

Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae)¹

ELISA M. AOYAMA² e MARIA DAS GRAÇAS SAJO^{2,3}

(recebido: 2 de outubro de 2002; aceito: 11 de setembro de 2003)

ABSTRACT – (Leaf structure of *Aechmea* Ruiz & Pav. subgenus *Lamprococcus* (Beer) Baker and related species (Bromeliaceae)). With the aim of recognising useful features for taxonomic purposes, we studied the leaf anatomy of 25 taxa that are morphologically related (13 of *Aechmea* subgenus *Lamprococcus*, three of *Ronnbergia* E. Morren & André, four of *Araeococcus* Brongn. and five of *Lymania* Read). Although all leaves are hypostomatic and have a dorsiventral mesophyll with a hypodermis, they show some features that characterise each species. These features include, the stomata position on leaf surface, the presence or absence of substomatic occlusions, the occurrence or not of fibre clusters in the mesophyll, the nature of the cell walls of the vascular bundle sheaths and the cell morphology of the diaphragm that interrupt the air channels. By associating these characters we have elaborated an identification key for the studied taxa, based on the leaf structure.

Key words - *Aechmea*, leaf anatomy, taxonomy

RESUMO – (Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae)). Com o objetivo de colaborar na delimitação taxonômica de *Aechmea*, subgênero *Lamprococcus*, foram estudadas as folhas de 25 táxons morfológicamente relacionados entre si (13 de *Aechmea*, três de *Ronnbergia* E. Morren & André, quatro de *Araeococcus* Brongn. e cinco de *Lymania* Read). Apesar das folhas serem todas hipostomáticas e possuírem mesofilo dorsiventral portador de hipoderme, elas exibem características que podem ser utilizadas na delimitação de cada representante. Essas características incluem: posição dos estômatos na superfície foliar, presença ou não de oclusão nas câmaras subestomáticas, ocorrência ou não de grupos de fibras dispersos no mesofilo, natureza da parede das células que compõem as bainhas e extensões dos feixes vasculares e morfologia das células dos diafragmas, que interrompem os canais de aeração. A distribuição desses caracteres, nos diferentes táxons, permitiu elaborar uma chave de identificação, com base apenas na estrutura foliar.

Palavras-chave - *Aechmea*, anatomia foliar, taxonomia

Introdução

Bromeliaceae é uma família predominantemente neotropical, exceto por *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr. do oeste africano. Inclui cerca de 56 gêneros e 2.700 espécies (Luther & Sieff 1996) distribuídas em três subfamílias bem definidas: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae (Smith & Downs 1974, 1977, 1979) e encontra-se amplamente distribuída no Brasil, principalmente na Mata Atlântica (Reitz 1983). Reúne plantas herbáceas, geralmente epífitas, com folhas dispostas em rosetas e densamente imbricadas num eixo curto que termina numa inflorescência do tipo espiga ou panícula, onde se observam brácteas de cores vistosas (Tomlinson 1969). Apresenta adaptações particulares que consistem, fundamentalmente, na progressiva redução estrutural e

funcional das raízes e no concomitante desenvolvimento de características foliares, tais como parênquima armazenador de água, tecidos de sustentação e principalmente escamas epidérmicas. Considerando-se essa variabilidade estrutural, o estudo da anatomia foliar de seus representantes pode possibilitar especulações associadas à filogenia, fisiologia, ecologia e taxonomia (Braga 1977).

A anatomia foliar das Bromeliaceae vem sendo estudada, com objetivos diversos. Tomlinson (1969), numa revisão abrangente, caracterizou cada uma das três subfamílias com base, especialmente, na organização das escamas foliares, dos estômatos e do mesofilo. Alguns trabalhos descrevem as folhas de determinadas espécies, como o de Braga (1977) com bromélias da amazonia e o de Souza & Neves (1996) com quatro espécies de *Tillandsia*. Outros estudam as escamas foliares sob o ponto de vista fisiológico (Benzing & Burt 1970, Benzing *et al.* 1976, Benzing 1976) ou relacionam a morfologia dessas estruturas com a filogenia da família (Strehl 1983). Determinados estudos utilizaram a morfo-anatomia foliar no entendimento taxonômico de diferentes grupos, como o de Robinson (1969) que

1. Parte da dissertação de mestrado de E.M. Aoyama, UNESP, Rio Claro.
2. Universidade Estadual Paulista, Departamento de Botânica, Caixa Postal 199, 13506-900 Rio Claro, SP, Brasil.
3. Autor para correspondência: mgsajo@rc.unesp.br

delimitou as espécies de *Connelia*, *Cottendorfia* e *Navia* (Pitcairnioideae) e o de Sajo *et al.* (1998), que analisaram a estrutura foliar de 68 espécies de Bromeliaceae, descrevendo seis grupos distintos.

Aechmea Ruiz & Pav., com cerca de 135 espécies e oito subgêneros (*Podaechmea*, *Lamprococcus*, *Aechmea*, *Ortgiesia*, *Platyaechmea*, *Pothuava*, *Macrochordion* e *Chevaliera*), é o maior gênero da subfamília Bromelioideae (Smith & Downs 1979). Representa um grupo taxonomicamente problemático, cujos limites conceituais não são bem delineados e onde se encontram reunidos táxons, morfologicamente, discordantes pela inexistência de gêneros que possam abrigá-los (Smith & Downs 1979). Segundo Leme (1997), recentemente, foram criados os gêneros *Lymania* Read e *Ursulaea* Read & H.U. Baensch a partir de táxons de *Aechmea*.

Com objetivo de colaborar no entendimento taxonômico das espécies de *Aechmea*, subgênero *Lamprococcus*, foi realizado um estudo comparativo da estrutura foliar de 25 táxons, sendo que 13 deles pertencem ao grupo alvo (*Aechmea*, subgênero *Lamprococcus*) e os demais representam táxons intimamente relacionados a ele.

Material e métodos

O material estudado é proveniente da coleção de plantas vivas de Elton M.C. Leme, situada no local denominado "Refúgio dos Gravatás", Teresópolis, RJ, onde as espécies encontram-se assim numeradas:

Subgênero *Lamprococcus*:

- Aechmea andersonii* H. Luther & Leme – 4006
- Aechmea capixabae* L.B.Sm. – 542
- Aechmea corymbosa* (Mart. ex Schult. f.) Mez – 3227
- Aechmea farinosa* (Regel) L.B. Sm. – 4322
- Aechmea fulgens* Brongn. – 1576 e 4232
- Aechmea glandulosa* Leme – 4380
- Aechmea racinae* L.B. Sm. – 977
- Aechmea victoriana* L.B. Sm. – 333
- Aechmea victoriana* var. *discolor* M.B. Foster – 004
- Aechmea warasii* E. Pereira – 734 e 210
- Aechmea weilbachii* var. *albipetala* Leme & A. Costa – 2679

- Aechmea weilbachii* var. *weilbachii* Didr. – 168
- Aechmea weilbachii* var. *viridiseipala* E. Pereira & Leme – 552

