

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

GHISLAINE MARIA LOBO

Morfoanatomia da reófito
***Dyckia brevifolia* Baker**
(Bromeliaceae)

Florianópolis, SC
2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

GHISLAINE MARIA LOBO

**Morfoanatomia da reófito
Dyckia brevifolia Baker
(Bromeliaceae)**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Santa Catarina, como requisito parcial para obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Orientadora: Dr^a: Marisa Santos

**Florianópolis, SC
2007**

Lobo, Ghislaine Maria

Morfoanatomia da reófito *Dyckia brevifolia* Baker (Bromeliaceae)

f. 102, figs.

Orientador: Dra. Marisa Santos

Dissertação (Mestrado) – Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

Bibliografia: f. 102

1. reófitas; 2. *Dyckia brevifolia*; 3. Bromeliaceae; 4. anatomia;

Ao meu grande companheiro e incentivador, Hélio Abreu Filho,
e a minha filha, Ana Caroline, luz de minha vida
Dedico

AGRADECIMENTOS

À Secretaria Municipal de Educação de Florianópolis pela oportunidade concedida, na realização deste aprimoramento.

À minha orientadora, Professora Marisa Santos, pela amizade, incentivo, compreensão e principalmente pelo exemplo de profissionalismo na dedicação à docência e à pesquisa.

Ao meu marido, Hélio Abreu filho, pelo companheirismo e encorajamento para o retorno ao estudo acadêmico.

Aos meus pais, que me encaminharam na vida e sempre incentivaram os meus estudos.

À “my teacher”, Kyria Finardi, pelo carinho, incentivo e correção do *abstract*.

Aos amigos do Laboratório de Anatomia Vegetal, em especial, Sérgio, Carol e Narah pela presença na realização deste estudo.

Ao Professor Ademir Reis pela sugestão da espécie a ser estudada e sua contribuição tanto na realização das coletas quanto nas discussões sobre as reófitas.

À bióloga doutoranda, Juliana Márcia Rogalski, por disponibilizar as plantas jovens, provenientes de sua pesquisa.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, em especial a coordenadora, Professora Maria Terezinha Silveira Paulilo e a Secretária, Vera Zapellini pela acolhida e apoio, fundamentais, para conclusão desta pesquisa.

Aos amigos, Zarah, Delir, Roque, Sérgio, Carol, Narah, Eliane, Dani, Tati, Tagi, Fernanda “Pelotas”, Lulu, e Fernanda “Blumenau”, que compartilharam das minhas angústias e alegrias.

Enfim, a todos que de alguma forma contribuíram com a realização deste trabalho.

RESUMO

Reófitas são plantas confinadas no leito de córregos e rios de fluxo rápido e sujeitas à ação de inundações freqüentes. Muitas espécies restritas a estes ambientes peculiares estão ameaçadas de extinção devido ao desmatamento e/ou construção de represas. Algumas espécies de *Dyckia* (Bromeliaceae) têm distribuição exclusiva em ambiente reofítico, entre elas *D. brevifolia*. O estudo teve como objetivo analisar a morfoanatomia dos órgãos vegetativos de *D. brevifolia* e as adaptações relacionadas ao hábitat reofítico. Amostras foram coletadas no Rio Itajaí-Açu (SC, Brasil). Foram feitas análises *in vivo* e testes histoquímicos. Amostras foram fixadas em glutaraldeído 2,5%, tampão fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2, desidratadas em série etílica e infiltradas em parafina e coradas com azul de astra/fucsina básica, ou infiltradas em hidroxietilmetacrilato e coradas com azul de astra/fucsina básica ou azul de toluidina, para estudo em microscopia ótica. Outras amostras desidratadas foram embebidas em HMDS, secas e analisadas em microscópio eletrônico de varredura. Para análise quantitativa, entre folhas de sol e de sombra, foi determinado o número mínimo amostral e dados comparados por teste *t*. As folhas de *D. brevifolia* são lanceoladas, com ápice agudo e bordo serrado, e constituídas por bainha e lâmina suculentas. Características da lâmina foliar: dorsiventral, hipostomática, com nervação paralela; epiderme uniestratificada; células epidérmicas com membrana cuticular espessa e paredes periclinais internas e anticlinais lignificadas; estômatos localizados em depressões e protegidos por tricomas peltados; fibras septadas e esclereides subepidérmicas; amplo hidrênquima aclorofilado adaxial; clorênquima próximo aos feixes vasculares; aerênquima com células estreladas e formando colunas de ar, longitudinais, e conectadas com câmaras subestomáticas; hidrênquima clorofilado, abaxial e alternando com aerênquima. *D. brevifolia* mostrou plasticidade foliar, nas folhas expostas ao sol, em relação às de sombra, a espessura da lâmina e do hidrênquima adaxial, os graus de suculência e esclerofilia e a densidade estomática aumentam, enquanto a índice foliar reduz. No caule, o estelo, formado por feixes vasculares colaterais dispersos em parênquima fundamental, é delimitado por meristema de espessamento secundário. Ocorrem raízes adventícias intracaulinares. As raízes adventícias são revestidas por epiderme uniestratificada, com pêlos absorventes, e, em fases avançadas de maturidade, por periderme. O córtex é constituído por: exoderme; parênquima externo compacto; anel esclerenquimático; parênquima interno, com espaços intercelulares, mais amplos no sentido basípeto, formando aerênquima; e endoderme, com espessamento das paredes celulares em "U". O sistema vascular, inicialmente triarco, torna-se poliarco, aumentando o número de arcos no sentido basípeto. O sistema vascular encontra-se delimitado externamente pelo periciclo, que origina muitas raízes laterais, e internamente pela medula, com células de paredes espessas e lignificadas. Aspectos morfoanatômicos de *D. brevifolia* são similares a outras Bromeliaceae, contudo, as características xeromorfas e hidromorfas constituem importantes adaptações às condições de vazantes e cheias do ambiente reofítico.

Palavras-chave: Reófitas, *Dyckia brevifolia*, Bromeliaceae, anatomia

ABSTRACT

Rheophytes are plants confined to the bed of swift-running streams and rivers and subject the action of frequent floods. Many restricted species to these unique environments are threatened of extinction due to the deforestation and/or construction of the dikes. Some species of *Dyckia* (Bromeliaceae) have exclusive distribution in the rheophytic environment, some of which are *D. brevifolia*. This study aimed at analyzing the morphoanatomy of the vegetative organs of *D. brevifolia* and the adaptation related to the rheophytic habitat. Samples were collected in the Itajaí-Açu River (SC, Brazil). *In vivo* analyses and histochemistry tests were made. Samples were fixed in glutaraldehyde 2,5%, in 0,1M sodium phosphate buffer, pH 7,2, dehydrated in graded ethanol and infiltrated in paraffin and stained with astra blue /basic fucsin, or infiltrated in with hydroxyethylmethacrylat and stained with astra blue /basic fucsin or toluidine blue, to study in microscopy optics. Other dehydrated samples were impregnated with HMDS, droughts and analyzed in a scanning electron microscopy. For quantitative analysis, among sun and shade leaves, the minimum number was determined and data compared for test *t*. *D. brevifolia* leaves are lanceolate with acute apex and serrated margins, with succulent sheath and blade. Characteristics of the leaf blade: dorsiventral, hypostomatic, with parallel venation; uniseriate epidermis, epidermal cells with thickened cuticular membrane and lignified inner periclinal and anticlinal walls; stomata located in the depths and covered by peltate trichomes; subepidermic septate fibers and sclereids; wide abaxial achlorophyll hydrenchyma; chlorenchyma near to the vascular bundle; aerenchyma with stellate cells forming longitudinal air columns connected with substomatal chambers, abaxial chlorophyll hydrenchyma and alternating with aerenchyma. *D. brevifolia* showed leaf plasticity in leaves exposed to the sun, in relation to the ones in the shades, increase the thickness of the blade and of adaxial hydrenchyma, the degrees of succulence and sclerophily and the stomatal density, while decreases the leaf index. In stem, the stele is delimited by secondary thickening meristem and constituted for dispersed collateral vascular bundles in ground parenchyma. Intracauline adventitious roots occur. The adventitious roots have uniseriate epidermis with root-hairs and periderm, in later mature stages. The cortex is composed of exodermis; compact outer parenchyma; schlerenchymatic ring; inner parenchyma, with intercellular spaces, wider in the basipetal direction, forming aerenchyma; and endodermis, with thickening cellular wall in "U". The vascular system, initially triarch, becomes polyarch, increasing the number of arcs in the basipetal direction. The vascular system is externally limited by pericycle, which originates many lateral roots, and internally by pith, with thickened and lignified walls cells. Morphoanatomy aspects of *D. brevifolia* are similar to others Bromeliaceae, however, the xeromorphic and hydromorphic characteristics constitute important adaptations to the flood and low water periods in the rheophytic environment.

Keywords: rheophytes, *Dyckia brevifolia*, Bromeliaceae, plant anatomy

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	V
RESUMO	VI
ABSTRACT	VII
INTRODUÇÃO	1
JUSTIFICATIVA	11
OBJETIVOS	12
OBJETIVOS ESPECÍFICOS	12
MATERIAL E MÉTODOS	13
1. ÁREA DE ESTUDO	13
2. MATERIAL DE ESTUDO	14
3. PROCEDIMENTOS DE COLETA	15
4. PREPARAÇÃO DO MATERIAL E PROCEDIMENTOS DE ANÁLISE	15
4.1. Área e Índice Foliar.....	15
4.2. Suculência Foliar	16
4.3. Grau de Esclerofilia.....	16
4.4. Estudo Qualitativo e Quantitativo em MO	16
4.4.1. Preparação de Lâminas Semipermanentes.....	17
4.4.2. Preparação de Lâminas Permanentes.....	17
4.4.3. Testes Histoquímicos.....	18
4.4.4. Estudos Quantitativos	19
4.4.4.1. Densidade Estomática.....	19
4.4.4.2. Densidade de Tricomas	20
4.4.4.3. Relação Estômato por Tricomas	20
4.4.4.4. Dimensões das Células-guarda e do Poro Estomático	20
4.4.4.3. Espessuras da Lâmina Foliar e Estruturas Constituintes	20
4.5. Estudo Ultraestrutural em MEV.....	21
RESULTADOS E DISCUSSÃO	22
1. FOLHA	23
1.1. CARACTERÍSTICAS QUALITATIVAS	23
1.1.1. Lâmina Foliar	23
1.1.1.1. Epiderme	24
1.1.1.2. Esclerênquima	30
1.1.1.3. Hidrênquima	32
1.1.1.4. Clorênquima, Hidrênquima Clorofilado e Aerênquima.....	33
1.1.1.6. Tecidos Vasculares	35
1.1.2. Bainha Foliar	35
1.2. CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS	37
2. CAULE	44

2.1. PERIDERME.....	44
2.2. CÓRTEX.....	45
2.3. ESTELO.....	45
3. RAIZ.....	48
3.1. TECIDOS DE REVESTIMENTO.....	48
3.2. CÓRTEX.....	49
3.3. CILINDRO CENTRAL.....	51
3.4. RAÍZES LATERAIS.....	52
CONSIDERAÇÕES GERAIS.....	53
CONCLUSÕES.....	56
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	57
ILUSTRAÇÕES.....	69
LEGENDAS.....	93

INTRODUÇÃO

O termo reófito foi empregado pela primeira vez, em 1932, por Van Steenis, do Rijks-herbarium (Holanda), para designar espécies de plantas que são restritas ou exclusivas de corredeiras e cascatas, nos leitos de rios e riachos (Klein, 1979).

As reófitas, conforme Van Steenis (1981), são encontradas em diversas partes do mundo, sendo mais abundantes nas regiões tropicais e subtropicais, decrescendo com o aumento da latitude e da altitude. O autor ainda sugere que a escassez de reófitas em zonas temperadas mais frias pode ser devido à falta de regimes de inundações regulares.

Van Steenis (1981) considera que plantas confinadas às margens pedregosas de córregos e de rios de fluxo rápido e sujeitas à ação de inundações freqüentes são pertencentes ao grupo biológico das reófitas. Essas plantas não são necessariamente relacionadas taxonomicamente, mas exibem adaptações e especializações similares, voltadas ao hábitat onde ocorrem.

Entre as reófitas e as plantas de outros grupos ecológicos, conforme Liao & Hsiao (1998), destaca-se a distribuição descontínua das primeiras, aspecto que sugere interessante matéria para estudos microevolutivos. Estes pesquisadores, em estudos genéticos da reófito *Acorus gramineus* Aiton (Araceae), em cinco sistemas fluviais de Taiwan, revelaram que, apesar da variação morfológica entre as populações ser muito pequena, a divergência genética é muito alta. Sugerem que a baixa variação morfológica pode ser devido ao fato de que os hábitats ripários estudados são muito similares e que o isolamento das plantas, entre os sistemas fluviais, pode ser a principal razão da alta divergência genética.

De acordo com Van Steenis (1981), as reófitas formam um grupo de plantas equivalente às epífitas, hidrófitas, halófitas, xerófitas. Nesses grupos biológicos, o agenciador principal do ambiente é relativamente bem definido (tais como: seca, insolação e salinidade do solo) e as plantas apresentam características morfofisiológicas especializadas, as quais possibilitam sua sobrevivência sob determinadas condições ambientais comuns ao grupo. Nas

reófitas, as características adaptativas, geralmente, não têm se mostrado tão evidentes, o que, possivelmente, é a razão para terem recebido menos atenção que outros grupos biológicos.

No entanto, alguns aspectos morfológicos adaptativos têm sido observados nas reófitas, como por exemplo: sistema radicular forte e bem desenvolvido, apto para desempenhar resistência ao movimento dos cascalhos e seixos rolados possibilitando boa aderência às rochas; caules rijos e resistentes, porém flexíveis, apresentando-se vergados, resistindo às tensões das correntes de água; folhas ou folíolos, em geral, estreitos ou lanceolados; provavelmente com floração e frutificação rápidas (Van Steenis, 1981). Por exemplo, com relação a este último aspecto, um estudo sobre a biologia reprodutiva da reófito *Furtadoa sumatrensis* Hotta (Araceae), na Malásia, revelou que a espécie exibe um sistema de polinização protogínica, comum na família, mas diferentemente de outras espécies, a antese acontece em período muito curto, ou seja, inferior a vinte e quatro horas (Mori & Okada, 2001). Estas adaptações fundamentam-se nas características morfoanatômicas e fisiológicas, sobre as quais poucos estudos têm dedicado maior aprofundamento. Geralmente, como em Klein (1979) e Van Steenis (1981), os dados restringem-se à morfologia geral do órgão, como é o caso da estenofilia (folhas estreitas e longas). Com relação à estrutura anatômica de espécies deste grupo ecológico, raros são os trabalhos, estando praticamente limitados às investigações realizadas por Kato & Imaichi (1992a), Kato & Imaichi (1992b), Imaichi & Kato (1992), Imaichi & Kato (1993), Usukura *et al.* (1994) e Tsukaya (2002) com pteridófitas ocorrentes no continente asiático.

As reófitas, de acordo com a sua morfologia, em paralelo com o seu habitat, são divididas em três principais grupos: reófitas hidrofíticas, reófitas torrentículas e reófitas de solo (Van Steenis, 1981). As reófitas hidrofíticas são plantas frágeis, com raízes tuberosas ou fibrosas, permanentemente submersas, porém com folhas flutuantes, freqüentemente com formato estreito e alongado. Nas reófitas torrentículas as partes vegetativas, folhas ou frondes pinatissectas, ficam permanentemente submersas em águas turbulentas e semi-anualmente as partes férteis tornam-se emergentes. As reófitas de solo, em sua maioria, confinadas às zonas ribeirinhas de leitos de rios e riachos, envolvendo o maior número de espécies, geralmente apresentam-se como pequenos ou médios

arbustos, mais raramente árvores, com folhas simples, raramente pinadas ou digitadas, que, apenas quando o rio está em cheia, ficam total ou parcialmente submersas. Klein (1979), em estudo sobre as reófitas ocorrentes no Estado de Santa Catarina, relata que a maior parte das espécies deste grupo biológico é constituída por ervas perenes (*Dyckia* Schult. f., *Chaptalia* Vent., *Fimbristylis* Vahl) ou arbustos (*Phyllanthus* L., *Calliandra* Benth., *Raulinoa* R.S. Cowan); às vezes, pequenas árvores (*Terminalia australis* Cambess., *Inga uruguensis* Hook. & Arn.) e, em casos excepcionais, até árvores altas (*Sebastiania schottiana* (Müll. Arg.) Müll. Arg. e *Salix chilensis* Moldenke).

Muitas reófitas herbáceas de solo formam tufos (colônias), às margens dos rios, ancoradas às rochas pela emissão de uma rede de raízes finas a partir da base de seus caules ou rizomas (Van Steenis, 1981). É o caso de algumas espécies de Bromeliaceae, que, como menciona Klein (1979), crescem fixas nas rochas das corredeiras dos rios, bem como nas margens rochosas inundáveis.

A família Bromeliaceae encontra-se constituída por mais de duas mil espécies, dispersas na América tropical e Subtropical, e por apenas uma única espécie no Oeste da África, *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbraed (Smith & Downs, 1974). Esta família estende-se nas Américas, dos Estados Unidos até a Argentina, sendo que a maior riqueza de espécies encontra-se nos Andes, da Costa Rica até o Peru, com algumas espécies alcançando até 4300 m de altitude (Smith & Downs, 1974; Reitz, 1983; Benzing, 2000). No Brasil, essa família encontra-se amplamente dispersa e muito freqüente na Mata Atlântica, sendo bem representada no Estado de Santa Catarina (Reitz, 1983).

Segundo Smith & Downs (1974), as espécies de Bromeliaceae ocorrem numa variedade de hábitats, como: florestas tropicais (como epífitas), rochas, solos, areias, submersas em margens de rios e até mesmo em fios de telégrafos. No entanto, apesar da ampla distribuição Neotropical e em hábitats diversos, a família não está incluída na lista do Censo das reófitas do mundo de Van Steenis (1981). Posteriormente, Van Steenis (1987) amplia o número de espécies, principalmente entre as neotropicais, incluindo duas Bromeliaceae reófitas: *Pitcairnia punicea* Scheidw. e *P. jacksonii* Hook. Ressalte-se, porém, que, em registros anteriores, Klein (1979) já havia mencionado, entre as reófitas catarinenses, três Bromeliaceae do gênero *Dyckia* Schult. f.: *D. distachya* Hassler,

D. brevifolia Baker e *D. ibiramensis* Reitz. Winkler & Irgang (1979), investigando aspectos ecológicos de representantes da família Bromeliaceae do Alto Uruguai, citam a ocorrência de *Dyckia* cf. *brevifolia* em basalto puro nas margens do Rio Uruguai, a qual cresce em tufos hemisféricos de até um metro de altura.

De acordo com a forma como se processa a absorção de água, pelas raízes ou pelas estruturas foliares especializadas, Pittendrigh (1948) considera quatro categorias ecológicas de bromélias: 1) solo-raiz – a absorção de água do solo é feita através das raízes; 2) cisterna-raiz – a absorção de água e matéria orgânica, acumuladas nas cisternas, se dá predominantemente por raízes interfoliares ou por escamas higroscópicas; 3) cisterna-tricoma – a absorção acontece através das escamas absorventes situadas na base das lâminas foliares e as raízes servem apenas para fixação da planta e; 4) atmosfera-tricoma absorvente – a absorção da água, principalmente do orvalho e da neblina, bem como da chuva, ocorre através das escamas higroscópicas e as raízes servem unicamente para fixação da planta. Smith & Downs (1974) classificam os representantes de Bromeliaceae em três subfamílias – Pitcairnioideae, Tillandsioidea e Bromelioidea. Estes autores salientam que Pitcairnioideae é a mais primitiva e está constituída por espécies terrestres (entre as quais representantes de *Dyckia*), caracterizadas por não apresentarem tricomas de absorção efetivos e por não estocarem água em tanques; acrescentam que muitas são xerófitas.

O gênero *Dyckia*, pertencente à subfamília Pitcairnioideae, como referido acima, é constituído por espécies terrestres que se caracterizam por serem destituídas de tanques de armazenamento e de tricomas de absorção efetivos. Portanto, os representantes do gênero enquadram-se na categoria solo-raiz, da classificação de Pittendrigh. É composto por 103 espécies (Smith & Downs, 1974), dispersas pela América do Sul, especialmente no Brasil Central, Sudeste e Sul (Reitz, 1983). No Estado de Santa Catarina ocorrem 12 espécies deste gênero, sendo algumas endêmicas ao longo de diversos vales de rios, não aparecendo em outros vales, mesmo vizinhos (Reitz, 1983).

Dyckia brevifolia Baker, espécie reófito (Klein, 1979), é característica e exclusiva das ilhas ou margens rochosas das corredeiras dos rios da Encosta Atlântica e do Planalto, apresentando larga e expressiva dispersão, porém

descontínua, ocorrendo nos municípios catarinenses de Blumenau, Concórdia e Indaial (Reitz, 1983; Klein, 1983). Estes últimos autores ainda mencionam que esta espécie é heliófita, ou de luz difusa, e adaptada às variações extremas de enchentes e vazantes, com hábitat muito diversificado, sendo superúmido durante as enchentes, não raro ficando completamente submersas, e seco nos períodos de estiagem.

As adaptações que habilitam uma planta a sobreviver num determinado ambiente, resultam das contínuas pressões seletivas das condições ambientais, podendo estar manifestadas em seus aspectos morfológicos e anatômicos (Eames & MacDaniels, 1947; Roth, 1976; Metcalfe, 1983; Fahn & Cutler, 1992; Dickison, 2000). Muitas evidências têm sido descritas nas investigações estruturais e fisiológicas relacionando os grupos biológicos com seu hábitat (Sculthorpe, 1967; Napp-Zinn, 1984; Fahn & Cutler, 1992; Lambers *et al.*, 1998). Assim, por exemplo, são freqüentes as referências à suculência em xerófitas (Fahn & Cutler, 1992; Altesor *et al.*, 1994), às glândulas de sal em halófitas (Levitt, 1980; Hanagata *et al.*, 1999; Santos & Almeida, 2000) e ao aerênquima em hidrófitas (Sculthorpe, 1967; Lersten & Gunning, 1975; Bona & Alquini, 1995).

Na relação planta-ambiente, geralmente as variações morfoanatômicas mais expressivas são observadas nas folhas (Fahn, 1978; Dickison, 2000). Portanto, tendo em vista que a folha é composta de três tipos de sistemas de tecidos – epiderme, mesofilo e tecidos vasculares (Fahn, 1978; Menezes *et al.*, 2003), as características estruturais destes devem apontar evidências adaptativas às condições ambientais peculiares das reófitas. Gutschick (1999) refere que os fatores abióticos e bióticos refletem-se em alterações nas características estruturais das folhas, tais como: área foliar, densidade estomática, distribuição dos estômatos entre faces abaxial e adaxial, abertura estomática, tricomas e compostos químicos para defesa, além de diversas outras estruturas microscópicas internas e externas (histologia do mesofilo e área e espessura da lâmina foliar).

A epiderme, por ser o tecido que está em contato direto com o ambiente, como comenta Cutter (1979), pode apresentar modificações estruturais em resposta aos fatores ambientais, o que torna esse tecido bastante estudado. As células epidérmicas desempenham importante função de proteção dos tecidos

subjacentes contra: desidratação, injúrias mecânicas, irradiação excessiva diurna ou perda de calor noturna e flutuações violentas de temperatura (Haberlandt, 1928). A intensidade luminosa afeta a espessura do tecido epidérmico e da cutícula (Reed & Tukey, 1981; Raven *et al.*, 2000). A espessura aumenta sob maior luminosidade, como estratégia para reduzir a intensidade de luz, tornando-a adequada à ativação dos cloroplastos (Rôças *et al.*, 2001). A cutícula desempenha importante papel na reflexão dos raios solares, protegendo os tecidos da excessiva irradiação (Dickison, 2000), e relaciona-se à redução da perda hídrica (Gutschick, 1999). Por outro lado, em hidrófitas submersas a espessura da cutícula tende a ser muito reduzida, um dos fatores que assegura maior penetração de luz (Sculthorpe, 1967; Napp-Zinn, 1984). Gunning & Steer (1996) e Alquini *et al.* (2003) salientam que a cutina (substância que constitui a cutícula) e as ceras são barreiras contra fungos, bactérias e insetos e, em condições ambientais mais severas, a cera tem papel importante quando a cutina não é suficiente. Na literatura, poucas referências são encontradas sobre as características das células epidérmicas em reófitas. Estudos com espécies de pteridófitas reófitas, comparadas com espécies não reófitas, têm mostrado que nas primeiras as células epidérmicas têm maior deposição de ceras epicuticulares (Kato & Imaichi, 1992a; Imaichi & Kato, 1993). Porém, Kato & Imaichi (1992b), investigando uma espécie reófito facultativa, com formas reófitas e não-reófitas, constata que a deposição de ceras é maior nas formas não-reófitas.

Aspectos estruturais e morfométricos referentes aos estômatos também são importantes na relação planta-ambiente. Os estômatos estão relacionados a importantes processos fisiológicos da planta, sendo os locais de trocas de oxigênio e gás carbônico, para a respiração e a fotossíntese, e ainda os locais de difusão de vapores d'água na transpiração (Cutter, 1979; Romero-Aranda *et al.*, 1994). Podem ocorrer em ambas as faces da folha, ou somente em uma delas, porém, geralmente predominam ou estão restritos à face abaxial das folhas (Esau, 1976; Cutter, 1979; Maueth, 1988; Peat & Fitter, 1994; Taiz & Zeiger, 2004). Parkhurst (1978), referindo-se a plantas terrestres, relata que a distribuição dos estômatos está associada com a espessura da folha. Conforme este autor, folhas espessas tendem a ser anfiestomáticas, enquanto folhas delgadas tenderiam a ser hipoestomáticas. Em hidrófitas, observa-se a

epiestomatia nas folhas flutuantes (Napp-Zinn, 1984). As células estomáticas podem ser encontradas no mesmo nível das demais células epidérmicas, estarem elevadas em relação a estas ou em depressões (Esau, 1976; Cutter, 1979; Alquini *et al.*, 2003). Em hidrófitas existe tendência dos estômatos estarem elevados (Sculthorpe, 1967). Em espécies xéricas, quando há maior exposição ao sol, há tendência ao aprofundamento, como forma de reduzir a evaporação durante a abertura estomática (Fahn & Cutler, 1992). A perda excessiva de água também pode ser minimizada com a redução do tamanho das células e do poro dos estômatos (Abrans *et al.*, 1992). Que características estruturais e/ou ultra-estruturais e fisiológicas poderiam explicar a não entrada de água pela abertura estomática, quando as reófitas ficam submersas durante as cheias do rio? E como enfrentam a situação oposta, durante a vazante ficando expostas à intensa luminosidade? Para reófitas ainda permanecem muitas dúvidas.

Diversos estudos relacionam distribuição, densidade, condutância estomática, dimensões dos estômatos e taxa de transpiração com parâmetros ambientais, tais como umidade relativa, temperatura do ar e intensidade de luz (Parkhurst, 1978; Muchow & Sinclair, 1989; Ferris & Taylor, 1994). A densidade estomática é fixada durante os estádios iniciais do desenvolvimento da folha (Paoletti & Gellini, 1993). O número de estômatos por área varia amplamente em diferentes partes da mesma folha e em diferentes folhas da mesma planta, sendo influenciada pelas condições ambientais (Esau, 1976; Murtaza & Paul, 1989).

As características adaptativas das estruturas epidérmicas em relação às condições ambientais geralmente são acompanhadas por adaptações também dos tecidos do mesofilo. A constituição histológica do mesofilo influencia na interceptação de luz, afetando o balanço de energia e a difusão de gases (DeLucia *et al.*, 1996). A presença ou ausência de tecidos aclorofilados, para interceptação do excesso de luz e/ou reserva hídrica, o desenvolvimento dos tecidos clorofilados, a distinção em parênquimas paliçádico e esponjoso e o maior desenvolvimento de tecidos de sustentação são características estruturais do mesofilo que freqüentemente têm sido associadas com a adaptação às condições ambientais (Eames & MacDaniels, 1947; Roth, 1976; Metcalfe, 1983; Napp-Zinn, 1984; Fahn & Cutler, 1992).

A maior exposição das folhas à luz eleva a espessura da lâmina foliar e do mesofilo (Mauseth, 1988; Syvertsen *et al.*, 1995; Lambers *et al.*, 1998; Dickison, 2000; Rôças *et al.*, 2001). Porém, a variação na intensidade luminosa pode afetar não apenas a espessura da folha, mas também a área foliar. A área foliar tende a ser menor em folhas mais expostas ao sol do que folhas de sombra (Mauseth, 1988; Dickison, 2000).

Imaichi & Kato (1992), estudando o desenvolvimento foliar em pteridófitas reófitas, sugerem que as modificações morfológicas relativas ao desenvolvimento estão associadas ao curto período de ontogênese. Kato & Imaichi (1992a) demonstraram que muitas pteridófitas reófitas, inclusive *Osmunda lancea* Thunb., têm uma forte correlação entre morfologia e anatomia foliar: estenofilia reofítica e mesofilo fracamente expandido pelo reduzido desenvolvimento dos espaços intercelulares. Hiyama *et al.* (1992) relatam que o estudo do desenvolvimento comparativo de gametófitos entre uma espécie reófito *O. lancea* e uma espécie terrestre *O. japonica* Thunb. revelou que os gametófitos da espécie reófito cresceram mais rápidos e alcançaram a maturidade reprodutiva mais cedo, apesar de ambas as espécies estudadas terem apresentado taxa de germinação similar. Imaichi & Kato (1992) analisam o fenômeno de heterocronia em células epidérmicas de folhas da reófito *O. lancea* e da não-reófito *O. japonica* e observaram que na espécie reófito a expansão celular é menor.

O caule, órgão que sustenta as folhas, em Bromeliaceae normalmente é ereto ou rastejante, podendo apresentar algumas ramificações (Tomlinson, 1969) e, geralmente, muito curto e compacto (Smith & Downs, 1974). As características anatômicas, nos caules desta família, são, por vezes, confusas, pela forte compressão dos entrenós e pela presença das raízes adventícias (Boresch, 1908¹ – apud Smith & Downs, 1974; Tomlinson, 1969). As características morfológicas e histológicas dos caules podem variar muito, estando estas associadas à capacidade de sobrevivência das plantas sob determinadas condições ambientais (Eames & MacDaniels, 1947; Roth, 1976; Mauseth, 1988). Assim, por exemplo, um maior ou menor alongamento dos

¹ Boresch, K. 1908. Über Gummifluss bei Bromeliaceen nebst Beiträgen zu ihrer Anatomie. Sitzungsber. **Akademie der Wissenschaften Wien**, 117: 1060-1080.

entrenós pode ser uma vantagem determinante para adaptação da espécie (Mauseth, 1988).

