

SARAH DINIZ PASINI

ECOLOGIA FUNCIONAL DE ESPÉCIES DE BROMELIACEAE UTILIZANDO  
CARACTERES ANATÔMICOS E ECOFISIOLÓGICOS

Dissertação apresentada à  
Universidade Federal de Viçosa,  
como parte das exigências do  
Programa de Pós-Graduação em  
Botânica, para obtenção do título de  
*Magister Scientiae*.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS – BRASIL  
2014

**Ficha catalográfica preparada pela Biblioteca Central da  
Universidade Federal de Viçosa - Câmpus Viçosa**

T

P282e  
2014 Pasini, Sarah Diniz, 1988-  
Ecologia funcional de espécies de Bromeliaceae  
utilizando caracteres anatômicos e ecofisiológicos / Sarah  
Diniz Pasini. - Viçosa, MG, 2014.  
xii, 75f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador : Luzimar Campos da Silva.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de  
Viçosa.  
Inclui bibliografia.

1. Bromeliácea. 2. Plantas - Anatomia. 3. Folhas -  
Anatomia. 4. *Aechmea vanhoutteana*. 5. *Pitcairnia carinata*.  
6. *Quesnelia kautskyi*. I. Universidade Federal de Viçosa.  
Departamento de Biologia Vegetal. Programa de  
Pós-graduação em Botânica. II. Título.

CDD 22. ed. 584.85

SARAH DINIZ PASINI

ECOLOGIA FUNCIONAL DE ESPÉCIES DE BROMELIACEAE UTILIZANDO  
CARACTERES ANATÔMICOS E ECOFISIOLÓGICOS

Dissertação apresentada à  
Universidade Federal de Viçosa,  
como parte das exigências do  
Programa de Pós-Graduação em  
Botânica, para obtenção do título de  
*Magister Scientiae*.

Aprovada: 21 de fevereiro de 2014

---

Luiz Fernando Magnago

---

Kacilda Naomi Kuki  
(Coorientadora)

---

Luzimar Campos da Silva  
(Orientadora)

Aos meus amados pais.

Dedico

ii

*“A base de toda sustentabilidade é o desenvolvimento humano que deve contemplar um melhor relacionamento do homem com os semelhantes e a Natureza.”*

**Najib Anderáos Neto**

## AGRADECIMENTOS

À Deus pelas oportunidades e pessoas especiais que cruzaram meu caminho e contribuíram para minha caminhada e evolução.

Ao CNPq pelo suporte financeiro durante o mestrado. E a Universidade Federal de Viçosa pelo suporte e assistência institucional.

Ao ICMBio pela licença concedida para a realização do trabalho. Aos funcionários do Parque Nacional do Caparaó pela receptividade e deslocamentos. Em especial ao Waldomiro por todo o suporte sempre que precisávamos de algo, informações e caronas até os locais para coleta.

Aos funcionários do Departamento de Biologia Vegetal, aos professores por todos os ensinamentos que contribuíram para minha formação, e ao Ângelo por sempre estar disposto a ajudar.

Ao professor Laércio do Departamento de Veterinário por disponibilizar o uso do micrótomo e a forma acolhedora de receber a todos.

À minha orientadora, Luzimar, por acreditar no meu trabalho e por todos os anos de parceria de trabalho.

Aos meus coorientadores, João e Kacilda, por toda dedicação, correções e valiosos ensinamentos.

Ao Luiz por me salvar durante as análises finais do material, tornando a estatística mais engraçada e me apresentando as “maravilhas” da ecologia.

Ao LEEP por me receber tão calorosamente durante minhas análises de estatística.

À Naiara pela ajuda com as análises de fisiologia, dividindo o desespero à noite durante as análises.

Às técnicas Aurora e Patrícia pelo bom humor e auxílio nas análises de material, sempre socorrendo em momentos de desespero.

Ao Tica, “Team Bromeliaceae”, por todo o auxílio que precisei ao longo do mestrado, nunca hesitando em se aventurar pelo Caparaó, mesmo que fosse uma furada. Sem você não teria realizado minhas coletas e elas não seriam tão divertidas. Sou imensamente grata pela amizade, pelos ensinamentos, enfim, por tudo.

À Luana e Valéria por rirem do meu mau humor e me receberem sempre com um sorriso no rosto, vocês tornavam os meus dias mais felizes.

À Eliza por ser minha motorista no campo e compartilhar as aventuras nas coletas, e pela companhia no laboratório.

À Dya pelos conselhos, amizade, terapias, momentos de descontração e pelo incentivo.

Ao André, estagiário da Anatomia Vegetal, pela montagem de milhares de lâminas tão perfeitamente.

Aos amigos de laboratório pelos risos, momentos divertidos, compartilhar as aflições, Talita, Larisse, Daniel, Ivanilson, Guilherme, Dani, Priscila, Samara, à todos que sempre estiveram presentes.

Aos novos amigos que fiz durante o mestrado e aos antigos que permaneceram.

Ao meu namorado Francisco por toda a paciência, carinho, companheirismo dedicação e amor sempre para comigo.

Aos meus amados pais, Patrícia e Sérgio, por todo carinho, amor, educação que recebi sempre. Pela confiança e sacrifícios que fizeram por mim. Desculpem-me pelas ausências durante esses anos em momentos especiais para nossa família.

À minha querida irmã, Samira, uma companheira sempre apoiando de longe minhas decisões, todo o carinho e confiança nunca poderão ser recompensados.

Muito obrigada a todos por compartilharem esse momento tão especial.

## **BIOGRAFIA**

Sarah Diniz Pasini nasceu em 14 de agosto de 1988, no município de Belo Horizonte (MG), filhas de Patrícia Diniz Pasini e Sérgio Pasini.

Estudou no Colégio São Judas Tadeu, onde concluiu seu ensino fundamental em 2002. Em seguida, concluiu seu ensino médio em 2005 no Colégio Técnico de Contagem.

Em 2007 iniciou seu curso de Graduação em Ciências Biológicas na Universidade Federal de Viçosa (MG), onde obteve em 2011 o título de Bióloga.

Em março de 2012 deu início ao curso de Mestrado em Botânica pela Universidade Federal de Viçosa (MG).

## SUMÁRIO

RESUMO.....	ix
ABSTRACT .....	xi
INTRODUÇÃO GERAL .....	1
REFERÊNCIAS.....	4
CAPÍTULO 1: INFLUÊNCIA DE FATORES AMBIENTAIS NA FISIOLOGIA E ANATOMIA DE TRÊS ESPÉCIES DE BROMELIACEAE DE FLORESTA ATLÂNTICA DE ALTITUDE.....	6
RESUMO.....	7
ABSTRACT .....	9
1. INTRODUÇÃO .....	11
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	14
2.1. Área de estudo .....	14
2.2. Coleta de material botânico.....	15
2.3. Análise de variáveis ambientais .....	19
2.3.1. Luminosidade .....	19
2.3.2. Análises microambientais.....	19
2.4. Análises anatômicas .....	19
2.5. Análises fisiológicas .....	20
2.6. Análise de área foliar.....	21
2.7. Análises estatísticas.....	21
3. RESULTADOS .....	23
3.1. Estrutura anatômica .....	23
3.2. Parâmetros ambientais.....	24
3.3. <i>Aechmea vanhoutteana</i> .....	25
3.4. <i>Pitcairnia carinata</i> .....	26
3.5. <i>Quesnelia kautskyi</i> .....	26
4. DISCUSSÃO .....	34
REFERÊNCIAS.....	40
CAPÍTULO 2: RELAÇÃO FUNCIONAL DE FATORES AMBIENTAIS UTILIZANDO ESPÉCIES DE BROMELIACEAE EM FLORESTA ATLÂNTICA DE ALTITUDE.....	44
RESUMO.....	45
ABSTRACT .....	46
1. INTRODUÇÃO .....	47
2. MATERIAL E MÉTODOS .....	49
2.1. Área de estudo .....	49
2.2. Coleta de Material botânico.....	50

2.3. Análise de variáveis ambientais .....	54
2.3.1. Luminosidade .....	54
2.3.2. Análises microambientais .....	54
2.4. Análises anatômicas .....	54
2.5. Análises fisiológicas .....	55
2.6. Análise de área foliar .....	56
2.7. Análise de Componentes Principais (PCA) .....	56
2.8. Análises estatísticas .....	57
3. RESULTADOS .....	58
3.1. PCA com todas as espécies .....	58
3.2. PCA por espécie .....	62
4. DISCUSSÃO .....	65
4.1. PCA visão geral .....	65
4.2. PCA com separação dos eixos .....	65
4.2.1. Bromeliaceae .....	66
4.2.2. <i>Aechmea vanhoutteana</i> .....	67
4.2.3. <i>Quesnelia kautskyi</i> .....	68
4.2.4. <i>Pitcairnia carinata</i> .....	68
5. CONCLUSÃO .....	70
REFERÊNCIAS .....	71
CONCLUSÕES GERAIS .....	75

## RESUMO

PASINI, Sarah Diniz, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2014. **Ecologia funcional de espécies de Bromeliaceae utilizando caracteres anatômicos e ecofisiológicos.** Orientadora: Luzimar Campos da Silva. Coorientadores: Kacilda Naomi Kuki e João Augusto Alves Meira Neto.

Os fatores ambientais podem causar variações na morfologia e anatomia das folhas. Representantes da família Bromeliaceae já se mostraram sensíveis às variações microclimáticas. O Parque Nacional do Caparaó (PNC) apresenta ambientes com condições adversas, como altas luminosidades e baixas temperaturas no inverno. Objetivou-se com este trabalho (1) avaliar quais variáveis ambientais atuam diretamente em cada característica analisada em espécies de Bromeliaceae ocorrentes no PNC e (2) identificar como interações entre os parâmetros ambientais alteram os padrões nos traços funcionais e na separação de nichos de espécies de Bromeliaceae ocorrentes no PNC. As hipóteses a serem testadas são que (1) variações ambientais atuam nas respostas diretas das espécies estudadas em relação à morfologia, anatomia e fisiologia e que (2) as variáveis ambientais determinam diferentes nichos através da relação com traços funcionais das espécies estudadas. Foram avaliadas folhas das espécies de Bromeliaceae *Aechmea vanhoutteana*, *Quesnelia kautskyi* e *Pitcairnia carinata* do PNC, que se encontravam em diferentes condições ambientais de luminosidade, umidade, velocidade do vento e temperatura. O material botânico coletado foi submetido às análises anatômicas para morfometria e diafanizações para contagem de estômatos e escamas, usando protocolos convencionais. Discos foliares foram coletados para as análises fisiológicas de conteúdo de pigmentos fotossintéticos (clorofila a e b e carotenoides) e fenóis. Foram realizadas medições de área da bainha e área foliar. Das variáveis ambientais avaliadas individualmente, a velocidade do vento foi a única variável que não influenciou diretamente nenhuma característica. A umidade do ar e a temperatura foram as que apresentaram maior relevância na alteração dos caracteres, apesar da luminosidade ser considerada um dos fatores principais para variações. *A. vanhoutteana* foi a espécie que menos apresentou variações estruturais (área da bainha); o aposto foi observado para *Q. kautskyi*, que apresentou uma diversidade maior de variações (área foliares, espessura do parênquima aquífero e clorofiliano, conteúdo de clorofilas, carotenoides e fenóis).

Em *P. carinata* houve variações na área da bainha, espessura do parênquima clorofiliano, conteúdo de clorofila a e fenóis. A PCA com a interação das três espécies apresentou separação de nicho entre as três espécies. *P. carinata* devido à luminosidade, foi separada de *A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi*. Nestas duas últimas espécies não pôde ser determinado o fator que levou à separação, possivelmente, pelo fato de não ter sido avaliado neste trabalho. Em *Q. kautskyi*, pôde-se observar que indivíduos epífitos foram funcionalmente diferentes dos terrestres, sendo a umidade responsável pela formação dos grupamentos. A incidência luminosa e o vento foram os fatores que melhor se ajustaram ao modelo de interação dos fatores ambientais para responder às variações nos traços funcionais. As características peculiares dos locais de coleta de *P. carinata* determinaram alterações significativas nos traços de seus indivíduos. Com esse estudo, comprova-se a sensibilidade da família Bromeliaceae em relação às mudanças ambientais, tanto na interação das espécies como individualmente. Devido à melhor distribuição nos ambientes e das variações observadas em *Q. kautskyi*, esta espécie se mostrou a mais plástica das estudadas. As mudanças nos padrões ambientais também contribuíram para a determinação de diferentes nichos nas espécies, que permite a coexistência destas no mesmo ambiente.

## ABSTRACT

PASINI, Sarah Diniz, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2014. **Functional Ecology of species of Bromeliaceae using anatomical and ecophysiological characters.** Advisor: Luzimar Campos da Silva. Coauthors: Naomi Kacilda Kuki and João Augusto Alves Meira Neto.

Environmental factors can cause variations in the morphology and anatomy of leaves. Representatives of the Bromeliaceae family has proved sensitive to microclimatic variations. The Caparaó National Park (PNC) presents environments with adverse conditions such as high solar irradiation and low temperatures in winter. The objective of this study was (1) to evaluate which environmental variables act directly on each characteristic analyzed in species of Bromeliaceae occurring in PNC and (2) identify how interactions between environmental parameters change the standards on functional traits and the separation of species niches of Bromeliaceae occurring in PNC. The hypothesis to be tested are (1) environmental variations operate in the direct responses of the studied species in relation to morphology, anatomy and physiology and (2) environmental variables determine different niches according to the relationship with functional traits of the studied species. Leaves of species of Bromeliaceae *Aechmea vanhoutteana*, *Quesnelia kautskyi* and *Pitcairnia carinata* occurring in PNC, which were in different environmental light conditions, humidity, wind speed and temperature were measured. The botanical material was subjected to anatomical analyzes for morphometric and diafanization to counting of stomata and scales, using conventional protocols. Leaf discs were collected for physiological analyzes of content of photosynthetic pigments (chlorophyll a and b and carotenoids) and phenols. Measurements of the sheath and leaf area were performed. Of all Environmental variables individually evaluated, the wind speed was the only one that does not directly affect any trait. The humidity and temperature showed the greatest relevance in changing of the characters, despite the high irradiation be considered one of the major factor for variations. *A. vanhoutteana* was the species that showed less structural variations (area of the sheath); the opposite was observed for *Q. kautskyi*, which showed a greater diversity of variations (leaf area, thickness of parenchymal aquifer and chlorenchyma, chlorophyll content, carotenoids and phenols). In *P. carinata* there were variations in the area of the sheath, thickness of chlorenchyma, content chlorophyll a of phenols. The full PCA

showed niche separation among the three species. *P. carinata* due to light, was separated from *Q. kautskyi* and *A. vanhoutteana*. In these two latter species the factor that led to the break up could not be determined, possibly because it was not assessed in this study. In *Q. kautskyi*, it was possible to observe that epiphytic individuals were functionally different from the terricolous, with moisture responsible for the grouping formation. The light incidence and the wind were the factors that best fit the interaction of environmental factors to respond to changes in functional traits model. The peculiar characteristics of the locations of *P. carinata* gathering determined significant changes in the features of its subjects. This study proves the sensitivity of the Bromeliaceae family in relation to environmental changes, both in the interaction of species and as individuals. Due to the better distribution in the environment and the variations observed in *Q. kautskyi*, this species showed the most studied of plastic. Changes in environmental standards have also contributed to the determination of various niches in species, which allows the coexistence of both in the same environment.

## INTRODUÇÃO GERAL

A família Bromeliaceae ocorre desde o sul da América do Norte até o sul da América do Sul, com exceção da espécie *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr. que é encontrada no oeste do continente africano (JACQUES-FÉLIX, 2000; SMITH & DOWNS, 1974). Possui 58 gêneros e 3.172 espécies. No Brasil, encontra-se 44 gêneros, destes 52% endêmicos, e 1.307 espécies, 90% endêmicas, caracterizando o Brasil como um centro de diversidade para a família (FORZZA et al., 2013; LUTHER, 2008).

Baseado em dados moleculares, a família foi, atualmente, dividida em oito subfamílias, sendo as subfamílias Bromelioideae e Tillandsioideae reconhecidas como monofiléticas, Pitcairnioideae com sendo parafilética e dividida em seis subfamílias: Pitcairnioideae, Brocchiniodeae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae e Puyoideae (GIVNISH et al., 2004; GIVNISH et al., 2011). Dentre as características morfológicas que se destacam estão a formação de tanque com capacidade de acumular água e a filotaxia em roseta com as bainhas das folhas imbricadas. Anatomicamente, a presença de epiderme e hipoderme esclerificadas, presença de parênquima aquífero e tricomas do tipo escamas peltadas são as que mais se destacam (SMITH & DOWNS, 1974; BENZING, 2000).

A família Bromeliaceae possui grande valor econômico sendo o principal ornamental. São plantas muito cultivadas para decoração de ambientes internos e externos. Além disso, são utilizadas na alimentação como o gênero *Ananas* sp., popularmente conhecido como abacaxi; na produção de fibras, como o gênero *Neoglaziovia variegata*, conhecido como caroá-verdadeiro; e na medicina popular algumas espécies do gênero *Bromelia* são famosas pelo uso como digestivas e depurativas (MOREIRA et al., 2006).

Minas Gerais é o quarto estado brasileiro com maior diversidade de Bromeliaceae, possuindo 282 espécies (FORZZA et al., 2013). A posição favorável do estado permite variações climáticas e edáficas que são responsáveis pela diversidade de ambientes no estado, possuindo complexos vegetacionais desde xéricos secos a florestas densas (VERSIEUX & WENDT, 2006). A Mata Atlântica é o bioma brasileiro mais representativo da família Bromeliaceae, sendo um dos biomas presentes em Minas Gerais juntamente com o Cerrado e a Caatinga. São

encontradas na Mata Atlântica 904 espécies dessa família (VERSIEUX & WENDT, 2007, FORZZA et al., 2013). Duas regiões do estado se destacam para a presença de espécies endêmicas: a Cadeia do Espinhaço e a Serra da Mantiqueira (VERSIEUX & WENDT, 2007).

O Parque Nacional do Caparaó (PNC) está inserido na Serra da Mantiqueira e conta com uma área de 31.800 hectares, sendo 70% do PNC pertencente ao Estado do Espírito Santo e 30% ao Estado de Minas Gerais. O PNC engloba um total de 14 municípios. Localizado a 225 km de Vitória (ES) e 280 km de Belo Horizonte (MG), o PNC abriga o terceiro pico mais alto do país, o Pico da Bandeira com 2.892 m, sendo um grande atrativo para turistas (PORTAL DO CAPARAÓ, 2013; PORTAL SÃO FRANCISCO, 2013). Encontram-se, em seu domínio, formações vegetais diversas formando um mosaico de Floresta ombrófila densa e campos de altitude (MACHADO, 2012). Em levantamento florístico realizado, Machado (2012) levantou 45 espécies de Bromeliaceae no PNC.

Os campos de altitude que ocorrem na Serra da Mantiqueira são ambientes com condições adversas de grande diversidade de espécies, sendo sua vegetação adaptada à alta umidade, fortes ventos, exposição solar, noites geladas no inverno, além das elevadas altitudes (SAFFORD, 1999). Esses fatores implicam diretamente na morfologia das plantas ali presentes.

Segundo Benzing (2000) estudos anatômicos podem ajudar na compreensão dos mecanismos evolutivos das espécies que foram selecionadas ao longo dos milhares de anos e permitem a sobrevivência nos mais diversos habitats. Trabalhos recentes realizados por Segecin & Scatena (2004) e Pereira et al. (2013), podem ser citados como exemplos do uso da anatomia como ferramenta para estudo de estratégias adaptativas em Bromeliaceae.

A anatomia vegetal também pode servir como ferramenta para estudos ecológicos, como nos trabalhos de Voltolini & Santos (2011) e Pereira et al. (2013). De acordo com Benzing (2000), os estudos anatômicos podem servir ainda como base para trabalhos fisiológicos e filogenéticos. As pressões ambientais contribuem com importantes adaptações fisiológicas que irão auxiliar na permanência das espécies nos ambientes.

Voltolini & Santos (2011) estudaram indivíduos de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* expostos à diferentes radiações luminosas e hábitos.

Estes autores verificaram que indivíduos expostos à menor radiação apresentaram maior expansão da área foliar. Já as espécies terrícolas expostas a maior incidência luminosa, apresentaram maior densidade estomática e menor espessura da lâmina foliar. Pereira et al. (2013) estudaram variações morfológicas em indivíduos de *Billbergia elegans* e *Neoregelia mucugensis* que se encontravam em diferentes condições de exposição à radiação solar. A maior densidade de escamas foi observada em indivíduos que viviam a pleno sol e maiores área foliar e comprimento foram encontradas em indivíduos que se desenvolveram na sombra.

Fotografias hemisféricas podem fornecer dados de cobertura florestal e da luz incidida nas plantas (FRAZER et al., 1999). Os dados da fotografia hemisférica podem produzir estimativas das transmissões de luz ao longo do ano e podem fornecer medidas diretamente relacionadas à estrutura da copa, como cobertura e manchas de sol. Estas podem ser úteis em estudos ecológicos, principalmente, com relação à luminosidade (FRAZER et al., 1999).

Pretendeu-se com este trabalho estudar indivíduos da mesma espécie de Bromeliaceae que estão submetidas condições ambientais distintas, avaliando como e quais fatores ambientais influenciam nas características morfológicas e fisiológicas das espécies estudadas. Além disto, propõe-se identificar relações entre parâmetros ambientais chave que permitam a separação funcional e separação de nicho das espécies.

O Parque Nacional do Caparaó (PNC) apresenta o ambiente heterogêneo e uma quantidade considerável de espécies de Bromeliaceae. Estudos anatômicos e ecofisiológicos nesta família já demonstraram seu potencial indicador de mudanças ambientais, capazes de contribuir com informações sobre o grupo. Estudos de ecofisiologia contribuem para compreender a dinâmica dessas espécies e as estratégias que estas apresentam e que as capacitam na sobrevivência neste ambiente.

## REFERÊNCIAS

- BENZING, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FORZZA, R.C.; COSTA, A.; SIQUEIRA FILHO, J.A.; MARTINELLI, G.; MONTEIRO, R.F.; SANTOS-SILVA, F.; SARAIVA, D. P.; PAIXÃO-SOUZA, B.; LOUZADA, R.B.; VERSIEUX, L. 2013. Bromeliaceae in *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB66>>. Acesso em: 24 de outubro de 2013
- FRAZER, G. W.; CANHAM, C.D.; LERTZMAN, K.P. 1999. Gap light analyzer (GLA), version 2.0: imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, user's manual and program documentation. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GIVNISH, T.J.; MILLAM, K.C.; EVANS, T.M.; HALL, J.C.; PIRES, J.C.; BERRY, P.E.; SYTSMA, K.J. 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapataceae and Bromeliaceae based on ndhf sequence data. *International Journal of Plant Sciences*. 165: 35-54.
- GIVNISH, T.J.; BARFUSS, M.H.; EE, B.V.; RIINA, R.; SCHULTE, K.; HORRES, R.; GONSISKA, P.A.; JABAILY, R.S.; CRAYN, D.M.; SMITH, A.C.; WINTER, K.; BROWN, G.K.; EVANS, T.M.; HOLST, B.K.; LUTHER, H.; TILL, W.; ZIZKA, G.; BERRY, P.E.; SYTSMA, K.J. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny. *American Journal of Botany* 98: 1-24.
- JACQUES-FÉLIX, H. 2000. The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana*. *Selbyana* 21: 118-124.
- KÖRNER, C. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569-574.
- LUTHER, H.E. 2008. *An alphabetical list of bromeliad binomials*. 11th ed. The Bromeliad Society International. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota.
- MACHADO, T.M. 2012. *A flora de Bromeliaceae no Parque Nacional do Caparaó, MG/ES: tratamento taxonômico e influência das variáveis climáticas na composição de espécies no sudeste brasileiro*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.
- MOREIRA, B.A.; WANDERLEY, M.G.L; CRUZ-BARROS, M.A.V. 2006. *Bromélias: Importância Ecológica e diversidade. Taxonomia e morfologia*. Instituto de Botânica. São Paulo, São Paulo, SP.