Espécies morfologicamente relacionadas:

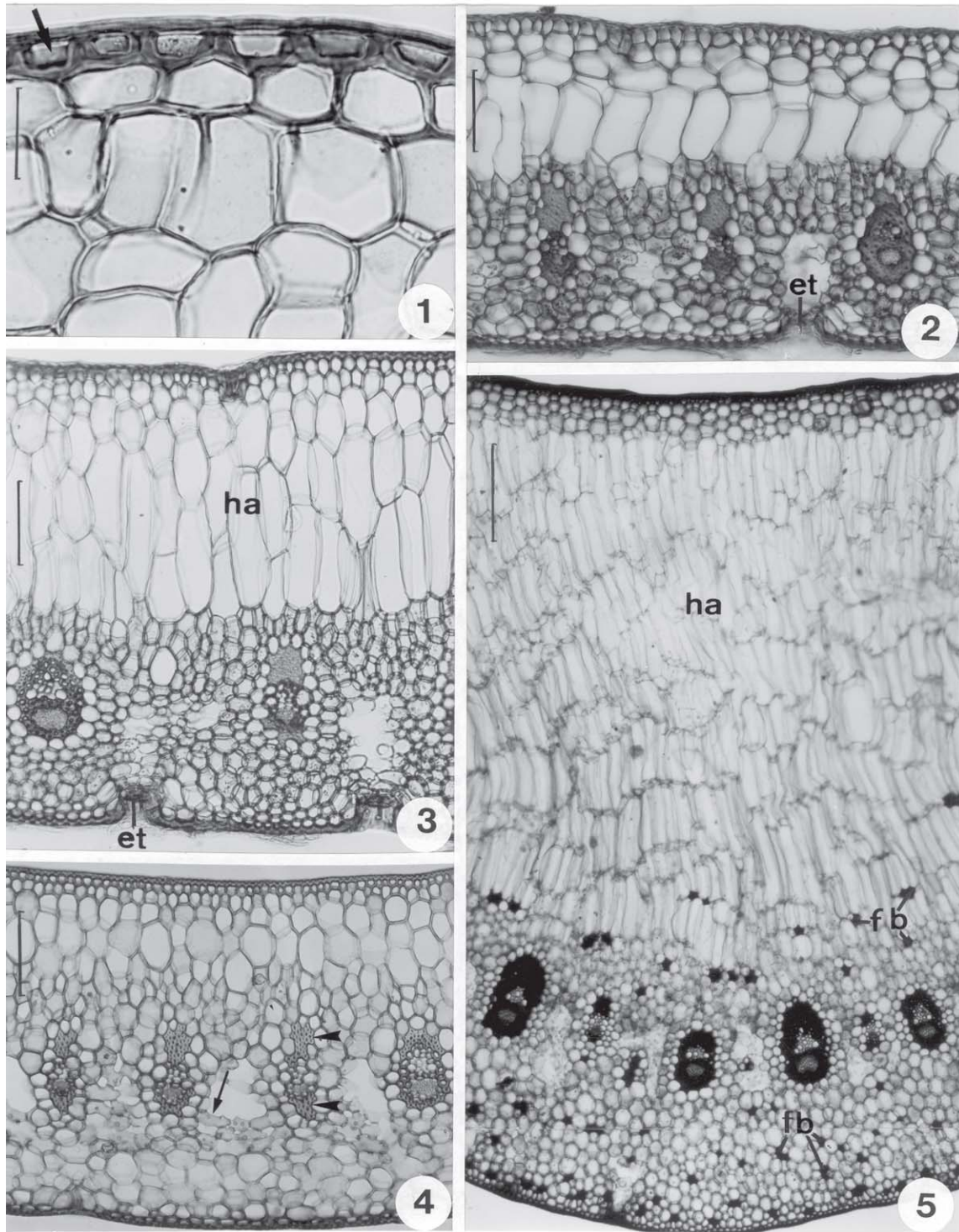
- Araeococcus flagelifolius* Harms – 4044
- Araeococcus micranthus* Brongn. – 4174
- Araeococcus montanus* Leme – 4371
- Araeococcus parviflorus* (Mart. & Schult. f.) Lindm. – 4651 e 2992
- Lymania alvimii* (L.B. Sm. & Read) Read – 807
- Lymania azurea* Leme – s/n
- Lymania corallina* (Brongn. ex Beer) Read – 2981
- Lymania globosa* Leme – 2989
- Lymania smithii* Read – 4326 e 2972
- Ronnbergia brasiliensis* E. Pereira & I.A. Penna – 3023
- Ronnbergia carvalhoi* Martinelli & Leme – s/n
- Ronnbergia neoregeloides* Leme – 4368.

Foram retiradas amostras da porção mediana do limbo, de folhas adultas coletadas da periferia das rosetas. O material foi fixado em FAA 50 e posteriormente transferido para etanol 50% (Johansen 1940). Os cortes transversais, obtidos à mão livre com o auxílio de lâmina de barbear, foram clareados em solução de hipoclorito de sódio 20%, corados com azul de astra (solução aquosa 1%) e safranina aquosa 1% (Bukatsch 1972) e montados em gelatina glicerinada. Foram realizados testes para detectar a presença de lignina com floroglucina acidificada (Jensen 1962); amido com solução de Lugol (Sass 1951); sílica com fenol líquido (Johansen 1940) e cristais de oxalato de cálcio com ácido sulfúrico a 50% (Chamberlain 1932). Os resultados foram registrados através de fotomicrografias, obtidas em fotomicroscópio com projeção da escala micrométrica.

Resultados e Discussão

Todas as folhas estudadas são revestidas por epiderme uniestratificada, cujas células apresentam espessamento pronunciado nas paredes anticlinais e periclinal interna, resultando num lume diminuto (figura 1). Embora em algumas espécies de *Ronnbergia* E. Morren & André e *Aechmea* Ruiz & Pav. as paredes celulares desse tecido sejam lignificadas, não se observa a presença de lignina na epiderme da maioria dos representantes estudados (tabela 1). Nas faces adaxial e abaxial da epiderme, de todas as folhas, observam-se

Figures 1-5. Leaves in cross section. 1. *Araeococcus flagelifolius*: adaxial surface of epidermis formed by small cells with silica body inside (arrow). 2. *Ronnbergia carvalhoi*, with sunken stomata (et). 3. *Ronnbergia neoregeloides*, with a developed water-tissue (ha) and sunken stomata (et). 4. *Araeococcus parviflorus*, showing elongated cells (arrow) of the diaphragm that interrupt the air channels and small vascular bundles with sheath extensions formed by sclerified cells (arrow heads). 5. *Araeococcus micranthus*, with a developed water-tissue (ha) and dispersed fibres (fb) in the mesophyll. Bars = 30 µm (1), 100 µm (2-4), 300 µm (5).



