K). La célula basal puede dividirse una vez formando el pie del tricoma (Fig. 5K-M).

3. Pitcairnioideae: las escamas presentan similares características a las descritas para la subfamilia anterior. La porción peltada posee células lenticulares a poliédricas. El pie posee las mismas características previamente descritas (Fig. 1M-N).

Anatomía foliar

Los datos correspondientes a las especies analizadas se encuentran resumidos en la Tabla 1.

En transcurso de la lámina foliar de las especies estudiadas presenta diversos contornos: desde circular a levemente curvada, pasando por varias formas intermedias (Fig. 6). En la subfamilia Tillandsioideae están presentes todas estas variantes. En Bromelioideae se presentan las formas levemente curvada o curvada, excepcionalmente en *Aechmea recurvata* var. *recurvata* el contorno es cóncavo-convexo. En Pitcairnioideae la lámina tiene contornos plano-convexo y cóncavo-convexo.

Las especies analizadas presentan parénquima acuífero, clorofiliano y el aerénquima, cuya distribución determina tres tipos de mesófilo:

- dorsiventral, en CT la lámina presenta dos caras: hacia el haz posee parénquima acuífero y hacia el envés posee clorénquima interrumpido por cámaras de aerénquima (Figs. 6C-D; 7A-C).

- isolateral: presenta parénquima acuífero orientado hacia ambas caras de la hoja y en la región central posee clorénquima y aerénquima (Figs. 6E; 7D-F).

- homogéneo: no existe una clara diferenciación entre parénquima acuífero y clorofiliano, encontrándose estos tejidos entremezclados (Figs. 6A-B; 7G-I).

En Bromelioideae y Pitcairnioideae el mesófilo es de tipo dorsiventral, en la subfamilia Tillandsioideae están presentes los tres tipos mencionados, siendo predominante el dorsiventral.

Epidermis: es uniestratificada en todos los casos (Fig. 8A-H). Las células epidérmicas son tabulares, en CT se observan rectangulares con paredes desigualmente engrosadas y lumen reducido, o redondeadas con paredes delgadas y lumen amplio. La mayoría de las especies presenta células rectangulares siendo el engrosamiento más notable en las paredes radiales y tangencial interna, destacándose *T. vernicosa*, cuyos engrosamientos son sumamente notables, llegando a formarse esclereidas

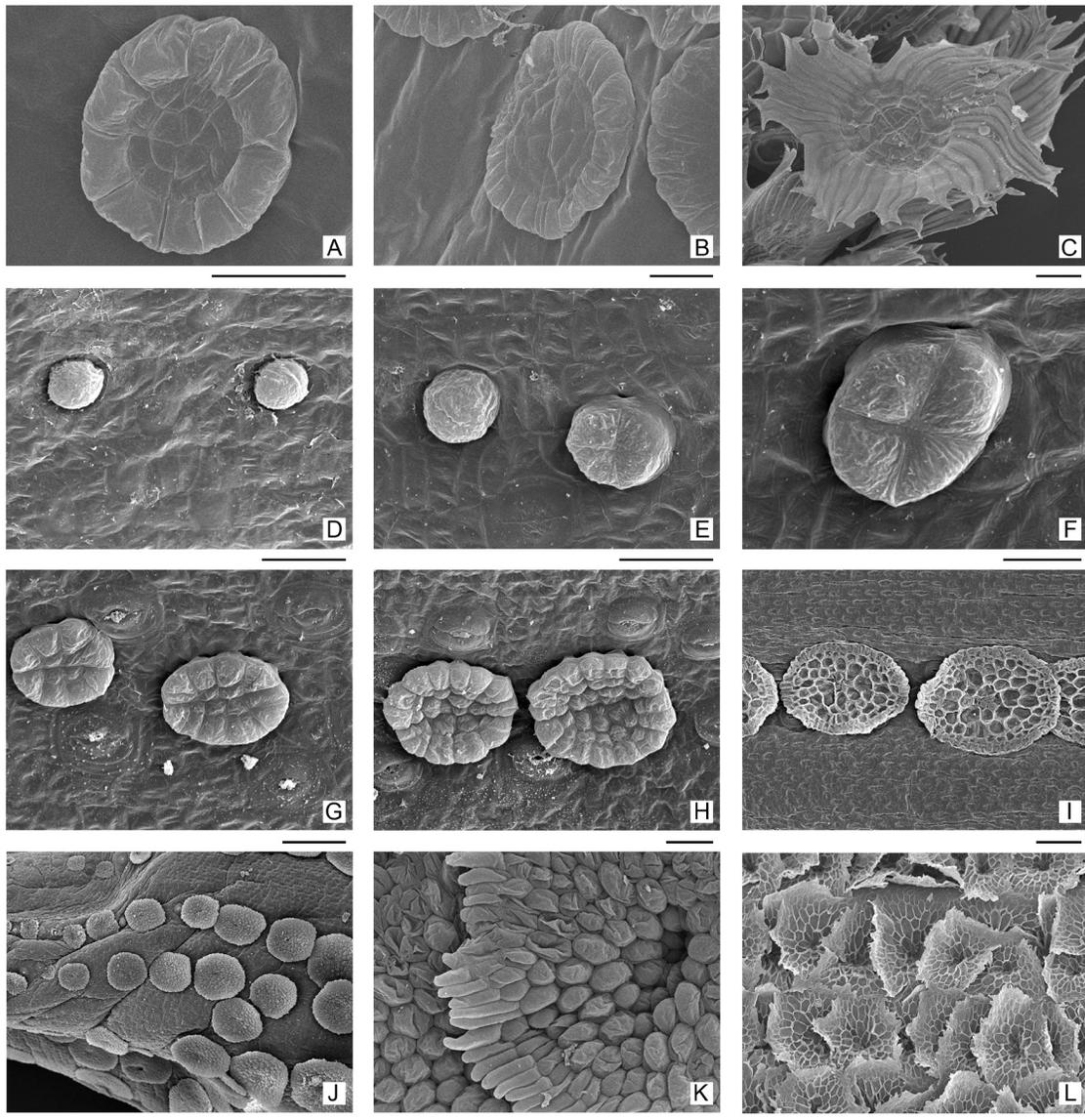


Fig. 4. Ontogenia de las escamas peltadas de Tillandsioideae y Bromelioideae (MEB). A-C: *Tillandsia aëranthos* var. *aëranthos*, A: estadio con escudo con tres ciclos celulares. B: estadio previo a la formación del ala. C: escama totalmente formada. D-L: secuencia de desarrollo de las escamas en Bromelioideae. D-J: *Pseudananas sagenarius*. K-L: *Aechmea recurvata* var. *recurvata*. Escalas: J: 250 μ m; K: μ m; C-I-L: 50 μ m; A-B-D-E-G-H: 20 μ m; F: 10 μ m.

(Fig. 8 B, D, E, H). Células redondeadas se encuentran solamente en *T. loliacea*, *T. recurvata*, *T. usneoides* y *T. tricholepis* (Fig. 8 G). En la mayoría de las especies se pueden observar cuerpos de sílice en el lumen celular (Fig. 8 D, F, H, J); algunas especies donde esta característica no pudo ser apreciada son: *T. loliacea*, *T. recurvata*, *T. streptocarpa*, *T.*

tricholepis, *T. usneoides* y *V. platynema* var. *platynema*.