- PEREIRA, T.A.R.; OLIVEIRA, T.S.; SILVA, L.C.; AZEVEDO, A.A. 2011. Comparative leaf anatomy of four species of Bromelioideae (Bromeliaceae) occurring in the Atlantic Forest, Brazil. *Botany* 89: 246-253.
- PEREIRA, T.A.R.; SILVA, L.C.; AZEVEDO, A.A.; FRANCINO, D.M.T.; COSER, T.S.; PEREIRA, J.D. 2013. Leaf morpho-anatomical variations in *Billbergia elegans* and *Neoregelia mucugensis* (Bromeliaceae) exposed to low and high solar radiation. *Botany* 91: 327-334.
- PORTAL DO CAPARAÓ. 2013. Disponível em: <<http://www.portaldocaparao.com/>>. Acessado em 07 de junho de 2013.
- PORTAL SÃO FRANCISCO. 2013. Disponível em: <<http://www.portalsaofrancisco.com.br/>>. (Acessado em 07 de junho de 2013)
- SAFFORD, H.D. 1999. Brazilian páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 26: 693-712.
- SEGECIN, S.; SCATENA, V.L. 2004. Morfoanatomia de rizoma e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 253-260
- SMITH, L.B.; DOWNS, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monographies* 14: 1-658.
- VERSIEUX, L.M.; WENDT, T. 2006. Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with notes on taxonomy and endemism. *Selbyana* 27: 107-146.
- VERSIEUX, L.M.; WENDT, T. 2007. Bromeliaceae diversity and conservation in Minas Gerais state, Brazil. *Biodiversity and Conservation* 16: 2989-3009.
- VOLTOLINI, H.; SANTOS, M. 2011. Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmealindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. *Acta Botanica Brasilica* 25: 2-10. 2011.
- WILDI, B; LÜTZ, C. 1996. Antioxidant composition of selected high alpine plants species from different altitudes. *Plant, Cell and Environment* 19: 138-146.

## CAPÍTULO I

INFLUÊNCIA DE FATORES AMBIENTAIS NA FISIOLOGIA E ANATOMIA DE TRÊS  
ESPÉCIES DE BROMELIACEAE DE FLORESTA ATLÂNTICA DE ALTA ALTITUDE

## RESUMO

Fatores ambientais podem influenciar a morfologia, anatomia e fisiologia das plantas. A família Bromeliaceae, que possui uma grande variedade de espécies no Brasil, tem a capacidade de sobreviver em ambientes dos mais variados. Sendo que esta já se mostrou sensível às variações ambientais. Os campos de altitude presentes no sudeste brasileiro apresentam fatores ambientais que atuam na flora presente e contribuem para a diversidade vegetal. A hipótese a ser testada é de que as espécies de Bromeliaceae apresentam uma plasticidade em relação às variáveis ambientais amostradas no Parque Nacional do Caparaó (MG/ES). Para isto, foram avaliadas três espécies de Bromeliaceae: *Aechmea vanhoutteana*, *Quesnelia kautskyi* e *Pitcairnia carinata*, que ocorrem em ambientes com variações microclimáticas. O material botânico coletado foi submetido às análises de morfometria e diafanizações segundo protocolos usuais. Discos foliares foram coletados para as análises fisiológicas de conteúdo de pigmentos fotossintéticos (clorofila a e b e carotenoides) e fenóis. Foram realizadas medições de área da bainha e área foliar. As coletas foram realizadas entre os meses de novembro de 2012 e março de 2013. A estatística foi realizada pelo programa R na função GLM (Generalized linear model) e os melhores modelos foram selecionados pelo método AICc (Akaike Information Criterion of Second Order). Das variáveis ambientais, a velocidade do vento foi a única que não influenciou nenhuma característica. A umidade do ar e a temperatura foram as que apresentaram maior relevância em relação às variações dos atributos funcionais, apesar da luminosidade ser considerada um dos fatores principais para variações na morfologia e fisiologia das plantas. Dentre as espécies estudadas, *A. vanhoutteana* foi a que menos apresentou variações funcionais. Apenas nesta apenas área da bainha apresentou alteração, sendo esta devido às variações na umidade, mostrando um potencial no seu uso da espécie como indicadora de mudanças ambientais. O oposto foi observado para *Q. kautskyi*, que apresentou uma diversidade maior de variações funcionais, tanto fisiológicas (conteúdo de clorofilas, carotenoides e fenóis) como anatômicas (espessuras do parênquima aquífero e clorofiliano) e morfológicas (áreas da bainha e foliar). Devido à melhor distribuição em ambientes e de variações observadas em *Q. kautskyi*, esta espécie se mostrou a mais plástica das estudadas. *P. carinata*

também apresentou variações morfológicas (área da bainha), anatômicas (espessura do parênquima clorofiliano) e fisiológicas (conteúdo de clorofila a e fenóis), mas em menor escala quando comparada a *Q kautskyi*. Concluindo, as variáveis ambientais mensuradas se mostraram importantes nas alterações de tributos funcionais das espécies (morfologia, anatomia e fisiologia) confirmando a sensibilidade de espécies de Bromeliaceae com relação às flutuações microclimáticas.

## ABSTRACT

Environmental factors can influence morphology, anatomy and physiology of plants. The Bromeliaceae family, has a wide variety of species in Brazil, has the ability to survive in the different kind of environmental. This family has already proved that is sensitive to environmental variations. The altitude fields present in southeastern of Brazil have environmental factors that act on the local flora and contribute to plant diversity. The hypothesis to be tested is that the species of Bromeliaceae has plasticity in relation to environmental variables in the sampled Caparaó National Park (MG/ES). In order to test it, three species of Bromeliaceae were evaluated: *Aechmea vanhoutteana*, *Quesnelia kautskyi* and *Pitcairnia carinata* that occur in environments with microclimatic variations. The material collected was subjected to analysis of morphometric and diafanizations according to standard protocols. Leaf discs were collected for physiological analyzes of content of photosynthetic pigments (chlorophyll a and b and carotenoids) and phenols. Measurements of the area sheath and leaf area were performed. The samples were collected between november 2012 and march 2013. Statistical analysis was performed by the software R in GLM (Generalized linear model) function and the best models were selected by AICc (Akaike Information Criterion of Second Order) method. Regarding environmental variables, the wind speed was the only one that did not affect any trait. Humidity and temperature were the most relevant variables in relation to variations of functional traits, despite the luminosity be considered one of the major factors for variations in morphology and physiology of plants. Among the studied species, *A. vanhoutteana* was the one that presented less functional variations. Only in this area of the sheath it showed a change, that occurred due to variations in humidity, showing the potential use of this species as an indicator of environmental changes. The opposite was observed for *Q. kautskyi*, which presented a greater diversity of functional changes, both physiological (chlorophyll content, carotenoids and phenols) as anatomical (thickness of parenchymal aquifer and chlorenchyma) and morphological (leaf area and sheath area). Due to major distribution in observed environments and variations *Q. kautskyi* was the most plastic species in the study. *P. carinata* also presented morphological (area of sheath), anatomical (thickness of chlorenchyma) and physiological (content of chlorophyll a and phenols) variations, but on a smaller scale

compared to *Q kautskyi*. In conclusion, the environmental variables measured were important in functional changes in the studied species (morphology, anatomy and physiology) confirming the sensitivity of Bromeliaceae species in relation to microclimatic fluctuations.

## 1. INTRODUÇÃO

Fatores ambientais influenciam principalmente na morfologia e anatomia de plantas expostas. A folha tem sido considerada o órgão de maior variação anatômica afetada por alterações ambientais. A intensidade luminosa que incide sobre a folha durante seu desenvolvimento é o fator ambiental que mais influencia a estrutura da folha. Essas variações estruturais são associadas com a regulação de luz incidente e nos caminhos do CO<sub>2</sub> dentro da folha, maximizando a eficiência da fotossíntese (DICKISON, 2000). Folhas expostas a alta luminosidade tendem a ser menores e mais espessas, além de possuírem maior densidade de estômato e clorofila (DICKISON, 2000; LEE et al., 1989). A maior espessura das lâminas foliares submetidas à alta luminosidade se deve ao fato do parênquima aquífero possuir maior espessura, promovendo maior eficiência do uso da água e menor taxa de transpiração (DICKISON, 2000; LEE et al., 1989). Déficit hídrico e altas temperaturas são considerados entre os fatores ambientais mais estressantes para as plantas (DICKISON, 2000). A temperatura e a umidade tem recebido menor atenção que a intensidade luminosa nos estudos de avaliação de variações morfológicas e fisiológicas, embora alguns trabalhos já tenham demonstrado que a temperatura tem se mostrado um fator relevante na alteração das características das plantas (CHABOT & CHABOT, 1977).

Dentre os grupos de plantas, a família Bromeliaceae possui espécies capazes de habitar os mais variados ambientes desde locais secos a substratos pobres em nutrientes, e podendo ser capazes de sobreviver apenas com a água presente nos nevoeiros de florestas com umidade elevada (BENZING, 2000). As características consideradas xeromórficas nas folhas de Bromeliaceae são responsáveis pela dispersão dessas espécies em inúmeros ambientes, dentre elas: paredes das células da epiderme espessadas, cutícula espessada, fibras e hipoderme esclerificada, tricomas do tipo escama peltada e parênquima aquífero bem desenvolvido (BENZING, 2000; DICKISON, 2000). As características xeromórficas contribuem para a redução da perda de água, diminuição do aquecimento interno foliar e auxiliam na manutenção da arquitetura do órgão (DICKISON, 2000).

Trabalhos como o de Pereira et al. (2013) e Voltolini & Santos (2011), com Bromeliaceae, mostraram diferenças morfológicas de plantas que estavam sob diferentes intensidades luminosas e apresentaram variações na morfologia foliar,

como variação na área foliar, comprimento da bainha e densidade estomática, além de espessura de tecidos internos. Scarano et al. (2002) avaliaram *A. bromeliifolia* em diferentes condições de luminosidade e disponibilidade de água, e verificaram alterações morfológicas e na eficiência fotoquímica, principalmente em ambientes inundados e expostos à alta luminosidade. Haslam et al. (2003) observaram um aumento no conteúdo de clorofila total em indivíduos de *Tillandsia usneoides* submetidas à baixa radiação.

Bromeliaceae é uma família bem distribuída no continente americano com 58 gêneros e 3.172 espécies, sendo umas das mais diversas na Mata Atlântica (LUTHER, 2008; FORZZA et al., 2013). Sua morfologia se caracteriza por formarem tanques que acumulam água, em sua maioria, e apresentarem filotaxia em roseta (TOMLINSON, 1969). Quanto à anatomia, possuem epiderme com células de paredes espessadas, hipoderme esclerificada, parênquima aquífero bem desenvolvido, parênquima braciforme formando canais de aeração presentes ao longo da lâmina foliar e tricomas do tipo escamas peltadas (BENZING, 2000). As Bromeliaceae possuem um importante papel ecológico, pois sua filotaxia em roseta proporciona acúmulo de água e muitos animais utilizam as bromélias como moradia, fonte de alimentos, local de reprodução ou refúgio contra predadores (LEME, 1993; BENZING, 2000).

Estudos anatômicos e fisiológicos podem contribuir para compreender os mecanismos selecionados nas espécies que permitem sua sobrevivência sob os estresses ambientais (BENZING, 2000). Variações anatômicas podem ser comprovadas não somente por análises qualitativas, mas por análises quantitativas dos tecidos, como pela morfometria da lâmina foliar e pela avaliação de pigmentos fotossintéticos, que também auxiliam na relação resposta-ambiente (PEREIRA, 2009b).

Os campos de altitude são ambientes com grande variação vegetal que ocorrem ao longo da Serra da Mantiqueira (acima de 1.100m de altitude) (SAFFORD, 1999), apresentando vários fatores ambientais atuantes de forma expressiva, que favorece a grande diversidade de habitats. Segundo Safford (1999), os fatores predominantes nos campos de altitude são a alta luminosidade, fortes ventos, baixas temperaturas no inverno, altitude elevada e alta umidade.

Por estas razões foi o ambiente selecionado para testar a hipótese de que as variações ambientais atuam nas respostas das espécies de Bromeliaceae com relação à morfologia, anatomia e fisiologia.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. Área de Estudo

O Parque Nacional do Caparaó (PNC) está localizado entre Minas Gerais e Espírito Santo, nos paralelos 20°19'S e 20°37'S e os meridianos 41°43'W e 41°53'W (Fig. 1). Foi criado pelo Decreto Federal nº 50.646 em 24 de maio de 1961, mas seus limites somente foram definidos pelo decreto de 20 de novembro de 1997, estabelecido em 31.800 ha. O PNC abrange 14 cidades, sendo dez do Espírito Santo: Iúna, Ibitirama, Irupi, Dolores do Rio Preto, Divino de São Lourenço, Guaçuí, Muniz Freire, Alegre, Ibatiba e São José do Calçado; e quatro do lado mineiro: Alto Caparaó, Manhumirim, Alto Jequitibá e Espera Feliz, sendo que setenta por cento do parque faz parte do estado capixaba e apenas trinta por cento do estado mineiro. A portaria de Alto Caparaó se localiza a 311km da capital de Minas Gerais, Belo Horizonte e 248km da capital do Espírito Santo, Vitória (ICMBIO, 2013) (Fig. 1A,B).

As trilhas foram selecionadas de acordo com a facilidade de acesso às plantas e o número de indivíduos presentes das espécies estudadas. Na vertente do estado de Minas Gerais os locais de coleta foram Vale Verde, Vale Encantado, Estrada para Tronqueira e Cachoeira Bonita. Na vertente do estado do Espírito Santo as trilhas foram Cachoeira Sete Pilões, Pedra Escorada e Rio Norte.

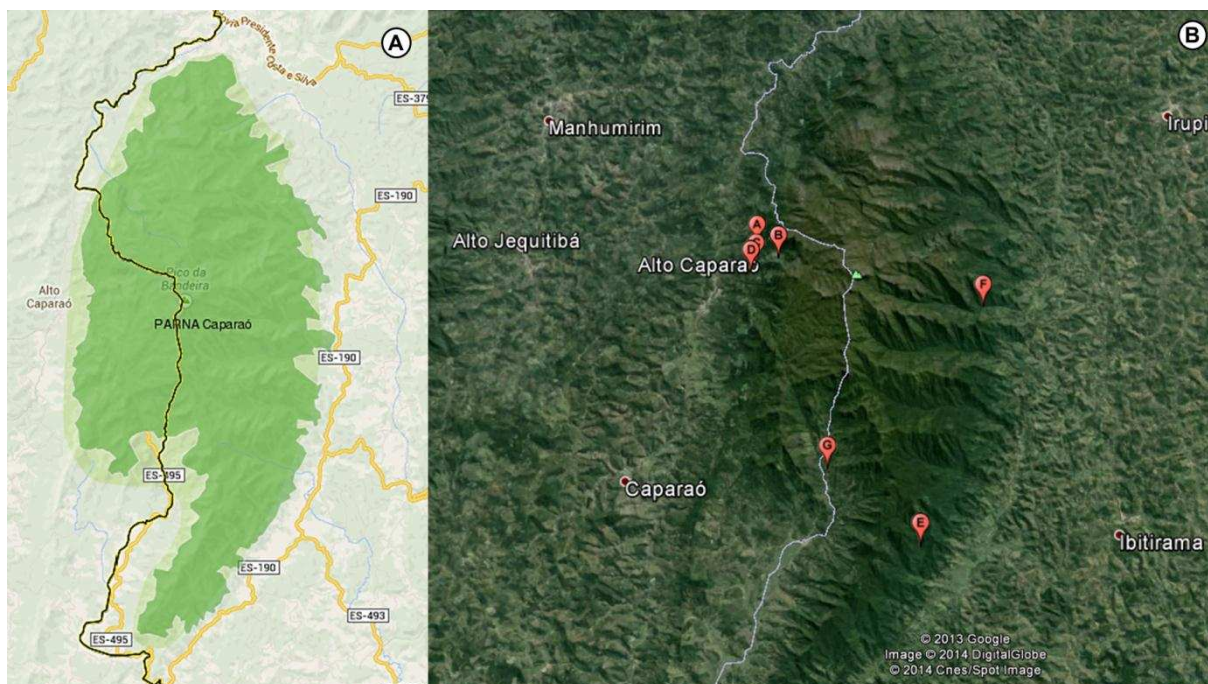
De acordo com a classificação de Ab'Saber, o PNC pertence ao Domínio Morfoclimático da Mata Atlântica (ICMBIO, 2013). Florestas em estágios sucessionais mais avançados são mais comuns nas vertentes do Espírito Santo, que também possui maior umidade, graças a retenção desta umidade por suas encostas. Contrariamente, em Minas Gerais, as florestas são encontradas em altitudes menores e os campos já surgem em menores altitudes (ICMBIO, 2013). Nas altitudes mais baixas podem ser observadas Florestas Ombrófilas (Fig. 2E) que, com o aumento da altitude, são substituídas por campos sobre afloramentos rochosos (Fig. 2D).

O PNC apresenta grande quantidade de córregos, cachoeiras, riachos e nascentes (Fig. 2F), contribuindo com três importantes bacias hidrográficas: Bacia do Itabapoana (RJ), Bacia do Itapemirim (ES) e a Bacia do Rio Doce (MG) (ICMBIO, 2013).

A pluviosidade média no PNC varia entre 1.000 e 1.500mm anuais. As chuvas concentram-se no trimestre de novembro a janeiro, quando ocorrem de 35% a 50% das precipitações anuais (ICMBIO 2013). As menores médias pluviométricas observadas são nos períodos de julho a agosto (ICMBIO 2013). Segundo a classificação de Köppen, o clima do Parque Nacional do Caparaó é do tipo Cwb, caracteriza-se por ser clima tropical de altitude, com temperatura média anual variando entre os 19°C e 22°C (ICMBIO, 2013).

## 2.2. Coleta de material botânico

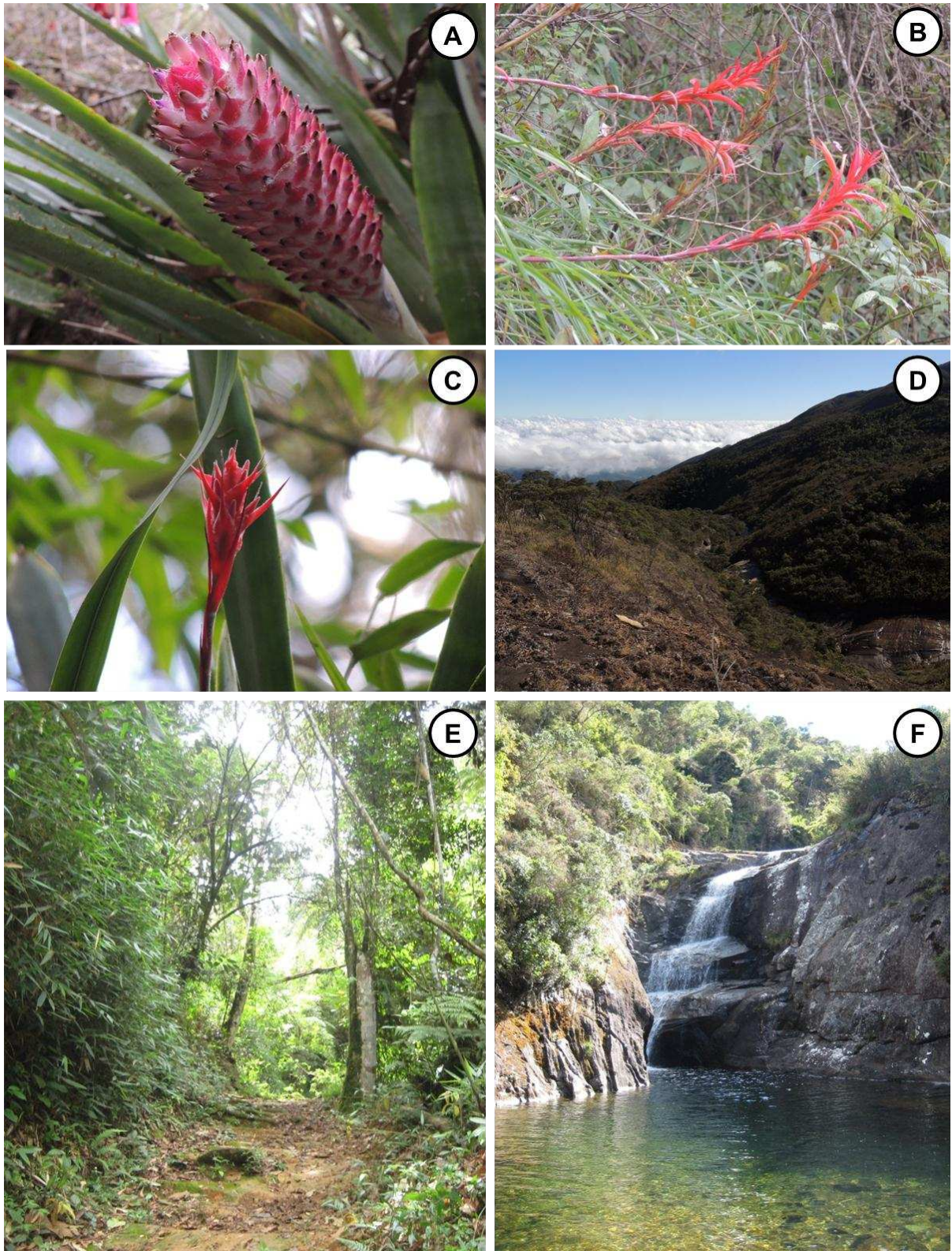
No PNC foram realizadas coletas de material botânico (Tab. 1 e 2) das espécies *Aechmea vanhoutteana* (Van Houtte) Mez (Fig. 2A), *Pitcairnia carinata* Mez (Fig. 2B) e *Quesnelia kautskyi* C. M. Vieira (Fig. 2C) durante os meses de novembro de 2012 a março de 2013. Nesse mesmo período foram realizadas as avaliações para análises fisiológicas e ambientais. As espécies e os locais de coleta estão registrados na Tabela 2. O número de indivíduos coletados para cada espécie se encontra na Tabela 3. A identificação foi realizada através de guia de campo (MACHADO, 2012).



**Figura 1.** Mapa do Parque Nacional do Caparaó (MG/ES). **A.** Limites do Parque Nacional do Caparaó. **B.** Locais de coleta das espécies de Bromeliaceae. **a.** Vale Verde (MG). **b.** Vale Encantado. **c.** Estrada para Tronqueira (MG). **d.** Cachoeira Bonita (MG). **e.** Pedra Escorada (ES). **f.** Rio Norte (ES). **g.** Cachoeira Sete Pilões (ES). (Google Imagens).

**Tabela 1.** Locais de coletas das espécies estudadas de Bromeliaceae no Parque Nacional do Caparaó (MG/ES) com as coordenadas geográficas.

