

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO**

**ANATOMIA E HISTOQUÍMICA DE RAÍZES E  
FOLHAS DE BROMÉLIAS EPÍFITAS E  
TERRESTRES DA RESTINGA DE SÃO  
MATEUS-ES**

**LUANA REDIGHEIRI TONINI**

**São Mateus/ES  
Outubro/2023**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO**

**ANATOMIA E HISTOQUÍMICA DE RAÍZES E  
FOLHAS DE BROMÉLIAS EPÍFITAS E  
TERRESTRES DA RESTINGA DE SÃO  
MATEUS- ES**

**LUANA REDIGHEIRI TONINI**

Monografia de conclusão de curso apresentada ao Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de BACHAREL EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS.

Orientador: Elisa Mitsuko Aoyama

**São Mateus/ES  
Outubro/2023**



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO**  
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO

# FOLHA DE APROVAÇÃO

Autor: LUANA REDIGHEIRI TONINI

Título: **ANATOMIA E HISTOQUÍMICA DE RAÍZES E FOLHAS DE BROMÉLIAS EPÍFITAS E TERRESTRES DA RESTINGA DE SÃO MATEUS-ES**

Monografia do Curso de Ciências Biológicas (Bacharelado)  
Defendida e aprovada em 25/10/23

Com nota 9,0 (nove) pela comissão julgadora:

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** ELISA MITSUKO AOYAMA  
Data: 30/10/2023 21:20:22-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Orientadora e presidente da Comissão Examinadora  
Profa. Dra. Elisa Mitsuko Aoyama (UFES/São Mateus)

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** MARIANA MACIEL MONTEIRO  
Data: 31/10/2023 18:22:21-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador 1

Profa. Dra. Mariana Maciel Monteiro (UFGD - Universidade Federal da Grande Dourados)

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** IZABELA FERREIRA RIBEIRO  
Data: 01/11/2023 07:48:23-0300  
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Examinador 2

Profa. Dra. Izabela Ferreira Ribeiro (UFES/São Mateus)

---

**Centro Universitário Norte do Espírito Santo**

Rodovia BR 101 Norte, Km. 60, Bairro Litorâneo, CEP 29932-540

São Mateus - ES

Sítio eletrônico: <http://www.ceunes.ufes.br>

“Quando a gente anda sempre em frente, não pode ir muito longe...”

Antoine de Saint-Exupéry

## AGRADECIMENTOS

Agradeço a Deus, pelas bênçãos e proteção ao longo dessa jornada.

Aos meus pais, pelo amor incondicional e por sempre estarem ao meu lado me apoiando em todos meus sonhos.

Ao meu irmão, por todo incentivo, conselhos e conversas.

À minha professora e orientadora Elisa Mitsuko Aoyama pela orientação, dedicação, conselhos e por me apresentar a Ciência e o incrível mundo das plantas. Obrigada pelo valioso aprendizado.

Agradeço ao Ison, meu namorado, por todo companheirismo, carinho, motivação e apoio ao longo desses anos.

À Ana Larissa e Bruna, minhas amigas e companheiras de laboratório, de faculdade, de apartamento, de vida. Obrigada por toda ajuda em minhas coletas e em algumas etapas laboratoriais, e pelo incentivo, força e alegrias compartilhadas.

Aos meus familiares que me apoiaram nessa etapa, e a minha segunda família composta pela Diana e pelo Anderson, que me ajudaram durante todos esses anos com afeto e conselhos.

Aos meus amigos Andre, Ana Paula e Korina pela amizade, conversas e desabafos. E a todos os outros amigos e colegas de curso pela boa convivência.

Agradeço à Professora e Dra. Mônica Maria pela oportunidade de realização de estágio no Laboratório de Ecologia de Manguezal e a todos integrantes desse mesmo laboratório, que contribuíram para minha formação com seus conhecimentos.

À CNPq pela bolsa de pesquisa durante a realização de parte deste trabalho.

Agradeço também, a todos do Laboratório de Botânica, por toda ajuda, principalmente nas idas à campo, companhia e parcerias durante idas a congressos e conversas e risadas durante os cafés da tarde.

À UFES e a todos os professores do curso de Ciências Biológicas.

Aos membros da banca deste trabalho, por terem aceito o convite e por todas as considerações.

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

## RESUMO

Bromeliaceae é uma família amplamente distribuída, ocorrendo até em ambientes xéricos como as restingas. Para isso, algumas características foram essenciais ao longo da evolução, como os tricomas peltados ou escamas foliares, que podem apresentar função de absorção como as raízes. Com base nessas estruturas foi criada a classificação de Tipos Ecofisiológicos, para explicar a relação bromélia - água, porém ocorreram algumas generalizações, sendo necessário estudos que relacionem anatomia e hábito à essa classificação, para obtenção de conhecimentos mais específicos. Assim, objetivou-se avaliar aspectos anatômicos e histoquímicos de raízes e folhas de bromélias epífitas e terrestres, presentes na restinga, correlacionando os resultados com o hábito, ambiente e tipo ecofisiológico. Para isso, foram coletadas, em um fragmento de restinga, raízes e folhas das bromélias epífitas, *Tillandsia stricta*, *T. gardneri* e *Vriesea procera* e terrícolas, *V. procera*, *Quesnelia quesneliana* e *Aechmea lamarchei*. Para visualização e densidade das escamas, foram usados cortes paradérmicos ou impressão epidérmica a partir de esmalte incolor ou fita adesiva. Foram realizadas secções transversais, nas folhas e raízes das bromélias estudadas, que foram clarificadas e coradas, para descrição e mensuração dos tecidos. Testes histoquímicos foram realizados para amido, lignina e compostos fenólicos não estruturais em ambos os órgãos, e de mucilagem e lipídeos totais apenas para folhas. Os dados quantitativos foram submetidos a teste de normalidade de Shapiro-Wilk, ANOVA e teste Tukey. Os dados de diâmetro das raízes, espessura da folha e tamanho das escamas na face adaxial foram submetidos à PCA. Assim, foi verificado que a distribuição das escamas variou de acordo com a espécie e região, porém a densidade de *V. procera* só se diferenciou quanto ao hábito na face abaxial da região mediana, onde a epífita apresentou maior densidade. Seções transversais das folhas demonstraram características associadas ao epifitismo e ambientes como as restingas, sendo essas: Parênquima braciiforme e estômatos ligados diretamente a canais de aeração. Enquanto na raiz destacou-se características xéricas como: Anel esclerenquimático, endoderme espessa e aerênquima. As raízes de *V. procera* terrestre apresentaram maior valor de polos de protoxilema e diâmetro do cilindro vascular e raiz do que a forma epífita, indicando papel de absorção e menor disponibilidade de água no substrato epífita. Na histoquímica destacou-se a lignina de forma mais intensa em *V. procera* epífita, indicando maior sustentação e mucilagem nas alas de *T. gardneri*. Conclui-se assim que foi possível verificar diferenças entre as formas epífitas e terrestres que podem ser atribuídas apenas ao hábito, estando essas diferenças nas raízes de *V. procera*, por fim, foram observadas características anatômicas que permitiram a classificação das espécies em tipos ecofisiológicos, com exceção de *V. procera*, que não se encaixou em nenhum tipo.

**Palavras-Chave:** Escama. Tricoma peltado. Hábito de vida. Tipos Ecofisiológicos.

## ABSTRACT

Bromeliaceae is a widely distributed family, occurring even in xeric environments such as restingas. This wide distribution is due to some characteristics that were essential throughout evolution, such as the peltate trichomes or leaf scales, which can have an absorption function as the roots. Based on these structures, the classification of Ecophysiological Types was created to explain the bromeliad-water relationship, however there were some generalizations, being necessary studies to relate anatomy and habit to this classification in order to refine the classification. Thus, the aim was to evaluate the anatomical and histochemical aspects of the roots and leaves of epiphytic and terrestrial bromeliads found in the restinga, correlating the results with habit, environment and ecophysiological type. Therefore, roots and leaves of the epiphytic bromeliads *Tillandsia stricta*, *T. gardneri* and *Vriesea procera* and terrestrial bromeliads *V. procera*, *Quesnelia quesneliana* and *Aechmea lamarchei* were collected from a fragment of restinga. Paradermal sections or epidermal impressions using colorless enamel or adhesive tape were used to visualize the density of the scales. Cross-sections were made of the leaves and roots of the bromeliads studied, which were clarified and stained to describe and measure the tissues. Histochemical tests were carried out for starch, lignin and non-structural phenolic compounds in both organs, and for mucilage and total lipids only for the leaves. The quantitative data was subjected to the Shapiro-Wilk normality test, ANOVA's and the Tukey's test. The data on root diameter, leaf thickness and the size of the scales on the adaxial surface were subjected to PCA. The distribution of scales varied according to species and region, but the density of *V. procera* only differed in terms of habit on the abaxial side of the median region, where the epiphyte had a higher density. Cross-sections of the leaves showed characteristics associated with epiphytism and environments such as restingas, those being: Braciform parenchyma and stomata directly connected to aeration channels. While the roots showed xeric characteristics such as: sclerenchymatous ring, thick endodermis and aerenchyma. The roots of terrestrial *V. procera* had higher amount of protoxylem poles and larger vascular cylinder and root compared to the epiphytic form, indicating an absorption role and lower water availability in the epiphytic substrate. Histochemically, lignin was more intense in the epiphytic *V. procera*, indicating greater support and mucilage in the wings of *T. gardneri*. In conclusion, it was possible to report differences between the epiphytic and terrestrial forms that can only be attributed to habit, with these differences being found in the roots of *V. procera*, finally, anatomical characteristics allowed the species to be classified into ecophysiological types, with the exception of *V. procera*, which did not fit into any type.

**Keywords:** Scale. Peltate trichome. Living Habits. Ecophysiological types.

## SUMÁRIO DE FIGURAS

<b>Figura 1-</b> Mapa da área de estudo, mostrando o município de São Mateus e o fragmento de restinga do bairro Liberdade, onde o material foi coletado. ....	5
<b>Figura 2-</b> Espécies de bromélias estudadas, a: <i>Aechmea lamarchei</i> , b: <i>Quesnelia quesneliana</i> , c: <i>Vriesea procera</i> (terrestre), d: <i>Vriesea procera</i> (epífita), e: <i>Tillandsia gardneri</i> , f: <i>Tillandsia stricta</i> . ....	6
<b>Figura 3-</b> Vista frontal das escamas de a, b: <i>Aechmea lamarchei</i> , c,d: <i>Quesnelia quesneliana</i> , e,f: <i>Vriesea procera</i> (terrestre), g,h: <i>Vriesea procera</i> (epífita), i,j: <i>Tillandsia gardneri</i> , k,l: <i>Tillandsia stricta</i> . ....	10
<b>Figura 4-</b> Secções transversais das folhas das bromélias terrestres estudadas, a- g: <i>Aechmea lamarchei</i> , h-n: <i>Quesnelia quesneliana</i> , o-u: <i>Vriesea procera</i> . ....	15
<b>Figura 5-</b> Secções transversais das folhas das bromélias epífitas estudadas, a-g: <i>Vriesea procera</i> , h-l: <i>Tillandsia gardneri</i> , m-q: <i>Tillandsia stricta</i> .....	16
<b>Figura 6-</b> Testes Histoquímicos em secções transversais das folhas das bromélias terrestres estudadas, a- h: <i>Aechmea lamarchei</i> , i-o: <i>Quesnelia quesneliana</i> , p-v: <i>Vriesea procera</i> .....	20
<b>Figura 7-</b> Testes Histoquímicos em secções transversais das folhas das bromélias epífitas estudadas, a-g: <i>Vriesea procera</i> , h-o: <i>Tillandsia gardneri</i> , p-v: <i>Tillandsia stricta</i> .....	21
<b>Figura 8-</b> Secções transversais das raízes das bromélias estudadas, a-c: <i>Aechmea lamarchei</i> , d-f: <i>Vriesea procera</i> terrestre, g-i: <i>Tillandsia gardneri</i> , j-l: <i>Quesnelia quesneliana</i> . m-o: <i>Vriesea procera</i> epífita, p-r: <i>Tillandsia stricta</i> . ....	24
<b>Figura 9-</b> Testes histoquímicos em secções transversais das raízes das bromélias estudadas, a-c: <i>Aechmea lamarchei</i> , d-f: <i>Quesnelia quesneliana</i> , g-j: <i>Vriesea procera</i> terrestre, k-n: <i>Vriesea procera</i> epífita, o-s: <i>Tillandsia gardneri</i> , t-x: <i>Tillandsia stricta</i> . ....	26
<b>Figura 10-</b> Gráfico mostrando o resultado da Análise de Componentes Principais (PCA), com parâmetros quantitativos de espessura da folha, diâmetro da raiz e tamanho das escamas.....	29

## SUMÁRIO DE TABELAS

<b>Tabela 1-</b> Densidade das escamas presentes nas folhas das bromélias estudadas no presente trabalho. ....	12
<b>Tabela 2-</b> Comprimento das escamas presentes na região mediana das folhas das bromélias estudadas no presente trabalho. ....	13
<b>Tabela 3-</b> Espessura da folha e parênquima clorofiliano das espécies estudadas. ....	17
<b>Tabela 4-</b> Espessura de parte dos tecidos que constituem a região mediana das folhas das bromélias estudadas no presente trabalho. ....	18
<b>Tabela 5-</b> Comprimento e largura médios dos feixes vasculares das espécies de bromélia estudadas. ....	19
<b>Tabela 6-</b> Testes histoquímicos realizados em secções transversais de folha das espécies de bromélia estudadas. ....	21
<b>Tabela 7-</b> Diâmetro da raiz e de seu cilindro vascular nas diferentes espécies de bromélias estudadas no presente trabalho. ....	25
<b>Tabela 8-</b> Testes histoquímicos realizados em secções transversais de raízes das espécies de bromélias estudadas. ....	27

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	1
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	3
2.1. Objetivo geral .....	3
2.2. Objetivos específicos .....	4
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	4
3.1. Área de estudo .....	4
3.2. Coleta do material .....	5
3.3. Local de execução .....	7
3.4. Análises anatômicas foliares .....	7
3.5 Análises anatômicas radiculares .....	8
3.6 Análises histoquímicas .....	8
3.7 Análises estatísticas .....	9
<b>4. RESULTADOS</b> .....	9
4.1. Folha .....	9
4.1.1. Escamas ou tricomas peltados .....	9
4.1.2. Secções transversais .....	13
4.1.3 Histoquímica .....	19
4.2. Raiz .....	23
4.2.1. Secções transversais .....	23
4.2.2. Histoquímica .....	25
4.3. Análise multivariada .....	28
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	30
5.1. Folha .....	30
5.1.1. Escamas ou tricomas peltados .....	30
5.1.2. Secções transversais .....	32
5.1.3 Histoquímica .....	35
5.2. Raiz .....	36
5.2.1. Secções transversais .....	36
5.2.2. Histoquímica .....	38
5.3. Análise multivariada .....	39
5.4. Tipos ecofisiológicos .....	40
<b>6. CONCLUSÃO</b> .....	42
<b>7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	43

## 1. INTRODUÇÃO

Bromeliaceae possui aproximadamente 3775 espécies distribuídas em 82 gêneros (Gouda; Butcher; Dijkgraaf, 2023). Com exceção de uma espécie presente no continente africano, a família se distribui ao longo da América, desde o sul dos Estados Unidos ao sul do Chile e Argentina, ocorrendo em diferentes habitats, desde as florestas tropicais perenes da Amazônia até o Deserto do Atacama (Zizka *et al.*, 2019). No Brasil ocorrem aproximadamente 1392 espécies, das quais 1192 são endêmicas (Flora e Funga, 2023), sendo o domínio da Mata atlântica um dos centros de diversidade da família (Zizka *et al.*, 2019). Esse domínio contém a Restinga que no Espírito Santo, abriga 42 espécies de Bromeliaceae contidas em 17 gêneros (Flora e Funga, 2023).

Morfologicamente, de forma geral, as espécies da família são ervas, perenes com um caule curto ou reduzido, com folhas de bainha mais larga em comparação com o seu ápice, filotaxia alterna, podendo formar em seu centro tanques que armazenam água (Leme; Marigo, 1993). Além disso as espécies de Bromeliaceae podem ser encontradas em diferentes ambientes pois apresentam distintas formas de vida, podendo ser terrícolas, epífitas ou rupícolas (Benzing, 1976).

Por ocupar diferentes ambientes, as espécies da família desempenham uma grande quantidade de papéis ecológicos. As espécies de bromélia por meio de suas inflorescências atrativas oferecem recursos florais para aves como beija-flores (Silva; Faria, 2019) abelhas e morcegos (Kaehler; Varassin; Goldenberg, 2005). Algumas bromélias com tanque foram consideradas espécies fundamentais para fornecer abrigo e proteção para invertebrados (Paula Júnior *et al.*, 2017) e vertebrados como anfíbios anuros, tanto no ambiente terrestre quanto sobre os galhos das árvores (Schneider; Teixeira, 2001). Os tanques oferecem um microambiente estável, permanecendo com água por períodos de seca, sendo de grande importância para animais que vivem em ambientes sujeitos a estresse hídrico, como as restingas (Krügel; Richter, 1995).

As restingas segundo Scarano (2009), são mosaicos de vegetação que crescem em planícies costeiras arenosas de origem quaternária. Estando expostas à fatores ambientais que muitas vezes limitam a sobrevivência de muitas espécies de plantas, tais como a alta salinidade, oligotrofia, altas temperaturas e radiação solar, grande amplitude térmica diária e principalmente escassez hídrica (Crawford, 2008). Entretanto apesar de tais características as bromélias ocupam desde o solo, pedras e até o alto das árvores das restingas, assim como em outros ambientes xéricos (Zizka *et al.*, 2019).

Para que esses organismos ocupassem diferentes habitats, algumas características foram essenciais para a família ao longo da evolução, entre elas está a fotossíntese CAM, e o surgimento de estruturas absorptivas nas folhas, chamadas de tricomas peltados ou escamas (Crayn; Inverno; Smith, 2004).

De acordo com Benzing (2000) as escamas foliares em epífitas desempenham maior função de absorção do que as raízes, uma vez que em espécies epífitas as raízes atuam na fixação do corpo da planta e em alguns grupos são quase inexistentes ou totalmente ausentes, que é o caso de muitas espécies de *Tillandsia*. Nas bromélias de hábito terrestre, as escamas podem funcionar somente protegendo contra a transpiração excessiva, já que cobrem os estômatos e aumentam a refletância dos raios solares.

