

DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

Verificou-se que, nas seis espécies estudadas, as epidermes mostram a estrutura característica para toda a família: parede periclinal externa delgada, parede periclinal interna e anticlinais espessas, lume geralmente pequeno e portador de corpo silicoso esférico (Tomlinson, 1969).

Krauss (1949) comenta que as células da epiderme de *Ananas comosus* (L.) Merr. apresentam seu diâmetro maior disposto em ângulo reto em relação ao eixo longitudinal da folha. Menciona também vários autores que trataram de outras espécies de Bromeliaceae, inclusive *Ananas comosus* (L.) Merr., para os quais este fato passou despercebido ou foi ignorado. Isto não está de acordo com os dados obtidos neste trabalho, pois em todas as espécies estudadas, inclusive uma espécie de *Ananas*, as células epidérmicas apresentaram seu diâmetro maior disposto na mesma direção do comprimento da folha. A observação de Krauss poderia ser correta para a base da folha, onde geralmente as células apresentam-se pequenas ou irregulares e, principalmente para a margem das folhas com acúleos quando estes ocorrem. Na margem das folhas com acúleos, as células têm seu eixo maior disposto em ângulo reto em relação ao comprimento da folha, o que pode ser visto freqüentemente, também, na base das folhas.

Nas espécies tratadas neste trabalho, observa-se que *Ananas ananassoides* e *Streptocalyx poeppigii* apresentam, em toda a epiderme superior da folha, células epidérmicas pequenas, quadradas ou retangulares; *Aechmea setigera* e *Vriesea splitgerberi* possuem células pequenas apenas nas regiões base-meio e base-margem e *Aechmea mertensii* e *Tillandsia adpressiflora* têm apenas as células da base-margem pequenas. *Ananas ananassoides* apresenta, além das características citadas acima, as células da margem um pouco alongadas, o que foi observado também por Krauss (1949) em *Ananas comosus* (L.) Merr..

Foi observado que as células localizadas entre escamas próximas e entre escamas e estômatos apresentam o tamanho reduzido e forma irregular; na região basal, onde geralmente o número de escamas é maior, as células têm o tamanho pequeno e forma irregular normalmente. Isto mostra que o tamanho médio das células e a forma regular ou irregular estão intimamente ligados ao número de escamas. Neste caso, acredita-se que as escamas limitam o crescimento das células. Por outro lado, comparando-se espécies diferentes, as que apresentaram as células de maior tamanho médio não foram aquelas que possuíam o menor número de escamas. Isto permite supor que o número de escamas pode influenciar o crescimento das células epidérmicas apenas dentro da mesma folha, não sendo porém, o responsável direto pelo tamanho das células epidérmicas numa determinada espécie. Outros fatores poderiam estar influenciando.

As únicas relações encontradas entre o tamanho menor das células e espécies, foram de que estas espécies são provavelmente espécies menos evoluídas e são as únicas espécies em que as escamas estão distribuídas em filas mais ou menos regulares em todas as regiões da folha.

Considerando o aspecto ondulado das paredes, De Bary (1884) comenta que dentro de uma planta e plantas diferentes da mesma espécie, o grau de ondulação das paredes celulares varia com as condições ambientais. São lisas em regiões secas e mais onduladas nas regiões mais úmidas.

De um modo geral, todas as plantas estudadas apresentaram alto grau de ondulação das paredes celulares anticlinais; levando em consideração que na campina a umidade relativa é de 81% e 90% e na campinarana é de 91% e 97%, reforça-se a hipótese de De Bary.

Contudo, a espécie que possui paredes menos onduladas é *Vriesea splitgerberi*, que se encontra próxima à campinarana, onde a umidade é maior que na campina.

Em relação à espessura da parede periclinal interna, Wittmack (1888), Richter (1891) e Linsbauer (1911) acreditavam que esta varia de acordo com o habitat das espécies, com paredes mais espessas em espécies de habitat muito seco, de forma que tal espessamento protege os tecidos internos em ambientes desfavoráveis.

Com exceção de *Vriesea splitgerberi*, todas as espécies da campina e limites desta com campinarana mostraram tais paredes muito espessas. Observando os dados sobre umidade, pode-se notar que no caso não haveria necessidade de tal espessamento.

Talvez o espessamento da parede represente uma proteção contra o excesso de iluminação, o que justifica *Vriesea splitgerberi* ter paredes menos espessas e desenvolver-se à sombra.

