

Anatomia foliar de *Ananas lucidus* Mill. (Bromeliaceae)

Leaf anatomy of *Ananas lucidus* Mill. (Bromeliaceae)

Amauri H Krahl^{1,*}, Ana SS Holanda¹, Dayse RP Krahl², Marcos M Corrêa³, Rodrigo LC Oliveira¹ e Jefferson J Vlasco³

1. INPA – Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica – Av. André Araújo, 2936, Aleixo, Manaus, AM - 69060-001; 2. ESBAM – Escola Superior Batista do Amazonas, Curso de Ciências Biológicas, Rua Leonor Teles, 153, Conjunto Abílio Nery, Adrianópolis, Manaus, AM - 69057-510; 3. UFAM – Universidade Federal do Amazonas, Programa de Pós-Graduação em Diversidade Biológica – Rua Gal. Rodrigo Otávio Jordão Ramos, 3000, Japiim I, Manaus, AM - 69077-000.

*Autor para correspondência: amaurikrahl@hotmail.com

Resumo O objetivo deste estudo foi descrever a anatomia foliar de *Ananas lucidus* Mill. Foram feitos cortes transversais da porção mediana da lâmina foliar e cortes paradérmicos em material fresco para a caracterização da anatomia geral e para testes histoquímicos. A epiderme é unisseriada e revestida por uma fina camada de cutícula e em ambas as faces são observadas escamas. A folha é hipoestomática, cujos estômatos foram observados dentro de sulcos abaixo do nível das demais células epidérmicas. O mesofilo é heterogêneo, com parênquima aquífero e parênquima clorofiliano diferenciados. No parênquima clorofiliano observam-se canais de aerênquima com células braciiformes estreladas e grupos de feixes de fibras extravasculares. Os feixes vasculares são do tipo colateral e estão dispostos longitudinalmente pela lâmina foliar.

Palavras-chaves: Amazônia, bromélias, estrutura foliar, epiderme, parênquima braciiforme.

Abstract The aim of this study was to describe the leaf anatomy of *Ananas lucidus* Mill. Cross sections were made from the middle portion of the leaf blade and cuts paradermal in fresh material for the characterization of general anatomy and for the histochemical tests. The epidermis is uniseriate and coated with a thin layer of cuticle and in both sides are observed scales. The sheet is hypostomatic whose stomata were observed in the folds below the level of of the epidermal cells. The mesophyll is heterogeneous with aquifer parenchyma and chlorophilian parenchyma differentiated. In chlorophilian parenchyma are observed aerenchyma channels with cell groups braciiformes stellate and fiber bundles extravascular. The vascular bundles are collateral type and are arranged longitudinally on the leaf lamina.

Keywords: Amazon, bromeliads, leaf structure, epidermis, brachyform parenchyma.

Introdução

A família Bromeliaceae está composta por aproximadamente 3.086 espécies e 56 gêneros (Luther 2006) e está tradicionalmente dividida em três subfamílias, sendo elas Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae, as quais estão separadas pelas diferenças nas margens foliares, posição do ovário, tipo de fruto, semente e hábito de crescimento (Smith e Downs 1974, 1977, 1979). Suas espécies possuem distribuição geográfica quase que exclusivamente neotropical, por exceção de *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr., que ocorre no oeste do continente africano (Smith e Downs 1974).

Para o Brasil são apontadas 1.207 espécies distribuídas em 42 gêneros, sendo que 1.030 destas são endêmicas. O gênero *Ananas* Mill. está inserido neste contexto com sete espécies, sendo uma endêmica (Forzza *et al.* 2010). Neste gênero a espécie *Ananas lucidus* Mill., conhecida popularmente como curauá, se destaca pelo seu potencial ornamental e utilização na indústria, uma vez que suas fibras são utilizadas para fins comerciais e em substituição a fibra de vidro (Reitz 1983, Mothé e Araújo 2004). É uma espécie restrita para a Amazônia, com ocorrência para os estados de Roraima, Amapá, Pará e Amazonas (Forzza *et al.* 2010).