As escamas além de variarem em função a depender do hábito, também podem variar quanto a densidade, como demonstrado por Ferrari (2019), que cita que a maior densidade de escamas foliares de *Tillandsia stricta* Sol. em relação a *Vriesea bituminosa* Wawra estaria relacionada com a forma de vida. Além disso, as variações das escamas podem impactar na anatomia da folha como resposta ao ambiente, Scatena e Segecin (2005) destacaram algumas estruturas anatômicas de folhas que são xeromórficas e usualmente consideradas como adaptações ao hábito epifítico em espécies de *Tillandsia*, como a presença de parênquima aquífero, canais de ar e feixes vasculares colaterais circundados por bainha dupla. Zorger, Arrivabene e Milanez (2019) também demonstraram que características, como espessuras dos tecidos foliares, podem variar quando comparamos uma mesma espécie em distintas formas de vida.

As raízes também demonstraram que podem variar de espessura dos tecidos e presença ou ausência de compostos químicos a depender da sua forma de vida, estando as epífitas relacionadas às estratégias de conservação de água (Zorger; Arrivabene; Milanez, 2019). Isso ocorre devido ao alto dinamismo do habitat epifítico, sendo considerado um dos ambientes mais hostis ocupados pelas plantas vasculares (Silva, 2015).

A importância de escamas e raízes como estruturas de absorção para Bromeliaceae é evidente, assim utilizando características da arquitetura radicular e foliar, a presença de tricomas absorventes ou não absorventes, juntamente com a presença ou ausência de tanque, o hábito de vida e o tipo do metabolismo, Benzing (2000) classificou as bromélias em 5 tipos ecofisiológicos: Tipo I, que se refere às espécies com raízes bem desenvolvidas, ausência de tanques e com poucas escamas (não absorptivas), dessa forma tais espécies dependem exclusivamente das raízes para a absorção de água. O tipo II, contém espécies com raízes bem desenvolvidas, possuindo tanques e escamas pouco absorptivas. O tipo III, possui bromélias que apresentam raízes e tanques bem desenvolvidos e escamas com moderada capacidade de

absorção. O tipo IV, consiste em espécies com tanques e escamas bem desenvolvidas na base foliar (com capacidade absorviva) e raízes não absorventes, atuando somente na fixação, por fim, o tipo V, consiste em espécies sem tanques, que dependem somente das escamas para obter água, podendo ou não apresentar raízes apenas para fixação, essas bromélias desse grupo são chamadas de atmosféricas extremas.

Segundo Males (2016) essa divisão realizada por Benzing consegue conectar as características de bromélias com suas relações hídricas podendo ser adotada, entretanto destaca a importância de estudos envolvendo as estruturas de absorção de Bromeliaceae, para a diminuição de generalizações que ocorrem dentro dessa classificação, e dessa forma a obtenção de informações específicas para cada espécie. Como foi realizado por Leroy *et al.* (2019), que analisou uma bromélia da subfamília Bromelioideae, epífita, formadora de tanque, que seria considerada tipo III, porém, apresentou eficiência igualmente proporcional de absorção pelas raízes e escamas, indo contra a classificação de seu tipo, demonstrando a necessidade de estudos específicos para cada espécie relacionando ao seu tipo ecofisiológico e ao seu hábito de vida.

Desse modo, apesar de um considerável número de trabalhos anatômicos radiculares e foliares com a família Bromeliaceae, como os citados acima, estudos como de Zorger, Arrivabene e Milanez (2019), que associa a anatomia desses órgãos com a plasticidade ao hábito de vida são escassos, principalmente com plantas do ecossistema de restinga, sendo necessários para uma maior compreensão das relações do uso da água nas bromélias. Além disso, é necessário relacionar as características dessas estruturas com os tipos ecofisiológicos de Benzing (2000) como argumentado por Males (2016), já que essa divisão realizada, apesar de ter conseguido conectar características anatômicas e morfológicas com relações hídricas, pode ter criado generalizações que não correspondem com a realidade de todas as bromélias. Sendo essencial estudos anatômicos com esse foco, para a obtenção de informações específicas sobre tipo das escamas absorventes, distribuição destas e características dos tecidos foliares e vasculares de raízes, permitindo refinar a classificação já existente, justificando assim a realização dessa pesquisa.

Dessa forma, o presente trabalho torna possível verificar se as características anatômicas e histoquímicas das bromélias estudadas, presentes na restinga, podem ser relacionadas aos distintos hábitos de vida e refinar a classificação dos tipos ecofisiológicos.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo geral**

Avaliar os aspectos anatômicos dos órgãos de absorção, folha e raiz, de seis espécies de Bromeliaceae presentes na restinga, três com hábito epífito e três terrestres, a fim de correlacionar essas características com seu hábito e tipo ecofisiológico, auxiliando na compreensão de como essas estruturas se apresentam para cada forma de vida.

## **2.2 Objetivos específicos**

Descrever a anatomia foliar, e determinar a espessura dos tecidos, assim como os padrões de distribuição, tamanho e forma das escamas de absorção de *Aechmea lamarchei* Mez, *Quesnelia quesneliana* (Brongn.) L.B.Sm, *Vriesea procera* (Mart. Ex Schult. & Schult.f.) Wittm, *Tillandsia gardneri* Lindl. e *Tillandsia stricta*, visando relacionar esses padrões com o hábito de vida.

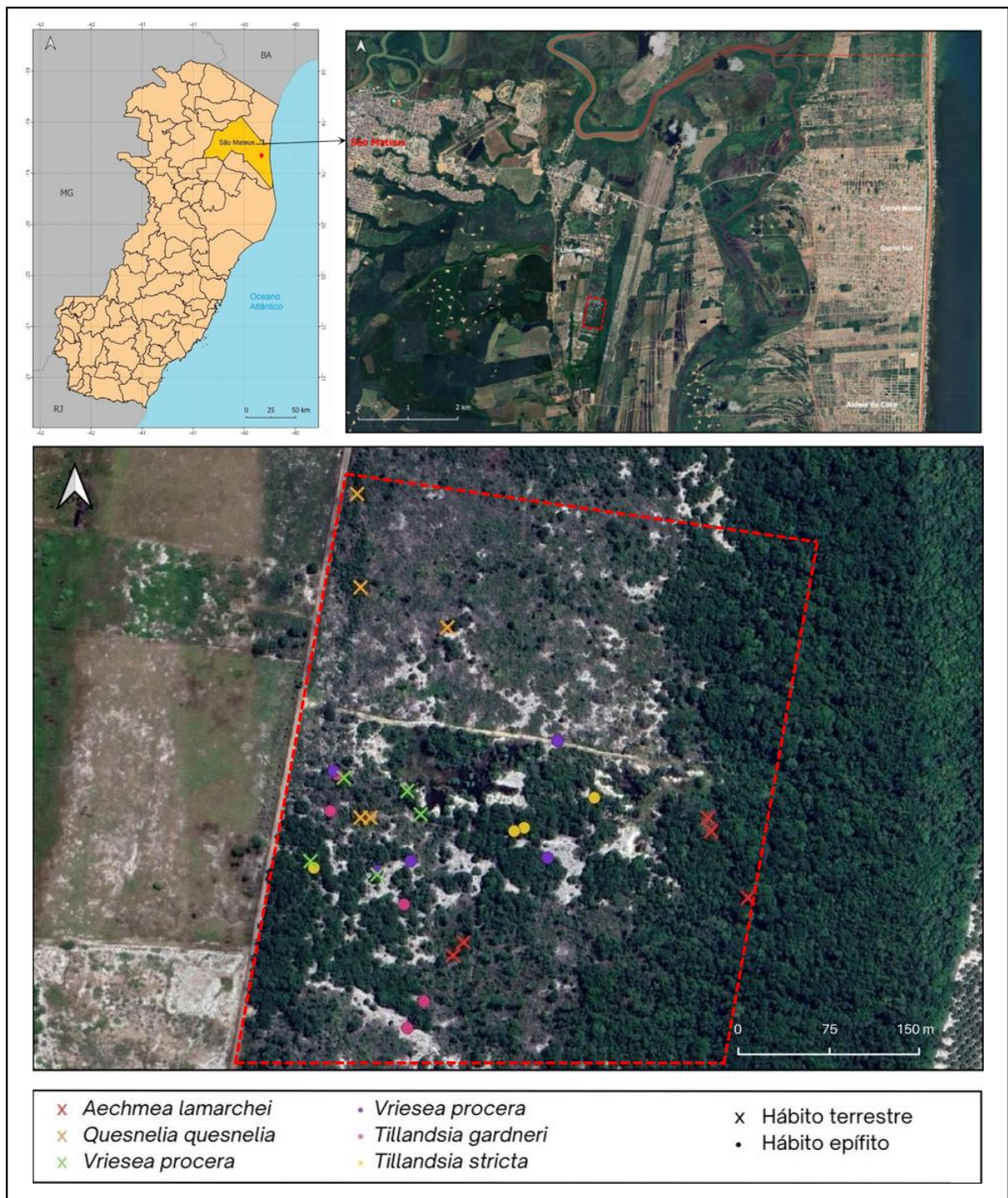
Caracterizar a anatomia radicular, assim como mensurar o diâmetro da raiz e do cilindro vascular das espécies citadas, com intuito de reconhecer padrões anatômicos referentes ao hábito.

Detectar a presença ou ausência de compostos químicos no mesofilo, escamas foliares, e nas raízes das espécies estudadas, visando relacionar com seu ambiente.

## **3 MATERIAL E MÉTODOS**

### **3.1 Área de estudo**

Os materiais foram coletados de setembro de 2021 até setembro de 2022, em uma área de restinga não inundável no bairro Liberdade (18°45'15.7"S 39°48'40.4"W), localizada no município de São Mateus, Espírito Santo / Brasil (Fig. 1). O município apresenta temperatura média anual de 24,1°C, com a maior média ocorrendo no mês de fevereiro, com 26,5 °C, caracterizado como um mês típico de verão e a menor média ocorre no mês de julho 21,5 °C, período em que ocorrem temperaturas amenas na região e precipitação média anual de 1.279,9 mm (INCAPER, 2023).



**Figura 1:** Mapa da área de estudo, mostrando o município de São Mateus e o fragmento de restinga do bairro Liberdade, onde o material foi coletado.

Fonte: Base de mapas do IBGE e Google maps, modificado pela autora.

### 3.2 Coleta do material

Foram coletadas de cinco plantas adultas diferentes, 3 raízes e 3 folhas da periferia da roseta de cada uma das espécies estudadas, sendo elas três terrestres, *Aechmea lamarchei* (Fig. 2-a), *Quesnelia quesneliana* (Fig. 2-b) e *Vriesea procera* (Fig. 2-c). e três epífitas, *Vriesea procera* (Fig. 2-d), *Tillandsia gardneri* (Fig. 2-e) e *Tillandsia stricta*. (Fig. 2-f).

Os indivíduos da espécie *Vriesea procera*, seja terrestre ou epífita, *Tillandsia stricta* e *Aechmea lamarchei*, foram coletados em ambientes sombreados, enquanto os indivíduos de *Tillandsia gardneri* e *Quesnelia quesneliana* foram amostrados de locais mais expostos ao sol, sendo observado que essas espécies estavam mais dispostas nessas respectivas condições de iluminação do ambiente. Indivíduos de cada espécie estudada foram herborizados e tombados no herbário SAMES, localizado na UFES/São Mateus, sob os números de tombo 11352, 11351 (*T. gardneri*), 11355, 11356 (*Q. quesneliana*), 11353, 11354 (*V. procera* terrestre), 11358, 13765 (*V. procera* epífita), 13762, 13764 (*A. lamarchei*) e 13761, 13763 (*T. stricta*).



**Figura 2:** Espécies de bromélias estudadas, a: *Aechmea lamarchei*, b: *Quesnelia quesneliana*, c: *Vriesea procera* (terrestre), d: *Vriesea procera* (epífita), e: *Tillandsia gardneri*, f: *Tillandsia stricta*.

Legenda: Barra de escala branca corresponde à 10 cm.

Fonte: Autoria própria.

Brevemente, *A. lamarchei* (Fig. 2 - a) pode ser caracterizada como uma bromélia coletada em hábito terrestre, possuindo folhas de margem serrilhada e ápice obtuso/agudo formando uma roseta foliar infundibuliforme e um tanque no interior, a inflorescência é flocosa,

possui brácteas avermelhadas, sépalas e pétalas amarelas. Enquanto, *Q. quesneliana* (Fig. 2 - b) coletada em forma terrestre, possui folhas de margem serrilhada, ápice agudo, formando uma roseta largo-infundibuliforme na base, e tanque no interior, com brácteas do escapo esverdeadas/ róseas, possui Inflorescência simples, com bráctea floral e sépalas rosas e pétalas brancas com ápice roxo. *V. procera* coletada em hábito terrestre (Fig. 2 - c) e epífita (Fig. 2, - d) possui folhas formando roseta infundibuliforme, com lâmina foliar subereta de margem linear e ápice obtuso, a inflorescência possui ramificação do tipo racemo duplo, com brácteas avermelhadas na base e verdes no ápice e pétalas e sépalas amarelas. Já *T. gardneri* (Fig. 2 – e) foi coletada na forma epífita, e possui folhas formando uma roseta aberta, sem formação de tanque, lâminas foliares membranácea, esbranquiçadas, com ápice acuminado, suas numerosas escamas conferem à planta uma coloração prateada, apresenta brácteas lanceoladas com coloração semelhante as folhas, e a inflorescência é do tipo racemo, com flores de sépalas e pétalas róseas. Por fim quanto a descrição geral, foi observado que os indivíduos de *T. stricta* (Fig. 2 - f), coletados em hábito epífita, possuem poucas raízes vivas na fase adulta, folhas formando roseta aberta, não ocorrendo formação de tanque, a inflorescência é do tipo espiga, com sépalas róseas e pétalas roxas.

### 3.3 Local de execução

As análises anatômicas foram feitas no Laboratório de Botânica Estrutural do Centro Universitário Norte do Espírito Santo (UFES/CEUNES).

### 3.4 Análises anatômicas foliares

As folhas foram fixadas em FAA 50 (formaldeído: ácido acético: álcool etílico 50%, 2:1:18, v/v) de acordo com Johansen (1940), mantidas por 48 horas, e posteriormente transferidas para álcool 50%.

As análises de densidade de escamas foram realizadas na região da base, do ápice e mediana da folha, em ambas as faces, sendo utilizadas 15 lâminas por região estudada, enquanto para mensuração do tamanho das escamas foram analisadas a mesma quantidade de lâminas, entretanto apenas da região mediana, de ambas as faces, das espécies estudadas. As mensurações foram realizadas no programa *Anati Quanti*.

Para observação das escamas foliares foram utilizados diferentes métodos, pois cada técnica se adequou melhor aos tipos diferentes de folhas analisadas. Para *Tillandsia gardneri* e *T. stricta* foi utilizado fita adesiva, sendo essa fixada sobre a folha e pressionada por alguns segundos, na sequência a fita foi retirada rapidamente e colada sobre a superfície da lâmina histológica. Para *Quesnelia quesneliana* as impressões foram obtidas com a aplicação de

esmalte incolor sobre a superfície das folhas, que após seco formaram películas que foram destacadas, obtendo-se assim as impressões das escamas, que também foram colocadas sobre lâminas histológicas. Por fim para a observação das escamas de *V. procera* e *A. lamarchei* foram realizadas secções paradérmicas à mão livre nas folhas, com auxílio de lâmina de barbear, que posteriormente foram montadas em lâmina temporária.

As lâminas obtidas para avaliação das escamas foram analisadas em microscópio óptico e fotografadas, essas imagens foram processadas no software Anati Quanti (Aguiar *et al.*, 2007), para obtenção dos dados de densidade e tamanho das escamas, além disso também foram observadas as formas das escamas para caracterização da estrutura de cada espécie.

Para a descrição e mensuração dos tecidos das folhas, foram realizados à mão livre com auxílio de lâmina de barbear e isopor, secções transversais na região mediana das folhas, que foram clarificadas utilizando hipoclorito de sódio 25%, e coradas utilizando azul de Alcian 0,5% e safranina a 1% (Luque *et al.*, 1996). As lâminas temporárias foram montadas e observadas em microscópio óptico e fotomicrografadas permitindo o uso dessas imagens para descrição e por meio do programa *Anati Quanti* para mensuração do tamanho total da folha, da espessura da epiderme, hipoderme, do parênquima aquífero, do parênquima clorofiliano, largura e comprimento do feixe vascular.

### **3.5 Análises anatômicas radiculares**

As raízes foram fixadas em FAA 50 (formaldeído: ácido acético: álcool etílico 50%, 2:1:18, v/v) (Johansen, 1940), por 48 horas após sendo transferidas para álcool 50%. Para os estudos anatômicos radiculares foram realizadas secções transversais na região mediana das amostras a mão livre com auxílio de lâmina de barbear e isopor. Essas secções foram clarificadas com hipoclorito de sódio 25% e corado com Safranina 1% (Luque; Sousa; Kraus, 1996). Após serem devidamente coradas foram montadas lâminas temporárias para análise em microscópio óptico. Foram avaliados a presença e disposição dos pelos absorventes e tecidos vegetais; sendo mensurado através do programa *Anati Quanti* (Aguiar *et al.*, 2007), o diâmetro da raiz e do cilindro vascular a partir de 15 secções de raízes diferentes para cada espécie.

### **3.6 Análises histoquímicas**

Para as análises histoquímicas foliares e radiculares, com o intuito de determinar a presença de compostos químicos, foram realizadas secções transversais no material fixado, que posteriormente foram tratadas seguindo o método de Johansen (1940), usando solução de Lugol para detecção de amido, solução aquosa de Cloreto Férrico III para marcação de compostos fenólicos não estruturais e solução de Floroglucina ácida para lignina. Ademais, também foi

usado apenas nas seções das folhas, o Sudan IV em etanol, para detecção de lipídios (Pearse, 1972) e por fim foi utilizado azul de Toluidina pH 6,8 (O'Brien; Feder; McCully, 1965) para detecção de mucilagem. As amostras de folhas e raízes com os reagentes foram montadas em lâminas temporárias para observação no microscópio óptico.

