

TIAGO AUGUSTO RODRIGUES PEREIRA

ANATOMIA FOLIAR DE BROMELIACEAE JUSS. DO
PARQUE ESTADUAL DO ITACOLOMI, MINAS GERAIS,
BRASIL

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
2011

**Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e
Classificação da Biblioteca Central da UFV
Ficha catalográfica**

T

P436a
2011

Pereira, Tiago Augusto Rodrigues, 1986-
Anatomia foliar de Bromeliaceae Juss. do Parque Estadual
do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil / Tiago Augusto
Rodrigues Pereira. – Viçosa, MG, 2011.
x, 73f. : il. (algumas col.) ; 29cm.

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

1. Plantas - Anatomia. 2. Folhas - Anatomia.
3. Bromeliaceae. I. Universidade Federal de Viçosa.
II. Título.

CDD 22. ed. 584.85

TIAGO AUGUSTO RODRIGUES PEREIRA

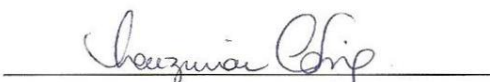
ANATOMIA FOLIAR DE BROMELIACEAE JUSS. DO PARQUE
ESTADUAL DO ITACOLOMI, MINAS GERAIS, BRASIL

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 em 21 de fevereiro de 2011.


Prof.^a. Aristéa Alves Azevedo
(Coorientadora)


Prof.^a. Jaqueline Dias Pereira


Prof.^a. Luzimar Campos da Silva
(Orientadora)

Não há uma verdadeira grandeza nesta forma de considerar a vida, com os seus poderes diversos atribuídos primitivamente pelo Criador a um pequeno número de formas, ou mesmo a uma só? Ora, enquanto que o nosso planeta, obedecendo à lei fixa da gravitação, continua a girar na sua órbita, uma quantidade infinita de belas e admiráveis formas, saídas de um começo tão simples, não têm cessado de se desenvolver e desenvolvem-se ainda!

Charles Darwin, A Origem das Espécies (1859)

AGRADECIMENTOS

A Deus, pela Vida, pela sua Maravilhosa Graça, e pelas suas misericórdias, que se renovam a cada manhã.

À Universidade Federal de Viçosa, e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, pela oportunidade de aprendizado e crescimento.

Ao Ministério da Educação, pela concessão da bolsa através do Programa REUNI.

Ao Instituto Estadual de Florestas (IEF), pela concessão da licença de coleta no Parque Estadual do Itacolomi.

À minha orientadora, professora Luzimar Campos da Silva, um exemplo de profissional e de pessoa, pelos ensinamentos, pelo estímulo constante, pela amizade e convivência sempre agradável, pela paciência e por confiar e acreditar em mim e no meu trabalho.

Às minhas coorientadoras: professora Aristéa Alves Azevedo e professora Renata Maria Strozi Alves Meira, pela contribuição no trabalho, pelos ensinamentos, pelas correções, sugestões e críticas sempre enriquecedoras, e por serem grandes exemplos de profissional.

À professora Jaqueline Dias Pereira, pela participação na banca examinadora, pelas valiosas sugestões e críticas ao trabalho.

Aos professores do Departamento de Biologia Vegetal pelos valiosos ensinamentos.

Aos funcionários do Departamento de Biologia Vegetal, especialmente ao Ângelo e à Francine, sempre prestativos e dispostos a auxiliar.

Ao Thiago dos Santos Coser, sempre prestativo, pelo incentivo e atenção, pela identificação do material e auxílio no campo, pela amizade e por compartilhar comigo sua paixão pelas bromélias.

À Karla Ribeiro, ao Gilmar Valente e à Patrícia, pelo auxílio na microscopia eletrônica, e pela agradável companhia no Núcleo de Microscopia e Microanálise.

Aos funcionários do Herbário VIC, pelo auxílio e pela atenção.

Ao Parque Estadual do Itacolomi, na pessoa de seu gerente, Juarez Távora, por colocar a estrutura do Parque à nossa disposição.

A todas as pessoas que auxiliaram e acompanharam nas coletas de campo: Luzimar, Dya, Day, Narah, Samuel, pela companhia agradável no campo, e ao Sr. Davi Severino, nosso motorista.

Aos amigos da pós-graduação em Botânica e do Laboratório de Anatomia Vegetal: Naiara, Ítalo, Josi, Diego, Mariana, Lorena, Vanessa, Clébio, Victor, Karina, Cléber, Pé, Dya, Day, Tiago, e minha irmã mais nova, Talita, pelos momentos especiais e agradáveis.

À Dayana Francino (Day) e à Valdneá Casagrande (Dya) pelo carinho e pela atenção, pelos conselhos e dicas na execução desse trabalho, e em especial à Day, pela ajuda e sugestões nas análises fenéticas.

À Naiara e ao Ítalo, em especial, grandes companheiros de dias, noites e madrugadas no laboratório, pelo incentivo, pela ajuda, e pelos momentos de desespero e descontração.

À Nívea, pelo auxílio nas atividades de laboratório, pelos momentos sempre agradáveis e divertidos; e aos estagiários, pela grande ajuda e dedicação na condução deste trabalho: Samuel, Anderson, Eluana, Tatiana e todos os demais.

À Sarah, que passou de estagiária a desorientada, parceira de Bromeliaceae, sempre disposta, pela grande ajuda neste trabalho, pela companhia e pelas piadas e risadas de cada dia.

Aos amigos de Viçosa, de Valadares, de longe e de perto, pela torcida, apoio, incentivo e companhia.

Aos meus irmãos e sobrinhos, aos tios e primos, pelo sustento, pelo constante incentivo, por me apoiarem sempre, independente da distância, seja por palavras ou orações, e em especial à minha tia Iolanda e ao Fábio, pelo auxílio inestimável nestes anos.

À minha mãe, por acreditar no meu sonho e sempre me apoiar, por lutar para que eu pudesse ter um estudo de qualidade e chegar até aqui, e por ser o meu maior exemplo de vida.

Enfim, a todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização desse trabalho.

E mais uma vez, a Deus, pela sua fidelidade, pelo seu amor incondicional, pelas suas bênçãos, e por me proporcionar tantos motivos para agradecer.

BIOGRAFIA

Tiago Augusto Rodrigues Pereira, filho de Seir Pereira e Lucília Pereira, nasceu em Governador Valadares, MG, em 10 de junho de 1986.

Estudou no Colégio Presbiteriano, na cidade de Governador Valadares, MG, concluindo o Ensino Médio no ano de 2003.

Em março de 2004, iniciou o Curso de Ciências Biológicas na Universidade Federal de Viçosa, obtendo o diploma de Bacharel em Ciências Biológicas em janeiro de 2009.

Durante a graduação, desempenhou atividades de monitoria em Anatomia das Espermatófitas e Anatomia e Biologia de Plantas Vasculares. Foi bolsista de Iniciação Científica, trabalhando com Anatomia Ecológica da família Bromeliaceae em 2007 e 2008.

Em março de 2009, iniciou o mestrado pelo Programa de Pós-Graduação em Botânica do Departamento de Biologia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa, concluindo o curso com a defesa da dissertação intitulada “Anatomia Foliar de Bromeliaceae Juss. do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil”, aprovada em 21 de fevereiro de 2011.

SUMÁRIO

RESUMO.....	vii
ABSTRACT.....	ix
INTRODUÇÃO GERAL.....	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	4
CAPÍTULO I: ANATOMIA FOLIAR DE BROMELIACEAE JUSS. DO PARQUE ESTADUAL DO ITACOLOMI, MINAS GERAIS: ASPECTOS ECOLÓGICOS E CONTRIBUIÇÕES À TAXONOMIA.....	7
RESUMO.....	8
ABSTRACT.....	10
1. INTRODUÇÃO.....	11
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	15
2.1. Área de Estudo.....	15
2.2. Coleta de Material Botânico.....	15
2.3. Análises Anatômicas.....	15
2.4. Análises Microambientais.....	17
2.5. Análises Fenéticas.....	17
3. RESULTADOS.....	18
4. DISCUSSÃO.....	24
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30
CAPÍTULO II: ASPECTOS MORFOANATÔMICOS DE FOLHAS DE SOL E DE SOMBRA DE DUAS ESPÉCIES DE BROMELIACEAE.....	54
RESUMO.....	55
ABSTRACT.....	56
1. INTRODUÇÃO.....	57
2. MATERIAIS E MÉTODOS.....	58
2.1. Área de Estudo.....	58
2.2. Coleta de Material Botânico.....	59
2.3. Análises Anatômicas.....	59
2.4. Análises Morfométricas.....	60
2.5. Análises Estatísticas.....	60
3. RESULTADOS.....	60
4. DISCUSSÃO.....	62
5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	66
CONCLUSÕES GERAIS.....	73

RESUMO

PEREIRA, Tiago Augusto Rodrigues, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2011. **Anatomia foliar de Bromeliaceae Juss. do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil.** Orientadora: Luzimar Campos da Silva. Coorientadoras: Aristéa Alves Azevedo e Renata Maria Strozi Alves Meira.

Bromeliaceae, com aproximadamente 58 gêneros e 3172 espécies, se encontra distribuída por toda a região neotropical. A família compreende três subfamílias: Bromelioideae e Tillandsioideae, monofiléticas, e Pitcairnioideae, altamente parafilética, e seus representantes se destacam pela capacidade de ocupar ambientes áridos e pobres em nutrientes, como os Campos Rupestres. A estrutura morfoanatômica das folhas pode ser afetada pelas diferentes condições às quais são expostas durante o desenvolvimento, levando à produção de folhas com diferentes características em resposta a estas variações. Nos Campos Rupestres do Parque Estadual do Itacolomi (PEI), foram identificadas 21 espécies de Bromeliaceae, algumas das quais apresentam dificuldades de delimitação taxonômica, e foram observadas espécies com grande variação morfológica entre indivíduos desenvolvidos à sombra e a pleno sol. A anatomia vegetal tem sido utilizada como uma importante ferramenta em estudos relacionados à ecologia e no esclarecimento de problemas taxonômicos. Objetivou-se, com este trabalho: estudar a anatomia e a micromorfologia de espécies de Bromeliaceae ocorrentes no Parque Estadual do Itacolomi (PEI); relacionar as características anatômicas das espécies estudadas a medições microclimáticas dos seus locais de ocorrência; identificar caracteres anatômicos que possam ser úteis à taxonomia da família e analisar a anatomia foliar de indivíduos de sol e de sombra de duas espécies – *Billbergia elegans* e *Neoregelia mucugensis*. As espécies estudadas foram coletadas e os dados microambientais obtidos em expedições ao PEI. Ao todo, foram analisadas 19 espécies pertencentes às três subfamílias, e realizadas as medições microclimáticas de dois locais específicos. Para caracterização estrutural, as amostras foram processadas conforme metodologia usual em anatomia vegetal. Na interpretação dos caracteres anatômicos, foram utilizados métodos estatísticos multivariados de análises de componentes principais (PCA) e de agrupamento (*cluster analysis*). Para medições micromorfométricas, o material foi analisado em software de

medições anatômicas. As condições de estresse hídrico e luminoso presentes no ambiente de coleta resultaram na seleção de várias características xeromórficas, como hipoderme aquífera, canais de ar formados por células braciiformes, estômatos cobertos pelas escamas e em sulcos longitudinais, sinuosidades nas paredes anticlinais das células epidérmicas, complexo epiderme-hipoderme esclerificado, grupos de fibras extravasculares, calotas de fibras adjacentes ao xilema e ao floema e corpos de sílica no interior das células epidérmicas, além das escamas, que podem recobrir as demais células da epiderme. As análises fenéticas indicaram a dificuldade de delimitação das subfamílias Bromelioideae e Pitcairnioideae, devido à presença de caracteres anatômicos semelhantes em espécies e gêneros não relacionados filogeneticamente, o que pode ser explicado pelo alto índice de homoplasia nas espécies de Bromeliaceae. Os caracteres anatômicos se mostraram úteis no agrupamento de espécies na subfamília Tillandsioideae, especialmente nas espécies do gênero *Vriesea*. As análises realizadas neste estudo atestam a importância da anatomia como ferramenta complementar em estudos taxonômicos da família Bromeliaceae, mas ressalta-se a necessidade de associação com estudos morfológicos e de biologia molecular, entre outros. Na análise micromorfométrica de folhas de sol e de sombra, observou-se variações na maioria dos caracteres analisados, como maior densidade de escamas em ambas as faces das folhas nos indivíduos de sol e maior área e comprimento foliar nas folhas de sombra, características que podem ser associadas à dissipação de calor e diminuição da transpiração e do aquecimento interno nas folhas de sol. A espessura foliar, no entanto, apresentou-se maior nos indivíduos de sombra em ambas as espécies, o que indica a necessidade de maiores estudos em plantas herbáceas e de ambientes xéricos, associados a estudos fisiológicos, para um melhor entendimento das respostas destas espécies às variações nestes ambientes.

ABSTRACT

PEREIRA, Tiago Augusto Rodrigues, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2011. **Leaf Anatomy of Bromeliaceae Juss. of the Itacolomi State Park, Minas Gerais, Brazil.** Adviser: Luzimar Campos da Silva. Co-advisers: Aristéa Alves Azevedo and Renata Maria Strozi Alves Meira.

Bromeliaceae, with approximately 58 genera and 3172 species, is widely distributed throughout the Neotropics. The family comprises three subfamilies: Bromelioideae and Tillandsioideae, monophyletic, and Pitcairnioideae, highly paraphyletic, and its species are characterized by their ability to occupy arid and nutrient poor environments, such as the Rocky Fields. Morphological and anatomical leaf structure may be affected by different conditions to which they are exposed during development, leading to production of leaves with different characteristics in response to these variations. In the Rocky Fields of the Itacolomi State Park (PEI), 21 species of Bromeliaceae were identified, some of which with taxonomic difficulties, and species with great variation between individuals developed in the shade and sun were observed. Plant anatomy has been used as an important tool in the elucidation of taxonomic problems and in studies related to ecology. This work aimed to: study the anatomy and micromorphology of Bromeliaceae species occurring in Itacolomi State Park (PEI); relate the anatomical characteristics of the species studied to the microclimatic measurements of their places of occurrence; identify anatomical features that might be useful to Bromeliaceae taxonomy, and analyze the leaf anatomy of individuals of sun and shadow of two species – *Billbergia elegans* and *Neoregelia mucugensis*. The species were collected and microenvironmental data were obtained in expeditions to PEI. We analyzed 19 species belonging to the three subfamilies, and microclimatic measurements of two specific locations were taken. For structural characterization, the samples were processed according to usual protocols in plant anatomy. The interpretation of anatomical features was conducted with multivariate statistical methods of principal component analysis (PCA) and cluster analysis. For micromorphometric measurements, the material was analyzed in software of anatomical measurements. The conditions of water and light stress in the environment resulted in the selection of various xeromorphic features such as: aquiferous hypodermis, air channels

formed by stellate cells, stomata covered by scales and in longitudinal grooves, sinuous anticlinal walls of epidermal cells, epidermis-hypodermis sclerified complex, groups of extravascular fibers and fiber caps adjacent to the xylem and phloem, silica bodies in the epidermal cells, and scales, which can cover the other epidermal cells. The phenetic analysis indicated the difficulty of defining the subfamilies Bromelioideae and Pitcairnioideae, due to the presence of similar anatomical characters in phylogenetically unrelated species and genera, which can be explained by the high levels of homoplasy in the Bromeliaceae species. The anatomical characters were proved to be useful in grouping species of Tillandsioideae subfamily, especially species of the genus *Vriesea*. The analyses performed in this study confirm the importance of anatomy as a complementary tool in taxonomic studies of Bromeliaceae, but we emphasize the need for combination with morphological studies and of molecular biology, among others. In micromorphometric analysis, variations on leaves of sun and shade were observed in most analyzed characters, such as increased density of scales on both sides of the leaves of sun individuals, and larger length and leaf area in shade leaves, features that can be associated with heat dissipation and reduction of transpiration and internal heating in the sun leaves. Leaf thickness, however, appeared higher in individuals of shade in both species, indicating the need for more studies on herbaceous plants and from xeric environments, coupled with physiological studies, to better understand the responses of these species to the variations in these environments.

INTRODUÇÃO GERAL

A família Bromeliaceae conta atualmente com 58 gêneros e 3172 espécies (Luther 2008), amplamente distribuídas por toda a região neotropical, à exceção de *Pitcairnia feliciana*, única espécie presente na Guiné, no oeste do continente africano (Jacques-Félix 2000). Tradicionalmente, Bromeliaceae compreende três subfamílias: Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae, separadas de acordo com seus caracteres florais, hábito e morfologia de frutos e sementes (Smith e Downs 1974, 1977, 1979). Estudos recentes em biologia molecular sugeriram a ampliação do número de subfamílias, mantendo-se a circunscrição das subfamílias Bromelioideae e Tillandsioideae, consideradas monofiléticas, mas dividindo-se a subfamília Pitcairnioideae, altamente parafilética, formando outras cinco subfamílias: Brocchiniodeae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae e Puyoideae, além de rever a circunscrição da própria Pitcairnioideae (Givnish et al. 2007).

Os representantes da família Bromeliaceae estão distribuídos pelos mais variados habitats, podendo ser terrestres, saxícolas, rupícolas ou epífitas, e se destacam pela alta capacidade de ocupar ambientes áridos e pobres em nutrientes (Smith e Downs 1974; Benzing 2000). Diversas estratégias permitiram a adaptação da família a estes ambientes, como o acúmulo de água em tanques formados pela superposição das bainhas das folhas, devido à filotaxia em roseta. Dentre as adaptações anatômicas foliares, destacam-se o complexo epiderme-hipoderme esclerificado, o parênquima aquífero, parênquima braciforme formando canais de aeração longitudinais, além de tricomas do tipo escamas peltadas, que podem atuar na absorção de água e nutrientes (Tomlinson 1969; Benzing 2000).

A família Bromeliaceae constitui uma das mais ricas e diversas do Brasil (Martinelli et al. 2008), ocorrendo nos mais variados biomas, como Mata Atlântica e Campos Rupestres. No Estado de Minas Gerais, a riqueza da flora de Bromeliaceae nas diversas fitofisionomias corresponde a quase 9% do total de espécies de toda a família, estando representada por 27 gêneros, 265 espécies e 18 táxons infraespecíficos, sendo 98 espécies endêmicas (37% do total) (Versieux e Wendt 2006; 2007).

Uma das formações vegetacionais mais peculiares de Minas Gerais são os Campos Rupestres, cuja vegetação está sujeita a fatores de estresse como: baixa

disponibilidade hídrica, alta radiação luminosa e amplas variações de temperatura, declividade do solo, além de ventos fortes e queimadas periódicas naturais (Giulietti et al. 1987; 1997). As pressões seletivas a que estas plantas estão sujeitas, conseqüentemente, resultam em importantes adaptações estruturais e fisiológicas que permitem a sobrevivência destas espécies (Giulietti et al. 1997; 2000).

O Parque Estadual do Itacolomi (PEI) situa-se na região sul da Cadeia do Espinhaço, numa zona de transição entre a Floresta Atlântica e o Cerrado (Lima et al. 2007), e sua vegetação é constituída por Campos Rupestres e Florestas Estaduais Semidecíduais Montanas (Velooso et al. 1991). Os Campos Rupestres constituem uma formação vegetacional associada a afloramentos quartzíticos, característicos da Cadeia do Espinhaço, em altitudes superiores a 900 m.

Em levantamento florístico realizado nos Campos Rupestres do PEI por Coser (2008), foram catalogadas 21 espécies da família Bromeliaceae, distribuídas em 11 gêneros nas subfamílias Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae. Segundo este autor, dentre estas espécies, 15 são comuns aos domínios da Mata Atlântica, e as seis restantes, endêmicas de Campos Rupestres. A maioria apresenta indivíduos de hábito terrestre, rupícola e saxícola, sendo que 10 espécies apresentaram representantes epífitos. A grande diversidade de representantes da família Bromeliaceae nos Campos Rupestres se reflete também na variação estrutural destas plantas, que apresentam muitas estratégias de adaptação às condições microclimáticas destes ambientes. Coser (2008) relatou ainda a grande variação morfológica entre algumas espécies de Bromeliaceae desenvolvidas em ambientes de sombra e a pleno sol, o que pode se refletir também em sua estrutura anatômica.

O estudo da anatomia foliar pode trazer grandes contribuições em estudos associados à ecologia, fisiologia, filogenia e taxonomia das espécies (Metcalf e Chalk 1979; Benzing 2000; Dickison 2000). Tomlinson (1969) reuniu dados sobre a anatomia dos órgãos vegetativos de diversos representantes das três subfamílias clássicas, com um enfoque taxonômico e ecológico, sendo este um dos trabalhos anatômicos mais completos sobre a família Bromeliaceae. Vários outros estudos têm abordado a anatomia de Bromeliaceae, seja como ferramenta para análises ecológicas e/ou fisiológicas (Segecin e Scatena 2004a, b; Scatena e Segecin 2005; Proença e Sajo 2004); para resolução de

problemas taxonômicos (Sajo et al. 1998; Proença e Sajo 2004; Sousa et al. 2005; Almeida et al. 2009); e para caracterização estrutural de órgãos vegetativos (Krauss 1949; Braga 1977; Pita 1997).

O valor de caracteres anatômicos foliares como fonte de dados em estudos de sistemática tem sido evidenciado em diferentes famílias (Dianne et al. 2003; Gomes et al. 2005, Araújo et al. 2010).

Dickison (2000) ressaltou também a importância de estudos de anatomia ecológica para o entendimento das adaptações das espécies nos mais diversos ambientes. A estrutura morfoanatômica das folhas pode ser afetada por inúmeros fatores, dentre eles a intensidade luminosa à qual as plantas são expostas durante o desenvolvimento, sendo que indivíduos da mesma espécie, ou até um mesmo indivíduo, podem produzir folhas com diferentes características em resposta a estas variações (Valladares e Niinemets 2008), Esta condição pode estar refletida, por exemplo, em espécies localizadas nos diferentes ambientes observados nos Campos Rupestres do PEI.

A necessidade de conhecimento das estratégias adaptativas das espécies em ambientes peculiares como os Campos Rupestres é reforçada pela presença de espécies vulneráveis e em risco de extinção nestes ambientes. Tais estudos, aliados a análises ambientais, trazem grande contribuição para o conhecimento e a conservação das espécies de Bromeliaceae presentes no PEI, além de contribuir com dados para futuros estudos taxonômicos e filogenéticos para a família Bromeliaceae.

Objetivou-se, com o presente trabalho: estudar a anatomia de espécies de Bromeliaceae ocorrentes no Parque Estadual do Itacolomi (PEI); identificar caracteres anatômicos que possam ser úteis à taxonomia da família; relacionar as características anatômicas das espécies estudadas às condições microclimáticas dos seus locais de ocorrência; analisar comparativamente a anatomia foliar de indivíduos de sol e de sombra de duas espécies de Bromeliaceae ocorrentes nos Campos Rupestres do PEI e, através de avaliações micromorfométricas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, V.R., Costa, A.F., Mantovani, A., Gonçalves-Esteves, A., Arruda, R.C.O., and Forzza, R.C. 2009. Morphological Phylogenetics of *Quesnelia* (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Syst. Bot.* **34**(4): 660–672.
- Araújo, J.S., Azevedo, A.A., Silva, L.C., and Meira, R.M.S.A. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Syst. Evol.* **286**: 117-131.
- Benzing, D.H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Braga, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. *Acta Amaz.* **7**(3), Suplemento.
- Coser, T.S. 2008. Bromeliaceae Juss. dos Campos Rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: Florística e Aspectos Fenológicos. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade Federal de Viçosa, MG, Brasil.
- Dianne, N., Jacob, C., and Hilger, H.H. 2003. Leaf anatomy and foliar trichomes in Heliotropiaceae and their systematic relevance. *Flora* **198**: 468-485.
- Dickison, W.C. 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, San Diego.
- Fahn, A., and Cutler, D.F. 1992. Xerophytes. *In* Encyclopedia of plant anatomy. Band XIII, Teil 3. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Giulietti, A.M., Menezes, N.L., Pirani, J.R., and Wanderley, M.G.L. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* **9**: 1-151.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R., and Harley, R.M. 1997. Espinhaço range region, eastern Brazil. *In* Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for their Conservation. Edited by S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos, A.C. Hamilton. IUCN Publication Unity, v. 3, Cambridge. Pp. 397-404.
- Giulietti, A.M., Harley, R.M., Queiroz, L.P., Wanderley, M.G.L., and Pirani, J.R. 2000. Caracterização e endemismos nos Campos Rupestres da cadeia do espinhaço. *In* Tópicos Atuais em Botânica. Edited by T.B. Cavalcanti e B.M.T. Walter. SBB/Embrapa: Brasília. Pp. 311-318.

