

# Anatomía foliar de especies de *Bromelioideae* (*Bromeliaceae*) presentes en Cuba

## Leaf anatomy of species of *Bromelioideae* (*Bromeliaceae*) growing in Cuba

Hildelisa Saralegui Boza\*, Rosario Campos Mojena\*\* y Lucía Hechavarría Schwesinger\*\*\*

### RESUMEN

Se presenta la anatomía foliar de *Ananas comosus* "Española Roja", *Bromelia pinguin*, *Aechmea nudicaulis* (terrestres) y *Hohenbergia penduliflora* (epífita y rupícola) presentes en Cuba. El estudio se realizó usando secciones epidérmicas y transversales de la lámina foliar y de la vaina. Las especies terrestres mostraron mayor desarrollo de los tejidos de almacenamiento de agua que las epífitas, las cuales presentan cisternas que almacenan agua y pelos escamosos que la absorben. La succulencia foliar de estas especies está más relacionada con las adaptaciones xeromórficas que con el hábito de vida. La presencia de estomas en la superficie adaxial de las hojas de un miembro de la tribu *Bromelioideae* (*Ananas comosus* "Española Roja") es referida por primera vez.

**Palabras clave:** anatomía foliar, *Bromeliaceae*, xeromorfía, succulencia

### ABSTRACT

The leaf anatomy of *Ananas comosus* "Española Roja", *Bromelia pinguin* (terrestrial), *Aechmea nudicaulis* (terrestrial) and *Hohenbergia penduliflora* (epiphyte and growing on rocks) present in Cuba was studied using epidermal and traverse sections of the blade and the sheath. Terrestrial species showed a bigger development of water retaining tissues compared with the epiphytes. The epiphytes studied present a water storage cistern and scaled hairs able to absorb efficiently. The foliar succulency of the studied species are more related with their xeromorphic adaptations that with their habits. Stomas in the adaxial surface of the leaves of a member of the tribe *Bromelioideae* (*Ananas comosus* "Española Roja") are referred for the first time.

**Key words:** leaf anatomy, *Bromeliaceae*, xeromorphy, succulency

**Recibido:** 28 de julio 2013. **Aceptado:** 6 de agosto 2013

### INTRODUCCIÓN

*Bromeliaceae* es una familia casi exclusiva del Neotrópico, caracterizada por la disposición basal y en roseta de sus hojas que le permite la acumulación de agua, así como por la presencia de pelos escamosos absorbentes (Tomlinson 1969); sus representantes tienden al xeromorfismo y presentan una extensa variedad de formas de vida (Griffiths & Smith 1983), las que le han permitido una gran radiación adaptativa (Vásquez 2006).

En la descripción anatómica de la familia, Tomlinson (1969) resalta el papel de los pelos escamosos o peltados, y en la absorción de agua y nutrientes, mientras Benzing (2000) realza la importancia de estos pelos al "taponear" los estomas lo que evita la pérdida de agua durante el estrés hídrico.

La presencia de un tejido almacenador de agua que le confiere succulencia a la hoja de los representantes de *Bromeliaceae* fue descrito por Tomlinson (1969). Esta

succulencia y la presencia de una densa cobertura de pelos escamosos, que permite incorporar agua y nutrientes eficientemente, evidencian, de acuerdo con Medina (1990), un alto grado de especialización morfoanatómica en la familia. Por otro lado, el nivel de succulencia foliar, valorado a través del índice de succulencia fue analizado por Horres & Zizka (1995) en la familia.

Desde el punto de vista fisiológico el predominio de un mecanismo fotosintético CAM (metabolismo ácido de las crasuláceas) (Carranza & Estévez 2008) ha favorecido la gran diversidad de formas de vida y como consecuencia la posibilidad de colonizar la mayoría de los ecosistemas neotropicales (Medina 1990).

De la subfamilia *Bromelioideae* están presentes en Cuba cuatro géneros y cinco especies: *Aechmea nudicaulis* (L.) Griseb., *Ananas comosus* (L.) Merrill (ampliamente cultivada), *Bromelia pinguin* L., *Bromelia karatas* L. y *Hohenbergia penduliflora* (A. Rich.) Mez (León 1946).

Por su empleo en la agricultura y por intereses antropológicos han sido particularmente estudiadas las especies *Ananas comosus* (piña) y *Bromelia pinguin* (piña ratón). Sin embargo, particularmente en Cuba, no abundan los estudios morfológicos, anatómicos,

\*Jardín Botánico Nacional, Universidad de La Habana. Carretera "El Rocío" km 3 ½, Calabazar, Boyeros. La Habana. Cuba. E-Mail: hsaralegui@fbio.uh.cu \*\*Centro de Ingeniería Genética y Biotecnología (CIGB). La Habana. Cuba. \*\*\*Instituto de Ecología y Sistemática (IES), CITMA. Carretera Varona km 5 ½, Capdevila, Boyeros. La Habana. Cuba.

taxonómicos y ecológicos vinculados a estas plantas singulares y a la familia *Bromeliaceae* en general.

En este trabajo se estudia la anatomía foliar de especies terrestres y epífitas de *Bromelioideae* que crecen en Cuba con el objetivo de determinar las particularidades histológicas que les permiten tolerar las condiciones ecológicas en que viven. Además, se determina el índice de succulencia el cual permite valorar la capacidad de almacenamiento de agua de las hojas.