Em relação às espécies brasileiras de Bromeliaceae, diversos autores desenvolveram estudos que abordam a anatomia e/ou morfologia de indivíduos em diversos ambientes. Dentre eles, Aoyama e Sajo (2003) contribuíram na delimitação taxonômica de espécies de *Aechmea* subg. *Lamprococus* e espécies morfológicamente relacionadas ao grupo alvo do estudo, por meio da estrutura foliar. Proença e Sajo (2004) realizaram o estudo da

anatomia foliar de oito espécies de *Aechmea* Brongn., no qual apontaram características estruturais que auxiliaram na divisão taxonômica do grupo. Ao caracterizarem anatomicamente as folhas de doze espécies de *Tillandsia* L., Scatena e Segecin (2005) colaboraram com a taxonomia destas, além de abordarem informações referentes às possíveis adaptações ao hábito epifítico por meio de caracteres anatômicos. Também teve no intuito de auxiliar na taxonomia, Sousa *et al.* (2005) realizaram o estudo da estrutura foliar de onze espécies de *Aechmea* subg. *Chevaliera*. Visando indicar possíveis adaptações anatômicas, Proença e Sajo (2007) estudaram os caracteres anatômicos de treze espécies pertencentes às três tradicionais subfamílias de Bromeliaceae.

Outros estudos também podem ser mencionados, como Pita e Menezes (2002), Segecin e Scatena (2004), Scatanea *et al.* (2006), Strehl e Beheregaray (2006) e Fagundes e Mariath (2010), demonstrando a importância da anatomia e morfologia, principalmente no campo da taxonomia, sendo então considerada uma ferramenta útil. Diante disto, este trabalho teve como objetivo descrever a anatomia foliar de *Ananas lucidus* Mill. que pertence a um gênero pouco estudado anatomicamente.

Métodos

Foram coletadas folhas totalmente expandidas de pelo menos três diferentes indivíduos de *Ananas lucidus* Mill. no campus da Universidade Federal do Amazonas – UFAM e analisadas no Laboratório de Botânica Agroflorestal (LABAF) da Faculdade de Ciências Agrárias (FCA) da universidade. Para o estudo anatômico secções transversais da porção mediana da lâmina foliar e cortes paradérmicos em material fresco, foram clarificados com hipoclorito de sódio (Kraus e Arduin 1997), coloridos com Azul de Astra e Safranina (9:1) (Bukatsch 1972) e montados em gelatina glicerínada (Kaiser 1880) sob lâmina e lamínula e observados em microscópio óptico. As microfotografias foram obtidas em microscópios Zeiss acoplado com câmera Canon PC1252 no Laboratório de Botânica Agro-florestal da Universidade Federal do Amazonas.

Os testes histoquímicos foram realizados a partir de secções transversais de material fresco para as seguintes substâncias: mucilagem (Foster 1934); proteínas (O'Brien e McCully 1981); compostos fenólicos gerais (Gabe 1968); taninos (Mace e Howell 1974); amidos (Johansen 1940); lipídios totais (Gerlach 1984); pectinas (Langeron 1949); alcalóides (Furr e Mahlberg 1981); e ligninas (Johansen 1940).

Resultados e discussão

De acordo com Horres *et al.* (2007) que classificaram a morfologia de Bromelioideae em quatro tipos distintos, nota-se que a

presente espécie se encaixa no tipo III. Nesta classificação observamos de forma geral que os feixes vasculares são envolvidos completamente pelo parênquima clorofiliano, as fibras extravasculares são presentes, o parênquima aquífero é adaxial e bem desenvolvido e as lacunas de ar do aerênquima são bem desenvolvidas.