Figuras 1-5. Secções transversais foliares. 1. *Araeococcus flagelifolius*: superfície adaxial da epiderme, mostrando células de lume reduzido e portadoras de corpúsculo silicoso (seta). 2. *Ronnbergia carvalhoi*, com estômatos (et) localizados abaixo do nível das demais células epidérmicas. 3. *Ronnbergia neoregeloides*, portadora de hipoderme aquífera (ha) desenvolvida e estômatos (et) localizados abaixo do nível das demais células epidérmicas. 4. *Araeococcus parviflorus*, onde se observam células alongadas (seta) formando o diafragma, que interrompe o canal de aeração, e agrupamentos de fibras que formam as extensões de bainha nos feixes vasculares de menor calibre (cabeças de seta). 5. *Araeococcus micranthus*, com hipoderme aquífera (ha) bastante desenvolvida e grupos de fibras (fb) não associados aos feixes vasculares. Barra = 30 µm (1), 100 µm (2-4), 300 µm (5).

Tabela 1. Aspectos observados na epiderme foliar das espécies estudadas ((AB) = superfície abaxial; + = presença; - = ausência).

Table 1. Epidermal features observed on leaves of the studied species ((AB) = abaxial surface; + = presence; - = absence).

Espécies	Paredes lignificadas	Nível dos estômatos na epiderme		Oclusão da câmara subestomática
		mesmo nível	abaixo	
<i>Aechmea andersonii</i>	-	+	-	+
<i>Aechmea capixabae</i>	+	+	-	+
<i>Aechmea corymbosa</i>	-	+	-	-
<i>Aechmea farinosa</i>	-	+	-	-
<i>Aechmea fulgens</i>	-	+	-	+
<i>Aechmea glandulosa</i>	-	+	-	+
<i>Aechmea racinae</i>	-	+	-	-
<i>Aechmea victoriana</i>	(AB)	+	-	+
<i>Aechmea victoriana</i> var. <i>discolor</i>	-	+	-	+
<i>Aechmea warasii</i>	-	+	-	+
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>albipetala</i>	(AB)	+	-	+
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>viridisepala</i>	-	+	-	+
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>weilbachii</i>	(AB)	+	-	+
<i>Araeococcus flagelifolius</i>	-	+	-	-
<i>Araeococcus micranthus</i>	-	+	-	+
<i>Araeococcus montanus</i>	-	+	-	-
<i>Lymania alvimii</i>	-	+	-	-
<i>Lymania azurea</i>	-	+	-	-
<i>Lymania corallina</i>	-	+	-	-
<i>Lymania globosa</i>	-	+	-	-
<i>Lymania smithii</i>	-	+	-	-
<i>Ronnbergia brasiliensis</i>	+	-	+	-
<i>Ronnbergia carvalhoi</i>	-	-	+	-
<i>Ronnbergia neoregelioides</i>	+	-	+	-

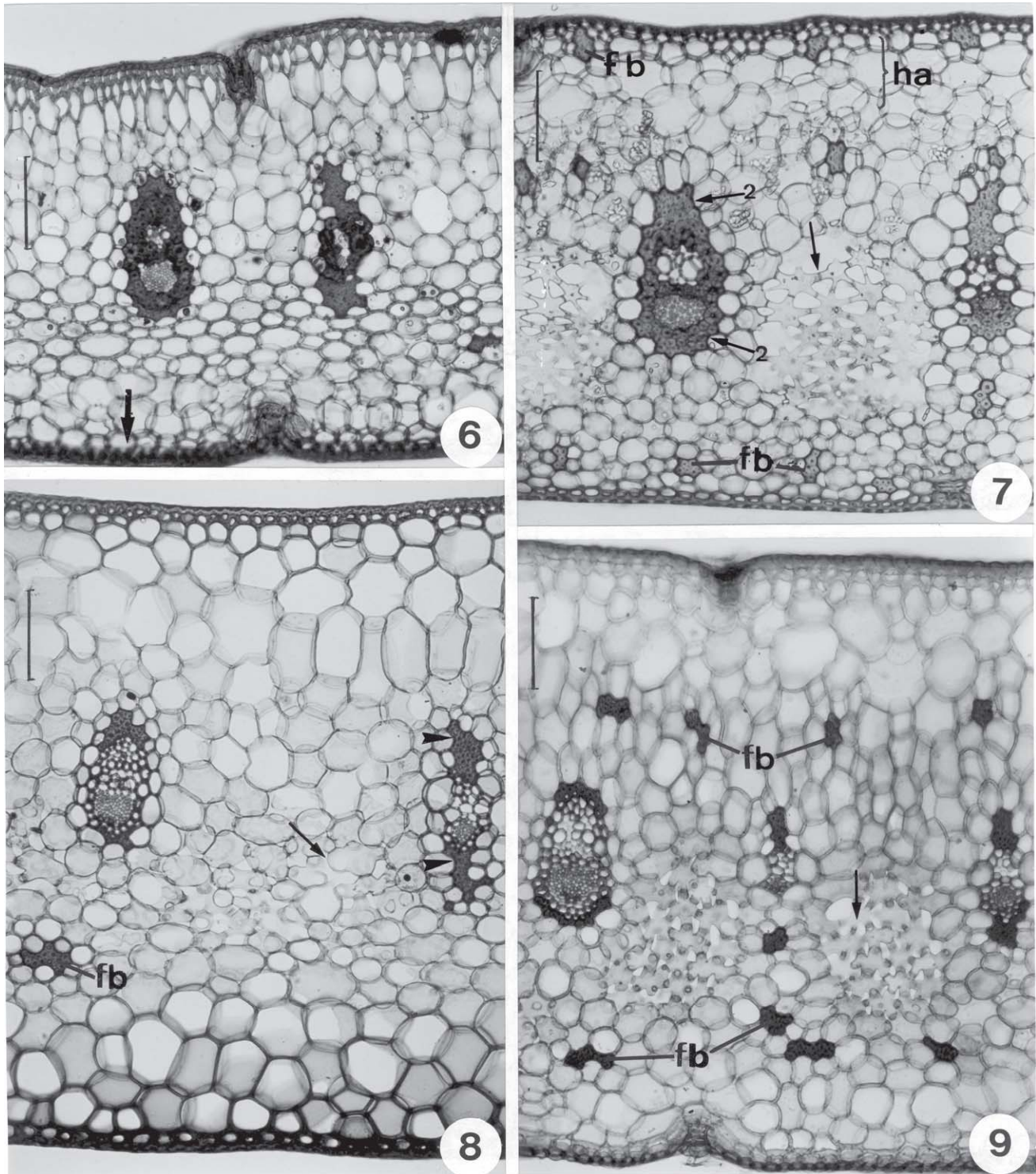
escamas (figuras 6, 9) e o mesofilo é sempre dorsiventral (figuras 2-13). Corpúsculos silicosos, associados ao controle da luminosidade (Krauss 1949), são freqüentes no interior das células epidérmicas, principalmente na face adaxial (figura 1).

