

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO NORTE
CENTRO DE BIOCÊNCIAS – DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

ADRIENE SAMARA MERCÊS DE MEDEIROS

**Caracterização anatômica foliar de espécies
de *Guzmania* Ruiz & Pav. e *Mezobromelia*
L.B. Sm. (*Tillandsioideae*, *Bromeliaceae*)**

Trabalho de conclusão de curso apresentado
como parte das atividades para obtenção do
título de Bacharel em Ecologia, Centro de
Bióciências, Dept. de Ecologia,
Universidade Federal do Rio Grande do
Norte

Orientador: Leonardo de Melo Versieux

Natal, 2015

APRESENTAÇÃO

Este trabalho é fruto dos esforços da discente Adriene Samara Mercês de Medeiros, sob a orientação do Prof. Dr. Leonardo de Melo Versieux, e intitula-se “Caracterização Anatômica Foliar de espécies de *Guzmania* Ruiz & Pav. e *Mezobromelia* L.B. Sm. (*Tillandsioideae*, *Bromeliaceae*)”. Foi desenvolvido no Centro de Biociências da UFRN. A discente participa do Laboratório de Botânica Sistemática (LaBotS) desde 2011 e integrou como bolsista os projetos de pesquisa: “Florística, fenomorfolgia e biologia reprodutiva de Bromeliaceae no Parque Estadual das Dunas de Natal Jornalista Luiz Maria Alves, RN - PIA6935-2011” e “Estudos florísticos, sistemáticos, evolutivos e do potencial econômico em Bromeliaceae - PVA10623-2014”, ambos com resumos apresentados no 64º Congresso Nacional de Botânica em 2013, além de também participar como bolsista de extensão no Horto Florestal da UFRN, com o projeto intitulado “Da Semente À Copa”.

O texto aqui apresentado é original e encontra-se formatado de acordo com as normas do periódico *Iheringia - Série Botânica* (Qualis Capes B2 – área de biodiversidade), ao qual será submetido.

COMISSÃO EXAMINADORA

Prof(a). Ana Cristina Andrade de Aguiar

Prof(a). Juliana Espada Lichston

Prof. Leonardo de Melo Versieux - Orientador

Caracterização anatômica foliar de espécies de *Guzmania* *Ruiz & Pav.* e *Mezobromelia* L.B.Sm. (*Tillandsioideae*, *Bromeliaceae*)

Adriene S. M. Medeiros¹ & Leonardo M. Versieux²

¹ Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Graduação em Ecologia, Laboratório de Botânica Sistemática, Av. Senador Salgado Filho, 3000, CEP 59078-970, Lagoa Nova, Natal, RN, Brasil.
adrimedeiros30@gmail.com

² Herbário UFRN, Universidade Federal do Rio Grande do Norte, Centro de Biociências, Dept. de Botânica e Zoologia, Campus Universitário, Av. Senador Salgado Filho, 3000, CEP 59078-970, Lagoa Nova, Natal, RN, Brasil.

RESUMO - *Guzmania* e *Mezobromelia* são considerados gêneros heterogêneos dentro de *Tillandsioideae*, ambos são parafiléticos, e a transferência de espécies entre esses grupos, ocorrida ao longo dos anos, demonstra uma falta de viabilidade taxonômica, apesar de pertencerem à mesma tribo *Tillandsieae*. Devido à escassez de trabalhos anatômicos publicados com tais grupos, espera-se que o presente estudo possa acrescentar novos dados à discussão dos limites genéricos entre eles e compreender melhor sua distribuição em ambientes distintos (florestas úmidas montanhosas vs. brejos de altitude inseridos em matriz de caatinga). Além disso, espera-se contribuir para a compreensão do posicionamento sistemático de *Mezobromelia* dentro de *Tillandsioideae*, já que ainda há incertezas e controvérsias quanto à sua delimitação. Foram analisadas folhas de oito espécies de *Guzmania* e uma de *Mezobromelia*, coletadas em diferentes países e biomas da América do Sul e na região Nordeste do Brasil. As lâminas foram fotografadas em microscópio de luz ou de varredura. Os resultados demonstram que a anatomia foliar é considerada uma característica conservativa em *Guzmania*, exceto na forma de seus tricomas, que se mostraram informativos, mas com potencial maior de segregação em *Mezobromelia*. Já para separação de gêneros, a anatomia diferiu, pois além da forma dos tricomas, nota-se variação principalmente quando à deposição de ilhas de fibras no mesofilo.

Palavras-Chave: anatomia foliar, epífita, *Guzmania monostachia*, *Mezobromelia capituligera*, *Tillandsieae*.

ABSTRACT - Leaf anatomical characterization of species of *Guzmania* Ruiz & Pav. and *Mezobromelia* L.B.Sm. (*Tillandsioideae*, *Bromeliaceae*). *Guzmania* and *Mezobromelia* are considered heterogeneous genres within *Tillandsioideae*, both are paraphyletic, and the transfer of species between these groups, which occurred over the years, demonstrates a lack of taxonomic viability, despite belonging to the same tribe *Tillandsieae*. Due to the lack of anatomical works published with such groups, it is expected that this study can add new data to the discussion of generic boundaries between them and better understand their distribution in different environments (mountainous rainforests vs. swamps of altitude entered in matrix savanna). In addition, it is expected to contribute to the understanding of the systematic positioning *Mezobromelia* within *Tillandsioideae*, since there are still uncertainties and controversies as to its delimitation. Eight species of leaves were analyzed *Guzmania* and a *Mezobromelia* collected in different countries and biomes of South America and in the Northeast of Brazil. The slides were photographed under a light microscope or scanning. The results showed that the leaf anatomy is considered a conservative trait in *Guzmania*, except in the form of their trichomes, which proved informative, but with greater potential for segregation in *Mezobromelia*. As for separation of genres, anatomy differed, because besides the shape of trichomes, there is variation especially when the deposition of fibers of islands in the mesophyll.

Key words: leaf anatomy, epiphyte, *Guzmania monostachia*, *Mezobromelia capituligera*, *Tillandsieae*.

INTRODUÇÃO

Tillandsioideae é a maior subfamília *Bromeliaceae*, sendo monofilética e dividida em quatro tribos (*Catopsideae*, *Glomeropitcairnieae*, *Vrieseae* e *Tillandsieae*), nove gêneros (*Alcantarea* (E. Morren ex Mez) Harms, *Catopsis* Griseb., *Glomeropitcairnia* (Mez) Mez, *Guzmania* Ruiz & Pav., *Mezobromelia* L.B.Sm., *Racinaea* M.A. Spencer & L.B. Sm., *Tillandsia* L., *Vriesea* Lindl. e *Werauhia* J.R. Grant) e 1.092 espécies (Barfuss *et al.* 2005; Givinish *et al.* 2007, 2011; Luther 2010). São principalmente caracterizadas por serem ervas epífitas de natureza xerófitica, com folhas de margens inteiras, tricomas peltados radialmente organizados, ovários súperos ou quase (exceto em *Glomeropitcairnia*) e sementes com apêndices plumosos (Smith & Downs 1977; Till 2000).