### **3.7 Análises estatísticas**

Os dados de diâmetro das raízes e seu cilindro vascular, espessura da folha e seus tecidos, tamanho das escamas na região mediana da folha e densidade das escamas foram submetidos às análises de estatística descritiva, teste de normalidade de Shapiro-Wilk, ANOVA, e posteriormente, passaram pelo teste Tukey. no pacote de *software Past* (Hammer *et al.*, 2001)

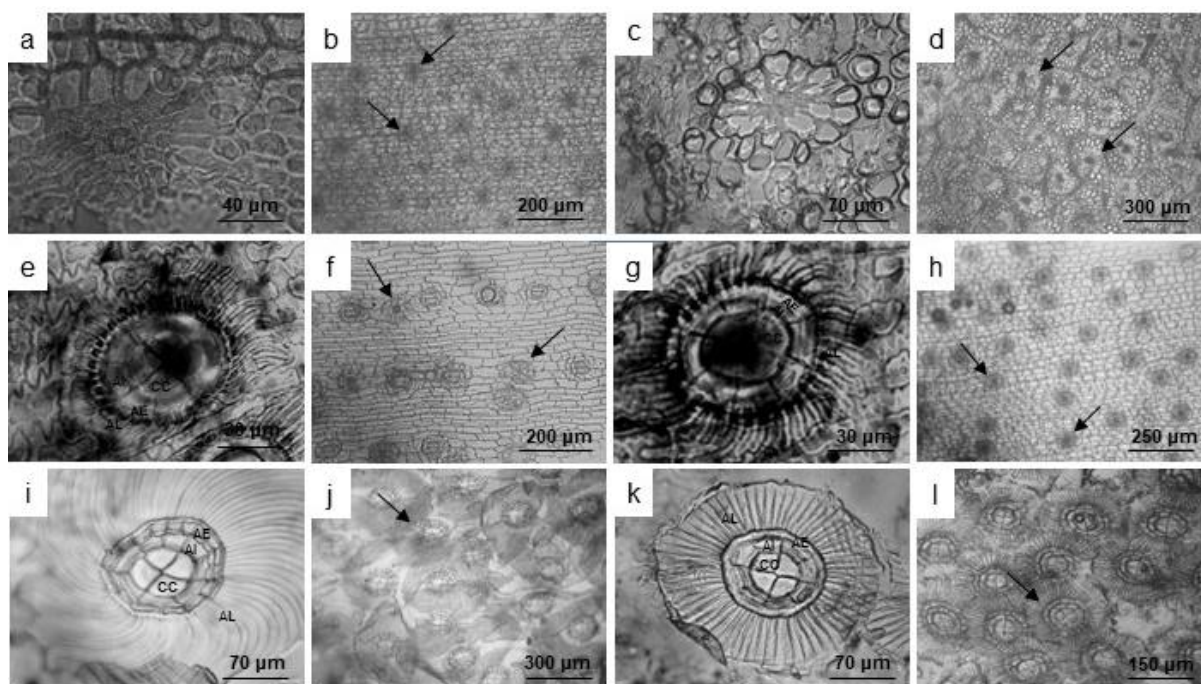
Os parâmetros quantitativos de diâmetro das raízes, espessura da folha e tamanho das escamas na região mediana da face adaxial da folha também foram submetidos à Análise de Componentes principais (PCA), no pacote de *software Past* (Hammer *et al.*, 2001), a fim de agrupar as espécies de acordo com suas similaridades.

## **4 RESULTADOS**

### **4.1 Folha**

#### **4.1.1 Escamas ou tricomas peltados**

Analisando as impressões epidérmicas, em vista frontal, foi possível observar apenas o escudo das escamas, que nas espécies da subfamília Bromelioideae (Fig.3, a-d), *A. lamarchei* e *Q. quesneliana* o escudo é formado por células com formato irregular e parede fina, não sendo possível distinguir as células da ala e as do disco central. Enquanto, as escamas das espécies que pertencem a subfamília Tillandsioideae (Fig.3, e-l), *V. procera*, *T. gardneri* e *T. stricta*, apresentaram o escudo formado por diferentes grupos de células especializadas, sendo o disco central com quatro células centrais com paredes finas e formato triangular, seguidas de duas séries de células, a primeira formando o anel interno ou pericentral e a próxima o anel externo ou subperiférico, subsequente, estão as alongadas células da ala, dispostas radialmente.



**Figura 3:** Vista frontal das escamas de a, b: *Aechmea lamarchei*, c,d: *Quesnelia quesneliana*, e,f: *Vriesea procera* (terrestre), g,h: *Vriesea procera* (epífita), i,j: *Tillandsia gardneri*, k,l: *Tillandsia stricta*. Legenda: CC: Células centrais, AI: Anel interno, AE: Anel externo, AL: Células da ala, seta: escama. Fonte: A autora.

Avaliando a distribuição dos tricomas peltados ou escamas (Tabela 1), foi possível observar que em todas as espécies estudadas no presente trabalho, as escamas encontram-se distribuídas por toda superfície foliar, da face adaxial e abaxial, entretanto sua densidade varia ao longo da folha. Foi verificado que a espécie *T. stricta* apresentou densidade significativamente maior que as demais espécies no ápice e na região mediana. Porém na base foliar *V.* (em ambos os hábitos) e *A. lamarchei* apresentaram maior densidade de escamas, enquanto *Q. quesneliana* e *T. gardneri*, ambas coletadas em ambiente mais ensolarado, apresentaram os menores valores.

A densidade de escamas de *V. procera* só apresentou diferença significativa quanto ao hábito na face abaxial da região mediana, onde a forma epífita apresentou maior densidade que a terrestre.

Além disso, todas as espécies estudadas, formadoras de tanque, *A. lamarchei*, *Q. quesneliana* e *V. procera* possuíram uma maior densidade de escamas na base foliar.

Foi verificado que em relação ao comprimento das escamas presentes na região mediana das folhas (Tabela 2), *T. gardneri* e *T. stricta* obtiveram o maior tamanho em ambas as faces. Em contrapartida, *A. lamarchei* apresentou comprimento significativamente menor que as demais espécies em sua face adaxial, entretanto na face abaxial todas as demais espécies com menor tamanho não se diferiram.

Contudo, comparando os dados de tamanho de escama na região mediana e densidade nessa mesma região, verificou-se que apesar de *A. lamarchei* possuir a menor densidade na face adaxial, foi a espécie com segundo maior tamanho de escama. Para os parâmetros relacionados às escamas, *T. gardneri* apresentou maiores valores para tamanho em ambas as faces, porém quanto a densidade independentemente da posição na folha a espécie apresentou valores inferiores. Por fim, comparando tamanho e densidade, também se destaca *T. stricta* com maior densidade e o segundo maior tamanho de escama.

**Tabela 1:** Médias de densidade das escamas presentes nas folhas das bromélias estudadas no presente trabalho.  
 Legenda: •: Terrestre, x: Epífita, ADA: Adaxial, ABA: Abaxial, DV: Desvio padrão, CV: Coeficiente de variação.

Espécies	ÁPICE (mm <sup>2</sup> )						MEDIANA (mm <sup>2</sup> )						BASE (mm <sup>2</sup> )					
	ADA	DV	CV (%)	ABA	DV	CV (%)	ADA	DV	CV (%)	ABA	DV	CV (%)	ADA	DV	CV (%)	ABA	DV	CV (%)
• <i>Aechmea lamarchei</i>	16,49 b	3,18	19,31	13,03 bc	2,32	17,79	15,27 b	2,59	16,93	11,82 c	2,51	21,22	24,54 ab	3,32	13,55	21,20 ab	3,80	17,95
• <i>Quesnelia quesneliana</i>	10,49 c	1,29	12,29	9,58 c	1,46	15,29	7,29 d	0,89	12,24	6,95 d	0,99	14,26	16,07 c	2,77	17,22	12,57 c	1,71	13,64
• <i>Vriesea procera</i>	12,96 bc	3,01	23,65	12,35 bc	1,52	12,29	7,26 d	1,13	15,55	12,05 c	1,38	11,43	28,31 a	6,41	22,65	26,18 a	4,16	15,90
x <i>Vriesea procera</i>	11,74 c	1,58	13,45	13,30 b	1,90	14,27	6,31 d	0,73	11,56	14,59 b	1,05	7,20	23,40 ab	4,61	19,70	23,97 ab	3,41	14,25
x <i>Tillandsia gardneri</i>	10,49 c	1,21	11,58	10,03 c	0,67	6,72	11,02 c	1,41	12,77	9,73 c	0,99	10,26	8,13 d	1,04	12,83	10,03 c	1,21	12,11
x <i>Tillandsia stricta</i>	20,94 a	3,15	15,03	20,59 a	3,24	15,75	20,29 a	2,76	13,59	18,92 a	2,77	14,63	20,33 bc	2,80	13,76	20,69 b	4,40	20,28

Fonte: A autoria própria.

**Tabela 2:** Comprimento das escamas presentes na região mediana das folhas das bromélias estudadas no presente trabalho.

Legenda: •: Terrestre, x: Epífita, DV: Desvio padrão, CV: Coeficiente de variação.

Espécies	ADAXIAL	DV	CV (%)	ABAXIAL	DV	CV (%)
• <i>Aechmea lamarchei</i>	70,55 e	8,34	11,82	68,18 c	5,11	7,51
• <i>Quesnelia quesneliana</i>	237,22 c	26,61	11,22	86,60 c	10,76	12,42
• <i>Vriesea procera</i>	110,02 d	9,97	9,06	92,68 c	10,65	11,49
x <i>Vriesea procera</i>	120,30 d	10,81	8,99	103,99 c	7,51	7,22
x <i>Tillandsia gardneri</i>	444,12 a	23,61	5,31	473,78 a	66,15	13,96
x <i>Tillandsia stricta</i>	328,28 b	41,95	12,78	324,83 b	33,70	10,37

Fonte: Autoria própria.

#### 4.1.2 Secções transversais

Em corte transversal da folha (Fig. 4 e 5), todas as bromélias estudadas apresentaram cutícula fina, recobrindo ambas as faces, com exceção da face adaxial de *V. procera*, que em ambos os hábitos a cutícula é espessa (Fig. 4-p, Fig.5-b). Os estômatos estão posicionados apenas na face abaxial, sendo as folhas hipostomáticas, esses se encontram no mesmo nível das células epidérmicas em *V. procera* e *T. gardneri*, enquanto em *A. lamarchei*, *Q. quesneliana* (Fig. 4-m) e *T. stricta* os estômatos se localizam abaixo do nível das demais células epidérmicas. Todas as espécies estudadas possuem câmaras de ar subestomáticas que se comunicam com os canais de aeração.

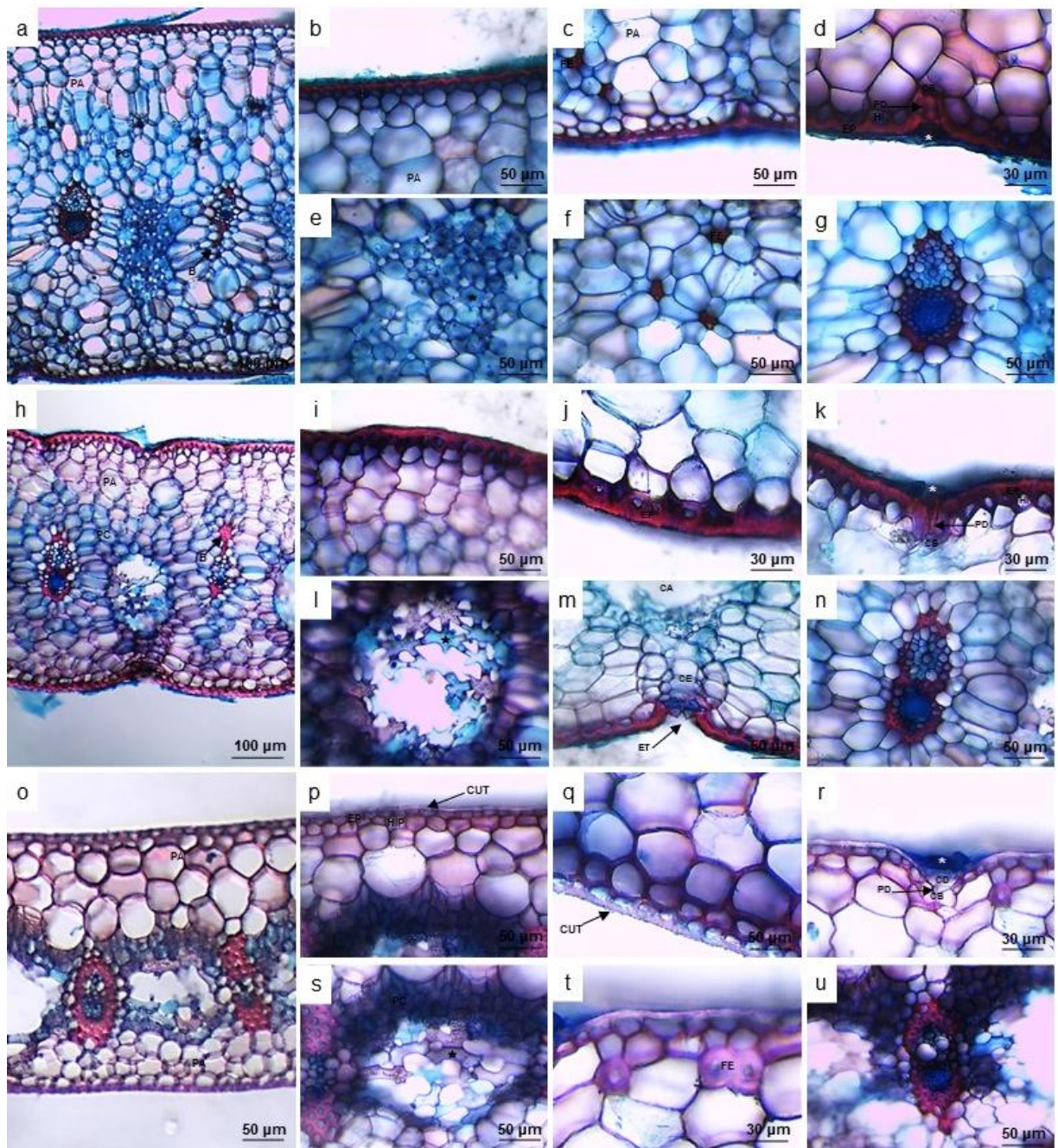
As escamas estão inseridas na epiderme sendo possível verificar em corte transversal, que todas as folhas das bromélias possuem células basais, pediculares e o escudo. Outra estrutura que pode ser observada é a célula do domo apenas nas espécies de Tillandsioideae, *V. procera* (Fig.4-r), *T. gardneri* (Fig.5-d) e *T. stricta* (Fig.5-j). Em *A. lamarchei* (Fig.4-b,c), *V. procera*, (Fig.4-p,q Fig.5-b,c), *Q. quesneliana* (Fig.4-i,j) e *T. stricta* (Fig.5-n,o), a epiderme foliar é uniestratificada em ambas as faces, com paredes anticlinais e periclinais internas espessadas e lúmen reduzido, apenas *T. gardneri* possui epiderme com células de parede não espessa (Fig.4-i,j). Subsequente está a hipoderme mecânica unisseriada que para *A. lamarchei*, *Q. quesneliana* e *V. procera* apresenta células com paredes fortemente espessas, em *T. stricta* essas são pouco espessas e para *T. gardneri* as paredes são finas. Abaixo dessa, na face adaxial em *V. procera* é possível verificar a presença de grupos de fibras extravasculares (Fig.4-t e Fig.4-f).

Adjacente à hipoderme mecânica, ocorre o parênquima aquífero (também nomeado de hipoderme aquífera) com número de camadas e formato celular variando para cada espécie. *A.*

*lamarchei* possui na face adaxial as duas primeiras camadas desse tecido compostas por células arredondadas de paredes finas, após há uma ou duas camadas com células alongadas com paredes sinuosas (Fig. 4 – a,b), na face abaxial ocorre apenas grupos de células arredondadas (Fig. 4 – c). Em *Q. quesneliana* esse parênquima é composto por células irregulares e paredes finas na face adaxial (Fig. 4 – h,i), enquanto na face abaxial ocorrem apenas grupos de células que armazenam água, porém não formam uma camada contínua. *V. procera* apresenta em ambas faces, duas a três camadas de parênquima de armazenamento de água, sendo compostas por células arredondadas e de paredes finas (Fig. 4 – o,p,q e Fig. 5 – a,b,c). *T. gardneri* e *T. stricta* possuem parênquima aquífero que é constituído por duas a três camadas de células alongadas verticalmente, com paredes finas e podendo ser sinuosas, em ambas as faces de *T. gardneri* (Fig. 5– h,i,j) e apenas na face adaxial de *T. stricta* (Fig. 5 – m,n,o), enquanto a abaxial é constituída por grupos de células arredondadas de parede fina.

O parênquima clorofiliano está localizado após o parênquima aquífero, as células possuem paredes finas e formato irregular em *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, alongado verticalmente em *V. procera*, e arredondado em *T. gardneri* e *T. stricta*. O clorênquima é interrompido pelos feixes vasculares se intercalando por canais longitudinais de aeração, e no lugar do canal, ocasionalmente se observa a estrutura de sustentação desses, os diafragmas, que são formados por células braciiformes. As células braciiformes variaram de formato entre as espécies, sendo isodiamétrico em *A. lamarchei* (Fig.4-e) e *T. gardneri*, estrelado em *Q. quesneliana* (Fig.4-l) e alongado irregularmente em *T. stricta* e *V. procera* (Fig.4-s e Fig.5-e). O clorênquima está disposto de forma concêntrica ao redor dos feixes vasculares de *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*. Ao longo desse tecido também é possível verificar fibras extravasculares em *A. lamarchei* (Fig.4-f).