Las hojas son hipostomáticas, sólo *T. duratii*, *T. streptocarpa* y *T. usneoides* poseen hojas anfiestomáticas. Por lo general el envés de la hoja es ondulado, los estomas se ubican en las depresiones y se hallan protegidos por las escamas peltadas insertas en las proximidades

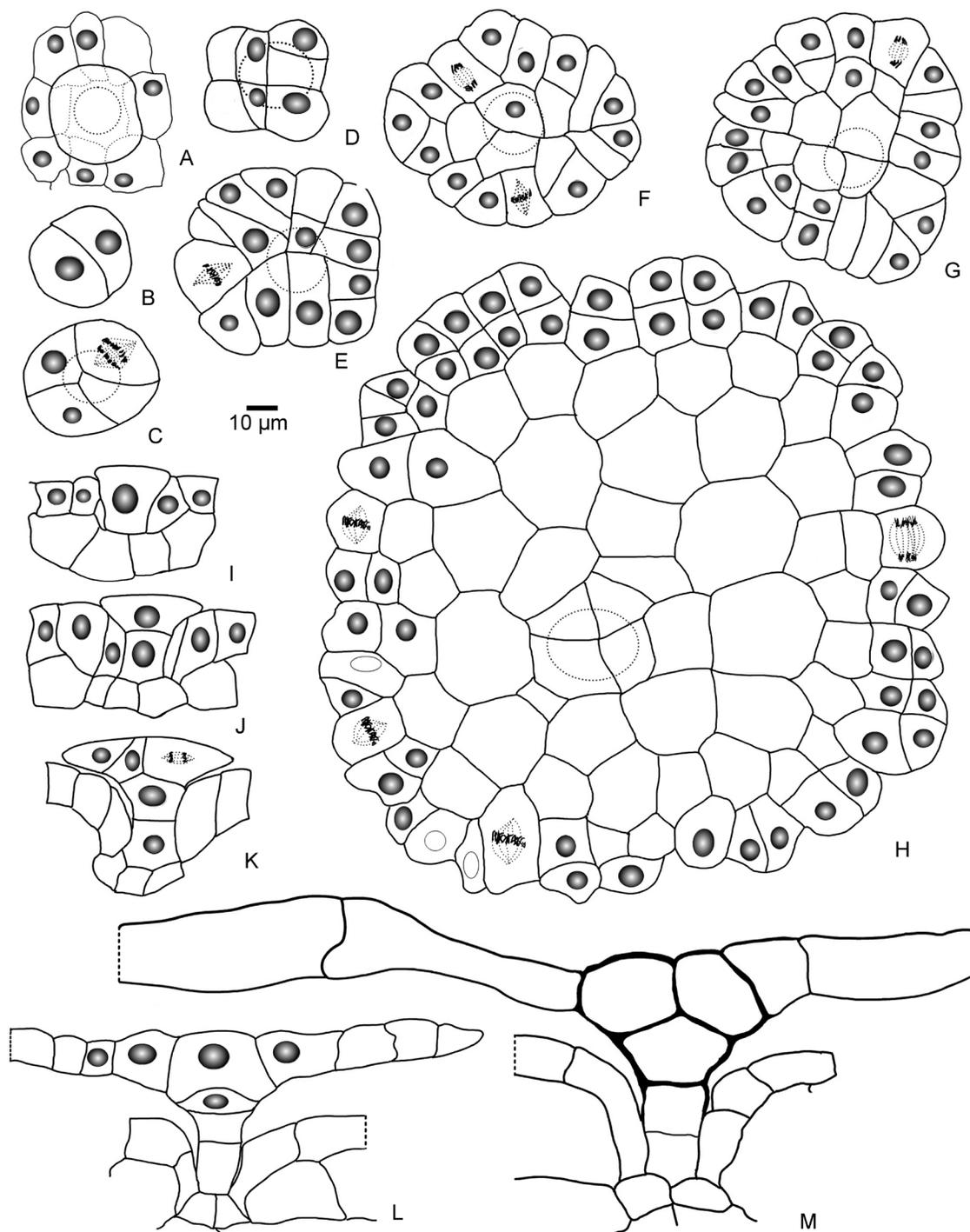


Fig. 5. Diagramas de la ontogenia de las escamas peltadas de *Pseudananas sagenarius*. A-H: en vista superficial. I-M: en transcurso.

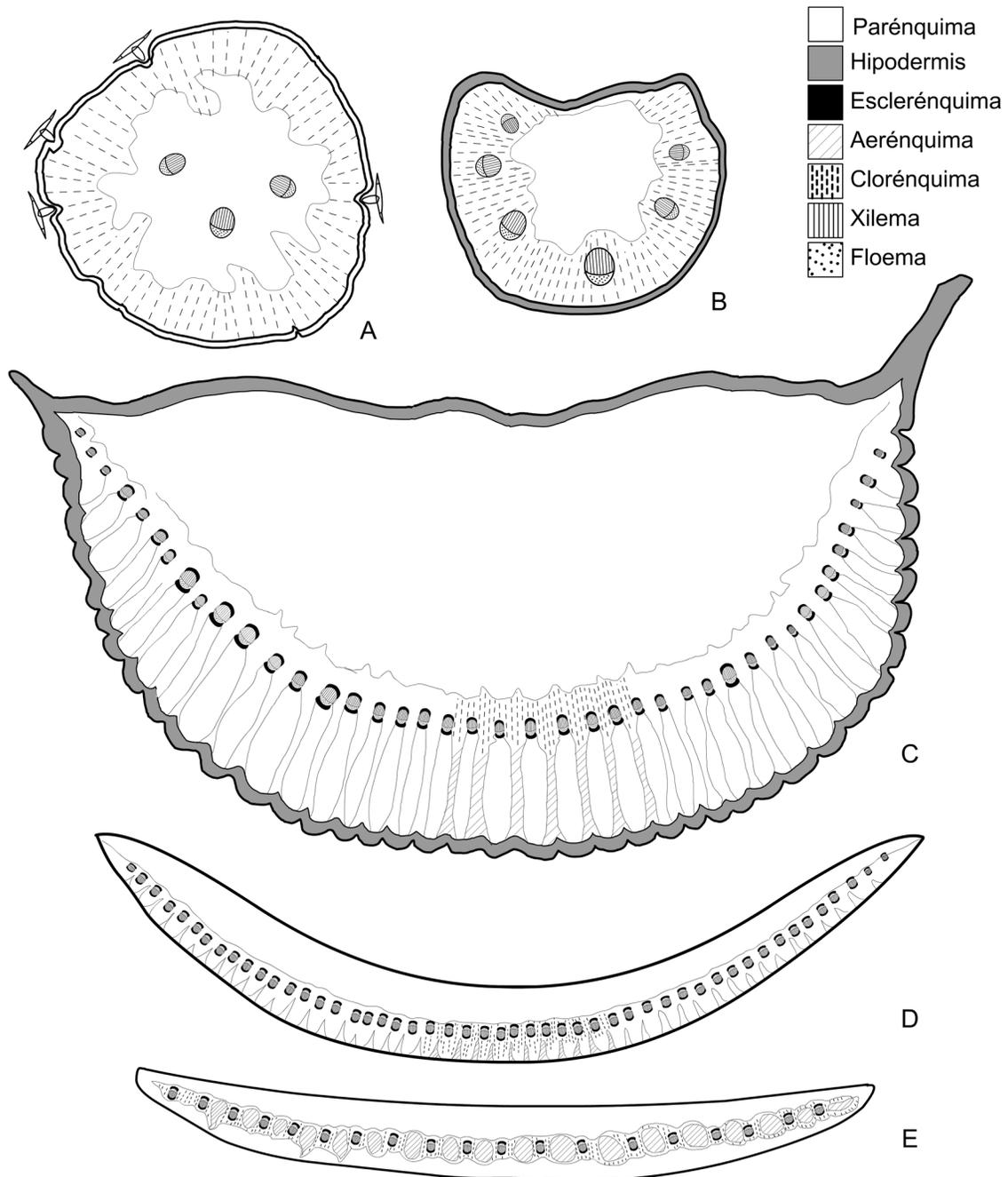


Fig. 6. Esquemas de hojas en CT. A-B: mesófilo homogéneo, A: *T. trichelopsis*, B: *T. recurvata*. C-D: mesófilo dorsi-ventral, C: *D. ferox*, D: *Ananas bracteatus*. E: mesófilo isolateral en *V. friburgensis* var. *tucumanensis*.

(Fig. 8 J, I). En *T. bandensis*, *T. recurvata*, *V. platynema* var. *platynema* y *V. friburgensis* var. *tucumanensis* se ubican al mismo nivel de la epidermis, mientras que en las restantes especies pueden estar parcial o totalmente hundidos respecto a las restantes

células epidérmicas (Fig. 8 C, J-I). La cámara subestomática varía en profundidad; en algunos casos se comunica con los canales de aerénquima presentes en el mesófilo (Fig. 8 I, 10 B).