- Givnish, T.J., Millam, K.C., Berry, P.E., and Sytsma, K.J. 2007. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* **23**: 3–26.
- Gomes, S.M.A., Silva, E.A.M., Lombardi, J.A., Azevedo, A.A., and Vale, F.H.S. 2005. Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Hippocrateoideae (Celastraceae) no sudeste do Brasil. *Acta Bot. Bras.* **19**(4): 945-961.
- Jacques-Felix, H. 2000. The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana*. *Selbyana* **21**: 118-124.
- Krauss, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II - The leaf. *Bot. Gaz.* **110**(3): 333-404.
- Lima, L.C.P.; Garcia, F.C.P.; and Sartori, A.L.B. 2007. Leguminosae nas florestas estacionais do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: ervas, arbustos, subarbustos, lianas e trepadeiras. *Rodriguésia* **58**(2): 331-358.
- Luther, H.E. 2008. An alphabetical list of bromeliad binomials. 11th edn. The Bromeliad Society International, Sarasota.
- Martinelli, G., Vieira, C.M., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A.F., and Forzza, R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: Lista de Espécies, Distribuição e Conservação. *Rodriguésia* **59**(1): 209-258.
- Metcalf, C.R., and Chalk, L. 1979. Anatomy of Dicotyledons. 2nd edn. Vol. 1. Clarendon Press, Oxford.
- Pita, P.B. 1997. Estudo anatômico dos órgãos vegetativos de *Dyckia* Schultz f. e *Encholirium* Mart. ex Schultz f. (Bromeliaceae) da Serra do Cipó – MG. M.Sc. thesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP, Brasil.
- Proença, S.L., and Sajo, M.G. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Bot. Bras.* **18**(2): 319-331.
- Sajo, M.G., Machado, S.R., and Carmello-Guereiro, S.M. 1998. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. *In* *Canistropsis: Bromélias da Mata Atlântica*. Edited by E.M.C. Leme. Salamandra, Rio de Janeiro. Pp.101-111.
- Scatena, V.L., and Segecin, S. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* **28**(3): 635-649.

- Segecin, S., and Scatena, V.L. 2004a. Anatomia de escapos de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais do Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* **27**(3): 515-525.
- Segecin, S., and Scatena, V.L. 2004b. Morfoanatomia de rizoma e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. *Acta Bot. Bras.* **18**(2): 253-260.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(1): 1-658.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(2): 663-1492.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(3): 1493-2142.
- Sousa, G.M., Estelita, M.E.M., and Wanderley, M.G.L. 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. *Rev. Bras. Bot.* **28**(3): 603-613
- Tomlinson, P.B. 1969. Comelinales – Zingiberales. *In Anatomy of the Monocotyledons. Vol. 3. Edited by C.R. Metcalfe.* Oxford University Press, London. Pp.193-294.
- Valladares, F., and Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **39**: 237-257.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., and Lima, J.C. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Versieux, L.M., Elbl, P.M., Wanderley, M.G.L., and Menezes, N.L. 2010. *Alcantarea* (Bromeliaceae) leaf anatomical characterization and its systematic implications. *Nord. J. Bot.* **28**(4): 385–397.
- Versieux, L.M., and Wendt, T. 2006. Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with notes on taxonomy and endemism. *Selbyana* **27**(2): 107–146.
- Versieux, L.M., and Wendt, T. 2007. Bromeliaceae diversity and conservation in Minas Gerais state, Brazil. *Biodivers. Conserv.* **16**: 2989–3009.

CAPÍTULO I

ANATOMIA FOLIAR DE BROMELIACEAE JUSS. DO PARQUE ESTADUAL DO ITACOLOMI, MINAS GERAIS: ASPECTOS ECOLÓGICOS E CONTRIBUIÇÕES À TAXONOMIA

RESUMO

A família Bromeliaceae conta atualmente com 58 gêneros e 3172 espécies, distribuídas por toda a região neotropical. Seus representantes se destacam pela capacidade de ocupar ambientes áridos e pobres em nutrientes, como os Campos Rupestres. A anatomia foliar tem se mostrado uma importante ferramenta em estudos associados à ecologia e no esclarecimento de problemas taxonômicos. Com o presente trabalho, objetivou-se: estudar a anatomia e a micromorfologia de espécies de Bromeliaceae ocorrentes no Parque Estadual do Itacolomi (PEI); relacionar as características anatômicas das espécies estudadas a medições microclimáticas dos seus locais de ocorrência e identificar caracteres anatômicos que possam ser úteis à taxonomia da família. Foram analisadas 19 espécies pertencentes às três subfamílias, e realizadas as medições microclimáticas de dois locais específicos. Para caracterização estrutural, as amostras foram processadas conforme metodologia usual em anatomia vegetal. Na interpretação dos caracteres anatômicos, foram utilizados métodos estatísticos multivariados de análises de componentes principais (PCA) e de agrupamento (cluster analysis). As condições de déficit hídrico e luminoso presentes no ambiente de coleta resultaram na seleção de várias características xeromórficas na família, como hipoderme aquífera, canais de ar formados por células braciiformes, estômatos cobertos por escamas e, muitas vezes, localizados em sulcos longitudinais na face abaxial da folha, sinuosidades nas paredes anticlinais das células epidérmicas, espessamento das paredes das células epidérmicas e das primeiras camadas da hipoderme, grupos de fibras extravasculares, calotas de fibras adjacentes ao xilema e ao floema e corpos de sílica no interior das células epidérmicas, além das escamas que podem recobrir toda a epiderme. As análises fenéticas realizadas no presente trabalho indicaram a dificuldade de delimitação das subfamílias Bromelioideae e Pitcairnioideae, devido à presença de caracteres anatômicos semelhantes em espécies e gêneros não relacionados filogeneticamente, o que pode ser explicado pelo alto índice de homoplasia nas espécies de Bromeliaceae. Os caracteres anatômicos se mostraram úteis no agrupamento de espécies na subfamília Tillandsioideae, especialmente nas espécies do gênero *Vriesea*. As análises realizadas neste estudo atestam a importância da anatomia como ferramenta complementar em estudos taxonômicos da família Bromeliaceae. Alguns caracteres anatômicos observados, como forma das células do disco das escamas em

relação às células da ala, formato das células da hipoderme aquífera adaxial, posição da hipoderme aquífera, grupos de fibras na hipoderme, contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas e hipoderme mecânica adaxial apresentaram valor taxonômico, e podem ser usados como diagnósticos na circunscrição de táxons.

ABSTRACT

Bromeliaceae currently comprises 58 genera and 3172 species distributed throughout the Neotropics. Their representatives are characterized by their ability to occupy arid and nutrient poor environments, such as rocky fields. Leaf anatomy has become an important tool in studies related to ecology and in the elucidation of taxonomic problems. The present work aimed to: study the anatomy and micromorphology of Bromeliaceae species occurring in Itacolomi State Park (PEI); relate the anatomical characteristics of the species to microclimatic measurements of their places of occurrence, and identify anatomical features that may be useful in the taxonomy of this family. We analyzed 19 species belonging to the three subfamilies, and microclimatic measurements were taken from two specific locations. For structural characterization, the samples were processed according to the usual methodology in plant anatomy. The interpretation of anatomical features was conducted by using multivariate statistical methods of principal component analysis (PCA) and cluster analysis. The water and light deficit in the environment resulted in the selection of several xeromorphic features in the family, such as aquiferous hypodermis, air channels formed by stellate cells, stomata covered by scales and often located in longitudinal grooves on the abaxial surface, sinuous anticlinal walls of epidermal cells, thickening of the walls of epidermal cells and the first layers of the hypodermis, extravascular groups of fibers, fiber caps adjacent to the xylem and phloem, silica bodies inside the epidermal cells, and scales that can cover the entire epidermis. The phenetic analysis performed in this work indicated the difficulty of defining the subfamilies Bromelioideae and Pitcairnioideae, due to the presence of similar anatomical characters in phylogenetically unrelated species and genera, which can be explained by the high levels of homoplasy in the species of Bromeliaceae. The anatomical characters were proved to be useful in grouping species of the subfamily Tillandsioideae, especially species of the genus *Vriesea*. The analyses performed in this study confirm the importance of anatomy as a complementary tool in taxonomic studies of Bromeliaceae. Some anatomical characters observed, such as wing cells' shape in relation to the disc cells in scales, shape of cells and position of the aquiferous hypodermis, fiber groups in the hypodermis, outline of the anticlinal walls of epidermal cells and mechanical adaxial hypodermis had taxonomic value, and can be used as diagnostics in the circumscription of some taxa.

1. INTRODUÇÃO

A família Bromeliaceae conta atualmente com 58 gêneros e 3172 espécies (Luther 2008), amplamente distribuídas por toda a região neotropical, à exceção de *Pitcairnia feliciana*, única espécie presente na Guiné, no oeste do continente africano (Jacques-Félix 2000). A família constitui um grupo monofilético e, atualmente, possui uma posição basal dentro da ordem Poales, próximo a Rapateaceae e Typhaceae (APG III 2009).

Tradicionalmente, Bromeliaceae compreende três subfamílias: Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae, separadas de acordo com seus caracteres florais, hábito e morfologia de frutos e sementes (Smith e Downs 1974, 1977, 1979). Estudos recentes em biologia molecular sugeriram a ampliação do número de subfamílias, mantendo-se a circunscrição das subfamílias Bromelioideae e Tillandsioideae, consideradas monofiléticas, mas dividindo-se a subfamília Pitcairnioideae, altamente parafilética, em seis subfamílias: Brocchiniodeae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae e Puyoideae, e mantendo-se a própria Pitcairnioideae, cuja circunscrição foi revista (Givnish et al. 2007).

Os representantes da família Bromeliaceae estão distribuídos pelos mais variados habitats, podendo ser terrestres, saxícolas, rupícolas ou epífitas, e se destacam pela alta capacidade de ocupar ambientes áridos e pobres em nutrientes (Smith e Downs 1974; Benzing 2000). Diversas estratégias morfoanatômicas permitiram a adaptação da família a estes ambientes, como: o acúmulo de água em tanques formados pela superposição das bainhas das folhas dispostas em roseta; folhas com a presença de um complexo epiderme-hipoderme esclerificado, de um parênquima aquífero e de um parênquima bractiforme formando canais de aeração longitudinais; e tricomas do tipo escamas peltadas, que podem atuar na absorção de água e nutrientes (Tomlinson 1969; Benzing 2000).

As bromélias se destacam como importantes componentes dos ecossistemas tropicais do Novo Mundo, e devido à grande complexidade destes micro-habitats, podem ser consideradas como verdadeiros microcosmos (Richardson 1999), visto que muitos animais as utilizam como moradia, fonte de alimentos, local de reprodução ou refúgio contra predadores (Reitz 1983; Benzing 2000).

No Brasil, o registro atual conta com um total de 31 gêneros, 803 espécies e 150 táxons infraespecíficos de Bromeliaceae, sendo 10 gêneros e 653 espécies endêmicas dos domínios da Mata Atlântica (Martinelli et al. 2008), o que caracteriza a família como uma

das mais ricas e diversas do país. No Estado de Minas Gerais, a ampla variedade topológica, litológica e climática, associada ao isolamento de populações devido à presença da Cadeia do Espinhaço (Pirani et al. 1994), reflete-se na grande riqueza da flora de Bromeliaceae para o Estado, que corresponde a quase 9% do total de espécies de toda a família, conforme relatado por Versieux e Wendt (2006; 2007). De acordo com estes autores, no Estado a família está representada por 27 gêneros, 265 espécies e 18 táxons infraespecíficos, sendo 98 espécies endêmicas (37% do total).

Uma das formações vegetacionais mais peculiares de Minas Gerais são os Campos Rupestres, que ocorrem predominantemente na Cadeia do Espinhaço, que se estende até a Bahia (Giulietti et al 1987, 1997). A vegetação dos Campos Rupestres é formada por comunidades controladas pelas condições edáficas, relevo e microclima (Giulietti et al. 1997; Conceição e Giulietti 2002), estando sujeita a fatores de estresse como a baixa disponibilidade hídrica, à alta radiação luminosa e às amplas variações de temperatura, à declividade do solo, além de ventos fortes e queimadas periódicas naturais. As pressões seletivas a que estas plantas estão sujeitas, conseqüentemente, resultam em importantes adaptações estruturais e fisiológicas que permitem a sobrevivência destas espécies nestes ecossistemas (Giulietti et al. 1997, 2000). Os Campos Rupestres podem ser considerados como centros de endemismo para muitas espécies (Giulietti et al. 2000), além de abrigarem espécies ainda desconhecidas para a ciência, o que ressalta a importância ecológica destas áreas (Costa et al. 1998).

O Parque Estadual do Itacolomi (PEI) situa-se na região sul da Cadeia do Espinhaço, numa zona de transição entre a Floresta Atlântica e o Cerrado (Lima et al. 2007), e sua vegetação é constituída por Campos Rupestres e Florestas Estaduais Semidecíduais Montanas (Velooso et al. 1991). Os Campos Rupestres constituem uma formação vegetacional associada a afloramentos quartzíticos, característicos da Cadeia do Espinhaço, em altitudes superiores a 900 m. Tais características levaram Semir (1991) a classificar esta vegetação como Complexos Rupestres de Altitude sobre Quartzito, tendo como base a composição litológica destes ambientes.

Em levantamento florístico realizado nos Campos Rupestres do PEI por Coser (2008), foram catalogadas 21 espécies da família Bromeliaceae, distribuídas em 11 gêneros nas subfamílias Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae. Segundo este autor,

dentre estas espécies, 15 são comuns aos domínios da Mata Atlântica e as seis restantes, endêmicas de Campos Rupestres. A grande maioria apresenta indivíduos de hábito terrestre, rupícola e saxícola, sendo que 10 espécies apresentam representantes epífitos. A grande diversidade de representantes da família Bromeliaceae nos Campos Rupestres se reflete também na variação estrutural destas plantas, que apresentam muitas estratégias de adaptação a estes ambientes.

O estudo da anatomia foliar pode trazer grandes contribuições aos estudos associados à ecologia, fisiologia, filogenia e taxonomia das espécies (Metcalf e Chalk 1979, Benzing 2000 e Dickison 2000). Tomlinson (1969) reuniu dados sobre a anatomia dos órgãos vegetativos de diversos representantes das três subfamílias clássicas, com um enfoque taxonômico e ecológico, sendo este um dos trabalhos anatômicos mais completos sobre a família Bromeliaceae. Vários outros estudos têm abordado a anatomia de Bromeliaceae, seja como ferramenta para análises ecológicas e/ou fisiológicas (Bittencourt 2000; Segecin e Scatena 2004a, b; Scatena e Segecin 2005; Proença e Sajo 2007); para resolução de problemas taxonômicos (Sajo et al. 1998; Aoyama e Sajo 2003; Proença e Sajo 2004; Sousa et al. 2005; Almeida et al. 2009; Versieux et al. 2010); e para caracterização estrutural de órgãos vegetativos (Krauss 1949; Braga 1977; Pita 1997).

O valor de caracteres anatômicos foliares como fonte de dados em estudos de sistemática tem sido evidenciado em diferentes famílias (Metcalf e Chalk 1979; Dickison 2000; Dianne et al. 2003; Rio et al. 2005; Gomes et al. 2005, Araújo et al. 2010). Estes caracteres têm sido importantes como ferramenta auxiliar para a taxonomia, bem como na elucidação de relações filogenéticas entre espécies (Metcalf e Chalk 1979; Judd et al. 2009).

Os estudos estruturais e morfológicos, aliados a análises ambientais, trazem grande contribuição para o conhecimento e a conservação das espécies de Bromeliaceae, além de contribuir com dados para futuros estudos taxonômicos e filogenéticos para a família. A importância destes estudos no PEI é reforçada pela presença de espécies vulneráveis e em risco de extinção, muitas endêmicas dos Campos Rupestres, além de existirem espécies que necessitam de uma revisão detalhada para melhor definição das identidades taxonômicas (Coser 2008; Coser et al. 2010).

Objetivou-se, com este trabalho: estudar a anatomia de espécies de Bromeliaceae ocorrentes no Parque Estadual do Itacolomi (PEI); identificar caracteres anatômicos que possam ser úteis à taxonomia da família; e relacionar as características anatômicas das espécies estudadas às condições microclimáticas dos seus locais de ocorrência.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

O Parque Estadual do Itacolomi (PEI), regulamentado pela Lei nº 4465 de 19 de julho de 1967, situa-se nos municípios de Ouro Preto e Mariana, no Estado de Minas Gerais, entre os meridianos 43°32'30" e 43°22'30" W e os paralelos 20°22'30" e 20°30'00" S. A área ocupada pelo PEI compreende 7000 ha, e o ponto mais elevado é o Pico do Itacolomi, com 1772 m de altitude (Messias et al. 1997).

A maior extensão da área do PEI é ocupada pelos Campos Rupestres, que abrangem toda a área acima da cota de 900 m, onde predominam os solos claro-arenosos associados a quartzito (Messias et al. 1997; Perón 1989). O clima do Parque, segundo a classificação de Köppen (1948), é do tipo Cwb, subtropical/tropical de altitude, com verões quentes e chuvosos e invernos frios e secos. A precipitação média anual é de 2018 mm, concentrada nos meses de outubro a março, e a temperatura média anual é de 21°C, com máxima de 33°C e mínima de 4°C (Messias et al. 1997).

2.2. Coleta de Material Botânico

As coletas de material botânico foram realizadas em cinco expedições ao PEI, entre os meses de abril a outubro de 2010. Quando em floração, os espécimes foram coletados para montagem de exsicatas, as quais foram depositadas no Herbário da Universidade Federal de Viçosa (VIC). A coleta se baseou no levantamento realizado por Coser (2008), e os indivíduos coletados pertenciam às mesmas populações já amostradas e identificadas por este autor. As espécies, as subfamílias e o hábitat de cada espécie, bem como o número de registro no Herbário VIC estão listados na tabela 1.

2.3. Análises Anatômicas

Para caracterização anatômica, foram amostrados, pelo menos, três indivíduos de cada espécie, sendo coletadas folhas adultas, completamente expandidas, da região mediana da roseta. Amostras da região mediana das folhas foram fixadas em FAA₅₀ (Johansen 1940), desidratadas até etanol 70% e armazenadas.

As amostras foram incluídas em parafina ou historresina, ou ainda, cortadas em micrótomo de mesa, sem inclusão, dependendo das características da espécie, para obtenção de seções transversais e longitudinais. Os cortes, realizados em micrótomo de mesa (modelo LPC, Rolemberg e Bhering Comércio e Importação Ltda., Belo Horizonte, Brasil), foram clarificados em solução de hipoclorito de sódio 20%, lavados em água e submetidos à dupla coloração com azul de astra e safranina (Kraus e Arduin 1997). Para amostras incluídas em parafina histológica com DMSO (Histosec-Merck), cortes com 8-12 µm de espessura, obtidos em micrótomo rotativo (modelo RM 2155, Leica Microsystems Inc. Deerfield, USA) foram submetidos à coloração com azul de astra e safranina (Johansen 1940, modificado). Cortes com 5-7 µm de espessura, obtidos de amostras incluídas em metacrilato (Historesina, Leica, Heildelberg, Germany), foram corados com azul de toluidina pH 7,2 (O'Brian e McCully 1981). Após coloração, os cortes foram desidratados em série etílica e as lâminas, montadas em resina sintética (Permout-Fisher).

Para análise da epiderme em vista frontal, as amostras foliares foram submetidas à diafanização, utilizando-se solução de hidróxido de sódio 10% por duas horas, seguida de solução de hipoclorito de sódio 20% até a completa clarificação. O material foi corado com azul de astra e safranina (Kraus e Arduin 1997). As lâminas foram montadas em gelatina glicerinada ou, após desidratação, em resina sintética (Permout-Fisher).

A observação e documentação fotográfica foram realizadas utilizando-se fotomicroscópio (modelo AX-70 TRF, Olympus Optical, Tokyo, Japão) equipado com sistema U-Photo com câmara digital acoplada (modelo Spot Insightcolour 3.2.0, Diagnostic Instruments Inc., New York, USA), do Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa.

Para análise micromorfológica da superfície foliar, as amostras foliares foram desidratadas em série etílica crescente até etanol 100% e submetidas à secagem ao ponto crítico (modelo CPD 030, Bal-Tec, Balzers, Liechtenstein) com CO₂. O material foi fixado em suporte metálico, utilizando-se fita adesiva dupla face, e depois submetido à cobertura metálica com ouro em metalizador (modelo FDU 010, Bal-Tec, Balzers, Liechtenstein). A documentação fotográfica foi realizada em microscópio eletrônico de varredura (modelo LEO 1430 VP, Zeiss, Cambridge, Inglaterra), do Núcleo de Microscopia e Microanálise da Universidade Federal de Viçosa.

2.4. Análises Microambientais

As avaliações microambientais foram realizadas durante as cinco expedições realizadas ao PEI em duas áreas distantes uma da outra cerca de 200 m, as quais foram selecionadas tendo em vista a abundância de espécies nas mesmas. As medições foram realizadas na altura das folhas coletadas de três indivíduos de cada espécie, entre 10:00 e 12:00 h, usando o equipamento Kestrel (modelo 4300, Nielsen-Kellerman, USA). Quando epifíticos, os indivíduos foram avaliados à altura máxima de 2 m.

Os parâmetros avaliados foram velocidade do vento (m s^{-1}), temperatura ($^{\circ}\text{C}$), umidade relativa (%), nível de evaporação ($\text{kg m}^{-2} \text{h}^{-1}$) e altitude (m). Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias, comparadas pelo teste de Tukey a 5%, utilizando o programa estatístico SAEG 9.1 (2007).

2.5. Análises Fenéticas

Os caracteres anatômicos, selecionados com base na descrição comparativa das espécies estudadas, encontram-se listados na Tabela 3. Todos os estados de caráter são qualitativos e foram codificados como binários.

A matriz espécies vs. caracteres anatômicos (tab. 4) foi inicialmente digitada no programa Microsoft Excel e posteriormente exportada para o programa PC-ORD (versão 5.10). Métodos estatísticos multivariados como análises de componentes principais (PCA) e de agrupamento (*cluster analysis*) foram conduzidos para a série de dados. O dendograma foi construído com base no índice de Jaccard, mas também foram testados algoritmos como o índice de Sorensen e distância euclidiana.

