

Universidade Federal de Juiz de Fora  
Pós-graduação em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais

**Flávia Bonizol Ferrari**

**ESTRATÉGIAS ANATÔMICAS DE EPÍFTAS VASCULARES DO PARQUE  
ESTADUAL DO IBITIPOCA, MG, BRASIL**

JUIZ DE FORA  
2019

**Flávia Bonizol Ferrari**

**ESTRATÉGIAS ANATÔMICAS DE EPÍFTAS VASCULARES DO PARQUE  
ESTADUAL DO IBITIPOCA, MG, BRASIL**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, da Universidade Federal de Juiz de Fora, como parte dos requisitos necessários à obtenção do Título de Doutora em Ecologia Aplicada ao Manejo e Conservação de Recursos Naturais.

**Orientador: Prof. Dr. Luiz Menini Neto**

**Co-orientadora: Prof. Dr<sup>a</sup>. Nádia Sílvia Somavilla**

Juiz de Fora  
Março de 2019

À minha irmã Fernanda, pelo apoio e  
compreensão nessa nossa jornada acadêmica...

## AGRADECIMENTOS

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia – PGECOL, pela oportunidade de desenvolvimento deste trabalho.

À Universidade Federal de Juiz de Fora, pela bolsa concedida de Apoio à qualificação, PROQUALI.

Ao IEF pela concessão da licença para a realização deste trabalho.

Ao Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB) e seus funcionários pelo apoio durante as coletas.

Ao laboratório de Microscopia Eletrônica da Universidade de Brasília (UNB) pelo processamento do material e confecção das fotos de MEV.

Ao Prof. Dr. Luiz Menini Neto, pela oportunidade, pela brilhante orientação e pela confiança em mim para trabalhar com a anatomia das epífitas de Ibitipoca.

À Prof. Dr<sup>a</sup>. Nádia Somavilla, minha co-orientadora, por acreditar no meu trabalho e por toda a contribuição desde o projeto até a tese.

À banca de qualificação de doutorado pelas contribuições.

À banca examinadora, pelo aceite e contribuição para a melhoria do trabalho.

À Samyra Furtado, pela ajuda nas coletas no PEIB e pelas discussões durante a redação da tese.

Aos professores do Departamento de Botânica, Andréa, Fabrício, Ana Paula, Luciana, Paulo, Gustavo, Vinícius, Daniel, Cristiano e Henrique, pela convivência, apoio e compreensão em relação aos vários momentos de trabalho no laboratório de Anatomia Vegetal e pelo meu afastamento para a finalização da tese.

Ao Wandinho, por todo o apoio e incentivo para que eu fizesse o doutorado. Obrigado por poder contar com você!

À Cristina, que sempre deixou o laboratório de Anatomia Vegetal limpo e em condições para a execução dos trabalhos.

À bióloga Larissa Vilanni Rippel, ajuda constante durante todo o doutorado, sempre muito competente e responsável. Laris, sem você tudo teria sido muito mais difícil!

Aos biólogos Matheus Resende e Thiago Marques, do Laboratório de Anatomia Vegetal. Obrigada pela companhia e ajuda na confecção das lâminas.

Aos meus pais, que sempre acreditaram que eu chegaria até aqui.

À minha irmã, Fernanda, pelas nossas intermináveis conversas sobre a vida acadêmica, pelo amor e carinho.

À minha tia Mariza pelo incentivo, apoio e ajuda durante o doutorado.

Ao Rico, Allegra, Maloca, Paçoquinha, Lila e Zeca, pelos momentos de alegria e carinho.

A todos aqueles, que direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

## LISTA DE FIGURAS

### Capítulo 1

- Figura 1- Cortes transversais de *Tillandsia gardneri*, *Tillandsia geminiflora*, *Billbergia distachia*, *Octomeria crassifolia*, *Bulbophyllum micropetaliforme* e *Peperomia mandioccana*. Dissociação da epiderme da folha de *Maxillaria subulata* .. 35
- Figura 2- Dissociações epidérmicas da folha de *Cochlidium punctatum*, *Hadrolaelia coccinea* e *Anthurium minarum*. Cortes transversais da folha de *Philodendron appendiculatum*, *Stelis caespitosa*, *Peperomia diaphanoides* e *Vriesea penduliflora* .. 36
- Figura 3- Dissociação epidérmica da folha de *Dichaea cogniauxiana* e *Anthurium minarum*. Cortes transversais de *Microgramma squamulosa*, *Anthurium minarum*, *Tillandsia gardneri* e *Tillandsia geminiflora*. Microscopia eletrônica de varredura da folha *Anthurium minarum* ..... 37
- Figura 4- Cortes transversais da folha de *Epidendrum pseudodiforme*, *Vriesea penduliflora* e *Hymenophyllum polyanthos*. Dissociação epidérmica da folha de *Bulbophyllum micropetaliforme*, *Anthurium minarum*, *Nematanthus strigillosus*, *Hillia parasitica* e *Griselinia ruscifolia* ..... 38
- Figura 5- Cortes transversais da folha de *Maxillaria subulata*, *Pleurothallis rubens*, *Bifrenaria vitelina*, *Promenaea xanthina*, *Peperomia mandioccana* e *Nematanthus strigillosus*. Microscopia eletrônica de varredura de *Nematanthus strigillosus* ..... 39
- Figura 6- Cortes transversais da folha de *Pecluma pectinatiformis*, *Pleopeltis macrocarpa*, *Pleopeltis hirsutissima* e *Tillandsia gardneri*. Dissociação epidérmica da folha de *Asplenium auritum* e *Serpocaulon catharinae*. Microscopia eletrônica de varredura de *Pleopeltis macrocarpa* e *Hymenophyllum polyanthos* ..... 40
- Figura 7- Cortes transversais da folha de *Bulbophyllum micropetaliforme*, *Maxillaria subulata*, *Dichaea cogniauxiana*, *Hillia parasitica*, *Nematanthus strigillosus*, *Tillandsia gardneri*, *Vriesea penduliflora* ..... 41
- Figura 8- Cortes transversais da folha de *Billbergia distachia*, *Nidularium ferdinandocoburgii*, *Tillandsia usneoides*, *Microgramma squamulosa*, *Hadrolaelia coccinea*, *Scaphyglottis modesta*, *Gomesa glaziovii* e *Prostechea allemanooides* ..... 42
- Figura 9- Cortes transversais da folha de *Cochlidium punctatum*, *Anthurium minarum*, *Pleopeltis hirsutissima*, *Vriesea penduliflora*, *Tillandsia stricta* e *Peperomia mandioccana*..... 43
- Figura 10- Cortes transversais da folha de *Anthurium minarum*, *Philodendron appendiculatum*, *Serpocaulon catharinae*, *Pleopeltis macrocarpa*, *Microgramma squamulosa*, *Pleopeltis hirsutissima*, *Griselinia ruscifolia*, *Prostechea allemanooides* e *Pecluma pectinatiformis* ..... 44
- Figura 11- Análise de UPGMA dos caracteres qualitativos das espécies de epífitas do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 45

Figura 12- Análise de PCA dos caracteres quantitativos das espécies de epífitas do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 48

Figura 13- Boxplot das espessuras foliares das espécies de epífitas do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 50

## **Capítulo 2**

Figura 1- Localização do Parque Estadual do Ibitipoca e cotas altitudinais das coletas. 81

Figura 2 - Subfitofisionomias ocorrentes nas nanoflorestas do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 82

.

## LISTA DE TABELAS

### Capítulo 1

Tabela 1- Material coletado na nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca com as respectivas autorias e vouchers ..... 23

Tabela 2- Caracteres anatômicos qualitativos das espécies de epífitas vasculares avaliadas utilizados na análise de UPGMA ..... 26

### Capítulo 2

Tabela 1- Espécies coletadas no Parque Estadual do Ibitipoca com os respectivos locais de coleta e cotas altitudinais ..... 83

Tabela 2- Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Bifrenaria vitelina* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 86

Tabela 3 - Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Pleopeltis macrocarpa* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 86

Tabela 4 Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Vriesea bituminosa* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 87

Tabela 5 - Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Hadrolaelia coccinea* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 87

Tabela 6 - Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Pleopeltis hirsutissima* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 88

Tabela 7 - Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Tillandsia stricta* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca ..... 88

## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	10
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	13
CAPÍTULO 1 - A anatomia foliar das epífitas vasculares das nanoflorestas nebulares é taxonomicamente ou funcionalmente determinada?.	16
RESUMO .....	17
ABSTRACT.....	19
INTRODUÇÃO .....	20
MATERIAL E MÉTODOS .....	22
RESULTADOS .....	27
DISCUSSÃO .....	51
CONCLUSÕES .....	59
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	60
ANEXOS .....	68
CAPÍTULO 2 - Plasticidade foliar de epífitas vasculares em nanoflorestas nebulares da Floresta Atlântica .....	75
RESUMO .....	76
ABSTRACT.....	77
INTRODUÇÃO .....	78
MATERIAL E MÉTODOS .....	80
RESULTADOS.....	85
DISCUSSÃO .....	91
CONCLUSÕES .....	94
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	95
CONCLUSÕES FINAIS .....	99
ANEXOS .....	100

## Estratégias anatômicas de epífitas vasculares do Parque Estadual do Ibitipoca, MG, Brasil

### INTRODUÇÃO GERAL

Epífitas são plantas que germinam e enraízam não parasiticamente e desenvolvem todos os seus estágios de vida sobre outras plantas, utilizando-se delas apenas como suporte, mas não dos nutrientes da planta em que se apoiam, as quais são denominadas forófitos (Benzing 1987; Zotz 2016). São plantas importantes na biodiversidade das florestas tropicais do mundo, contabilizando cerca de 10% das plantas vasculares, com aproximadamente 25.000 espécies distribuídas em 84 famílias (Kress 1986; Mantovani 2000; Coxson & Nadkarni 1995). A capacidade de elaborar grande quantidade de biomassa suspensa, associada à retenção de água e detritos, confere às epífitas um importante papel na produtividade primária, além de funcionarem como bioindicadoras do estágio sucessional da floresta, da interferência antrópica no ambiente e contribuírem com recursos alimentares para a fauna do dossel (Budowski 1965; Nadkarni 1986; Aguiar *et al.* 1981; Waechter 1992).

São principalmente representadas, em termos de riqueza, pelas monocotiledôneas, devido à grande representatividade das famílias Orchidaceae e Bromeliaceae; pelas samambaias, em especial pelas Aspleniaceae, Hymenophyllaceae e Polypodiaceae e pelas eudicotiledôneas, terceiro grupo mais rico, com indivíduos distribuídos, principalmente, nas famílias Cactaceae, Ericaceae, Gesneriaceae e Piperaceae (Dubuisson *et al.* 2008).

A distribuição das epífitas ao longo dos forófitos varia, principalmente, em função da intensidade luminosa, altitude, características do súber do forófito e disponibilidade hídrica (Wolf 1994; Basset *et al.* 2003; Mucunguzi 2007). O déficit hídrico é o maior problema enfrentado pelas epífitas, refletindo estratégias morfoanatômicas e fisiológicas que visam maximizar o uso eficiente da água e minimizar a perda, tais como, folhas com características xeromórficas, tricomas absorventes, órgãos armazenadores de água, metabolismo C<sub>3</sub> ou CAM, crescimento lento e poiquiloidria (Benzing 1987, Zotz 2016).

A capacidade que as plantas possuem em alterar caracteres fenotípicos em decorrência da interação com diferentes ambientes contribui para a sua estabilidade funcional, em especial quando a plasticidade fenotípica age sobre caracteres ligados à sobrevivência, tornando-se imprescindível à adaptação (Faleiro & Saiki 2007). As variações microclimáticas de intensidade luminosa, umidade relativa do ar e velocidade do vento, em particular, promovem

alterações na organização estrutural e fisiológica das folhas durante o seu desenvolvimento (Vogelmann & Martin 1993; Svenning 2000). Muitos caracteres morfológicos e anatômicos de um indivíduo variam dependendo da arquitetura da espécie, do microambiente, do estágio desenvolvimento e do grau de restrição ecológica onde se iniciou o crescimento (King 1996; Kohyama 1987; Portela *et al.* 2003).

A micromorfometria foliar é uma ferramenta importante na compreensão das estratégias adaptativas das plantas, quer seja em resposta aos diversos estresses ambientais ou em relação aos hábitos das plantas. A avaliação quantitativa dos tecidos, como espessura da epiderme, mesófilo e limbo foliar, densidade estomática, além de outras, como presença de tricomas e espessura da cutícula, objetivam elucidar a relação entre trocas gasosas, perda e absorção de água e estrutura foliar (Abrams *et al.* 1994).

A abundância e a diversidade de epífitas são fortemente influenciadas pelas mudanças de condições ecológicas ao longo de gradientes altitudinais e latitudinais (Gentry & Dodson 1987; Gentry 1988). O Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), localizado no sudeste de Minas Gerais, está inserido no Domínio Fitogeográfico da Floresta Atlântica e abriga um mosaico de fisionomias campestres e florestais, com predominância do campo rupestre, de grande riqueza florística e espécies endêmicas. No PEIB, destaca-se a influência do relevo sobre o clima devido à altitude e topografia diferenciadas, originando microclimas com variações consideráveis de umidade, temperatura e ventos, influenciando na distribuição das espécies (Costa *et al.* 1998).

Dentro da fisionomia florestal do Parque, destacam-se as nanoflorestas nebulares, ocorrentes em cerca de 16% de sua área, e ocorrendo em diferentes altitudes e sendo caracterizadas pela umidade, alta densidade de arbustos e árvores de pequena estatura, variando entre três e cinco metros de altura. Essas formações se destacam por reterem a umidade da neblina, possibilitando grande abundância e riqueza de indivíduos epifíticos. As nanoflorestas nebulares apresentam subfitofisionomias distintas, dentre elas tenuissólica húmifera e tenuissólica e crassissólica arenosas, sendo a primeira associada às entradas de grutas, onde há menor temperatura e maior acúmulo de sedimento e água e, as outras duas, gradativamente menos densas e úmidas, com maiores temperaturas, no limite das nanoflorestas com o campo (Oliveira-Filho *et al.* 2013).

Levantamentos florísticos de epífitas vasculares têm sido evidenciados por vários autores (*e.g.*, Nieder *et al.* 2001; Arévalo & Betancur 2004; Menini Neto *et al.* 2009; Buzato *et al.* 2008; Bianchi *et al.* 2012; Leitman *et al.* 2014), porém, poucos trabalhos ressaltam a caracterização anatômica e a avaliação micromorfométrica de espécies epifíticas em diferentes ambientes.

Levando em consideração a importância da conservação e representatividade das epífitas nas florestas tropicais e a diversidade dos ambientes de ocorrência das epífitas nas fitofisionomias destacadas acima, esse trabalho busca caracterizar 40 espécies de epífitas vasculares pertencentes a 30 gêneros e 10 famílias e fornecer dados que permitam avaliar a estrutura foliar de seis espécies epifíticas frente às variações ambientais e se as mesmas demonstram ou não plasticidade fenotípica em resposta aos fatores abióticos mensurados no campo. Além disso, os resultados podem fornecer subsídios que embasem iniciativas de conservação da flora epifítica do PEIB.

Os objetivos desse trabalho foram:

- caracterizar anatomicamente a estrutura foliar de 40 espécies epifíticas ocorrentes no PEIB e relacioná-las com a taxonomia do grupo e com o hábito epifítico;
- avaliar quantitativamente a estrutura foliar de seis espécies de epífitas vasculares que ocorrem simultaneamente em três subfitofisionomias de nanoflorestas nebulares, em diferentes altitudes no PEIB;
- verificar se os fatores abióticos como intensidade luminosa, umidade relativa do ar e temperatura influenciam na variação dos caracteres anatômicos foliares, denotando ou não plasticidade fenotípica adaptativa;

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M. D.; Kubiske, M. E.; Mostoller, S. A. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology*. 75: 123-133.
- Aguiar, L. W.; Citadine-Zanette, V.; Martau, L.; Backes, A. 1981. Composição florística de epífitos vasculares numa área localizada no município de Montenegro e Triunfo, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia*. 28: 55-93.
- Arévalo, R.; Betancur, J. 2004. Diversidad de epífitas vasculares em cuatro bosques del sector suroriental de la serranía de Chiriquete, Guayana colombiana. *Caldasia*. 26: 359-380.
- Basset, Y.; Hammond, P. M.; Barrios, H.; Holloway, J. D.; Miller, S. E. 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. In: Basset, Y.; Novotny, V.; Miller, S. E.; Kitching, L. R. (Eds.). *Arthropods of tropical forests: spatio-temporal dynamics and resource use in canopy*. Cambridge University Press, New York, p. 17-27.
- Benzing, D. H. 1987. Vascular epiphytism: taxonomic participation and adaptive diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 74: 183-204.
- Bianchi, J. S.; Bento, C. M.; Kersten, R. A. 2012. Epífitas vasculares de uma área de ecótono entre as Florestas Ombrófilas densa e mista, no Parque Estadual do Marumbi, PR. *Estudos de Biologia: ambiente e diversidade* 82: 37-44.
- Budowski, G. 1965. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional process. *Turrialba*. 15: 40-42.
- Buzatto, C. R.; Severo, B. M. A.; Waechter, J. L. 2008. Composição florística e distribuição ecológica de epífitos vasculares na Floresta Nacional de Passo Fundo, Rio Grande do Sul, *Iheringia*. 63: 231-239.
- Costa, C. M. R.; Herrmann, G.; Martins, C. S. 1988. Biodiversidade em Minas Gerais: Um Atlas para sua conservação. Belo Horizonte: Fundação Biodiversitas.
- Coxson, D. S.; Nadkarni, N. M. 1995. Ecological roles of the epiphytes in nutrient cycles of Forest Ecosystems. In: Lowman, M. D.; Nadkarni, N. M. (Eds.). *Forest Canopies*. New York: Academic Press, p. 225-251.
- Dubuisson, J.-Y.; Schneider, H.; Hennequin, S. 2008. Epiphytism in ferns: diversity and history. *Comptes Rendus Biologies*. 331: 1-9.
- Faleiro, W.; Saiki, P. T. O. 2007. Morfologia foliar de cinco fitofisionomias de cerrado do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO. *Revista Brasileira de Biociências*. 5: 687-689.

- Gentry, A. H.; Dodson, C. H. 1987. Diversity and biogeography of neotropical vascular epiphytes. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 74: 205-233.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 75: 1-34.
- King, D. A. 1996. Allometry and life history of tropical trees. *Journal of Tropical Ecology*. 12: 25-44.
- Kohyama, T.; Hotta, M. 1987. Significance of architecture and allometry in saplings. *Functional Ecology*. 1: 399-404.
- Kress, W. J. 1986. A symposium. The biology of tropical epiphytes. *Selbyana*. 9: 1-22.
- Leitman, P.; Amorin, A.; Menini Neto, L.; Forzza, R. C. 2014. Epiphytic angiosperms in a mountain forest in southern Bahia, Brazil. *Biota Neotropica*. 14: 1-12.
- Mantovani, A. 2000. Leaf orientation in epiphytic aroids: effects on water and temperature balances of the leaves. *Leandra*. 15: 91-103.
- Menini Neto, L., Forzza, R.C., Zappi, D. 2009. Angiosperm epiphytes as conservation indicators in forest fragments: A case study from southeastern Minas Gerais, Brazil. *Biodiversity Conservation*. 18: 3785-3807
- Mucunguzi, P. 2007. Diversity and distribution of vascular epiphytes in the forest lower canopy in Kibale National Park, western Uganda. *African Journal of Ecology*. 45: 120-125.
- Nadikarni, N. M. 1986. An ecological overview and checklist of epiphytes in the Monteverde Cloud Forest. *Brenesia*. 24: 55-62.
- Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M., Barthlott, W. 2001. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica*. 32: 385-396.
- Oliveira-Filho, A. T.; Fontes, M. A. L.; Viana, P. L.; Valente, A. S. M.; Salimena, F. R. G.; Ferreira, F. M. 2013. O mosaico de fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza, R. C.; Menini Neto, L.; Salimena, F. R. G.; Zappi, D. In: *Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno*. Editora UFJF, Juiz de Fora.
- Portela, R. C.; Santos, F. A. M. 2003. Alometria de plântulas e jovens espécies arbóreas: copa x altura. *Biota Neotropica*. 3: 1-5.
- Svennig, J.-C. 2000. Small canopy gaps influence plant distribution in the rain forest understory. *Biotropica*. 32: 252-261.

- Vogelmann, T. C.; Martin, G. 1993. The functional significance of palisade tissue: penetrating of directional versus diffuse light. *Plant, Cell and Environment*. 16: 65-72.
- Waechter, J. L. 1992. O epifitismo vascular na planície costeira do Rio Grande do Sul. Tese de doutorado. Universidade de São Carlos, São Carlos, São Paulo.
- Wolf, J. H. D. 1994. Factors controlling the distribution of vascular and non-vascular epiphytes in the Northern Andes. *Vegetation*. 112: 15-25.
- Zotz, G. 2016. *Plants on Plants - The Biology of Vascular Epiphytes*. Springer, Germany 300p.

## Capítulo 1

A anatomia foliar das epífitas vasculares das nanoflorestas nebulares é taxonomicamente ou funcionalmente determinada?

## RESUMO

Alterações anatômicas são decisivas na capacidade de adaptação das espécies a diferentes condições ambientais, resultando na exploração de novos nichos e aumento da tolerância ambiental. Os caracteres anatômicos podem variar em função de fatores abióticos como temperatura, luminosidade, umidade relativa do ar, velocidade do vento e disponibilidade de água. As folhas revelam que o estresse, principalmente o hídrico, é uma importante força seletiva ao desenvolvimento de estratégias para a aquisição e armazenamento de água pelas plantas. As condições adversas de baixa luminosidade e déficit hídrico e nutricional aos quais as epífitas estão submetidas implicam no desenvolvimento de adaptações anatômicas foliares que garantam a sobrevivência destas espécies em ambientes sombreados e de escassez hídrica e nutricional. A anatomia é uma importante ferramenta no entendimento das estratégias adaptativas das plantas, pois avaliações quantitativas e qualitativas dos tecidos podem elucidar a relação entre trocas gasosas, absorção de água e a estrutura da folha. Diante do reduzido número de informações sobre a anatomia de epífitas, foi realizada a caracterização anatômica foliar de 40 espécies epifíticas ocorrentes nas nanoflorestas do Parque Estadual do Ibitipoca, relacionando os caracteres anatômicos à taxonomia do grupo e às condições de epifitismo. Foram realizados cortes transversais e dissociações epidérmicas da região mediana de folhas de cinco indivíduos de cada espécie. O material foi processado, corado e montado seguindo técnicas usuais em Anatomia Vegetal. Foram realizadas medidas micromorfológicas de cortes transversais e de dissociação epidérmica. Também foram realizadas análises de agrupamento e ordenação de caracteres qualitativos e quantitativos através dos métodos de UPGMA e PCA, respectivamente. Das 40 espécies analisadas, 19 apresentaram cutícula fina e 17 espécies, cutícula espessa. Em três espécies de Orchidaceae a cutícula da face adaxial é espessa e da abaxial é fina, ocorrendo o inverso apenas em *Nematanthus strigillosus*. A maioria das espécies é hipostomática, com estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas. As espécies podem ser glabras ou apresentarem diferentes tipos de tricomas, como: tricomas glandulares em várias espécies de Orchidaceae, em *Peperomia* e em *Nematanthus strigillosus*; tricomas tectores em *N. strigillosus*, *P. mandioccana*, *Pecluma pectinatiformis* e em *Hymenophyllum polyanthos*; tricomas claviformes em quatro espécies de samambaias e escamas foram observadas em todas as Bromeliaceae e *Pleopeltis*. Hipoderme aquífera ou tecido parenquimático armazenador de água foram observados em todas as espécies de Orchidaceae e Bromeliaceae, em *Hillia parasitica*, *Nematanthus strigillosus* e em *Microgramma squamulosa*. Parênquima clorofiliano homogêneo foi verificado em Orchidaceae, em *Tillandsia*, *Peperomia*, *Pecluma pectinatiformis*, *Asplenium auritum* e *Cochlidium punctatum*. Nas demais espécies, o parênquima clorofiliano é dorsiventral. Tecido mecânico, fibras ou hipoderme mecânica, foi verificado na maioria das espécies. A grande maioria das espécies analisadas apresentou baixa densidade estomática e de tricomas. Vinte espécies apresentaram folhas espessas e em dezenove das quarenta espécies avaliadas, verificou-se alta razão entre tecido clorofiliano e não clorofiliano. De acordo com as análises estatísticas, verificou-se que o principal caráter que sustenta a separação dos grupos de epífitas deste estudo é a densidade estomática. As epífitas apresentam várias adaptações relacionadas à economia e absorção de água,

apresentando particularidades anatômicas que as qualificam como um grupo funcional. Entretanto, não há um conjunto de atributos anatômicos que caracteriza as epífitas, indicando que outros fatores estariam envolvidos na adaptação destas espécies ao ambiente epifítico.

Palavras-chave: anatomia foliar. caracteres qualitativos. caracteres quantitativos. stress hídrico

## ABSTRACT

Anatomical alterations are decisive in the capability of adaptation of the species to distinct environmental conditions, that result in exploitation of new niches and enhancement of the environmental tolerance. The anatomical characters can vary due to abiotic features as temperature, luminosity, air humidity, wind speed and water availability. The leaves reveal that stress, mainly hydric, is an important selective force to the development of strategies to acquisition and storage of water by plants. The epiphytes are submitted to adverse conditions of low luminosity, as well as hydric and nutritional deficit, that lead to the development of anatomical adaptations of the leaves, and ensure the survival of the species in shaded environments and with low levels of water and nutrients. The anatomy is an important tool for understanding the adaptive strategies of the plants, once quantitative and qualitative evaluations of the tissues can elucidate the relationship between gas exchange, water absorption and the leaf structure. Due to the scarcity of informations about the anatomy of epiphyte, we conducted the leaf characterization of 40 epiphytic species occurring in the cloud dwarf-forests of the Parque Estadual do Ibitipoca, relating the anatomical characters to the taxonomy and epiphytism conditions. We performed freehand cross sections and epidermis dissociations of the median region of the leaves of five individuals per species. The material was processed, stained and mounted according to usual techniques of Plant Anatomy. We performed micromorphometrical measurements of the samples. Cluster and ordination analyses of the qualitative and quantitative characters were applied, through UPGMA and PCA methods, respectively. Among the 40 evaluated species, respectively, 19 and 17 present thin and thick cuticles. Three species of Orchidaceae have thick adaxial cuticle and thin abaxial cuticle, and the inverse occurs in *Nematanthus strigillosus*. The majority of the species is hypostomatic, presenting the stomata in the same level of the other epidermal cells. The leaves can be glabrous or present several types of trichomes: glandular trichomes in several species of Orchidaceae, *Peperomia* and *Nematanthus strigillosus*; tector trichomes in *N. strigillosus*, *P. mandioccana*, *Pecluma pectinatiformis* and *Hymenophyllum polyanthos*; claviform trichomes in four species of ferns, and scales were observed in all Bromeliaceae and *Pleopeltis*. We found aquifer hypodermis or water storage parenchyma in all species of Orchidaceae and Bromeliaceae, *Hillia parasitica*, *N. strigillosus* and *Microgramma squamulosa*. Homogenous chlorenchyma was found in Orchidaceae, *Tillandsia*, *Peperomia*, *Pecluma pectinatiformis*, *Asplenium auritum* and *Cochlidium punctatum*. The remaining species have dorsiventral chlorenchyma. Mechanical tissue, fibers or mechanic hypodermis were found in the majority of the species, as well as low density of stomata and trichomes. Twenty species present thick leaves and 19 present high ratio between chlorophyllous and non-chlorophyllous parenchyma. According to the statistical analyses, we found that the main character sustaining the separation of the epiphytes in this study is the stomatal density. The epiphytes present several adaptations related to the economy and absorption of water, also presenting anatomical particularities that classify them as a functional group. However, there is not a set of anatomical attributes that characterize the epiphytes, suggesting that other features would be involved in the adaptation of these species to the epiphytic environment.

Key-words: hydric stress. leaf anatomy. qualitative characters. quantitative characters.

## 1- INTRODUÇÃO

A expressão fenotípica de características morfológicas e anatômicas são decisivas na capacidade das espécies de comporem a flora de ambientes com diferentes condições abióticas e bióticas, resultando na exploração de novos nichos e aumento da tolerância ambiental. A morfologia e a anatomia podem variar em função das relações filogenéticas ou de acordo com o ambiente (Dickson 2000; Metcalfe e Chalk 1979).

A utilização de caracteres anatômicos taxonomicamente definidos na identificação de gêneros ou até mesmo de espécies tem sido efetiva, indicando tendências evolutivas entre os táxons (Metcalfe e Chalk 1979). Para Coleman *et al.* (1994), a expressão de variáveis fenotípicas, pode, muitas vezes, ser determinada em função do crescimento e do estágio de desenvolvimento da planta, sendo, portanto, geneticamente determinadas. Algumas características, como composição da epiderme e mesofilo, vascularização, presença e distribuição do esclerênquima, estruturas secretoras, tipos particulares de tricomas ou estômatos são de grande valor taxonômico se aliadas a outros caracteres morfológicos e moleculares (Solereeder 1908, Fryns-Claessens e Van Cotthem 1973; Van Cotthem 1973; White 1974; Dickson 1975; Metcalfe e Chalk 1979; Metcalfe e Chalk 1983).

Os caracteres anatômicos também podem variar em função de fatores abióticos como temperatura, luminosidade, umidade relativa do ar, velocidade do vento e disponibilidade de água (Fahn 1990; Dickson 2000). As folhas, por serem os órgãos mais expostos da planta, revelam que o estresse, principalmente o hídrico, é uma importante força seletiva ao desenvolvimento de estratégias para a aquisição e armazenamento de água pelas plantas. Metabolismo CAM, crescimento lento, poiquiloidria e órgãos absorventes e acumuladores de água são exemplos de estratégias fisiológicas e morfológicas que contribuem para a economia hídrica em espécies epifíticas (Benzing 1990; Kersten 2010). As condições adversas de baixa luminosidade e déficit hídrico e nutricional aos quais as epífitas estão submetidas implicam no desenvolvimento de adaptações anatômicas foliares que garantam a sobrevivência destas espécies em ambientes sombreados e de escassez hídrica e nutricional (Benzing 1990; Zanenga-Godoy e Costa 2003).

A anatomia foliar é uma importante ferramenta no entendimento das estratégias adaptativas das plantas. Avaliações quantitativas e qualitativas dos tecidos objetivam elucidar a relação entre trocas gasosas, absorção de água e estrutura da folha (Abrams *et al.* 1994). Cutícula com ceras, escamas absorventes, estômatos em depressão, mesofilo diferenciado em hipoderme e parênquima clorofiliano e fibras são caracteres comuns a vários grupos de plantas

epifíticas (Benzing 1990; Zotz 2016). Em geral, a cutícula é a primeira barreira na redução da perda d'água devido a propriedade hidrofóbica das ceras (Kerstiens e Lendziam 1989; Luque *et al.* 1995; Dominguez e Heredia 1999).

Estômatos em depressão, muitas vezes recobertos por tricomas, também refletem uma importante adaptação à baixa disponibilidade hídrica do ambiente epifítico (Pereira *et al.* 2011). Em Bromeliaceae, escamas absorventes de água e nutrientes têm papel fundamental na adaptação e sobrevivência destas espécies em ambiente epifítico, além de serem fotoprotetoras e contribuírem para a manutenção da temperatura na superfície foliar. Em Polypodiaceae também ocorrem escamas na epiderme, como em várias espécies de *Pleopeltis* e *Polypodium*, nas quais um denso indumento constituído de escamas absorventes contribui de forma crucial para o reestabelecimento hídrico após períodos de dessecação (Benzing 2000; Hietz 2010; Zotz 2016).

A presença de fibras peri e extravasculares protege a folha contra um colapso das paredes celulares provocado por um edéficite hídrico, dando condições para a colonização das espécies em ambientes mais xéricos, como o epifítico (Bonates 1993). Dentre os caracteres anatômicos diagnósticos observados para maioria das espécies epifíticas, a ocorrência de hipoderme aquífera é considerada o de maior valor adaptativo, uma vez que, além de armazenadora de água, a hipoderme atua como filtro de luz e desempenha função de sustentação (Fahn e Cutler 1992).

Levantamentos florísticos e trabalhos ecofisiológicos de epífitas vasculares têm sido evidenciados por alguns autores (Zotz 2001; Menini Neto *et al.* 2009; Kersten 2010; Jian *et al.* 2013; Gotsch *et al.* 2015; Furtado e Menini Neto 2016), porém, poucos trabalhos ressaltam a anatomia de várias espécies, ficando restritos a apenas um gênero ou a poucas espécies de uma família (Nieder *et al.* 2000; Arévalo e Betancur 2004; Scatena e Segecin 2005; Buzato *et al.* 2008; Menini Neto *et al.* 2009; Moreira *et al.* 2009; Kersten 2010; Noguera-Savelli e Jáuregui 2011).

Diante do reduzido número de informações sobre a anatomia de epífitas vasculares este trabalho teve como objetivo caracterizar a anatomia foliar de 40 espécies de epífitas vasculares ocorrentes em floresta nebulosa da Floresta Atlântica, pertencentes a nove famílias de samambaias, magnoliídeas, monocotiledôneas e eudicotiledôneas, relacionando os caracteres anatômicos à taxonomia do grupo e às condições de epifitismo. Assim, buscou-se analisar de que maneira a anatomia foliar está relacionada ao hábito epifítico para responder a seguinte pergunta: os caracteres anatômicos foliares convergem em táxons distintos em resposta às condições ambientais impostas pelo modo de vida epifítico?

## 2- MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1 – Área de Estudo

As espécies foram coletadas no Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), que abriga um mosaico de fisionomias campestres e florestais, onde destacam-se as nanoflorestas nebulares, que ocorrem em diferentes altitudes e são caracterizadas pela alta densidade de arbustos e árvores de pequena estatura (3 a 5m). Essas formações retêm a umidade da neblina, possibilitando grande abundância de epífitas (Oliveira-Filho *et al.* 2013; Furtado e Menini Neto 2018).