Hipodermis: está presente en todas las

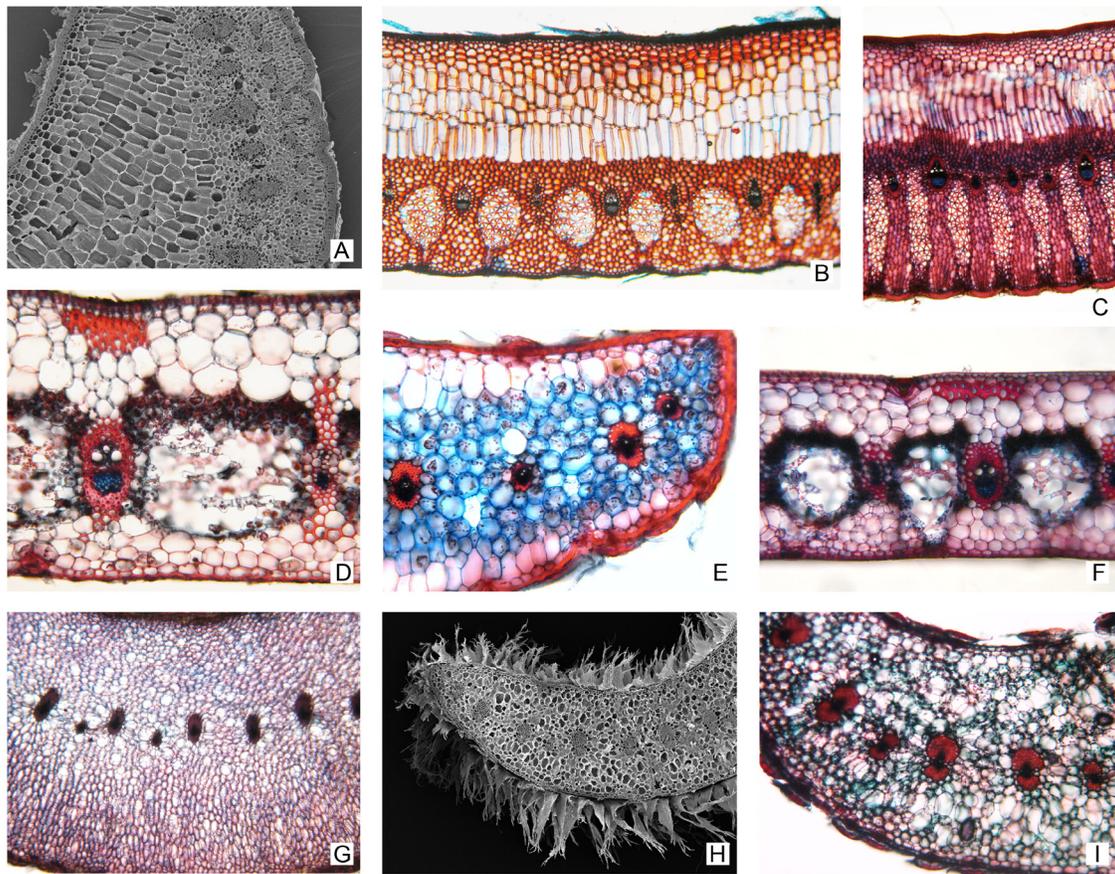


Fig. 7. Fotomicrografías de tipos de mesófilo. A-C: mesófilo dorsiventral, A: *Acanthostachys strobilacea* (MEB). B: *Aechmea distichantha* var. *schlumbergeri*. C: *Bromelia balansae*. D-F: mesófilo isolateral, D: *Vriesea platynema* var. *platynema*; E: *Tillandsia stricta* var. *stricta*; F: *Vriesea friburgensis* var. *tucumanensis*. G-I: mesófilo homogéneo, G: *Tillandsia duratii* var. *duratii*; H-I: *Tillandsia streptocarpa*, H: MEB.

especies, pudiendo ser de tipo parenquimático como en la subfamilia Tillandsioideae, o bien mecánico, como en Bromelioideae y Pitcairnioideae.

En Tillandsioideae la hipodermis es uniestratificada y de células parenquimáticas redondeadas a poligonales, de paredes delgadas o con escaso engrosamiento en sus paredes, limitado a las paredes radiales y tangenciales externas (Fig. 8 D, E, G). Una excepción dentro de la subfamilia es *T. ixioides* que se caracteriza por presentar una hipodermis mecánica biestratificada, donde la capa externa está formada por células esclerosadas con puntuaciones simples y la interna de paredes delgadas. En la subfamilia Bromelioideae, *Bi-*

lbergia nutans var. *nutans* es la única especie que presenta una hipodermis parenquimática uniestratificada.

La hipodermis mecánica varía de 1 a 4 capas de células, de forma rectangular a poligonal en CT. Sus paredes se presentan uniformemente engrosadas y lignificadas, aquellas especies con la hipodermis pluriestratificada presentan la capa próxima al parénquima acuífero con un grado de engrosamiento menor en su pared tangencial interna. *Acanthostachys strobilacea* es un caso característico ya que posee una hipodermis mecánica compuesta por una sola capa de células de forma poligonal y con su eje principal perpendicular a la superficie (Fig. 8 B-C). Se destaca *D. ferox* (Pitcair-

