

UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO

**ADAPTAÇÕES MORFOANATÔMICAS DE *Aechmea lamarchei* MEZ (BROMELIACEAE) EM RESPOSTA A ELEVADAS TEMPERATURAS E ÀS CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DO SOLO EM AFLORAMENTO ROCHOSO**

**ANA KAROLINE DE ABREU**

**São Mateus  
Agosto/2025**

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO  
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - BACHARELADO**

**ADAPTAÇÕES MORFOANATÔMICAS DE *Aechmea lamarchei* MEZ (BROMELIACEAE) EM RESPOSTA A ELEVADAS TEMPERATURAS E ÀS CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DO SOLO EM AFLORAMENTO ROCHOSO**

**ANA KAROLINE DE ABREU**

Monografia de conclusão de curso apresentada ao Curso de Ciências Biológicas da Universidade Federal do Espírito Santo, como requisito parcial para obtenção do título de BACHAREL EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS.

Orientador: Elisa Mitsuko Aoyama

**São Mateus  
Agosto/2025**



UNIVERSIDADE FEDERAL DO ESPÍRITO SANTO  
CENTRO UNIVERSITÁRIO NORTE DO ESPÍRITO SANTO

# FOLHA DE APROVAÇÃO

Autor: **Ana Karoline de Abreu**

Título: **ADAPTAÇÕES MORFOANATÔMICAS DE *Aechmea lamarchei* MEZ (BROMELIACEAE) EM RESPOSTA A ELEVADAS TEMPERATURAS E ÀS CARACTERÍSTICAS FÍSICO-QUÍMICAS DO SOLO EM AFLORAMENTO ROCHOSO**

Monografia do Curso de Ciências Biológicas (Bacharelado)  
Defendida e aprovada em 19/08/2025

Orientadora e presidente da Comissão Examinadora

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** ELISA MITSUKO AOYAMA  
Data: 26/08/2025 17:32:03-0300  
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** LUCAS BATISTA DE SOUZA  
Data: 26/08/2025 17:44:21-0300  
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Examinador 1

Documento assinado digitalmente  
**gov.br** FABIANE FONSECA RIBEIRO VASCONCELOS  
Data: 26/08/2025 18:01:21-0300  
Verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Examinador 2

“O segredo de uma vida empolgante não está em  
descobrir maravilhas, mas em procurá-las”  
Augusto Ruschi

## AGRADECIMENTOS

“Quem anda sozinho pode ir mais rápido, mas nem sempre vai mais longe”. Tenho isso como lei de vida, por isso, sou grandemente grata a todos que acompanharam minha jornada.

Primeiramente, quero agradecer à minha mãe, Ana Paula, que me apoiou com constância e sem dúvidas e que cultivava em mim a vontade de sempre chegar mais alto em tudo que faço. Que me ensina a ser forte, guerreira e resiliente. Sua presença constante, mesmo que de longe, me sustentou nessa jornada! Ao meu padrasto, Francisco, que sempre me aplaudiu e torceu por mim. Sua garra me motiva cada dia mais. Aos meus avós e tios, que me ensinaram a observar a vida com respeito e curiosidade, muito antes da Biologia.

Ao meu amor, Rhuan, obrigada por me apoiar e acreditar em mim como quem acredita que o sol irá nascer e aquecer. Divido essa conquista com você, que esteve ao meu lado e foi abrigo em cada etapa.

À minha orientadora, Prof<sup>a</sup>. Dra. Elisa Mitsuko Aoyama, por me acolher no Laboratório de Botânica e me apresentar esse mundo fantástico e apaixonante da Anatomia Vegetal. Obrigada por todos os ensinamentos, que foram fundamentais, não só para realização deste trabalho, mas em toda a vida acadêmica. Vivenciar esse processo me trouxe crescimento, aprendizado e a certeza de que todo esforço valeu a pena.

À prof. Marcela, por todo apoio, dedicação e contribuições que foram essenciais para que o trabalho fosse concretizado. Obrigada por compartilhar seu conhecimento e por sua disposição em ajudar.

À minha amiga Aurea, minha dupla dinâmica, sua amizade mesmo de longe atravessa barreiras, e sempre me lembra de continuar. “Onde quer que vá, eu vou estar também”. Stella, você não é apenas minha companheira de faculdade, mas uma parceira em todos os sentidos. Obrigada por nunca soltar minha mão! Amanda, o que dizer de toda sua colaboração para que esse trabalho fosse concretizado? Obrigada por tanta generosidade! Lorena B., que apesar de não ser da área da botânica, mergulhou nesse mundo comigo. Às minhas amigas Alice, Lorena A., Millena, muito obrigada por serem meu porto seguro.

À Cecília e família, que me fizeram sentir em casa, mesmo estando longe dela.

Também agradeço a Universidade Federal do Espírito Santo, Campus São Mateus. Minha sincera gratidão por ter sido o espaço que acolheu minha formação acadêmica, pessoal e profissional. Foram anos de aprendizado, desafios, descobertas e crescimento. A universidade foi palco de experiências que levarei para a vida inteira.

Mais uma vez, obrigada a todos que estiveram comigo nessa jornada! Concluir esse trabalho reflete não só meu esforço, mas também o apoio de pessoas essenciais na minha vida.

## RESUMO

Diante do atual cenário de mudanças climáticas e da crescente pressão antrópica sobre ambientes de altitude, torna-se essencial compreender como espécies vegetais se adaptam às condições extremas dos afloramentos rochosos. Esses ambientes são caracterizados por elevada radiação solar, solos rasos e baixa disponibilidade hídrica e nutricional, impondo desafios ecológicos que exigem elevada plasticidade morfofisiológica. Desse modo, o objetivo nesse estudo foi investigar os efeitos da altitude e da luminosidade sobre os parâmetros morfoanatômicos, da espécie *Aechmea lamarchei*, pertencente a família Bromeliaceae. O estudo foi conduzido em quatro microambientes contrastantes, combinando dois níveis de altitude (210 m e 380 m) e dois de luminosidade (sol e sombra). Foram medidos e coletados rosetas com folhas, raízes e caules. Os resultados demonstraram que a luminosidade foi o fator mais determinante na modulação das respostas estruturais da espécie, superando os efeitos isolados da altitude. Ambientes sombreados favoreceram o desenvolvimento vegetativo e anatômico, resultando em maior área foliar, espessura de tecidos e especialização em estruturas de retenção hídrica, como o parênquima aquífero. Já a exposição ao sol, especialmente em baixa altitude, impôs restrições ao crescimento e favoreceu o investimento em tecidos de proteção, como a epiderme e a hipoderme. As análises de solo reforçaram que solos mais argilosos, comuns em baixa altitude, associaram-se ao maior volume radicular. A plasticidade anatômica de *A. lamarchei* é importante como estratégia adaptativa frente ao cenário ambiental atual, contribuindo para o conhecimento ecológico da espécie e fornecendo subsídios para ações de conservação em ecossistemas de altitude.

**Palavras-chave:** Estratégias adaptativas; Luminosidade; Hábito rupícola.

## ABSTRACT

Given the current climate change scenario and increasing anthropogenic pressure on high-altitude environments, it is essential to understand how plant species adapt to the extreme conditions of rocky outcrops. These environments are characterized by high solar radiation, shallow soils, and low water and nutritional availability, posing ecological challenges that require high morphophysiological plasticity. Therefore, this study aimed to investigate the effects of altitude and light on morphoanatomical parameters using the species *Aechmea lamarchei*, of the Bromeliaceae family. The study was conducted in four contrasting microenvironments, combining two altitude levels (210 m and 380 m) and two light levels (sun and shade). Rosettes with leaves, roots, and stems were measured and collected for morphoanatomical characterization. The results demonstrated that light was the most determining factor in modulating the species' structural responses, overcoming the isolated effects of altitude. Shaded environments favored vegetative and anatomical development, resulting in greater leaf area, tissue thickness, and specialization in water-retaining structures such as aquifer parenchyma. Sun exposure, especially at low altitudes, imposed growth restrictions and favored investment in protective tissues such as the epidermis and hypodermis. Soil analyses reinforced that more clayey soils, common at low altitudes, were associated with greater root robustness. This work highlights the importance of *A. lamarchei* anatomical plasticity as an adaptive strategy in the current environmental scenario, contributing to ecological knowledge of the species and providing support for conservation actions in high-altitude ecosystems.

**Keywords:** Adaptive strategies; Luminosity; Rupicolous habit.

## SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO .....	1
2 OBETIVOS .....	2
2.1 Objetivo geral.....	2
2.2 Objetivos específicos .....	2
3 MATERIAL E MÉTODOS.....	3
3.1 Local de coleta .....	3
3.2 Local de análises .....	5
3.3 Coleta de dados e do material botânico.....	5
3.4 Procedimentos de seleção, biometria e preparo do material botânico .....	8
3.5 Coleta e análises de solo .....	9
3.6 Análise anatômica .....	10
3.7 Análises estatísticas .....	11
4 RESULTADOS.....	12
4.1 Temperatura, luminosidade e altitude .....	12
4.2 Análise de Solo.....	12
4.3 Caracterização morfológica e análises biométricas.....	15
4.4 Anatomia foliar .....	18
4.4.1 Escamas peltadas .....	18
4.4.2 Densidade estomática. ....	23
4.4.3 Secções transversais do limbo foliar.....	24
4.4.4 Secções transversais da bainha foliar.....	31
4.5 Anatomia Caulinar.....	37
4.6 Anatomia radicular .....	38
5 DISCUSSÃO .....	41
5.1 Análise de Solo.....	41

5.2 Características morfológicas .....	42
5.3 Anatomia foliar .....	43
5.3.1 Escamas Peltadas .....	43
5.3.2 Densidade estomática .....	44
5.3.3 Epiderme, hipoderme e feixes vasculares .....	45
5.3.4 Parênquima Aquífero.....	46
5.4 Anatomia caulinar .....	46
5.5 Anatomia radicular .....	47
6 CONCLUSÕES .....	48
REFERÊNCIAS .....	49

## SUMÁRIO DE TABELAS

<b>Tabela 1:</b> Valores de altitude, luminosidade e temperatura em solo e folha nas diferentes coletas analisadas. ....	12
<b>Tabela 2:</b> Atributos físicos do solo da Pedra do Soares, Ponto Belo, ES em diferentes condições de luminosidade e altitude. ....	13
<b>Tabela 3:</b> Atributos químicos do solo da Pedra do Soares, Ponto Belo, ES em diferentes condições de luminosidade e altitude. ....	14
<b>Tabela 4:</b> Dados biométricos dos órgãos vegetativos de <i>Aechmea lamarchei</i> em todas as condições. ....	16
<b>Tabela 5:</b> Estatística comparativa dos parâmetros morfológicos (valor de p). ....	17
<b>Tabela 6:</b> Diâmetro total da raiz de <i>Aechmea lamarchei</i> . ....	17
<b>Tabela 7:</b> Comprimento das escamas peltadas da porção mediana da bainha foliar nas faces adaxial e abaxial de <i>Aechmea lamarchei</i> . ....	19
<b>Tabela 8:</b> Densidade de escamas da porção mediana em ambas as faces da bainha foliar de <i>Aechmea lamarchei</i> . ....	19
<b>Tabela 9:</b> Comprimento médio das escamas na região mediana do limbo foliar, em faces adaxial e abaxial de <i>Aechmea lamarchei</i> . ....	21
<b>Tabela 10:</b> Densidade de escamas peltadas da porção mediana do limbo foliar de <i>Aechmea lamarchei</i> . ....	21
<b>Tabela 11:</b> Densidade estomática do limbo na face abaxial de <i>Aechmea lamarchei</i> . ....	24
<b>Tabela 12:</b> Estatística comparativa da densidade estomática (valor - p). ....	24
<b>Tabela 13:</b> Espessura total do limbo foliar e do parênquima clorofiliano de <i>Aechmea lamarchei</i> . ....	25
<b>Tabela 14:</b> Estatística comparativa da espessura do tecido clorofiliano (valor de p). ....	25

<b>Tabela 15:</b> Espessura do parênquima aquífero da região mediana do limbo foliar de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	25
<b>Tabela 16:</b> Estatística comparativa da espessura do parênquima aquífero (valor de p). .....	26
<b>Tabela 17:</b> Espessura da epiderme (somada à cutícula) e da hipoderme do limbo foliar de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	29
<b>Tabela 18:</b> Estatística comparativa da hipoderme do limbo foliar na face abaxial (valor de p). .....	29
<b>Tabela 19:</b> Largura dos feixes vasculares do limbo foliar de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	30
<b>Tabela 20:</b> Espessura total da bainha foliar de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	31
<b>Tabela 21:</b> Estatística comparativa da espessura total da bainha (valor - p). .....	31
<b>Tabela 22:</b> Espessura da epiderme somada à cutícula da bainha foliar de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	33
<b>Tabela 23:</b> Espessura da hipoderme da bainha foliar de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	34
<b>Tabela 24:</b> Largura dos feixes vasculares da porção mediana da bainha de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	35
<b>Tabela 25:</b> Estatística comparativa da largura dos feixes vasculares da bainha (valor - p). ...	35
<b>Tabela 26:</b> Largura dos feixes vasculares do caule de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	38
<b>Tabela 27:</b> Diâmetro do cilindro vascular de <i>Aechmea lamarchei</i> . .....	39
<b>Tabela 28:</b> Estatística comparativa do cilindro vascular da raiz (valor - p). .....	39

## SUMÁRIO DE FIGURAS

<b>Figura 1:</b> Localização da Pedra do Soares, Ponto Belo, Espírito Santo, Brasil. Fonte: Jackson Fabris Fiorini. ....	3
<b>Figura 2:</b> Local de estudo. ....	4
<b>Figura 3:</b> Indivíduos localizados em áreas de alta incidência solar, distribuídos em diferentes altitudes. ....	5
<b>Figura 4:</b> Indivíduos localizados em áreas sombreadas, proveniente da vegetação arbórea próxima, distribuídos em diferentes altitudes. ....	6
<b>Figura 5:</b> Equipamentos utilizados para medições de temperatura e luminosidade. ....	7
<b>Figura 6:</b> Esquema indicando os parâmetros medidos de cada órgão vegetal. ....	8
<b>Figura 7:</b> Coleta de solo. ....	9
<b>Figura 8:</b> Esquema indicando os tecidos medidos de cada órgão. ....	10
<b>Figura 9:</b> Órgãos vegetativos de <i>Aechmea lamarchei</i> . ....	15
<b>Figura 10:</b> Secções paradérmicas da bainha e do limbo foliar. ....	24
<b>Figura 11:</b> Secções transversais do limbo. ....	30
<b>Figura 12:</b> Secções transversais da bainha ....	36
<b>Figura 13:</b> Secções transversais do caule. ....	38
<b>Figura 14:</b> Secções transversais da raíz. ....	41

## 1 INTRODUÇÃO

As mudanças climáticas provocam elevação das temperaturas e alterações nos regimes de precipitação, impondo estresses adicionais aos ecossistemas e aos serviços que eles fornecem, não por acaso, constitui um dos maiores desafios da humanidade (Nobre et al., 2022). Entre os ambientes mais vulneráveis, destacam-se aqueles associados a relevos elevados, devido à alta taxa de endemismo e à ocorrência de espécies com distribuições restritas, geralmente limitadas a faixas altitudinais específicas (Ramirez-Villegas et al., 2014 apud Pessi et al., 2024). Nesses locais, como os afloramentos rochosos, as plantas enfrentam variações térmicas acentuadas, baixa disponibilidade de nutrientes, restrições hídricas e forte influência da altitude, condições essas que exigem adaptações morfoanatômicas e fisiológicas especializadas (Porembski, 2007).

Os afloramentos rochosos, formações geológicas antigas, geralmente Pré-Cambrianas, caracterizam-se pela ausência quase completa de solo, alta insolação, evaporação intensa e grande heterogeneidade topográfica (Parmentier, 2003). Apesar dessas restrições, abrigam flora altamente especializada, adaptada à limitação de recursos, para suportarem as características naturais do ambiente, mas extremamente vulnerável a mudanças climáticas e impactos antrópicos, como mineração e conversão de áreas adjacentes para agricultura (Porembski et al., 1998; Sarthou et al., 2003).

Ainda nesse contexto, a altitude é um fator que influencia diretamente o solo e a vegetação, modificando textura, retenção hídrica e fertilidade. Em áreas elevadas predominam solos arenosos, com menor teor de matéria orgânica, enquanto em altitudes mais baixas podem ocorrer retenção de água, porém com acidez elevada (Guerra e Botelho, 1996). Além disso, a variação na cobertura vegetal cria microclimas contrastantes de alta luminosidade ou sombreamento, que afetam processos como fotossíntese e retenção hídrica (Oliveira, 2005). Assim, fatores como luminosidade, altitude e solo são determinantes para a estrutura e funcionamento vegetal, influenciando processos morfológicos e anatômicos (Porembski et al., 1998; Jobbagy e Jackson, 2000).

