



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA**

MARIA EDUARDA DOS SANTOS

**ATRIBUTOS DAS ESCAMAS PELTADAS DE *TILLANDSIA* QUE FAVORECEM A
ABSORÇÃO FOLIAR DE ÁGUA**

**UBERLÂNDIA
2024**

MARIA EDUARDA DOS SANTOS

**ATRIBUTOS DAS ESCAMAS PELTADAS DE *TILLANDSIA* QUE FAVORECEM A
ABSORÇÃO FOLIAR DE ÁGUA**

Trabalho de Conclusão de Curso
apresentado ao Instituto de Biologia, da
Universidade Federal de Uberlândia, como
pré-requisito para a conclusão da Graduação
em Ciências Biológicas.

Orientadora: Dr^a. Ana Sílvia Franco Pinheiro
Moreira (Instituto de Biologia- UFU)
Coorientadora: Me. Jéssica Ferreira de Lima
(Instituto de Biologia- UFU)

**UBERLÂNDIA
2024**



ATA DE DEFESA - GRADUAÇÃO

Curso de Graduação em:	Ciências Biológicas: Licenciatura Integral				
Defesa de:	Trabalho de Conclusão de Curso II - INBIO31804				
Data:	19/04/2024	Hora de início:	14:00	Hora de encerramento:	16:15
Matrícula do Discente:	11911BIO009				
Nome do Discente:	Maria Eduarda dos Santos				
Título do Trabalho:	Atributos das escamas peltadas de <i>Tillandsias</i> que favorecem a absorção foliar de água.				
A carga horária curricular foi cumprida integralmente?		(x) Sim () Não			

Reuniu-se na Sala 2D14, Campus Umuarama, da Universidade Federal de Uberlândia, a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Curso de Graduação em Ciências Biológicas, assim composta: Professores: Vinícius Lourenço Garcia de Brito - INBIO/UFU; Vinícius Coelho Kuster - UFJ; e Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira - INBIO/UFU, orientadora da candidata.

Iniciando os trabalhos, a presidente da mesa, Dra. Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira, apresentou a Comissão Examinadora e a candidata, agradeceu a presença do público, e concedeu a discente a palavra, para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação da discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do curso.

A seguir a senhora presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos examinadores, que passaram a arguir a candidata. Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando a candidato:

(x) Aprovado(a) sem nota.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira, Professor(a) do Magistério Superior**, em 19/04/2024, às 16:21, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Vinicius Lourenço Garcia de Brito, Professor(a) do Magistério Superior**, em 19/04/2024, às 16:22, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Vinicius Coelho Kuster, Usuário Externo**, em 09/05/2024, às 17:28, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0, informando o código verificador **5350729** e o código CRC **BA7F6347**.

Minha mãe achava estudo
a coisa mais fina do mundo.

Não é.

A coisa mais fina do mundo é o
sentimento.

Aquele dia de noite, o pai fazendo
serão,

ela falou comigo:

“coitado, até essa hora no serviço
pesado”.

Arrumou pão e café, deixou tacho no
fogo com água
quente.

Não me falou em amor.

Essa palavra de luxo.

Adélia Prado

AGRADECIMENTOS

Os meus anos de graduação foram movidos por uma intensa relação com os conteúdos curriculares e com as atividades extracurriculares e de pesquisa. Traços de uma infância muito marcada pelas brincadeiras de inventar sozinha e por horas uma escrita no papel (ou pelo menos tentar) me deixando pouco tempo para brincar com o outro. Entrar em uma Universidade Pública e de qualidade é um privilégio da qual sou grata. A Universidade Federal de Uberlândia me proporcionou muito tempo de aprendizado acadêmico, mas também me mostrou uma outra parte da formação que eu não era capaz de enxergar apenas brincando com o papel e a caneta, as pessoas. São elas que eu quero agradecer aqui. Desde já, me desculpo por aquelas que por limitação de espaço ou memória, faltarão aqui. Saibam que a gratidão a vocês também está dentro de mim.

Agradeço:

À Maria Aparecida, por incontáveis motivos que não cabem em uma vida, nem no papel, principalmente por acreditar e insistir no meu ser e experienciar da vida, mesmo quando eu insisto a ela faltar, mesmo que isso lhe custe abdicar um tanto. Sou muito feliz e grata de ter você como mãe.

A Wilson, (em memória). Por não deixar faltar papel e caneta em casa. Por ficar em paz sabendo que iria me formar. Pai, conto para todo mundo que amava que você me levasse para a escola, porque me comprava um segundo lanche (menos saudável) escondido da mamãe. Com isso, você me ensinou cedo a teimar e embora tenha me deixado no meio deste caminho, criou base para que eu pudesse continuar. Este trabalho tem muito de você e de teimosia ou liberdade.

Aos meus irmãos Caroline e Carlos. Carlinhos, meus últimos anos de graduação não seriam os mesmos sem você, a sua força, os nossos cafés da manhã com a mamãe, as suas caronas, sua disposição, alegria e falatório matutinos, me motivando. Carol, obrigada por me ensinar que apoio, cuidado e carinho sustentam distâncias.

A todos os amigos que construí ao longo desta trajetória.

À Ana Beatriz, pela presença em cada momento importante nestes cinco anos. Pela liberdade de nos estranharmos. Pelo cuidado. Por me ensinar a gostar de quiabo de air fryer e tantas outras coisas. Por confiar em mim, quando eu confiava mais em você. Por acolher o ódio e o defeito.

À Thais, por me ensinar que viver é melhor que pensar. Pelo cuidado. Pela incrível capacidade de fazer ficar leve cada momento difícil. Por cada risada.

À Izadora, por aprendermos juntas a falar sobre as nossas diferenças e sustentá-las.

Aos amigos que construí no Laboratório de Fisiologia Vegetal por me acolherem com tanto incentivo, carinho, bolos e cafés. Vocês me ensinaram a importância de estar junto com a caneta e o papel, na ciência e na vida. Sinto aqui, necessidade de fazer agradecimentos direcionados.

À Amanda por falar com tanto carinho das epífitas.

Ao Denny pela ajuda na primeira coleta, por insistir que eu vá a campos e por me fazer pensar em constelações.

À Gisely por me ensinar que “uma porta, às vezes, é só uma porta mesmo” e pelo doce de banana da sua terra que até ontem eu lembrava bem o sabor.

À Meirielly pelas caronas até a minha casa e por sempre se preocupar em perguntar como eu estava na pesquisa.

-

Me lembro da primeira aula que ouvi o que não era ciência. Gostava muito da ideia de fazer ciência e a fazia, mas não me enxergava assim, cientista. Nesta sessão, agradeço as mulheres que com carinho e força me mostraram ser possível fazer uma ciência parecida comigo e não menos hipotético-dedutiva por isso.

À Jéssica, por ter aceitado o convite de coorientação. Por doar o seu tempo a esta pesquisa, pela análise dos dados e pela generosidade da presença. Você me ensinou que não se faz ciência sozinha, sigo repetindo isso.

À Ana Silvia, por abrir as portas da sua sala de aula, do seu laboratório e da sua casa. Por organizar as “raves” que acontecem na minha cabeça, sentar-se junto, passar café e me ensinar tanto nesse e em tantos outros aspectos. A pesquisa não seria possível sem a infraestrutura forte e acolhedora que você construiu. Agradeço a sua trajetória, por ter apostado em mim e ter caminhado tanto para que pudéssemos caminhar.

À caminhada de tantas outras mulheres cientistas que construíram o chão para nós.

Ao Laboratório de Anatomia e Desenvolvimento Vegetal e Interações. Denis Coelho, te agradeço por me permitir usar a sua infraestrutura e junto a Ana Silvia me acolher junto à sua família e me incluir em viagem e atividades de pesquisa e extensão.

À Patrícia, por tornar o Ladevi um lugar muito bom de habitar junto.

Ao Laboratório Multiusuário do Instituto de Química por permitir a realização do mev.

Ao Vinícius Kuster, por ser solícito a leitura deste trabalho e contribuir tanto.

Ao Vinícius Brito, por aceitar com alegria o convite para a banca, pelas inúmeras oportunidades de aprendizagem que é tê-lo como professor, por acreditar tanto em mim e ensinar aquilo que a ciência não é.

A Hércules Moura Martins,

e a todos os outros professores e professoras que eu tive e tenho o privilégio de aprender com, conviver e chamar de amigos.

À Universidade Federal de Uberlândia e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior, pelos incentivos financeiros na formação e na pesquisa.

Aqueles que pensam na ciência e na educação como ferramentas formadoras de pessoas.

Este trabalho, antes de ser meu, é de todos vocês!

À Maria Aparecida, Wilson
Luiz (em memória), Carlos e
Caroline, pelo tempo que a minha
brincadeira de caneta e papel os
tomou, dedico.

