

LUCAS DA PENHA XAVIER

**VARIAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA EM ESCAMAS DE
ESPÉCIES DE *TILLANDSIA* L. (BROMELIACEAE) COM RELAÇÃO AO
GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO**

Recife
2020

LUCAS DA PENHA XAVIER

**VARIAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA EM ESCAMAS DE
ESPÉCIES DE *TILLANDSIA* L. (BROMELIACEAE) COM RELAÇÃO AO
GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Pernambuco, como requisito para obtenção do título de Mestre.

Área de concentração: Ecologia e Conservação

Orientadora: Prof. Dra. Emilia Cristina Pereira de Arruda

Recife
2020

Catálogo na Fonte:
Bibliotecário Bruno Márcio Gouveia, CRB-4/1788

Xavier, Lucas da Penha

Variação morfoanatômica e histoquímica em escamas de espécies de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) com relação ao gradiente de precipitação / Lucas da Penha Xavier. - 2020.

58 f. : il.

Orientador: Profa. Dra. Emilia Cristina Pereira de Arruda.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco. Centro de Biociências. Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, Recife, 2020.

Inclui referências e anexos.

1. Ecologia florestal. 2. Mudança climática. 3. Plantas da caatinga. 4. Bromélia. I. Arruda, Emilia Cristina Pereira de (orientador). II. Título.

577.3

CDD (22.ed.)

UFPE/CB-2021 -054

LUCAS DA PENHA XAVIER

**VARIAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA EM ESCAMAS DE
ESPÉCIES DE *TILLANDSIA* L. (BROMELIACEAE) COM RELAÇÃO AO
GRADIENTE DE PRECIPITAÇÃO**

Aprovada em : 29/07/2020.

BANCA EXAMINADORA

Prof. Dra. Emilia Cristina Pereira de Arruda (Orientador)
Universidade Federal de Pernambuco

Prof. Dra. Cláudia Ulisses de Carvalho Silva
Universidade Federal Rural de Pernambuco

Prof. Dr. Rodrigo César Gonçalves de Oliveira
Universidade Federal de Pernambuco

AGRADECIMENTOS

A Deus por não ter permitido que desistisse no meio do caminho e voltasse para casa...

Aos meus pais Maria Lúcia da Penha Xavier e Cícero Justo Xavier por apoiarem a minha escolha e estarem sempre disponíveis para meu auxílio.

Aos meus amigos próximos pelo carinho e palavras de conforto quando eram necessárias.

À minha amiga e colega de pós Adgleyciane Melo, pelas risadas e esclarecimento de dúvidas, sendo sempre muito atenciosa e prestativa.

À minha amiga e companheira de mestrado e laboratório Pâmela Menezes, por compartilhar momentos únicos ao meu lado, sempre da forma mais humilde e divertida, por fazer com que meus dias se tornassem mais leves e agradáveis, seja ouvindo música enquanto preparávamos lâminas que dariam errado ou mesmo jogando conversa fora ao imaginar nosso futuro perfeito em Roma. Por sempre me desejar boa noite antes de ir dormir, mesmo sem termos trocado uma palavra o dia todo e, principalmente, por me dar suporte e forças quando o “momento depressão” vinha e sumir era tudo que eu mais queria. Muito OBRIGADO!

À minha orientadora Emilia Cristina Pereira de Arruda, pela confiança e auxílio quando não sabia mais como conduzir minha escrita ou mesmo experimentos, pelas discussões e apoio de modo geral.

Ao Laboratório de Anatomia e Bioquímica de Plantas da Universidade Federal Rural de Pernambuco (LAB-Planta/UFRPE) sob comando da Profa. Cláudia Ulisses pelo auxílio na confecção de lâminas através da disponibilidade do micrótomo rotativo.

Ao Laboratório de Imunopatologia Keizo Azami (Lika) e a sua equipe pelo auxílio com os procedimentos referentes à microscopia eletrônica de varredura e transmissão.

Ao Departamento de Micologia da UFPE por sempre disponibilizar água destilada para suprir as necessidades do laboratório.

Ao Laboratório de Ecotoxicologia da UFPE (Labecotox/UFPE), em especial minha amiga Maria Alves, pelo empréstimo de uma pipeta eletrônica para auxiliar no processo de inclusão de material em resina.

Ao Prof. Luiz Gustavo por disponibilizar a objetiva de 20x para acoplamento ao fotomicroscópio e melhor visualização das escamas.

Ao Projeto Ecológico de Longa Duração Sítio Parque do Catimbau (PeldCatimbau) por disponibilizar infraestrutura para estadia em coletas.

Ao herbário UFP e aos seus membros, pelo auxílio com o material coletado e no processo de inclusão em acervo.

Ao Prof. Rafael Baptista Louzada pela identificação das espécies coletadas.

À colega Natália Corte Real pelo auxílio com as análises estatísticas.

Aos professores Rodrigo Oliveira e Odair Almeida pelas correções e sugestões da fundamentação teórica deste trabalho.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (Cnpq) pela concessão da bolsa de mestrado.

“...Não é hora de mudar
No meu caminho vou continuar
Os meus amigos sempre estão comigo
A gente nunca vai correr do perigo

Um mestre quero ser
E sei que vou poder (vou poder)

No caminho da vitória
Vou escrevendo a minha história ...
Posso ser um campeão
Se eu acreditar

Estou numa Master Quest (Master Quest)
E sei que vou até o fim (conseguir)
Ser o melhor de leste a oeste
Só tenho que acreditar em mim.”

(Pokémon- Master Quest)

RESUMO

Estima-se que as mudanças climáticas provocarão um aumento na taxa de extinção global das espécies caso nada seja feito para desacelerar o aumento da temperatura global. Para resistirem aos efeitos de tal condição, as plantas necessitarão de um conjunto de características. Dentre elas, as escamas, como também são chamados os tricomas de Bromeliaceae, têm facilitado a distribuição da família em zonas áridas devido à sua capacidade de absorção de água. Pensando nisto, o presente estudo objetivou verificar as possíveis modificações anatômicas e histoquímicas nas folhas, com enfoque nas escamas de *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa*, que ocupam regiões com regimes pluviométricos distintos. Para tanto, indivíduos adultos das espécies supracitadas foram coletados em localidades com baixa, média e alta precipitação. O material foi utilizado para as análises descritivas, histoquímicas e morfométricas. Nossos resultados evidenciaram que ambas as espécies detêm maior densidade de escamas nas áreas de menor precipitação, sendo que para *T. streptocarpa*, a área do escudo destes era maior quando em alta umidade, o que poderia ser uma medida compensatória. Além disso, apenas esta espécie apresentou compostos fenólicos no pedículo de algumas escamas nas áreas de baixa e média precipitação. Estas características observadas em *T. streptocarpa*, juntamente com aquelas compartilhadas com *T. loliacea*, como a elevada densidade de escamas na área de baixa precipitação e presença de parênquima aquífero, indicam que estas espécies detêm atributos que em prováveis cenários de diminuição de pluviosidade facilitarão a sua aclimação.

Palavras-chave: Bromélias. Caatinga. Plasticidade. Semiárido. Tricomas. Xeromorfia.

ABSTRACT

It is estimated that climate change will cause an increase in the species' global extinction rate if nothing is done to slow the rise in global temperature. To resist the effects of such a condition, plants will need a set of characteristics. Among them, the scales, as they are also called the trichomes of Bromeliaceae, have facilitated the distribution of the family in arid areas due to its water absorption capacity. With this in mind, the present study aimed to verify the possible anatomical and histochemical changes in the leaves, focusing on the scales of *Tillandsia loliacea* and *Tillandsia streptocarpa*, which occupy regions with different rainfall regimes. For that, adult individuals of the aforementioned species were collected in locations with low, medium and high rainfall. The material was used for descriptive, histochemical and morphometric analyzes. Our results showed that both species have a higher density of scales in areas with less precipitation, and for *T. streptocarpa*, their shield area was larger when in high humidity, which could be a compensatory measure. In addition, only this species showed phenolic compounds in the pedicle of some scales in areas of low and medium precipitation. These characteristics observed in *T. streptocarpa*, together with those shared with *T. loliacea*, such as the high density of scales in the area of low precipitation and the presence of hydrenchyma, indicate that these species have attributes that in likely scenarios of decreased rainfall will facilitate the acclimatization.

Keyword: Bromeliads. Caatinga. Plasticity. Rainfall. Trichomes. Xeromorphy.

LISTA DE FIGURAS

Fundamentação teórica

- Figura 1- Estimativa do risco de extinção de espécies nas diferentes partes do mundo. As cores indicam o risco relativo por região, evidenciando a América do Sul, Austrália e Nova Zelândia como as áreas mais ameaçadas.....16
- Figura 2- Estrutura geral de uma escama de *Tillandsioideae* evidenciando as regiões do pedículo e escudo, com seus respectivos componentes.....21
- Figura 3 - Ontogenia de uma escama de *Tillandsia* em vista frontal e longitudinal. Note que o escudo começa a se formar apenas após o completo desenvolvimento do pedículo.....25

Artigo 1

- Figura 1- Vista frontal da epiderme de *T. loliacea* (A-D) e *T. streptocarpa* (E-H) sob os diferentes níveis de precipitação, com destaque para o arranjo das escamas ao longo do tecido. A,E: Visão geral da epiderme; B,F: Baixa precipitação; C,G: Média precipitação; D,H: Alta precipitação. Sca: Escama; St: Estômato. Barras: A,E: 200µm; B,C,D,F,G,H: 50µm.....44

- Figura 2- Microscopia eletrônica de varredura da superfície abaxial de *Tillandsia loliacea* (A,B) e *Tillandsia streptocarpa* (C,D), no ambiente de média precipitação, com destaque para o arranjo das escamas ao longo da epiderme e a porção central do escudo. A,C: Arranjo do escudo assimétrico ao longo da folha; B,D: Visão detalhada da porção central do escudo. Barras: A: 40µm; B: 20µm; C: 100µm; D: 20µm.....45

- Figura 3- Escamas de *T. loliacea* (A,B) e *T. streptocarpa* (C,D). A,C: Escudo; B,D: Vista transversal da escama com evidência para conteúdo citoplasmático (*). CD: Disco central; IR: Anel interno; OR: Anel externo; W: Ala; Sh: Escudo; Sta: Pedículo; DC: Célula do domo; FC: Células do pé. Barras: A,B,C: 40µm; D: 20µm.....46

- Figura 4- Vista transversal das folhas de *T. loliacea* (A-C) e *T. streptocarpa* (D-F). Note que em *T. loliacea* os estômatos estão abaixo das demais células epidérmicas no local de baixa precipitação (B) e ao mesmo nível das demais células epidérmicas nos locais de precipitação média e alta (C), enquanto *T. streptocarpa* possui apenas estômatos abaixo da linha epidérmica (F), todos apresentando câmaras subestomáticas (*). St: Estômato; Sca: Escama;

Epi: Epiderme; Hp: Hipoderme; Mes: Mesofilo; VB: Feixe vascular. Barras: A,B,C,E: 50µm; D: 200µm; F: 20µm.....47

Figura 5- Presença de substâncias lipídicas e compostos fenólicos nas escamas de *T. loliacea* (A,C) e *T. streptocarpa* (B,D,E). Note que os lipídios são encontrados apenas na região cuticular tanto de *T. loliacea* (A) quanto *T. streptocarpa* (B). O disco central de ambas as espécies reagiu positivamente para compostos fenólicos, no entanto *T. loliacea* não apresentou tais compostos nas células do pedículo da escama em nenhuma das áreas analisadas (C), ao passo que *T. streptocarpa* possui compostos fenólicos detectados (*) no pedículo dos indivíduos de baixa e média precipitação, com o mesmo local possuindo escamas com e sem conteúdo ao longo da epiderme (D,E). Sh: Escudo; Sta: Pedículo; DC: Célula do domo. Barras: A,B,E: 20µm; C,D: 50µm.....48

LISTA DE TABELAS

Artigo 1

- Tabela 1 - Dados dos locais de coleta das espécies *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* e parâmetros físicos mensurados em cada localidade.....49
- Tabela 2 - Parâmetros anatômicos mensurados em *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* nos locais de baixa, média e alta precipitação. Letras diferentes dentro da mesma coluna de um parâmetro indicam diferença estatística ($p \leq 0,05$), em nível de confiança de 95%. Os valores são referentes às médias obtidas nas mensurações de cada parâmetro, juntamente com seu respectivo desvio padrão.....50
- Tabela 3 - Histoquímica das escamas de *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* com relação à presença (+) e ausência (-) das substâncias testadas, dentro dos três níveis de precipitação analisados.....51
- Tabela 4 - Caracteres observados nas folhas de *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* nos diferentes níveis de precipitação, quanto a sua presença (+) e ausência (-).....52

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	13
2	FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	15
2.1	EFEITOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE AS ESPÉCIES VEGETAIS.....	15
2.2	BROMELIACEAE	18
2.3	ESCAMAS (TRICOMAS) DE TILLANDSIOIDEAE: ESTRUTURA, ONTOGENIA E FUNCIONAMENTO	21
3	MORFOANATOMIA FOLIAR E HISTOQUÍMICA DE ESCAMAS EM <i>TILLANDSIA LOLIACEA</i> MART. EX. SCHULT. F. E <i>TILLANDSIA STREPTOCARPA</i> BAKER. (BROMELIACEAE) SOB NÍVEIS DISTINTOS DE PRECIPITAÇÃO.....	27
4	CONCLUSÃO	53
	REFERÊNCIAS	54
	ANEXO A - REGRAS DO PERIÓDICO FLORA	58

1 INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas e a maneira como estas influenciam os organismos têm sido uma discussão frequente, o que é de se esperar, uma vez que os estudos apontam para altas taxas de extinção de espécies caso o cenário de mudanças de temperatura e eventos de distúrbios ambientais permaneçam frequentes ao redor do globo. Dentre as possíveis medidas adotadas pelos seres vivos para tentar escapar dos efeitos danosos de tal circunstância, a migração é uma alternativa rápida e adotada por inúmeros animais a fim de buscarem o seu nicho ideal, mas o mesmo não é uma solução para as espécies vegetais, estas tendo que dispor de certos aparatos para tentar aclimatar-se às novas condições ambientais ali presentes.

Em regiões com regime pluviométrico baixo e que tendem a diminuir ainda mais a quantidade de chuvas, as plantas necessitam de características morfológicas, fisiológicas e anatômicas que lhes permitam continuar a ocupar tais ambientes, como a presença de tecidos armazenadores de água ou ar que atuem como fonte de tais recursos quando possível. Neste quesito, os representantes da família Bromeliaceae se destacam pela variabilidade de estratégias para lidar com a seca, a exemplo da formação de reservatórios de água pela sobreposição das largas bases foliares, originando os chamados tanques, da suculência, metabolismo ácido das crassuláceas (MAC) e tricomas peltados capazes de absorver umidade atmosférica, as chamadas escamas. Estas características permitiram a colonização de nichos diversificados por tais plantas, especialmente para as espécies epífitas, que vivem sob fluxos inconstantes de água e nutrientes.

O epifitismo é comum dentro da família e parece ter coevoluído com as características supracitadas, que serviram de subsídio para a criação de tipos ecológicos baseados na forma de obter água por meio, principalmente, das escamas, mais elaboradas estruturalmente na subfamília Tillandsioideae. Estas de escamas são compostas por uma região interna que está diretamente relacionada com os tecidos do mesófilo e é denominada de pedículo, e uma porção externa que fica em contato direto com a atmosfera e é chamada de escudo. No processo de captura de água, o escudo condensa a umidade do ar em gotículas de água que são conduzidas pela gravidade à porção central deste escudo, onde são absorvidas por osmose e atravessam o pedículo até alcançarem os tecidos internos foliares e serem distribuídas por toda a planta.

Embora o mecanismo de ação das escamas seja bem conhecido, pouco se sabe sobre as variações plásticas destas estruturas em ambientes com características contrastantes.

Estudos detectaram a presença de mucilagem dentro das células do pedículo e argumenta-se que esta substância auxilie no processo de osmose, o que seria de grande utilidade para as espécies que habitam locais com altas temperaturas e insolação, evitando ainda mais a perda de umidade por transpiração. Sendo assim, investigações a respeito da histoquímica e da morfologia dos componentes das escamas podem esclarecer ainda mais a relação hídrica e a importância destes tricomas para as bromélias e levantar novos *insights* acerca dos possíveis efeitos que as mudanças climáticas terão sobre estas espécies e sua sobrevivência, além de trazer discussões sobre as estratégias de aclimação adotadas por estas plantas e como elas são variáveis.