<b>Locais de coleta</b>	<b>Geolocalização</b>	<b>Características paisagísticas</b>	<b>Altitude (m)</b>
Vale Verde (MG)	20°25'160" S / 41°50'900" O	Floresta densa com rio sob pedregulhos	1300
Vale Encantado (MG)	20°24'697" S / 41°50'062" O	Grande paredão rochoso em Vale com corredeiras	2019
Estrada pra Tronqueira (MG)	20°24'575" S / 41°50'945" O	Estrada que corta a mata, plantas coletadas em paredões rochosos	1502
Cachoeira Bonita (MG)	20°24'21" S / 41°50'16" O	Queda d'água no meio da floresta	1827
Pedra Escorada (ES)	20°33'852" S / 41°45'857" O	Floresta densa	1147
Rio Norte (ES)	20°26'43,8"S / 41°44'0,8" O	Floresta	1161
Cachoeira Sete Pilões (ES)	20°28'58" S / 41°49'51" O	Queda d'água no meio da mata, plantas coletadas em paredões rochosos abertos	1844



**Figura 2.** Espécies de Bromeliaceae estudadas e paisagens presentes no PNC **A-C.** Espécies de Bromeliaceae estudadas. **D-F.** Trilhas do Parque Nacional do Caparaó. **A.** *Aechmea vanhoutteana*. **B.** *Pitcairnia carinata*. **C.** *Quesnelia kautskyi*. **D.** Vale Encantado (MG). **E.** Vale Verde (MG). **F.** Cachoeira da Farofa (ES).

**Tabela 2.** Espécies de Bromeliaceae coletadas no Parque Nacional do Caparaó hábito e locais de coleta.

Espécies	Hábito	Locais de coleta						
		Vale Verde	Vale Encantado	Estrada p/ Tronqueira	Cachoeira Bonita	Cachoeira 7 Pilões	Pedra Escorada	Rio Norte
<i>Aechmea vanhoutteana</i>	Epífita, rupícola, terrestre	X						
<i>Pitcairnia carinata</i>	Rupícola		X	X		X		
<i>Quesnelia kautskyi</i>	Epífita, terrestre	X			X		X	X

**Tabela 3.** Número de indivíduos coletados de cada espécie para cada hábito e o total de indivíduos.

Espécie	Rupícola	Terrestre	Epífita	Total de indivíduos
<i>Aechmea vanhoutteana</i>	5	5	5	15
<i>Pitcairnia carinata</i>	15	0	0	15
<i>Quesnelia kautskyi</i>	0	11	8	19

## **2.3. Análise de variáveis ambientais**

### **2.3.1. Luminosidade**

Todos os indivíduos foram avaliados em relação à exposição de luz total. Para isto, a irradiação foi medida através de fotografia hemisférica entre os meses de novembro de 2012 a março de 2013, sendo realizada apenas uma amostragem para cada indivíduo. Foram obtidas imagens acima de cada indivíduo coletado, através de uma câmera Nikon (modelo Coolpix 5700) com extensor Nikon (modelo UR-E12) e objetiva olho-de-peixe Nikon FC-E9, apoiada a um tripé em distância de no máximo 20 cm do indivíduo. As fotografias foram obtidas sem luz solar direta (no fim do dia ou com céu nublado), com a parte superior da câmera voltada para o norte magnético. Para cada indivíduo foram retiradas três imagens com diferentes exposições: -1.3, 0, +1.3 (BRESHEARS & LUDWIG, 2010; JONCKHEERE et al., 2004). As imagens foram analisadas no software Gap Light Analyzer (GLA), que forneceu os dados de luz total (fótons.m<sup>-2</sup>.dia<sup>-1</sup>) (FRAZER et al., 1999).

### **2.3.2. Análises microambientais**

As análises microambientais foram realizadas de três a cinco vezes através de medições nos locais de crescimento dos indivíduos coletados das espécies citadas no item 2.2. O equipamento utilizado foi o Kestrel (modelo 4300, Nielsen-Kellerman, USA) que foi colocado, no máximo, a 20 cm de distância dos indivíduos. Foram mensuradas altitude (m), temperatura (°C), umidade relativa (%) e velocidade do vento (m/s).

## **2.4. Análises anatômicas**

Para análises anatômicas, foram coletadas folhas do meio da roseta de cada indivíduo. O número de indivíduos trabalhados para cada espécie se encontra na Tabela 3. Amostras da região mediana das folhas foram fixadas em FAA<sub>50</sub> por uma semana (JOHANSEN, 1940) e posteriormente, estocadas em etanol 70%.

Para análises micromorfométricas da espessura dos parênquimas clorofiliano ( $\mu\text{m}$ ) e aquífero ( $\mu\text{m}$ ) e descrição anatômica, o material vegetal foi incluído em historresina e foram montados três blocos para cada indivíduo de cada espécie, sendo 45 blocos de *A. vanhoutteana* (15 de cada hábito), 45 de *P. carinata* e 57 de *Q. kautskyi* (33 terrestres e 24 epífitas) (Tabela 2). Foram confeccionadas quatro

lâminas para cada bloco em micrótomo rotativo (modelo RM2155, Leica Microsystems Inc., Deerfield, USA), localizado no Laboratório de Patologia do Departamento de Veterinária da Universidade Federal de Viçosa (UFV). Os cortes, com 5 µm de espessura foram corados com Azul de Toluidina, pH 4,0 (KRAUS e ARDUIN, 1997; modificado). Destes, foram fotografados quatro cortes em cada lâmina. As análises foram realizadas pelo software AnatiQuanti 2.0 (AGUIAR et al. 2007).

Para análises de densidades estomática e de escamas, foram realizadas diafanizações (KRAUS & ARDUIN, 1997). Três fragmentos da face abaxial e três da face adaxial da região mediana da folha, que estavam estocadas em álcool 70%, foram lavados em água. Após, foi adicionado aos fragmentos hidróxido de sódio 10% por duas horas. Em seguida, foram novamente lavados em água e acrescentada hipoclorito de sódio 20% até que estivessem completamente clarificados, o material foi corado com Fucsina. Depois de corados, os fragmentos foram montadas com gelatina e as análises realizadas pelo software AnatiQuanti 2.0 (AGUIAR et al. 2007).

Todo o registro fotográfico foi realizado pelo fotomicroscópio (modelo AX-70TRF, Olympus Optical, Tokyo, Japão) equipado com sistema U-photo com câmera (modelo Spot Insightcolour 3.2.0, Diagnostic instruments inc., New York, USA) e computador acoplado, localizados no Laboratório de Anatomia Vegetal da UFV.

## **2.5. Análises fisiológicas**

Em ambas as análises fisiológicas, discos foliares foram retirados frescos após cada coleta e congelados, sendo as amostras e análises realizadas uma única vez.

Para análises dos pigmentos clorofila a, clorofila b e carotenoides, quatro discos foliares da região mediana de folhas do meio da roseta foram imersos em 7 ml de dimetilsulfóxido (DMSO) em tubos vedados e envoltos por papel alumínio. Os tubos foram mantidos por 48 horas em banho-maria a 65°C. Após a extração, as absorvâncias das amostras foram medidas a 470, 646 e 663nm, em espectrofotômetro de duplo feixe (modelo Hitachi U-2000, Hitachi Instruments Ltda., Danbury, CT) localizado no Laboratório de Nutrição e Metabolismo da UFV (HISCOX & ISRAELSTAM, 1979).

Para análise de fenóis, quatro discos foliares da região mediana de folhas do meio da roseta foram macerados com extrato MCA (metanol, clorofórmio e água) e centrifugados por 10 minutos e o sobrenadante coletado. Aos sobrenadantes retirados da parte superior dos ependorfs foram adicionadas água destilada e reagente de Folin-Ciocalteu. Após 15 minutos, foi adicionado reagente alcalino “A” (preparado com carbonato de sódio 2% em hidróxido de sódio 0,1N) e a solução agitada. Foi feita a leitura de absorvância em 760nm (BIELESKI & TURNER, 1966, modificado). A curva padrão foi preparada com quantidades conhecidas de tirosina e preparadas as amostras para leitura em espectrofotômetro de duplo feixe (modelo Hitachi U-2000, Hitachi Instruments Ltda., Danbury, CT) localizado no Laboratório de Nutrição e Metabolismo da UFV.

## **2.6. Análise de área foliar**

Para a análise de área foliar, foram coletadas três folhas do meio da roseta de cada indivíduo. Cada folha foi transcrita para papel A4 que foram cortados, formando moldes de cada folha. A área (cm<sup>2</sup>) foi avaliada pelo equipamento *Leaf Area Measurement System* (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, England) presente na Unidade de Crescimento de Plantas (UCP) da Universidade Federal de Viçosa.

## **2.7. Análises estatísticas**

Os modelos foram analisados utilizando a função Generalized Linear Model (GLM), onde o modelo geral construído foi:  $Y_{ij} = \alpha + \beta_o X_{ij} + \varepsilon_{ij}$ , onde Y representa variável dependente,  $\alpha$  representa a constante intercepto,  $\beta$  a constante de inclinação, X representa a variável independente,  $\varepsilon$  o erro do modelo (resíduos). As variáveis dependentes (Y) foram os traços funcionais (características anatômicas, fisiológicas e morfológicas) e as variáveis independentes (X) foram os fatores microambientais - luz total (fótons.m<sup>-2</sup>.dia<sup>-1</sup>), velocidade do vento (m/s), temperatura (°C) e umidade relativa (%). Foram também considerados modelos com interações entre as variáveis independentes com os hábitos de vida (terrestre, rupícola, e epífita). Após um teste de normalidade utilizou-se a distribuição gaussiana de erro para os modelos testados.

Para seleção dos melhores modelos utilizada a função *dredge* do pacote Mumin. Os melhores modelos foram selecionados a partir dos valores do Akaike

Information Criterion of Second Order (AICc), indicada para pequenas amostras que também penaliza as réplicas e variáveis (número de parâmetros utilizados no modelo). O melhor modelo foi indicado pelo valor mais baixo do AICc, sendo que todos os modelos com valores de  $\Delta\text{AICc} < 2$  foram reconhecidos como modelos igualmente plausíveis. Contudo, se o melhor ou melhores modelos não incluíam alguma variável com resultado significativo ( $p < 0,05$ ), estes foram considerados como não explicativos. Todas as análises descritas foram realizadas no programa R (versão 3.0.2).

### 3. RESULTADOS

#### 3.1. Estrutura anatômica

As espécies de Bromeliaceae estudadas possuem estrutura anatômica semelhante nos três hábitos (terrestre, epífita e rupícola) como pode ser verificada da Fig. 3. Nas espécies *Aechmea vanhoutteana*, *Quesnelia kautskyi* e *Pitcairnia carinata* a epiderme é unisseriada com lúmen celular reduzido graças ao espessamento em U das paredes anticlinais e periclinal interna (Fig. 4C), exceto *P. carinata* (Fig. 4A), além de apresentar um corpo silicoso em cada célula epidérmica (Fig. 4C). Todas as espécies apresentavam tricomas peltados em ambas as faces da epiderme (Fig. 4F). Os estômatos se encontram somente na face abaxial da lâmina foliar (Fig. 3), abaixo do nível das células da epiderme em *A. vanhoutteana* (Fig. 3C) e *Q. kautskyi* (Fig. 3E) e no mesmo nível em *P. carinata* (Fig. 3F). As células-guarda possuem crista estomática e seu lúmen é reduzido graças ao espessamento das paredes interna e externa (Fig. 4E). Em vista frontal, não é possível observar as células subsidiárias por serem estreitas e se projetarem abaixo das células-guarda (Fig. 4E), exceto em *P. carinata* em que as células-guarda se encontram no mesmo nível das outras células epidérmicas (Fig. 4G). Nos canais de aeração, presentes entre os feixes vasculares, pode-se observar a presença de parênquima braciforme (Fig. 3; 4B,H).

Os feixes vasculares são intercalados entre feixes de menor e de maior calibre (Fig. 3; 4B), de forma que estes são circundados por uma bainha de fibras (Fig. 4H), em todas as espécies.

Abaixo da epiderme, em *A. vanhoutteana* (Fig. 3A-C) e *Q. kautskyi* (Fig. 3D,E), voltado somente para a face adaxial, encontra-se o parênquima aquífero com células em concertina (Fig. 4D). Este parênquima apresenta idioplastos contendo ráfides (Fig. 4D detalhe). Em *P. carinata*, pode-se observar uma ou duas camadas deste parênquima aquífero também voltado para a face abaxial (Fig. 3F; 4B).

Acima da epiderme da face abaxial da folha encontra-se o parênquima clorofiliano com células de formato isodiamétrico (Fig. 3); em *P. carinata*, o parênquima clorofiliano está localizado entre o parênquima aquífero (Fig. 3F; 4B).

### 3.2. Parâmetros ambientais

Dos fatores ambientais estudados se encontram registrados na Tabela 4. A velocidade foi o único fator que não se mostrou, em nenhuma das espécies, um fator significativamente importante na determinação de caracteres anatômicos e fisiológicos, para as espécies estudadas.

**Tabela 4.** Médias dos dados ambientais das espécies de Bromeliaceae estudadas.

<i>Aechmea vanhoutteana</i>				
Hábito de vida	Temperatura (°C)	Umidade (%)	Luz total (fótons.m <sup>-2</sup> .dia <sup>-1</sup> )	Vento (m/s)
Epífito	26,00	62,60	17,33	0,5
	26,20	63,70	9,10	0,2
	24,10	68,80	10,94	0,2
	20,10	81,00	15,26	0,9
	20,90	82,40	7,72	0,4
<b>Médias</b>	<b>23,46</b>	<b>71,70</b>	<b>12,07</b>	<b>0,44</b>
Rupícola	24,90	66,30	13,12	0
	27,70	62,60	12,23	0,1
	24,70	69,40	6,91	0,2
	21,30	75,50	11,37	0,4
	19,50	90,80	6,78	0
<b>Médias</b>	<b>23,62</b>	<b>72,92</b>	<b>10,08</b>	<b>0,14</b>
Terrestre	25,50	66,00	9,69	0
	25,90	71,60	9,48	0
	24,20	66,70	11,36	0,3
	20,50	81,30	13,38	0
	20,30	78,00	9,78	0,1
<b>Médias</b>	<b>23,28</b>	<b>72,72</b>	<b>10,74</b>	<b>0,08</b>
<i>Pitcairnia carinata</i>				
Local de coleta	Temperatura (°C)	Umidade (%)	Luz total (fótons.m <sup>-2</sup> .dia <sup>-1</sup> )	Vento (m/s)
Vale Encantado	20,62	59,70	95,05	1,4
	20,62	61,18	95,88	1,4
	20,68	59,56	95,77	0,9
	20,30	60,60	95,88	1,0
	22,00	59,22	95,83	1,0
<b>Médias</b>	<b>20,84</b>	<b>60,05</b>	<b>95,68</b>	<b>1,14</b>
Estrada para Tronqueira	27,60	54,15	71,78	0,30
	25,50	57,00	71,12	0,80
	27,40	58,45	67,87	0,35
	25,60	60,20	73,36	0,40
	25,90	58,10	66,21	0,50
<b>Médias</b>	<b>26,40</b>	<b>57,58</b>	<b>70,07</b>	<b>0,47</b>

<i>Pitcairnia carinata</i> (continuação)				
Local de coleta	Temperatura (°C)	Umidade (%)	Luz total (fótons.m <sup>-2</sup> .dia <sup>-1</sup> )	Vento (m/s)
Cachoeira Sete Pilões	18,80	65,25	48,99	0,40
	18,45	62,85	73,25	0,60
	18,55	63,55	74,53	0,85
	17,70	66,55	75,66	1,00
	15,10	75,50	66,51	1,30
<b>Médias</b>	<b>17,72</b>	<b>66,74</b>	<b>67,79</b>	<b>0,83</b>

<i>Quesnelia kautskyi</i>				
Hábito de vida	Temperatura (°C)	Umidade (%)	Luz total (fótons.m <sup>-2</sup> .dia <sup>-1</sup> )	Vento (m/s)
Epífita	20,90	83,60	9,40	0,5
	23,80	69,90	16,76	0,2
	19,30	89,60	4,85	0,2
	19,40	91,00	35,36	0
	19,10	92,30	6,23	0
	19,30	92,10	12,82	0
	19,60	91,20	8,58	0
	20,90	83,90	13,51	0
	<b>Médias</b>	<b>20,29</b>	<b>86,70</b>	<b>13,44</b>
Terrestre	22,90	69,10	6,35	0,08
	22,23	72,15	4,59	0
	22,35	71,33	5,05	0,08
	24,10	78,20	15,98	0
	25,10	77,10	24,40	0
	24,60	77,65	5,51	0
	23,40	79,70	13,62	0
	19,80	92,30	13,19	0
	20,40	90,10	15,63	0
	20,10	91,20	14,82	0
	19,60	91,20	17,27	0
<b>Médias</b>	<b>22,23</b>	<b>80,91</b>	<b>12,40</b>	<b>0,01</b>

A tabela mostra as médias dos dados ambientais coletados no local de crescimento de cada indivíduo e as respectivas médias totais dos locais de coleta para *Pitcairnia carinata* e hábito de vida para *Aechmea vanhoutteana* e *Quesnelia kautskyi*.

### 3.3. *Aechmea vanhoutteana*

Em *A. vanhoutteana*, quando somente os hábitos de vida foram comparados entre si, não houve influencia destes nas características dos indivíduos. De acordo com as interações estatísticas realizadas, somente a área da bainya apresentou

variação significativa ( $p=0,0437$ ), devido à umidade. Ocorreu diminuição da área da bainha com o aumento da umidade (Fig. 5).

### **3.4. *Pitcairnia carinata***

Dos locais de coleta dos indivíduos de *P. carinata*, Vale Encantado é o local com a maior incidência luminosa (Tab. 4), isso porque é uma área aberta, sem encostas no seu entorno. A Estrada para a Tronqueira foi a que apresentou maior temperatura e menor umidade (Tab. 4). Apesar de se desenvolver em um ambiente com espécies arbóreas, este é o único local que não possui fonte de água próxima, o que contribui para as maiores temperaturas. A Cachoeira Sete Pilões apresentou maior umidade e menores temperaturas e incidência luminosa (Tab. 4). Este fato é esperado, por ser uma cachoeira de vazão suficiente para formar uma névoa com muitas gotículas de água.

A temperatura influenciou a área da bainha ( $p=0,0145$ ) (Fig. 6A), a espessura do parênquima clorofiliano ( $p=0,0099$ ) (Fig. 6B) e o conteúdo de fenóis ( $p=0,0103$ ) (Fig. 6C). O conteúdo de fenóis e a área da bainha aumentaram com o aumento da temperatura (Fig. 6A,C), entretanto a espessura do parênquima clorofiliano diminuiu (Fig. 6B).

Com relação ao conteúdo de clorofila a, o fator ambiental significativo foi a umidade ( $p=0,00271$ ) (Fig. 5D). Com o aumento da umidade houve a diminuição do conteúdo de clorofila a (Fig. 5D).

Para as escamas presentes na face adaxial, o local com maior temperatura, Estrada para Tronqueira, houve maior densidade destas ( $p=0,0351$ ) (Tab. 5). As escamas da face abaxial de *P. carinata* apresentaram menores valores quando a umidade do ambiente se apresentava maior ( $p=0,0129$ ), Cachoeira Sete Pilões (Tab. 5). A análise mostrou o aumento na densidade estomática com o aumento da intensidade luminosa em *P. carinata* ( $p=0,00318$ ) (Tab. 5).

### **3.5. *Quesnelia kautskyi***

Em *Q. kautskyi* houve diminuição da área foliar com o aumento da umidade ( $p<0,001$ ) (Fig. 7A). A área da bainha aumentou com o aumento da temperatura ( $p=0,00215$ ) (Fig. 7B).

A espessura do parênquima aquífero foi influenciada pela umidade, diminuindo sua espessura com o aumento da umidade ( $p=0,0276$ ) (Fig. 7C). Os indivíduos de hábito terrestre apresentaram maior média que as plantas epífitas (Fig. 7D), sendo essa diferenciação de hábitos ocorrida pela luminosidade ( $p=0,0096$ ), que é maior nos locais de coleta dos indivíduos terrestre (Tab. 4).

O parênquima clorofiliano foi influenciado por três fatores ambientais: a temperatura (Fig. 7E), a luz (Fig. 7F) e a umidade (Fig. 7G). Houve a diminuição da espessura do parênquima clorofiliano à medida que a umidade ( $p=0,0029$ ) ou a temperatura ( $p=0,0358$ ) aumentavam (Fig. 7E,G). Em relação a quantidade de luz, o parênquima clorofiliano apresentou maior espessura nos indivíduos terrestres ( $p<0,001$ ) (Fig. 7F), que são os que estão sob maior luminosidade (Tab. 4).

Conteúdo de clorofila b foi influenciado pela temperatura ( $p<0,001$ ) e pela luz ( $p=0,0251$ ). Com relação à temperatura, as menores médias foram encontradas em ambientes de maiores temperaturas (Fig. 8A). Com relação à luz, o conteúdo de clorofila b diminuiu com o aumento da radiação (Fig. 8B).

O conteúdo de clorofila a foi influenciado pela umidade ( $p=0,0265$ ), de modo que o conteúdo diminuiu com o aumento da umidade (Fig. 8C). E, também, houve a diferenciação entre os hábitos de vida (Fig. 8D) devido a este fator ( $p=0,0968$ ). Os menores valores de clorofila a ocorreram nos indivíduos epífitos (Fig. 8D).

A relação clorofila a\ b aumenta à medida que a temperatura aumenta ( $p=0,0941$ ) (Fig. 8E).

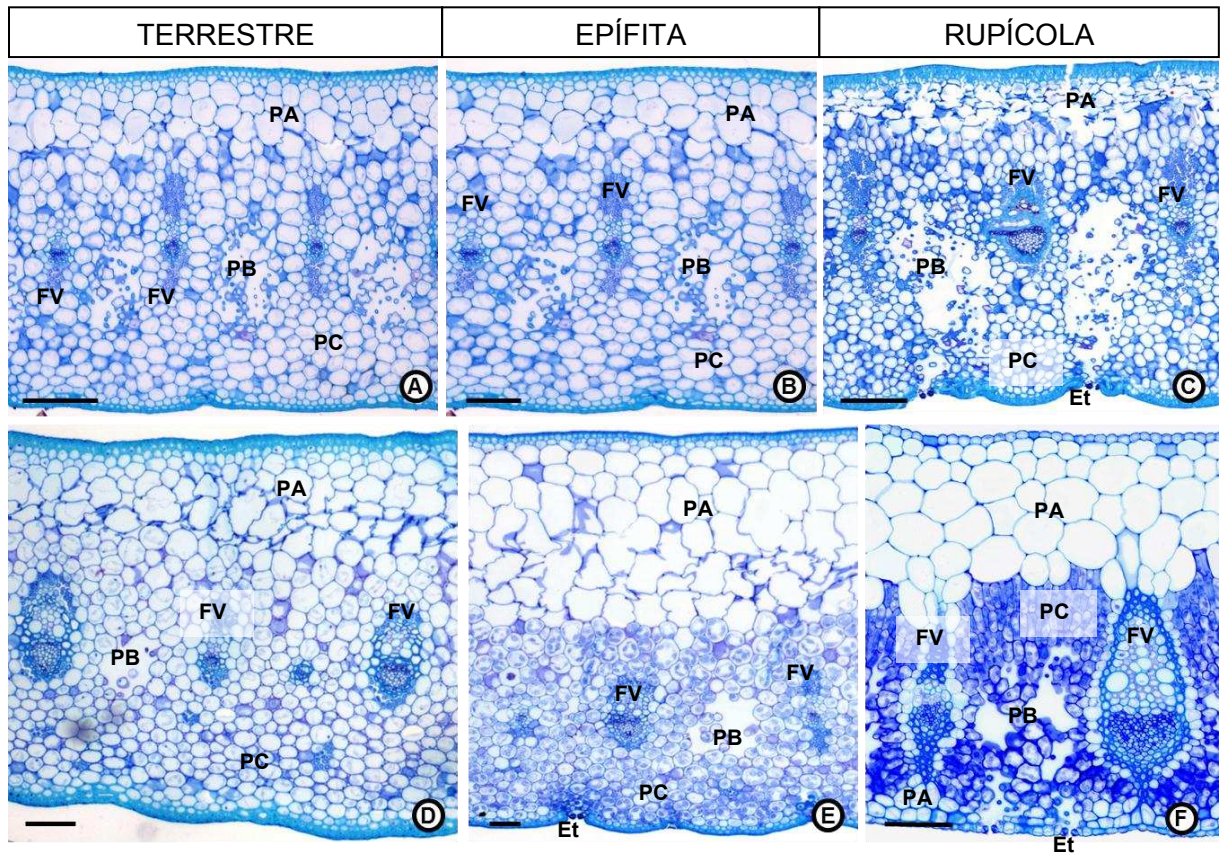
O conteúdo de carotenoides se mostrou maior nos indivíduos terrestres, mesmo não havendo nenhuma relação direta com nenhum fator ambiental ( $p=0,0396$ ) (Fig. 8F).