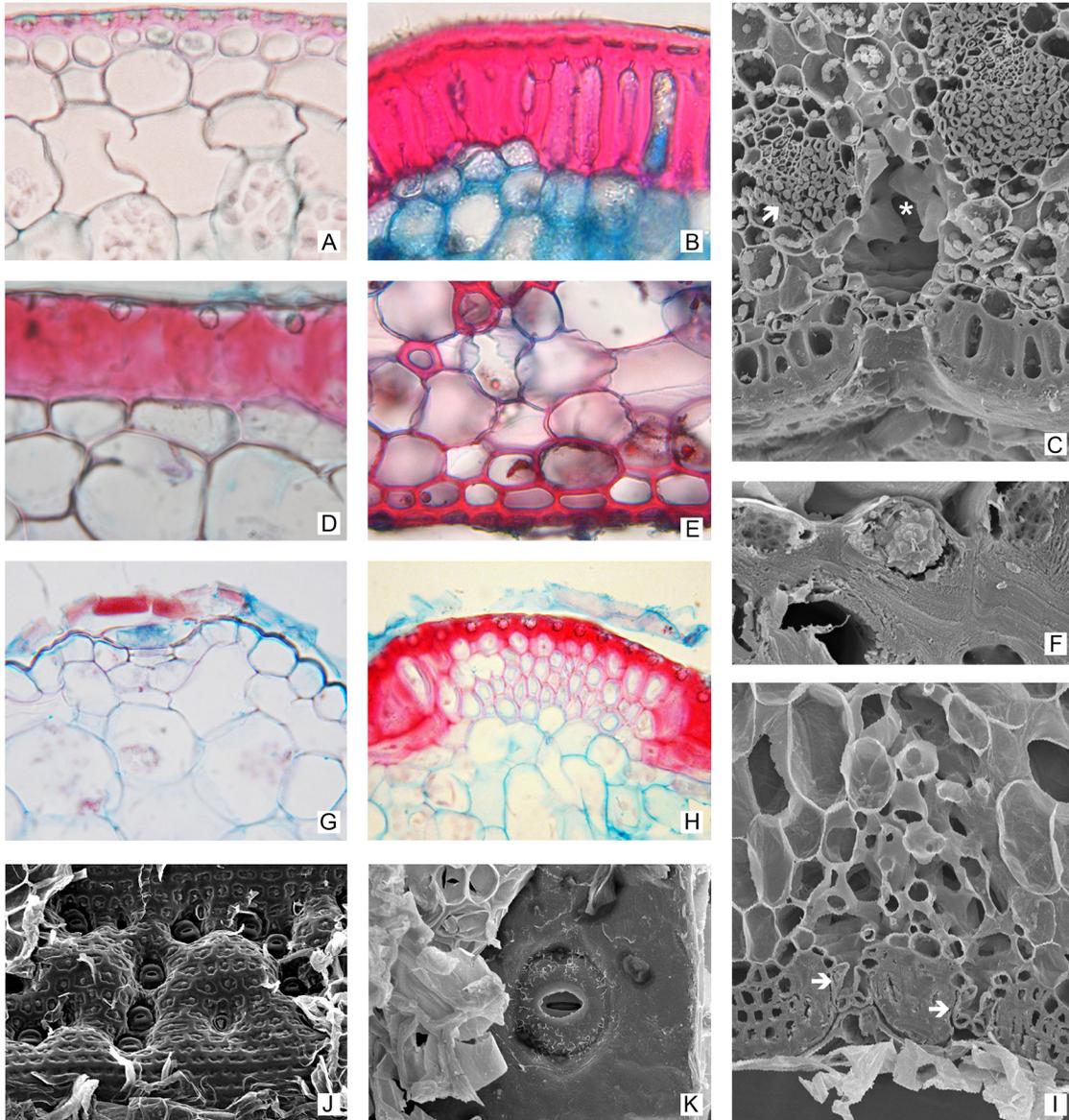


Fig. 8. Fotomicrografías de detalles del mesófilo: epidermis e hipodermis. A: *Billbergia nutans* var. *nutans*, detalle del epifilo en CT. B-C: *Acanthostachys strobilacea*, B: detalle de hipodermis esclerosada, C: CT en la zona de un estoma indicando la cámara subestomática (*) y grupos de fibras extravasculares en el mesófilo (flecha). D: *Tillandsia vernicosa*, CT del epifilo. E: *Vriesea platynema* var. *platynema*, hipofilo. F: *Bromelia hieronymi*, CT, células epidérmicas con cuerpos de sílice. G: *Tillandsia tricholepis*, epifilo con una escama peltada. H-J: *Dyckia ferox*, H: CT de epifilo con hipodermis pluriestratificada, I: CT de hipofilo, las flechas indican los estomas. J: VS de epidermis desprovista de escamas mostrando los estomas K: *Aechmea bromeliifolia*, estoma, vista superficial.

noioideae), por el notable grado de desarrollo de este tejido en ambas caras, llegando a un tener 6 capas (Fig. 8 H-I). En los márgenes foliares es frecuente que el número de capas de la hipodermis aumente, como así también

el engrosamiento de sus paredes.

Parénquima acuífero: está presente en todas las especies, presentando variaciones en su disposición, espesor y forma de sus células. El grosor de este estrato

es variable: está muy desarrollado en la subfamilia Pitcairnioideae, llegando a ocupar un 70% del espesor de la hoja en transcorte de la parte media de la lámina (Fig. 6 C). En aquellas especies con mesófilo homogéneo el parénquima acuífero tiene escasa diferenciación con el clorénquima, la forma de las células es similar y sólo difiere por la ausencia de cloroplastos.

De acuerdo a la forma de sus células en CT de lámina, el parénquima acuífero puede ser homogéneo o heterogéneo. En el primer caso este tejido se compone de células redondeadas o alargadas (Figs. 7 D-G, I, 9 C, D); es común en la mayoría de las especies de Tillandsioideae, a excepción de *T. aëranthos* var. *aëranthos* y *T. meridionalis*. El parénquima acuífero heterogéneo se caracteriza por estar compuesto por dos formas de células: redondeadas adyacentes a la hipodermis y alargadas hacia el interior del mesófilo (Figs. 7 A-C, 9 A). Este tipo está generalizado en Bromelioideae y Pitcairnioideae, siendo la única excepción *Aechmea distichantha* f. *distichantha* (Bromelioideae), la cual presenta parénquima homogéneo con células redondeadas.

En ambos casos las células de este tejido son de gran tamaño, de paredes delgadas y sin espacios intercelulares (Fig. 9 A, B). Poseen citoplasma claro, muy vacuolizado y pueden presentar cloroplastos o rafidios (Fig. 9 E-G).

Clorénquima: compuesto por células pequeñas, redondeadas a isodiamétricas, de paredes delgadas, con cloroplastos pequeños y abundantes, o bien escasos y de gran tamaño. En cuanto a tipo de células es homogéneo, variando su distribución en función del tipo de mesófilo antes indicado (Fig. 7 E, 9 H). El clorénquima contiguo a las vainas que rodean a los haces frecuentemente se dispone en forma radial (Fig. 9 I). En *V. friburgensis* var. *tucumanensis* y *V. platynema* var. *platynema*, especies con mesófilo isolateral, el clorénquima es escaso, circunscripto a la región media de la hoja, donde 1 o 2 capas rodean los haces y las cámaras aerenquimáticas (Figs. 7 D, 10 L).

Es común que en este tejido se encuentren idioblastos con rafidios (Fig. 9 K, L). En *Billbergia nutans* var. *nutans* también se observa

la presencia de granos de almidón simples y complejos (Fig. 9 M).

Aerénquima: formado por células de forma irregular o estrellada, con brazos cortos o largos, frecuentemente con cloroplastos (Figs. 9 I-J, 10 A, D, E). Se extienden desde la región media de la lámina hacia la cara abaxial; en CT se ubican en cámaras redondeadas a irregulares (Figs. 7 B, D, F, 10 L) o en columnas alargadas (Figs. 7 C, 10 C), conectándose con las cámaras sub-estomáticas (Fig. 10 B). La presencia y distribución del aerénquima varía en las tres subfamilias:

Bromelioideae: solo *Billbergia nutans* var. *nutans* y *A. calyculata* no tienen este tejido. En las demás especies se encuentra presente, siete presentan aerénquima en cámaras, y cinco en columnas.

Tillandsioideae: *Vriesea friburgensis* var. *tucumanensis* y *V. platynema* presentan cámaras circulares que ocupan gran proporción del mesófilo (Fig. 7 D, F), en las restantes especies que poseen este tejido, las cámaras son pequeñas, de sección circular a irregular.

Pitcairnioideae: en ambas especies analizadas, el aerénquima está distribuido en columnas que se extienden desde la región de los haces vasculares en el mesófilo hasta la epidermis abaxial; están formadas por células irregulares con abundantes cloroplastos (Fig. 6 C).

Algunas especies presentan idioblastos en el límite con el clorénquima, son células grandes, alargadas, conteniendo paquetes de rafidios conspicuos, por ejemplo: *B. zebrina* (Fig. 10 F), *A. bromeliifolia*, *A. bracteatus*, *D. ferox*, *T. stricta* var. *stricta* y *T. tenuifolia* var. *tenuifolia*.

Canales mucilaginosos: Fueron observados en *Bromelia serra*, *B. hyeronimi*, *Ananas bracteatus* y *Aechmea calyculata*. Se extienden a lo largo de toda la hoja, localizados en el clorénquima (Fig. 9 N-P). Su contorno se encuentra limitado por una discreta fila de células pequeñas de paredes delgadas, denotando su origen probablemente esquizógeno. El contenido del canal se tiñe fuertemente con el azul de Astra evidenciando su naturaleza mucilaginosa (Fig. 9 N).

Sistema Vascular: Todas las especies analizadas tienen haces vasculares colaterales ce-