O parque está localizado no sudeste de Minas Gerais, no município de Lima Duarte, distrito de Conceição de Ibitipoca, entre as coordenadas 21°40'-21°44'S e 43°52'-43°55'W, abrangendo aproximadamente 1488 ha. Faz parte do complexo da Serra da Mantiqueira, com altitudes que variam de 1000 a cerca de 1800 metros. O clima do Parque é classificado como Cwb, segundo o sistema de classificação de Köppen, isto é, mesotérmico úmido com invernos secos e verões amenos. A precipitação anual média fica em torno de 1532 mm e a temperatura média anual é de 18°C (CETEC 1983).

### 2.2 – Espécies Analisadas

As 40 espécies estudadas (Tabela 1 e figuras 1 e 2 do anexo) foram escolhidas dentre as mais frequentes indicadas por Furtado e Menini Neto (2018), representando uma diversidade de gêneros, famílias e linhagens filogenéticas, e de acordo também com a riqueza de cada família ocorrente na área de estudo. O material testemunho está depositado no Herbário CESJ da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF).

Tabela 1 – Material coletado na nanofloresta nebular do Parque Estadual do Ibitipoca.

Táxons	Material testemunho
<b>MONOCOTILEDÔNEAS</b>	
<b>Araceae</b>	
<i>Anthurium minarum</i> Sakur. & Mayo	L. Temponi 390
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	R. C. Forzza 2663
<i>Philodendron appendiculatum</i> Nadruz & Mayo	R. C. Forzza 3638
<b>Bromeliaceae</b>	
<i>Billbergia distachia</i> (Vell.) Mez	S. G. Furtado 325
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i> Wawra	R. C. Forzza 3182
<i>Tillandsia gardneri</i> Lindl.	R. C. Forzza 3094
<i>Tillandsia geminiflora</i> Brongn.	L. Krieger s.n. (CESJ 8595)
<i>Tillandsia stricta</i> Sol.	S. G. Furtado 318
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	S. G. Furtado 317
<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra	R. F. Monteiro 28
<i>Vriesea friburgensis</i> Mez	E. M. C. Leme 1473
<i>Vriesea penduliflora</i> L.B.Sm.	E. M. C. Leme 1476
<b>Orchidaceae</b>	
<i>Bifrenaria vitellina</i> (Lindl.) Lindl.	L. Menini Neto 35
<i>Bulbophyllum micropetaliforme</i> J.E.Leite	L. Menini Neto 152
<i>Dichaea cogniauxiana</i> Schltr.	L. Menini Neto 142
<i>Epidendrum paranaense</i> Barb.Rodr.	L. Menini Neto 131
<i>Epidendrum pseudodiforme</i> Hoehne & Schltr.	L. Menini Neto 97
<i>Gomesa glaziovii</i> Cogn.	L. Menini Neto 76
<i>Hadrolaelia coccinea</i> (Lindl.) Chiron & V.P.Castro	L. Menini Neto 161
<i>Maxillaria subulata</i> Lindl.	L. Menini Neto 48
<i>Octomeria crassifolia</i> Lindl.	L. Menini Neto 138
<i>Pleurothallis rubens</i> Lindl.	L. Menini Neto 31
<i>Promenaea xanthina</i> (Lindl.) Lindl.	L. Menini Neto 130
<i>Prosthechea allemanoides</i> (Hoehne) W.E.Higgins	L. Menini Neto 26
<i>Prosthechea pachysepala</i> (Klotzsch) Chiron & V.P.Castro	L. Menini Neto 36
<i>Scaphyglottis modesta</i> (Rchb.f.) Schltr.	L. Menini Neto 52
<i>Stelis caespitosa</i> Lindl.	L. Menini Neto 25
<b>SAMAMBAIAS</b>	
<b>Aspleniaceae</b>	
<i>Asplenium auritum</i> Sw.	R. F. Novelino 842
<b>Hymenophyllaceae</b>	
<i>Hymenophyllum polyanthos</i> (S.) Sw.	L. Krieger s.n. (CESJ 3549)
<b>Polypodiaceae</b>	
<i>Cochlidium punctatum</i> (Raddi) L.E.Bishop	L. Krieger s.n. (CESJ 11674)
<i>Microgramma squamulosa</i> (Kaulf.) de la Sota	R. F. Novelino 933
<i>Pecluma pectinatiformis</i> (Lindm.) M.G.Price	C. M. Mynssen 788

Continuação da tabela 1

<b>Táxons</b>	<b>Material testemunho</b>
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota	L. Krieger s.n. (CESJ 27419)
<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf.	R. F. Novelino 1263
<i>Serpocaulon catharinae</i> (Langsd. & Fisch) A.R.Sm.	D. Sucre 6737
<b>MAGNOLIÍDEAS</b>	
<b>Piperaceae</b>	
<i>Peperomia diaphanoides</i> Dahlst.	S. G. Furtado 306
<i>Peperomia mandioccana</i> Miq.	S. G. Furtado 302
<b>EUDICOTILEDÔNEAS</b>	
<b>Gesneriaceae</b>	
<i>Nematanthus strigillosus</i> (Mart.) H.E.Moore	L. Krieger s.n. (CESJ 13138)
<b>Griselinaceae</b>	
<i>Griselinia ruscifolia</i> (Clos) Taub.	S. G. Furtado 322
<b>Rubiaceae</b>	
<i>Hillia parasitica</i> Jacq.	L. Menini Neto 1353

### 2.3 – Processamento do material

As folhas foram coletadas no campo e fixadas em glutaraldeído 2,5% em tampão fostato 0,05M, pH 7,3.

Para a confecção das lâminas histológicas (cortes transversais), parte das amostras da região mediana da folha foram desidratadas em série etanólica, cortadas à mão livre ou incluídas em parafina (Johansen 1940) e cortadas em micrótomoto rotativo (10µm) (modelo ANCAP 297), desparafinizadas, coradas com Azul de Astra e Fucsina Básica (Roeser [1972] modificado por Luque *et al.* [1996]), desidratado em série etanólica e as lâminas montadas em verniz vitral incolor 500<sup>®</sup> (Paiva *et al.* 2006). Os cortes do material sem inclusão foram realizados utilizando-se micrótomoto de mesa, clarificados em hipoclorito de sódio 20%, lavados, corados com Azul de Astra e Fucsina Básica e montados em água glicerinada. Para as espécies de Bromeliaceae foram realizados cortes transversais na região mediana e na bainha da lâmina foliar.

Para a observação das paredes anticlinais das células epidérmicas, dos estômatos e tricomas, amostras da região mediana das lâminas foliares de cinco indivíduos de cada uma das espécies foram diafanizadas (Johansen 1940) ou dissociadas (Franklin 1945), coradas com Fucsina Básica, montadas em água glicerinada e fotografadas. As bainhas foliares de Bromeliaceae também foram dissociadas para comparação com a região mediana.

Foram realizados os seguintes testes histoquímicos: formalina 4% com sulfato ferroso 10% para detecção de taninos (Johansen 1940), dicromato de potássio para compostos fenólicos gerais (Gabe 1968), fenol para a identificação de sílica (Johansen 1940), ácido clorídrico 10% para a detecção de oxalato de cálcio (Chamberlain 1932), hidróxido de sódio 5% e hidróxido de amônio para a detecção de cristais de flavonoides (Mantovani *et al.* 2010), Sudan IV para lipídeos gerais (Gerlach 1984) e floroglucinol clorídrico para a identificação de lignina (Johansen 1940).

As observações e a captura das imagens foram realizadas utilizando-se microscópio de luz (Zeiss-modelo AX10 com câmera digital AxioCam ERc 5s acoplada) do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFJF. Foram fotografados trinta campos (cortes transversais) de cada um dos cinco indivíduos de cada uma das 40 espécies, totalizando 150 campos por espécie, a partir dos quais foram realizadas medidas micromorfométricas. A densidade estomática e de tricomas (nº de estômatos ou tricomas/unidade de área) foi calculada a partir da dissociação ou diafanização, sendo analisados 20 campos da região mediana de cada um dos cinco indivíduos de cada espécie, totalizando 100 campos por espécie. As análises micromorfométricas foram realizadas utilizando-se o *software* ZEN 2 (*blue edition*).

Para a realização da microscopia eletrônica de varredura (MEV), as amostras foram pós-fixadas em tetróxido de ósmio, desidratadas em série acetônica, submetidas ao ponto crítico, metalizadas e as imagens capturadas a partir do microscópio eletrônico de varredura JOEL modelo JSM 7001F do Laboratório de Microscopia e Microanálise (LMM) do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília (UNB).

Os estômatos das samambaias foram classificados de acordo com Van Cotthem (1973); para as demais espécies os estômatos foram determinados segundo Wilkinson (1979). Os tipos de tricomas foram classificados de acordo com Fahn (1990). Segundo esse autor, pêlos, escamas e papilas são apêndices epidérmicos que podem ser definidos como tricomas. Para Bromeliaceae, as escamas foram descritas conforme Tomlinson (1969).

#### 2.4 – Análise de dados

Foram realizadas análises de agrupamento e ordenação das espécies estudadas através dos métodos UPGMA (*Unweighted Pair Group Method Using Arithmetic Averages*), utilizando-se o índice de similaridade de Jaccard e PCA (*Principal Component Analysis*).

Para UPGMA, foi preparada uma matriz de presença ou ausência com 15 caracteres anatômicos foliares qualitativos (Tabela 2). Na PCA foram utilizados apenas dados quantitativos: espessura das cutículas adaxial e abaxial, densidade estomática e a razão entre

tecido clorofiliano/não clorofiliano (medidas em micrômetros). A densidade de tricomas também foi calculada, entretanto, por este caráter, em muitas espécies ter apenas valor taxonômico, não foi incluído na análise de PCA. As análises foram realizadas no *software* Past 3.0 (Hammer *et al.* 2001). Foi realizada uma média geral a partir das medidas das espessuras da cutícula em ambas as faces da folha, da espessura total da folha, dos tecidos clorofiliano e não clorofiliano e da densidade estomática de todos os cinco indivíduos das 40 espécies (Tabela 3 do Anexo). A partir dessa média geral foram definidas baixa e alta densidade de estômatos e tricomas, cutícula e lâmina foliar total fina ou espessa e razão tecido clorofiliano/ não clorofiliano alta ou baixa. Considerou-se cutícula, a camada cuticular acrescida da parede celular, já que, em muitas espécies não foi possível definir as duas camadas.

A avaliação da espessura foliar total foi realizada a partir da elaboração de um Boxplot.

Tabela 2 - Caracteres anatômicos qualitativos das espécies de epífitas vasculares avaliadas utilizados na análise de UPGMA.

Caracteres qualitativos
1 - Estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas
2 - Estômatos abaixo do nível das demais células epidérmicas
3 - Folha hipoestomática
4 - Folha anfiestomática
5 - Tricomas tectores
6 - Tricomas glandulares
7 - Tricomas claviformes
8 - Escamas
9 - Hipoderme
10 - Conteúdo fenólico
11 - Corpos silicosos ou estegmatas
12 - Cristal de oxalato de cálcio
13 - Cristal de flavonoide
14 - Tecido mecânico
15 - Barras de espessamento na hipoderme

### 3- RESULTADOS

#### 3.1 – Caracterização anatômica

##### Cutícula e Epiderme

Dentre as nove espécies de Bromeliaceae, *Tillandsia usneoides*, *T. gardneri*, *Nidularium ferdinandocoburgii*, *Vriesea penduliflora* e *V. friburgensis* apresentam cutícula fina (Fig. 1A), enquanto em *T. stricta* e *T. geminiflora* a cutícula é espessa (Fig. 1B e 3H). Apenas *Billbergia distachia* apresenta diferença de espessura cuticular entre as duas faces da folha, apresentando cutícula espessa na face adaxial e fina na abaxial (Fig. 1C). Dentre as Orchidaceae, *Stelis caespitosa*, *Octomeria crassifolia*, *Maxillaria subulata* e *Bifrenaria vitellina* apresentam cutícula espessa, com flanges na face abaxial de *O. crassifolia* (Fig. 1D) e em *M. subulata*, e ornamentação ondulada em *Bulbophyllum micropetaliforme* (Fig. 1E). Em *Epidendrum paranaense* e *Scaphyglottis modesta*, a cutícula adaxial é espessa e a abaxial é fina. Nas demais espécies de orquídeas a cutícula é fina, sem ornamentações ou flanges.

*Serpocaulon catharinae*, *Cochlidium punctatum*, *Microgramma squamulosa*, *Pleopeltis macrocarpa*, *Griselinia ruscifolia* e as três espécies de Araceae apresentam cutícula espessa, com ornamentação na face abaxial de *Anthurium minarum* (Fig. 1F) e flanges em *A. scandens*; nas demais espécies de samambaias, assim como em *Hillia parasitica* e em Piperaceae, a cutícula é fina, sem ornamentações. *Nematanthus strigillosus* apresenta diferenciação da espessura cuticular entre as faces da folha, sendo a cutícula adaxial fina e a abaxial espessa.

Com exceção de *Peperomia*, que apresenta a face adaxial com múltiplas camadas de células (Fig. 1G), todas as demais espécies apresentam epiderme unisseriada. Em vista frontal, observam-se paredes anticlinais de contorno retilíneo nas Orchidaceae (Fig. 1H), nas Piperaceae, em *Hymenophyllum polyanthos* e nas Eudicotiledôneas. Em *Anthurium*, a face adaxial da epiderme apresenta células com paredes retilíneas, enquanto na face abaxial são levemente sinuosas. Em Bromeliaceae e nas demais espécies de samambaias, as paredes apresentam sinuosidades bastante proeminentes como em *Cochlidium punctatum* (Fig. 2A) ou menos proeminentes, como em *Vriesea penduliflora*. Espessamentos de parede foram observados nas faces abaxial e adaxial de *Hadrolaelia coccinea* (Fig. 2B).

Em corte transversal, observa-se que a maioria das espécies estudadas apresenta células epidérmicas arredondadas. *Hillia parasitica*, *Maxillaria subulata*, *Peperomia mandioccana* e a face adaxial das folhas de *Philodendron appendiculatum* e *Nematanthus strigillosus*

apresentam células retangulares. Nas últimas duas espécies, a face abaxial da epiderme é mista, composta por células retangulares e arredondadas (Fig. 2C). Em *Bulbophyllum micropetaliforme*, *Pleurothallis rubens*, *Hadrolaelia coccinea*, *Octomeria crassifolia*, *Stelis caespitosa*, *Tillandsia gardneri* e *T. geminiflora* a epiderme também é constituída por células mistas, sendo retangulares e cônicas nas cinco primeiras espécies (Fig. 6I) e arredondadas e cônicas em *Stelis caespitosa* e *T. geminiflora* (Fig. 2D).

Em *Peperomia diaphanoides* a primeira camada da epiderme, na face adaxial da lâmina foliar, é constituída por células papilosas (Fig. 2E), enquanto as camadas adjacentes apresentam células retangulares. Na face abaxial, a epiderme de *P. diaphanoides* é constituída apenas de células arredondadas.

Nas três espécies de *Vriesea* e em *Billbergia distachia*, *Nidularium ferdinandocoburgii* e *Tillandsia stricta*, as células epidérmicas apresentam lúmen bastante reduzido devido ao espessamento das paredes anticlinais e periclinal interna, confinando o protoplasma a 10% do volume celular, impossibilitando, dessa forma, a observação do formato das células epidérmicas (Fig. 2F).

Em 12 espécies foi detectado conteúdo nas células epidérmicas: em *Anthurium minarum*, *A. scandens*, *Cochlidium punctatum* e em *Vriesea penduliflora* foi verificada a presença de compostos fenólicos (Fig. 2G); nas duas espécies de *Prosthechea* foram observados cristais de flavonoides (Fig. 1H); em *A. minarum*, *A. scandens*, *Griselinia ruscifolia*, *Philodendron appendiculatum*, *Dichaea cogniauxiana* e *Promenaea xanthina* foram detectados cristais de oxalato de cálcio, sendo que em *Anthurium*, *P. appendiculatum* e *G. ruscifolia* foram observadas drusas (Fig. 2I) e em *D. cogniauxiana* e *P. xanthina*, ráfides (Fig. 3A). Cloroplastos foram observados na epiderme de todas as espécies de samambaias (Fig. 3B). Em *Vriesea* e *Billbergia distachia* foram verificados corpos silicosos nas células, em ambas as faces da epiderme.

Em vista frontal, nas duas espécies de *Anthurium*, foram observadas cavidades arredondadas em ambas as faces da epiderme (Fig. 3C e 3F), com um estômato localizado centralmente (Fig. 3F). Em corte transversal, essas estruturas se apresentam como projeções cilíndricas, apresentando três regiões com tipos celulares distintos: uma região basal formada por camadas de células enfileiradas tangencialmente e imersas no mesofilo; uma camada de células de formato cônico, dispostas radialmente e sem conteúdo aparente, as quais são recobertas por células epidérmicas, que geralmente apresentam conteúdo de coloração escura e uma camada mais externa, formada por células arredondadas (Fig. 3D e 3E).

*Tillandsia stricta*, *T. gardneri*, *Anthurium minarum* e *A. scandens* são as únicas espécies anfiestomáticas (Fig. 3G), sendo todas as demais hipoestomáticas. Orchidaceae, Piperaceae, *Vriesea*, *Nidularium ferdinandocoburgii*, as samambaias e as Eudicotiledôneas apresentam estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas; em *Tillandsia*, *Billbergia distachia* e nas Araceae, os estômatos encontram-se abaixo do nível das demais células epidérmicas (Fig. 3H). Em *Anthurium* foram verificados estômatos abaixo do nível das demais células epidérmicas na face abaxial e na região de transição entre as faces adaxial e abaxial da folha (bordo foliar). Para as duas espécies de *Tillandsia* anfiestomáticas, foram analisadas ambas as faces da epiderme, entretanto, dentre os vinte campos fotografados, não foram observados estômatos na face adaxial da epiderme.

De acordo com as análises micromorfométricas da região mediana da folha, as espécies com alta densidade estomática foram as seguintes: dentre as Orchidaceae, *Epidendrum paranaense*, *Scaphyglottis modesta*, *Prosthechea allemanoides* e *Maxillaria subulata*; dentre as samambaias, *Microgramma squamulosa*, *Serpocaulon catharinae* e *Asplenium auritum*; além de *Anthurium minarum* e *A. scandens*; *Peperomia mandioccana*, *Nematanthus strigillosus*, *Griselinia ruscifolia* e *Hillia parasitica*. As demais espécies apresentaram baixa densidade estomática.

Cristas estomáticas são observadas em Orchidaceae, formando pequenas câmaras supraestomáticas (Fig. 4A). Nas demais espécies, essas projeções são diminutas ou ausentes, não havendo formação de câmaras.

Câmaras subestomáticas de dimensões variáveis foram observadas em todas as espécies, sendo amplas em *Vriesea*, *Griselinia ruscifolia*, *Nematanthus strigillosus* e na maioria das samambaias (Fig. 4B) e pequenas na maioria das Orchidaceae. *Hymenophyllum polyanthos* não apresenta estômatos, apenas uma única camada de células com cutícula fina (Fig. 4C).

Em vista frontal, estômatos predominantemente tetracíticos (Fig. 4D e 4E) foram observados em todas as espécies de Orchidaceae, Bromeliaceae, Piperaceae e Araceae. Nas espécies de *Anthurium*, pertencentes a essa última família, também foram observados estômatos do tipo estaurocítico (Fig. 4E). Os estômatos presentes nas samambaias são anomocíticos (Fig. 2A). Nas Eudicotiledôneas, foram observados estômatos anisocíticos em *Nematanthus strigillosus* (Fig. 4F), paracíticos em *Hillia parasitica* (Fig. 4G) e ciclocítico em *Griselinia ruscifolia* (Fig. 4H).

Tricomas (tectores, glandulares, claviformes e escamas) foram observados em vinte e seis espécies analisadas. Dentre estas, oito são orquídeas e apresentam apenas tricomas glandulares. Em *Bulbophyllum micropetaliforme*, *Pleurothallis rubens*, *Stelis caespitosa*,

*Maxillaria subulata* e *Epidendrum*, os tricomas, localizados em ambas as faces, estão inseridos em depressões da epiderme, sendo formados por uma célula basal alongada e uma apical menor, arredondada (Fig.5A). Em *P. rubens*, podem ser visualizadas células do pé com paredes espessadas e pontoadas, em contato direto com a hipoderme (Fig. 5B). Em *Bifrenaria vitellina*, os tricomas também são bicelulares e pedunculados, com célula apical bastante volumosa (Fig. 5C). Em *Promenaea xanthina*, tricomas bicelulares com uma célula basal curta e cabeça arredondada foram observados na face adaxial da epiderme (Fig. 5D).

*Peperomia mandioccana*, *Nematanthus strigillosus* e *Pecluma pectinatiformis* apresentam tricomas glandulares e tectores. Em *P. mandioccana*, os tricomas tectores são curtos e unicelulares (Fig. 5E) e os tricomas glandulares estão localizados em depressões epidérmicas e são constituídos por uma célula basal curta e uma apical arredondada (Fig. 5F). Este tipo de tricoma glandular também está presente em *P. diaphanoides*.

Os tricomas tectores de *Nematanthus strigillosus* são unisseriados e pluricelulares, com 3-6 células, extremidade afilada e célula basal arredondada e dilatada. Na região de inserção, as células epidérmicas são menores e radiadas (Fig. 5G). Os tricomas glandulares são multicelulares, com uma célula basal e quatro ou oito apicais, formando a cabeça globular (Fig. 5H e 5I). Em corte transversal, é possível visualizar conteúdo denso e o núcleo nas células apicais (Fig. 5J).

Em *Pecluma pectinatiformis* foram identificados tricomas tectores de dois tipos, sendo aciculares, unisseriados e multicelulares podendo ser claviforme (Fig. 6B) ou não (Fig. 6A). Em *Asplenium auritum*, *Serpocaulon catharinae* e *Pleopeltis macrocarpa* ocorrem apenas tricomas claviformes unisseriados e multicelulares, com quatro células em *A. auritum* (Fig. 6C) e duas em *S. catharinae* e *P. macrocarpa* (Fig. 6D).

Escamas também foram observadas nas duas espécies de *Pleopeltis* (Fig. 6E-H). Em *P. hirsutissima*, as escamas encontram-se em depressões em ambas as faces da epiderme, sendo compostas pelas células do pé, do disco e pela ala, constituída de células de paredes espessadas e um apêndice filiforme.

Tricomas tectores estrelados com 3-5 ramificações, pedunculados e pluricelulares foram observados em *Hymenophyllum polyanthos* (Fig. 6I).

Em Bromeliaceae foram encontradas escamas peltadas em ambas as faces da epiderme. Estas são constituídas pelas células basais, pelo pé (células do pé + células do domo) e pelo escudo, formado pelas células do disco central e da ala (Fig. 6J).

De acordo com as análises micromorfológicas, a maioria das espécies apresentou baixa densidade de tricomas. Porém, dentre as Bromeliaceae, as espécies de *Tillandsia* e *Vriesea*

*friburgensis* apresentaram alta densidade de escamas em ambas as faces da epiderme; em *Peperomia mandioccana* há alta densidade de tricomas tectores e glandulares em ambas as faces da epiderme, já em *P. diaphanoides* a alta densidade de tricomas glandulares ocorreu apenas na face abaxial. Em *Nematanthus strigillosus* foi observada alta densidade de tricomas glandulares na face adaxial e alta densidade de tricomas tectores e glandulares na face abaxial da epiderme.

#### Tecidos armazenadores de água

Dentre as espécies estudadas, 28 apresentam tecido armazenador de água, constituído de uma ou mais camadas de células. Em Orchidaceae, *Prosthechea allemanoides*, *Scaphyglottis modesta*, *Gomesa glaziovii*, *Hadrolaelia coccinea*, *Epidendrum* spp., *Bulbophyllum micropetaliforme*, *Stelis caespitosa*, *Maxillaria subulata*, *Octomeria crassifolia* e *Pleurothallis rubens* apresentam hipoderme aquífera voltada para a face adaxial da epiderme. Destas espécies, espessamentos helicoidais foram identificados na parede das células hipodérmicas (Figuras 7A e 7B) das cinco últimas espécies. Em *P. pachysepala*, *Dichaea cogniauxiana*, *Promenaea xanthina* e *Bifrenaria vitellina* foram observadas células volumosas, com paredes finas, provavelmente armazenadoras de água e não uma hipoderme claramente diferenciada (Fig. 7C).

Em *Hillia parasitica* e *Nematanthus strigillosus* (Eudicotiledôneas), a hipoderme é constituída de uma e três camadas de células, respectivamente, sendo que em *H. parasitica*, a hipoderme apresenta células com paredes em concertina, em ambas as faces da folha (Fig. 7D e 7E).

Nas Bromeliaceae, a posição e o número de camadas da hipoderme variam em função da região da folha, lâmina ou bainha. Em *Tillandsia gardneri* e *T. geminiflora*, a hipoderme aquífera está voltada para ambas as faces na região mediana da folha (Fig. 7F), enquanto na bainha está voltada apenas para a face abaxial, com maior número de camadas de células, confinando o parênquima clorofiliano e os feixes vasculares na região adaxial da folha (Fig. 7G). *Tillandsia stricta* e as três espécies de *Vriesea* não apresentam essa diferenciação espacial já que a hipoderme está voltada para ambas as faces ao longo de toda a lâmina foliar, com maior número de camadas na região da bainha (Fig. 7H e 7I). Em *Billbergia distachia*, na região mediana da folha, uma hipoderme, com células alongadas, está voltada para face adaxial da folha (Fig. 8A), enquanto na bainha observa-se um tecido parenquimático, constituído por células arredondadas em toda a lâmina foliar (Fig. 8B). *Nidularium ferdinandocoburgii*

apresenta hipoderme na face abaxial da lâmina foliar, entretanto, foi possível observar também células volumosas no mesofilo, próximas à face adaxial (Fig. 8C). Em *T. usneoides* observou-se um parênquima aquífero, com células volumosas de paredes finas ocupando grande parte da área foliar (Fig. 8D).

Dentre as espécies de samambaias, apenas *Microgramma squamulosa* apresenta uma camada de hipoderme aquífera voltada para ambas as faces da epiderme (Fig. 8E).

Nas duas espécies de *Peperomia*, as quatro ou cinco camadas de células epidérmicas são armazenadoras de água, apresentando paredes finas em concertina (Fig. 1G).

### Tecido mecânico

Adjacente à epiderme, nas três espécies de *Vriesea*, *Billbergia distachia* e em *Hadrolaelia coccinea* observa-se uma ou mais camadas de células de parede espessada, que constituem uma hipoderme mecânica. Em *B. distachia* e *V. friburgensis* essa camada está voltada apenas para a face adaxial (Fig. 8A) ao longo de toda lâmina foliar. Em *V. penduliflora*, a hipoderme mecânica está voltada para ambas as faces na região mediana (Fig. 7H) e apenas para a face abaxial na bainha foliar; em *Hadrolaelia coccinea* e na região mediana de *V. bituminosa* foram observadas camadas de células espessadas voltadas para ambas as faces da folha (Fig. 8F).

Em *Maxillaria subulata*, *Scaphyglottis modesta*, *Bifrenaria vitellina*, *Gomesa glaziovii*, *Epidendrum paranaense*, *Prosthechea pachysepala* e na região mediana das três espécies de *Vriesea* foram observadas fibras ou grupos de fibras dispersos na hipoderme ou no parênquima armazenador de água (Fig. 8G). Em *Maxillaria subulata*, além da ocorrência de fibras na hipoderme e no mesofilo, um cordão de fibras pode ser observado subepidermicamente em toda a lâmina foliar (Fig. 7B).

Em *Billbergia distachia*, *Prosthechea*, *Epidendrum* spp., *Scaphyglottis modesta*, *Gomesa glaziovii*, *Hadrolaelia coccinea* e *Bifrenaria vitellina* pode-se observar grupos de fibras no mesofilo (Fig. 8H). Fibras perivasculares foram observadas em quase todas as espécies estudadas (Fig. 8I), com exceção de *Microgramma squamulosa*, *Asplenium auritum*, *Pleopeltis hirsutissima*, *Hillia parasitica*, *Nematanthus strigillosus* e *Peperomia*.

### Mesofilo

Todas as espécies de Orchidaceae, Piperaceae e *Tillandsia*, além de *Billbergia distachia*, *Nidularium ferdinandocoburgii*, *Pecluma pectinatiformis*, *Asplenium auritum* e *Cochlidium punctatum* apresentam parênquima clorofiliano homogêneo, com células braciformes em *C. punctatum* (Fig. 9A). Em Araceae, nas Eudicotiledôneas e *Pleopeltis*, o parênquima clorofiliano é dorsiventral, com 1 a 3 camadas de parênquima paliçádico (Figs. 9B e 9C).

Em *Vriesea friburgensis* e *V. penduliflora*, na região mediana da folha, o parênquima clorofiliano é dorsiventral, constituído por parênquima paliçádico com 1 a 3 camadas de células curtas e um parênquima lacunoso com células braciformes. Na região da bainha foliar, o parênquima clorofiliano está representado apenas pelas células braciformes, sem a ocorrência de parênquima lacunoso. Nas três espécies, as células braciformes constituem canais longitudinais, dispostos de forma intercalada com os feixes vasculares, muitas vezes contíguos às câmaras estomáticas (Fig. 9D).

Cristais de oxalato de cálcio foram identificados no mesofilo de algumas espécies, sendo na forma de ráfides em *Anthurium*, *Tillandsia geminiflora*, *T. stricta*, *Dichaea cogniauxiana* e *Promenaea xanthina* (Figs. 9E e 9F); e na forma de drusas em *Philodendron appendiculatum*, *Griselinia ruscifolia*, *Hillia parasitica*, *Anthurium* e *Peperomia*. Nas espécies de *Anthurium* e *Prosthechea*, cristais de flavonoide ocorrem distribuídos nas células do mesofilo (Fig. 9G).

Compostos fenólicos foram identificados no parênquima paliçádico e lacunoso de *Anthurium* (Fig. 9G) e no parênquima lacunoso de *Microgramma squamulosa*. Em *P. mandioccana* foram observados, a partir do teste histoquímico com Sudan IV, idioblastos contendo substância lipídica tanto na região do parênquima clorofiliano (Fig. 9H) quanto na epiderme múltipla.

De acordo com as análises micromorfométricas, a razão tecido clorofiliano/não clorofiliano se mostrou alta em dezenove das quarenta espécies. Cabe ressaltar que para as samambaias, a epiderme com cloroplastos foi incorporada ao cálculo do tecido clorofiliano.

Em relação à espessura foliar, vinte espécies foram consideradas espessas, dentre elas oito das nove espécies de Bromeliaceae analisadas.

#### Feixe vascular

Em todas as Orchidaceae e Bromeliaceae, os feixes vasculares na região das alas e na nervura mediana são colaterais envolvidos por fibras perivasculares. Nas Araceae há variação quanto à distribuição dos feixes vasculares na nervura mediana, sendo que, em *Anthurium*, os feixes vasculares colaterais com fibras perivasculares, apresentam uma distribuição

atactostélica (Figura 10A); enquanto que em *Philodendron appendiculatum* ocorre apenas um feixe vascular envolto por fibras na região da nervura mediana (Fig. 10B).

Nas espécies de samambaias, os feixes vasculares da nervura mediana são anficrivais com um periciclo e uma endoderme bem delimitados podendo ou não conter compostos fenólicos (Fig. 10C, 10E e F e 10I) exceto em *Hymenophyllum polyanthos* espécie onde o feixe vascular é colateral (Fig. 4C, detalhe). Nas espécies de *Pleopeltis*, os feixes vasculares apresentam a endoderme com as paredes periclinais internas espessadas e em *P. hirsutissima* essas células contêm compostos fenólicos (Fig. 10D e 10F).

Em *Asplenium auritum*, *Microgramma squamulosa* e *Pleopeltis hirsutissima*, a nervura mediana pode apresentar de 1 a 2 feixes vasculares anficrivais (Fig. 10E). Em *Cochlidium punctatum* e *Hymenophyllum polyanthos*, os feixes vasculares são envoltos por fibras com compostos fenólicos. Dentre as Eudicotiledôneas, *Nematanthus strigillosus* apresenta nervura mediana formada por 2 a 3 feixes vasculares colaterais, sem fibras perivasculares (Fig. 10 G). Em *Hillia parasitica* e *Griselinia ruscifolia*, os feixes vasculares também são colaterais, com fibras perivasculares em *G. ruscifolia*. Nas duas espécies de Piperaceae foram observados feixes vasculares colaterais, sem fibras.

Corpos silicosos (estegmatas) (Fig.10H) foram observados associados às fibras perivasculares em *Scaphyglottis modesta*, *Prosthechea*, *Maxillaria subulata*, *Gomesa glaziovii*, *Dichaea cogniauxiana*, *Epidendrum paranaense*, *Octomeria crassifolia* e *Promenaea xanthina*.

Em *Asplenium auritum*, *Serpocaulon catharinae* e *Microgramma squamulosa*, células parenquimáticas de paredes espessadas foram observadas na região da nervura mediana, logo abaixo da epiderme (Fig. 10C). Em *Pecluma pectinatiformis* ocorrem fibras entre a epiderme e o feixe vascular; em *Pleopeltis macrocarpa* foram observadas fibras e células de paredes espessadas entre a epiderme e feixe vascular da nervura mediana (Fig. 10I).

Os caracteres anatômicos avaliados podem ser comparativamente verificados nas Tabelas 1 e 2 do Anexo.