## MATERIALES Y METODOS

De la subfamilia *Bromelioideae* fueron seleccionadas para su estudio cuatro especies: *Ananas comosus* “Española Roja”, *Bromelia pinguin* (terrestres), *Aechmea nudicaulis* (epífita) y *Hohenbergia penduliflora* (epífita y rupícola). Las hojas de las plantas de *Ananas comosus* “Española Roja” provinieron de la Finca Integral de Frutales “Antonio Maceo” de Bejucal, provincia Mayabeque; mientras que las tres especies restantes fueron tomadas de la colección del Jardín Botánico Nacional.

Para la caracterización de la epidermis y del mesofilo foliar se seleccionó la quinta hoja adulta a partir del centro de la roseta de 5 individuos de cada especie. La lámina y la vaina de estas hojas fueron fragmentadas en las regiones apical, media y basal; la región media de la lámina y la vaina fueron también subdividida en las porciones marginal, intermedia y central. Para el estudio fueron seleccionados los fragmentos de la parte media y central de la lámina y la vaina de cada hoja, los cuales fueron fijados en formalina-aceto-alcohólica (FAA) y de cada fragmento fueron obtenidas secciones epidérmicas (de las superficies adaxial y abaxial) y transversales.

Las secciones fueron realizadas a mano con la utilización de hojas o cuchillas de afeitarse, las que fueron posteriormente decoloradas con lejía comercial (5%), lavadas con agua corriente y deshidratadas siguiendo el criterio de Peña & Saralegui (1982). Para la tinción se utilizó safranina y el montaje se realizó en gelatina glicerina sellada con parafina. Para la documentación de los resultados se realizaron fotomicrografías con una cámara digital Lumix (Panasonic) acoplada a un microscopio óptico (*Amplione*).

Para la determinación de la anatomía foliar se tuvieron en cuenta los criterios de Tomlinson (1969) y para establecer la forma y el tipo de grosor de las paredes anticlinales se siguió la clasificación de Dilcher (1974). Fueron seleccionados al azar 10 campos ópticos en cada sección de la región media y central de la epidermis de la superficie abaxial de la vaina y de la lámina para determinar el número de pelos, así como de estomas cubiertos por pelos. Estos pelos fueron previamente

desprendidos utilizando cinta adhesiva, determinándose su ubicación por la presencia de los restos del pedúnculo en la epidermis.

Se midió el ancho del parénquima acuífero (PA) y del parénquima clorofílico (PC) en la región media del mesofilo en la porción media y central, para establecer el índice de succulencia (Q) mediante la relación  $\text{Ancho}_{\text{PA}} (\text{mm}) / \text{Ancho}_{\text{PC}} (\text{mm})$  según Horres & Zizka (1995), con la utilización del microscopio compuesto AxiosKop 2 plus, con cámara digital AxioCam (1300 x 1030 dpi) y se utilizó el programa informático AxioVision (Carl Zeiss).

## RESULTADOS

### Epidermis

La forma de las células epidérmicas y la de sus paredes anticlinales en la lámina foliar (sección epidérmica) son semejantes en las especies estudiadas. Las células epidérmicas son cuadradas a rectangulares y las paredes anticlinales son marcadamente sinuosas (en forma de  $\Omega$  u Omega mayúscula), con espesor en forma de cresta tanto en la superficie adaxial como en la abaxial; todas las células epidérmicas presentan un cristal de sílice muy notable (Figura 1). En sección transversal se observa que en las cuatro especies la epidermis foliar es uniestratificada en ambas superficies y el lumen de las células epidérmicas es muy reducido debido al gran engrosamiento de sus paredes (anticlinales y periclinal interna); la tinción con safranina mostró el alto grado de lignificación de las paredes (Figura 2) en todos los casos.