3. RESULTADOS

Das 21 espécies que Coser (2008) identificou para a família Bromeliaceae no Parque Estadual do Itacolomi (PEI), o autor sugeriu a possibilidade de *Racineae aerisicola* estar extinta para o PEI, visto que o último registro é de 30/06/1999 (VIC 23656), e a mesma não foi mais encontrada nas expedições a campo, desde então. Apesar da ausência desta espécie no presente trabalho, registra-se o acréscimo da espécie *Vriesea schwackeana*, que não constava no levantamento de Coser (2008). De acordo com Coser et al. (2010), dentre as espécies de *Vriesea* listadas para o PEI, quatro delas (*V. bituminosa*, *V. regnellii*, *Vriesea* sp1 e *Vriesea* sp2) fazem parte de um complexo de espécies que ocorrem nos campos rupestres do estado de Minas Gerais e que necessita de revisão detalhada para melhor definição dos táxons, visto que pode estar ocorrendo a hibridização destas espécies. Como a identificação e coleta em campo foi prejudicada por estes fatores, estas espécies foram consideradas como *Vriesea* sp1 e *Vriesea* sp2, que constituem os dois morfos encontrados em campo. Em virtude disso, foram coletadas e analisadas no presente trabalho 19 espécies de Bromeliaceae, sendo nove pertencentes à subfamília Bromelioideae, três a Pitcairnioideae e sete a Tillandsioideae (tab. 1). Dentre as espécies coletadas, 10 apresentaram hábito rupícola ou saxícola, sete apresentaram hábito epifítico e duas, hábito terrestre ou terrícola (tab. 1). Destas espécies, 13 formam tanques acumuladores de água, e em seis espécies a roseta não forma tanque: *Ananas macrodontes*, *Cryptanthus schwackeanus*, *Dyckia cinerea*, *Dyckia saxatilis*, *Pitcairnia flammea*, e *Tillandsia stricta*.

A maioria das espécies foi coletada em regiões de Campos Rupestres do PEI. Entretanto, as espécies *Aechmea bromeliifolia*, *Aechmea lamarchei* e *Ananas macrodontes* foram encontradas em locais de transição entre os Campos Rupestres e regiões de mata.

As duas áreas amostradas eram constituídas de afloramentos rochosos, e apenas as espécies *Billbergia elegans*, *Cryptanthus schwackeanus* e *Vriesea* sp1 foram comuns a ambas. Os dados das medições microclimáticas mostram que as duas áreas diferiram significativamente na altitude e umidade relativa, não havendo diferença significativa entre os demais parâmetros avaliados (tab. 2).

Em todas as espécies, foram registrados tricomas do tipo escamas peltadas, em ambas as faces das folhas, distribuídas em fileiras longitudinais, na maioria das espécies da subfamília Bromelioideae (fig. 1A-C, 2A-C, I) e no gênero *Dyckia*, ou irregularmente

distribuídas, de forma esparsa, como no gênero *Billbergia* (fig. 2D-F), *Cryptanthus schwackeanus* (fig. 2G-H), *Vriesea* (fig. 2O) e *Pitcairnia flammaea*, ou abundantes nas espécies de *Tillandsia* (fig. 1D e 2M).

O escudo das escamas é formado por células do disco central e da ala. Nas espécies das subfamílias Bromelioideae e Pitcairnioideae, não se nota uma clara distinção entre as células do disco e da ala (fig. 1E-H; 2C-D, F, H-J, L), ao contrário do observado para a subfamília Tillandsioideae (1I; 2N, P), onde se observam quatro células constituindo o disco central, um ou dois anéis de células intermediárias e a ala, composta por células alongadas radialmente. Nas espécies de *Tillandsia*, a configuração das células do escudo segue o padrão 4-8-16-64, com quatro células centrais, dois anéis com 8 e 16 células, respectivamente, e a ala com 64 células (fig. 1I e 2N). Em *Vriesea*, o padrão é 4-8-32, ou seja, quatro células centrais, um anel com oito células e 32 células constituindo a ala (fig. 2P). Na subfamília Bromelioideae foram observadas as maiores diferenças de formatos das escamas. As células da ala podem variar de arredondadas (fig. 1H; 2C, F) a alongadas (fig. 1E-G; 2D, H-J, L), apresentando células marginais mais reduzidas (fig. 1H; 2C), ou células mais alongadas na periferia (fig. 1E-G). O pedículo das escamas pode ser formado por duas células, em *Aechmea bromeliifolia*, *Aechmea lamarchei*, *Billbergia elegans* (fig. 3A), *Cryptanthus schwackeanus* (fig. 3B), *Dyckia cinerea* e *Dyckia saxatilis* (fig. 3C), três ou quatro células em *Aechmea nudicaulis* (fig. 3D), *Neoregelia mucugensis*, *Nidularium marigoii* (fig. 3E), *Tillandsia polystachia* e *Tillandsia stricta*, ou cinco células nas espécies do gênero *Vriesea* (fig. 3F-G).

Em algumas espécies, as escamas cobrem totalmente as demais células da epiderme, ocorrendo a superposição completa das alas, como em *Aechmea nudicaulis* (fig. 1A), *Ananas macrodentes* (fig. 1B) e nos gêneros *Dyckia* e *Tillandsia* (fig. 1D; 2M). Nestas espécies, os estômatos ficam encobertos pelas escamas, ao contrário do que acontece com *Cryptanthus schwackeanus* (fig. 2H), *Pitcairnia flammaea* e com as espécies de *Vriesea* (fig. 2O), em que a distribuição de escamas é mais esparsa e cujos estômatos podem estar expostos.

Em vista superficial, o contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas ordinárias pode ser liso, como em *Cryptanthus schwackeanus* (fig. 4A) e *Pitcairnia flammaea* (fig. 4B), ou sinuoso, como nas demais espécies (fig. 4C-G). A epiderme é

unisseriada em todas as espécies, e diferentes graus de espessamento de parede das células epidérmicas podem ser observados. Na maioria das espécies, o lúmen celular é bastante reduzido, em virtude do espessamento das paredes anticlinais e da parede periclinal interna (fig. 5A, C-E, G-H). Em *Cryptanthus schwackeanus* (fig. 5B) e em *Vriesea* (fig. 5I), há um espessamento, especialmente na face abaxial, e o lúmen é, conseqüentemente, mais amplo. *Pitcairnia flammea* apresenta paredes relativamente delgadas, e o lúmen celular é mais amplo (fig. 5F). A cutícula é relativamente delgada e inconspícua na maioria das espécies, sendo mais espessa nas espécies de *Vriesea* (fig. 3F-G; 5I), e bastante destacada nas duas espécies de *Dyckia* (fig. 5D). Em todas as espécies, pode-se observar um corpo silicoso esférico no interior das células epidérmicas (fig. 3H, 4E-F).

Os estômatos estão presentes na face abaxial das folhas e, assim como as escamas, podem estar distribuídos em fileiras, ou nas regiões intercostais formadas pelos sulcos longitudinais (fig. 2K). As células-guarda dos estômatos podem estar localizadas no mesmo nível das demais células, como em *Neoregelia mucugensis*, *Nidularium marigoii* (fig. 6C), *Pitcairnia flammea* (fig. 6E), e nas espécies de *Vriesea* (fig. 6G); em nível acima, como em *Ananas macrodontes* (fig. 5G), nas espécies de *Dyckia* (fig. 6D) e em *Tillandsia polystachia* (fig. 5H); ou em nível abaixo, nas espécies de *Aechmea* (fig. 6A), *Billbergia* (fig. 6B) e em *Tillandsia stricta* (fig. 6F). As células subsidiárias, em geral, não são evidentes em vista frontal, por se projetarem por baixo das células-guarda (fig. 6A-G), o que comprometeu a classificação dos estômatos na maioria das espécies estudadas.

Em seção transversal, ambas as faces das folhas são lisas ou levemente onduladas (fig. 7A-E, H-K), à exceção de *Dyckia cinerea* (fig. 7G), *Dyckia saxatilis* e *Ananas macrodontes* (fig. 7F), que apresentam a face abaxial ondulada, com sulcos longitudinais.

Adjacente à epiderme, em muitas espécies se observa uma ou mais camadas de células de parede espessada, que constituem a hipoderme mecânica, em ambas as faces da folha (fig. 5C-E, G, I). Esta característica é pouco destacada ou ausente em *Aechmea lamarchei* (fig. 5A), *Cryptanthus schwackeanus* (fig. 5B), *Pitcairnia flammea* (fig. 5F) e nas espécies de *Tillandsia* (fig. 5H; 6F). Observa-se também uma hipoderme aquífera, formada por células grandes e vacuolizadas, de parede delgada, variando de isodiamétricas (fig. 7E, H, I-K) a alongadas (fig. 7A-D, F-G), muitas vezes com paredes em concertina (fig. 8F). Esta hipoderme aquífera pode estar voltada para a face adaxial nas espécies de

Bromelioideae (fig. 7A-F), Pitcairnioideae (fig. 7G-H) e no gênero *Tillandsia* (fig. 7I), ou voltada para ambas as faces, em *Vriesea* (fig. 7J-K), e em alguns casos, pode ocupar uma grande proporção da espessura do mesofilo, como em *Cryptanthus schwackeanus* (fig. 7C) e nas espécies do gênero *Dyckia* (fig. 7G), em que os feixes e o parênquima clorofiliano ficam restritos à face abaxial.

O parênquima clorofiliano é, via de regra, constituído por células isodiamétricas, que representam o parênquima clorofiliano propriamente dito (fig. 7A-K), e por células braciiformes, com braços curtos, formando poucos espaços intercelulares (fig. 8A), ou braços mais alongados, formando espaços intercelulares mais evidentes (fig. 8B-E). As células braciiformes constituem canais longitudinais, dispostos de forma intercalada com os feixes vasculares, e contíguos às câmaras subestomáticas (fig. 7A-K).

No mesofilo de algumas espécies, pode-se observar grupos de fibras esclerenquimáticas, dispostos em uma ou mais camadas. Estes grupos de fibras podem estar dispersos no parênquima clorofiliano, voltados para a face abaxial, abaixo da linha dos feixes vasculares, em *Aechmea nudicaulis* e nas espécies de *Billbergia* (fig. 7B); voltados para ambas as faces, como em *Aechmea bromeliifolia*, *Aechmea lamarchei* (fig. 7A) e *Ananas macrodontes* (fig. 7F); ou podem se localizar abaixo da hipoderme esclerificada, voltados para a face adaxial, como no gênero *Vriesea* (fig. 5I; 7J). As fibras de algumas espécies de Bromelioideae geralmente possuem o aspecto de fibras gelatinosas, ocorrendo a separação da camada mais interna da parede secundária quando desidratadas, como observado em *Ananas macrodontes* (fig. 8G). Em todas as espécies, foram observados idioblastos contendo ráfides, na hipoderme aquífera e no parênquima clorofiliano (fig. 8H).

Os feixes vasculares, em todas as espécies, são colaterais (fig. 9A-E), e feixes maiores se alternam com os de menor calibre (fig. 7A-J). Enquanto os feixes maiores são envolvidos completamente por fibras, muitas vezes com calotas proeminentes voltadas para o xilema e o floema (fig. 7A-J; 9A-E), os de menor calibre possuem apenas calotas de fibras adjacentes ao xilema e ao floema (fig. 7A-J; 9D), ou apenas ao floema, como em *Dyckia saxatilis* (fig. 9E).

Foram listados 48 caracteres anatômicos relevantes na análise fenética das espécies de Bromeliaceae do PEI, conforme listados nas tabelas 3 e 4. A análise fenética resultou em um dendograma e um gráfico de componentes principais, onde podem ser

distinguidos dois principais grupos, A e B (fig. 10 e 11). No grupo A, estão incluídas as espécies pertencentes às subfamílias Bromelioideae e Pitcairnioideae. O grupo B é composto pelas espécies da subfamília Tillandsioideae. As características que sustentam a separação destes dois grandes grupos são as células do disco iguais às células da ala nas escamas das subfamílias do grupo A, e as células do disco diferentes das células da ala nas escamas de Tillandsioideae (grupo B).

Dois subgrupos, C e D, são formados dentro do grupo A (fig. 10). O subgrupo C, representado pelas espécies de Bromelioideae mais as espécies de *Dyckia*, pode ser sustentado pelo contorno acentuadamente sinuoso das paredes anticlinais das células epidérmicas, enquanto o grupo D, formado por *Cryptanthus schwackeanus* e *Pitcairnia flammaea*, pelo contorno liso a ondulado das paredes anticlinais das células epidérmicas.

O subgrupo C se divide ainda em três subgrupos, E, F, e G (fig. 10). O subgrupo E, composto por *Aechmea bromeliifolia*, *Aechmea lamarchei* e *Billbergia elegans*, se distingue do subgrupo F, formado por *Aechmea nudicaulis*, *Billbergia vittata*, *Neoregelia mucugensis* e *Nidularium marigoii*, pelo número de células do pedículo das escamas, sendo três células neste, e duas naquele. O grupo G é composto pelas duas espécies de *Dyckia* mais *Ananas macrodontes*, e pode ser distinguido pela presença de sulcos na superfície foliar abaxial.

No grupo B, observa-se a separação clara de dois subgrupos, H e I (fig. 10). O subgrupo H compreende as duas espécies de *Tillandsia*, distinguidas pelas escamas com padrão de células do disco 4-8-16-64. O subgrupo I é constituído pelas espécies de *Vriesea*, que possuem escamas com padrão de células do disco 4-8-32, e presença de grupos de fibras voltados para a face adaxial na hipoderme.

Na análise de componentes principais (Fig. 11), os três primeiros eixos quantificaram 62,882% da variação, sendo 33,82% da variação total explicada pelo primeiro eixo, 16,495% pelo segundo e 12,567% pelo terceiro. No primeiro eixo, os caracteres: forma das células do disco das escamas em relação às células da ala, formato das células da hipoderme aquífera adaxial, posição da hipoderme aquífera (voltada para a face adaxial apenas ou para ambas) e grupos de fibras voltados para a face adaxial na hipoderme, apresentaram valores acima de 0,6, indicando correlação com o eixo, atuando efetivamente na separação dos grupos. No segundo eixo, os únicos caracteres que

apresentaram valores acima de 0,6 e influenciaram na separação dos grupos foram: contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas e hipoderme mecânica adaxial.

4. DISCUSSÃO

Os dados microclimáticos obtidos indicam que as condições a que as espécies estão submetidas pouco variam entre os dois locais, visto que não houve diferenças para a maioria dos parâmetros avaliados, excetuando a altitude e, conseqüentemente, a pressão barométrica. Pode-se observar também que a umidade relativa, apesar de ter apresentado diferença entre os dois locais amostrados, mantém-se num nível não muito elevado para ambos os locais.

Pittendrigh (1948) separou as bromélias em quatro grupos, levando em consideração aspectos morfológicos e ecofisiológicos das espécies, e esta classificação tem sido utilizada por vários autores, com poucas modificações, como a realizada por Benzing (2000), que separou um dos grupos em dois. As espécies terrestres (incluindo espécies rupícolas e saxícolas) que não formam tanque e com escamas não-absorventes fazem parte do grupo I, que inclui, dessa forma, a subfamília Pitcairnioideae e algumas Bromelioideae. O grupo II contém espécies terrestres com tanque pouco desenvolvido e a absorção ocorre na base foliar e pelas raízes, caso de muitas espécies de Bromelioideae. O grupo III é formado por espécies epífitas, com tanque bem desenvolvido e cujas escamas absorventes substituem o papel das raízes, incluindo espécies tanto de Bromelioideae quanto de Tillandsioideae. O grupo IV inclui as epífitas atmosféricas extremas, pertencentes à subfamília Tillandsioideae, que não formam tanque ou possuem tanque pouco desenvolvido, e cujas escamas altamente especializadas realizam a absorção em toda superfície foliar. Conforme esta classificação, as espécies da subfamília Pitcairnioideae, *Dyckia cinerea*, *Dyckia saxatilis* e *Pitcairnia flammea*, fazem parte do primeiro grupo, assim como *Ananas macrodontes*, espécie terrestre que não forma tanque, e *Cryptanthus schwackeanus*, espécie que não forma tanque e é relativamente próxima ao gênero *Ananas* (Horres et al. 2007; Schulte et al. 2009). Conseqüentemente, pode-se dizer que as escamas destas espécies não possuem a função de absorção de água e nutrientes, papel que é desempenhado pelas raízes. As espécies do gênero *Tillandsia* (*T. polystachia* e *T. stricta*), pertencentes à subfamília Tillandsioideae, fazem parte do quarto grupo, e suas escamas são especializadas na absorção de água, sendo as raízes responsáveis basicamente pela fixação da planta ao substrato. Apesar de os grupos I e IV serem mais facilmente distinguíveis, as demais espécies estudadas, que incluem os demais representantes da subfamília

Bromelioideae e o gênero *Vriesea*, podem se encaixar nos grupos II e III, por formarem tanque e possuírem escamas possivelmente relacionadas à absorção na região basal das folhas. Sugere-se que, em estudos futuros, seja avaliado o papel efetivo das escamas destas espécies na absorção de água e nutrientes, identificando a região das folhas em que esta função é exercida.

A presença de escamas é uma sinapomorfia para Bromeliaceae (Gilmartin e Brown 1987), e as mesmas têm sido relacionadas a funções como absorção de água e nutrientes, redução da transpiração, reflexão de luz e proteção contra predadores ou patógenos (Benzing 2000).

O formato das escamas é um caráter de extrema relevância para a família Bromeliaceae, conforme já relatado por Tomlinson (1969) e Strehl (1983), e a organização das células das escamas de Tillandsioideae está relacionada à especialização destas escamas na absorção de água e nutrientes, devido aos movimentos da ala que regulam esta função, principalmente nas espécies atmosféricas extremas de *Tillandsia*.

Segundo Strehl (1983), há uma tendência de as escamas das folhas de Bromelioideae e Pitcairnioideae se encontrarem distribuídas em fileiras longitudinais, o que seria um caráter primitivo na família, enquanto as espécies de Tillandsioideae, mais derivadas, apresentariam escamas distribuídas de forma irregular, não organizadas em fileiras. Em ambos os casos, seja em fileiras ou não, a cobertura da epiderme pelas escamas também pode variar de esparsa a abundante. No presente estudo, observou-se que a cobertura da lâmina foliar pelas escamas é bastante variável, mesmo entre espécies próximas e com hábitos semelhantes, como *Pitcairnia flammea* e as espécies de *Dyckia*. Em espécies onde as escamas cobrem totalmente as folhas, esta característica pode estar relacionada à eficiência na absorção de água e nutrientes, nas espécies atmosféricas extremas, como em *Tillandsia*. Podem, também, estarem relacionadas à proteção contra o excesso de radiação e diminuição do aquecimento no interior do órgão (na face adaxial), e redução da transpiração (na face abaxial) (Benzing 2000). Pierce et al. (2001) ressaltaram a propriedade hidrofóbica das escamas de Pitcairnioideae (pertencentes ao grupo I), consideradas como mais primitivas. Estas escamas hidrofóbicas ocorrem principalmente na superfície abaxial das folhas, e são importantes na obstrução da entrada de patógenos e partículas, na auto-limpeza das folhas e na manutenção das trocas gasosas em condições de

alta umidade. Apesar de análises nesse sentido não terem sido realizadas no presente trabalho, estudos futuros que avaliem a natureza hidrofóbica ou hidrofílica das escamas contribuirão para a melhor compreensão das adaptações das bromélias ao ambiente.

As condições de déficit hídrico e luminoso presentes no ambiente de coleta resultaram na seleção de várias características xeromórficas, dentre as quais: hipoderme aquífera; longos canais de ar formados pelas células braciiformes, associados às câmaras subestomáticas; estômatos cobertos pelas escamas e, em alguns casos, em sulcos longitudinais na face abaxial da folha; sinuosidades nas paredes anticlinais das células epidérmicas; espessamento das paredes das células epidérmicas e das primeiras camadas da hipoderme ou a epiderme papilosa de *Cryptanthus schwackeanus*; grupos de fibras extravasculares e calotas de fibras adjacentes ao xilema e ao floema; e corpos de sílica no interior das células epidérmicas, características já observadas para a família Bromeliaceae (Tomlinson 1969; Sajo et al. 1998; Aoyama e Sajo 2003; Proença e Sajo 2004; 2007; Sousa et al. 2005)

Os caracteres anatômicos observados no presente trabalho são comuns a várias famílias ocorrentes nos Campos Rupestres (Scatena e Menezes 1993; Sajo 1992; Sajo e Menezes 1994; Castro e Menezes 1995; Sajo et al. 1995; Scatena et al. 2004), e constituem importantes adaptações às condições de estresse observadas neste bioma. Tais caracteres minimizam as perdas de água pela transpiração, evitam o colapso das células durante movimentos de expansão e contração foliar pelas variações de turgor, reforçam a estrutura foliar, protegendo contra os ventos, e refletem o excesso de radiação, diminuindo o aquecimento e a perda de água pelos tecidos internos (Fahn e Cutler 1992; Dickison 2000). O fato de a cutícula ser pouco desenvolvida na maioria das espécies estudadas neste trabalho pode ser explicada pela presença do complexo epiderme-hipoderme esclerificado, que exerce um papel semelhante à cutícula, contribuindo para a redução das perdas de água pela transpiração (Fahn e Cutler 1992).

Muitos caracteres observados são comuns às mesmas espécies ou a espécies dos mesmos gêneros abordados em outros trabalhos com Bromeliaceae, em outros ambientes (Tomlinson 1969; Sajo et al. 1998; Aoyama e Sajo 2003; Proença e Sajo 2004; 2007; Sousa et al. 2005; Versieux et al. 2010). Como no presente trabalho não foram observadas diferenças significativas em dados microclimáticos como velocidade do vento, temperatura

e nível de evaporação entre os locais amostrados, pode-se sugerir que a determinação de caracteres nestas espécies parece estar mais relacionada à genética do que às condições microclimáticas dos ambientes. As variações microclimáticas, no entanto, podem resultar principalmente em variações entre indivíduos e populações da mesma espécie (Andrade et al. 2009). Estudos ambientais mais detalhados e abrangentes, em que a coleta de dados envolva períodos de tempo maiores e em diferentes épocas do ano, assim como a avaliação de um maior número de parâmetros, conduzirão a uma abordagem mais precisa dessas condições, contribuindo para o entendimento das interações da planta com o ambiente.

A ocorrência de características semelhantes mesmo em espécies com hábitos tão diversos (rupícolas, terrestres ou epífitas) indica a complexidade em se estabelecer tendências evolutivas e ecológicas dentro da família Bromeliaceae (Benzing 2000, Givnish et al. 2007). Muitos caracteres, mesmo que não reflitam necessariamente as condições microclimáticas, podem ser indicativos de proximidade filogenética entre as espécies, e nesse caso, o entendimento das relações entre as espécies é fundamental para a compreensão de similaridades observadas na estrutura morfoanatômica (Horres et al. 2007).

A monofilia de Bromelioideae e Tillandsioideae, assim como a parafilia de Pitcairnioideae, tem sido sustentada por vários trabalhos em biologia molecular (Givnish et al. 2007; Horres et al. 2007; Schulte et al. 2009). Na subfamília Bromelioideae, apesar do monofiletismo ser sustentado, muitos autores observam que a delimitação dos gêneros carece de suporte, sendo poucos os que emergem como monofiléticos (Terry et al. 1997; Faria et al. 2004; Givnish et al. 2004; 2007; Schulte et al. 2005; 2009).

Nas análises fenéticas realizadas no presente trabalho, considerando-se dados anatômicos, o agrupamento de espécies de Bromelioideae e de Pitcairnioideae no grupo A reforça a dificuldade de delimitação destas subfamílias (Givnish et al. 2004; 2007; Schulte et al. 2005; 2009). O gênero *Aechmea*, reconhecidamente polifilético, se situa no grupo *core* da subfamília Bromelioideae, e junto a gêneros relacionados, como *Billbergia*, *Neoregelia* e *Nidularium*, constitui o grupo mais problemático, com pouca resolução e consistência nas delimitações genéricas (Faria et al. 2004; Horres et al. 2007; Schulte et al. 2009; Sass e Specht 2010). A dificuldade de delimitação desses gêneros foi evidente nos subgrupos E e F, em que o posicionamento das espécies de *Aechmea* foi intercalado com as

espécies de *Billbergia*, devido principalmente ao número de células do pedículo das escamas, que foi o caráter distintivo destes grupos.