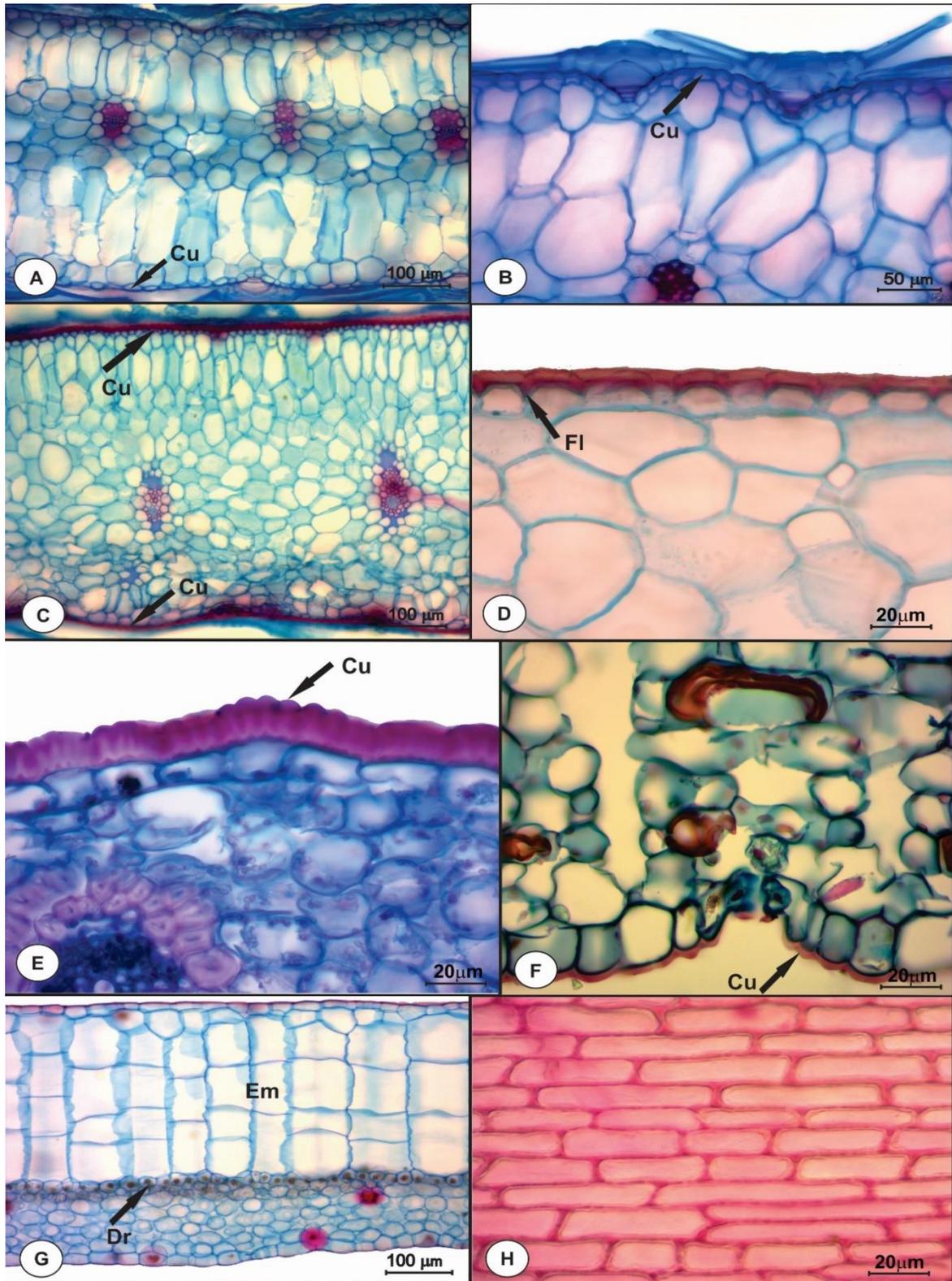


Figura 1- Anatomia foliar (cortes transversais: A-G) e dissociação epidérmica (H). A: *Tillandsia gardneri*. B: *Tillandsia geminiflora*. C: *Billbergia distachia*. D: flanges cuticulares em *Octomeria crassifolia*. E: cutícula ornamentada em *Bulbophyllum micropetaliforme*. F: cutícula ornamentada em *Anthurium minarum*. G: *Peperomia mandioccana*. H: *Maxillaria subulata*. Cu: cutícula; Fl: flanges; Em: epiderme múltipla; Dr: drusas.

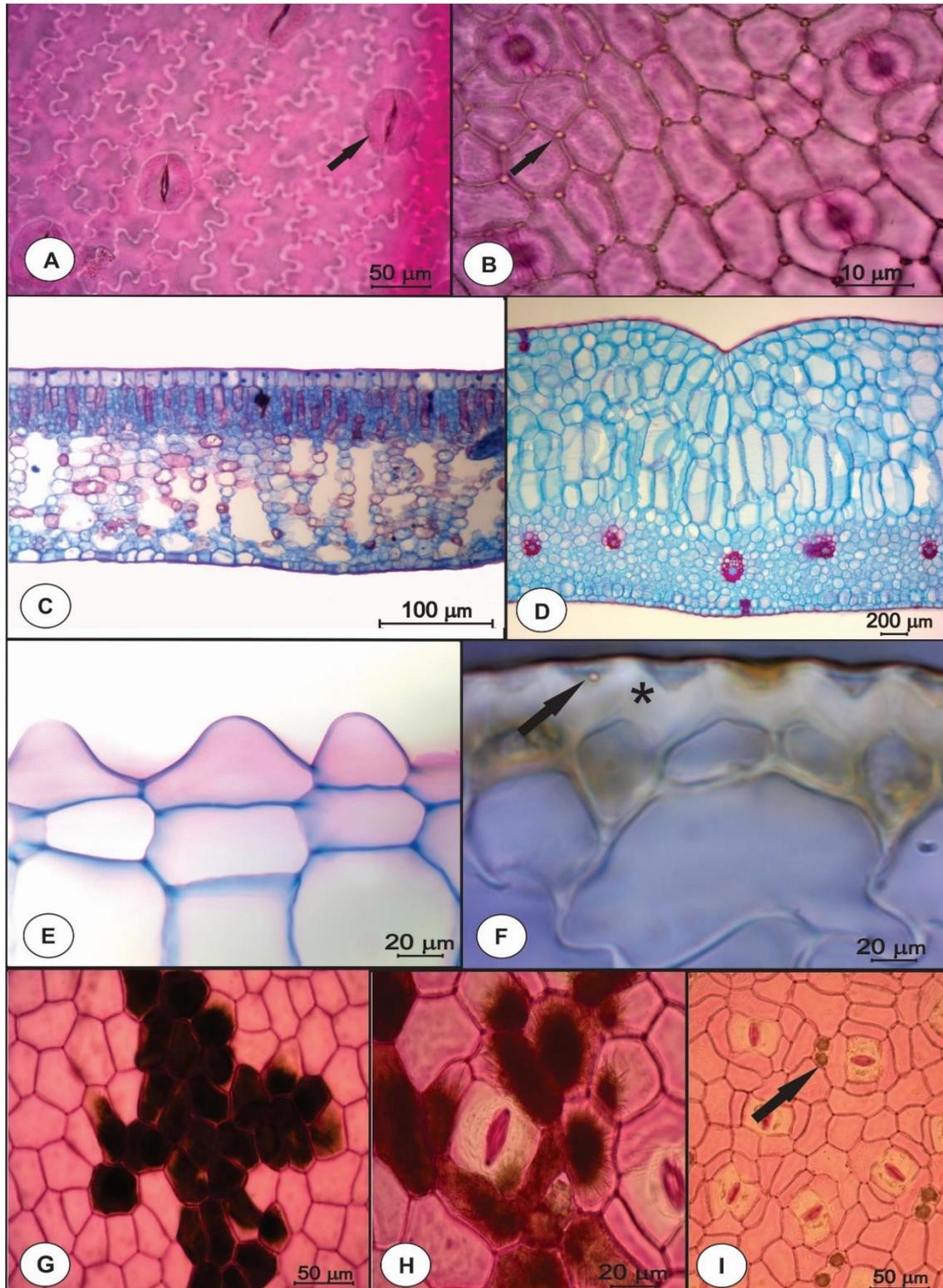


Figura 2 – Anatomia foliar: dissociação (A-B; G-I) e corte transversal (C-F). A: *Cochlidium punctatum*. B: espessamento de parede em *Hadrolaelia coccinea*. C: *Philodendron appendiculatum*. D: *Stelis caespitosa*. E: *Peperomia diaphanoides*. F: parede periclinal interna e anticlinais espessadas e corpo silicoso em *Vriesea penduliflora*. G-I: *Anthurium minarum*. G: compostos fenólicos. H: cristais de flavonoides. I: drusas (seta). (\*): espessamento de parede.

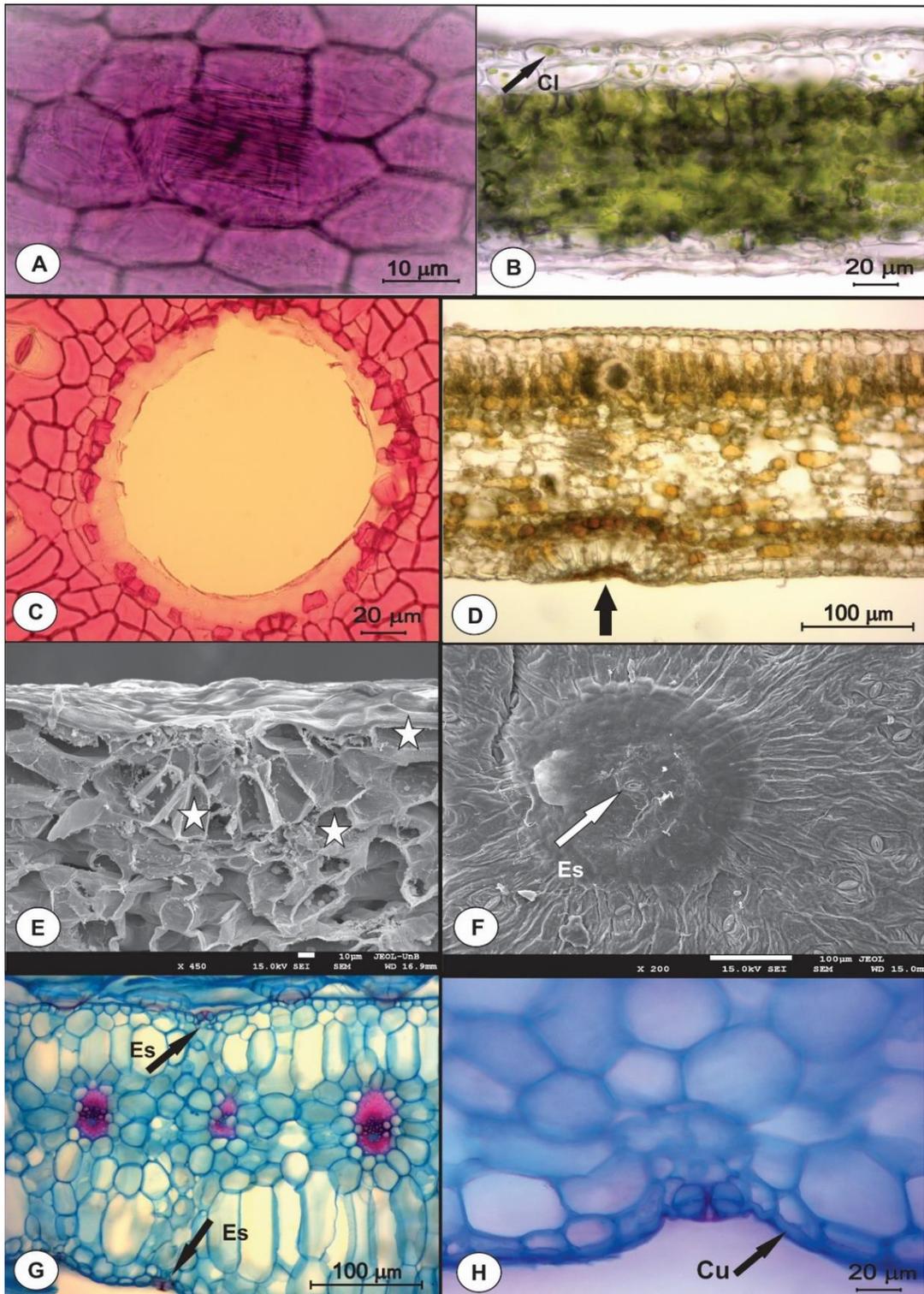


Figura 3 – Anatomia foliar: dissociação epidérmica (A e C), corte transversal (B, D e G-H) e MEV (E-F). A: ráfides em *Dichaea cogniauxiana*; B: *Microgramma squamulosa*; C e D: estrutura secretora na epiderme de *Anthurium minarum*; E: camadas de células na estrutura secretora de *Anthurium scandens*; F: estômato na região central da estrutura secretora em *A. minarum*; G: *Tillandsia gardneri*; H: *Tillandsia geminiflora*, face abaxial. Cl: cloroplastos; Es: estômato; Cu: cutícula; camadas celulares: ☆

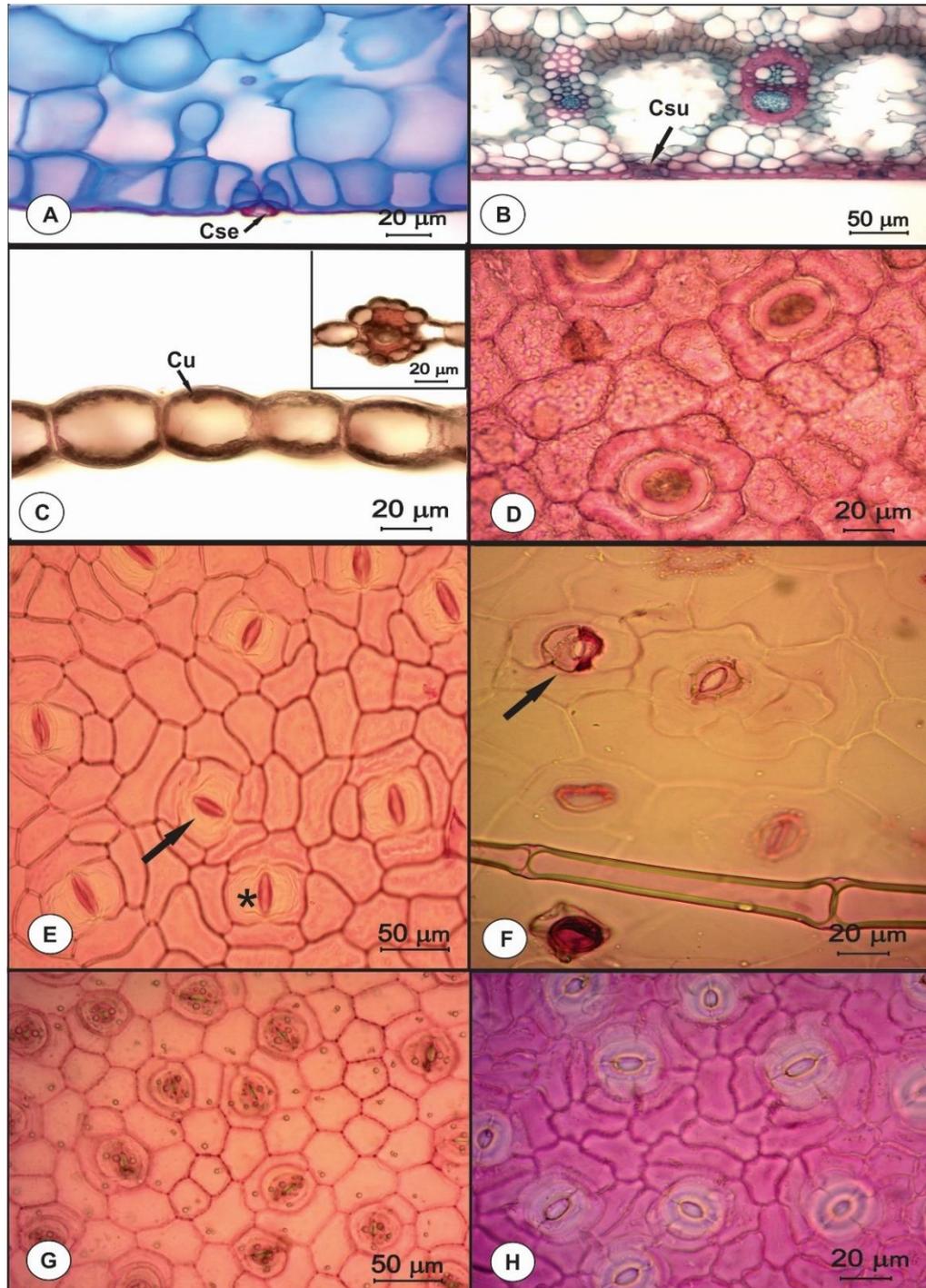


Figura 4- Anatomia foliar: corte transversal (A-C) e dissociação epidérmica (D-H). A: *Epidendrum pseudodiforme*. B: *Vriesea penduliflora*. C: epiderme e nervura mediana (detalhe) de *Hymenophyllum polyanthos*. D: estômatos tetracíticos em *Bulbophyllum micropetaliforme*. E: estômato estaurocítico (seta) e tetracítico (\*) em *Anthurium minarum*. F: estômato anisocítico em *Nematanthus strigillosus*. G: estômatos paracíticos em *Hillia parasitica*. H: estômatos ciclocíticos em *Griselinia ruscifolia*. Cse: câmara supraestomática; Csu: câmara subestomática; Cl: cloroplastos; Cu: cutícula.

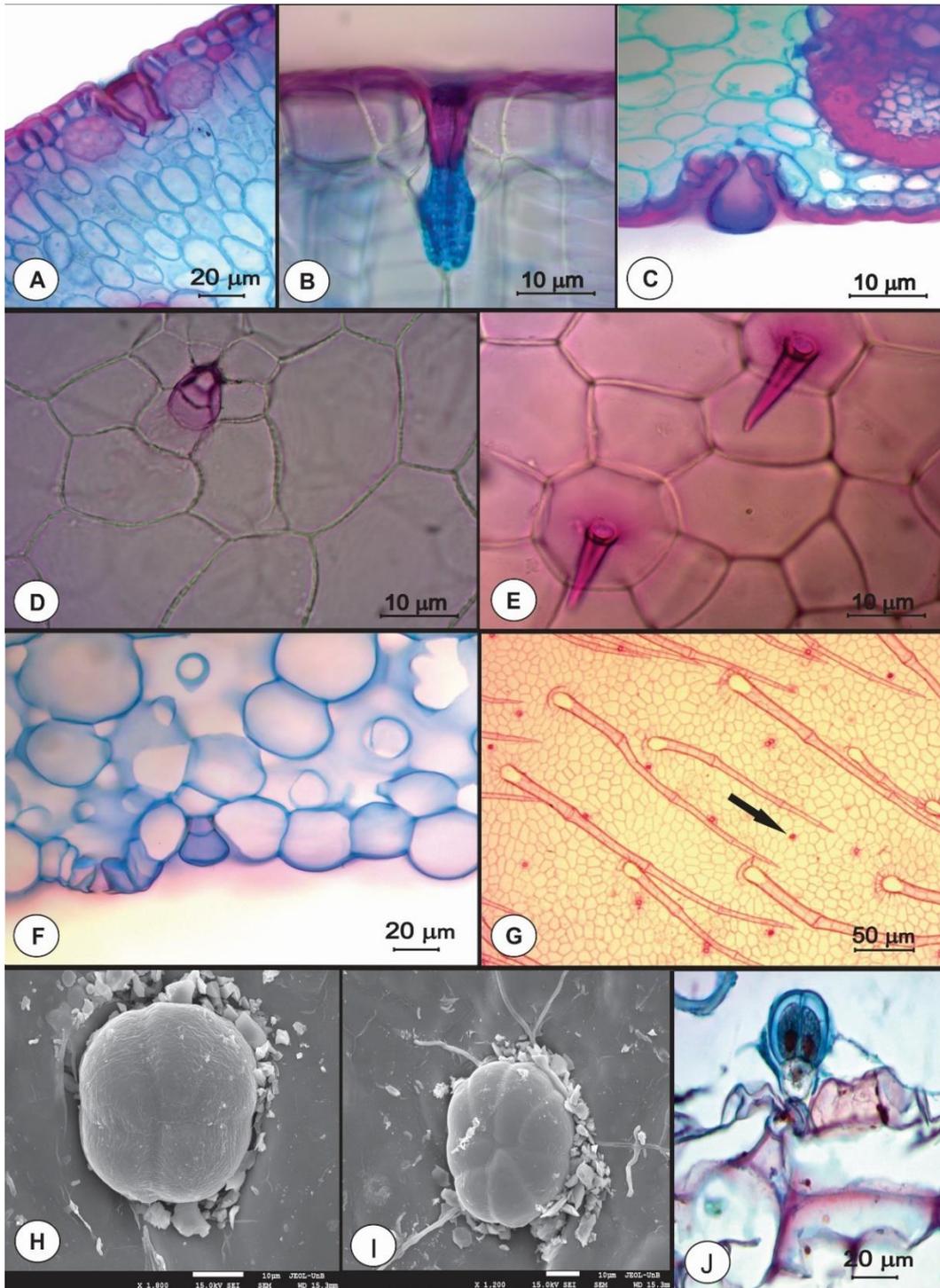


Figura 5- Anatomia foliar: corte transversal (A-C, F e J), dissociação epidérmica (D-E e G) e MEV (H e I). A-D, F, G (seta) e J: tricomas glandulares. E e G: tricomas tectores. A: *Maxillaria subulata*. B: *Pleurothallis rubens*. C: *Bifrenaria vitellina*. D: *Promenaea xanthina*. E e F: *Peperomia mandioccana*. G-J: *Nematanthus strigillosus*. H e I: MEV do tricoma glandular com variação no número de células apicais. J: tricoma glandular em vista transversal evidenciando as células basais.

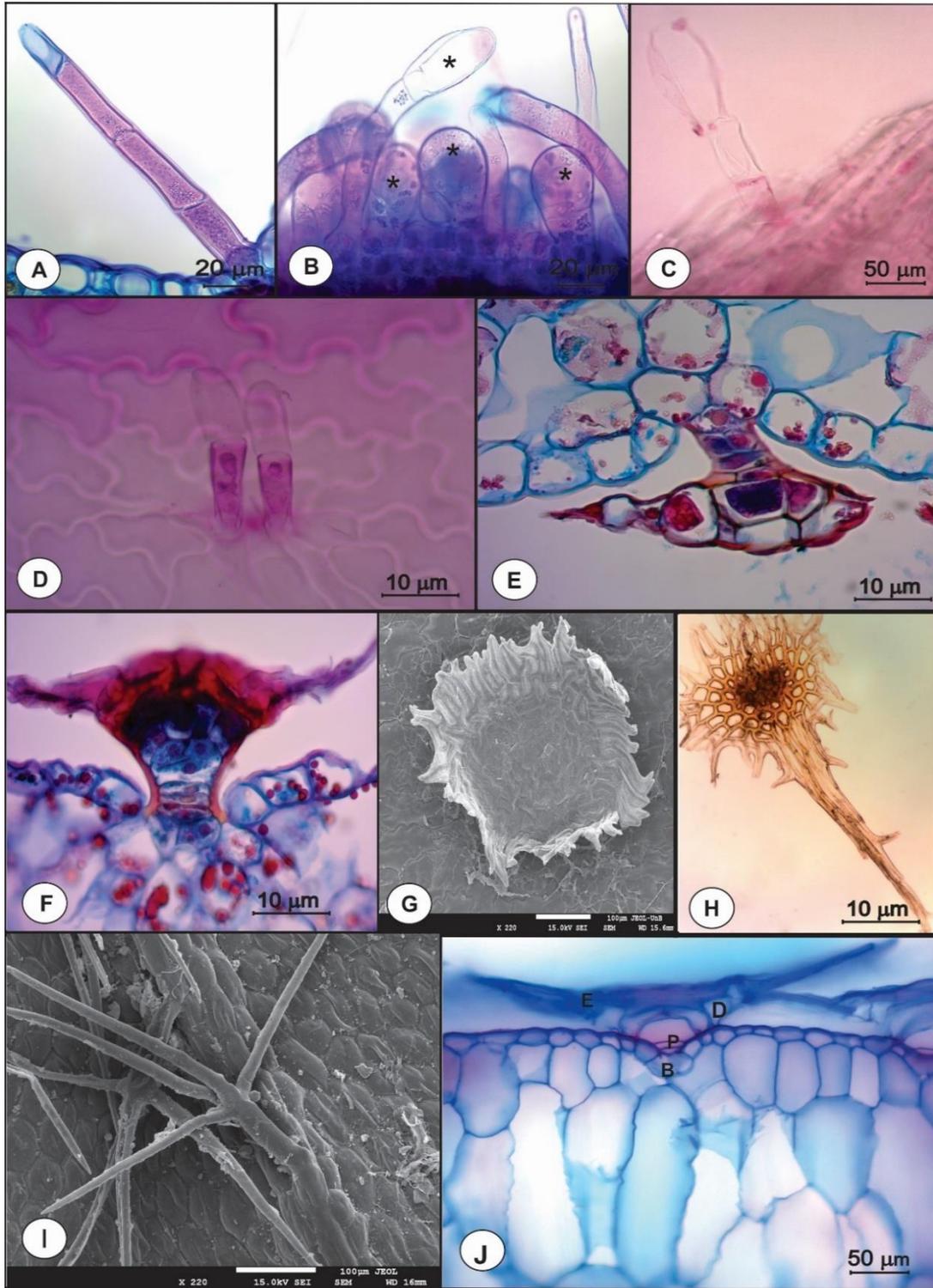


Figura 6- Anatomia foliar: corte transversal (A, B, E, F, J), dissociação epidérmica (C, D e H) e MEV (G e I). A: Tricoma tector em *Pecluma pectinatiformis*. B: tricoma claviforme (\*) em *Pecluma pectinatiformis*. C: Tricoma claviforme em *Asplenium auritum*. D: Tricomas claviformes em *Serpocaulon catharinae*. E e G: escamas de *Pleopeltis macrocarpa*. F e H: escamas de *P. hirsutissima*. I: tricoma estrelado em *Hymenophyllum polyanthos*. J: escama em *Tillandsia gardneri*. B: células da base; P: células do pé; D: células do domo; E: escudo.

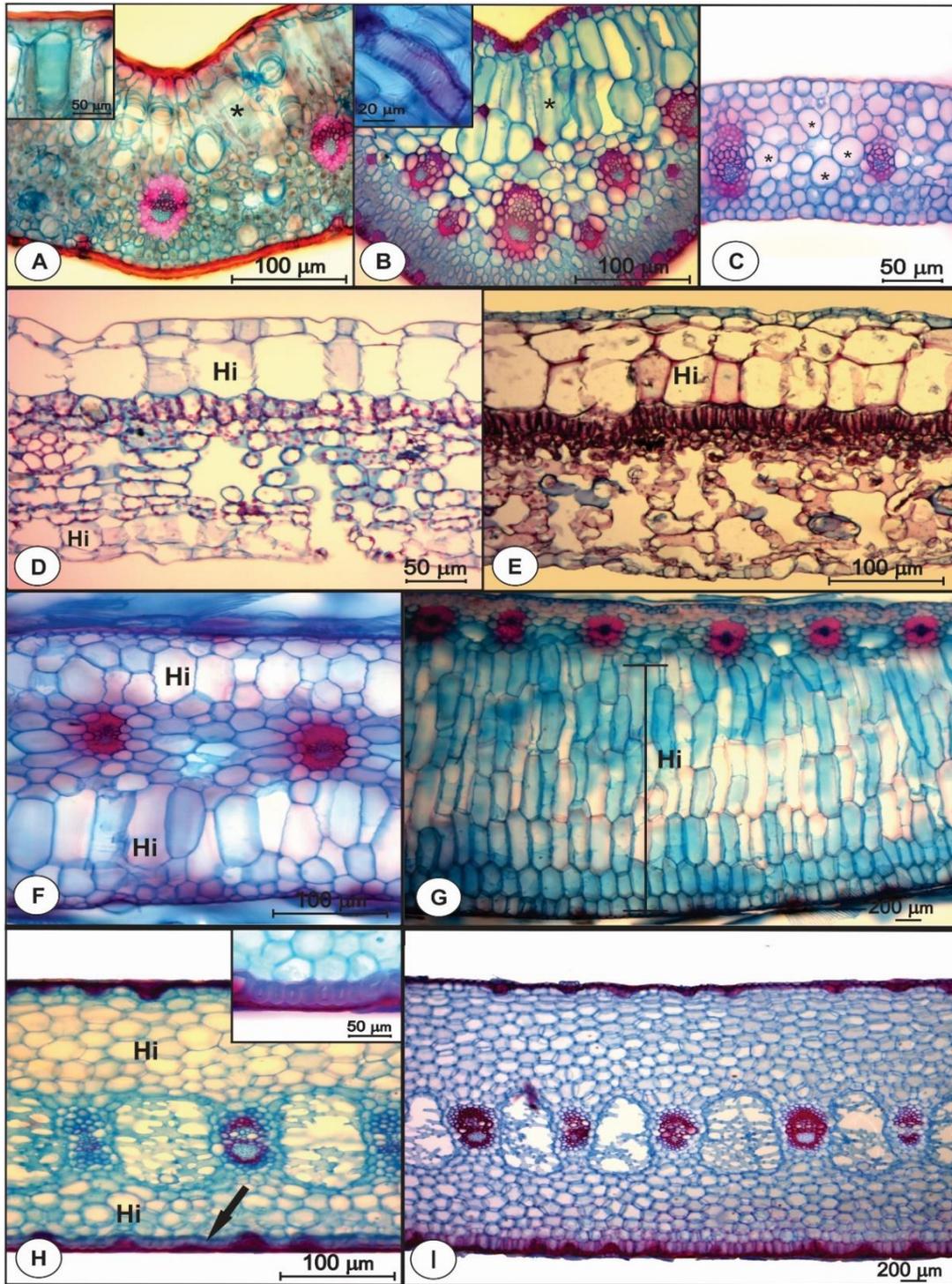


Figura 7- Anatomia foliar: cortes transversais. A: barras de espessamento em *Bulbophyllum micropetaliforme* (\*). B: barras de espessamento em *Maxillaria subulata* (\*). C: parênquima armazenador de água em *Dichaea cogniauxiana* (\*). D-H: hipodermes; D: *Hillia parasitica*. E: *Nematanthus strigillosus*. F: região mediana da folha de *Tillandsia gardneri*. G: região da bainha de *Tillandsia gardneri*. H: região mediana da folha de *Vriesea penduliflora* com hipodermes aquífera e mecânica (seta). I: região da bainha foliar de *Vriesea penduliflora*. Hi: hipoderme.

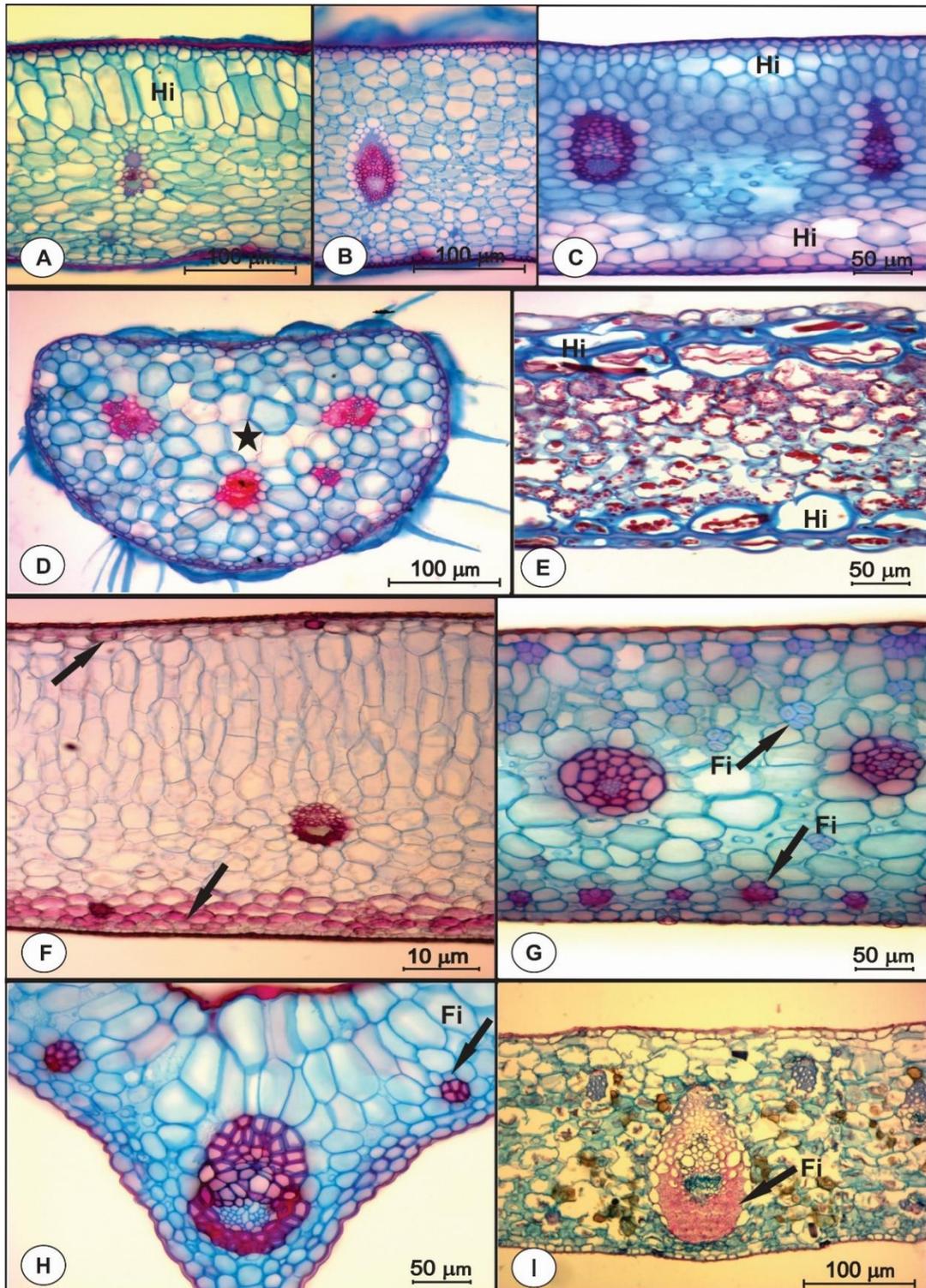


Figura 8- Anatomia foliar: cortes transversais. A: região mediana de *Billbergia distachia*. B: região da bainha de *Billbergia distachia*. C: *Nidularium ferdinandocoburgii*. D: *Tillandsia usneoides*. E: *Microgramma squamulosa*. F: hipoderme mecânica em *Hadrolaelia coccinea*. G: ilhas de fibras em *Scaphyglottis modesta*. H: ilhas de fibras em *Gomesa glaziovii*. I: fibras perivasculares em *Prosthechea allemanoides*. Estrela: parênquima aquífero; Hi: hipoderme; Fi: fibras.