Portanto, o presente trabalho objetivou verificar as possíveis modificações anatômicas e histoquímicas nas folhas, com enfoque nas escamas de *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* que ocupam regiões com regimes pluviométricos distintos, a fim de destacar as variações existentes nos tecidos e escamas que possam auxiliar na permanência destas espécies em tais ambientes frente às mudanças locais de temperatura e umidade num cenário futuro.

2 FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 EFEITOS DAS MUDANÇAS CLIMÁTICAS SOBRE AS ESPÉCIES VEGETAIS

Pauta frequente em discussões sociais e governamentais, as mudanças climáticas têm influenciado os sistemas biológicos de inúmeras maneiras, tornando-se necessário entender criteriosamente como elas atuam sobre as taxas de extinção das espécies para que estratégias de preservação sejam implementadas em âmbito global (URBAN, 2015). Thomas e colaboradores (2004), ao utilizarem métodos estimativos baseados na relação espécie-área, previram que em cenários de mudanças mínimas no clima a taxa de extinção global de espécies chegue a 11%, levando em consideração a dispersão dos organismos em resposta à variação climática. No entanto, o mesmo percentual chega a 19% e 33% ao enquadrar previsões de mudanças intermediárias e severas, respectivamente.

De modo similar, Urban (2015) analisou como o risco de extinção variava dependendo de inúmeros fatores, dentre eles o grupo taxonômico, as regiões geográficas e o endemismo. O autor estima que cerca de 7,9% das espécies entrem em risco de extinção devido às mudanças climáticas, e que o aumento da temperatura global acelere este processo. Ainda de acordo com seus resultados, caso a Terra aqueça 4,3°C, o que é o esperado caso siga a trajetória atual, a porcentagem se eleva para 16%, atingindo uma em cada seis espécies, com maiores riscos para a América do Sul e Oceania (Figura 1). Dentro deste cenário, os seres vivos necessitam se adaptar ou tolerar as mudanças, migrar para novos nichos ou então encarar a extinção (BERG et al., 2010).

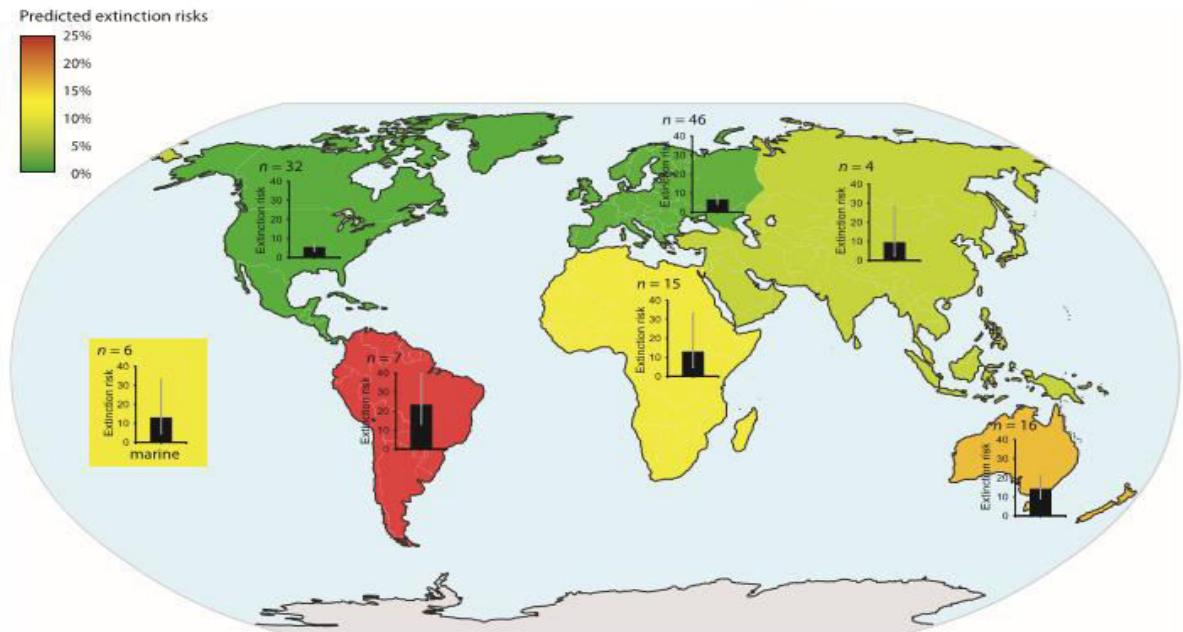


Figura 1- Estimativa do risco de extinção de espécies nas diferentes partes do mundo. As cores indicam o risco relativo por região, evidenciando a América do Sul, Austrália e Nova Zelândia como as áreas mais ameaçadas. Fonte: Urban (2015).

Jump & Penuelas (2005) mencionam que a migração é a primeira reação apresentada pelos organismos a nível específico, mas por terem sua distribuição refletida pelo clima, as espécies ainda sofrerão pressão para se adaptar às novas condições. Segundo eles, para as plantas, o esperado é o deslocamento para as latitudes mais elevadas, uma vez que mesmo suportando variações anuais de temperatura através da plasticidade fenotípica, muitas destas já excederam sua capacidade de tolerância devido a eventos climáticos duradouros. Além disso, a plasticidade fenotípica não gera adaptação por si só, mas pode evoluir juntamente com genes sob pressão e resultar numa melhor aclimação para os organismos em questão (KLEUNEN;FISCHER, 2005).

De fato, o crescimento da vegetação está relacionado a diversos agentes climáticos, e o grau de dominância destes é variável, com a radiação sendo determinante para as florestas tropicais, ao mesmo tempo em que a precipitação é fundamental nas zonas áridas ou semiáridas e a temperatura influencia fortemente as florestas presentes em latitudes elevadas (NEMANI et al., 2013). Adicionalmente, eventos climáticos que ocorreram há certo período de tempo, mas foram interrompidos, como fortes tempestades ou secas prolongadas, podem ter sua influência nas taxas de crescimento das espécies manifestada apenas no presente, como pontuado por Wu e colaboradores (2015). Segundo eles, em regiões de aridez, por exemplo, o intervalo de tempo entre o evento climático e a resposta das plantas é de

aproximadamente um mês, o que implica dizer que a taxa de crescimento observada em determinado mês é, na verdade, consequência das condições experimentadas no período anterior a 30 dias.

Seidl (2017) afirmou que mudanças no clima também são capazes de alterar os distúrbios florestais tanto direta quanto indiretamente. Em sua revisão o autor examinou a interferência das mudanças climáticas sobre os distúrbios provocados por agentes bióticos (insetos e patógenos) e abióticos (fogo, seca, vento, neve e gelo), e a interação entre tais agentes na promoção dos distúrbios, em todos os biomas e continentes. Foi verificado nos estudos analisados que variáveis associadas com temperatura tiveram grande influência sobre as perturbações nos polos (42% dos trabalhos reportados para a região), enquanto a disponibilidade de água foi o fator de maior importância para o surgimento de perturbações nos trópicos (37,9% dos estudos na região), e que em cenários futuros de áreas mais quentes e com pouca umidade, haverá um aumento substancial de incêndios (82,4% das observações) e secas (74,2% das observações).

As regiões semiáridas sofrerão com a diminuição do índice pluviométrico, que aliada a altas taxas de evapotranspiração resultará em eventos de seca (COOK et al., 2014). Sabe-se que modificações no tempo de precipitação alteram o clima local e provocam efeitos diretos no crescimento e mortalidade das plantas pela distribuição desigual de umidade no solo (ZEPPEL et al., 2014). Os mesmos autores relataram que tais mudanças podem ocorrer tanto através da diminuição das chuvas, como também pela redistribuição pluviométrica, onde locais acabam recebendo mais água em relação a outros.

Em resposta a alterações de umidade, as espécies vegetais desenvolveram adaptações que lhes permitiram a sobrevivência nos diversos ambientes, como relatado por Freschi et al. (2010) para *Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez var. *monostachia*, que ao ser exposta à seca, diminuiu tanto a espessura do seu parênquima aquífero, quanto o conteúdo relativo de água nas partes basais e medianas das folhas. Segundo os autores isso ocorreu devido ao transporte hídrico do parênquima para os demais tecidos vegetais, a fim de manter o *status* hídrico e fotossintético da espécie estável.

Para resistir à seca é necessário um conjunto de características anatômicas, fisiológicas e morfológicas e, neste sentido, as bromélias têm se mostrado um grupo com diversas estratégias de investimento energético a fim de evitar tal estresse (MALES; GRIFFITHS, 2017). Dentre elas, Males (2016) apontou a presença de aerênquima como uma das

características mais variáveis, com espécies de folhas finas possuindo grande quantidade deste tecido, enquanto o oposto ocorre em espécies com folhas grossas ou que apresentam suculência, evitando a perda rápida de água em forma de vapor por estas plantas.

Esta variabilidade é de relevância para a sobrevivência desta família, especialmente para as epífitas, que habitam ambientes diversos com fluxos inconstantes de recursos onde a plasticidade se mostra fundamental na otimização do uso da água (ROSADO-CALDERÓN et al., 2018). Todavia, embora trabalhos tenham demonstrado que espécies de bromélias possuem a capacidade de aclimação quando expostas a aumentos de temperatura (ver MULLER et al., 2017) e possam agir como bioindicadoras de qualidade do ar devido à sua capacidade de absorção por meio de suas escamas (ver PIAZETTA et al., 2019), muito ainda deve ser compreendido acerca dos efeitos das mudanças climáticas sobre estas plantas, principalmente no que diz respeito àquelas que vivem em ambientes com propensão de declínio no regime pluviométrico.

2.2 BROMELIACEAE

Bromeliaceae compreende mais de 3.400 espécies distribuídas em oito subfamílias e cerca de 60 gêneros (LUTHER, 2014), com ocorrência majoritariamente neotropical, variando do sul dos Estados Unidos até a porção central do Chile e Argentina, ocupando regiões com características diversas como desertos e zonas úmidas e podendo sobreviver em elevadas altitudes (LEME;MARIGO,1993). No Brasil são encontradas aproximadamente 1.340 espécies presentes ao longo de todo o território nacional, a maioria destas sendo endêmicas (FORZZA, 2018). A única exceção ao continente americano é *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr., espécie que habita planaltos de difícil acesso no oeste africano (POREMBSKI;BARTHLOTT, 1999) e levanta questões acerca dos processos de dispersão geográfica que a levaram à separação das bromélias existentes no novo mundo.

Morfologicamente, os representantes da família geralmente apresentam caules curtos e folhas com uma bainha larga em comparação com o seu ápice, sendo distribuídas em rosetas espirais dispostas próximas umas das outras, formando muitas vezes um reservatório capaz de armazenar água (LEME;MARIGO,1993). Espécies que dispõem de tal reservatório são comumente denominadas “bromélias tanque” e, para Benzing (2000), esta característica, juntamente com a suculência, o metabolismo ácido das crassuláceas (MAC) e a presença de tricomas especializados para a absorção de água (escamas), e que constituem sinapomorfias para o grupo, permitiram a colonização de nichos diversificados por estas plantas. O

epifitismo é comum na família e parece ter coevoluído com tais características, estando mais relacionado ao hábito de tanque e às escamas em espécies que ocupam habitats úmidos, e ao metabolismo MAC nos representantes de zonas áridas e semiáridas (GIVNISH et al., 2014). Foi com base na morfologia que houve a divisão inicial da família em três subfamílias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae. Para isso foram consideradas características como o hábito das espécies, posição do ovário e principalmente a aparência dos frutos e sementes (SMITH;DOWNS, 1974;1977;1979).

Mais tarde, com os avanços dos estudos moleculares, Givnish e colaboradores (2007) utilizaram o gene plastidial *ndhF* para análises filogenéticas da família e seus resultados demonstraram que a subfamília Pitcairnioideae é parafilética. Com base nisto, os autores a dividiram e criaram cinco novas subfamílias, a saber: Brocchinioideae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae e Puyoideae. Assim, Broméliaceae passou a ser composta por oito subfamílias. Posteriormente tal separação recebeu suporte em um trabalho com maior esforço amostral e utilização de marcadores moleculares (ver GIVNISH et al., 2011).

Segundo as análises de Givnish et al. (2011) as bromélias surgiram há cerca de 100 milhões de anos, no escudo das Guianas, no entanto, a divergência das subfamílias somente teve início há 19Ma. A colonização das demais áreas do continente se deu a partir de meados de 15.4Ma, embora Brocchinioideae, Lindmanioideae e a maioria dos representantes de Navioideae tenham permanecido restritas à sua região de origem. Os mesmos autores estimam que a chegada de *P. feliciana* à África tropical ocorreu por volta de 9.3Ma, e Papini (2017) sugere que tal dispersão de longa distância poderia ter se sucedido por intermédio de aves migratórias, por uma rota América-Europa-África.

Diversos pesquisadores ao longo do tempo definiram tipos ecológicos para a família. Em 1906, Tietze desmembrou as bromélias considerando se elas eram basicamente terrestres ou epífitas. Pittendrigh (1948) foi além e denominou quatro tipos ecológicos distintos, ordenados principalmente pelo modo de obtenção de água dos táxons. O tipo I se refere às espécies que dependem totalmente das raízes para conseguir água. O tipo II contém àquelas capazes de formar tanque e absorver o conteúdo acumulado nele através de raízes interfoliares, além de disporem de raízes subterrâneas absorventes. O terceiro tipo (III) engloba a maioria dos representantes da família e consiste nas espécies formadoras de tanque que passaram a utilizar as escamas para captura de água, com as raízes servindo apenas para fixação no substrato. Por fim, o tipo IV retrata as bromélias que não formam tanques nem

apresentam sistema de raízes capazes de adquirir recursos, utilizando somente as escamas para esta função, estas sendo bastante elaboradas estruturalmente.

Mais tarde Benzing (2000) modificou a classificação de Pittendrigh e desmembrou o tipo III em dois grupos, um com os representantes de Bromelioideae e outro com Tillandsioideae, sendo os novos tipos III e IV, respectivamente. Sendo assim, as “epífitas atmosféricas extremas”, como definiu Schimper (1888) ao referir-se às espécies que dependem somente das escamas para obter água foram agrupadas como tipo V. De acordo com Males (2016) esta divisão realizada por Benzing deve ser examinada de modo mais aprofundado, embora reconheça que a prevalência de espécies com metabolismo MAC no tipo III e C₃ no tipo IV possa ter implicação direta nas relações hídricas de tais grupos e, portanto, o esquema possa ser adotado.

Males (2016) argumenta a respeito da necessidade de uma maior compreensão das relações de uso da água nas bromélias, uma vez que estas plantas apresentam caracteres diferenciados que podem desviar de forma significativa do tradicional padrão solo-planta-atmosfera no que diz respeito à obtenção de água. Para o autor, adaptações anatômicas foliares como a presença de um mesofilo mais compacto, associado à suculência em espécies de ambiente xérico, auxiliam a sobrevivência da família, mas pontua que eventos de secas prolongadas ou mais frequentes tendem a aumentar a mortalidade destas plantas. Adicionalmente, ao observarem características ligadas à resistência à seca e distribuições bioclimáticas de Bromeliaceae, Males e Griffiths (2017) apontaram que a suculência na família envolve um alto custo de construção foliar uma vez que grande parte do tecido armazenador de água, que confere uma maior espessura da folha, é formado por células aclorofiladas e não é capaz de compensar a demanda evaporativa em épocas de estiagem severa.

Portanto, avaliações da plasticidade fenotípica juntamente com dados anatômicos e fisiológicos necessitam ser elaborados para melhor entendimento da distribuição das bromélias, como pontuado anteriormente por Males & Griffiths (2017). Sendo assim, os representantes da subfamília Tillandsioideae servem como bons modelos para esses estudos, tendo em vista que esta subfamília contém tanto espécies formadoras de tanque quanto atmosféricas, muitas habitam regiões secas e, dentro de Bromeliaceae, é o grupo que apresenta maior complexidade estrutural de escamas, especialmente no gênero com maior número de espécies, *Tillandsia* L.