As células epidérmicas de ambas as faces da folha são retangulares e recobertas por escamas localizadas em sulcos longitudinais. (Figura 1A-B) onde o escudo de cada escama é constituído por um disco central e uma ala, sendo estas estruturas de difícil percepção, como encontrado em *Ananas ananassoides* (Baker) L.B. Sm. (Proença e Sajo 2007, Silva *et al.*, 2011). A presença de escamas nas folhas é uma característica já apontada para diversas espécies da família Bromeliaceae (Aoyama e Sajo 2003, Scatena e Segecin 2005, Proença e Sajo 2007). Tal estrutura está associada com a melhor absorção de água e nutriente e na redução da transpiração e proteção mecânica (Tomlinson 1969). Podem apresentar também outras funções, como proteção contra predadores e patógenos e na atração de polinizadores e dispersores pelo fato de formarem um denso indumento que reflete a luz e secretam enzimas digestivas (Benzing 2000). Vale ressaltar que em espécies terrestres, como a espécie em questão, as raízes podem ser funcionais e as escamas tenham unicamente a função de proteção contra a perda de água e na refletância de raios solares (Forzza 2001).

A epiderme em corte transversal é unisseriada e revestida por uma fina camada de cutícula (Figura 1F, H). Em *Ananas comosus* (L.) Merr., a epiderme apresenta cutícula de espessura variável (Barboza *et al.* 2006). Em *Ananas ananassoides* (Baker) L.B. Sm. as células epidérmicas possuem paredes lignificadas, além da presença de corpos silicosos esféricos no interior das células (Proença e Sajo 2007), características não observadas em *Ananas lucidus* Mill. A presença de sílica na epiderme também ocorre em outros gêneros da família, como por exemplo, em *Aechmea* Brongn. (Sousa *et al.* 2005) e para espécies de *Tillandsia* L. (Scatena e Segecin 2005).

A folha é hipostomática, cujos estômatos foram observados dentro de sulcos abaixo do nível das demais células epidérmicas, o que reduz a perda de água, assim como observados para espécies de *Aechmea* Brongn. (Aoyama e Sajo 2003) (Figura G, H). A proliferação das células hipodérmicas condiciona o desenvolvimento dos sulcos epidérmicos, onde os estômatos são observados (Tomlinson 1969). Os estômatos são do tipo tetracítico, sendo que a presença de quatro células subsidiárias, duas laterais e duas terminais, já foram mencionadas para a família e para o gênero (Kraus 1949, Tomlinson 1969).

O mesófilo é heterogêneo, com parênquima aquífero e parênquima clorofiliano diferenciados. Esta diferenciação pode ser um indício de que esta espécie apresente o metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), que representa uma adaptação à economia hídrica uma vez que a abertura estomática é realizada preferencialmente à noite (Loeschner *et al.* 1993). Desta forma, tal característica constitui numa adaptação a ambientes sujeitos a desidratação. Contudo somente estudos fisiológicos relacionados