Anatomicamente, *Bromeliaceae* é caracterizada pela presença dos tricomas peltados que, além de suas funções ecofisiológicas, dentre elas, a absorção de água e nutrientes e redução da transpiração (Benzing 1976; Tomlinson 1969), também tem demonstrado grande importância taxonômica, podendo distinguir desde as subfamílias até as espécies (Mosti 2005). Os estômatos são tipicamente hipoestomáticos, evitando a perda de água por evaporação e as células epidérmicas apresentam paredes grossas e sinuosas com corpos de sílica em seu interior, os quais auxiliam a reflexão da luz solar (Baumert 1907; Tomlinson 1969). A família também é caracterizada pelo tecido armazenador de água, bem desenvolvido principalmente em espécies xerófitas, tecido mecânico, fotossíntese CAM e uma progressiva redução no sistema radicular que atingiu um extremo nas espécies epífitas, especialmente no gênero *Tillandsia* L. (Benzing 1976; Till 2000; Tomlinson 1969).

Guzmania inclui cerca de 210 espécies com ocorrência principal na região Noroeste da América do Sul e América Central (Smith & Downs 1977), e compõe, junto com *Mezobromelia*, *Racinaea*, *Tillandsia* e *Viridantha*, a tribo *Tillandsieae* (Barfuss 2005). *Guzmania* apresenta formas de vida rupícolas e epífitas, e uma das maiores variações na morfologia das escamas (Strehl 1983). Para esse gênero poucas espécies foram analisadas quanto à anatomia foliar (Linsbauer 1911; Tietze 1906; Tomlinson 1969).

Mezobromelia possui sua maior ocorrência na região andina da América do Sul, sendo conhecidas nove espécies até momento (Luther 1995; Till 2000), e dentre elas

apenas uma, *Mezobromelia pleiosticha* (Griseb.) Utley & H. Luther, é citada para o estado do Amazonas, no Brasil (Luther 1995). O gênero partilha características ditas “intermediárias” aos gêneros *Guzmania* e *Vriesea*, e possui hábito epífita ou litófito (Luther 1995; Tomlinson 1969). Tomlinson (1969), em sua ampla investigação da anatomia foliar de *Bromeliaceae*, estudou 27 espécies de *Guzmania*, entre elas *G. monostachia*, analisada no presente trabalho, e *Vriesea capituligera* (Griseb.) L.B. Sm. & Pittendr. Entretanto, em Luther (1995) essa mesma espécie é citada como sinônimo de *Mezobromelia capituligera* (Griseb.) J.R. Grant o que é um indicativo do posicionamento conflituoso entre espécies de *Mezobromelia* e *Guzmania*.

Devido à escassez de trabalhos anatômicos publicados sobre *Guzmania* e *Mezobromelia*, este estudo visa ao melhor conhecimento das espécies desses grupos, acrescentando novos dados micromorfológicos e que poderão contribuir para a compreensão do posicionamento sistemático de *Mezobromelia* dentro das *Tillandsioideae*, já que ainda há incertezas e controvérsias quanto à sua delimitação. Segundo Barfuss (2005), *Guzmania* e *Mezobromelia* são considerados gêneros heterogêneos, ambos são parafiléticos, e, além disso, a transferência de espécies entre esses gêneros ocorrida ao longo dos anos demonstra a falta de viabilidade taxonômica, baseando-se na morfologia. Porém os mesmos autores, já posicionam os dois gêneros na tribo *Tillandsieae*, baseando-se em dados morfológicos. Espera-se que o presente estudo possa acrescentar dados à discussão dos limites genéricos entre *Guzmania* e *Mezobromelia* e buscar se compreender melhor a distribuição desses táxons em ambientes distintos (florestas úmidas vs. brejos de altitude do semiárido Nordeste) através de do estudo da anatomia foliar e suas potenciais adaptações ao tipo de habitat.

METODOLOGIA

Foram analisadas folhas adultas de oito espécies do gênero *Guzmania* e uma espécie de *Mezobromelia* (Tab. 1), o material foi coletado em diferentes países da América do Sul e no Nordeste brasileiro. Todas as amostras foram coletadas em locais de florestas úmidas de altitude e fixadas em álcool 70% (Fig. 1), entretanto, no caso das espécies brasileiras, ressalta-se que se encontram dentro do domínio da caatinga, nos relitos vegetacionais conhecidos como “brejos de altitude” (Cavalcanti & Tabarelli 2004), todas as espécies foram coletas nos períodos chuvosos de cada região (IPECE 2010; Kessler 2002; Rollenbeck 2006). Material testemunho encontra-se depositado nos herbários UFRN e SP e foi identificado pelo segundo autor ou pelo Dr. José Manzanares (Herbário QCNE).

Todos os cortes anatômicos foram feitos a mão livre na região central do terço médio foliar, no laboratório didático da Universidade Federal do Rio Grande do Norte, com o auxílio de lâminas de barbear, descoloridos com hipoclorito de sódio (10%) e corados com Azul de Astra (90%) e Safranina (10%) (Safrablau; Bukatsch 1972), exceto os cortes paredérmicos de *G. monostachia*, pois estes foram corados com Azul de Toluidina 1% (O'Brien *et al.* 1964). As lâminas foram montadas em glicerina (50%) e fotografadas em microscópio de luz no Dept. de Botânica e Zoologia. Fotos em microscopia eletrônica de varredura (MEV) também foram feitas no aparelho Hitachi Tabletop Microscope TM-3000, do Departamento de Engenharia de Materiais. Para o MEV, as amostras de todas as espécies foram secas ao ar livre por sete dias e em seguida foram diretamente montadas em *stubs* e analisadas no MEV.

Dentre as espécies analisadas aqui, apenas *Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez já apresenta estudos anatômicos (Freschi 2010; Solereder & Meyer 1929; Tietze 1906; Tomlinson 1969) e *Mezobromelia capituligera*, analisada em Tomlinson (1969), então identificada como *Vriesea capituligera*, todas as outras são aqui analisadas pela primeira vez.

Foi observada e descrita a hipoderme para todas as espécies, porém não foi realizada a ontogênese para comprovar sua origem.

RESULTADOS

***Guzmania*:** Em vista frontal, as células da epiderme apresentam formatos retangulares até quadrangulares, com paredes sinuosas, mostrando-se com pouca

sinuosidade apenas na face abaxial de *G. gloriosa* (Fig. 2 A), e paredes periclinais espessas. Corpos de sílica esféricos foram observados em todas as espécies analisadas (Fig. 2 C; 3 A), exceto em *G. gloriosa* e *G. monostachia* (Fig. 2 A, B; 3 D, F). Na face abaxial, as células epidérmicas podem ser comprimidas lateralmente ao longo das zonas costais e ligeiramente diferentes das células vizinhas situadas nas zonas intercostais (Fig. 2 C). Tricomas peltados são observados em ambas as superfícies da lâmina foliar de todas as espécies analisadas, mas suas densidades variam de esparsos para muito densamente agrupados (Fig. 3). Em todas as espécies examinadas, as células epidérmicas em ambas as superfícies são organizados em uma única camada (Fig. 2 E). As paredes celulares anticlinais e periclinais internas são espessas. A cutícula forma uma camada fina sobre a parede celular da epiderme periclinal externa (Fig. 2 E).

O pedículo dos tricomas é unisseriado e emerge a partir de um nível inferior ao das outras células epidérmicas (Fig. 2 E). Os tricomas são radialmente simétricos (Fig. 2 D) ou ligeiramente assimétricos (Fig. 2 A), diferindo também no número e comprimento das células da ala (Fig. 3).