RESUMO

A absorção foliar de água (FWU) é uma estratégia utilizada pelas plantas há pelo menos 300 anos. No cenário atual, marcado pelo aumento da temperatura global, absorver água pelas folhas é importante para que as plantas que habitam ecossistemas frágeis, como matas nebulares e o ambiente epifítico, possam lidar com os danos que o aumento da temperatura ambiente causa. Algumas epífitas possuem folhas cobertas por escamas peltadas, um tipo de tricoma especializado para a absorção de água foliar. Foi proposto que variações estruturais e químicas destes tricomas especializados favorecem a absorção foliar de água, tendo este trabalho como objetivo: (a) verificar se a disponibilidade de água no tecido influencia a FWU destas espécies; (b) verificar se características como a densidade das escamas e a forma das escamas afetam a taxa de absorção de água e sua velocidade; (c) verificar a distribuição de lignina, suberina e pectinas ao longo das escamas, procurando entender quais características da parede favorecem o transporte apoplástico. Foi percebido que a capacidade de armazenamento de água nos tecidos influenciou positivamente a FWU e embora exista a proposta de um trade-off entre essas duas funções, o que parece comprometer a FWU é o conteúdo relativo de água presente nas folhas dos indivíduos. A FWU foi influenciada por alguns parâmetros relacionados à forma das escamas peltadas, porém muitos parâmetros não apresentaram relações funcionais significativas. Indivíduos com menor densidade de tricomas e aqueles com maior área da ala absorveram maior quantidade de água pelas folhas (C_{max}), sendo estabelecidas relações funcionais significativas para os indivíduos de *T. pohliana*, mostrando que o investimento em tricomas varia conforme a sua interação com a água. Relações significativas foram estabelecidas entre a disformidade do disco central e o C_{max} , onde indivíduos que possuem discos centrais mais disformes absorveram mais água pelas folhas. Nas junções celulares, na parede primária das alas, da cúpula, das células que compõem a haste, na substância mucilagínosa dispersa em seu citoplasma e na parede primária da epiderme foliar é observada a presença de pectinas que favorecem o transporte de água via apoplasto até o interior da folha. O presente estudo mostra que existem características das escamas peltadas que favorecem a absorção foliar de água e algumas delas podem ter evoluído por seleção natural. A presença dessas características nos organismos é importante para que plantas que habitam ecossistemas frágeis, como as epífitas, lidem com o aumento da temperatura global.

Palavras-chave: anatomia funcional; absorção foliar de água; ecofisiologia vegetal

ABSTRACT

Foliar water uptake (FWU) has been a strategy used by plants for at least 300 years. In the current scenario, marked by the increase in global temperature, absorbing water through the leaves is important so that plants that inhabit fragile ecosystems, such as cloud forests and epiphytic environments, can deal with the damage caused by the increase in ambient temperature. Some epiphytes have leaves covered in peltate scales, a type of trichome specialized for leaf water absorption. It has been proposed that structural and chemical variations in these specialized trichomes favour leaf water absorption, and this work aimed to: (a) check whether the availability of water in the tissue influences the FWU of these species; (b) check whether characteristics such as the density of the scales and the shape of the scales affect the rate of water absorption and its speed; (c) check the distribution of lignin, suberin and pectins along the scales, trying to understand which characteristics of the wall favour apoplastic transport. It was found that the water storage capacity of the tissues positively influenced FWU and although there is a proposed trade-off between these two functions, what seems to compromise FWU is the relative water content present in the leaves of the individuals. FWU was influenced by some parameters related to the shape of the peltate scales, but many parameters did not show significant functional relationships. Individuals with a lower density of trichomes and those with a larger wing area absorbed more water through the leaves (C_{max}), and significant functional relationships were established for individuals of *T. pohliana*, showing that investment in trichomes varies according to their interaction with water. Significant relationships were established between the deformity of the central disk and the C_{max} , where individuals with more deformed central disks absorbed more water through the leaves. In the cell junctions, in the primary wall of the wings, of the cupula, of the cells that make up the stem, in the mucilaginous substance dispersed in its cytoplasm and in the primary wall of the leaf epidermis, the presence of pectins is observed which favor the transport of water via the apoplast to the interior of the leaf. This study shows that there are characteristics of peltate scales that favor leaf water absorption and some of them may have evolved by natural selection. The presence of these characteristics in organisms is important for plants that inhabit fragile ecosystems, such as epiphytes, to cope with rising global temperatures.

Keywords: functional anatomy; foliar water absorption; plant ecophysiology

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
MATERIAIS E MÉTODOS	14
Material de estudo.....	14
Balanço hídrico	14
Microscopia de fluorescência	15
Análises estruturais	16
Análises de dados	17
Histoquímica.....	16
RESULTADOS	17
Balanço hídrico	17
Atributos das escamas peltadas	19
Relações funcionais estabelecidas	21
Histoquímica.....	22
DISCUSSÃO	23
CONCLUSÃO	26
REFERÊNCIAS	26
ANEXOS	32

INTRODUÇÃO

A absorção de água pelas folhas (FWU) foi descrita pela primeira vez há pelo menos 300 anos (HALES, 1727), porém os estudos se intensificaram em 2004 quando foi demonstrado que as sequoias captam pelas folhas até 30% da água utilizada em seu metabolismo (BURGESS & DAWSON, 2004). Essa descoberta ganhou espaço e tem sido alvo de estudos que mostram a importância da FWU diante do aumento da temperatura global, principalmente na prevenção de danos indiretos causados aos fotossistemas e especialmente em plantas que crescem em ecossistemas frágeis, como matas nebulares (ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2013). Tal fragilidade é reconhecida também no ambiente epifítico, especialmente em plantas epífitas no Cerrado. A sazonalidade hídrica marcante, com baixas taxas de umidade relativa do ar ao longo do dia na estação seca das fitofisionomias savânicas (que já apresentam poucos forófitos disponíveis), trazem a FWU como uma alternativa para as espécies epífitas da região que podem aproveitar o leve aumento da umidade do ar no período noturno (LIMA, et al., 2023).

A absorção foliar de água é efetiva quando há a entrada de água até os tecidos mais internos do mesófilo, ela ocorre quando o potencial hídrico da folha é mais negativo do que o meio imediatamente próximo a ela (RUNDEL, 1982) podendo ser influenciada por características estruturais da folha, como a variação na composição pectínica e celulósica da parede celular (BOANARES et al., 2018). Boanares e seus colaboradores (2018) mostraram que espécies de diferentes famílias de plantas do Cerrado com maior taxa de FWU tinham mais pectinas nas paredes celulares.

A absorção foliar de água ocorre em diversos organismos vegetais e em diferentes ecossistemas (BRESHEARS et al., 2008; GOLDSMITH; MATZKE; DAWSON, 2013; BOANARES et al., 2019). Epífitas atmosféricas, como espécies de *Tillandsia* e *Vriesea*, são consideradas xerófitas e caracterizadas pela presença de folhas suculentas cobertas por uma densa cobertura de tricomas absorventes (BENZING, 1976). Esses tricomas, conhecidos como escamas peltadas, constituem uma característica adaptativa das bromélias em função do seu hábitat, promovendo FWU frente ao papel de absorção de água do sistema radicular (BENZING, 1976, 2000; TOMLINSON, 1969). Nas *Tillandsia*, os tricomas conhecidos como escamas peltadas recobrem toda a epiderme foliar (BENZING, 1980). Nas bromélias aéreas, sem formação de tanque, a presença das escamas peltadas ao longo da lâmina foliar pode variar com relação às faces da folha, com espécies que apresentam maior número de escamas na face adaxial do que na face abaxial (KLEINGESINDS et al., 2018).

A estrutura da escama peltada das espécies de *Tillandsia* é formada por um talo também chamado de haste e um escudo (BENZING 1976, 2000; PIERCE, 2007). O talo é um eixo alongado anticlinalmente formado por três a cinco células dispostas uma sobre a outra, onde as basais são chamadas de células do pé, enquanto as apicais, células da cúpula. (MEZ, 1904; BENZING, 2000; PAPINI et al., 2010; BENZING, 1976; RAUX; GRAVELL; DUMAIS, 2020). O escudo refere-se ao eixo paralelo à superfície foliar, sendo formado por um disco central composto por quatro células centrais e alguns anéis concêntricos de monocamadas de células, de onde partem as asas (também chamadas de alas) (MEZ, 1904; BENZING, 2000; PAPINI et al., 2010; BENZING, 1976; RAUX; GRAVELL; DUMAIS, 2020). As células do escudo são conectadas a célula cúpula (célula distal do talo) e ela, conectada ao mesofilo da folha através das células mais basais do talo, as células do pé. Assim como as células do pé, as células da cúpula têm camadas de cutículas adicionais nas paredes laterais que direcionam o fluxo de água líquida para o mesofilo e evitam o fluxo capilar dentro do espaço da parede que conecta o escudo ao mesofilo (RAUX; GRAVELL; DUMAIS, 2020). As células do pé possuem membranas semipermeáveis que não permitem que o fluxo de água do mesofilo retorne às células da cúpula e do escudo, favorecendo o fluxo de água unidirecional (RAUX et al., 2020).

A espessura da parede celular determina a flexibilidade do escudo e tende a ser mais fina quanto mais próxima da região de fixação às células adjacentes (BENZING; SEEMANN; RENFROW, 1978). A parede celular funciona como uma dobradiça, permitindo que a superfície superior do escudo encurte à medida que a parede inferior das células do disco, quando secas, se dobre para cima (BENZING; SEEMANN; RENFROW, 1978). A força dessa torção, em alguns casos, é capaz de elevar as asas ou, em outros, posicioná-las perpendicularmente a folha, a depender do número de camadas de células do disco central (BENZING; SEEMANN; RENFROW., 1978). Assim, aumentando a camada limite, a flexibilidade da sobreposição das células do escudo, possibilitadas pela variação na espessura da parede celular das células do seu disco central, reduzem a perda de água por transpiração (BENZING; SEEMANN; RENFROW, 1978). A composição da parede celular pode favorecer, ainda, em algumas famílias de plantas do Cerrado, a quantidade e a velocidade da absorção foliar de água (BOANARES et al., 2018), mas ainda não há um consenso sobre a influência dessa e de outras variações estruturais e funcionais das escamas peltadas no favorecimento da absorção foliar de água e o percurso de entrada da água até os tecidos mais internos da folha.