Anatomicamente, conforme descrição de Tomlinson (1969), o caule de Bromeliaceae apresenta-se muito uniforme nas poucas espécies estudadas. Segundo o autor, caules jovens são revestidos por epiderme, tecido que é substituído por uma periderme na maturidade. A epiderme, nos caules dos representantes da família, está constituída por células contendo corpos silicosos e mostrando paredes anticlinais e periclinal interna espessas. A periderme se desenvolve a partir de camadas meristemáticas secundárias descontínuas. O córtex consiste de parênquima de parede delgada contendo muito amido. O autor refere que a região cortical inclui a presença de raízes intracaulinares, um cinturão que determina a extensão tangencial do sistema vascular, traços foliares mais amplos passando para o cilindro central e também ramificações destes traços. As raízes intracaulinares crescem basípeta e obliquamente no córtex, seguindo para a periferia do caule (Krauss, 1948). De acordo com Tomlinson (1969), a presença destas raízes pode ser mecanicamente vantajosa em algumas situações, com sugere Jörgensen (1878², *apud* Tomlinson, 1969), que atribui-lhes resistência adaptativa ao fogo.

Nas monocotiledôneas a raiz primária é geralmente de vida curta e de existência efêmera, quando as funções de absorção e/ou fixação passam ser desempenhadas pelas raízes adventícias (Tillich, 2000). A raiz primária de Bromeliaceae se desenvolve pouco, sendo que a descrição das características anatômicas é baseada em raízes adventícias (Smith & Downs, 1974). Tomlinson (1969) salienta que, freqüentemente, as raízes dos representantes da família são muito modificadas, de modo a possibilitar apenas a ancoragem dos órgãos das epífitas e a proteção pelo posicionamento intracaulinar, em algumas espécies, como referido acima. As espécies de Pitcairnioideae, subfamília que inclui *Dyckia brevifolia*, são terrestres e têm um sistema radicular bastante desenvolvido, que desempenha as funções de absorção de água e sais minerais e de fixação da planta no substrato (Pittendrigh, 1948).

² Jörgensen, A. 1878. Om Bromeliacernes Rodder (Bidrag til Rodens Naturhistorie). **Bot. Tidskr.**, ser. 3, **2**: 144-170.

As raízes adventícias de Bromeliaceae terrestres apresentam epiderme uniestratificada, com zona pelífera bem desenvolvida (Krauss, 1949b; Tomlinson, 1969; Benzing 2000). Pita & Menezes (2002) caracterizam a epiderme de algumas espécies de Bromeliaceae (*Dyckia macedoi*, *D. rariflora*, *Encholirium heloisae* e *E. subsecundum*) como sendo pluriestratificada, constituindo um velame. Este tipo de epiderme, constituída por múltiplas camadas de células originadas de divisões periclinais das iniciais da protoderme, tem sido referida na literatura como de grande relevância na absorção de nutrientes em raízes aéreas de espécies epífitas de Araceae e Orchidaceae (Eames & MacDaniels, 1947; Esau, 1959; Cutter, 1978; Fahn, 1978, Mauseth, 1988).

O córtex das raízes adventícias das Bromeliaceae, segundo Krauss (1949b) e Tomlinson (1969), é delimitado por exoderme e endoderme e tem ampla região parenquimática intermediada por cilindro esclerótico. Conforme os autores, o estelo está constituído por tecido vascular poliarco, delimitado por periciclo de até dois estratos celulares e uma medula cujas células tem paredes lignificadas. Tomlinson (1969) comenta que o tecido de condução nas raízes é relativamente mais desenvolvido entre os representantes da subfamília Pitcairnioideae e que as raízes das espécies desta subfamília são adaptadas à absorção periódica de água.

O estudo da morfoanatomia dos órgãos vegetativos de *Dyckia brevifolia* Baker, espécie ocorrente às margens do Rio Itajaí-Açú, poderá contribuir para o conhecimento sobre as adaptações que possibilitam o estabelecimento e a sobrevivência de espécies reófitas nesses ambientes adversos. Esses conhecimentos poderão, por sua vez, subsidiar ações que visam preservar e recuperar áreas situadas às margens de rios.

JUSTIFICATIVA

A vegetação de mata ciliar constitui importante tipologia vegetacional que, entre outras, se encontra na Floresta Atlântica *lato sensu* e as reófitas compõem esta vegetação em ambientes específicos, caracterizados pelo fluxo rápido de rios, em decorrência da topografia, sendo sujeitos a inundações freqüentes. Nas últimas décadas, em função do intenso desmatamento, tem aumentado o escoamento superficial das águas e, como conseqüência, a erosão em diversos locais nos leitos dos rios. Klein (1979) refere que as reófitas contribuem para evitar ou minimizar a erosão. A vegetação ribeirinha tem sido constantemente degradada e a restauração destas áreas, bem como um possível manejo, envolve um conhecimento biológico de espécies que vivem nesses locais, ou seja, das reófitas.

A alteração destes ecossistemas, quer pelo desmatamento, quer pela construção de represas, estas prioritariamente em locais onde se encontram as reófitas, tem colocado muitas destas espécies sob ameaça de extinção, tendo em vista que geralmente são restritas a locais com características ambientais muito peculiares. Assim, muitas espécies podem desaparecer sem terem sido suficientemente conhecidas, dentre estas, *D. brevifolia*.

As variedades de adaptações ecofisiológicas entre as Bromeliaceae são bastante grandes. Entretanto, considerando que o número de pesquisas com as espécies terrestres é pequeno, geralmente, voltadas ao estudo do *Ananas comosus*, é previsível a possibilidade de serem encontradas novas variações e adaptações ecofisiológicas entre espécies terrestres ainda não estudadas (Martin, 1994). Ressalte-se, também, que, apesar de *D. brevifolia* não compor a Lista Oficial de Espécies da Flora Brasileira Ameaçada de Extinção pela Portaria Nº. 37-N, de 3 de abril de 1.992 (IBAMA, 2005), no Estado de Santa Catarina essa espécie é endêmica da região em estudo (Médio Vale do Itajaí), região esta com potencial hidrelétrico e, portanto, vítima de interesses diversos que, poderão promover a descaracterização do ambiente e a conseqüente extinção das espécies naturalmente estabelecidas no local.

Os estudos morfoanatômico e fisiológico da *D. brevifolia* contribuirão para o melhor entendimento da biologia da espécie, e, por conseguinte, para a melhor compreensão das adaptações da espécie relacionadas ao ambiente reofítico.

OBJETIVOS

Analisar as características morfoanatômicas das estruturas vegetativas – raiz, caule e folha – de *Dyckia brevifolia* Baker, considerando plantas sombreadas e expostas ao sol, buscando definir que características relacionam-se com as adaptações dessa espécie ao hábitat reofítico.

Objetivos específicos

- ◆ Caracterizar morfológica e histologicamente a folha (lâmina e bainha);
- ◆ Determinar a área foliar, o índice foliar, o grau de esclerofilia e a suculência foliar;
- ◆ Determinar a densidade estomática e o comprimento e a largura das células-guarda;
- ◆ Determinar a densidade de tricomas;
- ◆ Determinar a relação de tricomas/estômatos;
- ◆ Determinar a espessura da lâmina foliar, da epiderme, da membrana cuticular e dos tecidos do mesofilo;
- ◆ Caracterizar morfológica e histologicamente o caule e as raízes adventícias;
- ◆ Inferir, com base nos dados obtidos, sobre aspectos ecofisiológicos que possibilitam a espécie adaptar-se ao hábitat reofítico.

MATERIAL E MÉTODOS

1. Área de Estudo

O material foi coletado nos Municípios de Blumenau e Apiúna, no Estado de Santa Catarina (Figs. 1-2), localizados entre as coordenadas geográficas de 26°55' S – 49°07' W e 27°02' S – 49°37' W, respectivamente. O Rio Itajaí-Açu pertence à Bacia do Rio Itajaí-Açu, como referida no Atlas de Santa Catarina (1986), ou Bacia do Rio Itajaí, como tratada pelo Comitê do Itajaí (2004).

A bacia hidrográfica do Rio Itajaí compreende uma área de 15.000 km², dos quais cerca de 80% se encontram na região da floresta pluvial da Costa Atlântica ou “Mata Atlântica” montanhosa e fortemente entrecortada por rios e ribeirões (Frank, 2003). No Alto Vale do Itajaí, que compreende a área desde as nascentes dos Rios Itajaí do Sul e Itajaí do Oeste até o Salto dos Pilões, de acordo com o Comitê Itajaí (2004), existem altiplanos, esculpidos sobre rochas sedimentares. No Médio Vale do Itajaí, área que circunda o curso médio do Rio Itajaí-Açu, desde o Salto dos Pilões até o Salto Weissbach – local onde foram feitas as coletas do presente estudo – existe uma transição, onde o rio corre por dentro de rochas metamórficas do Complexo Granulítico de Santa Catarina. Os autores ressaltam que os afluentes do rio, neste trecho, originam-se nas escarpas do altiplano do planalto sedimentar e, em virtude da topografia acidentada, os rios apresentam alto poder erosivo e transportador, carregando grande quantidade de sedimentos, conferindo ao Rio Itajaí-Açu uma cor turva, quase permanente.

Neste cenário, às margens do Rio Itajaí-Açu, em áreas sujeitas a cheias e vazantes freqüentes, ocorrem reófitas (Figs. 3-6). As reófitas integram a vegetação ribeirinha, nas margens dos rios e riachos do Estado de Santa Catarina (Smith *et al.*, 1988).

O clima da Bacia do Itajaí, conforme Comitê Itajaí (2004) é do tipo Cfa, de acordo com a classificação Köppen, ou seja, mesotérmico úmido, sendo influenciado pela existência de altas Serras ao Oeste e ao Sul, que no inverno protegem dos ventos frios, vindos do Sudoeste e no verão atuam no sentido de elevar a temperatura (média anual = 20,1 °C). A umidade relativa do ar é de 84%, a precipitação total anual é de 1.596,2 mm e a freqüência média é de 152,4 dias

anuais de chuvas (Comitê Itajaí , 2004). Segundo Serebrenick (1958), as chuvas no Vale do Itajaí ocorrem em todas as estações do ano, como consequência da superposição de três regimes pluviométricos: 1) o tropical, no verão; 2) o da frente polar, no seu percurso oceânico, no outono; e, 3) o da frente polar, no percurso seu continental, no inverno e na primavera. Este autor também salienta que o grau das cheias decorre, não apenas das quantidades pluviométricas, mas também do tempo e da área de abrangência das chuvas, além das condições de confluência das descargas dos diversos tributários. Acrescenta, ainda, que por isso as enchentes se verificam, às vezes, em maior intensidade, em estações diferentes da estação chuvosa principal – o verão.

2. Material de Estudo

Para o estudo foram utilizadas as estruturas vegetativas (raiz, caule e folha) de *Dyckia brevifolia* Baker (Figs. 6-7), uma reófito da família Bromeliaceae. Exemplar da espécie estudada foi depositada no Herbário FLOR (UFSC, Florianópolis, SC).

Dyckia brevifolia é rupícola ou reófito, caracterizando-se por ser heliófito ou de luz difusa; adaptada às variações extremas de enchente e vazantes; sendo exclusiva nas margens rochosas das corredeiras dos rios da encosta atlântica e do planalto, formando agrupamentos densos, porém descontínuos, principalmente no Vale do Itajaí e no Alto Uruguai (Klein, 1983). Winkler & Irgang (1979), também registram que a *D. cf. brevifolia* cresce às margens do Rio Uruguai, formando tufo hemisféricos até meio metro de altura que se aquecem extraordinariamente sobre o basalto puro devido à elevada insolação, sugerindo especial resistência ao calor. A espécie, no Brasil, encontra-se distribuída nos Estados de Minas Gerais, Rio de Janeiro, São Paulo e Santa Catarina (Smith & Downs, 1974 e Reitz, 1983). Entretanto, Forzza (2005 – comunicação pessoal) identificou representantes de *D. brevifolia* no Rio Itajaí-Açu (Estado de Santa Catarina), não tendo encontrado registros documentais (exsicatas) que certificassem a presença da espécie nos locais anteriormente citados.

3. Procedimentos de Coleta

Identificada a população no campo, seis indivíduos adultos de *D. brevifolia* foram selecionados, sendo três indivíduos diretamente expostos à irradiação solar e três sombreados pela vegetação vizinha. Os indivíduos foram caracterizados como sendo adultos quando as rosetas apresentavam vestígios de pós-floração, facilmente reconhecidos pela presença de eixo floral seco. Os indivíduos possivelmente com genótipos idênticos, aqueles do mesmo tufo (agrupamento de rosetas), foram evitados.

O estudo envolveu apenas as partes vegetativas – raiz adventícia, caule e folhas, sendo dada maior ênfase às últimas. Foram utilizadas somente as folhas totalmente expandidas da porção intermediária da roseta, excluindo-se as folhas da porção apical, por estarem ainda em fase de formação e as da porção basal, por poderem estar em fase de senescência. Folhas consideradas de sol ou de sombra, no presente estudo, referem-se aquelas retiradas de indivíduos expostos ao sol ou sombreados pela vegetação circundante, respectivamente.

O material coletado foi acondicionado em sacos plásticos, para o transporte até o laboratório, onde ficou mantido em geladeira, até a sua utilização.

Imagens macroscópicas do local de coleta, das rosetas e de suas partes vegetativas foram obtidas com câmera digital Sony P92.

4. Preparação do Material e Procedimentos de Análise

4.1. Área e Índice Foliar

A determinação da área e do índice foliar foi realizada utilizando 15 folhas de cada tratamento, sol e sombra.

Para avaliar a área foliar média, de cada folha, foi feito o contorno da face adaxial da lâmina foliar em papel 75g/m² com densidade constante (tamanho ofício padrão). Os moldes foram recortados e medidos em balança digital. A

massa destes moldes foi relacionada à massa de área conhecida em cm^2 do mesmo papel, para a determinação da área foliar em cm^2 .

O índice foliar (IF) foi calculado pela equação: $IF=C/L$, onde C é o comprimento e L é a largura da lâmina foliar (Van Steenis, 1987). Para tanto, foram medidas as dimensões da lâmina foliar: comprimento (C = eixo longitudinal, desde a base até o ápice) e largura (L = eixo transversal, de bordo a bordo, na região média).

4.2. Suculência Foliar

Para determinar a suculência foliar foram utilizadas as mesmas folhas referidas no item 4.2. Inicialmente, as folhas foram acondicionadas em sacos plásticos umedecidos e mantidos em refrigerador, a 4°C , por 12 horas, para permitir a embebição de água (Araus & Hogan, 1994). Posteriormente foi determinada a massa fresca máxima (MFM) das folhas. A área foliar (A) foi determinada conforme descrito no item 4.2. A seguir, as folhas foram colocadas em estufa, a 60°C , por um período de 48h para obter uma massa seca constante (MS). Finalmente, foi adotada a fórmula proposta por Mantovani (1999) para determinação da suculência foliar: $SF = (MFM-MS)/A$.

4.3. Grau de Esclerofilia

Para determinar o grau de esclerofilia (GE) foi calculada a razão massa seca (MS) pela área foliar (AF), conforme Müller-Stoll (1947-48³, *apud* Camerik & Werger, 1981).

4.4. Estudo Qualitativo e Quantitativo em MO

A análise qualitativa, em microscopia óptica (MO), foi realizada em 9 folhas (3 folhas de cada roseta, provindas de 3 tufos distintos) de cada um dos tratamentos (sol e sombra). Três folhas foram mantidas em geladeira para estudos *in vivo* (preparação de lâminas temporárias e semipermanentes) e aplicação de testes histoquímicos. Seis folhas foram processadas para confecção

³ Müller-Stoll, W.R. 1947-48. Der Einfluss der Ernährung auf die Xeromorphie der Hochmoorpflanzen. *Planta*, **35**: 225-251.

de lâminas permanentes. Para o estudo estrutural das folhas foram considerados os terços médios da lâmina foliar e da bainha foliar. As folhas (lâmina e bainha) foram seccionadas paradérmica e transversalmente na porção central entre bordos. Também foram feitas secções transversais no bordo foliar.

Para o estudo histológico do caule foram usadas ramificações axilares. Nas raízes adventícias, as investigações concentraram-se em áreas distantes do ápice. Entretanto, a necessidade de alguns esclarecimentos requisitou observações em áreas basais e apicais. Para estas últimas (ápices) foram necessárias amostras de raízes adventícias de plantas jovens (com cerca de um ano, desenvolvidas em casa de vegetação), as quais foram mantidas em recipiente com água, por alguns dias. Nestes dois órgãos, caules e raízes, foram feitas secções transversais e longitudinais. Algumas amostras foram mantidas em geladeira, para estudos *in vivo* e aplicação de testes histoquímicos, e outras foram processadas, para confecção de lâminas permanentes.

As observações foram feitas em microscópio óptico marca Zeiss-Jena, modelo Loboal 4. Algumas fotomicrografias foram realizadas com equipamento fotográfico acoplado ao microscópio óptico Leica MPS 30 DMLS e outras foram feitas por captura de imagens, obtidas no mesmo microscópio, com câmara digital Sony P92.

4.4.1. Preparação de Lâminas Semipermanentes

Secções à mão-livre, com auxílio de lâmina de barbear, foram feitas nas amostras para confecção de lâminas semipermanentes, montadas com gelatina-glicerinada (Kaiser, 1880⁴ – *apud* Kraus & Arduin, 1997).

4.4.2. Preparação de Lâminas Permanentes

Pequenas amostras foram fixadas em glutaraldeído 2,5%, em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2, por três horas. Após, o material foi lavado por três vezes no mesmo tampão e, a seguir desidratado, em série etílica gradual.

Após, para confecção de lâminas permanentes, as amostras foram infiltradas em hidroxietilmetacrilato (*Jung's Historessin* – marca Leica). O material

⁴ Kaiser, E. 1880. Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. **Bot. Zentralb.**, 1880: 25-26.

foi desidratado até etanol 96°GL, mantido por pelo menos 12 horas em solução de pré-infiltração e por mais de três horas em solução de infiltração. Posteriormente foram montados blocos utilizando a solução endurecedora, conforme instruções do fabricante. Os blocos, contendo o material, foram seccionados com 8 µm de espessura, em micrótomo de rotação Leica — RM 2125 RT. As secções foram distendidas sobre lâminas contendo água, em chapa aquecedora (42 °C). Depois da secagem das lâminas, o material foi corado com dupla coloração em azul de astra e fucsina básica (Kraus *et al.*,1998) ou com azul de toluidina (Gahan & Onyia, 1984).

Também foram feitas algumas lâminas permanentes utilizando material desidratado em série etílica e infiltrado em parafina (Johansen, 1940). Os blocos foram seccionados no mesmo micrótomo, acima citado. As secções foram aderidas às lâminas com adesivo de Bissing (Bissing, 1974) e coradas com azul de astra e fucsina básica, acidificada com ácido pícrico, conforme Luque *et al.* (1996).

Algumas amostras de lâminas foliares foram imersas em solução de Jeffrey, lavadas em água e coradas com safranina alcoólica (Johansen, 1940), para dissociação dos elementos traqueais e fibras. Após desidratação e passagem por xilol, o material dissociado foi colocado entre lâmina e lamínula com bálsamo do Canadá sintético.

4.4.3. Testes Histoquímicos

Os testes histoquímicos foram realizados com amostras frescas seccionadas transversalmente, com auxílio de lâminas de barbear. Para a detecção da natureza química foram utilizados: reativo de Steimetz, para suberina, lignina, cutina, celulose, mucilagem, amido e compostos fenólicos (Costa, 1982); Sudan IV, para óleos e cutina (Costa, 1982); floroglucinol acidificado, para lignina (Costa, 1982); tionina, para mucilagem (Purvis *et al.*, 1964⁵ – *apud* Kraus & Arduin, 1997); fenol e óleo de cravo para sílica (Johansen, 1940).

⁵ Purvis, M.J.; Collier, D.C. & Walls, D. 1964. **Laboratory techniques in botany**. London, Butterwoths, 371 p.

4.4.4. Estudos Quantitativos

Os dados quantitativos foram obtidos utilizando-se 9 folhas (3 folhas de cada roseta, provindas de 3 tufos distintos) de cada um dos tratamentos (sol e sombra).

Para todos os estudos quantitativos foi determinado o número mínimo amostral pela equação $n=(t \cdot s)^2 \cdot d^{-2}$, onde “*t*” é dado pela tabela de Student (considerando *n*-1, para significância de 0,05), “*s*” é o desvio padrão e “*d*” é igual a $E/100 \cdot \text{média}$, onde $E=10$ para 10% de probabilidade, valor considerado satisfatório (Sokal & Rohlf, 1969).

As médias obtidas foram comparadas por teste *t* (ao nível de significância de 5%).

4.4.4.1. Densidade Estomática

A contagem do número de estômatos por área foi feita em microscópio óptico, utilizando lâminas semipermanentes para observações em vista frontal da superfície epidérmica.

As secções paradérmicas, em material *in vivo*, foram realizadas à mão-livre com auxílio de lâmina de barbear. Para isolamento do tecido epidérmico foliar de *D. brevifolia*, os tecidos subjacentes, em especial os feixes de fibras costais (responsáveis por elevações da superfície epidérmica), foram totalmente retirados, de maneira a possibilitar o nivelamento do tecido epidérmico. Também foi feita uma raspagem, com lâmina de barbear, sob lupa de mesa, na superfície externa, nas zonas intercostais, de modo a eliminar as células periféricas dos escudos dos tricomas, uma vez que estes encobrem os estômatos.

Para determinar a densidade estomática média por mm^2 da folha, as imagens foram projetadas, com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico, sobre área delimitada conhecida. Inicialmente avaliou-se, em menor ampliação (32x), a área ocupada por zonas costais e intercostais em 4 mm^2 . A seguir, foi analisado o número de estômatos numa área determinada de zonas intercostais, em maior ampliação (400x). Foi calculado o número total de estômatos na área ocupada por zonas intercostais, dentro da área total pré-estabelecida (em 4 mm^2). Para estimar o número de estômatos por mm^2 da folha

(incluindo zonas costais e intercostais), foi determinada a razão entre o número total de estômatos das zonas intercostais pela área total pré-estabelecida.

4.4.4.2. Densidade de Tricomas

A contagem do número de tricomas por área foi feita nas mesmas condições referidas no item 4.4.4.1, para densidade estomática. Os dados obtidos foram apresentados em número de tricomas por mm^2 .

4.4.4.3. Relação Estômato por Tricomas

Para definir a taxa de estômatos por tricomas, seguiu-se a proposta de Tomlinson (1969), sendo utilizados os valores médios obtidos para densidade estomática e densidade de tricomas por mm^2 .

4.4.4.4. Dimensões das Células-guarda e do Poro Estomático

A determinação das dimensões das células-guarda foi feita, em vista frontal da superfície epidérmica, considerando o comprimento (eixo longitudinal, entre os dois pólos da célula) e largura (eixo transversal, na porção média da célula).

Foi utilizado o mesmo material referido no item anterior (4.4.4.1). As imagens também foram projetadas sobre papel, com auxílio de câmara clara acoplada ao microscópio óptico. As dimensões foram determinadas com régua milimetrada e aferidas com escala micrometrada, para apresentação dos dados em micrômetros.

4.4.4.3. Espessuras da Lâmina Foliar e Estruturas Constituintes

Para determinação da espessura da lâmina foliar, nos dois tratamentos (sol e sombra), foi considerado o terço médio da lâmina, na região central entre os bordos, incluindo dimensões de zonas costais e intercostais. Para este estudo foram usadas lâminas permanentes, com amostras seccionadas transversalmente.

As imagens foram projetadas em folha de papel, com auxílio de câmara clara acoplada em microscópio óptico. Os limites de abrangência das estruturas foram delimitados e as medições foram aferidas com escala micrométrica, de modo a apresentar os resultados em micrômetros.

Foram consideradas as espessuras de: lâmina foliar total, epiderme total, membrana cuticular, células epidérmicas (lume e paredes celulares periclinais, excluindo-se a espessura da cutícula), fibras, tecidos clorofilados (hidrênquima e aerênquima) e hidrênquima.

4.5. Estudo Ultraestrutural em MEV

Amostras de raiz, caule e folhas, providas dos dois tratamentos, foram fixadas em glutaraldeído 2,5%, em tampão fosfato de sódio 0,1M, em pH 7,2, por três horas, lavadas por três vezes, em tampão fosfato de sódio, e desidratadas em série etílica gradual. Após a desidratação, o material foi imerso em hexametildesilane (HMDS), por ½ hora, como meio substitutivo de ponto crítico de CO₂, que pelo processo de sublimação reduz a tensão superficial, evitando o colapso das estruturas (Bozzola & Russel, 1991). As amostras secas foram aderidas, sobre suportes de alumínio, com auxílio de fita de carbono dupla face, e cobertas com 20 nm de ouro, em metalizador marca Baltec, modelo CED030. As amostras foram observadas e documentadas em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV), marca Phillips, modelo XL30.

RESULTADOS E DISCUSSÃO

Dyckia brevifolia é uma planta com folhas abundantes, em densa roseta basal, de 10 a 20 cm de comprimento, lâminas lanceolado-triangulares, agudas, muito grossas, com 25 a 35 mm de largura, glabras em cima, laxamente serradas nos bordos com espinhos (Klein, 1979). De acordo com alguns critérios de determinação do modelo fotossintético – absorção de CO₂ noturna, acumulação noturna de ácido orgânico e taxa de isótopos de carbono estável – a espécie *D. brevifolia* é considerada uma planta CAM (Martin, 1994).

A estrutura vegetativa dos indivíduos adultos de *D. brevifolia* está constituída por caule, com entrenós extremamente curtos, raízes adventícias e folhas com inserção caulinar em espiral, o que determina o aspecto rosetado dos indivíduos (Figs. 7-8).

A organização em forma de roseta das folhas de Bromeliaceae pode oferecer auto-sombreamento (Griffiths & Maxwell, 1999). Em *D. brevifolia*, as folhas intermediárias da roseta apresentam um maior ângulo de inserção no caule, deixando a lâmina mais exposta.

A literatura freqüentemente relata a ocorrência de caules muito curtos e compactos em Bromeliaceae (Krauss, 1948; Tomlinson, 1969 e Smith & Downs, 1974). As características anatômicas caulinares são, por vezes, confusas, pela forte compressão dos entrenós e pela junção das raízes adventícias (Boresch, 1908⁶ – *apud* Smith & Downs, 1974).

⁶ Boresch, K. 1908. Über Gummifluss bei Bromeliaceen nebst Beiträgen zu ihrer Anatomie. Sitzungsber. **Akademie der Wissenschaften Wien**, 117: 1060-1080.

1. FOLHA

1.1. CARACTERÍSTICAS QUALITATIVAS

As folhas de *D. brevifolia* são constituídas por bainha e lâmina foliar (Figs. 9 e 10), com ausência de pecíolo e lígula. Em Bromeliaceae, conforme Rudall & Buzgo (2002) raramente as folhas são pecioladas e líguladas, quando presentes, são reduzidas.

As folhas de *D. brevifolia* são suculentas, com predominância da suculência na lâmina foliar. Klein (1979) descreve a lâmina foliar desta espécie com aproximadamente 5 mm de espessura.

1.1.1. Lâmina Foliar

A lâmina foliar de *D. brevifolia* tem forma lanceolada-triangular, como descrita por Smith & Downs (1974) e Klein (1979). Nos bordos e no ápice (Figs. 9-10), ocorrem estruturas ponteagudas e rígidas, fato que leva a freqüente caracterização das folhas como sendo espinhosas. Tomlinson (1969) comenta que, em quase todos os membros de Bromelioideae e Pitcairnioideae, os espinhos são desenvolvidos distalmente nas margens das folhas. Benzing (2000) ressalta que muitas Bromeliaceae terrestres investem pesadamente em espinhos para defesa mecânica contra grandes herbívoros. A espécie *D. brevifolia*, apesar de seus agressivos “espinhos”, é alvo freqüente de predação por capivaras, o que foi constatado durante as coletas. A roseta herbivorada regenera, por reprodução vegetativa, formando brotos axilares, constituindo ramificações conhecidas como rametes. Esta constatação confere com as informações de Benzing (2000), o qual comenta que o meristema apical perdido por conta da herbivoria, é comumente substituído por um broto axilar.

A superfície adaxial da lâmina foliar de *D. brevifolia* apresenta textura mais lisa (Fig. 9), enquanto a abaxial tem aspecto estriado (Fig. 10). Além da distinção na textura, a lâmina foliar também exhibe cores distintas entre as faces, mostrando-se de cor verde mais intensa, na face adaxial, e mais tênue (esbranquiçada), na face abaxial. Este aspecto mais claro da face abaxial é determinado pela presença dos tricomas. De acordo com Klein (1979), a face

adaxial da *D. brevifolia* é bem verde e a abaxial apresenta-se longitudinalmente estriada de branco e verde, com escamas brancas.

Rudall & Buzgo (2002) descrevem a forma foliar, para os representantes de Bromeliaceae, como sendo linear bifacial. A lâmina foliar de *D. brevifolia* é bifacial, dorsiventral, hipostomática, com nervação paralela. Histologicamente, a lâmina foliar está constituída por: epiderme, esclerênquima, hidrênquima, clorênquima, aerênquima e tecidos vasculares (Figs. 11-15).

1.1.1.1. Epiderme

As lâminas foliares de *D. brevifolia* mostram superfície adaxial aproximadamente plana e epiderme mais homogênea (Figs. 16-17). A superfície abaxial apresenta-se saliente, nas zonas costais, e em depressão, nas zonas intercostais (Figs. 15 e 18). Nas zonas costais (Figs. 18-19) há apenas células epidérmicas ordinárias e nas zonas intercostais (Figs. 18 e 20) ocorrem estômatos e tricomas. Ultraestruturalmente, visualiza-se melhor a homogeneidade da face adaxial (Fig. 21) e as bandas longitudinais distintas entre as zonas costais e intercostais na face abaxial (Figs. 22-23). Tricomas (Figs. 22 e 24), densamente distribuídos nas zonas intercostais, recobrem completamente os estômatos (Figs. 23 e 25).

As células epidérmicas ordinárias, ou seja, aquelas não diferenciadas em estruturas especializadas, como tricomas ou estômatos, caracterizam-se por apresentar forma retangular e paredes anticlinais sinuosas, quando em vista frontal de ambas faces (Figs. 26-27).

Os estômatos de *D. brevifolia* (Figs. 28-30) estão distribuídos nos sulcos longitudinais correspondentes às zonas intercostais da face abaxial (Figs. 23 e 31). Além disso, cada estômato encontra-se numa depressão individual, mantendo as células-guarda em posição mais elevada em relação às células imediatamente circundantes (Figs. 25 e 32-35).

Tomlinson (1969) refere que, por vezes, as células epidérmicas podem apresentar aspecto papiloso, em algumas espécies de Bromeliaceae, determinando a formação de sulcos na região dos estômatos. Entretanto, em *D. brevifolia*, estas células não são papilosas e as depressões estomáticas

individuais são decorrentes da presença de grupamentos de esclereides subepidérmicas (Fig. 36), contornando a área estomática, do tipo célula pétrea.

Sob as células-guarda de *D. brevifolia*, a câmara subestomática mostra-se como um canal delimitado por células conspicuamente distintas das vizinhas (Figs. 33-35). Estas células podem tratar-se de células subsidiárias e/ou subepidérmicas (hipodérmicas) o que só poderá ser definido com investigação da ontogênese.