Ao longo da adaptação das espécies, essas pressões seletivas moldaram características estruturais que possibilitam às espécies suportarem limitações de água, luz e nutrientes, bem como variações térmicas (Raven et al., 1996; Rizzini, 1997). Essa capacidade está associada à plasticidade fenotípica, que permite ajustes morfofisiológicos frente às condições adversas (Schlichting, 1986). Entre as respostas adaptativas destacam-se alterações na anatomia foliar, como espessura epidérmica, densidade estomática, presença de escamas, espessura de

parênquima clorofiliano e aquífero, dentre outras (Fahmy, 1997; Burrows, 2001; Rotondi et al., 2003).

Entre as espécies típicas desses ambientes destaca-se *Aechmea lamarchei* Mez, pertencente à família Bromeliaceae, que reúne cerca de 3.700 espécies e se destaca pela diversidade de hábitos e ampla irradiação adaptativa (Benzing, 2000; Proença e Sajo, 2007). Além disso, as bromélias são de grande importância para abrigo de animais e micro-organismos que são parcial ou totalmente dependentes do micro-habitat aquático formado em seus tanques. Essas interações são muito importantes para os indivíduos se alimentarem, se abrigarem e reproduzirem (Del claro, 2012).

Embora estudos sobre Bromeliaceae em afloramentos rochosos já tenham sido realizados no Rio de Janeiro (Verçoza e Bastos, 2013), no Espírito Santo essas pesquisas ainda são escassas, especialmente quanto à anatomia dessa espécie. Majoritariamente, os estudos se referem-se à anatomia de Bromeliaceae em ambientes de restinga, por exemplo, como no estudo de Gomes *et al*, 2013.

Nesse contexto, acredita-se que as variações de altitude e luminosidade atuam como fatores determinantes na morfoanatomia de *Aechmea lamarchei*, favorecendo o desenvolvimento de características estruturais e funcionais adaptativas diante das diferentes condições ambientais, moldando sua estrutura e funcionamento como respostas adaptativas ao ambiente.

Em suma, considerando a vulnerabilidade dos afloramentos rochosos, tanto natural quanto às mudanças climáticas e à crescente pressão antrópica, torna-se fundamental compreender os mecanismos adaptativos das espécies vegetais que neles ocorrem, para assim, subsidiar estratégias de conservação e manejo de ecossistemas de altitude no Espírito Santo, como desenvolvimento de planos de manejo específicos para afloramentos rochosos, restauração ecológica de áreas degradadas e cultivo da espécie, por exemplo.

## **2 OBJETIVOS**

### **2.1 Objetivo geral**

Analisar e comparar a morfoanatomia de *Aechmea lamarchei* Mez em afloramento rochoso sob diferentes condições de altitude e incidência solar, integrando análises físico-químicas do solo para compreender as adaptações estruturais que possibilitam a sobrevivência da espécie em condições ambientais contrastantes.

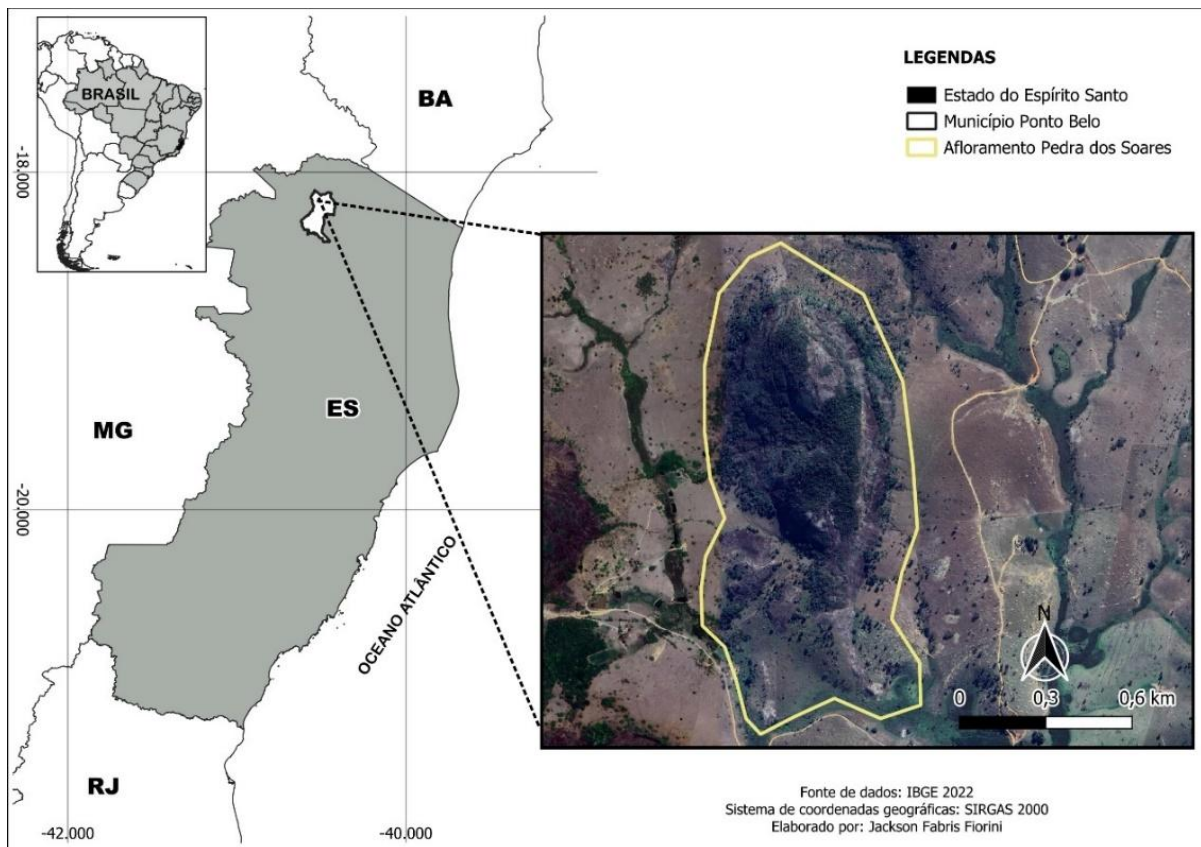
### **2.2 Objetivos específicos**

- Descrever a anatomia dos órgãos vegetativos determinando espessura dos principais tecidos;
- Comparar a densidade estomática foliar entre indivíduos sob condições de sol e sombra em dois diferentes níveis de altitude;
- Caracterizar e relacionar o solo com a morfoanatomia dos pontos amostrados por meio de análises físico-químicas;
- Relacionar os dados biométricos foliares dos indivíduos associado às condições ambientais.

### **3 MATERIAL E MÉTODOS**

#### **3.1 Local de coleta**

Os materiais foram coletados na Pedra do Soares, afloramento rochoso localizado no município de Ponto Belo (18,17902° S, 40,49215° O) (Figura 1 e 2) no Espírito Santo, a aproximadamente 400 metros de altitude. O município de Ponto Belo apresenta temperatura média anual de 24,1°C, sendo que as temperaturas máximas oscilam entre 27,1°C em julho e 32,3°C em fevereiro. Em relação as temperaturas mínimas, os valores oscilam entre 16,3°C em julho e 20,9°C em fevereiro (Incaper, 2024).



**Figura 1:** Localização da Pedra do Soares, Ponto Belo, Espírito Santo, Brasil. Fonte: Jackson Fabris Fiorini.



**Figura 2:** Local de estudo. a: Visão frontal da Pedra do Soares; b: Vista de cima destacando a porção superior da rocha com áreas expostas e ausência de vegetação; c: Trecho da trilha utilizada para acesso e realização das coletas botânicas.

### **3.2 Local de análises**

Os dados biométricos e as análises anatômicas foram analisados no Laboratório de Botânica do Centro Universitário Norte do Espírito Santo (UFES/CEUNES).

### **3.3 Coleta de dados e do material botânico**

A coleta foi realizada em torno das 10 horas às 14 horas. Para o estudo, foram utilizados órgãos vegetativos (raiz, caule e folha) de *Aechmea lamarchei*, sendo coletados 20 indivíduos em cada uma das quatro condições ambientais: sol em elevada altitude (Figura 3, a), sol em

baixa altitude (Figura 3, b), sombra em elevada altitude (Figura 4, a) e sombra em baixa altitude (Figura 4, b), totalizando 80 indivíduos. Durante as coletas, foram registradas as coordenadas geográficas e dados ambientais, como luminosidade, temperatura e altitude. Os dados de temperatura foram obtidos através de um termômetro infravermelho modelo T600A (Figura 5, a), que mensurou a temperatura dos indivíduos e do solo. Já os dados de luminosidade foram obtidos por meio de um luxímetro digital (modelo Li-250A Light Meter, Li-cor) (Figura 5, b). A altitude foi avaliada através do aplicativo de celular Altimeter. A caracterização morfológica inicial e os registros fotográficos foram realizados durante a coleta.



**Figura 3:** Indivíduos localizados em áreas de alta incidência solar, distribuídos em diferentes altitudes. a: Indivíduos localizados em altitude elevada. c: Indivíduos de baixa altitude. b e d: Vista da copa das árvores nas altitudes elevada e baixa, respectivamente, evidenciando dossel raso, permitindo alta incidência de luz sobre a vegetação.



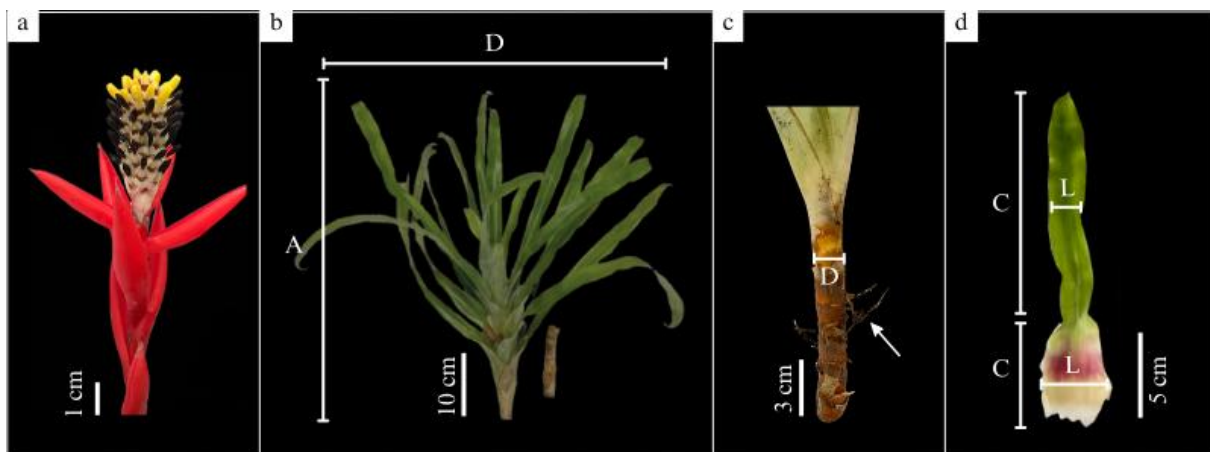
**Figura 4:** Indivíduos localizados em áreas sombreadas, proveniente da vegetação arbórea próxima, distribuídos em diferentes altitudes. a: Indivíduos localizados em altitude elevada; c: Indivíduos localizados em baixa altitude; b e d: Vista da copa das árvores nas altitudes elevada e baixa, respectivamente, evidenciando dossel denso, cobrindo os indivíduos;



**Figura 5:** Equipamentos utilizados para medições de temperatura e luminosidade. a: Termômetro digital; b: Luxímetro.

### 3.4 Procedimentos de seleção, biometria e preparo do material botânico

No Laboratório de Botânica, foram realizadas as medições de altura (cm) e diâmetro (cm) da roseta (Figura 6, b) com auxílio da fita métrica e para a medição de diâmetro do caule foi utilizado o paquímetro (mm) (Figura 6, c). Posteriormente, foram separadas cinco folhas por indivíduo, as quais foram inicialmente utilizadas para a medição de parâmetros biométricos e, posteriormente, destinadas aos procedimentos anatômicos. Para a biometria das folhas foram medidos: comprimento (cm) e largura (cm) do limbo; comprimento (cm) e largura (cm) da bainha (Figura 6, d). Já para o diâmetro ( $\mu\text{m}$ ) da raiz foi utilizado o programa Anati Quanti versão 2.0 para Windows (Aguiar et al., 2007). Vale destacar que foram selecionadas somente as folhas totalmente expandidas da região mediana da roseta, uma vez que àquelas da porção apical ainda estão em fase de crescimento e as da porção basal, já estão em senescência. Após a medição do material, uma porção do caule com raízes férteis foi seccionado e as folhas foram fixadas em solução de FAA 50 (formaldeído, ácido acético e álcool etílico 50%) por 48 horas, seguindo o protocolo de Johansen (1940). Em seguida, foram transferidas para álcool 50%.



**Figura 6:** Esquema indicando os parâmetros medidos de cada órgão vegetal. a: Inflorescência representando a espécie em estudo; b: Roseta. c: Caule; d: Folha; Seta: Raíz.

**Legenda:** A: Altura; D: Diâmetro; C: Comprimento; L: Largura.

### 3.5 Coleta e análises de solo

O solo foi coletado com auxílio de uma pá previamente desinfetada com álcool 70%, a 15 cm de profundidade e acondicionadas em sacolas plásticas, devidamente identificadas, para o transporte (Figura 7). No laboratório de Botânica, as amostras de solo foram mantidas à sombra para secagem natural, até serem encaminhadas ao Laboratório Labosoil, em Linhares – ES e posteriormente ao Labominas, em Manhuaçu – MG, para a realização das análises físico-químicas, incluindo a determinação da granulometria e da composição química do solo.

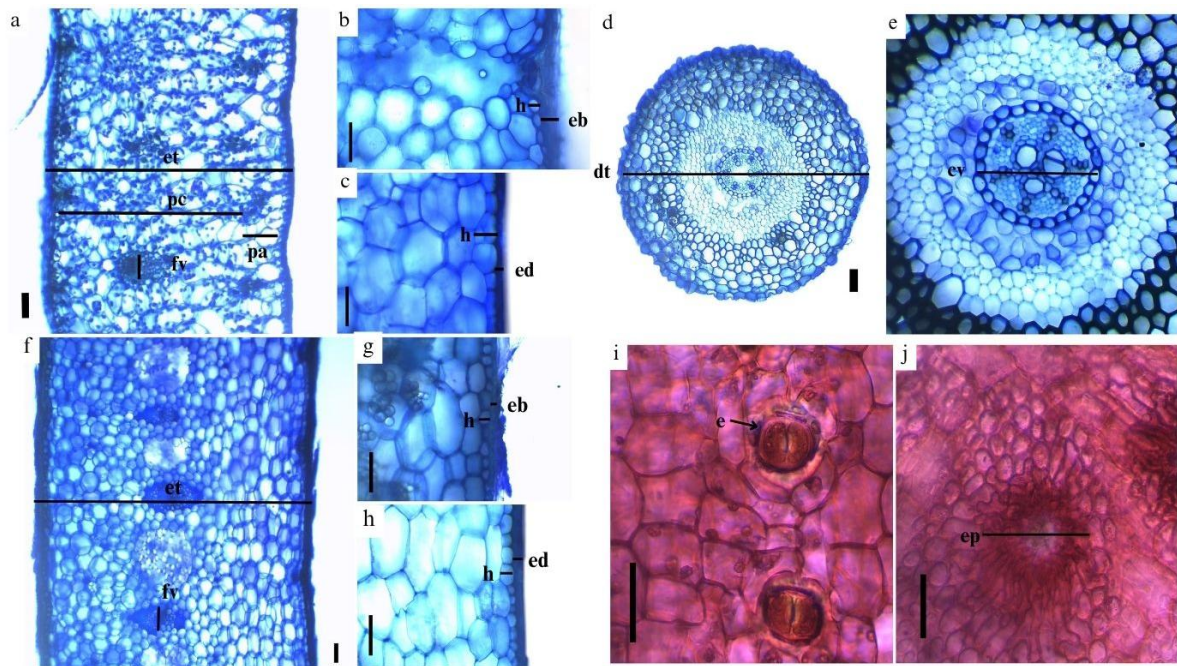


**Figura 7:** Coleta de solo. a: Coleta sendo realizada com auxílio de uma pá, considerando o solo raso. b: Amostras identificadas e ensacadas.