Frente às características das escamas peltadas apresentadas e aos atributos que favorecem a absorção foliar de água, foi proposto que variações estruturais e químicas

destes tricomas especializados favorecem a absorção foliar de água, tendo este trabalho como objetivo: (a) verificar se a disponibilidade de água no tecido da folha influencia a FWU destas espécies; (b) verificar se características como a densidade das escamas e a forma das escamas afetam a taxa de absorção de água e sua velocidade; (c) verificar a distribuição de lignina, suberina e pectinas ao longo das escamas, procurando entender quais características da parede favorecem o transporte apoplástico.

MATERIAIS E MÉTODOS

Material de estudo

A coleta dos indivíduos de *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f, *Tillandsia pohliana* e *Tillandsia recurvata* (L.) L. (Fig. 1) foi feita em várias espécies de forófitos encontrados no perímetro do campus Umuarama (18° 53' 8.099" S 48° 15' 33.023" W), da Universidade Federal de Uberlândia, localizada na zona urbana do município de Uberlândia, Minas Gerais, entre maio de 2023 e março de 2024.

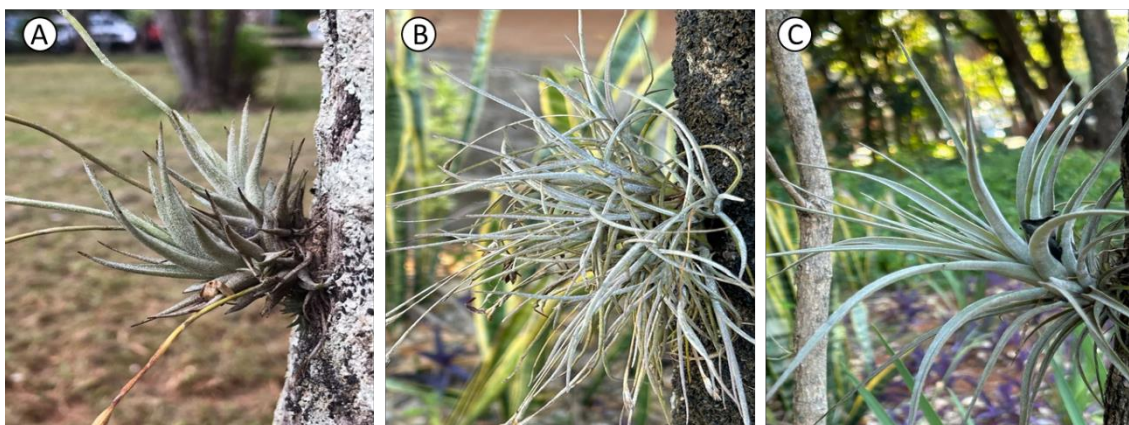


Fig.1 Espécies de *Tillandsia* coletados no campus Umuarama da Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. (A) *T. loliacea* (B) *T. recurvata* (C). *T. pohliana*.

Balanço hídrico

Os experimentos de absorção foliar de água (FWU) e as outras variáveis do balanço hídrico, conteúdo de saturação hídrica (CSH) e conteúdo relativo de água (CRA), foram realizados em cinco indivíduos de cada espécie (n=5). A FWU foi feita no período da manhã (5:30min- 10:30min), assim como as outras variáveis do balanço hídrico. Uma

folha da porção intermediária da roseta (a partir do terceiro nó) de cada indivíduo foi selecionada para os experimentos.

No início da FWU, as folhas foram pesadas em balança de precisão para obtenção da massa fresca (MF). Cada folha foi imersa em recipientes com água destilada durante cinco horas. Nas primeiras duas horas, as folhas foram retiradas da água para pesagem a cada 15min; dado duas a quatro horas de experimento, as folhas foram retiradas da água para pesagem a cada 30min; na quinta hora de experimento as folhas são retiradas uma última vez para pesagem. A cada intervalo de retirada das folhas da imersão para pesagem, elas foram secas com toalha de microfibra para a retirada da água superficial como proposto por Liang et al. (2009). Ao término do experimento, as folhas foram pesadas para obtenção da massa túrgida (MT) e posteriormente secas em estufa por 48h à 60°C para obtenção da massa seca (MS). A absorção foliar de água foi quantificada utilizando o software Sigma Plot, conforme a equação $\Delta C = \Delta C_{\max} (1 - e^{-k t})$ que descreve a capacidade máxima de absorção de água ($C_{\max}$) e a taxa de absorção (k) para o tempo (t) (Liang et al. 2009). $\Delta C = (C - C_i)$ é a diferença entre o teor atual de água foliar e o teor inicial de água foliar ou o incremento da absorção de água foliar. $\Delta C_{\max} = (C_s - C_i)$ é a diferença máxima entre o teor de água saturado nas folhas e teor de água inicial nas folhas, que representa a capacidade de absorção de água pelas folhas.

Compondo o balanço hídrico foram obtidas as variáveis conteúdo de saturação hídrico (CSH) e o conteúdo relativo de água (CRA). O CSH foi determinado pela diferença entre a massa túrgida (MT) e massa seca (MS), dividido pela massa seca, sendo: $CSH = (MT - MS) / MS$ (OGBURN & EDWARDS, 2012) e o conteúdo relativo de água (CRA) pela diferença entre a massa fresca (MF) e a massa seca (MS) dividido pela diferença entre a massa túrgida (MT) e a massa fresca (MF) multiplicado por 100%, sendo: $CRA = (MF - MS) / (MT - MF) * 100\%$ (TURNER, 1981).

Microscopia de fluorescência

O marcador apoplástico fluorescente foi usado na microscopia de fluorescência para distinguir a via anatômica de FWU. Em placas de Petri, 3 folhas frescas coletadas de três indivíduos de cada uma das três espécies de *Tillandsia* foi selada com parafina na base. Em uma folha foi aplicado 100 µl de solução aquosa de Lúifer Yellow (LY) a 1% (LY; sal de dilítio CH; Sigma) na região mediana com o auxílio de uma pipeta na face abaxial e em outra folha na face adaxial. Para controle, foi aplicada água destilada nas duas faces da região mediana da superfície foliar de uma terceira folha. As placas de Petri foram embrulhadas em papel alumínio criando uma câmara escura e úmida

(WINDHOLZER; 2005; ELLER; LIMA; OLIVEIRA, 2016). Cortes transversais à mão com auxílio da lâmina de barbear foram feitos na região onde o marcador foi aplicado. Lâminas histológicas foram montadas em glicerina 50% e os cortes foram observados em epifluorescência (Leica DM2500, Wetzlar, Alemanha).

Análises estruturais

A microscopia eletrônica de varredura foi usada para a observação estrutural e disposição das escamas ao longo da lâmina foliar. Secções transversais da região mediana da folha de cada espécie de *Tillandsia* foram fixadas em série etílica de 50% e 100% por 3h, pós-fixadas em tetróxido de ósmio 1%, secas em ponto crítico de dióxido de carbono e recobertas em ouro (POTIGUARA et al. 2009), para posterior observação em microscópio de varredura (MEV; Tescan, VEGA 3 LMU).

Folhas intermediárias dos mesmos indivíduos utilizados para avaliações do balanço hídrico de cada espécie foram fixadas em FAA50 (formalina, ácido acético, álcool etílico 50% na proporção de 1:1:18 v/v) e armazenadas em tubos Falcon com etanol 70%, após 48h (JOHANSEN, 1940). As escamas peltadas foram separadas da epiderme foliar através da raspagem na região mediana com o auxílio da lâmina de barbear. O material foi colocado em lâminas com glicerina 50%, coradas com safranina e fotomicrografadas em microscópio Leica® DM500 acoplado à câmera digital ICC50 HD (Leica, DM500, Alemanha) usando o software LAS EZ 3.4 DVD 272 Leica®. Medidas da área total da escama, circularidade total, área do disco e circularidade do disco foram feitas utilizando o software Image J, sendo a circularidade: $4\pi * \text{área}/\text{perímetro}^2$, onde o valor 1.0 indica um círculo perfeito e valores mais próximos de 0.0 um formato alongado. A área da ala foi obtida através da diferença entre a área total e a área do disco.

O cálculo da densidade de escamas foi feito a partir de micrografias feitas utilizando o software LAS EZ Leica® acoplado a lupa LAS V410 Leica® ajustada em maior aumento (8x) com o foco na região mediana da folha, nas faces abaxial e adaxial e com duplicadas intraespecíficas, de duas folhas de cada cinco indivíduos de cada uma das três espécies. Exceto para os indivíduos de *Tillandsia recurvata* em que apenas uma das faces foi micrografada, devido à sua intrincada estrutura foliar. A contagem por área foi realizada no software Image J, sendo a área ajustada conforme a escala da micrografia.