2.3 ESCAMAS (TRICOMAS) DE TILLANDSIOIDEAE: ESTRUTURA, ONTOGENIA E FUNCIONAMENTO

Oksanen (2018) define os tricomas como sendo células epidérmicas especializadas que protegem os tecidos vegetais de forma química ou mecânica, estes podendo ser glandulares ou não. Benzing et al. (1978) afirma que dentro de Bromeliaceae é comum a presença de uma forte cobertura dessas estruturas nas folhas e caules, especialmente nos representantes da subfamília Tillandsioideae. Em contrapartida, as escamas (tricomas) de Pitcairnioideae e Bromelioideae apresentam menor densidade e se assemelham morfológicamente entre si, com uma região peltada pouco organizada e um pedículo constituído de células curtas com protoplastos densos e núcleos pequenos (BENZING; BURT, 1970).

De acordo com Benzing (1976), as escamas de Tillandsioideae se caracterizam pela presença de um pedículo ligado diretamente ao mesofilo e composto por células vivas em número que pode variar entre os táxons, com uma base formada por duas células pequenas denominadas de “células do pé”, enquanto a maior e mais próxima da epiderme é conhecida como “célula do domo”. Acima desta célula se encontra o escudo da escama, que é composto por células mortas e se divide em pelo menos três partes: uma região central sendo localizada sobre o pedículo e apresentando quatro células com paredes espessas, que formam o chamado “disco central”; Um ou dois anéis de células mortas que recobrem o disco e detêm, em geral, o dobro e o quádruplo de células desta primeira camada, respectivamente; Por fim, externa aos anéis há um conjunto de células alongadas que podem ou não apresentar simetria, e são essas que configuram a chamada “ala” da escama (Figura 2).

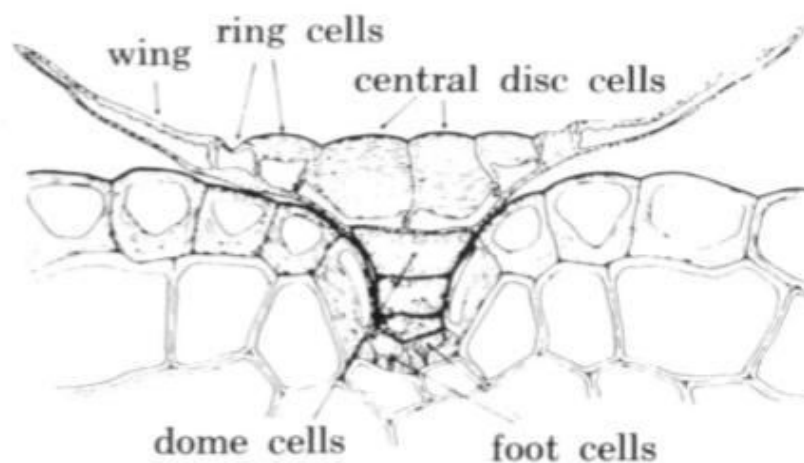


Figura 2- Estrutura geral de uma escama de Tillandsioideae evidenciando as regiões do pedículo e escudo, com seus respectivos componentes. Fonte: Benzing (1976).

Variações morfológicas nas escamas existem não somente entre as espécies distintas, mas também podem ser observadas dentro de uma mesma folha, como visto por Benzing et al. (1978) ao trabalharem com diferentes espécies de *Tillandsia*, verificando a presença de escamas com números distintos de anéis, dentro de uma mesma espécie, bem como espessuras diversas nas paredes celulares destas estruturas, na mesma lâmina foliar. Além disso, a distribuição destas escamas ao longo da epiderme difere entre os diversos táxons, podendo ser dispostas em fileiras longitudinais ou de forma aleatória, o que é comum de ocorrer em espécies atmosféricas extremas, pela definição mencionada acima, juntamente com um prolongamento assimétrico da ala que estaria diretamente relacionado à absorção de água e é considerado uma apomorfia para a família (STREHL, 1983 *apud* PROENÇA;SAJO, 2007).

Recentemente Kowalsky e colaboradores (2016) encontraram escudos com células da ala apresentando conteúdo citoplasmático evidente em diferentes espécies do gênero *Vriesea*, também pertencente à Tillandsioideae, tanto em folhas jovens quanto velhas, indicando que estas células permanecem vivas e são capazes de exercer a função de captura de água normalmente. Este resultado contrasta com o descrito anteriormente por Derwidueé & Gonzales (2010) ao estudarem a anatomia foliar e ontogenia das escamas de diversas bromélias ocorrentes no Paraguai e nordeste da Argentina, onde observaram para as espécies encontradas, incluindo representantes de *Vriesea*, que em sua maturidade as células do escudo sofrem apoptose e a ala é a primeira porção da estrutura a se colapsar, circunstância também observada por Ballego-Campos & Paiva (2018) em inflorescências de *Aechmea* (Bromelioideae). Isto apenas demonstra o alto grau de complexidade apresentado por este tipo de tricoma e a diversidade de estratégias adotadas pelos diferentes grupos ao longo do tempo a fim de promover sua sobrevivência.

A ontogenia das escamas foi descrita por Derwidueé & Gonzales (2010), que mencionam que estas surgem a partir de um meristemóide que se divide periclinamente e origina as células que irão compor o pedículo (Figura 3a-e). A partir disso, a célula basal dividi-se uma vez e dá origem às células do pé, enquanto a subapical aumenta substancialmente de tamanho e a apical sofre divisões anticlinais, ocasionando o início da formação do escudo a partir de quatro células (Figura 3f-l). Os autores descreveram que este primeiro quarteto sofre mitose e geram mais quatro células externas, e estas se dividem radialmente, somando um total de oito e originando o primeiro anel celular do escudo (Figura 3m-n). O mesmo processo se repete com esta região recém criada, formando o segundo anel, este com dezesseis células que, pelo mesmo mecanismo, produz um terceiro e último conjunto

de células (Figura 3o-r). Diferentemente das demais camadas, o anel mais externo alonga suas células constituintes e pode sofrer uma ou duas divisões radiais e este representa a ala do escudo, último constituinte da escama a ser formado (Figura 3s). Por fim, o escudo passa pelo processo de morte celular e começa a desempenhar a função de captura de água e nutrientes (Figura 3t).

A movimentação da ala das escamas de *Tillandsioideae* de acordo com a umidade do local em que estas habitam para obtenção da água já foi documentada por Benzing et al. (1978). O anel mais interno ao escudo possui paredes superiores bastante espessas, enquanto o anel mais externo e com maior número de células apresenta paredes delgadas e, quando não há umidade suficiente, estas se desidratam e atuam como uma alavanca que ergue a ala completamente pela força de torção criada. Em seca extrema, as células do disco central e o primeiro anel desidratam e diminuem seu lúmen graças ao movimento de curvatura das paredes inferiores de suas células, que são menos espessadas que a porção superior. Este movimento faz com que a ala seja soerguida ainda mais e se posicione quase que perpendicularmente à lâmina foliar. O processo inverso ocorre quando há a injeção de água no ambiente, e para Haberlandt (1914) a descida da ala para a posição horizontal faria com que esta conduzisse a água para o disco central e permitisse a sua absorção.

Papine e colaboradores (2010) declararam que os mecanismos envolvidos na morte celular programada das células da ala das escamas de *Tillandsia* são típicos destas estruturas e podem indicar uma ação de reabsorção de componentes celulares por meio das células que permanecem vivas, constituindo uma estratégia extrema de epifitismo adotada por estas plantas. Eles enfatizam que a célula do domo armazena mucilagem e a presença de mitocôndrias com cristas bem desenvolvidas situadas próximas da membrana plasmática são indícios que este processo teria um componente ativo que se relaciona à absorção de água, algo que já havia sido proposto.

A entrada de água do escudo da escama para o pedículo e depois para os tecidos foliares ocorre por osmose (BENZING et al., 1976) e Brighigna e colaboradores (1988) sugeriram uma ação secretora da célula do domo por suas características estruturais, como o alto desenvolvimento do núcleo e retículo endoplasmático, além da presença de uma câmara extracitoplasmática. Os autores relatam que polissacarídeos podem ser os produtos da secreção e agiriam aumentando a pressão osmótica local e, conseqüentemente, a velocidade da captura de água pela célula do domo. Recentemente, Ballego-Campos & Paiva (2018)

confirmaram a capacidade secretora das escamas em inflorescências jovens de *Aechmea blanchetiana* (Baker) L.B. Smith, sendo o primeiro registro de tal ação para Bromeliaceae. Por meio de testes histoquímicos os autores detectaram mucilagem como sendo resultado da secreção e que esta ocorre prioritariamente através das células da ala dos tricomas, que contêm protoplasto denso e aparelho de Golgi bastante ativo, características comumente encontradas em células que realizam tal função. No entanto, o aumento da capacidade osmótica relacionada ao acúmulo de substâncias no pedículo, proposta por Brighigna et al. (1988), permanece como uma lacuna a ser estudada.

Ghanem et al. (2010) apontaram que devido ao fato de ser composta por uma série de polissacarídeos e, portanto, possuir grande variabilidade química, a mucilagem pode desempenhar mais de uma função dentro dos órgãos vegetais em que ela é encontrada. Os resultados obtidos por tais autores para quantificação de mucilagem ao submeterem a halófita *Kosteletzkya virginita* (L.) Presl. a certa concentração salina, demonstraram que a maior parte desta substância nas folhas se concentra no tecido epidérmico e tende a aumentar e mudar sua composição com o acréscimo de sal na planta, possivelmente participando do controle osmótico e iônico das folhas, ou mesmo atuando na captura de umidade atmosférica e regulação do transporte hídrico nestes órgãos. Anteriormente, Zimmermann et al. (2007) já mencionavam evidências de absorção de umidade atmosférica facilitada pela presença de mucilagem em folhas de espécies arbóreas de diferentes partes do mundo, enquanto Goldstein e Nobel (1991) constatarem a função deste componente na aclimação de *Opuntia ficus-indica* (L.) Miller a baixas temperaturas.

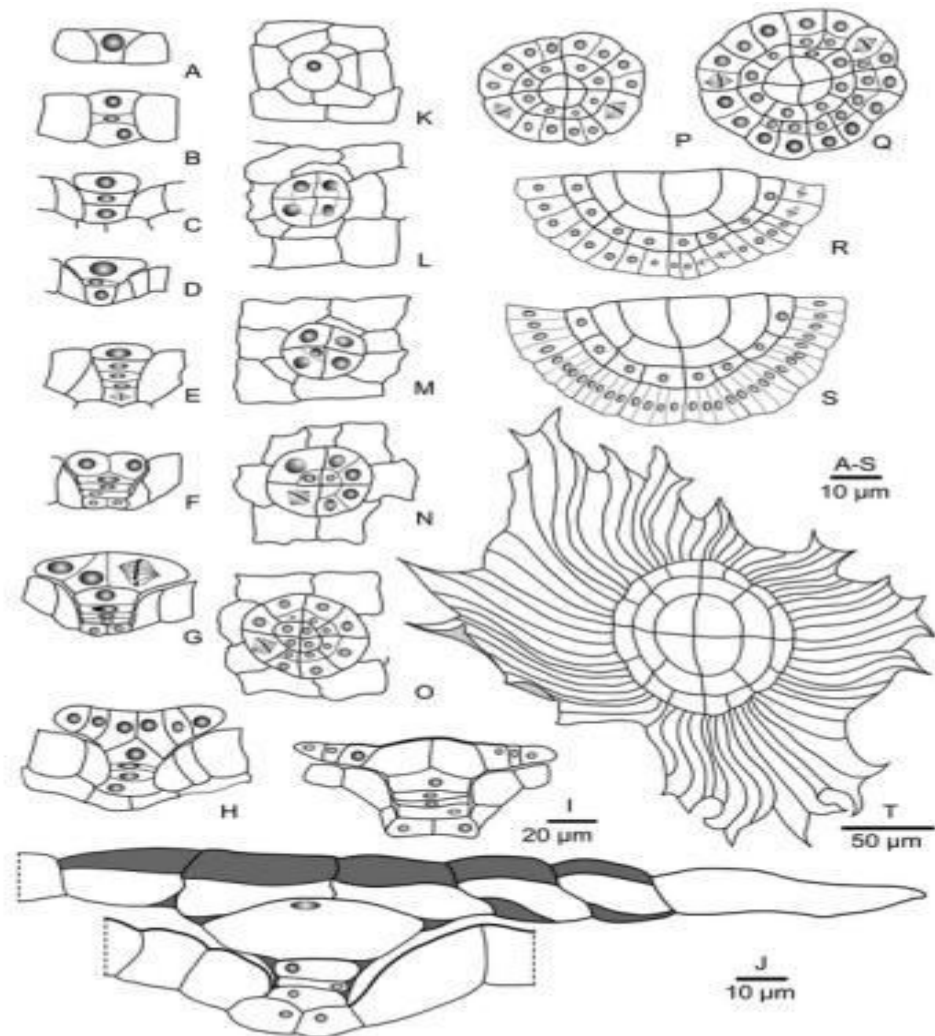


Figura 3- Ontogenia de uma escama de *Tillandsia* em vista frontal e longitudinal. Note que o escudo começa a se formar apenas após o completo desenvolvimento do pedículo. Fonte: Derwidueé & Gonzales (2010).

Outros componentes que podem ser encontrados na superfície epidérmica são substâncias lipídicas, estas geralmente compondo a cutícula e dificultando a perda de umidade pelas folhas (CALVETE et al., 2002), esta função sendo de grande importância em ambientes secos. Compostos fenólicos também estão comumente presentes nas folhas, inclusive no interior de tricomas, e uma série de atividades podem ser atribuídas a este grupo de substâncias, como a atração de insetos, a proteção contra patógenos e herbívoros, metais pesados e raios UV-B (HUTZLER et al., 1998). Caso ocorram nas escamas, tais componentes provavelmente auxiliariam especialmente evitando a perda de água por intermédio deste tipo de tricoma, aumentando assim a eficácia absorptiva por meio destas estruturas.

Além disso, funções secundárias têm sido atribuídas às escamas, porém, ainda pouco exploradas, a exemplo da atração de polinizadores e proteção contra patógenos e predadores (BENZING, 2000). Benzing et al. (1978) associou a flexibilidade do escudo com a capacidade de reflexão luminosa quando estes se dispunham para cima em relação à epiderme. Para o autor, esta característica seria vantajosa em ambientes abertos, onde evitaria a passagem excessiva de radiação e preveniria queimaduras solares. Em trabalhos anteriores foram vistos que populações de *Tillandsia* refletem mais de 40% da luz visível que chega em suas faces adaxiais, enquanto espécies de *Catopsis* e *Guzmania* não ultrapassam os 28% (BENZING; RENFROW, 1971a) e esta condição refletora seria um dos motivos pelos quais as espécies atmosféricas são melhores adaptadas a ambientes com alta insolação (BENZING, 1976).

De modo similar, Pierce (2007) estimou a refletância da luz visível em folhas de espécies de *Tillandsia* pertencentes a diferentes tipos ecológicos e observou uma variação de 36% a 83% na taxa de reflexão, esta não sendo dependente da densidade dos tricomas. Na verdade, a capacidade de refletir a radiação resultaria das diferentes organizações das escamas nas diferentes formas de vida das bromélias, acarretando uma dupla função de proteção e obtenção de água (PIERCE, 2007). O fato é que todos os processos envolvidos na dinâmica das escamas de Tillandsioideae estão intimamente relacionados com os fatores ambientais dos diversos nichos ocupados por este grupo de plantas e estas devem ser consideradas nos estudos tanto estruturais quanto ecológicos deste táxon.

Sendo assim, uma abordagem que vise compreender as possíveis modificações morfoanatômicas presentes nas escamas de espécies da família, que habitem locais com características divergentes, trariam *insights* de relevância no entendimento dos processos que levaram à sobrevivência e radiação do grupo ao longo do tempo. Ademais, uma análise histoquímica que busque prováveis exsudados oriundos do pedículo e alterações nestes promovidas pelo ambiente poderiam fornecer indícios de uma modulação química efetuada pelo táxon através das escamas para uma melhor aclimação local e, assim, permanência da espécie no habitat.