### **3.6 Análise anatômica**

Para estudo anatômico, porções da bainha e da lâmina foliar foram seccionadas nos planos transversal e paradérmico, enquanto porções do caule e das raízes foram seccionados transversalmente. As secções foram feitas à mão livre com auxílio de lâmina de aço e isopor, para confecção de lâminas temporárias. O material seccionado foi clarificado em hipoclorito de sódio 2,5%, lavado em água destilada e coradas com safranina 1% (Luque et al., 1996) para secções paradérmicas e Azul de Toluidina 0,05% (O' Brien et al., 1964) para as transversais. As secções obtidas foram analisadas e fotografadas com o auxílio de um microscópio óptico acoplado a um sistema de captura de imagens (MotiCam). Foram capturadas uma foto por tecido de cada secção, que foram submetidas ao software AnatiQuanti versão 2.0 para Windows (Aguilar et al., 2007) para mensuração, em micrômetro ( $\mu\text{m}$ ), dos parâmetros anatômicos.

No limbo foliar, foram avaliados a densidade estomática e a espessura total, dos parênquimas clorofiliano e aquífero, da epiderme com cutícula em ambas as faces (adaxial e abaxial), dos feixes vasculares e das escamas peltadas, que também foram quantificadas nas duas superfícies. Na bainha, foram avaliados espessura total, da epiderme com cutícula, dos feixes vasculares e das escamas peltadas, incluindo a contagem das escamas. Na raiz, foram medidas a espessura total e a do cilindro vascular. No caule, foi realizada a espessura dos feixes vasculares. A espessura total foi fotografada na lente de 10x, e os demais tecidos, na lente de 40x (Figura 8).



**Figura 8:** Esquema indicando os tecidos medidos de cada órgão. a, b, c: Secção transversal do limbo; d, e: Secção transversal da raiz; f, g, h: Secção transversal da bainha. i: Secção paradérmica abaxial do limbo; j: Secção paradérmica da bainha que representa as escamas peltadas (também foram realizadas do limbo, em ambas as faces).

**Legenda:** et: Espessura total; pc: Parênquima clorofiliano; pa: Parênquima aquífero; h: Hipoderme; eb: Epiderme mais cutícula da face abaxial; ed: Epiderme mais cutícula da face adaxial; fv: Feixe vascular; e: estômato; ep: Escama peltada. Barras: 50µm.

### 3.7 Análises estatísticas

Para o cálculo da densidade estomático, foi utilizado o programa AnatiQuanti (Aguilar, 2007), assim como para o cálculo das medidas dos tecidos anatômicos. Para as análises estatísticas, os dados referentes às medidas biométricas e anatômicas foram inicialmente submetidos à estatística descritiva, com cálculo de médias, desvio padrão e coeficiente de variação no Microsoft Excel. Em seguida, os dados foram processados no software PAST (Hammer et al., 2001), realizando-se o teste de normalidade de Shapiro-Wilk. Para as variáveis com distribuição normal, ou seja, dados paramétricos ( $p > 0,05$ ), aplicou-se análise de variância (ANOVA), seguida do teste de Tukey, que avaliou todos as condições de forma conjunta. As variáveis que não atenderam à normalidade, ou seja, dados não paramétricos, foram analisadas pelo teste de Mann-Whitney, em que as condições foram analisadas em pares.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 Temperatura, luminosidade e altitude

Valores de altitude, luminosidade e temperatura seguem registrados para as quatro áreas de coletas a 210m foi considerado como baixa altitude e 380m como elevada altitude. As áreas de maior luminosidade, referem-se as áreas com incidência solar direta (54,02 e 69,73 klux), já as de menor, das áreas sombreadas (2,3 e 0,25 klux) (Tabela 1).

**Tabela 1:** Valores de altitude, luminosidade e temperatura em solo e folha nas diferentes coletas analisadas.

Área	Altitude (m)	Luminosidade (klux)	Temperatura (°C)	
			Solo	Folha
1	210	54,02	25	24
2	380	69,73	35,6	43,1
3	210	2,3	21,7	23,4
4	380	0,25	25	23,9

**Legenda:** Área 1: sol em baixa altitude; Área 2: sol em elevada altitude; Área 3: sombra em baixa altitude; Área 4: sombra em elevada altitude.

### 4.2 Análise de Solo

De acordo com a composição granulométrica (Tabela 2), observou-se que as áreas de maior altitude apresentaram maior teor de areia. A amostra 2, proveniente de sol em elevada altitude, apresentou 607 g kg<sup>-1</sup> de areia e foi classificada como franco argilo arenoso. Já a amostra 4, referente à sombra em elevada altitude, apresentou o maior teor de areia entre todas (662 g kg<sup>-1</sup>) e o menor de argila (273 g kg<sup>-1</sup>), também sendo classificada como franco argilo arenoso. Em contraste, as áreas de baixa altitude apresentaram maior proporção de argila, provinda do processo natural de percolação. A amostra 1 (sol em baixa altitude) foi classificada como argilosa, com 558 g kg<sup>-1</sup> de argila. A amostra 3 (sombra em baixa altitude) teve composição mais equilibrada, com 464 g kg<sup>-1</sup> de areia e 458 g kg<sup>-1</sup> de argila, sendo classificada como argilo arenosa. A relação silte/argila variou de 0,16 a 0,24, reforçando a predominância de textura argilosa nas áreas mais baixas e de textura arenosa nas mais elevadas.

**Tabela 2.** Atributos físicos do solo da Pedra do Soares, Ponto Belo, ES em diferentes condições de luminosidade e altitude.

Amostras	Composição Granulométrica			Relação Silte/Argila	Classificação granulométrica
	Areia	Silte	Argila		
	g kg <sup>-1</sup>				
Amostra 01	345	97	558	0,17	Argiloso
Amostra 02	607	70	323	0,22	Franco Argilo Arenoso
Amostra 03	464	78	458	0,16	Argilo Arenoso
Amostra 04	662	65	273	0,24	Franco Argilo Arenoso

**Legenda:** Amostra 01: Pleno sol em baixa altitude; Amostra 02: Pleno sol em elevada altitude; Amostra 03: Sombra em baixa altitude; Amostra 04: Sombra em elevada altitude.

Quanto à análise química do solo (Tabela 3), foram mensuradas variações relevantes nos parâmetros de fertilidade entre os diferentes microambientes. O pH variou entre 4,7 e 5, caracterizando solos levemente ácidos em todas as amostras. Os teores de fósforo (P) foram mais elevados nas amostras 02 (6,6 mg dm<sup>-3</sup>) e 03 (7,4 mg dm<sup>-3</sup>), oriundas das áreas sombreadas, enquanto os menores valores foram observados nas áreas em pleno sol, especialmente na amostra 01 (4 mg dm<sup>-3</sup>). Os valores de cálcio (Ca<sup>2+</sup>) e magnésio (Mg<sup>2+</sup>), que compõem a soma de bases, apresentaram maior concentração na amostra 04 (sombra em elevada altitude), com 3,1 cmol<sub>c</sub> dm<sup>3</sup> de Ca<sup>2+</sup> e 0,9 cmol<sub>c</sub> dm<sup>3</sup> de Mg<sup>2+</sup>, refletindo também o maior percentual de saturação por bases (V = 39,3%). Em contraste, a amostra 01 (pleno sol em baixa altitude) apresentou os menores valores de Ca<sup>2+</sup> (1,7 cmol<sub>c</sub> dm<sup>3</sup>), Mg<sup>2+</sup> (0,7 cmol<sub>c</sub> dm<sup>3</sup>) e de saturação por bases (V = 28,6%). A concentração de alumínio (Al<sup>3+</sup>) foi relativamente baixa em todas as amostras, variando entre 0,6 e 0,9 cmol<sub>c</sub> dm<sup>3</sup>, com menor valor na amostra 04, resultando também na menor saturação por alumínio (m = 11,9%), enquanto a amostra 01 apresentou o maior valor (m = 23,5%). O valor da capacidade de troca de cátions (CTC) variou entre 9,1 e 11,6 cmol<sub>c</sub> dm<sup>3</sup>, sendo mais elevado nas amostras 02 e 04, ambas em áreas de maior altitude. A concentração de enxofre (S) também foi superior nessas amostras, especialmente na 04 (22,1 mg dm<sup>-3</sup>), refletindo ambiente quimicamente mais favorável ao desenvolvimento vegetal.

**Tabela 3.** Atributos químicos de solo em diferentes condições de luminosidade e altitude. Pedra do Soares, Ponto Belo, ES.

Amostras	pH	Atributos Químicos									Sat. Base	Sat. Al.
		P	Ca <sup>2+</sup>	Mg <sup>2+</sup>	K <sup>+</sup>	Na <sup>+</sup>	Al <sup>3+</sup>	H+Al	CTC	S	V	m
	H <sub>2</sub> O	cmolc dm <sup>-3</sup>									mg	%
Amostra 01	4,7	4	1,7	0,7	0,21	0,023	0,8	6,5	9,1	15	28,6	23,5
Amostra 02	5	6,6	2,3	0,7	0,34	0,049	0,9	8,3	11,6	21,6	28,7	21,2
Amostra 03	4,7	7,4	1,9	1	0,32	0,029	0,7	6,8	10	18	32,1	17,9
Amostra 04	4,9	6,3	3,1	0,9	0,46	0,043	0,6	6,9	11,4	22,1	39,3	11,9

**Legenda:** pH < 7: solo ácido; pH = 7: neutro; pH > 7: básico; CTC: Capacidade de troca catiônica; V%: Saturação por bases, quanto maior, mais fértil o solo; m%: Saturação por alumínio, quanto menor o m%, menor o risco de toxicidade por alumínio. Amostra 01: Pleno sol em baixa altitude; Amostra 02: Pleno sol em elevada altitude; Amostra 03: Sombra em baixa altitude; Amostra 04: Sombra em elevada altitude.

### 4.3 Caracterização morfológica e análises biométricas

*Aechmea lamarchei* apresenta flores sésseis, dispostas em espiral, com sépalas assimétricas, de cor amarela a magenta, e pétalas espatuladas, amareladas (Figura 9, a) (Flora e Funga, 2025). Folhas numerosas dispostas em roseta (Figura 9, b), com bainhas desenvolvidas, de margem serreada/serrilhada com espinhos marginais recurvados, raros ou ausentes na bainha. Além disso, o caule é robusto, grosso, do tipo rizoma, subdividido em nós e entrenós e muitas vezes pouco visível externamente, pois fica parcialmente envolto pelas bainhas foliares basais. As raízes são adventícias e geralmente finas (Figura 9, c).

A delimitação morfológica entre limbo e bainha é caracterizada por uma leve saliência. A porção mediana adaxial da bainha é levemente arroxeadada (Figura 9, d). Ápice variando entre agudo, obtuso ou apiculado. A inflorescência excede a roseta, com brácteas de coloração vermelha envolvendo completamente o pedúnculo e raque densamente congesta.



**Figura 9:** Órgãos vegetativos de *Aechmea lamarchei*. a: Inflorescência; b: Roseta; c: Caule e raízes adventícias; d: Limbo e bainha.

A espécie apresentou maiores médias de valores de crescimento vegetativo nas condições de sombreamento em baixa altitude. Em contraste, os menores valores foram registrados em áreas em pleno sol em elevada altitude, seguido de local em pleno sol em baixa altitude, indicando redução no desenvolvimento foliar e da roseta nessas condições de luminosidade (Tabela 4).

**Tabela 4:** Dados biométricos dos órgãos vegetativos de *Aechmea lamarchei* em diferentes ambientes na Pedra do Soares, Ponto Belo, ES.

Parâmetros **	SOL				SOMBRA			
	Baixa altitude		Elevada altitude		Baixa altitude		Elevada altitude	
	$\bar{x} \pm SD$	CV %	$\bar{x} \pm SD$	CV %	$\bar{x} \pm SD$	CV %	$\bar{x} \pm SD$	CV %
Comprimento do limbo foliar (cm)	19,26 ± 4,33	22,51	16,22 ± 4,49	27,7	22,25 ± 4,35	19,56	19,56 ± 4,74	24,27
Largura do limbo foliar (cm)	2,88 ± 0,54	18,99	2,86 ± 0,54	18,15	2,97 ± 0,46	16,3	3,62 ± 2,9	80,34
Comprimento da bainha foliar (cm)	7,58 ± 1,10	14,61	6,45 ± 1,43	22,17	8,14 ± 1,19	14,63	7,98 ± 1,21	15,19
Largura da bainha foliar (cm)	4,77 ± 0,71	15,07	4,76 ± 1,04	22	4,84 ± 0,92	19,08	5,67 ± 0,93	16,56
Altura da roseta (cm)	36,29 ± 8,12	22,39	33,95 ± 7,26	21,4	38,25 ± 6,28	16,42	37,85 ± 10,5	27,75
Diâmetro da roseta (cm)	34,32 ± 7,22	21,05	38,1 ± 10,18	26,53	41,80 ± 5	11,96	38,4 ± 10,88	28,57
Diâmetro do caule (mm)	13,86 ± 1,25	9,05	13,48 ± 2,10	15,61	14,74 ± 1,22	8,33	14,42 ± 2,48	17,24

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney;  $\bar{x} \pm SD$ : Média e Desvio Padrão; CV%: Coeficiente de variação.

Entretanto, ao submeter ao teste Mann-Whitney, a altura da roseta e diâmetro do caule não apresentaram diferenças significativas em nenhum teste (Tabela 5).

**Tabela 5:** Estatística comparativa dos parâmetros morfológicos (valor - p).

Parâmetros	Comparação entre as condições (valor - p) **			
	1°	2°	3°	4°
Comprimento do limbo foliar (cm)	1,41E-05	0,2621	1,87E-06	2,50E-06
Largura do limbo foliar (cm)	0,097135	5,7796	0,4061	1,36E-06
Comprimento da bainha foliar (cm)	6,55E-08	0,5308	6,55E-08	0,5308
Largura da bainha foliar (cm)	0,9637	2,15E-09	1,49E-09	2,43E-09
Altura da roseta (cm)	0,3642	0,9029	0,44	0,20307
Diâmetro da roseta (cm)	0,1984	0,3855	0,001582	0,83901
Diâmetro do caule (mm)	0,82866	0,88173	0,1928	0,25025

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney; Valor - p para as condições comparadas: 1°: Pleno sol em baixa altitude e pleno sol em elevada altitude; 2°: Sombra em baixa altitude e sombra em elevada altitude; 3° Pleno sol em baixa altitude e sombra em baixa altitude; 4°: Sombra em elevada altitude e pleno sol em elevada altitude.

O diâmetro da raiz (Tabela 6) apresentou os maiores valores médios na condição de pleno sol em baixa altitude ( $787,4 \pm 118,95 \mu\text{m}$ ), onde o solo é argiloso e as menores nas condições de sol em elevada altitude ( $477,08 \pm 38,23 \mu\text{m}$ ), em solo franco argilo arenoso. Os dados variaram significativamente entre todas as condições ( $p < 0,05$ ).

**Tabela 6:** Diâmetro total da raiz de *Aechmea lamarchei*.

Condições		DIÂMETRO TOTAL ( $\mu\text{m}$ )*		
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p
Pleno sol	Baixa altitude	$787,4 \pm 118,95$ a	15,1	7,14E-09
	Elevada altitude	$477,08 \pm 38,23$ d	8,01	
Sombra	Baixa altitude	$564,58 \pm 102,26$ c	18,11	
	Elevada altitude	$673,19 \pm 175,38$ b	26,05	

**Legenda:** \*: Teste Tukey;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: Os dados não variaram entre si; Letras diferentes: Os dados variaram entre si;

## **4.4 Anatomia foliar**

### **4.4.1 Escamas peltadas**

As escamas ou tricomas peltados, observadas nas folhas, são constituídas por células de formato irregular e parede celular delgada, sem distinção clara entre as células da ala e aquelas do disco central. Essas estruturas ocorrem em ambas as faces, distribuídas por toda a superfície da folha. No entanto, o tamanho e a densidade variam de acordo com as condições ambientais.

Com base nos dados da Tabela 7, verificou-se que o maior tamanho médio das escamas da bainha na face adaxial foi observado em condições de sombra em baixa altitude ( $121,82 \pm 50,55 \mu\text{m}$ ), seguido por ambientes de sol na mesma altitude ( $119,76 \pm 23,97 \mu\text{m}$ ). Esses resultados indicam que a altitude exerceu maior influência sobre essa característica, com diferença estatisticamente significativa ( $p = 0,00415$ ). Vale considerar que a bainha se encontra envolta na roseta, e dessa forma, não recebe luz solar direta, sendo assim, a luz é um fator de baixa influência nessa região da folha.

Na face abaxial, os valores também foram maiores no ambiente de sol em baixa altitude ( $142,07 \pm 25,51 \mu\text{m}$ ), e menores em sol e elevada altitude ( $75,01 \pm 17,86 \mu\text{m}$ ). No entanto, a diferença entre os grupos foi menos expressiva, e o teste estatístico foi não significativo ( $p = 0,06457$ ).