Histoquímica

Secções transversais e longitudinais da região mediana foliar de indivíduos recém coletados (n=3) foram feitas à mão livre com auxílio de lâmina de barbear. As secções

foram embebidas com sudan III por 30 minutos para localizar lipídeos (SASS, 1951); vermelho de rutênio por 5 minutos para pectinas (CHAMBERLAIN, 1932 modificado) e para lignina foi utilizada solução de floroglucinol 1% e ácido clorídrico 25%, por 5 minutos (JOHANSEN, 1940). As lâminas foram montadas com glicerina 50% e fotomicrografadas em microscópio Leica® DM500 acoplado à câmera digital ICC50 HD (Leica, DM500, Alemanha). Foram consideradas reações positivas para lignina (floroglucionol acidificado) a coloração vermelha, para lipídios (Sudan III) a coloração de amarelo-alaranjado ou vermelho e para substâncias pécicas (vermelho de rutênio) o vermelho.

Análises de dados

As análises estatísticas foram feitas usando a linguagem R versão 4.3.2 para testar a relação entre o conteúdo relativo de água e a absorção foliar de água; conteúdo de saturação hídrica e absorção foliar de água; a forma e densidade das escamas peltadas e a absorção foliar de água. Os testes ANOVA considerando a normalidade – Teste de Shapiro-Wilk e a homogeneidade de variâncias – Teste de Levene, foram feitos para os parâmetros: conteúdo relativo de água (CRA); velocidade de absorção foliar de água (k); área do disco central; densidade abaxial de escamas peltadas e densidade adaxial de escamas peltadas (transformação em log). O teste não paramétrico de Kruskal-Wallis foi realizado para o conteúdo de saturação hídrica (CSH) a capacidade máxima de absorção foliar de água (Cmax); a área total da escama peltada; a circularidade total da escama peltada e a circularidade do disco central da escama peltada e a área da ala. As diferenças entre as médias foram comparadas utilizando o teste post-hoc de TukeyHSD. A análise dos dados foi feita através do software GraphPad Prism 8 para verificar a relação entre as variáveis da FWU (Cmax e K) e o conteúdo relativo de água, conteúdo de saturação hídrica, a área total da escama, a circularidade da escama, a área do disco central, a circularidade do disco central, a área da ala, a densidade abaxial das escamas e a densidade adaxial das escamas. A relação foi estabelecida considerando os dados agrupados de todas as 3 espécies de estudo e os dados agrupados de uma única espécie.

RESULTADOS

Balanço hídrico

Os organismos analisados neste estudo absorveram água pelas escamas presentes nas folhas, sendo o marcador evidente por toda a estrutura da escama (Fig. 2). Os indivíduos

de *T. loliacea* absorveram a maior quantidade de água pelas folhas (Cmax) e tiveram maior CSH que as outras espécies, enquanto o CRA foi menor (Tabela 1). *Tillandsia recurvata* apresentou balanço hídrico semelhante a *T. loliacea*, mas não foram observadas variações no Cmax. Os indivíduos de *T. pohliana* absorveram pouca água pela folha (Cmax), baixos valores de CSH e maior CRA (Tabela 1). A velocidade de absorção foliar de água (K) foi igual nas três espécies investigadas (Tabela 1).

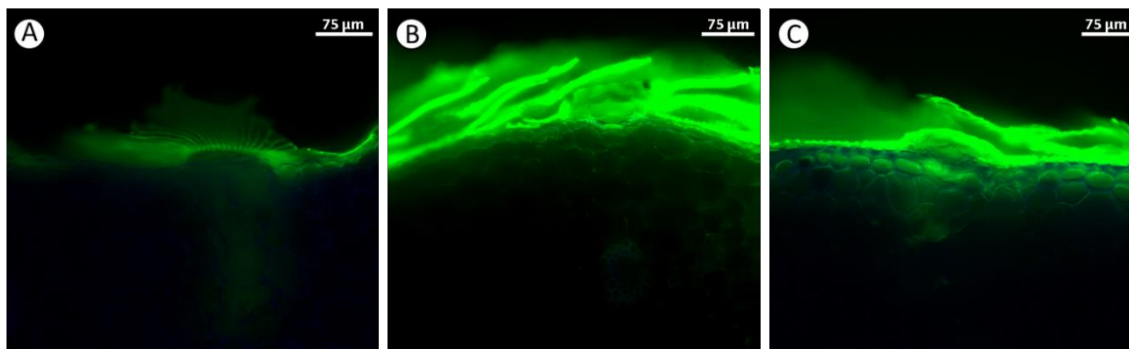


Fig. 2 Microscopia de fluorescência utilizando o marcador apoplástico fluorescente Lucifer Yellow para confirmar a absorção de água pelas escamas em espécies de *Tillandsia*. A – Impregnação de LY nas escamas peltadas de *Tillandsia loliacea* B – Impregnação de LY na escama peltada de *Tillandsia recurvata*. C – Impregnação de LY nas escamas peltadas de *Tillandsia pohliana*

Tabela 1: Balanço Hídrico de *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f; *Tillandsia recurvata* (L.) L e *Tillandsia pohliana* no período da manhã. Foram avaliados o conteúdo relativo de água (CRA), o conteúdo de saturação hídrica (CSH), a taxa de absorção de água (Cmax) e a velocidade de absorção de água (k).

Espécie	CRA (%)	CSH	Cmax (g cm ⁻² AF)	k
<i>Tillandsia recurvata</i>	27,39 ± 7,10b	12,37 ± 3,39a	38,70 ± 15,92 ab	0,01 ± 0,004
<i>Tillandsia loliacea</i>	36,25 ± 3,92b	11,40 ± 0,36a	45,01 ± 11,02a	0,006 ± 0,004
<i>Tillandsia pohliana</i>	50,46 ± 4,34a	6,61 ± 0,29b	3,31 ± 0,71b	0,01 ± 0,002
F-valor	23.97	Chisq = 9.5	Chisq = 9.98	2.11
p-valor	< 0.0001	< 0.01	< 0.01	> 0.05

Atributos das escamas peltadas

As escamas das três espécies apresentam estrutura similar. Porém, as alas das escamas de *T. loliaceae* apresentaram maior inclinação com relação à superfície das folhas, enquanto as escamas de *T. recurvata* apresentaram-se paralelas à superfície (Fig. 3). Os indivíduos das três espécies de *Tillandsia* apresentaram área total da escama e área do disco similares (tabela 2). *Tillandsia loliacea* teve menor circularidade total do que *T. recurvata* e *T. pohliana*, enquanto, a sua circularidade do disco foi semelhante à dos indivíduos das outras duas espécies, sendo que *T. pohliana* teve menor circularidade do disco que *T. recurvata*. Os indivíduos de *T. loliacea* tiveram uma maior área da ala do que os indivíduos de *T. recurvata*. A densidade de escamas peltadas na face abaxial foi menor em *T. pohliana* e maior em *T. recurvata*. *Tillandsia loliacea* não demonstrou variações quanto a densidade de escamas na face adaxial, mas os seus indivíduos tiveram uma menor densidade de escamas peltadas na face adaxial das folhas do que *T. pohliana*.

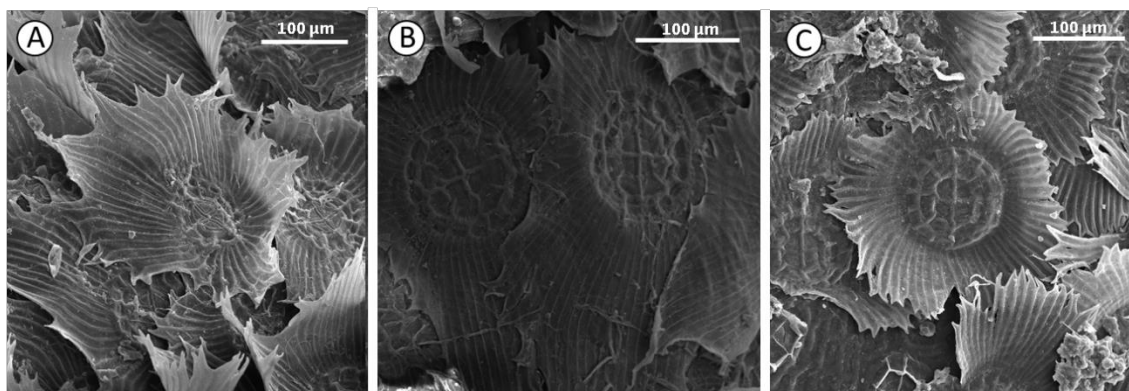


Fig. 3 Microscopia eletrônica de varredura mostrando as escamas peltadas em espécies de *Tillandsia*. A – Estrutura do escudo da escama peltada de *T. loliacea*. B – Estrutura do escudo da escama peltada de *T. recurvata* C – Estrutura do escudo da escama peltada de *T. pohliana*.

Tabela 2. Atributos Estruturais das Escamas Peltadas dos indivíduos de *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f; *Tillandsia recurvata* (L.) L e *Tillandsia pohliana*. As diferenças nas letras minúsculas mostram o nível da diferença significativa entre as espécies dada pelo teste Tukey com 0,05 nível de significância

Espécie	Área Total da Escama Peltada (mm ²)	Circularidade Total da Escama Peltada	Área do Disco da Escama Peltada (mm ²)	Circularidade do Disco da Escama Peltada	Área da Ala da Escama Peltada (mm ²)	Densidade Abaxial de Escamas Peltadas (Nb mm ⁻²)	Densidade Adaxial de Escamas Peltadas (Nb mm ⁻²)
<i>T. recurvata</i>	0,08± 0,01	0,58± 0,14a	0,01± 0,002	0,997± 0,003a	0,06± 0,01b	35,56± 7,68a	--
<i>T. loliacea</i>	0,09± 0,01	0,26± 0,08b	0,01± 0,002	0,995± 0,009ab	0,08± 0,01a	33,46± 6,40ab	32,70± 6,06b
<i>T. pohliana</i>	0,09± 0,02	0,62± 0,17a	0,01± 0,002	0,992± 0,007b	0,07± 0,02ab	28,53± 6,91b	40,97± 10,62a
F-valor	Chisq = 4.79	Chisq = 52.91	3.17	Chisq = 9.70	Chsiq = 7.46	5.09	9.52
p-valor	> 0.05	< 0.0001	> 0.05	< 0.01	< 0.05	< 0.01	< 0.01

Relações funcionais estabelecidas

A capacidade máxima de absorção foliar de água (Cmax) aumentou com um menor conteúdo relativo de água (CRA), enquanto o conteúdo de saturação hídrica (CSH) influencia positivamente o Cmax (Fig. 4A e B). Nos indivíduos de *T. loliacea*, o aumento da velocidade de absorção foliar de água (k) foi diretamente proporcional ao aumento do seu CRA (Fig. 4C).

