

KARINA GONÇALVES DA SILVA

**Crescimento e funcionalidade do sistema
radicular de bromélias epífitas ornamentais
submetidas a concentrações de nitrogênio e
regimes hídricos**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

SÃO PAULO

2015

KARINA GONÇALVES DA SILVA

**Crescimento e funcionalidade do sistema
radicular de bromélias epífitas ornamentais
submetidas a concentrações de nitrogênio e
regimes hídricos**

Dissertação apresentada ao Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente, como parte dos requisitos exigidos para a obtenção do título de MESTRE em BIODIVERSIDADE VEGETAL E MEIO AMBIENTE, na Área de Concentração de Plantas Vasculares em Análises Ambientais.

ORIENTADOR: DR. ARMANDO REIS TAVARES

AGRADECIMENTOS

A Deus.

A minha família, principalmente a minha mãe por todo apoio, dedicação, compreensão e incentivo.

Ao programa de pós-graduação do Instituto de Botânica pela oportunidade de realizar este projeto.

A Coordenadoria de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão de bolsa de estudos.

Ao Dr. Armando Reis Tavares, pela orientação e toda ajuda no decorrer de todo o projeto. Pela disposição, dedicação, disponibilidade, pelo compartilhamento de conhecimentos, por confiar no meu trabalho e pela amizade.

Ao Dr. Shoey Kanashiro por toda a ajuda em todas as etapas deste estudo e pelos conhecimentos transmitidos.

Ao Dr. Mauricio Lamano por toda ajuda, apoio, incentivo, dedicação, disponibilidade, compartilhamento de conhecimentos e amizade.

Ao Dr. Emerson Alves da Silva pelos equipamentos utilizados, pelos conhecimentos transmitidos e auxílio na interpretação das respostas fisiológicas.

Ao Dr. Marcos Aidar pela disponibilidade, sugestões que contribuíram muito com o desenvolvimento do trabalho e conhecimentos transmitidos.

Ao Dr Plinio Barbosa de Carvalho e aos técnicos do laboratório de Ecologia Isotópica pela recepção e ajuda com as análises de isotopia.

Ao doutorando Evandro Viera e a Dr. Patricia Giampaoli, pela ajuda nas análises de trocas gasosas e teores de pigmentos respectivamente.

Aos funcionários e colegas do Núcleo de Plantas Ornamentais pela ajuda e convivência.

E a todos que não foram citados, mas que contribuíram direto ou indiretamente com o desenvolvimento deste estudo.

Muito Obrigada!!!

Índice

Resumo.....	ix
Abstract.....	xi
Capítulo I – Introdução Geral.....	01
1. Introdução.....	01
2. Referências.....	07
Capítulo II – Potencial de absorção dos órgãos vegetativos das bromélias epífitas ornamentais <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea</i> ‘Harmony’	11
1. Introdução.....	11
2. Material e Métodos.....	17
2.1. Cultivo e exposição das plantas aos tratamentos.....	17
2.2. Condições ambientais da casa de vegetação.....	18
2.2. Parâmetros de crescimento.....	18
2.2.1. Biometria.....	18
2.2.2. Biomassa.....	18
2.3. Parâmetros Fisiológicos.....	18
2.3.1. Eficiência fotossintética.....	18
2.3.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	19
2.3.3. Teor de umidade do substrato (U%).....	19
2.3.4. Teor Relativo de Água (TRA).....	19
2.3.5. Discriminação isotópica do Carbono.....	20
2.3.6. Determinação da Acidez Titulável.....	21
2.3.7. Teores de Pigmentos fotossintéticos.....	21
2.3.8. Análise Estatística.....	21
3. Resultados e Discussão.....	22
4. Conclusão.....	45
5. Referências.....	46
Capítulo III – Absorção e eficiência do uso de nitrogênio pelos diferentes órgãos vegetativos das bromélias epífitas ornamentais <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea</i> ‘Harmony’	53
1. Introdução.....	53
2. Material e Métodos.....	56
2.1. Variáveis de crescimento e desenvolvimento.....	57
2.1.1. Biometria.....	57
2.1.2. Biomassa.....	57
2.2. Variáveis Fisiológicas.....	58
2.2.1. Eficiência fotossintética.....	58
2.2.2. Fluorescência da clorofila <i>a</i>	58

2.2.3. Análise nutricional.....	58
2.2.4. Eficiência do uso do nitrogênio.....	58
2.2.5. Teor de pigmentos fotossintéticos.....	59
2.3. Análise estatística.....	59
3. Resultados e discussão.....	59
4. Conclusão.....	79
5. Referências.....	79
Capítulo IV – Leaf quilling in ornamental bromeliads is related to water deficit.....	84
Abstract.....	84
1. Introduction.....	85
2. Materials and methods.....	86
3. Results and discussion.....	86
4. Conclusions.....	91
5. References.....	92
Capítulo V – Considerações Finais.....	94

Índice de Tabelas

Capítulo II

Tabela 1. Médias das variáveis número de folhas, altura (cm), diâmetro da roseta (cm), diâmetro do caule (mm) e área foliar (cm ²) de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30, 60 e 90 dias de cultivo.....	28
Tabela 2. Médias das variáveis massa de matéria fresca das folhas (g), caule (g), raiz (g) e total (g), e razão das massas de matéria fresca de raiz e parte aérea de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30, 60 e 90 dias de cultivo.....	29
Tabela 3. Médias das variáveis massa de matéria seca das folhas (g), caule (g), raiz (g) e total (g), e razão das massas de matéria secas de raiz e parte aérea de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30, 60 e 90 dias de cultivo.....	30
Tabela 4. Teores dos pigmentos fotossintéticos clorofila a, clorofila b, clorofila total e razão de clorofila a/b de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> , submetidas aos diferentes regimes hídricos, nas coletas de 30, 60 e 90 dias.....	37
Tabela 5. Assimilação líquida de carbono, respiração no escuro, ponto de compensação de luz e ponto de saturação de luz de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> , submetidas aos diferentes regimes hídricos, nas coletas de 30, 60 e 90 dias.....	39
Tabela 6. Razão isotópica de ¹³ Carbono ($\delta^{13}C$), discriminação isotópica (Δ) e razão pi/pa de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> , submetidas aos diferentes regimes hídricos aos 90 dias.....	41

Capítulo III

Tabela 1. Médias das variáveis biométricas número de Folha, altura da planta, diâmetro da roseta, diâmetro do caule e área foliar de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> , submetidas às concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N e nos diferentes órgãos aos 30, 60 e 90 dias de experimentação.....	61
Tabela 2. Médias das variáveis de biomassa Massa de Matéria Fresca das Folhas, Caule, Raízes e Total de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> submetidas às concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N e nos diferentes órgãos, aos 30, 60 e 90 dias de experimentação.....	62
Tabela 3. Médias das variáveis de biomassa Massa de Matéria Seca das Folhas, Caule, Raízes e Total de <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> submetidas às concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N e nos diferentes órgãos, aos 30, 60 e 90 dias de experimentação.....	63
Tabela 4. Médias de respostas fotossintéticas das variáveis Eficiência Quântica Potencial do Fotossistema II (F_v/F_m), Clorofila a, Clorofila b, Carotenoides e Clorofila Total em <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i> submetidas às concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N e nos diferentes órgãos, aos 30, 60 e 90 dias de experimentação.....	66
Tabela 5. Teores dos macronutrientes Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg) e Enxofre (S) em g kg ⁻¹ e micronutrientes Boro (B), Cobre (Cu), Ferro (Fe), Manganês (Mn) e Zinco (Zn) em mg kg ⁻¹ nas folhas das bromélias <i>Guzmania lingulata</i> e <i>Vriesea 'Harmony'</i>	73

Capítulo IV

Table 1. Averages of relative water content (RWC), quantum efficiency of photosystem II (F_v/F_m), leaf area (LA), total fresh mass (TFM) and total dry matter (TDM) of the treatments at 30, 60 and 90 days of exposure to different water regimes.	88
---	----

Índice de Figuras

Capítulo II

Figura 1. Valores médios (■), de máxima (◆) e de mínimo (■) da temperatura do ar (A) e média dos valores médios (■), máximo (◆) e mínimo (■) da umidade relativa do ar (B) no interior da casa de vegetação do Núcleo de Pesquisas em Plantas Ornamentais do IBt/SP no período de experimentação.....	22
Figura 2. Valores das médias de Umidade do substrato (%) de <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> 'Harmony' (B) submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30 (■), 60 (■) e 90 dias (■).....	23
Figura 3. Teor Relativo de água nas folhas (%) de <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> 'Harmony' (B) submetidas a diferentes regimes hídricos, nos intervalos de coletas de 30, 60 e 90 dias. Letras maiúsculas representam comparação entre os Tempos de coletas e as letras minúsculas representam a comparação entre os diferentes regimes hídricos pelo teste Tukey ($p < 0,05$).....	25
Figura 4. Eficiência quântica potencial do fotossistema II, calculados pela razão F_v/F_m , de <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> 'Harmony' (B) submetidas aos diferentes regimes hídricos, nas coletas de 30, 60 e 90 dias. As letras maiúsculas representam comparação entre as coletas e as letras minúsculas representam a comparação entre os regimes hídricos pelo teste Tukey ($p < 0,05$).....	35
Figura 5. Acidez titulável nas folhas (ΔH^+) de <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> 'Harmony' (B) submetidas aos diferentes regimes hídricos, no intervalo de coletas de 30, 60 e 90 dias.....	41
Figura 6. Plantas de <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> 'Harmony' (B) submetidas aos tratamentos Controle e Seca aos 90 dias de experimentação.....	44
Figura 7. Plantas de <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> 'Harmony' (B) submetidas aos tratamentos Controle e Reidratação aos 90 dias de experimentação.....	45
Figura 8. Plantas de <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> "Harmony" (B) submetidas aos tratamentos Tanque e Raiz aos 90 dias de experimentação.....	45

Capítulo III

Figura 1. Assimilação líquida de carbono (A) na <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> 'Harmony' (B) aos 90 dias, submetidas à adubação nitrogenada na Raiz e Tanque. Letras maiúsculas representam comparações entre as médias no fator Órgão e letras minúsculas entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).....	69
Figura 2. Teores de nitrogênio nas folhas ($g\ kg^{-1}$) de <i>Guzmania lingulata</i> (A) e <i>Vriesea</i> 'Harmony' (B) aos 90 dias, submetidas à adubação nas concentrações de 0,0 (■), 2,62 (■) e 5,34 mM N (■). Letras minúsculas representam comparações entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).....	70
Figura 3. A - Eficiência do Uso de Nitrogênio (EUN), B - Eficiência de Absorção (EA), C - Eficiência de Utilização (EU) e D - Eficiência de Conversão em Biomassa (ECB) de <i>Guzmania lingulata</i> aos 90 dias, submetidas aos tratamentos 2,62 (■) e 5,34 mM N (■). Letras minúsculas representam as comparações entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).....	74
Figura 4. A - Eficiência do Uso de Nitrogênio (EUN), B - Eficiência de Absorção (EA), C - Eficiência de Utilização (EU) e D - Eficiência de Conversão em Biomassa (ECB) de <i>Vriesea</i> 'Harmony' aos 90 dias, submetidas à adubação de 2,62 mM N (■) e 5,34 mM N (■). Letras minúsculas representam comparações entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).....	76
Figura 5. Plantas de <i>Guzmania lingulata</i> submetidas à adubação na Raiz (A) e no Tanque (B) aos 90 dias. A sequência de plantas da esquerda para a direita representa	78

as concentrações de nitrogênio de 0, 2,62 e 5,34 mM de N, respectivamente.....	
Figura 6. Plantas de <i>Vriesea</i> ‘Harmony’ submetidas à adubação na Raiz (A) e no Tanque (B) aos 90 dias. A sequência de plantas da esquerda para a direita representa as concentrações de nitrogênio de 0, 2,62 e 5,34 mM de N, respectivamente.....	78

Capítulo IV

Figure 1 - (A) Plants of <i>V. harmony</i> showing quilling after 90 days of irrigation only on root system. (B) The tank inner leaves “cemented”, exhibiting a tube form (Quilling).....	89
--	----

Abreviaturas

A- Assimilação líquida do carbono

AxDFFA - Curvas de resposta fotossintética às variações na densidade de fluxo de fótons fotossinteticamente ativos

AF- Área foliar

ANOVA- Análise de variância

APG- Angiosperm Phylogeny Group

ATP- Adenosine triphosphate

B – Boro

C- Carbono

Ca - Cálcio

CAM - Metabolismo Ácido das Crassuláceas

CO₂ - Dióxido de Carbono

Cu – Cobre

DFF- Densidade do fluxo de fóton

EA- Eficiência de absorção

ECB- Eficiência de conversão em biomassa

EU- Eficiência de utilização

EUN- Eficiência do uso de nitrogênio

F₀- Fluorescência inicial

Fe - Ferro

F_m- Fluorescência máxima

F_v - Fluorescência variável

F_v/F_m - Eficiência quântica potencial do fotossistema II

GDH- Glutamato desidrogenase

GOGAT- Glutamato sintase

GS- Glutamina sintetase

HCO₃ – Bicarbonato

IRGA- Analisador de gases infravermelho

K – Potássio

K₂O - Monóxido de dipotasio

Mg – Magnésio

MMFF- Massa de matéria fresca da folha

MMTF- Massa de matéria túrgida da folha

MMSF- Massa de matéria seca da folha

Mn - Manganês

N – Nitrogênio
Na- Sódio
NaOH- Hidróxido de sódio
 NH_4^+ - Amônio
NIR- Nitrito redutase
NR- Nitrato redutase
P – Fósforo
PDB- Pee Dee Belemnite
PEPC- fosfoenolpiruvato carboxilase
pi/pa- Pressão interna pela pressão atmosférica de CO_2
 P_2O_5 - Pentaóxido de difósforo
PS- Pulse-supplied
PSI- Fotossistema I
PSII- Fotossistema II
RFA - Radiação fotossinteticamente ativa
Rubisco- ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase
S – Enxofre
TRA- Teor Relativo de Água
US- Umidade do substrato
Zn – Zinco