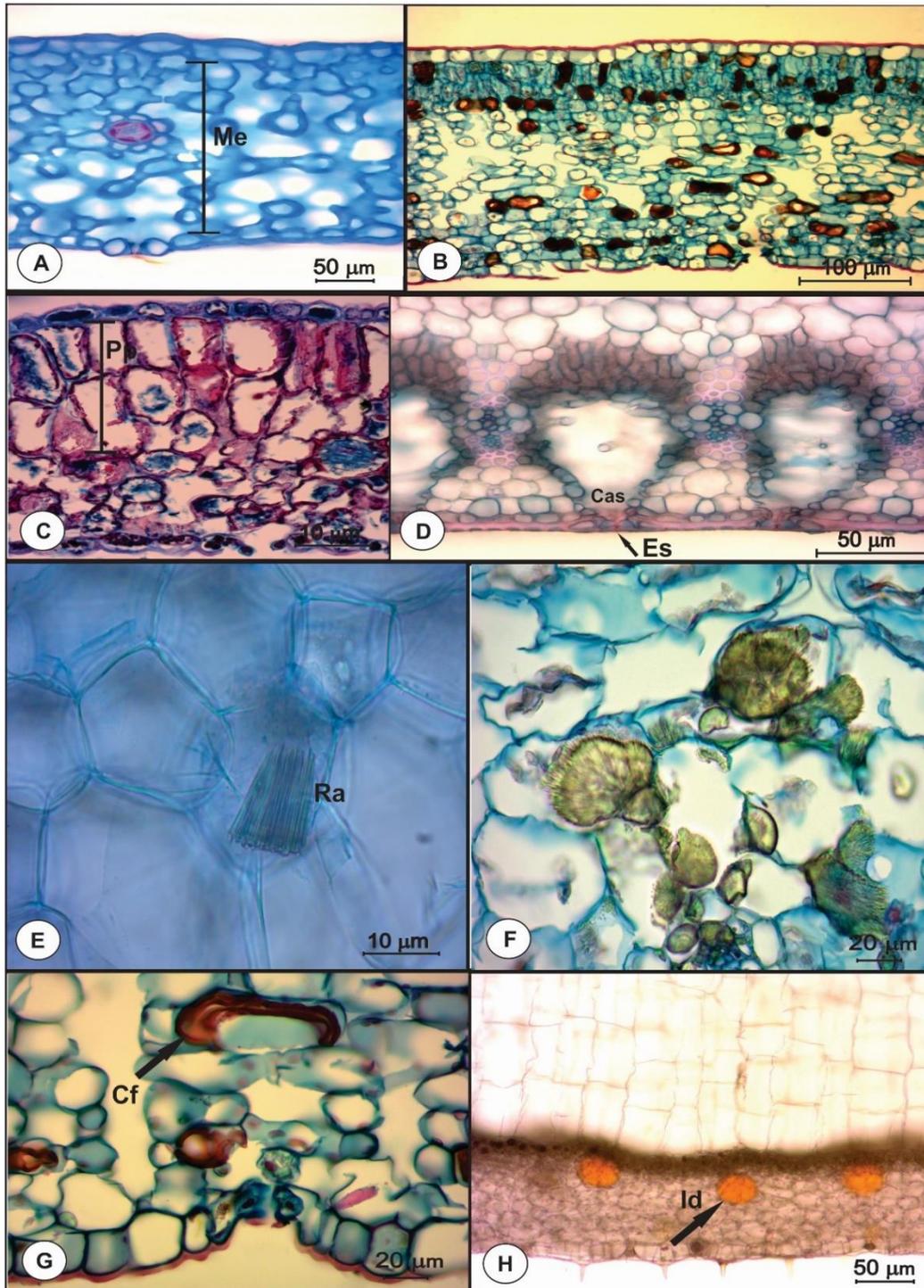


Figura 9- Anatomia foliar: cortes transversais. A: mesofilo homogêneo em *Cochlidium punctatum*. B: mesofilo dorsiventral em *Anthurium minarum*. C: mesofilo dorsiventral em *Pleopeltis hirsutissima*. D: canal de ar em *Vriesea penduliflora*. E: ráfides em *Tillandsia stricta*. F: cristais de flavonoides no mesofilo de *Anthurium minarum*. G: compostos fenólicos no mesofilo de *Anthurium minarum*. H: idioblastos lipídicos em *Peperomia mandioccana*. Me: mesofilo; Pp: parênquima paliádico; Es: estômato; Cf: compostos fenólicos; Id: idioblasto, Cas: câmara subestomática.

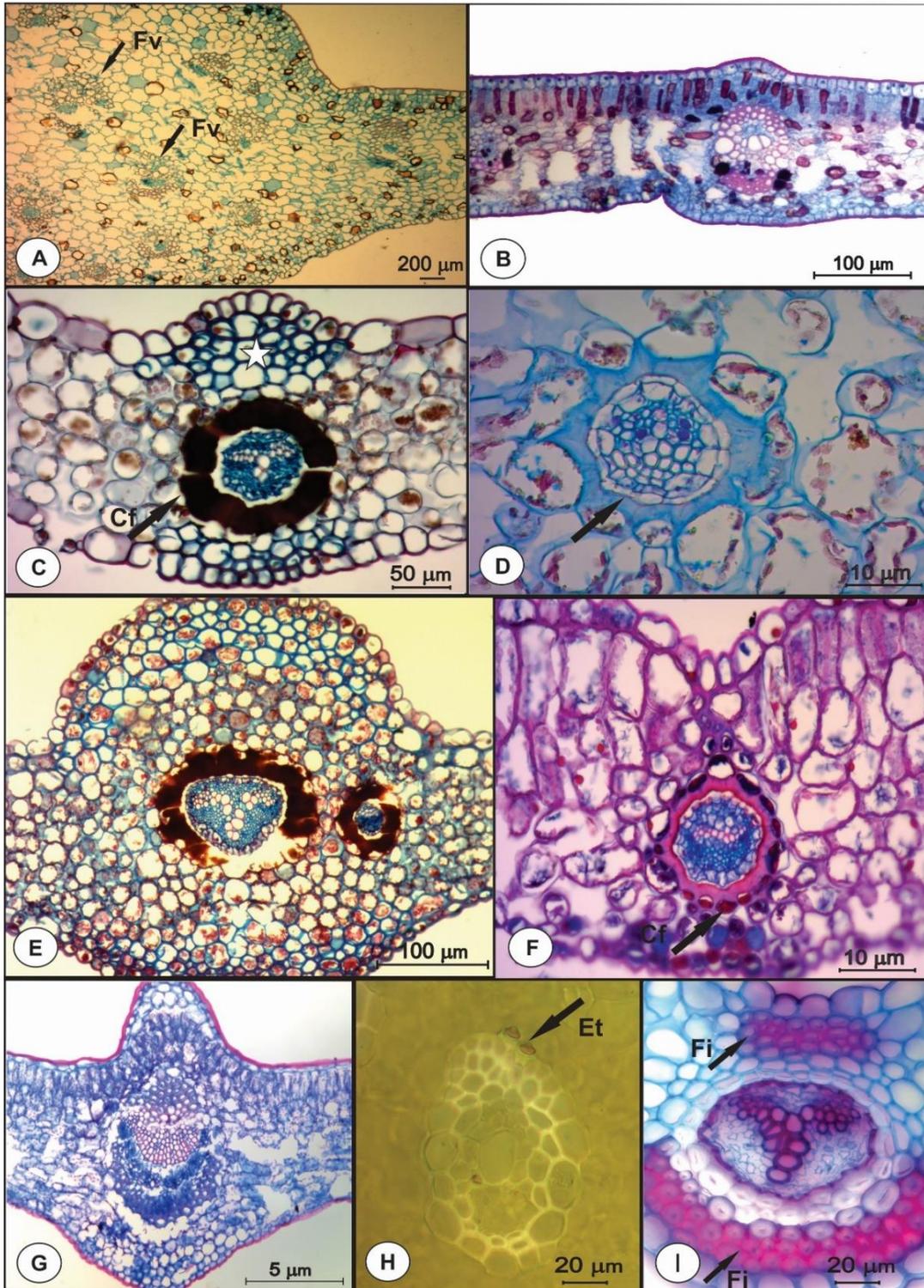


Figura 10- Anatomia foliar: cortes transversais. A-G e I: nervuras medianas. A: *Anthurium minarum*. B: *Philodendron appendiculatum*. C: *Serpocaulon catharinae*: nervura mediana e células de paredes espessadas (estrela). D: *Pleopeltis macrocarpa*. E: *Microgramma squamulosa*. F: *Pleopeltis hirsutissima*. G: *Griselinia ruscifolia*. H: estegmatas em *Prosthechea allemanoides*. I: fibras subepidérmicas em *Pecluma pectinatiformis*. Fv: feixe vascular; Cf: compostos fenólicos; Et: estegmata; Fi: fibras.

### 3.2 – Análises

#### Caracteres qualitativos (UPGMA)

A partir dos caracteres qualitativos avaliados, a análise de UPGMA (Fig. 11) indicou a formação de dois grupos: o grupo A, com oito espécies e o grupo B, com trinta e duas espécies. O caráter que separa esses dois grupos é a posição dos estômatos em relação às demais células epidérmicas, sendo que no grupo A as espécies apresentam estômatos abaixo das células epidérmicas e, no grupo B, os estômatos estão no mesmo nível das demais células epidérmicas.

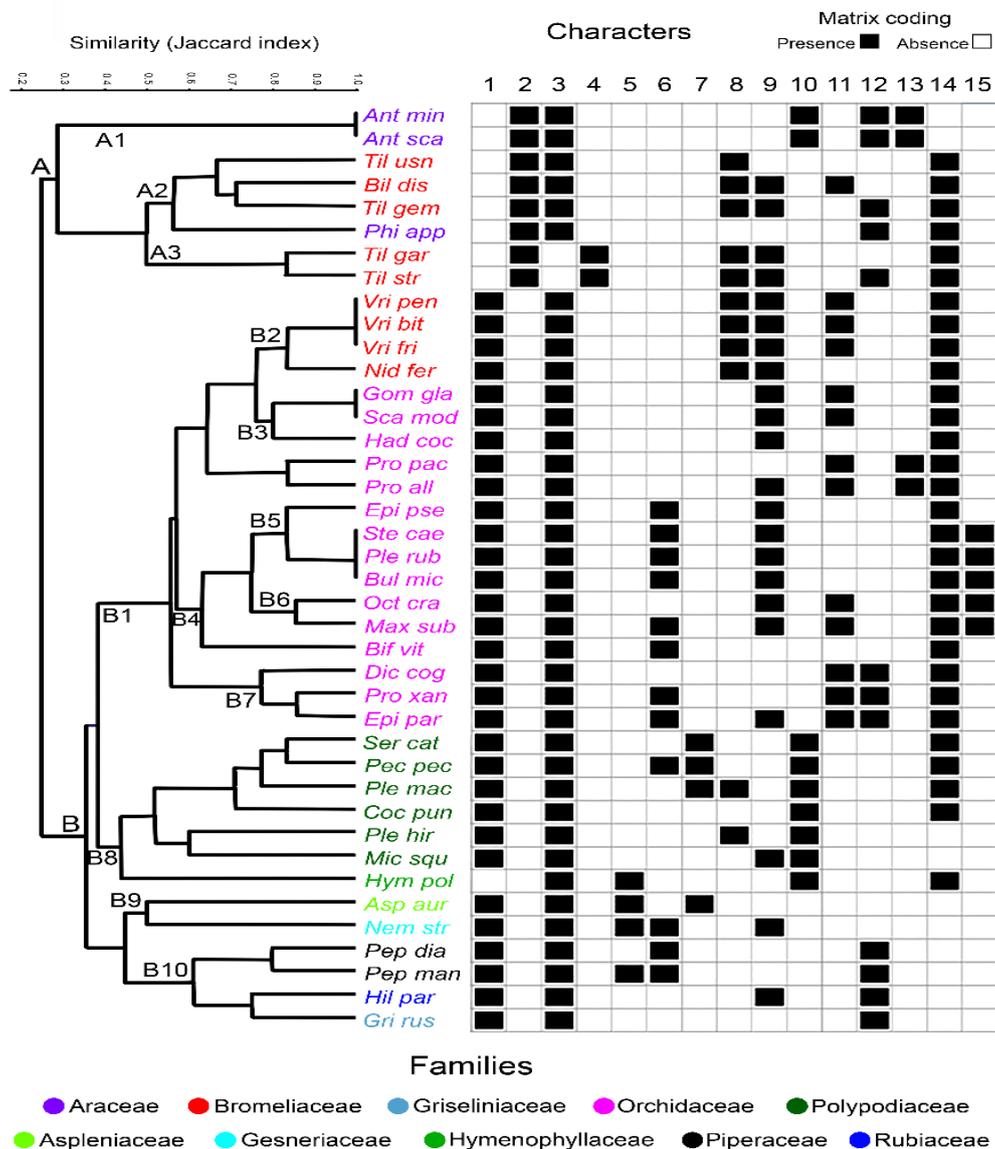


Figura 11- Dendrograma resultante da análise de UPGMA com caracteres qualitativos de 40 espécies de epífitas vasculares nas nanoflorestas nebulares no Parque Estadual do Ibitipoca. Os acrônimos no dendrograma correspondem aos nomes das espécies listadas na Tabela 1, compostos pelas três primeiras letras do gênero e as três primeiras letras do epíteto. Os números acima do gráfico correspondem aos caracteres anatômicos qualitativos conforme Tabela 2.

Dentro do grupo A, verifica-se a formação de três subgrupos: A1, A2 e A3. A1 apresentou 100% de similaridade, enquanto o carácter que separa A2 de A3 é a anfiestomatia de *Tillandsia gardneri* e *T. stricta*. Em A2, *Philodendron appendiculatum* difere das três espécies de bromélias por apresentar ausência de hipoderme e de escamas e, em A3, apesar de compartilhamento de vários caracteres pelas duas espécies de *Tillandsia*, apenas em *T. stricta* formam observados cristais de oxalato de cálcio (ráfides).

Dentro do grupo B foi possível identificar dez subgrupos: O subgrupo B1, com dezenove espécies, é composto por *Vriesea*, *Nidularium ferdinandocoburgii* e por todas as Orchidaceae, sendo sustentado por apresentar espécies hipoestomáticas, com estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas e tecido mecânico. Em B2, o carácter que separa *N. ferdinandocoburgii* de *Vriesea* é a ausência de corpos silicosos nas células epidérmicas de *Nidularium*. No subgrupo B3, *Gomesa glaziovii* e *Scaphyglottis modesta* apresentaram 100% de similaridade, ficando separadas de *Hadrolaelia coccinea* por esta última não apresentar estegmatas. As duas espécies de *Prosthechea* não apresentaram 100% de similaridade apenas pelo fato de *P. allemanoides* apresentar hipoderme e *P. pachysepala* não.

O subgrupo B4, formado por sete espécies de Orchidaceae, *Epidendrum pseudodifforme*, *Stelis caespitosa*, *Pleurothallis rubens*, *Bulbophyllum micropetaliforme*, *Octomeria crassifolia*, *Maxillaria subulata* e *Bifrenaria vitellina* é sustentado por serem hipoestomáticas, com estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas e apresentarem tecido mecânico. Em B5, *Stelis caespitosa*, *Pleurothallis rubens* e *Bulbophyllum micropetaliforme* compartilham 100% dos caracteres qualitativos, diferindo de *Epidendrum pseudodifforme* por este último apresentar barras de espessamento na hipoderme. Em B6, *Octomeria crassifolia* e *Maxillaria subulata* apresentam estegmatas, separando estas duas espécies de Orchidaceae do subgrupo B5 e de *Bifrenaria vitellina*.

As três espécies de Orchidaceae que compõem o subgrupo B7, *Dichaea cogniauxiana*, *Promenaea xanthina* e *Epidendrum paranaense* apresentam estegmatas, cristais de oxalato de cálcio (ráfides) e tecido mecânico, enquanto apenas em *P. xanthina* e *E. paranaense* foram observados hipoderme e tricomas glandulares. O subgrupo B8 é formado exclusivamente pelas samambaias, com exceção de *Asplenium auritum*, já que apenas esta espécie não apresenta compostos fenólicos. Além da ocorrência de compostos fenólicos, os outros dois caracteres que sustentam B8 são folhas hipoestomáticas e estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas. *Asplenium auritum* e *Nematanthus strigillosus* formam o subgrupo B9, com folhas hipoestomáticas, estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas e tricomas tectores. Em B10, as duas espécies de *Peperomia*, *Hillia parasitica* e *Griselinia ruscifolia* são

hipoestomáticas, estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas e apresentam cristais de oxalato de cálcio (drusas). A ausência de tricomas tectores em *P. diaphanoides* e a presença em *P. mandioccana* separa as duas espécies de *Peperomia*, enquanto a presença de hipoderme em *H. parasitica* e a ausência em *G. ruscifolia* separam estas eudicotiledôneas.

#### Caracteres quantitativos – PCA

A partir da análise de PCA (Fig. 12) para os caracteres quantitativos, densidade estomática, espessura da cutícula das faces adaxial e abaxial e razão tecido clorofiliano/não clorofiliano (PC/PNC), foram identificados seis grupos: O grupo 1, formado pelas eudicotiledôneas *Griselinia ruscifolia*, *Nematanthus strigillosus* e *Hillia parasitica*, que apresenta variação da espessura da cutícula e da razão PC/PNC entre as três espécies, mas alta densidade estomática em todas as espécies.

O grupo 2, formado por *Maxillaria subulata*, *Prosthechea allemanoides*, *Scaphyglottis modesta*, *Epidendrum paranaense*, *Microgramma squamulosa*, *Serpocaulon catharinae*, *Anthurium minarum* e *A. scandens*, compartilha a cutícula da face adaxial espessa e alta densidade estomática. A cutícula da face abaxial e a razão PC/PNC são variáveis entre as espécies do grupo.

O grupo 3, composto por dezessete espécies, *Dichaea cogniauxiana*, *Bifrenaria vitellina*, *Gomesa glaziovii*, *Hadrolaelia coccinea*, *Epidendrum pseudodiforme*, *Pleurothallis rubens*, *Prosthechea pachysepala*, *Promenaea xanthina*, *Peperomia diaphanoides*, *Vriesea penduliflora*, *V. bituminosa*, *Tillandsia geminiflora*, *Nidularium ferdinandocoburgii*, *Philodendron appendiculatum*, *Pleopeltis macrocarpa*, *P. hirsutissima* e *Pecluma pectinatiflora* também apresenta variação da razão PC/PNC e da espessura da cutícula nas duas faces entre as espécies, no entanto, a densidade estomática é baixa em todas as espécies. No grupo 4, formado por *Hymenophyllum polyanthos* (ausência de estômatos), *Tillandsia gardneri*, *T. usneoides* e *Vriesea friburgensis*, as três espécies de Bromeliaceae também apresentam baixa densidade estomática, entretanto, o que separa este último do grupo 3 é a ocorrência de cutícula espessa em ambas as faces da folha no grupo 4 e variação deste caráter entre as espécies do grupo 3. A razão PC/PNC também é variável no grupo 4.

O grupo 5, formado por *Asplenium auritum* e *Peperomia mandioccana* apresenta espécies com alta densidade estomática, mas difere do grupo 2 por apresentar cutícula adaxial fina. A razão PC/PNC é alta em *A. auritum* e baixa em *P. mandioccana*.

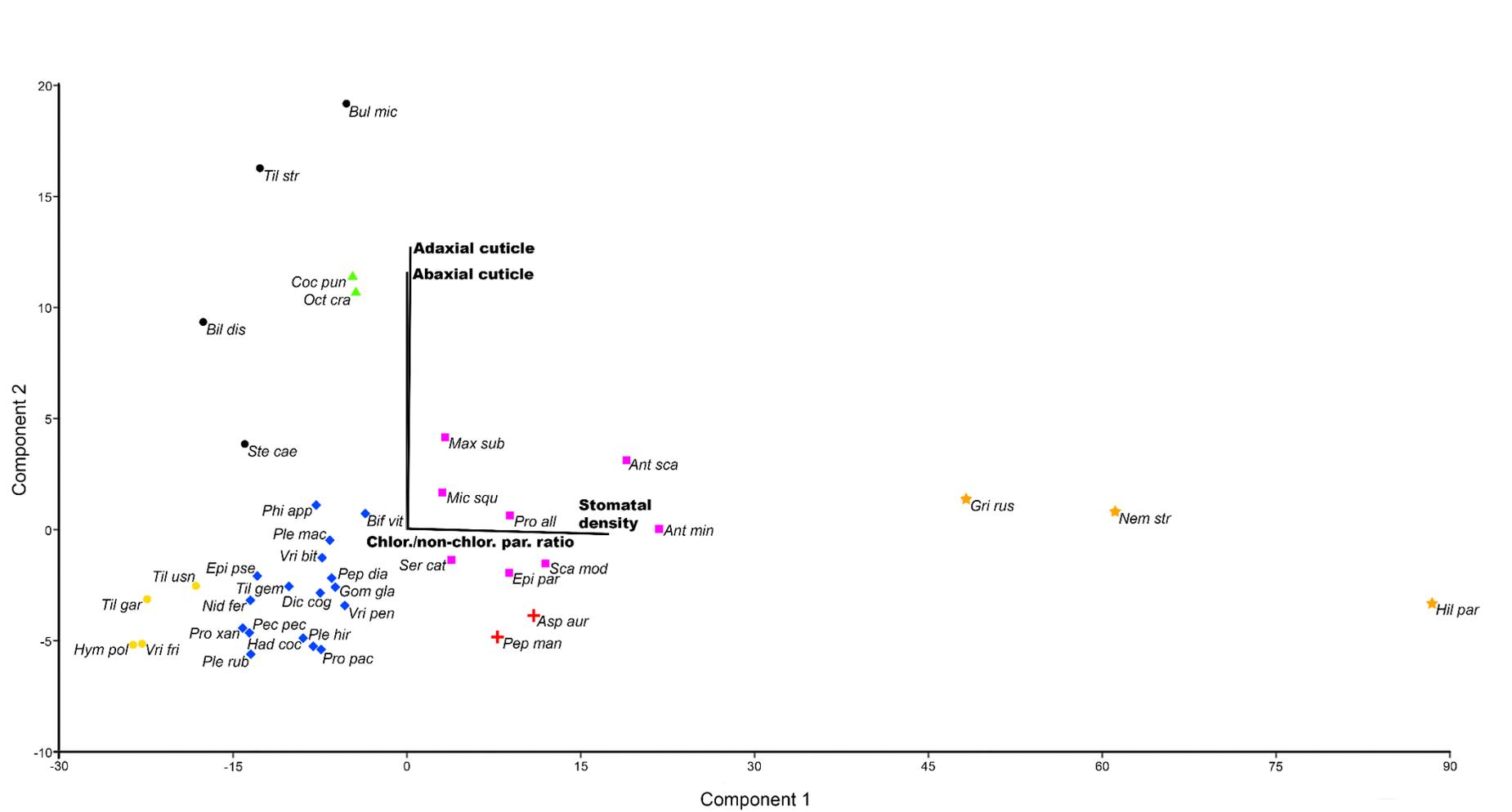


Figura 12 – Gráfico de dispersão resultante da análise de PCA com os caracteres quantitativos de 40 espécies de epífitas vasculares nas nanoflorestas nebulares do Parque Estadual do Ibitipoca. Os nomes das espécies são compostos pelas três primeiras letras do gênero e as três primeiras letras do epíteto. Caracteres quantitativos analisados: Espessura da cutícula das faces adaxial e abaxial, razão tecido clorofiliano/não clorofiliano e densidade estomática (Tabela 4).

O grupo 6, constituído também por duas espécies, *Octomeria crassifolia* e *Cochlidium punctatum* compartilham a cutícula das faces adaxial e abaxial espessas, baixa razão PC/PNC e baixa densidade estomática.

De acordo com a análise, quatro espécies não foram incluídas em nenhum dos seis grupos: *Bulbophyllum micropetaliforme*, *Tillandsia stricta*, *Billbergia distachia* e *Stelis caespitosa*. Apesar da distância entre estas espécies e, conseqüentemente a não formação de um grupo, estas compartilham três dos quatro caracteres quantitativos analisados: cutícula da face adaxial espessa, baixa razão PC/PNC e baixa densidade estomática.

De acordo com a análise dos agrupamentos, é possível determinar que o principal caráter que sustenta a separação dos grupos é a densidade estomática, alta nos grupos 1,2 e 5 e baixa nas demais espécies. A espessura da cutícula, em especial da face adaxial da folha, interfere pouco na separação dos grupos, como observado nos grupos 2, 4, 5 e 6. Já a razão PC/PNC variou amplamente dentro de cada grupo, não sendo, dessa forma, considerado um caráter decisivo no agrupamento das espécies de epífitas analisadas.

A espessura foliar não foi avaliada na análise de PCA devido à grande variabilidade de espessura das folhas, fazendo com que apenas esse caráter influenciasse de forma discrepante o resultado da análise. Desse modo, a distribuição desse caráter dentre as espécies estudadas é apresentada no *Boxplot* da Figura 13. A partir desta análise, foi possível verificar a menor amplitude desse caráter em *Hymenophyllum polyanthos* e a maior em *Epidendrum pseudodiforme*. Foi possível também observar que não há, dentro do conjunto de espécies estudadas, padrões definidos deste caráter para os grupos de epífitas avaliados (Samambaias, Monocotiledôneas, Magnoliídeas e Eudicotiledôneas). Observa-se, como exemplo, a grande diferença na variação deste caráter em *Prosthechea pachysepala* e *Epidendrum pseudodiforme* (Orchidaceae) ou entre *Vriesea friburgensis* e *V. bituminosa* (Bromeliaceae).

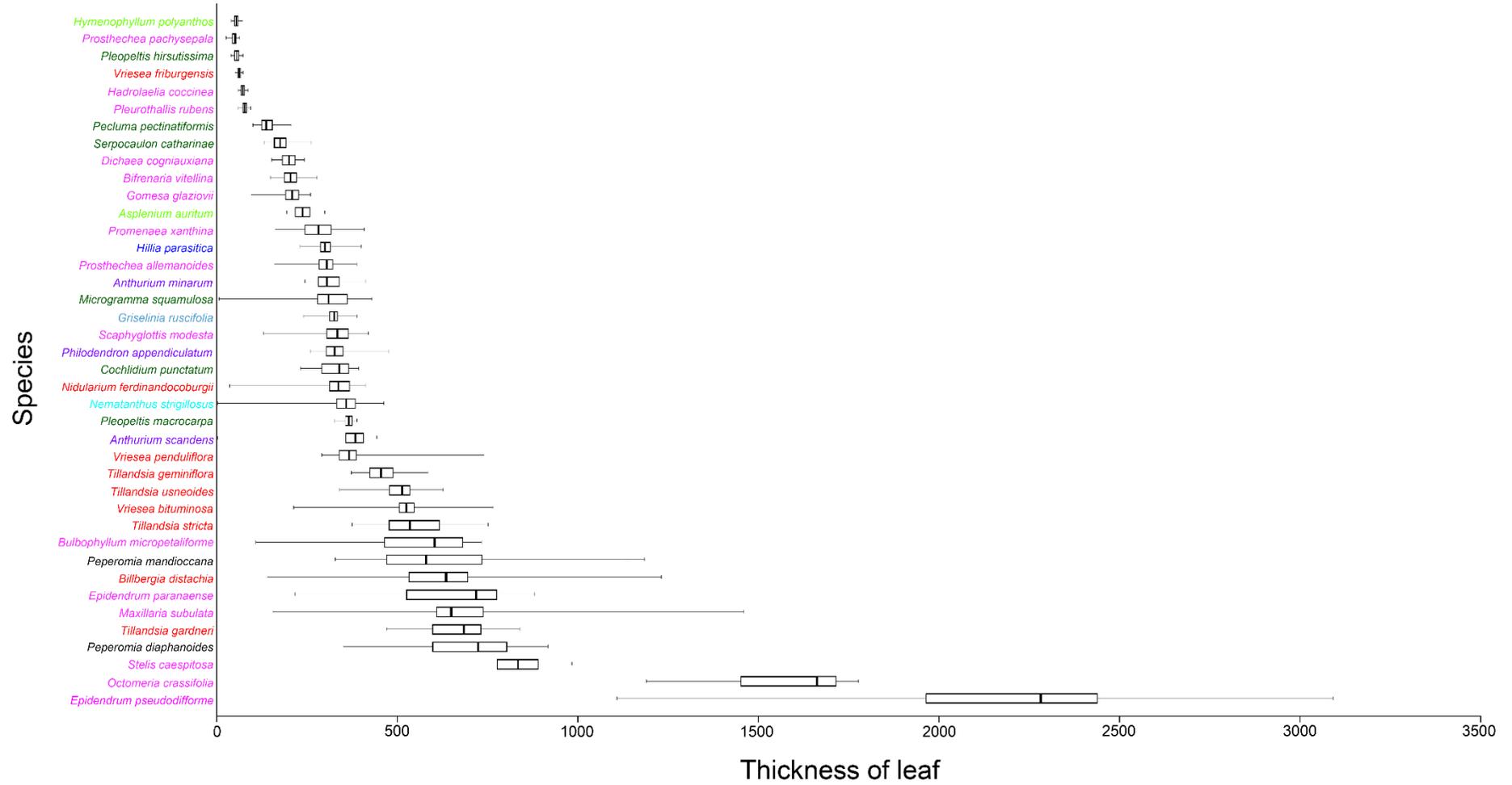


Figura 13 - Boxplot das espessuras foliares de 40 espécies de epífitas vasculares das nanoflorestas nebulares no Parque Estadual do Ibitipoca.

#### 4- DISCUSSÃO

Os resultados demonstram que as espécies deste grupo funcional apresentam diferentes características anatômicas foliares que podem ser adaptativas ou não ao hábito epifítico. Dentre estas, cutícula espessa, tecido armazenador de água, estômatos abaixo das demais células epidérmicas e tecido mecânico (fibras) foram observadas dentre os grupos estudados e são descritas na literatura para espécies expostas a alta intensidade luminosa, déficit hídrico e nutricional e também para as epífitas (Kessler e Siorak, 2007; Dubuisson *et al.*, 2008; Gurevitch *et al.*, 2009).

O papel ecológico primordial da cutícula é a redução da perda hídrica devido, principalmente, à propriedade hidrofóbica das ceras (Yeats e Rose, 2013), contribuindo, juntamente com o fechamento estomatal para a manutenção do balanço hídrico da planta. Aproximadamente 50% das espécies estudadas apresentaram cutícula fina e 50% espessa, variando amplamente dentro dos maiores grupos analisados (Bromeliaceae, Orchidaceae e samambaias). Segundo Riederer e Schreiber (2001) não há correlação entre permeabilidade hídrica e espessura cuticular, indicando que a composição química das ceras, a umidade relativa do ar e a temperatura, que influencia nos coeficientes de difusão e partição das moléculas de água, seriam responsáveis pela maior ou menor permeabilidade de água pela cutícula, aumentando a transpiração em temperaturas mais elevadas. Essa constatação justifica a variabilidade da espessura cuticular dentro do grupo funcional das epífitas e explica a baixa expressão desse caráter na análise dos caracteres quantitativos.

A cutícula e as ceras epicuticulares podem tornar a superfície epidérmica irregular, como foi observado em *Bulbophyllum micropetaliforme* e em *Anthurium minarum*, contribuindo para a reflexão do excesso de radiação e manutenção da temperatura na folha (Fanh e Cutler 1992). Observa-se, entretanto, que apenas duas espécies apresentaram essa ornamentação, já que a incidência luminosa é, na maioria das vezes, irregular para as epífitas. Esse mesmo princípio da reflexão pode explicar a papiliosidade da primeira camada de células da epiderme múltipla em *Peperomia diaphanoides*.

Dentre as espécies estudadas, Bromeliaceae apresenta células epidérmicas com paredes anticlinais sinuosas, conforme descrito por Tomlinson (1969) e observado por Scatena e Segecin (2005) e Proença e Sajo (2007) em espécies de *Tillandsia*. Em todas as samambaias, especialmente em *Cochlidium punctatum*, *Serpocaulon catharinae* e *Pecluma pectinatiformis* as sinuosidades são muito acentuadas, enquanto em *Peperomia*, *Nematanthus strigillosus*, *Hillia parasitica*, *Griselinia ruscifolia*, *Hymenophyllum polyanthos* e em todas as Araceae e Orchidaceae as paredes são retilíneas. Alguns autores discutem o valor adaptativo das sinuosidades das paredes das células epidérmicas. Watson (1942) explica que em folhas mais expostas ao sol a cutícula e a parede ficam

rígidas mais rapidamente, ao contrário do que ocorre nas folhas sombreadas, nas quais as paredes permanecem plásticas por mais tempo, favorecendo o desenvolvimento das ondulações. De acordo com Kraus (1949), as sinuosidades aumentam a superfície de contato entre as células, conferindo maior resistência ao tecido epidérmico durante as expansões e contrações foliares decorrentes da variação de turgor. Segundo Panteris e Galatis (2005), a organização do citoesqueleto, mediada por controle molecular, seria responsável pela formação das sinuosidades, evidenciando forte caráter taxonômico, conforme descrito em diversos trabalhos que abordam a anatomia de Orchidaceae, Gesneriaceae e Araceae (Pridgeon, 1982; Yuen e Dehgan, 1982; Keating, 2003; Stern e Carlswald, 2006; Moreira *et al.*, 2005; Mantovani *et al.*, 2010; Noguera-Savelli e Jáuregui, 2011; Piazza *et al.*, 2015; Pereira-Dias e Santos, 2015; Thangavelu e Muthu, 2017).