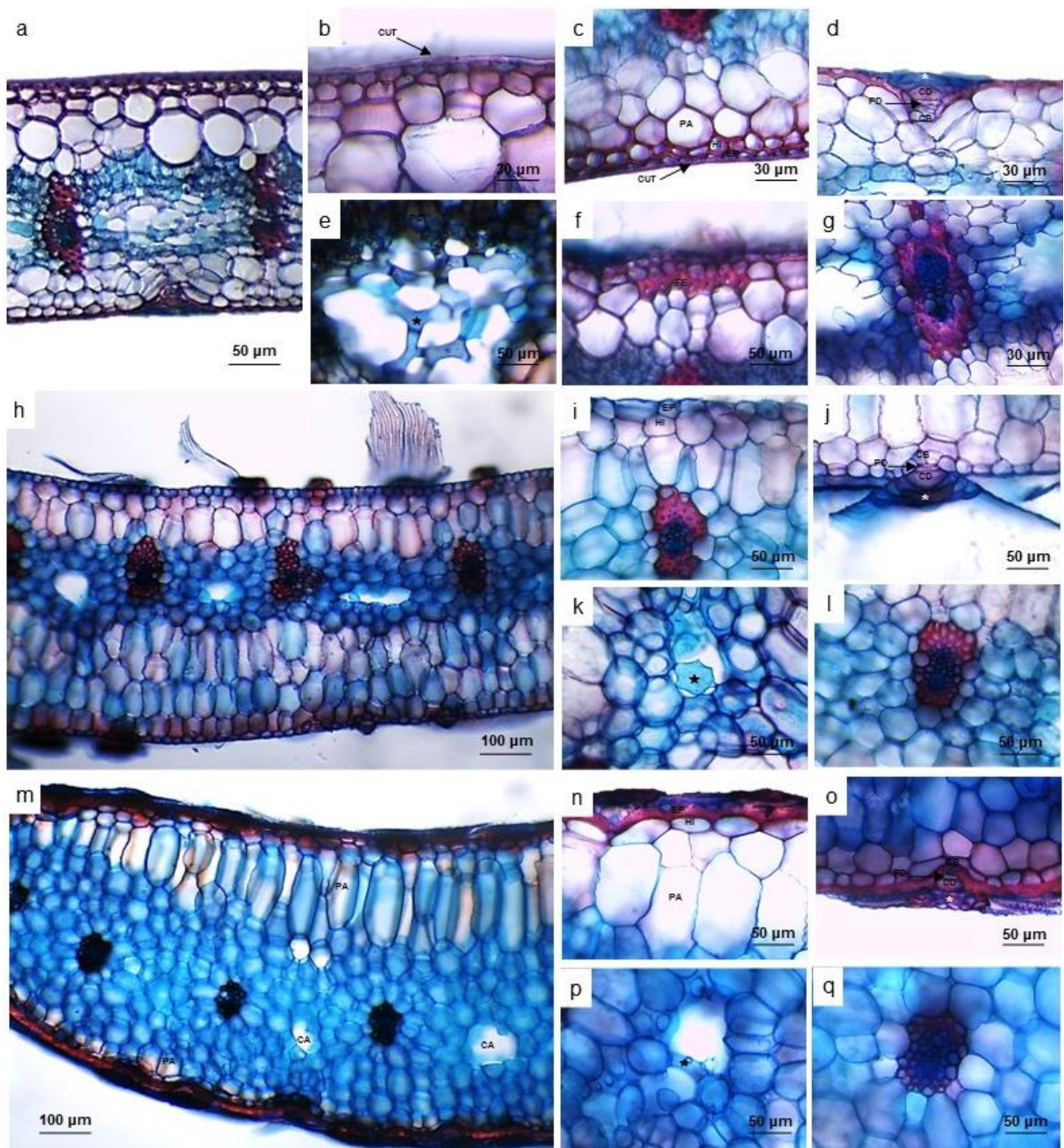
Os feixes vasculares são colaterais, e em *A. lamarchei* (Fig.4-g) e *Q. quesneliana* (Fig.4-n) se alternam feixes maiores envolvidos completamente por fibras e feixes de menor calibre, nesses observa-se extensões de bainha formadas por células de paredes espessas. *T. gardneri* (Fig.5-l) e *T. stricta* (Fig.5-q) apresentam feixes envolvidos parcialmente por fibras, formando calotas junto ao floema e ao xilema. Em *V. procera* (Fig.4-u e Fig.5-g) os feixes se alternam entre os circundados inteiramente por células esclerificadas, que podem ter extensões de bainha e aqueles que formam calotas de fibras junto ao floema e xilema.



**Figura 4:** Secções transversais das folhas das bromélias terrestres estudadas, a- g: *Aechmea lamarchei*, h-n: *Quesnelia quesneliana*, o-u: *Vriesea procera*.

Legenda: CUT: Cutícula, EP: Epiderme, HI: Hipoderme, PA: Parênquima aquífero, PC: Parênquima clorofiliano, FE: Fibra extravascular, ET: Estômato, CE: Câmara subestomática CA: Canal de aeração, CB: Células da base, CD: Célula da base;PD: Pedículo, \*:Escudo, Estrela: Célula do parênquima braciforme.

Fonte: Autoria própria.



**Figura 5:** Secções transversais das folhas das bromélias epífitas estudadas, a-g: *Vriesea procera*, h-l: *Tillandsia gardneri*, m-q: *Tillandsia stricta*.

Legenda: CUT: Cutícula, EP: Epiderme, HI: Hipoderme, PA: Parênquima aquífero, PC: Parênquima clorofiliano, FE: Fibra extravascular, ET: Estômato, CE: Câmara subestomática CA: Canal de aeração, CB: Células da base, CD: Célula da base; PD: Pedículo, \*:Escudo, Estrela: Célula do parênquima braciforme.

Fonte: Autoria própria.

A partir da mensuração dos tecidos (Tab. 3, 4 e 5) foi possível observar que *A. lamarchei* e *Q. quesneliana* apresentaram maior espessura foliar (Tab. 3), mesmo não possuindo parênquima aquífero organizado em camada na face adaxial, apenas grupos de células, esse tamanho superior pode ser relacionado a um maior parênquima clorofiliano quando comparado com as demais espécies.

A espécie *V. procera* em ambos os hábitos, terrestre e epífita, apresentou a menor espessura para todos os parâmetros foliares em comparação com as demais espécies. A mesma, não variou significativamente nas espessuras de seus tecidos das folhas, quando comparado os diferentes hábitos.

**Tabela 3:** Espessura da folha e parênquima clorofiliano das espécies estudadas.  
Legenda: •: Terrestre, x: Epífita, DV: Desvio padrão, CV: Coeficiente de variação.

Espécies	Espessura da folha (µm)	DV	CV (%)	Parênquima Clorofiliano (µm)	DV	CV (%)
• <i>Aechmea lamarchei</i>	865,78 a	114,85	13,26	596,05 a	101,31	16,99
• <i>Quesnelia quesneliana</i>	823,33 ab	71,09	8,63	580,92 a	77,08	13,27
• <i>Vriesea procera</i>	224,86 d	32,49	14,45	93,57 d	18,84	20,14
x <i>Vriesea procera</i>	230,11 d	34,19	14,85	111,23 d	22,65	20,37
x <i>Tillandsia gardneri</i>	667,21 c	50,50	7,57	228,30 c	35,23	15,43
x <i>Tillandsia stricta</i>	734,76 bc	100,32	13,65	395,70 b	75,43	19,06

Fonte: Autoria própria.

As duas espécies de *Tillandsia* apresentaram maiores espessuras de epiderme e hipoderme (Tab. 4) apesar de não possuírem maior espessura de folha. Comparando densidade com espessura dos tecidos, observa-se que *T. gardneri* apresentou maior espessura do parênquima aquífero abaxial, apesar de possuir menor densidade de escamas nessa mesma região da face. Além disso, *A. lamarchei* e *T. stricta* demonstraram maior densidade de escamas na face adaxial, e espessura do parênquima aquífero na mesma região e face.

**Tabela 4:** Espessura de parte dos tecidos que constituem a região mediana das folhas das bromélias estudadas no presente trabalho.

Legenda: •: Epífita, x: Terrestre, ADA: Adaxial, ABA: Abaxial, DV: Desvio padrão, CV: Coeficiente de variação, (-): Ausência do tecido organizado em camadas.

Espécies	EPIDERME (µm)						HIPODERME (µm)						PARÊNQUIMA AQUÍFERO (µm)					
	ADA	DV	CV (%)	ABA	DV	CV (%)	ADA	DV	CV (%)	ABA	DV	CV (%)	ADA	DV	CV (%)	ABA	DV	CV (%)
• <i>Aechmea lamarchei</i>	8,75 c	1,24	14,18	7,20 b	0,92	12,76	12,91 d	2,52	19,54	9,82 c	1,22	12,45	183,49 a	35,75	19,48	-	-	-
• <i>Quesnelia quesneliana</i>	16,92 b	3,82	22,55	16,02 a	4,17	26,03	25,99 b	3,57	13,72	24,32 b	4,73	19,46	144,27 b	41,59	28,83	-	-	-
• <i>Vriesea procera</i>	5,13 d	0,84	16,32	4,02 b	0,64	16,06	8,39 e	1,60	19,10	6,32 c	1,52	24,02	57,80 c	19,60	33,92	34,37 b	11,27	32,80
x <i>Vriesea procera</i>	5,60 ± d	0,89	15,96	4,30 b	0,54	12,53	8,22 e	1,52	18,47	6,81 c	1,46	21,58	52,14 c	12,70	24,36	29,92 b	6,45	21,57
x <i>Tillandsia gardneri</i>	23,10 a	2,55	11,04	14,76 a	2,28	15,45	40,31 a	3,66	9,09	39,63 a	6,48	16,35	108,18 b	6,51	6,01	206,59 a		19,79
x <i>Tillandsia stricta</i>	14,67 b	4,14	28,23	14,84 a	2,42	16,30	19,85 c	2,52	12,69	22,68 b	7,63	33,62	213,26 a	45,12	21,16	-	-	-

Fonte: Autoria própria.

Conforme a tabela 5, *A. lamarchei* e *Q. quesneliana* também apresentaram maiores valores de comprimento e largura do feixe vascular, sendo essas espécies terrestres e da mesma subfamília.

Por fim, quanto à espessura dos tecidos foliares, *V. procera*, em ambas as formas, manteve os menores valores em todos os parâmetros.

Tabela 5: Comprimento e largura médios dos feixes vasculares das espécies de bromélia estudadas  
Legenda: •: Epífita, x: Terrestre, DV: Desvio padrão, CV: Coeficiente de variação.

Espécies	Comprimento ( $\mu\text{m}$ )	DV	CV (%)	Largura ( $\mu\text{m}$ )	DV	CV (%)
• <i>Aechmea lamarchei</i>	147,48 b	22,85	15,50	76,07 ab	13,07	17,18
• <i>Quesnelia quesneliana</i>	217,70 a	17,30	7,94	78,06 a	13,88	17,77
• <i>Vriesea procera</i>	67,58 e	5,55	8,21	32,04 d	7,91	24,68
x <i>Vriesea procera</i>	74,04 e	12,19	16,47	33,39 d	2,38	7,15
x <i>Tillandsia gardneri</i>	121,53 c	7,82	6,43	60,76 c	9,81	16,14
x <i>Tillandsia stricta</i>	101,23 d	14,07	13,90	65,13 bc	4,17	6,41

Fonte: Autoria própria.

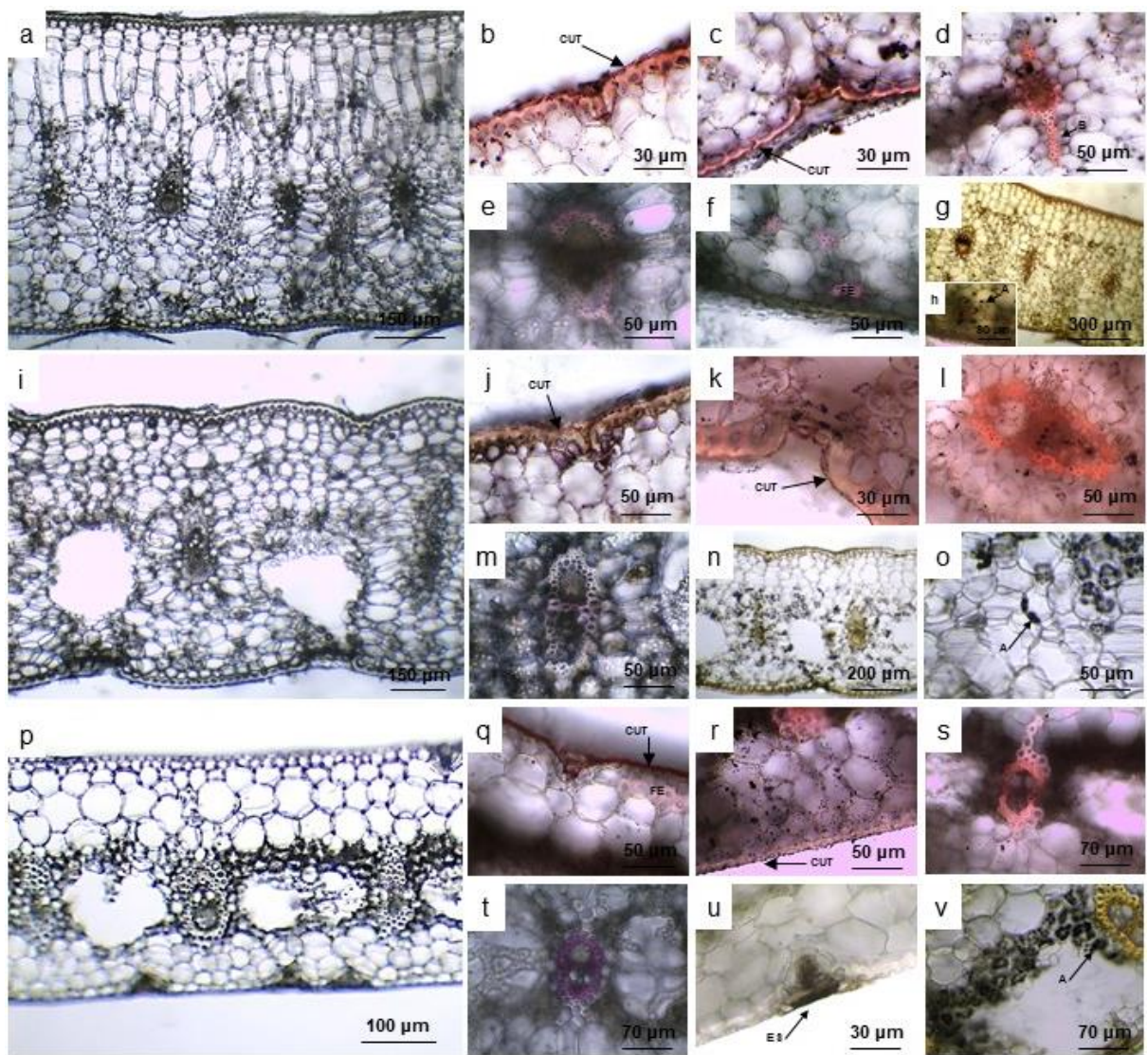
### 4.1.3 Histoquímica

Conforme evidenciado na Tabela 6 e Figuras 6 e 7, a partir de testes histoquímicos verificou-se a presença de lipídios na cutícula e nas fibras dos feixes de todas as espécies e em menor quantidade na epiderme (Fig. 6 – b,c,d,j,k,l,q,r,s; Fig.7 – b,c,d,i,j,k,q,r,s). As folhas de *A. lamarchei*, *Q. quesneliana* e *V. procera* (de ambos os hábitos) também possuem essa substância na extensão da bainha e *A. lamarchei* e *V. procera* nas fibras extravasculares.

Apenas ocorreu reação indicando mucilagem no interior das células da ala das escamas de *T. gardneri* (Fig.7- l), enquanto os compostos fenólicos não estruturais foram identificados no pedículo e escudo das escamas das três espécies de Tillandsioideae (Fig. 6 – u; Fig.7 – f,m,t), sendo que em *Vriesea procera* ocorreu em ambos hábitos.

O teste histoquímico para lignina realizado nas folhas, foi positivo no feixe e extensão da bainha de *Q. quesneliana* (Fig. 6 – m), e nas fibras extravasculares de *A. lamarchei* (Fig. 6 – e,f), enquanto *V. procera* apresentou essa substância apenas nas fibras dos feixes vasculares (Fig. 6 – t; Fig.7 – e). As espécies de *Tillandsia* não apresentaram lignina na folha.

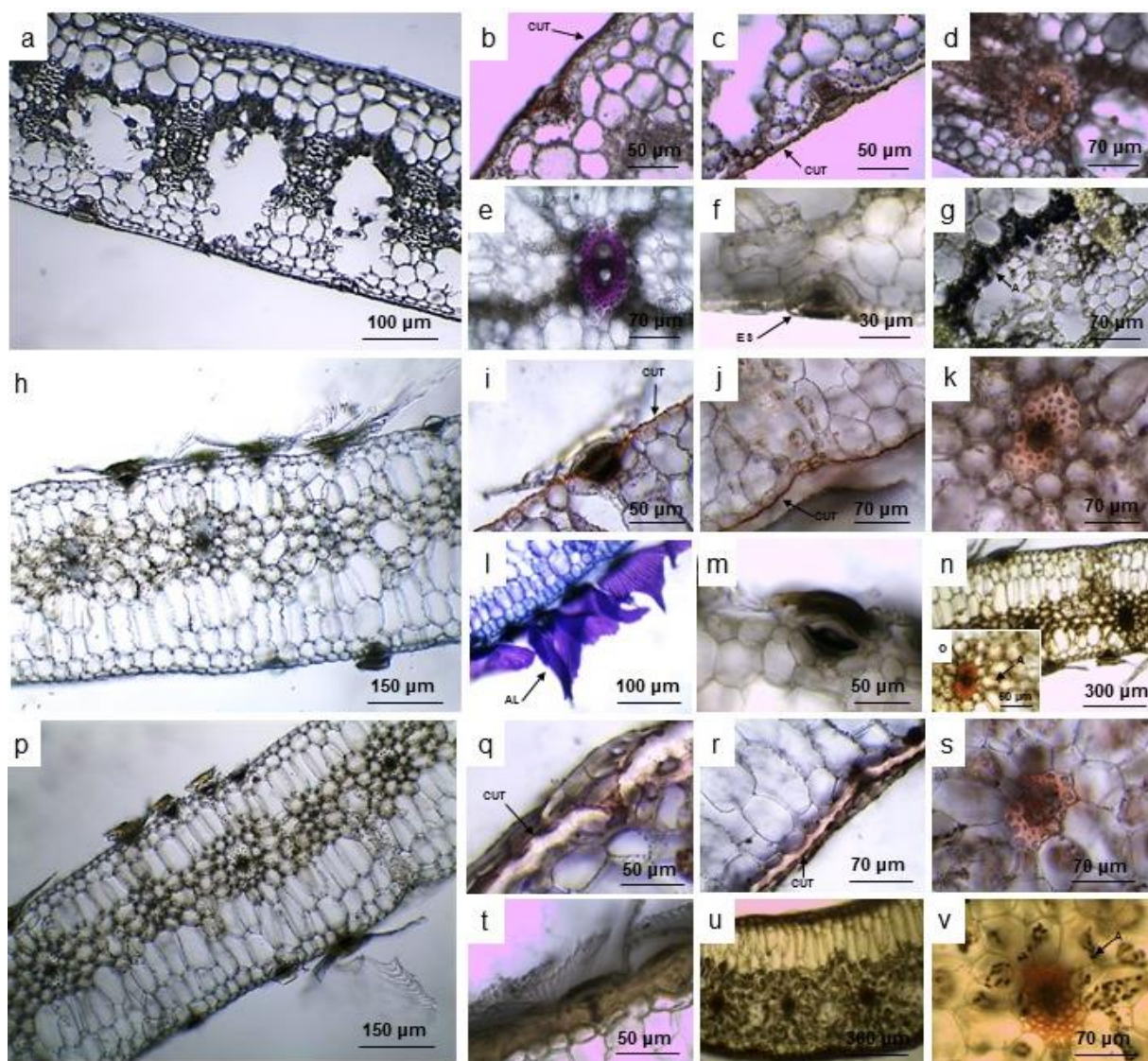
O amido foi identificado nas secções foliares de todas espécies, no parênquima clorofiliano e braciforme (Fig. 6 – g,h,n,o,v; Fig.7 – g,n,o,u,v).