RESUMO

O fenômeno de redução vegetativa em espécies epífitas de Bromeliaceae tem sido por anos relatado e difundido na literatura, sendo muitas vezes observados reflexos desta teoria no âmbito prático de cultivo destas espécies. A teoria estabelece que a absorção de recursos como água e nutrientes é exercida preferencial ou exclusivamente pelas folhas, enquanto as raízes restringiram-se à função mecânica de suporte ao forófito. No entanto, recentes estudos (como a presença de velame e crescimento de plantas em situações de cultivo quando adubadas apenas as raízes) apontam para a funcionalidade do sistema radicular de bromélias epífitas, sendo observada a necessidade de ampliar as discussões sobre o potencial de absorção dos diferentes órgãos vegetativos e as suas capacidades para promover o crescimento destas espécies. O objetivo do estudo foi analisar as respostas dos órgãos vegetativos (tanque ou raiz), na manutenção do crescimento das variedades epífitas de bromélias ornamentais *Guzmania lingulata* e *Vriesea* 'Harmony', submetidas a diferentes regimes hídricos e adubação nitrogenada, buscando avaliar por meio de parâmetros morfológicos e fisiológicos os métodos de manejo mais adequados para promover o pleno crescimento destas plantas. Para tanto foram desenvolvidos dois experimentos: o primeiro submetendo as plantas aos regimes de regas Controle (aplicação de água nos dois órgãos vegetativos), Tanque (regas no Tanque), Raiz (regas no substrato), Seca (imposição de suspensão hídrica durante os 90 dias de experimento) e Reidratação (retorno de regas após 60 dias de suspensão hídrica) e o segundo as plantas foram submetidas às adubações exclusivas no Tanque ou na Raiz com diferentes concentrações de nitrogênio aplicadas na forma de ureia. O primeiro experimento mostrou que a rega apenas no sistema radicular foi eficiente para manter o status hídrico das plantas assemelhando-se aos tratamentos Controle e Tanque. Nesses três tratamentos observaram-se as maiores respostas biométricas, de biomassa e fotossintéticas, demonstrando que os três modos de regas foram adequados para promover o crescimento das plantas, sendo a raiz funcional e altamente eficaz na absorção de água. A suspensão hídrica promoveu o decréscimo do conteúdo hídrico e ocasionou prejuízos ao crescimento, reduzindo todos os parâmetros mensurados (biometria, biomassa e fotossintéticos). No entanto, as plantas sob déficit hídrico foram às únicas que apresentaram acúmulo noturno de ácidos orgânicos, associando com outras características são indícios da adesão do modo fotossintético CAM-cycling, estratégia que pode conferir vantagens frente ao estresse hídrico. As plantas reidratadas, após 60 dias de suspensão hídrica, apresentaram alta capacidade de recuperação do conteúdo hídrico e rápido aumento do crescimento, tendo em todas as variáveis mensuradas valores similares aos apresentados pelos tratamentos regados desde o início da experimentação. No segundo experimento as plantas cresceram durante os 90 dias de experimentação e foram responsivas ao nitrogênio, aumentando o número de folhas, área foliar e massas de matéria fresca e seca total. Observou-se que a adubação apenas no substrato foi eficaz para assegurar a manutenção das respostas fotossintéticas

(eficiência quântica potencial do PSII, teores de pigmentos fotossintéticos e assimilação líquida de carbono), a absorção de nitrogênio, o crescimento e acúmulo de biomassa. Apesar das plantas adubadas na Raiz terem apresentado menor eficiência de absorção de nitrogênio quando comparadas às plantas adubadas no Tanque, estas apresentaram maior capacidade de utilização e conversão em biomassa, refletindo em maior eficiência do uso de nitrogênio. Os resultados demonstram a funcionalidade do sistema radicular das bromélias epífitas *Guzmania lingulata* e *Vriesea* 'Harmony' na manutenção do status hídrico e nutricional do nitrogênio, promovendo o crescimento e desenvolvimento das plantas com a mesma eficiência do Tanque.

Palavras chave: Bromeliaceae, nitrogênio, déficit hídrico, *Guzmania*, *Vriesea*, raízes.

ABSTRACT

The vegetative reduction phenomenon on epiphytic bromeliad species has been reported for years and widespread in the literature and is often observed the consequences of the theory on the practical cultivation of these species. The theory states that the absorption of resources like water and nutrients are preferential or exclusively exercised by the leaves, while the roots were restricted to the mechanical function to support the plant on host tree. However, recent studies (such as the presence of velame and plant growth on crop situations where only roots are fertilized) showing the functionality of the root system of epiphytic bromeliads, revealing the requirement to debate of the absorption potential of different vegetative organs and their capacity to promote the growth of these species. The aim of the study was to analyze the responses of the vegetative organs (tank or root), to maintain the growth of epiphytic varieties of ornamental bromeliads *Guzmania lingulata* and *Vriesea* 'Harmony', under different water and nitrogen fertilization regimes, evaluated by morphological and physiological parameters. Therefore, two experiments were conducted: the first exposing the plants to different watering systems (water application in both vegetative organs), Tank (tank watering), Root (watering the substrate), Drought (water suspension imposed during the 90 days of experiment water suspension imposed during the 90 days of experiment) and Rewatered (irrigation return after 60 days of water suspension) and the second the plants were submitted to the exclusive fertilizers in Tank or Root with different concentrations of nitrogen applied as urea. The first experiment showed that watering only in the root system was efficient to keep the plants water status as the treatments Control and Tank. These three treatments had better biometric, biomass and photosynthetic responses, showing that the three modes of watering were adequate to promote plants growth and the functional and highly efficient water absorption by roots. The watering suspension promoted the decrease of water content and slow plant growth, reducing all measured parameters (biometric, biomass and photosynthetic). However, the plants under water deficit showed nocturnal accumulation of organic acids, associating with other features are evidence of the photosynthetic mode CAM-cycling, a strategy that confer advantages against water stress. Rehydrated plants, after 60 days of water suspension, showed high and fast recovery of water content and growth, showing similar values to the treatments watered since the beginning of the experiment. In the second experiment the plants growth during all experimentation period and were responsive to nitrogen, increasing the number of leaves, leaf area and fresh and total dry matter. Fertilization only in the substrate was effective on the maintenance of photosynthetic responses (potential quantum efficiency of PSII, photosynthetic pigments content and net assimilation of carbon), nitrogen absorption, growth and biomass accumulation. Although plants fertilized on root showed a lower nitrogen absorption efficiency when compared to the tank, they showed higher capacity of utilization and conversion to biomass, resulting a higher efficiency of nitrogen use. The results demonstrate the functionality of root system on epiphytic bromeliad *Guzmania*

and *Vriesea lingulata* ‘Harmony’ to maintain the water and nitrogen nutrition status, promoting the growth and development of plants with the same efficiency of the tank.

Keywords: Bromeliaceae, nitrogen, water deficit, *Guzmania*, *Vriesea*, roots.

Capítulo I – Introdução Geral

1. Introdução

Epífitas são plantas que vivem sobre outra (denominada forófito), durante um estágio (hemiepífitas) ou por todo o seu ciclo de vida (holoepífita), e obtêm toda ou parte significativa da água e nutrientes minerais de fontes que não o solo, sem serem parasitas (Benzing 1990; Benzing 2004). Apesar da ocorrência em diversos ambientes é nas florestas tropicais e subtropicais úmidas que estas espécies apresentam sua maior abundância e desempenham importante papel ecológico nestes ecossistemas, contribuindo com a diversidade genética, com o aporte de nutrientes e auxiliando na redistribuição dos recursos nos troncos das árvores (Oliveira 2004; Kersten 2010).

O dossel das florestas é geralmente mais árido e infértil do que o solo, local onde as plantas terrestres crescem e obtêm água e nutrientes. A pequena área do tronco do forófito que as epífitas ocupam, não apresenta ampla capacidade de retenção de água e nutrientes, e as raízes ficam expostas a recorrentes eventos de seco e descontínuo suprimento nutricional (Benzing 1976; Nobel & De La Barrera 2004). O alto dinamismo do habitat epifítico faz com que seja considerado um dos ambientes mais hostis ocupados pelas plantas vasculares. As espécies epífitas desenvolveram numerosas adaptações morfológicas, anatômicas e fisiológicas para se estabelecer neste ambiente (Benzing & Dahle 1971; Benzing 1973; Freschi et al. 2010).

Bromeliaceae é a segunda família com maior número de espécies epífitas (Benzing 1990). Compreendendo 58 gêneros e 3.140 espécies, constitui um dos grupos mais morfológicamente distintos, ecologicamente diverso e rico em espécies nativas dos trópicos e subtropicais (Givnish et al. 2011). A única exceção, na distribuição da família Bromeliaceae no continente americano, é a espécie de *Pitcairnia felicianae* que ocorre na África. No Brasil ocorrem cerca de 40 gêneros e 1.200 espécies, podendo ser ainda maior, devido à complexidade da delimitação dos gêneros e ao fato de serem encontrados em áreas limítrofes do país (Souza & Lorenzi 2000).

A família encontra-se na ordem Poales de acordo com a classificação de APG III (2009) e são divididas tradicionalmente em três subfamílias, diferenciadas principalmente pela forma de crescimento e especificidade do habitat, bem como nas características da morfologia floral (Benzing & Burt 1970). As subfamílias são: Pitcairnioideae, com espécies principalmente terrestres, apresentando raízes fibrosas e

folhas em rosetas que não retém água; Bromelioideae, em sua maior parte epífitas, com folhas dispostas em rosetas formando o tanque que retém água e detritos, embora algumas espécies xerófitas não tenham folhas na forma de tanque e Tillandsioideae que em grande parte são epífitas, formam tanque, mas aqueles que não o formam possuem densa camada de tricomas denominados de escamas (Benzing & Burt 1970). Tillandsioideae é a que apresenta maior quantidade de espécies, quando comparado com as outras subfamílias, ocorrendo gêneros como *Guzmania* e *Vriesea* (Reilly et al. 2006).

O pronunciado epifitismo em Bromeliaceae se sustenta por três adaptações básicas: a natureza xerofítica; a estrutura do tanque, câmara central estruturada pela sobreposição das bases foliares expandidas que viabiliza o represamento de água e nutrientes, presente em muitas espécies; e a presença de tricomas foliares, estruturas capazes de absorver água e nutrientes, que podem promover variações na permeabilidade foliar, dependendo do tipo, localização nas folhas (lâmina ou bainha) e da frequência de distribuição ao longo da superfície foliar (Benzing & Burt 1970; Benzing et al. 1976; Benzing 1990; Zotz & Thomas 1999; Quaresma & Jardim 2013). Essas características ajudam a evitar a dependência convencional com o solo, aumentando a capacidade da planta em explorar os nutrientes não terrestres e garantir o abastecimento de água (Benzing & Burt 1970).

A combinação do tanque, tricomas foliares e raízes esclerificadas, que são responsáveis pela incomum durabilidade e resistência mecânica dos eixos de muitas epífitas, têm sido os elementos para elucidar a teoria de redução vegetativa em Bromeliaceae. Neste fenômeno verifica-se a combinação de funções vegetativas básicas em um único órgão, enquanto outras partes perdem a função, promovendo-se vantagens frente ao estresse e à alta mortalidade. Este fenômeno é comumente observado em formas xerofíticas, particularmente em epífitas caracterizadas com fornecimento em pulso de umidade (pulse-supplied/PS), como algumas espécies dos gêneros *Vriesea* e *Guzmania* (Benzing & Ott 1981; Benzing 1987; Zotz & Thomas 1999; Benzing 2000).

Em comum a esta ideia, a classificação das bromélias baseada na forma de vida, que considera a dependência ou não de adquirir água e nutrientes do substrato, relata o pressuposto da não funcionalidade radicular na maioria das bromélias Tipos III (tanque-tricomas absorventes) e IV (atmosfera-tricomas absorventes). As raízes nestas bromélias passariam a apresentar função predominantemente ou exclusivamente mecânica, servindo para ancorar a planta na árvore ou rocha, apresentando grande redução no

sistema vascular e desenvolvimento de tecidos para sustentação, enquanto a função de absorção de água e nutrientes é transferida para o conjunto tanque-tricomas foliares (Pittendrigh 1948).

Estes aspectos sustentam a recorrente descrição na literatura, das raízes da maioria das bromélias como restritas à função de fixação ao substrato, ao passo que a absorção de água e de nutrientes é atribuída aos tricomas foliares. No entanto, a divisão funcional de absorção dos órgãos vegetativos, merece ser mais amplamente discutida, pois não parece seguir estritamente esta delimitação.

Pita & Menezes (2002) observaram e designaram a estrutura de epiderme pluriestratificada de raízes das espécies de *Encholirium* e *Dyckia* como que constituindo um verdadeiro velame, ocorrendo à absorção de água e nutrientes, provavelmente, na região apical, onde esse velame apresenta pelos absorventes e ainda não ocorreu o espessamento das células corticais; e a endoderme se apresenta ainda com estrias de Caspary. Estas espécies, representantes da subfamília Pitcairnioideae, são terrestres e apresentam o sistema radicular bastante desenvolvido que assimila água e nutrientes e possuem numerosas raízes adventícias, fortemente fixadas ao substrato (Pittendrigh, 1948).