3 MORFOANATOMIA FOLIAR E HISTOQUÍMICA DE ESCAMAS EM *TILLANDSIA LOLIACEA* MART. EX. SCHULT. F. E *TILLANDSIA STREPTOCARPA* BAKER. (BROMELIACEAE) SOB NÍVEIS DISTINTOS DE PRECIPITAÇÃO

Original Article

Morfoanatomia foliar e histoquímica de escamas em *Tillandsia loliacea* Mart. Ex. Schult. f. e *Tillandsia streptocarpa* Baker. (Bromeliaceae) sob níveis distintos de precipitação

Lucas da Penha Xavier^a & Emilia Cristina Pereira de Arruda^{a*}

^aLaboratório de Anatomia Vegetal, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, 50670-420, Recife, Pernambuco, Brasil, e-mail: lucas.penha.xavier@hotmail.com; emilia_arruda@yahoo.com.br

***Autor para correspondência:** lucas.penha.xavier@hotmail.com

RESUMO

Estima-se que as mudanças climáticas provocarão eventos de seca prolongada nas regiões semiáridas do planeta, e para resistirem aos efeitos de tal condição, as plantas necessitarão de um conjunto de características anatômicas, fisiológicas e morfológicas. Dentre elas, os tricomas peltados de Bromeliaceae, conhecidos como escamas, têm facilitado a ocupação da família em zonas com pouca disponibilidade hídrica devido à sua capacidade de absorção de água. No entanto, não está claro se estas estruturas sofrem modificações estruturais ou químicas decorrentes dos efeitos climáticos, que possam favorecer a permanência das espécies em ambientes cada vez mais secos. Pensando nisto, o presente estudo objetivou verificar as possíveis modificações anatômicas e histoquímicas nas folhas, com enfoque nas escamas de *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* que ocupam regiões com regimes pluviométricos distintos. Nossos resultados evidenciaram que ambas as espécies detêm maior densidade de escamas nas áreas de menor precipitação, sendo que para *T. streptocarpa*, a área do escudo destas era maior quando em alta umidade, o que poderia ser uma medida compensatória, dada à baixa densidade de escamas para este local. Além disso, apenas esta espécie apresentou compostos fenólicos no interior do pedículo de alguns tricomas e apenas nas áreas de baixa e média precipitação. Estas características observadas em *T. streptocarpa*, juntamente com aquelas compartilhadas com *T. loliacea*, como a elevada densidade de escamas na área de baixa precipitação, presença de mesofilo homogêneo e estômatos abaixo da linha da epiderme, indicam que estas espécies detêm atributos que em prováveis cenários de diminuição de pluviosidade facilitarão a sua aclimação.

Palavras-chave: Bromélias, Caatinga, Plasticidade, Semiárido, Tricomas, Xeromorfia

1. Introdução

As mudanças climáticas têm impactos significativos sobre os seres vivos e estimativas apontam que em cenários futuros de mudanças mínimas no clima, a taxa de extinção global de espécies seja de aproximadamente 11%, chegando a 33% caso estas ocorram de forma severa (Thomas et al., 2004), com a América do Sul e Oceania sendo as regiões geográficas mais afetadas por tais efeitos, especialmente o aumento de temperatura (Urban, 2015). Nas regiões semiáridas ocorrerão eventos de seca resultante das altas taxas de evapotranspiração aliada a diminuição do índice de chuvas (Cook et al., 2014), que ao ser alterado afeta o crescimento e mortalidade de plantas pela distribuição desigual de umidade no solo (Zeppel et al., 2014).

Para resistir à seca é necessário um conjunto de características anatômicas, fisiológicas e morfológicas e, neste sentido, os representantes da família Bromeliaceae L. têm se mostrado um grupo com diversas estratégias de investimento energético a fim de evitar tal estresse (Males e Griffiths, 2017). Para Males (2016), a presença de um mesofilo mais homogêneo, associado à suculência em espécies de ambientes xéricos, auxilia a sobrevivência da família em tais locais, do mesmo modo que Benzing (2000) menciona que a formação de tanques armazenadores de água, a suculência, o metabolismo ácido das crassuláceas (MAC) e principalmente os tricomas peltados especializados na absorção de água, conhecidos como escamas, permitiram a ocupação de nichos diversificados por estas plantas.

As escamas receberam atenção especial na definição de diferentes tipos ecológicos para as bromélias, propostos inicialmente por Pittendrigh (1948) e mais tarde redivididos por Benzing (2000), os quais se baseiam principalmente na morfologia e modo de obtenção de água das espécies e acabam por convergir em grupos relacionados com a preferência de habitat. Dentro desta classificação, Tillandsioideae, subfamília com maior número de espécies, se encontra no último destes grupos, caracterizado pela presença de plantas não formadoras de tanque, de hábito epífita, com desenvolvimento radicular reduzido e forte presença de escamas (Benzing, 2000). Para este conjunto de espécies, Schimper (1888) chamou de “epífitas atmosféricas extremas”, uma vez que a dependência direta do solo para obtenção de água e nutrientes seria nula para estes organismos, este recurso sendo obtido apenas por intermédio das escamas, que são estruturalmente mais complexas dentro desta subfamília (Benzing et al., 1978).

O processo de absorção de água pelas escamas ocorre por osmose (Benzing et al., 1976) e Brighigna et al. (1988) sugeriram uma ação secretora por meio destes tricomas, e que polissacarídeos seriam o produto da secreção, favorecendo o processo de osmose, algo interessante de ocorrer em espécies de ambiente seco pelo aumento da velocidade de captura hídrica. Recentemente Ballego-Campos e Paiva (2018) confirmaram a secreção de mucilagem em escamas presentes na inflorescência de *Aechmea blanchetiana* (Baker) L.B. Smith, servindo para evitar a dissecação deste órgão. Contudo, estudos similares permanecem escassos em outras espécies de bromélias, órgãos, como as folhas, e ambientes distintos, a fim de esclarecer se tal processo ocorre da mesma forma, se restringe a certa região, ou simplesmente não acontece.

Funções secundárias têm sido atribuídas às escamas, como a proteção contra patógenos e invasores (Benzing, 2000) e a reflexão da incidência luminosa, tal função sendo importante em áreas abertas, onde evitaria a passagem excessiva de luz para os tecidos internos e preveniria queimaduras (Benzing, 1978). Sendo assim, uma abordagem que vise compreender as possíveis modificações morfoanatômicas presentes nas escamas de espécies da família, que habitem locais com características divergentes, trariam *insights* de relevância no entendimento dos processos que levaram à sobrevivência e radiação do grupo ao longo do tempo.

Baseado nisto, o presente estudo objetivou verificar as possíveis modificações anatômicas e histoquímicas nas folhas, com enfoque nas escamas de *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* que ocupam regiões com regimes pluviométricos distintos, destacando as variações existentes nos tecidos e tricomas peltados que possam auxiliar na permanência destes táxons em tais ambientes frente às mudanças locais de temperatura e umidade.

2. Material e métodos

2.1 Local de estudo e design amostral

O presente estudo foi realizado em três municípios localizados no estado de Pernambuco, Brasil, dentro dos limites do domínio fitogeográfico da Caatinga e que apresentam regimes pluviométricos distintos que aqui serão categorizados como sendo de baixa, média e alta precipitação. São eles: Floresta (554mm), Buíque (720mm) e Triunfo (1085mm). Os locais foram selecionados de acordo com a pluviosidade e coocorrência de espécies de *Tillandsia*, tais informações sendo obtidas através das bases de dados *climate data* e *species link*, além de visitas a herbário.

As coletas aconteceram no período de dezembro de 2018 e março de 2019, entre as 07:00h e 09:00h, onde para cada local foram amostrados 3 (três) indivíduos de *Tillandsia loliacea* Mart. Ex. Schult. f. e 3 (três) de *Tillandsia streptocarpa* Baker., totalizando 9 (nove) por espécie ($n: 3 \times 3 = 9$), todo o material sendo armazenado em recipientes e transportados ao laboratório *in vivo* para realização das análises anatômicas. Em paralelo, exsiccatas foram confeccionadas para identificação e deposição dos espécimes em herbário, bem como dados referentes à localização, luminosidade, temperatura e umidade foram obtidos por meio de GPS, luxímetro e termo-higrômetro, respectivamente. A tabela 1 resume todas as informações referentes às áreas de estudo e variáveis mensuradas em campo.

2.2 Anatomia Foliar

2.2.1 Isolamento de escamas

Buscando a visualização do escudo das escamas e contabilização da área média destes, a epiderme das espécies foi gentilmente raspada sobre lâmina histológica com auxílio de lâmina de barbear (Benz e Martin, 2006) para que houvesse o destaque dos escudos, estes sendo montados em glicerina 50% (Purvis et al., 1964) e observados em fotomicroscópio LEICADM500. Fotografou-se 10 escudos por nível de precipitação, nas duas espécies, totalizando 30 fotos por espécie para cada análise ($n: 10 \times 3 = 30$). Tanto a contagem do número celular das camadas que compõem o escudo (disco central, anéis e ala) quanto as mensurações de área média do escudo por local de estudo foram realizadas no programa ImageJ (versão

1.50i). Após este procedimento, todas as amostras foram fixadas em FAA50, sendo transferidas para etanol 70% após um período de 48h, para a realização das demais análises (Johansen, 1940).

2.2.2 Dissociação epidérmica

Para caracterização da epiderme e determinação da densidade de escamas nas espécies estudadas, foram feitos pequenos fragmentos da região mediana de cinco folhas de cada indivíduo amostrado, por espécie ($n: 15 \times 3 = 45$). Os cortes foram diafanizados em solução de peróxido de hidrogênio 30% e ácido acético glacial (1:1) em estufa a 60°C, por um período de 72h, lavados em etanol (30%; 60%) e água destilada (Franklin, 1945). A epiderme foi dissociada com auxílio de pincel e seringa cirúrgica, corada em safrablau (Kraus e Arduin, 1997), montada e observada como descrito no item 2.2.1. As medidas de densidade das escamas foram realizadas a partir de fotografias da face abaxial da epiderme, por esta ser a região de maior exposição ao ambiente, nestas espécies. Assim, selecionou-se 10 campos de imagem desta região, de modo aleatório, para cada indivíduo, totalizando 30 campos por nível de precipitação ($n: 10 \times 3 = 30$). As fotografias de *T. streptocarpa* foram feitas em aumento de 100x e as de *T. loliacea* em 200x, uma vez que esta espécie possui uma folha com área reduzida, impossibilitando a obtenção de campos de imagem em número adequado, quando em menores aumentos. A contagem de escamas para obtenção da densidade média destas ocorreram no ImageJ.

2.2.3 Secção transversal

Cortes transversais foram realizados para análise da estrutura interna foliar das espécies e medição do comprimento total do mesofilo. Para tanto, cinco folhas de cada indivíduo foram desidratadas em série gradual de etanol-butanol terciário (50-100%), incluídas em parafina histológica (Kraus e Arduin, 1997) e cortadas em micrótomo rotativo LUPETEC MR09 em espessura variando entre 12-14µm. O material foi corado em azul de Alcian 1% e safranina 1% (Kraus e Arduin, 1997), montados em bálsamo do Canadá (Gerlach, 1984) e levados ao fotomicroscópio. Em *T. streptocarpa* as imagens foram obtidas em aumento de 40x e em *T. loliacea* em 100x e utilizadas para medição do mesofilo, sendo realizadas 10 medições por indivíduo coletado, totalizando 30 medidas por nível de precipitação ($n: 30 \times 3 = 90$).

2.2.4 Histoquímica

Com o intuito de determinar possíveis substâncias no interior das células que compõem as escamas, especialmente a célula do domo, secções transversais das folhas das espécies foram feitas, em todos os níveis de precipitação, através de técnica à mão livre, sendo submetidas aos seguintes testes: Reagente de Wagner para observação de alcaloides (Furr & Mahlberg, 1981); Lugol para amido (Jensen, 1962); Cloreto férrico para compostos fenólicos (Johansen, 1940) e, Sudam IV para detecção de lipídios (Pearse, 1985). O material foi montado semelhantemente ao item 2.2.1, e levado ao microscópio para observação.

2.2.5 Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Buscando observar os aspectos microestruturais das escamas das diferentes espécies e seu arranjo na superfície foliar, folhas das mesmas do ambiente de média precipitação foram fixadas em glutaraldeído 2,5% por 24h, desidratadas em concentrações crescentes de acetona aquosa (10-100%), e secas ao ponto crítico de CO₂ em evaporadora Balzers CPD 030. As amostras foram montadas sobre suportes de cobre (*stubs*) e metalizadas em ouro com 20nm de espessura, em metalizador Balzers SCD 050 (DAVID et al., 2007). As observações ocorreram no programa PC SEM. A análise do material sob espectroscopia por energia dispersiva (EDS) foi feita no programa Noran System Six (NSS), com aceleração de voltagem de 10kV e magnificação de 1500X.

2.2.6 Análise de dados

A normalidade e homocedasticidade dos dados referentes à densidade e área das escamas e espessura do mesofilo foram obtidas através dos testes de Anderson-Darling e Barlett, respectivamente e a partir deles foram feitos testes paramétricos ou não-paramétricos. Com o intuito de analisar possíveis variações entre as medições de densidade de tricomas em *T. streptocarpa*, espessura do mesofilo e área do escudo das escamas em *T. loliacea* nos três locais de estudo, foram realizadas análises de variância (ANOVA) seguida de teste a posteriori de Tukey. A variação na densidade de tricomas em *T. loliacea*, assim como espessura do mesofilo e área do escudo em *T. streptocarpa* foram verificadas com o teste de Kruskal-Wallis para dados não-paramétricos, seguido do teste a posteriori de Dunn. Todas as análises utilizaram o intervalo de confiança de 95% ($\alpha = 0,05$) e foram feitas através do programa R (versão 1.1.463).

3. Resultados e Discussão

Em vista frontal é possível observar que certas características não apresentaram variação independentemente da espécie ou condição pluviométrica, como o tecido epidérmico constituído por células comuns em formato poligonal (Fig. 1), os estômatos com quatro células subsidiárias (Fig. 1b, d-h), sendo, portanto, classificados como tetracíticos, estes ocorrendo em ambas as faces epidérmicas, além das escamas possuírem um escudo assimétrico e estarem distribuídas linearmente ao longo da epiderme da folha (Fig. 1a, e). Entretanto, com relação à densidade, as folhas de *T. loliacea* apresentam mais escamas no ambiente de baixa precipitação, diferindo de forma estatisticamente significativa das áreas de média e alta precipitação ($p < 0,05$), enquanto que em *T. streptocarpa* os indivíduos nos ambientes de baixa e média precipitação detêm uma densidade semelhante ($p = 0,847$), mas diferem da zona de alta precipitação ($p < 0,05$), onde os representantes possuem folhas com menor quantidade desta estrutura. Em compensação, para esta espécie, o ambiente de alta precipitação foi o que apresentou a maior área do escudo das escamas em relação à baixa ($p = 0,0002$) e média ($p = 0,0224$). Não houve relação significativa entre a área do escudo e o ambiente em *T. loliacea* ($p = 0,154$), e os dados morfométricos analisados no presente estudo encontram-se resumidos na tabela 2.

A presença de estômatos tetracíticos é comum dentro de Bromeliaceae e tem sido reportada para diversos gêneros de Tillandsioideae, especialmente na face abaxial (ver Arruda e Costa, 2003; Palaci et al., 2004; Versieux et al., 2010; Versieux e Medeiros, 2018). No

entanto, folhas anfiestomáticas foram descritas por Proença e Sajo (2007) para espécies de *Tillandsia*, dentre elas, *T. loliacea*, corroborando com o observado em nossos resultados para esta espécie e contrapondo o descrito por Derwidueé e Gonzalez (2010), os quais mencionaram a epiderme de *T. loliacea* como sendo hipoestomática. Estes últimos autores também citam as folhas de *T. streptocarpa* como anfiestomáticas, assim como visualizado no presente estudo. Segundo Fahn e Cutler (1992), a existência de estômatos em ambas as faces epidérmicas tende a ser mais comum em plantas que habitam ambientes xéricos, como a Caatinga, e Thompson et al. (1992) mencionaram que tal característica facilitaria a condutância dos gases dentro das folhas, o que talvez explique o verificado neste estudo para ambas as espécies analisadas.