As folhas são hipostomáticas e, nas três espécies de *Ronnbergia* estudadas, os estômatos se localizam abaixo do nível das demais células epidérmicas (figuras 2, 3; tabela 1) o que, segundo Tomlinson (1969), dificultaria a perda de água. Nas demais espécies, os

estômatos ocorrem no mesmo nível das células epidérmicas (figura 11; tabela 1).

Estômatos com câmaras subestomáticas ocluídas, como observado na figura 11, ocorrem na maioria das espécies de *Aechmea* e em *Araeococcus micranthus* Brongn. (tabela 1). Tal oclusão, originada de células hipodérmicas modificadas que se projetam para o interior da câmara subestomática, foi também observada em *Aechmea echinata* (Leme) Leme por Sajo *et al.* (1998). Segundo Krauss (1949), essa estrutura teria a

Figures 6-9. Leaves in cross section. 6. *Lymania corallina*, with a narrow water-tissue on the abaxial surface (arrow). 7. *Aechmea weilbachii* var. *viridisepala*, with an unclear distinction between the water-tissue (ha) and the chlorenchyma, groups of fibres (fb) close to both surfaces and star shaped cells forming the diaphragm of the air channels (arrow); observe cells with thick walls surrounding xylem and phloem (arrows 2). 8. *Lymania globosa*, showing isodiametric cells of the diaphragm that interrupt the air channels (arrow), dispersed fibres (fb) in the mesophyll and small vascular bundles with sheath extensions (arrow heads). 9. *Aechmea glandulosa*, showing star shaped cells (arrow) of the diaphragm of the air channels and groups of fibres (fb) dispersed on the mesophyll. Bar = 100 µm.



Figuras 6-9. Secções transversais foliares. 6. *Lymania corallina*, portadora de hipoderme aquífera abaxial pouco desenvolvida (seta). 7. *Aechmea weilbachii* var. *viridisejala*, com limite pouco nítido entre hipoderme aquífera (ha) e tecido fotossintetizante, grupos de fibras (fb) alinhados próximo às duas superfícies e células estreladas formando o diafragma dos canais de aeração (setas); notar calotas de células com paredes espessadas adjacentes ao xilema e ao floema (setas 2). 8. *Lymania globosa*, mostrando células isodiamétricas do diafragma, que interrompe o canal de aeração (seta), fibras (fb) não associadas aos feixes vasculares e extensões de bainha nos feixes vasculares de menor calibre (cabeças de seta). 9. *Aechmea glandulosa*, mostrando células estreladas (seta), que formam os diafragmas dos canais de aeração, e grupos de fibras (fb) não associados aos feixes vasculares. Barra = 100 µm.

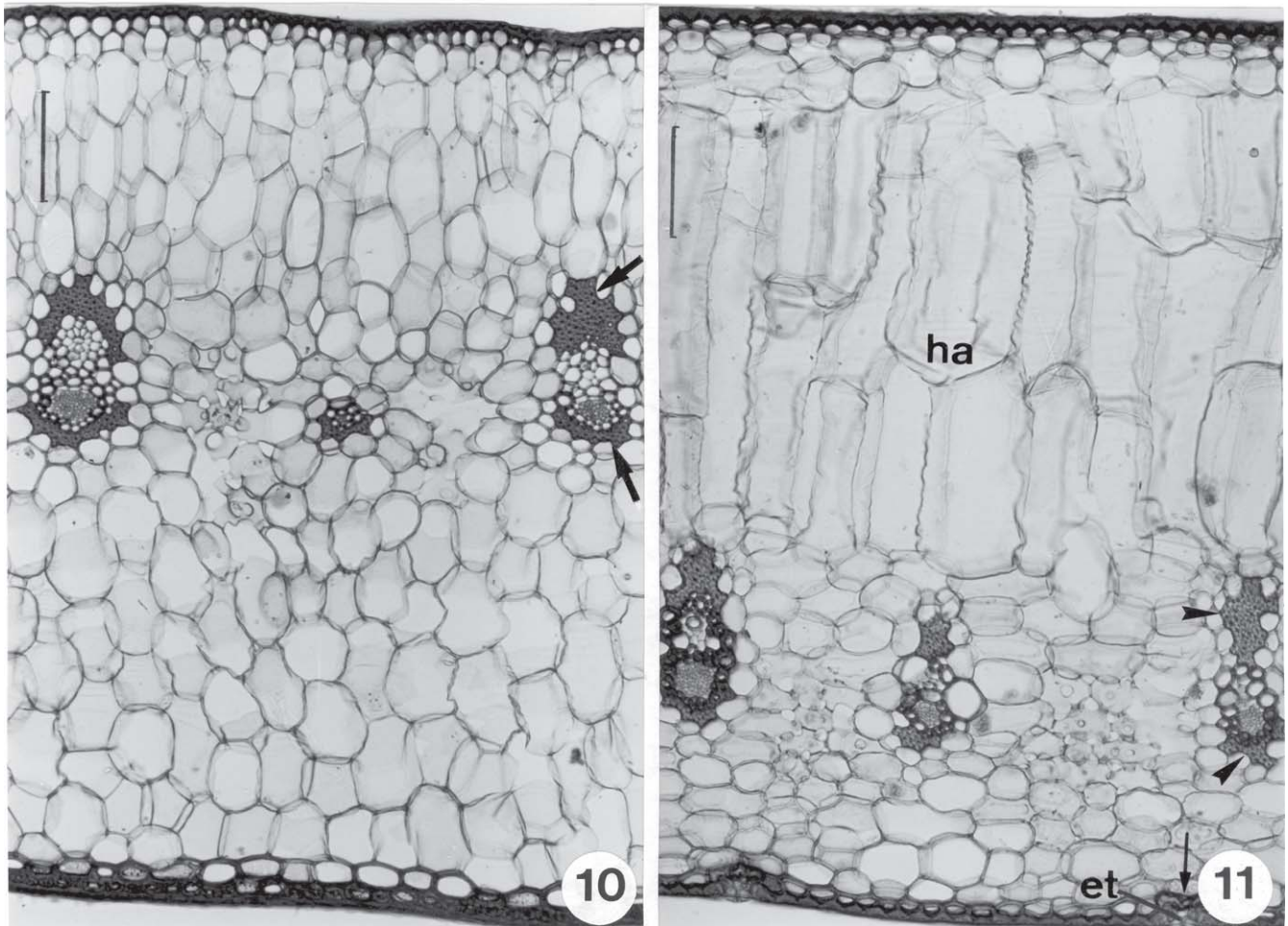
função de suporte mecânico, mantendo a abertura do poro mesmo quando a folha está flácida.

Adjacente às duas superfícies foliares, observa-se em todas as espécies a ocorrência de uma hipoderme (tabela 2), conforme descrito por Tomlinson (1969) para outros representantes da família. Esse tecido, mais desenvolvido na face adaxial, é constituído por várias camadas celulares e, dependendo da forma e grau de espessamento parietal, ele pode ser reconhecido como um tecido mecânico ou armazenador de água (aquéífero).