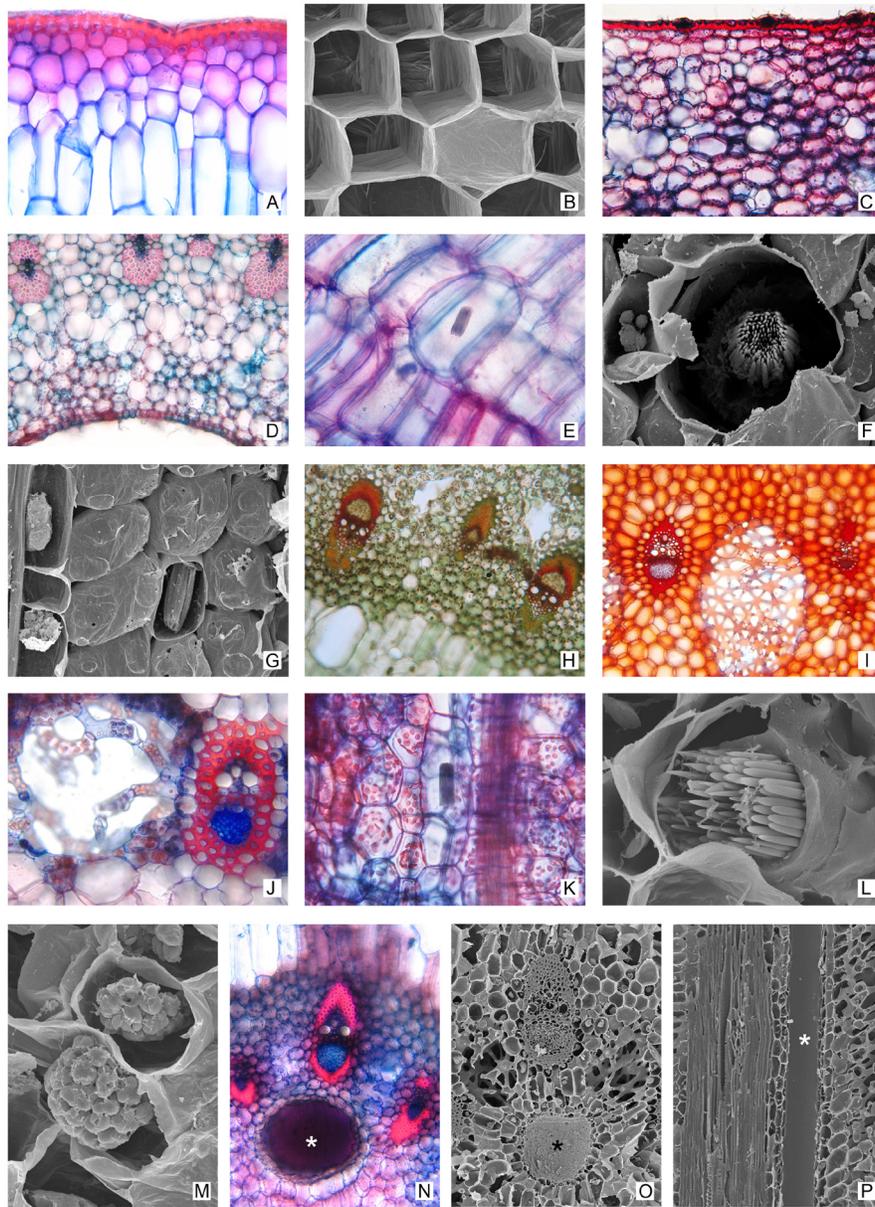


Fig. 9. Fotomicrografías de detalles del mesófilo: parénquima acuífero, mesófilo e idioblastos. A: *Aechmea recurvata* var. *recurvata*, epifilo y parénquima acuífero heterogéneo en CT. B: *Dyckia ferox*, corte paradermal del parénquima acuífero donde se puede apreciar su disposición en forma de panal. C: *Tillandsia streptocarpa*, epifilo y parénquima acuífero homogéneo. D: *Tillandsia duratii* var. *duratii*, hipofilo y parénquima acuífero homogéneo. E: *Acanthostachys strobilacea*, detalle de pequeños rafidios en células del parénquima acuífero. F: *Aechmea bromeliifolia*, MEB, idioblastos con rafidios. G: *Pseudananas sagenarius*, MEB, parénquima acuífero con rafidios. H: *Acanthostachys strobilacea*, CT de zona media del mesófilo, haces vasculares y parénquima acuífero. I: *Aechmea distichantha* var. *schlumbergeri*, detalle de un haz vascular y cámara aerífera con aerénquima en CT. J: *Vriesea friburgensis* var. *tucumanensis*, CT de haz vascular y cámara aerífera con aerénquima. K: *Tillandsia loliacea*, CL de clorénquima con idioblasto y rafidios. L: *Tillandsia vernicosa*, MEB, rafidios en una célula del clorénquima. M: *Billbergia nutans* var. *nutans*, MEB, detalle de granos de almidón en clorénquima. N: *Ananas bracteatus* var. *bracteatus*, CT indicando un canal mucilaginoso (*) cercano a un haz vascular. O: *Bromelia hieronymi*, MEB, canal mucilaginoso (*) en transcorte. P: *Bromelia serra*, MEB, canal mucilaginoso (*) en CL.

rrados, pudiendo ser de tamaño uniforme o de dos calibres diferentes (Fig. 10 G, M-N). Se encuentran rodeados por fibras en forma de vaina (Fig. 10 J, O) o casquetes fibrosos (Fig. M-N). En muchas ocasiones se observa una combinación de estos caracteres, sobre todo en aquellos casos en los que se encuentran haces mayores y menores; en los primeros es común la presencia de una vaina y en los segundos la de casquetes como es el caso de *Acanthostachys strobilacea*, *Aechmea bromeliifolia*, *A. distichantha* f. *distichantha*, *A. distichantha* var. *schlumbergeri*, *A. calyculata* var. *calyculata*, *A. recurvata* var. *recurvata*, *Ananas bracteatus* var. *bracteatus*, *Bromelia balansae*, *B. heyeronimi*, *B. serra*, *D. meziana*, *P. sagenarius*, *T. bandensis*, *T. ixioides*, *T. meridionalis*, *T. recurvata*, *T. stricta* var. *stricta* y *T. usneoides*. En otras especies como: *T. aëranthos* var. *aëranthos*., *T. duratii* var. *duratii*, *T. tenuifolia* var. *tenuifolia*, *T. vernicosa*, *V. friburgensis* var. *tucumanensis*, *V. platynema* ambos tipos de haces se hallan rodeados por una vaina. En *Billbergia nutans* var. *nutans*, *B. zebrina* y *D. ferox* observamos que los haces de ambos tamaños presentan casquetes fibrosos. En ocasiones las fibras asociadas a los haces menores forman largas extensiones que se prolongan hacia la hipodermis como en *Aechmea distichantha* f. *distichantha*, *A. distichantha* var. *schlumbergeri*, *A. recurvata* var. *recurvata*, *Bromelia urbaniana* y *V. platynema* (Fig. 10 H-I, K).

También es posible encontrar grupos de fibras extravasculares en el clorénquima, como en: *Acanthostachys strobilacea*, *Aechmea bromeliifolia*, *A. calyculata*, *Billbergia zebrina*, *Bromelia urbaniana* y *Pseudananas sagenarius* (Figs. 8 C, 10 G, K). Mientras que en *Vriesea friburgensis* var. *tucumanensis* y *V. platynema* están en el parénquima acuífero, hacia el haz de la hoja (Fig. 10 P).

Discusión y Conclusiones

A partir de las observaciones realizadas es posible afirmar que las características morfo-anatómicas constituyen un factor de impor-

tancia taxonómica y ecológica de la familia Bromeliaceae. Esto respalda lo expresado por Braga (1977), quién menciona que la variabilidad estructural de las hojas de Bromeliáceas constituye una importante fuente de datos que suscitan especulaciones tanto de orden filogenético como ontogénico, fisiológico, ecológico y también taxonómico; y asimismo los trabajos realizados por Tomlinson (1969), Robinson (1969), Sajo & al. (1998) y Aoyama & Sajo (2003).

Tal como lo menciona Benzing (1980) las escamas foliares son relevantes para distinguir las especies pertenecientes a las tres subfamilias, ya sea por su tipo, como también por su abundancia y distribución. Según lo observado en el presente trabajo, fue posible apreciar una clara diferencia en la estructura de las escamas pertenecientes a la especie subfamilia Tillandsioideae con respecto a las otras dos sub-familias. Sin embargo, no se apreciaron diferencias significativas en la conformación de las escamas entre Bromelioideae y Pitcairnioideae.

En cuanto a la distribución de las escamas en la epidermis, es posible afirmar que esta variable se encuentra asociada al grado de ondulación de la superficie: aquellas especies con epidermis ondulada poseen las escamas en filas, quedando los estomas bajo la protección de la porción peltada de las escamas. Esta distribución ya fue observada por Scatena & Segecin (2005). Este carácter es importante al comprender la capacidad de adaptación que se observa en todas las especies de Bromeliaceae a ambientes tan diversos, ya que las escamas proporcionan una cobertura notable de la superficie epidérmica. Tomlinson (1969) y Benzing (2000) describen varias funciones propias de estas escamas como ser las de protección, reducción de la transpiración y absorción de agua y nutrientes.