No que se refere à presença de corpos silicosos, encontrados nos lumes das células epidérmicas, muitos autores têm-na relacionada, em outras espécies de monocotiledôneas, com uma redução da perda de água (Yoshida, Ohnishi & Kitagishi, 1962). Desta forma, pode-se pensar que a estrutura foliar de Bromeliaceae é um complexo de organização altamente adaptada a problemas hídricos, associando-se à presença de corpos silicosos outros fatores já relacionados anteriormente.

Krauss (1949) comenta que corpos silicosos são altamente refrativos. Baumert (1907) acreditava que os corpos silicosos poderiam servir na dispersão da luz; pensou ter descoberto uma possível função para os corpos silicosos: proteção contra muita iluminação, não pode porém, comprovar tal hipótese como verdadeira. Na campina, *Ananas ananassoides*, que possui corpos silicosos grandes, é encontrado à sombra. Contudo, uma vez que esta espécie ocorre em lugares fora da campina, muito expostos à iluminação e desenvolve-se bem, pode-se pensar que sua ocorrência na campina, à sombra, seja um habitat secundário.

Solereider e Meyer (1929) referem-se à sílica ausente de paredes de células epidérmicas finas em espécies de *Canistrum*, *Guzmania*, *Pitcairnia*, *Tillandsia* e *Vriesea*. Nas espécies tratadas aqui a presença de corpos silicosos é praticamente constante em espécies com células epidérmicas de paredes espessas. *Vriesea splitgerberi* possui na região basal as paredes anticlinais e periclinal interna espessas e tem corpo silicoso. Na região do meio e ápice, as células têm as referidas paredes espessas, mas como o tamanho da célula é maior, o lume também o é e não tem corpo silicoso. É possível que mais do que o espessamento, a presença do corpo silicoso estaria relacionada com o tamanho do lume das células epidérmicas.

Nas folhas de *Aechmea setigera*, a ocorrência de corpos silicosos nas células da epiderme mostra-se um tanto irregular. Os corpos silicosos são encontrados em todas as regiões da folha, mas principalmente nas células localizadas próximas às escamas e estômatos. Em corte, as células epidérmicas de *Aechmea setigera* apresentam paredes muito espessas, lume muito pequeno, portanto, se a teoria da relação entre espessura da parede e lume e presença de corpo silicoso fosse correta deveriam conter corpo silicoso, o que não acontece. Não foi possível nesta espécie fazer uma correlação entre a ocorrência de corpos silicosos e um fator que a delimitasse.

Quanto à disposição, número, tamanho e estrutura das escamas, em relação às regiões delimitadas dentro da folha, observa-se que *Ananas ananassoides* e *Streptocalyx poeppigii* apresentam escamas dispostas em fileiras quase que invariavelmente em toda a extensão foliar; *Aechmea setigera*, *Aechmea mertensii* e *Vriesea splitgerberi* têm suas escamas distribuídas em fileiras apenas no ápice e no meio e *Tillandsia adpressiflora* não tem suas escamas em filas; a distribuição destas não obedece a uma padronização que pudesse ser observada.

Dentro da folha de cada espécie, verifica-se que a região que geralmente mostra maior número de escamas é a região basal. Poderia ser que dentro de uma folha a organização das

escamas em fileiras estivesse ligada ao número de escamas.

Entre espécies diferentes, nota-se que *Tillandsia adpressiflora* tem maior número em toda a extensão foliar do que nas outras espécies e não possui a típica distribuição das escamas em fileiras. *Aechmea mertensii* possui em todas as regiões da folha o número de escamas menor que das folhas de *Ananas ananassoides* e *Streptocalyx poeppigii* e só possui escamas em fileiras nas regiões do meio e ápice da folha, enquanto estas duas últimas espécies mantêm uma organização mais ou menos constante em relação às fileiras.

Quanto ao tamanho e estrutura, verifica-se que a tendência é haver especialização funcional das escamas, conforme a região em que se encontram. Em *Aechmea setigera*, *Tillandsia adpressiflora* e *Vriesea splitgerberi* as escamas da base têm geralmente a metade do tamanho daquelas do meio e ápice. Nas demais espécies, este tamanho é mais ou menos semelhante entre as regiões. Tomlinson (1969) diz que de um modo geral as escamas da base são maiores que as escamas das outras partes da folha.

Além disso, nota-se uma grande diferença estrutural, principalmente, em *Tillandsia adpressiflora* e *Vriesea splitgerberi* entre escamas da base e meio/ápice. Nas escamas da base da folha de *Tillandsia adpressiflora*, ocorre menor número de células do escudo e com espessamento na parede externa das células pericêntricas, já nas escamas do meio e ápice o número de células do escudo é maior e apresentam cavidades nas células periféricas. As escamas da base-meio de *Vriesea splitgerberi* têm as paredes internas das células pericêntricas espessadas.