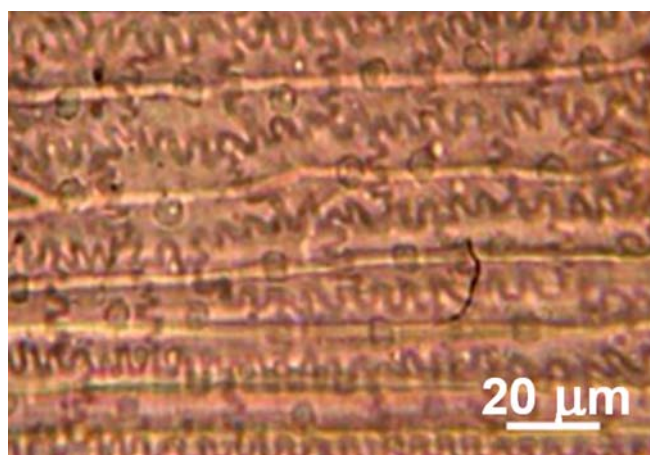
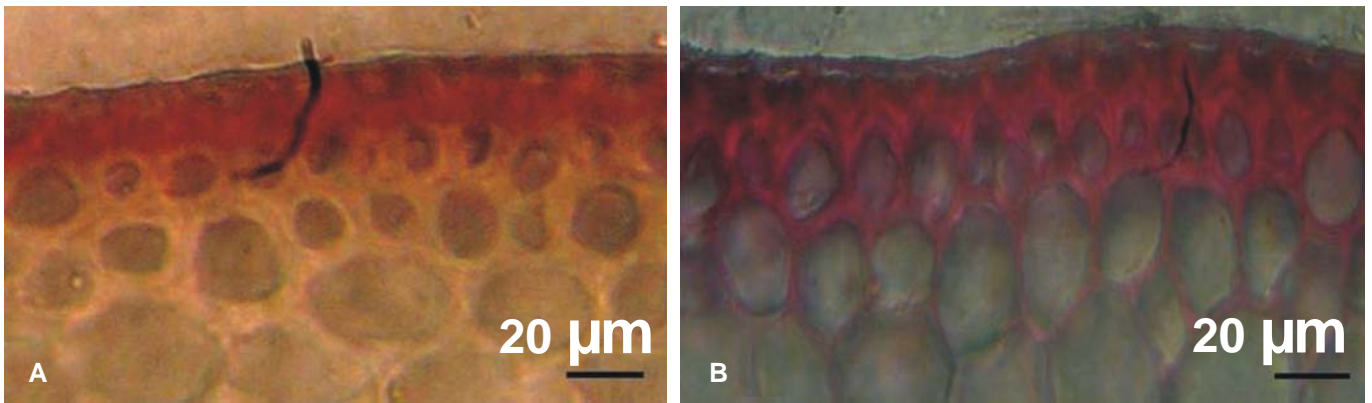
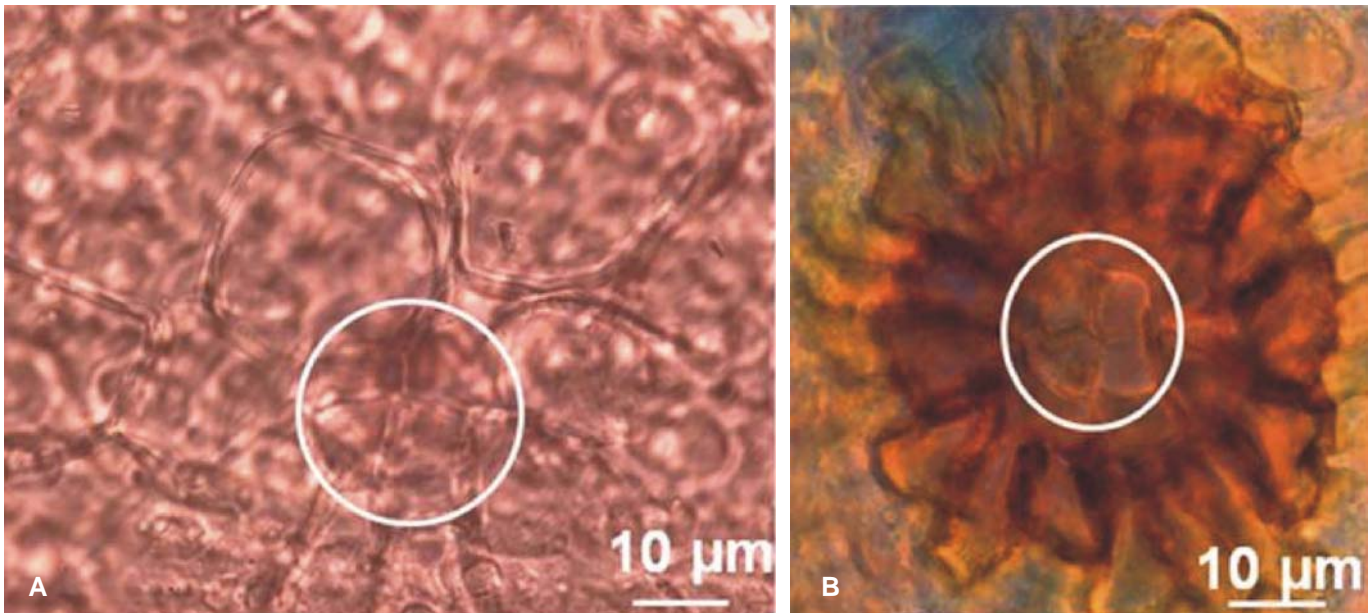


Fig. 1. Células epidérmicas de la superficie adaxial de la lámina de *Bromelia pinguin* (sección epidérmica)

En sección epidérmica se puede observar que los pelos escamosos presentan cuatro células centrales y el escudo es ligeramente asimétrico, con anillos rudimentarios (Figura 3). El margen es ligeramente lobado en *Aechmea nudicaulis* y *Hohenbergia penduliflora*, y lobado en *Ananas comosus* “Española Roja” y *Bromelia pinguin*.