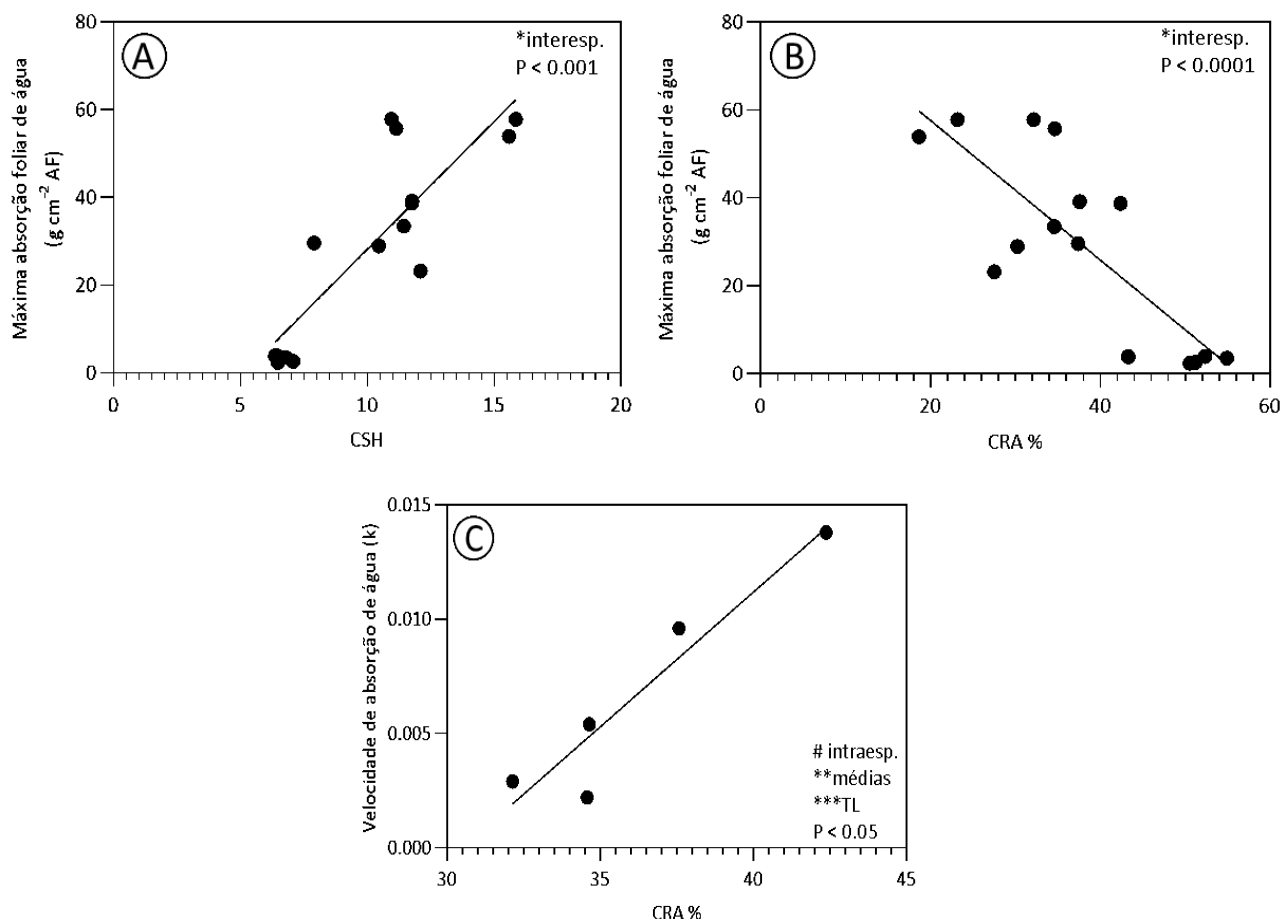


Fig. 4 Relações funcionais estabelecidas dentro do balanço hídrico e entre os parâmetros da absorção foliar de água e os atributos estruturais das escamas peltadas. A – Máxima absorção foliar de água (Cmax) e conteúdo de saturação hídrica (CSH). B– Máxima absorção foliar de água (Cmax) e conteúdo relativo de água (CRA). C – Velocidade de absorção de água (k) e conteúdo relativo de água (CRA). D – Máxima absorção foliar de água (Cmax) e circularidade do disco central. *Análises Interespecíficas: feitas com as médias dos dados de todas as espécies agrupados. # Análises intraespecíficas: feitas apenas com as médias dos dados dos indivíduos de uma única espécie. ***TL: Referência aos indivíduos de *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f.

A FWU foi influenciada pela forma das escamas peltadas, porém muitos parâmetros não apresentaram relações funcionais significativas (ANEXO A e B). Indivíduos com menores valores de circularidades do disco, ou seja, discos mais alongados ou disformes, possuem um aumento na capacidade máxima de absorção foliar de água, enquanto àqueles com discos mais próximos da circularidade perfeita (1.0) possuem menor Cmax (Fig. 5B). Os indivíduos de *T. pohliana* que possuíam menor densidade de escamas peltadas na face abaxial tiveram maior velocidade de absorção foliar de água (Fig. 5A).

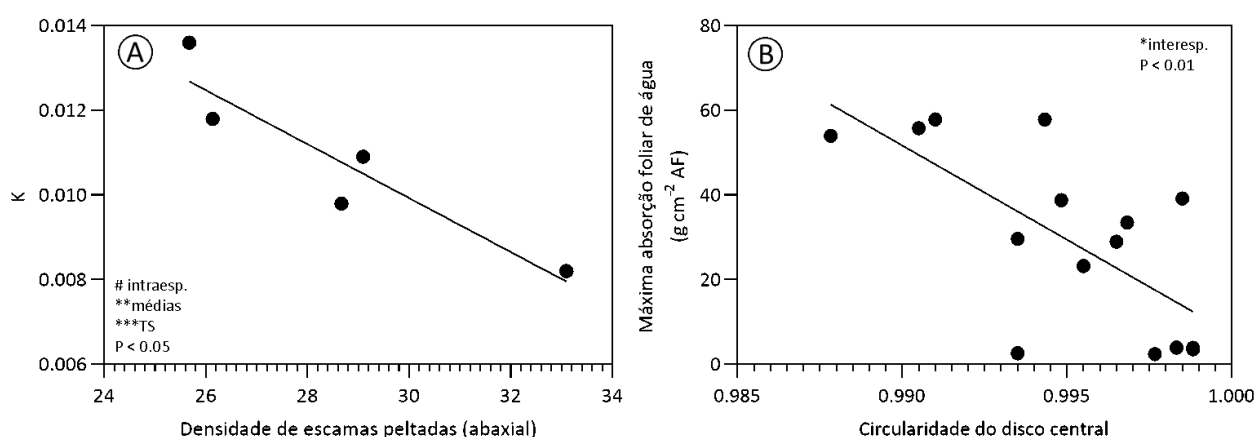


Fig. 5 Relações funcionais estabelecidas dentro do balanço hídrico e entre os parâmetros da absorção foliar de água e os atributos estruturais das escamas peltadas. A – Velocidade da absorção foliar (k) e densidade de escamas peltadas abaxial. B– Máxima absorção foliar de água (C_{max}) e circularidade do disco central. *Análises Interespecíficas: feitas com as médias dos dados de todas as espécies agrupados. # Análises intraespecíficas: feitas apenas com as médias dos dados dos indivíduos de uma única espécie. ***TS Referência aos indivíduos de *Tillandsia pohliana*.

Histoquímica

A composição química das escamas foi semelhante nos indivíduos das três espécies estudadas (Fig.6). A presença de lignina não foi identificada nas escamas peltadas de *T. pohliana*, *T. recurvata* e *T. loliacea*. Há a presença de uma camada de lipídios depositada sobre a parede celular periclinal externa das células da epiderme foliar que se estende até a parede celular anticlinal da cúpula e das células basais das escamas peltadas. Esse padrão é mantido nos indivíduos das três espécies de *Tillandsia*.

As pectinas estão presentes nas paredes das alas dos indivíduos das espécies estudadas, na parede primária da epiderme foliar e nas impregnações das células. Há a presença de pectinas na parede celular das células que compõem a haste, sendo mais evidente nos indivíduos de *T. pohliana* e *T. recurvata* do que *T. loliacea*. No citoplasma das células que compõem a haste, as pectinas são encontradas nas substâncias mucilaginosas. As pectinas estão na parede primária da célula cúpula, mas esse depósito se faz menos intenso nos indivíduos de *T. recurvata*.