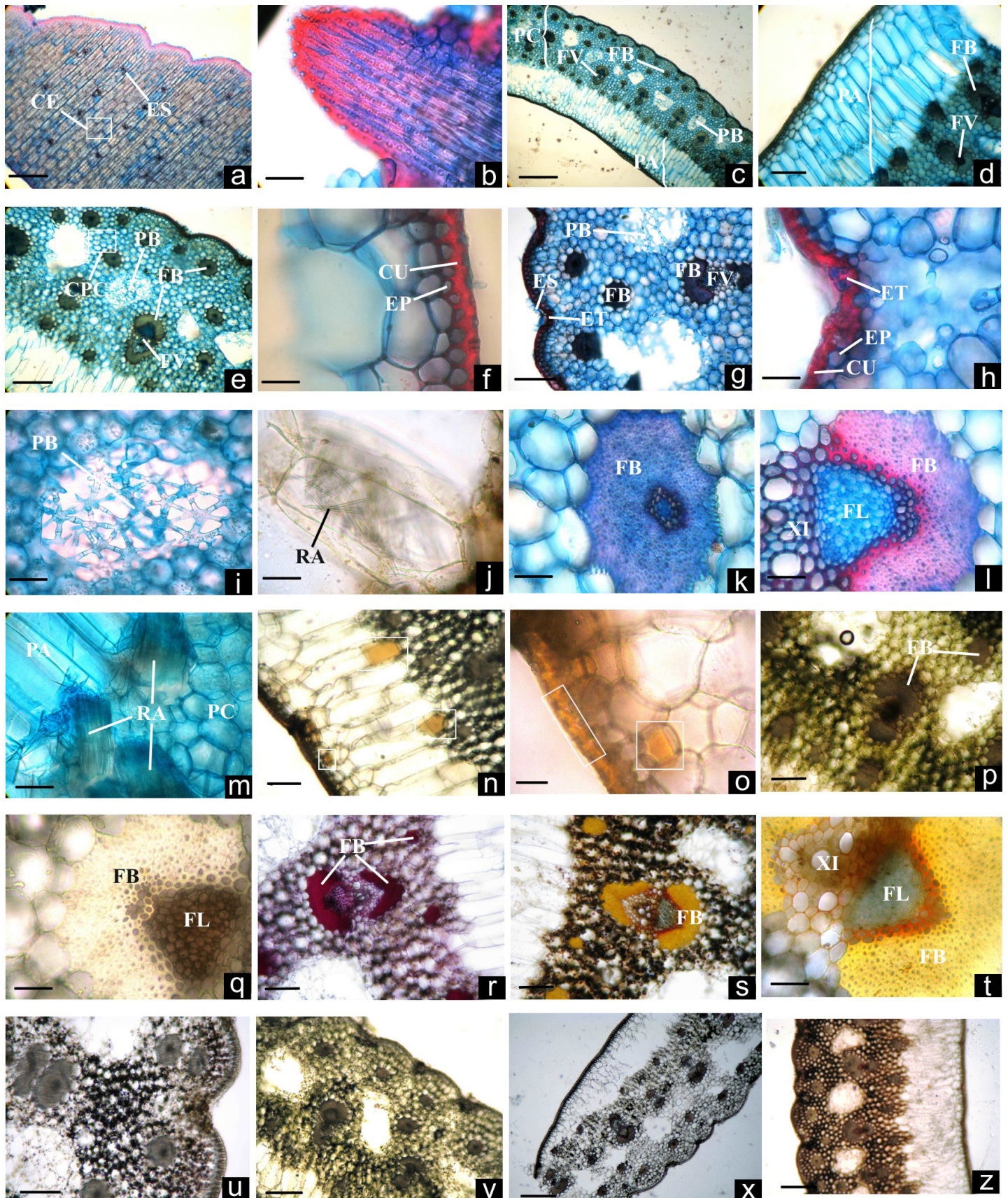


Figura 1 Anatomia de *Ananas lucidus*. A. Face adaxial; escamas e células epidérmicas. B. Face abaxial; escamas. C. Estrutura do mesofilo. D. Parênquima aquífero. E. Parênquima clorofiliano. F. Epiderme e cutícula. G. Parênquima clorofiliano. H. Estômatos e cutícula. I. Parênquima bráciforme. J. Ráfides. K. Fibra. L. Feixe vascular fibroso. M. Ráfides. N-O. Compostos fenólicos. P-Q. Mucilagem. R. Pectinas. S-T. Alcalóides. U. Amido e compostos fenólicos. V. Lípidios totais. X. Taninos. Z. Proteínas. CE = células epidérmicas; CU = cutícula; FB = fibra; FL = floema; FV = feixe vascular; EP = epiderme; ES = escamas; ET = estômatos; PA = parênquima aquífero; PB = parênquima bráciforme; PC = parênquima clorofiliano; RA = ráfides; XI = xilema. Barras = 280 μm (Figura 1A, C, X-Z); 180 μm (Figura 1A, D-E, G, N, P, R-S, U-V); 50 μm (Figura 1F, H-M, O, Q, T).

às vias fotossintéticas poderão confirmar a ocorrência do verdadeiro metabolismo de cada espécie da família (Sajo *et al.* 1998).