A respeito da assimetria do escudo das escamas, Benzing (1978) considerou que o alongamento da ala seria vantajoso tanto para a dispersão de luz em locais com alta irradiação, prevenindo as folhas de queimaduras solares, quanto para a interceptação de partículas transportadas pelo ar, facilitando a captura de nutrientes pelas escamas quando estas recebessem umidade. Esta irregularidade no formato do escudo dentro de Tillandsioideae está relacionada ao tipo ecológico das espécies, e tende a ser mais presente nas de hábito epífita (Benzing, 1976), especialmente em *Tillandsia* (Tomlinson, 1969). Tais afirmações se adéquam ao descrito em *T. loliacea* e *T. streptocarpa*, uma vez que estas espécies são epífitas e ocupam áreas de vegetação aberta, estando propensas à incidência luminosa direta. Segundo Strehl (1983), esta característica é uma apomorfia para Bromeliaceae, assim como a distribuição das escamas em fileiras longitudinais seria uma plesiomorfia para o grupo. Estudos mencionaram uma distribuição linear das escamas na face abaxial de *Vriesea sp.* (Tillandsioideae) e aleatória na sua face adaxial, bem como folhas de espécies de *Aechmea sp.* (Bromelioideae) apresentarem distribuição linear na região mediana e apical, e aleatória na base foliar, evidenciando que esta condição é bastante variável (Proença e Sajo, 2004; 2007). Uma vez que optamos por utilizar apenas a região mediana para as análises, região comumente analisada na maioria dos estudos anatômicos, possíveis modificações não puderam ser observadas com relação à disposição das escamas ao longo de todo o limbo.

A diferença observada nas duas espécies para a densidade das escamas pode ter relação direta com o nível de precipitação dos ambientes em que elas se encontram. Em *T. loliacea*, a maior quantidade destas estruturas no local com menor índice de chuvas evitaria a evaporação de água pelas folhas devido à barreira formada pelo indumento de escamas, ao mesmo tempo em que facilitaria a absorção de umidade atmosférica (Benzing, 1978). Além disso, os tricomas minimizam os efeitos da luminosidade e temperatura pela reflexão dos raios solares e manutenção de um microclima nas folhas (Abdulrahman e Oladele, 2011), tais funções sendo reforçadas pelo acréscimo dessas estruturas. Nos locais de média e alta precipitação o mesmo ocorreria, mas sua menor densidade pode estar relacionada, além da precipitação, com a temperatura local, que foi menor no local intermediário e, embora maior no local de alta precipitação, os indivíduos neste local se encontravam sobre um forófito que evitava a passagem de luz pela sua copa, sombreando parcialmente a espécie, o que provavelmente influenciou as ações de luz e temperatura nestas plantas.

No caso de *T. streptocarpa*, a menor densidade encontrada no local de alta precipitação em relação às demais áreas é favorecida pelas condições ambientais locais, com a maior precipitação e umidade, e baixos valores de temperatura e luminosidade. Deste modo, as escamas das duas espécies podem ser mencionadas como caracteres de resistência à seca, uma vez que evitam a perda de água por mais de uma maneira. Os trabalhos de Straburger (1975) e Papine (2010) reforçaram esta ideia ao mencionarem, respectivamente, que escamas que apresentam células mortas (como são as que compõem o escudo) reduzem a transpiração excessiva da folha e diminuem a passagem de luz, e espécies de *Tillandsia* de diferentes tipos ecológicos podem refletir de 36 a 83% da luminosidade incidente sobre elas, evitando ainda mais a perda de água nestas plantas.

Houve variação também na conformidade das paredes anticlinais externas da epiderme, onde em *T. loliacea* estas são retilíneas na área de baixa precipitação (Fig. 1b), e variam de retilíneas a sinuosas em média e alta precipitação (Fig. 1c,d). *T. streptocarpa* exibe paredes tanto retilíneas como sinuosas quando em baixa precipitação (Fig. 1f), ao passo que estas permanecem apenas retilíneas nos demais níveis (Fig. 1g,h). A sinuosidade das paredes celulares torna a epiderme mais flexível e resistente a tensões como expansões e contrações foliares devido a mudanças de turgor (Tomlinson, 1969; Medri e Lieras, 1980), algo que frequentemente ocorre nas bromélias devido à ação das escamas de acordo com a umidade.

No que se refere à forma do escudo e sua ornamentação ao longo da epiderme, é possível notar através da microscopia eletrônica de varredura que *T. loliacea* exibe escudos pouco flexionados em relação à epiderme (Fig. 2a), ao contrário de *T. streptocarpa*, espécie com escudos altamente flexionados, interpondo uns aos outros e formando uma verdadeira barreira contra os raios solares (Fig. 2b), fato que confere uma coloração cinza-prateada para a espécie, comum dentro das bromélias epífitas atmosféricas extremas (Adams e Martin, 1986). Também se observa que as paredes anticlinais e periclinal externa dos anéis e disco central de ambas as espécies são espessas (Fig. 2b,d), e provavelmente tal característica atue evitando a perda de água por intermédio do escudo, após a sua captura.

Em visão transversal nota-se que a epiderme de ambas as espécies é unisseriada e possui paredes delgadas ao longo de toda a sua extensão em *T. loliacea* (Fig. 3b), mas exibe espessamento em forma de “U” quando adjacentes ao pedículo das escamas de *T. streptocarpa* (Fig. 3d). Os estômatos formam câmaras subestomáticas e em *T. loliacea* estão inseridos abaixo das demais células epidérmicas quando em baixa precipitação (Fig. 4b) e no mesmo nível das demais células quando em média e alta precipitação (Fig. 4c), ao mesmo tempo em que *T. streptocarpa* exibe seus estômatos sempre abaixo da linha da epiderme (Fig. 4f).

Embora as espécies tenham apresentado paredes epidérmicas delgadas, é comum nas bromélias a ocorrência de um espessamento nas paredes anticlinais e periclinal interna, de modo a formar um “U” (ver Scatena e Segecin, 2005; Souza et al., 2005; Silva et al., 2018), e tal padrão de espessura seria responsável por diminuir a perda de água pela transpiração, evitando o colapso das células (Souza et al., 2005), o que poderia esclarecer o espessamento epidérmico em *T. streptocarpa* apenas nas células circundantes às escamas, reforçando a

barreira contra a perda de água nesta espécie. De acordo com Castro et al. (2009), a posição dos estômatos abaixo da linha da epiderme é considerada uma característica xeromórfica, que aliada ao indumento de tricomas também evitaria a excessiva perda de água (Tomlinson, 1960), porém, Souza et al. (2005) relataram que este caráter não se relaciona com o ambiente uma vez que certas espécies manteriam esta condição inalterada quando em habitats com características divergentes, a exemplo do visualizado em *T. streptocarpa*. Entretanto, não se deve extrapolar tal suposição, já que o mesmo caráter se mostrou variável em *T. loliacea* e espécies diferentes podem ter estratégias diversificadas para lidar com condições ambientais ali presentes.

A morfologia das escamas demonstra padrões semelhantes nas duas espécies em relação ao número de células, onde o escudo possui o disco central composto por quatro células, seguido de dois anéis com oito e dezesseis células, respectivamente, e por fim, uma ala com número variável de células (*T. loliacea*= 34-41; *T. streptocarpa*= 37-58), formando o padrão 4+8+16+várias (Fig. 3a, c). O pedículo de *T. loliacea* possui entre três e quatro células (Fig. 3b), este número variando mesmo dentro de um mesmo indivíduo, porém, *T. streptocarpa* detêm seu pedículo sempre composto por três células (Fig. 3d).

O padrão de número de células do escudo das escamas de Bromeliaceae foi estabelecido por Tietze (1906), e a contagem se inicia a partir do disco central, seguindo pelos anéis existentes até chegar à ala, geralmente com um aumento numérico de duas vezes entre uma porção e outra, embora a ala possa apresentar número celular bastante variado, como observado em nossos resultados e relatado para Tillandisioideae (Versieux e Medeiros, 2018). Da mesma forma, as células que compõem o pedículo variam em quantidade dentro e dentre as espécies, como demonstrado por Benzing e Burt (1970) para 20 espécies de bromélias.

No que diz respeito à presença de substâncias nas escamas, os testes aplicados não acusaram a existência de amido, alcaloides e polissacarídeos gerais nestas estruturas (Tabela 3). No entanto, substâncias lipídicas foram encontradas nas paredes celulares do pedículo das escamas das espécies, não havendo registro positivo para o interior das células que compõem a escama (Fig. 4a, b). Já os compostos fenólicos se concentraram especialmente nas células pertencentes ao disco central do escudo, sem distinção em todos os indivíduos analisados (Fig 4c-e). Porém, em *T. streptocarpa* houve detecção destes compostos no interior das células do pedículo em escamas de indivíduos de baixa e média precipitação (Fig 4e), o mesmo não acontecendo no local de alta precipitação. É interessante destacar que mesmo nos indivíduos que apresentaram conteúdo fenólico no interior das células, isso não ocorria via de regra em todas as escamas (Fig. 4d), ou seja, houve tanto estruturas que reagiram positivamente ao cloreto férrico quanto negativamente, e tal condição parece independente da face epidérmica da folha analisada, uma vez que ambas possuíam escamas com as duas condições de reação.

De acordo com Figueiredo et al. (2007) a ocorrência de substâncias lipídicas na cutícula é algo comum, uma vez que esta camada é ricamente composta por estas substâncias, e que no citoplasma tais substâncias geralmente são encontradas em formas de gotículas espalhadas ao longo do lúmen, circunstância não observada nas escamas das duas *Tillandsia* aqui estudadas. A cutícula atua evitando a perda de água por transpiração (Calvete et al., 2002; Kunst e

Samuels, 2009), sendo mais um recurso protetor para as plantas, especialmente em ambientes de alta insolação e pouca disponibilidade hídrica, situações recorrentes especialmente nas áreas denominadas no estudo com de baixa e média precipitação.

Diversos papéis são atribuídos à presença de compostos fenólicos nas folhas, como a atração de polinizadores, e a proteção contra patógenos, herbívoros e raios ultravioleta-B (Hutzler et al., 1998), a depender da classe destas substâncias, dentre elas: flavonóides, taninos, cumarinas e a própria lignina. Além disso, Daniel et al. (1999) citaram que estímulos externos podem modular a síntese dos compostos fenólicos e, portanto, modificar tanto a composição química quanto a quantidade destes nos tecidos, o que poderia explicar as diferenças observadas numa mesma espécie ocorrente em locais diferentes. Seguindo o visualizado em nossos resultados, hipotetizamos que tais substâncias encontradas nas escamas tenham relação mais direta com a luminosidade, uma vez que o disco central de todas é coberto por compostos fenólicos e esta característica seria útil não apenas para evitar a perda de água pelo escudo, mas também atuar como um filtro que evitaria a passagem dos raios UV-B para as células vivas do pedículo, não as danificando. A mesma situação foi reportada para *Guzmania monostachia* (L.) Rusby ex Mez var. *monostachia* (Kleingesinds et al., 2018). Neste sentido, o mesmo se aplicaria ao pedículo de *T. streptocarpa*, cujas células continham compostos fenólicos nas áreas com maior intensidade luminosa, cujos espécimes estão mais expostos aos efeitos da radiação.

Os trabalhos que realizaram análises de compostos fenólicos em Bromeliaceae reportaram tanto a ocorrência de tais compostos como a sua ausência em diversos grupos. Elias e Ayoama (2019) estudaram a anatomia e histoquímica em espécimes de *Tillandsia usneoides* (L.) L. ocorrentes em restinga e não observaram a presença destas substâncias nas escamas ou mesofilo desta espécie, da mesma forma que Esposito-Polesi et al. (2013) mencionaram os compostos fenólicos apenas nas células do mesofilo de *Ananas comosus* L. Merrill., tais resultados se adequando ao visto nas escamas de *Tillandsia loliacea*. Porém, Arruda e Costa (2003) detectaram alta positividade para compostos fenólicos nas escamas de espécies de *Vriesea*, como ocorreu para *Tillandsia streptocarpa*, e para os autores os compostos atuam na defesa contra a herbivoria, mas testes mais específicos não foram realizados, diferentemente do estudo de Belloto et al. (2014) em *Guzmania lingulata* (L.) Mez, em que foi possível visualizar a presença de antocianinas e taninos nos tecidos foliares desta espécie, principalmente ao redor dos feixes vasculares. Todos esses dados reforçam a complexidade destas substâncias e o visto em *T. streptocarpa* pode ter relação direta com o afirmado por Daniel et al (1999), anteriormente citado.

O fato da reação de positividade para os compostos fenólicos não ocorrer em todas as escamas de *T. streptocarpa* pode ser atribuída aos diferentes estágios de desenvolvimento destes tricomas, os quais provavelmente acumulam estas substâncias apenas na maturidade. Guo e Zhou (2018) confirmaram que tanto a composição quanto a quantidade de compostos como lipídios, polissacarídeos e terpenóides são influenciados pelo estágio de desenvolvimentos em tricomas peltados de *Pogostemon auricularius* (L.) Hassk., onde aqueles com maior maturidade apresentaram mais disposição destas substâncias e células da cabeça de tais tricomas mais estruturadas. Embora tal situação possa ocorrer em *T.*

streptocarpa, não foi possível confirmar tal conjectura uma vez que análises ontogenéticas não foram realizadas para estabelecimento do estágio de desenvolvimento das escamas, assim como análises de microscopia eletrônica de transmissão auxiliariam no entendimento da síntese e armazenamento destes e de outros compostos, bem como numa possível ação secretora por intermédio destes tricomas, como demonstrado recentemente por Ballego-Campos e Paiva (2018) para inflorescências de *Aechmea blanchetiana* (Baker) L.B. Smith.

As espécies estudadas detêm mesofilo sem definição clara de células dos parênquimas aquífero e clorofiliano, quanto a sua forma, sendo assim classificado como homogêneo (Fig 5a, d). Apenas *T. streptocarpa* possui uma camada de hipoderme que não se alterou com os níveis de precipitação (Fig 5e). Não foram observados idioblastos, ductos ou canais em nenhum indivíduo amostrado das duas espécies. O sistema vascular de ambas é formado por feixes do tipo colateral que possuem tamanhos distintos e que se alternam ao longo do mesofilo, com um feixe de menor tamanho estando ao lado de um maior e vice-versa, ambos sendo envoltos por fibras de origem pericíclica e pela endoderme. Estes resultados condizem com o normalmente encontrado dentro no gênero *Tillandsia* (Tomlinson, 1969) e estão sintetizados na tabela 4.

A espessura do mesofilo de *T. loliacea* foi significativamente maior na área de precipitação média ($p < 0,05$), enquanto as demais não diferiram entre si ($p = 0,896$). Já em *T. streptocarpa* foi observada variação significativa entre todos os locais ($p < 0,05$), com o local de precipitação intermediária sendo o que apresentou maior espessura média do mesofilo, seguido pelo local de baixa precipitação (Tabela 2). De acordo com Pompelli et al. (2019), folhas mais grossas são capazes de reter maior quantidade de água e ficarem mais quentes do que folhas finas por receberem maior radiação infravermelha, sendo capazes de dissipar este calor através de um sistema que não envolve a transpiração, e esta característica aliada a uma baixa área foliar específica evitariam a perda de água por calor e permitiriam a sobrevivência de espécies em regiões áridas. Os mesmos autores argumentaram que uma maior quantidade de parênquima paliádico ou um mesofilo isobilateral provavelmente protegeriam o tecido fotossinteticamente ativo contra danos oriundos da radiação. Ademais, Tezara et al. (2011) mencionaram que a existência de um mesofilo mais compacto ou espesso auxiliaria a difusão de CO_2 através dos espaços intercelulares entre as câmaras subestomáticas e as células do parênquima que a circundam.

Deste modo, sugerimos que o mesofilo homogêneo das duas espécies possivelmente seja capaz de exercer os papéis mencionados acima, uma vez que neste o parênquima clorofiliano possa atuar como filtro de radiação e o parênquima aquífero como dissipador de calor graças a sua distribuição mista no interior da folha, e sua diferença em espessura dentre os locais de estudo esteja associada com características aqui não mensuradas, como a área foliar específica, por exemplo, juntamente com fatores como temperatura, luminosidade e densidade de escamas, aja visto que nas áreas de menor precipitação a densidade de tricomas se mostrou maior, indo de acordo com o visto para o mesofilo, especialmente em *T. streptocarpa*.