Quanto a densidade das escamas, ainda na bainha (Tabela 8), as maiores médias foram nas condições de sombra em baixa altitude ( $31,7 \pm 6,14$  escamas/ $\text{mm}^2$ ), com diferença estatística ( $p = 0,05781$ ). Na face abaxial, os valores oscilaram ainda menos entre os tratamentos sem diferença estatisticamente significativa ( $p = 0,3065$ ).

**Tabela 7:** Comprimento das escamas peltadas da porção mediana da bainha foliar nas faces adaxial e abaxial de *Aechmea lamarchei*.

Condições		ADAXIAL ( $\mu\text{m}$ )*			ABAXIAL ( $\mu\text{m}$ )*		
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p
Pleno sol	Baixa altitude	119,76 $\pm$ 23,97 a	20,01	0,00415	142,07 $\pm$ 25,51 a	17,96	0,06457
	Elevada altitude	88,88 $\pm$ 16,94 b	19,06		75,01 $\pm$ 17,86 b	23,8	
Sombra	Baixa altitude	121,82 $\pm$ 50,55 c	41,5		77,80 $\pm$ 25,68 c	33,01	
	Elevada altitude	98 $\pm$ 31,51 a	32,15		79,22 $\pm$ 18,48 d	23,32	

**Legenda:** \*: Teste Tukey;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: Os dados não variaram entre si; Letras diferentes: Os dados variaram entre si.

**Tabela 8:** Densidade de escamas da porção mediana em ambas as faces da bainha foliar de *Aechmea lamarchei*.

Condições		ADAXIAL ( $\text{mm}^2$ ) *			ABAXIAL ( $\text{mm}^2$ ) *		
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p
Pleno sol	Baixa altitude	27 $\pm$ 7,08 a	26,24	0,05781	26,75 $\pm$ 4,31 a	16,13	0,3065
	Elevada altitude	25,21 $\pm$ 5,88 c	23,33		27,2 $\pm$ 6,88 a	25,32	
Sombra	Baixa altitude	31,7 $\pm$ 6,14 b	19,39		24,8 $\pm$ 5,54 a	22,33	
	Elevada altitude	26,85 $\pm$ 6,78 a	25,26		24,85 $\pm$ 3,66 a	14,72	

**Legenda:**  $\bar{x} \pm SD$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: os dados não variaram entre si; Letras diferentes: os dados variaram entre si.

No limbo foliar (Tabela 9), região exposta a luz solar direta, observou-se o maior tamanho médio das escamas sob sol em baixa altitude em ambas as faces ( $117,31 \pm 32,59$  e  $104,96 \pm 22,91 \mu\text{m}$ ), enquanto os menores valores foram registrados sob sombra e elevada altitude ( $39,88 \pm 7,85 \mu\text{m}$ ) com diferença significativa ( $p = 4,68\text{E}-20$ ). Na face abaxial, as escamas maiores foram em sol e baixa altitude ( $104,96 \pm 22,91 \mu\text{m}$ ) e menores em sol e elevada altitude ( $59,34 \pm 14,58 \mu\text{m}$ ), também com diferença estatística ( $p = 1,01\text{E}-13$ ).

A maior densidade de escamas ocorreu nas condições de sol ( $25,9 \pm 4,7$  e  $20,75 \pm 4,49$ ) e as menores nas condições de sombra ( $19,3 \pm 5,48$  e  $13,2 \pm 4,28$ ), indicando que a luz foi o fator de maior influência nessas condições. Houve diferença estatística significativa entre todas as condições ( $p = 0,0002469$  e  $p = 1,24\text{E}-07$ ) (Tabela 10).

**Tabela 9:** Comprimento médio das escamas na região mediana do limbo foliar, em faces adaxial e abaxial de *Aechmea lamarchei*.

Condições		ADAXIAL ( $\mu\text{m}$ ) *			ABAXIAL ( $\mu\text{m}$ ) *		
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p
Pleno sol	Baixa altitude	117,31 $\pm$ 32,59 a	27,78	4,68E-20	104,96 $\pm$ 22,91 a	21,83	1,01E-13
	Elevada altitude	47,93 $\pm$ 16,9 b	35,27		59,34 $\pm$ 14,58 c	24,57	
Sombra	Baixa altitude	58,93 $\pm$ 14,88 c	25,26		77,47 $\pm$ 11,28 b	14,56	
	Elevada altitude	39,88 $\pm$ 7,85 d	19,68		61,85 $\pm$ 14,29 c	23,11	

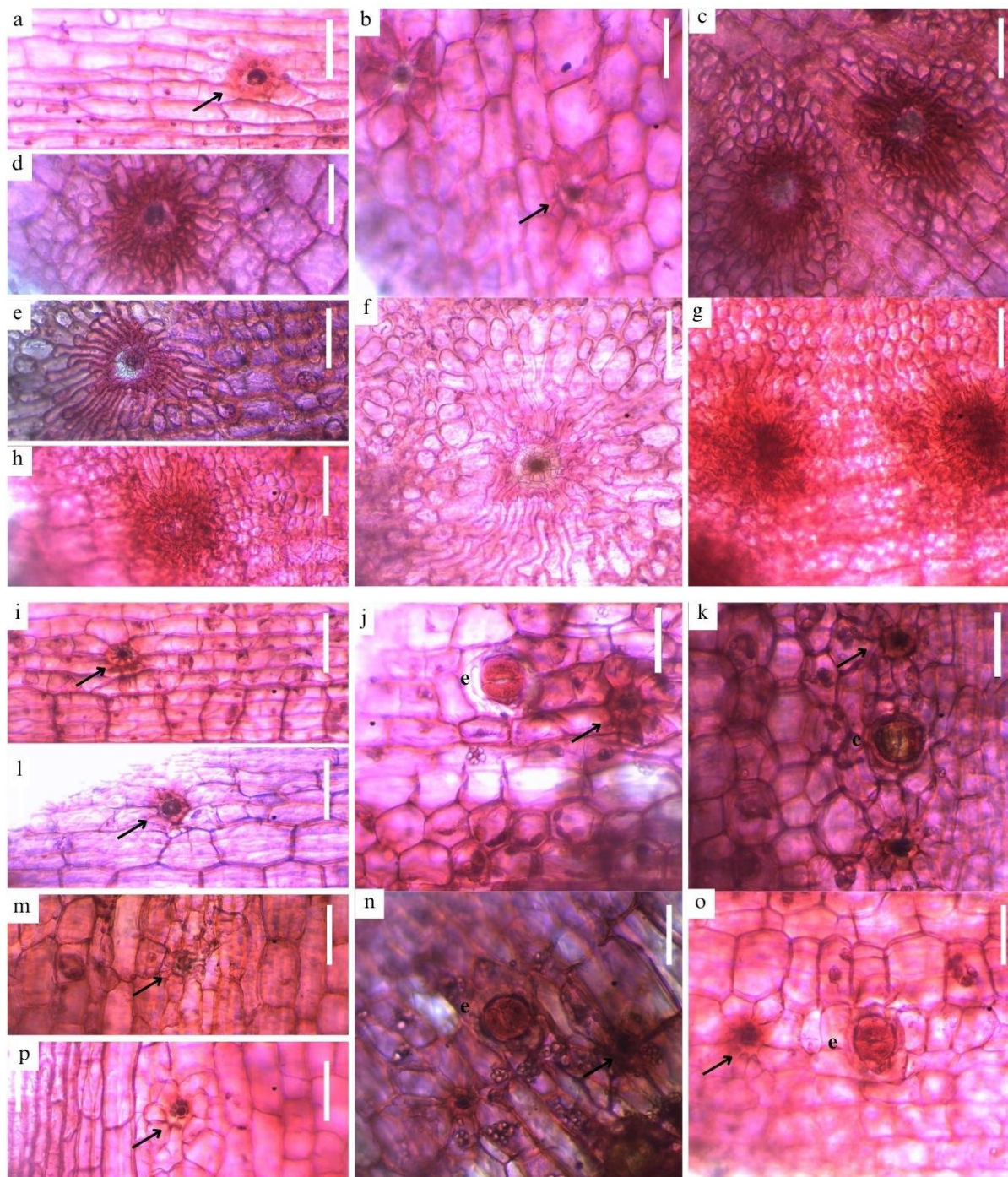
**Legenda:** \*: Teste Tukey;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: os dados não variaram entre si; Letras diferentes: os dados variaram entre si.

**Tabela 10:** Densidade de escamas peltadas da porção mediana do limbo foliar de *Aechmea lamarchei*.

Condições		ADAXIAL *			ABAXIAL *		
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p
Pleno sol	Baixa altitude	20,75 $\pm$ 5,11 b	24,66	0,0002469	20,75 $\pm$ 4,49 a	21,65	1,24E-07
	Elevada altitude	25,9 $\pm$ 4,7 a	18,14		19,9 $\pm$ 3,97 c	20,91	
Sombra	Baixa altitude	19,3 $\pm$ 5,48 c	28,43		13,2 $\pm$ 4,28 b	32,47	
	Elevada altitude	23,4 $\pm$ 3,97 d	17		19 $\pm$ 3,04 a	15,28	

**Legenda:** \*: Teste Tukey.  $\bar{x} \pm SD$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: os dados não variaram entre si; Letras diferentes: os dados variaram entre si.

Quanto à morfologia das escamas peltadas, essas se distribuem em fileiras longitudinais, nas duas superfícies foliares. Observou-se que no limbo foliar predominam escudos com ala pouco desenvolvida, reduzida ou ausente, o que evidencia visualmente o disco central da escama (Figura. 10, i–o). Em contraste, na bainha, região naturalmente protegida da luz solar, as escamas apresentam ala completa e bem desenvolvida. Essa diferença anatômica reflete-se na Tabela 7, que mostra médias significativamente maiores na bainha se comparada ao limbo (Tabela 9). Entre as escamas encontram-se estômatos do tipo tetracítico, com quatro células subsidiárias, sendo 2 de cada lado das células guarda (Fig 10, j – o).



**Figura 10:** Secções paradérmicas da bainha e do limbo foliar. a-h: Bainha; i-o: Limbo; a, b, i, j: Sol em baixa altitude; d, c, l, k : Sol em elevada altitude; e, f, m, n: Sombra em baixa altitude; h, g, p, o: Sombra em elevada altitude; a, d, h, e, h, i, l, m, p : Face adaxial. b, c, f, g, j, k, n, o: Face abaxial.

**Legenda:** Seta: Escama peltada; e: Estômato tetracítico. Barras: 50 $\mu$ m.

#### 4.4.2 Densidade estomática.

Na condição de sol, observou-se um aumento expressivo da densidade estomática em plantas de elevada altitude ( $32,27 \pm 14,01 \text{ mm}^2$ ; CV = 43,4%), em comparação com as de baixa altitude ( $13,28 \pm 5,54 \text{ mm}^2$ ; CV = 41,71%). Sob sombra, os valores também foram superiores em elevada altitude ( $20,26 \pm 10,07 \text{ mm}^2$ ; CV = 49,69%) em relação à baixa altitude ( $17,92 \pm$

8,53 mm<sup>2</sup>; CV = 47,6%), embora a diferença tenha sido menos acentuada do que nas plantas a pleno sol (Tabela 11).

A análise estatística indica que a densidade estomática é modulada principalmente pela luminosidade, sendo a condição de sol em elevada altitude a que promove os maiores valores. Além disso, em condições de sombra, o efeito da altitude não foi estatisticamente relevante (Tabela 12).

**Tabela 11:** Densidade estomática do limbo na face abaxial de *Aechmea lamarchei*.

Condições		Densidade estomática (mm <sup>2</sup> ) **	
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm SD$	CV %
Sol	Baixa altitude	13,28 ± 5,54	41,71
	Elevada altitude	32,27 ± 14,01	43,4
Sombra	Baixa altitude	17,92 ± 8,53	47,6
	Elevada altitude	20,26 ± 10,07	49,69

**Legenda:\*\*:** Teste Mann-Whitney;  $\bar{x} \pm SD$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrômetro; CV%: Coeficiente de variação.

**Tabela 12:** Estatística comparativa da densidade estomática (valor - p).

Testes	Condições		Valor p **
1°	Sol baixa altitude	x Sol elevada altitude	9,69E-06
2°	Sombra baixa altitude	x Sombra elevada altitude	0,8998
3°	Sol baixa altitude	x Sombra baixa altitude	0,03745
4°	Sombra elevada altitude	x Sol elevada altitude	0,002819

**Legenda:\*\*:** Teste Mann-Whitney; p: >0,5 não houve diferença significativa.

#### 4.4.3 Secções transversais do limbo foliar

Os maiores valores de espessura total do limbo foliar foram observados sob sombra em alta altitude (818,62 ± 235,40  $\mu\text{m}$ ), enquanto os menores ocorreram sob sol na mesma altitude (514,42 ± 81,98  $\mu\text{m}$ ), com diferenças estatisticamente significativas entre todas as condições analisadas (p = 3,88E-09) (Tabela 13).

Por outro lado, o parênquima clorofiliano não seguiu o mesmo padrão da espessura total, apresentando maior espessura em plantas expostas ao sol em baixa altitude (508,83 ± 51,58), o que sugere um investimento celular mais acentuado nessa estrutura sob tais condições, visto que ele ocupa grande parte do mesofilo. Esse parâmetro também demonstrou variação estatisticamente significativa entre todos os tratamentos (Tabela 14).

**Tabela 13:** Espessura total do limbo foliar e do parênquima clorofiliano de *Aechmea lamarchei*.

Condições		LIMBO (T) *			PAR. CLOROFILIANO**	
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm SD$	CV %	P	$\bar{x} \pm SD$	CV %
Pleno sol	Baixa altitude	746,32 ± 148,66 a	19,92		508,83 ± 51,58	10,13
	Elevada altitude	514,42 ± 81,98 b	15,93	3,88E-	346,65 ± 81,23	23,43
Sombra	Baixa altitude	566,13 ± 79,92 c	13,23	09	405,54 ± 81,06	19,98
	Elevada altitude	818,62 ± 235,40 d	28,75		494,58 ± 131,02	26,49

**Legenda:** \*: Teste Tukey; \*\*: Teste Mann-Whitney; T: Total;  $\bar{x} \pm SD$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: os dados não variaram entre si; Letras diferentes: os dados variaram entre si.

**Tabela 14:** Estatística comparativa da espessura do tecido clorofiliano (valor - p).

Testes	Condições		Valor - p **
1°	Sol baixa altitude	x Sol elevada altitude	3,99E-06
2°	Sombra baixa altitude	x Sombra elevada altitude	0,0077118
3°	Sol baixa altitude	x Sombra baixa altitude	0,00019971
4°	Sombra elevada altitude	x Sol elevada altitude	0,0013486

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney; p:  $>0,5$  não houve diferença significativa; p:  $<0,5$  houve diferença significativa.

A ocorrência de elevada espessura total do limbo foliar, acompanhada por baixa espessura do parênquima clorofiliano (Tabela 15), especialmente sob condições de sombra, é atribuída à expressiva presença do parênquima aquífero no mesófilo (Figura 11, h). Esse tecido apresentou espessura predominante nessas condições, independentemente da altitude, com médias elevadas ( $100,88 \pm 67,63 \mu\text{m}$  e  $276,97 \pm 101,5 \mu\text{m}$ ).