O velame ocorre em raízes de plantas terrestres e epífitas de Orchidaceae e Araceae, e funcionalmente atua como órgão de absorção de água (Poremhski & Barthlott 1995; Pita & Menezes 2002). O velame é constituído de uma a várias camadas de células e se comporta como esponja, requerendo água e nutrientes em movimento passivo, permitindo à raiz reter uma reserva de água e minerais temporária mais acessível (Benzing et al. 1982).

O velame foi observado em outras espécies de Bromeliaceae como *Aechmea fasciata* (Meyer 1940), *Vriesea swarizii* (Tomlinson 1969) e *Billbergia sanderiana* (Smith & Downs 1974), no entanto, devido ao espessamento progressivo das células corticais, que dificulta a distinção da hipoderme, o tecido do velame foi descrito por estes autores como córtex externo, sendo denominado de exoderme (Pita & Menezes 2002).

As espécies de *Tillandsia* de hábito epifítico apresentam rizomas com raízes intracorticais e da região basal do rizoma saem às raízes adventícias externas que aderem ao substrato. As raízes intracorticais estariam relacionadas à função de sustentação das plantas, enquanto as raízes adventícias externas apresentariam velame,

sendo atribuída a esta a função de armazenamento de água, sais minerais e proteção mecânica e, ainda, evitaria a transpiração excessiva. Dessa forma, estas raízes exercem as funções de fixação, suporte e absorção, que auxiliam a sobrevivência destas plantas em ambientes extremos (Segecin & Scatena 2004). Proença & Sajo (2008) verificaram a presença de velame nas raízes das 14 espécies de Bromeliaceae estudadas, incluindo representantes de hábitos terrestres e epífita. Silva & Scatena (2011) caracterizaram as estruturas anatômicas das raízes de nove espécies epífitas das três subfamílias de Bromeliaceae e novamente observaram a presença de velame em todas as espécies analisadas. Estes estudos mostraram a possibilidade das raízes das Bromeliaceae não atuarem apenas como órgão de fixação, mas, também, apresentarem funcionalidade na absorção de água e nutrientes. Evidencia-se a tendência recente de recharacterização da absorção dos órgãos vegetativos de bromélias, no entanto, ressalta-se a necessidade de estudos ecológicos e fisiológicos, confirmando a absorção radicular (Proença & Sajo 2008; Silva & Scatena 2011).

As bromélias, além da inegável importância ecológica, apresentam também destacado potencial ornamental e são amplamente cultivadas como plantas ornamentais e comercializadas no mercado de floricultura. Neste cenário a consideração sobre a funcionalidade de absorção dos órgãos vegetativos destas espécies torna-se relevante para se estabelecer as estratégias de manejo de cultivo destas plantas.

A utilização de bromélias na ornamentação deve-se a aspectos inerentes de grande parte dos representantes da família, sobretudo as características da morfologia floral, que apresentam flores e inflorescências com formas e cores vistosas e de alta durabilidade, o que facilita seu uso em decoração de interiores e projetos paisagísticos (Moreira et al. 2006). Entre os gêneros frequentemente cultivados como ornamentais destacam-se *Aechmea*, *Alcantarea*, *Billbergia*, *Guzmania*, *Neoregelia*, *Pitcairnia* e *Vriesea* (Souza & Lorenzi 2000).

No Brasil, o mercado de plantas ornamentais vem adquirindo notável desenvolvimento, caminhando para a implantação de um modelo internacional de qualidade, gestão da cadeia produtiva de flores e plantas ornamentais, gerando novas oportunidades de negócios para os polos emergentes de produção, distribuídos por todo o país (Junqueira & Peetz 2008).

No entanto, muitas são as dificuldades ainda encontradas pelo segmento, principalmente no que diz respeito a pesquisas específicas e tecnologias alternativas

para a atividade (Ottmann et al. 2008). A carência de pesquisas de espécies nativas com aspecto ornamental causa a subutilização do potencial que esta flora oferece (Fischer et al. 2007). A produção de bromélias para fins comerciais é recente e carece de informações que possam promover o aumento da produtividade e condição fitossanitária das plantas, mas já se sabe que a adubação equilibrada propicia plantas de melhor qualidade e resistentes a doenças e pragas (Kanashiro 2005). Desta forma, o desenvolvimento de melhores condições de crescimento para o cultivo de espécies nativas de elevado potencial ornamental se adéqua à demanda do segmento.

Em função dos questionamentos sobre o potencial de absorção do sistema radicular e capacidade que o órgão apresenta em promover o crescimento de espécies epífitas de bromélias, verificam-se situações discrepantes quanto à adubação no cultivo destas plantas. Andrade & Demattê (1999) observaram que 67% dos produtores da região Sudeste do Brasil e 50% dos produtores da região Sul, fornecem adubação, tanto foliar quanto radicular, para as bromélias cultivadas. A adubação somente no sistema radicular seria realizada por aproximadamente 16% dos produtores na região Sudeste, enquanto outros 17% optariam somente pela adubação via foliar. Estes valores seriam de 25% na região Sul, para cada cenário de fornecimento de adubo em órgãos isolados.

Kämpf (1992) recomenda que a adubação de espécies de bromélias formadoras de tanque seja realizada no próprio tanque, porém de maneira que propicie o transbordo da solução nutritiva, para o substrato alcançando as raízes. A autora descreve que as espécies epífitas são beneficiadas com a adubação radicular, desenvolvendo raízes de modo similar às espécies terrestres. Para esta adubação são utilizados adubos completos (macro e micronutrientes) e solúveis em água, em concentrações desde $1,0 \text{ g L}^{-1}$ (para plantas menores ou mais sensíveis, como *Guzmania* e algumas espécies de *Vriesea*) até $2,5 \text{ g L}^{-1}$ (para plantas grandes ou mais rústicas, como *Aechmea fasciata*). Tavares et al. (2013, dados não publicados) observaram maior eficiência de absorção de nutrientes pelo sistema radicular, quando comparado ao tanque em *Nidularium minutum* e que a presença do velame nas raízes da espécie poderia estar contribuindo na absorção de água e nutrientes pelas raízes da bromélia.

A nutrição mineral no cultivo atual de bromélias, na prática pode ser dividida em duas situações: 1 - os produtores de plantas para paisagismo, que realizam a adubação somente no sistema radicular, tanto no transplantio quanto em adubações anuais de manutenção; 2 - produtores de plantas para vaso em estufa, que utilizam somente a

fertirrigação por aspersão, com objetivo de fornecer os nutrientes diretamente no tanque das plantas, praticamente desconsiderando o sistema radicular como órgão de absorção.

Estes diferentes cenários de fornecimento de recursos para as bromélias epífitas em situação de cultivo se deve à falta de estudos científicos, quanto à contribuição do sistema radicular na absorção de água e nutrientes nesta situação e seus efeitos no crescimento das plantas.

No presente estudo foram selecionadas as espécies *Guzmania lingulata* e o cultivar *Vriesea* ‘Harmony’ plantas que apresentam elevado potencial ornamental e são extensivamente comercializadas como plantas de vaso.

Os gêneros *Guzmania* e *Vriesea* são nativos do Brasil e representantes da subfamília Tillandsioideae (Souza & Lorenzi 2000). *Guzmania* Ruiz & Pav. compreende 176 espécies. Seus representantes crescem como epífitas em áreas de florestas tropicais úmidas e fortemente sombreadas (Reilly et al. 2006; Benzing 2000). Apresentam folhas laminares sem espinhos, em roseta formando cisterna, inflorescência sobre haste ereta, compostas, com brácteas vivamente coloridas (verde, amarela, laranja, rósea e vermelha), que usualmente se estendem acima da roseta e as flores têm pétalas brancas ou vermelhas (Willians & Hodgson 1990; Paula 2000; Rocha 2002). *Vriesea* Lindl. é o segundo maior gênero na subfamília Tillandsioideae e o terceiro na família Bromeliaceae com 187 espécies (Benzing 2000). A área de distribuição geográfica das espécies varia amplamente, ao longo de toda a costa Atlântica brasileira, de norte ao sul, com pontos de endemismo. Seus representantes são encontrados especialmente em áreas sombreadas e úmidas da Mata Atlântica, mas também são comuns em ambientes abertos como campos rupestres e campos de altitude, principalmente na forma epifítica (Costa et al. 2009; Favoreto & Farra 2013). *Vriesea* apresenta a formação de tanque e suas folhas não contém espinhos, assim como as espécies de *Guzmania*; e em geral, suas inflorescências são vistosas e coloridas, justificando o amplo cultivo destas espécies (Reilly et al. 2006).

As espécies selecionadas para este estudo apresentam o hábito epifítico. *Guzmania lingulata* é nativa do Brasil, apresentando até 30 centímetros de altura, folhas verde-claras, formando roseta e uma grande inflorescência com coloração do vermelho ao laranja (Rocha 2002; Reilly et al. 2006). *Vriesea* ‘Harmony’ é um cultivar cujo nome é aceito pela “*Royal Horticultural Society*”, apresenta altura de 30 a 60 cm, suas folhas

formam roseta e a inflorescência de coloração vermelha apresenta aproximadamente 15 cm de comprimento e duração de quatro a seis semanas.

Desta forma, considerando as lacunas existentes no conhecimento, sobre o potencial de absorção de recursos essenciais para o crescimento vegetal pelo sistema radicular de bromélias epífitas e o reflexo que tais considerações podem gerar na compreensão destas plantas em situações de cultivo, os objetivos deste estudo foram avaliar a capacidade de absorção do sistema radicular das bromélias epífitas ornamentais *G. lingulata* e *V. 'Harmony'*, verificando se este órgão apresenta funcionalidade para a manutenção do status hídrico e nutricional de nitrogênio, assim como garantir o crescimento e as respostas fotossintéticas destas plantas em situação de cultivo.

2. Referências

- Andrade, F.S.A., Demattê, M.E.S.P. 1999. Estudo sobre produção e comercialização de bromélias nas regiões Sul e Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental* 5: 97-110.
- APG III. 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Benzing, D.H. 1973. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *The Quarterly Review of Biology* 48: 277-290.
- Benzing, D.H. 1976. Bromeliad trichomes: structure, function and ecological significance. *Selbyana* 1: 330-348.
- Benzing, D.H. 1987. Vascular epiphytism: taxonomy participation and adaptive diversity. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 74: 183-204.
- Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes: general biology and related biota*. Cambridge, University Press Cambridge.
- Benzing, D.H. 2000. *Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation*. Cambridge, Cambridge University Press, Cambridge.
- Benzing, D.H. 2004. Vascular epiphytes. In Lowman, M.D., Rinker, H.B. *Forest canopies*. 2ª edição. Academic Press. p. 544.
- Benzing, D.H., Burt, K.M. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97: 269-279.

- Benzing, D.H., Dahle, C.E. 1971. The vegetative morphology, habitat preference and water balance mechanisms of the bromeliad *Tillandsia ionantha* Planch. The American Midland Naturalist 85:11-21.
- Benzing, D.H., Henderson, K., Kessel, B., Sulak, J. 1976. Absorptive capacities of bromeliad trichomes. American Journal of Botany 63: 1009-1014.
- Benzing, D.H., Ott, D.W. 1981. Vegetative reduction in epiphytic Bromeliaceae and Orchidaceae: its origin and significance. Biotropica 13: 131-140.
- Benzing, D.H., Ott, D.W., Friedman, W.E. 1982. Roots of *Sobralia macrantha* (Orchidaceae): structure and function of the velamen-exodermis complex. American Journal of Botany 69: 608-614.
- Costa, A.F., Rodrigues, P.J.F.P., Wanderley, M.G.L. 2009. Morphometric analysis and taxonomic revision of the *Vriesea paraibica* complex (Bromeliaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 159: 163-181.
- Favoreto, F.C., Faria, A.N.G. 2013. First distribution record of *Vriesea correia-araujo* E. Pereira and I. A. Penna (Bromeliaceae: Tillandsioideae) for the Espírito Santo state, southeastern Brazil. Check List 9: 081–082.
- Fischer, S.Z., Stumpf, E.R.T., Heiden, G., Barbieri, R.L., Wasum, R.A. 2007. Plantas da flora brasileira no mercado internacional de floricultura. Revista Brasileira de Biociências 5: 510-512.
- Freschi, L., Takahashi, C.A., Cambui, C.A., Semprebom, T.R., Cruz, A.B., Miotto, P.T., Versieux, L.M., Calvente, A., Latansio-Aidar, S.R., Aidar, M.P.M., Mercier, H. 2010. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. Journal of Plant Physiology 167: 526–533.
- Givnish, T.J., Barfuss, M.H.J., Ee, B.V., Riina, R., Schulte, K., Horres, R., Gonsiska, P.A., Jabaily, R.S., Crayn, D.M., Smith, J.A.S., Winter, K., Brown, G.K., Evans, T.M., Holst, B.K., Luther, H., Till, W., Zizka, G., Berry, P.E., Sytsma, K.J. 2011. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from an eight-locus plastid phylogeny. American Journal of Botany 98: 872-895.
- Junqueira, A.H., Peetz, M.S. 2008. Mercado interno para os produtos da floricultura brasileira: características, tendências e importância socioeconômica recente. Revista Brasileira de Horticultura Ornamental 14: 37-52.