Na região adaxial foi observada uma hipoderme aquífera constituída por células com paredes relativamente delgadas e aclorofiladas. As primeiras células desta região possuem formato mais esférico, tornando-se alongadas (Figura 1C-D). Estas características são comuns em diversas espécies da família Bromeliaceae (Scatena e Segecin 2005, Sousa *et al.* 2005, Proença e Sajo 2007), sendo que esta estruturação anatômica de monocotiledôneas pode variar da hidromorfia à xeromorfia extrema (Esaú 1974). Lambers *et al.* (1998) mencionam que este é um tecido especializado na reserva de água em plantas suculentas e está constituído por células de paredes delgadas, sem cloroplastos e com amplos vacúolos, o que constitui uma característica xeromófica.

Além disso, a presença desta reserva hídrica pode diminuir as taxas de transpiração (Jones 1994) e ao armazenar a água absorvida pelas escama é conferida uma proteção ao parênquima clorofiliano da intensa luminosidade, além de beneficiar o processo fotossintético (Brighigma *et al.* 1984). Nesta região foram observados idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio (Figura 1J), os quais podem estar associados com a resistência ao ataque de insetos (Krauss 1949, Mauseth 1988). Estes cristais representam também formas de armazenamento de cálcio e de ácido oxálico, onde pode ocorrer a reabsorção do oxalato de cálcio de acordo com a necessidade de cálcio (Sunell e Healey 1979). Podem ainda atuar no balanço iônico e osmoregulação da planta (Bonates 1993).

Logo após o parênquima aquífero, é observado o parênquima clorofiliano (Figura 1C, E, G) constituído por células de formato circular e canais de aerênquima com células braciiformes estreladas (Figura 1I) localizadas entre os feixes vasculares, sendo o aerênquima contíguo às câmaras subestomáticas, assim como ocorrem em espécies de *Aechmea* Brongn. (Sousa *et al.* 2005). Os canais de aeração encontram-se conectados às câmaras subestomáticas o que permite uma maior circulação de gases no interior da lâmina foliar, confere maior flexibilidade à folha (Tomlinson 1969, Mauseth 1988, Souza e Neves 1996) e proporciona uma maior evapotranspiração, facilitando a fotossíntese (Brighignia 1984). Vale ressaltar também que a água absorvida pelas raízes é conduzida para as folhas por meio da capilaridade através dos canais de ar, para que o armazenamento ocorra no parênquima aquífero (Meyer 1940). Assim, esta seria mais uma estratégia eficiente de economia hídrica realizado por espécies desta família.

No parênquima clorofiliano, ocorrem grupos de feixes de fibras extravasculares dispostos de forma dispersa (Figura 1C, K). A presença destes feixes de fibras ocorre em poucos gêneros de Bromeliaceae e não ocorrem necessariamente em todas as espécies de um mesmo gênero (Tomlinson 1969). Tais estruturas conferem o aumento da rigidez da folha oferecendo sustentação mecânica por ocasião de ventos fortes e agem na proteção do mesófilo durante possíveis estresses hídricos e de temperatura (Krauss 1949, Brighigma 1984).

Os feixes vasculares são do tipo colateral e estão dispostos

longitudinalmente pela lâmina foliar e apresentam alternância de maiores e menores calibres. Este tipo de feixe vascular já foi mencionado para o gênero anteriormente (Krauss 1949). Fibras associadas aos feixes vasculares também foram observadas, sendo que as células mais internas possuem natureza química diferente das células mais externas (Figura 1G, L). Acredita-se que as bainhas de fibras auxiliem na distribuição de água pelo mesófilo e ofereçam sustentação e proteção aos tecidos vasculares (Merwe *et al.* 1994). A presença de fibras envolvendo o floema é de fundamental importância para a proteção contra choque mecânicos por se tratarem de células mais frágeis. Assim como no parênquima aquífero, é possível observar idioblastos contendo ráfides neste parênquima (Figura 1M).