Houve um aumento do conteúdo de fenóis com o aumento da umidade ( $p=0,0145$ ) (Fig. 8G).

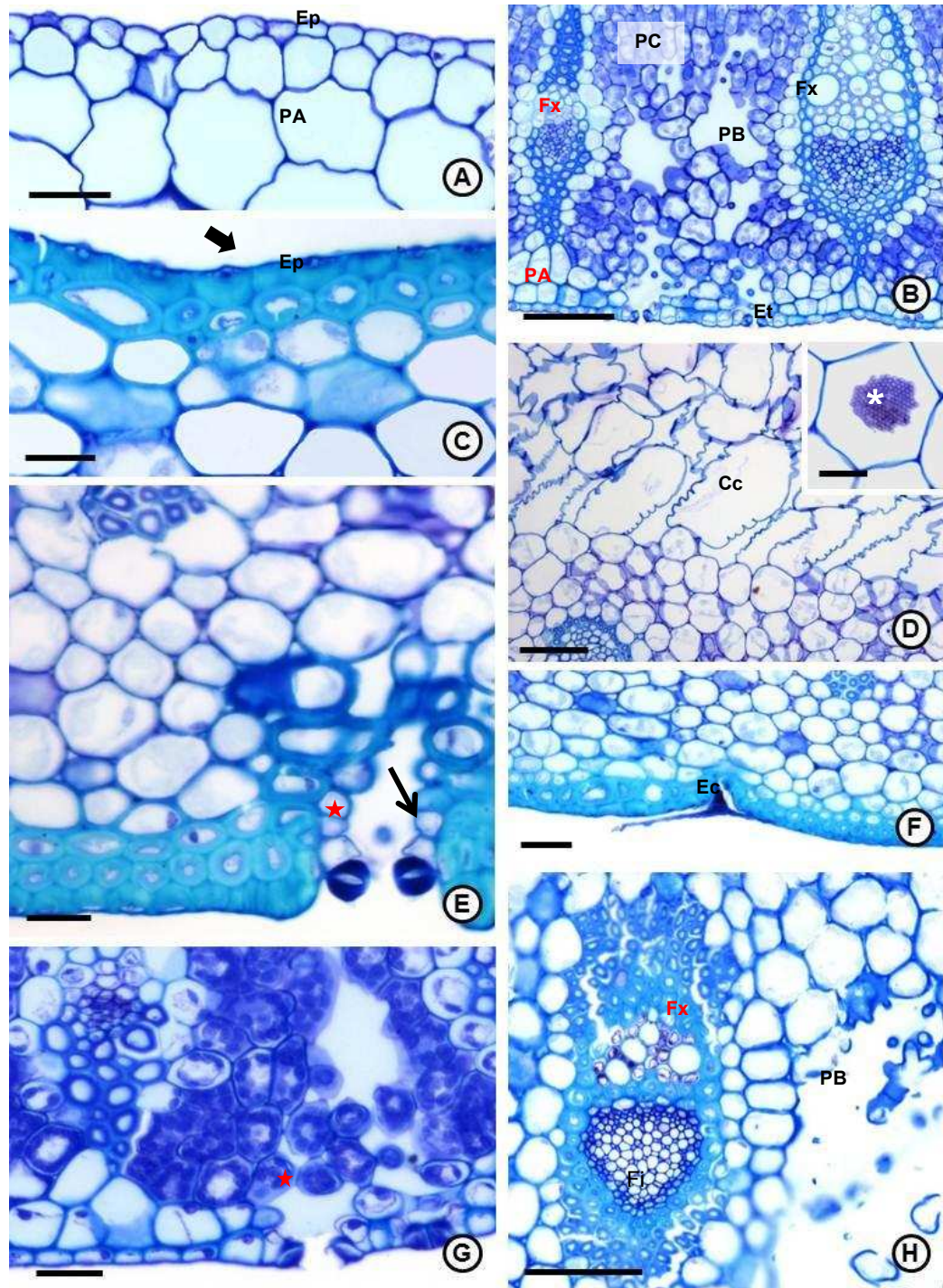
**Tabela 5.** Valores gerados pelas análises GLM, a partir dos dados mensurados, que foram significativos, de escamas em ambas as faces e estômato.

	<b>Escamas na face adaxial</b>	<b>Escamas na face abaxial</b>	<b>Estômatos</b>
	5,00	8,30	347,26
Estrada para	0,67	4,00	282,87
Tronqueira	3,50	2,00	340,82
	0,67	2,00	334,38
	0,00	2,67	321,50
	1,3	4,80	203,02
	0,33	3,25	210,75
Vale Encantado	2,00	6,00	267,41
	1,00	4,25	251,56
	0,00	2,30	254,53
	0,75	1,33	334,38
Cachoeira Sete	1,00	2,30	308,62
Pilões	0,33	2,00	276,43
	0,00	4,00	257,11
	0,33	0,33	218,47
<b>Erro padrão</b>	<b>0,08 *</b>	<b>0,09 *</b>	<b>1,22 **</b>
<b>Variável ambiental</b>	Temperatura	Umidade	Luminosidade

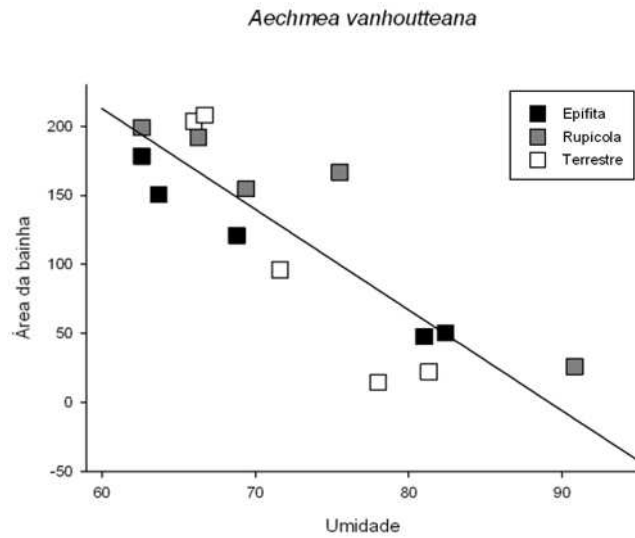
A tabela apresenta o erro padrão gerado pelo programa R na análise GLM e sua respectiva significância gerada pela análise (significância \* 0,01. \*\* 0,001). Abaixo estão as variáveis que influenciaram a variação na estrutura da planta.



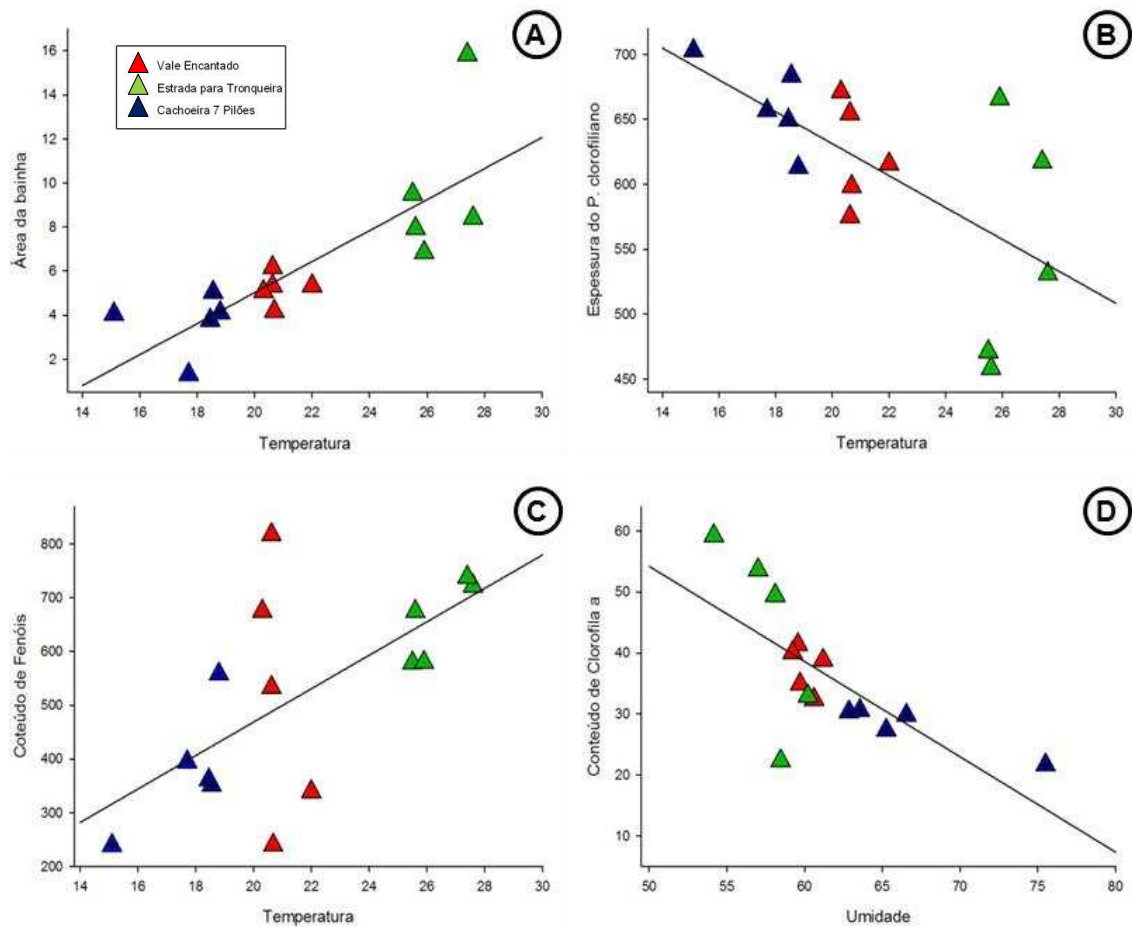
**Figura 3.** Lâmina foliar (cortes transversais) das espécies estudadas no Parque Nacional do Caparaó. **A-C.** *Aechmea vanhoutteana*. **D,E.** *Quesnelia kautskyi*. **F.** *Pitcairnia carinata*. **A, D.** Hábito terrestre. **B,E.** Hábito epífita. **C,F.** Hábito rupícola. Et. Estômato. FV. Feixe vascular. PA. Parênquima aquífero. PB. Parênquima braciforme. PC. Parênquima clorofiliano. Barras: A-F. 100 µm.



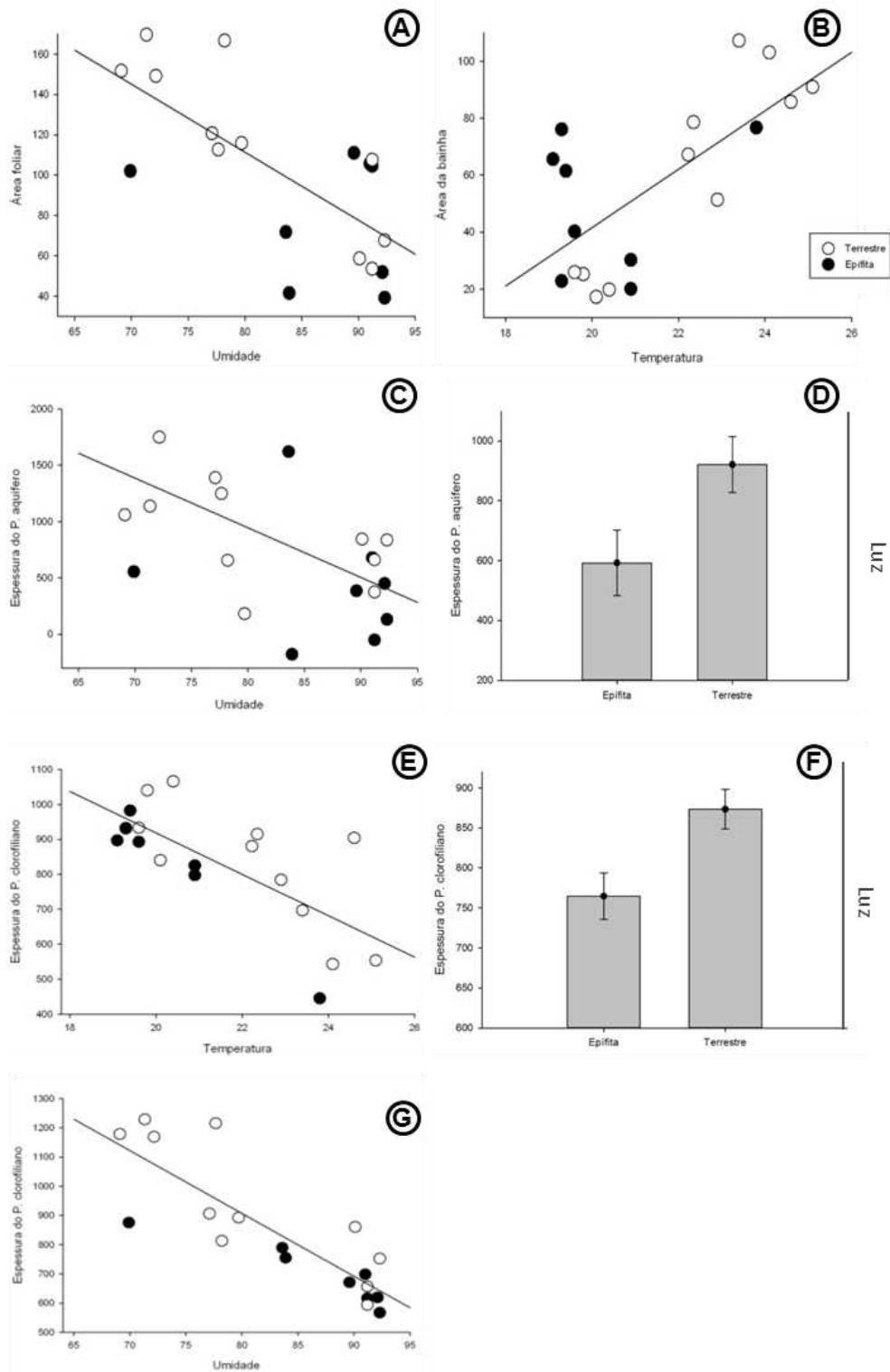
**Figura 4.** Lâmina foliar das espécies estudadas no Parque Nacional do Caparaó (cortes transversais). **A,B,G.** *Pitcairnia carinata*. **C-F,I.** *Quesnelia kautskyi*. **H.** *Aechmea vanhoutteana*. **A.** Detalhe da face adaxial da epiderme unisseriada. **B.** Feixes vasculares intercalados de menor e maior calibre com os canais de aeração ocupados por parênquima braciforme, além do estômato em nível igual ao das outras células epidérmicas. **C.** Detalhe da epiderme unisseriada com paredes espessadas e corpo silicoso em seu lúmen. **D.** Destaque do parênquima aquífero com células em concertina (detalhe de idioblasto contendo ráfides). **E,G.** Estômato com células-guarda com parede espessada e lúmen reduzido. **F.** Tricoma do tipo escama peltada. **H.** Feixe vascular envolto por calota de fibrasCc. Célula em concertina. Ec. Escama. Ep. Epiderme. Et. Estômato. Fi. Calota de fibras. Fx. Feixe Vascular. PA. Parênquima aquífero. PB. Parênquima braciforme. PC. Parênquima clorofiliano. \*. Ráfides. Seta fina. Parede da célula-guarda do estômato espessada. Seta grossa. Corpo silicoso. Estrela. Célula subsidiárias. Barras: C-E. 25 µm. A,F. 50 µm. B,G,H. 100 µm.



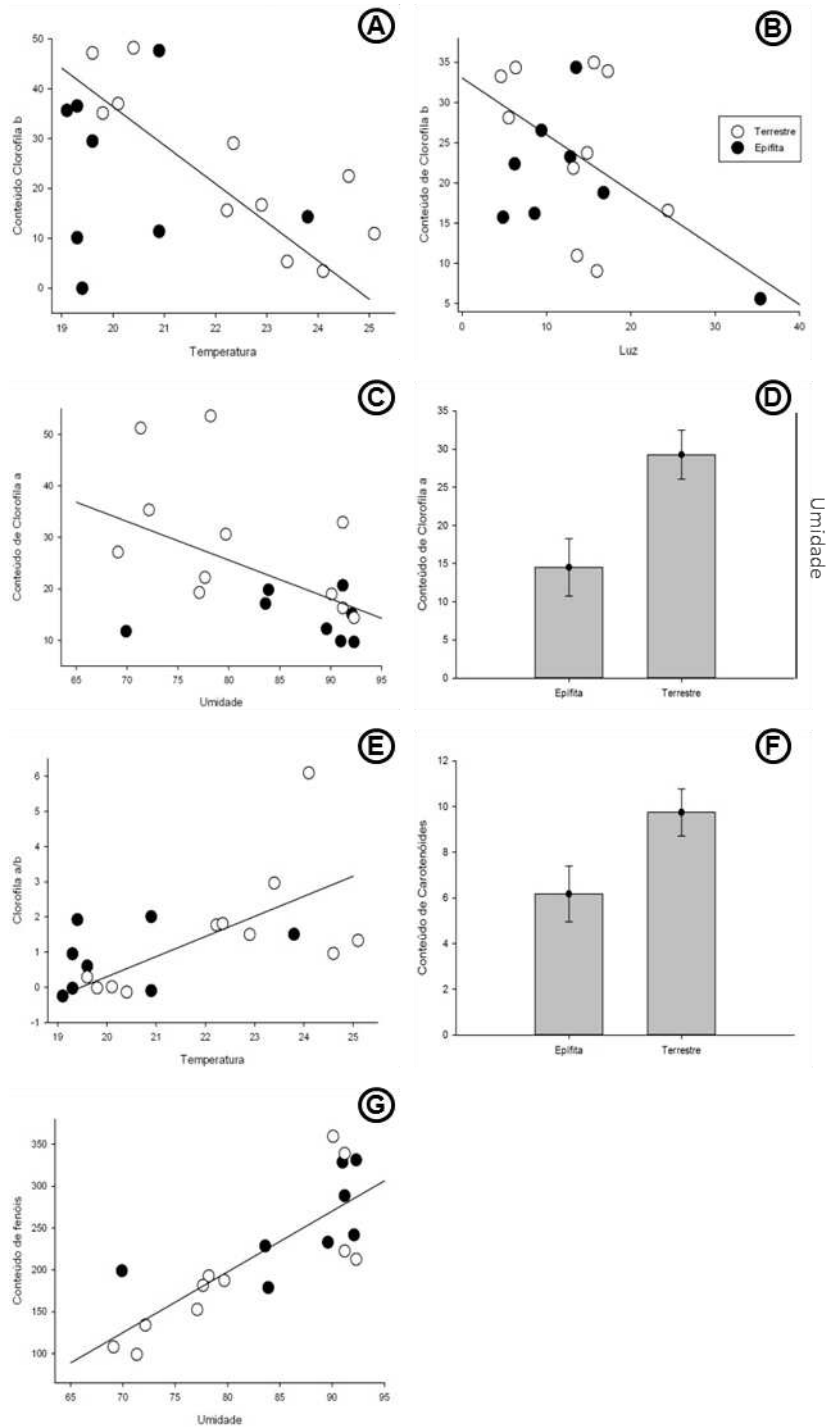
**Figura 5.** Análises GLM dos valores esperados mais erro significativos relacionando umidade (%) com área da bainha em *Aechmea vanhoutteana*.



**Figura 6.** Análises GLM significativas dos valores esperados mais erro significativos relacionando os fatores ambientais com as características morfológicas, anatômicas e fisiológicas em *Pitcairnia carinata*.



**Figura 7.** Análises GLM significativas dos valores esperados mais erro significativos relacionando os fatores ambientais com as características morfológicas e anatômicas em *Quesnelia kautskyi*. **D,F.** Barras representam o erro padrão dos dados. **D.** Erro padrão = 19,56. **F.** Erro padrão = 5,227.



**Figura 8.** Análises GLM significativas dos valores esperados mais erro significativos relacionando os fatores ambientais com as características fisiológicas em *Quesnelia kautskyi*. Barras representam o erro padrão dos dados. **D,F.** Barras representam o erro padrão dos dados. **D.** Erro padrão = 0,2914. **F.** Erro padrão = 1,601.

#### 4. DISCUSSÃO

A anatomia foliar de Bromeliaceae já está bem descrita na literatura e as características observadas aqui corroboram os dados já descritos na literatura para os gêneros estudados (PROENÇA & SAJO, 2004; VOLTOLINI & SANTOS, 2011; PEREIRA et al., 2011) ou até para as mesmas espécies do presente estudo (SANTOS-SILVA et al., 2013; MANTOVANI et al., 2012). As características mais marcantes para a família são a presença de parênquima aquífero bem desenvolvido, as escamas peltadas e os canais de aeração (BENZING, 2000).

A relação direta de aumento da umidade e diminuição da área foliar em *Q. kautskyi* não foi conclusiva, pois, em geral, a área foliar tem se mostrado uma característica que recebe influência direta, principalmente, do fator luz (JAMES & BELL, 2000; ROZENDAAL et al., 2006; PEREIRA et al., 2013). É provável que a redução da área foliar esteja relacionada com outro fator que não foi avaliado, como nutrientes. Gonçalves et al. (2005), estudaram a relação entre área foliar e nutrição e observaram que, em consequência da pobreza nutricional, as espécies apresentaram menores áreas foliares.

As espécies *Q. kautskyi* e *P. carinata* apresentam maiores áreas da bainha em maior temperatura. Já foi demonstrado que indivíduos submetidos a uma maior temperatura apresentam maior área da bainha (PEREIRA et al., 2013; VOLTOLINI & SANTOS, 2011; SACARANO et al., 2002), como ocorrido nestas espécies. Além disso, *A. vanhoutteana* apresentou área da bainha maior em ambientes de umidade mais baixa que os indivíduos que se encontravam em áreas de maior umidade. Bainhas com maiores áreas tendem a ser mais imbricadas e, conseqüentemente, mais afuniladas, permitindo a formação de um tanque capaz de acumular maior quantidade de água, ou seja, uma maior reserva para períodos de estiagem ou de temperatura elevada (VOLTOLINI & SANTOS, 2011; SCARANO et al., 2002).