O tecido mecânico ocorre próximo às duas faces foliares e é formado por uma a duas camadas de células

de lume reduzido, cujas paredes espessadas apresentam depósito de lignina em algumas espécies de *Aechmea* (tabela 2). Na face abaxial o tecido mecânico é interrompido pelas câmaras subestomáticas (figuras 2, 3). O tecido armazenador de água ou aquíífero ocupa posição mais interna e é composto por células aclorofiladas de paredes delgadas (figuras 2-9, 11-13), cujo número de camadas, forma e tamanho celular variam de acordo com a espécie considerada.

Na face adaxial, de folhas de determinadas espécies, o limite entre a hipoderme aquíífera e o tecido fotossintetizante não é nítido (figuras 4, 8). Em outras,



Figuras 10-11. Secções transversais foliares. 10. *Aechmea corymbosa*, mostrando feixes vasculares em posição mediano-superior no mesofilo, devido à ausência de hipoderme aquíífera, e calotas de células com paredes espessadas adjacentes ao xilema e ao floema (setas). 11. *Aechmea capixabae*, mostrando estômato (et) com câmara sub-estomática ocluída (seta), hipoderme aquíífera desenvolvida (ha) e células de paredes esclerificadas que formam as extensões de bainha, nos feixes vasculares de menor calibre (cabeças de seta). Barra = 100 μ m.

Figures 10-11. Leaves in cross section. 10. *Aechmea corymbosa*, with vascular bundles in a median-superior position due to the absence of the water-tissue and cells with thick walls surrounding xylem and phloem (arrows). 11. *Aechmea capixabae*, showing stomata (et) with occluded sub-stomatal chamber (arrow), developed water-tissue (ha) and small vascular bundles with sheath extensions of sclerified cells (arrow heads). Bar = 100 μ m.

Tabela 2. Aspectos anatômicos observados no mesofilo das espécies estudadas (+ = presença; - = ausência; AL = células alongadas; (EN) = endoderme; ET = células estreladas; IS = células isodiamétricas; lig. = lignificadas; n/lig. = não lignificadas).

Table 2. Mesophyll features observed in the studied species (+ = presence; - = absence; AL = elongated cells; (EN) = endoderms; ET = star shaped cells; IS = isodiametric cells; lig. = lignified; n/lig. = not lignified).

Espécies	Hipoderme										
	mecânica		aquífera		Canais de aeração	Grupos de fibras		Grãos de amido	Clorênquima radiado	Ráfides	
	lig.	n/lig.	<1/3	>1/2		lig.	n/lig.				lig.
<i>Aechmea andersonii</i>	+	-	-	+	ET	-	+	+	(EN)	+	-
<i>Aechmea capixabae</i>	+	-	-	+	ET	-	-	-	(EN)	+	+
<i>Aechmea corymbosa</i>	+	-	-	-	ET	-	-	-	-	+	-
<i>Aechmea farinosa</i>	+	-	-	+	ET	-	+	-	(EN)	+	-
<i>Aechmea fulgens</i>	-	+	-	+	IS	-	+	-	+	+	-
<i>Aechmea glandulosa</i>	-	+	+	-	ET	+	-	-	+	+	-
<i>Aechmea racinae</i>	-	+	-	-	ET	-	+	-	(EN)	+	+
<i>Aechmea victoriana</i>	-	+	-	+	ET	-	+	-	(EN)	+	-
<i>Aechmea victoriana</i> var. <i>discolor</i>	-	+	-	+	ET	-	+	-	-	+	-
<i>Aechmea warasii</i>	-	+	-	+	ET	-	+	-	(EN)	+	-
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>albipetala</i>	+	-	+	-	ET	+	-	-	(EN)	+	-
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>viridiseipala</i>	-	+	+	-	ET	+	-	+	(EN)	-	-
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>weilbachii</i>	-	+	+	-	ET	+	-	+	(EN)	+	-
<i>Araeococcus flagelifolius</i>	-	+	+	-	ET	+	-	-	-	+	-
<i>Araeococcus micranthus</i>	-	+	-	+	ET	+	-	-	(EN)	+	+
<i>Araeococcus montanus</i>	-	+	+	-	IS	-	-	-	-	+	-
<i>Araeococcus parviflorus</i>	-	+	+	-	AL	-	-	-	+	-	-
<i>Lymania alvimii</i>	-	+	-	+	-	-	+	-	(EN)	+	+
<i>Lymania azurea</i>	-	+	+	-	IS	-	-	-	-	-	-
<i>Lymania corallina</i>	-	+	+	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Lymania globosa</i>	-	+	+	-	IS	-	+	-	+	-	-
<i>Lymania smithii</i>	-	+	+	-	IS	-	+	-	(EN)	+	-
<i>Ronnbergia brasiliensis</i>	-	+	-	+	AL	-	-	-	(EN)	-	+
<i>Ronnbergia carvalhoi</i>	-	+	-	+	AL	-	-	-	-	-	-
<i>Ronnbergia neoregeltoides</i>	-	+	-	+	AL	-	-	-	-	-	-

o tecido armazenador de água é bastante distinto e formado por células anticlinalmente desenvolvidas, que muitas vezes ocupam a metade ou mais do tecido foliar (tabela 2), como observado em *Ronnbergia neoregelioides* Leme (figura 3), *Araeococcus micranthus* (figura 5), *Lymania alvimii* (L.B. Sm. & Read) Read e em algumas espécies de *Aechmea* (figura 11-13). Na face abaxial, a região aquífera da hipoderme é composta por uma a duas camadas de células isodiamétricas e menores, quando comparadas com as presentes na face adaxial (figura 6). Dentre as folhas estudadas, somente em *Aechmea corymbosa* (Mart. ex Schult. f.) Mez não se verifica a ocorrência de um tecido armazenador de água (tabela 2); nessa espécie (figura 10) todas as células parenquimáticas do mesofilo são portadoras de cloroplastídeos.

O clorênquima situa-se entre as hipodermes das duas faces foliares e pode ser contínuo, como em *Lymania corallina* (Brongn. ex Beer) Read (figura 6), ou apresentar canais longitudinais de aeração, ocasionalmente interrompidos por diafragmas de células braciformes (figuras 4, 7-9), como nas demais espécies estudadas (tabela 2). Tais canais, situados entre os feixes vasculares e unidos às câmaras subestomáticas, apresentam diâmetro variável e células alongadas (figura 4), isodiamétricas (figura 8) e estreladas (figuras 7, 9), dependendo da espécie considerada (tabela 2). Segundo Gilmartin *et al.* (1989), tais canais facilitariam a ventilação foliar, em espécies de ambientes méxicos.

Em muitos representantes, as células do clorênquima se dispõem de forma concêntrica ao redor dos feixes vasculares (figura 14), como em folhas com síndrome Kranz. Entretanto, conforme comentado por Sajo *et al.* (1998), somente estudos fisiológicos sobre as vias fotossintéticas dessas plantas poderão confirmar a ocorrência de metabolismo C4 em Bromeliaceae.