Relacionando-se tais dados com as possíveis funções realizadas pelas escamas nota-se que :

— se as escamas estiverem relacionadas com a absorção de água (Schimper, 1884) e esta acumula-se na região basal da folha, pode-se pensar que as escamas desta região, que por mais tempo permanecem em contato com a água sejam mais adaptadas a esta função do que as demais;

— se a função de absorção de água pelas escamas é feita principalmente por suas células vivas e se estas são as células centrais do escudo, células do pedículo e células basais, então o caráter adaptativo à função de absorção seria desenvolvido nestas células. Neste caso, as escamas da base não precisariam ter um grande escudo, o que na realidade não possuem, mas sim aumentar a superfície de absorção, que seria representada pelo maior número de escamas, o que ocorre na região basal da folha.

Considerando-se ainda o espessamento das paredes externas das células pericêntricas, tem-se a impressão de que na região basal da folha a absorção de água ocorre diretamente pelas células centrais, passando destas para o pedículo e não lateralmente pelo espaço entre escudo e epiderme.

Já as escamas da região do meio e ápice da folha poderiam estar mais adaptadas a outras funções, como proteção. Assim sendo, estas escamas não necessitariam ocorrer em grande número, desde que representassem uma cobertura eficiente sobre a epiderme.

No caso de *Tillandsia adpressiflora*, as células periféricas do escudo possuem cavidades sobre cuja função nada se sabe. Tomlinson (1969) encontrou em *Tillandsia recurvata* uma estrutura de aspecto semelhante à qual se refere como "verrugas" (warts). Em *Tillandsia adpressiflora*, a primeira impressão que se tem é de que as células dos escudos estão cobertas por papilas. Uma revisão detalhada da estrutura em níveis sucessivos de focalização e em cortes, revelou que na realidade as "papilas" nada mais são do que cavidades.

Tomlinson (1969) notou que *Tillandsia recurvata*, num experimento de Baumert, apresentou a maior resistência à insolação. Se a estrutura descrita por Tomlinson para as escamas distais da folha de *Tillandsia recurvata* for semelhante à encontrada em *Tillandsia adpressiflora* então suas funções devem ser semelhantes.

Em todas as espécies estudadas, verificou-se que o número de escamas é maior no meio da folha e menor na margem.

A estrutura das células da epiderme inferior das folhas é semelhante à estrutura das células da epiderme superior.

Em *Ananas ananassoides*, *Streptocalyx poeppigii*, *Aechmea setigera* e *Vriesea splitgerberi*, os estômatos e escamas estão distribuídos em faixas na região do meio e do ápice da folha, porém, na base dispõem-se em filas.

Aechmea mertensii possui os estômatos e escamas dispostos em filas, praticamente em todas as regiões da folha, já em *Tillandsia adpressiflora*, a distribuição de escamas e estômatos não é padronizada.

Em *Aechmea mertensii* e *Vriesea splitgerberi*, (menos freqüentemente) os escudos das escamas não cobrem os estômatos.

Devido ao relacionamento estrutural entre escamas e estômatos, que ocorre em *Ananas ananassoides*, *Aechmea setigera*, *Streptocalyx poeppigii* e *Tillandsia adpressiflora*, pode-se supor que haja também um relacionamento funcional de proteção contra transpiração, função esta já citada por vários autores.

Assim, caso todas as espécies fossem do tipo de metabolismo ácido crassuláceo, como ocorre normalmente em Bromeliaceae, teriam seus estômatos abertos à noite. Para que tal ocorresse, seria necessário que as escamas mantivessem seus escudos levantados, o que exigiria uma certa quantidade de água (as escamas mantêm-se colapsadas contra a superfície epidérmica, quando estão secas). Na campina, à noite, com uma pequena baixa de temperatura, condensa-se vapor d'água e as superfícies foliares ficam completamente molhadas. Isto seria o suficiente para permitir que os escudos das escamas se levantassem, desobstruindo a entrada para a penetração do ar. Durante o dia as escamas estariam colapsadas, impedindo que ocorresse transpiração através dos estômatos.