**Tabela 15:** Espessura do parênquima aquífero da região mediana do limbo foliar de *Aechmea lamarchei*.

Condições		PARÊNQUIMA AQUÍFERO** ( $\mu\text{m}$ )	
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm SD$	CV %
Pleno sol	Baixa altitude	97,64 ± 58,13	59,53
	Elevada altitude	63,07 ± 50,21	107,6
Sombra	Baixa altitude	100,88 ± 67,63	67,04
	Elevada altitude	276,97 ± 101,5	79,61

**Legenda:** \*\*: Teste Mann Whitney;  $\bar{x} \pm SD$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação.

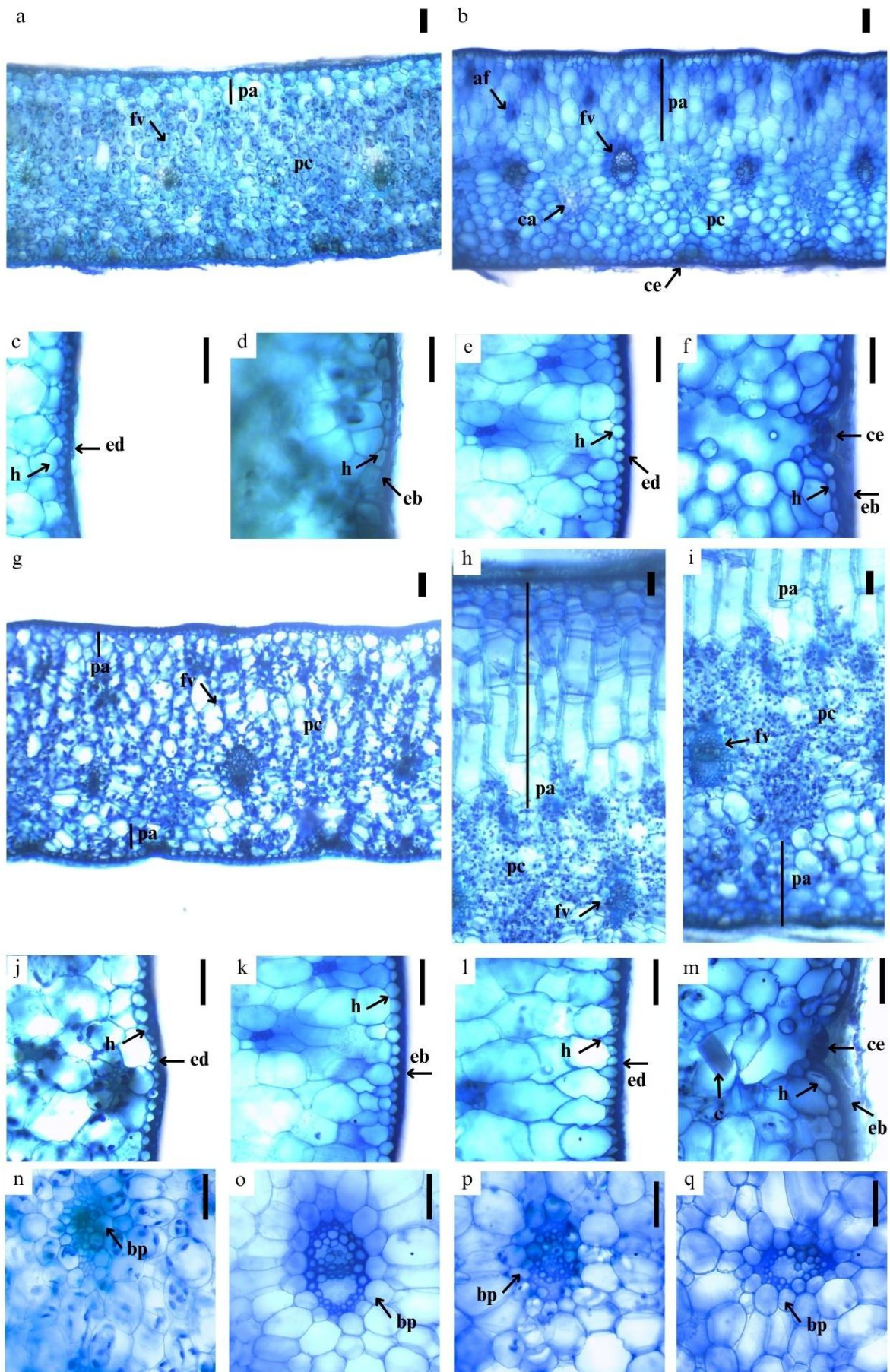
Os dados estatísticos indicam que a combinação de luz e altitude tiveram grande influência na variação da espessura do parênquima aquífero do que a altitude isoladamente (Tabela 16). Isso porque a variação mais significativa ocorreu na comparação entre sol e sombra em elevada altitude ( $p = 0,0004685$ ), indicando maior impacto da luz, entretanto, a altitude teve variações mais constantes (Tabela 16, testes 1 e 2), enquanto a luz só apresentou variação significativa em uma das comparações (Tabela 16, teste 4).

**Tabela 16:** Estatística comparativa da espessura do parênquima aquífero (valor de p).

Testes	Condições		Valor p **
1º	Sol baixa altitude	x Sol elevada altitude	0,017704
2º	Sombra baixa altitude	x Sombra elevada altitude	0,012896
3º	Sol baixa altitude	x Sombra baixa altitude	0,96656
4º	Sombra elevada altitude	x Sol elevada altitude	0,0004685

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney;  $p: > 0,5$  não houve diferença significativa;  $p: < 0,5$  houve diferença significativa.

Além disso, em todas as condições analisadas, o parênquima aquífero foi observado logo abaixo da hipoderme adaxial (Figura 11, a, b, g), contudo, na condição de sombra em elevada altitude, ele se estendeu por ambas as faces da folha, ocupando grande parte do mesofilo (Figura 11, h, i). Esse tecido apresenta paredes celulares delgadas, de natureza celulósica e sem conteúdo clorofilado e o número de camadas variou de uma a seis.



**Figura 11:** Secções transversais do limbo. a, c, d, n: Sol em baixa altitude; b, e, f, o: Sol em elevada altitude; g, j, k, p: Sombra em baixa altitude; h, i, l, m, q: Sombra em elevada altitude. Barras: 50µm.

**Legenda:** ed: Epiderme e cutícula adaxial; eb: Epiderme e cutícula abaxial; h: Hipoderme; fv: Feixe vascular; pa: Parênquima aquífero; pc: Parênquima clorofiliano; ce: Câmara subestomática; c: Cristal ráfide; ca: Canais de aeração; af; Aglomerado de feixes; bp: bainha parenquimática. Barras: 50µm.

A epiderme é um tecido de revestimento que compreende toda a lâmina foliar, com disposição compacta de células, sendo difícil distinção da cutícula. Já a hipoderme é composta por uma única camada de células levemente espessas e bem definidas (Figura 11, c-f, j-m).

Conforme a Tabela 17, a espessura da epiderme, cutícula e da hipoderme na face adaxial variou significativamente entre as diferentes condições de luz e altitude. Os indivíduos localizados em condições de pleno sol em baixa altitude apresentaram os maiores valores médios para ambas as estruturas celulares na face adaxial, que recebe luz solar incidente. Entretanto, os menores valores também foram em condições de radiação solar direta, porém, em elevada altitude. Já para a face abaxial, nenhum fator isoladamente causou variação significativa na espessura da epiderme e da hipoderme (Tabela 18).

Plantas expostas ao sol em elevada altitude, apesar do tecido de revestimento menos espesso, apresentaram canais de aeração que se alternam com os feixes vasculares e são contínuos às câmaras subestomáticas na superfície abaxial (Figura 11, b).

**Tabela 17:** Espessura da epiderme (somada à cutícula) e da hipoderme do limbo foliar de *Aechmea lamarchei*.

Condições		EPIDERME + CUTÍCULA (µm)				HIPODERME (µm)			
Luz	Altitude (200-380m)	ADA *		ABA *		ADA *		ABA **	
		$\bar{x} \pm SD$	CV % p	$\bar{x} \pm SD$	CV % p	$\bar{x} \pm SD$	CV % p	$\bar{x} \pm SD$	CV %
Pleno sol	Baixa altitude	14,38 ± 2,81 b	19,54	10,67 ± 3,48	32,37	17,48 ± 4,48 a	25,94	14,58 ± 4,31	29,25
	Elevada altitude	9,56 ± 2,44 a	25,65	9,58 ± 2,62	27,65	11,75 ± 3,91 b	32,81	11,96 ± 3,98	33,94
Sombra	Baixa altitude	11,42 ± 4,03c	34,85	12,74 ± 4,57	36,3	13,38 ± 4,01 c	29,29	12,99 ± 4,22	32,08
	Elevada altitude	9,51 ± 3,38d	35,4	11,31 ± 3,94	35,31	12,86 ± 3,71 d	30	14,57 ± 5,17	36,59

**Legenda:** \*: Teste Tukey; \*\* Teste Mann-Whitney;  $\bar{x} \pm SD$ : Média e Desvio Padrão; µm: Micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa (p < 0,5); Letras iguais: os dados não variaram entre si; Letras diferentes: os dados variaram entre si.

**Tabela 18:** Estatística comparativa da hipoderme do limbo foliar na face abaxial (valor de p).

Testes	Condições		Valor p **
1°	Pleno sol baixa altitude	x Pleno sol elevada altitude	5,31E-02
2°	Sombra baixa altitude	x Sombra elevada altitude	0,25027
3°	Pleno sol baixa altitude	x Sombra baixa altitude	0,14042
4°	Sombra elevada altitude	x Pleno sol elevada altitude	0,1404

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney; p: >0,5 não houve diferença significativa; p: <0,5 houve diferença significativa.

Todos os indivíduos apresentam uma única série de feixes vasculares, dispostos centralmente no mesofilo (Figura 11, a, b, g, h, i). Esses são formados por uma bainha parenquimática, células espessas lignificadas, fibras, xilema e floema (Figura 11, n-q). Além disso, especialmente em condição de sol em elevada altitude, além desses feixes, são observados aglomerados de feixes dispersos com distribuição majoritariamente adaxial (Figura 11, b). O tamanho médio dos feixes oscilou entre  $64,45 \pm 16,49$  e  $80,16 \pm 34,01$ , com coeficientes de variação que variaram de 22,17% a 42,42% (Tabela 19), com maior dispersão sob sombra em baixa altitude. No entanto, a análise estatística revelou que não houve diferença significativa entre os grupos ( $p = 0,1123$ ).

**Tabela 19:** Largura dos feixes vasculares do limbo foliar de *Aechmea lamarchei*.

Condições		FEIXES VASCULARES - Limbo ( $\mu\text{m}$ ) *		
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p
Pleno sol	Baixa altitude	$65,99 \pm 16,52$ a	25,04	0,1123
	Elevada altitude	$70,20 \pm 15,56$ a	22,17	
Sombra	Baixa altitude	$80,16 \pm 34,01$ a	42,42	
	Elevada altitude	$64,45 \pm 16,49$ a	25,59	

**Legenda:** \*: Teste Tukey;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: os dados não variaram entre si.

#### 4.4.4 Secções transversais da bainha foliar

Os maiores valores de espessura foram registrados sob sombra em alta altitude (Tabela 20),  $622,11 \pm 122,68 \mu\text{m}$ ), conseqüentemente também tem maior espessura do parênquima aquífero, visto que, nas secções da bainha, esse tecido constitui o único tipo de parênquima presente no mesofilo. Esse padrão é semelhante ao que ocorreu no limbo foliar.

A única comparação com diferença significativa foi entre sol e sombra em baixa altitude (Tabela 21, teste 3), indicando que, nesse caso, a condição de luz influenciou a espessura da bainha. No teste 1, a diferença foi mínima, praticamente sem significância, e nas demais comparações (Tabela 9, testes 2 e 4), não houve diferenças significativas, sugerindo que a altitude ou a luz, isoladamente, não causaram alterações estatísticas relevantes na espessura da bainha.

**Tabela 20:** Espessura total da bainha foliar de *Aechmea lamarchei*.

Condições		BAINHA (T) **	
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %
Pleno sol	Baixa altitude	$486,72 \pm 101,99$	20,95
	Elevada altitude	$617,16 \pm 169,30$	27,43
Sombra	Baixa altitude	$610,85 \pm 150,29$	24,6
	Elevada altitude	$622,11 \pm 122,68$	19,72

**Legenda:** \*\* Teste Man-Whitney; T: Total;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : micrometro; CV%: Coeficiente de variação.

**Tabela 21:** Estatística comparativa da espessura total da bainha (valor de p).

Testes	Condições		Valor p **
1°	Pleno sol baixa altitude	x Pleno sol elevada altitude	5,31E-02
2°	Sombra baixa altitude	x Sombra elevada altitude	0,40936
3°	Pleno sol baixa altitude	x Sombra baixa altitude	0,00068682
4°	Sombra elevada altitude	x Pleno sol elevada altitude	0,75574

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney; p: >0,5 não houve diferença significativa; p: <0,5 houve diferença significativa.

Para a espessura da epiderme e da cutícula, observou-se variação expressiva entre os tratamentos, com os maiores valores registrados sob sol em baixa altitude (Adaxial:

18,92 ± 5,1 μm; Abaxial: 19,08 ± 6,26 μm) ao contrário da espessura total, que foi menor nessas condições (Tabela 22). Houveram diferenças significativas, tanto para a face adaxial ( $p = 2,99E-08$ ) quanto para a abaxial ( $p = 0,0002301$ ), indicando que a espessura da epiderme e cutícula é fortemente influenciada pela interação entre luz e altitude.

**Tabela 22:** Espessura da epiderme somada à cutícula da bainha foliar de folhas de *Aechmea lamarchei*.

Condições		EPIDERME + CUTÍCULA ( $\mu\text{m}$ ) *						
Luz	Altitude (200-380m)	ADAXIAL			ABAXIAL			
		$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p	$\bar{x} \pm \text{SD}$	%	CV	p
Pleno sol	Baixa altitude	18,92 $\pm$ 5,1 a	26,96	2,99E-08	19,08 $\pm$ 6,26 a	32,84	29,22	0,0002301
	Elevada altitude	9,30 $\pm$ 4,82 c	51,87		12,38 $\pm$ 3,61 b			
Sombra	Baixa altitude	10,64 $\pm$ 4,28 b	40,25		15,08 $\pm$ 4,74 b	31,42		
	Elevada altitude	14,6 $\pm$ 4,42 c	30,31		13,92 $\pm$ 3,99 b	28,67		

**Legenda:** \*: Teste Tukey;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação; p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: os dados não variaram entre si; Letras diferentes: os dados variaram entre si.

Quanto à hipoderme aquífera (Tabela 23), os maiores valores foram observados sob sol em baixa altitude ( $19,52 \pm 3,84 \mu\text{m}$  e  $26,42 \pm 6,69 \mu\text{m}$ ), enquanto os menores ocorreram sob sol em elevada altitude ( $16,45 \pm 3,66 \mu\text{m}$  e  $13,45 \pm 2,91 \mu\text{m}$ ), assim como também aconteceu com a epiderme e a cutícula (Tabela 22). Isso indica que a combinação de luz intensa com altitude baixa, aumenta a espessura desses tecidos, já alterando com a elevada altitude, esses tecidos reduzem.

**Tabela 23:** Espessura da hipoderme da bainha foliar de *Aechmea lamarchei*.

Condições		HIPODERME ( $\mu\text{m}$ ) *					
Luz	Altitude (200-380m)	ADA			ABA		
		$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	P
Pleno sol	Baixa altitude	$19,52 \pm 3,84$ a	19,69		$26,42 \pm 6,69$ a	25,35	
	Elevada altitude	$16,45 \pm 3,66$ c	22,29	1,32E-	$13,45 \pm 2,91$ c	21,64	1,42E-
Sombra	Baixa altitude	$14,51 \pm 5,33$ c	36,75	08	$18,04 \pm 5,58$ b	30,92	07
	Elevada altitude	$16,61 \pm 1,94$ b	10,44		$17,85 \pm 1,54$ b	8,67	

**Legenda:** \*: Teste Tukey;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrometro; CV%: Coeficiente de variação. p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: os dados não variaram entre si; Letras diferentes: os dados variaram entre si;

O mesofilo da bainha é predominantemente formado por parênquima aquífero, que ocupa grande parte da lâmina em todas as condições analisadas. Os feixes vasculares estão organizados em uma única série, alinhados centralmente no mesofilo e com pequenos aglomerados de feixes espalhados no restante do tecido (Figura 12, a, b, g, h). Assim como no limbo, os feixes são compostos por bainha parenquimática, fibras, células espessas lignificadas, xilema e floema (Figura 12, m, n, o, p). A hipoderme é representada por uma única camada de células, localizada abaixo da epiderme de ambas as faces (Figura 12, c, d, e, f, i, j, k, l). Independentemente da condição de luz ou altitude, todas as amostras apresentaram canais de aeração distribuídos entre os feixes vasculares (Figura 12, a, b, g, h).

Quanto ao tamanho dos feixes vasculares (Tabela 24), a maior média foi observada sob sombra em baixa altitude ( $155,49 \pm 47,92 \mu\text{m}$ ), enquanto a menor média ocorreu sob luz solar em elevada altitude ( $68 \pm 29,50 \mu\text{m}$ ), com significância estatística, principalmente em função da altitude (Tabela 25).