Em vista frontal da lâmina foliar de *D. brevifolia*, apenas as células-guarda dos estômatos são facilmente evidenciadas, isto porque as células subsidiárias encontram-se parcialmente encobertas pelas células-guarda (Fig. 30), fato que dificulta a caracterização do tipo estomático. Contudo, uma observação mais minuciosa permite constatar um par de células subsidiárias ladeando as células-guarda e, raramente, podem ser percebidas outras duas

Vesque (1889⁸, *apud* Wilkinson 1979) propôs um sistema de classificação dos estômatos baseado na orientação das células subsidiárias em relação às células-guarda, considerando a ontogênese do estômato. Tomlinson (1969) ressalta que diferentes caminhos da ontogênese dos estômatos podem resultar em aparelhos estomáticos semelhantes na folha madura. Wilkinson (1979) lembra que, com o decorrer do tempo, os termos de Vesque passaram a ser utilizados simplesmente para definir o arranjo das células vizinhas ao redor das células-guarda. Os termos utilizados para nomear os diferentes estômatos do sistema de Vesque referenciam as famílias em que o tipo de estômato foi primeiramente estudado, ou então, as famílias em que estes são característicos, e são assim chamados: ranunculáceos, crucíferáceos, cariofiláceos e rubiáceos. Metcalfe & Chalk (1957) relatam que, posteriormente, Shaw (Kew Herbarium) sugeriu a substituição destes termos por anomocítico, anisocítico, diacítico e paracíticos, respectivamente, como também a inclusão de dois outros tipos de estômatos, actinocítico e tetracítico. Os termos de Shaw, assim designados, para diferenciar os diferentes estômatos foram ampliados por outros autores e são amplamente utilizados em descrições anatômicas (Wilkinson, 1979).

Krauss (1949a) caracteriza os estômatos de uma Bromeliaceae, *Ananas comosus*, com base na ontogênese, como sendo constituídos por quatro células subsidiárias, duas laterais e duas terminais (polares). Tomlinson (1969) considera os estômatos de Bromeliaceae como sendo do tipo paracítico, com base na aparência do estômato, em vista frontal, embora mencione a presença de quatro células subsidiárias, duas das quais só observáveis em secção transversal.

Considerando os dados da literatura e dados sobre a complexa estrutura estomática de *D. brevifolia*, os estômatos desta espécie poderiam ser considerados do tipo paracítico, tal como mencionado por Tomlinson (1969) para as Bromeliaceae, uma vez que poucas vezes consegue-se perceber a presença das células polares em vista frontal (por exemplo na Fig. 30). Entretanto, levando em conta a presença de quatro células subsidiárias, duas delas geralmente só constatadas em secções transversais, podemos constatar que a estrutura

⁸ Vesque, J. 1889. De l'emploi des caractères anatomiques dans la classification des végétaux. **Bull. Soc. Bot. Fr.**, 36: XLI-LXXVII.

estomática é do tipo tetracítico. Portanto, tais classificações, considerando apenas a aparência frontal dos estômatos, na verdade, ainda não contemplam a diversidade estrutural que pode ser encontrada nas plantas, como é o caso das Bromeliaceae. Nestas, apesar da presença das quatro células subsidiárias, estando duas delas geralmente encobertas pelas células-guarda, em vista frontal, passam a ser desconsideradas. Daí decorre que duas espécies com estruturas estomáticas bastante distintas podem ser agrupadas em um mesmo tipo estomático, ou mesmo registrar a ocorrência de dois tipos estomáticos para uma mesma espécie.

Tomlinson (1969) descreve três classes distintas de estômatos em Bromeliaceae. Na primeira classe, os estômatos são simples e não especializados, pois estão alinhados no mesmo nível das células epidérmicas vizinhas e as células-guarda têm paredes delgadas. Na segunda classe, os estômatos são mais especializados por terem células subestomáticas modificadas. Estas células apresentam lobos projetados em direção à câmara subestomática. Nesta classe os estômatos estão em depressões, por vezes parecendo elevados pela posição arqueada das células-guarda sobre as células subsidiárias. As células-guarda destes estômatos têm paredes espessadas. Na terceira classe, os estômatos são ainda mais especializados por terem células subsidiárias e epidérmicas vizinhas modificadas. Nesta classe, nunca ocorrem células subepidérmicas conspicuamente modificadas. A câmara subestomática fica, em maior ou menor grau, obstruída pelo inflamento das células subsidiárias, as quais se encontram sob as células-guarda, promovendo o arqueamento destas. O aumento pronunciado das células subsidiárias também determina a elevação das células-guarda em relação às circundantes, embora a estrutura estomática, como um todo, encontre-se alojada dentro de sulcos ou depressões epidérmicas individuais. A expansão das células epidérmicas vizinhas torna mais acentuada a depressão onde se localiza o estômato, formando uma cavidade externa a este.

As características da estrutura estomática, observadas em *D. brevifolia*, possibilitam incluir esta espécie numa das duas classes mais especializadas, tendo em vista a depressão estomática e o espessamento das paredes das células-guarda. Não se enquadra na classe dois pela ausência de lobos nas

células subepidérmicas em direção à câmara subestomática. A espécie em estudo pode ser considerada como da terceira classe, tendo em vista a presença de células subestomáticas diferenciadas, embora não tendo sido evidenciadas expansões nas células epidérmicas vizinhas. Tomlinson (1969) também considera uma espécie de *Dyckia* (*D. fosteriana*) nesta classe e, de acordo com as ilustrações referentes, esta também não mostra características distintas nas células epidérmicas comuns vizinhas ao estômato.

Como referido anteriormente, entre os estômatos, encoberto estes, ocorrem tricomas. Estes são do tipo peltado, constituídos por pedúnculo e escudo (Figs. 24 e 40-44). No fundo de uma invaginação da epiderme, encontram-se a base, formada por uma célula central, da qual se projeta o pedúnculo, e quatro células laterais (Figs. 42-43). Krauss (1949a) descreve para *A. comosus* estrutura similar, considerando estas quatro células como subsidiárias do tricoma. O pedúnculo está constituído por cerca de três células, com disposição seriada (Figs. 40-43). Na porção distal do pedúnculo, expande-se o escudo (Figs. 22, 24, 40, 44), com cerca de 200 μm de diâmetro, formado por um número variável de células, dispostas desordenadamente.

Tomlinson (1969) descreve os tricomas de Bromeliaceae como estruturas multicelulares complexas compostas por um escudo de células mortas e por um pedúnculo de células vivas localizadas em uma concavidade da epiderme. Conforme Krauss (1949a), nos estádios iniciais de desenvolvimento, enquanto a célula inicial do tricoma está em expansão, as células circundantes multiplicam-se mais aceleradamente, confinando a base da célula inicial no fundo de uma depressão. A autora ressalta que, em estádios mais precoces, os tricomas em desenvolvimento encontram-se alinhados longitudinalmente, alternando-se com fileiras de células que não formam tricomas, coincidindo com o alinhamento das precursoras de estômatos. Disto decorre a dificuldade de distinção entre células iniciais de tricomas e de estômatos.

Tomlinson (1969) registra que os tricomas unisseriados ocorrem apenas nas Pitcairnioideae menos derivadas. Reinert *et al.* (2003), em estudos filogenéticos moleculares com espécies de Pitcairnioideae, não inclui *Dyckia* entre os representantes menos derivados desta subfamília. Portanto, as características dos tricomas encontrados em *D. brevifolia* corroboram com as referências de

Tomlinson (1969) e Reinert *et al.* (2003). Os tricomas peltados de Tillandsioideae mostram simetria radial, enquanto os de Bromelioideae e Pitcairnioideae são assimétricos, embora alguns representantes exibam uma organização concêntrica rudimentar (Benzing, 1980). Em *D. brevifolia* o desordenamento das células do escudo (Fig. 24), confere este aspecto assimétrico mencionado por Benzing (1980). Pittendrigh (1948) sugere que as folhas de espécies Pitcairnioideae podem apresentar pouca ou nenhuma capacidade de absorção. Benzing *et al.* (1976) demonstraram a capacidade de absorção nos tricomas de Tillandsioideae, registrando ausência desta capacidade em tricomas de Bromelioideae e Pitcairnioideae, relacionando isto à presença de um sistema de raízes de absorção bem desenvolvido nestas duas subfamílias. Assim, nestas subfamílias os tricomas devem estar associados às funções usualmente referidas na literatura para estas estruturas. Eames & MacDaniels (1947) referem que os tricomas podem estar relacionados com diversas funções, em maior ou menor grau, mas provavelmente a mais importante é a redução da transpiração, devido à formação de uma cobertura adicional. A presença dos tricomas peltados, recobrando os estômatos nas zonas intercostais, em *D. brevifolia*, por exemplo, deve favorecer a formação de um microclima intermediário entre a circulação de ar interna e externa. Taiz & Zeiger (2004) esclarecem a importância da camada de ar parado junto à superfície foliar, denominando-a de camada limítrofe, a qual proporciona uma barreira à perda de vapor de água pela folha.

Nas células epidérmicas das folhas de *D. brevifolia*, ainda podem ser evidenciados corpos silicosos (Fig. 26). Com o uso de fenol, não apenas confirma-se a natureza química destes corpos, mas também se percebe que são constituídos de pequíssimos cristais, deixando a superfície com aspecto irregular (Fig. 28). Prychid *et al.* (2004) citam que o tipo mais comum de corpo silicoso entre monocotiledôneas é o esférico, com a superfície semelhante a drusas, rugosa ou espinhosa. Estes autores também registram que normalmente ocorre apenas um corpo silicoso por célula e que, estas células contendo sílica, são mais comumente encontradas na epiderme. Corpos silicosos têm sido relatados como presentes em várias espécies de Bromeliaceae (Krauss, 1949a; Tomlinson, 1969; Proença & Sajo, 2004). Prychid *et al.* (2004) esclarecem que este acúmulo de sílica constitui característica de Bromeliaceae, similar ao que ocorre em outras

famílias de monocotiledôneas. Os autores ainda ressaltam que famílias não-acumuladoras não evidenciam tal característica, mesmo que as condições sejam favoráveis ao acúmulo de sílica.

Em secção transversal da lâmina foliar, constata-se que a epiderme é uniestratificada. As células epidérmicas (Figs. 17 e 19) mostram as paredes, anticlinais e a periclinal interna, espessadas e lignificadas, enquanto a periclinal externa é delgada, mas revestida por espessa membrana cuticular⁹. De acordo com Gunning & Steer (1996), o revestimento das partes externas das plantas por camadas de substâncias como cutina, suberina e ceras, protegem-nas contra patógenos e limita a perda hídrica.

Na membrana cuticular, percebe-se a presença de traços anticlinais, os quais devem corresponder a microporos (Fig. 19). Hülsbruch (1966¹⁰, *apud* Lyshede, 1981) constatou que microcanais cuticulares surgem da camada péctica da parede celular, pois coram com vermelho rutênio, e comenta que a birefringência encontrada nestes microcanais, sugere a função de transporte de cera. Lyshede (1978) presume que os canais de pectina podem facilitar a passagem de água da superfície para o interior da célula em paredes cutinizadas. Lyshede (1981) comenta que estudos mais modernos têm também sugerido a função de transporte dos precursores de cutina e cera.

1.1.1.2. Esclerênquima

Sob a epiderme, em ambas as faces da lâmina foliar de *D. brevifolia* (Figs. 12, 17-18), ocorre esclerênquima, constituído por fibras ou esclereides.

Na face adaxial, as fibras constituem cerca de três estratos contínuos (Figs. 17 e 45) e, na face abaxial, estão restritas às zonas costais, em maior número de estratos (Figs. 18-19, 46). Estas fibras caracterizam-se por serem células alongadas, com extremidades afiladas e com septos transversais (Figs. 47-50). A parede que delimita cada fibra é espessada (Figs. 47, 49-50), lignificada

⁹ O termo membrana cuticular é aqui utilizado por não ser facilmente distinguível, em MO, a estrutura cuticular e a parede celular periclinal externa sem material lipídico, conforme nomenclatura sugerida por Hollway (1981). (Hollway, P.J. 1981. Structure and histochemistry of plant cuticular membranes: an overview. *In*: Cutler, D.F.; Alvin, K.L. & Price, C.E. 1981. **Plant Cuticle**. London, Academic Press, p. 1-32.

¹⁰ Hülsbruch, M. 1966. Zur Radialstreifung cutinisierte Epidermisaussenwände. **Zeitschrift für Pflanzenphysiologie**, **55**: 181-197.

e com evidentes pontoações (Figs. 49-52), e a parede que constitui os septos são delgadas (Figs. 47, 50). As paredes transversais delgadas (septos) das fibras septadas formam-se após a célula desenvolver uma parede secundária (Beck, 2005). Em *D. brevifolia*, o protoplasto das fibras septadas mantém-se vivo na maturidade, podendo ser constatada a presença de um núcleo em cada segmento da fibra (Fig. 47).

No bordo, com a redução da espessura da lâmina foliar, as fibras subepidérmicas das duas faces unem-se e, em determinados pontos, projetam-se em direção ao meio externo, constituindo juntamente com a epiderme os bordos espinhosos. Em Bromeliaceae, o tecido esclerenquimático é pronunciado nas margens das folhas e contínuo dentro dos espinhos marginais (Tomlinson, 1969).

As esclereides encontram-se nas zonas intercostais, na face abaxial, contornando os estômatos (Figs. 20, 36). Estas são células mais ou menos isodiamétricas, com paredes espessadas e lignificadas, constituindo típicas células pétreas (Figs. 34, 38).

Tomlinson (1969) refere-se à presença de hipoderme esclerenquimática em Bromeliaceae, contínua e uniforme adaxialmente e descontínua abaxialmente, sendo interrompida nas áreas estomáticas. De acordo com o autor, este tecido é constituído por células alongadas, septadas e com paredes terminais semelhantes a fibras, incluindo o gênero *Dyckia* entre os representantes com estas características. Conforme descrito, em *D. brevifolia*, ocorre tecido esclerenquimático na área onde se localizam os estômatos, porém com características distintas das demais regiões, havendo interrupção apenas sob as células estomáticas. Como o presente estudo não incluiu a ontogênese deste tecido, torna-se inviável afirmar se corresponde ou não a uma hipoderme.

Eames & MacDaniels (1947) atribuem a importância do esclerênquima à prevenção da perda hídrica e também à proteção contra a intensa luminosidade, além da função de sustentação da estrutura foliar. Benzing (1980) considera dois tipos de células, comumente encontrados em Bromeliaceae, com função de promover o suporte mecânico: fibras e esclereides. Em *D. brevifolia* ocorrem ambos tipos.

Todas estas funções referidas pelos autores devem ter grande relevância na sobrevivência de *D. brevifolia* no ambiente reofítico, reduzindo os

efeitos da intensa irradiação e sustentando a folha, nos períodos de vazante. As propriedades hidrofóbicas da parede celular podem reduzir a perda hídrica determinada pela intensa irradiação solar. O arranjo das microfibrilas de celulose deve facilitar a reflexão do excesso de luz. A rigidez da parede, conferida pela lignina, deve corroborar na manutenção da estrutura da folha quando ocorre murcha pela desidratação em períodos de vazante, especialmente naqueles indivíduos mais expostos a alta irradiação solar. Por outro lado, durante as cheias, a rigidez da parede pode desempenhar papel importante evitando danos na estrutura foliar.

1.1.1.3. Hidrênquima

Na face adaxial adjacente às fibras, ocorre amplo hidrênquima (Figs. 11-15), cujas células, têm paredes delgadas e lume amplo. Tomlinson (1969) descreve a presença de um tecido de reserva de água nas folhas de Bromeliaceae, tecido que, nas espécies xeromorfas extremas, apresenta-se constituído por até dez estratos de células com paredes delgadas, correspondendo a mais do que a metade do mesofilo. O autor acrescenta que nos representantes de *Dyckia* este tecido é pronunciado.

Em *D. brevifolia*, as células periféricas são mais curtas e, gradualmente, no sentido interno do mesofilo, mostram-se mais alongadas (Figs. 53-54).

Este tecido, freqüentemente denominado de parênquima aquífero, tem como importante função a reserva de água (Souza, 2003; Scatena & Scremin-Dias, 2003). Haberlandt (1928) e Eames & MacDaniels (1947) salientam que, além da função de reserva hídrica, este tecido também pode proteger o tecido de assimilação contra luz excessiva.

No amplo lume celular do hidrênquima de *D. brevifolia* foi possível identificar a presença de grande quantidade de mucilagem. Esta substância tem sido referida para Bromeliaceae (Krauss, 1949a; Tomlinson, 1969).

Krauss (1949a) comenta que a natureza coloidal das substâncias mucilaginosas serve não só para reter a água, perdida lentamente, mas também para absorver a água externa quando o suprimento de água torna-se disponível. Sculthorpe (1967) registra que a presença de mucilagem, em plantas aquáticas,

impede a entrada excessiva de água, diminuindo a diferença de potencial hídrico entre o meio externo e interno.

Portanto, o hidrênquima em *D. brevifolia* pode assegurar o equilíbrio hídrico nas condições contrastantes ocorrentes no ambiente reofítico, seca durante as vazantes e farto suprimento hídrico durante as cheias.

Outro aspecto a considerar ainda é que, conforme Martin (1994), *D. brevifolia* é uma planta CAM. Dentre as plantas CAM, cujo fechamento diurno dos estômatos bloqueia a evapotranspiração, a reserva hídrica proporcionada pelo hidrênquima ajuda a evitar o super aquecimento, pois este funciona como um depósito de calor (Fitter & Hay, 1987).

O hidrênquima, em Bromeliaceae, comumente é bem desenvolvido em direção à base da folha e região mediana, tornando-se menos pronunciado distal e marginalmente (Tomlinson, 1969). Em *D. brevifolia* constata-se este maior desenvolvimento do hidrênquima no sentido basípeto da lâmina foliar, bem como no sentido bordos – região média da lâmina.

1.1.1.4. Clorênquima, Hidrênquima Clorofilado e Aerênquima

As células parenquimáticas delimitadas adaxialmente pelo hidrênquima e abaxialmente por esclerênquima (Figs. 11-12, 15) são clorofiladas. O tecido aqui denominado de clorênquima concentra-se mais na faixa onde estão os feixes vasculares, em alguns pontos adentra, adaxialmente, em direção ao hidrênquima (Figs. 55-56). Tomlinson (1969) comenta que, em Bromeliaceae, há um parênquima mais compacto junto aos feixes vasculares e outro mais frouxo nas zonas intercostais. Segundo o autor, a compactação auxilia na sustentação dos feixes vasculares.

O clorênquima caracteriza-se por ter células justapostas, aproximadamente isodiamétricas e densamente clorofiladas (Figs. 57-58). O parênquima adjacente aos feixes vasculares (Figs. 56-57), abaxialmente, está constituído por células de maior diâmetro, paredes delgadas, conteúdo mucilaginoso e parcamente clorofiladas, que denominamos de hidrênquima clorofilado. Este parênquima está interrompido nas zonas intercostais por aerênquima (Figs. 57-60).

O aerênquima, nas folhas de *D. brevifolia*, é constituído por células clorofiladas com forma estrelada e paredes delgadas (Figs. 57-64), mantendo amplos espaços intercelulares esquizógenos.

No caso dos órgãos permanentemente submersos, ou que crescem em solos muito úmidos, a possibilidade das trocas gasosas pode ser inteiramente dependente da continuidade de seus espaços aéreos (Haberlandt, 1928). Cutter (1979) refere que os espaços intercelulares podem formar um sistema conectado ao longo de toda planta, constituindo estrutura semelhante a favo-de-mel. Destaca ainda que, em plantas aquáticas, este sistema pode proporcionar também resistência mecânica. Lambers *et al.* (1998) salienta que um sistema contínuo de espaços aéreos permite o transporte de oxigênio das partes aéreas para a raiz, sendo uma importante adaptação das plantas de solos alagados.

O aerênquima, em *D. brevifolia*, constitui colunas longitudinais de reserva de ar no interior da lâmina foliar (Fig. 64) e comunica-se diretamente com as câmaras subestomáticas da face abaxial (Figs. 20, 62). Tomlinson (1969) descreve que, nas Bromeliaceae com folhas espessas, as lacunas de ar longitudinais ramificam-se em direção às câmaras subestomáticas, constituindo os canais aéreos de Linsbauer secundários.

Segundo Parkhurst (1994), a difusão do CO₂ nos espaços intercelulares é um fator limitante à absorção do carbono fotossintético, sobretudo em folhas espessas e hipoestomáticas. O autor comenta que a difusão deste gás é limitada pelo fluxo contrário de vapor de água na câmara subestomática e também pelo fluxo contrário de vapor de água e O₂ nos espaços de ar do mesofilo. O arranjo celular compacto do mesofilo é outro fator que dificulta a difusão de gases nos espaços intercelulares (Parkhurst, 1994; Terashima *et al.*, 2001). Conforme Lambers *et al.* (1998), a difusão dos gases na água é aproximadamente 10⁴ vezes mais lenta que no ar. Lüttge (2002) registra que a pressão parcial interna de CO₂, em plantas CAM, é resultado da alta concentração do CO₂ nos espaços de ar da folha, em virtude da descarboxilação do malato, o que induz o fechamento estomático e conseqüentemente aumenta a eficiência hídrica. A baixa concentração de CO₂ pode limitar a fotossíntese (Salisbury & Ross, 1992; Taiz & Zeiger, 2004). No caso de *D. brevifolia*, a presença de amplos espaços aéreos, em suas folhas espessas, serve como

canais de comunicação entre o clorênquima e as cavidades subestomáticas, o que deve favorecer a difusão dos gases, e, por conseguinte, a fotossíntese.

Entre as células dos tecidos parenquimáticos, especialmente próximo aos feixes vasculares ocorrem idioblastos contendo ráfides (Fig. 65). Também podem ser encontrados grãos-de-amido, em pequena quantidade, nas células do clorênquima mais próximas aos feixes vasculares.

1.1.1.6. Tecidos Vasculares

Os tecidos vasculares estão organizados em feixes colaterais (Figs. 66-69). Fibras septadas contornam estes feixes e também ocorrem entre xilema e floema (Figs. 66 e 68), exceto em feixes de menor calibre, nos quais estas fibras restringem-se abaxialmente, junto ao floema (Fig. 67). Tomlinson (1969) refere a ocorrências de fibras circundando e separando xilema e floema.

Algumas fibras junto ao protofloema, mas por vezes também algumas externamente ao protoxilema, em *D. brevifolia*, destacam-se pela coloração, mesmo quando *in vivo*, sem adição de nenhum produto químico. Com uso de corantes a parede celular assume coloração bem mais intensa que as demais células lignificadas (Figs. 66-67). Reações histoquímicas apontaram para a presença de compostos fenólicos distintos de lignina.

Os elementos de vaso do metaxilema mostram espessamentos espiralados a escalariformes (Fig. 70-72).

Células parenquimáticas aclorofiladas contornam o feixe vascular (Figs. 66-67), podendo tratar-se de uma endoderme.

1.1.2. **Bainha Foliar**

A bainha foliar de *D. brevifolia* tem forma geral curva (Figs. 9-10), determinada pelo envolvimento parcial no caule. Ambas as superfícies são planas (Figs. 73-74), sem mostrar as saliências costais observadas na lâmina foliar. Histologicamente, está constituída, em sua porção mediana, por: epiderme, esclerênquima, parênquima aclorofilado, aerênquima e tecidos vasculares.

Externamente está delimitada por epiderme uniestratificada (Fig. 75), cujas células têm características similares ao descrito para a lâmina, ou seja, paredes relativamente espessadas, mais evidente na periclinal interna. A

membrana cuticular mostra-se mais espessada na face abaxial do que na adaxial, embora nesta face mostre reação mais intensa com uso de sudan (Fig. 75), indicando maior concentração de cutina. A face adaxial por estar voltada para o caule, está menos sujeita a incidência luminosa do que a face abaxial. Entretanto, embora esta espécie não forme “tanque” (como ocorre em algumas Bromeliaceae), o imbricamento das folhas na roseta favorece o acúmulo de água e resíduos. Assim, a membrana cuticular na face adaxial deve exercer proteção devido a sua propriedade impermeabilizante.

As células epidérmicas têm forma alongada, quando em vista frontal de ambas faces (Figs. 76-77), com paredes anticlinais sinuosas. Corpos silicosos (Fig. 77), com forma esférica, um por célula, são mais freqüentes e evidentes na face abaxial. A bainha é destituída de tricomas e estômatos.

Sob a epiderme há uma faixa contínua de esclerênquima, de até três estratos celulares, em ambas as faces (Figs. 73-75).

O mesofilo está constituído por parênquima aclorofilado, tecido com ampla distribuição, e aerênquima, disposto em grupos equidistantes na região central, quando visto em secção transversal da bainha foliar (Figs. 73-74). As células do parênquima aclorofilado apresentam formas aproximadamente isodiamétricas, justapostas, têm paredes delgadas e contêm grãos de amido (Figs. 78-80). O aerênquima está constituído por lacunas (Figs. 78-79) delimitadas por células do parênquima aclorofilado, contendo células estreladas (Figs. 81-82), as quais possibilitam grande acúmulo de ar. Assim, as lacunas, intercalando-se com os feixes vasculares (Fig. 78), constituem colunas de ar (Fig. 79), que percorrem longitudinalmente a bainha, comunicando-se com a lâmina foliar e com o caule.

Os feixes vasculares são colaterais (Fig. 83) e posicionam-se equidistantemente das faces adaxial e abaxial (Figs. 73-74). Fibras perivasculares mostram características similares àquelas descritas para a lâmina foliar.

Tomlinson (1969) comenta que, em Bromeliaceae, usualmente a lâmina e a bainha foliar são indistintas. Entretanto, o autor acrescenta que a base da folha é marcadamente distinta do ápice. Cita que, na base, os estômatos são ausentes, os canais de ar e o tecido hipodérmico, usualmente, são bem desenvolvidos, as paredes das células epidérmicas são espessadas, o

clorênquima é reduzido ou ausente, as células do mesofilo são pouco ou nada distintas das células do hidrênquima e contêm amido, comumente abundante. Estas características correspondem àquelas descritas para a bainha foliar de *D. brevifolia*, espécie que, como referido anteriormente, mostra bainha e lâmina foliar distintas, mesmo macroscopicamente.

1.2. CARACTERÍSTICAS QUANTITATIVAS

As rosetas de *D. brevifolia*, quando expostas ao sol, comparadas com outras sombreadas por arbustos circundantes mostram diferenças muito evidentes entre as folhas. As de sol tendem a ser mais claras e menores, enquanto que as de sombra tendem a ser mais escuras e maiores. A exposição ao sol parece inibir a expansão foliar e/ou o sombreamento estimula, pois a área e o índice foliar são maiores em folhas de sombra (Tab. 1). Ressalte-se, entretanto, que tanto o aumento da área, quanto do índice foliar, decorre do alongamento da lâmina, tendo em vista que a largura reduz (Tab. 1).

Algumas plantas têm suficiente plasticidade de desenvolvimento para se aclimatarem a uma amplitude de regimes de luz, crescendo em áreas ensolaradas e em habitats sombrios (Taiz & Zeiger, 2002). Contudo, Fitter & Hay (1987) ressaltam que as plantas resistentes à sombra não possuem esta plasticidade e podem sofrer danos que conduzem a redução das taxas de fixação de CO₂ se expostas a irradiância alta.

Tabela 1. Dados quantitativos de folhas de sol e de sombra de *D. brevifolia* Baker

	Folhas de Sol	Folhas de Sombra
ÍNDICE FOLIAR	5,70 ± 0,80 ^b	8,05 ± 0,66 ^a
§ Comprimento (cm)	11,15 ± 1,14 ^b	14,59 ± 1,42 ^a
§ Largura (cm)	1,97 ± 0,12 ^a	1,81 ± 0,13 ^b
SUCULÊNCIA (g/cm ²)	0,39 ± 0,10 ^a	0,28 ± 0,05 ^b
§ Massa fresca máxima (g)	6,64 ± 0,94 ^b	8,00 ± 0,90 ^a
§ Massa seca (g)	0,65 ± 0,11 ^b	0,80 ± 0,13 ^a
§ Área foliar (cm ²)	15,96 ± 2,63 ^b	26,49 ± 4,27 ^a
ESCLEROFILIA (g/cm ²)	0,041 ± 0,009 ^a	0,031 ± 0,008 ^b
Concentração Relativa de Água na folha (%)	89,98 ± 2,74 ^a	89,94 ± 2,03 ^a

Nota: n=15 para cada tratamento. Letras diferentes comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo test t. Índice foliar=Comprimento/Largura, Suculência=MFM-MS/A e Esclerofilia=MS/A, onde MFM=massa fresca máxima, MS=massa seca, A=área foliar.

Variações na área foliar e espessura da folha asseguram a manutenção da capacidade fotossintética (Chazdon & Kaufmann, 1993) por manterem o volume foliar (Smith *et al.*, 1997; Evans, 1999; Ackerly *et al.*, 2000).

A espessura das lâminas em folhas de sol de *D. brevifolia* é maior do que daquelas sombreadas, conseqüência do maior espessamento de dois tecidos da face adaxial, esclerênquima e hidrênquima (Tab. 2). Contudo, na face abaxial, a espessura da epiderme nas folhas de sol é menor do que nas de sombra, como conseqüência da maior espessura das células epidérmicas (lume + parede celular) em folhas de sombra, tendo em vista que não há diferenças na espessura da membrana cuticular. Além disto, também o esclerênquima, nesta face, mostra-se mais desenvolvido nas folhas de sombra. Entretanto, a maior espessura destes dois tecidos, em folhas de sombra, não sobrepujou o aumento da espessura do esclerênquima e do hidrênquima, adaxiais, os quais foram determinantes da maior espessura total da lâmina de folhas de sol.

Tabela 2. Espessuras da lâmina foliar e tecidos constituintes (sentido adaxial-abaxial) de *D. brevifolia* Baker, em indivíduos mais expostos a irradiação solar (sol) e mais sombreados (sombra)

	Folhas de Sol espessura (μm)	Folhas de Sombra espessura (μm)
LÂMINA FOLIAR**	3951 \pm 258,4 ^a	3736 \pm 263,9 ^b
Epiderme – face adaxial*	15,1 \pm 2,55 ^a	15,4 \pm 2,42 ^a
membrana cuticular*	5,6 \pm 1,55 ^a	5,3 \pm 1,44 ^a
célula epidérmica (lume+parede)*	9,5 \pm 1,92 ^a	10,0 \pm 1,90 ^a
Esclerênquima – face adaxial**	41 \pm 12,23 ^a	37 \pm 13,3 ^b
Hidrênquima adaxial***	2795 \pm 286,9 ^a	2572 \pm 311,2 ^b
Tecidos clorofilados (clorênquima+aerênquima)***	860 \pm 75,4 ^a	880 \pm 99,1 ^a
Esclerênquima – face abaxial*	78 \pm 13,7 ^b	84 \pm 8,7 ^a
Epiderme – face abaxial*	12,9 \pm 1,7 ^b	14,8 \pm 1,92 ^a
membrana cuticular*	4,6 \pm 0,75 ^a	5,0 \pm 1,05 ^a
célula epidérmica (lume+parede)*	8,3 \pm 1,48 ^b	9,8 \pm 1,54 ^a

Nota: *n= 30; **n=60, ***n=90, para cada tratamento. Letras diferentes, comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo teste *t*.