A análise de componentes principais mostrou que o subgrupo D, composto por *Cryptanthus schwackeanus* e *Pitcairnia flammea* se encontra bem separado dos demais agrupamentos, o que pode ser explicado principalmente pelas paredes anticlinais das células epidérmicas com contorno liso a ondulado. A presença de caracteres anatômicos semelhantes que permitiram a inclusão de *Cryptanthus schwackeanus* e *Pitcairnia flammea* no grupo D, assim como as espécies de *Dyckia* e *Ananas macrodontes* no grupo G, pode ser explicada pelo alto índice de homoplasia nas espécies de Bromeliaceae, fruto da convergência adaptativa observada na família (Givnish et al. 2007). Pode-se dizer que as espécies estudadas evoluíram basicamente sob as mesmas condições e sofreram pressões seletivas semelhantes, e dessa forma, as adaptações às adversidades climáticas e edáficas presentes nos Campos Rupestres teriam resultado na convergência evolutiva destes caracteres.

Os agrupamentos obtidos nas análises fenéticas indicaram que a monofilia de Tillandsioideae (grupo B) pode ser reforçada pelos caracteres anatômicos, sendo a diferença entre as células do disco e da ala nas escamas o principal caráter de valor taxonômico. Dentro deste grupo, a anatomia se mostrou útil na separação dos gêneros *Tillandsia* (subgrupo H) e *Vriesea* (subgrupo I), principalmente pelo padrão de células do disco das escamas e a presença ou ausência de grupos de fibras voltados para a face adaxial na hipoderme. Tendo em vista as dificuldades em se estabelecer relações inter e infragenéricas dos gêneros *Tillandsia* e *Vriesea* (Barfuss et al. 2005; Versieux et al. 2010), as características identificadas no presente estudo podem ser úteis para a taxonomia.

Para o gênero *Vriesea* (grupo I), as diferenças observadas em caracteres como lúmen das células da face adaxial da epiderme, espessura da cutícula e formato das células brachiformes não se mostraram suficientes para se fazer distinção entre as espécies. Apesar de útil na delimitação de alguns gêneros de Bromeliaceae, a anatomia não foi útil na distinção de espécies do gênero *Vriesea*, indicando que a anatomia não constituiu uma boa ferramenta de auxílio à resolução das dificuldades taxonômicas ocorrentes dentro do gênero.

As análises fenéticas e de componentes principais realizadas no presente estudo, apesar do pequeno número de espécies analisado, atestam a importância da anatomia como ferramenta complementar em estudos taxonômicos da família Bromeliaceae. Alguns caracteres anatômicos observados, como forma das células do disco das escamas em relação às células da ala, formato das células da hipoderme aquífera adaxial, posição da hipoderme aquífera, grupos de fibras na hipoderme, calotas de fibras nos feixes vasculares, contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas e hipoderme mecânica adaxial apresentam, de fato, valor taxonômico, e podem ser usados como diagnósticos na circunscrição de táxons, principalmente em gêneros da subfamília Tillandsioideae.

O uso de caracteres anatômicos ainda é uma ferramenta pouco explorada na sistemática de Bromeliaceae que, aliada a outras frentes de trabalho, poderá auxiliar no melhor entendimento das relações filogenéticas entre os gêneros de Bromelioideae. Ressalta-se a necessidade da utilização do maior número de ferramentas possível, envolvendo a biologia molecular, morfologia externa e a própria anatomia vegetal, as quais, combinadas, contribuirão para ampliar o conhecimento acerca da família Bromeliaceae.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida, V.R., Costa, A.F., Mantovani, A., Gonçalves-Esteves, A., Arruda, R.C.O., and Forzza, R.C. 2009. Morphological Phylogenetics of *Quesnelia* (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Syst. Bot.* **34**(4): 660–672.
- Andrade, J.L., Cervera, J.C., and Graham, E.A. 2009. Microenvironments, water relations, and productivity of CAM plants. *In Perspectives in Biophysical Plant Ecophysiology. Edited by E. De La Barrera and W.K. Smith. Universidad Nacional Autónoma de México, México. Pp. 95-120.*
- Aoyama, E.M., and Sajo, M.G. 2003. Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas. *Rev. Bras. Bot.* **26**(4): 461-473.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* **161**: 105–121.
- Araújo, J.S., Azevedo, A.A., Silva, L.C., and Meira, R.M.S.A. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Syst. Evol.* **286**: 117-131.
- Barfuss, M.H.J., Samuel, R., Till, W., and Stuessy, T. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. *Amer. J. Bot.* **92**: 337-351.
- Benzing, D.H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bittencourt, A.H.C. 2000. Anatomia foliar de espécies do gênero *Vriesea* Lindl (Bromeliaceae) no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro – MG. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade Federal de Viçosa, MG, Brasil.
- Braga, M.M.N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. *Acta Amaz.* **7**(3), Suplemento.
- Castro, N.M., and Menezes, N.L. 1995. Aspectos da anatomia foliar de algumas espécies de *Paepalanthus* Kunth (Eriocaulaceae) da Serra do Cipó (Minas Gerais). *Acta Bot. Bras.* **9**: 213-229.

- Conceição, A.A., and Giuliatti, A.M. 2002. Composição florística e aspectos estruturais de campo rupestre em dois platôs do Morro do Pai Inácio, Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. *Hoehnea* **29**(1): 37-48.
- Coser, T.S. 2008. Bromeliaceae Juss. dos Campos Rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: Florística e Aspectos Fenológicos. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade Federal de Viçosa, MG, Brasil.
- Coser, T.S., Paula, C.C., and Wendt, T. 2010. Bromeliaceae Juss. nos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* **61**(2): 261-280.
- Costa, C.M.R., Herrmann, G., Lins, L.V., Martins, C.S., and Lamas, I.R. 1998. Biodiversidade em Minas Gerais: um atlas para sua conservação. Fundação Biodiversitas, Belo Horizonte.
- Dianne, N., Jacob, C., and Hilger, H.H. 2003. Leaf anatomy and foliar trichomes in Heliotropiaceae and their systematic relevance. *Flora* **198**: 468-485.
- Dickison, W.C. 2000. Integrative Plant Anatomy. Academic Press, San Diego.
- Fahn, A., and Cutler, D.F. 1992. Xerophytes. *In* Encyclopedia of plant anatomy. Band XIII, Teil 3. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Faria, A.P.G., Wendt, T., and Brown, G.K. 2004. Cladistic relationships of Aechmea (Bromeliaceae, Bromelioideae) and allied genera. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **91**: 303-319.
- Gilmartin, A.J., and Brown, G.K. 1987. Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies. *Syst. Bot.* **12**(4): 493-500.
- Giuliatti, A.M., Menezes, N.L., Pirani, J.R., and Wanderley, M.G.L. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* **9**: 1-151.
- Giuliatti, A.M., Pirani, J.R., and Harley, R.M. 1997. Espinhaço range region, eastern Brazil. *In* Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for their Conservation. Edited by S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos, A.C. Hamilton. IUCN Publication Unity, v. 3, Cambridge. Pp. 397-404.
- Giuliatti, A.M., Harley, R.M., Queiroz, L.P., Wanderley, M.G.L., and Pirani, J.R. 2000. Caracterização e endemismos nos campos rupestres da cadeia do espinhaço. *In* Tópicos Atuais em Botânica. Edited by T.B. Cavalcanti e B.M.T. Walter. SBB/Embrapa: Brasília. Pp. 311-318.

- Givnish, T.J., Millam, K.C., Berry, P.E., and Sytsma, K.J. 2007. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. *Aliso* **23**: 3–26.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Evans, T.M., Hall, J.C., Pires, J.C., Berry, P.E., and 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. *Int. J. Plant Sci.* **165**: S35–S54.
- Gomes, S.M.A., Silva, E.A.M., Lombardi, J.A., Azevedo, A.A., and Vale, F.H.S. 2005. Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Hippocrateoideae (Celastraceae) no sudeste do Brasil. *Acta Bot. Bras.* **19**(4): 945-961.
- Horres, R., Schulte, K., Weising, K., and Zizka, G. 2007. Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae) – Evidence from molecular and anatomical studies. *Aliso* **23**: 27-43.
- Jacques-Félix, H. 2000. The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana*. *Selbyana* **21**: 118-124.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. 1st edn. McGraw-Hill, New York.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellog, E.A., Stevens, P.F., and Donoghue, M.J. 2009. Sistemática vegetal: um enfoque filogenético. 3rd edn. Artmed, Porto Alegre.
- Köppen, W. 1948. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica, México.
- Krauss, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II - The leaf. *Bot. Gaz.* **110**(3): 333-404.
- Kraus, J.E., and Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR, Rio de Janeiro.
- Lima, L.C.P.; Garcia, F.C.P.; and Sartori, A.L.B. 2007. Leguminosae nas florestas estacionais do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: ervas, arbustos, subarbustos, lianas e trepadeiras. *Rodriguésia* **58**(2): 331-358.
- Luther, H.E. 2008. An alphabetical list of bromeliad binomials. 11th edn. The Bromeliad Society International, Sarasota.
- Martinelli, G., Vieira, C.M., Gonzalez, M., Leitman, P., Piratininga, A., Costa, A.F., and Forzza, R.C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: Lista de Espécies, Distribuição e Conservação. *Rodriguésia* **59**(1): 209-258.

- Messias, M.C.T.B.; Dias, S.J.L.; Roschel, M.B.; Souza, H.C.; Silva, J.L.; and Matos, A.V.M. 1997. Levantamento florístico das matas e distribuição de algumas espécies endêmicas da região na área do Parque do Itacolomi. UFOP / BIRD / IEF / PROFLORESTA. Relatório Técnico (polígrafo), Ouro Preto, MG, Brazil.
- Metcalf, C.R., and Chalk, L. 1979. Anatomy of Dicotyledons. 2nd edn. Vol. 1. Clarendon Press, Oxford.
- O'Brian, P.P., and McCully, M.E. 1981. The study of plants structure principles and select methods. Termarcaphi Pty. Ltda, Melbourne, Australia.
- Perón, M.V. 1989. Listagem preliminar da flora fanerogâmica dos Campos Rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Ouro Preto/Mariana, MG. *Rodriguésia* **67**: 63-69.
- Pierce, S., Maxwell, K., Griffiths, H., and Winter K. 2001. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. *Amer. J. Bot.* **88**(8): 1371-1389.
- Pirani, J.R., Giulietti, A.M., Mello-Silva, R., and Meguro, M. 1994. Checklist and patterns of geographic distribution of the vegetation of Serra do Ambrósio, Minas Gerais, Brazil. *Rev. Bras. Bot.* **17**: 133-147.
- Pita, P.B. 1997. Estudo anatômico dos órgãos vegetativos de *Dyckia* Schultz f. e *Encholirium* Mart. ex Schultz f. (Bromeliaceae) da Serra do Cipó – MG. M.Sc. thesis, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, SP, Brasil.
- Pittendrigh, C.S. 1948. The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I-The bromeliad flora. *Evolution* **2**: 58-89.
- Proença, S.L., and Sajo, M.G. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Bot. Bras.* **18**(2): 319-331.
- Proença, S.L., and Sajo, M.G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Bot. Bras.* **21**(3): 657-673.
- Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a malária – bromélia endêmica. *In* Flora Ilustrada Catarinense. Parte 1, fasc. Bromélia. *Edited by* R. Reitz. Herbário Barbosa-Rodrigues, Itajaí. Pp.1-559.
- Richardson, B.A. 1999. The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica* **31**(2): 321-336.

- Rio, M.C.S., Kinoshita, L.S., and Castro, M.M. 2005. Anatomia foliar como subsídio para a taxonomia de espécies de *Forstenia* G. Mey (Apocynaceae) dos cerrados paulistas. *Rev. Bras. Bot.* **28**(4): 713-726.
- SAEG. 2007. Sistema para Análises Estatísticas, Versão 9.1. Fundação Arthur Bernardes, UFV, Viçosa.
- Sajo, M.G. 1992. Estudos morfoanatômicos em órgãos foliares de *Xyris* L. (Xyridaceae). *Bol. Bot. Univ. São Paulo* **13**: 67-86.
- Sajo, M.G., Machado, S.R., and Carmello-Guereiro, S.M. 1998. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. *In* *Canistropsis: Bromélias da Mata Atlântica. Edited by E.M.C. Leme. Salamandra, Rio de Janeiro. Pp.101-111.*
- Sajo, M.G., and Menezes, N.L. 1994. Considerações sobre a anatomia foliar de espécies de *Vernonia* Scrib. (Compositae) da Serra do Cipó, MG. *Naturalia* **19**: 173-183.
- Sajo, M.G., Wanderley, M.G.L., and Carvalho, L.M. 1995. Caracterização anatômica foliar para 14 espécies de *Xyris* L. (Xyridaceae) da Serra do Cipó, M.G. *Acta Bot. Bras.* **9**: 101-114.
- Sass, C., and Specht, C.D. 2010. Phylogenetic estimation of the core Bromelioids with an emphasis on the genus *Aechmea* (Bromeliaceae). *Mol. Phyl. Ev.* **55**: 559-571.
- Scatena, V.L., and Menezes, N.L. 1993. Considerações sobre a natureza da câmara subestomática e das células epidérmicas das folhas de *Syngonanthus* Ruhl., seção *Thysanocephalus* Koern. (Eriocaulaceae). *Rev. Bras. Bot.* **16**:159-165.
- Scatena, V.L., and Segecin, S. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* **28**(3): 635-649.
- Scatena, V.L., Vich, D.V., and Parra, L.R. 2004. Anatomia de escapos, folhas e brácteas de *Syngonanthus* sect. *Eulepis* (Bong. Ex Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Acta Bot. Bras.* **18**(4): 1-12.
- Schulte, K., Barfuss, M.H.J., and Zizka, G. 2009. Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. *Mol. Phyl. Ev.* **51**: 327-339.

- Schulte, K., Horres, R., and Zizka, G. 2005. Molecular phylogeny of Bromelioideae and its implications on biogeography and the evolution of CAM in the family. *Senckenberg. Biol.* **85**: 113–125.
- Segecin, S., and Scatena, V.L. 2004a. Anatomia de escapos de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais do Paraná, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* **27**(3): 515-525.
- Segecin, S., and Scatena, V.L. 2004b. Morfoanatomia de rizoma e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. *Acta Bot. Bras.* **18**(2): 253-260.
- Semir, J. 1991. Revisão taxonômica de *Lychnophora* Mart. (Vernoniaceae: Compositae). Tese (Doutorado em Biologia Vegetal). UNICAMP, Campinas, Brasil.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(1): 1-658.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(2): 663-1492.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(3): 1493-2142.
- Sousa, G.M., Estelita, M.E.M., and Wanderley, M.G.L. 2005. Anatomia foliar de espécies brasileiras de *Aechmea* subg. *Chevaliera* (Gaudich. ex Beer) Baker, Bromelioideae-Bromeliaceae. *Rev. Bras. Bot.* **28**(3): 603-613
- Strehl, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia de Bromeliáceas. *Iheringia, Sér. Bot.* **31**: 105-119.
- Terry, R.G., Brown, G.K., and Olmstead, R.G. 1997. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) using *ndhF* sequences. *Syst. Bot.* **22**: 333–345.
- Tomlinson, P.B. 1969. Comelinales – Zingiberales. *In* *Anatomy of the Monocotyledons. Vol. 3. Edited by C.R. Metcalfe.* Oxford University Press, London. Pp.193-294.
- Veloso, H.P., Rangel-Filho, A.L.R., and Lima, J.C. 1991. Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal. IBGE, Rio de Janeiro.
- Versieux, L.M., Elbl, P.M., Wanderley, M.G.L., and Menezes, N.L. 2010. *Alcantarea* (Bromeliaceae) leaf anatomical characterization and its systematic implications. *Nord. J. Bot.* **28**(4): 385–397.

- Versieux, L.M., and Wendt, T. 2006. Checklist of Bromeliaceae of Minas Gerais, Brazil, with notes on taxonomy and endemism. *Selbyana* **27**(2): 107–146.
- Versieux, L.M., and Wendt, T. 2007. Bromeliaceae diversity and conservation in Minas Gerais state, Brazil. *Biodivers. Conserv.* **16**: 2989–3009.

Tabela 1 – Espécies, subfamílias, número de registro no Herbário VIC, hábito das espécies e características da roseta das espécies de Bromeliaceae do Parque Estadual do Itacolomi.

ESPÉCIE	SUBFAMÍLIA	Nº REGISTRO	HÁBITAT	TANQUE
<i>Aechmea bromeliifolia</i>	Bromelioideae	21063, 21064, 21065, 21066	Epífita / esciófila e heliófila	+
<i>Aechmea lamarchei</i>	Bromelioideae	21068, 21069	Epífita / esciófila	+
<i>Aechmea nudicaulis</i>	Bromelioideae	21070, 21071	Rupícola / heliófila	+
<i>Ananas macrodentes</i>	Bromelioideae	21108, 21109	Terrestre / heliófila	-
<i>Billbergia elegans</i>	Bromelioideae	21072, 21073, 21074, 21075	Rupícola / saxícola / heliófila ou esciófila	+
<i>Billbergia vittata</i>	Bromelioideae	21084, 21085, 21086, 21087	Saxícola / heliófila ou esciófila	+
<i>Cryptanthus schwackeanus</i>	Bromelioideae	21092, 21093, 21094, 21095	Rupícola / saxícola / esciófila ou heliófila	-
<i>Neoregelia mucugensis</i>	Bromelioideae	21100, 21101, 21102, 21103	Saxícola / esciófila ou heliófila	+
<i>Nidularium marigoii</i>	Bromelioideae	21105, 21106, 21107	Terrícola / heliófila	+
<i>Dyckia cinerea</i>	Pitcairnioideae	27807, 27808, 27809, 27810	Saxícola / heliófila	-
<i>Dyckia saxatilis</i>	Pitcairnioideae	27805, 27806	Saxícola / heliófila	-
<i>Pitcairnia flammea</i>	Pitcairnioideae	27801, 27802, 27803	Rupícola / heliófila	-
<i>Tillandsia polystachia</i>	Tillandsioideae	-	Epífita / semi-heliófila	+
<i>Tillandsia stricta</i>	Tillandsioideae	27795, 27796, 27797	Epífita / esciófila ou heliófila	-
<i>Vriesea clausseniana</i>	Tillandsioideae	27786, 27787, 27788	Saxícola / rupícola / heliófila	+
<i>Vriesea hoehneana</i>	Tillandsioideae	27784, 27785	Saxícola / rupícola / heliófila	+
<i>Vriesea schwackeana</i>	Tillandsioideae	-	Epífita / esciófila ou heliófila	+
<i>Vriesea</i> sp1	Tillandsioideae	26457	Epífita / heliófila	+
<i>Vriesea</i> sp2	Tillandsioideae	-	Epífita / heliófila	+

+ (presença de tanque) / - (ausência de tanque)

Tabela 2 – Dados microclimáticos obtidos nos dois locais amostrados no Parque Estadual do Itacolomi.

	Velocidade do vento (m s ⁻¹)	Temperatura (°C)	Umidade relativa (%)	Nível de evaporação (kg m ⁻² h ⁻¹)	Altitude (m)
Local 1	0,40a	17,74a	69,19a	0,18a	1479,63b
Local 2	0,55a	18,88a	57,98b	0,18a	1493,62a

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey a 5% de probabilidade.

Tabela 3 – Lista dos caracteres anatômicos das espécies de Bromeliaceae do PEI utilizadas para análises fenéticas. Para cada característica foi empregado (0) ausência e (1) presença.

-
01. Superfície foliar abaxial lisa a levemente ondulada.
 02. Superfície foliar abaxial sulcada.
 03. Células epidérmicas da face adaxial: parede periclinal interna fortemente espessada, lúmen reduzido.
 04. Células epidérmicas da face adaxial: parede periclinal interna com espessamento tênue, lúmen amplo.
 05. Células epidérmicas da face abaxial: parede periclinal interna fortemente espessada, lúmen reduzido.
 06. Células epidérmicas da face abaxial: parede periclinal interna com espessamento tênue, lúmen amplo.
 07. Número de células do pedículo igual a 2.
 08. Número de células do pedículo maior que 2.
 09. Escamas ordenadas em fileiras longitudinais.
 10. Escamas não ordenadas em fileiras longitudinais.
 11. Escamas: células do disco iguais às células da ala.
 12. Escamas: células do disco diferentes das células da ala.
 13. Escamas: células do disco 4-8-32.
 14. Escamas: células do disco 4-8-16-64.
 15. Estômatos: células-guarda no mesmo nível das demais células epidérmicas.
 16. Estômatos: células-guarda em nível abaixo das demais células epidérmicas.
 17. Estômatos: células-guarda em nível acima das demais células epidérmicas.
 18. Hipoderme mecânica adaxial espessada.
 19. Hipoderme mecânica adaxial não claramente esclerificada (células de paredes delgadas ou ligeiramente espessadas).
 20. Hipoderme mecânica adaxial claramente esclerificada (células de paredes bastante espessadas).
 21. Hipoderme mecânica adaxial com uma camada.
 22. Hipoderme mecânica adaxial com duas ou mais camadas.
 23. Hipoderme mecânica abaxial espessada.
 24. Hipoderme mecânica abaxial não claramente esclerificada (células de paredes delgadas ou ligeiramente espessadas).
 25. Hipoderme mecânica abaxial claramente esclerificada (células de paredes bastante espessadas).
 26. Hipoderme mecânica abaxial com uma camada.
 27. Hipoderme mecânica abaxial com duas ou mais camadas.
 28. Hipoderme aquífera voltada para a face adaxial.
 29. Hipoderme aquífera voltada para ambas as faces.
-

-
30. Hipoderme aquífera adaxial ocupando até 1/3 da espessura da lâmina.
 31. Hipoderme aquífera adaxial maior que 1/3 da espessura da lâmina.
 32. Transição abrupta entre hipoderme aquífera adaxial e parênquima clorofiliano.
 33. Transição tênue entre hipoderme aquífera adaxial e parênquima clorofiliano.
 34. Hipoderme aquífera adaxial com células arredondadas.
 35. Hipoderme aquífera adaxial com células alongadas no sentido anticlinal.
 36. Parênquima bracíforme com células tendendo a isodiamétricas (braços curtos formando pouca lacunosidade).
 37. Parênquima bracíforme com células estreladas (braços longos formando grande lacunosidade).
 38. Calotas de fibras voltadas para xilema e floema nos feixes vasculares de menor calibre.
 39. Calotas de fibras voltadas apenas para floema nos feixes vasculares de menor calibre.
 40. Parênquima bracíforme com células plicadas.
 41. Epiderme adaxial com parede periclinal externa lisa.
 42. Epiderme adaxial com parede periclinal externa papilosa.
 43. Grupos de fibras voltados para a face adaxial na hipoderme.
 44. Feixes de fibras extravasculares.
 45. Feixes de fibras extravasculares voltados apenas para a face abaxial.
 46. Feixes de fibras extravasculares voltados para as faces abaxial e adaxial.
 47. Contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas variando de liso a ondulado.
 48. Contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas acentuadamente sinuoso.
-

Tabela 4 – Matriz de espécies vs. caracteres anatômicos de Bromeliaceae do Parque Estadual do Itacolomi.