- Kämpf, A.N. 1992. Cultivo de bromélias. In: C.E.F., Castro, B.L.D. Angelis, L.P.P. Moura, R.B.A. Silveira, G. Angelis Neto, N.T. Sato (Coord.). Manual de Floricultura. SBFPO, Maringá, pp. 201-211.
- Kanashiro, S. 2005. Nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio e o crescimento de plântulas de *Aechmea Blanquetiana* (Baker) L.B. Smith *in vitro*. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Kersten, R.A. 2010. Epífitas vasculares - Histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. *Hoehnea* 37: 9-38.
- Meyer, L. 1940. Zur anatomie und entwicklungsgeschichte der Bromeliaceenwurzeln. *Planta* 31:4 92-522.
- Moreira, B.A., Wanderley, M.G.L., Barros, M.A.V.C. 2006. Bromélias: Importância ecológica e diversidade. Taxonomia e Morfologia. Estágio de Docência. Instituto de Botânica, São Paulo.
- Nobel, P.S., De La Barrera, E. 2004. CO₂ uptake by the cultivated hemiepiphytic cactus, *Hylocereus undatus*. *Annals of Applied Biology* 144: 1-8.
- Oliveira, R.R. 2004. Importância das bromélias epífitas na ciclagem de nutrientes da Floresta Atlântica. *Acta Botanica Brasilica* 18: 793-799.
- Ottmann, M.A., Fogaça, L.A., Borsatto, R.S., Ribas, K.C.Z., Koehlers, H.S., Fone, N.N. 2008. Por que estudar a produção de plantas ornamentais? O caso catarinense. *Revista Brasileira de Horticultura Ornamental* 14: 85-90.
- Paula, C.C. 2000. Cultivo de Bromélias. Aprenda Fácil. Viçosa.
- Pita, P.B., Menezes, N.L. 2002. Anatomia da raiz de espécies de *Dyckia* Schult. f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 25-34.
- Pittendrigh, C.S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I- The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- Porembski, S., Barthlott, W. 1995. On the occurrence of a velamen radicum in Cyperaceae and Velloziaceae. *Nordic Journal of Botany* 15: 625-629.
- Proença, S.L., Sajo, M.G. 2008. Rhizome and root anatomy of 14 species of Bromeliaceae. *Rodriguésia* 59: 113-128.

- Quaresma, A.C., Jardim, M.A.G. 2013. Fitossociologia e Distribuição Espacial de Bromélias epifíticas em uma Floresta de Várzea Estuarina Amazônica. *Revista brasileira de Biociências* 11: 1-6.
- Reilly, B., Stenhouse, R., Upton, D., Reilly, S., Blundell, P. 2006. Starting with Bromeliads - A Guide to the Growing of Bromeliads. Bromeliad Society of Queensland Inc., Queensland.
- Rocha, P.K. 2002. Desenvolvimento de Bromélias em ambientes protegidos com diferentes alturas e níveis de sombreamento. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Segecin, S., Scatena, V.L. 2004. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 253-260.
- Silva, I.V., Scatena, V.L. 2011. Anatomia de raízes de nove espécies de Bromeliaceae (Poales) da região amazônica do estado de Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25: 618-627.
- Smith, L.B., Downs, R.J. 1974. Pticaírnioideae. *Flora Neotropica*. (monograph 14 part 1). Hafner Press, New York.
- Souza, V.C., Lorenzi, H. 2000. Botânica Sistemática – Guia ilustrado para identificação das famílias Fanerogamas nativas e exóticas do Brasil, baseado em APGII. Instituto Plantarum de estudos da Flora, São Paulo.
- Tomlinson, P.B. 1969. Commelinales-Zingiberales. *In*: C.R. Metcalfe (ed.). *Anatomy of the monocotyledons*. Clarendon Press, Oxford, pp. 1-446.
- Williams, B., Hodgson, I. 1990. Growing Bromeliads. Christopher Helm, London.
- Zotz, G., Thomas V. 1999. How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany* 83: 183-192.

Capítulo II - Potencial de absorção dos órgãos vegetativos das bromélias epífitas ornamentais *Guzmania lingulata* e *Vriesea 'Harmony'*

1. Introdução

A disponibilidade hídrica é um importante fator que influencia tanto na produção das culturas como no ambiente natural, sendo que a escassez de água é o fator abiótico mais importante no habitat epifítico e a aridez exclui competitivamente a maioria das espécies epífitas vasculares (Fageria 1998; Zott & Hietz 2001; Kersten 2010).

As raízes exercem, na grande maioria das plantas, papel primordial na absorção de água a partir do solo, compensando a perda de água que ocorre das folhas para a atmosfera na forma de vapor d'água pela transpiração, durante a absorção de CO₂ para o processo fotossintético (Weatherley 1982).

Apesar de estudos aludirem sobre a competência de absorção de água e nutrientes pelo sistema radicular de bromélias epífitas (Kämpf 1984; Kämpf 1992; Segecin & Scatena 2004; Proença & Sajo 2008; Silva & Scatena 2011), na literatura, o mais usual é a desconsideração do órgão na manutenção do status hídrico da planta, principalmente nas epífitas da subfamília Tillandsioideae, sendo recorrente a descrição da transferência desta função para as folhas, possibilitada pela ação conjunta do tanque que propicia o armazenamento hídrico e dos tricomas foliares que promovem a absorção de água e estão presentes na base das folhas (Benzing et al. 1976; Benzing 1990; Martin 1994).

Assumindo que o potencial hídrico do tanque é mais alto do que o da lâmina foliar, à água irá mover-se em direção ao potencial hídrico menor da folha, induzido pela transpiração. A condutividade hidráulica da folha de *Guzmania lingulata*, bromélia com tanque, é baixa devido a características estruturais, tanto na via axial como nas radiais do fluxo de água na folha. As estreitas traqueídes e infrequentes nervuras levam a baixa condutância axial, enquanto que a espessa lignificação dos feixes das células da bainha e as paredes celulares suberizadas restringem o fluxo da água na direção radial. A baixa condutância hidráulica da folha não estaria associada à restrição de fornecimento hídrico do tanque, pois a região apresenta traqueídes maiores e mais permeáveis à água quando comparadas aos da lâmina foliar. A baixa condutividade hidráulica foliar e as características anatômicas estão de acordo com o uso

extremamente conservador da água, recurso limitado e intermitente para as bromélias epífitas (North et al. 2013).

Nas plantas, de maneira geral, o déficit hídrico decorrente da seca, se estabelece quando a absorção de água pelo sistema radicular não consegue atender as demandas da planta, sendo caracterizado pela redução do conteúdo hídrico, turgor, potencial hídrico total, murcha, fechamento dos estômatos e decréscimo na expansão celular e crescimento (Fan et al. 2006; Shao et al. 2008).

O crescimento celular e a fotossíntese são os primeiros processos a serem afetados pelo déficit hídrico, resultando em prejuízos ao crescimento vegetal. Estes processos podem ser afetados por efeitos diretos como o decréscimo da disponibilidade de CO₂ causada pela limitação da difusão através dos estômatos e do mesófilo ou alterações do metabolismo fotossintético ou podem surgir como efeitos secundários normalmente do estresse oxidativo (Chaves et al. 2009; Sanches 2012).

O crescimento celular é inibido pelo estresse hídrico e varia com as alterações na estrutura e remodelação da parede celular. Este será mais afetado do que a divisão celular e vários processos fisiológicos e bioquímicos que também são reduzidos, como a fotossíntese, respiração, translocação, absorção de íons, carboidratos e metabolismo de nutrientes (Hsiao 1973; Gribaa et al. 2013). O crescimento é mais sensível à seca que os processos fisiológicos, devido à redução da pressão de turgescência, desta forma o estresse hídrico suprime a expansão e crescimento celular devido à baixa pressão de turgor (Shao et al. 2008).

O estresse hídrico provoca não apenas alterações em curto prazo para a fisiologia das plantas, mas também pode levar a perda das folhas, resultando no perecimento de partes do indivíduo ou até mesmo na morte da planta inteira (Zotz & Tyree 1996). Mesmo o estresse não prolongado é suficiente para afetar a fotossíntese, podendo reduzir o desenvolvimento da superfície foliar, pois dependendo do índice de área foliar, pode-se ter a redução na produção de matéria seca interferindo na assimilação de CO₂, estabelecendo a relação no rendimento da planta (matéria seca) com o déficit hídrico (Hsiao 1973).

A extensão da deficiência hídrica, a velocidade do seu desenvolvimento e a irradiância são os principais aspectos que afetam a fotossíntese em situação de déficit hídrico. Um estresse moderado prejudica a fotossíntese, principalmente pela limitação estomática por causa do fornecimento de dióxido de carbono; enquanto que o déficit

hídrico mais severo inibe a fotossíntese devido à redução no volume da célula que contém cloroplasto, alterando o ciclo de Calvin. Esta redução interage com a velocidade de desenvolvimento do déficit hídrico, uma vez que taxas mais lentas permitirão o processo de aclimação. A irradiância irá desempenhar papel importante, pois quando a fotossíntese é limitada, a entrada resultante do excesso de energia de excitação pode ter efeitos de curto e longo prazo em relação aos mecanismos fotoprotetores e de fotoinibição (Smirnoff 1993).

A natureza e a extensão dos efeitos do déficit hídrico sobre as plantas dependem da intensidade e duração do estresse, bem como da capacidade, geneticamente determinada, da espécie em lidar com o meio ambiente (Sanches 2012).

A adesão do metabolismo ácido das crassuláceas, conhecido como metabolismo CAM, enquadra-se como uma das estratégias associadas à prevenção ao estresse, adotada por muitas espécies de clima seco ou que estão em ambientes que passem por frequentes oscilações nos fatores abióticos como o que ocorre com as epífitas (Martin 1994).

A importância do metabolismo CAM, nestas condições, pode ser atribuída à capacidade que estas plantas apresentam em conservar a água enquanto assimilam CO₂, através da habilidade de fixarem CO₂ atmosférico à noite, quando a perda de água pela transpiração é menor, e manterem os estômatos fechados durante o dia, período que a transpiração seria mais alta, proporcionando o aumento na eficiência do uso da água, quando comparado com espécies C3 (Winter et al. 2005). Espécies denominadas de C3/CAM intermediárias, apresentam a reversibilidade entre a fotossíntese C3 e a CAM, respondendo a condições do ambiente como déficit hídrico. Em Bromeliaceae a espécie *Guzmania monostachia* é a mais utilizada para estudos visando observar esta alternância de metabolismo (Maxwell et al. 1999; Freschi et al. 2010; Lüttge 2010).

A fotossíntese CAM apresenta quatro fases, que estão intimamente relacionadas (Osmond 1978). Na fase I ocorre a fixação noturna de CO₂ pela enzima PEPC (fosfoenolpiruvato carboxilase) e a estocagem de ácidos orgânicos no vacúolo. Isto ocorre, sobretudo pela alta afinidade que esta enzima apresenta com o substrato de carbono inorgânico HCO₃, facilitando a aquisição de carbono inorgânico e a produção de ácidos orgânicos, principalmente malato e ácido málico. A fase II é transitória para o período da manhã e tanto a enzima PEPC como a Rubisco (ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase) estão ativas, mas com a diminuição no funcionamento da PEPC

e o aumento da Rubisco. Na fase III, durante o dia com os estômatos fechados, ocorre à remobilização dos ácidos orgânicos dos vacúolos e a descarboxilação no citossol ou nas mitocôndrias com a entrada de CO₂ no ciclo de Calvin. Com essa descarboxilação ocorre o rápido acúmulo das concentrações internas de CO₂, o que leva ao fechamento estomático. A fase IV ocorre quando a fase III esgota o armazenamento noturno dos ácidos orgânicos. Nesta fase, os estômatos abertos à tarde, na parte final do período de luz, o CO₂ é absorvido da atmosfera e fixado diretamente pela Rubisco (Osmond 1978; Lüttge 2002; Lüttge 2010).

As fases do CAM podem ser moduladas como respostas ao estresse ambiental. Neste aspecto seis parâmetros são os mais importantes para o metabolismo CAM: CO₂, temperatura, água, nutrientes, salinidade e irradiância, sendo que muitas vezes no ambiente natural estes fatores se inter-relacionam. Dependendo da intensidade do estresse ou da dinâmica do ambiente, podem ocorrer alterações em dois níveis: na expressão da plasticidade nas fases de CAM ou na plasticidade dos modos de CAM (Lüttge 2004; Lüttge 2010).

A água é um dos principais fatores que regulam a plasticidade, sendo que quando as plantas CAM estão expostas a suprimento adequado de água, expressam as quatro fases descritas. No entanto, se expostas ao déficit hídrico, à fase IV é a primeira a ser reduzida e cada vez mais suprime a fase II, pois estas são as que apresentam maior sensibilidade às mudanças no ambiente. Com déficit hídrico mais severo, a fase I é reduzida e os estômatos passam a permanecer fechados, também, à noite. Sobre algumas condições pode ainda ocorrer reciclagem de CO₂ de respiração noturna via PEPC e ácidos orgânicos vacuolares. Sob estas circunstâncias as plantas passam a serem consideradas como CAM-idling e ao se restabelecer as condições adequadas de suprimento hídrico, as plantas retornam a efetiva absorção de CO₂, expressando as quatro fases do CAM (Lüttge 2010).

Assim, como as fases do CAM, a expressão da plasticidade dos modos, também podem ser consideradas como respostas ao ambiente. O primeiro modo pode-se considerar as plantas tipicamente CAM, que apresentam as quatro fases, restringindo a abertura dos estômatos e a absorção de CO₂ aos períodos noturnos e apresenta grande oscilação diurna dos ácidos orgânicos. O segundo modo seria o CAM-idling, que como descrito, ocorre quando as plantas estão expostas a estresse hídrico e apresentam modificação nas expressões das fases, resultando no fechamento contínuo dos

estômatos, suspensão das trocas gasosas e a continua, porém pequena flutuação diurna de ácidos orgânicos devido à reciclagem interna do CO_2 . O terceiro modo seria CAM-cycling em que os estômatos permanecem fechados durante a noite e a respiração de CO_2 é reciclada com formação e armazenamento de ácidos orgânicos. Os estômatos abrem no período diurno, constituindo o tipo de fotossíntese C3 com absorção e fixação de CO_2 via Rubisco e com o armazenamento de ácidos orgânicos fornecendo suprimento de CO_2 . O CAM-idling pode ser considerado como uma forma muito forte de CAM, enquanto o CAM-cycling seria um CAM fraco. O quarto modo seria as plantas C3/CAM intermediárias, abrangendo uma característica muito importante da plasticidade, pois apresentam a reversibilidade entre a fotossíntese C3 e a CAM (Sipes & Ting 1985; Lüttge 2004; Lüttge 2010).