A presença de parênquima aquífero espessado em ambientes de baixa umidade, como observado para os indivíduos de *Q. kautskyi*, torna-se uma vantagem, pois dentre as funções do parênquima aquífero estão a de diminuir a perda de água e o armazenamento da água absorvida pelas escamas (SCARANO et al., 2000; BRIGHINA et al., 1984).

Indivíduos terrestres de *Q. kautskyi* também se diferenciaram dos epífitos em relação à espessura do parênquima aquífero, sendo suas médias maiores. Indivíduos terrestres se encontram em ambientes com incidências luminosas maiores que os indivíduos epífitos. Importante função deste parênquima é a de servir como filtro de luz e proteger o parênquima clorofiliano contra dessecação em ambientes com maior luminosidade (BRIGHINA et al., 1984; PEREIRA et al., 2011). Desta forma, a maior espessura do parênquima aquífero em plantas que estão mais expostas à luminosidade se torna uma importante característica, pois assim o aparato fotossintético estará mais protegido contra a luminosidade e está será melhor aproveitada.

*Q. kautskyi* e *P. carinata* seguiram a mesma tendência de diminuição do parênquima clorofiliano com o aumento da temperatura. Essa relação direta ainda não é bem esclarecida, mesmo já sendo observada esta tendência em outro estudo (CHABOT & CHABOT, 1977). Sendo uma variável que afeta as plantas mais a nível bioquímico (CHABOT & CHABOT, 1977), é provável que a morfologia esteja associada a alguma alteração fisiológica.

Indivíduos terrestres de *Q. kautskyi* apresentaram maior espessura do parênquima clorofiliano, assim, possuem maior eficiência fotossintética, condição importante no ambiente com maior luminosidade em que se encontram. Parênquima paliçádico mais espessado, em geral, está associado ao maior número de camadas celulares, podendo ainda estas células se apresentarem maiores (JAMES & BELL, 2000). O parênquima clorofiliano mais espesso influencia no balanço interno entre luz e carbono, otimizando a fotossíntese, pois possui maior número de células fotossintéticas por unidade de área (DICKISON, 2000, PEREIRA et al., 2009a). Parênquimas clorofilianos maiores de plantas submetidas à alta incidência luminosa já foram observados por outros autores (JAMES & BELL, 2000; CAVALLERO et al., 2011; PEREIRA et al., 2009a).

A umidade também afetou os indivíduos de *Q. kautskyi*, levando à diminuição do parênquima clorofiliano com o aumento da umidade. Scarano et al. (2002) também observou esta diminuição mas não associou diretamente com nenhum fator ambiental. A temperatura e a umidade atuaram de forma conjunta no ambiente em *Q. kautskyi*, e a variação observada pode ser em função dos dois fatores. São necessários mais estudos investigativos com relação a este padrão.

Indivíduos de *P. carinata* que se encontram em locais de maior temperatura apresentaram maior densidade de escamas, o que contribui para diminuir a transpiração e, conseqüentemente, a perda de água nesses ambientes. As escamas são responsáveis pela absorção de água e nutrientes dissolvidos em épocas de maior umidade, pela redução da transpiração em época de seca, criando um microclima favorável (TOMLINSON, 1969; BENZING, 2000). Voltolini & Santos (2011) e Chabot & Chabot (1977) encontraram esta mesma tendência, porém relacionados à luz. O fato dos maiores valores de temperatura (Estrada para Tronqueira) não serem encontrados nos locais com maior incidência luminosa (Vale Encantado) pode estar relacionado com o fato de que no Vale Encantado, apesar de um local totalmente aberto e com incidência luminosa constante, existe uma fonte de água próxima e, com isso, as temperaturas podem ser amenizadas pela névoa com gotículas que água que alcança o local. Já na Estrada para Tronqueira, apesar de ser um local que não é totalmente aberto, não existe próximo à mata uma fonte de água e isso contribui para maiores valores de temperatura. Este fato, provavelmente, está contribuindo para esta relação escamas vs. temperatura.

A umidade relativa do ar, também influenciou o número de escamas na epiderme, mas da face abaxial da folha de *P. carinata*. O local de maior umidade foi na Cachoeira Sete Pilões onde há formação de uma grande névoa com muitas gotículas de água que fazem com que a umidade do ar seja sempre alta, devido a uma cachoeira. Com a disponibilidade de água constante e a proteção da névoa contra radiação e altas temperaturas, os indivíduos deste local apresentaram menores densidades de escamas, já que dentre as funções das escamas está a absorção de água da atmosfera e a proteção contra radiação (TOMLINSON, 1969; BENZING, 2000). Indivíduos da Estrada para Tronqueira, local de menor umidade, apresentaram maior número de escamas quando comparados aos indivíduos que ocorrem na Cachoeira Sete Pilões, assim, as escamas contribuem para aumentar a eficiência de captação de água em um local menos úmido (TOMLINSON, 1969; BENZING, 2000).

Os indivíduos de *P. carinata* expostos à maior incidência luminosa, tendem a apresentar maior densidade estomática. O excesso de energia que chega até estas folhas aumenta a temperatura foliar e, portanto, o maior nº de estômatos por unidade de área é uma das formas de diminuir a temperatura através da transpiração, que é

realizada pelos estômatos (DICKISON, 2000). Sendo assim, estes indivíduos necessitam de mais estômatos para transpirar mais (Veja: CHABOT & CHABOT, 1977; JAMES & BELL, 2000; VOLTOLINI & SANTOS, 2011; PEREIRA et al., 2013). O Vale Encantado é o local com maior incidência luminosa, mas não é o que apresenta indivíduos com maior densidade estomática em seus indivíduos, mesmo que o aumento de número de estômatos com aumento de luz. Outros fatores podem estar contribuindo para que a luminosidade seja amenizada neste ambiente ou alguma característica bioquímica possa estar atuando para amenizar o efeito da alta luz e, assim, da temperatura dos tecidos internos da folha.

Em *Q. kautskyi*, os indivíduos terrestres estão em locais menos úmidos e apresentaram maiores valores de clorofila a quando comparados aos epífitos. *P. carinata* também apresentou a mesma tendência com relação à umidade, ou seja, diminuição no conteúdo de clorofila a com o aumento da umidade. A clorofila a está associada a centro de reação que realizará a etapa fotoquímica da fotossíntese (GRATANI et al., 2006; PUGNAIRE & VALLADARES, 2007), então maiores conteúdos de clorofila a aumentam a eficiência fotossintética em ambientes com maior luminosidade, melhorando a dissipação de energia e evitando a fotoinibição (PUGNAIRE & VALLADARES, 2007). Os ambientes com menor umidade, como os locais de coleta dos indivíduos terrestres de *Q. kautskyi*, são áreas, em geral, mais abertas com pouco sombreamento e maior exposição à luminosidade. Em *P. carinata*, os valores de maiores umidades e menor conteúdo de clorofila a, foram observados nos indivíduos coletados na Cachoeira Sete Pilões. A formação de névoa pela cachoeira funciona como um filtro de luz e faz o sombreamento das plantas, por isso estes indivíduos se comportam como indivíduos de sombra.

Em *Q. kautskyi*, observa-se que o conteúdo de clorofila b tende a ser maior em ambientes com menores temperaturas e luminosidade, sendo que estas estão atuando de forma conjunta na alteração dos caracteres, de acordo com os modelos testados. O sistema antena, em que clorofila b é o principal componente, é o primeiro sistema de captação de fótons, que envia a energia para o centro de reação associado, que contém a clorofila a, que realizará a etapa fotoquímica da fotossíntese (GRATANI et al., 2006; PUGNAIRE & VALLADARES, 2007). Desta forma plantas submetidas à baixa luminosidade e, conseqüentemente, baixas temperaturas, tendem a apresentar maiores conteúdos de clorofila b (SARIJEVA et

al., 2007), pigmento conhecido como de aclimação à sombra (GRATANI et al., 2006), pois aumenta a eficiência de captação de fótons (PUGNAIRE & VALLADARES, 2007). Os pigmentos fotossintéticos atuam de forma conjunta permitindo que a energia que chega até a folha seja rapidamente transmitida para os próximos níveis, evitando assim a reação com o oxigênio e a formação de espécie reativas de oxigênio (ERO's) (TAIZ & ZEIGER, 2013).

*Q. kautskyi* apresentou menores razões clorofila a/b em menores temperaturas. Sendo isso uma consequência dos maiores conteúdo de clorofila b, como já visto; com maiores conteúdos de clorofila b, a razão tende a apresentar menores valores nestes indivíduos.

Os indivíduos terrestres apresentaram valores de carotenoides mais elevados que os epífitos, em *Q. kautskyi*. Apesar de, neste trabalho, nenhum fator ambiental específico tenha atuado diretamente nestes valores. Já foi descrito na literatura que plantas submetidas a maiores valores de incidência luminosa e a maiores temperaturas tendem a apresentar maiores conteúdo de carotenoides (CHABOT & CHABOT, 1977), como é o caso dos indivíduos terrestres de *Q. kautskyi*. O carotenoide é um pigmento importante para a proteção do aparato fotossintético e contra radicais livres formados pelo excesso de energia que chega até a planta, protegendo a membrana do tilacóide (PAIVA et al., 2003).

Em *P. carinata*, houve o aumento do conteúdo de fenóis nos indivíduos localizados no ambiente de maior temperatura, Estrada para Tronqueira. As altas temperaturas comprometem estruturalmente a fotossíntese, o que leva a uma produção de elementos protetores. Os fenóis são produzidos quando as plantas são submetidas a algum tipo de estresse, funcionando como elemento de reparo, e assim, auxiliando no combate as espécies reativas de oxigênio (SOUSA et al., 2007; PUGNAIRE & VALLADARES, 2007). Conferindo para estas espécies capacidade protetora e sobrevivência em ambientes com temperaturas elevadas.

*Q. kautskyi*, os indivíduos que apresentavam maiores valores de compostos fenólicos são os que estão submetidos a maiores umidades, o que por si só não justificaria um estresse para as plantas. Entretanto a produção elevada deste composto sugere que estas estão sob algum tipo de estresse, não avaliado neste trabalho, como ataque de patógenos ou deficiência nutricional (SOUSA et al., 2007; PUGNAIRE & VALLADARES, 2007).

Embora a luminosidade seja considerada um dos fatores que mais afetam as características estruturais e fisiológicas das plantas, este fato não foi observado nesse estudo. É possível que a luminosidade tenha afetado indiretamente ou até mesmo interagindo com a umidade e a temperatura, visto que muitas características observadas são típicas de estresse por luz.

Das três espécies estudadas *Q. kautskyi* foi a que apresentou maior plasticidade, isso em função da variedade fenotípica apresentada, e também por estar presente em ambientes distintos, com diferentes variações de temperatura, umidade e incidência luminosa. O contrário aconteceu com *A. vanhoutteana*, que foi encontrada somente em uma área do PNC, o Vale Verde, e apresentou pouca variação, indicando que as mudanças microambientais bruscas podem afetar a sobrevivência dessa espécie. Estes resultados mostraram que esta espécie possui um potencial uso como indicadora de mudanças ambientais.

A espécie *P. carinata* foi a mais específica, com relação ao ambiente, das estudadas, encontrada somente em paredões rochosos, com exposição intensa à luminosidade. As adaptações desta planta conferem a ela a vantagem de sobrevivência em um ambiente explorado por poucas espécies, em contrapartida sua distribuição se torna restrita a esse tipo de ambiente.

As características que mais responderam às alterações ambientais foram área da bainha, espessura do parênquima clorofiliano e conteúdo de clorofila a, demonstrando que os fatores ambientais afetam características das plantas em vários níveis (morfológico, anatômico e fisiológico).

Esse trabalho confirmou nossa hipótese de que os fatores ambientais afetam as características morfológica, anatômica e fisiologicamente. O estudo demonstrou a capacidade que espécies de Bromeliaceae tem de se desenvolver em condições ambientais diversas apresentando plasticidade, em maior ou menor grau, suficiente para sua sobrevivência. Isto ajuda a explicar a distribuição das espécies em diferentes escalas e também vantagem adaptativa em de algumas destas em condições de mudanças ambientais.

## REFERÊNCIAS

- AGUIAR, T.V.; SANT'ANNA-SANTOS, B.F.; AZEVEDO, A.A.; FERREIRA, R.S. 2007. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. *Planta Daninha* 25: 649-659.
- BENZING, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BIELESKI, R.I. & TURNER, N.A. 1966. Separation and estimation of aminoacids in crude plants extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. *Analytical Biochemistry* 17, 278-293.
- BRESHEARS, D.D. & LUDWING, J.A. 2010. Near-ground solar radiation along the grassland-forest continuum: Tall-tree canopy architecture imposes only muted trends and heterogeneity. *Austral Ecology* 35: 31-40.
- BRIGHINA, L.; FIORDI, A.C.F.; PALANDRI, M.R. 1984. Structural characteristics of mesophyll in some *Tillandsia* species. *Phytomorphology* 34: 191-200.
- CAVALLERO, L.; GALETTI, L.; LÓPEZ, D.; MCCARGO, J.; BARBERIS, M.I. 2011. Morphological variation of the leaves of *Aechmea distichantha* Lem. plants from contrasting habitats of a Chaco forest: a trade-off between leaf área and mechanical support. *Revista Brasileira de Biociências* 9: 455-464
- CHABOT, B.F. & CHABOT, J.F. 1977. Effects of light and temperature on leaf anatomy and phoyosynthesis in *Fragaria vesca*. *Oecologia* 26: 363-377.
- DICKISON, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, San Diego.
- FORZZA, R.C.; COSTA, A.; SIQUEIRA FILHO, J.A.; MARTINELLI, G.; MONTEIRO, R.F.; SANTOS-SILVA, F.; SARAIVA, D. P.; PAIXÃO-SOUZA, B.; LOUZADA, R.B.; VERSIEUX, L. 2013. Bromeliaceae in *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB66>>. Acesso em: 24 de outubro de 2013
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D., and LERTZMAN, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GONÇALVES, J.F.C.; VIEIRA, G.; MARENCO, R.A.; FERRAZ, J.B.S.; JUNIOR, U.M.S.; BARROS, F.C.F. 2005. Nutritional status and specific leaf area of mahogany and tonka bean under two light environments. *Acta Amazonica* 35: 23-27.

- GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees* 20: 549-558.
- HASLAM, R.; BORLAND, A.; MAXWELL, K.; GRIFFITHS, H. 2003. Physiological responses of the CAM epiphyte *Tillandsia usneoides* L. (Bromeliaceae) to variations in light and water supply. *Journal Plant Physiology* 160: 627-634.
- HISCOX, J.D & ISRAELSTAM, G.F. 1979. A method for the extration of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* 57: 1332-1334.
- INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE (ICMBIO). 2013. Disponível em: <<http://www.icmbio.gov.br/parnacaparao/>>. Acessado em 24 de outubro de 2013.
- JAMES, S.A. & BELL, D.T. 2000. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *Globulus* provenances. *Tree Physiology* 20: 1007-1018.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. 1st ed. McGraw-Hill, New York.
- JONCKHEERE, I.; FLECK, S.; NACKAERTS, K.; MUYS, B.; COPPIN, P.; WEISS, M.; BARET, F. 2004. Review of methods for *in situ* leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 19-35.
- KRAUS, J.E. & ARDUIN, M. 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. EDUR, Rio de Janeiro.
- LEE, H.S.J; LUTTGE, U.; MEDINA, E.; SMITH, J.A.C.; CRAM, W.J.; DIAZ, M.; GRIFFITHS, H.; POPP, M; SCHAFER, C.; STIMMEL, K.H.; THONKE, B. 1989. Ecophysiology of xerophytic and halophytic vegetation of a coastal alluvial plain in northern Venezuela. *New Phitologist* 111: 253-271.
- LEME, E.M.C. 1993. *Bromélias na natureza*. Marigo Comunicação Visual Ltda., Rio de Janeiro.
- LUTHER, H.E. 2008. *An alphabetical list of bromeliad binomials*. 11th ed. The Bromeliad Society International. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota.
- MACHADO, T.M. 2012. *A flora de Bromeliaceae no Parque Nacional do Caparaó, MG/ES: tratamento taxonômico e influência das variáveis climáticas na composição de espécies no sudeste brasileiro*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.
- MANTOVANI, A.; VENDA, A.K.L.; ALMEIDA, V.R.; COSTA, A.F.; FORZZA, R.C. 2012. Leaf anatomy of *Quesnelia* (Bromeliaceae): implications for the systematics of core bromelioids. *Plant Systematic Evolution* 298: 787-800.
- PAIVA, E.A.S.; ISAIAS, R.M.S; VALE, F.H.A; QUEIROZ, C.G.S. 2003. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment content of *Tradescantia*

*pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46(4): 617-624.

PEREIRA, D.C.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. 2009a. *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta Botanica Brasilica* 23: 267-273.

PEREIRA, J.D. 2009b. *Aspectos ecológicos e anatômicos de epífitas vasculares da Trilha do Muriqui, Parque Estadual da Serra do Brigadeiro, Araponga, Minas Gerais*. Tese de Doutorado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

PEREIRA, T.A.R.; OLIVEIRA, T.S.; SILVA, L.C.; AZEVEDO, A.A. 2011. Comparative leaf anatomy of four species of Bromelioideae (Bromeliaceae) occurring in the Atlantic Forest, Brazil. *Botany* 89: 246-253.

PEREIRA, T.A.R.; SILVA, L.C.; AZEVEDO, A.A.; FRANCINO, D.M.T.; COSER, T.S.; PEREIRA, J.D. 2013. Leaf morpho-anatomical variations in *Billbergia elegans* and *Neoregelia mucugensis* (Bromeliaceae) exposed to low and high solar radiation. *Botany* 91: 327-334.

PROENÇA, S.L. & SAJO, M.G. 2004 Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 319-331.

PUGNAIRE, F.I. & VALLADARES, F. 2007. *Functional Plant Ecology*. CRC Press Taylor & Frana's Group, Florida.

ROZENDAAL, D.M.A.; HURTADO, V.H.; POORTER, L. 2006 Plasticity in leaf traits of 38 tropical species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.

SAFFORD, H.D. 1999. Brazilian páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 26: 693-712.

SANTOS-SILVA, F.; SARAIVA, D.P.; MONTEIRO, R.F.; PITA, P.; MANTOVANI, A.; FORZZA, R.C. 2013. Invasion of the South American dry diagonal: What can the leaf anatomy of Pitcairnioideae (Bromeliaceae) tell us about it? *Flora* 208: 508-521.

SARIJEVA, G.; KNAPP, M.; LICHTENTHALER, H.K. 2007. Differences in photosynthetic activity, chlorophyll and carotenoid levels, and in chlorophyll fluorescence parameters in green sun and shade leaves of *Ginkgo* and *Fagus*. *Journal of Plant Physiology* 164: 950-955.

SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; RÔÇAS, G.; BARRETO, S.M.B.; AMADO, E.F.; REINERT, F.; WENDT, T.; MANTOVANI, A.; LIMA, H.R.P.; BARROS, C.F. 2002. Acclimation or stress symptom? Na integrated study of intraspecific

variation in the clonal plant *Aechmea bromeliifolia*, a widespread CAM tank-bromeliad. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 391-401.

SOUZA, C.M.M.; SILVA, H.R.; VIEIRA JR, G.M.; AYRES, M.C.C.; COSTA, C.L.S.; ARAÚJO, D.S.; CAVALCANTE, L.C.D.; BARROS, E.D.S.; ARAÚJO, P.B.M.; BRANDÃO, M.S.; CHAVES, M.H. 2007. Fenóis totais e atividade antioxidante de cinco plantas medicinais. *Química Nova* 30(2): 351-355.

TOMLINSON, P.B. 1969. Comelinales – Zingiberales. *In Anatomy of the Monocotyledons. Edited by C.R. Metcalfe. Oxford University Press, London. (3) 193-294.*

VOLTOLINI, H. & SANTOS, M. 2011. Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmealindenii*(E. Morren) Baker var.*lindenii*(Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. *Acta Botanica Brasilica* 25(1): 2-10. 2011.

## CAPÍTULO II

RELAÇÃO FUNCIONAL DE FATORES AMBIENTAIS UTILIZANDO ESPÉCIES DE  
BROMELIACEAE EM FLORESTA ATLÂNTICA DE ALTITUDE.

## RESUMO

As pressões ambientais afetam as características funcionais de uma espécie, podendo estes causar divergências funcionais e separação de nichos. O Parque Nacional do Caparaó (PNC) apresenta uma variedade de ambientes estressantes para a flora que podem afetar em suas características. Com este estudo, objetivou-se determinar como os fatores ambientais interferem na determinação do nicho das espécies e nas características funcionais de três espécies de Bromeliaceae ocorrentes no PNC. Foram avaliadas folhas das espécies de Bromeliaceae de *Aechmea vanhoutteana*, *Quesnelia kautskyi* e *Pitcairnia carinata* que se encontravam em diferentes condições ambientais. Os parâmetros ambientais avaliados foram temperatura, umidade relativa, luz total e velocidade do vento. Folhas do meio da roseta foram coletadas para avaliações morfológicas, anatômicas e fisiológicas. Foram realizadas Análises de Componentes Principais (PCA) para determinar o espaço funcional ocupado por cada espécie ou pelos indivíduos de uma mesma espécie. Os scores das PCA's foram relacionados com os fatores ambientais para avaliar a separação de nicho nas espécies. Pela análise das PCA's, as três espécies apresentaram separação de nicho, *P. carinata* pela luminosidade, *A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi* não puderam ter determinado o fator que levou à separação. Em *Q. kautskyi* pode-se observar que indivíduos epífitos foram funcionalmente diferentes dos terrestres, sendo a umidade responsável pela separação. A incidência luminosa e o vento foram os fatores que melhor se ajustaram nos modelos para responder às variações nos traços funcionais, tanto para todas as espécies como quando analisadas separadamente. Características importantes na morfologia de *P. carinata* permitem que se desenvolva em um ambiente com características peculiares, como ausência de solo e alta exposição à luminosidade. Com esse estudo comprova-se a sensibilidade de Bromeliaceae em relação às mudanças ambientais, tanto com a "interação" das espécies como individualmente, sendo algumas espécies mais sensíveis às alterações ambientais do que outras. As mudanças nos padrões ambientais também contribuíram para a determinação de diferentes nichos nas espécies, que permite a estas espécies conviverem no mesmo ambiente.

## ABSTRACT

Environmental conditions affect the functional characteristics of a species, and that can cause these functional differences and separation of niches. The Caparaó National Park (PNC) presents a variety of stressful environments for plants that can impact on their characteristics. This study aimed to determine how environmental factors influence the determination of the species niches and functional characteristics of three species of Bromeliaceae occurring in PNC. Leaves of species of Bromeliaceae *Aechmea vanhoutteana*, *Quesnelia kautskyi* and *Pitcairnia carinata* in different environmental conditions were evaluated. The environmental parameters were temperature, humidity, light and wind speed. Leaves of the middle of the rosette were collected for morphological, anatomical and physiological evaluations. Principal Components Analyses (PCA) were performed to determine the functional space occupied by each species or individuals of the same species. The scores of the PCA's were related to environmental factors to evaluate the separation of the species niche. By analyzing the PCA's, the three species showed niche separation, *P. carinata* by luminosity, *Q. kautskyi* and *A. vanhoutteana* could not be determined the factor that led to the separation. *Q. kautskyi* can be seen that epiphytes subjects were functionally different from the terricolous, being moisture responsible for the separation. The light incidence and the wind were the factors that best fit the models to respond to the changes in functional traits, both for all species as when analyzed individually. Important morphological characteristics of *P. carinata* allow it to develop in an environment with particular characteristics, as absence of soil and high luminosity. This study demonstrates the sensitivity of Bromeliaceae in relation to environmental changes, both with the "interaction" of the species and as individuals, and in some species are more sensitive to environmental changes than others. Changes in environmental standards have also contributed to the determination of different niches in species, which allow these species coexist in the same environment.