Os estômatos são tetracíticos (Fig. 2 B) e ciclocíticos (Fig. 2 D), restrito às zonas intercostais e seguem um padrão enfileirado. As células subsidiárias dos estômatos localizam-se ao mesmo nível das de mais células epidérmicas (Fig. 2 E).

A hipoderme com células lignificadas foi observada em três espécies, *G. paniculata*, *G. claviformis*, *G. killipiana* (Fig. 2 F), sendo que em *G. killipiana*, apenas na face abaxial, nas demais é formada por células com parede delgada. O parênquima aquífero está presente em todas as espécies estudadas, mas a sua extensão é variável (Fig. 2 E, H). Conjuntos de fibras esclerenquimáticas formando ilhas ao longo do parênquima aquífero, não associadas ao feixe vascular estão presentes em *G. paniculata*, *G. claviformis*, *G. monostachia* e *G. killipiana* (Fig. 2 F, G). Esses conjuntos de fibras podem se apresentar formando extensões mais longas e finas (uma ou duas camadas), como visto em *G. paniculata* e *G. killipiana* (Fig. 2 F) ou serem mais achatadas e com mais camadas, *G. claviformis* e *G. monostachia* (Fig. 2 G). Eventualmente, apresentam-se também como extensões de fibras pericíclicas, como podem ser visto em *G. sanguinea*, *G. retusa*, *G. consusa* e *G. gloriosa* (Fig. 2 E, H). Sob a camada da hipoderme, existem de duas a seis camadas de parênquima aquífero, que apresenta células arredondadas e com paredes delgadas, constituindo o tecido armazenador água.

O clorênquima, que pode ser observado em secções transversais variando em espessura, com duas a três camadas de células, formando arcos contíguos (Fig. 2 F, G) ou interrompidos por prolongamentos das fibras pericíclicas (Fig. 2 E, H). Abaixo do parênquima clorofiliano, há um parênquima esponjoso, disposto ao longo do mesofilo formando as câmaras subestomáticas (Fig. 2 E). É composto por células braciiformes, posicionadas nos canais de aeração, que encontram-se alternados com os feixes vasculares. Estes canais de aeração podem apresentar contornos arredondados (Fig. 2 F), obtriangular (Fig. 2 E), quadrangulares (Fig. 2 G), ou retangulares (Fig. 2 H).

Abaixo do parênquima esponjoso e feixes vasculares, há uma área, em geral curta, preenchida com algumas camadas de parênquima aquífero (Fig. 2 F), podendo ter, em alguns casos, a mesma extensão da região do parênquima aquífero adaxial (Fig. 2 E).

Todas as espécies apresentam feixes vasculares colaterais unisseriados, onde os mais grossos alternam-se com os mais finos (Fig. 2 F). Os feixes vasculares maiores são completamente circundados pelas fibras, que apresentam projeções estendidas em direção à face adaxial e abaxial (Fig. 2 E, H), ou estão apenas circundando feixe vascular (Fig. 3 B, C).

***Mezobromelia*:** A Figura 4 mostra secções transversais e paradérmicas da região do terço médio de *M. capituligera*. A epiderme, em ambas as faces, apresenta-se com células de parede espessa e sinuosa, e com corpos silicosos em seu interior (Fig. 3 E). Foi observado em ambas as faces, tricomas radialmente simétricos esparsos, distribuídos aleatoriamente (Fig. 3 E; 4 A, C). O pedículo dos tricomas é unisseriado e emerge a partir de um nível inferior ao das outras células epidérmicas (Fig. 4 F). Em secção transversal a epiderme é unisseriada com uma fina camada de cutícula (Fig. 4 D), com paredes celulares anticlinais e periclinal interna espessa.

Os estômatos são ciclocíticos (Fig. 4 B) e encontram-se dispostos ao mesmo nível das células epidérmicas (Fig. 4 E), dispostos em fileiras longitudinais nas zonas intercostais.

A hipoderme é formada por células com parede delgada. O parênquima aquífero está presente, e sua extensão varia entre duas e três camadas (Fig. 4 D). Fibras pericíclicas com projeções estendidas à epiderme adaxial e abaxial e conjuntos de fibras

esclerenquimáticas, não associadas aos feixes vasculares, formando ilhas ao longo do parênquima aquífero adaxial, são observados ocorrendo mutuamente (Fig. 4 D). O clorênquima, que pode ser observado variando em espessura, com duas a três camadas de células, formando arcos interrompidos por prolongamentos das fibras pericíclicas (Fig. 4 D). Os canais de aeração são preenchidos com células braciiformes, e que encontram-se alternados com os feixes vasculares. Estes canais de aeração apresentam contornos retangulares (Fig. 4 D).

Abaixo do parênquima esponjoso e feixes vasculares, há uma área preenchida com algumas camadas de parênquima aquífero, podendo ter, a mesma extensão da região do parênquima aquífero adaxial (Fig. 4 D).

Os feixes vasculares são completamente circundados por uma bainha de fibras, formando projeções em direção à epiderme adaxial e abaxial (Fig. 4 D).

DISCUSSÃO

Todas as espécies foram coletadas em ambientes úmidos de altitude (Tab.1) e as mesmas foram realizadas nos períodos chuvosos de cada região (IPECE 2010; Kessler 2002; Rollenbeck 2006). Na área amostrada no Brasil as espécies foram coletadas em regiões conhecidas como “brejos de altitude”, encaves de mata atlântica no semi-árido nordestino, porém apresentando alta umidade e altitude em torno de 1000 m.s.m, formando verdadeiras “ilhas vegetacionais” em matriz de caatinga (Cavalcanti & Tabarelli 2004). Ainda assim, seria esperado que tais áreas apresentassem um regime hídrico diferenciado das florestas montanas e úmidas dos Andes. Porém, mesmo os locais de coletas mostrando-se tão distintos, não foram observados diferenças anatômicas marcantes entre as espécies de *Guzmania* brasileiras e as espécies do Equador ou com a *Mezobromelia*, coletada na Bolívia.

As espécies apresentam caracteres anatômicos típicos de espécies mesófitas, como zonas costais e intercostais distintas na epiderme abaxial, com estômatos ao mesmo nível das células epidérmicas e exclusivos da superfície abaxial (Scatena & Segecin 2005), escamas situadas em leves depressões, células epidérmicas quadradas ou retangulares, cutícula fina, presença de corpos de sílica e hipoderme não bem diferenciada do parênquima aquífero, este sendo relativamente pouco desenvolvido,

com número máximo de seis camadas (Tomlinson 1969). As folhas de mesófitas apresentam também uma única camada de epiderme, promovendo proteção mecânica, armazenamento de água e redução da transpiração (Linsbauer 1911; Tomlinson 1969).

De modo geral, as diferenças anatômicas observadas aqui são sutis e variam pouco no nível de espécie, não apresentando diferenças marcantes entre as espécies de *Guzmania* do Brasil e Equador. Uma hipótese para explicar tal homogeneidade, seria a similaridade entre os ambientes (florestas úmidas de altitude), mesmo que no Brasil a pluviosidade média (1.750 mm) seja menor e a temperatura média (25°C) maior (IPECE 2010), comparando com as regiões onde as outras espécies foram coletadas, especialmente as *Guzmania* do Equador, onde a pluviosidade atinge 5.000 mm, e temperatura máximas de 17°C (Rollenbeck 2006). Entretanto, ressalta-se que, diferente do Equador, as espécies de *Guzmania* estudadas no Brasil, apresentam uma ampla distribuição, sendo que *G. monostachia* ocorre dos EUA até a Bolívia e *G. sanguinea* ocorre desde a América Central, Caribe e Norte da América do Sul e nordeste do Brasil (Smith & Downs 1977). Assim, é possível que outras adaptações, que não as anatômicas, expliquem o sucesso na distribuição dessas espécies.