Nas folhas, de algumas espécies de *Araeococcus* Brongn. (figura 5), de *Lymania* Read (figura 8) e de *Aechmea* (figuras 7, 9), observam-se grupos de fibras (fb) não associados aos feixes vasculares e dispersos no clorênquima. Tais fibras podem ser ou não lignificadas (tabela 2). Em *Aechmea weilbachii* var. *viridisepala* E. Pereira & Leme (figura 7) e

A. weilbachii Didr. var. *weilbachii* ocorrem também grupos de fibras lignificadas alinhados próximos às duas faces foliares.

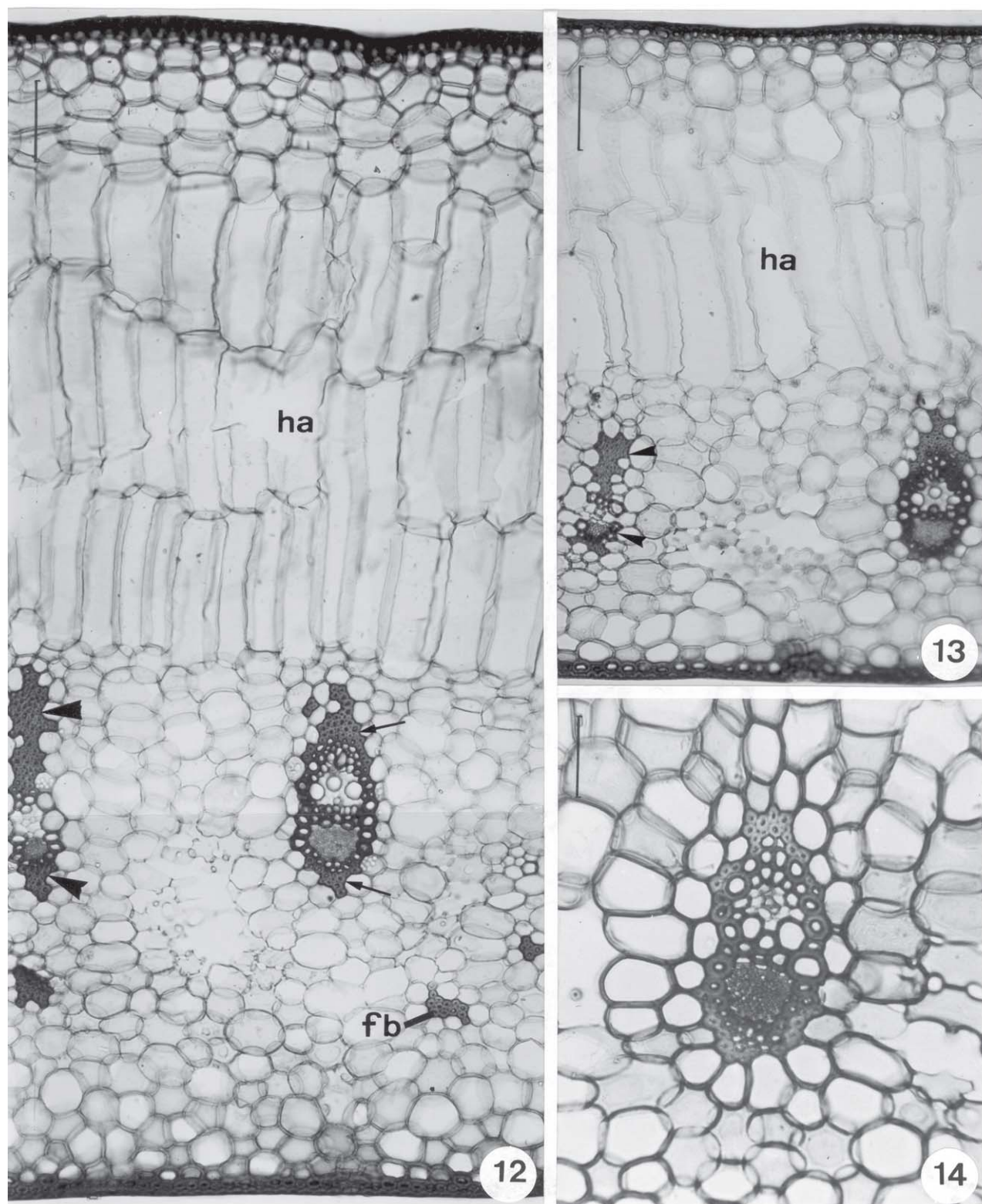
Em todas as espécies estudadas, os feixes vasculares colaterais dispõem-se em uma única série nas lâminas, onde os maiores se alternam com menores (figuras 2-13). Em *Aechmea corymbosa* (figura 10), que não possui tecido armazenador de água, os feixes aparecem na região central do mesofilo; nas folhas onde o tecido armazenador de água é desenvolvido os feixes encontram-se deslocados para a face abaxial (figuras 2-3, 5, 11-13).

Os feixes vasculares de maior calibre apresentam-se, em *Ronnbergia* (figuras 2-3), em algumas espécies de *Araeococcus*, em *Lymania corallina* (figura 6), nas três variedades de *Aechmea weilbachii* (figura 7) e em *A. glandulosa* Leme (figura 9), envolvidos por uma bainha de células portadoras de paredes lignificadas (tabela 3). Nas demais espécies de *Aechmea* (figuras 10-13), de *Lymania* e de *Araeococcus* as células da bainha do feixe possuem paredes espessadas, mas não lignificadas (tabela 3). Nesses feixes, também, é comum a ocorrência de calotas de células com paredes espessadas adjacentes ao xilema e ao floema (figuras 8, 10, 12; tabela 3); tais calotas, ausentes em *Araeococcus micranthus* (figura 5) e *A. flagelifolius* Harms, são formadas por células de paredes lignificadas nas três variedades de *Aechmea weilbachii* e *A. glandulosa*, e por células de paredes celulósicas, nos demais representantes estudados (tabela 3).

Nos feixes vasculares de menor calibre observam-se, para a maioria das espécies (tabela 3), extensões de bainha formadas por células de paredes espessadas (figuras 4, 7, 11-13). Nas três variedades de *Aechmea weilbachii* (figura 7) e em *Aechmea glandulosa* (figura 9), as células dessas extensões possuem paredes lignificadas, enquanto que nos demais representantes as paredes são de natureza celulósica (tabela 3).

Grãos de amido no interior das células fotossintetizantes, como observado na figura 8, ocorrem em *Araeococcus parviflorus* (Mart. & Schult. f.) Lindm. e na maioria das espécies de *Lymania* e *Aechmea*. Estes grãos de amido também são freqüentes

Figures 12-14. Leaves in cross section. 12. *Aechmea warasii*, showing developed water-tissue (ha), group of fibres (fb) dispersed on the mesophyll, cells with thick walls surrounding xylem and phloem (arrows) and small vascular bundles with sheath extensions (arrow heads). 13. *Aechmea victoriana* var. *discolor*, with developed water-tissue (ha) and small vascular bundles with sheath extensions (arrow heads). 14. *Araeococcus montanus*: vascular bundle with radiating chlorenchyma. Bar = 100 µm (12-13), 50 µm (14).