**Figura 6:** Testes Histoquímicos em secções transversais das folhas das bromélias terrestres estudadas, a- h: *Aechmea lamarchei*, i-o: *Quesnelia quesneliana*, p-v: *Vriesea procera*.

Legenda: a,i,p: Controle, b,c,d,j,k,l,q,r,s: Teste para detecção de lipídeos totais, e,f,m,t: Teste para detecção de lignina, g,h,n,o,v, u: Teste para detecção de compostos fenólicos, Teste para detecção de amido. CUT: Cutícula, ES:Escama, A: Amido.

Fonte: Autoria própria.



**Figura 7:** Testes Histoquímicos em secções transversais das folhas das bromélias epífitas estudadas, a-g: *Vriesea procera*, h-o: *Tillandsia gardneri*, p-v: *Tillandsia stricta*.  
 Legenda: a,h,p: Controle, b,c,d,i,j,k,q,r,s: Teste para detecção de lipídeos totais, e: Teste para detecção de lignina, f,m,t: Teste para detecção de compostos fenólicos, g,n,o,u,v: Teste para detecção de amido. L: Teste para detecção de mucilagem, CUT: Cutícula, ES: Escama, A: Amido.

**Tabela 6:** Testes histoquímicos realizados em secções transversais de folha das espécies de bromélias estudadas. Legenda: (•): Epífita, (X): terrestre.

Parte do vegetal/Espécie	Substâncias				
	Lipídios totais	Mucilagem	Lignina	Compostos Fenólicos	Amido
<b>(X) <i>Aechmea lamarchei</i></b>					
Cutícula	++	-	-	-	-
Epiderme	+	-	-	-	-
Hipoderme mecânica	-	-	-	-	-
Parênquima aquífero	-	-	-	-	-
Parênquima clorofiliano	-	-	-	-	+
Parênquima braciforme	-	-	-	-	+

Floema	-	-	-	-	-
Xilema	-	-	-	-	-
Fibras do feixe	+	-	+	-	-
Fibras extravasculares	-	-	+	-	-
Extensão de bainha	+	-	+	-	-
Tricoma peltado/ escama	-	-	-	-	-
<b>(X) <i>Quesnelia quesneliana</i></b>					
Cutícula	++	-	-	-	-
Epiderme	+	-	-	-	-
Hipoderme mecânica	-	-	-	-	-
Parênquima aquífero	-	-	-	-	-
Parênquima clorofiliano	-	-	-	-	-
Parênquima braciforme	-	-	-	-	+
Floema	-	-	-	-	+
Xilema	-	-	-	-	-
Fibras do feixe	+	-	+	-	-
Extensão de bainha	+	-	-	-	-
Tricoma peltado/ escamas	-	-	-	-	-
<b>(X) <i>Vriesea procera</i></b>					
Cutícula	++	-	-	-	-
Epiderme	+	-	-	-	-
Hipoderme mecânica	-	-	-	-	-
Fibras extravasculares	+	-	-	-	-
Parênquima aquífero	-	-	-	-	-
Parênquima clorofiliano	-	-	-	-	++
Parênquima braciforme	-	-	-	-	++
Floema	-	-	-	-	-
Xilema	-	-	-	-	-
Fibras do feixe	+	-	+	-	-
Extensão de bainha	+	-	-	-	-
Tricoma peltado/ escamas	-	-	-	+	-
<b>(•) <i>Vriesea procera</i></b>					
Cutícula	++	-	-	-	-
Epiderme	+	-	-	-	-
Hipoderme mecânica	-	-	-	-	-
Fibras extravasculares	+	-	-	-	-
Parênquima aquífero	-	-	-	-	-
Parênquima clorofiliano	-	-	-	-	++
Parênquima braciforme	-	-	-	-	++
Floema	-	-	-	-	-
Xilema	-	-	-	-	-
Fibras do feixe	+	-	+	-	-
Extensão de bainha	+	-	-	-	-
Tricoma peltado/ escamas	-	-	-	+	-
<b>(•) <i>Tillandsia gardneri</i></b>					
Cutícula	++	-	-	-	-

Epiderme	-	-	-	-	-
Hipoderme mecânica	-	-	-	-	-
Parênquima aquífero	-	-	-	-	-
Parênquima clorofiliano	-	-	-	-	+
Parênquima braciforme	-	-	-	-	+
Floema	-	-	-	-	-
Xilema	-	-	-	-	-
Fibras do feixe	+	-	-	-	-
Tricoma peltado/ escamas	-	+	-	+	-
<b>(•) <i>Tillandsia stricta</i></b>					
Cutícula	++	-	-	-	-
Epiderme	-	-	-	-	-
Hipoderme mecânica					
Parênquima aquífero	-	-	-	-	-
Parênquima clorofiliano	-	-	-	-	+
Parênquima braciforme	-	-	-	-	+
Floema	-	-	-	-	-
Xilema	-	-	-	-	-
Fibras do feixe	+	-	-	-	-
Tricoma peltado/ escamas	-	-	-	+	-

Reação negativa (-) Moderadamente positiva (+) Fortemente positiva (++)

Fonte: Produção da própria autora.

## 4.2 Raiz

### 4.2.1 Seção transversal

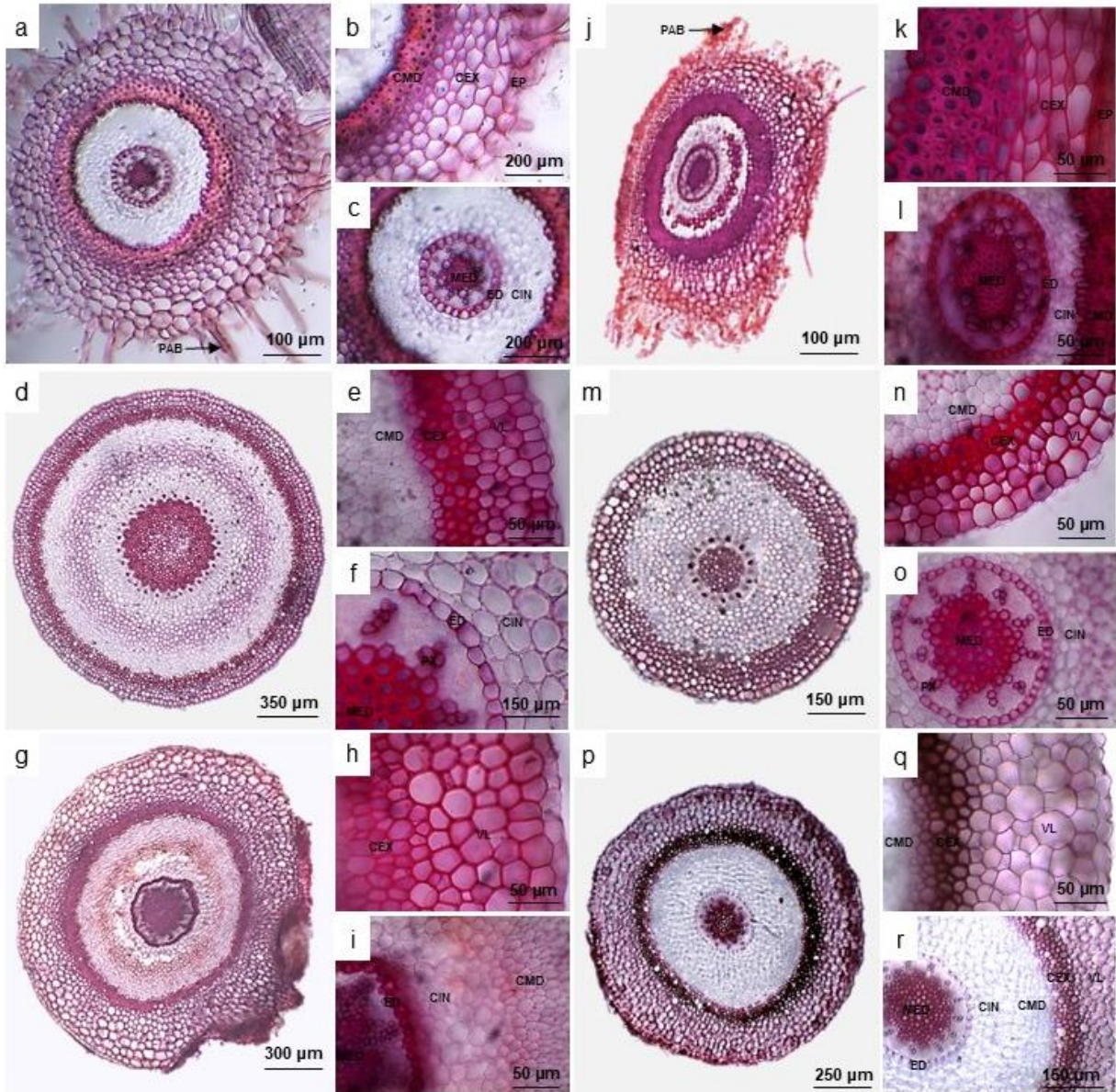
A partir das secções transversais das raízes (Fig.8), foi observado em *T. gardneri* (Fig.8, h), *V. procera* (epífita) (Fig.8, n), *V. procera* (terrestre) (Fig.8, e) e *T. stricta* (Fig.8, q) uma epiderme pluriestratificada, velame. Já *Q. quesneliana* (Fig.8, k) e *A. lamarchei* (Fig.8, b), espécies coletadas em hábito terrestre, possuem epiderme uniestratificada com pelos absorventes, unicelulares (Fig.8, a,j).

As raízes das espécies apresentam córtex diferenciado em externo, mediano e interno, para *V. procera* (Fig.8, e, f, n, o), *T. gardneri* (Fig.8, h,i) e *T. stricta* (Fig.8, q,r), o externo possui células esclerenquimáticas, enquanto o médio e interno as células são parenquimatosas, variando o formato das células entre as duas regiões. Em *V. procera* células parenquimáticas de parede fina e arredondadas compõem o córtex médio, o interno é formado por células mais alongadas horizontalmente. *T. gardneri* e *T. stricta* possuem células do córtex médio de paredes finas e formato irregular e arredondado, respectivamente, enquanto o córtex interno possui células maiores, também de paredes finas, porém arredondadas.

O córtex médio das raízes de *Q. quesneliana* e *A. lamarchei*, apresentam células de paredes espessas, enquanto o córtex externo e interno são compostos por células parenquimatosas.

No córtex interno de todas as raízes, foi verificado aerênquima. Ainda no córtex interno, há a endoderme que é unisseriada, com estrias de Caspary espessadas em U em *Q. quesneliana* (Fig.8, l) e *A. lamarchei* (Fig.8, c) e em O para *V. procera*, *T. gardneri* e *T. stricta*.

O cilindro vascular é delimitado pelo periciclo unisseriado, as raízes são poliarcas, com oito a 10 polos de protoxilema em *A. lamarchei*, 11 a 13 em *Q. quesneliana*, *T. gardneri* e *T. stricta*, 11 em *V. procera* (epífita) e 26 a 30 em *V. procera* (terrestre). A medula de todas as raízes é formada por fibras.



**Figura 8:** Secções transversais das raízes das bromélias estudadas, a-c: *Aechmea lamarchei*, d-f: *Vriesea procera* terrestre, g-i: *Tillandsia gardneri*, j-l: *Quesnelia quesneliana*. m-o: *Vriesea procera* epífita, p-r: *Tillandsia stricta*.

Legenda: PAB: Pelo absorvente, EP: Epiderme, CEX: Córtex externo, CMD: Córtex médio, CIN: Córtex interno, ED: Endoderme, MED: Medula.

Fonte: Aautoria própria.

A partir da mensuração dos tecidos das raízes (Tab.7), pode-se destacar o maior tamanho e cilindro em *V. procera* terrestre em relação a forma epífita, concordando com a forma que também obteve maior número de polos de protoxilema.

As demais espécies coletadas em forma terrestres, *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, apresentaram os menores valores de diâmetro e cilindro vascular.

As espécies de *Tillandsia* apresentaram valores de raiz que não se diferenciaram estatisticamente entre si.

**Tabela 7:** Diâmetro da raiz e de seu cilindro vascular nas diferentes espécies de bromélias estudadas no presente trabalho.

Legenda: •: Terrestre, x: Epífita, DV: Desvio padrão, CV: Coeficiente de variação, cvr: Cilindro vascular.

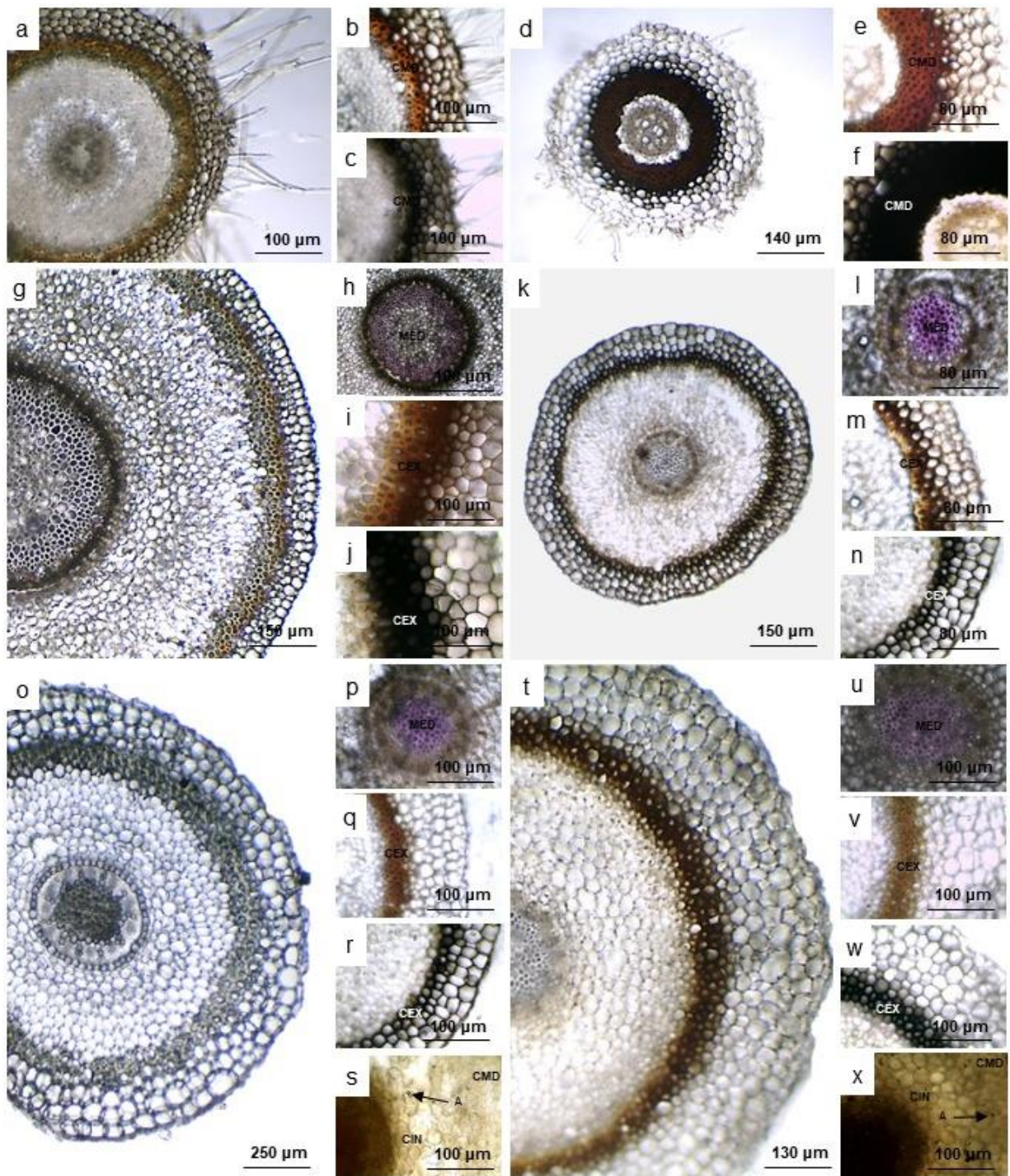
Espécies	Diâmetro da raiz (µm)	DV	CV (%)	Diâmetro cvr (µm)	DV	CV (%)
• <i>Aechmea lamarchei</i>	780,09 d	101,84	13,05	192,50 c	25,87	13,44
• <i>Quesnelia quesneliana</i>	877,14 cd	54,64	6,23	222,79 c	36,38	16,33
• <i>Vriesea procera</i>	2300,22 a	188,89	8,21	735,28 a	81,66	11,10
x <i>Vriesea procera</i>	959,37 c	23,69	2,47	203,51 c	16,90	8,30
x <i>Tillandsia gardneri</i>	1348,54 b	66,67	4,94	302,11 b	32,69	10,82
x <i>Tillandsia stricta</i>	1248,12 b	145,10	11,62	306,99 b	37,98	12,37

Fonte: Autoria própria.