**Tabela 24:** Largura dos feixes vasculares da porção mediana da bainha de *Aechmea lamarchei*.

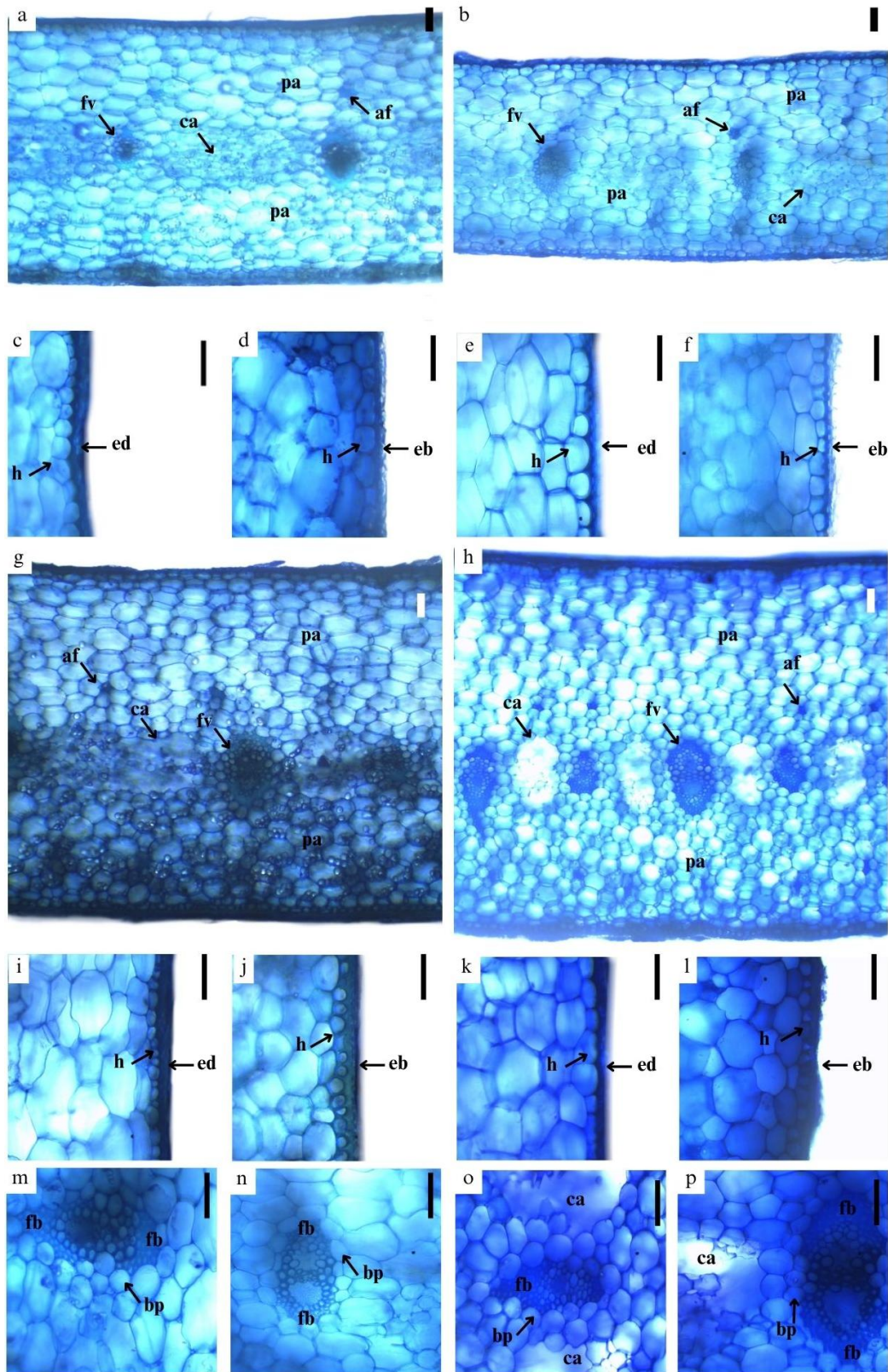
Condições		FEIXES VASCULARES – Bainha ( $\mu\text{m}$ ) **	
Luz	Altitude	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %
	(200-380m)		
Pleno sol	Baixa altitude	90,67 $\pm$ 22,55	24,86
	Elevada altitude	68 $\pm$ 29,50	43,38
Sombra	Baixa altitude	155,49 $\pm$ 47,92	30,81
	Elevada altitude	69,25 $\pm$ 16,98	24,52

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrômetro; CV%: Coeficiente de variação.

**Tabela 25:** Estatística comparativa da largura dos feixes vasculares da bainha (valor de p).

Testes	Condições		Valor p **
1°	Pleno sol baixa altitude	x Pleno sol elevada altitude	6,04E-03
2°	Sombra baixa altitude	x Sombra elevada altitude	3,42E-07
3°	Pleno sol baixa altitude	x Sombra baixa altitude	1,80E-05
4°	Sombra elevada altitude	x Pleno sol elevada altitude	0,57922

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney; p: >0,5 não houve diferença significativa; p: <0,5 houve diferença significativa.

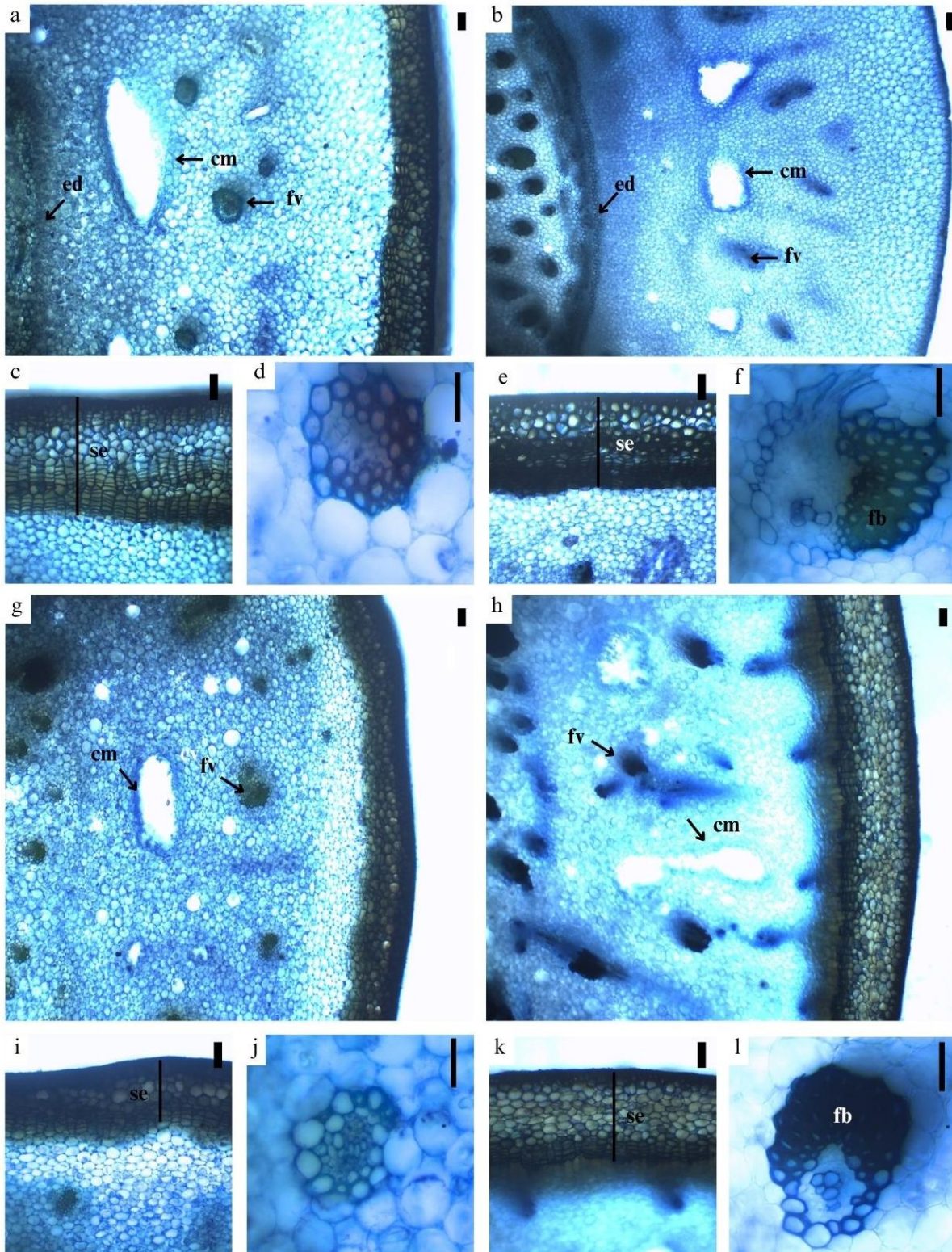


**Figura 12:** Secções transversais da bainha. a, c, d, m: Sol em baixa altitude; b, e, f, n: Sol em elevada altitude; g, i, j, o: Sombra em baixa altitude; h, k, l, p: Sombra em elevada altitude.

**Legenda:** ed: Epiderme e cutícula adaxial; eb: Epiderme e cutícula abaxial; h: Hipoderme; fv: Feixe vascular; af: Aglomerado de feixes; Fb: Fibras; cl: Células espessas lignificadas; bp: Bainha parenquimática; ca: Canais de ar; pa: Parênquima aquífero. Barras: 50µm.

#### 4.5 Anatomia Caulinar

Por todo o caule estão dispersas cavidades mucilaginosas (Figura 13, a, b, g, h), assim como feixes vasculares destituídos de fibras (Figura 13, d, f, j, l). A região periférica em estrutura secundária evidencia o súber estratificado (Figura 13, c, e, i, k) e região cortical interna é formada pela endoderme, mais evidente em caules jovens (Figura 13, a, b).



**Figura 13:** Secções transversais do caule. a, c, d: Sol em baixa altitude; b, e, f: Sol em elevada altitude; g, i, j: Sombra em baixa altitude; h, k, l: Sombra em elevada altitude.

**Legenda:** ed: Endoderme; cm: Cavidades mucilaginosas; fv: Feixes vasculares; fb: Fibras; se: Súber estratificado. Barras: 50  $\mu\text{m}$ .

Houve diferença significativa para a largura dos feixes entre todas as condições ( $p = 9,94\text{E-}05$ ) (Tabela 26). Os indivíduos de maior média foram sob luz solar em baixa altitude ( $202,82 \pm 42,24 \mu\text{m}$ ).

**Tabela 26:** Largura dos feixes vasculares do caule de *Aechmea lamarchei*.

Luz	Condições Altitude (200-380m)	FEIXES VASCULARES - Caule ( $\mu\text{m}$ ) *		
		$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %	p
Pleno sol	Baixa altitude	$202,82 \pm 42,24$ a	20,82	9,94E-05
	Elevada altitude	$135,91 \pm 46,10$ c	33,91	
Sombra	Baixa altitude	$166,29 \pm 36,04$ b	21,67	
	Elevada altitude	$178,79 \pm 49,9$ b	27,91	

**Legenda:** \*: Teste Tukey;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrômetro; CV%: Coeficiente de variação. p: Diferença significativa ( $p < 0,5$ ); Letras iguais: os dados não variaram entre si; letras diferentes: os dados variaram entre si;

#### 4.6 Anatomia radicular

As raízes analisadas apresentam epiderme unisserriada constituída por células com formatos retangulares a circulares (Figura 4, s, f, j, l). Pelos absorventes foram observados especialmente nas condições de baixa altitude, onde o solo é argiloso, independente da condição de luz (Figura 14, a, g). O córtex, localizado entre a epiderme e o cilindro vascular, é diferenciado em três regiões: externa, mediana e interna. As regiões externa e interna são compostas por células parenquimatosas, enquanto a região mediana apresenta células de paredes espessas que formam o anel esclerenquimático (Figura 14, d, f, j, l). O cilindro vascular é formado por tecidos primários de xilema e floema e a medula é constituída por células de paredes espessadas contendo fibras lignificadas, atribuindo rigidez à raiz (Figura 14, c, e, i, k). Ainda nesse contexto, conforme a tabela 27, maiores médias do cilindro vascular da raiz foram observados sob luz solar em baixa altitude,  $180,65 \pm 48,28 \mu\text{m}$ , seguindo proporcionalmente os padrões da espessura total.

Houve diferença estatística em todas as condições, exceto no 4º teste (Tabela 28).

**Tabela 27:** Diâmetro do cilindro vascular da raiz de de *Aechmea lamarchei*.

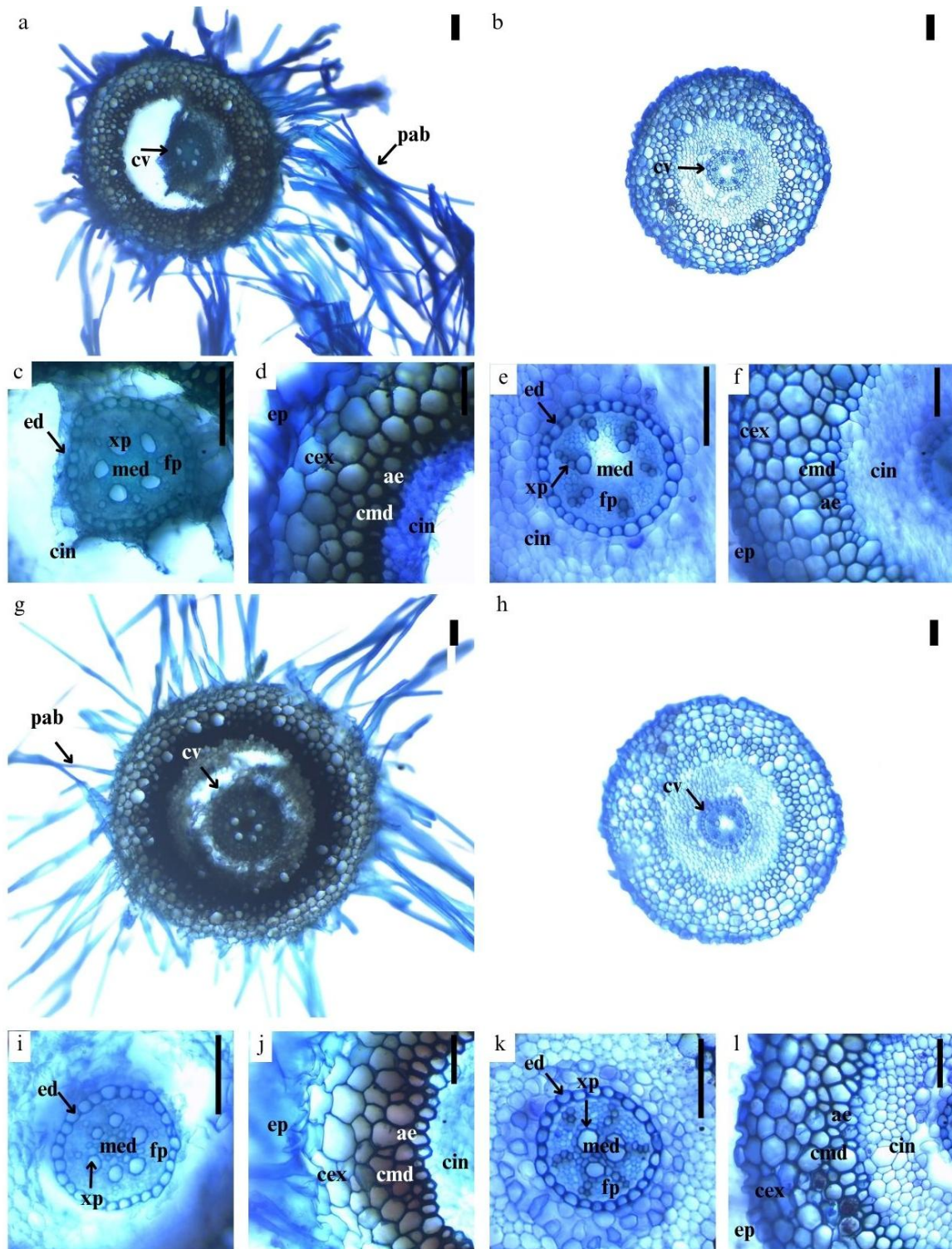
Condições		CILINDRO VASCULAR ( $\mu\text{m}$ )**	
Luz	Altitude (200-380m)	$\bar{x} \pm \text{SD}$	CV %
Pleno sol	Baixa altitude	180,65 $\pm$ 48,28	26,72
	Elevada altitude	95,29 $\pm$ 9,91	10,4
Sombra	Baixa altitude	121,66 $\pm$ 35,63	29,29
	Elevada altitude	164,6 $\pm$ 84,9	51,57

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney;  $\bar{x} \pm \text{SD}$ : Média e Desvio Padrão;  $\mu\text{m}$ : Micrômetro; CV%: Coeficiente de variação.

**Tabela 28:** Estatística comparativa do cilindro vascular da raiz (valor - p).

Testes	Condições		Valor - p **
1°	Sol baixa altitude	x Pleno sol elevada altitude	1,28E-06
2°	Sombra baixa altitude	x Sombra elevada altitude	3,10E-01
3°	Pleno sol baixa altitude	x Sombra baixa altitude	2,11E-04
4°	Sombra elevada altitude	x Pleno sol elevada altitude	0,014327

**Legenda:** \*\*: Teste Mann-Whitney; p: >0,5 não houve diferença significativa; p: <0,5 houve diferença significativa.



**Figura 14:** Secções transversais da raíz. a, c, d: Sol em baixa altitude; b, e, f: Sol em elevada altitude. g, i, j: Sombra em baixa altitude. h, k, l: Sombra em elevada altitude.

**Legenda:** cv: Cilindro vascular; pab: Pelos absorventes; ed: Endoderme; xp: Xilema primário; fp: Floema primário; cin: Córtex interno; cmd: Córtex mediano; cex: Córtex externo; ep: Epiderme; ae: Anel esclerenquimático. med: Medula. Barra: 50 =  $\mu\text{m}$ .