A determinação de ciclos fotossintéticos, assim como, estudos sobre síntese e alocação de carboidratos e aspectos relacionados à fotossíntese como a eficiência do uso da água pela planta tem sido realizados com auxílio da técnica de isótopos estáveis de carbono, que tem se apresentado como uma ferramenta útil para estudos fisiológicos (Silva et al. 2010). A utilização do carbono deve-se a particularidades, como as razões naturais dos isótopos ^{12}C e ^{13}C (aproximadamente 99% de ^{12}C e 1% de ^{13}C na atmosfera), a efetiva participação do elemento em processos fisiológicos vitais dos vegetais e a discriminação isotópica ocorrida ao longo das etapas da fotossíntese, assim como nas diferentes rotas bioquímicas da produção de carboidratos (Ducatti 2012).

As plantas têm menos ^{13}C do que o CO_2 atmosférico, o qual é utilizado para a fotossíntese; portanto, são "empobrecidas" de ^{13}C em relação à atmosfera. Esta depleção é causada por processos enzimáticos e físicos, que discriminam o ^{13}C em favor do ^{12}C . A discriminação varia entre plantas utilizando diferentes vias fotossintéticas e é influenciada por fatores como a difusão do CO_2 , a atividade das enzimas Rubisco e PEP carboxilase e os processos de abertura e fechamento estomático (Marshall et al. 2007; Ducatti 2012).

As plantas C3 apresentam valores de razão isotópica que variam de -22 a -34‰ e valores de discriminação de 13 a 22‰, devido à discriminação que ocorre na difusão do CO_2 pelos estômatos até os cloroplastos, a diferença nas concentrações externas e internas de CO_2 e pela ação da enzima Rubisco. O isótopo $^{12}\text{CO}_2$ é mais leve e apresenta maior difusão, resultando na maior discriminação do ^{13}C pela Rubisco. Desde o estágio inicial (estômatos) até a formação dos compostos de carbono, ocorre a preferência pelas

moléculas de $^{12}\text{CO}_2$. As plantas do ciclo C4 apresentam diferenças nos processos de incorporação do carbono, quando comparadas as de ciclo C3 e, com isso, os seus valores de razões isotópicas variam de -9 a -16‰ e as discriminações isotópicas de 4 a 8‰. O mecanismo de concentração de CO_2 , apresentado por essas plantas, a formação do HCO_3^- e sua incorporação pela enzima PEP-carboxilase, que apresenta menor discriminação do ^{13}C , quando comparada com a Rubisco, são fatores adicionais aos que ocorrem em plantas C3, que devem ser considerados para a discriminação. As plantas caracterizadas como CAM obrigatórias apresentam mecanismos de incorporação e fixação de CO_2 semelhantes aos de plantas C4, diferenciando das plantas C4 por ocorrer à separação espacial da fixação do CO_2 , enquanto que em CAM esta separação é temporal. Neste sentido, os valores de razão e discriminação isotópica seriam próximos aos apresentados pelas plantas C4. Plantas C3/CAM facultativas podem compartilhar os valores isotópicos dos dois grupos, dependendo das condições ambientais a que estão expostas e do ciclo fotossintético que estão operando, variando as razões isotópicas entre -11 a -29‰ e discriminação isotópica de 8 a 13‰ (Ducatti 2012).

A discriminação isotópica ainda pode ser utilizada como alternativa para a análise dos efeitos de estresses, que afetem a disponibilidade do CO_2 , como o déficit hídrico. A diminuição da discriminação isotópica está associada à manutenção do status hídrico elevado da planta, devido ao controle estomático ou ao sistema radicular desenvolvido, que resulta consequentemente em maior eficiência no uso de água (Pimentel 1998).

Nos últimos anos, a reunião de considerável volume de estudos (Kämpf 1984; Kämpf 1992; Pita & Menezes 2002; Segecin & Scatena 2004; Proença & Sajo 2008; Winkler & Zotz 2009; Silva & Scatena 2011; Dettke & Milaneze-Gutierrez 2014) tem apontado em direção contrária à ideia preestabelecida na literatura quanto a não funcionalidade do sistema radicular em Bromeliaceae (Benzing & Burt 1970; Benzing et al. 1976; Brighigna et al. 1992; Pierce et al. 2001; Benz & Martin 2006; Li et al. 2015). Portanto, observa-se a necessidade de estudos visando especificamente o potencial deste órgão para a absorção de água, nutriente e a manutenção do crescimento de espécies epífitas.

Assim, considerando-se a insuficiência de informações quanto à funcionalidade do sistema radicular das bromélias epífitas na capacidade de absorção de água, o presente estudo teve como objetivo testar a hipótese de que o sistema radicular das

bromélias epífitas *Guzmania lingulata* e *Vriesea* 'Harmony' é tão eficiente quanto a estrutura do tanque para garantir a manutenção do status hídrico, crescimento e resposta fotossintética, em contraposição às bromélias expostas ao déficit hídrico, que induziria a diminuição dos parâmetros de crescimento e resposta fotossintética, bem como possivelmente induziria a alternância do metabolismo C3 para CAM.

2. Material e Métodos

2.1. Cultivo e exposição das plantas aos tratamentos

Plantas com aproximadamente seis meses de idade obtidas com produtor de mudas das variedades comerciais de *Guzmania lingulata* (19,10 folhas, 37,40 g massa de matéria fresca total e 5,13 g massa de matéria seca total, n=10) e *Vriesea* 'Harmony' (20,90 folhas, 56,70 g massa de matéria fresca total e 7,09 g massa de matéria seca total, n=10) foram cultivadas em vaso de polietileno preto, com capacidade de 1,25 L, contendo casca de *Pinus* compostada como substrato.

O experimento foi conduzido em casa de vegetação do Núcleo de Pesquisa em Plantas Ornamentais do Instituto de Botânica, São Paulo, SP, nas coordenadas 23° 30' S e 46° 40' W, localizada a cerca de 770 m acima do nível do mar.

Visando estudar as respostas de *G. lingulata* e *V. 'Harmony'* submetidas a diferentes regimes hídricos, o experimento foi montado em delineamento experimental inteiramente casualizado no fatorial 5 x 3, constituído de cinco tratamentos e três intervalos de tempo, contando com oito plantas por parcela, totalizando 120 indivíduos de cada variedade. As plantas do tratamento Controle receberam 200 mL de água no sistema radicular (capacidade de campo do substrato) e 20 mL no tanque das plantas (capacidade máxima sem escoamento da água no substrato); no tratamento Raiz, as plantas receberam 200 mL de água no sistema radicular e 0 mL no tanque; no tratamento Tanque as plantas receberam 0 mL de água no sistema radicular e 20 mL no tanque; no tratamento Seca as plantas não foram regadas durante o experimento e as plantas do tratamento Reidratação ficaram sem rega, tanto no tanque como na raiz, nos primeiros 60 dias, quando então foram regadas semanalmente com 200 mL de água no substrato e 20 mL no tanque, até o final do experimento. As plantas foram coletadas e analisadas aos 30, 60 e 90 dias de cultivo.

2.2. Condições ambientais da casa de vegetação

A exposição das plantas de *G. lingulata* e *V. 'Harmony'* aos diferentes regimes hídricos, assim como a mensuração da temperatura e umidade relativa do ar iniciou-se na segunda semana de janeiro de 2014. O valor médio do PAR (radiação fotossinteticamente ativa) da casa de vegetação foi mensurado com o equipamento Li-Cor LI-250A (Bioscience) ao longo do dia. Os valores das medições de temperatura (°C) e umidade relativa do ar (%) observados no período de experimentação foram monitorados com o auxílio de termohigrômetro (Mod. PD002, Tomate) instalado na área de experimentação.

2.2. Parâmetros de crescimento

2.2.1. Biometria

Foram avaliadas as variáveis Número de folhas, Altura das plantas (mensurada com régua graduada em centímetros, posicionada no sentido vertical, tomando-se a medida do nível do substrato à extremidade superior da folha mais alta), Diâmetro do caule (determinado com paquímetro digital em milímetros), Diâmetro da roseta (mensurada com régua graduada em centímetros, posicionada de maneira a medir a maior distância entre duas folhas opostas) e área foliar (AF) em cm² medida no equipamento Li-3100 Area Meter (Li-Cor Biosciences).

2.2.2. Biomassa

As plantas foram seccionadas em partes, dividindo-as em folhas, caule e raízes para obtenção da parte aérea e sistema radicular. Os valores de massa de matéria fresca foram obtidos através da pesagem em balança digital de cada órgão isoladamente e total, e a relação entre a massa de matéria da raiz e da parte aérea. Após a pesagem, o material foi colocado em sacos de papel Kraft e seco em estufa a 45 °C, até atingir peso constante para a determinação da massa de matéria seca.

2.3. Parâmetros Fisiológicos

2.3.1. Eficiência fotossintética

Foi utilizado o analisador de gases infravermelho (IRGA) modelo LCpro-SD (ADC BioScientific Ltd.) em sistema aberto, no período entre 8 h às 11 h, medindo três plantas de cada tratamento durante três dias consecutivos. Foram realizadas curvas

AxDFFFA da RFA ascendentes na quarta folha, totalmente expandida na região mediana, nas intensidades luminosas de 0, 50, 200, 500, 700, 1.000 e 1.200 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ em todos os tratamentos. Cada ponto da curva representou a média de dez repetições para cada intensidade luminosa. As análises foram realizadas sempre no mesmo horário do dia.

A partir dos valores das medidas instantâneas das taxas de assimilação líquida do carbono (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e das diferentes intensidades luminosas utilizadas, foram calculados os valores de fotossíntese líquida máxima, respiração no escuro, ponto de saturação e ponto de compensação luminosa, determinado a partir de modelo de ajuste de curva apresentado por Lobo et al. (2013).

2.3.2. Fluorescência da clorofila *a*

As medidas de fluorescência foram realizadas na quinta folha totalmente expandida, conforme o método do pulso de saturação (Schreiber et al. 1994) em folhas pré-adaptadas ao escuro, utilizando-se fluorômetro de pulso modulado modelo OS5p-Modulated Fluorometer (Opti-Sciences). Foram determinados os valores de fluorescência inicial (F_0) e máxima (F_m), após indução de escuro total através de cliques foliar pinçados nas folhas durante 60 minutos. A eficiência quântica potencial do fotossistema II (FSII) foi calculada pela equação: $FSII = F_v/F_m$, sendo F_v a fluorescência variável calculada pela equação $F_v = F_m - F_0$.

2.3.3. Teor de umidade do substrato (U%)

O teor de água do substrato dos vasos foi medido com o sensor de capacitância Theta probe, modelo ML2x (Delta-T Devices Ltd., Cambridge).

2.3.4. Teor Relativo de Água (TRA)

Uma secção mediana da quinta folha totalmente expandida de três indivíduos submetidos aos tratamentos foi coletada e imediatamente pesada (g) em balança digital analítica para a obtenção da massa de matéria fresca da folha (MMFF). Em seguida, a secção foi submersa por 24 h em Becker, contendo água destilada e pesada novamente para obtenção da massa de matéria túrgida da folha (MMTF). Posteriormente, o material foi colocado em estufa a 60 °C durante 72 h para a obtenção da massa de matéria seca

da folha (MMSF). O teor relativo de água (TRA) foi calculado pela fórmula: TRA (%) = (MMFF-MMSF/MMTF-MMSF).100 (Weatherley 1950).

2.3.5. Discriminação isotópica do Carbono

A discriminação isotópica de carbono foi realizada com medidas em espectrômetro de massa de razão isotópica (IRMS) no Centro de Isótopos Estáveis do Instituto de Biociências (CIE/IB), da Universidade Estadual Paulista (UNESP), Botucatu/SP. As folhas de cada tratamento foram secas em estufa a 60 °C, durante 72 horas. Após serem retiradas da estufa, as amostras foram moídas em moinho criogênico à temperatura de -196 °C, durante três minutos e em alta frequência, para a obtenção do material homogêneo de finíssima granulometria.

As partículas resultantes foram pesadas (50-60 µg para análise de $\delta^{13}\text{C}$) e colocadas em cápsulas de estanho. A seguir, foram submetidas à combustão total sob fluxo contínuo de Hélio a 1.020 °C, através de analisador elementar, acoplado ao espectrômetro de massa de razões isotópicas ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), com erro analítico de 0,2 ‰.

As razões isotópicas das amostras analisadas em triplicata foram expressas em delta per mil (‰) da razão isotópica da amostra em relação aos padrões internacionais Pee Dee Belemnite (PDB) para o elemento carbono, de acordo com a expressão: $\delta\text{‰}$ (amostra/padrão) = [(Ramostra – Rpadrão)/Rpadrão].10³, onde: R = representa a razão entre o isótopo mais pesado e o mais leve, no caso $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. A partir destes valores foram calculadas os valores de discriminação isotópica (Δ) e razão entre a pressão interna e a pressão atmosférica de CO₂ (p_i/p_a), com auxílio das seguintes expressões respectivamente;

$$\Delta = (\delta_a - \delta_p) / (1 + \delta_p)$$

Onde δ_a e δ_p representam a composição isotópica do ar (-8‰) e da planta, respectivamente.

$$p_i/p_a = (\Delta - a) / (b - a)$$

Onde a corresponde à discriminação resultante da difusão mais lenta do $^{13}\text{CO}_2$ no ar (4,4‰) e b, a discriminação líquida na carboxilação ($\approx 27\text{‰}$) pela atividade da Rubisco (Farquhar et al., 1982).