Na literatura é relatado que folhas de sol comumente têm lâminas mais espessas, com maior espessamento do tecido paliçádico, do que folhas de sombra (McLean, 1919; Haberlandt, 1928; Esau, 1959; Napp-Zinn, 1984). Estudos com *Aechmea bromeliifolia*, Bromeliaceae comumente encontrada em ambientes alagados da restinga, revelou que os indivíduos sujeitos à interação de alta luminosidade e ausência de alagamento têm menor desenvolvimento do mesofilo do que os indivíduos expostos à alta luminosidade e alagamento (Scarano *et al.*, 2002). *D. brevifolia*, conforme os resultados obtidos, mostrou plasticidade, como maior espessura das folhas como conseqüência da variação na exposição solar, entretanto, é importante lembrar que esta espécie também passa por fases de alagamento durante as cheias, o que pode afetar as folhas em

desenvolvimento. Ressalte-se, ainda, que estas cheias não incluem apenas grande volume de água, mas a ação das fortes e turbulentas correntezas. Portanto, estudos considerando o efeito das cheias e vazantes poderia trazer novas interpretações.

As lâminas foliares de *D. brevifolia*, independente da maior ou menor exposição ao sol, têm o hidrênquima bem desenvolvido (Tab. 2), conferindo a folha o caráter suculento, fato que favorece a alta concentração de água nas folhas (cerca de 90%, Tab. 1), em relação à massa seca.

Muitas espécies de clima árido são freqüentemente referidas como suculentas caracterizando-se por ter folhas espessas, com taxas de superfície/volume relativamente baixas e cutícula espessa acompanhando a taxas de transpiração baixas (Salisbury & Ross, 1992). Plantas suculentas estocam grandes volumes de água e, assim, podem ter baixos níveis de transpiração (Jones, 1994). Freqüentemente armazenam a água em células especializadas, constituindo o hidrênquima (Lambers *et al.*, 1998), fato constatado nas folhas de *D. brevifolia*. A suculência é uma das características das folhas de Bromeliaceae (Benzing, 2000). Conforme Lambers *et al.* (1998), quando as folhas perdem água, a desidratação do clorênquima é menor do que do hidrênquima e este tecido funciona como um reservatório de perda hídrica pela transpiração. Disto resulta que o clorênquima permanece fotossinteticamente ativo. Durante a perda de água, esclarece o autor, tanto os solutos, quanto a água, movem-se do hidrênquima para o clorênquima, mantendo o equilíbrio hídrico celular, mesmo que a planta permaneça sem absorver água por diversos dias. Com base nestas informações, podemos inferir que as características das folhas de *D. brevifolia* favorecem sua sobrevivência na impossibilidade de absorção de água, tanto durante períodos de muita seca (vazante), quanto em períodos de submersão, por vários dias de cheias.

A maior exposição ao sol dos indivíduos de *D. brevifolia* aumenta a suculência (Tab. 1). O armazenamento de água em folhas de algumas Bromélias epífitas pode chegar a 67 % do volume total da folha, no lado exposto ao sol, e 24% apenas no lado sombreado (Maxwell *et al.*, 1992). Estes dados corroboram com os resultados constatados para *D. brevifolia* que confirmam o efeito da irradiação solar sobre a suculência.

Com os resultados do presente estudo (Tabs. 1 e 2) é possível constatar que a maior suculência das folhas de sol foi determinada pelo aumento da espessura e pela redução da área foliar, pois o método de avaliação levou em consideração, não apenas o volume de água retido nas folhas (massa seca deduzida da massa fresca máxima), mas a área destas.

Além da maior suculência, as folhas de sol também mostram maior esclerofilia do que as de sombra (Tab. 1). O caráter esclerófilo aumenta, acompanhando o aumento da suculência e redução da área superficial em plantas sujeitas a aridez (Stocker, 1976¹¹, *apud* Fahn & Cutler, 1992). Quando se fala em esclerofilia, a princípio relacionamos com a presença de tecidos esclerenquimáticos. Entretanto, o termo significa “duro” e, conforme Lambers *et al.* (1998), folhas esclerófilas são aquelas que se mostram espessas, rígidas e com cutícula espessa. A metodologia utilizada para avaliar a esclerofilia considerou a massa seca, incluindo todos os tecidos que constituem a lâmina foliar. A maior esclerofilia deve favorecer a manutenção da estrutura das folhas de *D. brevifolia* quando a maior irradiação solar reduzir o turgor celular.

O número médio de estômatos por unidade de área apresenta variação nas folhas de *D. brevifolia*, quando comparadas folhas oriunda de indivíduos expostos ao sol e de indivíduos sombreados (Tab. 3). O aumento da densidade estomática com a elevação da intensidade luminosa tem sido registrada por diversos autores (Allard *et al.*, 1991; Abrans *et al.*, 1992; Cao, 2000; Duz *et al.*, 2004; Fermino Jr., 2004). Através dos estômatos ocorre o fluxo de gás carbônico (CO₂) e de vapores de água (Salisbury & Ross, 1992; Parkhurst, 1994; Lüttge, 2002; Taiz & Zeiger, 2004). O aumento da densidade estomática, em resposta a maior disponibilidade de luz, pode ser considerado uma adaptação que aumenta a captação de CO₂ (Malone *et al.*, 1993; Taiz & Zeiger, 2004). Concomitante ao maior influxo de gás carbônico ocorre maior efluxo de vapores de água, aumentando a transpiração. Como consequência do aumento da transpiração, ocorre um processo de resfriamento da folha, reduzindo a temperatura interna (Dickison, 2000). Essa redução da temperatura é fundamental para a efetivação dos mecanismos bioquímicos da fotossíntese, os quais utilizam também outras

¹¹ Stocker, O. 1976. The water-photosynthesis syndrome and the geographical plant distribution in the Sahara deserts. *In*: Lange, O.L.; Kappen, L. Schulze, E.-D. (Eds.). **Ecological studies. Analysis and synthesis**. Vol. 19, Water and plant life. Berlin, Springer. pp. 506-521.

estratégias de dissipação de excesso de energia (Demmig-Adams & Adams, 1996). Como referido anteriormente, *D. brevifolia* é uma planta CAM. As plantas que utilizam esta rota fotossintética restringem a perda hídrica, mantendo seus estômatos fechados no período de luz (Lambers *et al.* 1998; Taiz & Zeiger, 2004). Considerando isto, a espécie em estudo não deveria mostrar alteração na densidade estomática como resposta a intensidade da irradiação solar, como usualmente relatado na literatura. Entretanto, *D. brevifolia* mostra plasticidade diante deste fator, o que merece atenção em outros estudos envolvendo investigações fisiológicas.

Tabela 3. Densidade estomática, dimensões das células-guarda e densidade de tricomas de *D. brevifolia* Baker

	Folhas de Sol	Folhas de Sombra
DENSIDADE ESTOMÁTICA (nº de estômato/mm ²)	187,60 ± 30,46 ^a	139,63 ± 33,52 ^b
CÉLULAS-GUARDA		
Comprimento (µm)	22,89 ± 3,88 ^a	22,29 ± 2,64 ^a
Largura (µm)	10,95 ± 2,07 ^a	10,73 ± 1,52 ^a
DENSIDADE DE TRICOMAS	50,71 ± 17,98 ^a	56,42 ± 11,80 ^a

Nota: n=30, para cada tratamento. Letras diferentes comparadas na horizontal, indicam diferenças estatisticamente significativas entre as médias, ao nível de 5% de probabilidade pelo Teste *t*.

As dimensões das células-guarda, comprimento e largura, entre as folhas de sol e sombra de *D. brevifolia* não mostram variações (Tab. 3). Não foi determinado o índice estomático, devido às características estruturais da epiderme, em vista frontal, que tornam tal procedimento praticamente inviável. Entretanto, considerando que, nas folhas de sol comparadas com as de sombra, o número de estômatos por área aumenta e as dimensões das células-guarda mantêm-se. Acrescendo-se, ainda, que o número de tricomas também não se altera (Tab. 3). Portanto, isto indica que um maior número de células protodérmicas deve ter originado estômatos nas folhas de sol.

Tomlinson (1969) registra que a taxa de estômatos por tricomas reduz com a especialização das plantas, ou seja, é maior nas plantas terrestres (menos especializadas) e menor nas epífitas (mais especializadas). Menciona que a taxa média de estômatos por tricomas em Pitcairnioideae é de 6 a 13 estômatos por tricomas, sendo bem maior do que nas outras duas subfamílias (Bromelioideae – 2 a 3 estômatos por tricoma; Tillandsioideae – 1 a 5 estômatos por tricoma). Benzing (2000) sustenta que a relação entre os estômatos e os tricomas varia com a função que os tricomas desempenham na folha. O autor sugere que isto é uma das condições básicas para ajudar a explicar como as Bromeliaceae entraram em ambientes fisicamente desafiantes. Em *D. brevifolia* ocorrem 4 estômatos por tricomas nas folhas de sol e 3 estômatos por tricoma nas folhas de sombra. Estes dados poderiam apontar para uma maior especialização de *D. brevifolia*, entre as espécies de Pitcairnioideae. Entretanto, isto se torna dúbio considerando a variação em função da exposição ao sol.

2. CAULE

Em *D. brevifolia*, ocorre um caule vertical, onde estão inseridas as folhas, constituindo a roseta (Fig. 84), e as raízes adventícias. Deste caule partem ramificações axilares (Fig. 84). O caule vertical mostra entrenós muito curtos, enquanto, nas ramificações, algumas vezes, é possível visualizar os nós e entrenós (Fig. 85), devido ao alongamento dos entrenós. A roseta recém-formada afasta-se da planta-mãe, provavelmente em busca de luz, em virtude do alongamento do seu caule. Ramificações do caule vertical, originando uma nova roseta, são facilmente identificáveis no ambiente reofítico.

Em seção transversal do caule (Fig. 86), podem ser evidenciados: periderme, córtex e estelo.

2.1. PERIDERME

O revestimento do caule de *D. brevifolia* é proporcionado por uma periderme (Fig. 86). Ocorrem sucessivas peridermes, constatadas pela presença de vários felogênios (Figs. 87-88), caracterizando a ocorrência de um ritidoma. A periderme é constituída por felema, felogênio e feloderma (Fig. 88). O felogênio é um tecido meristemático constituído por células de paredes delgadas e achatadas radialmente (Figs. 87-88), as quais, como descrevem Quilhó *et al.* (2003), dividem-se periclinalmente formando fileiras radiais, que originam o felema, centrifugamente, e o feloderma, centripetamente. O felema está formado por células, que não ampliam muito o lume celular (Fig. 88), e são delimitadas por paredes suberizadas. O maior espessamento das paredes pericliniais e a provável morte do protoplasto, em células totalmente diferenciadas do felema, leva ao colapso celular, durante a preparação das amostras, resultando no aspecto denso deste tecido, quando visto em seções transversais, em microscopia óptica (Figs. 86, 88). Paredes suberizadas das células do felema determinam a impermeabilização entre o ambiente e o interior do órgão, além de proporcionar um isolamento térmico (Eames & MacDaniels, 1947; Esau, 1957; Fahn, 1978; Mauseth, 1988). O feloderma, no caule de *D. brevifolia* (Fig. 88), está

representado por células parenquimáticas, com paredes delgadas, mostrando forma e tamanhos variáveis.

2.2. CÓRTEX

Sob o feloderma mais interno do caule de *D. brevifolia*, permanece uma região cortical constituída por parênquima (Figs. 86, 88). Este tecido mantém espaços intercelulares esquizógenos e é formado por células com paredes delgadas e tamanhos variáveis e tendendo a forma circular, quando vistas em secção transversal (Fig. 89).

2.3. ESTELO

O conceito de estelo enfatiza a unidade do sistema vascular do eixo da planta (Esau, 1965). A teoria estelar de Van Tieghem (1882¹², *apud* Esau, 1965) estabelece que o córtex é limitado internamente pela endoderme e o estelo limita-se externamente pelo periciclo. Em alguns grupos de plantas, em diferentes órgãos, a endoderme é indistinta morfológicamente (Esau, 1965), o que sucedeu no caule de *D. brevifolia*. Embora, no caule de *D. brevifolia*, as características morfológicas da endoderme e do periciclo não possibilitaram o reconhecimento destes tecidos, a delimitação entre córtex e estelo, de acordo com a teoria estelar de Van Tieghem, mostra clara separação entre a região avascular, aqui tratada como córtex, e vascular, considerada como estelo.

O estelo está constituído por feixes vasculares colaterais dispersos em parênquima fundamental, sendo delimitado externamente por um anel de células distintas daquelas justapostas (Figs 86, 90-94).

Em monocotiledôneas, os feixes vasculares estão freqüentemente espalhados aleatoriamente por todo o tecido fundamental (Krauss, 1948; Rudall, 1992), cujo tipo de estelo tem sido referido como atactostelo (Esau, 1959; Fahn, 1978; Mauseth, 1988). Este é o tipo de estelo observado em *D. brevifolia* (Fig. 90). O sistema vascular do caule é filogeneticamente derivado de uma coluna vascular, mais ou menos compacta, a qual através da parenquimatização torna-se

¹² Van Tieghem, P.H. 1882. Sur quelques points de l'anatomie des Cucurbitacées. **Soc. Bot. France Bul.**, 29: 165-220.

dividida em cordões; assim, o parênquima do estelo é um tecido vascular (Boodle, 1903¹³ e Wardlaw, 1952¹⁴ – *apud* Esau, 1965).

Nas monocotiledôneas, o crescimento primário é mais expressivo no sentido transversal do que no longitudinal, diferentemente das dicotiledôneas (Ball, 1941; Zimmermann & Tomlinson, 1967 e 1969; DeMason, 1979, 1980 e 1983). Conforme DeMason (1979, 1980, 1983), o meristema fundamental produz numerosos feixes, inseridos na matriz parenquimática (chamada de “tecido conjuntivo” em monocotiledôneas), ocorrendo uma expansão radial. Como resultado, os tecidos provasculares são empurrados para fora como um cilindro. Os tecidos provasculares são muito ativos mitoticamente, produzindo grande número de feixes e tecido conjuntivo. Há uma região ampla de atividade mitótica nos caules de monocotiledôneas, chamada de meristema de espessamento primário, que circunda o tecido provascular, a região mais externa do tecido conjuntivo e a região mais interna do córtex (DeMason, 1979, 1980 e 1983). Zimmermann & Tomlinson (1968) propuseram o abandono da expressão “meristema de espessamento primário” por ser usado com vários significados e porque eles perceberam que a divisão celular no centro do caule é mais importante. Como a atividade mitótica não estava localizada no centro, mas no anel, DeMason (1983) propôs que a expressão fosse mantida e restrita a monocotiledôneas. Para DeMason (1983), a ocorrência de meristema de espessamento primário é muito comum entre as monocotiledôneas de hábito de roseta. O meristema de espessamento primário é um meristema lateral característico da maioria das monocotiledôneas que ocorre muito próximo ao ápice da planta, mais precisamente na região do periciclo (Rudall, 1991). DeMason (1983) menciona que numerosas monocotiledôneas produzem crescimento secundário a partir de um tipo especial de câmbio, o meristema de espessamento secundário. Conforme o autor, este meristema, originado pela diferenciação de tecidos primários maduros, permanece ligado ao meristema de espessamento primário. Entretanto, ressalta que esta ligação é controversa na literatura.

¹³ Boodle, L.A. 1903. Comparative anatomy of the Hymenophyllaceae, Schizaeaceae and Gleicheniaceae. IV. Further observations on *shizaea*. **Ann. Bot.**, 17: 511-537.

¹⁴ Wardlaw, C.W. 1952. **Phylogeny and morphogenesis. Contemporary Aspects of Botanical Science**, London, Macmillan.

Krauss (1948), estudando a ontogênese de uma bromeliácea, descreve que entre o estelo e o córtex ocorre uma camada intermediária, em porções menos maduras, apresentando-se como um conspícuo anel translúcido e, nas porções mais maduras, como um anel suberizado. Acrescenta que este anel consiste de uma zona meristemática, nas porções mais jovens do caule, e de um tecido vascular, nas porções mais maduras.

Em *D. brevifolia* constata-se um anel de células distintas das justaposta (Figs. 93-94), com células que se assemelham a um tecido meristemático. Como no presente estudo não foi verificada a origem deste tecido, torna-se difícil afirmar se seria um meristema de espessamento primário ou secundário. Entretanto, imediatamente interno a faixa de células mais ou menos achatadas radialmente, sem suberização das paredes, que denominamos de anel distinto, encontram-se feixes vasculares que parecem ter origem nas células deste anel. Isto, portanto, contraria, em parte, o descrito por Krauss (1948), que refere o anel meristemático e os tecidos vasculares ocorrendo fases distintas de maturação.

No caule de *D. brevifolia*, no córtex e entre células da periderme, observa-se a presença de raízes adventícias (Fig. 95). Estas seguem o mesmo curso longitudinal do caule e mostram tecidos de revestimento e vasculares totalmente diferenciados. Periféricamente estas raízes estão protegidas por uma periderme (Fig. 95), com as células do felema mostrando paredes espessadas e suberizadas. O cilindro central é poliarco, com medula constituída de células com paredes espessa e lignificadas (Fig. 96). Krauss (1948) registra a presença de raízes adventícias na região cortical do caule de *Ananas comosus* (Bromeliaceae) e sugere a sua origem a partir da camada intermediária entre o estelo e córtex, destacando que elas seguem um curso oblíquo para baixo por alguma distância em direção a periferia do caule. A autora salienta que a suberização apresentada por estas raízes, quando ainda dentro do caule, é uma impressionante característica. Estas raízes adventícias são referidas por Tomlinsom (1969) como intracaulinares, termo adotado também para *D. brevifolia*, no presente estudo.

3. RAIZ

As raízes adventícias de *D. brevifolia* (Fig. 97) possibilitam a absorção de nutrientes e a forte fixação nas fissuras das rochas localizadas no ambiente reofítico. O termo raiz adventícia, em sentido amplo, refere-se às raízes não originárias da radícula ou de suas ramificações (Esau, 1959). A raiz primária de Bromeliaceae nunca alcança tamanho apreciável e, portanto, a anatomia da raiz desta família está baseada nas raízes adventícias (Smith & Downs, 1974).

As raízes adventícias de *D. brevifolia* são constituídas por tecido de revestimento, córtex e cilindro central (Fig. 98).

3.1. TECIDOS DE REVESTIMENTO

O revestimento das raízes adventícias, exceto em quando bastante envelhecidas, é feito por uma epiderme uniestratificada (Figs. 98-99), constituída por células isodiamétricas, sendo referida por Benzing (2000) como uma delgada rizoderme. Krauss (1949b) descreve a epiderme de *Ananas comosus* como consistindo de uma única camada de células isodiamétricas, em secção transversal, e, alongadas, em secção longitudinal. Pita & Menezes (2002) caracterizam a epiderme de espécies de Bromeliaceae (*Dyckia macedoi*, *D. rariflora*, *Encholirium heloisae* e *E. subsecundum*) como sendo pluriestratificada, constituindo um velame. Em *D. brevifolia*, entretanto, como referido inicialmente, a epiderme é uniestratificada, pois evidências de distinção estrutural entre a camada epidérmica e a camada celular imediatamente subjacente (Fig. 99) não conferem com as constatações das autoras para outras espécies de *Dyckia*. Soma-se a isto que as observações de secções do ápice da raiz de *D. brevifolia* (Figs. 100-102) revelaram que a protoderme origina um tecido uniestratificado. As células protodérmicas inicialmente alongam-se radialmente (Figs. 101-102), mostrando o núcleo em posição mais basal e muitos vacúolos, mais amplos e predominando na região apical. No sentido basípeto da raiz, muitas células seguem alongando-se ainda mais, para constituir os pêlos absorventes. A análise do ápice da raiz ainda possibilitou constatar que as células protodérmicas sofrem apenas divisões anticlinais, enquanto as células meristemáticas subprotodérmicas

(meristema fundamental) são achatadas radialmente (Fig. 102) sofrendo diferentes planos de divisão, embora predominem as periclinais, ampliando assim o diâmetro da região que constituirá o córtex.

A epiderme de *D. brevifolia* apresenta pêlos absorventes (Figs. 98-99). Tomlinson (1969) cita que as Bromeliaceae terrestres apresentam uma camada pelífera com pêlos bem desenvolvidos.

Em regiões mais basais das raízes adventícias de *D. brevifolia*, a epiderme é eliminada e substituída por um tecido secundário de revestimento, ou seja, por periderme (Fig. 103). Células parenquimáticas do córtex dediferenciam-se em felogênio que origina centrifugamente o felema, o qual mostra as células mais periféricas constituídas por paredes espessadas e suberizadas. Em raízes com a primeira periderme ainda pouco desenvolvida constatou-se a presença de algumas células epidérmicas (constituindo pêlos ou não) externas ao felema. Estas evidências apontam para possível origem subepidérmica do felogênio, provavelmente da exoderme (tecido que se mantém com paredes delgadas e protoplasto apto a dediferenciação), embora somente um estudo da ontogênese poderá concluir a verdadeira origem. A feloderma é indistinta morfológicamente do parênquima cortical.

3.2. CÓRTEX

O córtex das raízes adventícias está constituído por exoderme, parênquima, intercalado por um anel esclerenquimático, e endoderme (Fig. 98).

A exoderme é o tecido mais externo do córtex, constituída por um único estrato de células justapostas, muito semelhantes às subjacentes corticais, por não apresentar espessamentos na parede, embora por vezes, mostre-se com células mais achatadas que as do parênquima imediatamente interno (Fig. 99). A camada mais externa do meristema fundamental (Fig. 102) origina este tecido.

Internamente à exoderme, ocorrem células parenquimáticas, tecido que neste estudo será tratado como parênquima externo (Figs. 98, 103-106). Este parênquima está formado por células de paredes delgadas e reduzidos espaços intercelulares, com forma aproximadamente isodiamétrica, quando visto em secção transversal (Fig. 107), e mais tabulares longitudinalmente.

Um anel constituído por tecido esclerenquimático divide o córtex em dois compartimentos, centrifugamente, o parênquima externo e a exoderme, e, centripetamente, o parênquima interno e a endoderme (Figs. 98, 104-106). No sentido basal da raiz, este anel torna-se mais desenvolvido, ou seja, com maior número de células (comparar Fig. 105, região mais jovem, com Fig. 106, região mais madura). As células que constituem este tecido têm paredes espessas (Fig. 107). Krauss (1949b) salienta que, em *Ananas comosus* (Bromeliaceae), nas porções mais velhas da raiz, as paredes celulares deste tecido são naturalmente coloridas de marrom avermelhado. Este fato também foi observado em *D. brevifolia* (Figs. 106-107) e testes histoquímicos revelaram a presença de lignina e suberina. Estas células, em Bromeliaceae, apresentam uma lamela lignificada, uma segunda lamela de suberina e uma terceira de lignina (Meyer¹⁵, 1940, *apud* Krauss, 1949b). Estas células, em *D. brevifolia*, caracterizam-se como fibras, pois sua forma é alongada, em relação ao eixo, e as extremidades são, geralmente, afiladas (Fig. 108).

Entre o anel esclerenquimático e a endoderme, na raiz adventícia de *D. brevifolia*, está o parênquima interno (Figs. 109-111). Em regiões mais próximas ao ápice este tecido mostra-se quase compacto, ou seja, com poucos espaços intercelulares esquizógenos. Basipetamente, surgem espaços intercelulares amplos (Fig. 109). Posteriormente, estes espaços ampliam-se formando lacunas conspícuas (Figs. 110-111), constituindo um aerênquima (Fig. 112). Entretanto, algumas células mais periféricas mantêm-se justapostas (Figs. 110-111).

A origem lisígena destas lacunas é descrita por Krauss (1949b) para outra espécie de Bromeliaceae (*Ananas comosus*). Conforme a autora, células contendo ráfides, arranjadas em uma única fileira longitudinal, na região cortical das raízes rompem-se e formam os canais de ar. Tomlinson (1969) menciona que o córtex interno, em Bromeliaceae, tipicamente lacunoso, é produzido pelo colapso celular. Próximo ao ápice de raízes de *D. brevifolia* ocorrem fileiras de células corticais contendo ráfides (Fig. 101), correspondendo ao descrito por Krauss (1949b). Portanto, é possível que a origem do aerênquima nas raízes de *D. brevifolia* seja similar ao de *Ananas comosus*, pois embora não tenha sido

¹⁵ Meyer, L. 1940. Zur anatomie und entwicklungsgeschichte der Bromeliaceenwurzeln. **Planta**, **31**: 492-522.

verificada o ontogênese, forma observados vestígios de células destruídas na periferia das lacunas.

O aerênquima lisígeno promove não somente um sistema de aeração interno facilitando transferência de O₂, como também reduz o número de células que consome O₂, uma característica que pode facilitar em ambientes pouco oxigenados, como no caso dos solos úmidos (Drew *et al.*, 2000). No ambiente reofítico, durante as cheias, as rosetas de *D. brevifolia* podem ficar vários dias submersas, o que impede as trocas gasosas. A presença de aerênquima nestas raízes asseguraria a oxigenação dos demais tecidos.

A endoderme é o limite interno do córtex, constituindo-se numa barreira ao fluxo apoplástico (Haberlandt, 1928; Eames & MacDaniels, 1947; Esau, 1959; Fahn, 1978; Mauseth, 1988). As células endodérmicas de *D. brevifolia* têm estrias de Caspary e paredes espessadas em “U” (Figs. 109, 113). Cabe ressaltar que as estrias são visualizáveis, em microscopia óptica, somente quando as paredes ainda não apresentam espessamento. As características observadas em *D. brevifolia* são similares àquelas para *Ananas comosus*, por Krauss (1949b).

3.3. CILINDRO CENTRAL

O cilindro central de *D. brevifolia* está constituído por sistema vascular e medula (Fig. 109). O sistema vascular, originado do procâmbio (Figs. 100, 114), inicialmente triarco, torna-se poliarco, aumentando o número de arcos no sentido basípeto (Figs. 115-117). Vasos de metaxilema amplos e numerosos, em raízes poliarcas, são de grande importância para a condução do xilema nas monocotiledôneas, tendo em vista que elas não têm formação vascular secundária (Mauseth, 1988).

Delimitando externamente o sistema vascular encontra-se o periciclo (Figs. 113, 116) e internamente a medula (Figs. 116-117). O tecido que preenche a região medular, inicialmente apresenta características parenquimáticas, porém depois as paredes das células tornam-se espessadas e lignificadas (Figs. 116-117), iniciando este processo do centro para a periferia. Segundo Krauss (1949b), em *A. comosus*, o centro do cilindro está ocupado por uma medula caracterizada por células com paredes fortemente espessadas que são profusamente pontoadas.

3.4. RAÍZES LATERAIS

As raízes adventícias de *D. brevifolia* são bastante ramificadas. As raízes laterais têm origem no periciclo da raiz adventícia principal (Figs. 104, 118). A histogênese da raiz lateral é semelhante a da raiz adventícia originária do caule. A estrutura da porção basal das raízes laterais é similar àquela da raiz adventícia caulinar, exceto aquelas relacionadas com seu menor diâmetro, como: redução de número de arcos de xilema e floema e do número de camadas celulares corticais.

A raízes laterais são endógenas, como em outras plantas, sendo iniciadas na região do periciclo da raiz principal após esta ter deixado o caule (Krauss, 1949b). A autora ainda menciona a semelhança histológica entre os três tipos de raízes: raiz adventícia caulinar, raiz adventícia intracaulinar e raiz lateral, o que também foi constatado em *D. brevifolia*.

CONSIDERAÇÕES GERAIS

A plasticidade dos órgãos de uma planta pode ter um valor importante na sua sobrevivência e contribuir para o sucesso diante das adversidades apresentadas pelo ambiente. As diferenças quantitativas foliares de *D. brevifolia*, relativas à exposição direta à luz do sol e ao sombreamento, revelam a plasticidade morfoanatômica da espécie a diferentes regimes de luz. No caso das bromélias epífitas, Pittendrigh (1948) sugere a origem a partir de espécies terrestres tolerantes a diferentes regimes de luz. Segundo Van Steenis (1980), as reófitas, em sua maioria, são constituídas por espécies claramente derivadas de plantas terrestres. Segundo este autor, estas plantas oferecem uma perspectiva fascinante que pode mostrar como a evolução trabalha na ocupação de um nicho vazio sem competição biótica. Conforme Ricklefs (1996), os estágios iniciais de sucessão facilitam o desenvolvimento dos estágios posteriores contribuindo para os níveis de nutrientes e de água do solo e modificando o microambiente da superfície do solo. A distribuição dos indivíduos de *D. brevifolia*, ora em tufos, aparentemente isolados, ora associados diretamente com outras reófitas, possibilitaria indicar a espécie como uma pioneira, pois, possivelmente atua modificando o ambiente, possibilitando a formação de substrato para o estabelecimento de outras reófitas.

As rosetas de *D. brevifolia* sobrevivem fortemente aderidas a fissuras de afloramentos rochosos, em rios de corredeiras, atravessando períodos alternados do fluxo do rio, vazantes e cheias. Estas condições extremas opostas requerem adaptações voltadas à manutenção estrutural e funcional indispensáveis à sobrevivência, tanto durante o período de intensa estiagem (vazante), quando ficam totalmente expostas à irradiação solar, quanto durante os períodos de chuva (cheias), quando as rosetas ficam totalmente submersas e sujeitas à ação das correntezas.

O estudo da anatomia foliar de *D. brevifolia* revelou o caráter xeromorfo da espécie, observado pela presença de cutícula espessa na epiderme foliar, pela localização abaxial dos estômatos, dispostos em sulcos longitudinais intercostais e completamente protegidos por tricomas, pelo desenvolvimento de amplo

hidrênquima adaxial, determinando a succulência foliar, e pela presença de esclerênquima subepidérmico. A água constitui a matriz e o meio onde a maioria dos processos bioquímicos essenciais ocorrem, inclusive a fotossíntese. Em ambientes, onde a restrição hídrica é quase uma constante, é esperado, que as plantas que lá estão estabelecidas, tenham desenvolvido estratégias que garantam a eficiência hídrica. Além disso, as características foliares, em especial as anatômicas, têm que ser altamente especializadas para garantir a absorção de luz, em quantidade e qualidade necessárias, e, também, para facilitar a difusão do CO₂. A literatura tem registrado que, a atividade fotossintética pode ser limitada por fatores ambientais – luz, concentração de CO₂ e temperatura (Salisbury & Ross, 1992; Taiz & Zeiger, 2002). *D. brevifolia*, assim como um grande número de representantes de Bromeliaceae, como afirmado por Martin (1994), é uma planta CAM. Através desta rota fotossintética, as plantas obtêm o CO₂ necessário no período noturno, quando os estômatos estão abertos (Taiz & Zeiger, 2002). A eficiência hídrica, apresentada por algumas espécies vegetais, comumente denominadas plantas CAM, constitui uma importante estratégia adaptativa ao ambiente xérico.

Por outro lado, o desenvolvimento de um sistema de aeração contínuo, entre os órgãos vegetativos, lembra as características de algumas espécies hidrófitas, e, portanto, relacionada ao caráter hidromorfo. Em plantas submersas, a continuidade de espaços aéreos por toda planta possibilita o transporte de oxigênio das partes aéreas para a raiz (Haberlandt, 1928; Cutter, 1979; Lambers *et al.*, 1998). Amplos espaços intercelulares foram observados nas folhas (lâmina e bainha) e nas raízes adventícias de *D. brevifolia*. A intercomunicação entre estes órgãos é feita pelo caule, no qual foram evidenciados apenas pequenos

Considerando que a morfogênese das folhas de Bromeliaceae, em geral, leva um tempo relativamente longo, e que os períodos de cheias e vazantes, não foram rigorosamente acompanhados, as características diretamente relacionadas a estes períodos, neste trabalho, não foram avaliadas.