## 5 DISCUSSÃO

### 5.1 Análise de Solo

A formação dos solos é resultado da interação entre cinco fatores principais: material de origem (M), clima (C), organismos vivos (O), relevo (R) e tempo (T). Essa relação pode ser expressa simbolicamente pela equação:  $S = f(M, C, O, R, T)$ , na qual o solo (S) é função da combinação desses elementos (Guerra e Botelho, 1996). No caso do afloramento rochoso da Pedra do Soares, localizado em uma área de relevo acentuado e clima tropical úmido, a interação entre o material de origem rochoso, a variação altitudinal, a cobertura vegetal esparsa e a ação do tempo contribuem para a formação de solos rasos e com diferentes graus de intemperismo. A ação conjunta desses fatores influencia diretamente as características físico-químicas observadas nas amostras, como a acidez, a granulometria e o teor de alumínio trocável.

As amostras obtidas em maior altitude (Amostras 02 e 04) apresentaram maior quantidade de areia (607 e 662 g kg<sup>-1</sup>, respectivamente), sendo frequentemente associados a drenagem e menor retenção de água. Além disso, a areia está diretamente relacionada com solos intemperizados em que os coloides minerais e orgânicos se movimentaram no sistema. Já nas áreas de menor altitude (Amostras 01 e 03), os teores de argila foram mais expressivos, contrário ao estudo de Charan et al. (2013), que não apresentou variação significativa. Isso ocorre por que os minerais de argila são transportados durante os processos de formação do solo às áreas mais planas e isso faz com que essas áreas apresentem teores de nutrientes e matéria orgânica devido ao processo de eluviação – transporte de materiais de áreas mais declivosas para áreas menos declivosas.

Segundo Guerra e Botelho (1996), a velocidade das águas de escoamento torna-se maior em encostas mais declivosas, o que está em acordo com o acúmulo de argila nas porções mais baixas do relevo. Essa concentração provém de um processo natural da formação do solo, resultante da percolação e translocação das partículas finas ao longo do perfil, especialmente durante a precipitação e escoamento superficial de partículas. Maior teor de argila pode conferir maior capacidade de retenção de compostos orgânicos e nutrientes, conforme apontado por Carvalho (2005).

Em relação aos parâmetros químicos, os solos apresentaram pH ácido em todas as amostras, variando de 4,7 a 5,0, indicando baixa disponibilidade de nutrientes essenciais, como o fósforo, que se confirmou com teores baixos em todas as amostras (4 a 7,4 mg dm<sup>-3</sup>). O pH ácido são típicos de solos de altitude e estão associados ao intemperismo do solo, além da ocorrência de quantidade considerável de ácidos orgânicos, que se acumulam no solo devido à decomposição e mineralização lenta dos resíduos vegetais nesse ambiente (Silva et al., 2008).

O teor de alumínio ( $\text{Al}^{3+}$ ) foi baixo em todas as amostras ( $< 0,09 \text{ cmol}_e \text{ dm}^{-3}$ ), indicando a ausência de níveis tóxicos desse elemento no solo, mas a saturação por alumínio (m%) foi maior nas áreas de menor altitude (Amostras 01 e 03), com valores de 23,5% e 17,9%, respectivamente. Isso sugere maior potencial de toxicidade radicular nessas áreas, como discutido por Camila (2008), que destaca a importância das adaptações morfofisiológicas das bromélias aos solos ácidos e pobres.

Segundo Ronquim (2010), um solo considerado adequado para a nutrição das plantas deve apresentar a maior parte da sua Capacidade de Troca Catiônica (CTC) ocupada por cátions essenciais, como cálcio ( $\text{Ca}^{2+}$ ), magnésio ( $\text{Mg}^{2+}$ ) e potássio ( $\text{K}^+$ ). Por outro lado, se grande parte da CTC está ocupada por cátions potencialmente tóxicos como  $\text{H}^+$  e  $\text{Al}^{3+}$  este será um solo pobre. Sendo assim, considerando que todas as amostras têm maior ocupação do CTC por  $\text{H}^+$  +  $\text{Al}^{3+}$  ( $> 50\%$ ), portanto, todas representam solos de baixa fertilidade, considerados pobres.

Um V% baixo significa que há baixas quantidades de cátions, como  $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$  e  $\text{K}^+$ , saturando as cargas negativas dos coloides e que a maioria está sendo neutralizada por  $\text{H}^+$  e  $\text{Al}^{3+}$ . Sendo assim, a saturação por bases (V%) é um importante indicador da fertilidade do solo, classificando-o como eutrófico ( $\text{V}\% \geq 50\%$ ) quando apresenta disponibilidade de bases, ou distrófico ( $\text{V}\% < 50\%$ ) quando possui baixa fertilidade (Ronquin 2010). Nas amostras analisadas, os valores de V% variaram entre 28,6% e 39,3%, caracterizando solo de baixa fertilidade natural.

## 5.2 Características morfológicas

As condições de solo e luminosidade observadas entre os diferentes pontos de coleta influenciam diretamente o desenvolvimento vegetativo de *Aechmea lamarchei*. A partir dos dados biométricos analisados, é possível perceber que os indivíduos de áreas de sombra mostram maiores médias de crescimento vegetativo, independentemente da altitude, enquanto os menores valores ocorreram nas condições de sol, especialmente em elevada altitude. Esse desempenho pode estar relacionado à maior umidade associada ao maior teor de argila observado nas amostras de solo correspondentes, que conferem maior capacidade de retenção hídrica e de nutrientes, conforme apontado por Carvalho (2005) e Teixeira et al. (2017). Esse padrão também é afirmado por Nicotra et al., (2007), que ressalta que além do fator luz, o maior suprimento de nutrientes e água induz um aumento na área foliar e por Shafiq et al. (2021), que observaram que a combinação de seca e alta irradiância pode restringir severamente o crescimento vegetal devido à perda de água e redução da fotossíntese.

Além do solo, a estrutura da folha também difere de acordo com a intensidade de luz recebida, a fim de limitar os danos causados pela incidência solar (Dinakar et al., 2012), uma

vez que a luz está diretamente ligada a troca de energia entre planta e ambiente, afetando os processos fotossintéticos, e conseqüentemente, de crescimento (Begon et al., 2006). Sendo assim, o padrão descrito sugere que a alta luminosidade pode restringir o desenvolvimento de estruturas foliares e da roseta em razão de estratégia para conservar água e controlar a transpiração excessiva (Boeger e Gluzezak, 2006). Resultados semelhantes foram reportados por Voltolini e Santos (2011), que, ao estudarem espécies do gênero *Aechmea*, também observaram maior desenvolvimento vegetativo sob sombreamento.

No trabalho desenvolvido por essas autoras, foi descrito que o limbo foliar se apresenta mais alongado sob baixa irradiação solar, resultando em maior área foliar, ainda que com menor largura. Essa maior expansão superficial das folhas sombreadas é uma característica adaptativa amplamente reconhecida na literatura (Cao, 2000; Rôças et al., 2001), e tem como principal função aumentar a captação de fótons em ambientes com baixa luminosidade. No presente estudo, os ambientes sombreados apresentaram intensidades luminosas em torno de 0,25 a 2,3 klux, enquanto as áreas a pleno sol registraram valores em torno de 54,02 a 69,73 klux, o que reforça a relevância dessa plasticidade morfológica.

Entretanto, embora Voltolini e Santos (2011) tenham observado bainhas mais desenvolvidas em espécies de bromélias em ambientes de sol, no presente estudo os maiores valores de comprimento e largura da bainha foliar foram registrados em plantas sob sombra. Ainda segundo as autoras, essa diferença é significativa, pois bainhas mais largas favorecem a formação de tanques mais eficientes para acúmulo e retenção de água, colaborando para maior umidade do microclima sombreado.

Esse padrão também se refletiu na anatomia: a espessura da bainha foi maior nas plantas sombreadas de elevada altitude, o que se associou a um maior desenvolvimento do mesofilo nessa região, e conseqüentemente, considerando que a bainha apresenta apenas parênquima aquífero, esse aumento indica uma maior capacidade de armazenamento hídrico em ambientes de menor luminosidade.

### **5.3 Anatomia foliar**

#### **5.3.1 Escamas Peltadas**

As escamas foliares apresentaram-se mais desenvolvidas na região da bainha do que no limbo foliar. Proença e Sajo (2007), destacam que a presença de escamas bem desenvolvidas constitui uma vantagem adaptativa importante, pois seus prolongamentos aumentam a área de contato superficial, otimizando a absorção de água e nutrientes dissolvidos. Essa característica pode ser justificada pela formação de tanques, que permitem o acúmulo de água na região basal da folha, tornando vantajosa a presença de escamas bem desenvolvidas nesse local para a

otimização da absorção de água, como é apontado por Males (2016), que sugerem que a bainha foliar em Bromelioideae possui escamas mais absorventes do que aquelas presentes no restante da lâmina foliar.

No entanto, apesar do aumento no tamanho, a densidade de escamas na bainha não apresentou variações estatisticamente significativas entre os tratamentos, sugerindo que, nessa porção da folha, o papel funcional das escamas está mais ligado ao seu desenvolvimento estrutural do que à quantidade em si.

No limbo, observou-se um padrão distinto: a densidade de escamas foi maior em ambas as condições de sol, com escamas de maior tamanho sob sol em baixa altitude. Esse aumento na densidade parece atuar como uma estratégia de proteção aos estômatos, que são cobertos por essas estruturas, principalmente em ambientes de alta incidência luminosa e temperaturas elevadas. Nesses contextos, as escamas atuam reduzindo a transpiração excessiva e aumentando a refletância da superfície foliar.

Essa função protetora está de acordo com Benzing (2000) que destaca que os tricomas recobrimo estômatos como uma importante adaptação à escassez de água. De forma semelhante, Ferrari (2019) ressalta que as escamas absorventes em Bromeliaceae exercem papel fotoprotetor e contribuem para a manutenção da temperatura foliar, uma função especialmente vantajosa nas condições deste estudo, em que as temperaturas das folhas variaram entre 25 °C e 43 °C.

### **5.3.2 Densidade estomática**

De acordo com os resultados deste estudo, os indivíduos expostos à maior intensidade luminosa, especialmente na condição de sol em elevada altitude, apresentaram maior densidade estomática, evidenciando uma resposta morfofisiológica típica a ambientes com maior incidência de luz (69,73 klux) e menor disponibilidade hídrica. Apesar dos estômatos se tratar de estruturas responsáveis pelo fluxo de gás carbônico e de vapores de água, em que, a maior absorção de gás carbônico é acompanhada inevitavelmente por substancial perda de água, esse padrão é consistente com o observado por Melo Júnior et al. (2019), que também relatou o aumento da densidade de estômatos em plantas submetidas a alta luminosidade e déficit hídrico. Apesar disso, os estômatos se encontram abaixo do nível das células epidérmicas, e essa disposição auxilia na redução de perda de água em ambientes ensolarados.

De forma semelhante, Santos et al. (2010) também descreveu esse comportamento em ambientes xéricos, nos quais a densidade estomática foi maior em locais com alta luz e baixa umidade, enquanto ambientes mais sombreados e úmidos apresentaram menor densidade estomática. Essa relação de luminosidade e disponibilidade de água, discutida anteriormente

por Moratelli et al. (2007) indica que, no presente estudo, além da luminosidade, o tipo de solo e o desenvolvimento do tanque pode ter contribuído para esse padrão. Isso pois o solo é predominantemente arenoso, com maior capacidade de drenagem e, portanto, menor retenção hídrica em comparação ao solo argiloso de menor altitude, e nessa condição, como citado anteriormente, as rosetas não são bem desenvolvidas, com bainhas menores, fazendo com que o tanque não retenha grandes quantidades de água.

### **5.3.3 Epiderme, hipoderme e feixes vasculares**

A hipoderme, em conjunto com as células epidérmicas espessas e lignificadas, além das células vasculares e dos feixes de fibras, exerce uma função mecânica essencial no reforço da estrutura foliar. Esses tecidos contribuem não apenas para o suporte físico, mas também atuam como barreiras contra estresses ambientais, como a desidratação e variações térmicas, ao reduzirem a perda de água por evaporação nos tecidos internos e prevenirem o colapso do mesofilo sob condições abióticas adversas (Fahn e Cutler 1992 apud Scatena e Segecin, 2005).

No estudo de Santos et al. (2010), observou-se um aumento da espessura da epiderme na face adaxial em plantas expostas à luz solar, resultado também identificado no presente trabalho. Esse espessamento da epiderme, aliado ao aumento da espessura da parede celular e da cutícula sob alta luminosidade, pode ter função fotoprotetora, atuando na reflexão da radiação solar e contribuindo para a regulação térmica da folha, o que favorece a manutenção das condições fisiológicas ideais (Dickison, 2000).

Entretanto, um comportamento distinto foi observado sob a mesma condição de luz, porém em elevada altitude, onde os menores valores de espessura da epiderme, hipoderme e tecido clorofiliano foram registrados. Isso indica que, ao contrário do padrão geralmente esperado, as plantas de baixa altitude investem mais em tecidos de revestimento, proteção e fotossíntese, sugerindo uma estratégia adaptativa diferente, do que as plantas de elevada altitude.

Esse padrão pode ser parcialmente compreendido a partir do estudo de Scatena e Segecin (2005), que sugerem que a hipoderme em bromélias atua como uma barreira contra a perda excessiva de água, protegendo os tecidos internos contra o murchamento e contribuindo para a tolerância a ambientes com estresse abiótico. Além disso, segundo Taiz e Zeiger (2013), o parênquima clorofiliano tende a se tornar mais espesso sob alta luminosidade.

Ao considerar o fator altitude, os dados do presente estudo divergem dos resultados obtidos por Silva et al. (2006), em que a espécie analisada apresentava maiores espessuras foliares em regiões mais elevadas. No caso analisado aqui, os valores foram menores em elevada altitude, o que pode estar relacionado a redução da espessura foliar nessas condições.

Como consequência, a proporção de tecido clorofiliano também diminui, refletindo adaptações específicas da espécie.

Os canais intercelulares localizados entre os feixes vasculares e conectados às câmaras subestomáticas, de acordo com Gilmartin et al. (1989), desempenham um papel funcional importante ao facilitarem a ventilação interna da folha.

Em relação ao desenvolvimento vascular, os feixes apresentaram maior espessamento na bainha foliar sob condições de sombra em baixa altitude e menor espessamento sob sol em elevada altitude, sugerindo que a interação entre luz intensa e altitude elevada não favorece sua expansão. Além disso, os valores obtidos para a bainha foram superiores aos registrados no limbo, que não apresentou variações significativas. Isso reforça a hipótese de que a luz é um fator determinante, sobretudo considerando que a bainha está protegida da radiação direta.

#### **5.3.4 Parênquima Aquífero**

O parênquima aquífero mostrou-se pouco desenvolvido em plantas com rosetas e bainhas menores, características que limitam a formação de tanques foliares e, conseqüentemente, a capacidade de acúmulo de água. Nessas plantas, mesmo com a presença de maior densidade de escamas epidérmicas sob condições de sol, a absorção hídrica é reduzida, já que há menor disponibilidade de água retida. Isso se reflete na menor espessura do parênquima aquífero observada nessas condições.

Em contraste, nas condições de sombra, onde a densidade de escamas é menor, observou-se um maior desenvolvimento do parênquima aquífero, indicando um investimento estrutural interno para o armazenamento de água. Esse padrão pode estar associado ao maior tamanho das bainhas foliares nessas condições, que contribui para a formação de tanques mais robustos, capazes de reter maiores volumes de água e matéria orgânica.

Como a água acumulada nos tanques está sujeita à evaporação, especialmente em ambientes mais abertos, o armazenamento interno torna-se uma estratégia mais eficiente e segura para garantir o suprimento hídrico da planta (Freschi et al., 2010). Nessas condições favoráveis ao acúmulo, as escamas epidérmicas podem absorver água quando disponível e transferi-la para o parênquima da face adaxial, promovendo o aumento da espessura desses tecidos e contribuindo para a manutenção hídrica foliar, especialmente em ambientes menos iluminados, porém mais úmidos.

#### **5.4 Anatomia caulinar**

Apesar de não apresentarem variação significativa no tamanho do caule, as plantas sob condições de alta luminosidade, especialmente em baixa altitude, exibiram maior diâmetro dos

feixes vasculares. Retomando a perspectiva de Fahn e Cutler (1992), o aumento no tamanho dos feixes, aliado à presença de súber estratificado, pode reforçar o suporte mecânico da planta, fator particularmente relevante em regiões de solo mais compacto, como os solos argilosos encontrados em baixa altitude.