Em relação ao formato das células epidérmicas, foram observados formatos arredondados, retangulares, cônicos e mistos. De acordo com Glover (2000), até mesmo as células não especializadas da epiderme estão sob controle genético no que se refere à diferenciação e ao tipo morfológico. Fatores ambientais como luminosidade, *stress* hídrico e invasão de patógenos podem influenciar a expressão gênica das células epidérmicas (Clark *et al.*, 1992). Entretanto, é sabido que são os mecanismos moleculares que mediam, não apenas a morfogênese das células comuns da epiderme, mas também dos estômatos e tricomas, além de orientarem a síntese da camada cuticular e das ceras (Larkin *et al.*, 1997; Glover *et al.*, 1998; Clark *et al.*, 1992; Glover, 2000; Samuels *et al.*, 2008; Hara *et al.*, 2009; Javelle *et al.*, 2010).

Ainda em relação às células epidérmicas, vale destacar o acentuado espessamento das paredes anticlinais e periclinais internas e a presença de corpos silicosos nestas células em *Vriesea* e *Billbergia distachia*. A ocorrência de sílica em Bromeliaceae foi relacionada por Krauss (1949) à reflexão da luz, minimizando o superaquecimento foliar e evitando a perda de água. Entretanto, as demais espécies analisadas neste estudo não apresentaram sílica na epiderme, indicando um provável caráter taxonômico para o grupo, como já descrito por Tomlinson (1969).

Outras estratégias podem contribuir para a manutenção do balanço hídrico a partir da reserva de água em órgãos suculentos como folhas ou pseudobulbos de Orchidaceae (Yang *et al.*, 2016) e na hipoderme. Dentre os caracteres anatômicos observados, Bromeliaceae, Orchidaceae e *Microgramma squamulosa* apresentaram hipoderme ou um tecido parenquimático armazenador de água, como observado em *Tillandsia usneoides*. A presença de uma hipoderme aquífera pode ser considerada de grande valor adaptativo, além de armazenadora de água para processos fotossintéticos em períodos de déficit hídrico, a hipoderme atua como filtro de luz e desempenha função de sustentação (Fahn e Cutler, 1992; Scatena e Segecin, 2005). Em *Octomeria crassifolia*, *Stelis caespitosa*, *Pleurothallis rubens*, *Bulbophyllum micropetaliforme* e *Maxillaria subulata*

destacam-se barras de espessamento nas células hipodérmicas. Embora alguns autores identifiquem estas células como traqueoidais, por apresentarem paredes secundárias com espessamento anular, helicoidal ou pontado, semelhante aos elementos condutores do xilema (Foster, 1956; Olatunji e Nengim, 1980), as espécies analisadas responderam negativamente ao teste de floroglucinol, demonstrando, portanto, a natureza celulósica e não lignificada dos espessamentos. Pirwitz (1931) já havia descrito a função de auxílio no armazenamento de água dessas estruturas a partir da constatação da composição celulósica das barras e consequente capacidade de hidratação das células hipodérmicas. Além disso, as barras oferecem suporte mecânico à variação de turgor das células hipodérmicas e aos tecidos adjacentes (Aybeke *et al.* 2010). Stern *et al.* 2004 descreveram barras de espessamento para algumas espécies de *Dichaea*, *Bifrenaria* e *Promenaea xanthina*, entretanto, nos indivíduos avaliados no presente estudo, as barras não foram observadas. Foster (1956) e Kahn (2001) observaram esse tipo de espessamento em algumas espécies de Euphobiaceae, uma eudicotiledônea, sugerindo que as barras podem ser consideradas um caráter convergente em espécies que apresentam tecido armazenador de água.

A ocorrência de epiderme múltipla é uma característica comum em *Peperomia*, já descrita na literatura a partir de trabalhos ontogenéticos (Takemori, 2002; Takemori *et al.* 2003, Souza *et al.* 2004), sendo basicamente um tecido armazenador de água como observado em *P. mandioccana* e *P. diaphanoides*. Na epiderme destas espécies foram observadas células pregueadas, em concertina, que promovem maior flexibilidade para acúmulo e perda d'água de acordo com as condições ambientais, indicando uma estratégia importante de reserva hídrica (Kaul, 1977; Takemori *et al.* 2003).

Além da epiderme múltipla, em ambas as espécies estudadas, foi observado uma concentração de drusas entre a epiderme múltipla e o parênquima clorofiliano. Segundo Horner (2012), há uma alta incidência de plasmodesmos na interface desses tecidos atuando como clarabóias que permitem que a luz filtrada através da epiderme múltipla entre nas células do parênquima fotossintético. As drusas multifacetadas seriam capazes de coletar e dispersar as ondas de luz para os cloroplastos circundantes, sugerindo uma otimização da coleta de luz e maior eficiência fotossintética em ambientes com baixa intensidade de luz, como as florestas nebulosas.

Estômatos em depressão, muitas vezes recobertos por tricomas, também refletem uma importante adaptação à baixa disponibilidade hídrica do ambiente epifítico (Pereira, 2011). Entretanto, estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas foram verificados em 31 das 40 espécies analisadas. A umidade trazida pela neblina em alguns períodos do dia é uma característica importante das florestas nebulares, possibilitando a ocorrência de espécies cujas folhas não apresentem estômatos em depressão. Por outro lado, apesar do valor adaptativo desse caráter, a

ocorrência de estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas é amplamente relatada por vários autores para samambaias e orquídeas ocorrentes em diversos ambientes (Bonates, 1993; Silva e Milaneze-Gutierrez, 2004; Silva *et al.*, 2006; Noguera-Savelli e Jáuregui, 2011; Arévalo *et al.*, 2011; Moraes *et al.*, 2011), sugerindo um forte significado taxonômico desse caráter, não apenas em função do aspecto topográfico, mas também do tipo do estômato.

*Hymenophyllum polyanthos* não apresenta estômatos, apenas uma única camada de células com cutícula fina. A regulação de entrada e saída de água e CO<sub>2</sub> é realizada por difusão a partir da cutícula permeável. Como consequência, a poiquiloidria pode ser a estratégia para a rápida hidratação dos tecidos durante períodos de déficit hídrico (Dubuisson *et al.* 2008; Hietz 2010). O poiquiloidrismo também é relatado para outras espécies ou gêneros de samambaias do presente estudo, como *Asplenium auritum*, *Pecluma pectinatiformis* e *Pleopeltis* (Stuart, 1968; Evans, 1969; Hietz e Briones 1998; Muslin e Homann 1992; Helseth e Fischer 2005; Testo e Watkins 2012).

As escamas absorventes observadas em *Pleopeltis* e em todas as espécies de Bromeliaceae do presente estudo, apresentam, nos dois grupos, tipos morfológicos diferentes; mas coincidem quanto ao mecanismo de absorção de água através das alas e do pé (Tomlinson 1969; Hietz, 2010; Lagoria *et al.* 2018). A extensiva distribuição e a especialização morfológica das escamas em Bromeliaceae, especialmente em *Tillandsia*, além de apresentar forte caráter taxonômico (Tomlinson, 1969; Benzing, 2000), estão relacionadas amplamente ao epifitismo extremo, com funções de absorção de água e nutrientes, de fotoproteção e na redução da transpiração (Pierce *et al.* 2001). De acordo com Benzing *et al.* (1976), o grau de absorção está diretamente ligado ao tipo de escama, densidade, hábito -tanque ou atmosférica (ausência de tanque) - e a localização na folha (região mediana ou bainha foliar). Benz e Martin (2005) também discutem a participação do vasto indumento na conservação da umidade na superfície foliar e na redução da difusão de gases em espécies epifíticas de *Tillandsia*. Os estudos citados acima corroboram o que foi observado neste estudo para as quatro espécies de *Tillandsia* analisadas, as quais apresentaram as maiores densidades de escamas na região mediana da folha dentre as 40 espécies estudadas. Supõe-se que o hábito atmosférico influencie, além da alta densidade de tricomas, outros caracteres observados neste estudo, como baixa densidade estomática, estômatos abaixo do nível das demais células epidérmicas e hipoderme.

Dentre as espécies dos outros gêneros de Bromeliaceae, *Vriesea friburgensis*, espécie tanque, foi a única que também apresentou alta densidade de escamas, sendo possível observar claramente maior densidade na região da bainha foliar, consequência do armazenamento e de maior absorção de água nesta região. O acentuado espessamento da parede das células epidérmicas, a

presença de sílica e a ocorrência de hipoderme nas três espécies do gênero também contribuem para a fotoproteção e economia hídrica.

Dentre os treze gêneros de Orchidaceae estudados, em sete foram observados tricomas glandulares. Benzing e Pridgeon (1983) compararam funcionalmente os tricomas de espécies de Orchidaceae e de Bromeliaceae e concluíram que a absorção de água e minerais nas orquídeas não é tão especializado e eficiente quanto nas bromélias, sugerindo que o velame tenha papel primordial da absorção de água nas orquídeas epifíticas. Além disso, em todas as espécies estudadas, observou-se baixa densidade de tricomas, apontando para outras funcionalidades e para um forte indício do caráter taxonômico desses tricomas.

Em *Peperomia mandioccana* e *Nematanthus strigillosus* foi observada alta densidade de tricomas tectores e glandulares. De acordo com Yuen e Dehgan (1982), em *Nematanthus*, o número de células dos tricomas tectores e da cabeça globular dos glandulares podem separar gêneros, subgêneros ou até mesmo espécies, evidenciando o caráter taxonômico dos mesmos. Além da função taxonômica, os tricomas auxiliam contra a desidratação, mantendo um microclima próximo aos estômatos, refletem a radiação solar, evitando um superaquecimento foliar, e protegem contra a predação (Souza, 2009).

Os tricomas do tipo claviforme encontrados em *Pecluma pectinatiformis*, *Pleopeltis macrocarpa*, *Serpocaulon catharinae* e em *Asplenium auritum* são bastante comuns na família Polypodiaceae, a qual é conhecida por apresentar vários gêneros com lâminas foliares pubescentes. Evans (1968) define três tipos de tricomas para *Pecluma*: o primeiro é clavado, com duas ou três células, sendo a apical um pouco dilatada; o segundo, seria derivado do primeiro, mas com ramificações laterais e o terceiro tipo seriam tricomas tectores multicelulares. Mickel e Smith (2004), analisando dez espécies de *Pecluma*, relataram, para todas elas, tricomas tectores, tanto na lâmina quanto na margem foliar. Dentre as espécies descritas pelos autores, apenas *P. sursumcurrens* apresentou tricomas claviformes, como descrito aqui em *P. pectinatiformis*.

Labiak e Prado (2008) descreveram, morfológicamente, dez espécies de *Serpocaulon*, confirmando apenas a presença de tricomas curtos e hialinos, mas Sanín (2014) descreve tricomas claviformes para *S. obscurinervium*.

Em Hymenophyllaceae, a ocorrência de tricomas tectores é bastante difundida na literatura (Rao e Srivastava, 1966; Ogura, 1972; Ebihara *et al.*, 2003; Hirai e Prado 2011; Said *et al.* 2017). Além do caráter taxonômico dentro da família, os tricomas, levando-se em conta a anatomia da espécie, exercem importante função ecológica de proteção contra dessecação e excesso de radiação solar.

A presença de estruturas secretoras na epiderme de *Anthurium* foi verificada por Mayo *et al.* (1997) e Temponi (2006), que as classificam como uma pontoação glandular. Estas mesmas estruturas são observadas nas espécies analisadas, mas sem apresentar algum tipo de secreção ou conteúdo celular, apenas como um aglomerado celular epidérmico. No trabalho de Mantovani *et al.* (2010), essa estrutura foi observada somente na face abaxial de *A. minarum*, não ocorrendo em outras oito espécies analisadas no trabalho. Temponi (2006) também encontrou variação nesse caráter em diferentes espécies, destacando que a estrutura pode estar em ambas ou somente uma das faces. A ocorrência dessas “glândulas” parece ser um possível caráter diagnóstico para o gênero, porém, é importante analisar a presença dessa estrutura em outras espécies de *Anthurium*, a ocorrência nas diferentes fases do desenvolvimento foliar e a possível variação dessa estrutura em relação ao ambiente.

Apesar do caráter xeromórfico atribuído às epífitas, folhas finas, com parênquima clorofiliano homogêneo foram observadas em 50% das espécies analisadas. Segundo Dickson (2000), o nível de luminosidade determina a estrutura interna da lâmina foliar, produzindo folhas espessas, com parênquima clorofiliano dorsiventral em espécies expostas a altos índices de luminosidade, enquanto em espécies de ambientes sombreados, como as epífitas, a lâmina foliar é mais fina, com mesofilo homogêneo e abundantes espaços intercelulares. Dentre as várias espécies analisadas (Boxplot), *Peperomia diaphanoides*, *Octomeria crassifolia* e *Stelis caespitosa*, espécies coletadas em local sombreado, são carnosas, com lâmina foliar espessa. Entretanto, essa maior espessura ocorre em virtude do volumoso tecido armazenador de água destas espécies e não em ocorrência de um parênquima clorofiliano dorsiventral bem desenvolvido. Segundo Lambers *et al.* (1988), a estrutura da folha desempenha importante papel na adaptação destas plantas ao sombreamento, propiciando maior captação da luz e aproveitamento fotossintético.

Nas espécies que apresentaram mesofilo dorsiventral, o parênquima lacunoso foi, em geral, o mais desenvolvido e, conforme Ivanova e P’yankov (2002), a maior proporção de parênquima lacunoso representa uma forma de aclimação da fotossíntese ao sombreamento, uma vez que suas células promovem melhor dispersão da luz. Estas células são adaptadas para absorver luz difusa, cuja proporção é maior na sombra (Healey *et al.*, 1998).

De acordo com as análises micromorfométricas, a razão tecido clorofiliano/não clorofiliano se mostrou alta em dezenove das quarenta espécies, inclusive com a participação da epiderme como tecido clorofiliano, como no caso das samambaias. Apesar de neste trabalho não ter sido quantificado o teor de clorofilas e a capacidade de trocas gasosas, a partir dos quais poderia se discutir a capacidade fotossintética das espécies, verifica-se um baixo investimento em tecido clorofiliano. Esse resultado demonstra a prioridade destas espécies no desenvolvimento de tecidos

de sustentação, de armazenamento ou de proteção contra a perda de água em detrimento da captura de luz. Dessa forma, conclui-se que as espécies epifíticas apresentam estratégias morfológicas e, principalmente fisiológicas para se ajustarem ao sombreamento, como por exemplo filotaxia em roseta em Bromeliaceae e metabolismo CAM (Benzing 1990, Lüttge, 1989).

Cristais foram verificados na epiderme e no mesofilo em várias espécies analisadas. A presença de cristais de oxalato de cálcio, drusas e ráfides, em Bromeliaceae, Orchidaceae, Araceae, e Piperaceae é bastante conhecida, principalmente por seu valor taxonômico (Tomlinson, 1969; Proença e Sajo, 2007; Kuo-Huang *et al.*, 2007; Mantovani *et al.*, 2010; Noguera-Savelli e Járegui 2011; Angela *et al.*, 2015). Dentre as funções ecológicas e bastante discutidas destes idioblastos destacam-se a proteção contra herbivoria, como estratégia nutricional para acúmulo de cálcio ou oxalato na planta e reflexão da radiação entre as células do mesofilo (Larcher, 2001; Volk *et al.*, 2002). Em relação às espécies analisadas neste estudo, acredita-se que as hipóteses de defesa e nutricional sejam as mais prováveis, já que estas foram coletadas em locais com diferentes níveis de luminosidade.

Os cristais de flavonoides observados nas duas espécies de *Anthurium* também foram identificados na espata de *Anthurium minarum* e na folha e espata de *A. gracile* por Mantovani *et al.* (2010) em plantas cultivadas em estufa. Mantovani e Pereira (2005), ao analisarem nove espécies de *Anthurium*, também cultivadas em casa de vegetação, não identificaram a presença de cristais flavonoídicos, mas indicaram a presença de outros tipos de compostos fenólicos no mesofilo de algumas espécies. Nas espécies de *Anthurium* analisadas foram observados tanto cristais de flavonoides como outro tipo de composto fenólico.

Em relação às Orchidaceae, cristais de flavonoides foram observados em *Prosthechea*. Oliveira e Sajo (2001) também observaram a presença de cristais de natureza flavonoídica em rizomas de *Prosthechea calamaria*. Williams (1979), analisando 142 espécies de Orchidaceae, relata a alta frequência de flavonoides em espécies tropicais e subtropicais, dentre elas, espécies dos gêneros *Bulbophyllum* e *Maxillaria*, o que não foi observado para *Bulbophyllum micropetaliforme* e *Maxillaria subulata* neste trabalho. De acordo com Ramakrishna e Ravishankar (2011) e Yamasaki *et al.* (1997), os flavonoides podem estar envolvidos na função protetora, associando-se aos radicais livres frequentes em plantas que vivem sob algum tipo de *stress*. Entretanto, alguns autores (Mole *et al.*, 1988; Larson, 1988; Mole e Waterman, 1988; Dudt e Shure, 1994; Ghasemzadeh *et al.*, 2010) indicam o excesso de luminosidade como principal fator para o acúmulo de compostos fenólicos, contrariando o observado para as sete das oito espécies de samambaias deste trabalho, as quais apresentam compostos fenólicos e foram coletadas em plena sombra. Provavelmente, a ocorrência destes compostos estaria, também, envolvida com a predação, já que as folhas de

samambaias coletadas apresentaram baixo nível de predação se comparadas às das orquídeas (obs. pessoal).

Estegmatas, corpos silicosos associados às fibras, descritos por Benzing (2000) e encontrados neste estudo em nove espécies de Orchidaceae, também foram relatados por Sandoval-Zapotitla *et al.* (2010) em 140 espécies da subtribo Oncidiinae e por Zanenga-Godoy e Costa (2003) em *Cattleya*. Os estegmatas também são descritos para outros clados de monocotiledôneas como Arecaceae, Commelinales e Zingiberales (Silva e Potiguara, 2009; Prychid *et al.*, 2003). Alguns trabalhos discutem os tipos morfológicos e o valor taxonômico dos estegmatas (Solereeder e Meyer, 1930; Moller e Rasmussen, 1984; Rasmussen, 1985; Stern *et al.*, 2004), porém o significado adaptativo como uma especialização a ambientes com pouca disponibilidade hídrica e, conseqüentemente ao epifitismo, nunca foi elucidado, apenas sendo sugeridos a capacidade de absorção de água pela sílica (Kaufman *et al.*, 1970; Khattab, 2017), auxílio na sustentação das folhas (Zanenga-Godoy e Costa, 2003) e a ocorrência de silificação em tecidos com alto índice de transpiração (Bennett, 1982), já que a sílica é transportada via corrente transpiratória (Moller e Rasmussen, 1984). Inclusive, Rasmussen (1985) questiona a elevada ocorrência de estegmatas em espécies epifíticas de orquídeas em relação às terrícolas, já que o caule dos forófitos é pobre em sílica em comparação com o solo.

Em *Bulbophyllum* e *Epidendrum* não foram observados estegmatas. Solereeder e Meyer (1930) e Moller e Rasmussen (1984) relatam a ausência destes cristais em *Bulbophyllum*, mas Solereeder e Meyer (1930) descrevem estegmatas cônicos em *Epidendrum*. Diante do discutido e observado para os gêneros aqui estudados e coletados no mesmo ambiente, floresta nebulosa, esse caráter, provavelmente, apresenta valor taxonômico e não adaptativo à condição epifítica das orquídeas.

Na maioria das espécies, foram verificados tecidos de sustentação, como fibras perivasculares e extravasculares, barras de espessamento e hipoderme mecânica lignificada. Segundo Turner (1994), a esclerofilia está associada a espécies com folhas de vida longa e baixa concentração de minerais, principalmente N, P e Ca, o que corrobora o hábito epifítico, já que, além de estarem sob déficit nutricional, muitas espécies de Orchidaceae e Bromeliaceae apresentam folhas de vida longa. A hipoderme mecânica observada em *Vriesea*, *Billbergia distachia* e *Hadrolaelia coccinea* contribui para minimizar a perda d'água pela transpiração. Além disso, esses tecidos estão relacionados à sustentação e manutenção da arquitetura das folhas, principalmente quando expostas a flutuação hídrica, como ocorre nas epífitas (Lüttge, 1989; Fahn e Cutler 1992).

## 5- CONCLUSÕES

As epífitas apresentam várias adaptações relacionadas à economia e absorção de água e nutrientes e, em comparação à flora terrícola, apresentam particularidades anatômicas que as qualificam como um grupo funcional. Entretanto, de acordo com o observado neste trabalho, apesar de alguns caracteres como estômatos no mesmo nível das demais células epidérmicas, cutícula espessa, fibras, hipoderme e parênquima clorofiliano homogêneo ocorrerem em 50% ou mais espécies, não há um conjunto de atributos anatômicos que caracteriza as epífitas. O desenvolvimento de estratégias compatíveis com o hábito epifítico é uma particularidade de cada grupo, estando, muitas vezes, relacionado à taxonomia. Muitas espécies extremamente bem-sucedidas não apresentam estratégias anatômicas típicas para o enfrentamento das condições hídrica e nutricional do ambiente epifítico. Características morfológicas, fenologia e mecanismos fisiológicos e reprodutivos, aliados aos caracteres anatômicos, podem ser apontados como possíveis fatores determinantes para a ocorrência e adaptação destas espécies ao ambiente epifítico.

## 6- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, M.D., Kubiske, M.E., Mostoller, S.A. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology*.75: 123-133.
- Angela, N., Chowlu, K., Sharma, B.H., Rao, N., Vij, S. 2015. Anatomy of some terete-leaved orchid species. *Kasetsart Journal*. 49: 13-21.
- Arévalo, R, Betancour, J. 2004. Diversidad de epífitas vasculares en cuatro bosques del sector suroriental de la Serranía de Chiribiquete, Guayana Colombiana. *Ecología*. 26: 359-380.
- Arévalo, R., Figueroa, J., Madrinán, S. 2011. Anatomía foliar de ocho especies de orquídeas epífitas. *Lankesteriana*. 11: 39-54.
- Aybeke, M., Sezikb, E., Olgum, G. 2010. Vegetative anatomy of some *Ophrys*, *Orchys* and *Dactylorhiza* (Orchidaceae) taxa in Trakya region of Turkey. *Flora*. 205: 73-89.
- Bennett, D.M. 1982. An ultrastructural study on the development of silicified tissues in the leaf tip of barley (*Hordeum sativum* Jess). *Annals of Botany*. 50: 229-237.
- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes: general biology and related biota. University Press Cambridge, New York.
- Benzing, D.H. 2000. Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. University Press Cambridge, New York.
- Benzing, D. H., Henderson, K., Kessel, B., Sulak, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany*. 63: 1009-1014.
- Benzing, D. H., Pridgeon, A. M. 1983. Foliar trichomes of Pleurothallidinae (Orchidaceae): functional significance. *American Journal of Botany*. 70: 173-180.
- Benz, B. W., Martin, C. E. 2005. Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Journal of Plant Physiology*. 163: 648-656.
- Bonates, L.C.M. 1993. Estudos ecofisiológicos de Orchidaceae da Amazônia. II - Anatomia ecológica foliar de espécies com metabolismo CAM de uma campina da Amazônia central. *Acta Amazonica* 23: 315-348.
- Buzatto, C. R., Severo, B.M.A., Waechter, J.L. 2008. Composição florística e distribuição ecológica de epífitos vasculares na Floresta Nacional de Passo Fundo, Rio Grande do Sul. *Iheringia*. 63: 231-239.
- Clark, A. M., Verbecke, J. A., Bohnert, H. J. 1992. Epidermis-specific gene expression in *Pachyphytum*. *The Plant cell*. 4: 1189-1198.

- Coleman, J. S., McConnaughay, K. D. M., Ackerly, D. D. 1994. Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution*. 9: 187-191.
- Dickson, W.C. 1975. The bases of angiosperms phylogeny: vegetative anatomy. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 62: 590-620.
- Dickson, W.C. 2000. Integrative plant anatomy. Academic Press, San Diego. 533p.
- Domínguez E., Heredia, A. 1999. Water hydration in cutinized cell walls: a physico-chemical analysis. *Biochimica et Biophysica Acta*. 1426: 168-176.
- Dubuisson, J.Y., Schnider, H., Hennequin, S. 2008. Epiphytism in ferns: diversity and history. *Comptes Rendus Biologies*. 331: 1-9.
- Dudt, J.F., Shure, D.J. 1994. The influence of light and nutrients on foliar phenolics and insect herbivory. *Ecology*. 75: 86-98.
- Ebihara, A., Iwatsuki, K., Takeshi, A. O., Ito, M. 2003. *Hymenophyllum paniense* (Hymenophyllaceae), a new species of filmy fern from New Caledonia. *Systematic Botany*. 28: 228-235.
- Evans, A.M. 1969. Interspecific relationships in the *Polypodium pectinatum-plumula* Complex. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 55: 193-293.
- Fahn, A. 1990. Plant anatomy. Pergamon Press, New York. 588p.
- Fahn, A., Cutler, D. 1992. Xerophytes. Gebruder Borntraeger, Berlin. 178 p.
- Foster, A.S. 1956. Plant idioblasts: remarkable examples of cell specializations. *Protoplasma*. 46: 184-193.
- Fryns-Claessens, E., Van Cotthem, W. 1973. A new classification of the ontogenetic types of stomata. *The Botanical Review*. 39:71-131.
- Furtado, S.G., Menini Neto, L. 2016. Vascular epiphytic flora of a high montane environmental of Brazilian Atlantic Forest: composition and floristic relationships with other ombrophilous forests. *Acta Botanica Brasilica*. 30: 422-436.
- Geralch, D. 1984. Botanische Mikrotechnik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart. 311p.
- Ghasemzadeh, A., Jaafar, H.Z.E., Rahmat, A., Wahab, P.E M., Halim, M.R.A. 2010. Effect of different light intensities on total phenolics and flavonoids synthesis and anti-oxidant activities in young ginger varieties (*Zingiber officinale* Roscoe). *International Journal of Molecular Sciences*. 11: 3885-3897.
- Glover, B.J., Perez-Rodriguez, M., Martin, C. 1998. Development of several epidermal cell types can be specified by the same MYB-related plant transcription factor. *Development*. 125: 3497-3508.

- Glover, B.J. 2000. Differentiation in plant epidermal cells. *Journal of Experimental Botany*. 344: 497-505.
- Gotsch, S.G., Nadkarni, N., Darby, A., Glunk, A., Dix, M., Davidson, K., Dawson, T. 2015. Life in the treetops: ecophysiological strategies of canopy epiphytes in a tropical montane cloud forest. *Ecological Monographs*. 85: 393-412.
- Hara, K., Yokoo, T., Kajita, R., Onishi T., Yahata, S., Peterson, K.M., Torii, K.U., Kakimoto, T. 2009. Epidermal cell density is autoregulated via a secretory peptide, EPIDERMAL PATTERNING FACTOR 2 in *Arabidopsis* leaves. *Plant & Cell Physiology*. 50: 1019-1031.
- Healey, K.D., Rickert, K.G., Hammer, G.L. 1998. Radiation use efficiency increases when the diffuse component of incident radiation is enhanced under shade. *Australian Journal of Agricultural Research*. 49: 665-672.
- Helseth, L. E., Fischer, T.M. 2005. Physical mechanisms of rehydration in *Polypodium polypodioides*, a resurrection plant. *Physical review E*. 71, 06190.
- Hietz, P. 2010. Fern adaptations to xeric environments. In: Mehlreter, K, Walker, L.R., Sharpe, J.M. (Eds.), *Fern Ecology*. Cambridge University Press, New York. 444 p.
- Hietz, P., Briones, O. 1998. Correlation between water relations and within-canopy distribution of epiphytic ferns in a Mexican cloud forest. *Oecologia*. 3: 305-316.
- Hirai, R. Y., Prado, J. 2011. Criptógamos do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, São Paulo, SP, Brasil. *Pteridophyta: 10. Hymenophyllaceae*. *Hoehnea*. 38: 501-510.
- Horner, T.H. 2012. *Peperomia* leaf cell wall interface between the multiple hypodermis and crystal-containing photosynthetic layer displays unusual pit fields. *Annals of Botany*. 109: 1307-1315.
- Ivanova, L.A., P'yankov, V.I. 2002. Structural adaptations of the leaf mesophyll to shading. *Russian Journal of Plant Physiology*. 49: 419-431.
- Javelle, M., Vernoud, V., Rogowsky, P.M., Gwyneth, C.I. 2010. Epidermis: the formation and functions of a fundamental plant tissue. *New Phytologist*. 189: 17-39.
- Jian, P.Y, Hu, F.S., Wang, C.P., Chiang, J., Lin, T.C. 2013. Ecological facilitation between two epiphytes through drought mitigation in a subtropical rainforest. *Plos One*. 8: 1-13.
- Khattab, H. 2017. Roles of silicon in improving drought tolerance in plants. in: Tripathi, D.K., Singh, V.P., Ahmad, P., Chauhan, D.K., Prasad, S.M. (Eds.), *Silicon in Plants Advances and Future Prospects*. CRC Press, Boca Raton, pp. 265-296.
- Kaufman, P.B., Petering, L. B., Smith, J. 1970. Ultrastructural development of cork-silica cell pairs in *Avena* internodal epidermis. *Botanical Gazette*. 131: 173-185.
- Kaul, R.B. 1977. The role of the multiple epidermis in foliar succulence of *Peperomia* (Piperaceae). *Botanical Gazette*. 138: 213-218.

- Khan, A. 2001. Plant anatomy and physiology. Kalpaz Publications, India. 334p.
- Keating, R.C. 2003. Leaf anatomical characters and their value in understanding morphoclines in the Araceae. *The Botanical Review*. 68: 510-523.
- Kersten, R. A. 2010. Epífitas vasculares – Histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. *Hoehnea*. 37: 9-38.
- Kerstiens, G., Lenzian, K. J. 1989. Interactions between ozone and plant cuticles. II. Water permeability. *New Phytologist*. 112: 21-27.
- Krauss, B.H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. (Continued) II. The Leaf. 1949. *Botanical Gazette*. 3: 333-404.
- Kuo-Huang, L.L., Ku, M.S.B., Franceschi, V.R. 2007. Correlations between calcium oxalate crystals and photosynthetic activities in palisade cells of shade adapted *Peperomia glabella*. *Botanical Studies*. 48: 155-164.
- Labiak, P. H., Prado, J. 2008. New combinations in *Serpocaulon* and a provisional key for the Atlantic Rain Forest species. *American Fern Journal* 98:139-159.
- Lambers, H., Chapim, III.F S., Pons, T. L. 1988. Plant physiological ecology. Springer, New York. 605p.
- Lagoria, M. L. A., Avila, G., Neira, D. A., Rodríguez A.M., Rios, N. F., Prado, J., Hernández, M. A. 2018. Morphoanatomical and histochemical characteristics of the epiphytic fern *Pleopeltis macrocarpa* (Polypodiaceae). *Brazilian Journal of Botany*. 41: 739-750.
- Larcher, W. 2001. *Ecofisiologia vegetal*. Rima, São Carlos. 531p.
- Larkin, J. C., Marks, M. D., Nadeau, J., Sack, F. 1997. Epidermal cell fate and patterning in leaves. *The Plant Cell*. 9: 1109-1120.
- Larson, R.A. 1988. The antioxidants of higher plants. *Phytochemistry*. 27: 969-978.
- Luque, P., Gavara, R., Herédia, A. 1995. A study of the hydration process of isolated cuticular membranes. *New Phytologist*. 129: 283–288.
- Luttge, U. 1989. Vascular plants as epiphytes. *Evolution and ecophysiology*. Springer-Verlag, New York, 270p.
- Mantovani, A., Pereira, T.E. 2005. Comparative anatomy of leaf and spathe of nine species of *Anthurium* (section *Uurospadix*; subsection *Flavescentiviridia*) (Araceae) and their diagnostic potential for taxonomy. *Rodriguésia*. 56: 145-160.
- Mantovani, A., Filartiga, A.L.D.P., Coelho, M.A.N. 2010. Anatomia comparada da folha e espata de espécies de *Anthurium* (Araceae) ocorrentes na Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Botânica*. 33: 185-200.

- Mayo, S. J.; Borgner, J.; Boyce, P. C. 1997. The genera of Araceae. Royal Botanic Gardens: Kew. 370p.
- Menini Neto, L., Forzza, R.C., Zappi, D. 2009. Angiosperm epiphytes as conservation indicators in forest fragments: A case study from southeastern Minas Gerais, Brazil. *Biodiversity Conservation*. 18: 3785-3807
- Metcalf, C.R., Chalk, L. 1979. Anatomy of the dicotyledons. Vol.1 Systematic anatomy of the leaf and stem. Oxford Clarendon Press, Oxford, 276p.
- Metcalf, C.R., Chalk, L. 1983. Anatomy of the dicotyledons: wood structure and conclusion of the general introduction. Oxford Clarendon Press, Oxford, 297p.
- Mickel, J. T., Smith, A. R. 2004. The Pteridophytes of Mexico – Part I (Descriptions and Maps). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 88: 1-702.
- Mole, S., Waterman, P.G. 1988. Light-induced variation in phenolic levels in foliage of rain-forest plants. II. Potential significance to herbivores. *Journal of Chemical Ecology*. 14:1.
- Mole, S., Ross, J.A.M., Waterman, P.G. 1988. Light-induced variation in phenolic levels in foliage of rain-forest plants. I. Chemical changes. *Journal of Chemical Ecology*. 14:1.
- Moller, J.D., Hanne Rasmussen, F.L.S. 1984. Stegmata in Orchidales: character state distribution and polarity. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 89: 53-76.
- Moraes, C.P. 2011; Souza-Leal, T.; Barros, F; Sajo, M.G. 2011. Vegetative anatomy of some Brazilian Zygopetalinae (Orchidaceae). *Iheringia* 73: 1-175.
- Moreira, A. S F.P., Lemos Filho, J.P., Zotz, G., Isaias, R.M.S. 2009. Anatomy and photosynthetic parameters of roots and leaves of two shade-adapted orchids, *Dichaea cogniauxiana* Shltr. and *Epidendrum secundum* Jacq. *Flora*. 204: 604-611
- Muslin, E.H., Homann, P. H. 1992. Light as a hazard for the desiccation-resistant 'resurrection' fern *Polypodium polypodioides* L. *Plant, Cell and Environment*. 15: 81-89.
- Nieder, J., Engwald, S., Klawun, M., Barthlott, W. 2000. Spatial distribution of vascular epiphytes (including hemiepiphytes) in a lowland Amazonian rain forest (Surumoni Crane Plot) of Southern Venezuela. *Biotropica*. 32: 385-396.
- Noguera-Savelli, E., Jáuregui, D. 2011. Anatomía foliar comparada y relaciones filogenéticas de 11 especies de Laeliinae con énfasis en *Brassavola* (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical*. 59: 1047-1059.
- Olantunji, O. A., Nenjim, R. O. 1980. Occurrence and distribution of tracheoidal elements in the Orchidaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 80: 357-370.
- Oliveira, V.C., Sajo, M.G. 1999. Anatomia foliar de espécies epífitas de Orchidaceae. *Revista Brasileira de Botânica*. 22: 365-374.