4. Conclusões

Através das análises realizadas neste estudo concluímos que ambas as espécies estudadas apresentam caracteres anatômicos capazes de lhes permitir a sobrevivência em ambientes com baixa disponibilidade de água, como uma cobertura de tricomas bem desenvolvida, compostos fenólicos nas paredes celulares do disco central, folhas anfiestomáticas, a presença de parênquima aquífero como um dos componentes do mesofilo homogêneo compacto e com várias camadas celulares e, no caso de *T. streptocarpa*, hipoderme e estômatos localizados abaixo da linha da epiderme. Além disso, ambas as espécies demonstraram plasticidade em certos caracteres que se relacionam fortemente com mudanças de disponibilidade hídrica, temperatura e luminosidade, a exemplo do aumento da densidade de escamas em locais com menor umidade, a modificação da posição dos estômatos na epiderme de *Tillandsia loliacea* na área de baixa precipitação em relação às demais, bem como o armazenamento de compostos fenólicos no pedículo das escamas de *Tillandsia streptocarpa* ocorrentes nas áreas de baixa e média precipitação. Estes resultados indicam que estas espécies detêm atributos que em prováveis cenários de diminuição de pluviosidade e consequente prolongamento das secas facilitarão a aclimação destas às novas condições estabelecidas.

5. Agradecimentos

Agradecemos ao Laboratório de Imunopatologia Keizo Azami (Lika-UFPE) e a sua equipe pelo auxílio com os procedimentos referentes à microscopia eletrônica de varredura e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pelo fomento à pesquisa.

6. Referências

- Abdulrahman, A.A., Oladele, F. A., 2011. Response of trichomes to water stress in two species of *Jatropha*. *Insight Botany*. 1 (2), 15-21. <https://doi.org/10.5567/BOTANY-IK.2011.15.21>
- Adams, III W.W, Martin, C.E., 1986. Morphological changes accompanying the transition from juvenile (atmospheric) to adult (tank) forms in the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *Am J Bot*. 73, 1207–14. <https://doi.org/10.2307/2443800>
- Arruda, R. C.O., Costa, A.F. 2003. Foliar anatomy of five *Vriesea* sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) species. *Selbyana*. 24(2),180-89. <https://www.jstor.org/stable/41760131>
- Ballego-Campos, I., Paiva, E.A.S. 2018. Mucilage secretion in the inflorescences of *Aechmea blanchetiana*: evidence of new functions of scales in Bromeliaceae. *Flora*. 246, 1-9. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.06.003>

Belotto, E.M., Souza-Leal, T., Paraluppi, A.L., Furtado, A.L.F.F., Gaspi, F.O.G., Pedroso-De-Moraes, C. 2014. Caracterização anatômica, histoquímica e de classes de metabólitos secundários de folhas de *Guzmania lingulata* (L.) Mez. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*. 16(1), 127-34. <https://doi.org/10.1590/S1516-05722014000100019>

Benz, B. W., Martin, C. E. 2006. Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Journal of plant physiology*. 163(6), 648-656. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2005.05.008>

Benzing, D.H., Burt, K.M. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 97(5), 269-79. <https://doi.org/10.2307/2483646>

Benzing, D. H., Henderson, K., Kessel, B., Sulak, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany*. 63(7), 1009-14. <https://doi.org/10.2307/2441760>

Benzing, D. H., Seemann, J.; Renfrow, A. 1978. The foliar epidermis in *Tillandsioideae* (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. *American Journal of Botany*. 65(3), 359-65. <https://doi.org/10.2307/2442278>

Benzing, D. H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511565175>

Brighigna, L., Palandri, M.R, Giuffrida, M., Macchi, C., Taniet G. 1988. Ultrastructural features of the *Tillandsia usneoides* L. absorbing trichome during conditions moisture and aridity. *Caryologia*. 41(2), 111-29. <https://doi.org/10.1080/00087114.1988.10797853>

Calvete, E. O., Azevedo, M., Bordignon, M. H., Suzin, M. 2002. Análises anatômicas e da biomassa em plantas de morangueiro cultivadas in vitro e ex vitro. *Hortic. Brás.* 20(4). <https://doi.org/10.1590/S0102-05362002000400028>

Castro, E. M.; Pereira, F. J.; Paiva, R. 2009. *Histologia Vegetal: estrutura e função dos órgãos vegetativos*. Lavras: UFLA. 234 p.

Cook, B. I., Smerdon, J.E., Seager, R., Coats, S. 2014. Global warming and 21 st century drying. *Climate Dynamics*. 43(9-10), 2607-27. <https://doi.org/10.1007/s00382-014-2075-y>

Daniel, O., Meier M.S., Schlatter, J., Frischknecht, P. 1999. Selected phenolic compounds in cultivated plants: ecologic functions, health implications, and modulation by pesticides. *Environmental Health Perspectives*. 107(1), 109-14. <https://doi.org/10.1289/ehp.99107s1109>

Derwidueé, F. S., Gonzalez, A. M. 2010. Anatomía foliar en Bromeliaceae del Nordeste argentino y Paraguay. *Bonplandia*. 19(2), 153-73.

Elias, L., Aoyama, E.M. 2019. ANATOMIA FOLIAR E HISTOQUÍMICA DE *Tillandsia usneoides* (L.) L.(BROMELIACEAE). ENCICLOPÉDIA BIOSFERA, Centro Científico Conhecer – Goiânia. 16(29), 198-208. https://doi.org/10.18677/EnciBio_2019A14

Esposito-Polesi, N. P., Almeida, C. V., Almeida, M. 2013. Avaliação histoquímica de espécies de microplantas hospedeiras de endófitos. *Revista Biociências*. 19(2), 61-71.

Fahn, A.; Cutler, D.I. Xerophytes. 1992. Gebrüder Broentaeger, Berlin. 1-176.

Figueiredo, A. C. S., Barroso, J. M. G., Pedro, L. M. G., Ascensão, L. 2007. Histoquímica e citoquímica em plantas: princípios e protocolos. 1. ed. Lisboa: Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa, Centro de Biotecnologia Vegetal. 80p.

Franklin, G. L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*. 155(3924), 51. <https://doi.org/10.1038/155051a0>

Furr, M., Mahlberg, P. G. 1981. Histochemical analyses of laticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. *Journal of Natural Products*, 44(2), 153-159. <https://doi.org/10.1021/np50014a002>

Gerlach, D. 1984. Botanische Mikrotechnik: Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 1-311.

Guo, J., Zhou, C. 2018. Secretory Structures of *Pogostemon auricularius*: Morphology, Development, and Histochemistry. *Symmetry*. 11(1), 1-13. <https://doi.org/10.3390/sym11010013>

Gregory, M., Baas, P. 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. *israel Journal of Botany*. 38(2-3), 125-174. <https://doi.org/10.1080/0021213X.1989.10677119>

Hutzler, P., Fischbach, R., Heller, W., Jungblut, T. P., Reuber, S., Schmitz, R., Veit, M., Gottfried, W., Schnitzler, J. 1998. Tissue localization of phenolic compounds in plants by confocal laser scanning microscopy. *Journal of Experimental Botany*. 49(323), 953-65. <https://doi.org/10.1093/jexbot/49.323.953>

Jensen, W. A. 1962. Botanical histochemistry: principles and practice. San Francisco: W.H. Freeman and Company.

Johansey, D.A. 1940. Plant Microtechnique. McGraw-Hill Book Co, New York, Inc.

Kleingesinds, C. K., Gobara, B. N. K., Mancilha, D., Rodrigues, M. A., Demarco D., Mercier, H. 2018. Impact of tank formation on distribution and cellular organization of trichomes within *Guzmania monostachia* rosette. *Flora*. 243, 11-18. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.03.013>

Kraus, J.E., Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Universidade Rural do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 198p.

Kunst, L.; Samuels, L. 2009. Plant cuticles shine: advances in wax biosynthesis and export. Current opinion in plant biology. 12(6), 721-727. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.09.009>

Males, J. 2016. Think tank: water relations of Bromeliaceae in their evolutionary context. Botanical Journal of the Linnean Society. 181(3), 415-40. <https://doi.org/10.1111/boj.12423>

Males, J; Griffiths, H. 2017. Functional types in the Bromeliaceae: relationships with drought-resistance traits and bioclimatic distributions. Functional ecology. 31(10), 1868-80. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12900>

Medri, M. E., Lleras, E. 1980. Aspectos da anatomia ecológica de folhas de *Hevea brasiliensis* Müell. Arg.(). Acta Amazonica. 10 (3), 463-493. <https://doi.org/10.1590/1809-43921980103463>

Palací, C. A., Brown, G. K., Tuthill, D. E. 2004. Vegetative morphology and leaf anatomy of *Catopsis* (Tillandsioideae: Bromeliaceae). Selbyana. 25(1) p. 138-150. <https://doi.org/10.2307/41760152>

Papini, A. 2017. The phylogeny of Bromeliaceae and the continental drift. Webbia, 72(1), 47-51. <https://doi.org/10.1080 / 00837792.2017.1314434>

Pearse, A. G. E. 1985. Histochemistry - theoretical and applied: preparative and optical technology. Churchill Livingstone, Edinburgh. 1, 728p.

Pittendrigh, C. S. 1948. The bromeliad–Anopheles–malaria complex in Trinidad. I–The bromeliad flora. Evolution. 2(1), 58-89. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1948.tb02732.x>

Pompelli, M. F., Mendes, K. R., Ramos, M. V., Santos, J. N. B., Youssef, D.T.A., Pereira, J.D., Endres, L., Jarma-Orozco, A., Solano-Gomes, R., Jarma-Arroyo, B., Silva, A. L.J., Santos, M. A., Antunes, W. C. 2019. Mesophyll thickness and sclerophylly among *Calotropis procera* morphotypes reveal water-saved adaptation to environments. Journal of Arid Land. 11(6), 795-810. <https://doi.org/10.1007 / s40333-019-0016-7>

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(2), 319-31. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062004000200011>

Proença, S. L., Sajo, M. D. G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, 21(3), 657-673. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000300013>

Purvis, M.J., Collier D.C., Walls, D. 1964. *Laboratory techniques in botany*. London: Butterworths. 439p.

Scatena, V. L., Segecin, S. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 28(3), 635-49. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042005000300019>

Schimper, A. F. W. 1888. *Die epiphytische Vegetation Amerikas*. Bot. Mitt. Tropen. Vol. 2, 162 p.

Silva, K. R., Versieux, L. M., Oriani, A. 2018. Anatomy of vegetative organs, inflorescence axis and pedicel in the *Neoregelia bahiana* complex (Bromeliaceae): taxonomic and ecological importance. *Nordic Journal of Botany*. 36(7), 1-47. <https://doi.org/10.1111/njb.01800>

Souza, G. M., Estelita, M. E. M., Wanderley, M.G. L. 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. *Brazilian Journal of Botany*. 28(3), 603-13. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042005000300016>

Straburger, E. 1975. *Textbook of botany*. Longman, London. 101-185.

Strehl, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliáceas. *Iheringia, Série Botânica*. 31, 105-119.

Tezara, W., Colombo, R., Coronel, I., Marin, O. 2011. Water relations and photosynthetic capacity of two species of *Calotropis* in a tropical semi-arid ecosystem. *Annals of Botany*. 107(3), 397-405. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq245>

Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y. C., Erasmus, B.F.N., Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., Jaarsveld, A. S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A. T., Phillips, O. L., Williams, S. E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*. 427(6970), 145-48. <https://doi.org/10.1038/nature02121>

Thompson, W. A., Kriedemann, P. E., Craig, I. E. 1992. Photosynthetic response to light and nutrients in sun-tolerant and shade-tolerant rainforest trees. I. Growth, leaf anatomy and nutrient content. *Functional Plant Biology*. 19, 1-18. <https://doi.org/10.1071/PP9920001>

- Tietze, M. 1906. Physiologische Bromeliaceen-studien II. Die Entwicklung der wasser-aufnehmenden Bromeliaceen-Trichome. Z. Naturw. 78, 1-51.
- Tomlinson, P. B. 1969. Anatomy of the monocotyledons. III. Commelinales-Zingiberales. Oxford University Press. 466p.
- Urban, M. C. 2015. Accelerating extinction risk from climate change. Science.348(6234), 571-73. <https://doi.org/10.1126/science.aaa4984>
- Versieux, L. M., Elbl, P.,Wanderley, M.G.L., Menezes, N. L. 2010. Alcantarea (Bromeliaceae) leaf anatomical characterization and its systematic implications. Nordic Journal of Botany. 28(4), 385-97. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2010.00727.x>
- Versieux, L. M., Medeiros, A. S. M. 2018. Leaf anatomical characterization of Guzmania Ruiz & Pav. and Mezobromelia LB Sm.(Tillandsioideae, Bromeliaceae). Journal of the Bromeliad Society. 67(1), 8-26.
- Zeppel, M. J., Wilks, J. V., Lewis, J.D. 2014. Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. Biogeosciences. 11, 3083-93. <https://doi.org/10.5194/bg-11-3083-2014>

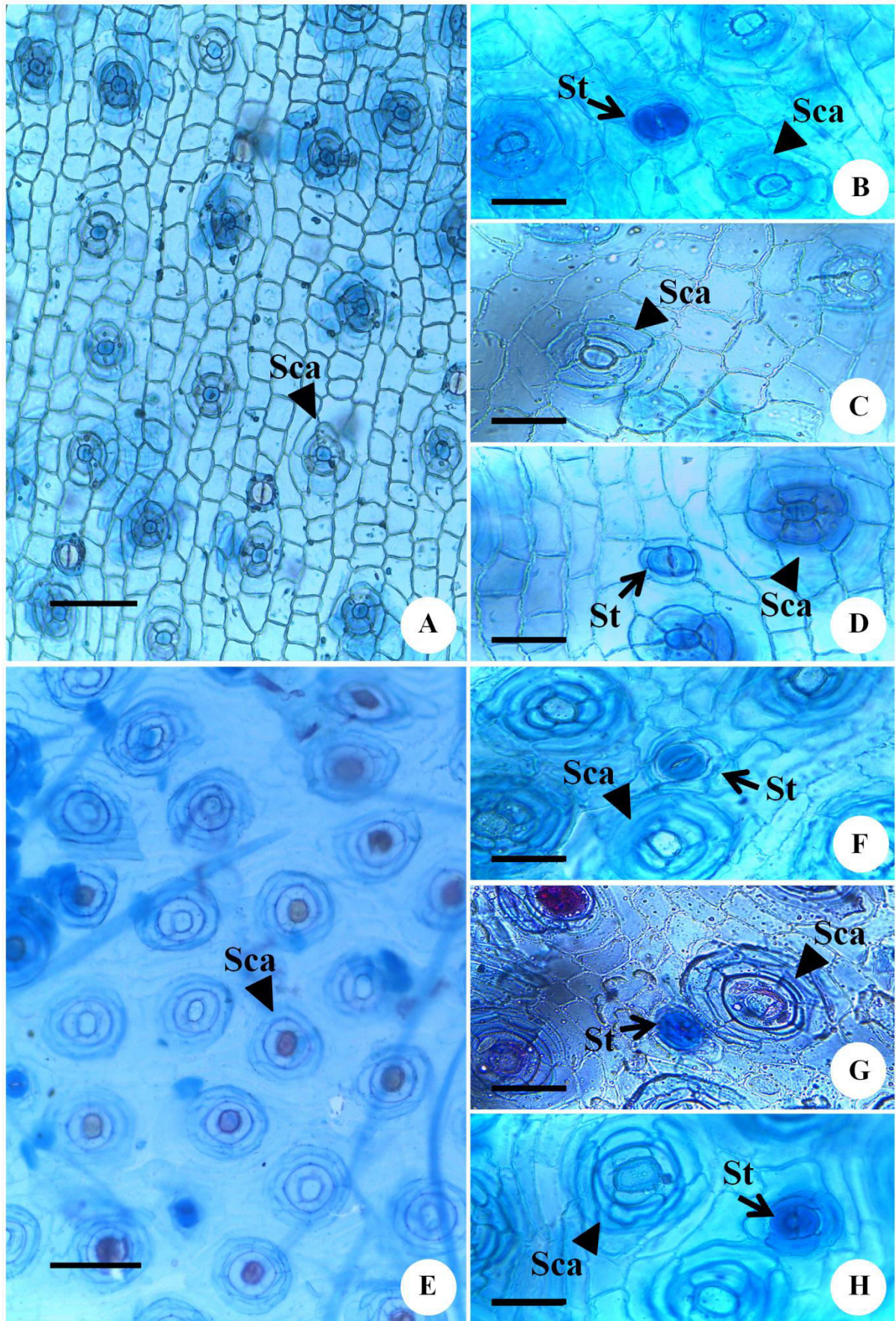


Figura 1- Vista frontal da epiderme de *Tillandsia loliacea* (A-D) e *Tillandsia streptocarpa* (E-H) sob os diferentes níveis de precipitação, com destaque para o arranjo das escamas ao longo do tecido. A,E: Visão geral da epiderme; B,F: Baixa precipitação; C,G: Média precipitação; D,H: Alta precipitação. Sca: Escama; St: Estômato. Barras: A,E: 200µm; B,C,D,F,G,H: 50µm.