Espécies	01	02	03	04	05	06	07	08	09	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Aechmea bromeliifolia</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	
<i>Aechmea lamarchei</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	
<i>Aechmea nudicaulis</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Ananas macrodentes</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	
<i>Billbergia elegans</i>	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Billbergia vittata</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	
<i>Cryptanthus schwackeanus</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Neoregelia mucugensis</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	
<i>Nidularium marigoii</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Dyckia cinerea</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	
<i>Dyckia saxatilis</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	
<i>Pitcairnia flammea</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Tillandsia polystachia</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	
<i>Tillandsia stricta</i>	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Vriesea clauseniana</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Vriesea hoehneana</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Vriesea schwackeana</i>	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Vriesea</i> sp1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	
<i>Vriesea</i> sp2	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	1	

Tabela 4 – Matriz de espécies vs. caracteres anatômicos de Bromeliaceae do Parque Estadual do Itacolomi.

Espécies	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48
<i>Aechmea bromeliifolia</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Aechmea lamarchei</i>	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Aechmea nudicaulis</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Ananas macrodentes</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1
<i>Billbergia elegans</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Billbergia vittata</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Cryptanthus schwackeanus</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>Neoregelia mucugensis</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Nidularium marigoii</i>	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dyckia cinerea</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Dyckia saxatilis</i>	1	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Pitcairnia flammea</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Tillandsia polystachia</i>	0	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Tillandsia stricta</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1
<i>Vriesea clauseniana</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Vriesea hoehneana</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Vriesea schwackeana</i>	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Vriesea</i> sp1	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1
<i>Vriesea</i> sp2	0	0	1	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1

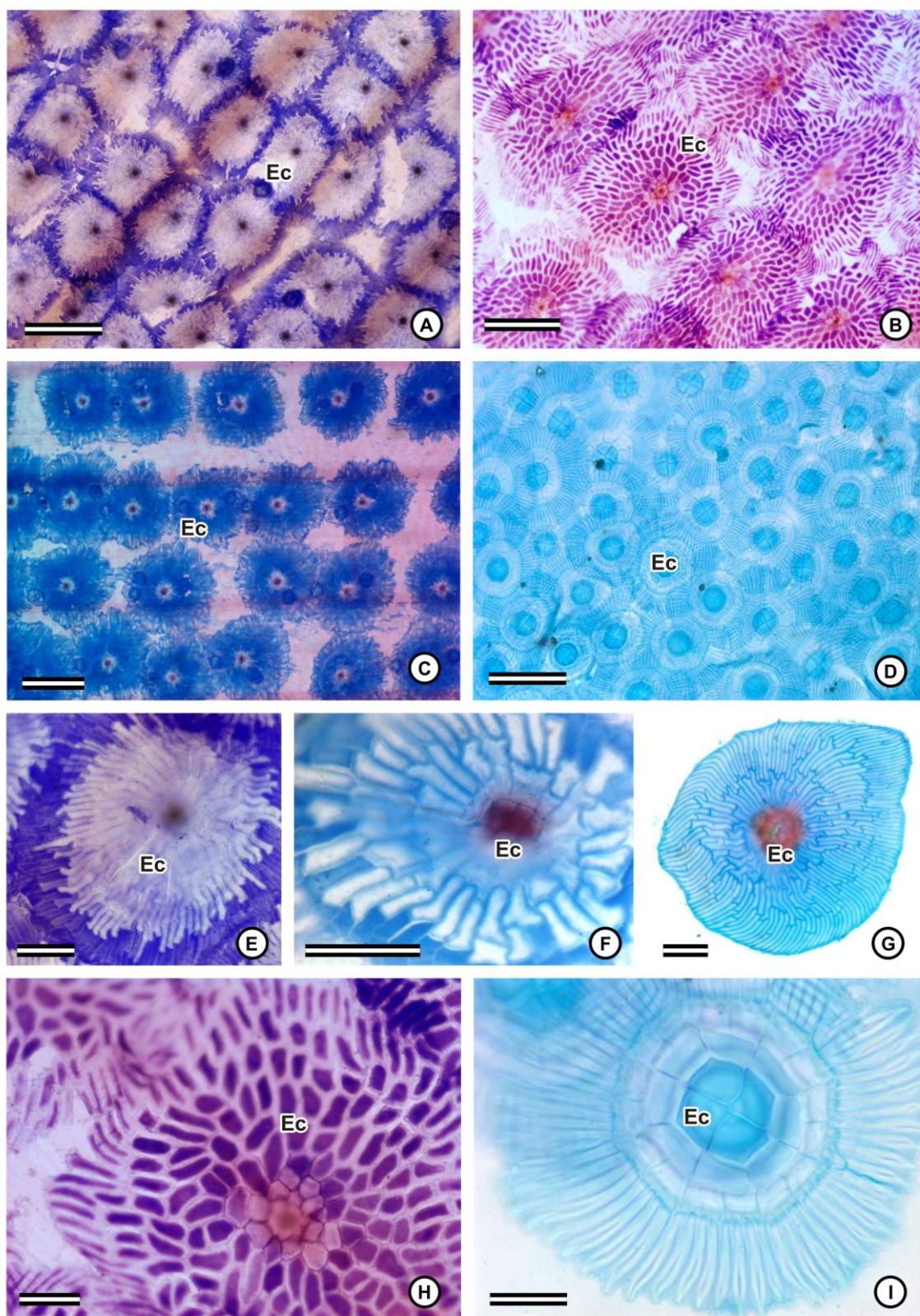


Figura 1. Superfície foliar de espécies de Bromeliaceae (diafanização). A-D. Distribuição das escamas sobre a demais células da epiderme. E-I. Detalhe das escamas. A, E. *Aechmea nudicaulis*. B, H. *Ananas macrodentes*. C. *Billbergia elegans*. D, I. *Tillandsia stricta*. F. *Billbergia vittata*. G. *Neoregelia mucugensis*. Ec: escama. Barras: A-D = 200 μm ; E-I = 50 μm .

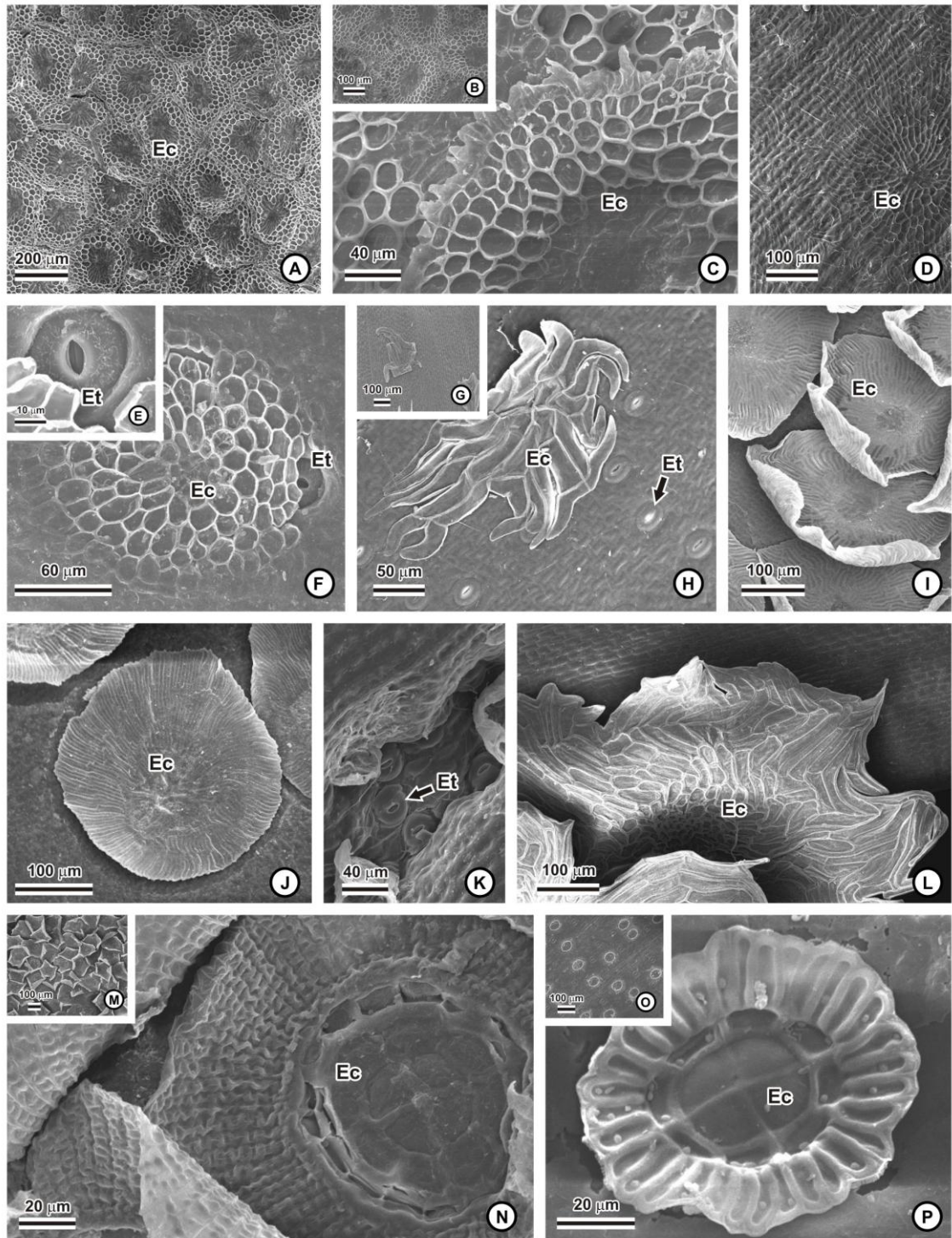


Figura 2. Superfície foliar de espécies de Bromeliaceae (microscopia eletrônica de varredura). A, B, G, M, O. Distribuição das escamas sobre as demais células epidérmicas. C, D, F, H-J, L, N, P. Detalhe de escamas. E. Estômato parcialmente coberto pela escama. K. Estômatos localizados em sulco. A. *Aechmea lamarchei*. B-C. *Aechmea bromeliifolia*. D. *Billbergia elegans*. E-F. *Billbergia vittata*. G-H. *Cryptanthus schwackeanus*. I. *Neoregelia mucugensis*. J. *Nidularium marigoii*. K. *Dyckia saxatilis*. L. *Pitcairnia flammea*. M-N. *Tillandsia polystachia*. O-P. *Vriesea schwackeana*. Ec: escama; Et: estômato.

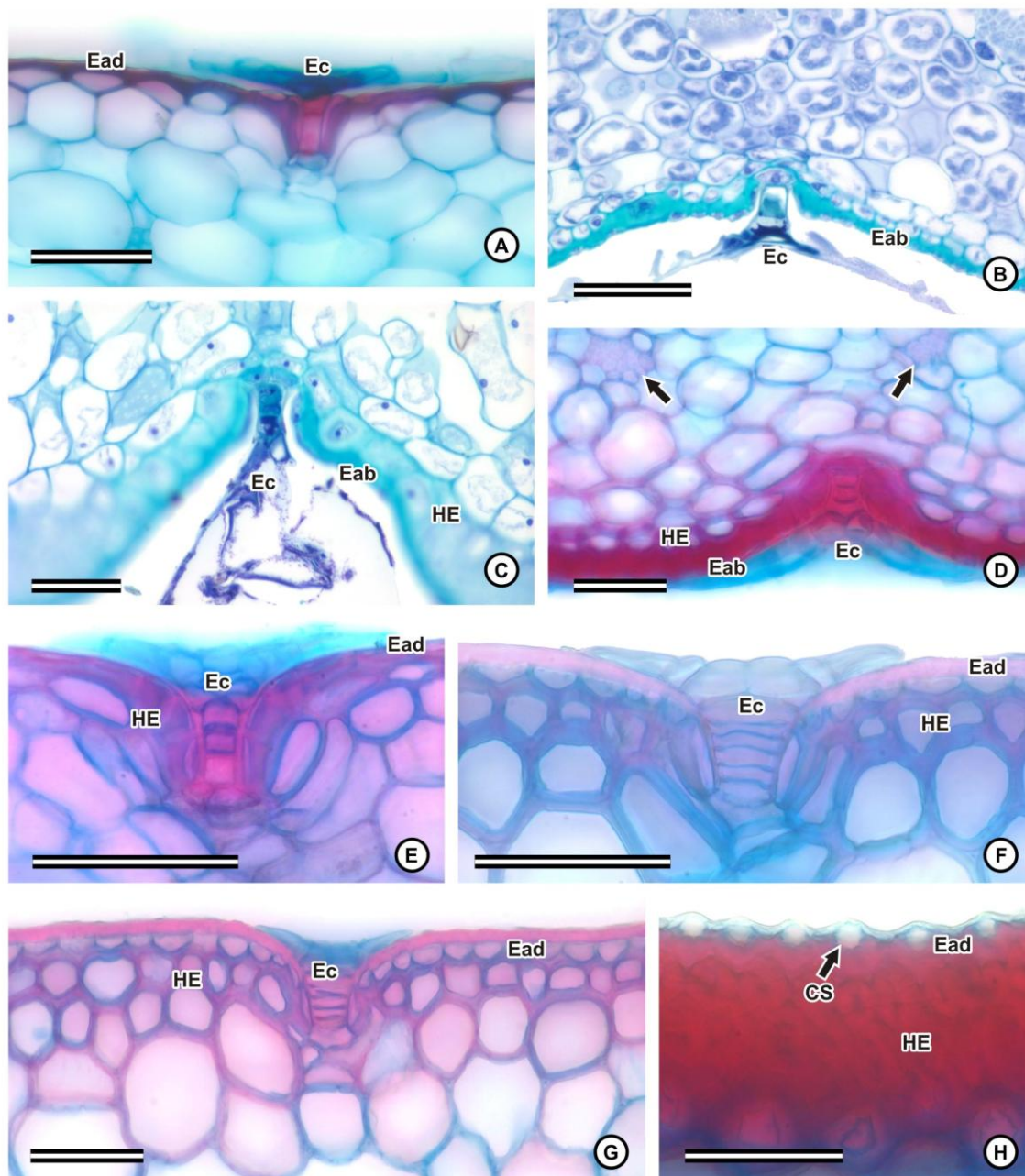


Figura 3. Lâmina foliar de espécies de Bromeliaceae (secção transversal). A, E-G. Detalhe de escamas na face adaxial da folha. B-D. Detalhe de escamas na face abaxial da folha. H. Detalhe de corpos silicosos no lúmen das células epidérmicas. A. *Billbergia elegans*. B. *Cryptanthus schwackeanus*. C. *Dyckia saxatilis*. D. *Aechmea nudicaulis*. E. *Nidularium marigoii*. F. *Vriesea schwackeana*. G. *Vriesea clauseniana*. H. *Ananas macrodentes*. Setas indicam grupos de fibras esclerenquimáticas. Eab: epiderme da face abaxial; Ead: epiderme da face adaxial; Ec: escama; HE: hipoderme esclerificada; CS: corpo silicoso. Barras = 50 μ m.

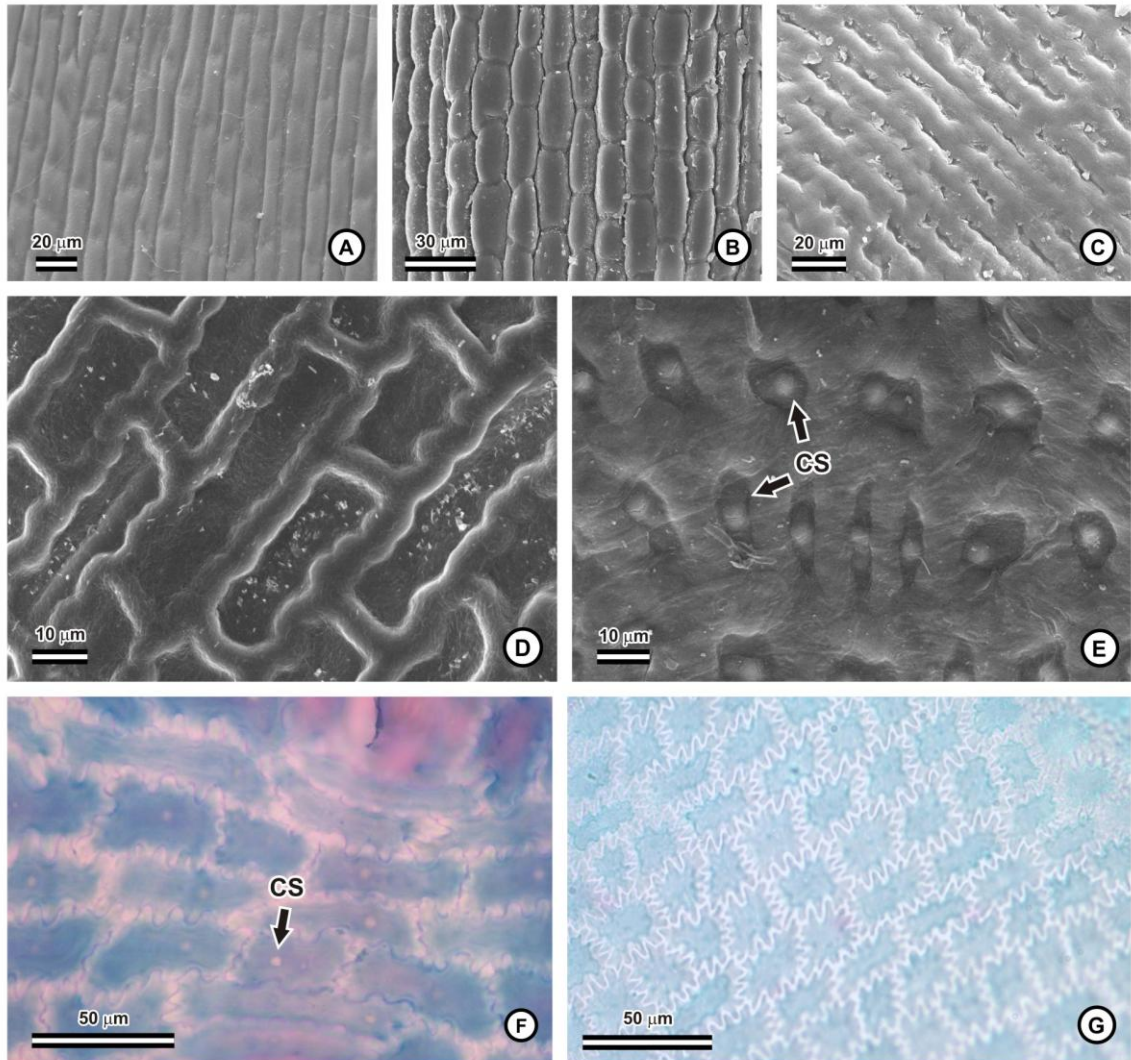


Figura 4. Superfície foliar de espécies de Bromeliaceae. A-E. Microscopia eletrônica de varredura. F-G. Diafanização. A-D, F-G. Contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas. E. Corpos silicosos nas células epidérmicas. A. *Cryptanthus schwackeanus*. B. *Pitcairnia flammea*. C, E. *Billbergia elegans*. D. *Vriesea clauseniana*. F. *Tilandsia stricta*. G. *Neoregelia mucugensis*. CS: corpo silicoso.

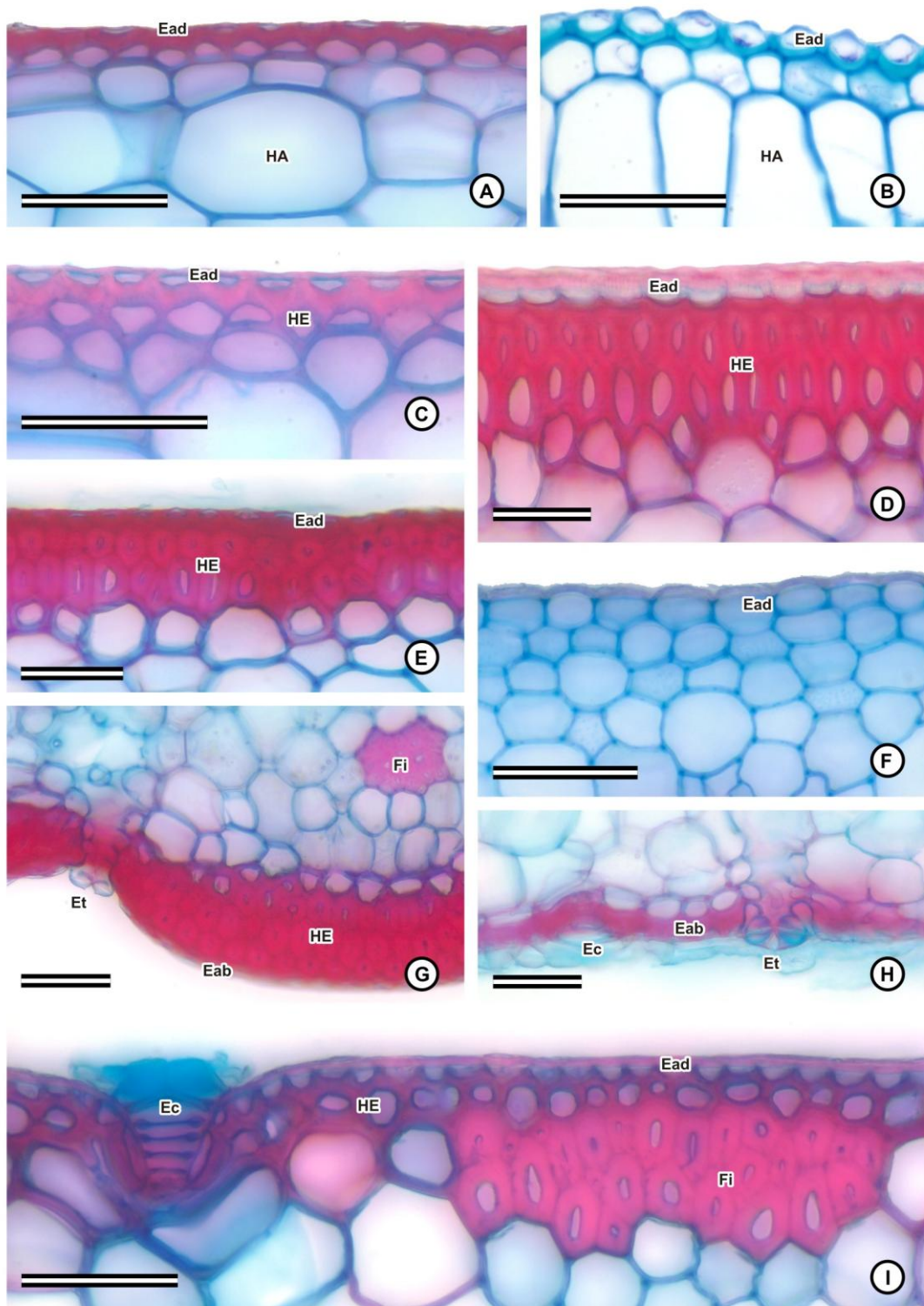


Figura 5. Lâmina foliar de espécies de Bromeliaceae (secção transversal). A-F, I. Detalhe da face adaxial da epiderme. G-H. Detalhe da face abaxial da epiderme. A. *Aechmea lamarchei*. B. *Cryptanthus schwackeanus*. C. *Nidularium marigoii*. D. *Dyckia saxatilis*. E, G. *Ananas macrodontes*. F. *Pitcairnia flammea*. H. *Tillandsia polystachia*. I. *Vriesea hoehnenana*. Eab: epiderme da face abaxial; Ead: epiderme da face adaxial; Ec: escama; Et: estômato; Fi: fibras; HA: hipoderme aquífera; HE: hipoderme esclerificada. Barras = 50 μ m.