Figuras 12-14. Secções transversais foliares. 12. *Aechmea warasii*, mostrando hipoderme aquífera (ha) desenvolvida, grupos de fibras (fb) não associados aos feixes vasculares, feixe vascular com calotas de células de paredes espessadas adjacentes ao xilema e ao floema (setas) e extensões de bainha nos feixes vasculares de menor calibre (cabeças de seta). 13. *Aechmea victoriana* var. *discolor*, com hipoderme aquífera (ha) desenvolvida e extensões de bainha nos feixes vasculares de menor calibre (cabeças de seta). 14. *Araeococcus montanus*: detalhe de feixe vascular, mostrando o parênquima clorofiliano disposto de forma concêntrica ao seu redor. Barra = 100 μ m (12-13), 50 μ m (14).

Tabela 3. Aspectos observados nos feixes vasculares das folhas das espécies estudadas (+ = presença; - = ausência; lig. = lignificada; não lig. = não lignificada).

Table 3. Vascular bundle features observed on leaves of the studied species (+ = presence; - = absence; lig. = lignified; não lig. = not lignified).

Espécies	Feixes de maior calibre				Feixes de menor calibre	
	bainha dos feixes		calotas adjacentes ao xilema e floema		extensão da bainha	
	lig.	não lig.	lig.	não lig.	lig.	não lig.
<i>Aechmea andersonii</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea capixabae</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea corymbosa</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea farinosa</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea fulgens</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea glandulosa</i>	+	-	+	-	+	-
<i>Aechmea racinae</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea victoriana</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea victoriana</i> var. <i>discolor</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea warasii</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>albipetala</i>	+	-	+	-	+	-
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>viridisepala</i>	+	-	+	-	+	-
<i>Aechmea weilbachii</i> var. <i>weilbachii</i>	+	-	+	-	+	-
<i>Araeococcus flagelifolius</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Araeococcus micranthus</i>	+	-	-	-	-	-
<i>Araeococcus montanus</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Araeococcus parviflorus</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Lymania alvimii</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Lymania azurea</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Lymania corallina</i>	+	-	-	+	-	+
<i>Lymania globosa</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Lymania smithii</i>	-	+	-	+	-	+
<i>Ronnbergia brasiliensis</i>	+	-	-	+	-	+
<i>Ronnbergia carvalhoi</i>	+	-	-	+	-	+
<i>Ronnbergia neoregelioides</i>	+	-	-	+	-	+

nas células da endoderme, nas folhas da maioria das espécies (tabela 2).

Em *Ronnbergia brasiliensis* Pereira & I.A. Penna, *Araeococcus micranthus*, *Lymania alvimii*, *Aechmea capixabae* L.B.Sm. e *A. racinae* L.B.Sm. ocorrem idioblastos portadores de ráfides na região aquífera da hipoderme (tabela 2); em *Ronnbergia brasiliensis*, eles também estão presentes no parênquima fotossintetizante.

Analisando as folhas estudadas, nota-se que em *Ronnbergia* os estômatos se situam abaixo da epiderme (figuras 2, 3) e nos demais gêneros eles ocupam o mesmo nível das células desse tecido (tabela 1). Também nas espécies de *Ronnbergia*, as folhas possuem hipoderme aquífera desenvolvida e os diafragmas que

interrompem os canais de aeração são formados por células alongadas (tabela 2).

Em *Araeococcus*, as folhas são bastante variáveis (figuras 4, 5): algumas espécies possuem hipoderme aquífera evidente e grupos de fibras não associados aos feixes vasculares (figura 5); em outras, o limite entre as regiões mecânicas e aquífera da hipoderme não é nítido e não se observam grupos de fibras no mesofilo (figura 4).

As folhas de *Lymania* se assemelham pela ocorrência de hipoderme aquífera pouco desenvolvida (figuras 6, 8), com exceção de *L. alvimii* onde esse tecido ocupa mais da metade do mesofilo (tabela 2). Grupos de fibras não lignificadas encontram-se distribuídos no mesofilo, da maioria das espécies desse

gênero (tabela 2), e, nas folhas que possuem canais de aeração, os diafragmas são formados por células isodiamétricas (figura 8).

Para as espécies de *Aechmea*, subgênero *Lamprococcus*, foi possível reconhecerem-se dois grupos distintos: um, abrangendo *Aechmea glandulosa* e as três variedades de *Aechmea weilbachii*, que possuem folhas com hipoderme aquífera pouco desenvolvida e grupos de fibras lignificadas dispersas no mesofilo (figuras 7, 9); nesse mesmo grupo, as células que envolvem os feixes vasculares e que formam as extensões de bainha também possuem paredes lignificadas. No outro grupo de *Aechmea*, que reúne as demais espécies do subgênero, a maioria das folhas possui hipoderme aquífera evidente, que ocupa a metade ou mais do mesofilo (figuras 11-13); esse tecido armazenador de água só não aparece nas folhas de *A. corymbosa*, que é uma espécie amazônica e vive num ambiente com alto teor de umidade (E.M.C. Leme, dados não publicados). Além de parênquima aquífero desenvolvido, em todas as folhas dessas espécies, as células que envolvem os feixes vasculares e que formam as extensões de bainha não possuem paredes lignificadas. Todos os representantes apresentam folhas com canais de aeração interrompidos por células estreladas, com exceção de *A. fulgens* Brongn., onde essas células são isodiamétricas, como observado em *Lymania*. Câmaras subestomáticas ocluídas também são frequentes nas espécies desse grupo de *Aechmea*

(tabela 1).

Comparando as folhas dos diferentes táxons estudados, é possível dizer que *Ronnbergia* difere de *Aechmea* subgênero *Lamprococcus* por apresentar estômatos aprofundados na epiderme. Em *Lymania*, *L. alvimii* apresenta folhas semelhante às de algumas espécies de *Aechmea*, que também possuem hipoderme aquífera evidente (figuras 11, 12); entretanto esta espécie é facilmente reconhecida pela ausência dos canais de aeração no mesofilo, que ocorrem nas folhas de todas as *Aechmea* (tabela 2). No caso de *Araeococcus*, algumas folhas possuem hipoderme aquífera pouco desenvolvida (figura 4), como algumas espécies de *Aechmea* (figuras 7, 9); entretanto, ao contrário de *Araeococcus*, nas folhas de *Aechmea* com hipoderme aquífera pouco desenvolvida é constante a presença de grupos de fibras não associados aos feixes vasculares (figura 12; tabelas 2, 3).