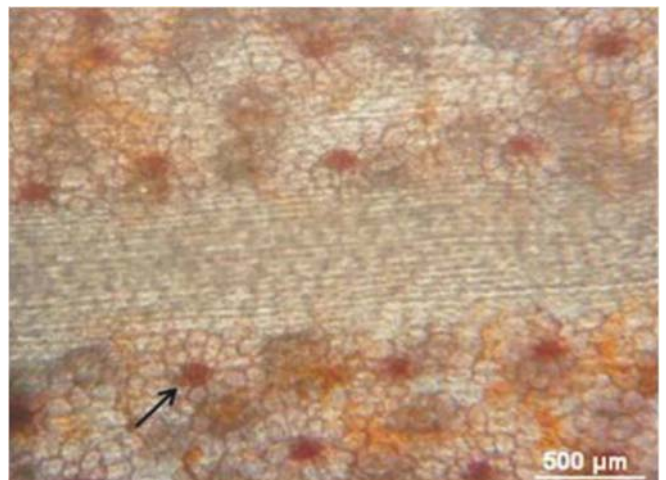


**Fig. 2.** Epidermis uniestratificada e hipodermis mecánica de la superficie adaxial de la lámina (sección transversal). A- *Bromelia pinguin*. B- *Hohenbergia penduliflora*.

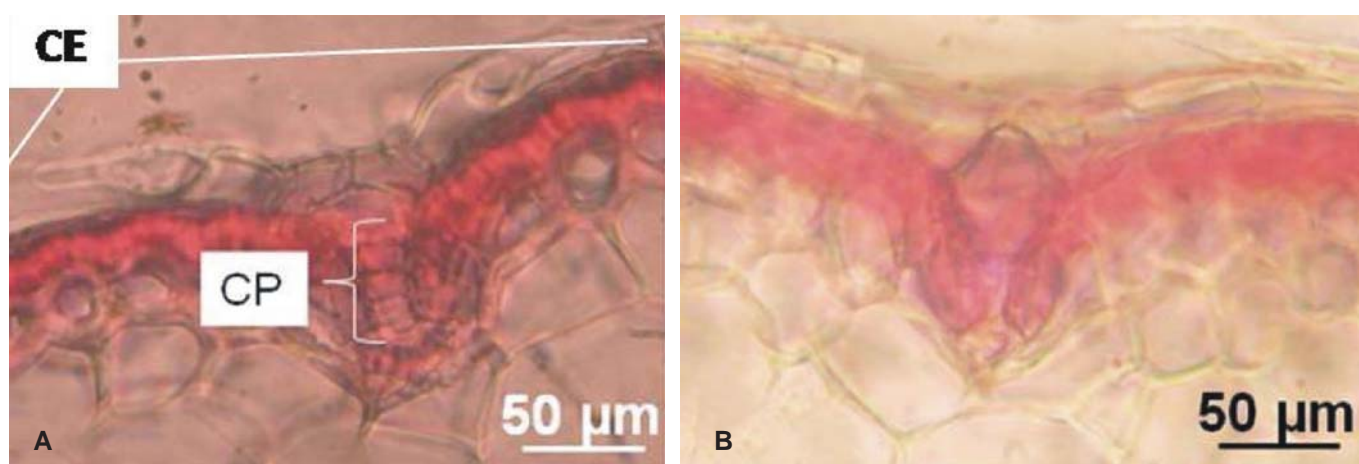


**Fig. 3.** Pelo escamoso (sección epidérmica). Escudo con cuatro células centrales (círculo). A: *Ananas comosus* "Española Roja". B: *Aechmea nudicaulis*.

En la superficie adaxial de la región media y central de la vaina foliar, los pelos escamosos se distribuyen aleatoriamente y son muy numerosos (alrededor de 100 pelos por campo) en *Ananas comosus* "Española Roja" *Aechmea nudicaulis* y *Hohenbergia penduliflora*. En *Bromelia pinguin* los pelos prácticamente equidistan y son menos abundantes (40 pelos por campo). En la superficie abaxial, los pelos están dispuestos en líneas paralelas (Figura 4) en las cuatro especies; por lo general los pelos escamosos se cubren parcialmente entre sí y cubren estomas. En vista transversal se observan los pelos inmersos en la epidermis a través de las células pedunculares (Figura 5). El número de las células pedunculares no es igual en las cuatro especies y puede variar en una misma hoja; en *Aechmea nudicaulis* son de 4-6, mientras que en *Bromelia pinguin* de 2-3 y 2 en *Ananas comosus* y *Hohenbergia penduliflora*.



**Fig. 4.** Disposición lineal de los pelos escamosos en la superficie abaxial de la lámina de *Ananas comosus* "Española Roja" (sección epidérmica).