Ressalta-se, também, que as características morfoanatômicas constatadas em órgãos vegetativos de *D. brevifolia* são, de modo geral, comuns às Bromeliaceae, entretanto as evidências apontam para o fato de que elas conferem vantagens à espécie para sobrevivência no ambiente reofítico.

CONCLUSÕES

As características morfoanatômicas da reófito *D. brevifolia* são similares às de outras Bromeliaceae já descritas na literatura, não apresentando evidências de características exclusivas de ambiente reofítico. Contudo, destaca-se que, muitas das características da família Bromeliaceae, relacionadas tanto ao aspecto estrutural como também ao aspecto funcional, têm favorecido a sobrevivência de *D. brevifolia* neste ambiente com características inóspitas.

D. brevifolia apresenta características xeromorfas e hidromorfas. Como caráter xeromorfo destacam-se: presença de cutícula espessa na epiderme foliar; localização abaxial dos estômatos, dispostos em sulcos longitudinais intercostais e protegidos por tricomas; amplo hidrênquima adaxial, determinando a succulência foliar; e presença de esclerênquima subepidérmico. O caráter hidomorfo está representado pelas lacunas aeríferas presentes nas folhas (lâmina e bainha) e nas raízes adventícias.

Além disso, o estudo contribuiu para um melhor conhecimento da morfoanatomia dos órgãos vegetativos desta espécie. Ressalte-se, entre outros, aspectos epidérmicos das lâminas foliares (estômatos com quatro células subsidiárias e estrutura dos tricomas peltados) e das raízes adventícias (epiderme uniestratificada e pilosa, sem presença de velame, e periderme em fases mais avançadas da maturidade).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrans, M.C.; Kloeppel, B.D. & Kubiske, M.E. 1992. Ecophysiological and morphological responses to shade and drought in two contrasting ecotypes of *Prunus setorina*. **Tree Physiology**, **10**: 343-355.
- Allard, G.; Nelson, C.J. & Pallardy, S.G. 1991. Shade effects on growth of tall fescue: I. leaf anatomy and dry matter partitioning. **Crop Science**, **31**: 163-167.
- Ackerly, D.D.; Dudley, S.A.; Sultan, S.E.; Schmitt, J.; Coleman, J.S.; Linder, C.R.; Sandquist, D.R.; Geber, M.A.; Evans, A.S.; Dawson, T.E. & Lechowicz, M.J. 2000. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future. **BioScience**, **50**: 979-995.
- Alquini, Y.; Bona, C.; Boeger, M.R.T.; Costa, C.G. & Barros, C.F. 2003. Epiderme, p. 87-96. *In*: Appezzato-da-Glória, B. & Carmello-Guerreiro, C.M. (eds.) 2003. **Anatomia Vegetal**. Viçosa, Editora UFV, p. 87-96.
- Altesor, A.; Silva, C. & Ezcurra E. 1994. Allometric neoteny and the evolution of succulence in cacti. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **114**: 283-292.
- Araus, J.L. & Hogan, K.P. 1994. Leaf structure and patterns of photoinhibition in two neotropical palms in clearing and forest understory during the dry season. **American Journal of Botany**, **81**: 726-738.
- Atlas de Santa Catarina**. 1986. Governo do Estado de Santa Catarina. Gabinete de Planejamento e Coordenação Geral. Rio de Janeiro: Aerofoto Cruzeiro. 173p.
- Ball, E. 1941. The development of the shoot apex and the primary thickening meristem in *Phoenix canariensis* Chaub., with comparisons to *Washingtonia filifera* Wats. And *Trachycarpus excelsa* Wendl. **American Journal of Botany**, **28**: 820-32.
- Beck, C.B. 2005. **An Introduction to Plant Structure and Development**. USA, Cambridge University Press, 431p.
- Benzing, D. H. 1980. **The Biology of the Bromeliads**. USA, Mad River Press, 228p.

- Benzing, D.H. 2000. **Bromeliaceae: Profile of an Adaptative Radiation**. USA, Cambridge University Press, 690p.
- Benzing, D.H., Henderson, K., Kessel, B. & Sulak, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. **American Journal of Botany**, **63**: 1009-1014.
- Bissing, D.R. 1974. Haupt's Gelatin Adhesive Mixed with Formalin for Affixing Paraffin Sections to Slides. **Stain Technology**, **49**:116-117.
- Bona, C. & Alquini, Y. 1995. Anatomia foliar de *Hydrocleis nymphoides* (Humb.& Willd) Buchenau (Limnocharitaceae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**, **38**: 869-877.
- Bozzola, J.J. & Russel, L.D. 1991. **Electron Microscopy**. Principles and Techniques for Biologists. Boston, Jones and Barlett Publishers. 542p.
- Camerik, A.M. & Werger, M.J.A. 1981. Leaf characteristics of the flora of the high plateau of Itatiaia, Brasil. **Biotropica**, **13**: 39-48.
- Cao, K.F. 2000. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany**, **78**: 1245-1253.
- Chazdon, R.I.L. & Kaufmann, S. 1993. Plasticity of leaf anatomy of two rain forest shrubs in relation to photosynthetic light acclimation. **Functional Ecology**, **7**: 385-394.
- Comitê Itajaí. 2004. Disponível em: <<http://www.comiteitajai.org.br/hp/bacia/localiza.php>>. Acesso em 13 de julho de 2004.
- Comitê Itajaí. 2006. Disponível em: <<http://www.comiteitajai.org.br/brhpindex.php>>. Acesso em 19 de outubro de 2006.
- Costa, A.F. 1982. **Farmacognosia**. Vol.III. Farmacognosia Experimental. 2^a Ed. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian. 1032p.
- Cutter, E.G. 1978. **Plant Anatomy**. Part 2: Organs. London, William Clowes & Sons. 343p.

- Cutter, E.G. 1979. **Plant Anatomy**. Part 1: Cells and tissues. 2^a Ed. London, William Clowes & Sons. 315p.
- DeLucia, E.H.; Nelson, K.; Vogelmann, T.C. & Smith, W.K. 1996. Contribution of intercellular reflectance to photosynthesis in shade leaves. **Plant, Cell and Environment**, **19**: 159-170.
- DeMason, D.A. 1979. Function and development of the primary thickening meristem in the monocotyledon *Allium cepa* L. **Botanical Gazette**, **140**: 51-66.
- DeMason, D.A. 1980. Localization of cell division activity in the primary thickening meristem in *Allium cepa* L. **American Journal of Botany**, **67**: 393-399.
- DeMason, D.A. 1983. The primary thickening meristem: definition and function in monocotyledons. **American Journal of Botany**, **70**: 955-962.
- Demmig-Adams, B. & Adams, W.W. 1996. The role of xanthophyll cycle carotenoids in the protection of photosynthesis. **Trends in Plant Science**, **1**: 21-26.
- Dickison, W.C. 2000. **Integrative Plant Anatomy**. USA, Academic Press. 533p.
- Drew, M.C.; He, C.J. & Morgan, P. W. 2000. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. **Trends in Plant Science**, **5**: 123-127.
- Duz, S.R.; Siminski, A.; Santos, M. & Paulilo, M.T.S. 2004. Crescimento inicial de três espécies arbóreas da Floresta Atlântica em resposta à variação na quantidade de luz. **Revista Brasileira de Botânica**, **27**: 587-596.
- Eames, A.J. & MacDaniels, L.H. 1947. **An Introduction to Plant Anatomy**. London, MacGraw-Hill Books. 427p.
- Esau, K. 1959. **Anatomia Vegetal**. Barcelona, Ed.Omega. 729 p.
- Esau, K. 1965. **Vascular differentiation in Plants**. USA, Holt, Rinehart and Winston. 160 p.
- Esau, K. 1976. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo, Ed. Edgard Blücher. 293p.
- Evans, J.R. 1999. Leaf anatomy enables more equal access to light and CO₂ between chloroplasts. **New Phytologist**, **143**: 93-104.

- Fahn, A. 1978. **Anatomia Vegetal**. Madrid, H. Blume Ediciones. 643p.
- Fahn, A. & Cutler, D.F. 1992. **Xerophytes**. Germany, Gebrüder Borntraeger. 176p.
- Fermino-Jr., P.C.P. 2004. **Anatomia ecológica comparada de folhas de *Guapira opposita* (Vell.) Reitz (Nyctaginaceae) na vegetação de restinga e na Floresta Ombrófila Densa**. Dissertação de Mestrado em Biologia Vegetal. Florianópolis. UFSC, 69 p.
- Ferris, R. & Taylor, G. 1994. Stomatal characteristics of four native herbs following exposure to elevated CO₂. **Annals of Botany**, **73**: 447-453.
- Fitter, A.H. & Hay, R.K.M. 1987. **Environmental Physiology of Plants**. 2^a ed. London. Academic Press, 423p.
- Frank, B. 2003. Uma história das enchentes e seus ensinamentos. In: Frank, B. & Pinheiro, A. 2003. **Enchentes na Bacia do Rio Itajaí: 20 anos de experiências**. Blumenau, EDIFURB, p.15-62.
- Fryns-Claessens, E. & Cotthem W.Van. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. **The Botanical Review**, **39**: 71-138.
- Gahan, P.B. & Onyia, G.O.C. 1984. Esterase activity in tubers of various species of *Dioscorea* and the effects of chilling. **Saussurea**, **15**: 61-69.
- Griffiths, H. & Maxwell, K. 1999. In memory of C.S. Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to Photoprotective strategies in epiphytic bromelids? **Functional Ecology**, **13**: 15-23.
- Gunning, B.E.S & Steer, M.W. 1996. **Plant Cell Biology: structure and function**. USA, Jones and Bartlett Publishers. 134p.
- Gutschick, V.P. 1999. Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. **New Phytologist**, **143**: 3-18.
- Haberlandt, G. 1928. **Physiological Plant Anatomy**. Reedição. London, Macmillan. 777p.
- Hanagata, N.; Takemura, T.; KarubeE, I. & Dubinsky, Z. 1999. Salt/water relationships in mangroves. **Israel Journal of Plant Sciences**, **47**: 63-76.

- Hiyama, T.; Imaichi, R. & Kato, M. 1992. Comparative development of gametophytes of *Osmunda lancea* and *O. japonica* (Osmundaceae): adaptation of rheophilous fern gametophytes. **The Botanical Magazine - Tokyo**, **105**: 215-225.
- IBAMA. 2005. Disponível em: <http://www.biodiversitas.org.br/florabr/lista_ibama.asp>. Acesso em 05 de abril de 2005.
- Imaichi, R. & Kato, M. 1992. Comparative leaf development of *Osmunda lancea* and *O. japonica* (Osmundaceae): heterochronic origin of rheophytic sstenophylly. **The Botanical Magazine - Tokyo**, **105**: 199-213.
- Imaichi, R. & Kato, M. 1993. Comparative leaf morphology of young sporophytes of rheophytic *Osmunda lancea* and dryland *O. japonica*. **Journal of Plant Research**, **106**: 37-45.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw Hill Book. 523p.
- Jones, H.G. 1994. **Plantas and microclimate**: a quantitative approach to environmental plant physiology Cambridge, Cambridge University Press, 428p.
- Kato, M. & Imaichi, R. 1992a. Leaf anatomy of tropical fern rheophytes with its evolutionary and ecological implications. **Canadian Journal of Botany**, **70**: 165-174.
- Kato, M. & Imaichi, R. 1992b. A broad-leaved variant of the fern rheophyte, *Tectaria lobbii*. **International Journal of Plant Science**, **153**: 212-216.
- Klein, R.M. 1979. **Reófitas no Estado de Santa Catarina, Brasil**. Anais da Sociedade Botânica do Brasil. XXX Congresso Nacional de Botânica, Campo Grande, MS-21 a 27 de janeiro, 1979. p.159-169.
- Klein, R.M. 1983. Observações Ecológicas. In: Reitz, R. 1983. Bromeliáceae e a Malária-Bromélia Endêmica. *In*: **Flora Ilustrada Catarinense**. Parte I. Fascículo Bromélia, 808p.
- Kraus, J.E & Arduin, M. 1997. **Manual Básico de Métodos em Morfologia Vegetal**. Seropédia, RJ, Editora Universidade Rural. 194p.

- Kraus, J.E., Sousa, H.C., Resende, M.H. Castro, N.M., Vecchi, C. & Luque, R. 1998. Astra blue and basic fuchsin double staining of plant material. **Biotechnic & Histochemistry**, **73**: 235-243.
- Krauss, B.H. 1948. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L) Merr. I. Introduction, organography, the stem, and the lateral branch or axillary buds. **Botanical Gazette**, **110**: 159-217.
- Krauss, B.H. 1949a. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L) Merr. (continued) II. The leaf. **Botanical Gazette**, **110**: 303-404.
- Krauss, B.H. 1949b. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L) Merr. (concluded) II. The root and the cork. **Botanical Gazette**, **110**: 555-587.
- Lambers, H.; Stuart, F. & Pons, T.L. 1998. **Plant Physiological Ecology**. New York, Springers-Verlag. 540p.
- Lersten, N.R. & Gunning, J.L. 1975. Development of Air Passages, and Crystal distribution, in the Stem of *Bacopa caroliniana* (Scrophulariaceae). **Proceeding of the Iowa Academy of Science**, **82**: 109-112.
- Levitt, J. 1980. **Responses of plants to environmental stresses. vol. II. Water, Radiation, Salt and Other Stresses**. 2nd Ed. London, Academic Press. 607p.
- Liao, L.C. & Hsiao, J.Y. 1998. Relationship between population genetic structure and riparian habitat as revealed by RAPD analysis of the rheophyte *Acorus gramineus* Soland. (Araceae) in Taiwan. **Molecular Ecology**, **7**: 1275-1281.
- Luque, R.; Sousa, H.C. & Kraus, J.E. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) - modificado e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azulão 8 GS ou 8GX. **Acta Botanica Brasilica**, **10**: 199-212.
- Lüttge, U. 2002. CO₂-concentc55 u:.

- Lyshede, O.B. 1981. Structure of the outer epidermal wall in xerophytes. *In*: Cutler, D.F.; Alvin, K.L. & Price, C.E. 1981. **The Plant cuticle**. London, Academic Press, p. 87-98.
- Malone, S.R.; Mayeux, H.S.; Johnson, H.B. & Polley, H.W. 1993. Stomatal density and aperture length in four plant species grown across a subambient CO₂ gradient. **American Journal of Botany**, **80**: 1413-1418.
- Mantovani, A. 1999. A Method to Improve Leaf Succulence Qualification. **Brazilian Archives and Biology and Tecnology**, **42**: 9-14.
- Martin, C.E. 1994. Physiological Ecology of the Bromeliaceae. **The Botanical Review**, **60**: 1-82.
- Mauseth, J.D. 1988. **Plant Anatomy**. USA, The Benjamin/Cummings Publishing. 560p.
- Maxwell, C.; Griffiths, H.; Borland, A.M.; Broadmeadow, S.J. & 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 & Environment**, **15**: 37-47.
- McLean, R.C. 1919. Study in the ecology of Tropical Rain-Forest: with special reference to the forests of South Brazil. **The Journal of Ecology**, **7**: 121-172.
- Menezes, N.L.; Silva, D.C.; Melo de Pinna, G.F.A. 2003. Folha p.303-311. *In*: Glória, A. B. & Guerreiro, C.S.M. (eds.) 2003. **Anatomia Vegetal**. Viçosa, Editora UFV. 438p.
- Metcalf, C.R. 1983. Ecological Anatomy and Morphology General Survey. *In*: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. 1983. **Anatomy of the Dicotyledons**. Vol.II. 2^a ed. Oxford, Claredon Press. p.126-149.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1957. **Anatomy of the Dicotyledons**. Vol. I. Oxford, Claredon Press. 724p.
- Mori, Y. & Okada, H. 2001. Reproductive biology and pollen flow of a rheophytic aroid, *Furtadoa sumatrensis* (Araceae) in the Malesian wet tropics. **Plant Systematics and Evolution**, **227**: 37-47.

- Muchow, R.C. & Sinclair, T.R. 1989. Epidermal conductance , estomatal density and stomatal size among genotypes of *Sorghum-bicolor* (L.) Moench. **Plant, Cell and Environment**, **12**: 425-431.
- Murtaza, M.G. & Paul, N.K. 1989. Effect of nitrogen nutrition on the stomatal and anatomical characteristics of leaf of rape (*Brasica campestris* L.). **Bangladesh Journal of Botany**, **18**: 39-44.
- Napp-Zinn, K. 1984. **Handbuch der Pflanzenanatomie. VIII Anatomie des Blattes**, 2. Blattanatomie der Angiospermen, B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes. Germany, Gebrüder Borntraeger. 520p.
- Nultsch, W. 2000. **Botânica Geral**. Tradução da 10ª. edição alemã (1996), tradutor Paulo Luiz de Oliveira. Porto Alegre, RS, Editora Artes Médicas Sul. 489p.
- Paoletti, E.& Gellini, R. 1993. Stomatal density variation in beech and holm oak leaves collected over the last 200 years. **Acta Oecologia**, **14**: 173-178.
- Parkhurst D.F. 1994. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves. **New Phytologist**, **126**: 449-479.
- Parkhurst, D.F. 1978. Adaptative significance of stomatal occurrence on one or both surfaces of leaves. **Journal of Ecology**, **66**: 367-383.
- Peat, H.J. & Fitter, A.H. 1994. A comparative study of the distribution and density of stomata in the British flora. **Biological Journal of the Linnean Society**, **52**: 377-93.
- Pita, P.B. & Menezes, N.L. 2002. Anatomia da raiz de espécies de *Dyckia* Schult. f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. Schult. f. (Bromeliaceae) Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. **Revista Brasileira de Botânica**, **25**: 25-34.
- 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. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, **18**: 319-331.

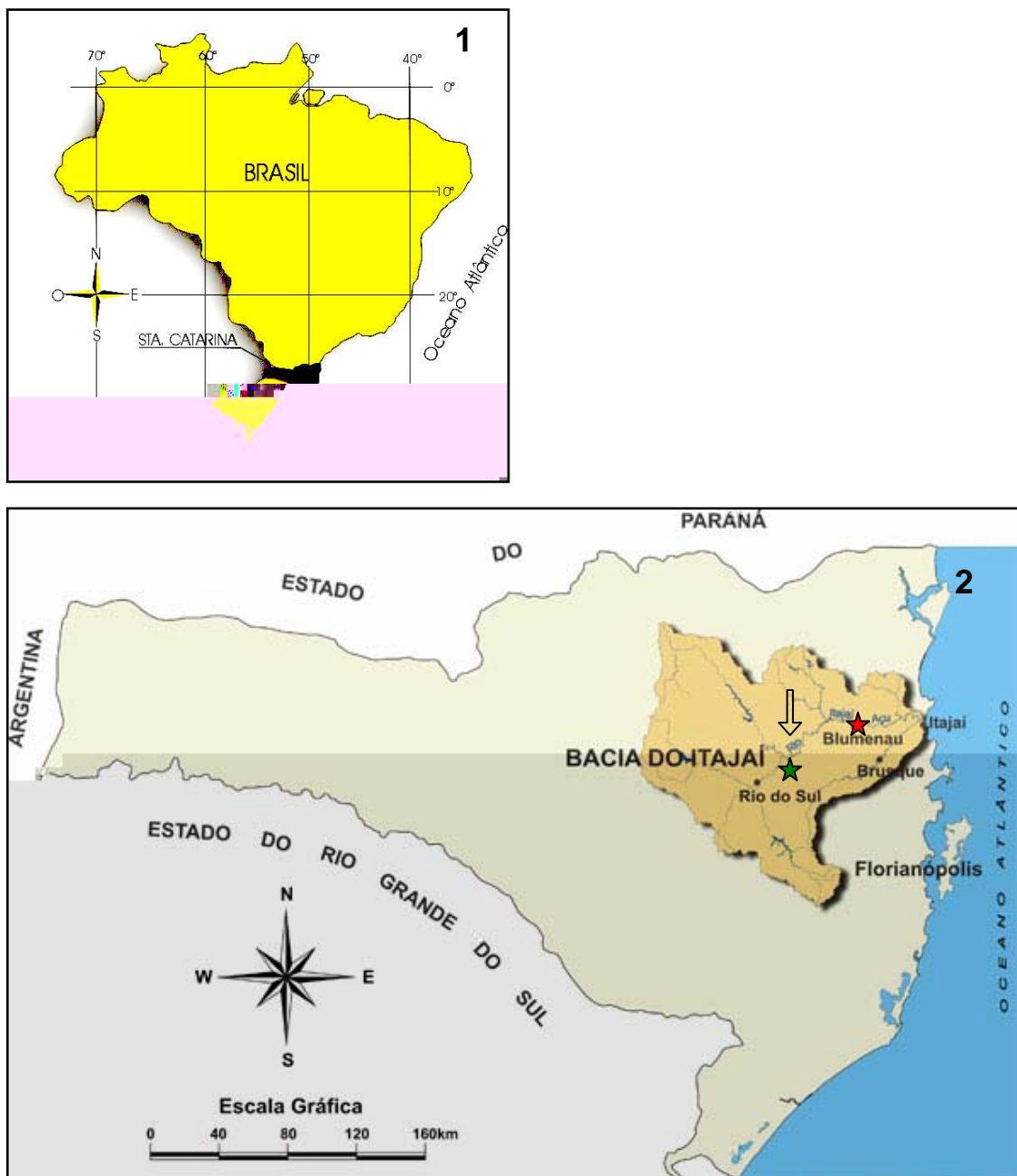
- Prychid, C.J.; Rudall, P.; Gregory, M. 2004. Systematics and biology of silica bodies in Monocotyledons. **The Botanical Review**, **69**: 377-440.
- Quilhó, T.; Lopes, F. & Pereira, H. 2003. The effect of tree shelter on the stem anatomy of cork oak (*Quercus suber*) plants. **IAWA Journal**, **24**: 385-395.
- Raven, P.H.; Evert, R.F.; Eicchorne, S.E. 2000. **Biologia Vegetal**. 6ª Ed. Rio de Janeiro, Editora Guanabara-Koogan. 906p.
- Reed, D.W. & Tukey-Jr., H.B. 1981. Permeability of Brussels sprouts and carnation cuticles from leaves developed in different temperatures and light intensities. *In*: Cutler, D.F.; Alvin, K.L. & Price, C.E. (eds.). 1981. **The Plant Cuticle**. London, Academic Press, Linnean Society Symposium Series. Nº 10. pp. 267-278.
- Reinert, F; Russo, A.M e Salles, L.O. 2003. The evolution of CAM in the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Biological Journal of the Linnean Society**, **88**: 261-268.
- Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a Malária-Bromélia Endêmica. *In*: **Flora Ilustrada Catarinense**. Parte I. Fascículo Bromélia. 808p.
- Rôças, G.; Scarano, F.R. & Barros, C.F. 2001. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng.) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **136**: 231-238.
- Romero-Aranda, R.; Cantó-Garay, R. & Martinez, P.F. 1994. Distribution and density of stomata in two cultivars of *Gerbera jamesonii* and its relation to leaf conductance. **Scientia Horticulturae**, **58**: 167-173.
- Roth, I. 1976. **Anatomia de las Plantas Superiores**. Caracas, Ed. Biblioteca Univ. Central de Venezuela. 357p.
- Rudall, P. 1991. Lateral meristems and stem thickening growth in Monocotyledons. **The Botanical Review**, **57**: 150-163.
- Rudall, P. 1992. **Anatomy of Flowering Plants: an introduction to structure and development**. 2ªed. Cambridge, Cambridge University Press. 110p.

- Rudall, P.J. & Buzgo, M. 2002. Evolutionary history of the monocot leaf. *In*: Cronk, W.C.B.; Bateman, R.M. & Hawkins, J.A. (eds.). 2002. **Developmental Genetics and Plant Evolution**. London, Taylor & Francis, p. 431-458.
- Salisbury, F.B. & Ross, C.W. 1992. **Plant Physiology**. 4^a ed. USA. Wadsworth Publishing. 682p.
- Santos, M. & Almeida, S.L. 2000. Anatomia de *Spartina* (Poaceae) da Ilha de Santa Catarina (Florianópolis, SC). **Insula**, **29**: 1-24.
- Scarano, F.R, Duarte, H.M, Rôças, G., Barreto, S.M.B., Amado, E.F., Reinert, F., Wendt, T., Mantovani, A., Lima, H.R.P. & Barros, C.F. 2002. Acclimation or stress symptom? An integrated study of intraspecific variation in the clonal plant *Aechmae bromeliifolia*, a widespread CAM tank-bromeliad. **Botanical Journal of the Linnean Society**, **140**:391-401.
- Scatena, V.L & Scremin-Dias, E. 2003. Parênquima, colênquima e esclerênquima. p. 109-119. *In*: Appezzato-da-Glória. B. & Carmello-Guerreiro, C.M. (eds.) 2003. **Anatomia Vegetal**. Viçosa, Editora UFV, p. 87-96.
- Sculthorpe, C.D. 1967. **The Biology of Aquatic Vascular Plants**. London, Edward Arnold. 609p.
- Serebrenick, S. 1958. O clima do Vale do Itajaí. **Revista Brasileira de Geografia**, **jul./set**: 195-264.
- Smith, L.B. & Downs, R. J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica**. v.1. New York, Hafner Press. 658p
- Smith, L.B.; Downs, R.J. & Klein, R.M. 1988. **Euforbiáceas. Flora Ilustrada Catarinense**. Itajaí. pp.39-41 e pp.302-305.
- Smith, W.K.; Vogelmann, T.C.; Delucia, E.H.; Bell, D.T. & Shepherd, K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis: Do leaf structure and orientation interact to regulate internal light and carbon dioxide? *Bioscience*, Washington, v. 47 (11), p. 785-793.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. 1969. **Biometry**. San Francisco, Freeman and Company. 776p.

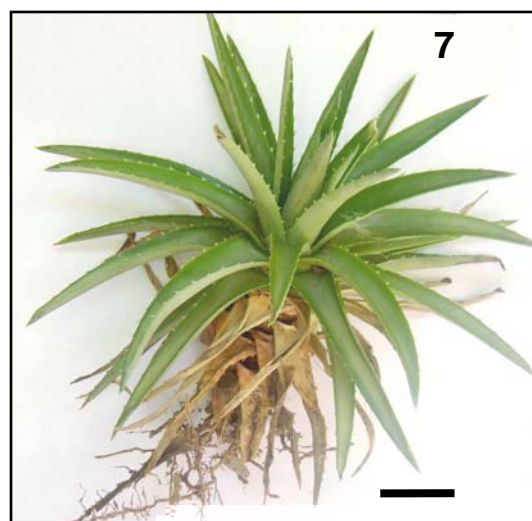
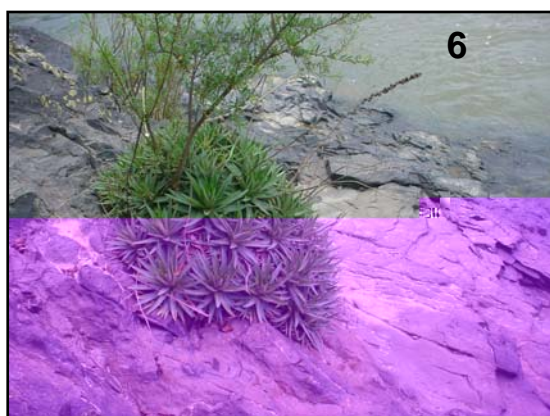
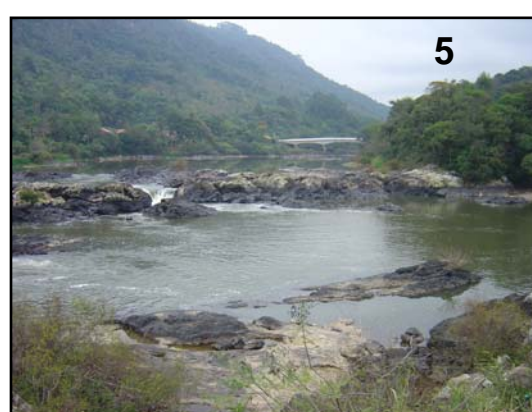
- Souza, L.A. 2003. **Morfologia e anatomia vegetal: célula, tecidos, órgãos e plântula**. Ponta Grossa, Editora UEPG. 258p.
- Syvertsen, J.P.; Lloyd, J.; Mc Conchie, C.; Kriedemann, P.E. & Farquhar, G.D. 1995. On the relationship between leaf anatomy and CO₂ diffusion through the mesophyll of hypostomatous leaves. **Plant, Cell and Environment**, **18**: 149-157.
- Taiz, L. & Zeiger, E. 2004. **Fisiologia Vegetal**. 3^a ed. Porto Alegre, Artmed Editora. 719p.
- Terashima, I; Miyazawa, S-I & Handa, Y.T. 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves? Consideration based on analyses of CO₂ diffusion in the leaf. **Journal of Plant Research**, **114**: 93-105.
- Tillich, H.J. 2000. Ancestral and derived character states in seedlings of Monocotyledons. In: Wilson, K.L. & Morrison, D.A. (Eds.) 2000. *Monocots: Systematics and Evolution*. Melbourne, Csiro. p. 221-229.
- Tomlinson, P.B. 1969. III Commelinales-Zingiberales. In: Metcalfe, C.R. (Ed.) **Anatomy of the monocotyledons**. Oxford, Clarendon Press. 446p.
- Tsukaya, H. 2002. Leaf anatomy of a rheophyte, *Dendranthema yoshinaganthum* (Asteraceae), and of hybrids between *D. yoshinaganthum* and a closely related non-rheophyte, *D. indicum*. **Journal of Plant Research**, **115**: 329-333.
- Usukura, M.; Imaichi, R. & Kato, M. 1994. Leaf morphology of a facultative rheophyte *Farfugium japonicum* var. *luchuense* (Compositae). **Journal of Plant Research**, **107**: 263-267.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1981. **Rheophytes of the World**. The Netherlands, Alphen aan den Rijn, Sijthoff & Noordhoff. 407p.
- Van Steenis, C.G.G.J. 1987. Rheophytes of the world: supplement. **Allertonia**, **4**: 267-330.
- Wilkinson, H.P. 1979. The plant surface. In: Metcalfe, C.R. & Chalk, L. (ed.). 1979. **Anatomy of the Dicotyledons**. 2^a ed. Oxford, Clarendon Press. p. 76-87.

- Winkler, S. & Irgang, B.E. 1979. Observações ecológicas em bromeliáceas na mata subtropical do Alto Uruguai, Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia Série Botânica, 24**: 51-60.
- Zimmermann, M.H. & Tomlinson, P.B. 1967. Anatomy of the palm *Rhapis excelsa*. IV. Vascular development in apex of vegetative aerial axis and rhizome. **Journal of the Arnold Arboretum, 48**: 122-42.
- Zimmermann, M.H. & Tomlinson, P.B. 1969. The vascular system of the axis of *Dracaena fragrans* (Agavaceae). 1. Distribution and development of primary strands. **Journal of the Arnold Arboretum, 50**: 370-83.