Em relação aos testes histoquímicos, foram detectados compostos fenólicos gerais em células da epiderme e células subepidérmicas e em algumas da hipoderme aquífera (Figura 1N-O). Nas fibras, foram evidenciadas mucilagens, pectinas e alcalóides (Figura 1O-P). A presença de mucilagem pode ser uma característica importante por se tratar de um produto natural do metabolismo de algumas plantas e exerce a função de reserva com substância alimentar e de retenção de água e, além disso, esta substância possui um papel fundamental na regulação da economia hídrica, sendo considerada uma adaptação xeromórfica (Costa 1982, Fahn e Cutler 1992). Foram detectados amido ou compostos fenólicos para células do parênquima clorofiliano (Figura 1U). A ocorrência de grãos de amido nos tecidos anatômicos de Bromeliaceae é comum e mencionado por Tomlinson (1969) e Aoyama e Sajo (2003). Não foram detectadas proteínas, lipídios totais e taninos (Figura 1V-Z). Proença e Sajo (2007) relatam que as paredes dos feixes de *Ananas ananassoides* (Baker) L.B. Sm. não são totalmente lignificadas, corroborando com os resultados do presente estudo.

Agradecimentos

Os autores agradecem a infraestrutura oferecida pelo LABAF na Universidade Federal do Amazonas; à Dra. Maria Gracimar Pacheco de Araújo por toda ajuda dada durante a confecção e interpretação das lâminas e pela orientação dada durante a parte escrita do trabalho; e ao técnico do LABAF, Manoel Viana, pelo auxílio com os cortes anatômicos.

Referências

- Aoyama EM, Sajo MG (2003) Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Lamprococus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 26: 461-473.
- Barboza ABSC, Graciano-Ribeiro D, Teixeira JB, Portes TA, Souza LAC (2006) Anatomia foliar de plantas micropropagadas de abacaxi. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 41: 185-194.