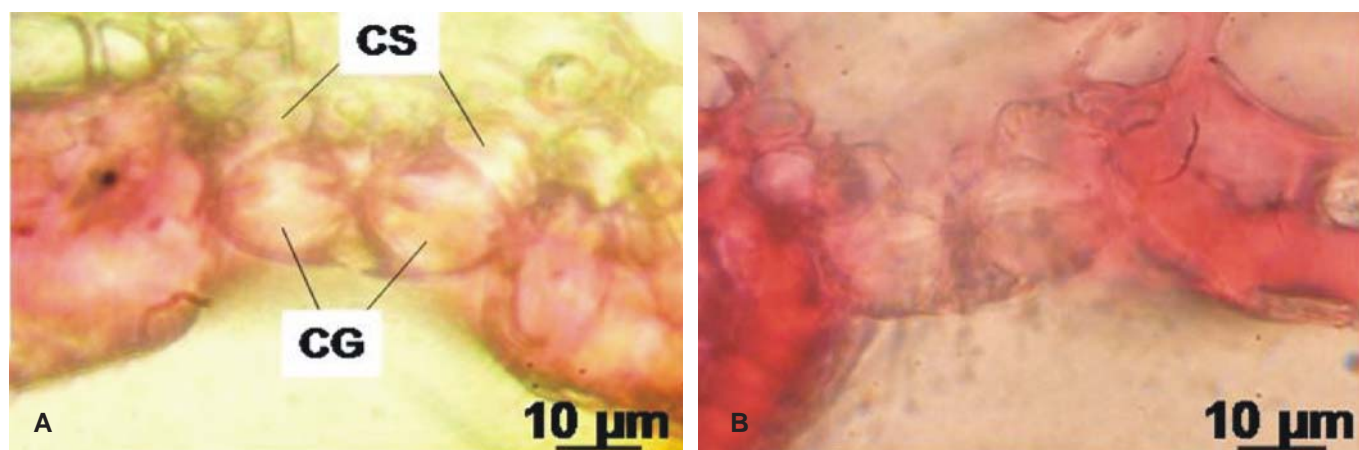
**Fig. 5.** Pelo escamoso de la superficie abaxial de la lámina foliar (sección transversal). Células del pedúnculo (CP) y células del escudo (CE). A- *Aechmea nudicaulis*. B- *Hohenbergia penduliflora*.

Las hojas de las cuatro especies son hipostomáticas (en general); los estomas están hundidos en la epidermis y dispuestos linealmente (junto con los pelos). En vista transversal las células guardianes u oclusivas presentan un lumen celular muy reducido debido al gran engrosamiento de sus paredes celulares; las células subsidiarias están ubicadas (en parte) por debajo de las células guardianes (Figura 6), lo que dificulta su observación en la sección epidérmica.

El número de estomas cubiertos por los pelos escamosos en la zona media y central de la lámina difiere

en cada especie. Las especies terrestres *Ananas comosus* “Española Roja” y *Bromelia pinguin* son las que presentan mayor número de estomas protegidos por cada pelo peltado (Tabla I).

Solo en la superficie adaxial de la región media y central de la lámina de *Ananas comosus* “Española Roja” fueron observados estomas distribuidos aleatoriamente. Estos estomas no están cubiertos por pelos y no se observó la cámara subestomática propia de los mismos, por lo que debe ser considerados vestigiales.



**Fig. 6.** Estomas de la superficie foliar abaxial. Células guardianes (CG) y células subsidiarias (CS) (sección transversal). A- *Aechmea nudicaulis*. B *Hohenbergia penduliflora*.

**TABLA I.**

**Número de estomas protegidos por un pelo escamoso en la región media y central de la superficie abaxial de la lámina en las especies de *Bromelioideae* estudiadas**

Especies	Número de estomas protegidos por un pelo escamoso
<i>Ananas comosus</i> “Española Roja”	7-2
<i>Bromelia pinguin</i>	7-4
<i>Aechmea nudicaulis</i>	3-1
<i>Hohenbergia penduliflora</i>	5-1

**Mesofilo y haces vasculares**

El mesofilo de las cuatro especies está estructurado en hipodermis mecánica e hipodermis acuífera hacia la superficie adaxial, parénquima clorofílico que ocupa la zona centro abaxial, e hipodermis mecánica interrumpida por las cámaras subestomáticas. Hacia la parte media del mesofilo, y rodeadas por el parénquima clorofílico, se disponen las lagunas aeríferas o cámaras de aireación que se vinculan con las cámaras subestomáticas. Hacia la superficie abaxial también se presenta la hipodermis mecánica y los haces vasculares atraviesan el mesofilo al igual que los haces de fibras (Figura 7).

El número de capas de hipodermis mecánica (adaxial y abaxial) en la región media y central de la lámina y de la vaina varía en el mesofilo de las especies estudiadas: 1 capa se presenta de *Aechmea nudicaulis*; 2 en *Hohenbergia penduliflora* (Figura 2B) en *Ananas comosus* “Española Roja” y 3 en *Bromelia pinguin* (Figura 2A). A continuación de la hipodermis mecánica se presentan estratos de parénquima acuífero desprovisto de clorofila, con células de forma redondeada o rectangular en las cuatro especies estudiadas, aunque difiere en el número de estratos: de 3-8 estratos en *Ananas comosus* “Española Roja”, de 4-8 en *Bromelia pinguin*, 3-6 en *Aechmea nudicaulis* y de 5-9 en *Hohenbergia penduliflora* (Figura 7).