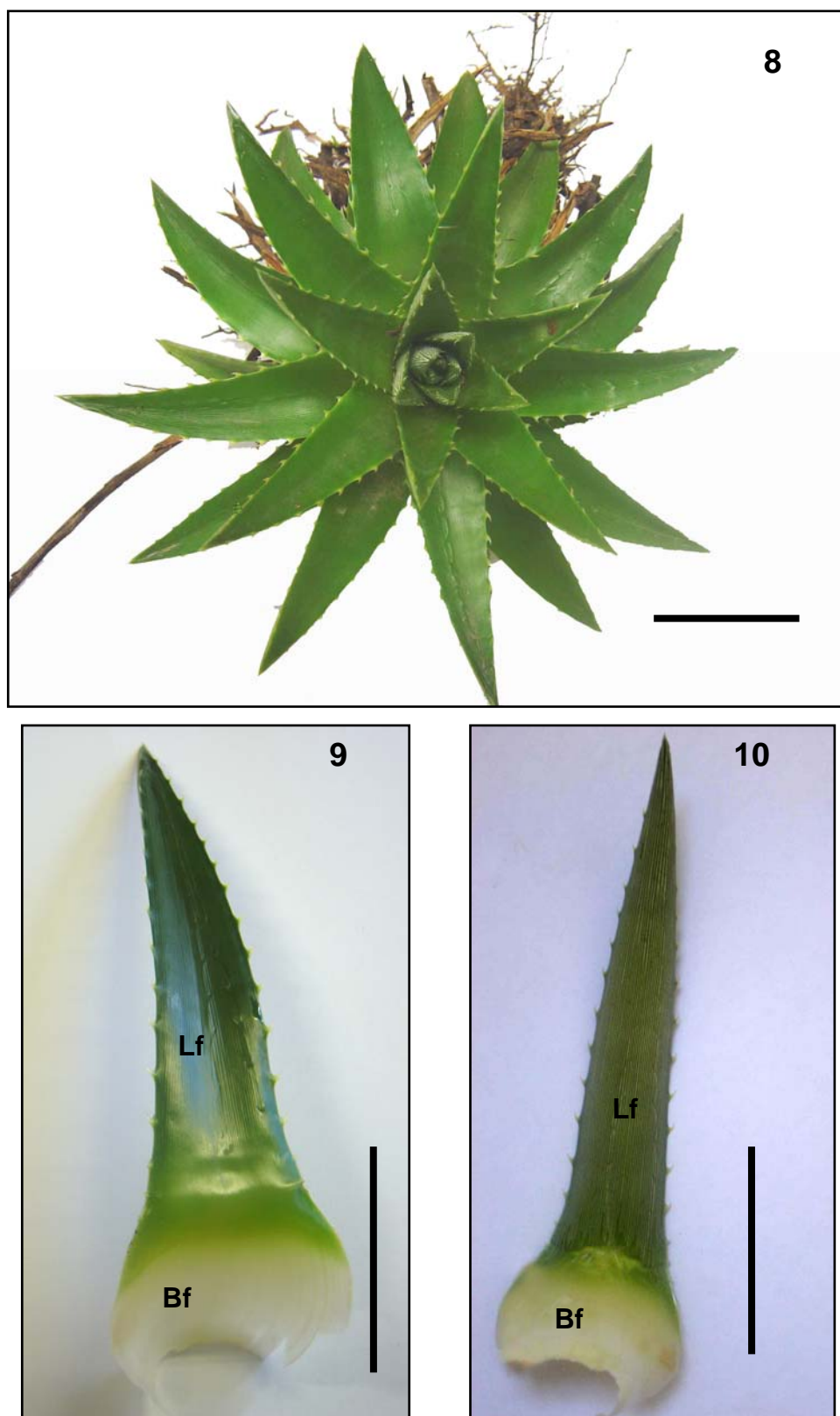
ILUSTRAÇÕES



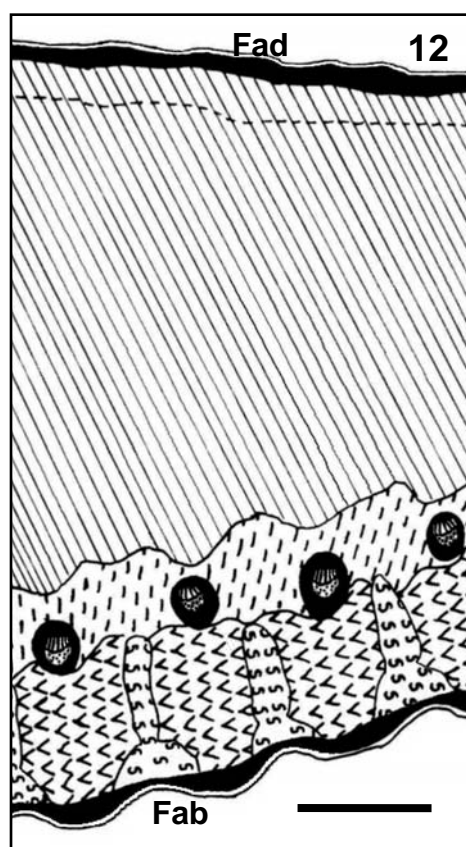
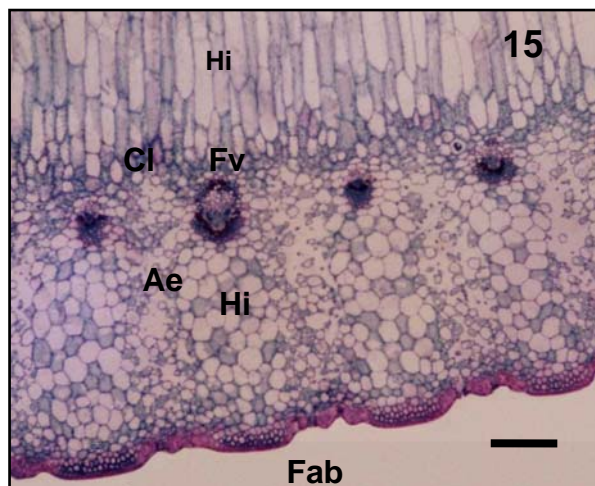
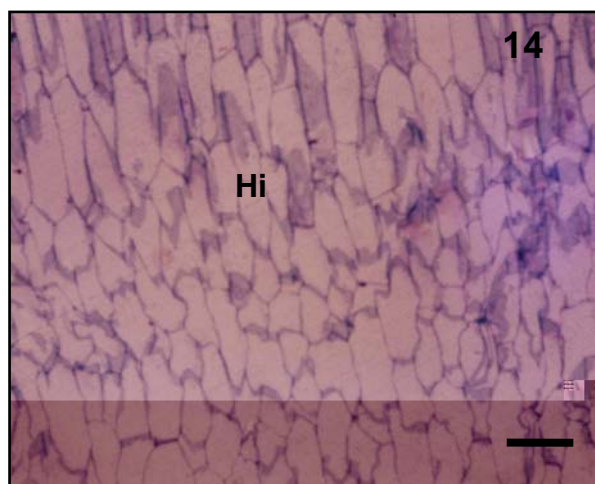
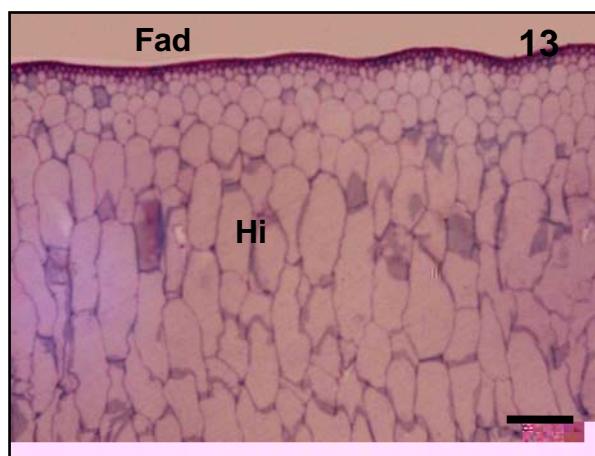
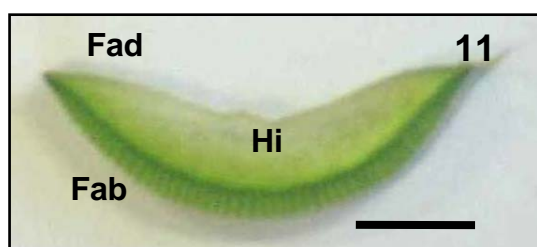
Figs. 1-2. Localização das áreas de estudo. **1.** Mapa de localização do Estado de Santa Catarina (Comitê do Itajaí, 2004). **2.** Mapa da Bacia Hidrográfica do Rio Itajaí-Açu; seta – Rio Itajaí-Açu; estrelas indicam locais de coleta: Blumenau (vermelha) e Apiúna (verde) (Comitê do Itajaí, 2006).








Figs. 3-6. Rio Itajaí-Açú/SC. **3.** Quedas d'água. **4.** Em período de cheias. **5.** Em período de vazante. **6.** Ilha rochosa com tufo de rosetas de *D. brevifolia*. **Fig. 7.** *Dyckia brevifolia* Baker. Barra=5 cm.



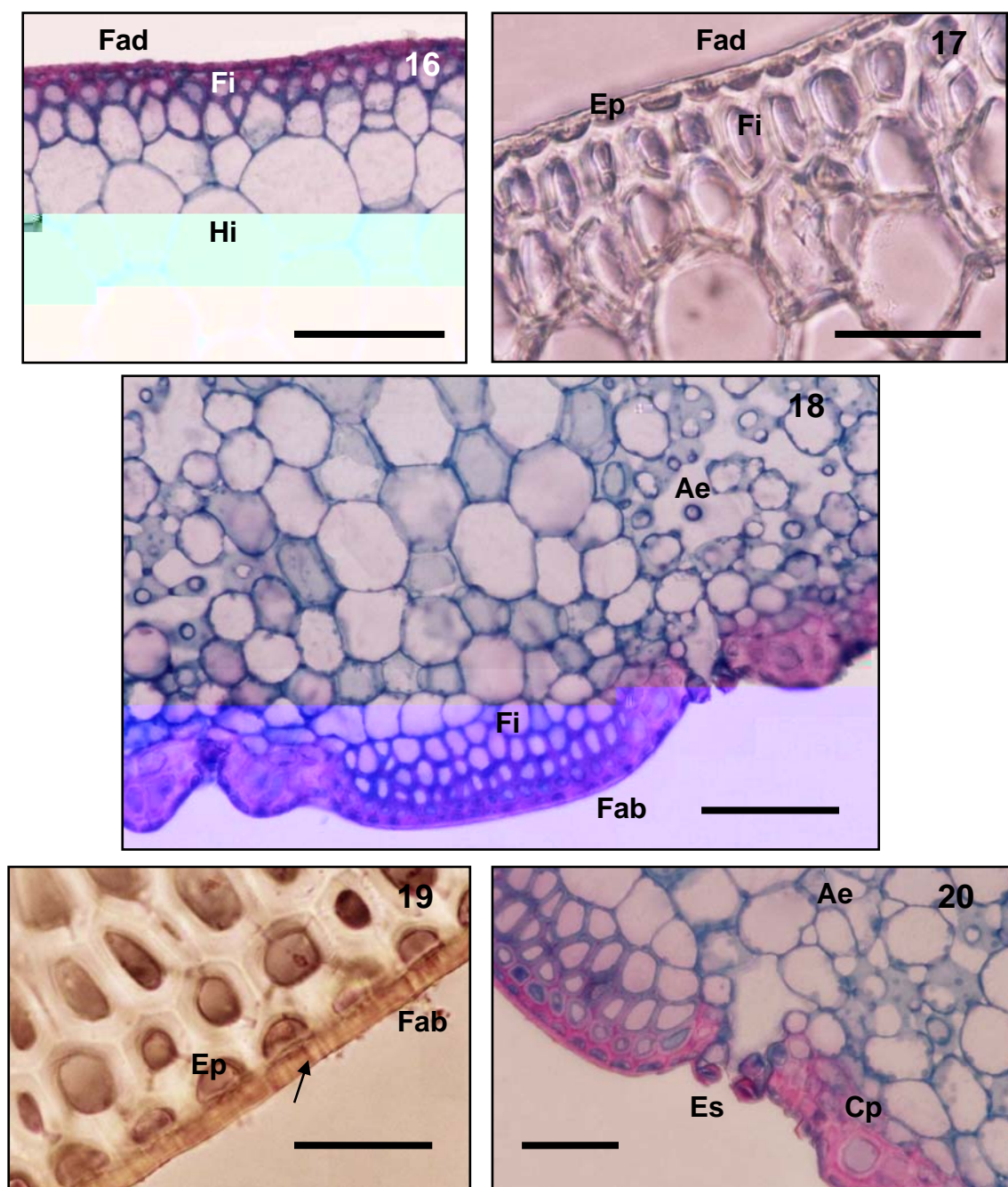
Figs. 8-10. *Dyckia brevifolia* Baker. **8.** Aspecto geral da roseta. **9.** Folha de sol, face adaxial. **10.** Folha de sombra, face abaxial. Legenda: Bf – bainha foliar; Lf – lâmina foliar. Barras= 5 cm.



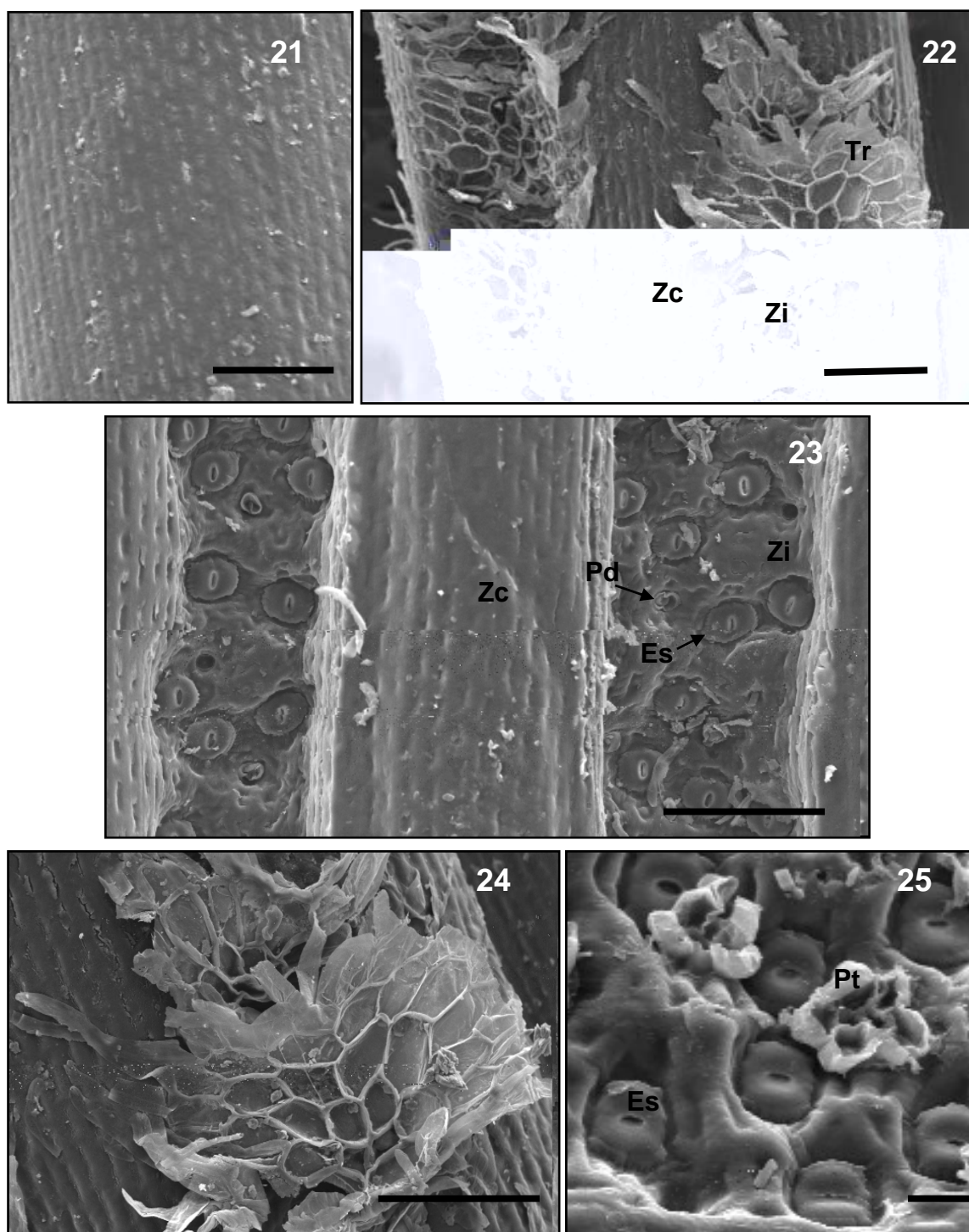
Legenda

-  fibras
-  hidrênquima
-  clorênquima
-  hidrênquima acolorifilado
-  aerênquima

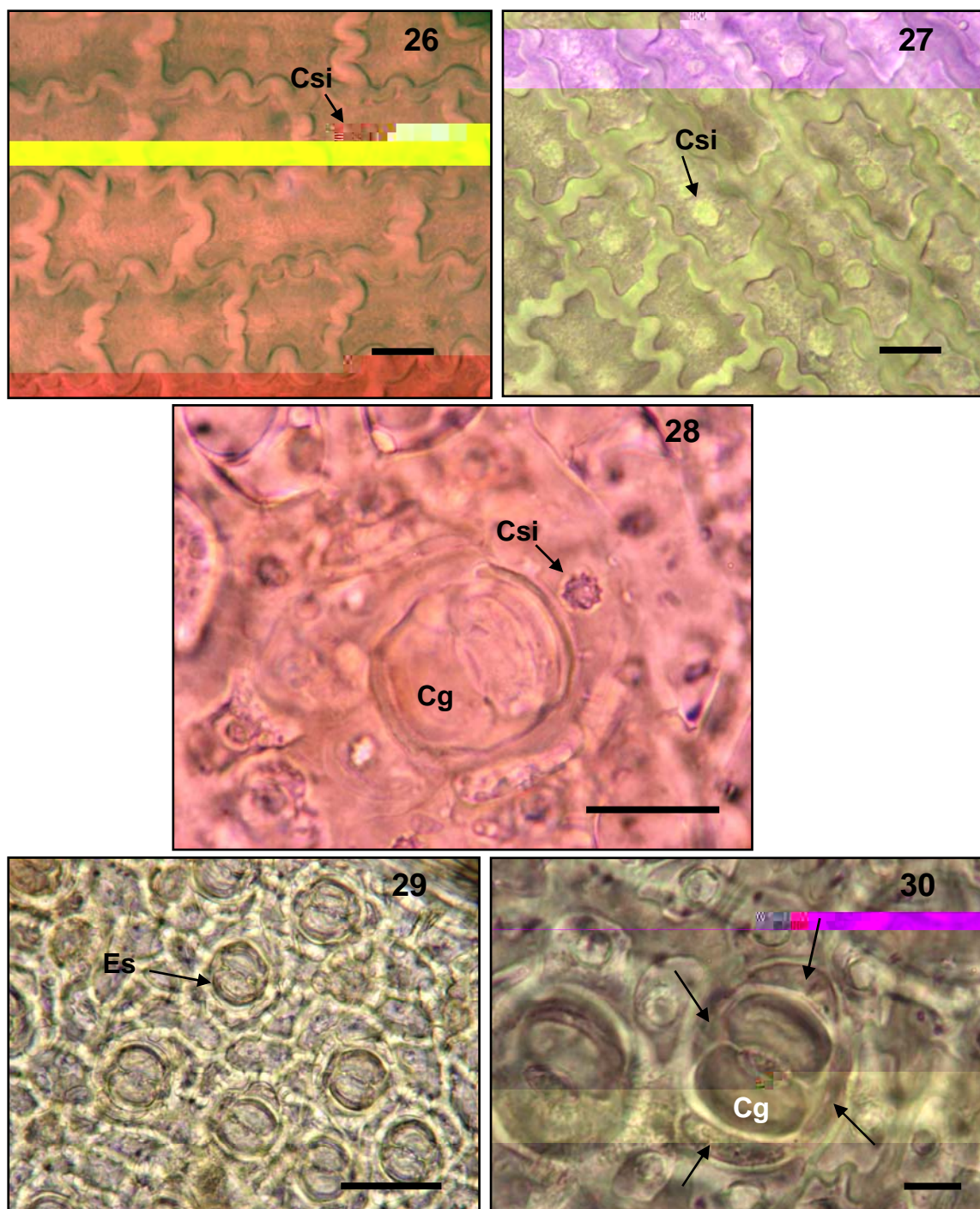
Figs. 11-15. Secções transversais da lâmina foliar de *Dyckia brevifolia* Baker, em MO. 11. Material *in vivo*. Note o amplo hidrênquima. Barra=0,5cm. 12. Representação esquemática dos tecidos. Barra=500 μ m. 13-15. Detalhe dos tecidos constituintes. Barras=200 μ m. Legenda: Ae-aerênquima, Cl-clorênquima, Fab-face abaxial, Fad- face abaxial, Fv-feixe vascular, Hi-hidrênquima.



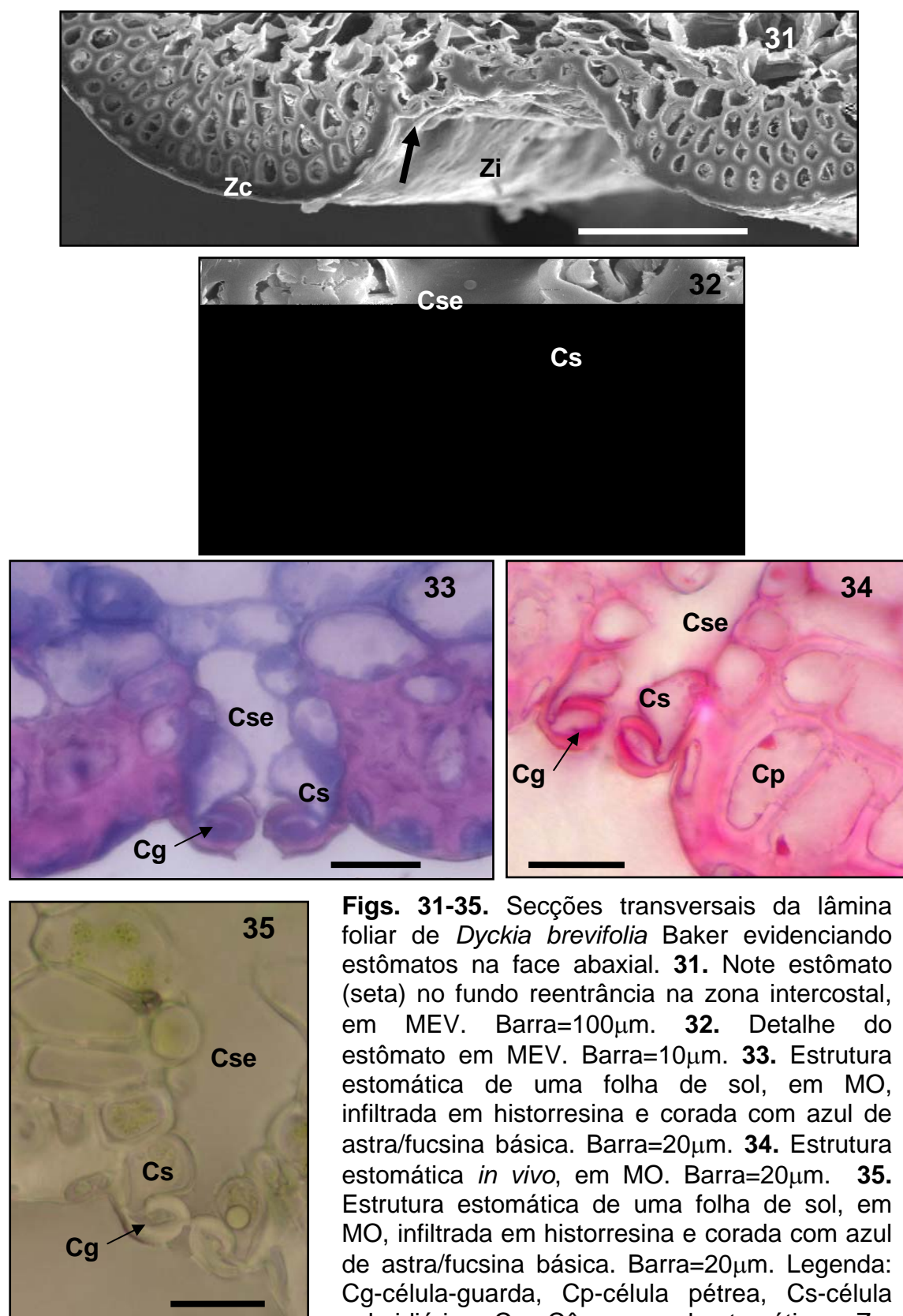
Figs. 16-20. Seções transversais da lâmina foliar de *Dyckia brevifolia* Baker, em MO. **16.** Aspecto geral dos tecidos adaxiais. Barra=100 μ m. **17.** Detalhe dos tecidos adaxiais. Barra=50 μ m. **18.** Tecidos abaxiais; note saliência correspondendo à zona costal e reentrâncias às zonas intercostais. Barra=100 μ m. **19.** Detalhes da epiderme e das fibras em zona costal. Seta indica microporos na membrana cuticular. Barra=20 μ m. **20.** Detalhes dos tecidos periféricos intercostais na face abaxial. Barra=50 μ m. Legenda: Ae-aerênquima, Cp-célula pétreia, Ep-epiderme, Es-estômato, Fab-face abaxial, Fad-face adaxial, Fi-fibras, Hi-hidrênquima.



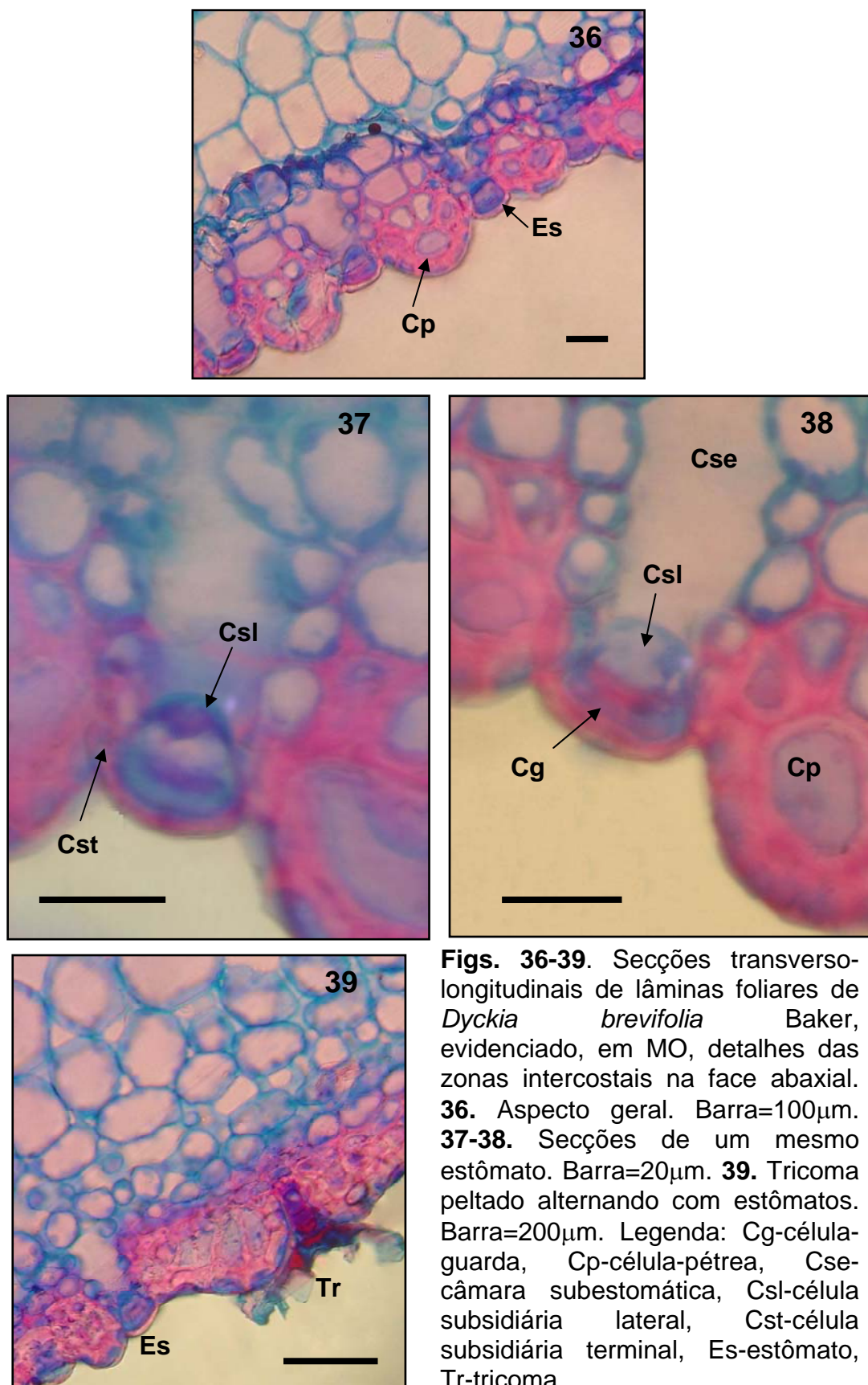
Figs. 21-25. Vista frontal da superfície epidérmica de *Dyckia brevifolia* Baker, em MEV. **21.** Face adaxial. Barra=100 μ m. **22.** Face abaxial. Note que os tricomas impedem visualização dos estômatos. Barra=100 μ m. **23.** Aspecto geral da face abaxial evidenciando os estômatos devido à retirada dos escudos dos tricomas. Barra=100 μ m. **24.** Detalhe do tricoma peltado. 20 μ m. **25.** Detalhe dos estômatos localizados em depressões epidérmicas individuais e intercalados por tricomas. Barra=20 μ m. Legenda: Es-estômato, Pt-pedúnculo do tricoma, Tr-tricoma, Zc-zona costal, Zi-zona intercostal.