## 1. INTRODUÇÃO

O nicho ecológico designa o espaço em que uma espécie ocorre dentro do habitat, função da espécie mais a comunidade ou o hipervolume de variáveis ambientais dentro do qual uma espécie ocorre num ecossistema (SOBERÓN, 2007). Esses três conceitos teóricos são os nichos Grinnelliano, Eltoniano e Hutchinsoniano, respectivamente (SOBERÓN, 2007). O nicho Grinnelliano não permite as abordagens funcionais, apenas espaciais (SOBERÓN, 2007). O nicho Eltoniano se embasa fortemente nas interações entre as espécies da comunidade e pode ser verificado por meio de traços funcionais das plantas (SOBERÓN, 2007). O nicho Hutchinsoniano, objeto deste estudo, define nicho como um hipervolume determinado por variáveis ambientais e seus valores limites dentro dos quais indivíduos de uma espécie podem sobreviver (VAZQUEZ, 2005; SOBERÓN, 2007).

Traços funcionais são características morfológicas e fisiológicas capazes de serem mensuradas que comandam as respostas de um organismo no ambiente (STERCK et al., 2011). Diferenças nos traços funcionais podem correlacionar padrões de distribuição de espécies em escalas variadas, auxiliando a divergência funcional e separação de nichos (STERCK et al., 2011).

Entender a variação de traços funcionais entre indivíduos de diferentes espécies permite prever a estrutura da comunidade, pois descreve fatores que influenciam na distribuição geográfica das espécies (READ et al., 2014). Assim, ambientes com condições severas podem servir como um filtro seletivo para espécies através de variação nos gradientes abióticos (READ et al., 2014).

Em estudos realizados com a família Bromeliaceae fatores como a luminosidade e a precipitação se mostraram relevantes para determinar a distribuição de espécies, em diferentes escalas geográficas (MACHADO, 2012; PEREIRA et al., 2013). Espécies de Bromeliaceae já se mostraram sensíveis às condições microambientais (MACHADO, 2012). O estudo de Machado (2012) revelou como a precipitação de chuvas afeta na distribuição e riqueza das espécies de Bromeliaceae no Sudeste brasileiro e como estas são influenciadas pelo microclima.

A família Bromeliaceae se encontra bem distribuída na região neotropical, representada por 3.172 espécies e 58 gêneros (LUTHER, 2008). Caracterizadas por

seu importante papel ecológico com tanque formado pela filotaxia em roseta que a fauna utiliza como abrigo, fonte de alimentos e local para reprodução (LEME, 1993). Seus representantes apresentam características morfológicas e anatômicas típicas de xerófitas, como formação de tanques, parênquima aquífero bem desenvolvido, presença de escamas peltadas e tecidos mecânicos desenvolvidos (BENZING, 2000). Estas características são traços importantes por se relacionarem com às variações ambientais (VOLTOLINI & SANTOS, 2011 e PEREIRA et al., 2013).

O Parque Nacional do Caparaó (PNC), localizado nos estados de Minas Gerais e Espírito Santo, está inserido na Serra da Mantiqueira (ICMBIO, 2013). Em suas paisagens ocorrem campos de altitude, com variação ambiental chegando à condições extremas (ICMBIO, 2013; SAFFORD, 1999).

Segundo Safford (1999), esses ambientes apresentam muitas variáveis estressantes para as plantas, como fortes ventos, alta incidência luminosa e alta umidade. Graças aos fatores ambientais peculiares das áreas montanhosas, estas apresentam grande riqueza de espécies endêmicas (MACHADO, 2012).

O levantamento florístico de Bromeliaceae realizado por Machado (2012) listou 45 espécies, de 11 gêneros, no PNC. Essa diversidade foi considerada alta e mostrou-se promissora para estudos de ecologia funcional.

A família Bromeliaceae, em outros estudos (PEREIRA et al., 2013; VOLTOLINI & SANTOS, 2011), apresentou variações de características que demonstraram o potencial da família para esse tipo de estudo.

Os PNC, além de apresentar diversidade alta de Bromeliaceae, apresenta uma variedade de ambientes, que vão desde Florestas ombrófilas a Campos de altitude, que levam a diferentes características microclimáticas.

O objetivo do estudo foi determinar como a relação de fatores ambientais com o espaço funcional ocupado pelas espécies de Bromeliaceae é influenciado pelos fatores microclimáticos, determinando, assim, o tipo de nicho ocupado. A hipótese de trabalho a ser testada é que as variáveis ambientais determinam diferentes nichos sem sobreposições por meio de suas relações com traços funcionais das três espécies estudadas.

## 2. MATERIAIS E MÉTODOS

### 2.1. Área de Estudo

O Parque Nacional do Caparaó (PNC) está localizado entre Minas Gerais e Espírito Santo, nos paralelos 20°19'S e 20°37'S e os meridianos 41°43'W e 41°53'W (Fig. 1). Foi criado pelo Decreto Federal nº 50.646 em 24 de maio de 1961, mas seus limites somente foram definidos pelo decreto de 20 de novembro de 1997, estabelecido em 31.800 ha. O PNC abrange 14 cidades, sendo dez do Espírito Santo: Iúna, Ibitirama, Irupí, Dolores do Rio Preto, Divino de São Lourenço, Guaçuí, Muniz Freire, Alegre, Ibatiba e São José do Calçado; e quatro do lado mineiro: Alto Caparaó, Manhumirim, Alto Jequitibá e Espera Feliz, sendo que setenta por cento do parque faz parte do estado capixaba e apenas trinta por cento do estado mineiro. A portaria de Alto Caparaó se localiza a 311km da capital de Minas Gerais, Belo Horizonte e 248km da capital do Espírito Santo, Vitória (ICMBIO, 2013) (Fig. 1A,B).

As trilhas foram selecionadas de acordo com a facilidade de acesso às plantas e o número de indivíduos presentes das espécies estudadas. Na vertente do estado de Minas Gerais os locais de coleta foram Vale Verde, Vale Encantado, Estrada para Tronqueira e Cachoeira Bonita. Na vertente do estado do Espírito Santo as trilhas foram Cachoeira Sete Pilões, Pedra Escorada e Rio Norte.

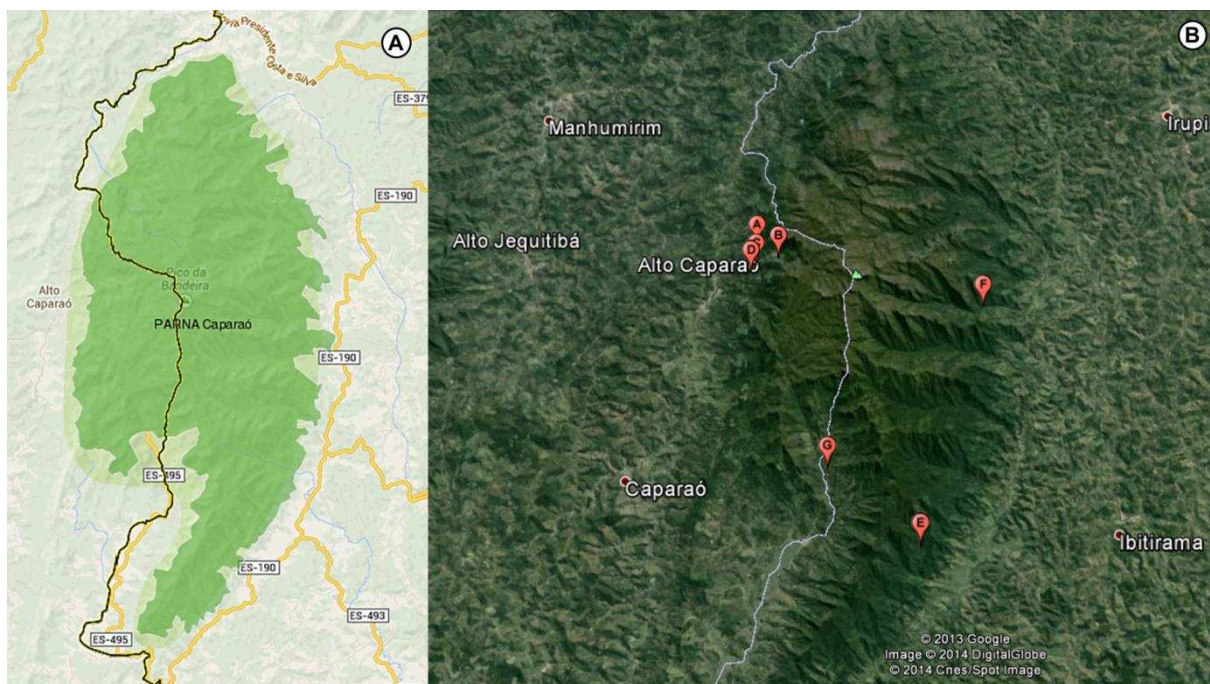
De acordo com a classificação de Ab'Saber, o PNC pertence ao Domínio Morfoclimático da Mata Atlântica (ICMBIO, 2013). Florestas em estágios sucessionais mais avançados são mais comuns nas vertentes do Espírito Santo, que também possui maior umidade, graças a retenção desta umidade por suas encostas. Contrariamente, em Minas Gerais, as florestas são encontradas em altitudes menores e os campos já surgem em menores altitudes (ICMBIO, 2013). Nas altitudes mais baixas podem ser observadas Florestas Ombrófilas (Fig. 2E) que, com o aumento da altitude, são substituídas por campos sobre afloramentos rochosos (Fig. 2D).

O PNC apresenta grande quantidade de córregos, cachoeiras, riachos e nascentes (Fig. 2F), contribuindo com três importantes bacias hidrográficas: Bacia do Itabapoana (RJ), Bacia do Itapemirim (ES) e a Bacia do Rio Doce (MG) (ICMBIO, 2013).

A pluviosidade média no PNC varia entre 1.000 e 1.500mm anuais. As chuvas concentram-se no trimestre de novembro a janeiro, quando ocorrem de 35% a 50% das precipitações anuais (ICMBIO 2013). As menores médias pluviométricas observadas são nos períodos de julho a agosto (ICMBIO 2013). Segundo a classificação de Köppen, o clima do Parque Nacional do Caparaó é do tipo Cwb, caracteriza-se por ser clima tropical de altitude, com temperatura média anual variando entre os 19°C e 22°C (ICMBIO, 2013).

## 2.2. Coleta de material botânico

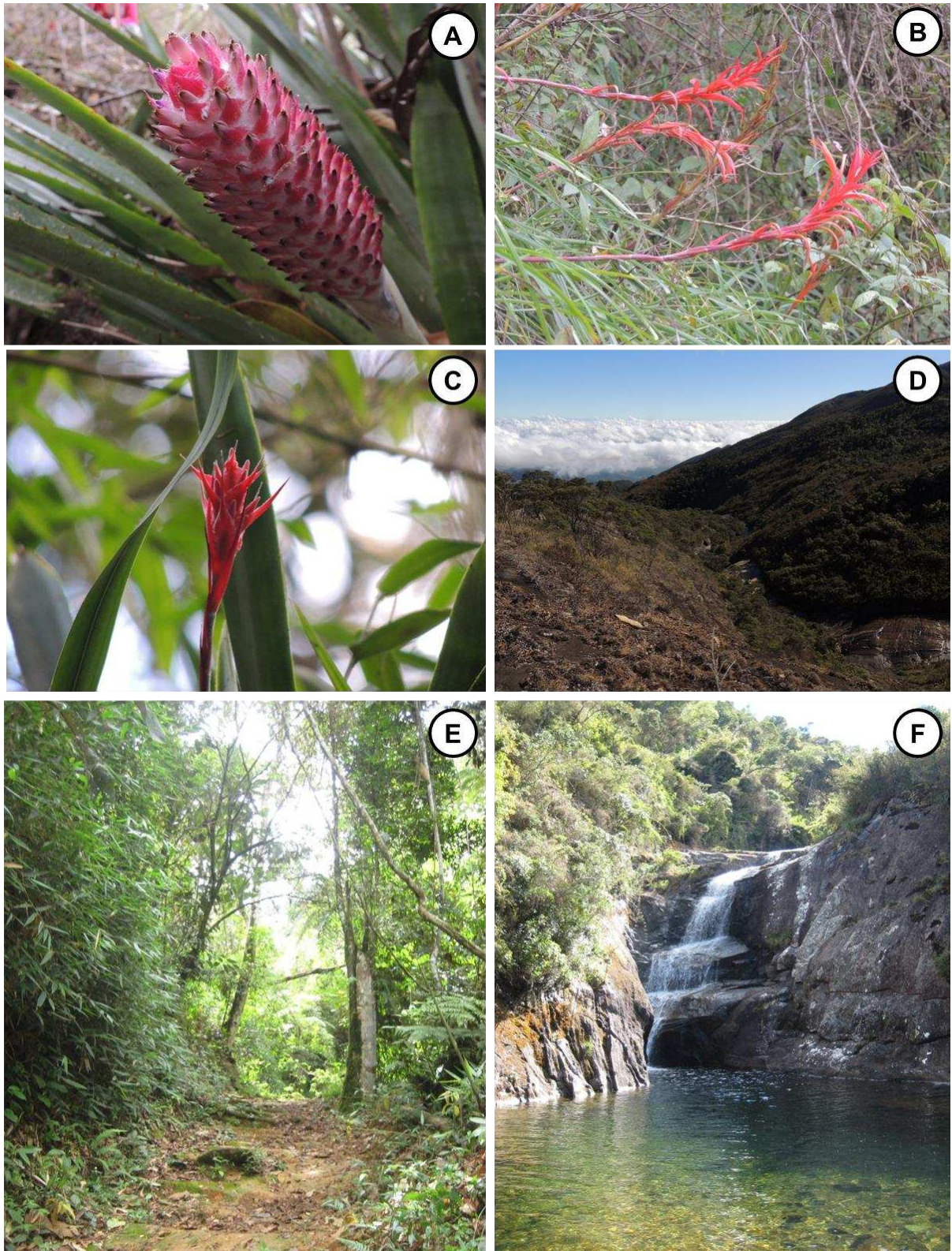
No PNC foram realizadas coletas de material botânico (Tab. 1 e 2) das espécies *Aechmea vanhoutteana* (Van Houtte) Mez (Fig. 2A), *Pitcairnia carinata* Mez (Fig. 2B) e *Quesnelia kautskyi* C. M. Vieira (Fig. 2C) durante os meses de novembro de 2012 a março de 2013. Nesse mesmo período foram realizadas as avaliações para análises fisiológicas e ambientais. As espécies e os locais de coleta estão registrados na Tabela 2. O número de indivíduos coletados para cada espécie se encontra na Tabela 3. A identificação foi realizada através de guia de campo (MACHADO, 2012).



**Figura 1.** Mapa do Parque Nacional do Caparaó (MG/ES). **A.** Limites do Parque Nacional do Caparaó. **B.** Locais de coleta das espécies de Bromeliaceae. **a.** Vale Verde (MG). **b.** Vale Encantado. **c.** Estrada para Tronqueira (MG). **d.** Cachoeira Bonita (MG). **e.** Pedra Escorada (ES). **f.** Rio Norte (ES). **g.** Cachoeira Sete Pilões (ES). (Google Imagens).

**Tabela 1.** Locais de coletas das espécies estudadas de Bromeliaceae no Parque Nacional do Caparaó (MG/ES) com as coordenadas geográficas.

<b>Locais de coleta</b>	<b>Geolocalização</b>	<b>Características paisagísticas</b>	<b>Altitude</b>
Vale Verde (MG)	20°25'160" S / 41°50'900" O	Floresta densa com rio sob pedregulhos	
Vale Encantado (MG)	20°24'697" S / 41°50'062" O	Grande paredão rochoso em Vale com corredeiras	
Estrada pra Tronqueira (MG)	20°24'575" S / 41°50'945" O	Estrada que corta a mata, plantas coletadas em paredões rochosos	
Cachoeira Bonita (MG)	20°24'21" S / 41°50'16" O	Queda d'água no meio da floresta	
Pedra Escorada (ES)	20°33'852" S / 41°45'857" O	Floresta densa	
Rio Norte (ES)	20°26'43,8"S / 41°44'0,8" O	Floresta	
Cachoeira Sete Pilões (ES)	20°28'58" S / 41°49'51" O	Queda d'água no meio da mata, plantas coletadas em paredões rochosos abertos	



**Figura 2.** Espécies de Bromeliaceae estudadas e paisagens presentes no PNC **A-C.** Espécies de Bromeliaceae estudadas. **D-F.** Trilhas do Parque Nacional do Caparaó. **A.** *Aechmea vanhoutteana*. **B.** *Pitcairnia carinata*. **C.** *Quesnelia kautskyi*. **D.** Vale Encantado (MG). **E.** Vale Verde (MG). **F.** Cachoeira da Farofa (ES).

**Tabela 2.** Espécies de Bromeliaceae coletadas no Parque Nacional do Caparaó hábito e locais de coleta.

Espécies	Hábito	Locais de coleta						
		Vale Verde	Vale Encantado	Estrada p/ Tronqueira	Cachoeira Bonita	Cachoeira 7 Pilões	Pedra Escorada	Rio Norte
<i>Aechmea vanhoutteana</i>	Epífita, rupícola, terrestre	X						
<i>Pitcairnia carinata</i>	Rupícola		X	X		X		
<i>Quesnelia kautskyi</i>	Epífita, terrestre	X			X		X	X

**Tabela 3.** Número de indivíduos coletados de cada espécie para cada hábito e o total de indivíduos.

Espécie	Rupícola	Terrestre	Epífita	Total de indivíduos
<i>Aechmea vanhoutteana</i>	5	5	5	15
<i>Pitcairnia carinata</i>	15	0	0	15
<i>Quesnelia kautskyi</i>	0	11	8	19

## **2.3. Análise de variáveis ambientais**

### **2.3.1. Luminosidade**

Todos os indivíduos foram avaliados em relação à exposição de luz total. Para isto, a irradiação foi medida através de fotografia hemisférica entre os meses de novembro de 2012 a março de 2013, sendo realizada apenas uma amostragem para cada indivíduo. Foram obtidas imagens acima de cada indivíduo coletado, através de uma câmera Nikon (modelo Coolpix 5700) com extensor Nikon (modelo UR-E12) e objetiva olho-de-peixe Nikon FC-E9, apoiada a um tripé em distância de no máximo 20 cm do indivíduo. As fotografias foram obtidas sem luz solar direta (no fim do dia ou com céu nublado), com a parte superior da câmera voltada para o norte magnético. Para cada indivíduo foram retiradas três imagens com diferentes exposições: -1.3, 0, +1.3 (BRESHEARS & LUDWIG, 2010; JONCKHEERE et al., 2004). As imagens foram analisadas no software Gap Light Analyzer (GLA), que forneceu os dados de luz total (fótons.m<sup>-2</sup>.dia<sup>-1</sup>) (FRAZER et al., 1999).

### **2.3.2. Análises microambientais**

As análises microambientais foram realizadas de três a cinco vezes através de medições nos locais de crescimento dos indivíduos coletados das espécies citadas no item 2.2. O equipamento utilizado foi o Kestrel (modelo 4300, Nielsen-Kellerman, USA) que foi colocado, no máximo, a 20 cm de distância dos indivíduos. Foram mensuradas altitude (m), temperatura (°C), umidade relativa (%) e velocidade do vento (m/s).

## **2.4. Análises anatômicas**

Para análises anatômicas, foram coletadas folhas do meio da roseta de cada indivíduo. O número de indivíduos trabalhados para cada espécie se encontra na Tabela 3. Amostras da região mediana das folhas foram fixadas em FAA<sub>50</sub> por uma semana (JOHANSEN, 1940) e posteriormente, estocadas em etanol 70%.

Para análises micromorfométricas da espessura dos parênquimas clorofiliano ( $\mu\text{m}$ ) e aquífero ( $\mu\text{m}$ ) e descrição anatômica, o material vegetal foi incluído em historresina e foram montados três blocos para cada indivíduo de cada espécie, sendo 45 blocos de *A. vanhoutteana* (15 de cada hábito), 45 de *P. carinata* e 57 de *Q. kautskyi* (33 terrestres e 24 epífitas) (Tabela 2). Foram confeccionadas quatro

lâminas para cada bloco em micrótomo rotativo (modelo RM2155, Leica Microsystems Inc., Deerfield, USA), localizado no Laboratório de Patologia do Departamento de Veterinária da Universidade Federal de Viçosa (UFV). Os cortes, com 5 µm de espessura foram corados com Azul de Toluidina, pH 4,0 (KRAUS e ARDUIN, 1997; modificado). Destes, foram fotografados quatro cortes em cada lâmina. As análises foram realizadas pelo software AnatiQuanti 2.0 (AGUIAR et al. 2007).

Para análises de densidades estomática e de escamas, foram realizadas diafanizações (KRAUS & ARDUIN, 1997). Três fragmentos da face abaxial e três da face adaxial da região mediana da folha, que estavam estocadas em álcool 70%, foram lavados em água. Após, foi adicionado aos fragmentos hidróxido de sódio 10% por duas horas. Em seguida, foram novamente lavados em água e acrescentada hipoclorito de sódio 20% até que estivessem completamente clarificados, o material foi corado com Fucsina. Depois de corados, os fragmentos foram montadas com gelatina e as análises realizadas pelo software AnatiQuanti 2.0 (AGUIAR et al. 2007).

Todo o registro fotográfico foi realizado pelo fotomicroscópio (modelo AX-70TRF, Olympus Optical, Tokyo, Japão) equipado com sistema U-photo com câmera (modelo Spot Insightcolour 3.2.0, Diagnostic instruments inc., New York, USA) e computador acoplado, localizados no Laboratório de Anatomia Vegetal da UFV.

## **2.5. Análises fisiológicas**

Em ambas as análises fisiológicas, discos foliares foram retirados frescos após cada coleta e congelados, sendo as amostras e análises realizadas uma única vez.

Para análises dos pigmentos clorofila a, clorofila b e carotenoides, quatro discos foliares da região mediana de folhas do meio da roseta foram imersos em 7 ml de dimetilsulfóxido (DMSO) em tubos vedados e envoltos por papel alumínio. Os tubos foram mantidos por 48 horas em banho-maria a 65°C. Após a extração, as absorbâncias das amostras foram medidas a 470, 646 e 663nm, em espectrofotômetro de duplo feixe (modelo Hitachi U-2000, Hitachi Instruments Ltda., Danbury, CT) localizado no Laboratório de Nutrição e Metabolismo da UFV (HISCOX & ISRAELSTAM, 1979).