La estructura y ontogenia de las escamas de la subfamilia Tillandsioideae fue descrita por Billings (1904) a partir de *T. usneoides* y recientemente por Papinia (2010) en *T. aëranthos*. Las descripciones de la ontogenia corresponden exactamente con el desarrollo observado en las especies estudiadas en la presente contribución. De acuerdo a Benzing (1976, 1977, 2000) y Varadarajan & Gilmar-

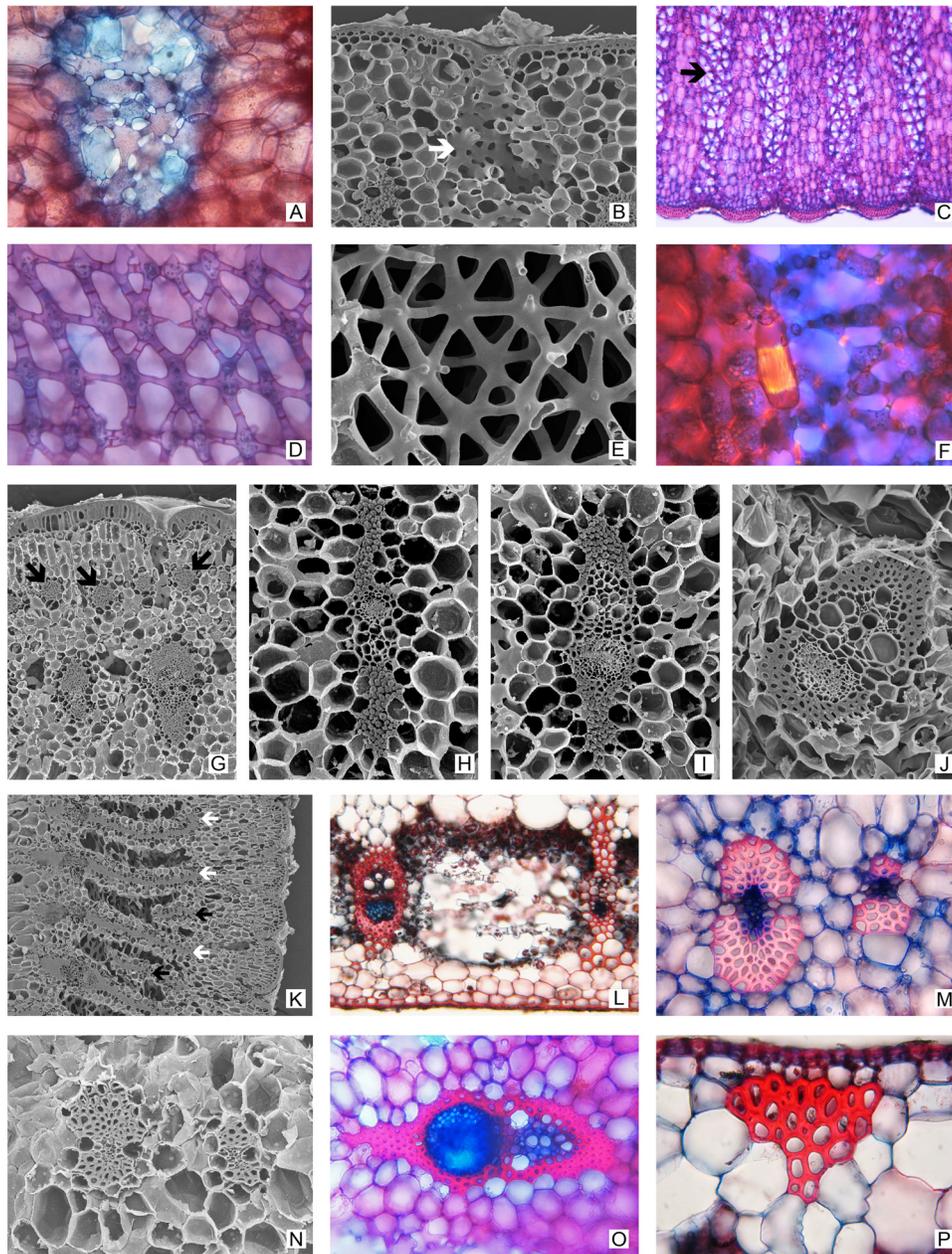


Fig. 10. Fotomicrografías de detalles del mesófilo: aerénquima, haces vasculares y vainas fasciculares. A: *Aechmea bromeliifolia*, cámara con aerénquima. B: *Aechmea distichantha* var. *schlumbergeri*, aerénquima conectado con una cámara subestomática (flecha). C-D: *Bromelia hieronymi*, C: aerénquima en columnas (flecha). D: detalle de las células estrelladas. E: *Bromelia balansae*, MEB, células estrelladas del aerénquima. F: *Billbergia zebrina*, idioblasto con rafidios en el límite entre clorénquima y aerénquima (foto con luz parcialmente polarizada). G: *Acanthostachys strobilacea*, CT: grupos de fibras extravasculares (flechas) hacia el epifilo. H-I: *Aechmea recurvata* var. *recurvata*, CT, haces vasculares con prolongaciones de la vaina del haz. J: *Bromelia serra*, CT: haz vascular con casquetes fibrosos. K: *Bromelia urbaniana*, CT: haces con prolongaciones de la vaina (flechas blancas) y grupos de fibras extra vasculares (flechas negras). L: *Vriesea platynema* var. *platynema*, haces vasculares de dos tamaños diferentes separados por cámaras aeríferas. M-N: *Tillandsia streptocarpa*, haces vasculares, MO y MEB. O: haz vascular de *Aechmea distichantha* var. *schlumbergeri*. P: *Vriesea platynema* var. *platynema*, CT: fibras extravasculares en detalle.

tin (1987) las escamas de Pitcairnioideae y Bromelioideae se diferencian de las anteriores en que presentan un disco central de 1 a 4 células y las células que las rodean no se encuentran organizadas en anillos. En las especies analizadas en este trabajo no se observó dicha estructura en las escamas maduras, donde el escudo es poco evidente por pérdida del alineamiento concéntrico de sus células. Varadarajan & Gilmartin (1987) ya mencionan que la falta de distinción entre escudo y región periférica es común en algunas especies, entre las que cita a *Dyckia ragonesei*. El análisis ontogenético realizado en especies de Bromelioideae reveló que durante el desarrollo de la escama se diferencia un esbozo de escudo, el cual pierde su identidad durante el posterior crecimiento de la escama.

Las Bromeliaceas son reconocidas por poseer adaptaciones ecofisiológicas como ruta metabólica CAM y capacidad de acumulación de agua entre las hojas agrupadas en roseta y dispuestas en forma ascendente, por lo que han sido denominadas plantas tanque (Benzing & Renfrow, 1974; Benzing, 2000; Freitas & al., 2000; Loeschen & al., 1993; Hornung & Gaviria, 1999). En el presente estudio se encontraron combinaciones de caracteres netamente xeromórficos, como estomas generalmente hundidos o semi-hundidos, epidermis y/o hipodermis con paredes engrosadas, tejido acuífero bien desarrollado, que generalmente está relacionado a la succulencia. Todos estos caracteres anatómicos xeromórficos implican adaptaciones tendientes a preservar el contenido de agua en el cuerpo de la planta y evitarían la pérdida de agua por transpiración (Fahn & Cutler, 1992). Sin embargo, estas plantas presentan además otras características distintivas como la presencia de aerénquima y hojas hipostomáticas, las cuales están asociadas a ambientes húmedos (Fahn & Cutler, 1992). Según Fahn (1974) la formación de canales aerenquimáticos es una característica común en las hidrófitas. Esta característica fue observada en plantas de diversas familias que habitan ambientes acuáticos o palustres (Gonzalez, 2002). En las Bromeliaceas estudiadas el aerénquima

además se encuentra conectado con las cámaras subestomáticas, por lo que intervinería en la circulación y reserva de oxígeno y anhídrido carbónico en épocas de abundancia de agua. Lambers & al. (1998) destacaron la importancia de un sistema continuo de espacios aéreos en plantas de los suelos inundados, ya que permite que el oxígeno sea transportado desde los tallos a las raíces. La presencia de aerénquima sería una adaptación de estas plantas tanques, caracterizada por la presencia de zonas donde se acumula agua. La presencia de aerénquima en hojas de Bromeliaceae ya fue reportada por numerosos autores en muy diversas especies (Krauss, 1949; Tomlinson, 1969; Benzing, 1980). La existencia de abundantes rafidios en Bromeliaceae ya fue descrita como una generalidad por Tomlinson (1969).

Es posible caracterizar a cada subfamilia en función de la presencia y combinación de atributos que le son propios. Las Bromelioideae pueden identificarse por presentar laminas foliares levemente curvadas o curvadas, hipostomáticas, con su epidermis abaxial levemente ondulada u ondulada, con hipodermis mecánica, parénquima acuífero heterogéneo sin cloroplastos, mesófilo dorsiventral, por lo general con presencia de fibras extravasculares en el clorénquima y/o canales mucilaginosos, con tejido aerenquimático en cámaras y columnas, haces vasculares de dos tamaños y escamas peltadas con células lenticulares sin escudo central.