Em Tomlinson (1969) é descrita a anatomia para *G. monostachia* e *Vriesea capituligera* (Griseb.) L.B. Sm. & Pittendr., (que é sinônimo de *Mezobromelia capituligera*, aqui também analisada). Tomlinson (1969) descreve as escamas para *V. capituligera* como irregulares, porém no material aqui analisado as escamas são notavelmente simétricas (Fig. 3 E), mas com relação ao número de células, o padrão (4+8+32) para *M. capituligera* e (4+8+16+32) para *G. monostachia* foi confirmado. Em vista geral, a descrição anatômica feita por Tomlinson (1969), para o gênero *Guzmania* como um todo é confirmada, como as escamas uniformemente distribuídas, mas sem sobreposição, e presença de fibras esclerenquimáticas formando ilhas isoladas no parênquima aquífero adaxial.

Foi observado que *M. capituligera* difere de todas as *Guzmania* com base nas fibras, pois apresenta duas formas de disposição das mesmas no mesofilo, a espécie apresenta conjuntos de fibras esclerenquimáticas isoladas junto à epiderme e projeções longitudinais da bainha de fibras pericíclicas em direção às epidermes adaxiais e abaxiais (Fig. 4 E). As espécies de *Guzmania* apresentam apenas conjuntos de fibras esclerenquimáticas isoladas, formando ilhas ao longo do parênquima aquífero adaxial,

apresentando-se também com finas camadas, uma ou duas camadas ou as projeções da bainha de fibras do feixe vascular, nunca as duas formas ocorrendo mutualmente. Esse padrão em *Mezobromelia* foi observado, também, por Gomes-da-Silva *et al.* (2012) em *Mezobromelia pleiosticha*, com fibras esclerenquimáticas isoladas no parênquima adaxial e também com projeções estendidas de fibras, e sugerindo uma similaridade morfológica entre *Mezobromelia*, *Vriesea* e *Alcantarea*. Essas fibras também são vista nas espécies de *Alcantarea* analisada por Versieux *et al.* (2010), porém filogeneticamente, esses grupos encontram-se distantes e posicionados em tribos distintas (Barfuss 2005). É necessário incluir outras espécies de *Mezobromelia* para esclarecer se este padrão se mantém em todas as espécies.

Mosti *et al.* (2005), demonstraram em seu trabalho a utilidade taxonômica da variação na morfologia dos tricomas de *Tillandsia* para separar espécies. As características que variam nessas estruturas incluem, entre outros, a espessura das paredes celulares, a simetria das células do escudo, o número de anéis. Dentro de *Tillandsioideae*, o gênero *Guzmania* é caracterizado como possuindo a maior variação na forma dos tricomas (Strehl, 1983). Nosso estudo corrobora tal observação, já que a morfologia do tricoma foi uma das poucas características variáveis observadas entre as espécies neste trabalho (Fig. 3). Todavia, é necessário ampliar a amostragem para outras espécies, para termos um panorama mais completo de sua utilidade em ambos os gêneros, *Guzmania* e *Mezobromelia*. Os tricomas foliares exercem uma função dupla, com a rápida absorção de água, dissolvem sais minerais e reduzem a transpiração (Tomlinson, 1969). Em espécies mesófitas os tricomas refletem a luz visível em até 28%, já em epífitas extremas, como *Tillandsia fasciculata* Sw., esta taxa chega a 47%, os tricomas também refletem a radiação infravermelha, reduzindo o calor das folhas expostas a luz solar (Benzing, 1976).

Os tricomas são órgãos considerados indispensáveis para que as bromélias ocupem diferentes habitats em sua radiação adaptativa e para a evolução da forma de vida epífitas (Givnish *et al.* 2007, 2011), a qual parece ter surgido em florestas chuvosas, onde a prevalência de alta umidade nos ramos mais elevados pode ter favorecido a sua evolução (Schimper 1884 apud Tomlinson 1969).

Uma característica comum dentro de Bromeliaceae é a presença de corpos de sílica no interior das células epidérmicas que, juntamente com a sinuosidade e

diferenças de espessura das paredes celulares epidérmicas, tem efeito refletor da luz solar, evitando o aquecimento e perda de água (Baumert, 1907), porém em duas espécies de *Guzmania* (*G. gloriosa* e *G. monostachia*) estes corpos esféricos não foram observados (Fig. 2 A, B; Fig. 3 D, F).

As espécies estudadas pertencem ao Tipo Ecofisiológico I,V na classificação de Benzing (2000c), com mecanismo fotossintético C3 prevalente, e tricomas foliares possuindo alta capacidade de absorção, apresentam uma razão de 1.5 para 1 na relação de tricomas e estômatos respectivamente (Benzing, 1976; 2000c).

Benzing (2000b) considerou *G. monostachia* adaptada aos ambientes úmidos, com tricomas relativamente reduzidos, porém neste trabalho *G. monostachia* apresenta a maior abundância de escamas, se comparada com as outras espécies estudadas aqui. Por outro lado, o ambiente onde ocorre é o mais sazonal, sendo que as amostras aqui analisadas foram coletadas em “brejo de altitude”, inserido no domínio da caatinga. A espécie exibe uma versatilidade ecológica excepcional, alta tolerância à alta ou baixa exposição solar, assistida em parte por apresentar fotossíntese CAM facultativa, e essa sua flexibilidade ecofisiológica pode explicar o seu sucesso, pois é considerada a espécie de maior extensão geográfica do gênero (Maxwell *et al.* 1992, 1994, 1995 *apud* Benzing 2000b). Pittendrigh (1948) constatou em seu trabalho sobre a distribuição geográfica das bromélias de Trinidad, que a distribuição pode ou não ser influenciada pela pluviosidade. *Guzmania monostachia* parece não ser afetada por esta relação, o que explicaria sua ampla distribuição pela América do Sul, incluindo o Brasil.

De modo geral, a anatomia dos grupos aqui estudados mostrou-se bastante semelhante, com poucos caracteres variando consideravelmente em nível de espécies. As amostras mostraram caracteres anatômicos de espécies méxicas, correlacionando-se com os habitats méxicos onde foram encontradas, mesmo com as diferenças climatológicas da região onde as espécies brasileiras de *Guzmania* foram coletadas, não houve diferenças marcantes, além da forma dos tricomas. *Mezobromelia* diferente de *Guzmania* com base em suas fibras esclerenquimáticas, que aparentemente convergiram ao um padrão semelhante ao de *Alcantarea*, apesar de filogeneticamente *Guzmania* ser o grupo mais relacionado à *Mezobromelia* (Barfuss 2005).