2.3.6. Determinação da Acidez Titulável

A determinação do acúmulo de acidez noturna foi realizada utilizando-se 0,2 g de massa de matéria fresca da região mediana de folhas coletadas no período da manhã (6h) e da noite (20h) de duas plantas por tratamento. As amostras foram fragmentadas e fervidas com 20 ml de água destilada por 10 minutos e em seguida maceradas por 3 minutos. O macerado foi filtrado em papel do filtro (589² white ribbon, Schleicher & Schuell). O conjunto de amostras (coletas diurnas e noturnas) teve os volumes iguais e na solução resultante foram adicionados 50 ml de fenolftaleína. A solução foi analisada quanto à acidez por meio da titulação de NaOH, até a mudança de cor da solução para rosa forte e concomitante elevação do pH a 9. O volume de NaOH necessário para a titulação foi utilizado para o cálculo da acidez e expressos como descrito em Tamaki & Mercier 1997.

2.3.7. Teores de Pigmentos Fotossintéticos

O conteúdo de pigmentos fotossintetizantes foi obtido da região mediana as quinta folha totalmente expandida de três plantas de cada tratamento, onde 0,150 g de massa de matéria fresca foram trituradas em 10,0 mL de álcool etílico 96%, centrifugadas a 10.000 rpm por 10 minutos a 2 °C e analisadas em espectrofotômetro (Shimadzu UV-1800, Japão) nos comprimentos de onda $\lambda = 649$ nm (clorofila *a*) e 665 nm (clorofila *b*), segundo o método descrito por Pignata et al. (2002). Os resultados foram expressos em mg g⁻¹ de massa de matéria fresca. As concentrações de clorofilas *a* e *b* foram calculadas com base em Wintermans & De Mots (1965) e expressos em mg g⁻¹ de massa de matéria seca. Também, foram calculadas a razão da clorofila *a/b* e clorofila total.

2.3.8. Análise Estatística

Os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias comparadas através do teste Tukey ($p \leq 0,05$). As análises foram realizadas no programa estatístico Sisvar, versão 5.0.

3. Resultados e Discussão

O valor médio do RFA (radiação fotossinteticamente ativa) no interior da casa de vegetação, onde foram cultivadas as plantas, foi de 531,46 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Os primeiros 30 dias de experimentação durante os meses de janeiro e fevereiro de 2014, corresponderam ao período que apresentou as maiores médias de temperatura (31,3 °C) e maior amplitude térmica (29,1 °C, apresentando valores máximo e mínimo de 45,9 e 16,8 °C, respectivamente). Aos 90 dias, a média dos valores médios de temperatura foi de 24,6 °C e menor amplitude térmica, quando comparado aos primeiros 30 dias, no valor de 16,8 °C (máxima de 33 e mínima de 16,3 °C) (Figura 1A).

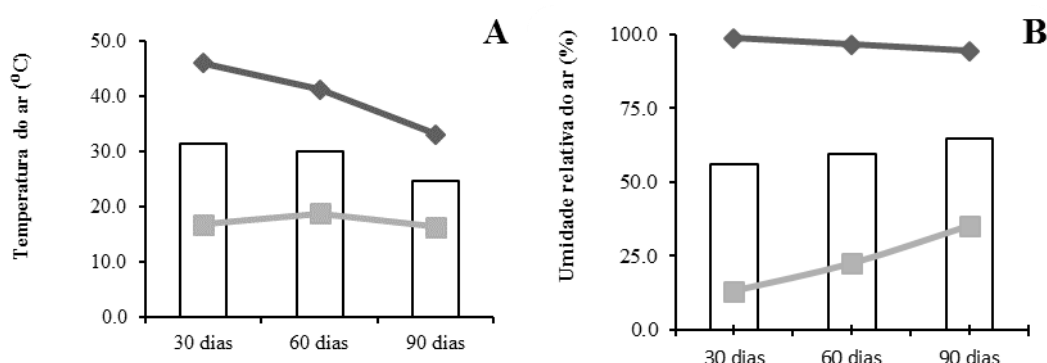


Figura 1. Valores médios (■), máxima (◆) e mínima (■) da temperatura do ar (A) e valores médios (■), máxima (◆) e mínima (■) da umidade relativa do ar (B) no interior da casa de vegetação do Núcleo de Pesquisas em Plantas Ornamentais do IBt/SP no período de experimentação.

Aos 30 dias de exposição à média de umidade relativa do ar foi de 56%, com variação entre os valores máximos (98,8%) e mínimos (13,3%). Aos 90 dias o valor médio de umidade relativa do ar foi de aproximadamente 65% e redução na variação entre valores máximos (94,5%) e mínimos (35,4%) (Figura 1B).

O período de cultivo das plantas aos diferentes regimes hídricos na casa de vegetação foi marcado por temperaturas elevadas, principalmente no início da experimentação e a baixos valores de umidade relativa do ar. Mensurar esses parâmetros torna-se importante, pois estão vinculados ao processo da evapotranspiração, afetando o equilíbrio hídrico das plantas e provocando desequilíbrio entre a demanda evaporativa e a capacidade do sistema radicular em absorver água e nutrientes. Baixos valores de umidade relativa do ar combinados com altas temperaturas

podem provocar altas taxas de evapotranspiração, reduzindo a taxa fotossintética e consequentemente afetar o crescimento e desenvolvimento das plantas (Furlan 2001).

O aumento dos valores de umidade do substrato (US) foi observado no substrato dos vasos de *G. lingulata* (Figura 2A) no decorrer dos tempos de coleta. Os maiores valores de US foram aos 90 dias, nos tratamentos regados desde o início da experimentação (tratamentos Controle e Raiz), correspondendo ao aumento de aproximadamente 40% em relação às médias apresentadas aos 30 dias. Aos 30 dias de experimentação as plantas expostas à suspensão das regas do substrato ou total (tratamentos Tanque, Seca e Reidratação), apresentaram valores de US de 0% ou próximo a este. Após o retorno das regas, o tratamento Reidratação apresentou valores de 20,9% de US.

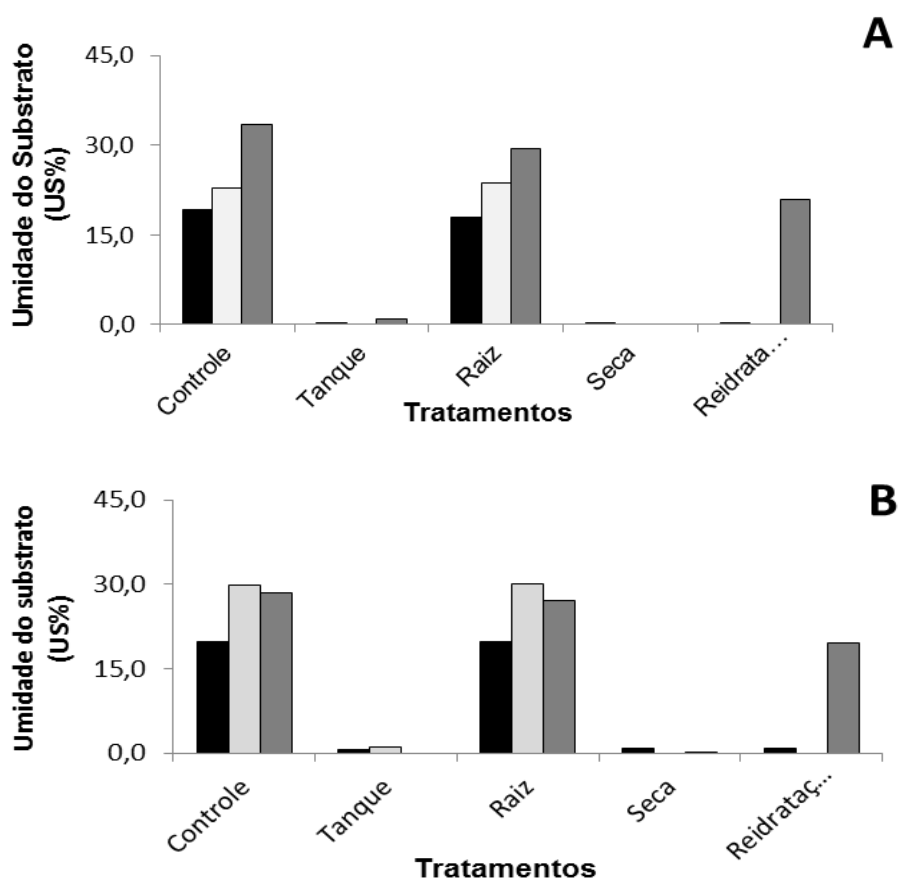


Figura 2. Valores das médias de Umidade do substrato (%) em vasos de *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea 'Harmony'* (B), submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30 (■), 60 (□) e 90 dias (▨).

Os substratos das plantas de *V. 'Harmony'* (Figura 2B) apresentaram no período de 60 dias as maiores médias nos valores de US para os tratamentos Controle e Raiz, representando aumento de 34% quando comparado aos valores apresentados aos 30 dias. Como em *G. lingulata*, as plantas dos tratamentos Tanque, Seca e Reidratação, aos 30 dias apresentaram valores de US próximos a 0% e a retomada das regas no tratamento Reidratação, resultou em aumentos nos valores de US aproximando-se de 20%.

A combinação das condições ambientais (máximas temperaturas acima de 40 °C e mínimas de umidade relativa do ar próximo a 10%) em que as plantas ficaram expostas pode auxiliar no entendimento das respostas obtidas pelos dados de US nos diferentes tratamentos. Os menores valores de US no início do experimento nos tratamentos com rega no substrato (tratamentos Controle e Raiz), assim como os baixos valores de US no nível de 0% ou próximo a este nos tratamentos com suspensão hídrica no substrato ou total (tratamentos Tanque, Seca e Reidratação nos 60 dias iniciais), estão associados com as altas temperaturas do ar apresentadas no período inicial do experimento (janeiro e fevereiro) que possivelmente resultaram em maiores taxas de evaporação da água do substrato. Os resultados revelam a eficiência da restrição hídrica no substrato, mostrando que as plantas dos tratamentos expostas a esta condição, efetivamente, não tiveram acesso à água do substrato no período de experimentação.

Apesar de ser recorrente a afirmação da não funcionalidade do sistema radicular em bromélias epífitas, caracterizado como vantagem evolutiva para a condição de intermitência dos recursos nos dosséis das florestas (teoria da redução vegetativa em Bromeliaceae) (Smith, 1989; Benzing 1990), neste estudo a distinção entre os órgãos vegetativos não foi observada em *G. lingulata* e *V. 'Harmony'*.

G. lingulata e *V. 'Harmony'* apresentaram valores de Teor Relativo de Água (TRA) nos tratamentos Controle, Tanque e Raiz semelhantes, durante todo o período de experimentação. Os resultados indicam que a manutenção do status hídrico das plantas, representado pelos valores de TRA foliar, não foi alterada pela aplicação isolada de água no tanque ou na Raiz, sendo que as plantas destes tratamentos apresentaram valores semelhantes às do Controle, com valores de 63 a 78% em *G. lingulata* (Figura 3A) e 56% a 67% em *V. 'Harmony'* (Figura 3B).

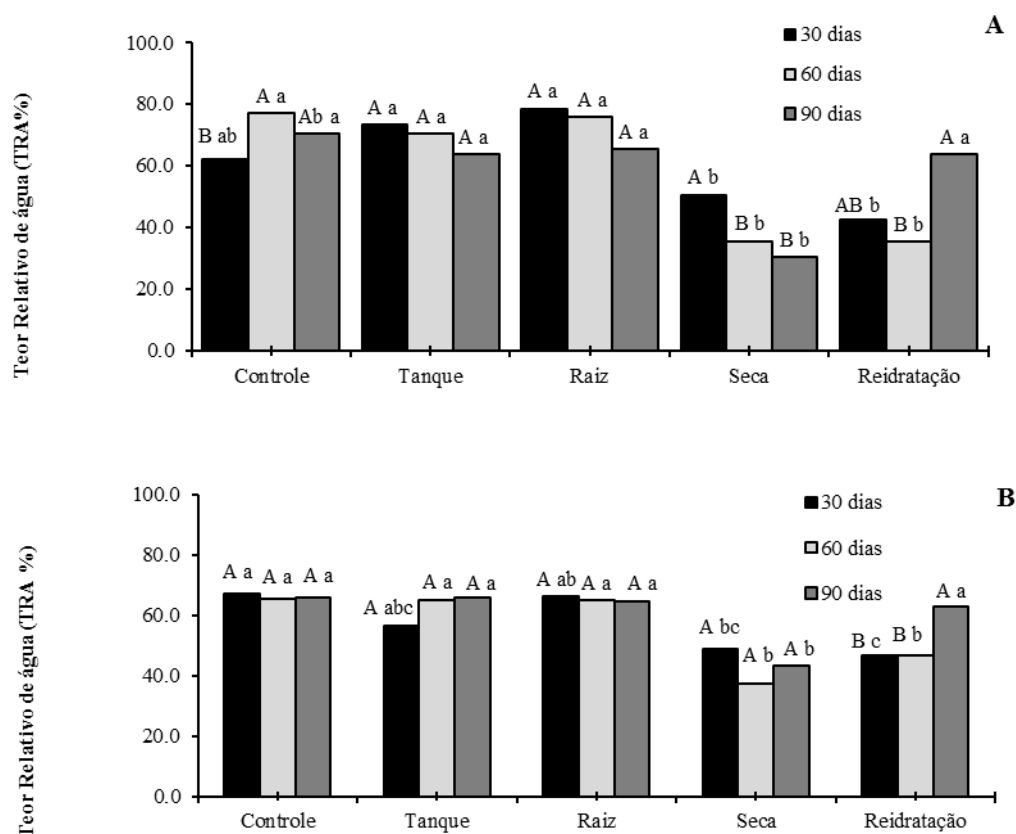


Figura 3. Teor Relativo de Água nas folhas (%) de *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea 'Harmony'* (B) submetidas a diferentes regimes hídricos, nos intervalos de coletas de 30, 60 e 90 dias. Letras maiúsculas representam comparação entre os Tempos de coletas e as letras minúsculas representam a comparação entre os diferentes regimes hídricos pelo teste Tukey ($p < 0,05$).