As cavidades mucilaginosas, observadas em todas as condições ambientais analisadas, possivelmente atuam como reservatórios hídricos, dada a capacidade da mucilagem de reter água, contribuindo para a adaptação das plantas a ambientes xéricos. Essa função é especialmente importante durante períodos de escassez hídrica. Conforme demonstrado por Ahmed et al. (2014), quando ocorre a exsudação da mucilagem, o solo fica mais úmido e próximo às raízes e hidraulicamente condutivo, facilitando o transporte de água em solos secos em direção à superfície radicular.

### **5.5 Anatomia radicular**

Os resultados anatômicos revelam padrões distintos de desenvolvimento radicular. Em ambientes ensolarado e de baixa altitude, observa-se o maior valor de diâmetro total da raiz e do cilindro vascular. Essa robustez radicular está associada às características dos solos dessa área, que apresentam maior teor de argila e, conseqüentemente, maior resistência mecânica, impulsionada com a luz incidente. Conforme o estudo de Bengough et al.; (2006), em solos mais densos, a penetração da raiz exige uma soma de esforços fisiológicos e físicos: além da pressão necessária para expandir uma cavidade no solo e vencer o atrito com as partículas, o turgor celular nas zonas de alongação precisa superar a resistência do solo, mas também a tensão nas próprias paredes celulares da raiz. Assim, o desenvolvimento de raízes mais espessas representa uma adaptação para maximizar a força de penetração e a eficiência de absorção, frente à limitação imposta por solos compactados. Os autores ainda afirmam que raízes mais grossas têm menor probabilidade de encurvar ao penetrar uma camada dura de solo.

Em contraste, no sol em elevada altitude, onde os solos são mais arenosos, o diâmetro radicular foi o menor ( $477,08 \pm 38,23 \mu\text{m}$ ), assim como o cilindro vascular ( $95,29 \pm 9,91 \mu\text{m}$ ). A baixa densidade do solo arenoso reduz a necessidade de estruturas robustas para penetração, ao mesmo tempo em que a menor disponibilidade de água e nutrientes limita o investimento em tecidos condutores.

Segundo Voltolini e Santos (2011), a absorção é otimizada por pêlos absorventes, pois quando presentes em grande quantidade ampliam muito a superfície de contato com o solo. Essa característica está bastante evidente nas condições de baixa altitude (solo mais compacto e predominantemente argiloso), onde as raízes também são mais espessas, como citado

anteriormente. Além dessa função, outra vantagem de se ter pelos absorventes nessas condições é sua capacidade de ancoragem significativa (Bengough et al, 2006).

## 6 CONCLUSÕES

A análise integrada dos dados evidencia que a luminosidade foi o fator ambiental mais determinante nas variações morfoanatômicas de *Aechmea lamarchei*, superando os efeitos isolados da altitude. As respostas vegetativas e anatômicas observadas refletem uma clara plasticidade funcional frente às condições de luz, com maior desenvolvimento estrutural sob sombreamento e sinais de contenção morfológica sob alta irradiância.

Embora a altitude tenha influenciado aspectos edáficos relevantes, como granulometria e fertilidade do solo, foi a interação entre alta luminosidade e baixa umidade que impôs as maiores restrições ao crescimento. Em contrapartida, ambientes sombreados, mesmo sob solos ácidos e pouco férteis, favoreceram estruturas voltadas à retenção e ao armazenamento de água, evidenciando estratégias adaptativas eficientes.

Assim, conclui-se que a luz, sobretudo em sinergia com características edáficas locais, atua como o principal modulador do desempenho morfofisiológico da espécie, refletindo sua capacidade adaptativa diante da heterogeneidade ambiental dos afloramentos rochosos. Dessa forma, este estudo contribui significativamente para a compreensão das respostas adaptativas de bromélias rupícolas frente à heterogeneidade ambiental, especialmente em ambientes de afloramento rochoso, onde luz, solo e disponibilidade hídrica interagem de forma complexa. Por fim, os dados obtidos reforçam a relevância da plasticidade anatômica como estratégia de sobrevivência e fornecem subsídios importantes para futuras pesquisas ecológicas, taxonômicas e de conservação de espécies em ambientes extremos.

## REFERÊNCIAS

- AGUIAR, T. V. SANT'ANNA-SANTOS, B. F.; AZEVEDO, A. A.; FERREIRA, R. S. ANATI QUANTI: software de análises quantitativas para estudos em anatomia vegetal. **Planta daninha**, v. 25, p. 649-659, 2007.
- AHMED, M. A.; KROENER, E.; HOLZ, M.; ZAREBANADKOUKI, M.; CARMINATI, A. "Mucilage exudation facilitates root water uptake in dry soils". **Functional Plant Biology**, v. 41, n. 11, p. 1129-1137, 2014.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. Ecology: From Individuals to Ecosystems. 4. ed. **Oxford: Blackwell Publishing**, 2006.
- BENGOUGH, A. G.; MCKENZIE, B. M.; HALLETT, P. D.; VALENTINE, T. A.; Root elongation, water stress, and mechanical impedance: a review of limiting stresses and beneficial root tip traits. **Journal of Experimental Botany**, v. 51, n. 350, p. 463–477, 2006.
- BENZING, D. H. **Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation**. Nova Iorque: Cambridge University Press, 2000.
- BOEGER, M. R.T.; GLUZEZAK, R. M. Adaptações estruturais de sete espécies de plantas para as condições ambientais da área de dunas de Santa Catarina, Brasil. **Iheringia**, v. 61, n. 1- 2, p. 73-82, 2006.
- BURROWS, G. E. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid New South Wales, Australia. **International Journal Plant Science**, v. 162, n. 2, p. 411-430, 2001.
- CAMILA, A. P. **Bromélias e formigas em fragmentos de Mata Atlântica: interações em microhabitats distintos**. 2008. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2008.
- CAO, K. F. Leaf anatomy and chlorophyll content of 12 woody species in contrasting light conditions in a Bornean heath forest. **Canadian Journal of Botany**, v. 78, p. 1245-1253, 2000.

CARVALHO, F. **Atributos bioquímicos como indicadores da qualidade de solo em florestas de *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Ktze. no Estado de São Paulo.** 2005. 79 f. Dissertação (Mestrado em Ecologia de Agroecossistemas) – Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2005.

CHARAN, G.; BHARTI, V. K.; JADHAV, S. E.; KUMAR, S.; ACHARYA, S.; KUMAR, P.; GOGOI, D.; SRIVASTAVA, R. B. Variações altitudinais nas propriedades físico-químicas do solo em altitudes frias e desérticas. **Journal of Soil Science and Plant Nutrition, Temuco**, v. 13, n. 2, p. 267–277, 2013.

DEL-CLARO, KLEBER. Origens e importância das relações plantas-animais para a ecologia e conservação. *Ecologia das Interações Plantas-Animais: Uma Abordagem Ecológico-Evolutiva*. Rio de Janeiro: **Technical Books**, p. 336, 2012.

DICKISON, W.C. *Integrative Plant Anatomy*. Burlington, USA: **Academic Press**, 2000.

DINAKAR, C.; DJILIANOV, D.; BARTELS, D. Photosynthesis in desiccation tolerant plants: energy metabolism and antioxidative stress defense. **Plant Science**, v. 182, p. 29–41, 2012.

FAHMY, G. M. Leaf anatomy and its relation to the ecophysiology of some non-succulent desert plants from Egypt. **Journal of Arid Environments**, v. 36, n. 8, p. 499-525, 1997.

FERRARI, F. B. **Estratégias anatômicas de epífitas vasculares do Parque Estadual do Ibitipoca, MG, BRASIL.** Tese (Doutorado em Ecologia), Pós-graduação em Ecologia Aplicada ao Manejo de Recursos Naturais, Universidade de Juiz de Fora. Minas Gerais. 2019.

FLORA E FUNGA. Bromeliaceae in *Flora e Funga do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB66>; Acesso em: 23 jul. 2025.

FRESCHI, L.; TAKAHASHI, C. A.; CAMBUÍ, C. A.; SEMPREBOM, T. R.; CRUZ, A. B.; MIOTO, P. T.; VERSIEUX, L. M.; CALVENTE, A.; LATANSIO-AIDAR, S. R.; AIDAR, M. P. M.; MERCIER, H. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. **Journal of Plant Physiology**, v. 167, n. 7, p. 526-533, 2010.

GILMARTIN, A. J.; BROWN, G.K.; VARADARAJAN, G. S.; NEIGHBOURS, M. Status de *Glomeropitcairnia* na história evolutiva de Bromeliaceae. **Syst Bot**, v. 14, p. 339-348, 1989.

GOMES, J. M. L., & SILVA, N. N. F. Bromeliaceae das restingas do Estado do Espírito Santo, Brasil. **Natureza Online**, 11(2), 79–89, 2013.

GUERRA, A. J. T.; BOTELHO, H. A. Características e propriedades dos solos relevantes para a ocupação urbana. **Anuário do Instituto de Geociências**, v. 19, p. 93-102, 1996.

HAMMER, O.; HARPER, D.; RYAN, P. PAST: paquete de programas de estadística paleontológica para enseñanza y análisis de datos. *Palaeontol. Electrón*, v. 4, n. 1, p. 4, 2001.

INSTITUTO CAPIXABA DE PESQUISA, ASSISTÊNCIA TÉCNICA E EXTENSÃO RURAL (INCAPER). **Atlas Climatológico do Estado do Espírito Santo**. Vitória, ES: Incaper, 2024.

JOBBAGY, E.G.; JACKSON, R. B. A distribuição vertical da matéria orgânica do solo e sua relação com o clima e a vegetação. **Ecology Application**. v. 10, p. 423-426, 2000.

JOHANSEN, D. A. **Plant Microtechnique**. New York: McGraw Hill, 1940. 523 p.

KEDDY, P. A. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. **Journal of Vegetation Science**, v. 3, p.157-164, 1992.

LUQUE, R.; SOUSA, H. C. D.; KRAUS, J.E. 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**, v. 10, p. 199-212, 1996.

MALES, J. Think tank: water relations of Bromeliaceae in their evolutionary contexto. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, n. 3, p. 415-440, 2016.

MELO JÚNIOR, J. C. F.; GONÇALVES, T. M. & JARDIM, R. I. L. Adaptações estruturais e potencial plástico de *Schinus terebinthifolia* Raddi (Anacardiaceae) em diferentes formações de restinga. **Revista Brasileira de Geografia Física**, v. 12, n. 06, p. 2218-2238, 2019.

MORATELLI, M.; DALLA COSTA, M.; LOVATO, P.E.; SANTOS, M. & PAULILO, M.T.S. Efeito da disponibilidade de água e de luz na colonização micorrízica e no crescimento de *Tabebuia avellanadae* Lorentz ex Griseb. (Bignoniaceae). **Revista Árvore**, v. 31, p. 555-566, 2007.

NICOTRA AB, HERMES JP, JONES CS, SCHLICHTING CD. Variação geográfica e plasticidade à água e aos nutrientes em *Pelargonium australe*. **New Phytol**, v. 176, n. 1, p.136-149, 2007.

NOBRE, CARLOS A.; MARQUES, REGINA; HADDAD, SÉRGIO. Mudanças climáticas: caminhos para o Brasil: a construção de uma sociedade minimamente sustentável requer esforços da sociedade com colaboração entre a ciência e os formuladores de políticas públicas. **Ciência e Cultura, São Paulo**, v. 74, n. 4, p. 30–34, dez. 2022.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N. & MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue. **Protoplasma, Vienna**, v. 59, n. 2, p. 367-373, 1964.

OLIVEIRA, A. F. M. Ceras epicuticulares como fator antiestresse. In: NOGUEIRA, R. J. M. C.; ARAÚJO, E. L.; WILLADINO, L. G.; CAVALCANTE, U. M. T. (Eds.). Estresses ambientais: danos e benefícios em plantas. Recife: Imprensa Universitária, UFRPE, p. 32-41, 2005.

PARMENTIER, I. Study of the vegetation composition in three in selbergs from continental equatorial guinea (western central Africa): effects of site, soil factors and position relative to forest fringe. **Belgian Journal of Botany**, v. 136, n. 1, p. 63-72, 2003.

PESSI, D. D.; SILVA, N. M. da .; MIOTO, C. L.; GRIGIO, A. M.; OLIVEIRA, F. das C.; RIBEIRO, V. de O. .; GONÇALVES, F. V.; DIODATO, M. A.; GAMARRA, R. M.; PACHECO, F. S.; PARANHOS FILHO , A. C. . Resposta da Vegetação Campos de Altitude às Mudanças Climáticas na Faixa Altitudinal Acima de 400 Metros na Serra do Amolar e Morraria do Urucum, Pantanal Brasileiro. **Terr@ Plural, [S. l.]**, v. 18, p. 1–25, 2024.

POREMBSKI, S. Tropical inselbergs: habitat types, adaptive strategies and diversity patterns. **Brazilian Journal of Botany**, v. 30, p. 579-586, 2007.

POREMBSKI, S., MARTINELLI, G., OHLEMÜLER, R., & BARTHLOTT, W. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergues in the Brazilian Atlantic rainforest. **Diversity and Distributions**, v. 4, n. 3, p. 107-119, 1998.

PROENÇA, S. L.; SAJO, M. G. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de Cerrado do estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 657-673, 2007.

RAVEN, P.H., EVERT, R.F. & EICHHORN, S.E. **Biologia Vegetal**. 5 ed. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 1996.

RIZZINI, C.T. **Tratado de fitogeografia do Brasil: aspectos ecológicos, sociológicos e florísticos**. 2 ed. Âmbito Cultural Edições, Rio de Janeiro, 1997.

RÔÇAS, G.; SCARANO, F.R.; BARROS, C.F. Leaf anatomical variation in *Alchornea triplinervia* (Spreng) Müll. Arg. (Euphorbiaceae) under distinct light and soil water regimes. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 136, p. 231-238, 2001.

RONQUIM, C. C. Conceitos de fertilidade do solo e manejo adequado para as regiões tropicais. Campinas: **Embrapa Monitoramento por Satélite**, p. 26, 2010.

ROTONDI, A.; ROSSI, F.; ASUNIS, C.; CESARACCIO, C. Leaf xeromorphic adaptations of some plants of a coastal Mediterranean macchia ecosystem. **Journal Mediterranean Ecology**, v. 4, n. 3-4, p. 25-35, 2003.

SANTOS M, FERMINO JR. PCP, VIALATI MG, PAULINO MTS. Aspectos estruturais de folhas de plantas *Guapira opposita* (Vell) Reitz (Nyctaginaceae) ocorrendo na restinga e na floresta ombrófila densa. **InSula**, v. 39, p. 59-78, 2010.

SARTHOU, C.; VILLIERS, J.-F.; PONGE, J.-F. Shrub vegetation on tropical granitic inselbergs in French Guiana. **Journal of Vegetation Science**, v. 14 n. 5, p. 645-652, 2003.

SILVA, I. V. DA; MEIRA, R. M. S. A.; AZEVEDO, A. A.; EUCLYDES, R. M. DE A. Estratégias anatômicas foliares de treze espécies de Orchidaceae ocorrentes em um campo de altitude no Parque Estadual da Serra do Brigadeiro (PESB) – MG, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 20, n. 3, p. 741–750, 2006.

SCATENA, V. L. & SEGECIN, S. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Brazilian Journal of Botany**, v. 28, p. 635-649, 2005.

SCHLICHTING, C.D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. **Annual Review of Ecological and Systematics**, v. 17, p. 667-693, 1986.

SHAFIQ, I.; HUSSAIN, S.; HASSAN, B.; RAZA, A.; AHMAD, I.; ASGHAR, M. A.; WANG, Z.; TAN, T.; LI, S.; TAN, X.; GHAFOR, A.; MANAF, A.; ANSAR, M.; YANG, F.; YANG, W. Crop responses and management strategies under shade and drought stress. **Photosynthetica**, [S.l.], v. 59, n. 4, p. 664–682, 2021.

SILVA, L. B.; DICK, D. P.; INDA JUNIOR, A. V. Solos subtropicais de altitude: atributos químicos, teor de matéria orgânica e resistência à oxidação química. **Ciência Rural, Santa Maria**, v. 38, n. 4, p. 1167-1171, 2008.

TAIZ, L. & ZEIGER, E. **Fisiologia vegetal**. 5a ed. Porto Alegre: Artmed, p. 954, 2013.

TEIXEIRA, P. C.; DONAGEMMA, G. K.; FONTANA, A.; TEIXEIRA, W. G. (ed.). **Manual de métodos de análise de solo**. v. 3. ed. rev. e ampl. Brasília, DF: Embrapa, 2017.

VERÇOZA, F. C.; BASTOS, M. S. Bromeliaceae e Cactaceae dos afloramentos rochosos do Costão de Itacoatiara, Parque Estadual da Serra da Tiririca, Niterói, Rio de Janeiro, Brasil. **Natureza on line**, v. 11, n. 1, p. 7-11, 2013.

VOLTOLINI, C. H.; SANTOS, M. Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. **Acta Botanica Brasilica**, v. 25, n. 1, p. 2–10, 2011.