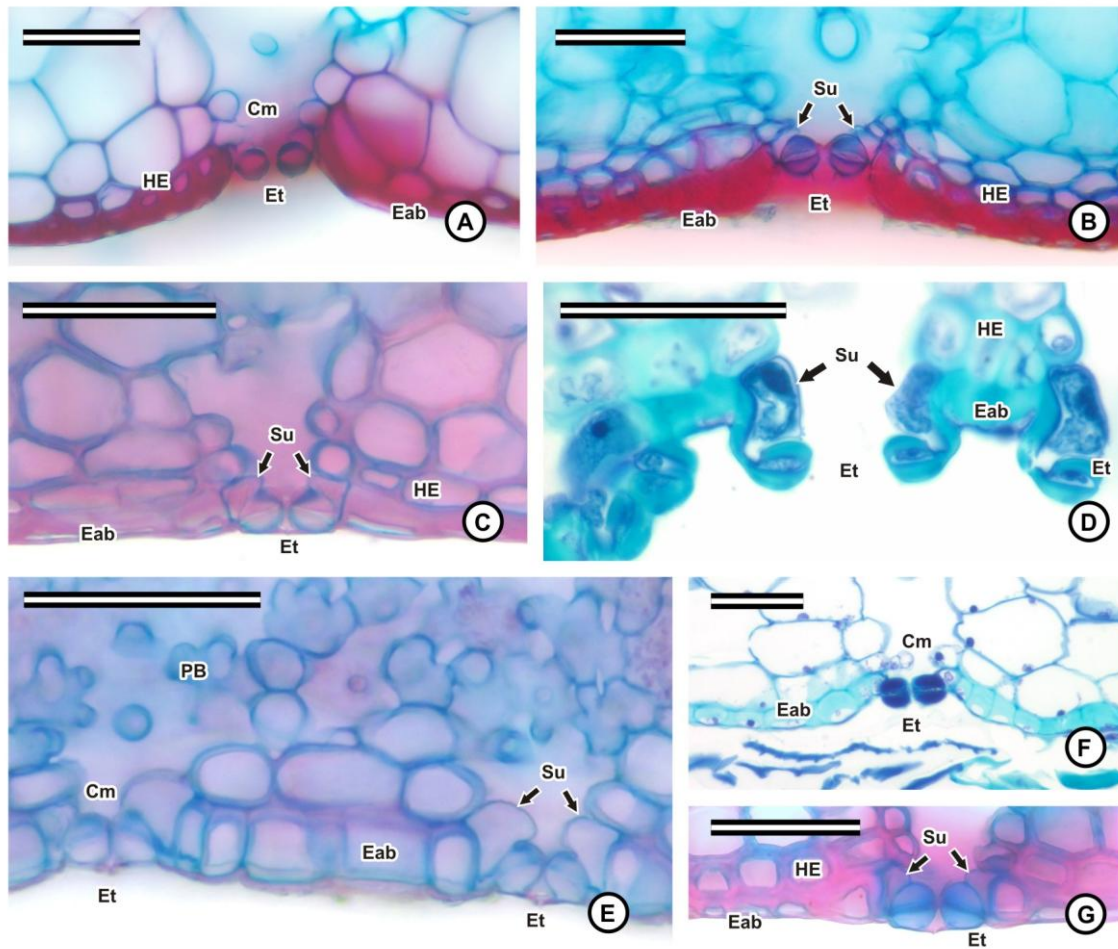


Figura 6. Lâmina foliar de espécies de Bromeliaceae (secção transversal). A-G. Detalhe da face abaxial da epiderme, evidenciando a posição dos estômatos. A. *Aechmea bromeliifolia*. B. *Billbergia vittata*. C. *Nidularium marigoii*. D. *Dyckia saxatilis*. E. *Pitcairnia flammaea*. F. *Tillandsia stricta*. G. *Vriesea clauseniana*. Eab: epiderme da face abaxial; Et: estômato; Cm: câmara subestomática; HE: hipoderme esclerificada; PB: parênquima braciforme; Su: células subsidiárias. Barras = 50 μ m.

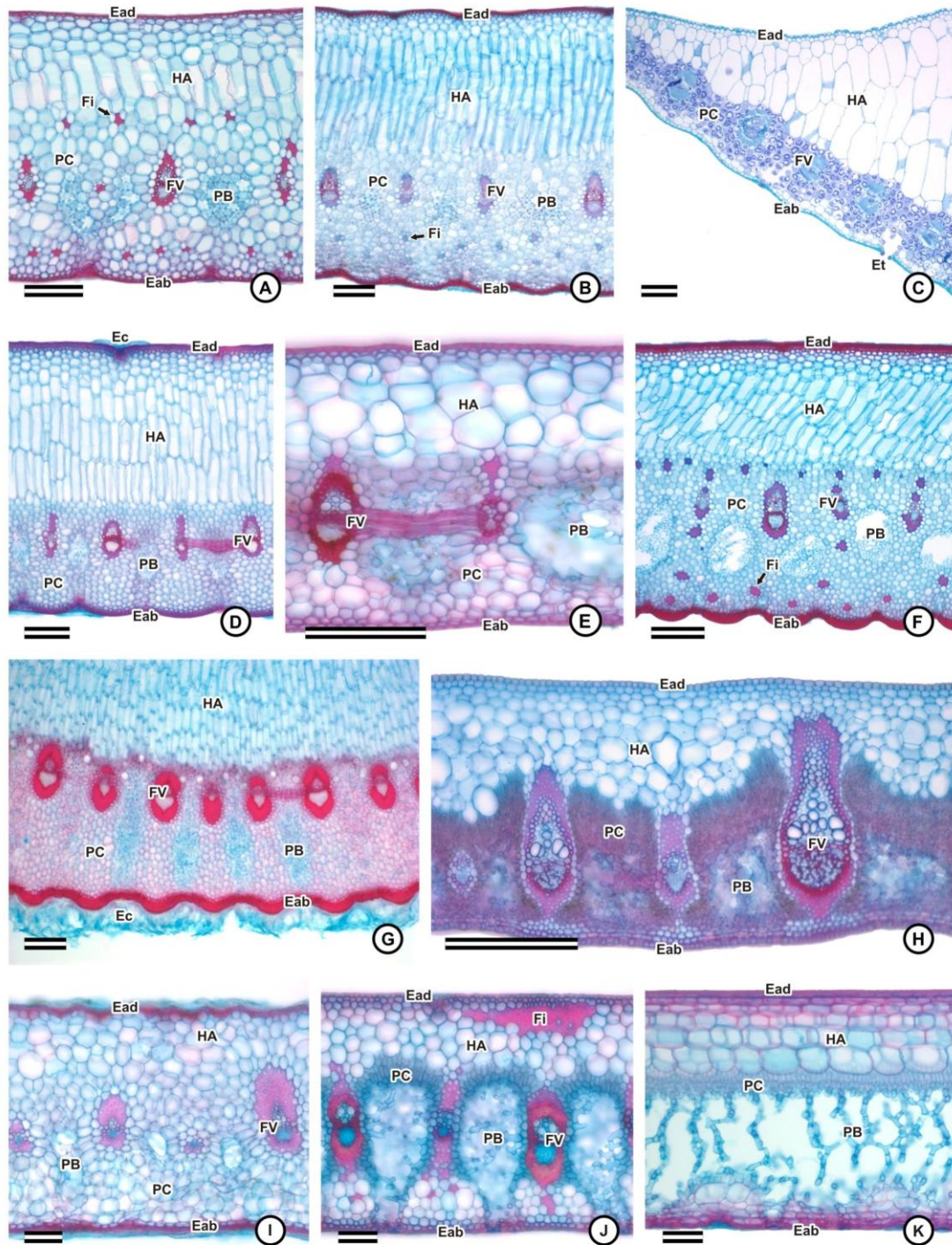


Figura 7. Visão geral da estrutura da lâmina foliar de espécies de Bromeliaceae. A. *Aechmea lamarchei*. B. *Billbergia vittata*. C. *Cryptanthus schwackeanus*. D. *Neoregelia mucugensis*. E. *Nidularium marigoii*. F. *Ananas macrodontes*. G. *Dyckia cinerea*. H. *Pitcairnia flammea*. I. *Tillandsia polystachia*. J. *Vriesea clauseniana*. K. *Vriesea schwackeana*. A-J. Secção transversal. K. Secção longitudinal. Eab: epiderme da face abaxial; Ead: epiderme da face adaxial; Ec: escama; Et: estômato; Fi: fibras; FV: feixe vascular; HA: hipoderme aquífera; PB: parênquima braciforme; PC: parênquima clorofiliano. Barras = 200 μm.

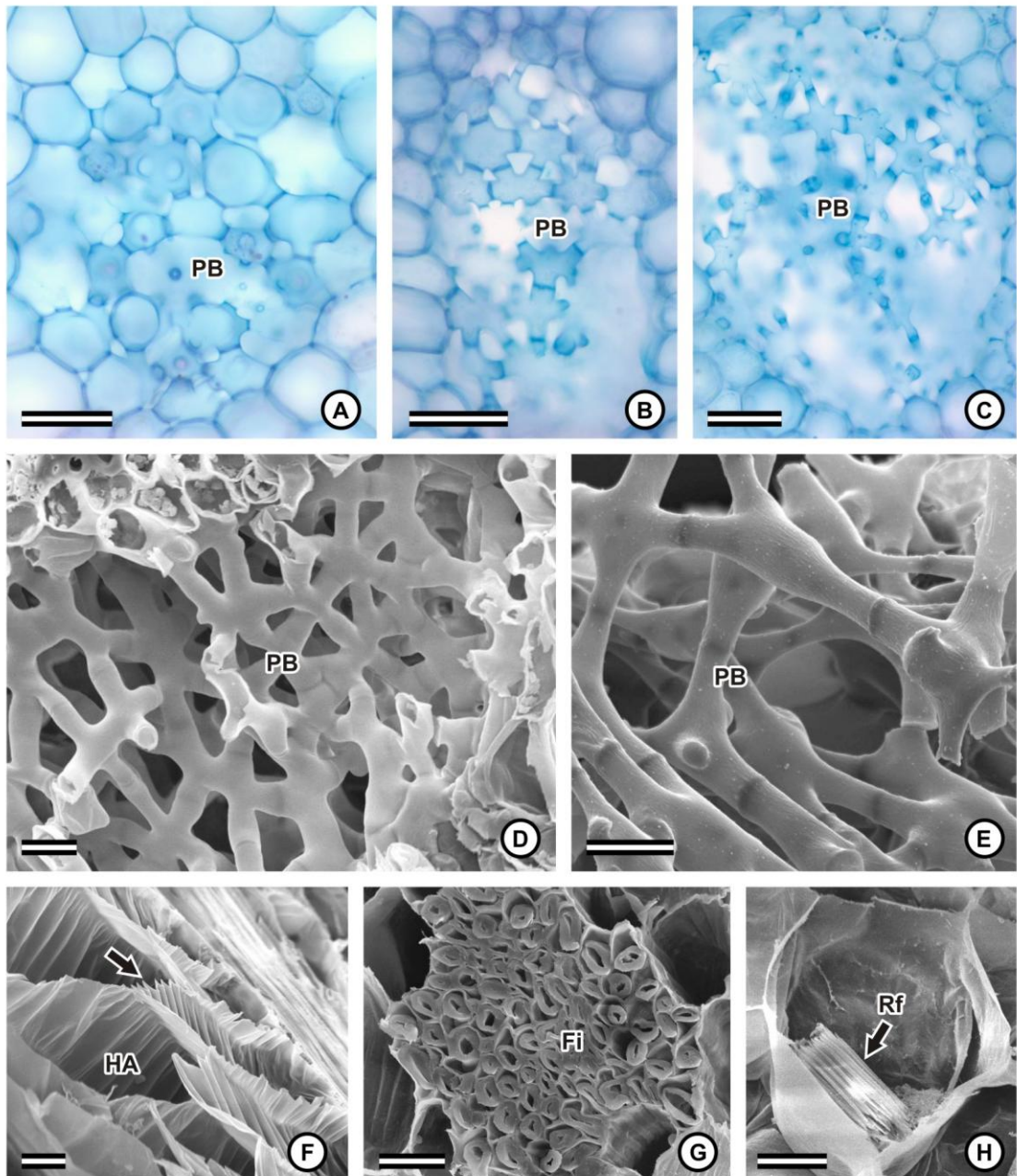


Figura 8. Aspectos da estrutura da lâmina foliar de espécies de Bromeliaceae. A-E. Detalhes do parênquima braciforme. F. Detalhe do parênquima aquífero, seta indicando a parede celular em concertina. G. Feixe de fibras esclerenquimáticas. H. Ráfide. A. *Aechmea lamarchei*. B. *Neoregelia mucugensis*. C, G. *Ananas macrodontes*. D. *Vriesea clauseniana*. E. *Vriesea schwackeana*. F. *Billbergia elegans*. H. *Cryptanthus schwackeanus*. A-C. Microscopia ótica. D-H. Microscopia eletrônica de varredura. Fi: fibras; HA: hipoderme aquífera; PB: parênquima braciforme; Rf: ráfide. Barras: A-C = 50 μm ; D-H = 20 μm .

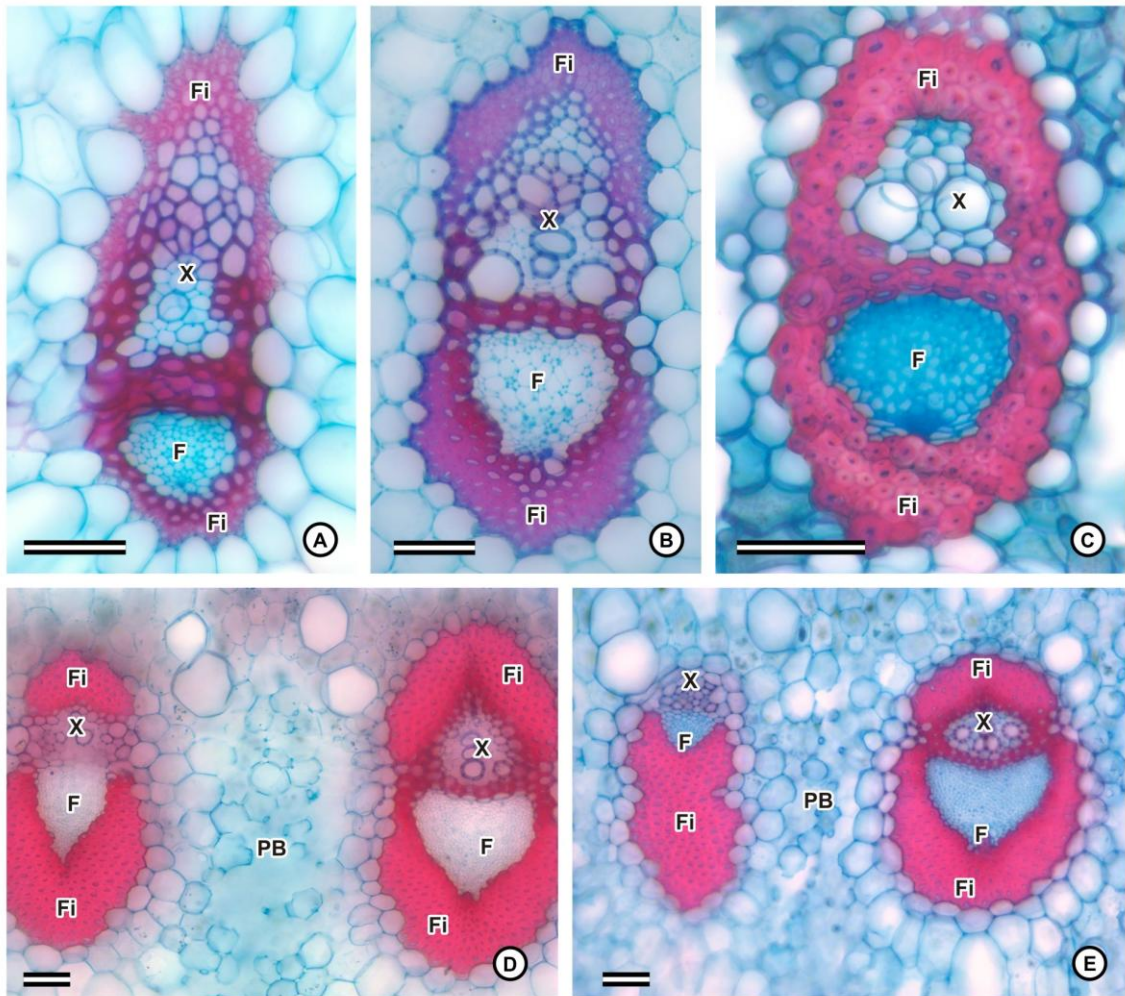


Figura 9. Feixes vasculares de folhas de espécies de Bromeliaceae (secção transversal). A. *Aechmea bromeliifolia*. B. *Ananas macrodontes*. C. *Vriesea clauseniana*. D. *Dyckia cinerea*. E. *Dyckia saxatilis*. A-C. Detalhes dos feixes de maior calibre, indicando a presença de fibras circundando. D-E. Comparação de feixes de maior calibre e menor calibre, mostrando a ausência de calota de fibras voltadas para o xilema em *Dyckia saxatilis*. F: floema; Fi: fibras; FV: feixe vascular; PB: parênquima braciforme; X: xilema. Barras = 50 μ m.

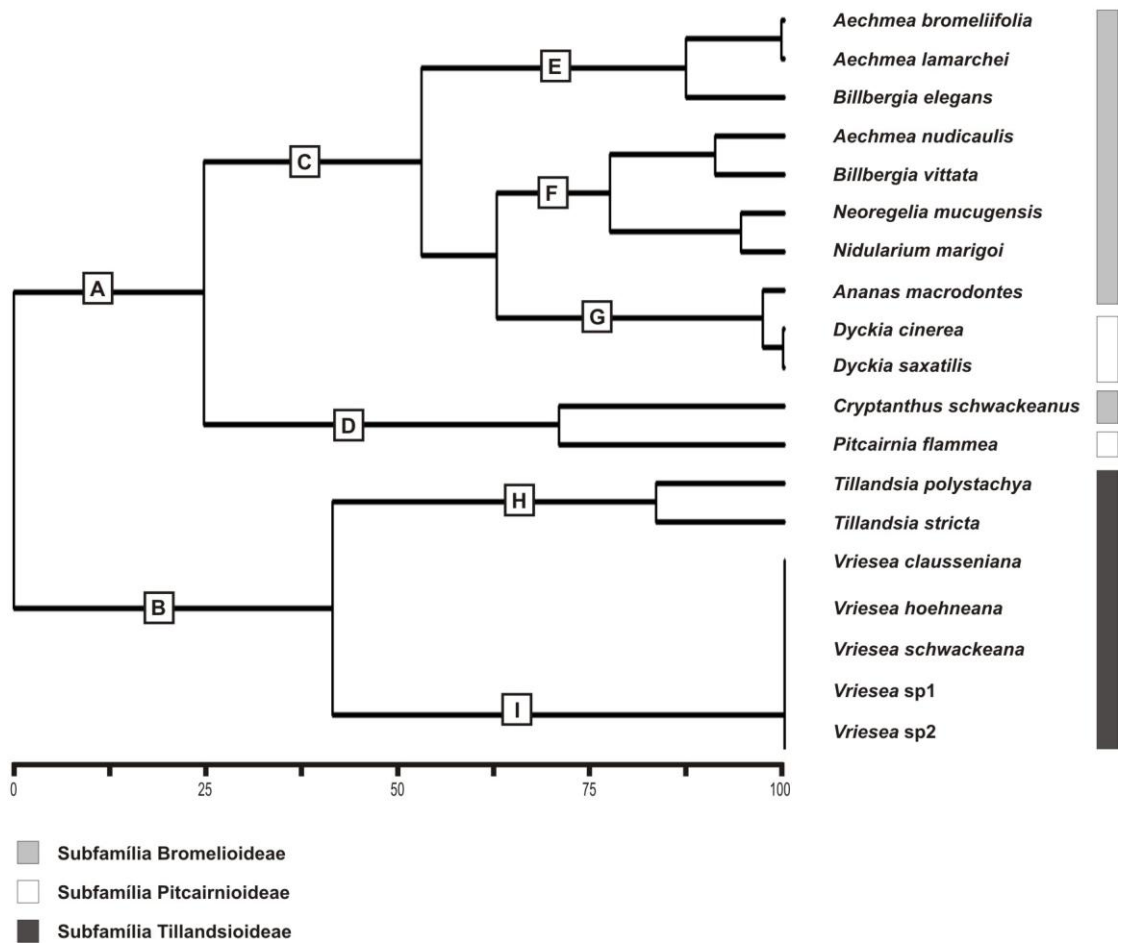


Figura 10. Dendrograma gerado pela análise de agrupamento para as espécies de Bromeliaceae do Parque Estadual do Itacolomi com base nos dados anatômicos. Os principais agrupamentos delimitados são identificados pelas letras A a I.

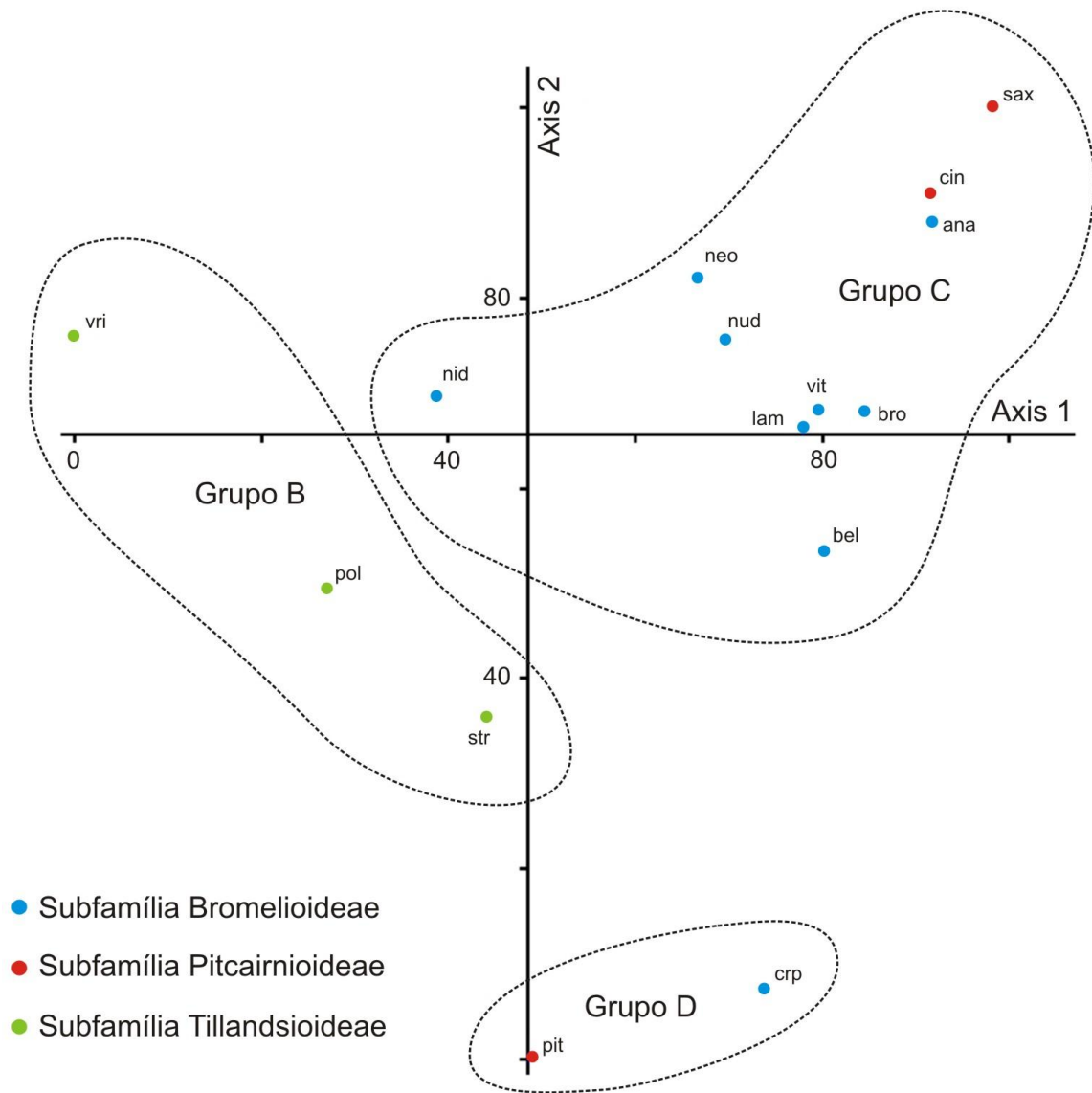


Figura 11. Distribuição das espécies de Bromeliaceae do Parque Estadual do Itacolomi sobre os dois primeiros eixos resultantes da análise de componentes principais com base em caracteres anatômicos. Os principais grupos apontados pela análise de agrupamento são demarcados pelas linhas pontilhadas. Abreviações: bro: *Aechmea bromeliifolia*; lam: *Aechmea lamarchei*; nud: *Aechmea nudicaulis*; bel: *Billbergia elegans*; vit: *Billbergia vittata*; crp: *Cryptanthus schwackeanus*; neo: *Neoregelia mucugensis*; nid: *Nidularium marigoii*; ana: *Ananas macrodontes*; cin: *Dyckia cinerea*; sax: *Dyckia saxatilis*; pit: *Pitcairnia flammea*; pol: *Tillandsia polystachia*; str: *Tillandsia stricta*; vri: gênero *Vriesea*.