As espécies apresentaram desde os 30 dias de experimentação, diferenças estatísticas significativas para os valores de TRA foliar entre os tratamentos submetidos aos regimes de regas, com as médias apontando para a diferença entre os tratamentos regados e expostos à suspensão hídrica. Como esperado as plantas do tratamento de Seca e Reidratação (no período sob suspensão hídrica), apresentaram as menores porcentagens de conteúdo hídrico nas folhas, quando comparado às plantas regadas, no entanto, a espécie *G. lingulata*, apresentou maior decréscimo no conteúdo de água, expressos pelos valores de TRA foliar. Dos 30 aos 90 dias de experimentação, as plantas do tratamento Seca apresentaram redução de 40% nos valores de TRA. Comparando este tratamento com o tratamento Controle aos 90 dias, apresentaram

diminuição de 57% do conteúdo hídrico, chegando a apresentar médias de 30% de TRA.

Em V. 'Harmony' o tratamento Seca e o Reidratação (no período sob suspensão hídrica) não apresentaram grandes diferenças no decréscimo do conteúdo hídrico ao longo dos tempos de coletas, no entanto estes apresentaram os menores valores de TRA quando comparado com os tratamentos regados.

Aos 90 dias com a retomada das regas no tratamento Reidratação, observa-se aumento das médias do TRA foliar. Em *G. lingulata* as plantas aumentaram aproximadamente 45% os valores de TRA, assemelhando-se aos valores apresentados pelas plantas que tinham sido regadas desde o início do experimento. Após a retomada de regas as plantas do tratamento Reidratação de V. 'Harmony', assim como na espécie *G. lingulata*, recuperaram o conteúdo hídrico, apresentando médias de 63% de TRA foliar, nivelando-se aos tratamentos regados.

As bromélias tanque apresentam traços conservativos em relação ao uso da água, relacionados não apenas com o metabolismo CAM, caminho fotossintético apresentado por muitas destas espécies, mas também com outras características destas plantas. Em estudos com *G. lingulata* foram observadas baixas taxa de condutância estomática de vapor de água, 30 ou 10 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, dependendo das condições experimentais e da baixa densidade estomática (aproximadamente 20 mm^{-2}), em que os valores foram relatados como mais baixos do que os encontrados em outras espécies de bromélias, cujos resultados foram relacionados com a baixa condutância hidráulica foliar apresentada pela variedade e foram associadas com o uso conservativo da água (Maxwell 2002; North et al. 2013). Os grandes espaços de ar que subtendem os estômatos nas lâminas foliares de *G. lingulata*, também, foram associados por North (2013) como traços de eficiência do uso água na espécie, justificando que com o aumento da distância entre as células guardas e nas superfícies celulares internas a taxa de difusão iria diminuir e promover a diminuição da perda de água pelo mesófilo.

As médias das variáveis biométricas (Tabela 1) mostraram que as plantas dos tratamentos Controle, Tanque e Raiz, cresceram ao longo do período de experimentação, apresentando as maiores médias aos 90 dias. Em *G. lingulata* este crescimento pode ser observado principalmente nas variáveis Número de folhas, Altura da planta e Diâmetro do caule, enquanto que em V. 'Harmony' a variável Diâmetro da roseta também expressa este crescimento.

Não foram observadas diferenças estatísticas entre as plantas de *G. lingulata* nos tratamentos Controle, Tanque e Raiz durante as coletas. Em *V. 'Harmony'* com exceção das variáveis Altura da planta e Diâmetro do caule, observou-se menores respostas no tratamento Raiz nas variáveis biométricas analisadas, diferindo estatisticamente para a variável Número de folhas nos tratamentos Controle e Tanque, aos 60 dias. A variável Altura das plantas apresentou diferenças estatísticas aos 90 dias entre os tratamentos regados, no entanto o tratamento Raiz apresentou as maiores médias, quando comparado aos tratamentos Controle e Tanque.

Nas espécies estudadas não foram observadas, aumento das variáveis biométricas no tratamento Seca durante o período de experimentação, com exceção de *G. lingulata* que apresentou aumento na variável Altura da planta. No tratamento Reidratação, *G. lingulata* e *V. 'Harmony'* aumentaram as médias das variáveis biométricas, mostrando que se recuperaram do déficit hídrico e houve crescimento da parte aérea, notando-se diferenças estatísticas nas variáveis Número de folhas e Diâmetro do caule em *V. 'Harmony'* e *G. lingulata*, o crescimento, também, foi evidente na variável Diâmetro da roseta.

Os tratamentos Controle, Tanque e Raiz, em ambas as espécies, mostraram aumento das variáveis de Massa de matéria fresca (Tabela 2) ao longo dos 90 dias de experimentação, sendo igualmente expressivo o acúmulo de Massa de matéria seca (Tabela 3), mostrando o crescimento destas plantas. A aplicação de água no Controle, Tanque ou Raiz foram eficientes em promover o acúmulo de biomassa, e as diferenças estatísticas entre os tratamentos foram observadas em *V. 'Harmony'* nas variáveis Massa de matéria fresca das folhas e massa total.

Tabela 1. Médias das variáveis número de folhas, altura (cm), diâmetro da roseta (cm), diâmetro do caule (mm) e área foliar (cm²) de *Guzmania lingulata* e *Vriesea* 'Harmony' submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30, 60 e 90 dias de cultivo.

Tratamento	<i>Guzmania lingulata</i>			<i>Vriesea</i> "Harmony"		
	30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Número de Folhas (unidade)						
Controle	22,00 B a	23,12 B ab	26,75 A a	24,25 B a	27,125 A a	27,25 A a
Tanque	20,62 B a	23,87 A a	25,62 A ab	23,75 B a	27,25 A a	28,00 A a
Raiz	20,12 B a	23,62 A a	26,37 A a	23,25 B a	22,75 B b	26,87 A a
Seca	20,12 A a	21,12 A ab	22,62 A b	23,00 A a	22,50 A b	23,00 A b
Reidratação	20,25 B a	20,37 B b	24,62 A ab	22,75 B a	23,50 B b	25,87 A a
Altura (cm)						
Controle	21,02 B a	22,87 B a	25,85 A a	19,72 B a	21,62 AB ab	22,93 A b
Tanque	22,93 A a	24,17 A a	24,02 A a	19,63 B a	22,50 A a	22,46 A b
Raiz	23,26 A a	23,18 A a	25,12 A a	20,61 B a	23,91 AB a	25,71 A a
Seca	22,02 B a	23,50 AB a	24,70 A a	19,12 A a	18,37 A c	19,13 A c
Reidratação	23,11 A a	24,47 A a	23,72 A a	19,00 A a	19,72 A bc	20,38 A bc
Diâmetro da Roseta (cm)						
Controle	31,37 A a	29,80 A ab	32,26 A a	29,30 B a	35,76 A a	34,37 A a
Tanque	31,51 A a	31,42 A a	30,18 A ab	29,45 B a	32,21 AB ab	34,90 A a
Raiz	27,93 A ab	27,56 A ab	28,31 A ab	28,90 A a	30,67 A abc	30,81 A ab
Seca	25,92 A b	25,85 A b	25,68 A b	27,07 A a	25,73 A c	27,62 A b
Reidratação	25,78 B b	27,06 AB ab	30,45 A ab	25,46 A a	27,88 A bc	30,20 A ab
Diâmetro do Caule (mm)						
Controle	13,45 B a	14,04 AB a	15,16 A a	15,27 B ab	17,26 A a	17,58 A a
Tanque	12,71 B a	13,98 AB a	14,54 A a	15,74 A a	16,23 A ab	17,06 A a
Raiz	12,96 A a	13,58 A a	14,29 A a	15,86 A a	15,54 A ab	16,58 A a
Seca	11,74 A a	10,87 A b	10,86 A b	15,23 A ab	13,09 B c	13,76 AB b
Reidratação	12,41 B a	11,30 B b	14,35 A a	13,78 B b	14,62 B bc	16,81 A a
Área Foliar (cm ²)						
Controle	981,26 A a	1046,21 A a	1386,77 A a	1400,75 A a	1702,01 A a	1446,23 A a
Tanque	917,68 A a	1106,21 A a	1211,69 A a	1278,38 A a	1641,61 A a	1359,54 A ab
Raiz	1003,20 A a	872,11 A a	1315,71 A a	1255,42 A a	1282,11 A a	1073,60 A ab
Seca	844,48 A a	647,91 A a	816,02 A a	947,20 A a	1002,88 A a	649,32 A b
Reidratação	859,60 A a	763,63 A a	1206,23 A a	1180,51 A a	1051,16 A a	1308,33 A ab

As letras maiúsculas representam a comparação entre os Tempos e as letras minúsculas a comparação entre os diferentes regimes hídricos, pelo teste Tukey ($p < 0,05$).

Tabela 2. Médias das variáveis massa de matéria fresca das folhas (g), caule (g), raiz (g) e total (g), e razão das massas de matéria fresca de raiz e parte aérea de *Guzmania lingulata* e *Vriesea 'Harmony'* submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30, 60 e 90 dias de cultivo.

Tratamento	<i>Guzmania lingulata</i>			<i>Vriesea 'Harmony'</i>		
	30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Massa de Matéria Fresca da Folha (g)						
Controle	35,13 B a	40,47 B ab	54,87 A a	49,62 B ab	63,30 A a	66,36 A a
Tanque	35,80 B a	42,53 AB a	46,00 A ab	52,68 B a	66,10 A a	65,28 A a
Raiz	31,05 B ab	30,84 B b	39,72 A b	49,95 A a	47,89 A b	52,86 A a
Seca	20,25 A c	17,73 A c	16,41 A c	39,63 A ab	24,80 B c	26,64 B b
Reidratação	24,72 B bc	18,88 B c	42,15 A b	35,38 B b	35,03 B bc	54,18 A a
Massa de Matéria Fresca do Caule (g)						
Controle	2,38 B a	2,65 AB ab	3,30 A a	3,31 B a	3,63 AB ab	4,71 A a
Tanque	2,66 A a	3,18 A a	2,83 A a	3,43 B a	4,76 A a	4,32 AB a
Raiz	2,26 A a	2,50 A ab	2,68 A ab	3,46 A a	3,83 A ab	4,23 A a
Seca	1,72 A a	1,98 A b	1,78 A b	2,90 A a	2,53 A b	2,58 A b
Reidratação	2,12 A a	2,21 A ab	2,76 A a	2,94 A a	3,81 A ab	3,95 A a
Massa de Matéria Fresca da Raiz (g)						
Controle	2,53 B a	4,39 AB a	4,89 A ab	5,48 B a	7,98 AB a	9,32 A a
Tanque	2,41 A a	3,18 A ab	3,63 A ab	4,95 A a	7,35 A ab	7,35 A ab
Raiz	2,20 B a	2,58 B ab	5,41 A a	5,78 A a	5,43 A abc	7,07 A ab
Seca	0,89 A a	1,38 A b	2,71 A b	4,77 A a	4,25 A BC	4,31 A b
Reidratação	1,18 B a	2,00 AB b	3,45 A ab	4,12 AB a	3,73 B c	6,92 A ab
Massa de Matéria Fresca Total (g)						
Controle	40,04 B ab	47,51 B ab	63,06 A a	58,41 B ab	74,90 A a	80,39 A a
Tanque	40,82 B a	48,89 AB a	52,47 A ab	60,98 B a	78,20 A a	76,94 A a
Raiz	35,51 B ab	35,92 B b	47,82 A b	59,18 A ab	57,14 A b	64,16 A a
Seca	22,86 A c	21,08 A c	20,90 A c	47,30 A ab	31,59 B c	33,53 AB b
Reidratação	28,02 B bc	23,09 B c	48,35 A b	42,43 B b	42,56 B bc	65,05 A a
Massa de Matéria Fresca Raiz/Parte Aérea						
Controle	0,066 A a	0,103 A a	0,083 A b	0,127 A a	0,118 A a	0,126 A a
Tanque	0,063 A a	0,066 A a	0,075 A b	0,089 A a	0,102 A a	0,107 A a
Raiz	0,063 B a	0,072 B a	0,116 A ab	0,105 A a	0,104 A a	0,121 A a
Seca	0,044 B a	0,072 B a	0,152 A a	0,107 A a	0,154 A a	0,158 A a
Reidratação	0,045 B a	0,095 A a	0,077 AB b	0,107 A a	0,102 A a	0,124 A a

As letras maiúsculas representam a comparação entre os Tempos e as letras minúsculas a comparação entre os diferentes regimes hídricos, pelo teste Tukey ($p < 0,05$).

Tabela 3. Médias das variáveis massa de matéria seca das folhas (g), caule (g), raiz (g) e total (g), e razão das massas de matéria secas de raiz e parte aérea de *Guzmania lingulata* e *Vriesea 'Harmony'* submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30, 60 e 90 dias de cultivo.