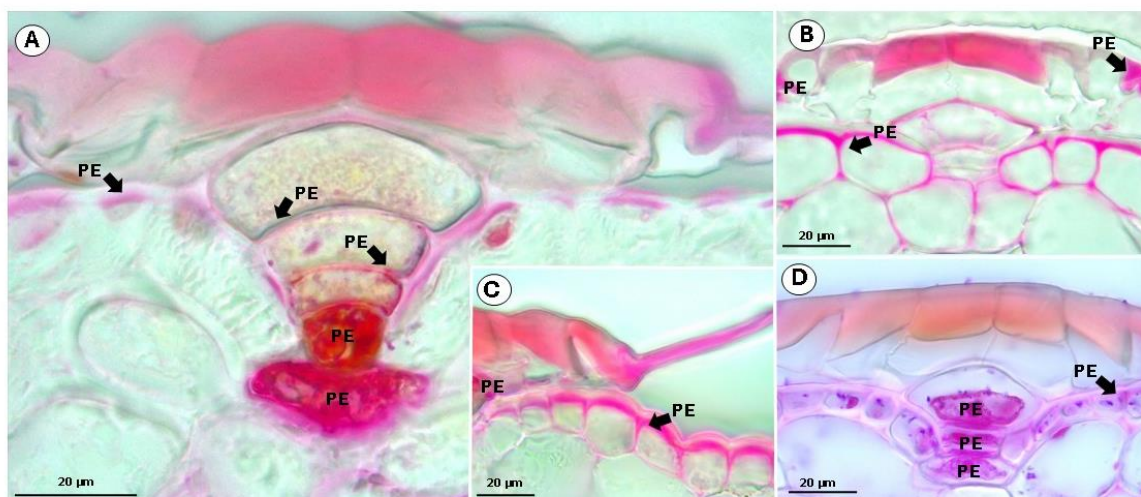


Fig. 6 Histoquímica das escamas peltadas. A – Escama Peltada de *Tillandsia pohliana* corada em vermelho de rutênio. B – Escama Peltada de de *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f. corada em vermelho de rutênio C – Escama Peltada de de *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f. corada em vermelho de rutênio D – Escama Peltada de *Tillandsia recurvata* (L.) corada em vermelho de rutênio. Setas e PE= indicando a presença de pectinas.

DISCUSSÃO

Alguns atributos das escamas de *T. loliacea*, *T. recurvata* e *T. pohliana* favorecem a absorção foliar de água. A capacidade de armazenamento de água nos tecidos influenciou positivamente a FWU, enquanto o conteúdo relativo de água exerceu uma influência negativa sobre ela. A FWU foi influenciada por alguns parâmetros relacionados à forma das escamas peltadas, porém muitos parâmetros não apresentaram relações funcionais significativas. Indivíduos com menor densidade de tricomas e indivíduos com maior área da ala absorveram maior quantidade de água pelas folhas (C_{max}), mas foram

estabelecidas relações funcionais apenas para *T. pohliana*. Relações significativas foram estabelecidas entre a disformidade do disco central e o Cmax. Na parede celular do disco central, cúpula, alas e na parede celular periclinal da epiderme foliar estão presentes pectinas, um indicativo do modo em que a água perpassa as células da folha.

A absorção foliar de água é considerada para algumas espécies um trade-off entre o quanto o indivíduo é capaz de absorver água e o quanto ele é capaz de reter ela nos seus tecidos (ZHI-LI et. al., 2021). Um trade-off entre essas duas funções é descrito em algumas espécies de *Dendrobium*, pois à medida que os tricomas foliares facilitaram o Cmax, eles também permitiram uma rápida evapotranspiração, além disso, uma menor capacidade de armazenamento de água nos tecidos foi evidente nas espécies com esse comprometimento entre funções (ZHI-LI et. al., 2021).

É proposto por Gotsch e colaboradores (2015) que a capacidade máxima de absorção foliar de água é influenciada pela capacidade de armazenamento de água nos tecidos, onde epífitas com menor capacidade de armazenamento de água nos seus tecidos, lidariam melhor com a seca apresentando alta FWU. Por outro lado, espécies com grande capacidade de armazenamento de água nos tecidos como *Tillandsia utriculata* absorvem menos água pelas folhas, entretanto, ela é sustentada por mais tempo em seus tecidos (ROSADO- CALDERÓN, 2018) (BERRY et al., 2019).

Nos indivíduos de *T. loliacea*, *T. recurvata* e *T. pohliana*, a capacidade de armazenar água nos tecidos não comprometeu a capacidade de absorção foliar de água. Ao contrário do trade-off observado em algumas espécies, a capacidade de armazenar água nos tecidos foi proporcional a quantidade de absorção foliar de água. Isso foi apoiado por uma relação positiva entre o CSH e o Cmax nos indivíduos de *T. loliacea*, *T. recurvata* e *T. pohliana*. O que parece comprometer a FWU nos indivíduos deste estudo não é a capacidade de armazenamento de água nos tecidos, mas o quanto de água está presente neles em determinado momento.

Os tecidos foliares são vistos, comumente, como estruturas saturadas em água e com potencial hídrico maior do que o da atmosfera, o que leva a saída de água pelas estruturas foliares (CERNUSAK et al., 2018). A água flui da atmosfera para o interior da folha, quando há uma inversão de potencial hídrico (OLIVEIRA et. al., 2014; SIMONIN; SANTIAGO; DAWSON, 2009; SLATYER, 1960; VESALA et al., 2017), sendo ele maior na atmosfera do que no interior da folha (RUNDEL, 1982), logo indivíduos com menor conteúdo relativo de água, portanto, menor potencial hídrico apresentam maior Cmax. Há uma relação funcional negativa entre esses dois processos e indicativos ambientais, como a presença de orvalho que promove o aumento do potencial hídrico

próximo a folha, de que a absorção foliar de água para esses organismos evoluiu por seleção natural.

Há nas espécies deste estudo, diferença de investimento em escamas peltadas. Os indivíduos de *T. pohliana* possuem uma densidade de escamas peltadas abaxial maior do que *T. loliacea*, enquanto a densidade adaxial foi a mesma. Os indivíduos de *T. pohliana* que investiram em densidade de escamas peltadas absorveram menos água pelas folhas. Não foi estabelecida uma relação funcional entre a densidade de escamas peltadas e a FWU para todos os indivíduos desta espécie, entretanto, há uma relação negativa entre a quantidade delas na face abaxial e a velocidade de absorção foliar de água apenas para os indivíduos de *T. pohliana*. Os tricomas são estruturas que alteram a disponibilidade da água na superfície foliar e podem estar presentes na superfície foliar com diferentes densidades, a depender da interação que eles estabelecem com a água (BREWER; SMITH; VOGELMANN, 1991; BREWER; SMITH, 1997)

Os tricomas se distribuem sobre a superfície foliar com áreas total e do disco central iguais, mas com variações na sua circularidade criando pontos de sobreposição das alas. Alas sobrepostas e elaboradas aumentam a dispersão de água sobre toda a superfície foliar, onde ela pode ser absorvida pelas células basais das escamas peltadas. Isso é percebido em indivíduos que possuem uma fase atmosférica juvenil, mas transitam para a fase adulta onde se mostram morfologicamente na forma de tanque. Para eles, os indivíduos adultos, a presença de alas elaboradas e muito intrincadas atrapalha o afunilamento da água até a base onde ela é absorvida, que é perdida para a atmosfera (ADAMS; MARTIN, 1986; BENZING, 1970; BENZING, 1976; BENZING, 1980)

Um dos padrões de entrada de água nas olhas é proposto por Stefano e colaboradores (1988). Nele, a água em contato com a superfície foliar é absorvida pelas alas do escudo, então, passa para as células do disco central e flui através das células do eixo anticlinal até ser distribuída pelos tecidos mais internos. Ainda, Ha et al. (2021) propôs recentemente um padrão para o transporte de água através das asas das escamas peltadas que otimizam a absorção de água sobre a superfície foliar. As *Tillandsia* aqui estudadas, têm alas intrincadas e com áreas variadas. *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f teve área da ala maior. Apesar de não encontrarmos relações funcionais entre o tamanho desse atributo e o Cmax, ela foi a espécie com maior capacidade máxima de absorção foliar de água.

Outros modelos, como o de Raux e colaboradores (2020) atribuem as células do disco central, em especial a suas paredes conspícuas, a função de interface com a atmosfera para a absorção foliar de água e direcionamento dela para as demais células da

escama peltada, em detrimento as alas. Neste estudo, encontramos uma relação entre a circularidade do disco central e a capacidade máxima de absorção foliar de água, onde nos indivíduos que possuem menor circularidade, ou seja, o disco se apresentou de forma mais disforme, o Cmax foi maior.

Nas junções celulares, na parede primária das alas, da cúpula, das células que compõem a haste, na substância mucilaginosa dispersa em seu citoplasma e na parede primária da epiderme foliar é observada a presença de pectinas. As pectinas são polissacarídeos complexos da parede celular que se dividem em domínios e podem por ligação covalente formar uma rede que potencializa a retenção de água no local (LEVESQUE-TREMBLAY et al., 2015; WILLATS et al. 2000; HA; APPERLEY; JAVIS, 1997). A formação de géis reversíveis e soluções viscosas com água (NORTHCOTE, 1972) parece estar relacionada com o papel das pectinas na distribuição da água na parede celular e no favorecimento do seu transporte via apoplasto para o interior da folha (LAUCHLI, 1976) caracterizando a absorção foliar de água.