Na maioria das espécies, existem projeções laterais das células da margem da câmara subestomática em direção à entrada da mesma no sentido de obstruí-la, impedindo a perda de água. No caso de *Ananas ananassoides*, as células da epiderme vizinhas do estômato penetram pela região polar dos mesmos, de for-

ma que fecham parcialmente a entrada da câmara subestomática. Tomlinson (1969) também observou este aspecto em *Ananas bracteatus*.

Em *Aechmea mertensii*, onde as escamas não cobrem os estômatos, estes possuem projeções esclerificadas provenientes da margem da câmara subestomática, como uma obstrução permanente, ou quase permanente.

O número de estômatos, em todas as espécies, cresce da base para o ápice, havendo uma pequena variação entre o número da margem e do meio de uma mesma região.

Como a base das folhas acumula água e os estômatos não efetuam muitas trocas gasosas nestas condições, há poucos estômatos nesta região. O número de estômatos cresce em direção ao ápice, onde a água absorvida, principalmente na base, seria transpirada.

A relação média de estômatos para escamas na epiderme inferior em cada espécie é:

	Estômato	:	Escama
— <i>Aechmea mertensii</i>	2,98	:	1
— <i>Ananas ananassoides</i>	1,53	:	1
— <i>Streptocalyx poeppigii</i>	1,53	:	1
— <i>Aechmea setigera</i>	1,50	:	1
— <i>Vriesea splitgerberi</i>	1,24	:	1
— <i>Tillandsia adpressiflora</i>	0,57	:	1

Segundo Tomlinson (1969), esta proporção é maior em P.tcairnioideae e Bromelioideae e menor em Tillandsioideae, decrescendo das menos especializadas (terrestres) para as mais especializadas (epífitas).

Na relação anterior, vê-se que a ordem está mais ou menos dentro da observação de Tomlinson, com exceção de *Aechmea mertensii* e *Vriesea splitgerberi*. *Aechmea mertensii* com maior número de estômato por escama, é uma espécie muito encontrada na campina como epífita, só ocorrendo como terrestre acidentalmente, quando o ramo da árvore, sobre o qual se encontra, cai. Uma vez que nesta espécie as escamas não estão estruturalmente relacionadas com os estômatos, o que justifica, em parte, o fato de possuir maior número de estômatos por escamas, pode-se supor que as projeções esclerificadas, que obstruem a en-

trada da câmara subestomática, sejam realmente eficientes no que se refere à proteção contra perda de água.

Caso semelhante ocorre com *Vriesea splitgerberi*, onde a relação de estômato por escama é quase de 1:1, a qual, no entanto, é encontrada, principalmente, como terrestre. Como os escudos de suas escamas não cobrem totalmente os estômatos, a proporção de estômatos para escamas não é uma relação importante para caracterizar o hábito da planta.

Em *Ananas ananassoides*, ocorrem estruturas semelhantes a estômatos na região base-meio das folhas, como não foi possível verificar a verdadeira natureza dessas estruturas através de cortes e devido à sua pequena ocorrência, não as discutimos aqui.

Sobre a estrutura da folha, organização e desenvolvimento de seus tecidos, observa-se que *Aechmea setigera*, *Ananas ananassoides* e *Streptocalyx poeppigii* apresentam as camadas de células superficiais esclerificadas. Na região basal da folha de *Aechmea setigera*, a hipoderme superior possui paredes delgadas. Em *Tillandsia adpressiflora*, somente a hipoderme inferior é esclerificada, o mesmo ocorrendo em *Vriesea splitgerberi*. Nas folhas de *Aechmea mertensii*, parece que o espessamento das paredes das células epidérmicas prolonga-se entre as células da camada adjacente, mas não se nota um nítido espessamento das paredes destas células.

Tietze (1906) considera a presença de camadas de células superficiais esclerificadas como característica de espécies terrestres não especializadas.

Tomlinson (1969) cita a ocorrência de camadas superficiais esclerosadas em espécies de *Ananas*, *Streptocalyx* e outros gêneros. Para *Aechmea*, indica a ocorrência de camada adaxial esclerótica contínua, uniforme ou algumas vezes com filas de células curtas abaixo de filas de escamas epidérmicas. Em *Tillandsia* e *Vriesea*, a hipoderme superior e inferior não se mostra normalmente com espessamento.