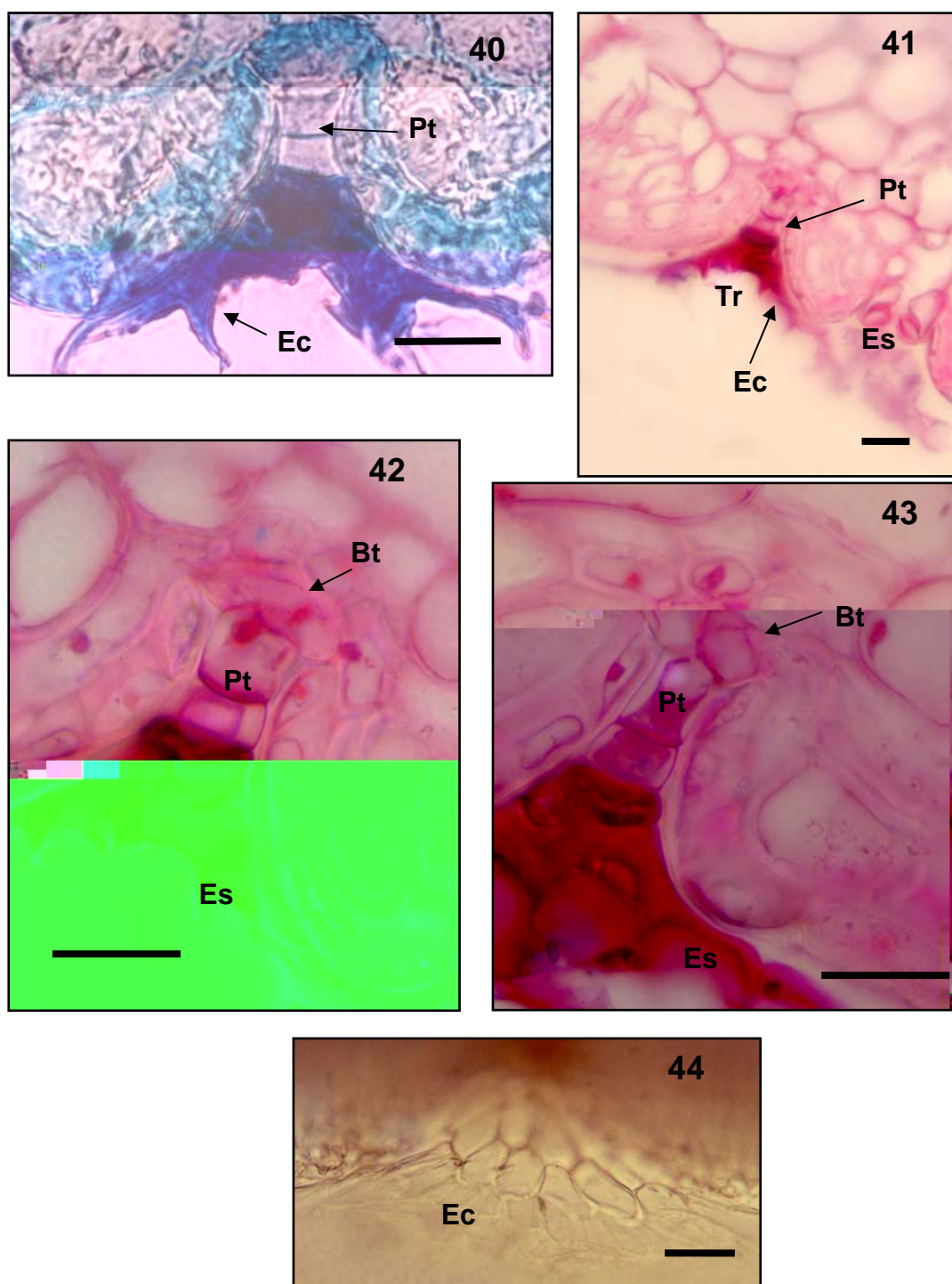


Figs. 26-30. Vista frontal da epiderme de *Dyckia brevifolia* Baker, em MO. **26.** Corpos silicosos e paredes anticlinais sinuosas na face adaxial. Barra=10 μ m. **27.** Zona costal na face abaxial. Barra=10 μ m. **28.** Zona intercostal, na face abaxial, destacando corpo silicoso em reação com fenol. Barra=20 μ m. **29.** Aspecto geral dos estômatos na zona intercostal na face abaxial. Barra=50 μ m. **30.** Detalhe de estômato com célula-guarda circundado por quatro células subsidiárias (setas). Barra=10 μ m. Legenda: Cg-célula-guarda, Csi-corpo silicoso, Es- estômato.

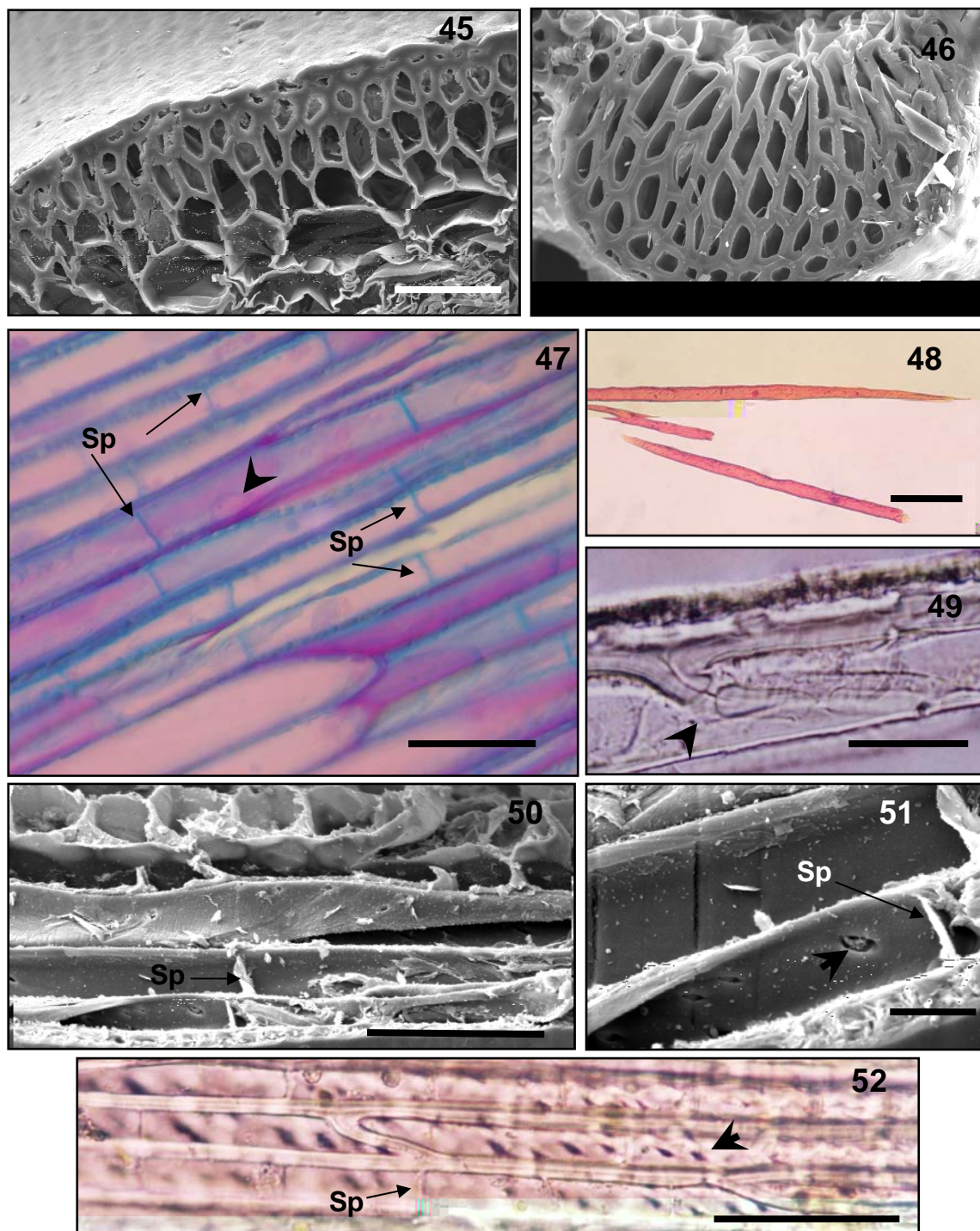


Figs. 31-35. Secções transversais da lâmina foliar de *Dyckia brevifolia* Baker evidenciando estômatos na face abaxial. **31.** Note estômato (seta) no fundo reentrância na zona intercostal, em MEV. Barra=100 μ m. **32.** Detalhe do estômato em MEV. Barra=10 μ m. **33.** Estrutura estomática de uma folha de sol, em MO, infiltrada em historresina e corada com azul de astra/fucsina básica. Barra=20 μ m. **34.** Estrutura estomática *in vivo*, em MO. Barra=20 μ m. **35.** Estrutura estomática de uma folha de sol, em MO, infiltrada em historresina e corada com azul de astra/fucsina básica. Barra=20 μ m. Legenda: Cg-célula-guarda, Cp-célula pétérea, Cs-célula subsidiária, Cse-Câmara subestomática, Zc-zona costa, Zi-zona intercostal.

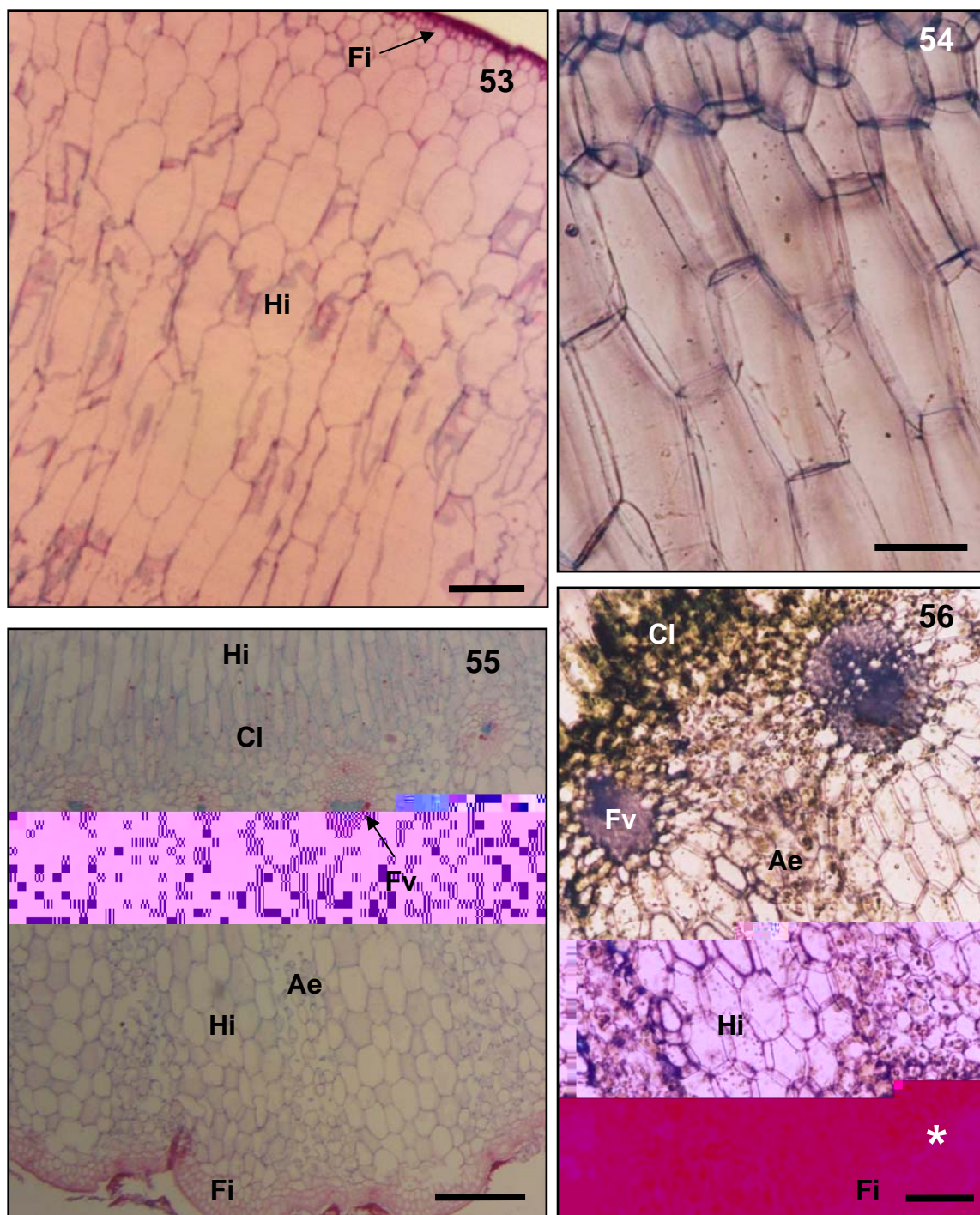




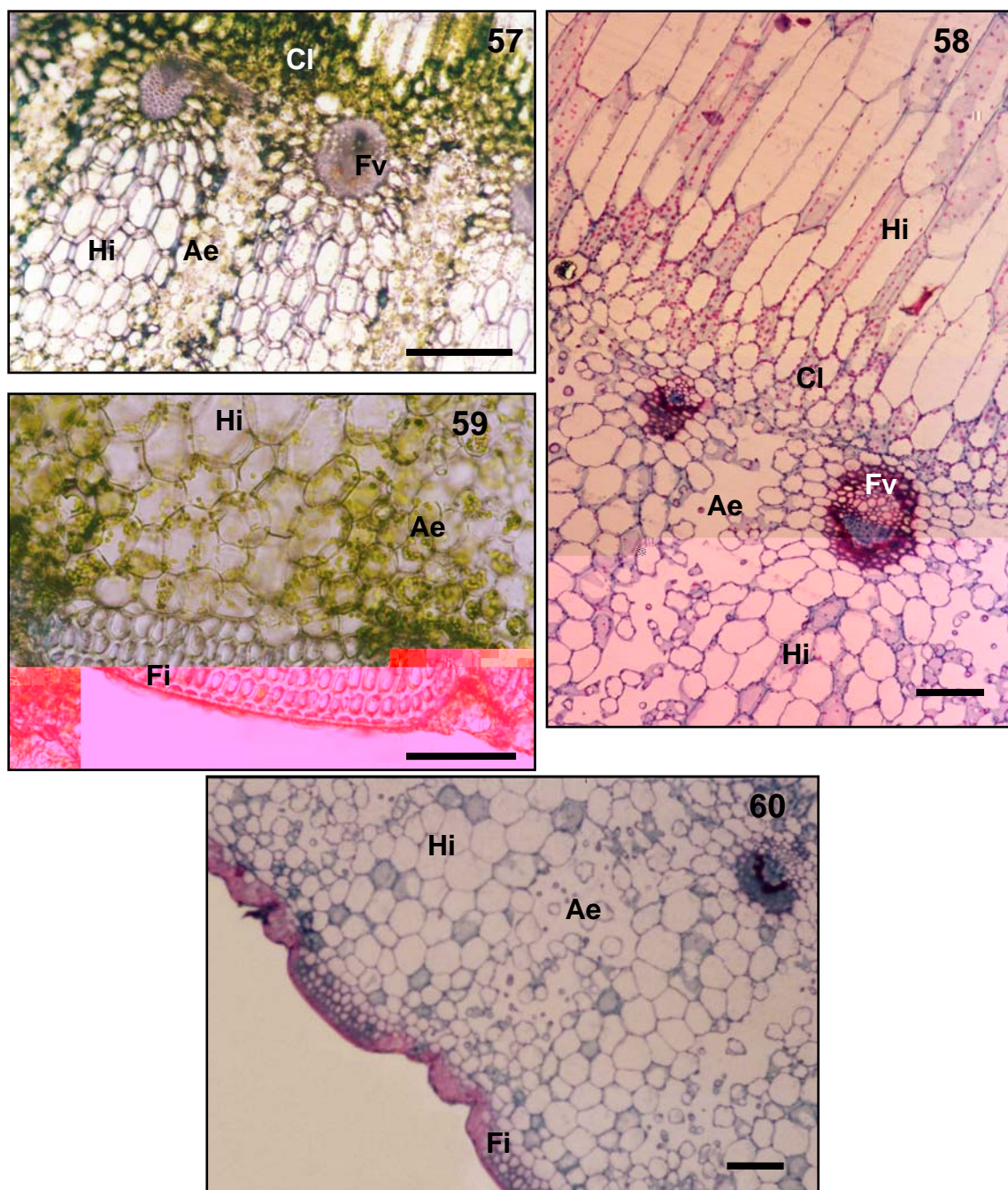
Figs. 40-44. Secções transversais na face abaxial da lâmina foliar de *Dyckia brevifolia* Baker, evidenciando os tricomas peltados, em MO. Barras= 20 μ m. **40.** Amostra infiltrada em historresina e corada com azul de toluidina. **41-43.** Amostras infiltradas em parafina e coradas com azul de astra e fucsina básica. **42-43.** Secções sequenciadas evidenciando células basais do tricoma. **44.** Amostra *in vivo*. Legenda: Bt-base do tricoma, Ec-escudo do tricoma, Es-estômato, Pt-pedúnculo do tricoma, Tr-tricoma.



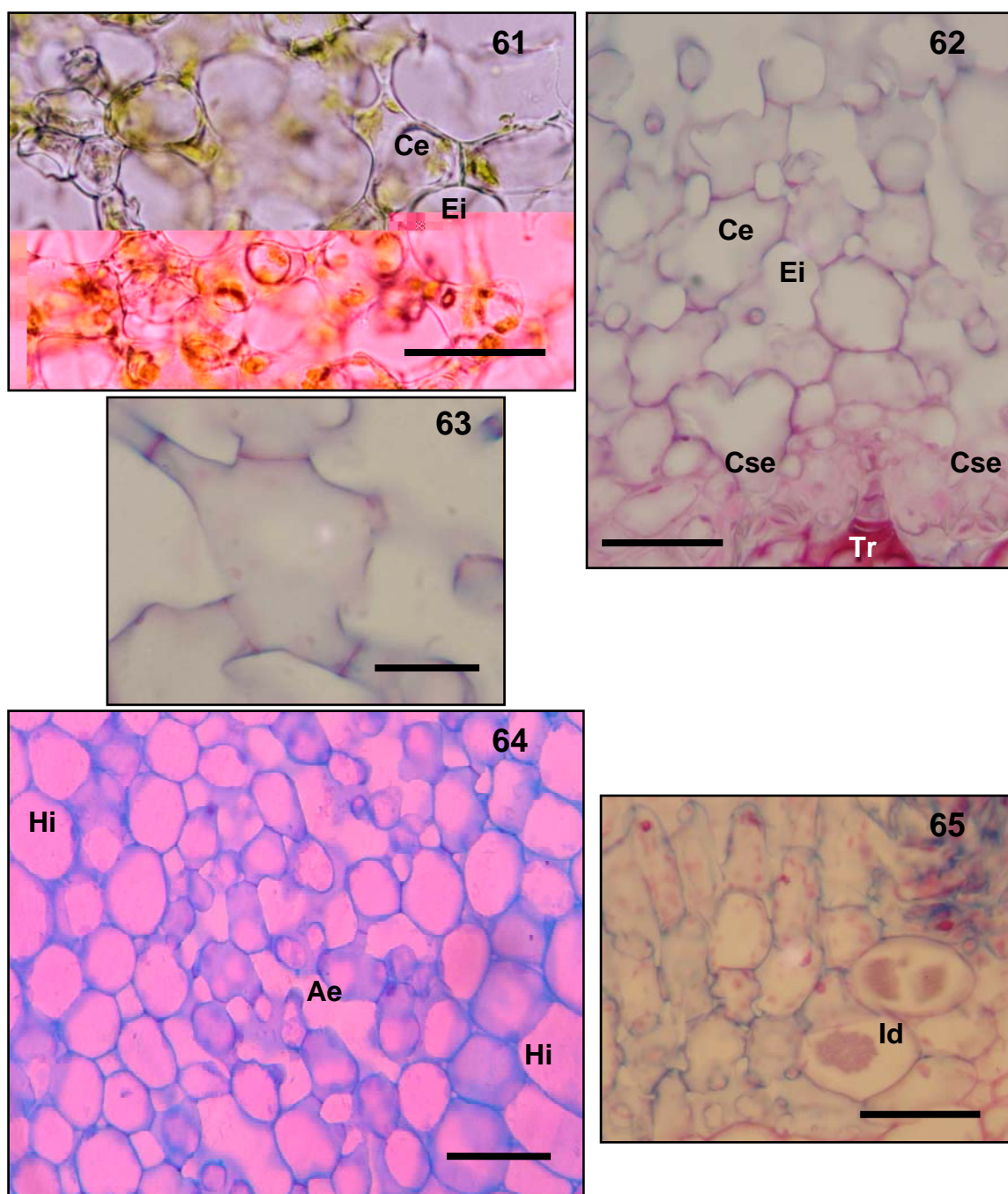
Figs. 45-52. Fibras septadas de *Dyckia brevifolia* Baker. **45.** Secção transversal da face adaxial, em MEV. Barra=50 μ m. **46.** Secção transversal da face abaxial, em MEV. Barra=50 μ m. **47.** Secção longitudinal, em MO. Note células nucleadas (cabeça de seta), separadas por septos e delimitadas longitudinalmente por paredes espessas. Barra=50 μ m. **48.** Fibras dissociadas, em MO. Barra=20 μ m. **49.** Secção longitudinal, em MO. Note pontoação (cabeça de seta) em parede terminal de fibras contíguas. Barra=20 μ m. **50.** Secção longitudinal, em MEV. Barra=50 μ m. **51.** Detalhe em MEV, destacando pontoação (cabeça de seta). Barra=10 μ m. **52.** Secção longitudinal, em MO, evidenciando pontoações (cabeça de seta). Barra=50 μ m. Legenda: Sp-septo da fibra.



Figs. 53-56. Secções transversais de lâmina foliar de *Dyckia brevifolia* Baker, em MO. **53.** Face adaxial, amplamente ocupada por hidrênquima, com células mais alongadas no sentido interno. Barra=200 μ m. **54.** Detalhe das células do hidrênquima adaxial. Barra= 100 μ m. **55.** Aspecto geral dos tecidos desde o hidrênquima adaxial até a epiderme na face abaxial. Barra=200 μ m. **56.** Detalhe do clorênquima, feixes vasculares e tecidos abaxiais. Note que o aerênquima comunica-se com região (*) onde localizam-se estômatos e tricomas. Barra=100 μ m. Legenda: Ae-aerênquima, Cl-clorênquima, Fi-fibras, Fv-feixe vascular, Hi-hidrênquima.



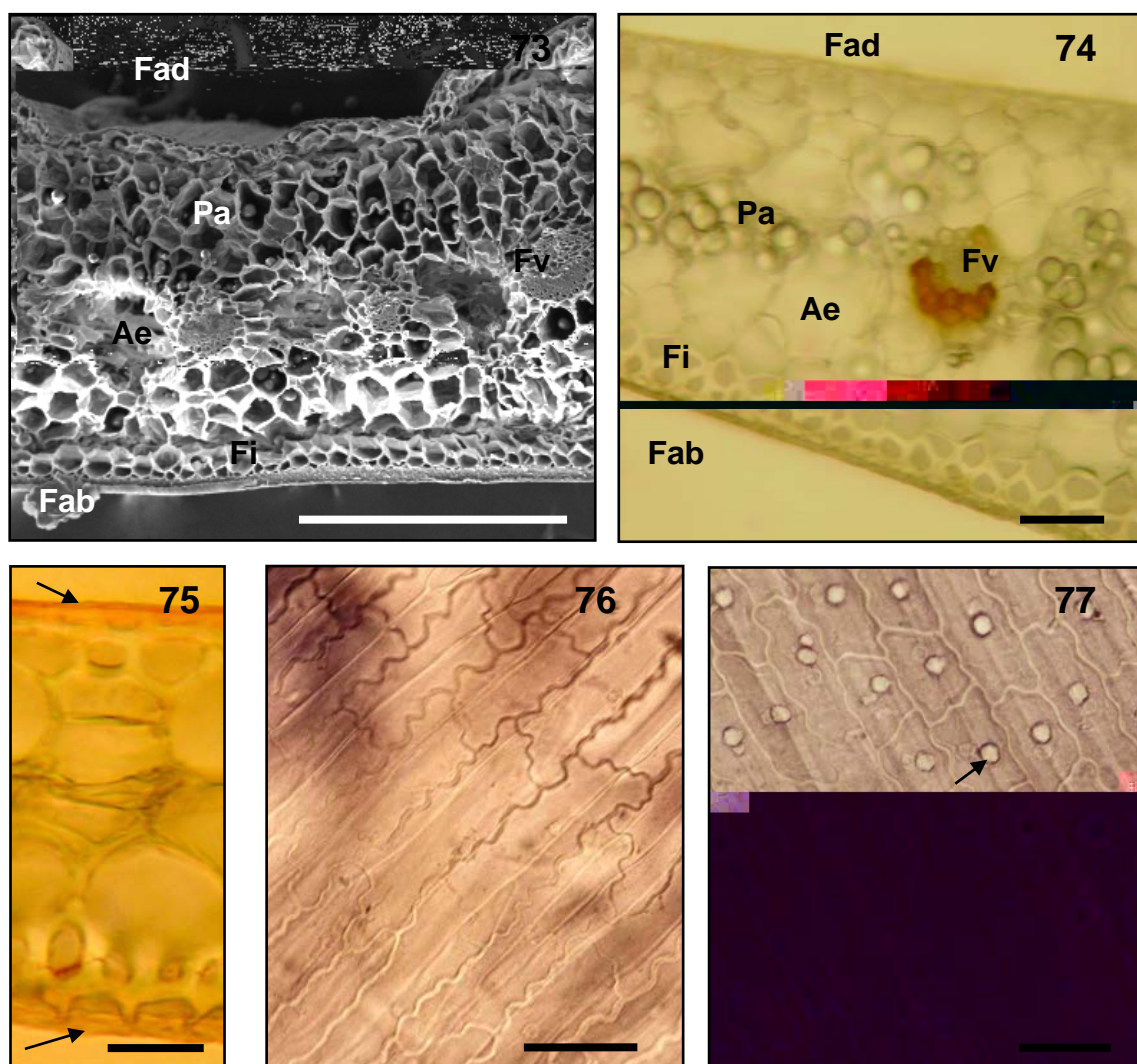
Figs. 57-60. Secções transversais de lâminas foliares de *Dyckia brevifolia* Baker, em MO. **57.** Amostra *in vivo*, destacando tecidos clorofilados. Barra=200 μ m. **58.** Amostra infiltrada em historresina e corada com azul de astra e fucsina básica, evidenciando os parênquimas que contornam os feixes vasculares. Barra=100 μ m. **59.** Amostra *in vivo*, destacando o hidrênquima abaxial, pouco clorofilado sob fibras e aerênquima bastante clorofilado. Barra=100 μ m. **60.** Amostra infiltrada em historresina e corada com azul de astra e fucsina básica, destacando os parênquima na face abaxial. Barra=100 μ m. Legenda: Ae-aerênquima, Cl-clorênquima, Fi-fibras, Fv-feixe vascular, Hi-hidrênquima.



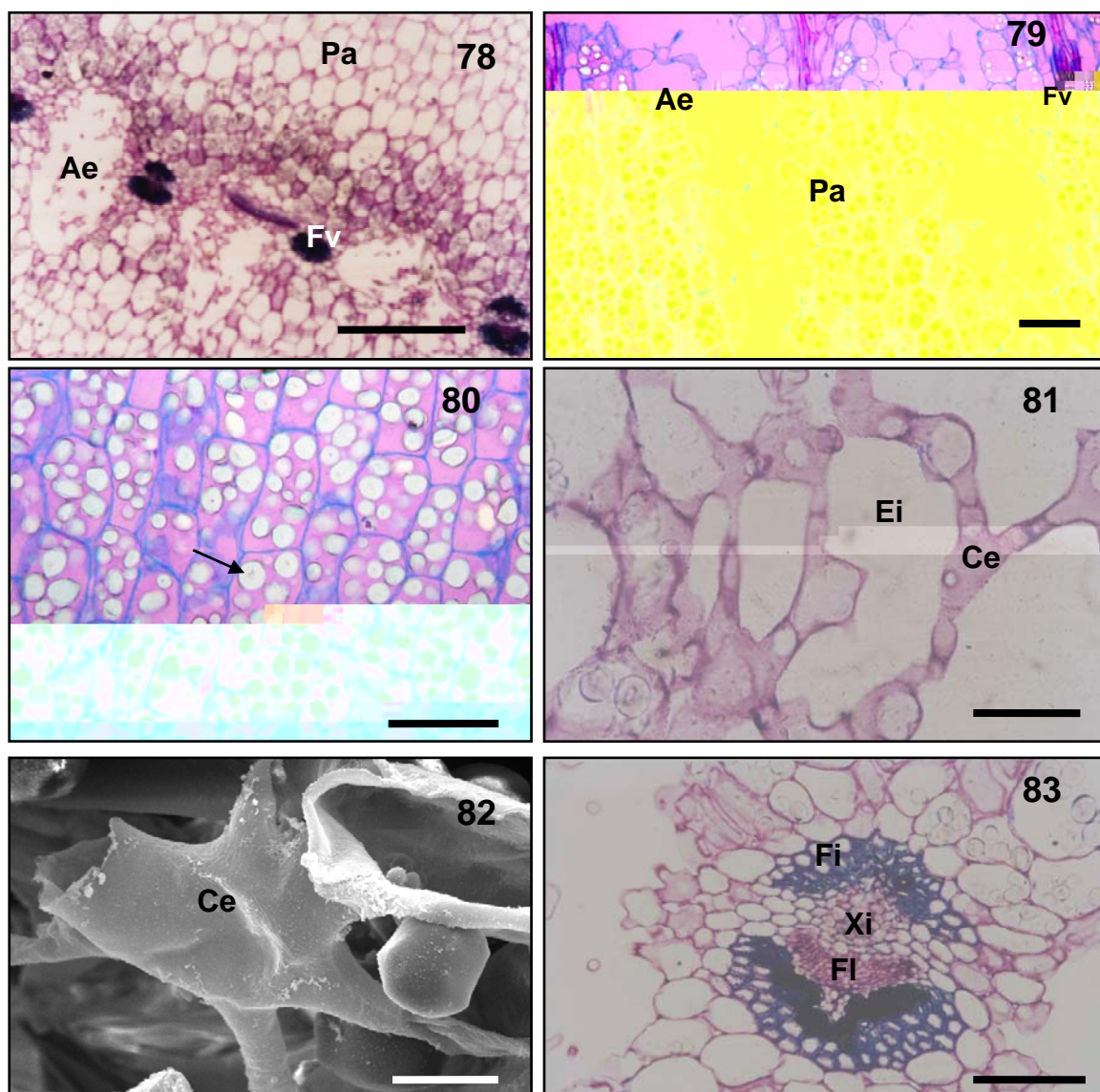
Figs. 61-65. Lâminas foliares de *Dyckia brevifolia* Baker, em MO. **61.** Amostra *in vivo*, destacando aerênquima em secção transversal. Barra=100 μ m. **62.** Amostra infiltrada em parafina e corada com azul de astra e fucsina básica, evidenciando aerênquima em secção transversal. Barra=50 μ m. **63.** Detalhe de uma célula estrelada. Barra=20 μ m. **64.** Secção longitudinal na região da coluna aerífera com células estreladas e delimitada por células do hidrênquima. Barra=100 μ m. **65.** Secção transversal evidenciando idioblastos com ráfides. Barra=50 μ m. Legenda: Ae-aerênquima, Ce-célula estrelada, Cse-câmara subestomática, Ei-espaco intercelular, Hi-hidrênquima, Id-idioblasto, Tr-tricoma.