- Ogura, Y. 1972. Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes. Gebriider Borntraeger, Berlin. 502p
- Panteris, E., Galatis, B. 2005. The morphogenesis of lobed plant cells in the mesophyll and epidermis: organization and distinct roles of cortical microtubules and actin filaments. *New Phytologist*. 167: 721-732.
- Pereira, T.A.R., Oliveira, T.S., Silva, L.C., Azevedo, A.A. 2011. Comparative leaf anatomy of four species of Bromelioideae (Bromeliaceae) occurring in the Atlantic Forest, Brazil. *Botany*. 89: 243-253.
- Pereira-Dias, F., Santos, M. 2015. Adaptive strategies against water *stress*: a study comparing leaf morphoanatomy of rupicolous and epiphytic species of Gesneriaceae. *Brazilian Journal of Botany*. 38: 911-919.
- Piazza, L.D., Smidit, E.C., Bona, C. 2015. Anatomia comparada dos órgãos vegetativos de espécies de *Bulbophyllum* seção *Didactyle* (Lindl.) Cogn. e *Bulbophyllum* seção *Xiphizusa* Rchb.f. (Orchidaceae). *Hoehnea*. 42: 171-183.
- Pirwitz, K. 1931. Physiologie und anatomische Untersuchungen an Speichertracheiden und Velamia. *Planta*. 14: 19-76.
- Pridgeon, A.M. 1982. Diagnostic anatomical characters in the Pleurothallidinae (Orchidaceae). *American Journal of Botany*. 69: 921-38.
- Pierce, S., Maxwell, K, Griffiths, H., Winter, K. 2001. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. *American Journal of Botany*. 88: 1371-1398.
- Proença, S., Sajo, M. G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 21: 657-673.
- Prychid, C. J., Furness, C. A., Rudall, P. J. 2003. Systematic significance of cell inclusions in Haemodoraceae and allied families: silica bodies and tapetal raphides. *Annals of Botany*. 92: 571-580.
- Ramakrishna, A., Ravishankar, G.A. 2011. Influence of abiotic *stress* signals on secondary metabolites in plants. *Plant Signaling & Behavior*. 6: 1720-1731
- Rao, A. R., Srivastava, P. 1966. Studies on Indian Hymenophyllaceae, Part VIII. Contributions to our knowledge of *Mecodium exsertum* (Wall.) Copeland. *American Fern Journal*. 56: 69-76.
- Rasmussen, H.N. 1985. An aspect of orchid anatomy and adaptationism. *Lindleyana*. 1: 102-107.
- Riederer, M., Schreiber, L. 2001. Protecting against water loss: analysis of the barrier properties of plant cuticles. *Journal of Experimental Botany*. 52: 2023-2032.

- Saïd, A. H., Hennequin, S., Rouhan, G., Dubuisson, J. Y. Disentangling the diversity and taxonomy of Hymenophyllaceae (Hymenophyllales, Polypodiidae) in the Comoros. *European Journal of Taxonomy* 313: 1-53.
- Samuels, L., DeBono, A., Lam, P., Wen, M., Jetter, R., Kunst, L. 2008. Use of *Arabidopsis eceriferum* mutants to explore plant cuticle biosynthesis. *Journal of Visualized Experiments*.
- Sandoval-Zapotitla, E., Villaseñor, J.L., Terrazas, T. 2010. Diversity of mineral inclusions in the subtribe Oncidiinae (Orchidaceae). *Revista de Biología Tropical*. 58: 733-755.
- Scatena, V. L., Segecin, S. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*. 28: 635-649.
- Silva, C. I., Milaneze-Gutierrez, M.A. 2004. Caracterização morfo-anatômica dos órgãos vegetativos de *Cattleya walkeriana* Gardner (Orchidaceae). *Acta Scientiarum*. 26: 91-100.
- Silva, R. J. F., Potiguara, R.C.V. 2009. Substâncias ergásticas foliares de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae): caracterização histoquímica e ultra-estrutural. *Acta Amazonica*. 39: 793-798.
- Stuart, T. S. 1968. Revival of respiration and photosynthesis in dried leaves of *Polypodium polypodioides*. *Planta*. 83: 185-206.
- Solereider, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons. Clarendon Press, Oxford.
- Solereider, H., Meyer, F. 1930. Systematische anatomie der monocotyledonen, 6: 92-242. Stuttgart.
- Souza, L. A. 2009. Morfologia e anatomia vegetal: células, tecidos, órgãos e plântulas. UEPG, Ponta Grossa. 259p.
- Souza, L.A., Moscheta, I. S., Oliveira, J. H. G. 2004. Comparative morphology and anatomy of the leaf and the stem of *Peperomia dahlstedii* C. DC., *Ottonia martiana* Miq. and *Piper diospyrifolium* Kunth (Piperaceae). *Gayana Botanica*. 6: 6-17.
- Stern, W.L., Judd, W.S., Carlswald, B.S. 2004. Systematic and comparative anatomy of Maxillarieae (Orchidaceae), sans Oncidiinae. *Faculty Research & Creative Activity*. 144: 251-274.
- Takemori, N.K. 2002. Anatomia comparada de *Peperomia catharinae* Miquel, *P. emarginella* (Sw.) C.DC., *P. quadrifolia* (L.) Kunth e *P. rotundifolia* (L.) Kunth (Piperaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 53p.
- Takemori, N.K., Bona, C., Alquini, Y. 2003. Anatomia comparada das folhas de espécies de *Peperomia* (Piperaceae) - I. ontogênese do tecido aquífero e dos estômatos. *Acta Botanica Brasilica*. 17: 387-394.
- Temponi, L.G. 2006. Sistemática de *Anthurium* sect. *Urospadix* (Araceae). Tese Doutorado. Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

- Testo, W. L., James, E. W. Jr. 2012. Influence of plant size on the ecophysiology of the epiphytic fern *Asplenium auritum* (Aspleniaceae) from Costa Rica. *American Journal of Botany*. 99: 1840-1846.
- Thangavelu, M., Muthu, S. 2017. Vegetative anatomical adaptations of *Epidendrum radicans* (Epidendroideae, Orchidaceae) to epiphytic conditions of growth. *Modern Phytomorphology*. 11: 117-130.
- Tomlinson, P. B. 1969. Commelinales – Zingiberales. In: Metcalf C.R. (Ed.), *Anatomy of the Monocotyledons*. Oxford University Press, London, 466p.
- Turner, I, M. 1994. Sclerophylly: primarily protective? *Functional Ecology*. 8: 669-675.
- Van Cotthem, W. 1973. Stomatal types and systematics. In: Crabbe J.A., Thomas B.A. (eds.). *The Phylogeny and classification of the ferns*. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 67: 59-71.
- Volk, G. M., Lynch-Holm, V. J., Kostman, T.A., Goss, L.J., Franceschi, V. R. 2002. The role of druse and raphide calcium oxalate crystals in tissue calcium regulation in *Pistia stratiotes* leaves. *Plant Biology*. 4: 34-45
- White, R. A. 1974. Comparison anatomical studies of the ferns. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 61:379-387.
- Watson, R.W. 1942. Effect of cuticular hardening on the form of epidermal cells. *New Phytologist*. 41: 223-229.
- Williams, C. 1979. The leaf flavonoids of the Orchidaceae. *Phytochemistry*. 18: 803-813
- Zanenga-Godoy, R., Costa, C.G. 2003. Anatomia foliar de quatro espécies do gênero *Cattleya* Lindl. (Orchidaceae) do planalto central brasileiro. *Acta Botanica Brasilica*. 17: 101-118.
- Yamasaki, H., Sakihama, Y., Ikehaha, N. 1997. Flavonoid-Peroxidase reaction as a detoxification mechanism of plant cells against H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. *Plant Physiology*. 115: 1405-1412.
- Yuen, C.K K.H., Dehgan, F. L. S. 1982. Comparative morphology of the leaf epidermis in the genera *Codonanthe* (Martius) Hanstein and *Nematanthus* Schrader (Gesneriaceae). *Botanical Journal of Linnean Society*. 85: 283-296.
- Zotz, G, Hietz, P. 2011. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany*. 52: 2067-2078.
- Zotz, G. 2016. *Plants on plants - the biology of vascular epiphytes*. Springer, Germany. 300p.

## Anexos

Tabela 1 – Caracteres anatômicos quantitativos avaliados para as 40 espécies de epífitas vasculares coletadas nas nanoflorestas nebulares do Parque Estadual do Ibitipoca. Siglas: T: tricoma tector; C: tricoma claviforme; G: tricoma glandular; E: escama.

Espécie	Espessura da cutícula face adaxial	Espessura da cutícula face abaxial	Densidade estomática	Densidade de Tricomas na face adaxial	Densidade de Tricomas na face abaxial	Espessura da lâmina foliar	Razão tecido clorofiliano/não clorofiliano
<i>Tillandsia geminiflora</i>	Espessa	Espessa	Baixa	Alta	Alta	Espessa	Baixa
<i>Tillandsia gardneri</i>	Fina	Espessa	Baixa	Alta	Alta	Espessa	Baixa
<i>Tillandsia usneoides</i>	Fina	Fina	Baixa	Alta	Alta	Espessa	Alta
<i>Tillandsia stricta</i>	Espessa	Fina	Baixa	Alta	Alta	Espessa	Baixa
<i>Vriesea penduliflora</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa	Baixa	Espessa	Alta
<i>Vriesea bituminosa</i>	Espessa	Espessa	Baixa	Alta	Baixa	Espessa	Baixa
<i>Vriesea friburgensis</i>	Fina	Fina	Baixa	Alta	Alta	Espessa	Baixa
<i>Billbergia distachia</i>	Espessa	Fina	Baixa	Baixa	Baixa	Espessa	Baixa
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa	Baixa	Espessa	Alta
<i>Gomesa glaziovii</i>	Fina	Fina	Baixa	Ausente	Ausente	Fina	Alta
<i>Dichaea cogniauxiana</i>	Fina	Fina	Baixa	Ausente	Ausente	Fina	Baixa
<i>Promenaea xanthina</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa	Baixa	Fina	Alta
<i>Epidendrum paranaense</i>	Espessa	Fina	Alta	Baixa	Baixa	Espessa	Alta
<i>Epidendrum pseudodifforme</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa	Baixa	Espessa	Alta
<i>Stelis caespitosa</i>	Espessa	Espessa	Baixa	Baixa	Baixa	Espessa	Baixa
<i>Octomeria crassifolia</i>	Espessa	Espessa	Baixa	Ausente	Ausente	Espessa	Baixa
<i>Bifrenaria vitellina</i>	Espessa	Espessa	Baixa	Baixa	Baixa	Fina	Baixa
<i>Pleurothallis rubens</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa	Baixa	Fina	Baixa
<i>Scaphyglottis modesta</i>	Espessa	Fina	Alta	Ausente	Ausente	Fina	Baixa
<i>Prosthechea allemanoides</i>	Fina	Fina	Alta	Ausente	Ausente	Fina	Baixa
<i>Prosthechea pachysepala</i>	Fina	Fina	Baixa	Ausente	Ausente	Fina	Alta
<i>Maxillaria subulata</i>	Espessa	Espessa	Alta	Baixa	Baixa	Espessa	Baixa
<i>Bulbophyllum micropetaliforme</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa	Baixa	Espessa	Baixa
<i>Hadrolaelia coccinea</i>	Fina	Fina	Baixa	Ausente	Ausente	Fina	Alta
<i>Microgramma squamulosa</i>	Espessa	Espessa	Alta	Ausente	Ausente	Fina	Baixa
<i>Serpocaulon catharinae</i>	Espessa	Espessa	Alta	Baixa	Baixa	Fina	Baixa
<i>Cochlidium punctatum</i>	Espessa	Espessa	Baixa	Ausente	Ausente	Espessa	Alta
<i>Pecluma pectinatiformis</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa (T e C)	Baixa (T e C)	Fina	Alta
<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	Fina	Fina	–	Baixa	Baixa	Fina	Alta
<i>Asplenium auritum</i>	Fina	Fina	Alta	Baixa	Baixa	Fina	Alta
<i>Pleopeltis hirsutissima</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa	Baixa	Fina	Alta
<i>Pleopeltis macrocarpa</i>	Espessa	Espessa	Baixa	Baixa (E e C)	Baixa (E e C)	Espessa	Baixa

<i>Anthurium minarum</i>	Espessa	Espessa	Alta	Ausente	Ausente	Fina	Alta
<i>Anthurium scandens</i>	Espessa	Espessa	Alta	Ausente	Ausente	Fina	Alta
<i>Philodendron appendiculatum</i>	Espessa	Espessa	Baixa	Ausente	Ausente	Fina	Alta
<i>Peperomia diaphanoides</i>	Fina	Fina	Baixa	Baixa	Alta	Fina	Baixa
<i>Peperomia mandioccana</i>	Fina	Fina	Alta	Alta (T e G)	Alta (T e G)	Fina	Baixa
<i>Nematanthus strigillosus</i>	Fina	Espessa	Alta	Alta (G)	Alta (T e G)	Fina	Alta
<i>Griselinia ruscifolia</i>	Espessa	Espessa	Alta	Ausente	Ausente	Espessa	Baixa
<i>Hillia parasitica</i>	Fina	Fina	Alta	Ausente	Ausente	Fina	Baixa

Tabela 2 – Caracteres anatômicos qualitativos avaliados para as 40 espécies de epífitas vasculares coletadas nas nanoflorestas nebulares do Parque Estadual do Ibitipoca. Siglas: F: cristal de flavonoide; D: drusas, R: ráfides

Espécie	Nível dos estômatos em relação às demais células epidérmicas	Classificação da folha em relação à posição dos estômatos	Tipo de tricoma	Ocorrência de hipoderme	Conteúdo fenólico	Corpos silicosos ou estegmatas	Tipo de cristal	Ocorrência de tecido mecânico	Barras de espessamento na hipoderme
<i>Tillandsia geminiflora</i>	Abaixo	Hipoestomática	Escama	Presente	Ausente	Ausente	R	Presente	Ausente
<i>Tillandsia gardneri</i>	Abaixo	Anfiestomática	Escama	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Tillandsia usneoides</i>	Abaixo	Hipoestomática	Escama	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Tillandsia stricta</i>	Abaixo	Anfiestomática	Escama	Presente	Ausente	Ausente	R	Presente	Ausente
<i>Vriesea penduliflora</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Escama	Presente	Ausente	Corpo silicoso	Ausente	Presente	Ausente
<i>Vriesea bituminosa</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Escama	Presente	Ausente	Corpo silicoso	Ausente	Presente	Ausente
<i>Vriesea friburgensis</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Escama	Presente	Ausente	Corpo silicoso	Ausente	Presente	Ausente
<i>Billbergia distachia</i>	Abaixo	Hipoestomática	Escama	Presente	Ausente	Corpo silicoso	Ausente	Presente	Ausente
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Escama	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Gomesa glaziovii</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Presente	Ausente	Estegmata	Ausente	Presente	Ausente
<i>Dichaea cogniauxiana</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Ausente	Ausente	Estegmata	R	Presente	Ausente
<i>Promenaea xanthina</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Ausente	Ausente	Estegmata	R	Presente	Ausente
<i>Epidendrum paranaense</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Presente	Ausente	Estegmata	Ausente	Presente	Ausente
<i>Epidendrum pseudodiforme</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Stelis caespitosa</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Presente
<i>Octomeria crassifolia</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Presente	Ausente	Estegmata	Ausente	Presente	Presente
<i>Bifrenaria vitellina</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Pleurothallis rubens</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Presente
<i>Scaphyglottis modesta</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Presente	Ausente	Estegmata	F	Presente	Ausente
<i>Prosthechea allemanooides</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Presente	Ausente	Estegmata	F	Presente	Ausente
<i>Prosthechea pachysepala</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Ausente	Ausente	Estegmata	Ausente	Presente	Ausente
<i>Maxillaria subulata</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Presente	Ausente	Estegmata	Ausente	Presente	Presente
<i>Bulbophyllum micropetaliforme</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Presente
<i>Hadrolaelia coccinea</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Microgramma squamulosa</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>Serpocaulon catharinae</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Claviforme	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>Cochlidium punctatum</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Pecluma pectinatiformis</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Tector/claviforme	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Tector	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Asplenium auritum</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Claviforme	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>Pleopeltis hirsutissima</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Escama	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente

<i>Pleopeltis macrocarpa</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Escama/Claviforme	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Anthurium minarum</i>	Abaixo	Anfiestomática	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	F/D/R	Presente	Ausente
<i>Anthurium scandens</i>	Abaixo	Anfiestomática	Ausente	Ausente	Presente	Ausente	F/D/R	Presente	Ausente
<i>Philodendron appendiculatum</i>	Abaixo	Hipoestomática	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	D	Presente	Ausente
<i>Peperomia diaphanoides</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Glandular	Ausente	Ausente	Ausente	D	Ausente	Ausente
<i>Peperomia mandioccana</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Tector/Glandular	Ausente	Ausente	Ausente	D	Ausente	Ausente
<i>Nematanthus strigillosus</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Tector/Glandular	Presente	Ausente	Ausente	D	Ausente	Ausente
<i>Griselinia ruscifolia</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	D	Presente	Ausente
<i>Hillia parasitica</i>	Mesmo nível	Hipoestomática	Ausente	Presente	Ausente	Ausente	D	Ausente	Ausente

Tabela 3 – Médias dos caracteres quantitativos das 40 espécies de epífitas vasculares coletadas nas nanoflorestas nebulares do Parque Estadual do Ibitipoca.

<i>Espécie</i>	Cutícula adaxial (µm)	Cutícula abaxia(µm)	Densidade estomática (µm)	Razão tecido CL/NCL	Espessura foliar total (µm)
<i>Tillandsia geminiflora</i>	2,55642424	2,785702512	13,422	0,344249934	458,1214234
<i>Tillandsia gardneri</i>	1,964908728	2,203512097	1,20798	0,319918242	668,2240299
<i>Tillandsia usneoides</i>	2,419012749	2,715767035	5,50305	0,911031782	495,0054353
<i>Tillandsia stricta</i>	15,34930222	16,57488311	10,67067	0,531808988	542,4749498
<i>Vriesea penduliflora</i>	2,202043818	1,93458603	18,32168	0,958852103	418,5927363
<i>Vriesea bituminosa</i>	4,081830017	2,999944798	16,30828	0,955130733	519,7749816
<i>Vriesea friburgensis</i>	0,66328	0,681668667	0,73821	0,239946526	62,21250667
<i>Billbergia distachia</i>	11,42554247	10,51496926	5,8386	0,555625292	615,7184157
<i>Nidularium ferdinandocoburgii</i>	2,27225	2,025694915	10,13392	0,981024354	335,33516
<i>Gomesa glaziovii</i>	2,785879399	2,522870169	17,51627	0,7912504	207,5627177
<i>Dichaea cogniauxiana</i>	2,835287667	2,047637085	16,10682	0,766334387	199,8186051
<i>Promenaea xanthina</i>	1,067029954	1,414860539	9,46258	0,267195891	281,1288581
<i>Epidendrum paranaense</i>	3,887529183	2,547749549	32,41362	0,930099561	654,5997388
<i>Epidendrum pseudodiforme</i>	3,190206909	2,655582431	10,72769	1,177841664	2208,250398
<i>Stelis caespitosa</i>	9,870873333	4,17214	9,46256	0,47798658	834,0358467
<i>Octomeria crassifolia</i>	14,10032415	9,835589361	19,12698	0,163392609	1578,38253
<i>Bifrenaria vitellina</i>	6,050907573	3,872628893	19,93234	0,760440474	204,3295137
<i>Pleurothallis rubens</i>	0,526071429	0,326666667	10,20106	0,196127206	76,90010201
<i>Scaphyglottis modesta</i>	4,314638002	2,759113614	35,60550526	0,887065377	328,5486777
<i>Prosthechea allemanoides</i>	6,162128961	3,85994721	32,48694	0,756928416	304,5355159
<i>Prosthechea pachysepala</i>	0,783132045	0,555288034	16,10685	0,972659516	48,52227811
<i>Maxillaria subulata</i>	8,181239256	6,749200259	26,83516	0,253093241	659,4195146
<i>Bulbophyllum micropetaliforme</i>	18,23026137	17,87593401	18,05339	0,554763265	547,1956922
<i>Hadrolaelia coccinea</i>	0,952571333	1,008166667	14,63037	0,890918061	72,27800667
<i>Microgramma squamulosa</i>	5,02438726	6,551804897	26,64534	0,817302531	316,7602064
<i>Sepocaulon catharinae</i>	3,542073819	3,664053587	27,44368	0,737835188	179,7672869
<i>Cochlidium punctatum</i>	13,69328	11,29346	18,85861	1,043591954	329,857201
<i>Pecluma pectinatiformis</i>	0,905404084	1,349130988	9,93234	1,01207173	139,1787034
<i>Hymenophyllum polyanthos</i>	0,646463435	0,683161081	0	0,95309906	40,67516804
<i>Asplenium auritum</i>	1,819218364	1,937436514	34,5862	0,94203205	238,5086289
<i>Pleopeltis hirsutissima</i>	0,758392795	0,769231352	15,63705	1,0001943	55,51595776
<i>Pleopeltis macrocarpa</i>	4,910573333	3,283006667	16,9754	0,877787181	364,9078667
<i>Anthurium minarum</i>	5,211036414	4,269542231	45,30193	0,896876514	311,5523778
<i>Anthurium scandens</i>	5,842736607	8,141795911	42,51578218	1,463401104	378,9015953
<i>Philodendron appendiculatum</i>	5,779674898	4,616776501	15,71057	0,821108225	329,6834791
<i>Peperomia diaphanoides</i>	3,003487151	2,830402268	17,16945833	0,287804463	682,2380395
<i>Peperomia mandiocana</i>	1,298177854	1,03813413	31,54319	0,267195891	613,9719916
<i>Nematanthus strigillosus</i>	7,497465555	3,650718916	84,69774	1,426224646	351,3552335
<i>Griselinia ruscifolia</i>	7,315686667	4,3551	71,91754737	0,82192558	325,7658067
<i>Hillia parasitica</i>	3,152786667	2,778793333	112,08003	0,509937054	302,8453133



Figura 1: Espécies coletadas no Parque Estadual do Ibitipoca. A: *Anthurium minarum*. B: *Anthurium scandens*. C: *Philodendron appendiculatum*. D: *Billbergia distachia*. E: *Nidularium ferdinandocoburgii*. F: *Tillandsia gardneri*. G: *Tillandsia geminiflora*. H: *Tillandsia stricta*. I: *Tillandsia usneoides*. J: *Vriesea bituminosa*. K: *Vriesea friburgensis*. L: *Vriesea penduliflora*. M: *Bifrenaria vitellina*. N: *Bulbophyllum micropetaliforme*. O: *Dichaea cogniauxiana*. P: *Epidendrum paranaense*. Q: *Epidendrum pseudodiforme*. R: *Gomesa glaziovii*. S: *Hadrolaelia coccinea*. T: *Maxillaria subulata*.



Figura 2: Espécies coletadas no Parque Estadual do Ibitipoca. A: *Octomeria crassifolia*. B: *Pleurothallis rubens*. C: *Promenaea xanthina*. D: *Prosthechea allemanoides* E: *Prosthechea pachysepala*. F: *Scaphyglottis modesta*. G: *Stelis caespitosa*. H: *Asplenium auritum*. I: *Hymenophyllum polyanthos*. J: *Cochlidium punctatum*. K: *Microgramma squamulosa*. L: *Pecluma pectinatiformis*. M: *Pleopeltis hirsutissima*. N: *Pleopeltis macrocarpa*. O: *Serpocaulon catharinae*. P: *Peperomia diaphanoides*. Q: *Peperomia mandioccana*. R: *Nematanthus strigillosus*. S: *Griselinia ruscifolia*. T: *Hillia parasitica*.

## Capítulo 2

Plasticidade foliar de epífitas vasculares em nanoflorestas nebulares da Floresta Atlântica

## RESUMO

Plasticidade pode ser definida como a capacidade de um organismo alterar a expressão de caracteres fenotípicos, morfológicos e/ou fisiológicos, em função do *habitat*, contribuindo para sua estabilidade funcional e adaptação ao ambiente. Temperatura, luz e umidade são fatores extremamente variáveis ao longo do forófito e do ambiente e podem interferir na estrutura das folhas de epífitas vasculares durante o seu desenvolvimento, promovendo alterações na organização estrutural e fisiológica, as quais podem ser comprovadas não somente a partir de análises qualitativas, mas também da análise quantitativa dos tecidos foliares. Diante disso, pretende-se responder, através da micromorfometria foliar de seis espécies de epífitas vasculares ocorrentes em três subfitofisionomias nanoflorestas nebulares, se e de que maneira os fatores abióticos interferem na anatomia foliar destas espécies. Foram realizados cortes transversais e dissociações epidérmicas da região mediana de folhas de cinco indivíduos de cada espécie. O material foi processado, corado e montado seguindo técnicas usuais em Anatomia Vegetal. Foram realizadas as seguintes medidas micromorfológicas: espessura da cutícula nas faces adaxial e abaxial da folha; espessura da face adaxial da epiderme; espessura total da folha; espessura do tecido clorofiliano para o cálculo da razão tecido clorofiliano/não clorofiliano, densidade estomática e de tricomas e área foliar. Para a comparação entre as características anatômicas mensuradas foi empregada ANOVA. Para avaliar a eventual relação entre as variáveis abióticas (temperatura, luz e umidade) e as características anatômicas foi usada análise de regressão linear múltipla multivariada. Verificou-se que a razão tecido clorofiliano/não clorofiliano (CL/NCL) foi o caráter mais variável dentre os analisados, tendo valores expressivamente maiores nas orquídeas e samambaias, ocorrendo o inverso nas bromélias. A cutícula adaxial variou em todas as espécies estudadas, exceto em *Hadrolaelia coccinea*. Em relação à epiderme da face adaxial, densidade estomática, densidade de tricomas da face adaxial, espessura total da folha e área foliar houve grande variação entre as espécies e as subfitofisionomias estudadas. Já em relação à face adaxial, não houve variação estatística significativa da densidade de tricomas nas espécies avaliadas. A partir do que foi observado, verificou-se que há variabilidade dos caracteres analisados entre as três subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa, sendo que as Orchidaceae apresentam caracteres mais conservativos e as Bromeliaceae são mais plásticas. Embora tenha havido variação significativa em vários parâmetros anatômicos analisados, indicando a ocorrência de plasticidade fenotípica em relação ao ambiente, alguns caracteres não variaram estatisticamente entre as subfitofisionomias, o que permite concluir que, em muitos casos, a plasticidade é não-adaptativa, sendo expressa em função de fatores taxonômicos, fisiológicos, bioquímicos ou do desenvolvimento de cada espécie.

Palavras-chave: anatomia ecológica. Bromeliaceae. micromorfometria foliar. Orchidaceae. Polypodiaceae.

## ABSTRACT

Plasticity can be defined as the ability of an organism to alter the expression of phenotypic characters, morphological and/or physiological, due to the habitat, contributing to their functional stability and adaptation to environment. Temperature, luminosity and humidity are extremely variable along the phorophyte and environment. These variables can interfere in the structure of the leaves of vascular epiphytes during its development, promoting alterations in the structural and physiological organization, which can be improved through qualitative and quantitative analyses of leaf tissues. Thus, we seek to answer, through leaf micromorphometry of six species of vascular epiphytes in three subphytophysiognomies of cloud dwarf-forest, if and how the abiotic variables interfere in the leaf anatomy of these species. We performed freehand cross sections and epidermis dissociations of the median region of the leaves of five individuals per species. The material was processed, stained and mounted according to usual techniques of Plant Anatomy. We performed the following micromorphometrical measurements: thickness of the cuticle in the abaxial and adaxial surfaces, thickness of adaxial epidermis, total thickness of leaves, thickness of the chlorophyllous parenchyma for calculation of the ratio chlorophyllous/non-chlorophyllous tissue (CL/NCL), stomatal and trichomes density, and leaf area. The anatomical measurements were compared through ANOVA and simple linear regression analysis. For the evaluation of eventual relationship between the abiotic variables (temperature, luminosity and humidity) and the anatomical characteristics we used a multivariate multiple regression analysis. We found that the CL/NCL was the most variable character, and the orchids and ferns presented the highest values, occurring the inverse in bromeliads. The adaxial cuticle varies in all the studied species, except in *Hadrolaelia coccinea*. There is a high variation between the species and subphytophysiognomies regarding the epidermis of adaxial surface, stomatal density, density of trichomes in adaxial surface, total thickness of the leaf and leaf area. There is no significant variation regarding the density of trichomes of adaxial surface. We found variability of the analysed characters between the three subphytophysiognomies of cloud dwarf-forest, and the Orchidaceae present the most conservative characters, while the Bromeliaceae are the more plastic. Several anatomical parameters showed significant variation, suggesting phenotypic plasticity regarding the environment. However, some characters did not vary among the subphytophysiognomies, and we can conclude that in many cases, the plasticity is not-adaptive, and can be expressed due features taxonomic, physiological, biochemical or related to the development of each species.

Key-words: Bromeliaceae. ecological anatomy. leaf micromorphometry. Orchidaceae. Polypodiaceae.

## CAPÍTULO 2

### Plasticidade foliar de epífitas vasculares em nanoflorestas nebulares da Floresta Atlântica

#### 1- INTRODUÇÃO

Plasticidade pode ser definida como a capacidade de um organismo alterar a expressão de caracteres fenotípicos, morfológicos e/ou fisiológicos, em função do *habitat*, contribuindo para sua estabilidade funcional e adaptação ao ambiente (Gratani 2014; Faleiro e Saiki 2007). Plantas são extremamente plásticas e respondem às variações ambientais de acordo com fatores determinantes para o estabelecimento e sobrevivência de cada espécie (Sultan 1967).

As epífitas são plantas que ocupam variados locais no fuste e na copa das árvores, mas, por não apresentarem raízes em contato com o solo, estão frequentemente expostas a déficits hídricos e nutricionais. Temperatura, luz e umidade são fatores extremamente variáveis ao longo do forófito, interferindo tanto na distribuição, como na variação de caracteres fisiológicos, morfológicos e anatômicos das espécies (Benzing 1990). Assim, condições diferentes podem promover respostas adaptativas iguais ou distintas em indivíduos de uma mesma espécie em função de variações microclimáticas, refletindo ou não uma convergência evolutiva aos fatores ambientais (Yadav *et al.* 2004).

Muitos trabalhos têm avaliado as relações entre caracteres fisiológicos e morfológicos de espécies em variadas condições ambientais (Rôças *et al.* 1997; Espírito Santo e Pugialli 1998; Rice e Bazzaz 1989; Valladares *et al.* 2000; Hlwatika e Bhat 2002; Cardoso e Lomônaco 2003; González e Gianoli 2004; Gardoni *et al.* 2007; Royer *et al.* 2009; Zotz *et al.* 2010; Grassein *et al.* 2010; Cach-Pérez *et al.* 2018). Entretanto, a avaliação de estratégias adaptativas ao epifitismo através da micromorfometria foliar é relativamente escassa na literatura (*e.g.*, Boeger *et al.* 2007; Voltolini e Santos 2011; Tetsana *et al.* 2014; North *et al.* 2016; Jiménez-Noriega *et al.* 2017).

A avaliação quantitativa (micromorfometria) dos tecidos, como área foliar, espessura da epiderme, mesofilo e limbo foliar, densidade estomática, além de outras, como presença de tricomas e espessura da cutícula, objetivam elucidar a relação entre trocas gasosas, perda e absorção de água, alocação de biomassa e estrutura foliar (Abrams *et al.* 1994). Deste modo, o desenvolvimento de um parênquima paliçádico está diretamente relacionado à capacidade fotossintética; a espessura da cutícula e da parede celular da face adaxial da epiderme influenciam na refletância do excesso de luz, viabilizando o adequado funcionamento do aparelho fotossintético e na manutenção da

temperatura interna da folha. Além disso, a densidade estomática, diretamente relacionada ao índice de transpiração, também contribui para o resfriamento da folha. Já o tamanho da área foliar, principalmente em espécies de ambientes sombreados, como as epífitas, está associado a maior ou menor captação de luz (Dickson 2000; Cavallero *et al.* 2009), influenciando, direta ou indiretamente, a capacidade fotossintética.

A variação dos fatores abióticos interfere na estrutura das folhas durante o seu desenvolvimento, promovendo, portanto, alterações na organização estrutural e fisiológica, as quais podem ser comprovadas não somente a partir de análises qualitativas, mas também da análise quantitativa dos tecidos foliares (Vogelmann e Martin 1993; Svenning 2000). A micromorfometria foliar é, portanto, uma ferramenta importante na compreensão das estratégias adaptativas das plantas, quer seja em resposta aos diversos estresses ambientais ou em relação aos hábitos das plantas.