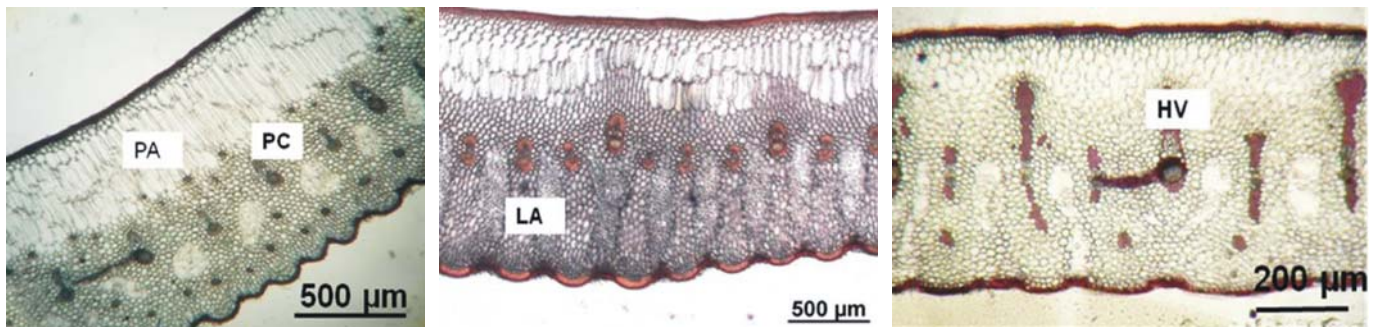
Por debajo del parénquima acuífero se presentan numerosos estratos de parénquima clorofílico de células isodiamétricas. Los canales de aireación se disponen en forma paralela en el mesofilo, generalmente alternando con los haces vasculares (Figura 7) y se conectan con las cámaras subestomáticas como se observa en la sección transversal de *Hohenbergia penduliflora* en la Figura 7- C.

En *Ananas comosus* “Española Roja” abundan haces de fibras distribuidos en la zona central y abaxial del mesofilo (Figura 7-A); en *Aechmea nudicaulis* y *Hohenbergia penduliflora* (Figura 7-C) son escasos y se ubican hacia la superficie abaxial y en *Bromelia pinguin* no se observaron haces de fibras (Figura 7-B).

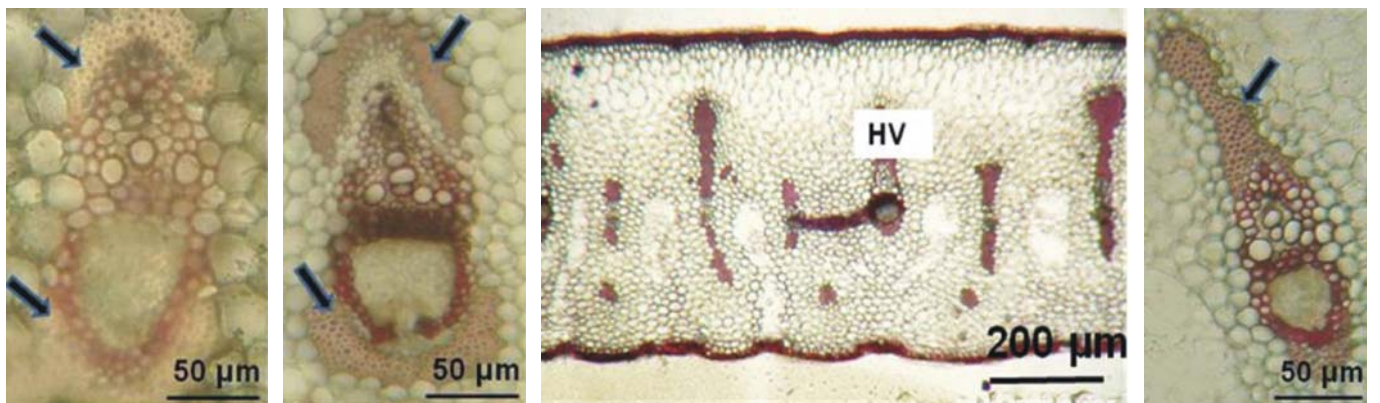
En la hipodermis de la superficie abaxial los haces vasculares, al igual que los de fibras, se distribuyen en forma paralela en la región central del mesofilo y su vaina es lignificada (Figura 8); particularmente en *Hohenbergia penduliflora* la vaina esclerenquimatosa se extiende ampliamente hacia las superficies adaxial y abaxial (Figura 8-D).

**Índice de succulencia**

En *Aechmea nudicaulis* y *Ananas comosus* “Española Roja” los valores del índice de succulencia fueron similares y mayores a los de *Bromelia pinguin* y *Hohenbergia penduliflora*, en la que los valores también fueron similares (Tabla II).



**Fig. 7.** Sección transversal de la lámina foliar. A- *Ananas comosus* “Española Roja”. B-*Bromelia pinguin*. C- *Hohenbergia penduliflora* (parénquima aerífero (PA); parénquima clorofílico (PC); lagunas de aireación (LA); haces vasculares (HV)).



**Fig. 8.** Hazes vasculares foliares (sección transversal) A: *Ananas comosus* “Española Roja”. B: *Bromelia pinguin*. C: *Aechmea nudicaulis*. D: *Hohenbergia penduliflora* (la saeta indica la vaina de fibras, extendida en D).

TABLA II

Valores promedio del ancho promedio de los parénquimas acuífero y clorofílico e índice de succulencia (Q) en las especies de *Bromelioideae* estudiadas ( $Q = \text{Ancho}_{PA}(\text{mm}) / \text{Ancho}_{PC}(\text{mm})$ )

Especies	Ancho parénquima acuífero (PA) (µm)	Ancho parénquima clorofílico (PC) (µm)	Q
<i>Ananas comosus</i>	852,95	1078,27	0,79
<i>Bromelia pinguin</i>	268,88	1116,26	0,24
<i>Aechmea nudicaulis</i>	119,52	142,23	0,84
<i>Hohenbergia penduliflora</i>	208,81	744,98	0,28

## DISCUSIÓN

La existencia de células epidérmicas de paredes anticlinales sinuosas (en ambas superficies) y de hipodermis mecánica en las hojas de las cuatro especies estudiadas son adaptaciones que protegen eficientemente a las plantas contra la pérdida excesiva de agua, de acuerdo con los criterios de Krauss (1949). Además mantienen unidos a los estratos durante posibles expansiones y contracciones foliares provocadas por variaciones de turgencia, según Tomlinson (1969).