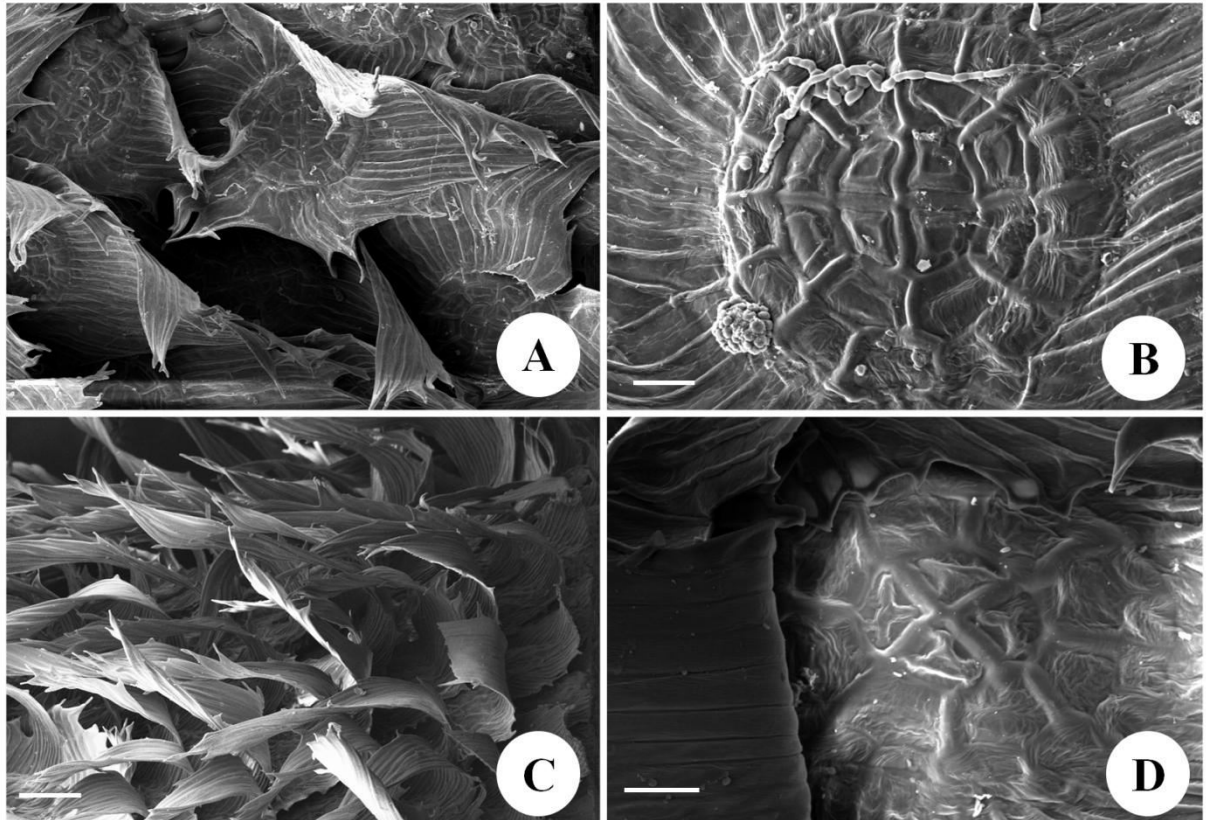


Figura 2- Microscopia eletrônica de varredura da superfície abaxial de *Tillandsia loliacea* (A,B) e *Tillandsia streptocarpa* (C,D), no ambiente de média precipitação, com destaque para o arranjo das escamas ao longo da epiderme e a porção central do escudo. A,C: Arranjo do escudo assimétrico ao longo da folha; B,D: Visão detalhada da porção central do escudo. Barras: A: 40µm; B: 20µm; C: 100µm; D: 20µm.

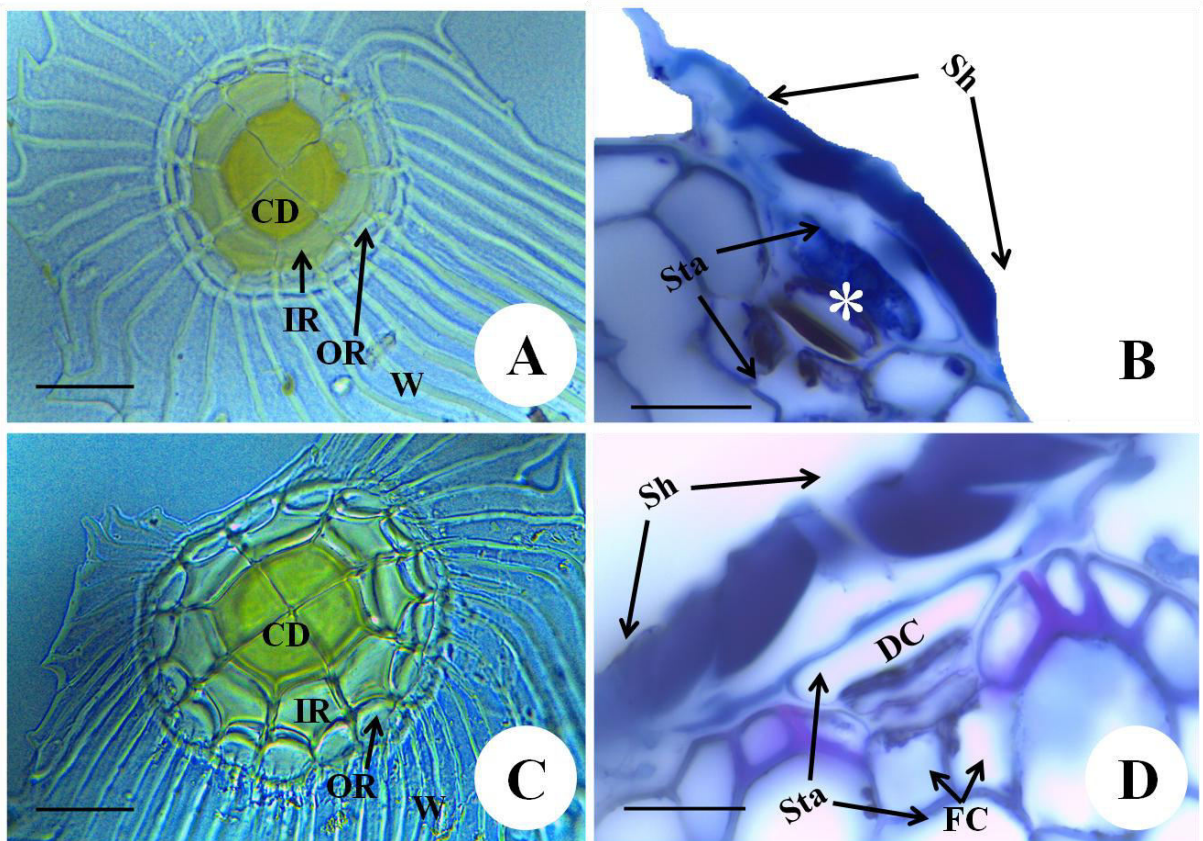


Figura 3- Escamas de *Tillandsia liliacea* (A,B) e *Tillandsia streptocarpa* (C,D). A,C: Escudo; B,D: Vista transversal da escama (tricomas) com evidência para conteúdo citoplasmático (*). CD: Disco central; IR: Anel interno; OR: Anel externo; W: Ala; Sh: Escudo; Sta: Pedículo; DC: Célula do domo; FC: Células do pé. Barras: A,B,C: 40 μ m; D: 20 μ m.

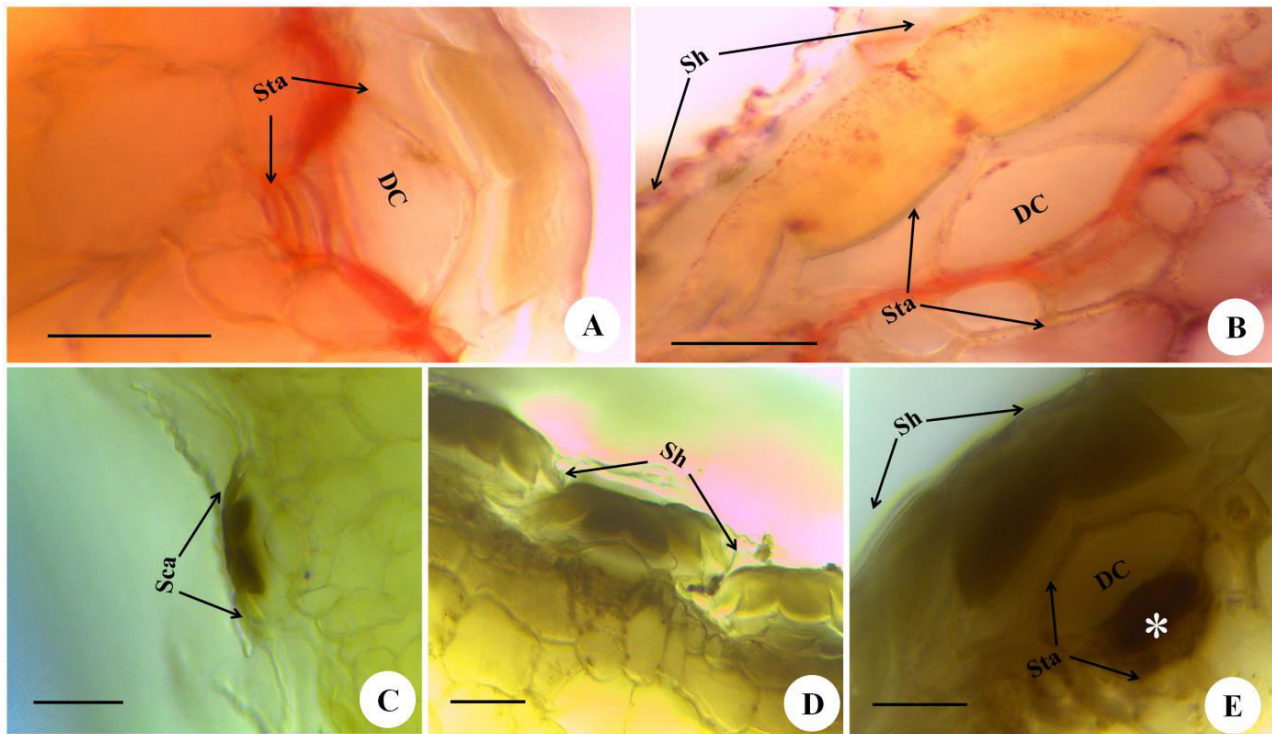


Figura 4- Presença de substâncias lipídicas e compostos fenólicos nas escamas de *Tillandsia loliacea* (A,C) e *Tillandsia streptocarpa* (B,D,E). Notar os lipídios encontrados apenas na região cuticular tanto de *T. loliacea* (A) quanto *T. streptocarpa* (B). O disco central de ambas as espécies reagiu positivamente para compostos fenólicos, no entanto *T. loliacea* não apresentou tais compostos nas células do pedículo da escama em nenhuma das áreas analisadas (C), ao passo que *T. streptocarpa* possui compostos fenólicos detectados (*) no pedículo dos indivíduos de baixa e média precipitação, com o mesmo local possuindo escamas com e sem conteúdo ao longo da epiderme (D,E). Sh: Escudo; Sta: Pedículo; DC: Célula do domo. Barras: A,B,E: 20 μ m; C,D: 50 μ m.

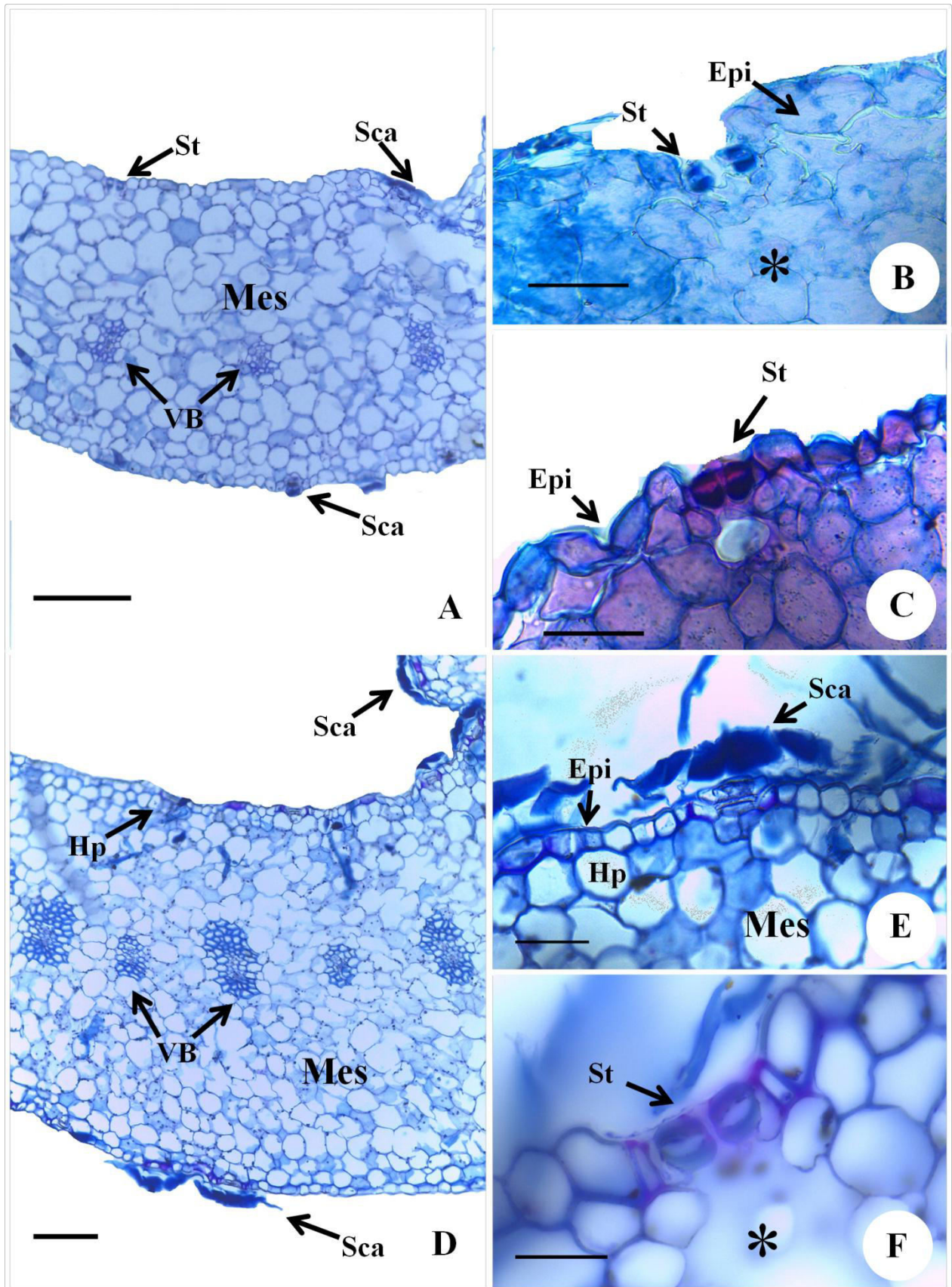


Figura 5- Vista transversal das folhas de *Tillandsia loliacea* (A-C) e *Tillandsia streptocarpa* (D-F). Note que em *T. loliacea* os estômatos da face estão abaixo das demais células epidérmicas no local de baixa precipitação (B) e ao mesmo nível das demais células epidérmicas nos locais de precipitação média e alta (C), enquanto *T. streptocarpa* possui apenas estômatos abaixo da linha epidérmica (F), todos apresentando câmaras subestomáticas (*). St: Estômato; Sca: Escama; Epi: Epiderme; Hp: Hipoderme; Mes: Mesofilo; VB: Feixe vascular. Barras: A,B,C,E: 50µm; D: 200µm; F: 20µm.