A flora epifítica sempre foi uma das características mais marcantes ao se descrever as florestas tropicais úmidas (Kersten 2010). Dentre elas, as florestas nebulares apresentam expressiva densidade de epífitas, especialmente bromélias, orquídeas e samambaias. Essa fitofisionomia se caracteriza pela frequente precipitação horizontal que ocorre no contato da neblina com a superfície das plantas (Hietz 2010a). Nas nanoflorestas nebulares, a fitomassa de epífitas se assemelha à das florestas nebulares, com árvores de baixo porte e grande expressão de plantas não-vasculares. Ainda, podem ser reconhecidas subfitofisionomias horizontais que variam em função de características edáficas, umidade e luminosidade, refletindo na densidade da vegetação, bem como na diversidade, composição e estrutura florística tanto das plantas terrícolas quanto das epífitas vasculares (Oliveira-Filho *et al.* 2013; Furtado e Menini Neto 2018).

Apesar das semelhanças estruturais como estratégias para aquisição de recursos e proteção, algumas variações peculiares relacionadas a distintos microambientes podem ser encontradas em uma mesma espécie, influenciadas por variações nos fatores abióticos e bióticos do microambiente onde se iniciou o seu crescimento. Além do fator umidade, a intensidade luminosa, a variação de temperatura e a velocidade do vento, que incidem durante o desenvolvimento dos órgãos vegetativos, influenciam quantitativamente a produção dos tecidos (Gratani 2014; Benzing 2000).

Diante disso, pretende-se responder, com este estudo, às seguintes perguntas:

Há alguma interferência de fatores abióticos (intensidade luminosa, umidade relativa do ar e temperatura) na anatomia foliar de seis espécies de epífitas vasculares pertencentes às famílias Bromeliaceae, Orchidaceae e Polypodiaceae que ocorrem simultaneamente em três subfitofisionomias de floresta nebulosa, resultando em plasticidade fenotípica destas espécies?

Se há plasticidade, de que maneira tais fatores abióticos atuariam em uma escala local de apenas algumas dezenas de metros entre estas subfitofisionomias?

Como as epífitas são sensíveis e estão bastante expostas a variações nesta escala fina de ambiente, às vezes até mesmo ao longo da estratificação do forófito, seria esperado que plantas expostas a ambientes com maior luminosidade, menos úmidos e com maiores temperaturas apresentariam cutícula e lâmina foliar mais espessas, maior densidade de estômatos e tricomas e menor área foliar.

## 2- MATERIAL E MÉTODOS

### 2.1- Caracterização da área de estudo e espécies coletadas

As espécies estudadas foram coletadas no Parque Estadual do Ibitipoca (PEIB), inserido no Domínio Atlântico e localizado no sudeste de Minas Gerais, entre os municípios de Lima Duarte, Bias Fortes e Santa Rita do Ibitipoca, entre as coordenadas 21°40'-21°44'S e 43°52'-43°55'W, abrangendo aproximadamente 1488 ha (Fig. 1). O PEIB faz parte do complexo da Serra da Mantiqueira, tendo seu relevo caracterizado por escarpas altas e colinas, em altitudes que variam de 1000 a ca. 1800 metros. O clima do Parque é classificado como Cwb, segundo o sistema de classificação de Köppen, isto é, mesotérmico úmido com invernos secos e verões amenos. A precipitação anual média fica em torno de 1532 mm e a temperatura anual média é de 18.9 °C (CETEC 1983).

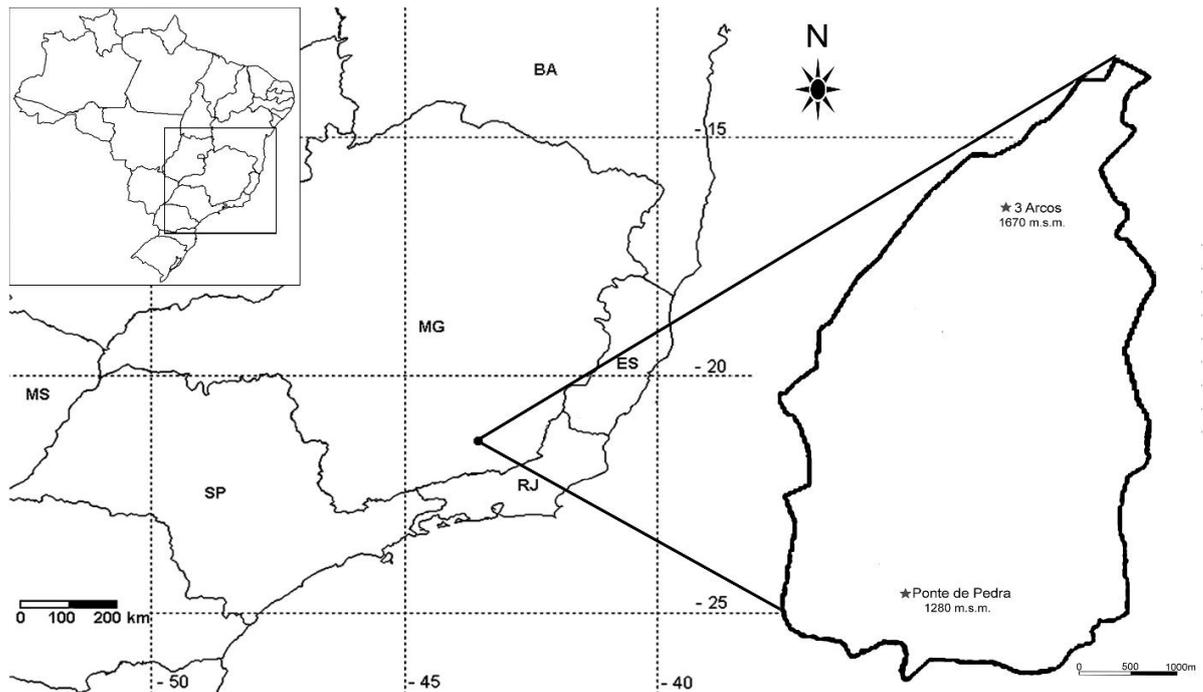


Figura 1- Localização do Parque Estadual do Ibitipoca e cotas altitudinais das coletas. Fonte: modificado de Menini Neto *et al.* 2007.

As nanoflorestas nebulares se distribuem por todo o PEIB como manchas de vegetação entremeadas às áreas savânicas e campestres. De acordo com Oliveira Filho *et al.* (2013), as nanoflorestas podem ser divididas em quatro subfitofisionomias, descritas a seguir:

- Tenuissólida húmida de encosta – ocorre nos solos úmidos e rasos, com menos de 0,5m de espessura, das encostas dos vales.
- Tenuissólida húmida ripícola – ocorre nos solos rasos, com menos de 0,5m de espessura, associados aos cursos d'água e cavernas. Apresenta alta umidade relativa do ar, baixas temperaturas e luminosidade, denominada, neste estudo, de **FI**.
- Crassissólida arenosa de encosta – ocorre nos solos arenosos, profundos, com espessura maior que 0,5m, das encostas dos vales. Apresenta condições de umidade, temperatura e luminosidade intermediárias entre FI e FIII, denominada, neste estudo, de **FII**.
- Tenuissólida arenosa de encosta – ocorre nos solos arenosos, rasos, com menos de 0,5 m de espessura, das encostas dos vales. Apresenta baixa umidade relativa do ar, altas temperaturas e luminosidade, se comparada a FI e FII, sendo denominada, neste estudo, de **FIII**.

Apenas as três últimas subfitofisionomias (Fig. 2) foram estudadas em virtude de as duas subfitofisionomias tenuissólidas húmidas serem muito similares em estrutura, além da dificuldade de acesso à primeira.



Figura 2- Nanoflorestas do Parque Estadual do Ibitipoca. A e B: *Tenuissólica humífera ripícola* (FI); C e D: *Crassissólica arenosa de encosta* (FII); E e F: *Tenuissólica arenosa de encosta* (FIII). Fonte: Adaptado de Furtado e Menini Neto (2018).

As espécies do presente estudo (Tabela 1) foram selecionadas por ocorrerem simultaneamente nas três subfitofisionomias estudadas, e a amostragem foi realizada em área de baixa altitude (na região da Ponte de Pedra, a cerca de 1280 m.s.m.) e alta altitude (na área da Gruta dos Três Arcos, a cerca de 1670 m.s.m.) (Fig. 1 e Tabela 1). Em ambos os casos foi escolhida uma

espécie de cada uma das três famílias de epífitas mais representativas na área de estudo, Bromeliaceae, Orchidaceae e Polypodiaceae (Furtado e Menini Neto 2018).

Foram analisados cinco indivíduos de cada uma das seis espécies estudadas, localizados nos forófitos a, no máximo, 2m de altura. As coletas e a aferição dos dados abióticos, temperatura, luminosidade e umidade relativa do ar, foram realizadas em maio de 2017.

A determinação da intensidade luminosa (Lux), temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%) foi realizada nas duas altitudes e nas três subfitofisionomias estudadas, próximo a cada um dos indivíduos analisados, utilizando-se o aparelho multifunção Instrutherm THAL-300.

O material botânico fértil foi coletado, depositado no Herbário Leopoldo Krieger (CESJ), da Universidade Federal de Juiz de Fora (UFJF) e identificado por especialistas e através de comparações com a coleção do Herbário. O material testemunho das coletas está indicado na Tabela 1 do Capítulo 1.

Tabela 1- Espécies coletadas no PEIB com os respectivos locais de coleta e cotas altitudinais.

BAIXA ALTITUDE	ALTA ALTITUDE
Ponte de Pedra – 1280 m.s.m	Gruta dos Três Arcos – 1670 m.s.m
<i>Hadrolaelia coccinea</i> (Lindl.) Chiron e V. P. Castro (Orchidaceae)	<i>Bifrenaria vitelina</i> (Lindl.) Lindl. (Orchidaceae)
<i>Pleopeltis hirsutissima</i> (Raddi) de la Sota (Polypodiaceae)	<i>Pleopeltis macrocarpa</i> (Bory ex Willd.) Kaulf. (Polypodiaceae)
<i>Tillandsia stricta</i> Sol. (Bromeliaceae)	<i>Vriesea bituminosa</i> Wawra (Bromeliaceae)

## 2.2- Processamento do material

Amostras de três folhas ou folíolos completamente expandidos de cada um dos cinco indivíduos foram fixadas em glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 0,05M pH 7,2-7.4.

Para a confecção das lâminas histológicas (cortes transversais), parte das amostras das regiões medianas das três folhas foi desidratada em série etanólica, cortada à mão livre ou incluída em parafina (Johansen 1940) e cortada em micrótomo rotativo com 10µm de espessura (modelo ANCAP 297), desparafinizada, corada com Azul de Astra e Fucsina Básica (Roeser [1972] modificado por Luque *et al.* [1996]), desidratada em série etanólica e as lâminas montadas em verniz vitral incolor 500<sup>®</sup> (Paiva *et al.* 2006). Os cortes do material sem inclusão foram realizados utilizando-se micrótomo de mesa, clarificados em hipoclorito de sódio 20%, lavados em água destilada, corados com Azul de Astra e Fucsina Básica e montados em água glicerinada. Para as

espécies de Bromeliaceae foram realizados cortes transversais na região mediana e na bainha da lâmina foliar.

Para a observação das paredes anticlinais das células epidérmicas, dos estômatos e tricomas, amostras da região mediana das lâminas foliares de cinco indivíduos de cada uma das espécies foram diafanizadas (Johansen 1940) ou dissociadas (Franklin 1945), coradas com Fucsina Básica, montadas em água glicerinada e fotografadas.

As observações e a captura das imagens foram realizadas utilizando-se microscópio óptico (Zeiss-modelo AX10 com câmera digital AxioCam ERc 5s acoplada) do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFJF. Foram fotografados trinta campos (cortes transversais) de cada um dos cinco indivíduos de cada uma das seis espécies, totalizando 150 campos por espécie, a partir dos quais foram realizadas as seguintes medidas micromorfométricas: espessura da cutícula nas faces adaxial e abaxial da folha; espessura da face adaxial da epiderme; espessura total da folha; espessura do tecido clorofiliano para o cálculo da razão tecido clorofiliano/não clorofiliano. A densidade estomática e de tricomas em ambas as faces da epiderme (nº de estômatos ou tricomas/unidade de área) foi calculada a partir da dissociação ou diafanização, sendo analisados 20 campos de cada um dos cinco indivíduos de cada espécie, totalizando cem campos por espécie. As análises micromorfométricas foram realizadas utilizando-se o *software* ZEN 2 Lite 2012 (*blue edition*).

A média das áreas foliares de três folhas de cada um dos cinco indivíduos ocorrentes nas três subfitofisionomias (I, II e III), nas duas altitudes, foi calculada utilizando-se o *software* Image J (de acesso livre), a partir de imagens realizadas com câmera fotográfica digital DSLR Nikon D3100, com objetiva acoplada Nikkor 18-55mm AF-S DX f/3.5-5.6G ED II.

### 2.3- Análises estatísticas

Para a comparação entre as características anatômicas mensuradas nas espécies estudadas foi empregada ANOVA, para avaliação de diferenças entre as médias. A indicação dos pares de subfitofisionomias com diferença significativa ( $p < 0,05$ ) foi feita através do teste de Tukey. Dentre os três parâmetros abióticos medidos (luminosidade, umidade e temperatura) houve alta correlação entre os dois últimos, de modo que foi verificada apenas a correlação entre luminosidade e umidade com as características mensuradas em cada espécie, através de regressão linear múltipla multivariada. Além destas análises, foi empregada a regressão linear simples entre as variáveis área foliar e espessura total da folha e área foliar e razão parênquima clorofiliano/não clorofiliano com a finalidade de observar como as espécies responderiam quanto à alocação de biomassa e investimento em tecido clorofiliano.

As análises foram realizadas no *software* Past 3.0 (Hammer *et al.* 2001).

### 3-RESULTADOS

Vários parâmetros avaliados apresentaram diferenças significativas entre os indivíduos analisados (Tabelas 2-7), embora sem um padrão aparente, exceto pela maioria dos parâmetros mensurados nos indivíduos da FI diferirem em relação às FII e FIII. Nas tabelas 2-7 podem ser observadas as análises de variância e erro padrão entre as subfitofisionomias baseadas nas características mensuradas.

Tabela 2- Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Bifrenaria vitelina* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca.

<b>Caracteres</b>	<b>Subfitofisionomia I</b>	<b>Subfitofisionomia II</b>	<b>Subfitofisionomia III</b>	<b>valor de p</b>
Cutícula adaxial ( $\mu\text{m}$ )	6,051 $\pm$ 0,101 a	7,058 $\pm$ 0,088 b	6,965 $\pm$ 0,080 b	< 0,001
Cutícula abaxial ( $\mu\text{m}$ )	3,873 $\pm$ 0,066 a	3,854 $\pm$ 0,051 a	4,771 $\pm$ 0,064 b	< 0,001
Epiderme adaxial ( $\mu\text{m}$ )	20,292 $\pm$ 0,288	20,396 $\pm$ 0,232	19,989 $\pm$ 0,227	0,592
Espessura total ( $\mu\text{m}$ )	196,737 $\pm$ 2,070 a	218,052 $\pm$ 1,675 b	281,527 $\pm$ 2,130 b	< 0,001
Razão CL/NCL	150,006 $\pm$ 1,911 a	166,073 $\pm$ 1,150 b	167,802 $\pm$ 1,980 b	< 0,001
Densidade estomática (por 0,149mm <sup>2</sup> )	19,932 $\pm$ 0,784 a	26,241 $\pm$ 0,832 b	22,147 $\pm$ 0,772 a	< 0,001
Densidade tricomas abaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	1,678 $\pm$ 0,336	1,409 $\pm$ 0,321	0,805 $\pm$ 0,257	0,121
Densidade tricomas adaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	0,738 $\pm$ 0,211	0,336 $\pm$ 0,175	0,470 $\pm$ 0,172	0,302
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	7642, 593 $\pm$ 759, 7465	6172,865 $\pm$ 392,5637	7296,875 $\pm$ 1055,169	0,391

Valores acompanhados de letras diferentes apresentaram diferença significativa ( $p < 0,05$ ) entre as subfitofisionomias de nanofloresta avaliadas.

Tabela 3- Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Pleopeltis macrocarpa* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca.

<b>Caracteres</b>	<b>Subfitofisionomia I</b>	<b>Subfitofisionomia II</b>	<b>Subfitofisionomia III</b>	<b>valor de p</b>
Cutícula adaxial ( $\mu\text{m}$ )	4,910 $\pm$ 0,083 a	4,082 $\pm$ 0,061 b	3,949 $\pm$ 0,069 b	< 0,001
Cutícula abaxial ( $\mu\text{m}$ )	3,283 $\pm$ 0,065 ab	3,460 $\pm$ 0,053 a	3,094 $\pm$ 0,050 b	< 0,001
Epiderme adaxial ( $\mu\text{m}$ )	13,547 $\pm$ 0,097 a	20,421 $\pm$ 0,097 b	21,856 $\pm$ 0,288 c	< 0,001
Espessura total ( $\mu\text{m}$ )	364,908 $\pm$ 0,818 a	370,61 $\pm$ 6,105 a	454, 586 $\pm$ 5,066 b	< 0,001
Razão CL/NCL	231,206 $\pm$ 9,525 a	322,300 $\pm$ 5,988 b	406,233 $\pm$ 4,972 c	< 0,001
Densidade estomática (por 0,149mm <sup>2</sup> )	13,765 $\pm$ 0,523 a	14,888 $\pm$ 0,671 b	11,610 $\pm$ 0,546 c	< 0,001
Densidade tricomas abaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	1,275 $\pm$ 0,264	1,604 $\pm$ 0,287	1,811 $\pm$ 0,299	0,4043
Densidade tricomas adaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	0,872 $\pm$ 0,226	1,140 $\pm$ 0,253	1,543 $\pm$ 0,283	0,1765
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	1749,086 $\pm$ 198,4816 a	1644,098 $\pm$ 278,7239 a	1003,865 $\pm$ 146,2338 b	< 0,05

Tabela 4- Parâmetros anatômicos foliares (média ± erro padrão) de *Vriesea bituminosa* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca.

<b>Caracteres</b>	<b>Subfitofisionomia I</b>	<b>Subfitofisionomia II</b>	<b>Subfitofisionomia III</b>	<b>valor de p</b>
Cutícula adaxial (µm)	4,106 ± 0,084 a	3,558 ± 0,055 b	2,215 ± 0,031 c	< 0,001
Cutícula abaxial (µm)	3,350951 ± 0,3749895	2,999 ± 0,034 b	1,423 ± 0,0219 c	< 0,001
Epiderme adaxial (µm)	6,655 ± 0,116 a	5,927 ± 0,067 b	3,606 ± 0,044 c	< 0,001
Espessura total (µm)	519,775 ± 5,347 a	563,557 ± 8,366 b	358,815 ± 2,568 c	< 0,001
Razão CL/NCL	21,47229 ± 0,714182 a	31,791 ± 0,780 b	29,531 ± 0,428 c	< 0,001
Densidade estomática	16,308 ± 0,533 a	13,757 ± 0,499 b	12,348 ± 0,502 b	< 0,001
Densidade tricomas abaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	4,227 ± 0,325 a	3,215 ± 0,336 b	3,154 ± 0,336 b	< 0,001
Densidade tricomas adaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	3,154 ± 0,374	3,237 ± 0,463	3,355 ± 0,337	0,9198
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	48519,62 ± 4100,569 a	68120,73 ± 5082,721 b	50544,23 ± 3958,342 a	< 0,05

Tabela 5- Parâmetros anatômicos foliares (média ± erro padrão) de *Hadrolaelia coccinea* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa do Parque Estadual do Ibitipoca.

<b>Caracteres</b>	<b>Subfitofisionomia I</b>	<b>Subfitofisionomia II</b>	<b>Subfitofisionomia III</b>	<b>valor de p</b>
Cutícula adaxial (µm)	0,952 ± 0,013	1,079 ± 0,017	1,025 ± 0,053	0,9352
Cutícula abaxial (µm)	0,967 ± 0,012 a	0,755 ± 0,014 b	0,785 ± 0,008 b	< 0,001
Epiderme adaxial (µm)	0,858 ± 0,012	0,855 ± 0,012	0,883 ± 0,0100	0,1913
Espessura total (µm)	72,682 ± 0,439 a	78,523 ± 1,263 b	70,842 ± 0,245 a	< 0,001
Razão CL/NCL	58,187 ± 0,571 a	55,414 ± 0,188 b	54,544 ± 0,176 b	< 0,001
Densidade estomática (por 0,149mm <sup>2</sup> )	14,630 ± 0,575	13,623 ± 0,583	12,952 ± 0,541	0,1108
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	624,1799 ± 40,45944 a	892,847 ± 65,72514 b	393,4247 ± 42,14954 c	< 0,001

Tabela 6- Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Pleopeltis hirsutissima* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebular do Parque Estadual do Ibitipoca.

<b>Caracteres</b>	<b>Subfitofisionomia II</b>	<b>Subfitofisionomia II</b>	<b>Subfitofisionomia III</b>	<b>valor de p</b>
Cutícula adaxial ( $\mu\text{m}$ )	0,758 $\pm$ 0,011 a	0,599 $\pm$ 0,008 b	0,722 $\pm$ 0,011 a	< 0,001
Cutícula abaxial ( $\mu\text{m}$ )	0,769 $\pm$ 0,014 a	0,646 $\pm$ 0,012 b	0,842 $\pm$ 0,015 c	< 0,001
Epiderme adaxial ( $\mu\text{m}$ )	4,701 $\pm$ 0,068 a	5,773 $\pm$ 0,085 b	5,547 $\pm$ 0,071 b	< 0,001
Espessura total ( $\mu\text{m}$ )	55,515 $\pm$ 0,554 a	47,740 $\pm$ 0,570 b	54,747 $\pm$ 0,831 a	< 0,001
Razão CL/NCL	49,116 $\pm$ 0,0714 a	40,220 $\pm$ 0,471612 b	46,018 $\pm$ 0,814 c	< 0,001
Densidade estomática (por 0,149mm <sup>2</sup> )	15,637 $\pm$ 0,633 a	12,012 $\pm$ 0,533 b	11,777 $\pm$ 0,540 b	< 0,001
Densidade tricomas abaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	1,879 $\pm$ 0,302 a	0,939 $\pm$ 0,234 b	0,671 $\pm$ 0,202 b	< 0,05
Densidade tricomas adaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	0,738 $\pm$ 0,211	0,805 $\pm$ 0,219	0,671 $\pm$ 0,202	0,9038
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	80,67267 $\pm$ 6,088308 ab	98,00407 $\pm$ 7,942939 a	63,6902 $\pm$ 3,546726 b	< 0,05

Tabela 7: Parâmetros anatômicos foliares (média  $\pm$  erro padrão) de *Tillandsia stricta* nas subfitofisionomias de nanofloresta nebular do Parque Estadual do Ibitipoca.

<b>Caracteres</b>	<b>Subfitofisionomia I</b>	<b>Subfitofisionomia II</b>	<b>Subfitofisionomia III</b>	<b>valor de p</b>
Cutícula adaxial ( $\mu\text{m}$ )	1,760 $\pm$ 0,125 a	0,873 $\pm$ 0,0167 b	1,036 $\pm$ 0,012 b	< 0,001
Cutícula abaxial ( $\mu\text{m}$ )	1,800 $\pm$ 0,115 a	0,973 $\pm$ 0,014 b	1,011 $\pm$ 0,013 b	< 0,001
Epiderme adaxial ( $\mu\text{m}$ )	25,674 $\pm$ 0,514 a	22,230 $\pm$ 0,231 b	23,078 $\pm$ 0,208 b	< 0,001
Espessura total ( $\mu\text{m}$ )	542,474 $\pm$ 6,992 a	592,842 $\pm$ 5,411 b	556,627 $\pm$ 6,027 a	< 0,001
Razão CL/NCL	1,323 $\pm$ 0,061 a	1,498 $\pm$ 0,031 b	1,665 $\pm$ 0,047 c	< 0,001
Densidade estomática (por 0,149mm <sup>2</sup> )	10,670 $\pm$ 0,681 a	14,563 $\pm$ 0,596 b	14,227 $\pm$ 0,582 b	< 0,001
Densidade tricomas abaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	41,207 $\pm$ 0,863 a	45,371 $\pm$ 1,028 b	49,328 $\pm$ 1,134 c	< 0,001
Densidade tricomas adaxial (por 0,149mm <sup>2</sup> )	47,78533 $\pm$ 1,317302	47,516 $\pm$ 1,317	49,395 $\pm$ 1,158	0,4897
Área foliar (mm <sup>2</sup> )	419,6637 $\pm$ 18,45354 ab	434,5323 $\pm$ 20,87039 b	348,0764 $\pm$ 26,86409 a	< 0,05

A cutícula adaxial variou na maioria das espécies estudadas, exceto em *Hadrolaelia coccinea*. Em relação ao investimento de cutícula na face abaxial, as espécies mostraram maior variação em relação aos ambientes, sendo que *Tillandsia stricta* e *Vriesea bituminosa* apresentaram FI como a subfitofisionomia de maior investimento nesta face.

Nas orquídeas, a espessura da face adaxial da epiderme não variou estatisticamente entre as subfitofisionomias estudadas, podendo ser considerada uma característica mais conservativa. Em relação às Bromeliaceae, a camada de células epidérmicas comuns tem o mesmo comportamento na FI, com maior espessamento nas duas espécies, independente da altitude. A despeito de pertencerem ao mesmo gênero, as espécies de *Pleopeltis* demonstraram variação na espessura dessa camada, sendo que em *P. macrocarpa*, que ocorre preferencialmente em altitudes maiores, os valores médios chegam a três ou quatro vezes os valores médios de *P. hirsutissima*, e, embora variem em relação às subfitofisionomias nas diferentes altitudes, ambas demonstram menor investimento na FI, considerada mais sombreada.

A razão tecido clorofiliano/não clorofiliano (CL/NCL) foi o caráter mais variável dentre os analisados, tendo valores expressivamente maiores nas orquídeas e samambaias do que nas bromélias. Foi possível observar que nas duas espécies congêneres, a espessura total da folha e a razão CL/NCL em *Pleopeltis hirsutissima* é maior em FI, enquanto estes dois parâmetros em *P. macrocarpa* é maior em FIII. Nas duas espécies de orquídeas, o investimento em tecido clorofiliano ocorreu de forma diversa nas duas espécies, sendo que em *Hadrolaelia coccinea* foi maior em FI e em *Bifrenaria vitellina* em FIII.

Em relação à densidade estomática, vale destacar que as duas espécies de bromélias divergem neste critério, ocorrendo maiores densidades estomáticas em *Tillandsia stricta* em FII e FIII, enquanto *Vriesea bituminosa* apresenta indivíduos com a maior média de densidade estomática em FI. A densidade de tricomas da face abaxial da epiderme também divergiu entre as bromélias, já que em *T. stricta* observou-se alta densidade em FIII e em *V. bituminosa* em FI. Em relação à face adaxial, não houve variação estatística significativa da densidade de tricomas nas espécies avaliadas entre as três subfitofisionomias estudadas.

A área foliar apresentou grande variabilidade entre as espécies avaliadas e as subfitofisionomias, entretanto foi possível verificar que, exceto em *Vriesea bituminosa*, que apresenta menor área foliar em FI e em *Bifrenaria vitellina*, onde não houve variação significativa, as menores áreas foliares ocorreram em FIII.

A partir do que foi observado, verificou-se que há variabilidade dos caracteres analisados entre as três subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa. Dentre as três famílias analisadas, as bromélias se mostraram mais plásticas, com destaque para *Vriesea bituminosa*, que apresentou

variação significativa em oito dos nove caracteres avaliados. Porém, quando comparamos como as características observadas nas duas espécies de bromeliáceas variaram nas diferentes subfitofisionomias, é possível perceber que há uma semelhança nos comportamentos, independente da altitude, mostrando maior conservação das características entre as espécies. Por outro lado, as Orchidaceae apresentam caracteres mais conservativos em relação às variações ambientais, mas quando comparadas entre si, expressam suas características de forma mais variada nas diferentes subfitofisionomias.

Apesar da nítida diferença (observada em campo e destacada na literatura) de luminosidade, temperatura e umidade entre as três subfitofisionomias estudadas, a análise dos parâmetros abióticos não apresentou significância estatística para a correlação entre os dados testados (luz e umidade relativa) e as variáveis mensuradas para cada indivíduo das seis espécies estudadas.

Os resultados da análise de regressão linear simples foram não significativos para a maioria das espécies, mostrando significância somente para *Hadrolaelia coccinea* com relação negativa entre a área foliar e razão tecido clorofiliano/não-clorofiliano em FIII; *Tillandsia stricta* e *Vriesea bituminosa* também para esta relação na FI, porém com comportamentos diferentes entre essas espécies, sendo a relação negativa em *T. stricta* e positiva em *V. bituminosa*. Apesar de não mostrar resultados significativos para  $p \geq 0,05$ , os gráficos permitem observar tendências para estas relações, as quais poderiam ser melhor visualizadas com um número maior de indivíduos amostrados (neste estudo foram usados dados de 5 indivíduos). Ao observar essas tendências, percebe-se que as espécies de Orchidaceae diferem nessas relações entre os ambientes FII e FIII, enquanto que as de Polypodiaceae e as de Bromeliaceae coincidem nesses ambientes, sendo parcialmente diferentes em FI, sugerindo maior uniformidade nas relações de investimento estrutural foliar. A relação positiva entre espessura foliar e área foliar foi a mais conservativa entre as espécies e entre os ambientes, mostrando-se negativa somente em *H. coccinea*.

#### 4-DISCUSSÃO

Os resultados obtidos indicam que, apesar de não haver variação estatística significativa dos fatores abióticos e correlação destes com as características mensuradas, as espécies estudadas apresentaram variações anatômicas quantitativas expressas por vários caracteres foliares nas três subfitofisionomias analisadas, confirmando de forma parcial a hipótese do estudo.

Dentre os caracteres mensurados, o mais variável foi a razão entre o tecido clorofiliano/não clorofiliano (CL/NCL). Dentre as espécies analisadas, foi possível observar valores bastante altos e progressivos (de FI a FIII) deste caráter em *Pleopeltis macrocarpa*. Esse resultado corrobora o descrito por Rôças *et al.* (1997) em *Alchornea triplinervia*, por Marques *et al.* (1999) para *Sebastiania myrtilloides*, por Marques *et al.* (2000) em duas espécies de *Miconia*, onde os indivíduos de ambientes que receberam maior luminosidade mostraram maior espessamento no mesofilo e parênquima clorofiliano. Dickson (2000) também considera que folhas expostas a maiores intensidades luminosas (correspondente à FIII no presente estudo), durante o seu desenvolvimento, tendem a apresentar um aumento de espessura da cutícula, da densidade estomática e do tecido clorofiliano, quando comparadas a folhas de ambientes mais sombreados (representado neste estudo pela FI). Segundo o autor, essa estrutura foliar está associada à regulação dos níveis de luminosidade e CO<sub>2</sub> dentro da folha, maximizando o processo fotossintético. Além disso, as samambaias são pouco tolerantes a flutuações das condições ambientais, além de possuírem um sistema de transporte de água menos eficiente e, conseqüentemente, índices fotossintéticos mais baixos que as plantas com sementes, o que justificaria a ocorrência da alta razão CL/NCL observada em *P. macrocarpa* (Page 2002).

Em Bromeliaceae, apesar da baixa razão CL/NCL, principalmente em *Tillandsia stricta*, também foram observados valores crescentes deste caráter de FI a FIII. Nas duas espécies de Bromeliaceae, verificou-se, no mesofilo, grande quantidade de tecido armazenador de água e pouco tecido clorofiliano em relação à espessura total da folha. De acordo com Smith (1989), as bromélias podem tolerar longos períodos de escassez hídrica, além de apresentarem alta eficiência de uso da água e assimilação de CO<sub>2</sub> devido ao metabolismo CAM ou C<sub>3</sub>, indicando eficiência fotossintética. A redução do tecido clorofiliano em Bromeliaceae pode ser compensado pela própria anatomia da folha. Segundo Benzing (2000) e Nowak e Martin (1997), a água acumulada na hipoderme apresenta grande mobilidade se comparado à água presente no tecido clorofiliano, promovendo a constante hidratação do tecido fotossintético. Além disso, a ocorrência de tecido clorofiliano braciforme conectado a câmaras subestomáticas, como descrito no capítulo 1, facilitaria a aeração desse tecido e conseqüente aumento de capacidade fotossintética (Tomlinson 1969). Além disso, apesar da reduzida razão CL/NCL em Bromeliaceae, a eficiência fotossintética

também seria favorecida pela alta capacidade destas espécies em absorver água através das escamas foliares.

A área foliar também variou significativamente entre as três subfitofisionomias estudadas, exceto em *Bifrenaria vitelina*, sendo menores em FIII em *Hadrolaelia coccinea*, *Tillandsia stricta* e nas duas espécies de *Pleopeltis*. Segundo Testo e Watkins Jr. (2012), condições abióticas diversas promovem diferentes níveis de *stress*, podendo estar relacionado ao tamanho das plantas; plantas pequenas são mais tolerantes à dessecação e se adaptam melhor a condições de maior déficit hídrico, como em FIII, enquanto espécies com maiores áreas foliares teriam como estratégias à dessecação o aumento da espessura da cutícula e da folha e a redução da densidade estomática. O descrito pelos autores corrobora o observado para *Vriesea bituminosa*, espécie com maior área e grande espessura foliar. Além disso, a densidade estomática em *V. bituminosa* é mais baixa em FIII, onde há menor umidade e maior luminosidade (Oliveira-Filho *et al.* 2013; Furtado e Menini Neto 2018). Em *V. bituminosa* e *Tillandsia stricta* pode-se observar grandes canais de ar adjacentes aos estômatos (Figura 12D, capítulo 1), possibilitando a aeração dos tecidos clorofilianos, o que, além do metabolismo CAM, compensaria a baixa densidade estomática em uma espécie de grande área foliar. Já em *Pleopeltis hirsutissima*, além da pequena área foliar, outros fatores de extrema importância que influenciam de forma crucial para a tolerância desta espécie à dessecação são a capacidade de absorção de água através das escamas foliares e a poiquiloidria (Hietz 2010b).