Pitcairnioideae presenta muchas características comunes con Bromelioideae, como ser el tipo de escama y mesófilo, hojas hipostomáticas, epidermis abaxial ondulada, entre otros. Sin embargo, las especies analizadas presentaron características distintivas como la cara abaxial de la lámina convexa, hipodermis mecánica con un desarrollo mayor que en Bromelioideae, parénquima acuífero con cloroplastos, ausencia de fibras extravasculares y de canales mucilaginosos en el mesófilo y aerénquima dispuesto en columnas.

La subfamilia Tillandsioideae puede diferenciarse claramente de las otras subfamilias por sus caracteres anatómicos. Entre las características que permiten la diferen-

ciación se encuentran: escamas peltadas con escudo y alas, por lo general tienen hojas con la superficie abaxial no ondulada, hipodermis parenquimática, parénquima acuífero homogéneo con cloroplastos, en ocasiones sin aerénquima, y en caso de estar presente este último tejido se halla en cámaras. Además es la única subfamilia en la cual están presentes los tres tipos de mesófilo descriptos. Una excepción dentro de la subfamilia son las especies analizadas del género *Vriesea*, que presentan fibras extravasculares en el parénquima acuífero próximas a la hipodermis, y además, por tener escasas escamas dispuestas en forma aleatoria sin cubrir los estomas.

Respecto de los haces vasculares es relevante explicitar que pese a que todas las especies tienen haces colaterales cerrados, las fibras que los circundan, ya sea en forma de casquetes, vaina o bien formando prolongaciones de distinto tipo y magnitud sobre el mesófilo, son de importancia para diferenciar las especies y subfamilias.

Scatena & Segecin (2005) analizaron morfo-anatómicamente varias especies de *Tillandsia*, entre ellas *T. recurvata*, *T. streptocarpa*, *T. stricta*, *T. tenuifolia* y *T. usneoides*, siendo sus resultados concordantes con las especies estudiadas en el presente trabajo. Se notaron algunas diferencias: en los ejemplares analizados de *T. recurvata* no se observaron cristales de sílice en la epidermis, ni células epidérmicas de paredes engrosadas, tampoco haces vasculares de un mismo tamaño; en *T. streptocarpa* las células del parénquima acuífero analizadas son redondeadas, los haces vasculares son de dos tamaños, la epidermis posee un engrosamiento leve de sus paredes y no se observaron cristales; *T. stricta* var. *stricta* presenta haces de dos tamaños y no se observa hipodermis mecánica; *T. tenuifolia* var. *tenuifolia* muestra estomas semi-hundidos e hipodermis parenquimática; todas estas especies poseen los haces vasculares de dos tamaños. Con respecto a *T. usneoides*, el presente estudio solo difiere de la descripción de Scatena & Segecin (2005) en que no se encontraron cuerpos de sílice.

El estudio realizado por Proença & Sajo

(2004) en *Aechmea bromeliifolia* y *A. distichantha* coincide con los resultados del presente trabajo en la presencia de hojas hipostomáticas, estomas hundidos, hipodermis mecánica, parénquima acuífero sin cloroplastos y haces vasculares de dos tamaños, así como también los grupos de fibras extravasculares dispersos en el clorénquima de *Aechmea bromeliifolia* y extensiones de la vaina fibrosas asociadas a los haces en *A. distichantha*. Proença & Sajo (2004) mencionan parénquima acuífero heterogéneo lo cual coincide con lo observado en *A. distichantha* var. *schlumbergeri*, no siendo así para *A. distichantha* f. *distichantha*.

Los resultados obtenidos en el presente trabajo han permitido concluir que las características morfo-anatómicas foliares, asociadas a la estructura de las escamas peltadas son caracteres útiles para establecer una diferenciación entre las subfamilias y especies que crecen en la región estudiada. Fue posible distinguir caracteres de relevancia que facilitan la determinación de las subfamilias en base a la combinación y distribución de los mismos, características que han sido resumidas en la Tabla 1, donde se puede efectuar una comparación cómoda y sencilla de las características generales de relevancia.

Agradecimientos

Al Sr. Aurelio Schinini, por la determinación de las especies y su incomparable ayuda en la colecta de los ejemplares y a los revisores por las correcciones realizadas. Este trabajo fue subsidiado con proyectos PI N° 098/2006 y N° 09/2009 de la Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste, Corrientes.

Bibliografía

- AOYAMA, E.M. & M.G. SAJO. 2003. Estructura foliar de especies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. Acta Bot. Bras. 18(2): 319-331.
- BENZING, D. H. 1976. Bromeliad trichomes: structure

- re, function, and ecological significance. *Selbyana* 1: 330-348.
- . 1977. The structure of the bromeliad trichome. *J. Brom. Soc.* 27(4): 170-179.
- BENZING, D. H. 1980. The biology of the bromeliads. Mad River Press, Eureka California, USA. 305 págs.
- . 2000. Bromeliaceae. Profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press UK. 690 págs.
- , K. HENDERSON, B. KESSEL & J. SULAK. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *Amer. J. Bot.* 63(7): 1009-1014.
- , J. SEEMANN & A. RENFROW. 1978. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *Amer. J. Bot.* 65(3): 359-365.
- & K.M. BURT. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bull. Torrey Bot. Club* 97(5): 269-279.
- & A. RENFROW. 1974. The mineral nutrition of Bromeliaceae. *Botanical Gazette* 135(4): 281-288.
- BILLINGS, F.H. 1904. A study of *Tillandsia usneoides*. *Botanical Gazette*, 38 (2): 99-121.
- BRAGA, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da campina. *Acta Amazônica* 7(3): 1-74.
- CRAYN, D.M., K. WINTER & J.A.C. SMITH. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. *Proc. Nat. Acad. Sci.* 101(10): 3703-3708.
- D'AMBROGGIO DE ARGÜESO, A. 1986. Manual de técnicas en Histología Vegetal. Ed. Hemisferio Sur S.A. 83 págs.
- FAHN, A. 1974. Anatomía Vegetal. H. Blume Ediciones. Madrid. 643 págs.
- & D.F. CUTLER. 1992. Xerophytes. *Encyclopedia of plant taxonomy*. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 176 págs.
- FIGUEIREDO, A.M.F., A.L. ALCALA, R.B. TICIANELLI, M. DOMINGOS & M. SAIKI. 2004. The use of *Tillandsia usneoides* L. as bioindicator of air pollution in São Paulo, Brazil. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry* 259: 59-63.
- , M. SAIKI, R.B. TICIANELLI, M. DOMINGOS, E.S. ALVES & B. MARKERT. 2001. Determination of trace elements in *Tillandsia usneoides* by neutron activation analysis for environmental biomonitoring. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry* 249: 391-395.
- FREITAS, A.F.N., L. COGLIATTI-CARVALHO, M. SLUYS & C.F.D. ROCHA. 2000. Distribuição espacial de bromélias na restinga de Jurubatiba, Macaé, RJ. *Acta Bot. Bras.* 14(1): 175-180.
- HORNUNG, C. & J. GAVIRIA. 1999. Clave y glosario ilustrado para la determinación de las Bromeliaceae del Estado Mérida, Venezuela. *Plántula* 2(3): 119-140.
- GONZALEZ A. M. 2002. Anatomía del vástago en especies selectas de plantas hidrófilas. *En* M.M.Arbo & S.G.Tressens (eds.). *Flora del Iberá*. EUDENE, Corrientes. Capítulo 9: 431- 450.
- & C.L. CRISTÓBAL. 1997. Anatomía y ontogenia de semillas de *Helicteres Lhotzkyana* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 9: 287-294.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant Microtechnique*. McGraw Hill, New York. 511 p.
- KRAUSS, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Annanas comosus* (L.) Merr. II. The leaf. *Botanical Gazette* 110: 333-404.
- LAMBERS, H., F. STUART & T. L. PONS. 1998. *Plant physiological ecology*. New York: Springer-Verlag. 540 págs.
- LOESCHEN, V.S., C.E. MARTIN, M. SMITH & S.L. EDER. 1993. Leaf anatomy and CO₂ recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *International Journal of Plant Sciences* 154(1): 100-106.
- LUQUE, R., H. C. SOUSA & J. E. KRAUS. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado - e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8 GS ou 8 GX. *Acta Bot. Bras.* 10 (2): 199-212.
- MORRONE, O. & F.O. ZULOAGA. 1996. Bromeliáceas, en Zuloaga & Morrone (eds.). *Cat. Pls. Vasc. Rep. Argentina* I: 106-121.
- PAPINIA, A., G. TANIA, P. DI FALCOA & L. BRIGHIGNA. 2010. The ultrastructure of the development of *Tillandsia* (Bromeliaceae) trichome. *Flora* 205(2): 94-100.
- PROENÇA, S.L. & M.G. SAJO. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do estado de São Paulo, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 18: 319-331.
- ROBINSON, H. 1969. A monograph on foliar anatomy of the genera *Connelia*, *Cottendorfia* and *Navia* (Bromeliaceae). *Smithsonian Contrib. Bot.* 2: 1-41.
- SAJO, M.G., S.R. MACHADO & S.M. CARMELLO-GUERREIRO. 1998. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. *In* *Canistropsis*. Bromélias da mata atlântica. (E.M.C. Leme, ed.). Salamandra, Rio de Janeiro, págs. 102-111.
- SCATENA, V.L. & S. SEGECIN. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 28(3): 635-649.
- SMITH, L.B. & R.J. DOWNS. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monographs* 4: 1-658.
- . 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monographs* 4: 663-1492.
- & R.J. DOWNS. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monographs* 14: 1604-1724.