Determinados caracteres foliares, como a presença de células parenquimáticas dispostas de forma radiada ao redor dos feixes vasculares e grãos de amido no mesofilo são de ampla ocorrência nas espécies estudadas. Outros, como ausência de hipoderme aquífera, ausência de canais de aeração e presença de lignina, nas células epidérmicas, aparecem em poucos táxons estudados. Combinando-se as características, foi possível elaborar a seguinte chave de identificação para as espécies de *Aechmea* subgênero *Lamprococcus* e táxons relacionados:

1. Hipoderme aquífera ausente *Aechmea corymbosa*
1. Hipoderme aquífera presente
 2. Estômatos sempre em nível abaixo das demais células epidérmicas
 3. Células epidérmicas com paredes não lignificadas *Ronnbergia carvalhoi*
 3. Células epidérmicas lignificadas
 4. Parênquima clorofiliano e hipoderme aquífera com idioblastos portadores de ráfides *Ronnbergia brasiliensis*
 4. Parênquima clorofiliano e hipoderme aquífera sem idioblastos portadores de ráfides *Ronnbergia neoregelioides*
 2. Estômatos sempre no mesmo nível das demais células epidérmicas
 5. Câmaras subestomáticas ocluídas
 6. Grupos de fibras no mesofilo ausentes *Aechmea capixabae*
 6. Grupos de fibras no mesofilo presentes
 7. Fibras lignificadas
 8. Fibras dispersas no mesofilo e distribuídas paralelamente à superfície da lâmina
 9. Presença de clorênquima em disposição radiada ao redor dos feixes vasculares *Aechmea weilbachii* var. *weilbachii*
 9. Ausência de clorênquima em disposição radiada ao redor dos feixes vasculares *Aechmea weilbachii* var. *viridisepala*
 8. Fibras dispersas somente no mesofilo

- 10. Feixes vasculares de menor calibre sem extensão de bainha ... *Araeococcus micranthus*
- 10. Feixes vasculares de menor calibre com extensão de bainha
 - 11. Hipoderme mecânica formada por células lignificadas *Aechmea weilbachii* var. *albipetala*
 - 11. Hipoderme mecânica formada por células não lignificadas *Aechmea glandulosa*
- 7. Fibras não lignificadas
 - 12. Hipoderme mecânica formada por células lignificadas *Aechmea andersoni*
 - 12. Hipoderme mecânica formada por células não lignificadas
 - 13. Canais de aeração interrompidos por células isodiamétricas *Aechmea fulgens*
 - 13. Canais de aeração interrompidos por células estreladas
 - 14. Células epidérmicas lignificadas *Aechmea victoriana*
 - 14. Células epidérmicas não lignificadas
 - 15. Células do mesofilo com grãos de amido *Aechmea warasii*
 - 15. Células do mesofilo sem grãos de amido ... *Aechmea victoriana* var. *discolor*
- 5. Câmara subestomática não ocluída
 - 16. Presença de grupos de fibras no mesofilo
 - 17. Fibras lignificadas *Araeococcus flagelifolius*
 - 17. Fibras não lignificadas
 - 18. Feixe de maior calibre com bainha de células lignificadas *Lymania corallina*
 - 18. Feixe de maior calibre com bainha de células não lignificadas
 - 19. Hipoderme mecânica formada por células lignificadas *Aechmea farinosa*
 - 19. Hipoderme mecânica formada por células não lignificadas
 - 20. Canais de aeração ausentes *Lymania alvimii*
 - 20. Canais de aeração presentes
 - 21. Canais interrompidos por células estreladas *Aechmea racinae*
 - 21. Canais interrompidos por células isodiamétricas
 - 22. Bainha de clorênquima com disposição concêntrica nos feixes vasculares *Lymania smithii*
 - 22. Ausência de clorênquima com disposição concêntrica nos feixes vasculares *Lymania globosa*
 - 16. Ausência de grupos de fibras no mesofilo
 - 23. Células do mesofilo com grãos de amido *Araeococcus parviflorus*
 - 23. Células do mesofilo sem grãos de amido
 - 24. Bainha de clorênquima com disposição radiada nos feixes vasculares *Araeococcus montanus*
 - 24. Ausência de clorênquima com disposição radiada nos feixes vasculares *Lymania azurea*

Agradecimentos – Ao Dr. Elton M.C. Leme por ter fornecido e identificado o material; a Suzana Lúcia Proença pela revisão da nomenclatura botânica; ao CNPq pela bolsa de produtividade em pesquisa de M.G. Sajo (Processo 303517/02-2).

Referências bibliográficas

- BENZING, D.H. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. *Selbyana* 1:330-348.
- BENZING, D.H. & BURT, K.M. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97:269-279.
- BENZING, D.H., HENDERSON, K., KESSEL, B. & SULAK, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany* 63:1009-1014.
- BRAGA, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. *Acta Amazonica* 7:1-74.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zum Doppelfarbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61:255.
- CHAMBERLAIN, C.J. 1932. *Methods in plant histology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- GILMARTIN, A.J., BROWN, G.K., VARADARAJAN, G.S. & NEIGHBOURS, M. 1989. Status of *Glomeropitcairnia* within evolutionary history of Bromeliaceae. *Systematic Botany* 14:339-348.
- JENSEN, W.A. 1962. *Botanical histochemistry: principles and practice*. Freeman, San Francisco.

- JOHANSEN, D.A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw Hill, New York.
- KRAUSS, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the Pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. Botanical Gazette 110:333-404.
- LEME, E.M.C. 1997. *Canistrum*: Bromélias da Mata Atlântica. Salamandra, Rio de Janeiro.
- LUTHER, H.E. & SIEFF, E. 1996. An alphabetical list of bromeliad binomials. The Bromeliad Society, Oregon.
- REITZ, P.R. 1983. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. In Flora Ilustrada Catarinense (R. Reitz, ed.). Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, p.1-58.
- ROBINSON, H. 1969. A monograph on foliar anatomy of the genera *Connelia*, *Cottendorfia* and *Navia* (Bromeliaceae). Smithsonian Contribution to Botany 2:1-41.
- SAJO, M.G., MACHADO, S.R. & CARMELLO-GUEREIRO, S.M. 1998. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. In *Canistropsis*: Bromélias da Mata Atlântica (E.M.C. Leme, ed.). Salamandra, Rio de Janeiro, p.101-111.
- SASS, J.E. 1951. Botanical Microtechnique. The Iowa State College Press, Ames.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1974. Bromeliaceae (Pitcairnioideae). Flora Neotropica (monograph 14, part 1). Haffner Press, New York.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1977. Bromeliaceae (Tillandsioideae). Flora Neotropica (monograph 14, part 2). Haffner Press, New York.
- SMITH, L.B. & DOWNS, R.J. 1979. Bromeliaceae (Bromelioideae). Flora Neotropica (monograph 14, part 3). Haffner Press, New York.
- SOUZA, R.C.O.S. & NEVES, L.J. 1996. Anatomia foliar de quatro espécies de *Tillandsia*. Bromélia 3:28-39.
- STREHL, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de bromeliáceas. Iheringia 31:105-119.
- TOMLINSON, P.S. 1969. Anatomy of the Monocotyledons. III Commelinales – Zingiberales. Oxford University Press, Oxford.