Por otro lado, la presencia de cristales de sílice en cada una de las células epidérmicas, común en las especies estudiadas, ha sido referida para numerosas especies de *Bromeliaceae* por Benzing (2000). Estos cristales están asociados con la protección ante el ataque de insectos y patógenos, así como con el control de la transpiración excesiva (Proença & Sajo 2004), el cual se refuerza por la presencia de paredes (anticlinales y periclinal interna) lignificadas en las epidermis de ambas superficies foliares.

La estrecha vinculación que se establece entre los pelos escamosos y los estomas hundidos en la superficie abaxial de las hojas reduce eficientemente la pérdida de agua durante el estrés hídrico y evita la entrada de microorganismos perjudiciales y partículas extrañas (Benzing 2000). Los pelos escamosos en forma de escudo, con sus células por encima de las células epidérmicas, actúan como reflectores de la luz solar, lo que impide que penetre exceso de luz, así como el incremento de la actividad fotosintética, la cual requiere de abundante agua de acuerdo con Pierce & al. (2001). Además, los canales aeríferos encontrados en el mesofilo de las hojas (y conectados con las cámaras subestomáticas) de las cuatro especies forman un largo sistema de aireación ininterrumpido que reduce la transpiración sin afectar el proceso de fotosíntesis, de acuerdo con lo planteado por Krauss (1949).

El parénquima acuífero, entre la hipodermis mecánica y el parénquima clorofílico, está también presente en las hojas de las cuatro especies estudiadas. Este parénquima acumula el agua absorbida por los pelos

escamosos y protege al parénquima clorofílico contra el exceso de luz, favoreciendo así a la fotosíntesis y evitando la pérdida de agua a través de los canales de aireación, de acuerdo con Brighigna & al. (1984). La presencia de parénquima acuífero, en mayor o menor medida, permite considerar a estas plantas como suculentas de acuerdo con el concepto de Von Willert & al. (1992) y Vendramini & al. (2002), para quienes el almacenamiento provisional de agua en dicho parénquima permite su utilización por la planta en momentos en que las condiciones climáticas son adversas y por tanto la independiza de cualquier suministro externo del líquido.

Las adaptaciones al xeromorfismo y a la succulencia discutidas anteriormente no se muestran de forma homogénea en las especies estudiadas e incluso existen diferencias y semejanzas entre las terrestres y las epífitas.

Las especies terrestres *Ananas comosus* "Española Roja" y *Bromelia pinguin* pertenecen al el tipo ecológico I (suelo-raíz), uno de los cuatro tipos ecológicos propuestos por Griffiths & Smith (1983) y referido por ellos para algunas *Bromelioideae*. En este tipo ecológico, caracterizado por una roseta de hojas muy abierta que no acumula agua, los pelos escamosos no son absorbentes y el suministro de agua y nutrientes está garantizado por el sistema radical.

En las especies terrestres la presencia de un mayor número de estomas en relación estrecha con cada pelo escamoso indica un aumento de la protección frente al exceso de transpiración. Además, en ellas se presentan varios estratos de hipodermis mecánica, lo que le provee mayor sostén a la hoja y contribuye a que disminuya la pérdida de agua por transpiración, de acuerdo con los criterios de Tomlinson (1969).

Por otro lado, la presencia de estomas sin cámara subestomática en la superficie adaxial, señalada aquí para las hojas de *Ananas comosus* "Española Roja", había sido referida antes por Tomlinson (1969) solo para *Catopsis berteroniana* (Schult. f.) Mez y *Tillandsia usneoides* (L.) L., representantes de *Tillandsioideae*.

En las epífitas *Aechmea nudicaulis* y *Hohenbergia penduliflora*, las hojas tienen vainas ensanchadas que forman en la base de la roseta una cisterna, tanque o telma que acumula eficientemente el agua, la cual en la primera está mucho mejor estructurada. Estas especies poseen el tipo ecológico III (cisterna-pelos absorbentes), otro de los cuatro tipos ecológicos propuestos por Griffiths & Smith (1983), caracterizado por la presencia de una roseta cerrada que acumula agua y de pelos peltados que absorben el agua acumulada en ella. También para Vásquez (2006) las plantas epífitas de *Bromeliaceae* que poseen cisterna y por tanto acumulan en ella agua y nutrientes, forman uno de las tres morfologías por él reconocidas en la que los pelos escamosos son absorbentes.

El índice de succulencia calculado para las hojas de las cuatro especies arrojó indistintamente valores altos y bajos para las especies terrestres y epífitas. El índice de succulencia en *Ananas comosus* “Española Roja” es mucho mayor que el de *Bromelia pinguin* a pesar de que ambas son terrestres. En estas especies capaces de absorber agua por sus raíces directamente de la tierra, a diferencia de las epífitas, la succulencia se debe a su adaptación a ambientes secos, según Benzing (1990). En este caso, *Ananas comosus* “Española Roja” es capaz de almacenar más agua en sus tejidos, lo que implica que está mejor adaptada a soportar largos periodos de estrés hídrico que *Bromelia pinguin*.