#### 4.2.2 Histoquímica

Os testes histoquímicos realizados nas raízes (Fig.9 e Tab.8), apontaram a presença de lignina e compostos fenólicos não estruturais nas paredes das células do córtex médio de *A. lamarchei* (Fig.9, b,c) e *Q. quesneliana* (Fig.9, e,f), e no córtex externo de *T. gardneri* (Fig.9, q,r), *T. stricta* (Fig.9, v,w) e *V. procera* epífita (Fig.9, i,j) e terrestre (Fig.9, m,n).

As paredes das células da medula de *T. gardneri* (Fig.9, p), *T. stricta* (Fig.9, u) e *Vriesea procera* epífita (Fig.9, l) e terrestre (Fig.9, h) apresentaram resultados positivos para a presença de lignina, sendo a reação mais intensa para essa substância em *V. procera* epífita em comparação com a mesma espécie em forma terrestre. Por fim, foi identificado nas raízes de *T. gardneri* e *T. stricta* amido nas células do córtex interno e externo.



**Figura 9:** Testes histoquímicos em secções transversais das raízes das bromélias estudadas, a-c: *Aechmea lamarchei*, d-f: *Quesnelia quesneliana*, g-j: *Vriesea procera* terrestre, k-n: *Vriesea procera* epífita, o-s: *Tillandsia gardneri*, t-x: *Tillandsia stricta*.

Legenda: a,d,g,k,o,t: Controle, b,e,j,m,q,v,h,l,p,u: Teste para detecção de lignina, c,f,j,n,r,w: Teste para detecção de compostos fenólicos, s,x: Teste para detecção de amido. CEX: Córtecx externo, CMD: Córtecx médio, CIN: Córtecx interno, MED: Medula, A: Amido.

Fonte: Autoria própria.

**Tabela 8:** Testes histoquímicos realizados em secções transversais de raízes das espécies de bromélias estudadas.

Legenda: (●): Epífita, (X): terrestre.

Parte do vegetal/Espécie	Substâncias		
	Lignina	Compostos fenólicos	Amido
<b>(X) <i>Aechmea lamarchei</i></b>			
Epiderme	-	-	-
Córtex externo	-	-	-
Córtex médio	+	+	-
Córtex interno	-	-	-
Endoderme	-	-	-
Periciclo	-	-	-
Floema	-	-	-
Xilema	-	-	-
Medula	-	-	-
<b>(X) <i>Quesnelia quesneliana</i></b>			
Epiderme	-	-	-
Córtex externo	-	-	-
Córtex médio	+	+	-
Córtex interno	-	-	-
Endoderme	-	-	-
Periciclo	-	-	-
Floema	-	-	-
Xilema	-	-	-
Medula	-	-	-
<b>(X) <i>Vriesea procera</i></b>			
Velame	-	-	-
Córtex externo	+	+	-
Córtex médio	-	-	-
Córtex interno	-	-	-
Endoderme	-	-	-
Periciclo	-	-	-
Floema	-	-	-
Xilema	-	-	-
Medula	+	-	-
<b>(●) <i>Vriesea procera</i></b>			
Velame	-	-	-
Córtex externo	+	+	-
Córtex médio	-	-	-
Córtex interno	-	-	-
Endoderme	-	-	-
Periciclo	-	-	-
Floema	-	-	-

Xilema	-	-	-
Medula	++	-	-
<b>(•) <i>Tillandsia gardneri</i></b>			
Velame	-	-	-
Córtex externo	+	+	-
Córtex médio	-	-	+
Córtex interno	-	-	+
Endoderme	-	-	-
Periciclo	-	-	-
Floema	-	-	-
Xilema	-	-	-
Medula	++	-	-
<b>(•) <i>Tillandsia stricta</i></b>			
Velame	-	-	-
Córtex externo	+	+	-
Córtex médio	-	-	+
Córtex interno	-	-	+
Endoderme	-	-	-
Periciclo	-	-	-
Floema	-	-	-
Xilema	-	-	-
Medula	++	-	-

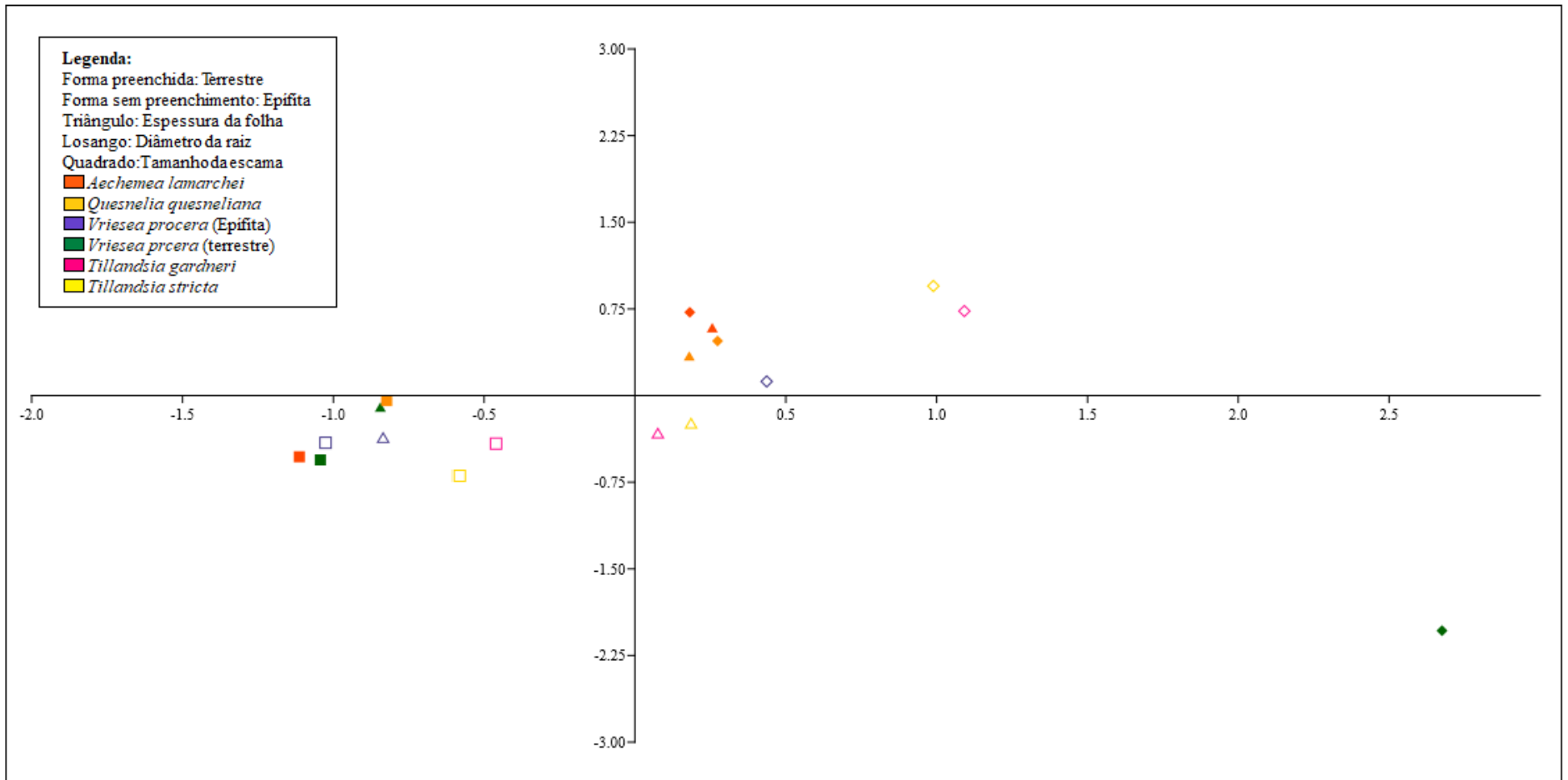
Reação negativa (-) Moderadamente positiva (+) Fortemente positiva (++)

Fonte: Produção da própria autora.

### 4.3 Análise multivariada

Na análise multivariada, representada na forma de gráfico de dispersão de pontos (Figura 8), observa-se que há um agrupamento dos pontos referentes a espessura da folha e diâmetro da raiz de *Q. quesneliana* e *A. lamarchei*. Enquanto, os dados de tamanho de escama, espessura da folha e diâmetro da raiz de *T. gardneri* e *T. stricta* também formaram grupos entre eles.

Diferente disso, *V. procera* apresentou espessura de raiz em ambas as formas, diferente das demais espécies e entre os hábitos. Contudo os demais parâmetros, tamanho das escamas de *A. lamarchei* e *Q. quesneliana* e tamanho da folha e das escamas de *V. procera* se agruparam.



**Figura 10:** Gráfico mostrando o resultado da Análise de Componentes Principais (PCA), com parâmetros quantitativos de espessura da folha, diâmetro da raiz e tamanho das escamas.

Fonte: Produção da própria autora.

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 Folha

#### 5.1.1 Escamas ou tricomas peltados

Analisando os resultados obtidos considerando as escamas, foi possível identificar dois padrões de escamas, um de células irregulares e menos organizadas, das espécies *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, pertencentes à subfamília Bromelioideae, tais características de escama já foram atribuídas a Bromelioideae e Pitcairnioideae por Proença e Sajo (2007) e Bromelioideae por Ribeiro e Aoyama (2019), sendo comum da subfamília.

O outro padrão encontrado nas espécies estudadas consiste em escamas mais complexas, com células de fácil diferenciação formados por distintas regiões, sendo elas a ala e o disco central, presentes em *V. procera*, *T. gardneri* e *T. stricta*, ambas da subfamília Tillandsioideae. Esse padrão de escama já foi descrito por outros autores como em espécies de *Vriesea* por Ribeiro e Aoyama (2019) e *Tillandsia* por Xavier (2020). Para Benzing (2000), a complexidade das escamas estaria diretamente relacionada a capacidade dessas estruturas absorverem água e sais minerais, onde as mais complexas apresentam maior desempenho dessa função, sendo uma característica importante para a capacidade de algumas espécies ocuparem ambientes xéricos, como as restingas e o epífita.

É importante destacar que as espécies estudadas, de ambos os hábitos, estão expostas a escassez hídrica. As terrestres por estarem em ambiente de restinga, estando relacionadas a condições como solo arenoso, que retém baixa quantidade de água e nutrientes e apresenta alto teor de salinidade, além da alta irradiação solar (Assis; Pereira; Thomaz, 2004; Assis *et al.*, 2011). Enquanto, as epífitas por estarem fixadas sobre superfícies que não retém água e nutrientes e mais expostas a irradiação solar e aos ventos intensos que carregam rapidamente a umidade (Zotz, 2016). Dessa forma, o epifitismo pode agravar o estresse hídrico em ambientes xéricos em virtude da alta variação desse meio e instável fixação pelas raízes, justificando esse ambiente ser considerado um dos mais hostis para plantas vasculares (Silva, 2015; Zotz, 2016).

Além da maior complexidade, foi observado que *Tillandsia stricta* e *T. gardneri*, ambas epífitas, apresentaram células da ala alongadas que se sobrepõem as escamas próximas, característica comum de seu gênero, que possui espécies atmosféricas, como destacado por Proença e Sajo (2007), que segundo as mesmas, esses prolongamentos ampliam a área de contato superficial das escamas, aumentando assim a absorção de água e nutrientes nela dissolvidos. Assim o maior tamanho das células da ala pode ser vantajoso em ambiente de estresse hídrico, como o epífita, visto que o aumento dessa estrutura amplifica a absorção de água que está disponível na atmosfera.

Ademais, também foi verificado a partir dos resultados obtidos de distribuição das escamas de absorção e seus tamanhos, que apesar das escamas estarem presentes em ambas as faces e por toda a folha, sua densidade varia de acordo com a espécie e região. Segundo a presente pesquisa, indivíduos de *T. stricta* apresentaram o segundo maior tamanho e densidade de escamas na região mediana e do ápice de ambas as faces, em comparação com as demais espécies, sendo essas as regiões de maior contato atmosférico, tendo em vista também, que no presente estudo foi observado indivíduos dessa mesma espécie com todas as raízes mortas na fase adulta, pode-se relacionar esses maiores valores à uma alta dependência dessas estruturas foliares para absorção. Segundo Pierce *et al.* (2001), essa extensiva distribuição de escamas está amplamente relacionada ao epifitismo extremo, que é quando há pouca ou nenhuma absorção pela raiz, onde as escamas atuam na absorção de água e nutriente e redução da transpiração por retenção de umidade entre os tricomas peltados.

Entretanto, na região da base foliar as maiores densidades observadas foram em *V. procera* (terrestre), *A. lamarchei* e *V. procera* (epífita), esses resultados superiores de distribuição de escamas na região da base também foram encontrados para *Q. quesneliana* quando comparada com as demais regiões da mesma espécie. Essa maior densidade de tricomas peltados nessa região pode ser justificada por essas espécies formarem tanques, permitindo assim o acúmulo de água na região basal da folha, tornando vantajosa a presença de um maior número de escamas nesse local para a otimização da absorção de água, como é apontado por Males e Griffiths (2017), onde sugerem que a bainha foliar em Bromelioideae além de apresentar maior densidade de tricomas, por ser uma região frequentemente inundada pela água do tanque, também possui escamas mais absorventes do que aquelas presentes no restante da lâmina foliar.

Os dados obtidos de escamas foliares também revelaram que *V. procera* só se diferenciou significativamente quanto ao hábito na face abaxial da região mediana, onde a forma epífita apresentou maior densidade de escamas que a terrestre. Comparando com estudos anteriores, resultados próximos foram encontrados por Zorger, Arrivabene e Milanez (2019), no qual foi observado que *Billbergia euphemiae* E.Morren, uma espécie hemiepífita, apresentou uma maior densidade de escamas na face abaxial durante sua fase epífita, quando comparada com sua fase terrestre. Enquanto Corrêa, Arrivabene e Milanez (2020), observaram que as espécies *Vriesea procera* (epífitas) e *Vriesea neoglutinosa* (terrestres), apresentaram maior densidade em áreas sob alta irradiação, quando comparadas com menor irradiação. Dessa forma os resultados obtidos a partir desse estudo podem indicar que a maior densidade de escamas na região mediana abaxial da espécie epífita seria uma resposta à maior incidência solar, consequência do seu hábito de vida, visto que segundo Benzing (2000), maiores densidades de

escamas desempenham funções superiores de absorção de água e nutriente e proteção para planta contra a radiação solar excessiva, criando uma superfície reflexiva.

### 5.1.2 Secções transversais

Avaliando os resultados anatômicos das folhas, verificou-se que *A. lamarchei*, *Q. quesneliana* e *T. stricta* apresentaram estômatos localizados abaixo do nível das demais células epidérmicas, ambas espécies já tiveram essa característica descrita anteriormente, respectivamente por Faria, Vieira e Wendt. (2012), Scatena e Segecin (2005), e Elias *et al.* (2022). Tal característica de acordo com Tomlinson (1969), reduziria a perda de água pela planta através dos estômatos, sendo uma estratégia importante para conservação de água em ambientes de estresse hídrico, como as restingas e o ambiente epífita.

Em vista transversal apenas as espécies da subfamília Tillandsioideae, *V. procera*, *T. gardneri* e *T. stricta* apresentaram célula do domo, de acordo com Benzing (2000) essa célula prende o escudo dessas escamas através das quatro células centrais no pedículo. Com exceção de *T. gardneri* todas as espécies possuem em ambas as faces da epiderme espessamento nas paredes anticlinais e periclinais internas e conseqüentemente lúmen reduzido, esse tipo de espessamento é comum em diferentes espécies de bromélias, de diferentes gêneros, como relatado por Souza, Estelita e Wanderley (2005) e Aoyama e Sajo (2003) em *Aechmea* e Scatena e Segecin (2005) em *Tillandsia*.

A hipoderme mecânica de *A. lamarchei*, *Q. quesneliana* e *V. procera* (em ambos os hábitos) também apresentaram células com paredes fortemente espessas, e levemente em *T. stricta*. Esse espessamento da epiderme e hipoderme de acordo com Scatena e Segecin (2005), possivelmente atua diminuindo a evaporação de água dos tecidos, evitando o colapso das células pelo murchamento e garantindo, dessa forma, a sobrevivência das espécies em ambiente com condições extremas. Dessa forma, apenas *T. gardneri* não apresentou esse espessamento da parede, entretanto tal espécie juntamente com *T. stricta* exibiram maior tamanho das células da epiderme e hipoderme, essas camadas de células maiores podem oferecer uma estrutura mais robusta criando resistência mecânica, o que beneficia plantas menores como essas epífitas que estão susceptíveis a danos do vento.

Abaixo desse tecido na face adaxial, foi verificado em *V. procera* a presença de grupos de fibras extravasculares, esses grupos de fibras também ocorrem ao longo do parênquima clorofiliano em *A. lamarchei*. Ribeiro e Aoyama (2019) também destacaram a presença desses grupos no parênquima clorofiliano em *Aechmea araneosa* L.B.Sm. e *Billbergia amoena* (Lodd.) Lindl. e associados à epiderme adaxial em *Vriesea morrenii* Wawra e *Nidularium procerum* Lindm.. Para Proença e Sajo (2007) esses grupos de fibras extravasculares

aparentemente são raros em Tillandsioideae e ocorrem com frequência nas folhas das Bromelioideae, para as mesmas autoras essa característica encontra-se associado a taxonomia de grupos específicos dentro de Bromeliaceae, entretanto destacam que essas fibras dispersas podem trazer vantagens, aumentando a rigidez foliar oferecendo sustentação mecânica e atuando na proteção do mesofilo durante possível estresse hídrico e de temperatura.

Adjacente há o parênquima aquífero, presente na face adaxial foliar de forma contínua em todas as espécies estudadas, mas não na face abaxial das folhas de *A. lamarchei*, *Q. quesneliana* e *T. stricta* onde esse tecido ocorre localizado em grupos de células de armazenamento de água, não formando uma camada contínua. Essas espécies com menor quantidade de parênquima aquífero abaxial obtiveram os maiores valores de espessura de parênquima aquífero na face adaxial, esse maior tamanho pode estar associado a formação de tanques mais robusto por *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, que conseqüentemente promovem um maior acúmulo de água e matéria orgânica. Entretanto, essa água disponível para absorção está sujeita a evaporação, sendo o armazenamento interno o mais seguro (Freschi *et al.*, 2010), principalmente em um ambiente seco como a restinga, assim, visto que é a face adaxial a ter maior contato com a água do tanque e tais espécies não possuem camada contínua de hidrênquima na face abaxial, as escamas podem absorver a água quando disponível e armazenar no parênquima adaxial, ocasionando a maior espessura desses tecidos.