Em *Pleopeltis macrocarpa*, *P. hirsutissima*, *Vriesea bituminosa* e *Tillandsia stricta*, a cutícula da face adaxial da epiderme é mais espessa em FI, ambiente mais úmido e com menor luminosidade (Oliveira-Filho *et al.* 2013; Furtado e Menini Neto 2018). As particularidades do microclima epifítico, incluindo a disponibilidade nutricional a que os indivíduos estão expostos podem não refletir as condições gerais das subfitofisionomias, uma vez que os indivíduos podem estar em posições diferentes no forófito e, portanto, mais expostos, à luminosidade, mesmo em ambientes mais fechados. Além disso, Tomlinson (1969) descreve cutícula e epiderme finas para algumas espécies de *Tillandsia* que ocorrem em ambientes com características semelhantes às de FIII, sugerindo que o investimento em cutícula mais espessa não seja uma estratégia adaptativa deste gênero aos fatores ambientais. Em relação às samambaias, a cutícula espessa em ambiente mais úmido pode ser uma estratégia para absorção de água, como destacado no trabalho de Hietz (2010b).

A epiderme de *Vriesea bituminosa* e *Tillandsia stricta* apresentam lúmen bastante reduzido devido ao espessamento das paredes anticlinais e periclinal interna, confinando o protoplasma a 10% do volume celular. Segundo Benzing (2000), esta estrutura promove rigidez e previne a separação entre a epiderme e a hipoderme nas bromélias. Ogura (1972) destaca que a epiderme

das samambaias apresentam cloroplastos e estaria envolvida no maior aproveitamento de luz e, conseqüentemente na fotossíntese. A partir do observado para as espécies deste estudo, sugere-se que, provavelmente, a função primordial da epiderme não seja reflexão da luz para a proteção dos tecidos fotossintéticos, já que em ambientes epifíticos a luz é relativamente escassa e difusa, o que justificaria o baixo investimento nesses tecidos evidenciado nas análises estatísticas.

Dentre os caracteres analisados, a densidade de tricomas na face adaxial da epiderme não apresentou diferença significativa entre as subfitofisionomias estudadas, nas seis espécies analisadas; já na face abaxial, houve diferença significativa nas duas espécies de bromélias e em *Pleopeltis hirsutissima*. Em *Tillandsia stricta* é possível observar elevada densidade de tricomas em todas as três subfitofisionomias, sendo que em FIII observou-se a maior densidade, indicando a função fotoprotetora e auxiliar contra a evapotranspiração dos tricomas (Liakoura *et al.* 1997). *Tillandsia stricta* é uma espécie atmosférica (Benzing 1990), com denso e absorvivo indumento se comparado a espécies tanque, como *Vriesea bituminosa*. Adams e Martin (1986) explicam que espécies tanque apresentam lâminas foliares hidrofóbicas, havendo absorção de água apenas através das escamas da bainha foliar em contato com o tanque, ocorrendo o oposto nas espécies atmosféricas, onde não há formação de tanque. Dessa forma, pode-se concluir que, além dos fatores abióticos, o hábito também estaria envolvido na maior densidade de tricomas em *T. stricta* em relação à *V. bituminosa*.

A partir da caracterização anatômica apresentada no capítulo 1, é possível constatar que as samambaias e as orquídeas analisadas são anatomicamente mais semelhantes entre si que as bromélias, podendo, desta forma, explicar a menor plasticidade destas espécies neste estudo. De la Rosa-Manzano *et al.* (2017), avaliando a plasticidade fisiológica em dois gêneros de orquídeas epifíticas morfologicamente similares, concluíram que espécies provenientes de ambientes com menor disponibilidade hídrica eram mais plásticas em relação àquelas de ambientes mais úmidos. Apesar do déficit hídrico imposto pelo hábito epifítico, a frequente neblina nas nanoflorestas do PEIB atuaria na manutenção da umidade relativa do ar alta nas três subfitofisionomias estudadas (em comparação com formações vegetacionais não nebulares), corroborando o concluído pelos autores citados acima.

A partir dos resultados obtidos nas tabelas 2 e 5, observa-se que em *Hadrolaelia coccinea* a espessura da epiderme e da cutícula das faces adaxial e abaxial, são expressivamente menores em relação à *Bifrenaria vitellina*. Comparando-se a anatomia foliar das duas espécies, verifica-se em *H. coccinea* (Figura 11F, Capítulo 1) duas camadas de hipoderme: a primeira, mecânica, localizada logo abaixo da epiderme, constituída de células esclerificadas, e, a segunda, aquífera, formada por várias camadas de células. Sugere-se, portanto, que a ocorrência destes tecidos

compensaria a fina espessura da cutícula e da epiderme se comparada à *B. vitellina* no que se refere à sustentação e armazenamento de água. Yang *et al.* (2016), analisando a anatomia de orquídeas epifíticas do gênero *Dendrobium*, concluíram que a ocorrência de cutícula fina em duas espécies do gênero é compensada pelo acúmulo de água no pseudobulbo. Ademais, a presença desta estrutura foi destacada por Ng e Hew (2000) como uma estratégia importante para a sobrevivência de Orchidaceae como forma de vida epifítica, em função da sua capacidade de estocar água, minerais e carboidratos, contribuindo para o balanço hídrico e nutricional destas espécies.

## 5- CONCLUSÕES

Embora haja variação significativa em vários parâmetros anatômicos analisados indicando a ocorrência de plasticidade fenotípica em relação ao ambiente, alguns caracteres não variaram estatisticamente entre as subfitofisionomias, o que permite concluir que, em muitos casos, a plasticidade estrutural é não-adaptativa, sendo expressa em função de fatores, fisiológicos, bioquímicos e do desenvolvimento de cada espécie. Este tipo de variação fenotípica pode ser revertida em escalas curtas de tempo, ao contrário da plasticidade adaptativa, que tem alto custo e tende a ser irreversível ou demora mais para ser revertida.

Neste trabalho, também foi possível verificar que a distribuição e a riqueza das espécies foram os parâmetros influenciados pelas condições abióticas. As subfitofisionomias são distintas tanto na diversidade como na composição das espécies, confirmando que a comunidade de epífitas é sensível às diferentes formações vegetacionais, mesmo que estas geralmente ocorram com poucos metros de distância umas das outras, como no PEIB.

Por fim, recomenda-se para trabalhos futuros a avaliação de medidas abióticas em várias épocas do ano ou, se possível, em diferentes períodos do dia, por um período mais longo de tempo, além de acompanhar o desenvolvimento das folhas a serem avaliadas micromorfológicamente. Dessa forma, será possível uma avaliação mais precisa da plasticidade fenotípica em resposta ao desenvolvimento intrínseco de cada espécie e aos fatores ambientais no microclima em que cada espécie ocorre.

## 6- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adams, W. W.; Martin, C. E. 1986. Morphological changes accompanying the transition from juvenile (atmospheric) to adult (tank) forms in the mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*. 73: 1207-1214.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. University Press Cambridge, New York.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation*. University Press Cambridge, New York.
- Boeger, M. R. T.; Cavichiolo, L. E.; Pil, M. W.; Labiak, P. H. 2007. Variabilidade fenotípica de *Rumohra adiantiformis* (G. Forst) Ching (Dryopteridaceae). *Hoehnea*. 34: 553-561.
- Cach-Pérez, M. J.; Andrade, J. L.; Reyes-García, C. 2018. Morphophysiological plasticity in epiphytic bromeliads across a precipitation gradient in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Tropical Conservation Science*. 11: 1-10.
- Cardoso, G. L.; Lomônaco, C. 2003. Variações fenotípicas e potencial plástico de *Eugenia calycina* Cambess. (Myrtaceae) em uma área de transição cerrado-vereda. *Revista Brasileira de Botânica*. 26: 131-140.
- Cavallero, L.; López, D.; Barberis, I. M. 2009. Morphological variation of *Aechmea distichantha* (Bromeliaceae) in a Chaco forest: habitat and size-related effects. *Plant Biology*. 11: 379-391.
- CETEC 1983. *Diagnóstico ambiental de Minas Gerais*. Belo Horizonte: Fundação Centro Tecnológico.
- de la Rosa-Manzano, E.; Andrade, J. L.; Zotz, G.; Reyes-Gracia, C. 2017. Physiological plasticity of epiphytic orchids from two contrasting tropical forests. *Acta Oecologica*. 85: 25-32.
- Dickson, W. C. 2000. *Integrative plant anatomy*. Academic Press, San Diego. 533p.
- Espírito Santo, A.; Pugialli, H. R. L. 1998. Estudo da plasticidade anatômica foliar de *Stromanthe thalia* (Vell.) J.M.A. Braga (Marantaceae) em dois ambientes de Mata Atlântica. *Rodriguésia*. 50: 76-77.
- Faleiro, W.; Saiki, P. T. O. 2007. Morfologia foliar de cinco fitofisionomias de cerrado do Parque Estadual da Serra de Caldas Novas, GO. *Revista Brasileira de Biociências*. 5: 687-689.
- Franklin, G. L. 1945. Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*. p. 51
- Furtado, S. G.; Menini Neto, L. 2018. Elevational and phytophysiognomic gradients influence the epiphytic community in a cloud forest of the Atlantic phytogeographic domain. *Plant Ecology*. 219: 677-690.

- Gardoni, L. C. P.; Isaias, R. M. S.; Vale, F. H. A. 2007. Morfologia e anatomia foliar de três morfotipos de *Marcetia taxifolia* (A. St.-Hil.) DC. (Melastomataceae) na Serra do Cipó, MG. *Revista Brasileira de Botânica*. 30: 487-500.
- González, A.; Gianoli, E. 2004. Morphological plasticity in response to shading in three *Convolvulus* species of different ecological breadth. *Acta Oecologica*. 26: 185-190.
- Grassein F.; Till-Bottraud, I.; Lavorel, S. 2010. Plant resource-use strategies: the importance of phenotypic plasticity in response to a productivity gradient for two subalpine species. *Annals of Botany*. 106: 637-645.
- Gratani, L. 2014. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors. *Advances in Botany*. 2014: 1-17.
- Hammer, O. H.; Harper, D. A. T.; Ryan, P. D. 2001. PAST – Palaeontological Statistics, ver. 1.8. *Paleontologia Eletronica*. 4 (1): 9.
- Hietz, P. 2010a. Ecology and ecophysiology of epiphytes in tropical montane cloud forests. In: *Tropical Montane Cloud Forests*. Bruijnzeel, L. A., Scatena, F. N., Hamilton, S. (eds.). Cambridge University Press: New York. 740p.
- Hietz, P. 2010b. Fern adaptations to xeric environments. In: *Fern Ecology*. Mehlreter, K.; Walker, L. R.; Sharpe, J. M. (eds.). Cambridge University Press: New York. 444p.
- Jiménez-Noriega, P. M. S.; Terrazas, T.; López-Mata, L.; Sánchez-González A.; Vibrans, H. 2017. Anatomical variation of five plant species along an elevation gradient in Mexico City basin within the Trans-Mexican Volcanic Belt, Mexico. *Journal of Mountain Science*. 14: 2182-2199.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw Hill Book, New York. 523p.
- Kersten, R. A. 2010. Epífitas vasculares – histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. *Hoehnea*. 37: 9-38.
- Liakoura, V. M., Stefanou, Y. M., Manetas, Y., Cholevas, C., Karabourniotis, G. 1997. Trichome density and its UV-B protective potential are affected by shading and leaf position on the canopy. *Environmental and Experimental Botany*. 38: 223-229.
- Luque, R., Sousa, H.C., Kraus, J.E. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972) – modificado e Kropp (1972) visando a substituição do azul de astra por azul de alcião 8GS ou 8GX. *Acta Botanica Brasilica*. 10: 199 – 211
- Marques, A.R.; Garcia, Q.S. e Fernandes, G.W. 1999. Effects of Sun and shade on leaf structure and sclerophylly of *Sebastiania myrtilloides* (Euphorbiaceae) from Serra do Cipó, Minas Gerais, Brazil. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo*. 18: 21-27.

- Marques, A.R.; Garcia, Q.S.; Rezende, J.L.P. e Fernandes, G.W. 2000. Variations in leaf characteristics of two species of *Miconia* in the Brazilian cerrado under the different light intensities. *Tropical Ecology*. 41: 47-60.
- Menini Neto, L; Alves, R. J. V.; Barros, F.; Forzza, R. C. 2007. Orchidaceae do Parque Estadual de Ibitipoca, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*. 21: 687-696.
- Ng, C. K. Y.; Hew, C. S. 2000. Orchids pseudobulbs - "false" bulbs with a genuine importance in orchid growth and survival? *Scientia Horticulturae*. 83:165 -172.
- North, G. B.; Browne, M. G.; Fukui, K.; Maharaj, F. D. R.; Phillips, C. A.; Woodside, W. T. 2016. A tale of two plasticities: Leaf hydraulic conductances and related traits diverge for two tropical epiphytes from contrasting light environments. *Plant, Cell and Environment*. 39: 1408-1419.
- Nowak, E. J., Martin, C. E. 1997. Physiological and anatomical responses to water deficits in the cam epiphyte *Tillandsia ionantha* (Bromeliaceae). *International Journal of Plant Sciences*.158: 818-826.
- Ogura, Y. 1972. Comparative anatomy of vegetative organs of the pteridophytes. Gebriider Borntraeger, Berlin. 502p.
- Oliveira- Filho, A. T.; Fontes, M. A. L.; Viana, P. L.; Valente, A. S. M.; Salimena, F. R. G.; Ferreira, F. M. 2013. O mosaico de fitofisionomias do Parque Estadual do Ibitipoca. In: Forzza, R. C.; Menini Neto, L.; Salimena, F. R. G.; Zappi, D. In: Flora do Parque Estadual do Ibitipoca e seu entorno. Editora UFJF, Juiz de Fora.
- Page, C. N. 2002. Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 119: 1-33.
- Paiva, J. G. A.; Frank-de-Carvalho, S. M.; Magalhães, M. P.; Graciano-Ribeiro, D. 2006. Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica*. 20: 257-264.
- Rice, A. S.; Bazzaz, F. A. 1989. Quantification of plasticity of plant traits in response to light intensity: comparing phenotypes at a common weight. *Oecologia*. 78: 502-507.
- Rôças, G.; Barros, F. C.; Scarano, F. R. 1997. Leaf anatomy plasticity of *Alchornea triplinervia* (Euphorbiaceae) under distinct light regimes in a Brazilian Montane Atlantic rain forest. *Tress*. 11: 469-473.

- Royer, D. L.; Meyerson, L. A.; Robertson, K. M.; Adams, J. M. 2009. Phenotypic plasticity of leaf shape along a temperature gradient in *Acer rubrum*. *Plos One*. 10:1-7.
- Smith, J. A. C. 1989. Epiphytic bromeliads. In: Vascular plants as epiphytes. Evolution and Ecophysiology. Lüttge, U. (ed.). Springer-Verlag: Berlin. 270p.
- Svenning, J. C. 2000. Small canopy gaps influence plant distribution in the rain forest understory. *Biotropica*. 32: 252-261.
- Testo, W. L.; Watkins, Jr., E. J. 2012. Influence of plant size on the ecophysiology of the epiphytic fern *Asplenium auritum* (Aspleniaceae) from Costa Rica. *American Journal of Botany*. 99: 1840-1846.
- Tetsana, N.; Pedersen, H. E.; Sridith, K. 2014. Character intercorrelation and the potential role of phenotypic plasticity in orchids: a case study of the epiphyte *Liparis resupinata*. *Plant Systematic Evolution*. 300: 517-526.
- Tomlinson, P. B. 1969. Commelinales – Zingiberales. In: Metcalf C.R. (Ed.), *Anatomy of the Monocotyledons*. Oxford University Press, London, 466p.
- Valladares, F.; Wright, S. J.; Lasso, E.; Kitajima, K.; Pearcy, R. W. 2000. Plastic phenotypic response to light of 16 congeneric shrubs from a panamanian rainforest. *Ecology*. 81: 1925-1936.
- Vogelmann, T. C.; Martin, G. 1993. The functional significance of palisade tissue: penetration of directional versus diffuse light. *Plant, Cell and Environment*. 16: 65-72.
- Voltolini, C. H.; Santos, M. 2011. Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. *Acta Botanica Brasilica*. 25: 2-10.
- Wlwatika, C. N. M.; Bhat, R. B. 2002. An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. *Annals of Botany*. 89: 109-114.
- Yadav, R. K. P.; Bosabalidis, A. M.; Vokou, D. 2004. Leaf structural features of Mediterranean perennial species: plasticity and life form specificity. *Journal of Biological Research*. 2: 21-34.
- Yang, S. J.; Sun, M.; Yang, Q. Y. Ma, R. Y.; Zhang, J. L.; Zhang, S. B. 2016. Two strategies by epiphytic orchids for maintaining water balance: thick cuticles in leaves and water storage in pseudobulbs. *AoB Plants*. 8:1-11.
- Zotz, G.; Bogusch, W.; Hietz, P.; Ketteler, N. 2010. Growth of epiphytic bromeliads in a changing world: The effects of  $co^2$ , water and nutrient supply. *Acta Oecologica*. 36: 659-665.

## CONCLUSÕES FINAIS

A partir dos resultados obtidos neste estudo, pode-se concluir que:

- As epífitas apresentam adaptações relacionadas à economia e absorção de água, apresentando particularidades anatômicas que as qualificam como um grupo funcional.
- Não há um conjunto de atributos anatômicos que caracteriza as epífitas, indicando que outros fatores de natureza morfológica, fisiológica e bioquímica estariam envolvidos na adaptação das espécies ao ambiente epifítico.
- Observou-se que, de acordo com a análise dos agrupamentos, o principal caráter que sustenta a separação dos grupos de epífitas deste estudo é a densidade estomática.
- Há variabilidade em alguns caracteres analisados entre as três subfitofisionomias de nanofloresta nebulosa estudadas, indicando ocorrência de plasticidade fenotípica, sendo que as Orchidaceae apresentam caracteres mais conservativos e as Bromeliaceae são mais plásticas, com um número maior de caracteres mostrando variação em função das condições ambientais nas diferentes subfitofisionomias.
- Após analisar a estrutura das epífitas, caracterizando-as de forma a representar o grupo funcional, ou avaliando possíveis variações em função das condições abióticas dos ambientes em que ocorrem, sugere-se que, em trabalhos futuros, o microambiente em que as amostras são coletadas deva ser melhor caracterizado, pois além das condições microclimáticas incidentes em cada indivíduo, a capacidade de retenção de umidade junto ao forófito pode também determinar a estrutura foliar.

ANEXOS

Figuras 1-6: Análises de Regressão linear simples das espécies coletadas no Parque Estadual do Ibitipoca.

Figura 1: *Bifrenaria vitellina*

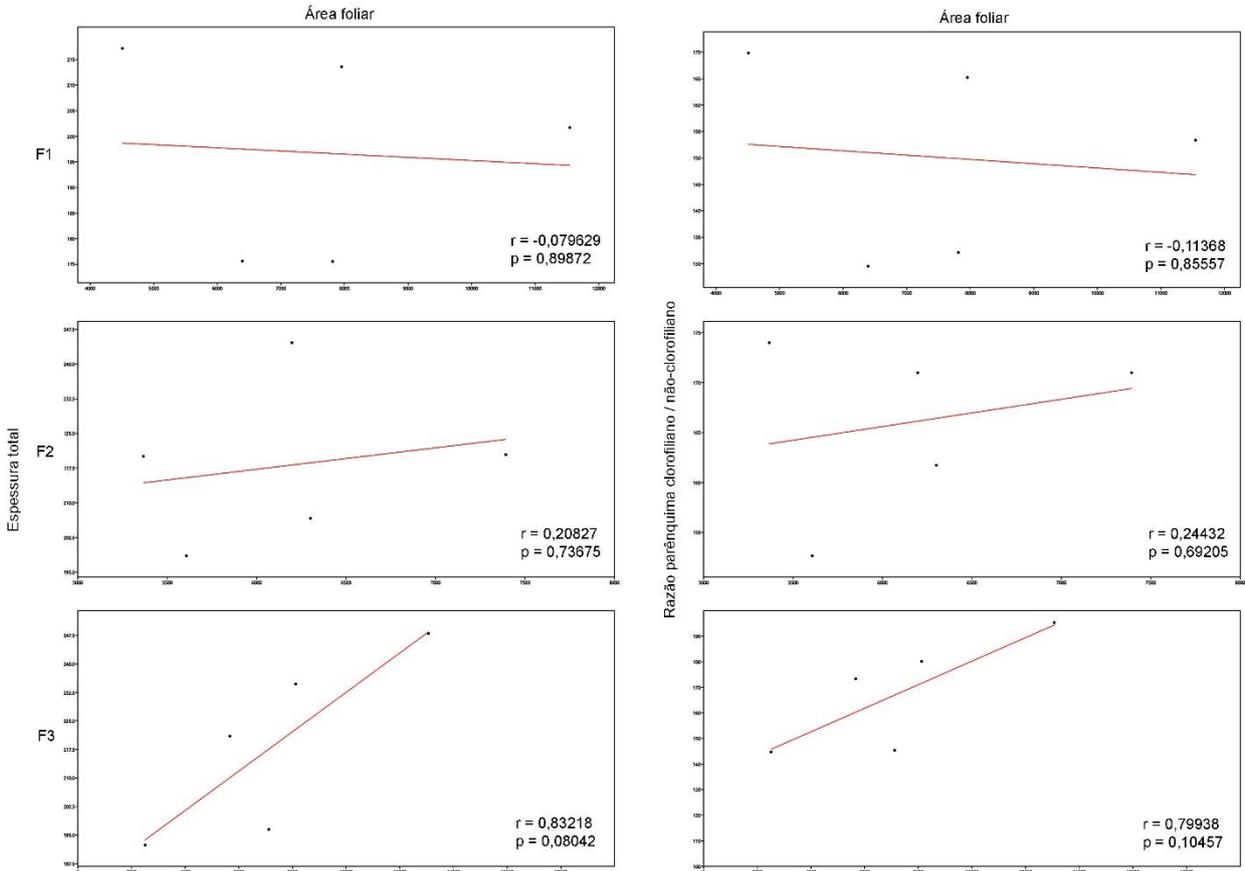


Figura 2: *Hadrolaelia coccinea*

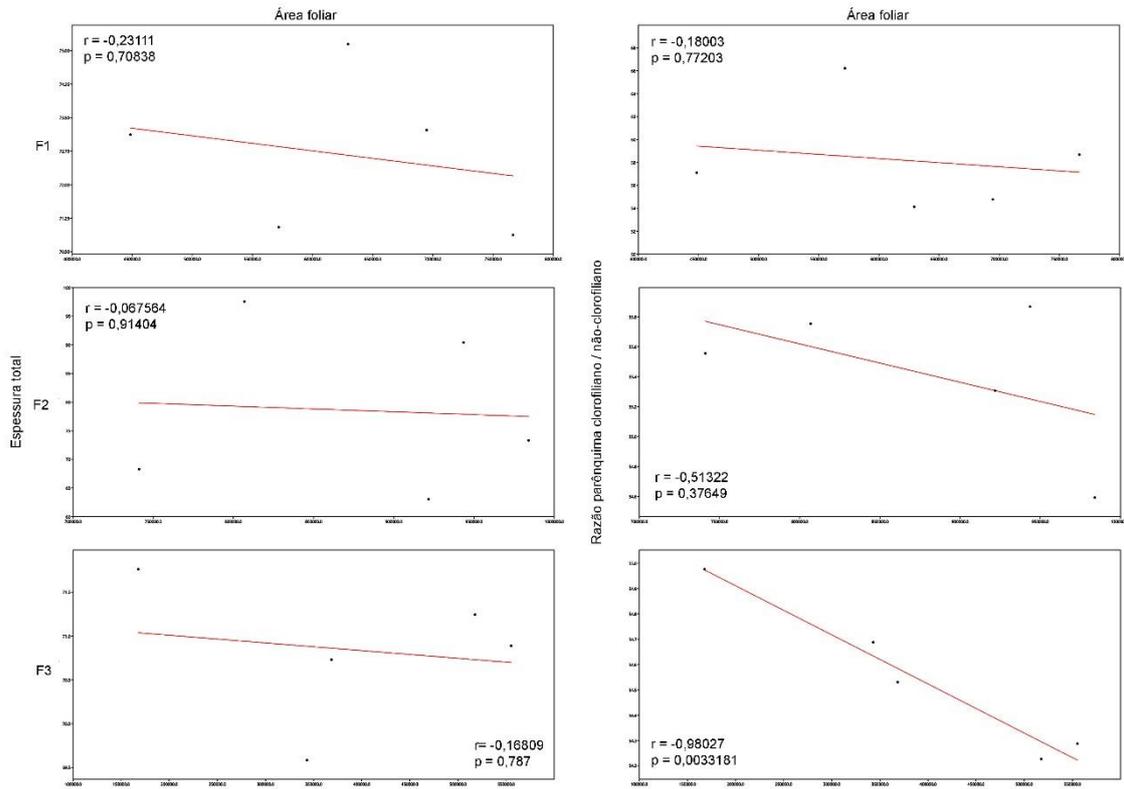


Figura 3: *Pleopeltis hirsutissima*

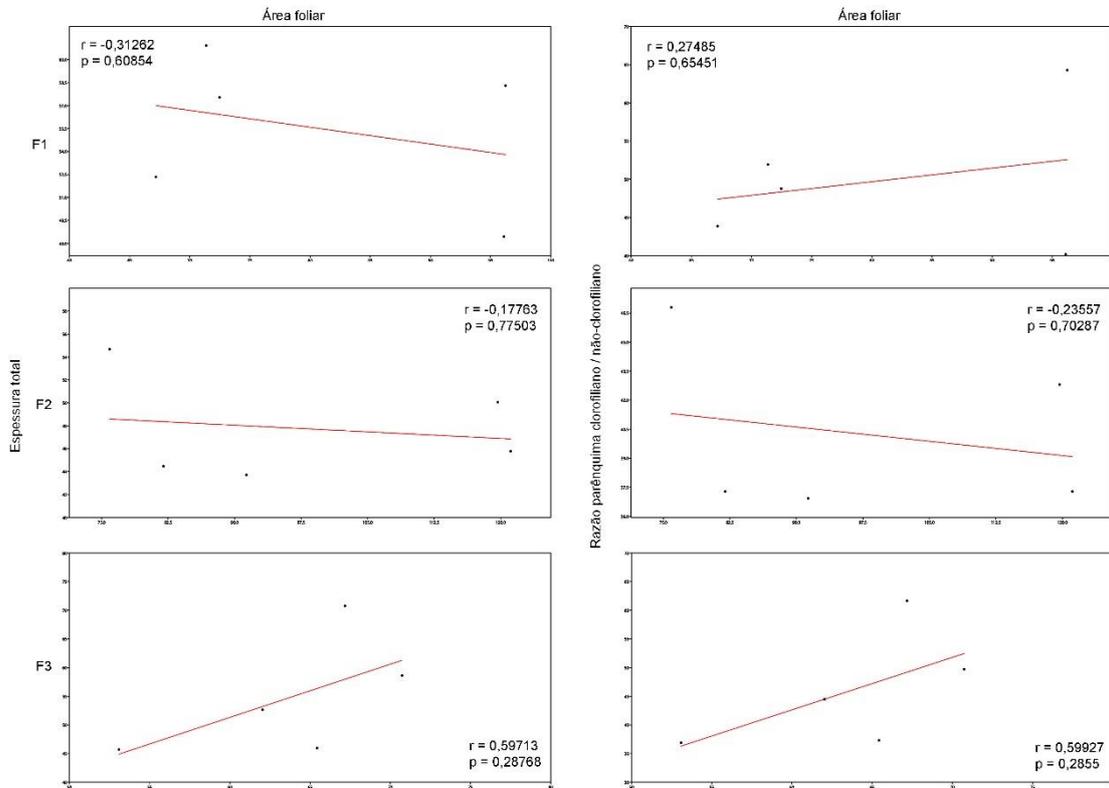


Figura 4: *Pleopeltis macrocarpa*

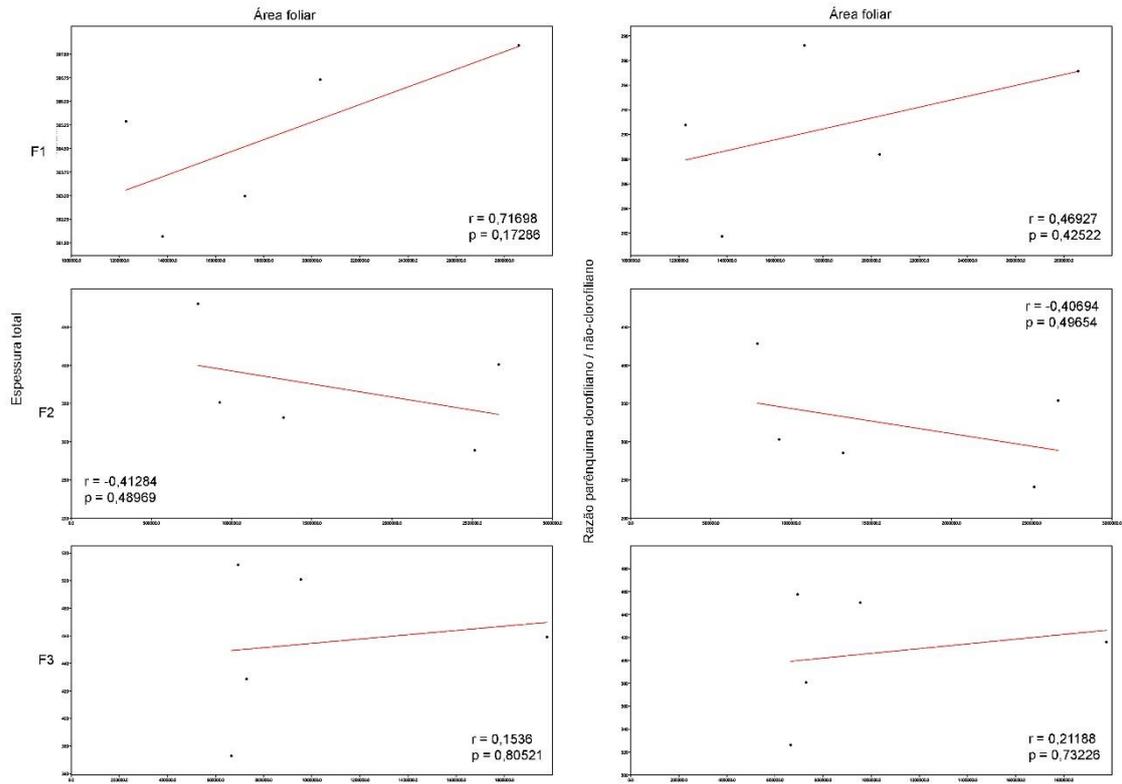


Figura 5: *Tillandsia stricta*

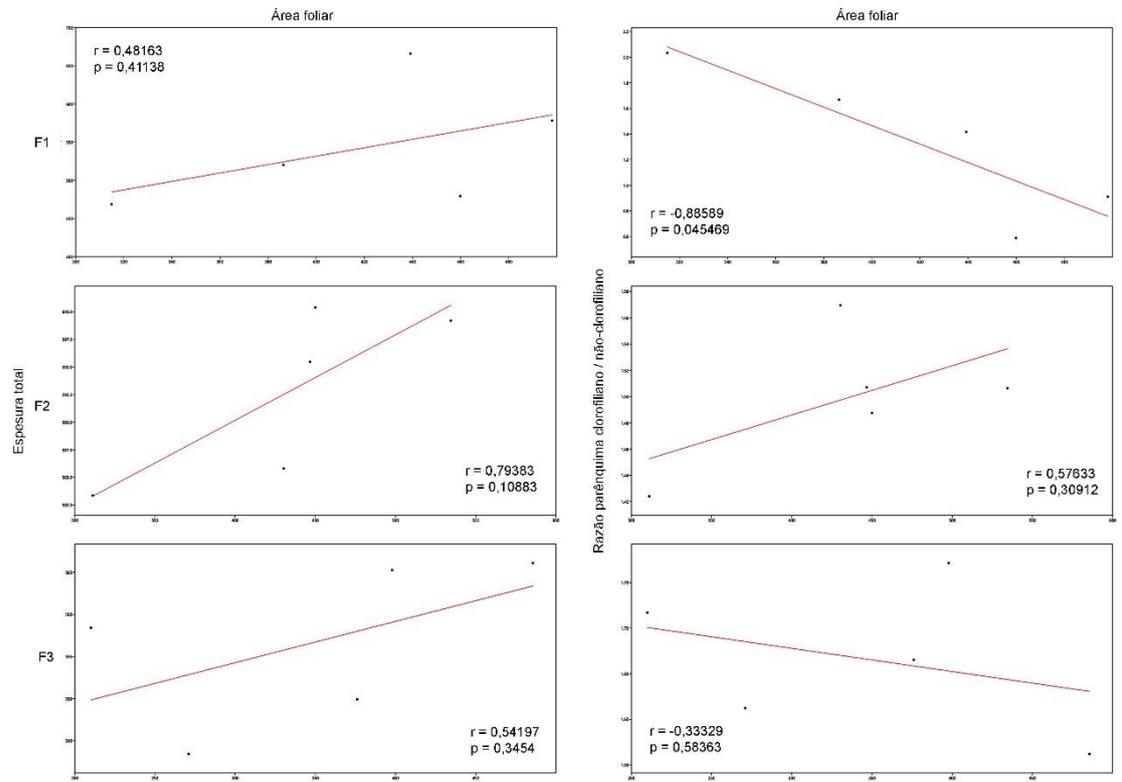


Figura 6: *Vriesea bituminosa*