Tabela 1- Dados dos locais de coleta das espécies *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* e parâmetros físicos mensurados em cada localidade.

Espécie	Município	Localização	Altitude	Precipitação (mm)	Temperatura (°C)	Umidade (%)	Luminosidade (FC)
<i>Tillandsia loliacea</i>	Floresta	S08°46.135' W038°21.853'	349m	554	32.3	55	2106
	Buíque	S08°34.039' W037°14.584'	768m	720	27	50	3176
	Triunfo	S08°46.132' W038°21.850'	1117m	1085	32.6	45	1509
<i>Tillandsia streptocarpa</i>	Floresta	S08°46.129' W038°21.853'	350m	554	31.7	65	5022
	Buíque	S08°33.991' W037°14.584'	785m	720	31	48	2140
	Triunfo	S08°46.132' W038°21.850'	1213m	1085	25	69	1473

Tabela 2- Parâmetros anatômicos mensurados em *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* nos locais de baixa, média e alta precipitação. Letras diferentes dentro da mesma coluna de um parâmetro indicam diferença estatística ($p < 0,05$), em nível de confiança de 95%. Os valores são referentes às médias obtidas nas mensurações de cada parâmetro, juntamente com seu respectivo desvio padrão.

Traço	Precipitação (mm)	Espécie	
		<i>T. loliacea</i>	<i>T. streptocarpa</i>
Densidade de escamas (mm ²)	554	13,2±7 ^a	60,16667±6 ^a
	720	10,63333±2 ^b	59,26667±7 ^a
	1085	10,6±1 ^b	53,6±6 ^b
Área do escudo das escamas (mm ²)	554	236,372±42,910 ^a	248,387±27,677 ^b
	720	273,502±56,709 ^a	282,262±48,541 ^b
	1085	238,220±38,546 ^a	341,418±72,527 ^a
Espessura do mesofilo (µm)	554	608,919±261,9 ^b	858,749±264,9 ^b
	720	824,156±187,6 ^a	1.034,498±249,9 ^a
	1085	583,294±231,7 ^b	571,281±165,4 ^c

Tabela 3- Histoquímica das escamas de *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* com relação à presença (+) e ausência (-) das substâncias testadas, dentro dos três níveis de precipitação analisados.

Composto químico	Precipitação (mm)	Espécie	
		<i>T. loliacea</i>	<i>T. streptocarpa</i>
Alcalóides	554	-	-
	720	-	-
	1085	-	-
Amido	554	-	-
	720	-	-
	1085	-	-
Compostos fenólicos	554	++ ²	+++ ³
	720	+ ¹	+++ ³
	1085	+ ¹	+++ ³
Lipídios	554	++ ²	++ ²
	720	++ ²	+ ¹
	1085	+ ¹	++ ²

¹+: Baixa intensidade;

²++: Intensidade moderada;

³+++ : Alta intensidade.

Tabela 4- Caracteres observados nas folhas de *Tillandsia loliacea* e *Tillandsia streptocarpa* nos diferentes níveis de precipitação, quanto a sua presença (+) e ausência (-).

Caracteres observados	Espécie					
	<i>T. loliacea</i>			<i>T. streptocarpa</i>		
	Níveis de precipitação					
	Baixo	Médio	Alto	Baixo	Médio	Alto
Epiderme unisseriada	+	+	+	+	+	+
Paredes retilíneas	+	+	+	+	+	+
Paredes sinuosas	-	+	+	+	-	-
Paredes delgadas	+	+	+	+	+	+
Paredes espessadas em forma de “U”	-	-	-	+	+	+
Folhas anfiestomáticas	+	+	+	+	+	+
Estômatos tetracíticos	+	+	+	+	+	+
Estômatos na mesma linha da epiderme	-	+	+	-	-	-
Estômatos abaixo da linha epidérmica	+	-	-	+	+	+
Câmara subestomática	+	+	+	+	+	+
Escamas distribuídas linearmente	+	+	+	+	+	+
Escudo assimétrico	+	+	+	+	+	+
Pedículo composto por 3 células	+	+	+	-	-	-
Pedículo composto por 3-4 células	-	-	-	+	+	+
Hipoderme	-	-	-	+	+	+
Mesofilo homogêneo	+	+	+	+	+	+
Feixes colaterais	+	+	+	+	+	+

4 CONCLUSÃO

Através das análises realizadas neste estudo concluímos que ambas as espécies estudadas apresentam caracteres anatômicos capazes de lhes permitir a sobrevivência em ambientes com baixa disponibilidade de água, como uma cobertura de tricomas bem desenvolvida, compostos fenólicos nas paredes celulares do disco central, folhas anfiestomáticas, a presença de parênquima aquífero como um dos componentes do mesofilo homogêneo compacto e com várias camadas celulares e, no caso de *T. streptocarpa*, hipoderme e estômatos localizados abaixo da linha da epiderme. Além disso, ambas as espécies demonstraram plasticidade em certos caracteres que se relacionam fortemente com mudanças de disponibilidade hídrica, temperatura e luminosidade, a exemplo do aumento da densidade de escamas em locais com menor umidade, a modificação da posição dos estômatos na epiderme de *Tillandsia loliacea* na área de baixa precipitação em relação às demais, bem como o armazenamento de compostos fenólicos no pedículo das escamas de *Tillandsia streptocarpa* ocorrentes nas áreas de baixa e média precipitação. Estes resultados indicam que estas espécies detêm atributos que em prováveis cenários de diminuição de pluviosidade e consequente prolongamento das secas facilitarão a aclimação destas às novas condições estabelecidas.

REFERÊNCIAS

- BALLEGO-CAMPOS, I.; PAIVA, E. A. S. Mucilage secretion in the inflorescences of *Aechmea blanchetiana*: evidence of new functions of scales in Bromeliaceae. **Flora**, v. 246, p. 1-9, 2018.
- BENZING, D. H.; BURT, K. M. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, p. 269-279, 1970.
- BENZING, D. H.; RENFROW, A. Significance of the patterns of CO₂ exchange to the ecology and phylogeny of the Tillandsioideae (Bromeliaceae). **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, p. 322-327, 1971.
- BENZING, D. H. et al. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. **American Journal of Botany**, p. 1009-1014, 1976.
- BENZING, D. H.; SEEMANN, J.; RENFROW, A. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. **American Journal of Botany**, p. 359-365, 1978.
- BENZING, D. H. **Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation**. Cambridge University Press, 2000.
- BERG, M. P. et al. Adapt or disperse: understanding species persistence in a changing world. **Global Change Biology**, v. 16, n. 2, p. 587-598, 2010.
- BRIGHIGNA, L. et al. Ultrastructural features of the *Tillandsia usneoides* L. absorbing trichome during conditions moisture and aridity. **Caryologia**, v. 41, n. 2, p. 111-129, 1988.
- CALVETE, E. O. et al. Análises anatômicas e da biomassa em plantas de morangueiro cultivadas in vitro e ex vitro. **Hortic. bras.**, v. 20, n. 4, p. 649-653, 2002.
- COOK, B. I. et al. Global warming and 21 st century drying. **Climate Dynamics**, v. 43, n. 9-10, p. 2607-2627, 2014.
- DERWIDUEÉ, F. S.; GONZALEZ, A. M.. Anatomía foliar en Bromeliaceae del Nordeste argentino y Paraguay. **Bonplandia**, p. 153-173, 2010.
- FRESCHI, L. et al. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 7, p. 526-533, 2010.
- FORZZA, R. C. et al. Lista de espécies da flora do Brasil. **Jardim Botânico do Rio de Janeiro**, 2018.
- GHANEM, M. E. et al. Mucilage and polysaccharides in the halophyte plant species *Kosteletzkya virginica*: localization and composition in relation to salt stress. **Journal of plant physiology**, v. 167, n. 5, p. 382-392, 2010.
- GIVNISH, T. J. et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. **Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany**, v. 23, n. 1, p. 3-26, 2007.

- GIVNISH, T. J. et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. **American journal of botany**, v. 98, n. 5, p. 872-895, 2011.
- GIVNISH, T.J. et al. Adaptive radiation, correlated and contingent evolution, and net species diversification in Bromeliaceae. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 71, p. 55-78, 2014.
- GOLDSTEIN, G.; NOBEL, P. S. Changes in osmotic pressure and mucilage during low-temperature acclimation of *Opuntia ficus-indica*. **Plant physiology**, v. 97, n. 3, p. 954-961, 1991.
- HABERLANDT, G. F. J. Physiological plant anatomy. **Macmillan Co.**, London, 1914.
- HUTZLER, Peter et al. Tissue localization of phenolic compounds in plants by confocal laser scanning microscopy. **Journal of Experimental Botany**, v. 49, n. 323, p. 953-965, 1998.
- JUMP, A. S.; PENUELAS, J. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. **Ecology letters**, v. 8, n. 9, p. 1010-1020, 2005.
- KLEUNEN, M. V.; FISCHER, M. Constraints on the evolution of adaptive phenotypic plasticity in plants. **New Phytologist**, v. 166, n. 1, p. 49-60, 2005.
- KOWALSKI, V. K. et al. Are the wing's cells alive? Study case in *Vriesea* trichomes. **Rodriguésia**, v. 67, n. 2, p. 427-435, 2016.
- LEME, E. M. C.; MARIGO, L. C. Bromélias na natureza. **Marigo Comunicação Visual, Rio de Janeiro**, 1993.
- LUTHER, H.E. An alphabetical list of Bromeliad binomials. , 14th ed. **The Bromeliad Society International**, Sarasota. 41p, 2014.
- MALES, J. Think tank: water relations of Bromeliaceae in their evolutionary context. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 415-440, 2016.
- MALES, J; GRIFFITHS, H. Functional types in the Bromeliaceae: relationships with drought-resistance traits and bioclimatic distributions. **Functional ecology**, v. 31, n. 10, p. 1868-1880, 2017.
- MÜLLER, L. B.; ALBACH, D. C.; ZOTZ, G. 'Are 3° C too much?': thermal niche breadth in Bromeliaceae and global warming. **Journal of Ecology**, v. 105, n. 2, p. 507-516, 2017.
- NEMANI, R. R. et al. Climate-driven increases in global terrestrial net primary production from 1982 to 1999. **science**, v. 300, n. 5625, p. 1560-1563, 2003.
- OKSANEN, E. Trichomes form an important first line of defence against adverse environment—New evidence for ozone stress mitigation. **Plant, cell & environment**, v. 41, n. 7, p. 1497-1499, 2018.
- PAPINI, A. et al. The ultrastructure of the development of *Tillandsia* (Bromeliaceae) trichome. **Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 205, n. 2, p. 94-100, 2010.
- PAPINI, A. The phylogeny of Bromeliaceae and the continental drift. **Webbia**, v. 72, n. 1, p. 47-51, 2017.

- PIAZZETTA, K. D.; RAMSDORF, W. A.; MARANHO, L. T. Use of airplant *Tillandsia recurvata* L., Bromeliaceae, as biomonitor of urban air pollution. **Aerobiologia**, v. 35, n. 1, p. 125-137, 2019.
- PIERCE, S. The jeweled armor of *Tillandsia*—multifaceted or elongated trichomes provide photoprotection. **Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany**, v. 23, n. 1, p. 44-52, 2007.
- PITTENDRIGH, C. S. The bromeliad-Anopheles-malaria complex in Trinidad. I. The bromeliad flora. **Evolution** 2:58-89, 1948.
- POREMBSKI, S.; BARTHLOTT, Wilhelm. *Pitcairnia feliciana*: the only indigenous African bromeliad. **Harvard Papers in Botany**, p. 175-184, 1999.
- PROENÇA, S. L.; SAJO, M.G. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, p. 657-673, 2007.
- ROSADO-CALDERÓN, A. T. et al. High resilience to extreme climatic changes in the CAM epiphyte *Tillandsia utriculata* L.(Bromeliaceae). **Physiologia plantarum**, 2018.
- SEIDL, R. et al. Forest disturbances under climate change. **Nature climate change**, v. 7, n. 6, p. 395, 2017.
- SCHIMPER, A. F. W. Die epiphytische Vegetation Amerikas. **Bot. Mitt. Tropen**. Vol. 2. 162 pp, 1888.
- SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. Pitcairnoideae. (Bromeliaceae). **Fl. Neotrop. Monagr.** 14 (1): 1-658. The New York Botanical Garden, New York, 1974.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14(2): 663-1492. 1977.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* 14(3): 1493-2141. 1979.
- STREHL, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliáceas. *Iheringia, Série Botânica* 31: 105-119.
- THOMAS, C.D. et al. Extinction risk from climate change. **Nature**, v. 427, n. 6970, p. 145, 2004.
- TIETZE, M. *Physiol. Bromeliaceen Studien II. Die Entwicklung der wasseraufnehmenden Bromeliaceen Trichome*. *Zeitschr. f. Naturwissenschaften*, **Halle**, 78: 1-49. 1906.
- URBAN, M. C. Accelerating extinction risk from climate change. **Science**, v. 348, n. 6234, p. 571-573, 2015.
- WU, D. et al. Time-lag effects of global vegetation responses to climate change. **Global change biology**, v. 21, n. 9, p. 3520-3531, 2015.
- ZEPPEL, M. J. et al. Impacts of extreme precipitation and seasonal changes in precipitation on plants. **Biogeosciences**. P. 3083-3093, 2014.

ZIMMERMANN, D. et al. Foliar water supply of tall trees: evidence for mucilage-facilitated moisture uptake from the atmosphere and the impact on pressure bomb measurements. **Protoplasma**, v. 232, n. 1-2, p. 11, 2007.

ANEXO A - REGRAS DO PERIÓDICO FLORA

Link para as regras: <https://www.elsevier.com/journals/flora/0367-2530/guide-for-authors>
<https://www.elsevier.com/journals/flora/0367-2530/guide-for-authors>

GUIDE FOR AUTHORS

Submission checklist

You can use this list to carry out a final check of your submission before you send it to the journal for review. Please check the relevant section in this Guide for Authors for more details.

Ensure that the following items are present:

One author has been designated as the corresponding author with contact details:

- E-mail address
- Full postal address

All necessary files have been uploaded:

Manuscript:

- Include keywords
- All figures (include relevant captions)
- All tables (including titles, description, footnotes)
- Ensure all figure and table citations in the text match the files provided
- Indicate clearly if color should be used for any figures in print

Graphical Abstracts / Highlights files (where applicable)

Supplemental files (where applicable)

Further considerations

- Manuscript has been 'spell checked' and 'grammar checked'
- All references mentioned in the Reference List are cited in the text, and vice versa
- Permission has been obtained for use of copyrighted material from other sources (including the Internet)
- A competing interests statement is provided, even if the authors have no competing interests to declare
- Journal policies detailed in this guide have been reviewed
- Referee suggestions and contact details provided, based on journal requirements

For further information, visit our [Support Center](#).

BEFORE YOU BEGIN

Ethics in publishing

Please see our information pages on [Ethics in publishing](#) and [Ethical guidelines for journal publication](#).

Declaration of interest

All authors must disclose any financial and personal relationships with other people or organizations that could inappropriately influence (bias) their work. Examples of potential competing interests include employment, consultancies, stock ownership, honoraria, paid expert testimony, patent applications/registrations, and grants or other funding. Authors must disclose any interests in two places: 1. A summary declaration of interest statement in the title page file (if double-blind) or the manuscript file (if single-blind). If there are no interests to declare then please state this: 'Declarations of interest: none'. This summary statement will be ultimately published if the article is accepted. 2. Detailed disclosures as part of a separate Declaration of Interest form, which forms part of the journal's official records. It is important for potential interests to be declared in both places and that the information matches. [More information](#).

Submission declaration and verification

Submission of an article implies that the work described has not been published previously (except in the form of an abstract, a published lecture or academic thesis, see '[Multiple, redundant or concurrent publication](#)' for more information), that it is not under consideration for publication elsewhere, that its publication is approved by all authors and tacitly or explicitly by the responsible authorities where the work was carried out, and that, if accepted, it will not be published elsewhere in the same form, in English or in any other language, including electronically without the written consent of the copyright-holder. To verify originality, your article may be checked by the originality detection service [Crossref Similarity Check](#).