Enquanto isso, *T. stricta* como já mencionado, foi a espécie que apresentou a maior densidade e tamanho de escama na região mediana, desse modo, uma maior área de absorção é garantido por seus tricomas peltados, o que pode promover um maior armazenamento de água. Segundo Mantuano, Barros e Scarano (2008), o armazenamento na face adaxial, aumenta a difusão dos raios luminosos que chegam ao parênquima clorofiliano, amenizando danos que poderiam ser causados pela luminosidade, além de favorecer o processo fotossintético. Sendo uma característica que pode auxiliar no enfrentamento aos danos que a alta irradiação solar e déficit hídrico, ao qual epífitas como as do presente estudo, que se encontram no ambiente de restinga, estão expostas.

O parênquima clorofiliano foi o principal responsável pela maior espessura foliar de *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, juntamente com o parênquima aquífero adaxial, esses tecidos se apresentaram mais espessos nessas espécies do que nas demais estudadas, resultando em uma maior espessura da folha, ao contrário do que é apontado por Burgardt (2021), que através de uma extensa revisão de caracteres anatômicos e morfológicos em Bromeliaceae verificou que espécies com tanque geralmente possuem parênquima aquífero menos espesso e conseqüentemente menor espessura das folhas, já as que não formam tanque, o parênquima aquífero geralmente é mais espesso, garantindo uma maior suculência das folhas, devido ao

acúmulo de água em seu mesófilo. Entretanto, segundo Vailati (2012) o parênquima clorofiliano em espécies rupícolas e terrícolas são mais espessos do que em epífitas, estando de acordo os dados do presente estudo, uma vez que *A. lamarchei* e *Q. quesneliana* espécies terrestres, formadoras de tanques robustos, apresentaram folhas mais espessas do que as espécies epífitas.

O parênquima clorofiliano é interrompido por feixes vasculares que se intercalam com canais de aeração ou diafragmas, essas estruturas sustentam os canais de ar, que estão diretamente ligados às câmaras subestomáticas. A conexão proporciona uma melhor circulação de gases no interior da folha, e maior flexibilidade (Mauseth, 1988), e com isso controle de temperatura da planta e resistência. É uma característica comum em Bromeliaceae, como verificado por alguns autores como por Proença e Sajo (2007) em *Aechmea* e por Faria (2021) em *Vriesea*.

Além disso, destaca-se o clorênquima que está disposto de forma concêntrica ao redor dos feixes vasculares de *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, tal característica pode estar presente em plantas com estrutura Kranz ou estrutura das plantas que realizam fotossíntese C<sub>4</sub>, processo fotossintético encontrado em algumas plantas, especialmente nas adaptadas a ambientes quentes e secos (Souza; Estelita; Wanderley, 2005), entretanto estudos fisiológicos devem ser realizados. Essa disposição concêntrica radiada também foi observada em outras espécies de *Aechmea* por Aoyama e Sajo (2003) e Souza, Estelita e Wanderley (2005).

Os feixes vasculares de todas as espécies são colaterais, tendo os maiores valores de comprimento e largura em *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*. Essas duas espécies terrestres também foram as que apresentaram maior espessura de folha e maior tamanho de parênquima aquífero adaxial, enquanto *V. procera*, independentemente da forma, obteve todos esses valores de espessura inferiores, assim no presente estudo é possível relacionar ambas características e inferir que as plantas com maior armazenamento hídrico na folha também são as com maior calibre de feixe, provavelmente isso ocorre para garantir um melhor transporte de água pela planta.

Por fim quanto a anatomia foliar, quando comparado densidade, tamanho de escamas e espessura dos tecidos, observa-se que os indivíduos de *T. gardneri* apresentaram maior espessura do parênquima aquífero abaxial e maior tamanho de escamas, apesar de possuir menor densidade de tricomas peltados nessa mesma região da face. A maior espessura desse parênquima pode estar relacionada ao tamanho das escamas e sua eficiente absorção de água como é inferido para sua subfamília, Tillandsioideae, por Benzing (2000) e demonstrado por Leroy *et al.* (2019) em outra espécie da mesma subfamília. Além disso, as folhas de *A. lamarchei* e *T. stricta* demonstraram maior densidade de escamas na face adaxial, e maior

espessura de parênquima aquífero na mesma região e face, indicando eficiência na absorção devido a maior densidade de tricomas peltados, e no caso da *T. stricta* também ao seu maior tamanho de escama.

### 5.1.3 Histoquímica

Os resultados mostraram presença de lipídios na cutícula das folhas e nas fibras do feixe de todas as espécies e em menor quantidade na epiderme. As folhas de *A. lamarchei*, *Q. quesneliana* e *V. procera* (de ambos os hábitos) também possuem essa substância na extensão da bainha, e *A. lamarchei* e *V. procera* nas fibras extravasculares. A presença de lipídeos nesse órgão vegetal, é comum em Bromeliaceae, como destacado em *Tillandsia usneoides* por Elias e Aoyama (2019), onde tal composto foi encontrado na cutícula, células epidérmicas, hipoderme e fibras do feixe. De acordo com Kunst (2009) essas substâncias desempenham papel fundamental, atuando no controle da perda de água, além de estarem envolvidas na proteção das plantas contra patógenos e insetos herbívoros, sendo mais uma estratégia de proteção das plantas, principalmente para baixa disponibilidade de água e alta luminosidade, como ocorre em restingas e principalmente no meio epífita.

Foi verificada a presença de mucilagem no interior das células da ala das escamas de *T. gardneri*, a presença de mucilagem nas escamas é pouco investigada em estudos anatômicos, o primeiro estudo a relatar a mucilagem em escamas de forma detalhada é recente, Ballego-Campos e Paiva (2018) confirmaram a secreção de mucilagem em escamas na inflorescência de *Aechmea blanchetiana* (Baker) L.B.Sm., servindo para evitar a dissecação deste órgão. Como a entrada da água nas células da ala ocorre por osmose a presença dessa substância aumentaria a velocidade desse processo (Brighigna *et al.*, 1988), além de dificultar a perda de água pela evaporação já que esse composto retém água, sendo uma característica benéfica em ambientes com déficit hídrico, como o ambiente epífita, onde as plantas estão mais expostas a ação dos ventos que carregam a umidade, como apontado por Voltoline e Santos (2011) em plantas rupícolas de restinga quando comparadas a plantas terrestres.

Também foi identificada a presença de compostos fenólicos não estruturais no pedículo e nas células centrais do escudo nas três espécies de Tillandsioideae, sendo que em *Vriesea procera* ocorreu em ambos os hábitos. Xavier (2020) também observou a presença desse composto em espécies de *Tillandsia*, onde apenas uma espécie apresentou compostos fenólicos no pedículo, além das células centrais do escudo, sendo essa *Tillandsia streptocarpa* Baker que encontrava-se distribuída sob níveis baixos e médios de precipitação, tal autor relacionou a presença dessa substância como resposta para luminosidade intensa e escassez hídrica, uma vez que essa característica, segundo o mesmo, pode atuar evitando a perda de água pelo escudo e

também atuar como um filtro que diminuiria a passagem dos raios UVB, para as células do pedículo, não as danificando. Assim, a presença desse composto seria benéfica para as plantas que o apresentam no presente estudo, já que estão inseridas em um ambiente com as características anteriormente citadas, de alta luminosidade e baixa disponibilidade hídrica. Entretanto, ressalta-se que nem todas as espécies de *Tillandsia* possuem essas substâncias como observado por Elias e Aoyama (2019) em *T. usneoides* (L.) L., também presente em restinga.

Contudo, o teste também foi positivo para amido em todas as espécies, no parênquima clorofiliano e bractiforme, sendo comum a ocorrência desse polissacarídeo nas folhas de Bromeliaceae como relatado por Aoyama e Sajo (2003) e Krahl (2013). Também foi identificada lignina nas fibras dos feixes vasculares, extensões das bainhas e fibras extravasculares de *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, já *V. procera* apresentou essa substância apenas nas fibras dos feixes, enquanto as espécies de *Tillandsia* não apresentaram lignina. De acordo com Saliba *et al.* (2001) a lignina é responsável pela resistência mecânica de vegetais, além de contribuir para o transporte de água, nutrientes e metabólitos, e proteger os tecidos contra ataques de microrganismos. A ausência de lignina em *Tillandsia* também foi identificada em *T. usneoides* por Elias e Aoyama (2019), que relacionaram a ausência desse composto químico com os feixes da espécie serem reduzidos e devido a absorção de água ocorrer apenas pelas escamas. Além disso, a alta resistência garantida pela lignina poderia ser prejudicial para espécies de *Tillandsia*, já que as epífitas estão expostas a força do vento, sendo necessário ser mais flexível.

## 5.2 Raiz

### 5.2.1 Secções transversais

Em cortes transversais das raízes, a partir dos resultados foi possível observar uma epiderme uniestratificada em *A. lamarchei* e *Q. quesneliana* e presença de pelos absorventes unicelulares, essas características também foram observadas em Bromeliaceae por Elias *et al.* (2022) e Ribeiro e Aoyama (2015). Os pelos exercem função fundamental nas espécies de Bromelioideae, para Benzing (2000) essas estruturas nas raízes aumentam a área de absorção e são as principais responsáveis pela absorção de água e nutrientes em espécies terrestres da família Bromeliaceae. Segundo Smith e Downs (1974) os pelos absorventes são estruturas auxiliares na sobrevivência das Pitcairnioideae e Bromelioideae, espécies terrestres ou rupícolas.

Contudo, a partir da visualização de cortes transversais de *T. gardneri*, *V. procera* e *T. stricta*, essas aparentam apresentar uma epiderme pluriestratificada, velame. O velame já foi relatado por alguns estudos como de Segecin e Scatena (2004) para espécies do gênero

*Tillandsia*, e no complexo *Vriesea oligantha* por Silva *et al.* (2020), essa camada pode desempenhar função de fixação, absorção, proteção mecânica, armazenamento de água e impedimento para transpiração excessiva, sendo uma adaptação para o epifitismo e para ambientes xéricos (Segecin; Scatena, 2004). Entretanto, estudo recente de Kowalski *et al.* (2019), demonstrou que algumas bromélias podem aparentar possuir velame, porém se tratar de uma epiderme, sendo necessário estudos de ontogenia do ápice das raízes para melhor esclarecimento desse tecido.

As raízes das bromélias estudadas apresentaram córtex se diferenciando em externo, mediano e interno, essa divisão é característica da família Bromeliaceae (Tomlinson, 1969). Todas as espécies apresentaram um anel esclerenquimático pluriestratificado que em *V. procera*, *T. gardneri* e *T. stricta* corresponde ao córtex externo, enquanto em *T. gardneri* e *T. stricta* equivale ao médio. Essa estrutura para Silva e Scatena (2011) é uma camada mecânica, que propicia uma diminuição da perda de água e uma fixação mais eficaz. Sendo assim, esse anel esclerenquimático pode beneficiar as espécies estudadas, de ambiente de restinga, que sofrem com escassez hídrica, além de auxiliar na fixação das espécies epífitas.

No córtex interno de todas as raízes, foi verificado aerênquima, Meyer (1940 *apud* Pita e Menezes, 2002) destacou a função de transporte de água por capilaridade através dos espaços do aerênquima. Considerando que as espécies estudadas são bromélias presentes em restinga, vivendo sob constante estresse hídrico, esse tecido pode ser uma estratégia eficiente.

Ainda no córtex interno, há a endoderme que é unisseriada, com estrias de Caspary espessadas em U em *Q. quesneliana* e *A. lamarchei* e em O para *V. procera*, *T. gardneri* e *T. stricta*. Essa característica, juntamente com o periciclo unisseriado, são características já relatadas para outras espécies dos gêneros como por Silva e Scatena (2011) e Segecin e Scatena (2004), essas autoras indicam que esse espessamento seja resposta adaptativa ao ambiente com déficit hídrico, principalmente intensificado no hábito epífito. Esse espessamento pode promover controle do fluxo da água e sais minerais do córtex para o cilindro central, sendo que todas as espécies de Tillandsioideae do estudo *V. procera*, *T. gardneri* e *T. stricta* apresentaram espessamento em O, indicando maior controle da passagem de água.

Todas as raízes estudadas são poliarcas, com número variado de polos de protoxilema, entretanto de acordo com os resultados destaca-se o número de polos de *V. procera*, onde a forma terrestre apresentou de 26 a 30 enquanto a forma epífito apenas 11, concordando com isso a forma terrestre apresentou tamanho significativamente maior do cilindro vascular e total da raiz quando comparado com a forma epífito. Assim, levando em consideração que não houveram diferenças significativas nos valores de espessura dos tecidos foliares de *V. procera* epífito e terrestre, a diferença apresentou-se apenas nas raízes, esses maiores valores

radiculares na forma terrestre e menores na epífita, podem estar relacionados a um papel de absorção significativo de água e nutrientes pelas raízes de espécies terrestres, e uma menor disponibilidade de água no substrato epífita resultando em menores resultados para a espécie nessa hábito. Esses resultados contrariam a informação de que as raízes das bromélias epífitas da subfamília Tillandsioideae são frequentemente reduzidas a fixação (Benzing, 2000). Outros autores relataram recentemente a funcionalidade de absorção em raízes de algumas bromélias epífitas formadoras de tanque por meio de estudos fisiológicos, como Leroy *et al.* (2019) nas espécies *Lutheria splendens* (Tillandsioideae) e *Aechmea aquilega* (Bromelioideae) e Silva *et al.* (2018) em *Guzmania lingulata* (Bromelioideae) e *Vriesea Harmony* (Tillandsioideae). Contudo, trabalhos futuros que explorem especificamente a fisiologia de *Vriesea procera* e das demais espécies são necessários para maior compreensão das relações da família Bromeliaceae com a obtenção de água e nutrientes.

As demais espécies coletadas em forma terrestres, *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, apresentaram os menores valores de diâmetro e cilindro vascular, entretanto ambas as espécies possuem numerosos e extensos pelos radiculares, aumentando assim a superfície de absorção, tendo as raízes papel essencial dentro da subfamília Bromelioideae, principalmente para as espécies terrestres (Benzing, 2000), como demonstrado por Carvalho *et al.* (2017), em *Nidularium minutum* Mez, da mesma subfamília, onde os indivíduos estudados demonstraram o sistema radicular mais eficiente na absorção de nutrientes, do que a absorção realizada pelas escamas do tanque.

### 5.2.2 Histoquímica

Por fim, os resultados dos testes histoquímicos realizados nas raízes mostraram que *T. gardneri* e *T. stricta* possuem amido nas células do córtex interno e externo. O gênero *Tillandsia* possui relatos da presença de grãos de amido nessas mesmas regiões como relatado por Segecin e Scatena (2004) em todas as 9 espécies de bromélias desse gênero estudadas. O armazenamento de amido, nas raízes das plantas epífitas desse gênero é uma das estratégias que pode ser relacionada a forma de vida e a menor ou não absorção de água e nutrientes pelas raízes, assim as reservas de amido são importantes para o crescimento desse órgão que desempenha importante papel de fixação da planta em galho de árvores.

Os resultados também apontaram a presença de lignina e compostos fenólicos não estruturais na parede das células do córtex médio de *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*, e no córtex externo das demais espécies. Essas camadas de células lignificadas podem aumentar a resistência das raízes à perda de água, evitando o colapso celular (Proença e Sajo, 2007) além de conferirem resistência para as raízes garantindo maior proteção contra danos mecânicos. Já

os compostos fenólicos não estruturais podem estar ocorrendo associados a essas mesmas células pois são responsáveis pela síntese de lignina (Saliba *et al.*, 2001).

As paredes das células da medula radicular de *T. gardneri*, *T. stricta* e *Vriesea procera* epífita e terrestre, apresentaram resultados positivos para a presença de lignina. Entretanto *V. procera* epífita apresentou reação mais intensa do que a forma terrestre podendo indicar maior quantidade de lignina na forma epífita, esse resultado pode ser relacionado ao hábito de vida, como indicado por Segecin e Scatena (2004), onde tal característica é apontada como uma estratégia de sobrevivência dessas plantas às condições ambientais peculiares do hábito epífita, sendo que a maior quantidade de lignina na região medular pode beneficiar as plantas nessa forma de vida por garantir maior sustentação para as raízes fixadas sobre árvores e consequentemente para o indivíduo.

### 5.3 Análise multivariada

A PCA mostrou que as espécies se diferenciam e se agrupam entre si a partir das características de tamanho de suas folhas, escamas e raízes, sendo possível relacionar esses agrupamentos com a forma de vida.

A espessura da folha e diâmetro da raiz de *Q. quesneliana* e *A. lamarchei* agrupam-se, indicando assim similaridade entre o tamanho dessas estruturas. Ambas as espécies são terrestres, formadoras de tanque e da mesma subfamília, além de possuírem características anatômicas semelhantes como a presença de uma epiderme uniestratificada com longos pelos absorventes, medula sem lignina, presença de parênquima aquífero apenas na face adaxial da folha, com maior espessura entre as espécies. Tais características se refletiram na espessura dessas estruturas, ocasionando maior similaridade entre as duas.

*T. gardneri* e *T. stricta* se agruparam em todas as estruturas, mostrando similaridade entre essas espécies, e as diferenciando quando comparadas com as outras. Essa similaridade pode estar relacionada ao fato de serem representantes do mesmo gênero e epífitas, somado a isso, como já relatado ambas possuem escamas grandes e complexas, raízes com velame e forte lignificação no interior da medula, refletindo assim na similaridade entre as espessuras de folha, escamas e raízes de ambas as espécies.

As raízes de *V. procera* apresentaram alta diferenciação das demais espécies e entre ambas as formas de vida, enquanto suas folhas e escamas se agruparam entre si e com o tamanho das escamas de *A. lamarchei* e *Q. quesneliana*. Sugerindo assim, que as diferenças anatômicas entre os hábitos de vida de *V. procera* estão nas raízes e não nas folhas. Contudo, essas diferenças foram observadas no presente trabalho, enquanto as folhas só se diferenciaram na

densidade de escamas da região mediana na face abaxial, as raízes se diferenciaram no tamanho e no número de polos de protoxilema e quantidade de lignina na medula da raiz.

Dessa forma, baseado nos resultados da PCA, juntamente com as demais características de raízes, folhas e escamas já apontadas, as espécies estudadas possuem características em comum entre algumas e diferentes para outras, tais características podem ser usadas para agrupá-las dentro dos 5 Tipos Ecofisiológicos de Benzing (2000).