Figs. 66-72. Elementos vasculares de lâminas foliares de *Dyckia brevifolia* Baker. **66.** Secção transversal de feixe vascular de maior calibre, infiltrado em parafina e corado com azul de astra e fucsina básica, em MO. Note que há fibras com compostos fenólicos (seta). Barra=50µm. **67.** Secção transversal de feixe vascular de menor calibre, contornado por bainha parenquimática aclorofilada (*), em MO. Algumas fibras com compostos fenólicos (seta). Barra=50µm. **68.** Secção transversal de feixe vascular, em

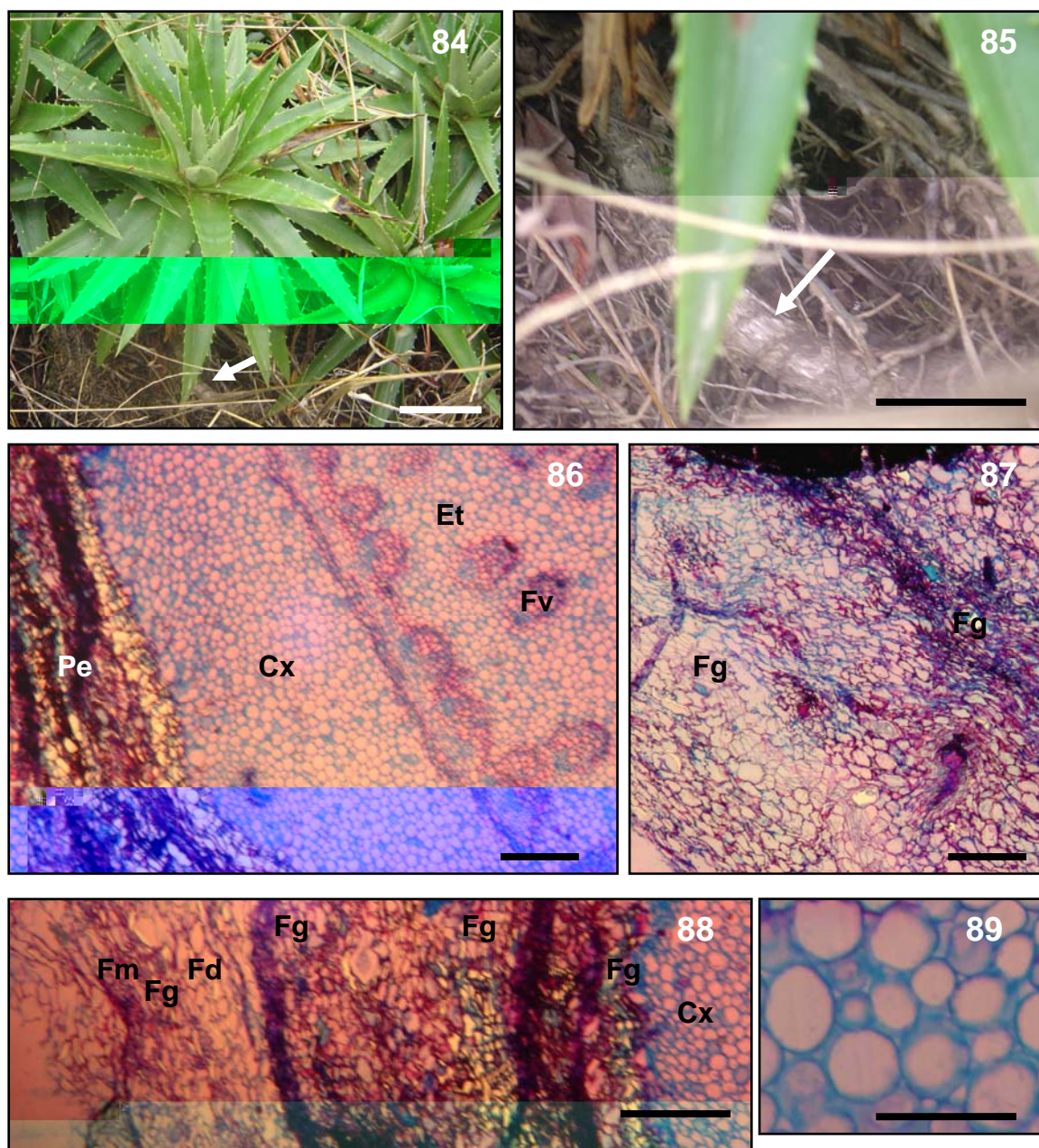
MO, preservado em gelatina, corado com azul de astra e fucsina básica, em MO. Barra=50µm. **69.** Secção transversal de feixe vascular de menor calibre, contornado por bainha parenquimática aclorofilada (*), em MO. Algumas fibras com compostos fenólicos (seta). Barra=50µm. **70.** Secção transversal de feixe vascular de menor calibre, contornado por bainha parenquimática aclorofilada (*), em MO. Algumas fibras com compostos fenólicos (seta). Barra=50µm. **71.** Secção transversal de feixe vascular de menor calibre, contornado por bainha parenquimática aclorofilada (*), em MO. Algumas fibras com compostos fenólicos (seta). Barra=50µm. **72.** Secção transversal de feixe vascular de menor calibre, contornado por bainha parenquimática aclorofilada (*), em MO. Algumas fibras com compostos fenólicos (seta). Barra=50µm.



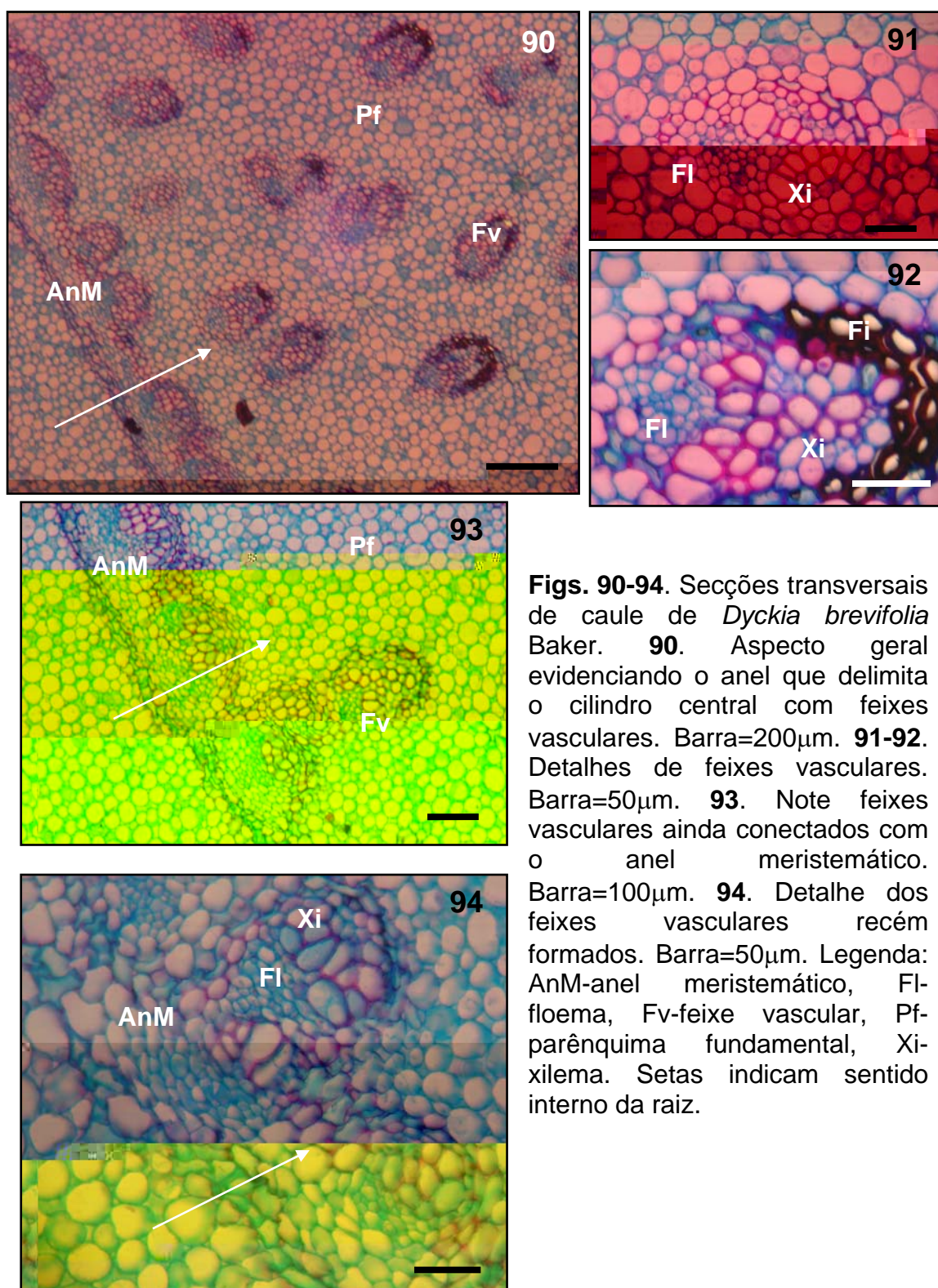
Figs. 73-77. Bainha foliar de *Dyckia brevifolia* Baker. **73.** Vista geral de secção transversal, em MEV. Barra=500 μ m. **74.** Vista geral de secção transversal *in vivo*, em MO. Barra=50 μ m. **75.** Detalhe de uma secção transversal evidenciando a cutícula (setas), em reação da cutina com sudan. Barra=20 μ m. **76.** Vista frontal da face adaxial destacando as paredes sinuosas das células epidérmicas. Barra=50 μ m. **77.** Vista frontal da face abaxial evidenciando as paredes sinuosas das células epidérmicas e os corpos silicosos (seta). Barra=50 μ m. Legenda: Ae-aerênquima, Fab-face abaxial, Fad-face adaxial, Fi-fibras, Fv-feixe vascular, Pa-parênquima aclorofilado.



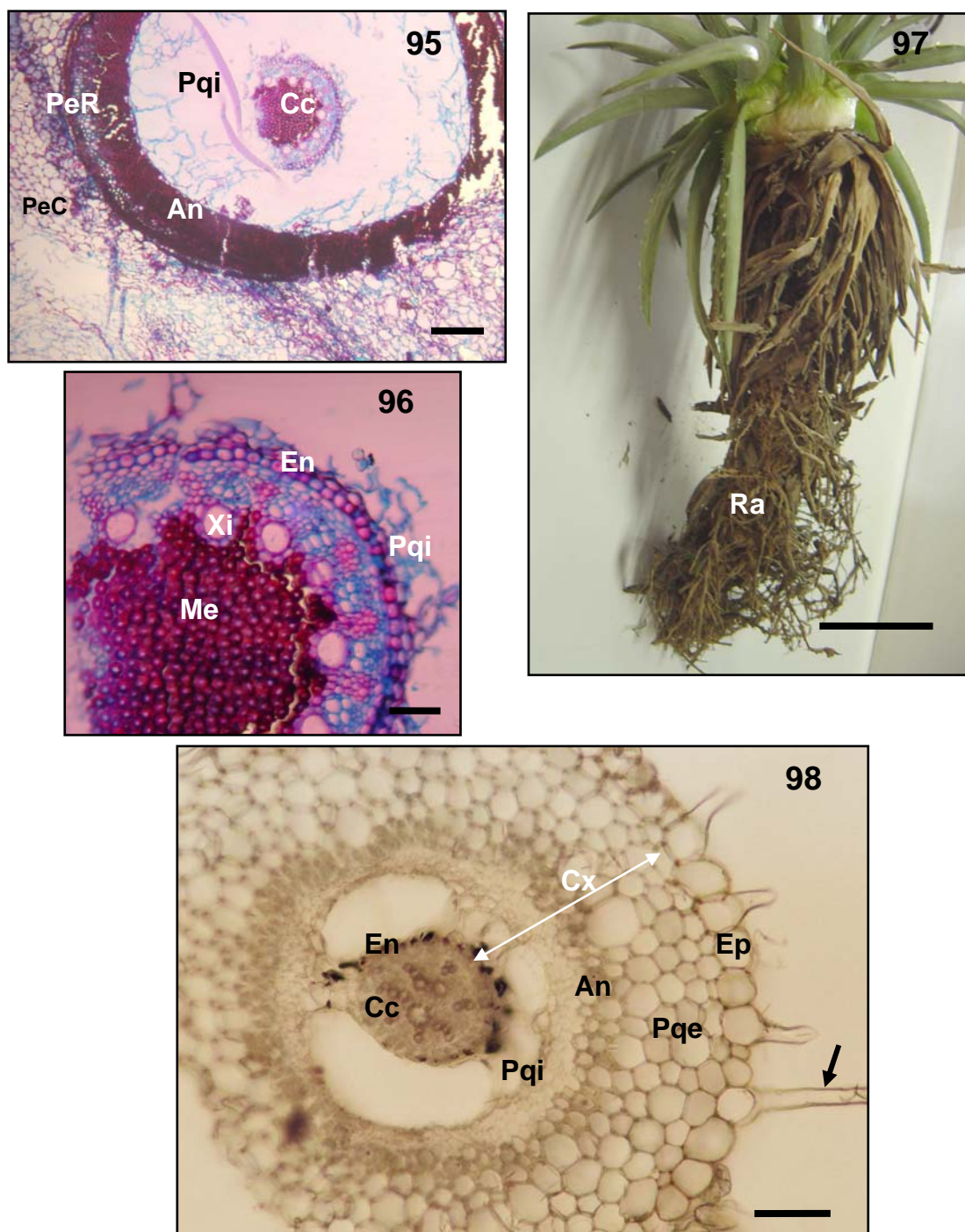
Figs. 78-83. Bainha foliar de *Dyckia brevifolia* Baker. **78.** Secção transversal evidenciando aerênquima intercalando com feixes vasculares, em MO. Amostra infiltrada com historresina e corada com azul de toluidina. Barra=500 μ m. **79.** Secção longitudinal, em MO, destacando as colunas de ar com células estreladas. Amostra infiltrada com historresina e corada com azul de astra e fucsina básica. Barra=100 μ m. **80.** Detalhe do parênquima com grãos-de-amido, em secção longitudinal (setas). Barra=100 μ m. **81.** Células estreladas, em MO. Barra=50 μ m. **82.** Célula estrelada, em MEV. Barra=20 μ m. **83.** Feixe vascular em secção transversal, em MO. Barra=100 μ m. Legenda: Ae-aerênquima, Ce-célula estrelada, Ei-espaco intercelular, Fi-fibras, FI-floema, Fv-feixe vascular, Pa-parênquima aclorofilado, Xi-xilema.



Figs. 84-89. Caule de *Dyckia brevifolia* Baker. **84.** Roseta com ramificação axilar (seta). Barra=5cm. **85.** Detalhe evidenciando os nós e entrenós de uma ramificação axilar (seta). Barra=2cm. **86.** Secção transversal de caule, em MO. Barra=200 μ m. **87.** Secção transversal de caule evidenciando a periderme, em MO. Barra=200 μ m. **88.** Secção transversal de caule evidenciando a periderme e córtex de feixe vascular, em MO. Barra=200 μ m. **89.** Detalhe do parênquima cortical seccionado transversal, em MO. Barra=50 μ m. Legenda: Cx-córtex, Et-estelo, Fd-feloderma, Fg-felogênio, Fm-felema, Fv-feixe vascular, Pe-periderme.

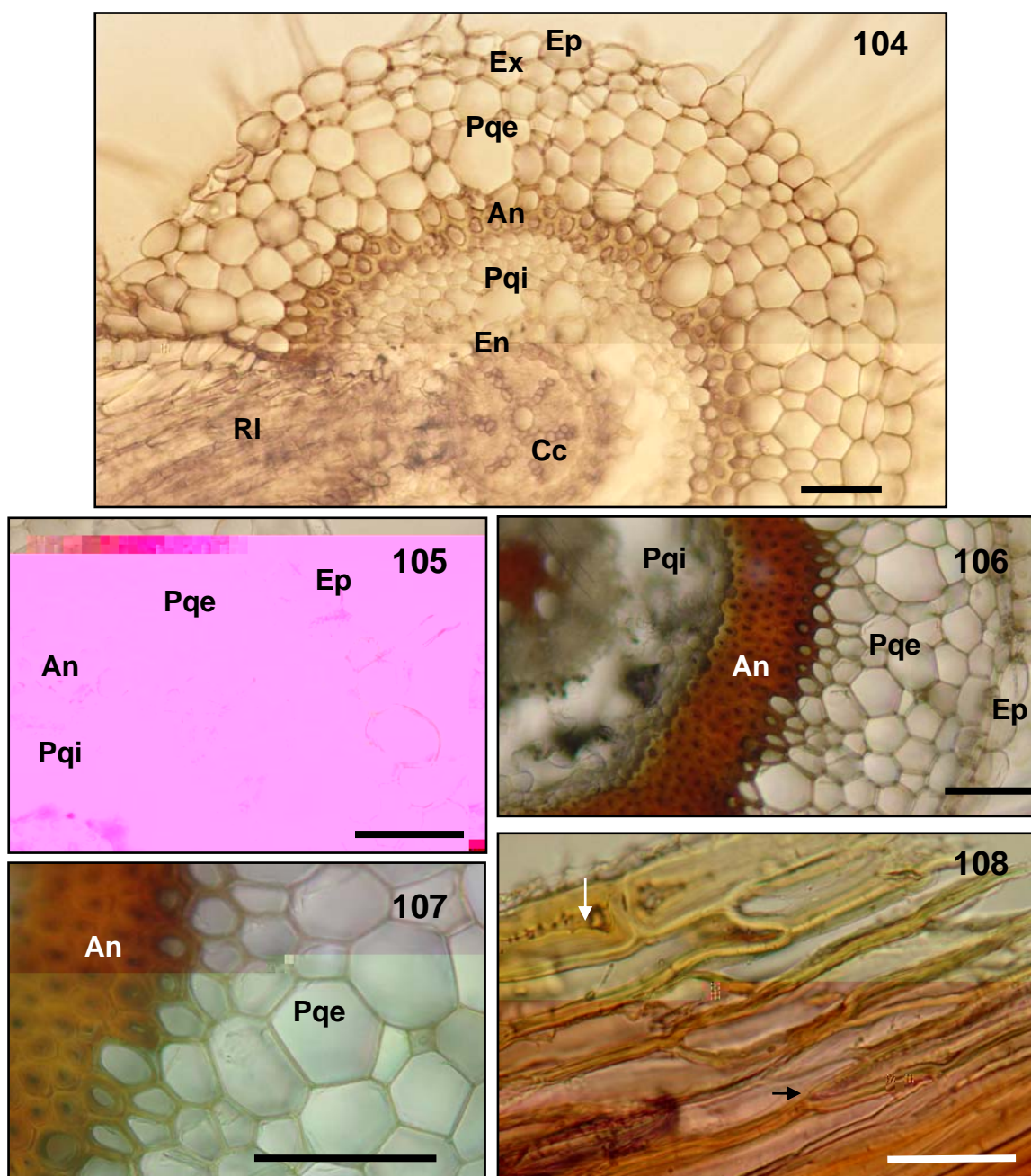


Figs. 90-94. Secções transversais de caule de *Dyckia brevifolia* Baker. **90.** Aspecto geral evidenciando o anel que delimita o cilindro central com feixes vasculares. Barra=200 μ m. **91-92.** Detalhes de feixes vasculares. Barra=50 μ m. **93.** Note feixes vasculares ainda conectados com o anel meristemático. Barra=100 μ m. **94.** Detalhe dos feixes vasculares recém formados. Barra=50 μ m. Legenda: AnM-anel meristemático, FI-floema, Fv-feixe vascular, Pf-parênquima fundamental, Xi-xilema. Setas indicam sentido interno da raiz.

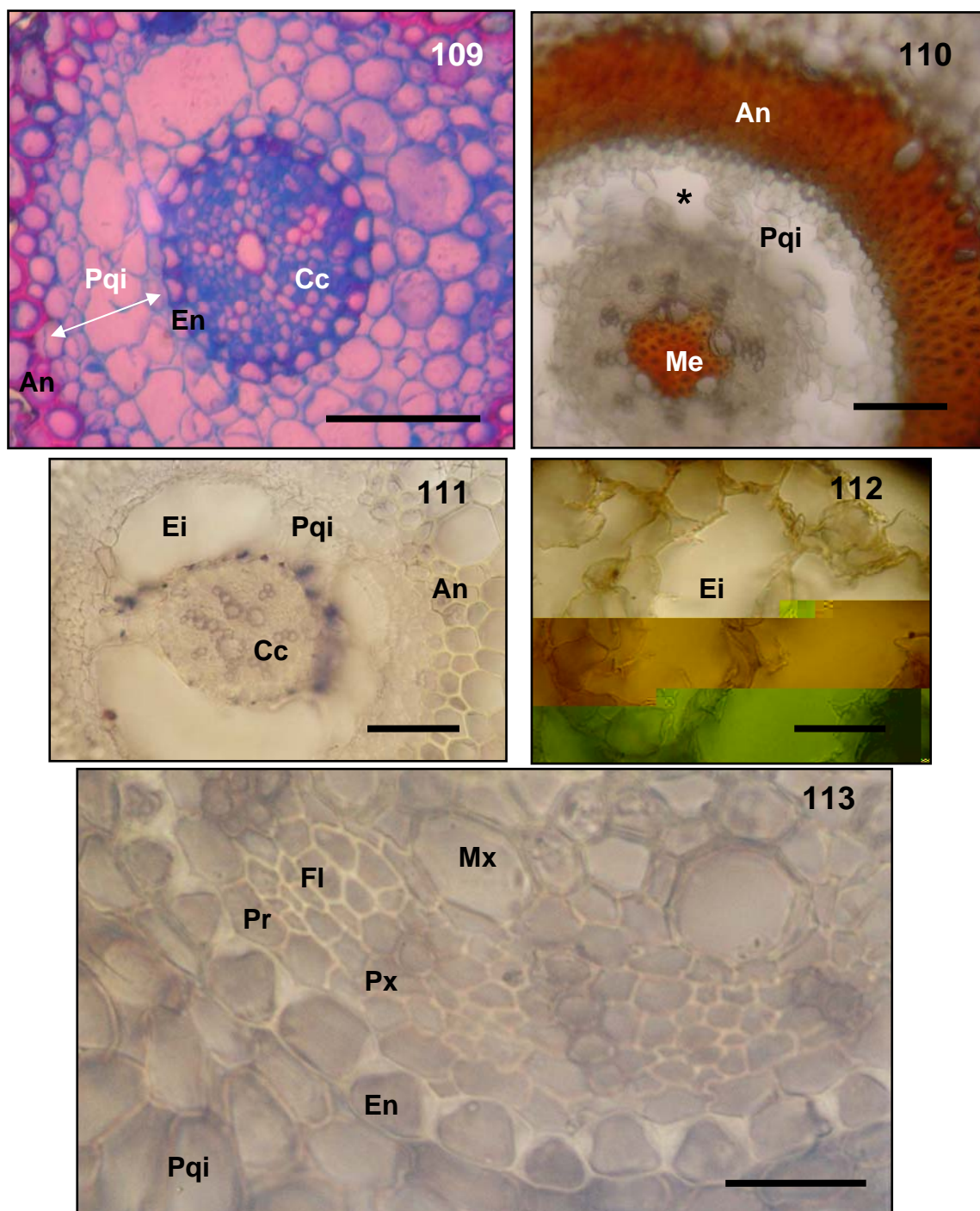


Figs. 95-98. Raízes de *Dyckia brevifolia* Baker. **95.** Secção transversal de uma raiz intracaulinar, entre córtex e periderme do caule. Barra=200 μ m. **96.** Detalhe do cilindro central e tecidos mais internos do córtex de raiz intracaulinar. Barra=50 μ m. **97.** Aspecto geral de roseta com muitas raízes adventícias exteriorizando-se a partir do caule. Barra=5cm. **98.** Secção transversal de raiz adventícia evidenciando epiderme com pêlos absorventes (seta), tecidos corticais e cilindro central. Barra=50 μ m. Legenda: An-anel esclerenquimático, Cc-cilindro central, Cx-córtex, En-endoderme, Ep-epiderme, Me-medula, Pqe-parênquima externo, Pqi-parênquima interno, Ra-raiz adventícia, Xi-xilema.

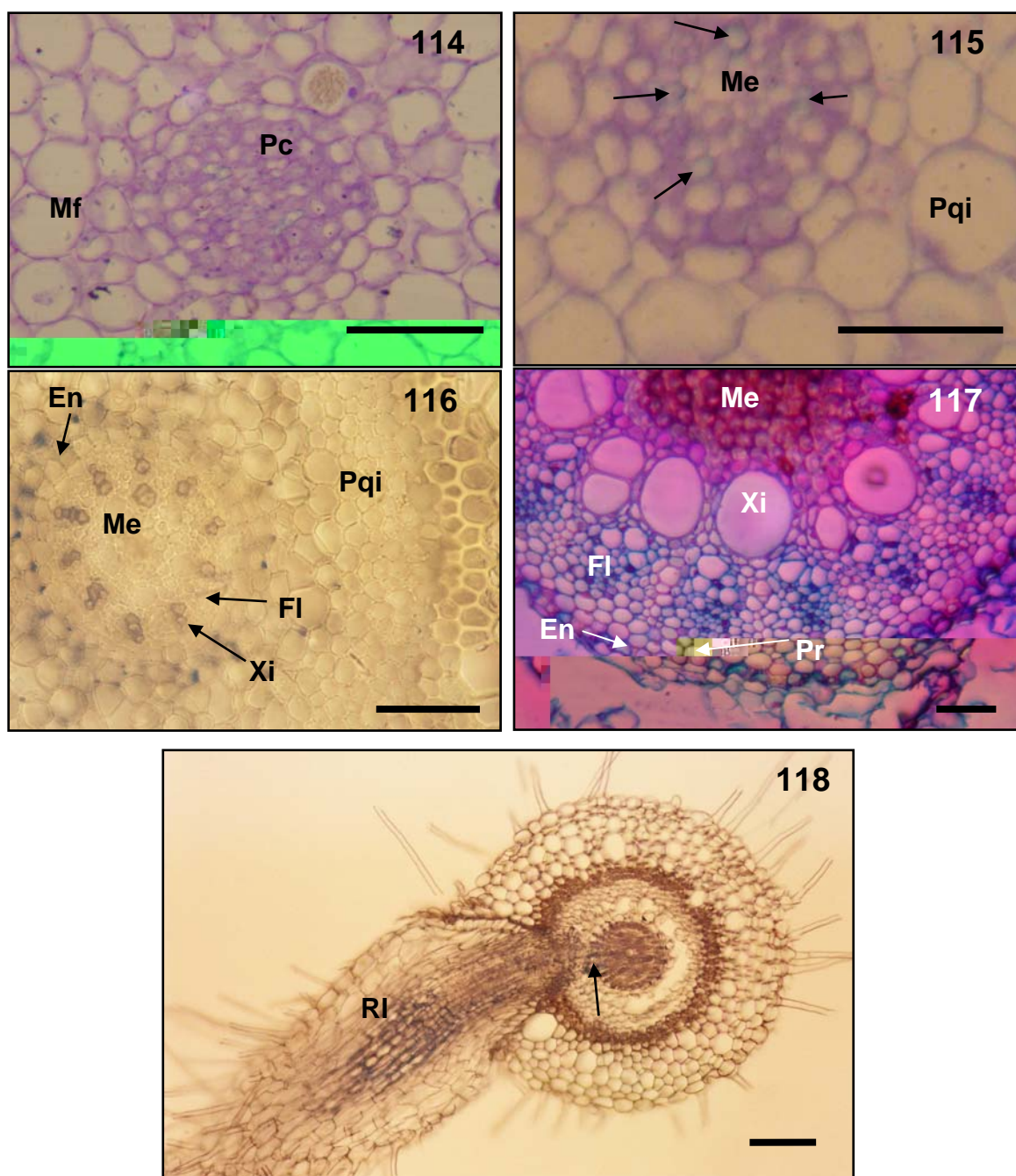
Figs. 99-103. Raiz de *Dyckia*
brevifolia Baker. **99**



Figs. 104-108. Raiz adventícia de *Dyckia brevifolia* Baker. Barras=50 μ m. **104-107.** Secções transversais, em MO. **104.** Aspecto geral de raiz principal. Note raiz lateral partindo perpendicularmente à principal, com vascularização originada do periciclo. **105.** Detalhe de tecidos de revestimento e corticais evidenciando anel esclerenquimático ainda pouco desenvolvido. **106.** Mesmos tecidos, porém com anel mais desenvolvido. **107.** Detalhe da Fig. 106. Note paredes espessas das células esclerenquimáticas e delgadas no parênquima externo. **108.** Secção longitudinal das células do anel esclerenquimático. Note lume reduzido de algumas células (seta branca) e extremidades afiladas da maioria das células (seta preta). Legenda: An-anel esclerenquimático, Cc-cilindro central, En-endoderme, Ep-epiderme, Ex-exoderme, Pqe- parênquima externo, Pqi-parênquima interno, RI-raiz lateral.



Figs. 109-113. Raiz adventícia de *Dyckia brevifolia* Baker, em MO. **109-111.** Secções transversais evidenciando tecidos corticais mais internos e cilindro central. Note constituição do parênquima cortical interno com amplos espaços intercelulares (asterisco na Fig. 110) e externamente mostrando-se compacto. Barras=50µm. **112.** Região do parênquima cortical interno constituindo aerênquima, em secção logitudinal. Barra=50µm. **113.** Secção transversal, destacando endoderme delimitando cilindro central. Barra=20µm. Legenda: An-anel esclerenquimático, Cc-cilindro central, Ei-espaco intercelular, En-endoderme, Fl-floema, Me-medula, Mx-metaxilema, Pqi-parênquima interno, Pr-periciclo, Px-protóxilema.



Figs. 114-118. Secções transversais de raízes de *Dyckia brevifolia* Baker. **114.** Região apical com tecidos meristemáticos. Barra=50 μ m. **115.** Região próxima ao ápice, com tecidos vasculares já diferenciados. Note quatro pólos de protoxilema (setas). Barra=30 μ m. **116.** Região distante do ápice, com cilindro vascular poliarco. Medula constituída por células parenquimáticas. Barra=50 μ m. **117.** Região basal da raiz evidenciando xilema poliarco e centro da medula com células de paredes espessadas. Barra=50 μ m. **118.** Raiz lateral com vascularização originada do periciclo (seta). Barra=100 μ m. Legenda: En-endoderme, FI-floema, Me-medula, Mf-meristema fundamental, Pc-procâmbio, Pqi-parênquima interno, Pr-periciclo, RI-raiz lateral, Xi-xilema.

LEGENDAS

Ae = aerênquima	Fl = floema
An = anel esclerenquimático	Fm = felema
AnM = anel meristemático	Fv = feixe vascular
Bf = bainha foliar	Hi = hidrênquima
Bt = base do tricoma	Id = idioblasto
Cc = cilindro central	Lf = lâmina foliar
Ce = célula estrelada	Me = medula
Cf = coifa	Mf = meristema fundamental
Cg = célula-guarda	Mx = metaxilema
Cl = clorênquima	Pa = parênquima aclorofilado
Cp = células pétreas	Pab = pêlo absorvente
Cs = célula subsidiária	Pc = procâmbio
Cse = câmara subestomática	Pd = protoderme
Csi = corpo silicoso	Pf = parênquima fundamental
Csl = célula subsidiária lateral	Pe = periderme
Cst = célula subsidiária terminal	PeC = pariderme do caule
Cx = córtex	PeR = periderme da raiz
Ec = escudo do tricoma	Pqe = parênquima externo
Ei = espaço intercelular	Pqi = parênquima interno
En = endoderme	Pr = periciclo
Ep = epiderme	Pt = pedúnculo do tricoma
Es = estômatos	Px = protoxilema
Et = estelo	Ra = raiz adventícia
Ex = exoderme	Rl = raiz lateral
Fab = face abaxial	Sp = septo da fibra
Fad = face adaxial	Tr = tricoma
Fd = feloderma	Xi = xilema
Fg = felogênio	Zc = zona costal
Fi = fibras	Zi = zona intercostal

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)