CONCLUSÃO

A absorção foliar de água foi favorecida por variações estruturais e químicas das escamas peltadas como o conteúdo relativo de água, a disformidade do disco central, a densidade das escamas peltadas e a presença de pectinas na parede celular. A presença dessas características é importante para que plantas que habitam ecossistemas frágeis como as epífitas lidem com os danos fisiológicos indiretos provenientes do aumento da temperatura global.

REFERÊNCIAS

Adams, W.; Martin, C. Physiological consequences of changes in life form of the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). **Oecologia**, v. 70, p. 298–304, 1986.

Benzing, D. Foliar permeability and the absorption of minerals and organic nitrogen by certain tank bromeliads. **Bot. Gaz**, v.131, p.23-31, 1970.

Benzing, D. et al. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. **American Journal of Botany**, v. 63, p. 1009-1014, 1976. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1976.tb13183.x>

Benzing, D. **The biology of the bromeliads**. CA: Mad River Press, Eureka, 1980.

Benzing, D. Bromeliad trichomes: structure, function, and ecological significance. **Selbyana**, v.1, p. 330-348, 1976

Benzing, D. **Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation**. 2 ed. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 2000.

Benzing, D. Bromeliad Trichomes: Structure, Function, and Ecological Significance. **Selbyana**, v. 1, n. 4, p. 330-348, 1976.

Benzing, D. **The biology of the bromeliads**. 1 ed. Mad River Press: California, USA, 1980.

Benzing, D.; Seemann, J.; Renfrow, A. The foliar epidermis in tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. **Amer. J. Bot**, v. 65, n. 3, p.359-365, 1978.

Berry, Z. et al. Foliar water uptake: Processes, pathways, and integration into plant water budgets. **Plant Cell Environ.** v. 42, p. 410–423, 2019. <https://doi.org/10.1111/pce.13439>

Boanares, D. et. al. Strategies of leaf water uptake based on anatomical traits. **Plant Biol J**, v. 20, p. 848-856, 2018. <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1111/plb.12832>

Boanares, D. et al. Foliar water-uptake strategies are related to leaf water status and gas exchange in plants from a ferruginous rupestrian field. **American Journal of Botany**, v. 106, p. 935-942, 2019. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1322>

Breshears, D. et al. Foliar absorption of intercepted rainfall improves woody plant water status most during drought. **Ecology**, v. 89, p. 41–47, 2008. <https://doi.org/10.1890/07-0437.1>

Brewer, C.; Smith, W. Patterns of leaf surface wetness for montane and subalpine plants. **Plant, Cell & Environment**, v. 20, n. 1, p. 1–11, 1997. [https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-15.x](https://doi.org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1046/j.1365-3040.1997.d01-15.x)

Brewer, C.; Smith, W.; Vogelmann, T. Functional interaction between leaf trichomes, leaf wettability and the optical properties of water droplets. **Plant, Cell and Environment**, v. 14, n. 14, p. 955–14,962, 1991. <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1111/j.1365-3040.1991.tb00965.x>

Burgess, S; Dawson, T. The contribution of fog to the water relations of *Sequoia sempervirens* (D. Don): foliar uptake and prevention of dehydration. **Plant, Cell & Environment**, v. 27, p. 1023-1034, 2004. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2004.01207.x>

Cernusak, L. Unsaturated vapour pressure inside leaves of two conifer species. **Scientific Reports**, v. 8, n. 7667, 2018. doi:10.1038/s41598-018-25838-2

Chamberlain, C. **Methods in plant histology**. 5^a ed. Chicago, The University of Chicago Press, 1932.

Eller, C.; Lima, A.; Oliveira, R. Cloud forest trees with higher foliar water uptake capacity and anisohydric behavior are more vulnerable to drought and climate change. **New Phytologist**, v. 211, p. 489–501, 2016.

Eller, C.; Lima, L.; Oliveira, R. Foliar uptake of fog water and transport belowground alleviates drought effects in the cloud forest tree species, *Drimys brasiliensis* (Winteraceae). **New Phytologist**, v. 199, p. 151-162, 2013.

Goldsmith, G; Matzke, N; Dawson, T. The incidence and implications of clouds for cloud forest plant water relations. **Ecology Letters**, v. 16, p. 307–314, 2013. <https://doi.org/10.1111/ele.12039>

Gotsch, S. et al. Life in the treetops: ecophysiological strategies of canopy epiphytes in a tropical montane cloud forest. **Ecological Monographs**, v. 85: p. 393-412, 2015. <https://doi.org/10.1890/14-1076.1>

Ha, M.; Apperley, D.; Jarvis, M. Molecular Rigidity in Dry and Hydrated Onion Cell Walls. **Plant Physiol**, v. 115, n. 2, p. 593-598, 1997. doi: 10.1104/pp.115.2.593.

Ha, N. et al. Domino-like water transport on *Tillandsia* through flexible trichome wings. **New Phytol**, v. 231, p.1906-1922, 2021. <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1111/nph.17336>

Hales, S. **Vegetable staticks**. 1 ed. London, UK: Isaac Newton, 1727

Johansen, D. **Plant microtechnique**. New York: McGraw Hill Book Company, 1940.

Kleindesings, C. et al. Impact of tank formation on distribution and cellular organization of trichomes within *Guzmania monostachia* rosette. **Flora**, v. 243, p. 11-18, 2018.

Lauchli, A. Apoplastic Transport in Tissues. In: Lüttge, U., Pitman, M.G. (eds) **Transport in Plants II. Encyclopedia of Plant Physiology**, vol 2. B. Springer, Berlin, Heidelberg, 1976. https://doi.org/10.1007/978-3-642-66230-0_1

Levesquey-Tremblay, G. et al. Tuning of pectin methylesterification: consequences for cell wall biomechanics and development **Planta**, v. 242, p. 791–811, 2015. <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1007/s00425-015-2358-5>

Loang, X. Leaf water absorption and desorption functions for three turfgrasses. **Journal of Hydrology**, v. 376, p. 243–248, 2009.

Lima, J. et al. Do photosynthetic metabolism and habitat influence foliar water uptake in orchids?. **Plant Biol J**, v. 25, p. 257-267, 2023. <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1111/plb.13499>

Mez, C. Physiologische Bromeliaceen – Studien. Jahrb. **Wissensch. Robô. (Leipzig)**, v. 40, p.157-304, 1904.

Northcote, D.H.: Chemistry of the plant cell wall. **Ann. Rev. Plant Physiol.** v. 23, p. 113–132, 1972.

Oliveira, R. The hydroclimatic and ecophysiological basis of cloud forest distributions under current and projected climates, **Annals of Botany**, v. 113, n. 6, p. 909–920, 2014. <https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1093/aob/mcu060>

Papini, et al. The ultrastructure of the development of *Tillandsia* (Bromeliaceae) trichome. **Flora**, n. 205, p. 94-100, 2010.

Pierce, S. "The Jeweled Armor of *Tillandsia*—Multifaceted or Elongated Trichomes Provide Photoprotection," **A Journal of Systematic and Floristic Botany**, v. 23, n. 1, p. 6, 2007.

Potiguara, R. et al. **Estruturas vegetais em microscopia eletrônica de varredura**. Belém, PA: Museu Paraense Emílio Goeldi: Universidade do Estado do Pará, 2013.

Raux, P.; Gravell, S.; Dumais, J. Design of a unidirectional water valve in *Tillandsia*. **Nature Communications**, v.11, p. 396, 2020. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-14236-5>

Rosado-Calderón, A. e al. High resilience to extreme climatic changes in the CAM epiphyte *Tillandsia utriculata* L. (Bromeliaceae). **Physiol Plantarum**, v. 168, p. 547-562, 2020. <https://doi.org/10.1111/ppl.12805>

Rundel, P. Water capture by organs other than the roots. **In Encyclopedia of Plant Physiology**, v. 12, p. 111-134, 1982.

Sass, J. **Botanical microtechnique**. 2^a ed. Ames, The Iowa State College Press, 1951.

Simoninn, K.; Santiago, L.; Dawson, T. Fog interception by *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. **Plant, Cell and Environment**, v. 32, n. 7, p. 882–892, 2009. [https://doi-org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1111/j.1365-3040.2009.01967.x](https://doi.org.ez34.periodicos.capes.gov.br/10.1111/j.1365-3040.2009.01967.x)

Slatyer, R. Absorption of water by plants. **Botanical Review**, v. 26, n.3, p. 331–392, 1960.

Stefano, M.; Papini, A.; Brighigna, L. A new quantitative classification of ecological types in the bromeliad genus *Tillandsia* (Bromeliaceae) based on trichomes. **Rev. biol. trop**, San José , v. 56, n. 1, p. 191-203, Mar. 2008. Available from <http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442008000100014&lng=en&nrm=iso>. access on 14 Apr. 2024.

Tomlinson, P. **Anatomy of the Monocotyledons: III. Commelinales-Zingiberales**. 1 ed. Oxford University Press, London, 1968.

Turner, N. Experimental techniques and approaches for measuring plant water status. **Plant and Soil**, v. 58, p. 339-366, 1981.

Vesala, T. et al. Effect of leaf water potential on internal humidity and CO₂ dissolution: reverse transpiration and improved water use efficiency under negative pressure. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, p. 1–10, 2017. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00054>

Widholzer, C. **Bases anatômicas do transporte de água e soluções através da epiderme foliar: estudo anatômico e ontogenético da epiderme foliar de *Sophranitis cernua* Ldl.(Orchidaceae)**. 2005. Diss. Tese de doutorado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brasil, 2005.