Para análise de fenóis, quatro discos foliares da região mediana de folhas do meio da roseta foram macerados com extrato MCA (metanol, clorofórmio e água) e centrifugados por 10 minutos e o sobrenadante coletado. Aos sobrenadantes retirados da parte superior dos ependorfs foram adicionadas água destilada e reagente de Folin-Ciocalteu. Após 15 minutos, foi adicionado reagente alcalino “A” (preparado com carbonato de sódio 2% em hidróxido de sódio 0,1N) e a solução agitada. Foi feita a leitura de absorvância em 760nm (BIELESKI & TURNER, 1966, modificado). A curva padrão foi preparada com quantidades conhecidas de tirosina e preparadas as amostras para leitura em espectrofotômetro de duplo feixe (modelo Hitachi U-2000, Hitachi Instruments Ltda., Danbury, CT) localizado no Laboratório de Nutrição e Metabolismo da UFV.

## **2.6. Análise de área foliar**

Para a análise de área foliar, foram coletadas três folhas do meio da roseta de cada indivíduo. Cada folha foi transcrita para papel A4 que foram cortados, formando moldes de cada folha. A área (cm<sup>2</sup>) foi avaliada pelo equipamento *Leaf Area Measurement System* (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, England) presente na Unidade de Crescimento de Plantas (UCP) da Universidade Federal de Viçosa.

## **2.7. Análise de Componentes Principais (PCA).**

Os traços funcionais utilizados, para montagem de uma matriz sintética de dissimilaridade para Análise Componentes Principais (PCA), foram área foliar, área da bainha, espessura do parênquima clorofiliano, espessura do parênquima aquífero, densidade de estômatos, densidade de escamas, conteúdos de clorofila a, clorofila b, fenóis e carotenoides e razão clorofila a/b. A análise foi realizada pelo software PC-ORD 6 (MCCUNE & MEFFORD, 2011). Para analisar o efeito do ambiente na formação de agrupamentos funcionais (scores do eixo da PCA) foram utilizadas as variáveis ambientais.

Dos eixos gerados, somente os dois que mais explicaram as diferenças encontradas foram utilizados. Foi aplicado o teste de randomização de Monte Carlo para verificar a significância dos eixos da PCA.

Assim os eixos da PCA foram interpretados como uma representação do gradiente funcional das espécies.

## 2.8. Análises estatísticas

Os modelos foram analisados utilizando a função Generalized Linear Model (GLM), onde o modelo geral construído foi:  $Y_{ij} = \alpha + \beta X_{ij} + \epsilon_{ij}$ , onde Y representa variável dependente,  $\alpha$  representa a constante intercepto,  $\beta$  a constante de inclinação, X representa a variável independente,  $\epsilon$  o erro do modelo (resíduos). As variáveis dependentes (Y) foram os traços funcionais (características anatômicas, fisiológicas e morfológicas) e as variáveis independentes (X) foram os fatores microambientais - luz total (fótons.m-2.dia-1), velocidade do vento (m/s), temperatura (°C) e umidade relativa (%). Foram também considerados modelos com interações entre as variáveis independentes com os hábitos de vida (terrestre, rupícola, e epífita). Após um teste de normalidade utilizou-se a distribuição gaussiana de erro para os modelos testados.

Para seleção dos melhores modelos utilizada a função *dredge* do pacote Mumin. Os melhores modelos foram selecionados a partir dos valores do Akaike Information Criterion of Second Order (AICc), indicada para pequenas amostras que também penaliza as réplicas e variáveis (número de parâmetros utilizados no modelo). O melhor modelo foi indicado pelo valor mais baixo do AICc, sendo que todos os modelos com valores de  $\Delta AICc < 2$  foram reconhecidos como modelos igualmente plausíveis. Contudo, se o melhor ou melhores modelos não incluíam alguma variável com resultado significativo ( $p < 0,05$ ), estes foram considerados como não explicativos. Todas as análises descritas foram realizadas no programa R (versão 3.0.2).

### 3. RESULTADOS

A Análise de Componentes Principais (PCA) considerando todas as espécies mostrou que houve uma separação de grupos funcionais (Fig. 3A) (Eixo 1:  $p=0,001$ ; Eixo 2:  $p=0,001$ ), observado pelo agrupamento dos indivíduos de cada espécie em relação a correlação entre suas características morfo-fisiológicas. *Pitcairnia carinata* é a que se encontra mais distante das outras espécies (Fig. 3A). *Aechmea vanhoutteana* e *Quesnelia kautskyi* ocorreu a separação funcional, mas elas se encontram mais próximas uma da outra nos eixos (Fig. 3A).

Na PCA de *A. vanhoutteana* (Fig. 2B) não houve diferenciação dos três hábitos em que a espécie foi encontrada (Eixo 2:  $p=0,011$ ; Eixo 3:  $p=0,003$ ).

Para *P. carinata* não foi observada a formação de nenhum grupamento (Fig. 3C), isso porque todos os indivíduos coletados foram de hábito rupícola (Eixo 1:  $p=0,007$ ; Eixo 2:  $p=0,001$ ).

Em *Q. kautskyi*, principalmente as epífitas, se mantiveram mais agrupadas (Fig. 3D). Os indivíduos terrestres ficaram mais dispersos e distantes dos indivíduos epífitos (Fig. 3D), apesar de alguns indivíduos terrestres terem se mantido próximos aos epífitos (Eixo 1:  $p=0,001$ ; Eixo 2:  $p=0,001$ ).

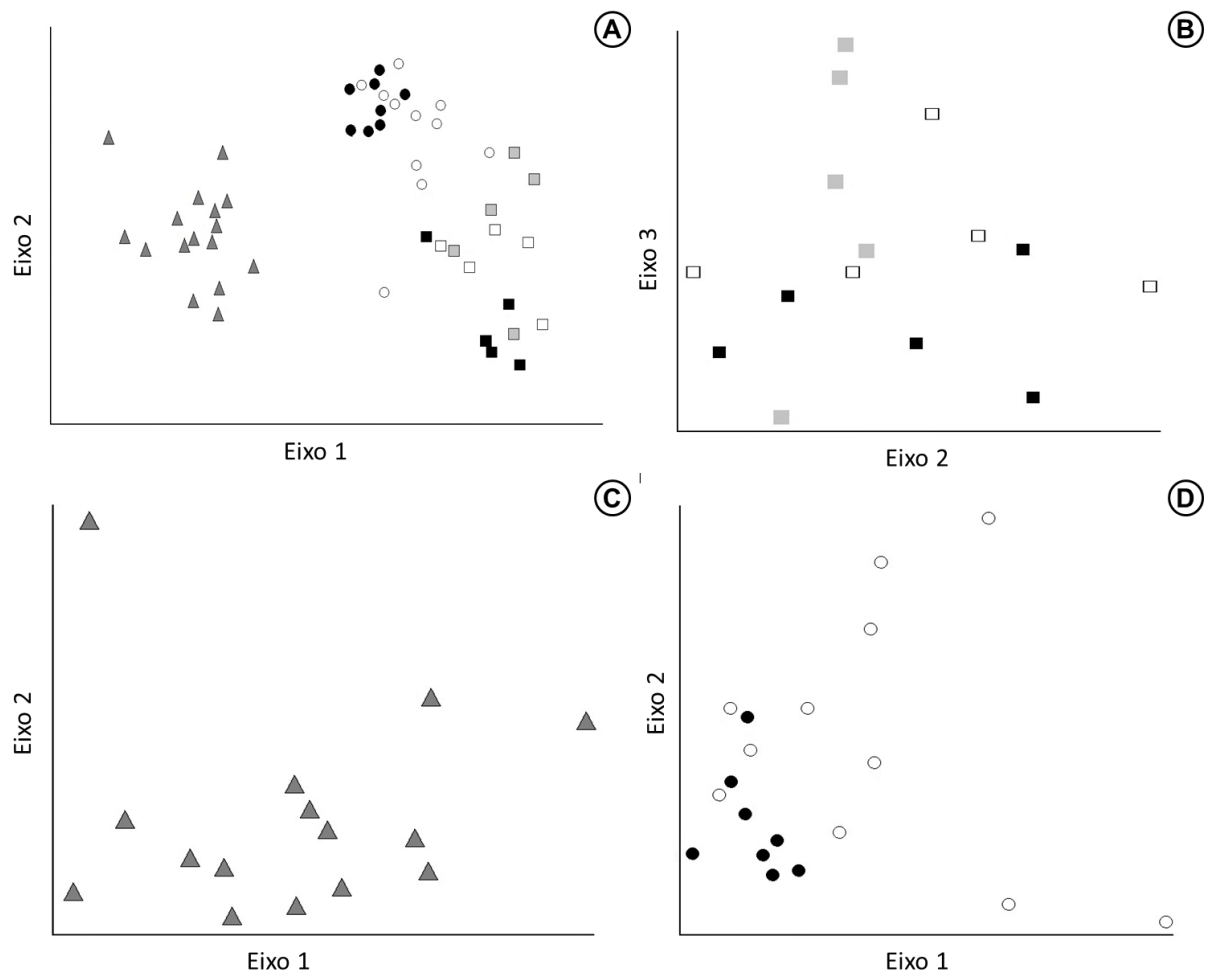
#### 3.1. PCA com todas as espécies

Os dois eixos mais explicativos da PCA em que todas as espécies estão incluídas, eixo 1 e 2, foram significativos (Fig. 4), sendo que nesses dois eixos os fatores ambientais estão presentes juntos no mesmo modelo. No eixo 1, locais de alta intensidade luminosa são onde indivíduos de *P. carinata* se desenvolvem, e apresentam maior densidade estomática, relação clorofila a/b e conteúdo de fenóis (Fig. 4A) (GLM  $t=-6,098$ ;  $p<0,001$ ). Com a diminuição da luminosidade, pode-se observar a presença de indivíduos de *Q. kautskyi* e *A. vanhoutteana* (Fig. 4A), há aumento dos traços funcionais área foliar e da bainha, densidade de escamas na epiderme em ambas as faces da folha, espessamento do parênquima clorofiliano e conteúdo de clorofila b (Fig. 4A). Neste gráfico também se pode observar distanciamento de *A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi* de *P. carinata*.

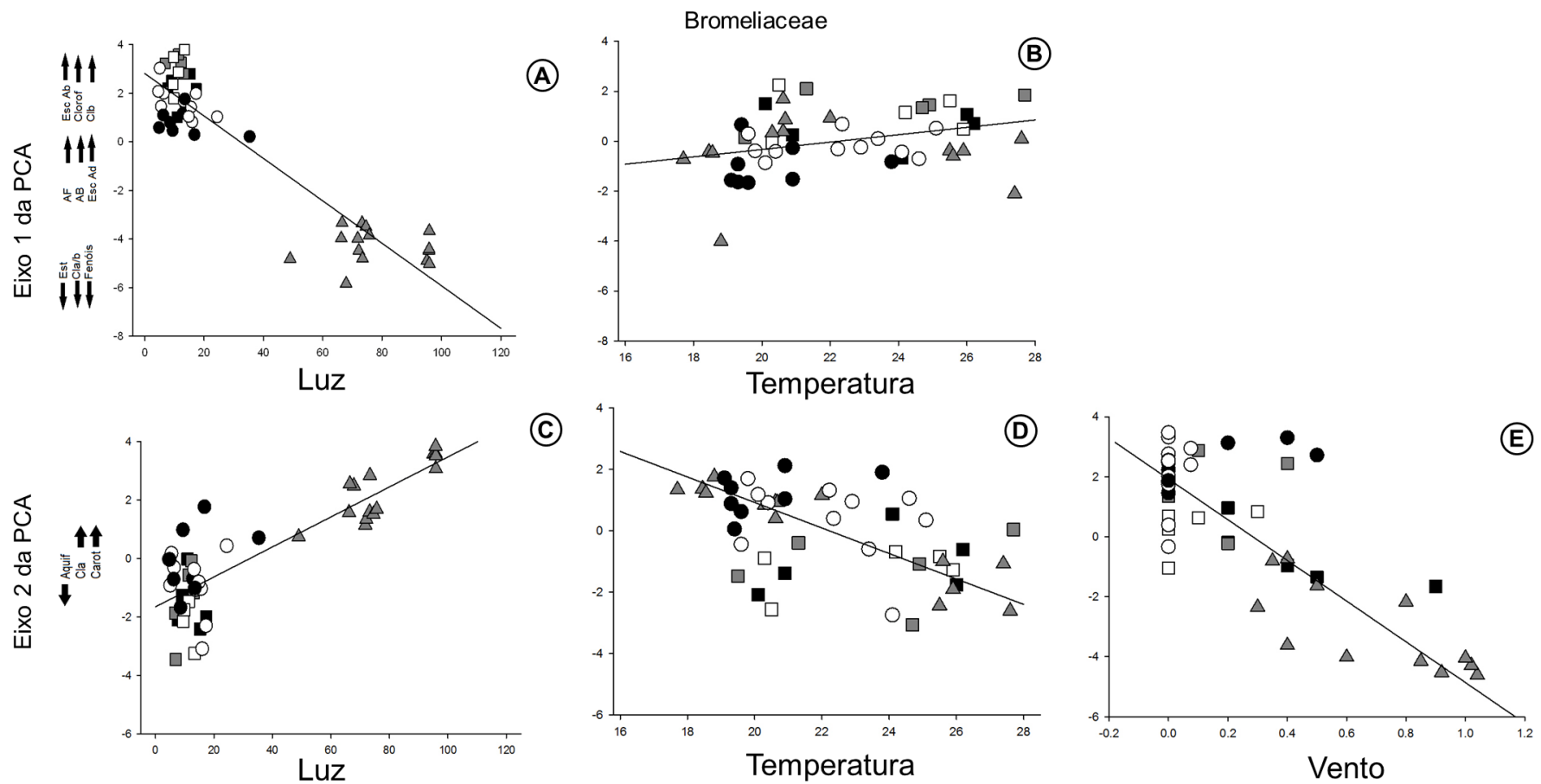
Outro fator que afetou traços funcionais foi a temperatura (Fig. 4B) (GLM  $t=2,018$ ;  $p=0,0496$ ). Indivíduos presentes em locais mais quentes apresentaram

maiores áreas foliar e da bainha, maior densidade de escamas em ambas as faces da epiderme, maior espessura do parênquima clorofiliano e maior conteúdo de clorofila b (Fig. 4B). Em contrapartida, indivíduos em locais com menores temperaturas apresentaram maior densidade estomática, maior relação clorofila a/b e maior conteúdo de fenóis (Fig. 4B).

No eixo 2, a diminuição da intensidade luminosa (Fig. 4C) (GLM:  $t = 3,908$ ;  $p < 0,001$ ), aumento da temperatura (Fig. 4D) (GLM  $t = -6,201$ ;  $p < 0,001$ ) e aumento da velocidade do vento (Fig. 4E) (GLM  $t = -5,579$ ;  $p < 0,001$ ), levaram à maior espessura do parênquima aquífero e a menores conteúdos de clorofila a e carotenoides (Fig. 4C-E). Na Fig. 4C também pode ser observado que *P. carinata* se encontra em ambientes de maiores intensidades luminosas diferentemente das outras espécies, como na Fig. 4A. Revelando como o fator luz é importante na distribuição das espécies estudadas.



**Figura 3** – PCA das espécies e variáveis ambientais com os dois eixos que mais explicaram a variância da matriz de dados ambientais e de traços funcionais. **A.** PCA de todas as espécies. **B.** *Aechmea vanhoutteana*. **C.** *Pitcairnia carinata*. **D.** *Quesnelia kautskyi*. **Quadrado.** *A. vanhoutteana*. **Círculos.** *Q. kautskyi*. **Triângulos.** *P. carinata*. **Cor preta.** Hábito epífita. **Cor Cinza.** Hábito rupícola. **Cor branca.** Hábito terrestre.



**FIGURA 4** – PCA's das espécies de Bromeliaceae analisadas como os dois eixos significativos. **A,B.** Variáveis ambientais Luz e Temperatura com o Eixo 1. **C-E.** Variáveis ambientais Luz, Temperatura e Vento com o Eixo 2. **Quadrado.** *Aechmea vanhoutteana*. **Circulo.** *Quesnelia kautskyi*. **Triângulo.** *Pitcairnia carinata*. **Cor preta.** Hábito epífita. **Cor Cinza.** Hábito rupícola. **Cor branca.** Hábito terrestre. **AB.** Área da bainha. **AF.** Área foliar. **Aquif.** Espessura do parênquima aquífero. **Carot.** Conteúdo de carotenoides. **Cla.** Conteúdo de clorofila a. **Cla/b.** Relação clorofila a/b. **Clb.** Conteúdo de clorofila b. **Clorof.** Espessura do do parênquima clorofiliano. **Esc Ab.** Densidade de escamas na face abaxial. **Esc Ad.** Densidade de escamas na face adaxial. **Est.** Densidade estomática. **Fenóis.** Conteúdo de fenóis. **Setas** apontam para o sentido de crescimento da característica.

### 3.2. PCA por espécie

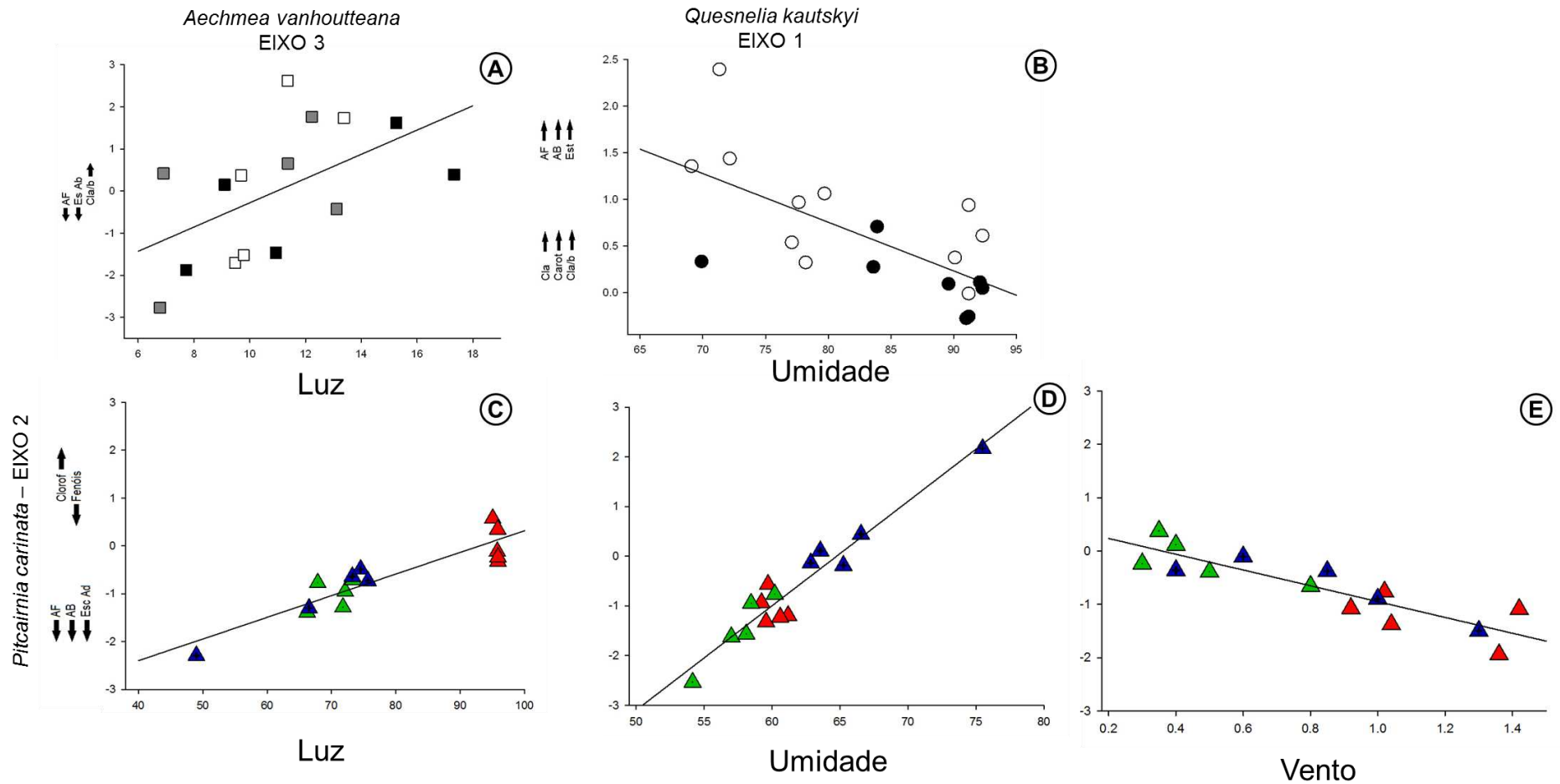
Na Fig. 5 estão as PCA avaliadas para cada espécie. Dos eixos que melhor representaram os modelos, somente os eixos significativos foram utilizados (Fig. 5). No caso de *A. vanhoutteana*, somente eixo 3 (Fig. 5A), *Q. kautskyi*, somente eixo 1 (Fig. 5B) e *P. carinata*, somente eixo 2 (Fig. 5C-E).

No melhor modelo ambiental que alterou os traços funcionais em *A. vanhoutteana* foi a luz total (Fig.5A) (GLM  $t= 2,478$ ;  $p=0,0291$ ). Plantas em ambientes com maior temperatura tendem a apresentar maior relação clorofila a/b, menor área foliar e menor número de escamas na face abaxial da epiderme.

Em *Q. kautskyi*, somente a umidade relativa contribuiu para variações nos traços (Fig. 5B) (GLM  $t= -3,783$ ;  $p=0,001485$ ). Como mostrado no gráfico geral da PCA de *Q. kautskyi* (Fig. 3D), houve diferenciação dos indivíduos epífitos e terrestres, confirmado agora pela umidade (Fig. 5B). Indivíduos em ambientes menos úmidos apresentaram maiores conteúdos de clorofila a, carotenoides, razão clorofila a/b, área foliar, área da bainha e densidade estomática (Fig. 5B).

Em *P. carinata* três fatores, que são covariáveis, foram relevantes para alterar os traços funcionais analisados: luminosidade (Fig. 5C) (GLM  $t=3,442$ ;  $p=0,0055$ ), umidade (Fig. 5D) (GLM  $t= 6,736$ ;  $p<0,001$ ) e velocidade do vento (Fig. 5E) (GLM  $t=-2,8817$ ;  $p=0,0168$ ). A intensidade luminosa foi maior nos indivíduos coletados no Vale Encantado (Fig. 5C), isto porque a área é exposta e não apresenta encostas próximas que possam gerar sombreamento, diferentemente dos outros locais, que apresentaram valores de intensidades luminosas menores (Fig. 5C). A umidade relativa do ar também apresentou diferença com relação ao local de coleta (Fig. 5D), sendo os indivíduos coletados na Cachoeira Sete Pilões os que apresentaram maiores valores para essa variável (Fig. 5D). Isto porque se encontravam em um paredão nos limites de uma cachoeira, onde a formação de névoa com gotículas de água era constante. A velocidade do vento não apresentou a formação de nenhum grupamento com relação aos diferentes locais de coleta (Fig.5E). A resposta foi bem determinada para a variação dos traços funcionais que foram significativos (Fig. 5E), mostrando uma relação muito íntima entre as características anatômicas, morfológicas e fisiológicas e o vento. A mesma tendência foi observada nos indivíduos coletados em ambientes com maior luminosidade (Fig. 5C), maior

umidade (Fig. 5D) e menores ventos (Fig. 5E): maior espessura do clorofiliano e menores área foliar, área da bainha, escamas na face adaxial e conteúdo de fenóis.