- SOUZA, R. C. O. S. & L. J. NEVES. 1996. Anatomia foliar de quatro espécies de *Tillandsia*. *Bromélia* 3: 28-39.
- STEVENS, P.F. 2001 onwards. Angiosperm Phylogeny Website. Version 3, mayo de 2002. <http://www.mobot.org/mobot/research/apweb/>.
- STREHL, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usadas na filogenia de bromeliáceas. *Iheringia Serie Botanica* 31: 105-119.
- VARADARAJAN G. S. & A. J. GILMARTIN. 1987. Foliar scales of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Syst. Bot.* 12 (4): 562-571.
- TOMLINSON, P.B. 1969. III - Commelinales-Zingiberales. *In*: C.R. Metcalfe (ed.). *Anatomy of the Monocotyledons*. Clarendon Press, Oxford 3: 1-446.

Original recibido el 4 de octubre de 2010; aceptado el 18 de noviembre de 2010.

ANEXO: MATERIAL ESTUDIADO

Subfamilia Bromelioideae

1. *Acanthostachys strobilacea* (Schult. f.) Klotzsch. **ARGENTINA. Misiones:** Iguazú. Parque Nacional Iguazú, salto Arrechea. *S.G. Tressens & al. 4512* (CTES).
2. *Aechmea bromeliifolia* (Rudge) Baker. **ARGENTINA. Corrientes:** Ituzaingó. Río Aguapey y Ruta 38. *S.G. Tressens & al. 1932* (CTES).
3. *Aechmea calyculata* (E. Morren) Baker var. *calyculata*. **ARGENTINA. Misiones:** Guaraní. Ruta 2 y arroyo Paraíso, a 200m. Aldea Yabotí. *A.M. González & F.S. Derwiduee 172* (CTES).
4. *Aechmea distichantha* Lem. f. *distichantha*. **ARGENTINA. Misiones:** Guaraní. Ruta 2 y arroyo Paraíso, a 200m Aldea Yabotí. *A.M. González & F.S. Derwiduee 174* (CTES).
5. *Aechmea distichantha* Lem. var. *schlumbergeri* E. Morren ex Mez. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Capital, 2700m desde el control policial hacia el Perichón. *W. Hack & G. Torales 69* (CTES).
6. *Aechmea recurvata* (Klotzsch) L.B. Sm. var. *recurvata*. **ARGENTINA. Misiones:** Guaraní. Ruta 2 y arroyo Paraíso, a 200m Aldea Yabotí. *A.M. González & F.S. Derwiduee 175* (CTES).
7. *Ananas bracteatus* (Lindl.) Schult. f. var. *bracteatus*. **ARGENTINA. Corrientes:** Ituzaingó, Isla Apipé puerto San Antonio. *A. Schinini 13839* (CTES).
8. *Billbergia nutans* H. Wendl. ex Regel var. *nutans*. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Capital. Cultivada, procede de Misiones. *A. Schinini 36717* (CTES).
9. *Billbergia zebrina* (Herb.) Lindl. **ARGENTINA. Misiones:** Dpto. San Ignacio. *A. Schinini 36761* (CTES).
10. *Bromelia balansae* Mez. . **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Mercedes; Paso Picada, Ruta 40. *Arbo & al. 9202* (CTES).
11. *Bromelia hieronymi* Mez. **PARAGUAY: Presidente Hayes:** Ruta Ñ. 24°13'01,8"S - 58°36'34,9"W. *C. Vogt 354* (FCQ)
12. *Bromelia serra* Griseb. **ARGENTINA. Chaco:** Dpto. Primero de Mayo, acceso a Colonia Benítez. *A. Schinini 36630* (CTES).
13. *Bromelia urbaniana* (Mez) L.B. Sm. **PARAGUAY. Boquerón:** Jesudi. *C. Vogt 110* (PY).
14. *Pseudananas sagenarius* (Arruda) Camargo. **ARGENTINA. Chaco:** Dpto. Libertad, Laguna Blanca. 27°13'20" S - 59°12'11" W. *A. M. González & A. González 267* (CTES).

Subfamilia Tillandsioideae

1. *Tillandsia aëranthos* (Loisel.) L.B. Sm. var. *aëranthos*. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Mercedes, Ruta 23 y Río Miriñay. *Schinini & al. 7476* (CTES).
2. *Tillandsia bandensis* Baker. **ARGENTINA. Corrientes:** Mburucuyá, Ea. Santa Teresa. *Pedersen 193* (CTES).
3. *Tillandsia duratii* Vis. var. *duratii*. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Mercedes, paso Picada Ruta 40. *M.M. Arbo 9198* (CTES).
4. *Tillandsia ixioides* Griseb. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Capital, cultivada, proveniente de Salta. *A. Schinini 11559* (CTES).
5. *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. f. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Capital, Perichón. *A. Schinini 36633* (CTES).
6. *Tillandsia meridionalis* Baker. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Capital, Perichón. *A. Schinini 36631* (CTES).
7. *Tillandsia recurvata* (L.) L. **ARGENTINA. Corrientes:** Mburucuyá, Ea. Santa Teresa. *A. Schinini 10784* (CTES).

8. *Tillandsia streptocarpa* Baker. **PARAGUAY: Cordillera:** Tobatí, Serranía de Tobatí. 25°17'26,0''S - 57°05'22,5''W; Elev.: 115 m. *C. Vogt & G. Delmás 465* (FCQ)
9. *Tillandsia stricta* Sol. ex Sims var. *stricta*. **ARGENTINA. Misiones:** Cainguás, Ruta 7 entre Aristóbulo del Valle y Cuñapirú. *A.M. González & F.S. Derwiduee 170* (CTES).
10. *Tillandsia tenuifolia* L. var. *tenuifolia*. **ARGENTINA. Corrientes:** Ituzaingó, Nuestra Señora de Luján. *E. Haene 922* (CTES).
11. *Tillandsia tricholepis* Baker. **ARGENTINA. Corrientes:** Mburucuyá, Ea. Santa Teresa, Romnelia Cue. *T. M. Pedersen 1409* (CTES).
12. *Tillandsia usneoides* (L.) L. **ARGENTINA. Chaco:** Dpto. Libertad, Laguna Blanca. 27°13'20'' S – 59°12'11'' W. *A.M. González & A. González 259* (CTES).
13. *Tillandsia vernicosa* Baker. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Capital, Perichón. *A. Schinini 36632* (CTES).
14. *Vriesea friburgensis* Mez var. *tucumanensis* (Mez) L.B. Sm. **ARGENTINA. Misiones:** Dpto. San Ignacio (Vivero). *A.M. González & F.S. Derwiduee 163* (CTES).
15. *Vriesea platynema* Gaudich. var. *platynema*. **ARGENTINA. Misiones:** Iguazú, Colonia Andresito, Chacra nº 2. *A. Johnson 685* (CTES).

Subfamilia Pitcairnioideae

1. *Deuterocohnia meziana* Kuntze ex Mez. **PARAGUAY. Boquerón:** Jesudi. *C. Vogt 115* (PY).
2. *Dyckia ferox* Mez. **ARGENTINA. Corrientes:** Dpto. Capital, Perichón. *A. Schinini 36634* (CTES).