CONCLUSÃO

Os resultados aqui obtidos mostram um reduzido número de caracteres anatômicos variáveis entre espécies estreitamente relacionadas. De modo geral, a anatomia foliar é considerada uma característica conservativa para fins de separação de espécies em *Guzmania*. Porém, o grupo difere marcadamente na forma de seus tricomas, sugerindo uma possível utilidade taxonômica neste caráter. Já para *Mezobromelia capituligera*, além da forma dos tricomas, esta também difere de todas as espécies *Guzmania* com bases em suas fibras, pois apresenta duas formas de disposição, e assemelha-se mais às espécies de *Alcantarea*, *Vriesea* e *M. pleiosticha*. Assim, a anatomia foliar pode ser considerada uma ferramenta útil para futuros estudos taxonômicos e evolutivos em *Mezobromelia*, apesar de haver indícios que o grupo não é monofilético, o que talvez explique a maior variação observada.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. José Manzanares pela identificação das espécies e ao ecólogo Fernando de Carvalho Araújo pela elaboração do mapa. Agradecemos também à Propesq/UFRN pela bolsa concedida a primeira autora (Projeto PVA10623-2014) e ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa do segundo autor. Este artigo faz parte do trabalho de conclusão de bacharelado em Ecologia/UFRN da primeira autora.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Barfuss, M.H.J., Rosabelle, S., Till, W. & Stuessy, T.F. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily *Tillandsioideae* (*Bromeliaceae*) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *American Journal of Botany* 92:337-351.

Baumert, K. 1907. Experimentelle Untersuchungen über Lichtschutzeinrichtungen an grünem Blättern. Diss. Erlangen; see Beitr. Bot. Pfl. 9, 83-162 (1904-9).

Benzing, D. H. 2000a. Introduction. In *Bromeliaceae*, profile of an adaptive radiation. (D. H. Benzing ed.). 675p. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Benzing, D. H. 2000b. Vegetative Structure. *In Bromeliaceae*, profile of an adaptive radiation. (D. H. Benzing ed.). 675p. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Benzing, D. H. 2000c. Carbon And Water Balance. *In Bromeliaceae*, profile of an adaptive radiation. (D. H. Benzing ed.). 675p. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Benzing, D. H., 1976. Bromeliad Tricomes: Structure, Function, And Ecological Significance. *Selbyana*. 1 (4): 330-348.

Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos*, 61: 255.

Cavalcanti, D. & Tabarelli, M. 2004. Distribuição Das Plantas Amazônico Nordestinas No Centro De Endemismo Pernambuco: Brejos De Altitude Vs. Florestas De Terras Baixas. *In Brejos de altitude em Pernambuco e Paraíba: história natural, ecologia e conservação.* (Porto, K. C., Cabral, J. J. P. e Tabarelli, M. eds.). Brasília, Ministério do Meio Ambiente, 2004. 324p. (Série Biodiversidade, 9).

Freschi, L., Takahashi, A., Cambui, C. A., Semprebom, T. R., Cruz, A. B., Miotto, P. T., Versieux, L. M., Calvente, A., Latansio-Aidar, S. R., Aidar, M. P. M. And Mercier, H. 2010. Specific Leaf Areas Of The Tank Bromeliad *Guzmania Monostachia* Perform Distinct Functions In Response To Water Shortage. *Journal of Plant Physiology*. 167 526–533.

Givnish, T.J., Barfuss, M.H.J., Van Ee, B., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P.A., Jabaily, R.S., Crayn, D.M., Smith, J.A.C., Winter, K., Brown, G.K., Evans, T.M., Holst, B.K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in *Bromeliaceae*: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *Am. J. Bot.* 98, 872–895.

Givnish, T.J., Milliam, K.C., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2007. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of *Bromeliaceae* inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* 23, 3–26.

Gomes-da-Silva, J., Vargens, F. A. C., Arruda, R. C. O. and Costa, A. F. 2012. A Morphological Cladistic Analysis of the *Vriesea corcovadensis* Group (*Bromeliaceae*:

Tillandsiodeae), with Anatomical Descriptions: New Evidence of the Non-Monophyly of the Genus. *Systematic Botany*. 37(3): 641–654.

IPECE (2010) Perfil Básico Municipal: Guaramiranga. Instituto de Pesquisa e Estratégia Econômica do Ceará, Fortaleza, 16 pp. Disponível em: <http://www.ipece.ce.gov.br>. Acessado em 22 de Março de 2015.

IPNI 2014. The International Plant Names Index. Disponível em: <http://www.ipni.org/>. Acesso em: 01 de setembro de 2014.

Kessler, M. 2002. Environmental Patterns and Ecological Correlates of Range Size Among Bromeliad Communities of Andes Forests in Bolívia. *The Botanical Review*, 68(1): 100-127.

Krauss, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the Pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II - The leaf. *Botanical Gazette* 110: 333-404.

Linsbauer, K. 1911. Zur Physiologischen Anatomie der Epidermis und des Durchluftungsapparates der Bromeliaceen. *Sber. Akad. Wiss. Wien* 120, 319-48; see Just's bot. Jber. 39 (2), sec. 21, no. 112 (1911).

Luther, H. E. 1995. Notas sobre o gênero *Mezobromelia*. *Revista Bromélia* 2(1): 3-5.

Luther, H.E., 2010. An Alphabetical List of Bromeliad Binomials, 12th ed. Sarasota Bromeliad Society and Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota.

Maxwell, C., Griffiths, H. and Young, A. J. 1994. Photosynthetic acclimation to light regime and water stress by the C3–CAM epiphyte *Guzmania monostachia*: gas-exchange characteristics, photochemical efficiency and the xanthophyll cycle. *Funct. Ecol.* 8: 746–754.

Maxwell, C., Griffiths, H., Borland, A. M., Broadmeadow, M. S. J. and McDavid, C. R. 1992. Photoinhibitory responses of the epiphytic bromeliad *Guzmania monostachia* during the dry season in Trinidad maintain photochemical integrity under adverse conditions. *Plant Cell Environ.* 15: 37–47.

Maxwell, C., Griffiths, H., Borland, A. M., Young, A. J., Broadmeadow, S. J. and Fordham, M. C. 1995. Short-term photosynthetic responses of the C3–CAM epiphyte

Guzmania monostachia var. *monostachia* to tropical seasonal transitions under field conditions. Aust. J. Pl. Physiol. 22: 771–781.

Mosti, S., Raffaelli, M. And Brighigna, L. 2005. The *Tillandsia* Tricome (*Bromeliaceae*) And Its Use In Species Identification. Webbia. 60(2):577-598.

Pierce, S. 2007. The Jeweled Armor Of *Tillandsia*-Multifaceted Or Elongated Trichomes Provide Photoprotection. Aliso 23. 44-52.

O'Brien, T.P., Feder N. & McCully, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. Protoplasma, 59: 368-373.

Pittendrigh, C. S. 1948. The bromeliad – *Anopheles* – malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. Evolution 2: 58 – 89.

Proença, S. L. & Sajo, M.G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. Acta Botânica Brasileira. 21(3): 657-673.

Rollenbeck, R. 2006. Variability of precipitation in the Reserva Biológica San Francisco / Southern Ecuador. Lyonia, 9 (1): 43-51.

Scatena, V. L. and Segecin, S. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (*Bromeliaceae*) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. Rev. Bras. Bot. 28: 635-649.

Smith, L.B. And Downs R. J. 1974. *Pitcairnioideae* (*Bromeliaceae*). Flora Neotropica Monograph (14): 1–658.

Smith, L.B. And Downs R. J. 1977. *Tillandsioideae* (*Bromeliaceae*). Flora Neotropica Monograph (14): 663–1492.

Solereeder, H. And Meyer, F. J. 1929. *Bromeliaceae*. In Systematische Anatomie der Monokotyledonen. Heft IV, 80-129.