O parênquima aquífero apresenta-se muito desenvolvido nas espécies *Ananas ananassoides* e *Aechmea mertensii*. Nas demais espé-

cies, tem-se a impressão de que há uma redução estrutural acompanhada de duplicidade funcional dos parênquimas. Assim sendo, a função de reservar água estaria sendo desenvolvida pelo parênquima clorofiliano. Observa-se que de um modo geral as células do parênquima clorofiliano (com exceção das braciiformes) possuem número reduzido de cloroplastos em relação ao volume da célula. Na campina onde a intensidade luminosa é muito alta, a distribuição da água armazenada por toda a folha talvez fizesse com que os raios luminosos fossem filtrados. Nota-se que espécies, como *Aechmea mertensii*, sujeitas à muita exposição à luz solar, têm poucos cloroplastos e estes estão muito espalhados.

Em folhas de *Tillandsia adpressiflora* e *Vriesea splitgerberi*, o parênquima aquífero ocupa as camadas superior e inferior do mesófilo, o parênquima clorofiliano (com exceção do braciiforme) situa-se num espaço muito restrito, em compensação suas células estão repletas de cloroplastos.

As espécies que têm reforço de fibras esclerenquimáticas são *Ananas ananassoides*, *Streptocalyx poeppigii* (na base), *Aechmea setigera* e *Vriesea splitgerberi* (meio e ápice). Nas espécies com folhas mais espessas, este reforço é constituído por feixes de fibras, com aspecto de "ninhos" em corte transversal. Em *Vriesea splitgerberi*, o reforço apresenta-se sob a forma de fibras isoladas ou agrupadas em taixas, principalmente como um esqueleto de sustentação sobre e, às vezes, sob o parênquima braciiforme e no parênquima aquífero superior.

Aechmea mertensii tem folhas relativamente finas e não possui reforço extravascular, inclusive o reforço nos feixes vasculares é menos desenvolvido do que o de outras espécies. Em *Tillandsia adpressiflora*, não ocorre reforço de fibras além daquele dos feixes vasculares, em compensação estes são bem desenvolvidos.

O parênquima braciiforme é muito desenvolvido, em relação ao volume da folha em *Tillandsia adpressiflora* e *Vriesea splitgerberi*. Em corte transversal, verifica-se que estes estão em contato direto com a câmara subestomática.

mática. Tomlinson (1969) comenta que este tecido é pouco desenvolvido em epífitas extremas do gênero *Tillandsia*. Em *Aechmea mertensii*, este parênquima é pouco desenvolvido, nas demais espécies é mais ou menos proporcional ao volume foliar.

Os feixes vasculares, em todas as espécies, mostram num mesmo corte uma variação no tamanho dos feixes vasculares e no reforço de fibras.

Nota-se que a região dentro da folha que mais variações apresenta, quando comparada com a região meio-meio, é a base. Nesta pode-se constatar uma função específica na maioria dos casos: a de armazenamento de amido.

De um modo geral, observa-se que:

— *Ananas ananassoides* mantém um padrão estrutural mais ou menos semelhante ao observado nas outras espécies de *Ananas*. Tem uma estrutura com garantias de sobrevivência num ambiente xerofítico, principalmente pela presença do parênquima aquífero desenvolvido pelos estômatos em cavidades com câmara subestomática parcialmente obstruída por células epidérmicas portadoras de corpos silicosos. Segundo Smith (1971), *Ananas ananassoides* ocorre em terras pobres e sobre pedras, em condições realmente xerofíticas;

— *Streptocalyx poeppigii* e *Aechmea setigera* estão bem adaptadas estruturalmente ao hábito epifítico e podem se desenvolver bem na cam-

pina, pois, ainda que não tenham escamas muito especializadas para a absorção de água, têm condições de coletar água da chuva, armazenando-a na base das folhas e evitando transpiração excessiva através de estômatos cobertos por escamas. Como epífitas, não são muito especializadas, por serem plantas grandes, com folhas espessas. Possuem ainda um número de estômatos em relação ao de escamas muito grande, em comparação com *Ananas ananassoides*, que é terrestre;

— *Tillandsia adpressiflora* e *Vriesea splitgerberi* mostram caracteres anatômicos muito evoluídos, principalmente pela diferenciação estrutural e, provavelmente, funcional das escamas;

— *Aechmea mertensii* parece ser uma das espécies mais adaptadas às condições em que se encontra, pois sem possuir proteção de escamas sobre os estômatos, ocorre em grande escala. Tem uma diferença principal das outras espécies: as projeções laterais esclerificadas, que obstruem a entrada da câmara subestomática.

Todas as espécies vivem bem na campina. Se alguma espécie possui adaptações anatômicas especiais para este ambiente, não foi possível verificar devido à falta de elementos para comparação. Seria interessante para o futuro fazer análise semelhante de indivíduos dessas mesmas espécies, que fossem encontrados em ambientes diferentes.