- Benzing DH (2000) Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation. Cambridge, Cambridge University Press.
- Bonates LCM (1993) Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia II. Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina de Amazônia Central. *Acta Amazonica* 23: 315-348.
- Brighigna L, Fiordi AC, Palandri M R (1984) Structural characteristics of mesophyll in some *Tillandsia* species. *Phytomorphology* 34: 191-200.
- Bukatsch F (1972) Bemerkungen zur Doppelfärbung Austrablau Safranin. *Mikrokosmos* 61: 255p.
- Costa AF (1982) **Farmacognosia**. Farmacognosia Experimental. 2 ed. v. 3. Lisboa, Fundação Calouste Gulbenkian.
- Esau K (1974) **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo. Edgard Blücher.
- Fagundes NF, Mariath JEA (2010) Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. *Acta Botanica Brasilica* 24:765-779.
- Fahn A, Cutler DF (1992) **Xerophytes**. Germany, Gebrüder Borntraeger.
- Foster AS (1934) The use of tannic acid and iron chloride for staining cell walls in meristematic tissue. *Stain Technology* 9: 91-92.
- Forzza RC (2001) **Filogenia da tribo Puyeeae Wittm. e revisão taxonômica do gênero *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Pitcairnioideae – Bromeliaceae)**. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Forzza RC, Costa A, Siqueira-Filho JA, Martinelli G (2010) Bromeliaceae. In: **Catálogo de plantas e fungos do Brasil – I**. Rio de Janeiro, Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, pp. 778-816.
- Furr M, Mahlberg PG (1981) Histochemical analysis os lactifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. *Journal of Natural Products* 44: 153-159.
- Gabe M (1968) **Techniques histologiques**. Paris, Masson & Cie.
- Gerlach D (1984) **Botanische Mikrotechnik**. Stuttgart, Georg Thieme Verlag.
- Horres R, Schulte K, Weising K, Zizka G (2007) Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae) – evidence from molecular and anatomical studies. *Aliso* 23: 27-43.
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. New York, MacGraw-Hill Book Co. Inc.
- Jones HG (1994) **Plants and microclimate: a quantitative approach to environmental plant physiology**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Kaiser E (1880) Verfahren zur Herstellung einer tadellosen Glycerin-Gelatine. *Botanisches Zentralblatt* 68: 25-26.
- Kraus JE, Ardiun M (1997) **Manual básico de métodos em morfologia**. Rio de Janeiro, UFRRJ.
- Krauss BH (1949) Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L) Merr. (continued) II. The leaf. *Botanical Gazette* 110: 303-404.
- Lambers H, Stuart F, Pons TL (1998) **Plant Physiological Ecology**. New York, Springer Verlag.
- Langeron M (1949) **Précis de microscopie**. Paris, Masson et Cie. Editeurs.
- Loeschen VS, Martin CE, Smith M, Eder SL (1993) Leaf anatomy and CO₂ recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *International Journal of Plant Sciences* 154:100-106.
- Luther HE (2006) An Alphabetical List of Bromeliad Binomials. 10 ed. Sarasota, The Bromeliad Society International.
- Mace ME, Howell CR (1974) Histochemistry and identification of condensed tannin precursor in roots of cotton seedlings. *Phytopathology* 64: 1297-1302.
- Mauseth JD (1988) **Plant Anatomy**. California, Benjamin: Cummings Publishing Company.
- Meyer L (1940) Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Bromeliaceenwurzeln. *Planta* 31: 492-522.
- Mothé CG, Araújo CR (2004) Caracterização térmica e mecânica de compósitos de poliuretano com fibras de curauá. *Ciência e Tecnologia* 14: 274-278.
- O'Brien TP, McCully ME (1981) **The study of plants structure principles and selected methods**. Melbourne, Termarcarphi Pty. Ltda.
- Pita BP, Menezes NL (2002) Anatomia da raiz de espécies de *Dyckia* Schult. f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schl. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 25-34.
- Proença SL, Sajo MG (2004) Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 319-331.
- Proença SL, Sajo MG (2007) Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 21: 657-673.
- Reitz R (1983) Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. Flora Ilustrada Catarinense. Itajaí, Herbário Barbosa Rodrigues.
- Sajo MG, Machado SR, Carmello-Guereiro SM (1998) Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. In: Leme EMC (ed.). **Canistropsis: Bromélias da Mata Atlântica**. Rio de Janeiro, Salamandra, pp.101-111.
- Scatena VL, Segecin S (2005) Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 635-649.
- Scatena VL, Segecin S, Coan AI (2006) Seed Morphology and Post-Seminal Development of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from the “Campos Gerais”, Paraná, Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 945-951.
- Segecin S, Scatena VL (2004) Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR. Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 253-260.
- Silva IV, Oliveira DM, Scatena VL (2011) Anatomia foliar de *Ananas ananassoides* (Baker) L.B. Sm., *Vriesea bituminosa* Wawra e *Guzmania lingulata* (L.) Mez (Bromeliaceae) do Parque Estadual Cristalino, Alta Floresta – MT, Brasil. *Revista de Ciências Agro-Ambientais* 9: 83-95.
- Strehl T, Beheregaray RCP (2006) Morfologia de sementes do gênero *Dyckia*, subfamília Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Pesquisas, Botânica* 57: 103-120.
- Smith LB., Downs RJ (1974) Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*, Monograph 14: 1-662.
- Smith LB., Downs RJ (1977) Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*, Monograph 14: 663-1492.
- Smith LB., Downs RJ (1979) Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica*, Monograph 14: 1493-2142.
- Sousa RCOS, Neves IJ (1996) Leaf anatomy of four *Tillandsia* species. *Bromelia* 3:28-39.
- Sousa GM, Estelita MEM, Wanderley MGL (2005) Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. Ex. Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. *Revista Brasileira de Botânica* 28: 603-613.
- Sunell LA, Healey PL (1979) Distribution of calcium oxalate crystal idioblasts in corms of taro (*Colocasia esculenta*). *American Journal of Botany* 66: 1029-1032.
- Tomlinson PB (1969) **Anatomy of the monocotyledons: III Commelinales Zingiberales**. Oxford, Oxford University Press. 446p.
- van der Merwe AM, van der Walt JJA, Marais EM (1994) Anatomical adaptations in the leaves of selected fynbos species. *South African Journal of Botany* 60: 99-107.