CAPÍTULO II

ASPECTOS MORFOANATÔMICOS DE FOLHAS DE SOL E DE SOMBRA DE DUAS ESPÉCIES DE BROMELIACEAE

RESUMO

A estrutura morfoanatômica das folhas pode ser afetada diretamente pelas diferentes intensidades luminosas às quais são expostas durante o desenvolvimento, e indivíduos da mesma espécie podem produzir folhas com diferentes características em resposta a estas variações. A vegetação dos Campos Rupestres está sujeita a vários fatores de estresse e variações microclimáticas, que se refletem em importantes adaptações estruturais e fisiológicas que permitem a sobrevivência das espécies nestes ambientes. Objetivou-se, com este estudo, analisar a anatomia foliar de indivíduos de sol e de sombra das espécies *Billbergia elegans* e *Neoregelia mucugensis* (Bromeliaceae) ocorrentes nos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi (PEI) e, através de avaliações micromorfométricas, verificar a presença de variações anatômicas como resposta às condições ambientais. As espécies foram coletadas em cinco expedições ao PEI. Para análise anatômica e medições micromorfométricas, as amostras foram processadas conforme metodologia usual em anatomia vegetal. As espécies apresentaram variações na maioria dos caracteres analisados, como maior densidade de escamas em ambas as faces nas folhas dos indivíduos de sol, o que pode estar relacionado à menor área e comprimento destas folhas, conforme observado. Esta característica pode ser associada também à proteção contra o excesso de radiação e diminuição da transpiração nas folhas de sol. A espessura foliar, no entanto, se apresentou maior nos indivíduos de sombra em ambas as espécies, o que vai de encontro à maioria dos trabalhos já realizados. Grande parte destes trabalhos utiliza espécies arbóreas e mesófitas, o que indica a necessidade de maiores estudos em plantas herbáceas e de ambientes xéricos, associados a estudos fisiológicos. Tais estudos contribuirão para o melhor entendimento das respostas destas espécies às variações nestes ambientes.

ABSTRACT

The morphological and anatomical structure of leaves can be directly affected by different light intensities to which they are exposed during development, and individuals of the same species can produce leaves with different characteristics in response to these variations. The vegetation of the Rocky Fields is under influence of various stressful factors and microclimatic variations that are reflected in significant structural and physiological adaptations which allow species survival in these environments. The aim of this study was to analyze the leaf anatomy of individuals of *Billbergia elegans* and *Neoregelia mucugensis* (Bromeliaceae) occurring in the rock fields of Itacolomi State Park (PEI) growing on sun and shade conditions and, through micromorphometric assessments, to check the presence of anatomical variations in response to environmental conditions. The species were collected in five expeditions to the PEI. For anatomical analysis and micromorphometric measurements, the samples were processed according to the usual methodology in plant anatomy. Both species showed variation in most analyzed characters, such as increased density of scales on both sides in leaves of sun plants, which may be related to the lower area and length of these leaves. This feature can also be associated with protection against excessive radiation and reduction of transpiration in sun leaves. Leaf thickness, however, was larger in individuals of shade in both species, which is different from the majority of the studies related in the literature. Much of these studies use mesophytic tree species, what indicates the need for more works on herbaceous plants and xeric environments, combined with physiological analysis. Such studies would contribute to a better understanding of the responses of these species to the variations in those environments.

1. INTRODUÇÃO

A estrutura morfoanatômica das folhas pode ser afetada diretamente pelas diferentes intensidades luminosas às quais são expostas durante o desenvolvimento, e indivíduos da mesma espécie, ou até um mesmo indivíduo, podem produzir folhas com diferentes características em resposta a estas variações (Dickison 2000; Valladares e Niinemets 2008).

Morfologicamente, folhas desenvolvidas a pleno sol tendem a ser menores e mais espessas, possuindo maior massa foliar por área e maior quantidade de clorofila, quando comparadas com folhas de sombra (Markestijn et al. 2007; Sarijeva et al. 2007). As diferenças observadas na estrutura anatômica são relacionadas principalmente à quantidade e distribuição de parênquima paliçádico e lacunoso, densidade estomática, de tricomas e de venação e espessura da epiderme (Rozendaal et al. 2006; Markestijn et al. 2007). Estas variações estão associadas à regulação dos níveis internos de luz e CO₂, maximizando a eficiência fotossintética (Coste et al. 2005; Valladares e Niinemets 2008).

Bromeliaceae é uma família que conta atualmente com 58 gêneros e 3172 espécies (Luther 2008), amplamente distribuídas por toda a região neotropical (Benzing 2000). Seus representantes ocupam os mais variados habitats, podendo ser terrestres, saxícolas, rupícolas ou epífitas, e se destacam pela capacidade de ocupar ambientes áridos e pobres em nutrientes (Smith & Downs 1974; 1977; 1979; Benzing 2000).

Coser (2008) relatou a grande variação morfológica entre indivíduos de Bromeliaceae desenvolvidos à sombra e a pleno sol, especialmente em *Billbergia elegans* e *Neoregelia mucugensis*, em levantamento florístico realizado nos Campos Rupestres do Parque Estadual do Itacolomi (PEI). Este autor relata a abundância de *B. elegans* no PEI, ocorrendo em densos agrupamentos populacionais. *Neoregelia mucugensis*, por sua vez, foi considerada em risco de extinção para o estado de Minas Gerais, devido às pequenas populações encontradas, além da reduzida área de distribuição no Estado (Coser 2008).

A vegetação dos Campos Rupestres está sujeita a fatores de estresse como baixa disponibilidade hídrica, devido principalmente às características do substrato, alta radiação luminosa e amplas variações de temperatura, declividade do solo, além de ventos fortes e queimadas periódicas naturais (Giulietti et al. 1997; 2000). As pressões seletivas a que as plantas estão sujeitas nestes ambientes, consequentemente, resultam

em importantes adaptações estruturais e fisiológicas que permitem a sobrevivência das espécies (Giulietti et al. 1987).

Dickison (2000) relata que as adaptações estruturais e fisiológicas em folhas de sol e de sombra são, muitas vezes, refletidas nas características de tolerância ao sombreamento e de resistência à seca, indicando as interações ecológicas entre estes fatores. Dentre os trabalhos que analisam as variações entre folhas de sol e de sombra, destacam-se os realizados com espécies arbóreas, que apresentam variações morfológicas e anatômicas entre folhas expostas ao sol e do interior de copa, em um mesmo indivíduo (Coste et al. 2005; Dahlgren et al. 2006; Rozendaal et al. 2006; Markesteijn et al. 2007; Rossatto et al. 2010). No entanto, os trabalhos neste âmbito realizados em ambientes xéricos e com espécies não-arbóreas são mais raros, como o de Gratani et al. (2006), com espécies de ambientes mediterrâneos, e de Pereira et al. (2009), para uma espécie de restinga.

O presente trabalho objetivou caracterizar a anatomia foliar de indivíduos de sol e de sombra de duas espécies de Bromeliaceae ocorrentes nos campos rupestres do Parque Estadual do Itacolomi (PEI) e, através de avaliações micromorfológicas, verificar a presença de variações anatômicas como resposta às condições ambientais.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

2.1. Área de Estudo

O Parque Estadual do Itacolomi (PEI), regulamentado pela Lei nº 4465 de 19 de julho de 1967, situa-se nos municípios de Ouro Preto e Mariana, no Estado de Minas Gerais, entre os meridianos 43°32'30" e 43°22'30" W e os paralelos 20°22'30" e 20°30'00" S. A área ocupada pelo parque compreende 7000 ha, e o ponto mais elevado é o Pico do Itacolomi, com 1772 m de altitude (Messias et al. 1997).

A maior extensão da área do PEI é ocupada pelos Campos Rupestres, que abrangem toda a área acima da cota de 900 m, onde predominam os solos claro-arenosos associados a quartzito (Messias et al. 1997).

O clima do PEI, segundo a classificação de Köppen (1948), é do tipo Cwb, subtropical/tropical de altitude, com verões quentes e chuvosos e invernos frios e secos. A precipitação média anual é de 2018 mm, concentrada nos meses de outubro a março, e a temperatura média anual é de 21°C, com máxima de 33°C e mínima de 4°C (Messias et al. 1997).

2.2. Coleta de Material Botânico

As espécies *Billbergia elegans* Martius ex Schultes f. e *Neoregelia mucugensis* Leme, foram coletadas durante cinco expedições realizadas ao PEI, entre os meses de abril a outubro de 2010. Quando em floração, os espécimes foram coletados para herborização e foram depositados no Herbário da Universidade Federal de Viçosa (VIC), sob os números 21072, 21073, 21074 (*Billbergia elegans*) e 21100, 21101, 21102 (*Neoregelia mucugensis*). A identificação taxonômica das espécies foi realizada pelo especialista MSc. Thiago dos Santos Coser. Ambas as espécies apresentavam hábito rupícola ou saxícola. Para cada espécie, foram amostrados três indivíduos em condições de sombreamento, localizados em fendas de rochas ou encobertos pela angulação formada pela disposição das rochas; e três indivíduos localizados sobre afloramentos rochosos, a pleno sol. Os indivíduos amostrados pertenciam a populações diferentes, e foram coletadas três folhas completamente expandidas, da região mediana da roseta, de cada indivíduo. As folhas foram fixadas em FAA₅₀ (Johansen 1940), desidratadas até etanol 70% e armazenadas.

2.3. Análises Anatômicas

De cada folha coletada, foram retiradas três amostras da região mediana das folhas, as quais foram incluídas em metacrilato (Historesina, Leica, Heildelberg, Germany), para obtenção de seções transversais. Para as avaliações micromorfométricas, foram obtidos cortes com 5 µm de espessura, que foram corados com azul de toluidina pH 7,2 (O'Brian e McCully 1981). Para cada bloco de material incluído, foram obtidas três lâminas com 15 cortes anatômicos em cada, as quais foram montadas em resina sintética (Permount-Fisher).

Para contagem de estômatos e escamas, três amostras de cada folha coletada foram submetidas à diafanização, utilizando-se solução de hidróxido de sódio 10%, por duas horas, seguida de solução de hipoclorito de sódio 20% até completa clarificação. Após lavagem, o material foi corado com azul de astra e safranina (Kraus e Arduin 1997). As lâminas foram montadas em gelatina glicerizada ou, após desidratação em série etílica, em resina sintética (Permount-Fisher).

As análises micromorfométricas foram realizadas utilizando-se o software AnatiQuanti 2.0 (Aguiar et al. 2007). No material diafanizado, foram calculadas a densidade estomática e a densidade de escamas nas faces abaxial e adaxial da folha. Nos

cortes transversais, foram realizadas as medições das espessuras da lâmina foliar, do parênquima aquífero e do parênquima clorofiliano. Para isto, foram obtidas três medições para cada corte analisado.

A observação e documentação fotográfica foram realizadas utilizando-se fotomicroscópio (modelo AX-70 TRF, Olympus Optical, Tokyo, Japão) equipado com sistema U-Photo com câmara digital acoplada (modelo Spot Insightcolour 3.2.0, Diagnostic Instruments Inc., New York, USA), do Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Viçosa. Para cada lâmina, foram obtidas três fotos aleatórias de cortes ou fragmentos foliares, no caso das diafanizações, padronizando-se sempre o maior campo possível que permitisse a observação integral das estruturas analisadas.

2.4. Análises Morfométricas

Para obtenção da área foliar, foi utilizado o equipamento Leaf Area Measurement System (Delta-T Devices Ltd., Cambridge, England), e o comprimento foliar foi obtido com fita métrica.

2.5. Análises Estatísticas

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias, comparadas pelo teste de Tukey a 5%, utilizando-se o software SAEG 9.1 (2007).

3. RESULTADOS

As duas espécies analisadas apresentaram escamas peltadas distribuídas em fileiras longitudinais em ambas as faces das folhas (fig. 1A-H). As folhas são hipoestomáticas, e os estômatos também se distribuem em fileiras longitudinais, podendo estar total ou parcialmente cobertos pelas escamas (fig. 1E-H). Nas duas espécies, os estômatos se situam no mesmo nível, ou em nível ligeiramente inferior às demais células epidérmicas (fig. 2C-D). Para as duas espécies, as folhas dos indivíduos de sol apresentaram maior densidade de escamas em ambas as faces, quando em comparação com os indivíduos de sombra (tab. 1). A densidade estomática de *Billbergia elegans* foi maior nas folhas de sombra, e não houve diferença significativa para este parâmetro em *Neoregelia mucugensis* (tab. 1). Além disso, a densidade de escamas e estômatos variou entre as duas espécies, mesmo sob as mesmas condições luminosas (tab. 1).

A epiderme é unisseriada em ambas as espécies, e o lúmen celular é bastante reduzido, devido ao espessamento da parede periclinal interna e das paredes anticlinais (fig. 2A-B). Em vista frontal, o contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas ordinárias é sinuoso nas duas faces foliares, e não se observou diferença entre indivíduos de sol e de sombra para esta característica (fig. 2F). A cutícula é pouco evidente, seja nos indivíduos de sol ou de sombra das duas espécies (fig. 2A-E), e em ambas pode-se observar um corpo de sílica no interior das células epidérmicas. No mesofilo de *B. elegans* podem ser observados grupos de fibras esclerenquimáticas voltadas para a face abaxial (fig. 2E), característica não observada em *N. mucugensis*.

Em *N. mucugensis*, observa-se uma hipoderme mecânica, constituída por células de parede espessada, adjacente à epiderme, sendo mais destacada na face adaxial (fig. 2B). Em *B. elegans*, entretanto, esta característica é menos destacada (fig. 2A). As duas espécies apresentam uma hipoderme aquífera voltada para a face adaxial, com células grandes, aclorofiladas e de parede delgada (fig. 3A-D). Observou-se uma maior espessura deste tecido nos indivíduos de sombra de ambas as espécies (tab. 1), sendo que as médias de espessura registradas para a hipoderme aquífera, seja das folhas de sol ou de sombra de *N. mucugensis*, foram maiores que as registradas para as folhas de *B. elegans* sob as mesmas condições (tab. 1).

O parênquima clorofiliano é constituído por células isodiamétricas (fig. 3A-D), e por células braciiformes, que formam canais longitudinais contíguos às câmaras subestomáticas (fig. 3A-D). Os indivíduos de sombra de *B. elegans* apresentaram maior espessura média do parênquima clorofiliano do que os indivíduos de sol, ao passo que em *N. mucugensis*, não houve diferença para este parâmetro (tab. 1). Para as folhas de sol de ambas as espécies, não se verificou diferença na espessura média deste tecido, enquanto em indivíduos de sombra de *B. elegans* foi registrada maior espessura média do que nos indivíduos de *N. mucugensis* sob a mesma condição de luminosidade (tab. 1).

As duas espécies apresentam feixes vasculares colaterais, paralelos entre si, alternando-se feixes de maior calibre com os de menor calibre (fig. 3A-D). Os feixes maiores são completamente envolvidos por fibras, e os de menor calibre possuem calotas de fibras voltadas para o xilema e o floema (fig. 3A-D).

A área foliar, assim como o comprimento foliar, se mostraram maiores nos indivíduos de sombra de ambas as espécies. Para a área foliar não se registrou diferenças significativas entre as duas espécies quando analisadas sob as mesmas

condições. No entanto, observou-se que os indivíduos de sombra de *N. mucugensis* apresentam maior comprimento foliar que indivíduos de *B. elegans* sob as mesmas condições (tab. 1). Para a espessura da lâmina foliar, a média foi maior nos indivíduos de sombra das duas espécies, sendo que para esta condição de luminosidade, não houve diferença de espessura entre as duas espécies. No entanto, para indivíduos desenvolvidos a pleno sol, *N. mucugensis* apresentou folhas com maior espessura média que *B. elegans* (tab. 1).

4. DISCUSSÃO

As respostas das plantas às variações ambientais envolvem uma complexa interação de uma série de características, sejam morfológicas, anatômicas ou fisiológicas, as quais são responsáveis pelo sucesso adaptativo das espécies aos mais diferentes ambientes. Características anatômicas como espessura da epiderme e do parênquima clorofiliano, posição dos estômatos e presença de tricomas, por exemplo, possuem importante correlação com a fotossíntese, e podem ser responsáveis por reduzir o aquecimento foliar e favorecer o resfriamento, mantendo as temperaturas internas em níveis ótimos para os processos fisiológicos (Dickison 2000).

Lenzi et al. (2006) estudaram a variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii*, espécie de Bromeliaceae que se desenvolve sob diferentes condições de luminosidade em ambientes de restinga, e cujas condições são, em muitos aspectos, semelhantes às condições dos campos rupestres. Estes autores identificaram, além de diferenças fenológicas, variações morfológicas como folhas mais curtas, largas e coriáceas nos indivíduos heliófitos, e mais alongadas e estreitas nos indivíduos de sombra. Dimmit (1985) observou que indivíduos de *Tillandsia caput-medusae* crescendo em um ambiente xérico e altamente exposto à radiação desenvolveram uma roseta mais densa e folhas com mais escamas que uma planta crescendo em locais mais úmidos e sombreados, as quais apresentaram superfície foliar mais glabra e filotaxia menos densa. Reitz (1983), por sua vez, registrou variações morfológicas no diâmetro das rosetas, tamanho e coloração das folhas, para as espécies *Aechmea cylindrata*, *Aechmea ornata*, *Bromelia antiachanta* e *Nidularium scheremetiewii*, dependendo do ambiente em que as plantas se estabeleceram. No presente trabalho, igualmente, observou-se a variação morfológica em virtude de diferentes condições luminosas, em

que os indivíduos de sombra apresentaram maior área e comprimento foliar que os indivíduos de sol. Conforme observado por Dimmit (1985), folhas tipicamente mais largas e mais curtas, e mais rígidas e verticais, como observadas em indivíduos que se desenvolvem a pleno sol, provavelmente aumentam a tolerância à seca, além de reduzir a exposição à irradiação solar.

A área foliar específica é uma variável altamente plástica e dependente das condições ambientais, principalmente da luz (Dahlgren et al. 2006). Dessa forma, uma das principais adaptações das plantas a condições de intensa luminosidade é a redução do tamanho e da área foliar, conforme tem sido demonstrado por muitos autores (Markestijn et al. 2007; Sarijeva et al. 2007). Folhas menores ou mais estreitas possuem menor resistência da camada limítrofe, permitindo o resfriamento mais eficiente deste órgão (Parkhurst e Louks 1972; Givnish 1984) e evitando que ocorram temperaturas acima do ótimo para a fotossíntese. Por outro lado, folhas que se desenvolvem em condições limitantes de luz apresentam geralmente maior área foliar específica e maior concentração de pigmentos, o que lhes permite uma melhor captação da luz (Evans e Poorter 2001). Os dados obtidos no presente trabalho para área e comprimento foliar corroboram as observações citadas, visto que os indivíduos desenvolvidos à sombra apresentaram área e comprimento foliar maiores que os indivíduos de sol. Destaca-se ainda que, sob condições de sombreamento, as folhas de *N. mucugensis* apresentaram comprimento médio maior que o de *B. elegans*, indicando que, mesmo sob condições semelhantes, diferentes espécies podem apresentar diferentes respostas às condições ambientais (Markestijn et al. 2007).

Folhas expostas a alta luminosidade tendem a ser mais espessas, e exibem mecanismos eficientes de dissipação do excesso de energia luminosa (Valladares e Niinemets 2008). Estudos têm demonstrado que a maior espessura da lâmina foliar estaria relacionada ao uso mais eficiente da água e menores taxas de transpiração sob condições de alta irradiação (Dickison 2000; Markestijn et al. 2007), condição esta favorecida pela presença de um parênquima aquífero nas espécies aqui estudadas, característica comum na família Bromeliaceae (Benzing 2000). No presente trabalho, no entanto, as médias das espessuras da lâmina foliar e do parênquima aquífero de ambas as espécies, assim como do parênquima clorofiliano em *B. elegans*, se apresentaram maiores para os indivíduos desenvolvidos à sombra. Estes caracteres podem estar relacionados a outros fatores restritivos dos Campos Rupestres, aos quais estas espécies

estão adaptadas, e estudos fisiológicos futuros poderão auxiliar no entendimento das respostas destas espécies a diferentes condições do ambiente.

Benzing (2000), entre outros autores, relataram que as escamas em Bromeliaceae podem estar relacionadas não só a funções como absorção de água e nutrientes, mas também a funções como redução da transpiração e reflexão de luz, visto que a cobertura da epiderme e dos estômatos pelas escamas contribui para a formação de um microclima na superfície foliar (Fahn e Cutler 1992; Dickison 2000). A maior densidade de escamas observada para os indivíduos de sol em relação aos indivíduos de sombra pode ser explicada, primariamente, como reflexo da redução da área foliar nas folhas de sol. Entretanto, esse aumento no número de escamas por unidade de área pode atuar na proteção contra a radiação e na redução da transpiração. O menor número de escamas em *N. mucugensis* em relação a *B. elegans*, seja em indivíduos de sol ou de sombra, além da determinação genética intrínseca deste caráter para as duas espécies, pode ser relacionado também à presença de uma hipoderme esclerificada mais desenvolvida em *N. mucugensis*, a qual contribuiria para minimizar as perdas de água pela transpiração.

Muitos autores têm observado que folhas desenvolvidas a pleno sol geralmente apresentam maior densidade estomática que folhas de sombra, o que implica em maiores taxas transpiratórias, contribuindo para o resfriamento das folhas (Dickison 2000; Rozendal et al. 2006; Markesteijn et al. 2007; Pereira et al. 2009; Rossatto et al. 2010). Conforme observado no presente trabalho, entretanto, apenas *B. elegans* apresentou variação na quantidade de estômatos, sendo a densidade maior nos indivíduos de sombra em relação àqueles de sol, enquanto em *N. mucugensis* não houve variação. Quando expostas a pleno sol, as folhas destas espécies, portanto, devem possuir outros mecanismos de dissipação do excesso de radiação. Rossatto et al. (2010) observaram que, em folhas de sol, a regulação da abertura dos estômatos foi o principal fator limitante da assimilação de CO₂, ressaltando o papel da condutância estomática nestes casos. Dessa forma, sugere-se a complementação dos dados obtidos no presente trabalho com estudos fisiológicos, que avaliem parâmetros relacionados à abertura de estômatos e ao mecanismo fotossintético destas espécies sob as diferentes condições de exposição luminosa.