De las epífitas, la de mayor índice de succulencia es *Aechmea nudicaulis*; no obstante, en *Hohenbergia penduliflora* hay un reforzamiento de la capacidad de retención de agua ya que de las especies estudiadas es la única con extensión esclerenquimatosa de la vaina de los haces vasculares. De acuerdo con Proença & Sajo (2004), la presencia de esta extensión de la vaina ejerce un papel importante en la distribución de agua por el mesófilo, además de sustentar y proteger los tejidos vasculares. Estos autores refirieron extensiones de la vaina solo en dos de las ocho especies de *Aechmea* estudiadas las cuales son menos pronunciadas que las de *H. penduliflora* con extensiones prolongadas hacia las dos superficies foliares.

Las epífitas *Aechmea nudicaulis* y *Hohenbergia penduliflora* además de carecer de raíces absortivas, presentan menor grado de xeromorfismo en comparación con las terrestres, ya que tienen menos reforzadas las características epidérmicas e hipodérmicas que disminuyen el exceso de transpiración pero disponen de cisterna y pelos absorbentes lo que garantiza su sobrevivencia ante cualquier desbalance hídrico.

## CONCLUSIONES

*Ananas comosus* “Española Roja”, *Bromelia pinguin* (terrestres), *Aechmea nudicaulis* (epífito) y *Hohenbergia penduliflora* (epífito y rupícola) son especies con diversas adaptaciones xeromórficas en su estructura foliar. El nivel de desarrollo alcanzado por las estructuras foliares para la retención del agua en los tejidos (xeromorfismo) es diferente entre las especies terrestres y las epífitas. Las especies terrestres tienen marcado xeromorfismo, sistema absortivo de raíces y total dependencia de la disponibilidad de agua en el suelo, mientras que las epífitas tienen un sistema no absortivo de raíces, pero cuentan con una cisterna que almacena el agua de forma eficiente y con pelos escamosos capaces de absorberla.

El índice de succulencia obtenido sugiere que la succulencia de las hojas de las especies estudiadas está más relacionada con el reforzamiento de las adaptaciones xeromórficas que con el hábito de las mismas.

Los estomas (vestigiales) en la superficie adaxial de *Ananas comosus* “Española Roja” son referidos aquí por primera vez para la especie y para la subfamilia *Bromelioideae*.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes: General biology and related biota. Cambridge University Press, New York.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae*: profile of an adaptation. Cambridge University Press. First Edition, New York.
- Brighigna, L., Fiordi, A.C. & Palandri, M.R. 1984. Structural characteristics of mesophyll in some *Tillandsia* species. *Phytomorphology* 34:191-200.
- Carranza, J. A. & Estévez, J. V. 2008. Ecología de la polinización de *Bromeliaceae* en el dosel de los bosques neotropicales de montaña. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat.* 12: 38- 47.
- Dilcher, D. L. 1974. Approaches to the identification of Angiosperm leaf remains. *Bot. Rev.* 40(1): 1-145.
- Griffiths, H. & Smith, J. A. C. 1983. Photosynthetic pathways in the *Bromeliaceae* of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and occurrence of CAM. Department of Biological Sciences, University of Dundee und Institut für Botanik, *Oecologia*. 60: 176-184.
- Horres, R. & Zizka, G. 1995. Untersuchungen zur Blattsukkulenz bei *Bromeliaceae*. *Beitr. Biol. Pflanzen* 69: 43- 76.
- Krauss, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II- The leaf. *Bot. Gaz.* 110(3):333-404.
- León. 1946. Flora de Cuba. Gimnospermas. Monocotiledóneas. Vol.1, No.8. Contr. Ocas. Mus. Hist. Nat. Colegio “De La Salle”, C. Habana.

Medina, E. 1990. Eco-fisiología y evolución de las *Bromeliaceae*. *Bol. Acad. Nac. Ci.* 59: 71-100.

Peña, E. & Saralegui, H. 1982. Técnicas de Anatomía Vegetal. Departamento de Botánica. Facultad de Biología, Universidad de La Habana.

Pierce, S., Maxwell, K., Griffiths, H. & Winter, K. 2001. Hydrofobic trichome layers and epicuticular wax powders in *Bromeliaceae*. *Amer. J. Bot.* 88 (8):1371-1389.

Proença, S. L. & Sajo, M das G. 2004. Estructura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (*Bromeliaceae*) do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Bot. Brasil.* 18(2): 319-331.

Tomlinson, P. B. 1969. *Conmeliales-Zingiberales*. En: C.R. Metcalfe (ed.). *Anatomy of the Monocotyledons*. v.3. Oxford University Press, London.

Vásquez, M. Y. P. 2006 rev. 2010. El fósforo en las bromelias. <http://www.monografías.com/Biología>.

Vendramini, F., Díaz S., Gurvich, D. E., Wilson, P. J., Thompson, K. & Hodgson, J. G. 2002. Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytol.* 154: 147-157.