**FIGURA 5** – PCA's das espécies de Bromeliaceae analisadas separadamente como os eixos significativos **A**. Variável ambiental Luz com eixo 3 da PCA de *Aechmea vanhoutteana*. **B**. Variável ambiental Umidade com eixo 1 da PCA de *Quesnelia kautskyi*. **C-E**. Variáveis ambientais Luz, Umidade e Vento com eixo 2 da PCA de *Pitcairnia carinata*. **Triângulo vermelho**. Vale Encantado. **Triângulo verde**. Estrada para Tronqueira. **Triângulo azul**. Cachoeira Sete Pilões. **Cor preta**. Hábito epífita. **Cor Cinza**. Hábito rupícola. **Cor branca**. Hábito terrestre. **AB**. Área da bainha. **AF**. Área foliar. **Aquif**. Espessura do parênquima aquífero. **Carot**. Conteúdo de carotenoides. **Cla**. Conteúdo de clorofila a. **Cla/b**. Relação clorofila a/b. **Clb**. Conteúdo de clorofila b. **Clorof**. Espessurado do parênquima clorofiliano. **Esc Ab**. Densidade de escamas na face abaxial. **Esc Ad**. Densidade de escamas na face adaxial. **Est**. Densidade estomática. **Fenóis**. Conteúdo de fenóis. **Setas** apontam para o sentido de crescimento da característica.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1. PCA visão geral

Não foi observada a sobreposição dos traços funcionais entre as espécies estudadas, devido às variáveis ambientais nas quais estas espécies estão submetidas. Pelo modelo GLM testado, pôde-se observar a formação de um grupo que se destaca mais formado por *P. carinata*, separado de *A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi* pela variável ambiental luz. Este fato pode ser observado pelas figuras 3A e C, que evidenciam o ambiente diferenciado em que as espécies se desenvolviam. O ambiente onde *P. carinata* se desenvolve apresenta incidências luminosas maiores que os ambientes em que *A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi* se desenvolvem, padrão que não foi observado para temperatura, velocidade do vento e umidade. A separação de nichos entre *Q. kautskyi* e *A. vanhoutteana*, que se apresentaram mais correlacionados, não foi observada em nenhuma das outras PCA's. Sendo assim, essa separação ocorre por outro fator ou interação de fatores.

Os hábitos em *A. vanhoutteana* não apresentaram diferenças evidentes revelando que esta espécie explora uma amplitude maior de nichos. O ambiente em que ela se encontra não apresenta muitas variações, mas a capacidade de ocupar diferentes hábitos de vida permite explorar nichos vagos e evitar competição com espécies especialistas.

Em *Q. kautskyi* houve a separação de dois grupos funcionais, um formado por indivíduos terrestres e outro grupo formado de epífitos. A separação ocorreu devido ao fator ambiental umidade, observado pela figura 4B, que mostra uma maioria de indivíduos epífitos, associados a maiores valores de umidade.

### 4.2. PCA com separação dos eixos

Fatores ambientais significativos foram apresentados de forma separada em cada eixo, mas se encontram juntos no modelo GLM testado. Para Bromeliaceae o eixo 1 apresentou interação entre luz e temperatura, já o eixo 2 foram luz, temperatura e vento. Em *P. carinata* o eixo 2 a temperatura, a luz e o vento atuaram conjuntamente. Mesmo os eixos se apresentando separadamente, no ambiente natural em que estas espécies se desenvolvem,

todos os fatores inter-relacionados estão afetando na distribuição e diversidade de espécies

#### 4.2.1. Bromeliaceae

*P. carinata* é a espécie que se desenvolve em ambientes de maiores taxas luminosas e apresentou altos valores de clorofila a, carotenoide e fenóis, maior relação clorofila a/b e maior número de estômatos por unidade de área. Carotenoides e fenóis são compostos responsáveis por evitar fotoinibição provocada pelo excesso de energia que entra no sistema fotossintético com a alta luminosidade, o que comprometeria a fotossíntese (SOUSA et al., 2007; PUGNAIRE & VALLADARES, 2007; PAIVA et al., 2003). Assim, os indivíduos de *P. carinata*, são os que apresentam um sistema protetor melhor quando comparados com os indivíduos de *A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi*. Clorofila a é o principal pigmento presente no centro de reação, que é o responsável pela dissipação de energia luminosa para os próximos passos da fotossíntese, evitando acúmulo de energia e, conseqüentemente, fotoinibição (GRATANI et al., 2006; PUGNAIRE & VALLADARES, 2007). O aumento de clorofila a leva ao aumento da relação clorofila a/b. Novamente, os indivíduos de *P. carinata* apresentam um sistema fotoprotetor melhor que os indivíduos de *A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi*, que se estão submetidos a taxas luminosas menores. A maior densidade estomática observada eleva as taxas de transpiração da folha e melhor resfriamento dos tecidos internos foliares, provocado pelo excesso de luminosidade (DICKISON, 2000; VOLTOLINI & SANTOS, 2011; PEREIRA et al., 2013). Este fato é importante em *P. carinata* por ser uma espécie com metabolismo C<sub>3</sub> (REINERT et al., 2003), que estão com seus estômatos abertos para captação de CO<sub>2</sub> durante o dia, quando as taxas luminosas e temperaturas são maiores (REINERT et al., 2003).

Menores áreas foliares são caracterizadas em ambientes de altas luminosidades, pois contribuem para a diminuição do aquecimento interno da folha (ROZENDAAL et al., 2006; PEREIRA et al., 2013), que foi observado para *P. carinata*.

A temperatura, outro fator significativo para a PCA com a interação entre as espécies, se comporta de forma antagônica à luminosidade nos dois eixos, mas não se apresentou como bom fator para explicar as variações dos traços

funcionais. Os indivíduos não apresentaram separação entre as espécies ou história de vida. Apesar de ser um fator importante na influência dos traços, principalmente em conjunto com outros fatores microclimáticos, não foi o que melhor explicou as variações. As altas temperaturas diminuem o rendimento fotossintético (HORMAETXE et al., 2007; MACHADO et al., 2005), mas esse efeito pode ser diminuído com a maior plasticidade das espécies, aumentando a faixa de temperatura ótima (LARCHER, 2006). Temperaturas acima de 30°C passam a diminuir a atividade de enzimas fotossintéticas, prejudicando a eficiência da fotossíntese (MACHADO et al., 2005). As taxas máximas de assimilação de CO<sub>2</sub> são observadas entre 25°C e 30°C, dependendo da espécie (MACHADO et al., 2005). É provável que estas espécies apresentem uma faixa ampla de temperatura ideal, explicando a baixa relação observada.

Juntamente com a luz, o vento foi um dos fatores que melhor influenciou os traços funcionais na PCA considerando todas as espécies, sendo o comportamento do vento antagônico ao da luz. Indivíduos de *P. carinata* foram os que se apresentaram em ambientes de maior incidência luminosa e maiores velocidades do vento. A camada de ar limítrofe formada na superfície foliar pode ser uma forte barreira para as trocas gasosas, impedindo entrada de CO<sub>2</sub> (RIBEIRO et al., 2012; SCHOCK et al., 2014). Sob ventos fortes essa camada se torna mais fina, diminuindo seu efeito negativo sob as trocas gasosas (RIBEIRO et al., 2012; LEIGH et al., 2012). Indivíduos sob altas incidências luminosas, fortes ventos podem contribuir para diminuir a camada limítrofe e aumentar a entrada de CO<sub>2</sub> e, conseqüentemente, o uso eficiente da luz que chega, aumentando a capacidade fotossintética (SCHOCK et al., 2014). Com o aumento das taxas transpiratórias, ocorre diminuição de temperatura interna foliar (LEIGH et al., 2012). O vento, nas plantas estudadas, está funcionando com um recurso, por aumentar o fornecimento de CO<sub>2</sub> para a planta. A relação luz e vento se torna mais importante nas espécies de *P. carinata*, que possuem metabolismo C<sub>3</sub>, e a absorção de CO<sub>2</sub> ocorre durante o dia (REINERT et al., 2003).

#### **4.2.2. *Aechmea vanhoutteana***

Em *A. vanhoutteana*, a luz foi o único fator que afetou os traços foliares. A área foliar se apresentou menor em condições de alta luminosidade.

Menores áreas foliares são descritas como formas de evitar o aquecimento interno das folhas (CHABOT & CHABOT, 1977; JAMES & BELL, 2000; ROZENDAAL et al., 2006). A relação clorofila a/b apresentou valores maiores nos ambientes que recebem mais luz, o que já foi observado (PUGNAIRE & VALLADARES, 2007). Maiores conteúdos desse pigmento contribuem para uma eficiência de transporte da energia e menor fotoinibição por excesso de energia acumulada nos fotossistemas (GRATANI et al., 2006; PUGNAIRE & VALLADARES, 2007). A clorofila a tem relação positiva com a razão clorofila a/b. A resposta para o fator ambiental luz responde de maneira igual para todos os indivíduos, independentemente do hábito de vida, em *A. vanhoutteana*. Em geral, maior densidade estomática é observada nos indivíduos que crescem em menores incidências luminosas, mas o contrário foi observado para *A. vanhoutteana* neste estudo.

#### **4.2.3. *Quesnelia kautskyi***

Área maior da bainha encontrada em indivíduos de *Q. kautskyi* sob menor umidade, permite a formação de um tanque mais imbricado com maior capacidade de armazenamento de água (SCARANO et al., 2002; VOLTOLINI & SANTOS, 2011). A maior área foliar em baixa umidade pode contribuir para o aumento de área de absorção de água em Bromeliaceae. Maiores valores de densidade estomática, conteúdo de clorofila a, conteúdo de carotenoides e razão clorofila a/b, em geral, não estão se relacionam diretamente com a umidade, mas sim com luminosidade (SARIJEVA et al., 2007; PUGNAIRE & VALLADARES, 2007; PEREIRA et al., 2013)

#### **4.2.4. *Pitcairnia carinata***

Para *P. carinata*, a luz e a umidade tem o mesmo padrão de resposta, e o vento possui padrão contrário aos outros fatores. Indivíduos presentes em ambientes com maior luminosidade apresentam menores áreas foliar e da bainha, sendo conhecida como uma das formas de evitar aquecimento interno das folhas (ROZENDAAL et al., 2006; CHABOT & CHABOT, 1977; JAMES & BELL, 2000). Camadas mais espessas de parênquima clorofiliano, como observado em indivíduos sob alta luminosidade de *P. carinata*, contribuem para a maior eficiência na captação de luz, sendo já observada para outros

trabalhos em plantas que estavam em condições de alta luminosidade (DICKISON, 2000; JAMES & BELL, 2000; PEREIRA et al., 2009).

O maior número de escamas presentes em ambientes menos úmidos, compensa a baixa umidade, aumentando a eficiência de absorção de água pelos tricomas peltados (BENZING, 2000; TOMLINSON, 1969), que tem como uma de suas funções a absorção de água.

Indivíduos de *P. carinata* que estavam sob baixa luminosidade e baixa umidade, apresentaram aumento do conteúdo de fenóis, que é um indicador de estresse para as plantas (PUGNAIRE & VALLADARES, 2007; SOUSA et al., 2007). Por esta ser uma espécie em que indivíduos estão presentes em ambientes com taxas luminosas altas, a baixa umidade pode ser um dos fatores que estaria levando ao estresse nestes indivíduos.

Como na PCA com todas as espécies, o vento se apresentou mais forte em ambientes de maior luminosidade, Vale Encantado. Isto contribui para a diminuição da camada limítrofe e favorece a entrada de CO<sub>2</sub>, além de aumentar as taxas transpiratórias que diminuem a temperatura interna da folha (LEIGH et al., 2012; SCHOCK et al., 2014).

## 5. CONCLUSÃO

A família Bromeliaceae já foi descrita como sendo sensível às flutuações ambientais, como sazonalidade e precipitação (MACHADO, 2012). Este estudo confirma que esta família responde de forma significativa ao ambiente em que se desenvolve. No presente estudo pode-se confirmar para temperatura, luminosidade, umidade relativa e velocidade do vento.

A luminosidade e a velocidade do vento foram os fatores que mais se ajustaram ao modelo e influenciaram as alterações morfológicas e fisiológicas, tanto no modelo considerando todas as espécies quanto para os modelos com cada espécie.

*P. carinata* foi a espécie mais influenciada pelas variáveis ambientais e seu nicho inclui condições estressantes de exposição solar e de ventos fortes, principalmente, no Vale Encantado. Por ser encontrada somente em um tipo de ambiente e este apresentar características peculiares, já citadas, *P. carinata* foi a espécie mais especialista das estudadas.

*A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi* exploraram maior amplitude de recursos, seja pelo hábito de vida, como *A. vanhoutteana*, ou por distribuição nos ambientes, como foi o caso de *Q. kautskyi*. Assim, alterações funcionais de cada espécie permitem que se desenvolvam em ambientes com características microclimáticas variadas.

As variáveis ambientais, a partir dos modelos GLM, relacionaram alterações nos traços funcionais nas espécies. Obteve-se, também, formação de grupamentos funcionais em resposta a gradientes ambientais, contribuindo para a separação de nichos entre as espécies e permitindo a coexistência destas na comunidade.

São necessários estudos que ampliem as variações ambientais e suas interações para tentar explicar a separação de nicho entre *A. vanhoutteana* e *Q. kautskyi* e, até mesmo, com outras espécies de Bromeliaceae, visto o potencial da família para esses estudos.

Os modelos GLM se mostraram plausíveis para a compreensão, não só da distribuição, mas também da relação das características das plantas com ambientes, podendo este modelo ter seu uso ampliado para outras famílias botânicas.

## REFERÊNCIAS

- AGUIAR, T.V.; SANT'ANNA-SANTOS, B.F.; AZEVEDO, A.A.; FERREIRA, R.S. 2007. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. *Planta Daninha* 25(4): 649-659.
- BENZING, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- BIELESKI, R.I. & TURNER, N.A. 1966. Separation and estimation of aminoacids in crude plants extracts by thin-layer electrophoresis and chromatography. *Analytical Biochemistry* 17, 278-293.
- BRESHEARS, D.D. & LUDWING, J.A. 2010. Near-ground solar radiation along the grassland-forest continuum: Tall-tree canopy architecture imposes only muted trends and heterogeneity. *Austral Ecology* 35: 31-40.
- CHABOT, B.F. & CHABOT, J.F. 1977. Effects of light and temperature on leaf anatomy and phoyosynthesis in *Fragaria vesca*. *Oecologia* 26: 363-377.
- DICKISON, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, San Diego.
- FORZZA, R.C.; COSTA, A.; SIQUEIRA FILHO, J.A.; MARTINELLI, G.; MONTEIRO, R.F.; SANTOS-SILVA, F.; SARAIVA, D. P.; PAIXÃO-SOUZA, B.; LOUZADA, R.B.; VERSIEUX, L. 2013. Bromeliaceae in *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, RJ. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB66>>. Acesso em: 24 de outubro de 2013
- FRAZER, G.W., CANHAM, C.D., and LERTZMAN, K.P. 1999. *Gap Light Analyzer (GLA), Version 2.0: Imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-colour fisheye photographs, users manual and program documentation*. Simon Fraser University, Burnaby, British Columbia, and the Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York.
- GRATANI, L.; COVONE, F.; LARCHER, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees* 20: 549-558.
- HISCOX, J.D & ISRAELSTAM, G.F. 1979. A method for the extration of chlorophyll from leaf tissue without maceration. *Canadian Journal of Botany* 57: 1332-1334.
- HORMAETXE, K.; BECERRIL, J.M.; HERNÁNDEZ, A.; ESTEBAN, R.; GARCÍA-PLAZAOLA, J.I. 2007. Plasticity of photoprotective mechanism of *Buxus sempervirens* L. leaves in response to extreme temperature. 9: 59-68.

- INSTITUTO CHICO MENDES DE CONSERVAÇÃO DA BIODIVERSIDADE. 2013. Disponível em: <<http://www.icmbio.gov.br/parnacaparao/>>. Acessado em 24 de outubro de 2013.
- JAMES, S.A. & BELL, D.T. 2000. Influence of light availability on leaf structure and growth of two *Eucalyptus globulus* ssp. *Globulus* provenances. *Tree Physiology* 20: 1007-1018.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. 1st ed. McGraw-Hill, New York.
- JONCKHEERE, I.; FLECK, S.; NACKAERTS, K.; MUYS, B.; COPPIN, P.; WEISS, M.; BARET, F. 2004. Review of methods for *in situ* leaf area index determination. Part I. Theories, sensors and hemispherical photography. *Agricultural and Forest Meteorology* 121: 19-35.
- KRAUS, J.E. & ARDUIN, M. 1997. *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. EDUR, Rio de Janeiro.
- LARCHER, W. 2006. *Ecofisiologia Vegetal*. Rima, São Carlos.
- LEIGH, A.; SEVANTO, S.; BALL, M.C.; CLOSE, J.D.; ELLSWORTH, D.S.; KNIGHT, C.A.; NICOTRA, A.B. 2012. Do thick leaves avoid thermal damage in critically low wind speeds? *New Phytologist* 194: 477-487.
- LEME, E.M.C. 1993. *Bromélias na natureza*. Marigo Comunicação Visual Ltda., Rio de Janeiro.
- LUTHER, H.E. 2008. *An alphabetical list of bromeliad binomials*. 11th ed. The Bromeliad Society International. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota.
- MACHADO, E.C.; SCHMIDT, P.T.; MEDINA, C.L.; RIBEIRO, R.V. 2005. Respostas da fotossíntese de três espécies de citros a fatores ambientais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 40: 1161-1170.
- MACHADO, T.M. 2012. *A flora de Bromeliaceae no Parque Nacional do Caparaó, MG/ES: tratamento taxonômico e influência das variáveis climáticas na composição de espécies no sudeste brasileiro*. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, MG.
- MCCUNE, B. & MEFFORD, M. J. 2011. PC-ORD: *Multivariate Analysis of Ecological Data*. Version 6. MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- PAIVA, E.A.S.; ISAIAS, R.M.S.; VALE, F.H.A.; QUEIROZ, C.G.S. 2003. The influence of light intensity on anatomical structure and pigment contents of *Tradescantia pallida* (Rose) Hunt. cv. *purpurea* Boom (Commelinaceae) leaves. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 46(4): 617-624.

- PEREIRA, D.C.; BARROS, C.F.; SCARANO, F.R. 2009. *In situ* variation in leaf anatomy and morphology of *Andira legalis* (Leguminosae) in two neighbouring but contrasting light environments in a Brazilian sandy coastal plain. *Acta Botanica Brasilica* 23: 267-273.
- PEREIRA, T.A.R.; SILVA, L.C.; AZEVEDO, A.A.; FRANCINO, D.M.T.; COSER, T.S.; PEREIRA, J.D. 2013. Leaf morpho-anatomical variations in *Billbergia elegans* and *Neoregelia mucugensis* (Bromeliaceae) exposed to low and high solar radiation. *Botany* 91: 327-334.
- PUGNAIRE, F.I. & VALLADARES, F. 2007. *Functional Plant Ecology*. CRC Press Taylor & Frana's Group, Florida.
- READ, Q.D.; MOORHEAD, L.C.; SWENSON, N.G.; BAILEY, J.K.; SANDERS, N.J. 2014. Convergent effects of elevation on functional leaf traits within and among species. *Functional Ecology* 28: 37-45.
- REINERT, F.; RUSSO, C.A.M.; SALLES, L.O. 2003. The evolution of CAM in the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Biological Journal of the Linnean Society* 80: 261-268.
- RIBEIRO, M.N.O; CARVALHO, S.P.; PEREIRA, F.J.; CASTRO, E.M. 2012. Anatomia foliar de mandioca em função do potencial para tolerância à diferentes condições ambientais. *Revista Ciência Agronômica* 43: 354-361.
- ROZENDAAL, D.M.A; HURTADO, V.H; POORTER, L. 2006 Plasticity in leaf traits of 38 tropical species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* 20: 207-216.
- SAFFORD, H.D. 1999. Brazilian páramos I. An introduction to the physical environment and vegetation of the campos de altitude. *Journal of Biogeography* 26: 693-712.
- SCARANO, F.R.; DUARTE, H.M.; RÔÇAS, G.; BARRETO, S.M.B.; AMADO, E.F.; REINERT, F.; WENDT, T.; MANTOVANI, A.; LIMA, H.R.P.; BARROS, C.F. 2002. Acclimation or stress symptom? Na integrated study of intraspecific variation in the clonal plant *Aechmea bromeliifolia*, a widespread CAM tank-bromeliad. *Botanical Journal of the Linnean Society* 140: 391-401.
- SCHOCK, A.A.; RAMM, A.; MARTINAZZO, E.G.; SILVA, D.M.; BACARIN, M.A. 2014. Crescimento e fotossíntese de plantas painhã-manso cultivadas em diferentes condições e luminosidade. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola e Ambiental* 18: 3-9.
- SOBERÓN, J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distribution of species. *Ecology Letters* 10:1115-1123.

- SOUZA, C.M.M.; SILVA, H.R.; VIEIRA JR, G.M.; AYRES, M.C.C.; COSTA, C.L.S.; ARAÚJO, D.S.; CAVALCANTE, L.C.D.; BARROS, E.D.S.; ARAÚJO, P.B.M.; BRANDÃO, M.S.; CHAVES, M.H. 2007. Fenóis totais e atividade antioxidante de cinco plantas medicinais. *Química Nova* 30(2): 351-355.
- STERCK, F.; MARKESTEIJN, L.; SCHIEVING, F.; POORTER, L. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 20627-20632.
- TOMLINSON, P.B. 1969. Comelinales – Zingiberales. *In Anatomy of the Monocotyledons. Edited by C.R. Metcalfe.* Oxford University Press, London. (3) 193-294.
- VAZQUEZ, D.P. 2005. Reconsiderando el nicho hutchinsoniano. *Ecología Austral* 15: 149-158.
- VOLTOLINI, H. & SANTOS, M. 2011. Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmealindenii*(E. Morren) Baker var. *lindenii*(Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. *Acta Botanica Brasilica* 25(1): 2-10. 2011.

## CONCLUSÕES GERAIS

Os membros da família Bromeliaceae se mostraram sensíveis às flutuações microclimáticas, que afetaram a distribuição das espécies *A. vanhoutteana*, *P. carinata* e *Q. kautskyi* no PNC, tanto de forma isolada para cada espécie, como quando analisadas em conjunto.

A umidade relativa e a temperatura se mostraram os fatores ambientais mais marcantes e importantes que foram responsáveis diretamente por alterações na morfologia, anatomia e fisiologia das espécies estudadas, quando estas foram estudadas isoladamente.

*Quesnelia kautskyi* foi a espécie que apresentou maior diversidade fenotípica, sendo a espécie mais plástica, com maior tolerância aos fatores ambientais. É uma espécie capaz de ocorrer em ambientes com características distintas no PNC, como em ambientes com variações de temperatura e umidade.

*P. carinata* variou morfológica, anatômica e fisiologicamente, com relação aos fatores ambientais, mas com menores variações que *Q. kautskyi*, provavelmente, pelos ambientes peculiares em que crescem, paredões rochosos com altas incidências luminosas.

Diferentemente, ocorreu com *Aechmea vanhoutteana*, que apresentou apenas variação na área da bainha com relação à umidade. Foi a espécie com menor plasticidade, encontrada em apenas um local do PNC, o Vale Verde. Essa espécie pode ser uma boa indicadora de mudanças ambientais, pela curta faixa de variação que é capaz de suportar.

As espécies responderam positivamente à separação de nichos a partir de fatores ambientais, embora nem todos os fatores puderam responder esta separação.