Souza, G. M. D., Estelita, M. E. M., Wanderley, M. G. L. 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, *Bromelioideae-Bromeliaceae*. Revista Brasileira de Botânica, São Paulo, v. 28, n. 3, p. 603-613.

Strehl, T. 1983. Forma, Distribuição e Flexibilidade dos Tricomas Foliares Usados na Filogenia de Bromeliáceas. Iheringia, Sério Botânica 31: 105-119.

- Terry, R.G., Brown, G.K., Olmstead, R.G., 1997a. Examination of subfamilial phylogeny in *Bromeliaceae* using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. *Am. J. Bot.* 84, 664–670.
- Terry, R.G., Brown, G.K., Olmstead, R.G., 1997b. Phylogenetic relationships in subfamily *Tillandsioideae* (*Bromeliaceae*) using *ndhF* sequences. *Syst. Bot.* 22, 333–345.
- Tietze, M. 1906. Physiologische Bromeliaceen-studien II. Die Entwicklung der wasser-aufnehmenden Bromeliaceen-Trichome. *Z. Naturw.* 78, 1-51; see Just's bot.Jber. 34(2), sec 9, no. 134 (1906).
- Till, W. 2000. *Tillandsioideae*. In *Bromeliaceae*, profile of an adaptive radiation. (D. H. Benzing ed.). 245–328. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Tomlinson, P.B. 1969. Comelinales – Zingiberales. In anatomy of the monocotyledons. Vol 3. Edited by C.R. Metcalfe. Oxford University Press, London. 193-294.
- Tropicos.org. Missouri Botanical Garden. Missouri Botanical Garden - 4344 Shaw Boulevard - Saint Louis, Missouri 63110. Disponível em: <http://www.tropicos.org>. Acessado em 7 de Abril de 2015.
- Versieux, L. M., P. M. Elbl, M. G. L. Wanderley, and N. L. Menezes. 2010. *Alcantarea* (*Bromeliaceae*) leaf anatomical characterization and its systematic implications. *Nordic Journal of Botany* 28:385-397.

Tabela 1 Espécies amostradas, forma de vida, distribuição geográfica segundo Smith & Downs (1977) e www.tropicos.org, local de coleta e voucher (sigla do herbário entre parênteses).

Espécie	Distribuição	Local de Coleta	Voucher	Forma de Vida
<i>Guzmania claviformis</i> H. Luther	Equador e Peru	Equador, Zamora-Chinchipe, Zamora, Parque Nacional do Podocarpus.	<i>Versieux 764</i> (UFRN)	Epífita
<i>Guzmania confusa</i> L.B. Sm.	Colômbia e Equador	Equador, Zamora-Chinchipe, Zamora, Parque Nacional do Podocarpus.	<i>Versieux 761</i> (UFRN)	Epífita
<i>Guzmania gloriosa</i> André ex Mez	Colômbia, Bolívia e Equador.	Equador, Zamora-Chinchipe, Loja, Estación Científica San Francisco.	<i>Versieux 759</i> (UFRN)	Epífita
<i>Guzmania killipiana</i> L.B.Sm.	Peru, Equador e Bolívia	Equador, Zamora-Chinchipe, Loja, Estación Científica San Francisco.	<i>Versieux 766</i> (UFRN)	Epífita/Terrestre
<i>Guzmania monostachia</i> (L.) Rusby ex Mez	Dos EUA até a Bolívia	Brasil, Ceará, Guaramiranga, Serra de Baturité.	<i>Versieux 753</i> (UFRN)	Epífita/Terrestre
<i>Guzmania paniculata</i> Mez	Equador e Peru	Equador, Zamora-Chinchipe, Loja, Estación Científica San Francisco.	<i>Versieux 755</i> (UFRN)	Epífita
<i>Guzmania retusa</i> L.B. Sm.	Colômbia, Venezuela, Bolívia, Equador, Guiana e Peru	Equador, Zamora-Chinchipe, Zamora, Parque Nacional do Podocarpus.	<i>Versieux 762</i> (UFRN)	Epífita
<i>Guzmania sanguinea</i> (André) André ex Mez	América Centra, Caribe e norte da Am. do Sul	Brasil, Ceará, Pacoti, Serra de Baturité.	<i>Versieux 752</i> (UFRN)	Epífita

<i>Mezobromelia capituligera</i> (Griseb.) J.R.Grant	Bolívia, Caribe, Colômbia, Equador, Peru e Venezuela	Bolívia, Cochabamba, Vila Tunari.	<i>Versieux 466</i> (SP)	Epífita
--	---	---	-----------------------------	---------

LEGENDAS:

Figura 1. Mapa da América do Sul, detalhando altitude das regiões de cada ponto de coleta; **1:** Equador, Zamora-Chinchipe, Zamora, Parque Nacional Podocarpus; **2:** Equador, Zamora-Chinchipe, Loja, Estación Científica San Francisco; **3:** Bolívia, Cochabamba, Vila Tunari; **4:** Brasil, Ceará, Guaramiranga, Serra de Baturité. Fonte: WordClim – Global Climate Data.

Figura 2. Microscopia de luz da face abaxial e da região transversal das espécies de *Guzmania*. **A:** *Guzmania gloriosa*, tricoma radialmente assimétrico (seta); **B:** *Guzmania monostachia*, estômato tetracíclico (seta); **C:** *Guzmania paniculata*, corpo de sílica (seta); **D:** *Guzmania sanguinea*, tricoma radialmente simétrico (seta preta), estômato ciclocíclico (seta vermelha); **E:** *Guzmania sanguinea*, cutícula (C), células epidérmicas (CE), parênquima aquífero (PA), parênquima esponjoso (PE), clorênquima (Cl), feixe vascular (FV), tricoma (círculo preto), estômato (círculo vermelho). **F:** *Guzmania paniculata*, conjunto de fibras esclerenquimáticas (seta), hipoderme lignificada (círculo); **G:** *Guzmania claviformis*, conjunto de fibras esclerenquimáticas (seta); **H:** *Guzmania retusa*, fibras pericíclicas (seta); Barras: **Fig. A-C, H** = 20 µm; **Figs. E-G** = 50 µm.

Figura 3. Microscopia eletrônica de varredura da face abaxial. **A:** *Guzmania confusa*, corpo de sílica (seta); **B:** *Guzmania retusa*; **C:** *Guzmania claviformis*; **D:** *Guzmania gloriosa*; **E:** *Mezobromelia capituligera*; **F:** *Guzmania monostachia*, célula epidérmica sem corpo de sílica (seta); **G:** *Guzmania killipiana*; **H:** *Guzmania sanguinea*. Barras: **Figs. A, B, D, F-H** = 300 µm; **Fig. E** = 400 µm; **Fig. C** = 250 µm.

Figura 4. Microscopia de luz de *Mezobromelia capituligera*. **A:** Face adaxial; **B:** Detalhe do estômato; **C:** Detalhe do tricoma; **D:** Vista do corte transversal, fibras esclerenquimáticas (seta preta), fibras pericíclicas (seta vermelha), estômato (círculo); **E:** Vista interna de um estômato, estômato (seta); **F:** Vista interna do pendúculo de um tricoma. Barras: **Figs. A** = 100 µm; **Figs. B, C, E, F** = 10 µm; **Fig. D** = 50 µm.