Outras adaptações a variações na disponibilidade de luz incluem a espessura da parede celular externa e da epiderme das faces adaxial e abaxial, do parênquima paliçádico e lacunoso, razão entre parênquima paliçádico e lacunoso, diâmetro dos

vasos condutores, além do conteúdo e teor de pigmentos (Rozendaal et al. 2006; Markesteijn et al. 2007; Sarijeva et al. 2007; Rossatto 2010). De fato, observou-se folhas mais avermelhadas nas plantas coletadas a pleno sol e mais esverdeadas em plantas sob condições de sombreamento. Como nenhuma análise de quantificação de clorofilas, carotenóides e antocianinas foi realizada no presente trabalho, estudos futuros nesse sentido serão importantes na avaliação quantitativa das respostas destas espécies a estes caracteres, auxiliando e complementando a interpretação dos dados obtidos.

Grande parte dos estudos relacionados a diferenças entre folhas de sol e sombra têm sido realizados com espécies mesófitas arbóreas, em que são comparadas folhas de um mesmo indivíduo que se encontram expostas ao sol com folhas de interior de copa, submetidas a grandes variações das condições microclimáticas (Rozendaal et al. 2006; Markesteijn et al. 2007; Sarijeva et al. 2007; Valladares e Niinemets 2008; Rossatto 2010). No entanto, trabalhos realizados com espécies herbáceas e de ambientes xerofíticos são mais raros e, dessa forma, as interpretações das respostas destas plantas às variações destes ambientes se tornam mais complexas.

Markesteijn et al. (2007) sugeriram que as respostas de folhas de sol e de sombra devem ser avaliadas de acordo com a interação da intensidade luminosa com a disponibilidade hídrica. Essa abordagem em especial deve ser levada em consideração ao se analisar espécies de ambientes como os Campos Rupestres, em que a disponibilidade hídrica é um fator limitante, influenciando diretamente a estrutura das plantas.

A presença de caracteres xeromórficos como: parênquima aquífero, epiderme e hipoderme espessadas e estômatos cobertos pelas escamas, em ambas as espécies estudadas, indica que apesar das variações de luz, o déficit hídrico continua sendo determinante na estrutura morfológica e anatômica, seja em indivíduos de sol ou de sombra. Conforme observado, as respostas das espécies analisadas às variações de luz, em ambientes de sol e de sombra, diferem substancialmente das respostas de plantas mesófitas arbóreas. Tais respostas são observadas especialmente no que se refere à espessura da lâmina foliar, indicando a necessidade de maiores estudos, principalmente fisiológicos, para o melhor entendimento das adaptações destas espécies nestes ambientes.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, T.V., Sant'anna-Santos, B.F., Azevedo, A.A., and 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 adaptive radiation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Coser, T.S. 2008. *Bromeliaceae Juss. dos Campos Rupestres do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: Florística e Aspectos Fenológicos*. Dissertação (Mestrado em Botânica). Universidade Federal de Viçosa, MG, Brasil.
- Coste, S., Roggy, J.C., Imbert, P., Born, C., Bonal, D., and Dreyer E. 2005. Leaf photosynthetic traits of 14 tropical rain forest species in relation to leaf nitrogen concentration and shade tolerance. *Tree Physiology* **25**: 1127-1137.
- Dahlgren, J.P., Eriksson, O., Bolmgren, K., Strindell, M., and Ehrlen, J. 2006. Specific leaf area as a superior predictor of changes in field layer abundance during forest succession. *Journal of Vegetation Science* **17**: 577-582.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Academic Press, San Diego.
- Dimmit, M.A. 1985. Intraspecific variation in *Tillandsia*: selecting superior forms. *Journal of Bromeliad Society* **19**: 101-103.
- Evans, J.R., and Poorter. H. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment* **24**: 755-767.
- Fahn, A., and Cutler, D.F. 1992. Xerophytes. *In Encyclopedia of plant anatomy*. Band XIII, Teil 3. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Giulietti, A.M., Harley, R.M., Queiroz, L.P., Wanderley, M.G.L., and Pirani, J.R. 2000. Caracterização e endemismos nos campos rupestres da cadeia do espinhaço. *In Tópicos Atuais em Botânica. Edited by T.B. Cavalcanti e B.M.T Walter*. SBB/Embrapa: Brasília. Pp. 311-318.
- Giulietti, A.M., Menezes, N.L., Pirani, J.R., Wanderley, M.G.L. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* **9**: 1-151.
- Giulietti, A.M., Pirani, J.R., Harley, R.M. 1997. Espinhaço range region, eastern Brazil. *In Centres of Plant Diversity: A Guide and Strategy for their Conservation. Edited*

- by S.D. Davis, V.H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos, A.C. Hamilton. IUCN Publication Unity, v. 3, Cambridge. Pp. 397-404.
- Givnish, T.J. 1984. Leaf and canopy adaptations in tropical forests. *In* Physiological ecology of plants in the wet tropics. *Edited by* E. Medina, H. A. Mooney, and C. Vasquez-Yanes. W. Junk, The Hague, Netherlands. Pp 51-84.
- Gratani, L., Covone, F., and Larcher, W. 2006. Leaf plasticity in response to light of three evergreen species of the Mediterranean maquis. *Trees* **20**: 549-558.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. 1st edn. McGraw-Hill, New York.
- Köppen, W. 1948. Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra. Fondo de Cultura Económica, México.
- Kraus, J.E., and Arduin, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. EDUR, Rio de Janeiro.
- Lenzi, M., Matos, J.Z., and Orth, A.I. 2006. Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). *Acta Botanica Brasilica* **20**: 487-500.
- Luther, H.E. 2008. An alphabetical list of bromeliad binomials. 11th edn. The Bromeliad Society International, Sarasota.
- Markesteijn, L., Poorter, L., and Bongers, F. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany* **94**(4): 515-525.
- Messias, M.C.T.B., Dias, S.J.L., Roschel, M.B., Souza, H.C., Silva, J.L., and Matos, A.V.M. 1997. Levantamento florístico das matas e distribuição de algumas espécies endêmicas da região na área do Parque do Itacolomi. UFOP / BIRD / IEF / PROFLORESTA. Relatório Técnico (polígrafo), Ouro Preto, MG, Brazil.
- O'Brian, P.P., and McCully, M.E. 1981. The study of plants structure principles and select methods. Termarcaphi Pty. Ltda, Melbourne, Australia.
- Parkhurst, D.F., and Loucks, O.L. 1972. Optimal leaf size in relation to environment. *Journal of Ecology* **60**: 505-537.
- Pereira, D.C., Barros, C.F., and 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 costal plain. *Acta Botanica Brasilica* **23**: 267-273.
- Reitz, R. 1983. Bromeliáceas e a malária – bromélia endêmica. *In* Flora Ilustrada Catarinense. Parte 1, fasc. Bromélia. *Edited by* R. Reitz. Herbário Barbosa-Rodrigues, Itajaí. Pp. 1-559.

- Rossatto, D.R., Takahashi, F.S.C., Silva, L.C.R., and Franco, A.C. 2010. Características funcionais de folhas de sol e sombra de espécies arbóreas em uma mata de galeria no Distrito Federal, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **24**: 640-647.
- Rozendaal, D.M.A., Hurtado, V.H., and Poorter, L. 2006. Plasticity in leaf traits of 38 tropical tree species in response to light; relationships with light demand and adult stature. *Functional Ecology* **20**: 207-216.
- SAEG. 2007. Sistema para Análises Estatísticas, Versão 9.1. Fundação Arthur Bernardes, UFV, Viçosa.
- Sarijeva, G., Knapp, M., and 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.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1974. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(1): 1-658.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1977. Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(2): 663-1492.
- Smith, L.B., and Downs, R.J. 1979. Bromelioideae (Bromeliaceae). *Flora Neotropica Monograph* **14**(3): 1493-2142.
- Tomlinson, P.B. 1969. Comelinales – Zingiberales. *In Anatomy of the Monocotyledons. Vol. 3. Edited by C.R. Metcalfe. Oxford University Press, London. Pp.193-294.*
- Valladares, F., and Niinemets, U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics* **39**: 237-257.

Tabela 1 – Caracteres morfológicos e anatômicos de *Billbergia elegans* e *Neoregelia mucugensis* coletadas em ambientes de sol e de sombra.

Característica	<i>Billbergia elegans</i>		<i>Neoregelia mucugensis</i>	
	Sol	Sombra	Sol	Sombra
Área foliar (cm ²)	151.68 Ba	309.6 Aa	150.08 Ba	287.55 Aa
Comprimento foliar (cm)	25.12 Ba	43.95 Ab	24.41 Ba	67.27 Aa
Espessura foliar (µm)	586.2 Bb	757.27 Aa	628.32 Ba	762.74 Aa
Espessura par. clorofiliano (µm)	455.04 Ba	567.85 Aa	454.1 Aa	462.59 Ab
Espessura par. aquífero (µm)	116.06 Bb	176.18 Ab	144.86 Ba	277.50 Aa
Dens. Escamas face adaxial (nº mm ⁻²)	14.03 Aa	8.14 Ba	9.56 Ab	1.40 Bb
Dens. Escamas face abaxial (nº mm ⁻²)	12.39 Aa	9.62 Ba	7.66 Ab	6.89 Bb
Densidade Estomática (nº mm ⁻²)	16.83 Bb	18.58 Ab	32.86 Aa	36.67 Aa

Médias seguidas pela mesma letra não diferem entre si pelo teste de Tukey, a 5% de probabilidade. Letras maiúsculas comparam condições de luz (sol e sombra) em uma mesma espécie. Letras minúsculas comparam a mesma condição de luz em espécies diferentes.

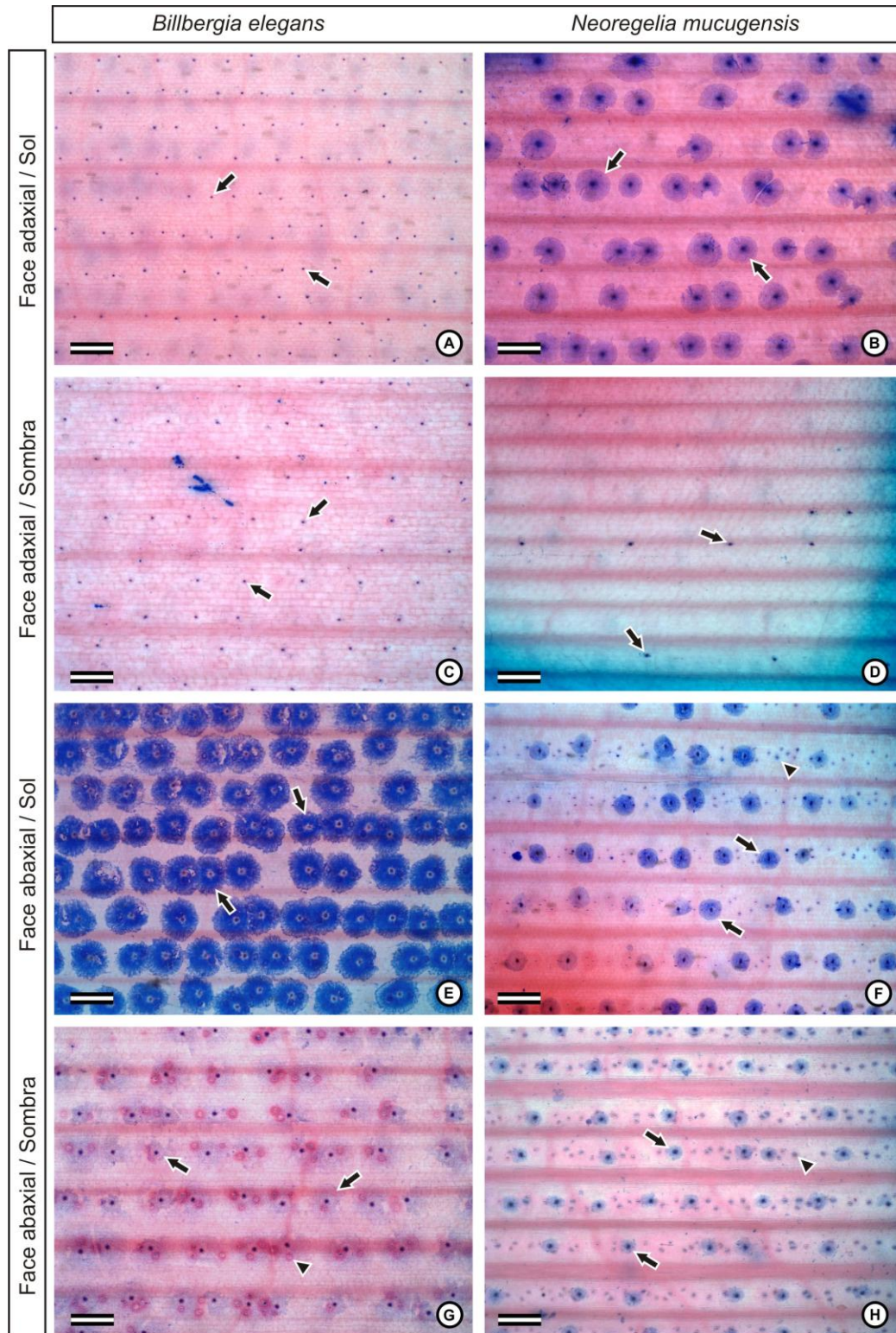


Figura 1. Superfície foliar de espécies de Bromeliaceae (diafanização). A, C, E, G. *Billbergia elegans*. B, D, F, H. *Neoregelia mucugensis*. Setas indicam escamas ou inserção de escamas. Pontas de seta indicam a posição de estômatos. Barras = 300 μ m.

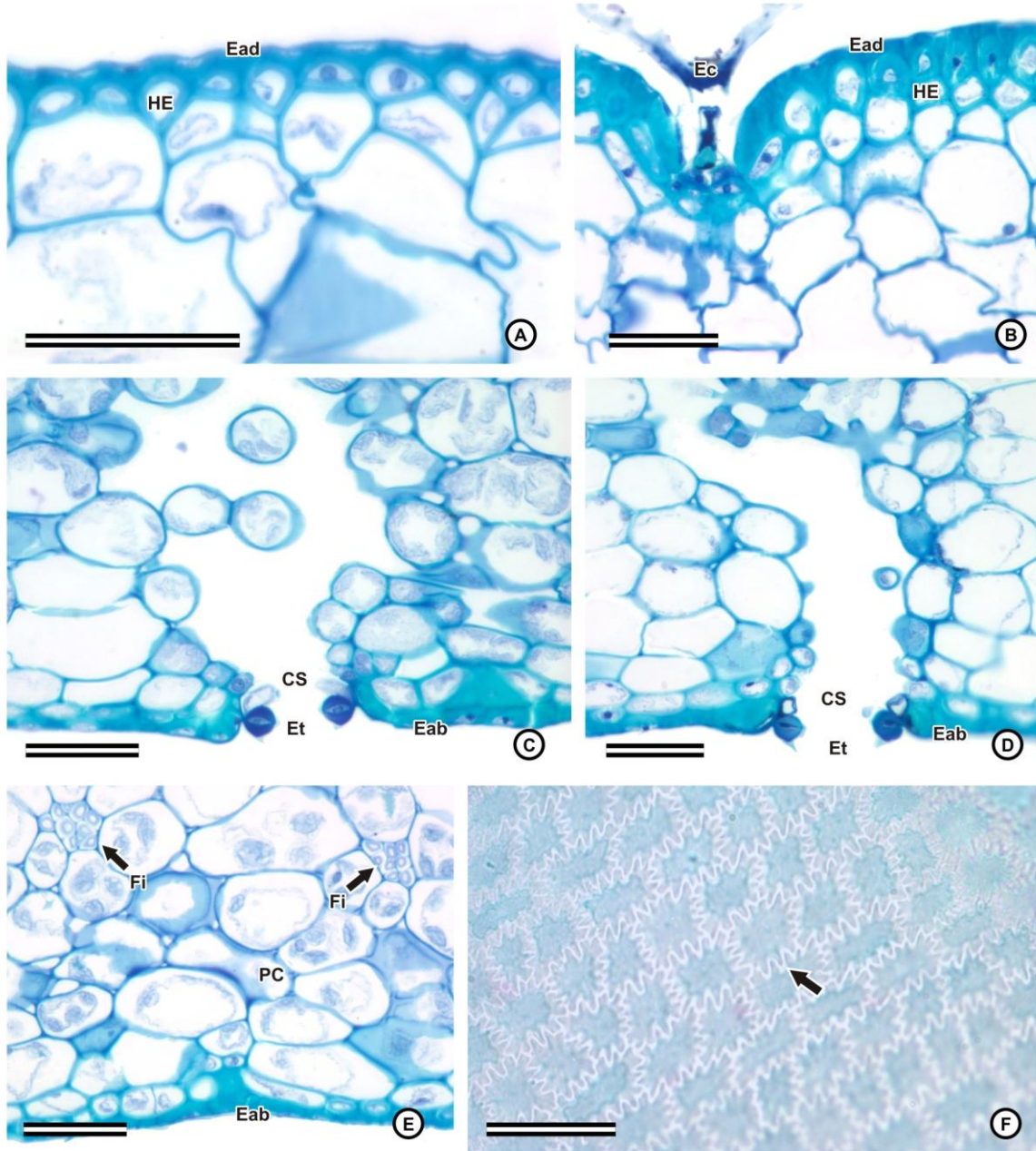


Figura 2. A-E. Seção transversal foliar de espécies de Bromeliaceae. F. Vista frontal (diafanização). A, C, E. *Billbergia elegans*. B, D, F. *Neoregelia mucugensis*. A-B. Detalhe da face adaxial. C-D. Detalhe de estômatos na face abaxial. E. Detalhe da face abaxial, mostrando grupos de fibras. F. Seta indica sinuosidade da parede anticlinal das células epidérmicas. CS: câmara subestomática; Eab: epiderme da face abaxial; Ead: epiderme da face adaxial; Ec: escama; Et: estômato; Fi: fibras; HE: hipoderme esclerificada; PC parênquima clorofiliano. Barras = 50 μm .

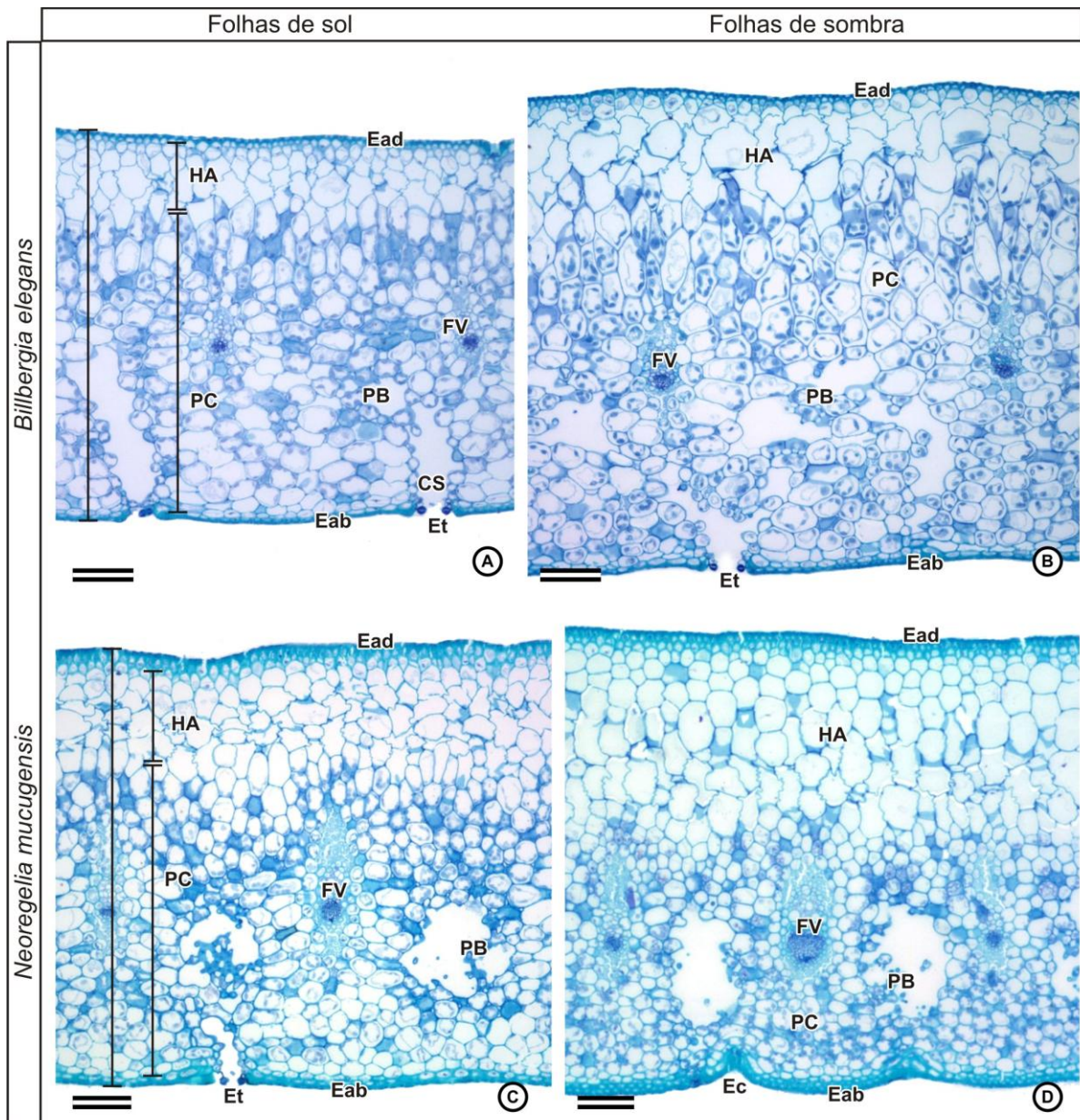


Figura 3. Estrutura da lâmina foliar de espécies de Bromeliaceae (seção transversal). A-B. *Billbergia elegans*. C-D. *Neoregelia mucugensis*. A e C. Visão geral da estrutura de folha de sol. B e D. Visão geral da estrutura de folha de sombra. CS: câmara subestomática; Eab: epiderme da face abaxial; Ead: epiderme da face adaxial; Ec: inserção de escama; Et: estômato; FV: feixe vascular; HA: hipoderme aquífera; PB: parênquima braciforme; PC: parênquima clorofiliano. Linhas verticais em A e C indicam as medidas que foram realizadas em cada corte. Barras = 100 μ m.

CONCLUSÕES GERAIS

Caracteres anatômicos como: hipoderme aquífera; canais de ar formados por células braciformes; estômatos cobertos por escamas e em sulcos longitudinais; sinuosidades nas paredes anticlinais das células epidérmicas; complexo epiderme-hipoderme espessado; grupos de fibras; calotas de fibras nos feixes vasculares; e corpos de sílica, constituem importantes adaptações às condições de estresse observadas nos Campos Rupestres do Parque Estadual do Itacolomi.

Alguns caracteres anatômicos observados, como forma das células do escudo das escamas, forma das células da hipoderme aquífera, posição da hipoderme aquífera, grupos de fibras na hipoderme, calotas de fibras nos feixes vasculares, contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas e presença de hipoderme mecânica na face adaxial da folha apresentaram valor taxonômico, podendo ser usados como diagnósticos na circunscrição de alguns táxons.

As diferentes condições microclimáticas podem resultar em variações entre indivíduos da mesma espécie. As respostas das espécies analisadas, neste trabalho, às variações de luminosidade, em condições de sol e de sombra, mostraram maior área, comprimento e espessura da lâmina foliar em condições de sobreamento. No que se refere à espessura foliar, este dado difere das respostas relatadas na literatura para plantas mesófitas arbóreas. Tais respostas indicam a necessidade de realização de estudos complementares, principalmente de cunho fisiológico, para auxiliar nas interpretações das adaptações destas espécies a estes ambientes.