Willats, W. et al. Pectin: cell biology and prospects for functional analysis. **Plant Molecular Biology**, v. 47, p.9-27, 2000.

Zhi-li, P. et al. Leaf trichomes of *Dendrobium* species (epiphytic orchids) in relation to foliar water uptake, leaf surface wettability, and water balance, **Environmental and Experimental Botany**, v. 190, 2021, <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2021.104568>

ANEXOS

ANEXO A – Tabela das Relações Funcionais Estabelecidas considerando todos os indivíduos

Variável dependente	Variável independente	R ²	equação	Valor de F	P value
C _{max}	CRA	0.65	$Y = -1.588 * X + 89.42$	24.28	<0.001*
	CSH	0.74	$Y = 5.823 * X - 29.99$	36.12	<0.0001*
	Área total da escama	0.002	$Y = 83.65 * X + 21.25$	0.03	> 0.05
	Circularidade da escama	0.12	$Y = -39.48 * X + 48.48$	1.84	> 0.05
	Área do disco	0.20	$Y = -5334 * X + 117.9$	3.34	> 0.05
	Circularidade do disco	0.48	$Y = -4449 * X + 4456$	11.88	<0.01*
	Área da ala	0.02	$Y = 254.9 * X + 9.612$	0.21	> 0.05
	Densidade de escamas (ABA)	0.09	$Y = -1.328 * X + 72.21$	1.41	> 0.05
	Densidade de escamas (ADA)	0.37	$Y = -1.878 * X + 93.34$	4.79	> 0.05
k	CRA	0.04	$Y = 7.722e-005 * X + 0.006849$	0.51	> 0.05
	CSH	0.06	$Y = -0.0003473 * X + 0.01331$	0.89	> 0.05
	Área total da escama	0.03	$Y = 0.06539 * X + 0.003720$	0.42	> 0.05
	Circularidade da escama	0.07	$Y = 0.005914 * X + 0.006871$	0.95	> 0.05
	Área do disco	0.13	$Y = 0.8538 * X - 0.004435$	1.92	> 0.05
	Circularidade do disco	0.02	$Y = 0.1967 * X - 0.1859$	0.30	> 0.05
	Área da ala	0.02	$Y = 0.05355 * X + 0.005710$	0.23	> 0.05
	Densidade de escamas (ABA)	0.01	$Y = -6.962e-005 * X + 0.01205$	0.09	> 0.05
	Densidade de escamas (ADA)	0.02	$Y = 7.476e-005 * X + 0.006066$	0.15	> 0.05

Observações: Relações Funcionais estabelecidas usando os dados de todos os indivíduos de *Tillandsia pohliana*, de *Tillandsia liliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f e *Tillandsia recurvata* (L.) L. * indicam diferenças significativas de p- valor.

ANEXO B – Tabela das Relações Funcionais Estabelecidas considerando apenas os indivíduos de *Tillandsia loliacea* Mart. ex Schult. & Schult.f

Variável dependente	Variável independente	R²	equação	Valor de F	P value
<i>Tillandsia loliacea</i> Mart. ex Schult. & Schult.f	CRA	0.31	$Y = -1.578 * X + 102.2$	1.38	> 0.05
	CSH	0.69	$Y = -25.48 * X + 335.7$	6.95	> 0.05
	Área total da escama	0.008	$Y = -108.5 * X + 55.55$	0.02	> 0.05
	Circularidade da escama	0.05	$Y = -40.51 * X + 55.58$	0.15	> 0.05
	Cmax				
	Área do disco	0.001	$Y = 153.9 * X + 42.50$	0.002	> 0.05
	Circularidade do disco	0.54	$Y = -2682 * X + 2714$	3.48	> 0.05
	Área da ala	0.015	$Y = -182.8 * X + 59.77$	0.05	> 0.05
	Densidade de escamas (ABA)	0.016	$Y = -0.3540 * X + 56.87$	0.05	> 0.05
	Densidade de escamas (ADA)	0.28	$Y = -1.356 * X + 89.35$	1.22	> 0.05
	k				
	CRA	0.90	$Y = 0.001179 * X - 0.03598$	26.65	<0.05*
	CSH	0.58	$Y = 0.01031 * X - 0.1108$	4.21	> 0.05
	Área total da escama	0.24	$Y = 0.2591 * X - 0.01837$	0.94	> 0.05
	Circularidade da escama	0.50	$Y = -0.05882 * X + 0.02212$	3.01	> 0.05
	Área do disco	0.03	$Y = 0.4317 * X - 0.0002705$	0.11	> 0.05
	Circularidade do disco	0.02	$Y = 0.2505 * X - 0.2424$	0.07	> 0.05
	Área da ala	0.31	$Y = 0.3707 * X - 0.02315$	1.36	> 0.05
	Densidade de escamas (ABA)	0.23	$Y = 0.0005896 * X - 0.01295$	0.89	> 0.05
	Densidade de escamas (ADA)	0.05	$Y = -0.0002610 * X + 0.01531$	0.17	> 0.05

ANEXO C – Tabela das Relações Funcionais Estabelecidas considerando apenas os indivíduos de *Tillandsia pohliana*

	Variável dependente	Variável independente	R²	equação	Valor de F	P value
<i>Tillandsia pohliana</i>	Cmax	CRA	0.04	$Y = -0.03449 \cdot X + 5.060$	0.14	> 0.05
		CSH	0.25	$Y = -1.208 \cdot X + 11.31$	1.01	> 0.05
		Área total da escama	0.05	$Y = 10.41 \cdot X + 2.344$	0.16	> 0.05
		Circularidade da escama	0.03	$Y = -0.8472 \cdot X + 3.850$	0.08	> 0.05
		Área do disco	0.01	$Y = -3.698 \cdot X + 3.379$	0.0002	> 0.05
		Circularidade do disco	0.03	$Y = 38.26 \cdot X - 34.66$	0.11	> 0.05
		Área da ala	0.06	$Y = 12.73 \cdot X + 2.331$	0.20	> 0.05
		Densidade de escamas (ABA)	0.15	$Y = 0.09352 \cdot X + 0.6507$	0.53	> 0.05
	k	Densidade de escamas (ADA)	0.004	$Y = 0.005440 \cdot X + 3.097$	0.01	> 0.05
		CRA	0.21	$Y = 0.0002173 \cdot X - 0.0001048$	0.82	> 0.05
		CSH	0.0002	$Y = -8.865e-005 \cdot X + 0.01145$	0.0005	> 0.05
		Área total da escama	0.01	$Y = 0.01316 \cdot X + 0.009626$	0.03	> 0.05
		Circularidade da escama	0.33	$Y = -0.008651 \cdot X + 0.01628$	1.48	> 0.05
		Área do disco	0.22	$Y = 0.5877 \cdot X + 0.001399$	0.87	> 0.05
		Circularidade do disco	0.14	$Y = -0.2204 \cdot X + 0.2297$	0.51	> 0.05
		Área da ala	0.003	$Y = 0.007984 \cdot X + 0.01024$	0.009	> 0.05
		Densidade de escamas (ABA)	0.85	$Y = -0.0006369 \cdot X + 0.02903$	18.16	<0.05*
		Densidade de escamas (ADA)	0.15	$Y = -9.780e-005 \cdot X + 0.01487$	0.54	> 0.05

ANEXO D – Tabela das Relações Funcionais Estabelecidas considerando apenas os indivíduos de *Tillandsia recurvata* (L.) L

	Variável dependente	Variável independente	R ²	equação	Valor de F	P value
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L	Cmax	CRA	0.54	$Y = -1.654 * X + 84.01$	3.59	> 0.05
		CSH	0.68	$Y = 3.877 * X - 9.278$	6.52	> 0.05
		Área total da escama	0.68	$Y = -1297 * X + 152.2$	6.42	> 0.05
		Circularidade da escama	0.18	$Y = 82.83 * X - 10.33$	0.65	> 0.05
		Área do disco	0.64	$Y = -7155 * X + 164.2$	5.34	> 0.05
		Circularidade do disco	0.07	$Y = 1913 * X - 1870$	0.24	> 0.05
		Área da ala	0.62	$Y = -1413 * X + 137.6$	4.83	> 0.05
		Densidade de escamas (ABA)	0.30	$Y = -1.512 * X + 92.50$	1.31	> 0.05
		Densidade de escamas (ADA)	--	--	--	--
	k	CRA	0.15	$Y = 0.0002536 * X + 0.004773$	0.53	> 0.05
		CSH	0.37	$Y = -0.0008305 * X + 0.02200$	1.77	> 0.05
		Área total da escama	0.23	$Y = 0.2196 * X - 0.007497$	0.90	> 0.05
		Circularidade da escama	0.39	$Y = -0.03563 * X + 0.03282$	1.91	> 0.05
		Área do disco	0.55	$Y = 1.933 * X - 0.02218$	3.68	> 0.05
		Circularidade do disco	0.59	$Y = -1.589 * X + 1.597$	4.40	> 0.05
		Área da ala	0.16	$Y = 0.2102 * X - 0.002987$	0.57	> 0.05
		Densidade de escamas (ABA)	0.31	$Y = 0.0004454 * X - 0.004123$	1.35	> 0.05
		Densidade de escamas (ADA)	--	--	--	--