FIGURAS:

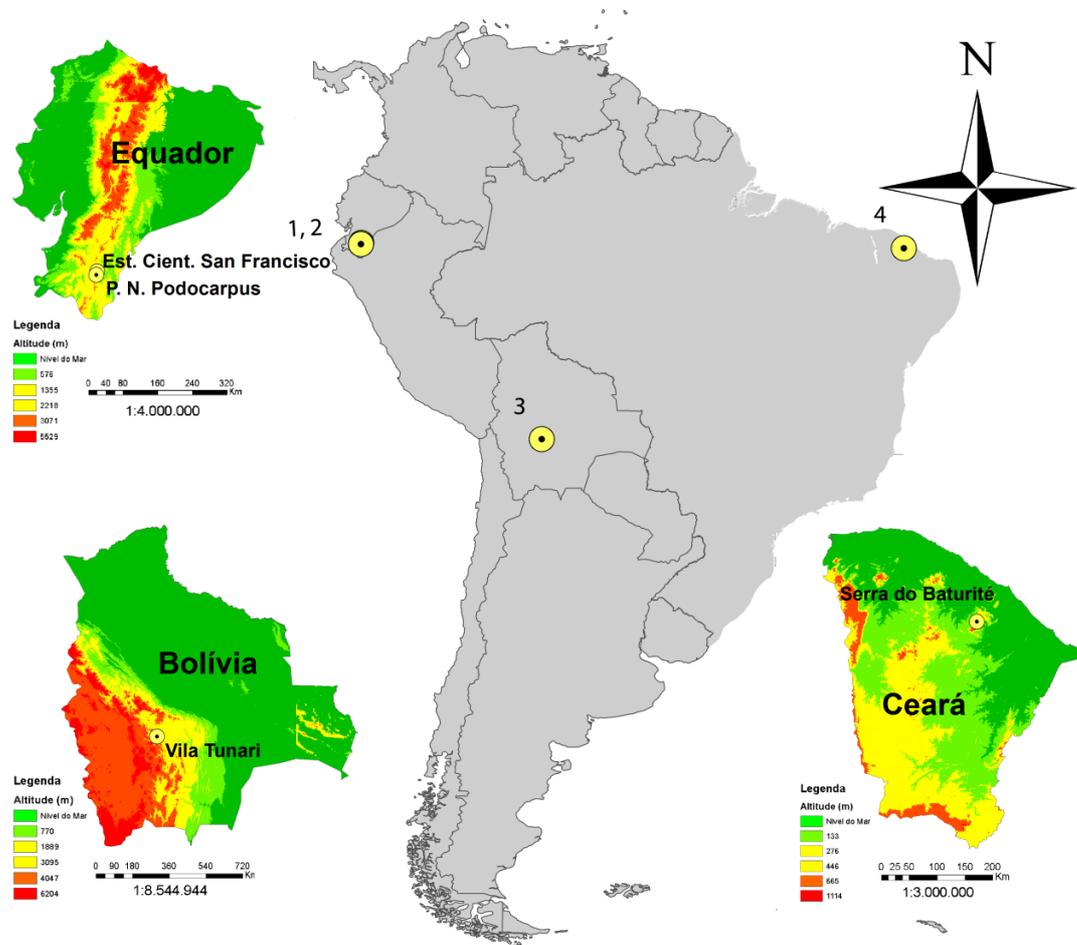


Figura 1.

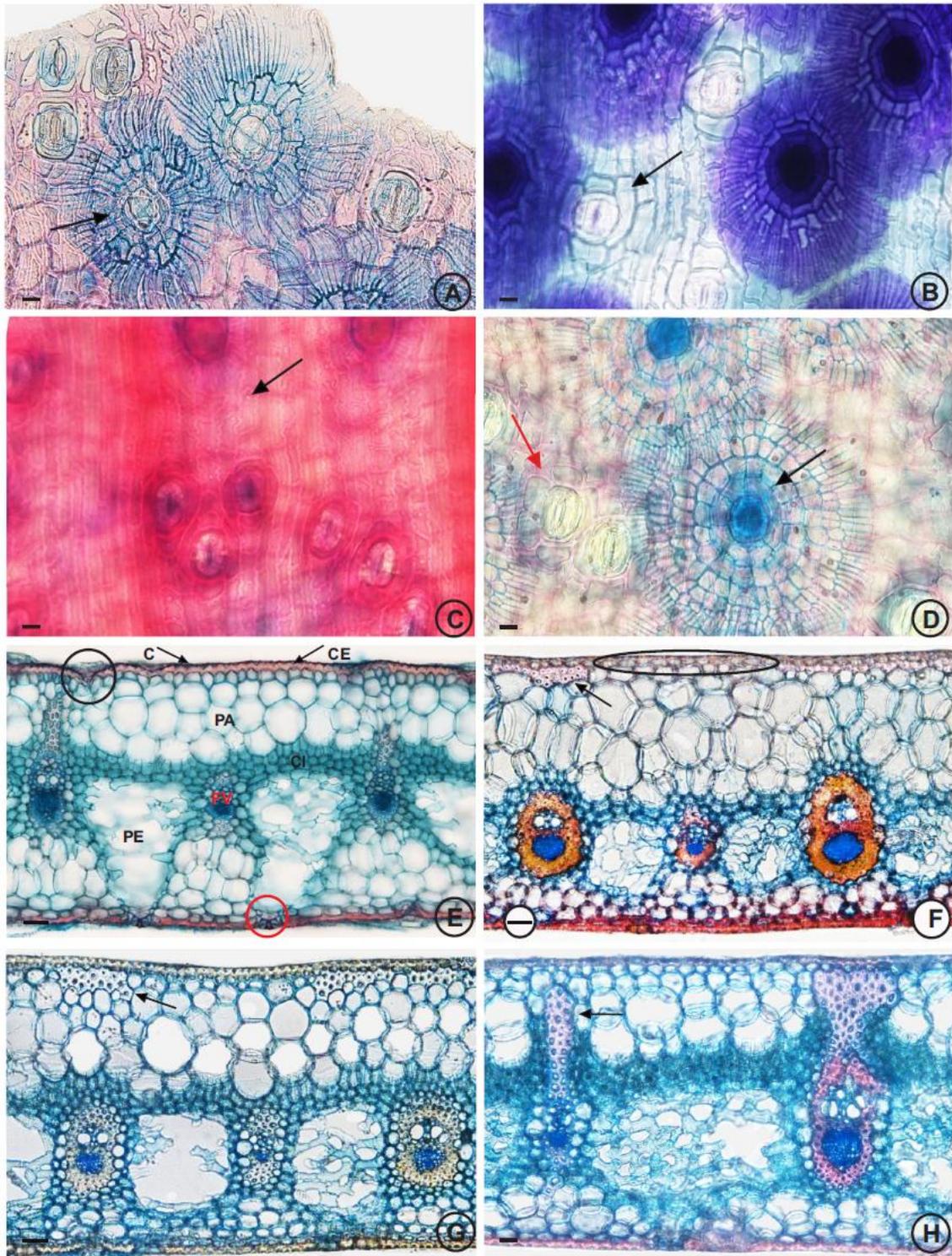


Figura 2.