#### 5.4 Tipos ecofisiológicos

Devido à importância das estruturas de absorção para a família Bromeliaceae, juntamente ao tipo de tanque e hábito, essas características foram usadas para definir tipos ecofisiológicos. A classificação mais popular foi de Benzing (2000), onde o autor classificou as espécies da família em cinco tipos ecofisiológicos, que vão do tipo I onde às espécies dependem exclusivamente das raízes para a absorção de água, até o tipo V, que dependem somente das escamas para obter água, podendo ou não apresentar raízes apenas para fixação.

Assim comparando os resultados das estruturas de absorção obtidos no presente estudo à classificação dos tipos ecofisiológicos de Benzing (2000), *A. lamarchei* e *Q. quesneliana* podem ser classificadas como tipo III devido a presença de tricomas/ escamas multicelulares simples, tanque bem desenvolvido, sendo a região onde tais espécies apresentam maior densidade de escamas, raízes com funcionalidade de absorção, destacada pela quantidade e tamanho dos pelos absorventes. O tipo III é comum de Bromelioideae, como classificado pelo próprio Benzing (2000).

Enquanto *T. gardneri* e *T. stricta* apresentam complexas escamas, cobrindo quase toda superfície foliar, com alas que se sobrepõem, não formam tanque, possuem raízes mais lignificadas na medula, que podem representar uma limitação para o transporte da água, mas ser benéfico para sustentação. Ambas as características indicam que essas espécies seriam o tipo ecofisiológico V, ou seja, dependentes das escamas para absorção e com raízes desempenhando papel maior de fixação. Concordando com Benzing, que propôs que a subfamília Tillandsioideae estaria disposta nessa classificação nos tipos IV e V.

Conquanto, *V. procera*, também representante da subfamília Tillandsioideae, não aparenta fazer parte do grupo IV e V, pois ambos os tipos apontam para uma função da raiz mais relacionada a sustentação, porém *V. procera*, apresenta alta variação dos valores de diâmetro das raízes, cilindro vascular e número de polos de protoxilema, entre os diferentes hábitos, indicando funcionalidade superior de absorção pelas raízes, fazendo com que tal

espécie não se encaixe em nenhum dos tipos, pois a mesma também possui tanques e escamas bem desenvolvidas para fazer parte do tipo III.

Assim o presente trabalho apresentou dados anatômicos que foram significativos para refinar a classificação de tipos ecofisiológicos. Possibilitando relacionar algumas características anatômicas ao tipo. Sendo possível relacionar ao tipo III as seguintes características: Presença de epiderme radicular uniestratificada contendo longos pelos absorventes, presença de escamas foliares simples (onde as células não formam grupos que possam ser diferenciados) e os maiores valores de densidade de escamas na região do tanque relacionados. Enquanto foi possível relacionar ao tipo V, a raiz com presença de velame e ausência de pelos absorventes, possuindo medula intensamente lignificada e as folhas apresentando tricomas complexos (com regiões da ala e disco central), cobrindo quase toda superfície foliar, com longas células da ala que se sobrepõem.

Além de apontar algumas lacunas e generalizações que ainda devem ser estudadas mais profundamente, como a ontogenia do velame de espécies de bromélias e a função de absorção desempenhada pelas escamas foliares e raízes de diferentes habitats.

## 6 CONCLUSÕES

As análises realizadas evidenciam que a partir da comparação da anatomia qualitativa e quantitativa de raízes, folhas e escamas das espécies de bromélias estudadas, presentes na restinga, foi possível verificar diferenças entre as formas epífitas e terrestres que podem ser atribuídas apenas ao hábito de vida e relacionadas aos tipos ecofisiológicos.

As características observadas que podem ser relacionadas apenas ao hábito foram verificadas nas raízes de *Vriesea procera*, que apresentaram diferença no diâmetro total, no cilindro vascular e no número de protoxilemas, onde a forma terrestre apresentou maiores valores. Também ocorreu diferenciação da presença de lignina, sendo mais intensa na medula dessa espécie em hábito epífita, indicando que as diferenças nos substratos de cada forma de vida interferiram na anatomia radicular. Esses caracteres anatômicos podem indicar também uma superior função de absorção realizada por essas raízes, que juntamente as demais características de complexidade de escamas e tanque levam a espécie a não se encaixar em nenhum tipo ecofisiológico anteriormente estabelecido. Entretanto estudos fisiológicos devem ser realizados para maior compreensão do papel de absorção desempenhado por essa estrutura.

As características anatômicas qualitativas e quantitativas estudadas indicaram similaridade entre as bromélias terrestres *Quesnelia quesneliana* e *Aechmea lamarchei* e as epífitas *Tillandsia gardneri* e *T. stricta*, esses caracteres indicaram a mesma caracterização ecofisiológica para as espécies semelhantes, sendo esses tipos III e V, respectivamente.

Ressalta-se também, que foram identificadas características anatômicas em todas as espécies ditas na literatura como estratégias de sobrevivência de epífitas, porém tais caracteres estão relacionados à conservação e otimização do uso de água, beneficiando assim espécies presentes em ambiente xérico, como a restinga, independentemente da forma de vida, sendo essas características: Parênquima braciforme e estômatos ligados diretamente a canais de aeração nas folhas e anel esclerenquimático, endoderme espessa e aerênquima nas raízes.

Por fim, nos resultados dos testes histoquímicos ressalta-se a presença de mucilagem nas células da ala de *Tillandsia gardneri*, não sendo uma característica muito relatada em Bromeliaceae, e que pode estar relacionada ao seu hábito de vida epífita, auxiliando em uma maior velocidade de absorção de água por suas escamas.

## 7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIAR, T. V. SANT'ANNA-SANTOS, B. F.; AZEVEDO, A. A.; FERREIRA, R. S. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. **Planta daninha**, v. 25, p. 649-659, 2007.

AOYAMA, E. M.; SAJO, M. G. Estrutura foliar de *Aechmea Ruiz & Pav.* subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 26, n.4, p. 461–473.2003.

ASSIS, A. M. DE; PEREIRA, O. J.; THOMAZ, L. D. Fitossociologia de uma floresta de restinga no Parque Estadual Paulo César Vinha, Setiba, município de Guarapari (ES). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 2, p. 349–361, jun. 2004.

ASSIS, M. A. et al. Florestas de restinga e de terras baixas na planície costeira do Sudeste do Brasil: Vegetação e heterogeneidade ambiental. **Biota Neotropica**, 2011.

BALLEGO-CAMPOS, I.; PAIVA, É. A. S. Mucilage secretion in the inflorescences of *Aechmea blanchetiana*: evidence of new functions of scales in Bromeliaceae. **Flora**, v. 246, p. 1-9, 2018.

BENZING, D. H. Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. **Selbyana**, v. 1, n. 4, p. 330-348, 1976.

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

BRIGHIGNA, L.; PALANDRI, M. R.; GIUFFRIDA, M.; MACCHI, C.; TANI, G. Ultrastructural features of the *Tillandsia usneoides* L. absorbing trichome during conditions moisture and aridity. **Caryologia**, v. 41, n. 2, p. 111-129, 1988.

BURGARDT, Tainá et al. Evolução de caracteres anatômicos foliares e ecofisiologia em Bromeliaceae: um novo olhar. Universidade Federal de Santa Catarina, 2021.

CARVALHO, J. L.; Hayashi, A. H.; Kanashiro, S.; Tavares, A. R. Anatomy and function of the root system of bromeliad *Nidularium minutum*. **Australian Journal of Botany**, v. 65, n. 7, p. 550-555, 2017.

CORRÊA, L. M. C.; ARRIVABENE, H. P.; MILANEZ, C. R. D. Leaf morpho-anatomical and physiological plasticity of two *Vriesea* species (Bromeliaceae) in Atlantic Coast restingas (Brazil). **Brazilian Journal of Development**, v. 6, n. 9, p. 71706-71727, 2020.

CRAWFORD, R. M. M. **Plants at the margin**: ecological limits and climate change. Cambridge University Press, 2008.

CRAYN, D. M.; INVERNO, K.; SMITH, J. A. C. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the neotropical family Bromeliaceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 101, n. 10, p. 3703-3708, 2004.

ELIAS, L.; AOYAMA, E. M. Anatomia foliar e histoquímica de *Tillandsia Usneoides* (L.) L. (Bromeliaceae). **Enciclopédia Biosfera**, v. 16, n. 29, 2019.

- ELIAS, L.; DE LIMA, P. D.; DE SOUZA F. G.; AOYAMA, E. M. Influência da Luminosidade nos Atributos Funcionais em *Quesnelia quesneliana* (Brongn.) LB Sm. **Hoehnea**, v. 49, 2022.
- FARIA, A. P. G D.; VIEIRA, A. C. M.; WENDT, T. Leaf anatomy and its contribution to the systematics of *Aechmea* subgenus *Macrochordion* (de Vriese) Baker (Bromeliaceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 84, p. 961-971, 2012.
- FARIA, C. G.; SILVA, A. S.; DE MELO, R. K. P.; MEDEIROS, A. M. L.; DONATO, A. M.; DA COSTA, A. F.; DE SÁ HAIAD, B. Leaf anatomy of *Vriesea* (Tillandsioideae–Bromeliaceae). **Brittonia**, v. 73, p. 27-52, 2021.
- FERRARI, F. B. **Estratégias anatômicas de epífitas vasculares do Parque Estadual do Ibitipoca**, MG, BRASIL. Tese (Doutorado em Ecologia), Pós-graduação em Ecologia Aplicada ao Manejo de Recursos Naturais, Universidade de Juiz de Fora. Minas Gerais. 2019.
- FLORA E FUNGA. *Bromeliaceae in Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB66>>. Acesso em: 10 set. 2023
- FRESCHI, L. et al. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 7, p. 526-533, 2010.
- GOUDA, E.J.; BUTCHER, D.; Dijkgraaf, L. (cont.updated) *Encyclopaedia of Bromeliads, Version 5*. Utrecht University Botanic Gardens, online. <http://bromeliad.nl/encyclopedia/>(accessed: [10-09-2023]).
- HAMMER, Ø.; HARPER, D.; RYAN, P. PAST: paquete de programas de estadística paleontológica para enseñanza y análisis de datos. **Palaeontol. Electrón**, v. 4, n. 1, p. 4, 2001.
- INCAPER. 2023. Programa de Assistência Técnica e Extensão Rural. São Mateus. Retirado do pdf oficial. Disponível em: <[https://incaper.es.gov.br/media/incaper/proater/municipios/Sao\\_Mateus.pdf](https://incaper.es.gov.br/media/incaper/proater/municipios/Sao_Mateus.pdf)> Acesso em: 10 de novembro de 2023.
- JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw Hill, 1940.
- KAEHLER, M.; VARASSIN, I. G.; GOLDENBERG, R. Polinização em uma comunidade de bromélias em Floresta Atlântica Alto-montana no Estado do Paraná, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, p. 219-228, 2005.
- KOWALSKI, V. K.; de Oliveira, F. M. C.; Voltolini, C. H.; Tardivo, R. C.; Mourão, K. S. M. Velamen or uniseriate epidermis? Root apices in Bromeliaceae Juss. **Flora**, v. 250, p. 9-17, 2019.
- KRAHL, A. H.; HOLANDA, A. S.; KRAHL, D. R.; CORRÊA, M. M.; OLIVEIRA, R. L.; VALSKO, J. J. Anatomia foliar de *Ananas lucidus* Mill. (Bromeliaceae). **Natureza on line**, v. 11, n. 4, p. 161-165, 2013.
- KRÜGEL, P.; RICHTER, S. *Syncope antenori*: a bromeliad breeding frog with free-swimming, nonfeeding tadpoles (Anura, Microhylidae). **Copeia**, p. 955-963, 1995.

- LEME, E. M. C.; MARIGO, L. C. **Bromélias na natureza**. Marigo Comunicação Visual, Rio de Janeiro, 1993.
- LEROY, C.; GRIL, E.; OUALI, L. S.; COSTE, S.; GÉRARD, B.; MAILLARD, P.; MERCIER H.; STAHL, C. Water and nutrient uptake capacity of leaf-absorbing trichomes vs. roots in epiphytic tank bromeliads. **Environmental and Experimental Botany**, v. 163, p. 112-123, 2019.
- LUQUE, R.; SOUSA, H. C. D.; KRAUS, J.E. Métodos de coloração de Roeser (1972): modificado-e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8GS ou 8GX. **Acta Botanica Brasilica**, v. 10, p. 199-212, 1996.
- MALES, J. Think tank: water relations of Bromeliaceae in their evolutionary context. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 415-440, 2016.
- MALES, J; GRIFFITHS, H. Functional types in the Bromeliaceae: relationships with drought-resistance traits and bioclimatic distributions. **Functional ecology**, v. 31, n. 10, p. 1868-1880, 2017.
- MANTUANO, D. G.; BARROS, C. F.; SCARANO, F. R. Leaf anatomy variation within and between three "restinga" populations of *Erythroxylum ovalifolium* Peyr:(Erythroxylaceae) in Southeast Brazil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 29, p. 209-215, 2006.
- MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**. 1988.
- O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma**, Vienna, v. 59, n. 2, p. 367-373, 1964.
- PAULA JÚNIOR, A. T. D.; Rosa, B. F. J. V.; Alves, R. G.; Divino, A. C. Invertebrados associados a bromélias em fragmentos de Mata Atlântica. **Biota Neotropica**, v. 17, p. 1, 2017.
- PEARSE, A.G.E. **Histochemistry**: theoretical and applied. London: Churchill, 1972
- PIERCE, S.; MAXWELL, K.; GRIFFITHS, H.; WINTER, K. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. **American Journal of Botany**, v. 88, n. 8, p. 1371-1389, 2001.
- PITA, P. B.; MENEZES, N. L. 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. **Brazilian Journal of Botany**, v. 25, p. 25-34, 2002.
- PROENÇA, S. L.; SAJO, M. G. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, p. 657-673, 2007.
- RIBEIRO, F.; AOYAMA, E. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Cryptanthus Beuckeri* E. Morren (Bromeliaceae). **Enciclopédia Biosfera**, v. 11, n. 22, 2015.

- RIBEIRO, F.; AOYAMA, E. M. Anatomia foliar de Bromeliaceae da trilha do rio Timbuí na Estação Biológica de Santa Lúcia, Santa Teresa–ES. **Enciclopédia Biosfera**, v. 16, n. 29, 2019.
- KUNST, L.; SAMUELS, L. Plant cuticles shine: advances in wax biosynthesis and export. **Current opinion in plant biology**, v. 12, n. 6, p. 721-727, 2009.
- SALIBA, E. D. O. S.; RODRIGUEZ, N. M.; MORAIS, S. A. L. D.; PILÓ-VELOSO, D. Ligninas: métodos de obtenção e caracterização química. **Ciência Rural**, v. 31, p. 917-928, 2001.
- SCARANO, F. R.; BARROS, C. F.; LOH, R. K. T., MATTOS, E. A. D., & Wendt, T. Plant morpho-physiological variation under distinct environmental extremes in restinga vegetation. **Rodriguésia**, v. 60, p. 221-235, 2009.
- SCATENA, V. L.; SEGECIN, S. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, p. 635-649, 2005.
- SCHINEIDER, J. A. P.; TEIXEIRA, R. L. Relacionamento entre anfíbios anuros e bromélias da restinga de Regência, Linhares, Espírito Santo, Brasil. **Iheringia**. Série Zoologia, p. 41-48, 2001.
- SEGECIN, S.; SCATENA, V. L. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 18, p. 253-260, 2004.
- SILVA, I. V. D.; SCATENA, V. L. Anatomia de raízes de nove espécies de Bromeliaceae (Poales) da região amazônica do estado de Mato Grosso, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, p. 618-627, 2011.
- SILVA, K.G D. **Crescimento e funcionalidade do sistema radicular de bromélias epífitas ornamentais submetidas a concentrações de nitrogênio e regimes hídricos**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, São Paulo. 2015.
- SILVA, K. G. D; FERREIRA, M. L.; SILVA, E. A. D.; KANASHIRO, S.; CAMARGO, P. B. D.; TAVARES, A. R. Nitrogen efficiency indexes for evaluating nitrogen uptake and use in ornamental bromeliad's root system and tank. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 53, p. 703-709, 2018.
- SILVA, P.T. P.; FARIA, P. G. Biologia reprodutiva de *Aechmea blanchetiana* (Baker) Lb Sm. (Bromeliaceae) em um fragmento urbano de floresta atlântica do município de Juiz de Fora, Minas Gerais. **Diversidade e Gestão**, v 3, n. 1, p. 63-70, 2019.
- SILVA, K. R.; VERSIEUX, L. M.; ORIANI, A. Morphological and anatomical variations of roots, leaves, peduncles, and peduncle bracts in the *Vriesea oligantha* complex (Bromeliaceae): Perspectives for taxonomy. **Systematic Botany**, v. 45, n. 4, p. 779-793, 2020.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. **Flora neotropica: (Pitcairnioideae) (Bromeliaceae)**. Flora Neotropica, New York, NY (EUA), 1974.

- SOUZA, G. M. D.; ESTELITA, M. E. M.; WANDERLEY, M. D. G. L. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, p. 603-613, 2005.
- TOMLINSON, P. B. Anatomy of the monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales. **Anatomy of the monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales.**, 1969.
- VAILATI, M. G. Morfoanatomia de três espécies de Bromeliaceae de restingas do Estado de Santa Catarina. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Santa Catarina. 2009.
- VOLTOLINI, C. H.; SANTOS, M. Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, p. 2-10, 2011.
- XAVIER, L. P. Variação morfoanatômica e histoquímica em escamas de espécies de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) com relação ao gradiente de precipitação. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Pernambuco. Pernambuco. 2020.
- ZIZKA, A.; AZEVEDO, J.; LEME, E.; NEVES, B.; COSTA, A.F.; CÁCEERES, D.; ZISKA, G. Biogeography and conservation status of the pineapple family (Bromeliaceae). **Diversity and Distributions**, v. 26, n. 2, p. 183–195, 23 nov. 2019.
- ZORGER, B. B.; ARRIVABENE, H. P.; MILANEZ, C. R. D. Adaptive morphoanatomy and ecophysiology of *Billbergia euphemiae*, a hemiepiphyte Bromeliaceae. **Rodriguésia**, v. 70, 2019.
- ZOTZ, G. **Plants on plants-the biology of vascular epiphytes**. Cham: Springer International Publishing, 2016.