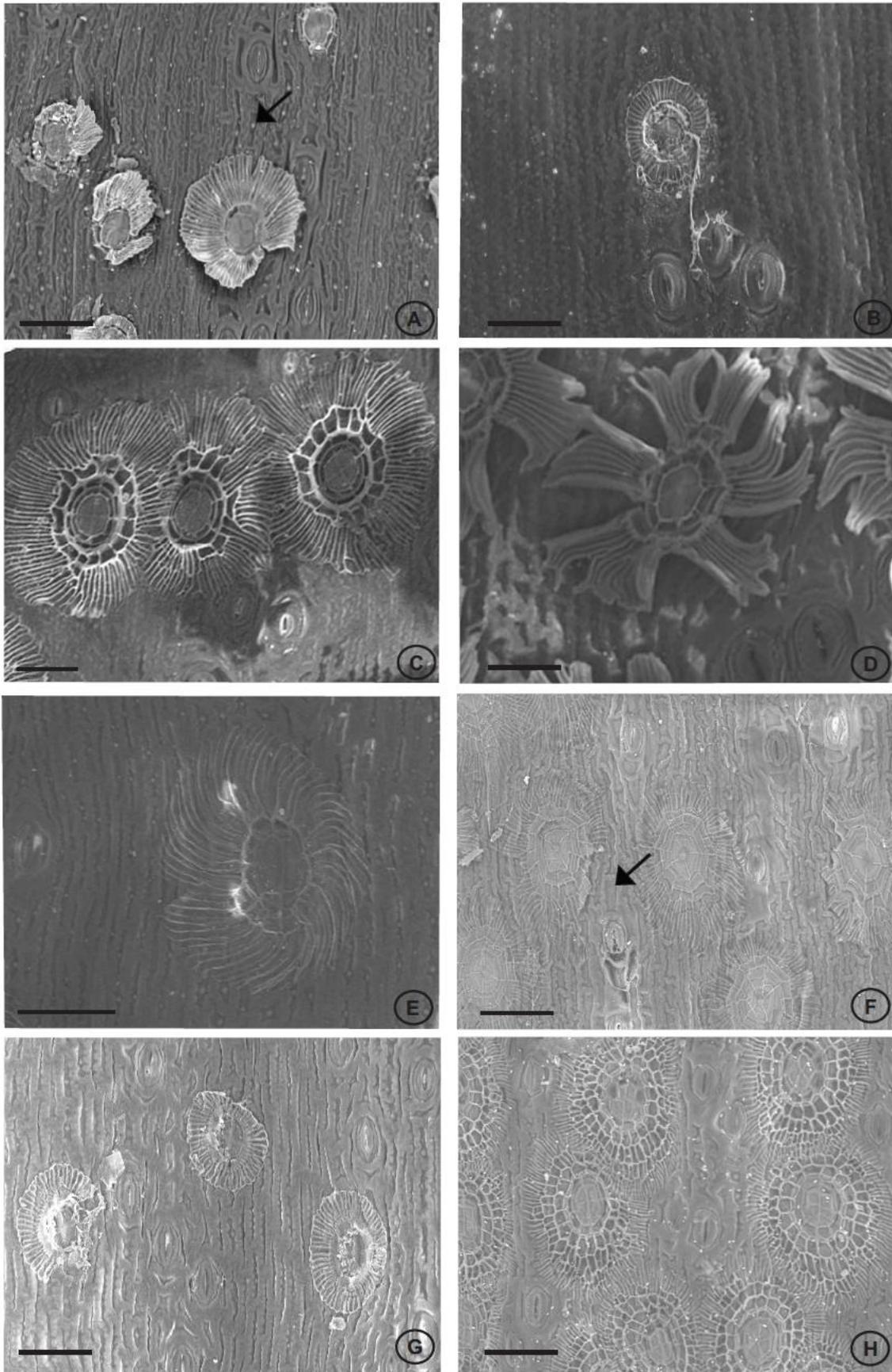


Figura 3.

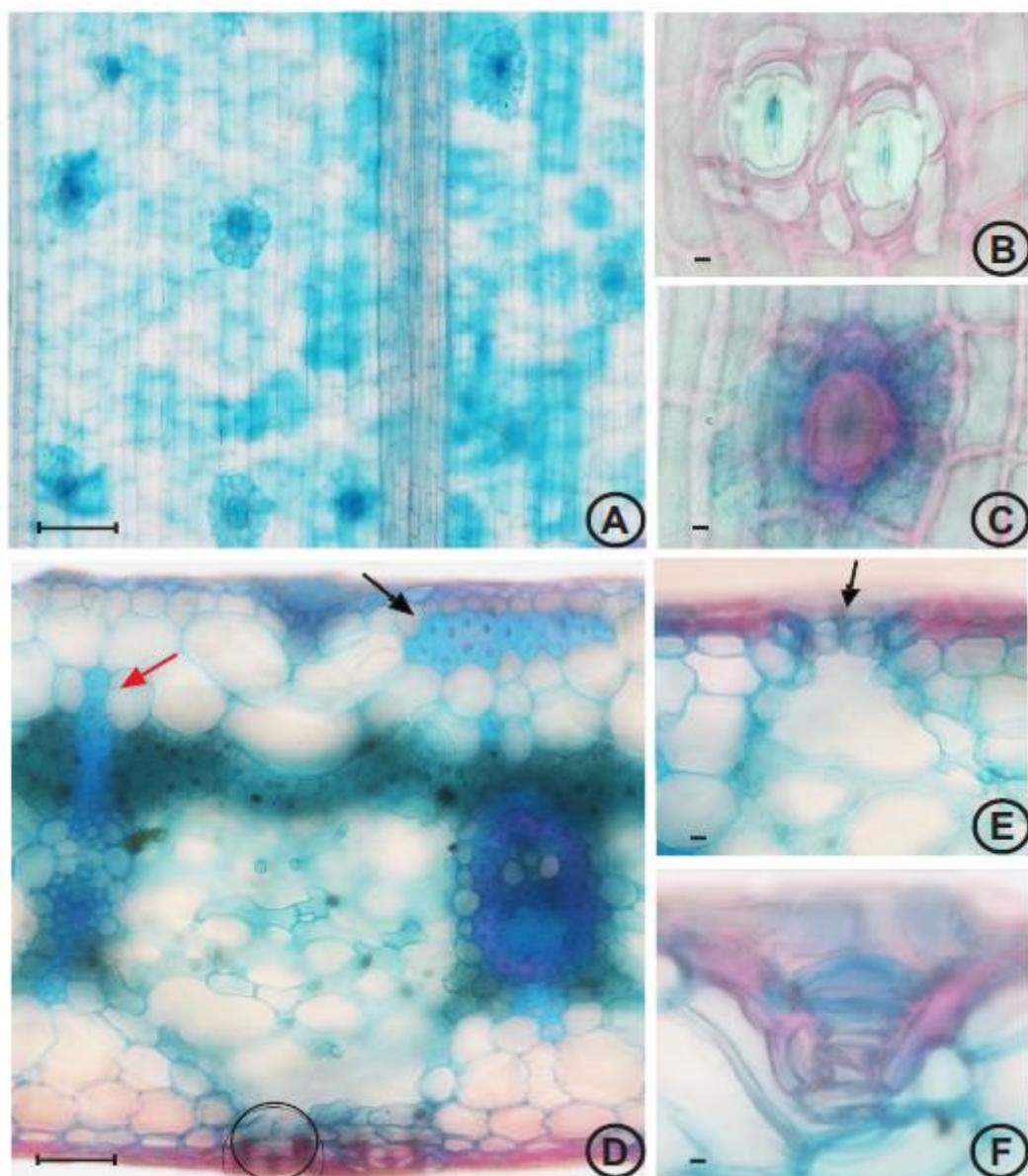


Figura 4.