Tratamento	<i>Guzmania lingulata</i>			<i>Vriesea 'Harmony'</i>		
	30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Massa de Matéria Seca das Folhas (g)						
Controle	4,61 B a	5,54 B a	7,02 A a	5,88 B a	8,03 A ab	7,21 AB a
Tanque	4,65 B a	5,53 AB a	6,04 A a	6,47 B a	8,15 A a	7,69 AB a
Raiz	4,34 B a	4,74 AB ab	5,86 A a	6,46 A a	7,58 A ab	7,10 A a
Seca	3,90 A a	4,18 A b	4,40 A b	6,08 A a	5,05 A c	5,09 A b
Reidratação	4,39 B a	4,11 B b	5,75 A a	6,41 A a	6,41 A bc	6,30 A ab
Massa de Matéria Seca do Caule (g)						
Controle	0,30 B a	0,38 AB a	0,45 A a	0,61 A a	0,81 A a	0,71 A ab
Tanque	0,30 A a	0,39 A a	0,33 A a	0,67 A a	0,77 A ab	0,78 A a
Raiz	0,29 A a	0,36 A a	0,38 A a	0,64 A a	0,75 A ab	0,70 A ab
Seca	0,26 A a	0,33 A a	0,31 A a	0,58 A a	0,53 A b	0,46 A b
Reidratação	0,33 A a	0,32 A a	0,40 A a	0,63 A a	0,71 A ab	0,68 A ab
Massa de Matéria Seca da Raiz (g)						
Controle	0,35 A a	0,63 A a	0,68 A a	1,12 A a	1,69 A ab	1,72 A a
Tanque	0,60 A a	0,76 A a	0,85 A a	1,35 B a	2,36 A a	1,99 AB a
Raiz	0,42 B a	0,47 B a	0,93 A a	1,29 A a	1,34 A b	1,67 A a
Seca	0,28 B a	0,44 B a	0,99 A a	1,43 A a	1,65 A ab	1,50 A a
Reidratação	0,43 A a	0,72 A a	0,60 A a	1,38 A a	1,65 A ab	1,52 A a
Massa de Matéria Seca Total (g)						
Controle	5,25 B a	6,56 B a	8,16 A a	7,60 B a	10,53 A ab	9,65 A a
Tanque	5,54 B a	6,67 AB a	7,22 A ab	8,49 B a	11,28 A a	10,46 A a
Raiz	5,05 B a	5,58 B a	7,17 A ab	8,39 A a	9,67 A ab	9,47 A a
Seca	4,43 A a	4,95 A a	5,70 A b	8,10 A a	7,22 A c	7,05 A b
Reidratação	5,15 B a	5,14 B a	6,75 A ab	8,42 A a	8,76 A bc	8,50 A ab
Massa de Matéria Seca Raiz/Parte Aérea						
Controle	0,07 A a	0,11 A ab	0,09 A b	0,20 A a	0,19 A a	0,22 A a
Tanque	0,12 A a	0,12 A ab	0,13 A b	0,19 A a	0,27 A a	0,24 A a
Raiz	0,09 A a	0,09 A b	0,14 A b	0,19 A a	0,16 A a	0,22 A a
Seca	0,07 B a	0,11 B ab	0,21 A a	0,21 A a	0,30 A a	0,28 A a
Reidratação	0,10 B a	0,16 A a	0,10 B b	0,20 A a	0,24 A a	0,21 A a

As letras maiúsculas representam a comparação entre os Tempos e as letras minúsculas a comparação entre os diferentes regimes hídricos, pelo teste Tukey ($p < 0,05$).

A suspensão hídrica nos tratamentos Seca e nos primeiros 60 dias do tratamento Reidratação resultaram na diminuição de todas as variáveis de biomassa analisadas, tanto fresca quanto seca, em ambas as espécies, quando comparado aos tratamentos regados. No entanto, nas plantas de *G. lingulata*, a variável razão Raiz/Parte Aérea, apresentou as maiores médias nos tratamentos com suspensão hídrica. No tratamento Seca, as maiores razões corresponderam aos 90 dias. O tratamento Reidratação apresentou as maiores médias aos 60 dias nas massas fresca e seca e com a retomada da irrigação aos 90 dias, estes valores decresceram, aproximando-se dos valores dos tratamentos com regas. A retomada das regas aos 90 dias, no tratamento Reidratação, também, promoveu o aumento das massas nas variáveis de massa fresca e seca, aproximando-se dos valores apresentados pelas plantas que estavam sendo regados desde o início do experimento.

O fornecimento de água nos dois órgãos (Controle) ou apenas em um dos órgãos (Tanque ou Raiz) não refletiu em diferenças de crescimento, sugerindo que os diferentes órgãos de aplicação de água não foram limitantes no crescimento das plantas, sendo ambos igualmente eficientes nesta função. A exceção nessa homogeneidade de respostas foi verificada na espécie *V. 'Harmony'* que apresentou menores médias quando comparado aos tratamentos Controle e Tanque nas variáveis Número de folhas, Área foliar e Massa fresca das folhas e as maiores médias na variável Altura da planta. Os resultados provavelmente estão associados ao fenômeno da formação de “quilling” (maior detalhamento na Capítulo IV - “Leaf Quilling”), que ocorreu apenas no tratamento Raiz e de maneira mais acentuada em *V. 'Harmony'*.

O “quilling”, ainda pouco caracterizado no âmbito científico, tem sido descrito como a condição em que certas bromélias apresentam as folhas do centro do tanque em formato fundido, assumindo aspecto de um tubo. A adesão das folhas se deve a presença de substância glutinosa (Butcher 2009) e impede o arqueamento das folhas para fora e abertura do centro no padrão espiral típico (Pleaver 2006). O fenômeno é geralmente causado pela falta de adequado suprimento de umidade no substrato, bem como devido ao baixo teor umidade do ar ou, ainda, devido à deficiência nutricional, quando a planta encontra-se em período ativo de crescimento (Pleaver 2006; Stenhouse 2009; Raak 2011).

Apesar desta descrição do fenômeno, os resultados obtidos sugerem que a formação de “quilling”, não está estritamente relacionada ao evento da seca, mas sim mais precisamente a indisponibilidade hídrica na parte aérea, visto que as plantas dos tratamentos que ficaram sob suspensão hídrica durante todo o período de experimentação e aquelas que foram irrigadas apenas no tanque não apresentaram a formação de “quilling”.

Ainda que a formação do “quilling” ocasione modificações morfológicas com a fusão das folhas no centro do tanque (o que dificulta a contagem e medição da área foliar), os resultados mostraram que as bromélias não foram prejudicadas no aspecto do crescimento ou nos mecanismos como a aquisição de água e eficiência fotossintética, ao menos durante o período analisado. O fato do “quilling” ter sido observado apenas nas plantas submetidas à irrigação radicular indica, também, a eficiência deste órgão em manter a absorção hídrica e promover o crescimento ativo das plantas. Esta característica demonstra que apesar das raízes de plantas epífitas serem consideradas apenas como órgãos de fixação da planta ao forófito, estas bromélias atuam de maneira funcional na absorção hídrica, quando em condição de cultivo.

Com a diminuição do conteúdo hídrico ocorre a redução da pressão de turgescência, que com isso inibe o crescimento das plantas, pois suprime a expansão e crescimento celular. A inibição da expansão celular provoca a lentidão da expansão foliar, já no início do déficit hídrico. A área foliar menor promove menor transpiração, conservando efetivamente o suprimento de água limitado. O déficit hídrico pode limitar não apenas o tamanho, mas também em algumas plantas o número de folhas, assim como influencia no tamanho dos caules e afetar o desenvolvimento do sistema radicular, podendo favorecer o crescimento das raízes em direção às zonas úmidas do substrato (Taiz & Zeiger 2006; Shao et al. 2008).

As plantas de *G. lingulata* no tratamento Seca, durante os 90 dias de experimentação, apresentaram médias menores em relação aos tratamentos regados, nas variáveis de crescimento. Também, mostraram a tendência de estagnação do crescimento, pois os valores foram constantes nas variáveis biométricas e de biomassa. No entanto, observou-se que houve investimento no crescimento de raízes, observados, tanto nas variáveis massa de matéria fresca e seca das raízes, assim como nas razões de massa fresca e seca de raiz/parte aérea. Dos 30 aos 90 dias de experimentação houve aumento de 72% de massa de matéria seca de raiz e aumento de 71% na razão de massa

de matéria seca raiz/parte aérea. Os resultados mostram que as plantas investiram no crescimento de raízes para minimizar os efeitos do déficit hídrico, na tentativa de aumentar a absorção de água, alocando maior quantidade de assimilados para o sistema radicular, sendo que provavelmente a demanda de energia na parte aérea diminuiu.

Com a retomada da irrigação no tratamento Reidratação, a distribuição de assimilados foi alterada, havendo maior investimento na parte aérea, sendo observados expressivos incrementos nos valores das variáveis Número de folhas, Diâmetro da roseta, Área foliar, Diâmetro do caule e Massas de matéria fresca e seca das folhas, enquanto as razões de biomassa Raiz/Parte aérea decresceram. O aumento do conteúdo de água nos tecidos das bromélias possibilitou a diminuição das respostas de defesa ao déficit hídrico e investir no crescimento, expandindo os tecidos fotossintéticos. O caule, também, pode ter papel de órgão de armazenamento de água, visto que as diferenças entre as variáveis Diâmetro e Massa de matéria fresca do caule estão correlacionados, conforme as variações dos diferentes regimes hídricos (Controle, Seca e Reidratação), o que, provavelmente, indica como sendo um órgão de reserva temporário de água.

A espécie *V. 'Harmony'* apresentou respostas ao déficit hídrico diferente das verificadas em *G. lingulata*. Apesar das plantas do tratamento de Seca terem mostrado, também, os menores valores nos parâmetros biométricos e de biomassa, quando comparado aos tratamentos com irrigação, o tratamento Seca apresentou estagnação no crescimento ao longo dos 90 dias de experimentação, indicando que a espécie não promoveu o crescimento das raízes e sim na redução da área foliar, que foi evidenciado pelos valores observados nas variáveis Área foliar e Massa de matéria fresca das folhas. Com a retomada das regas, as plantas do tratamento Reidratação aumentaram as taxas de crescimento, igualando-se aos tratamentos que estavam sendo irrigados desde o início da experimentação.

O crescimento e a produtividade vegetal estão intimamente relacionados com o processo fotossintético que converte a energia luminosa em energia química. A conversão ocorre no aparato fotossintético, onde a luz é absorvida pelos pigmentos antena e a energia de excitação é transferida para os centros de reação dos fotossistemas PSII e PSI. Nos centros de reação, onde fazem parte as moléculas de clorofila *a*, cujas reações fotoquímicas promovem, a partir da hidrólise da água, o transporte de elétrons entre os dois fotossistemas. O transporte de elétrons será responsável pela produção do

NADPH e formação acoplada do ATP; sendo que estas moléculas serão utilizadas na redução do carbono no Ciclo de Calvin (Mattos 2006; Taiz & Zeigler 2006).

Outra via para a dissipação de energia é a fluorescência. O rendimento da fluorescência da clorofila *a* revela o nível de excitação da energia no sistema de pigmentos, que controla a fotossíntese. A técnica de mensuração da fluorescência da clorofila *a* apresenta a vantagem de ser rápida e não destrutiva e fornecer subsídios para estimar a inibição ou o dano no processo de transferência de elétrons do PSII, o rendimento quântico fotoquímico e pode ser considerado como um indicador sensível da fotoinibição. Desta forma, a análise da fluorescência da clorofila *a* serve como indicador intrínseco das reações fotossintéticas, pois as mudanças na sua magnitude podem ser usadas para o estudo dos processos fisiológicos associados ao transporte fotossintético de elétrons. Um dos parâmetros da fluorescência da clorofila *a* frequentemente utilizados em estudos fisiológicos é a razão F_v/F_m (eficiência quântica potencial do PSII), que estima a eficiência máxima do PS II, quando todos os seus centros de reação estão abertos (Bolhar-Nordenkamp et al. 1989; Krause & Weis 1991; Mattos 2006; Taiz & Zeigler 2006).

G. lingulata apresentou a maior variação nas respostas da razão F_v/F_m (Figura 4), principalmente quando comparamos os três tempos de coleta. Todos os tratamentos aos 30 dias apresentaram os menores valores, incluído o tratamento Controle que apresentou valor 0,667. Aos 30 dias, também, foi observada a diferenciação entre os órgãos vegetativos, com as plantas do tratamento Raiz mostrando os valores de F_v/F_m superiores aos apresentados pelas plantas do tratamento Tanque. A imposição da suspensão hídrica resultou na diminuição da razão F_v/F_m a valores consideravelmente baixos, sendo que as plantas dos tratamentos Seca e Reidratação apresentaram valores em torno 0,29, mostrando a baixa eficiência na utilização da luz pelos fotossistemas.

Os valores de F_v/F_m de 0,6 podem ser considerados baixos e podem estar indicando o fenômeno de fotoinibição (Maxwell & Johnson 2000). Decréscimo em F_v/F_m é indicador de danos fotoinibitórios causados pela luz, quando plantas estão sujeitas a diversos estresses ambientais, entre eles o déficit hídrico (Bolhar-Nordenkamp et al. 1989).

As baixas respostas da variável F_v/F_m , sobretudo nos tratamentos Tanque, Seca e Reidratação, podem estar associadas aos baixos valores de umidade relativa do ar observados no início do experimento, tendo em vista que *G. lingulata* apresenta como

exigência principal alto requerimento de umidade no ambiente, sendo mais tolerante às variações nos valores de DFF (densidade do fluxo de fóton), do que às alterações da umidade do ar (Smith 1989).

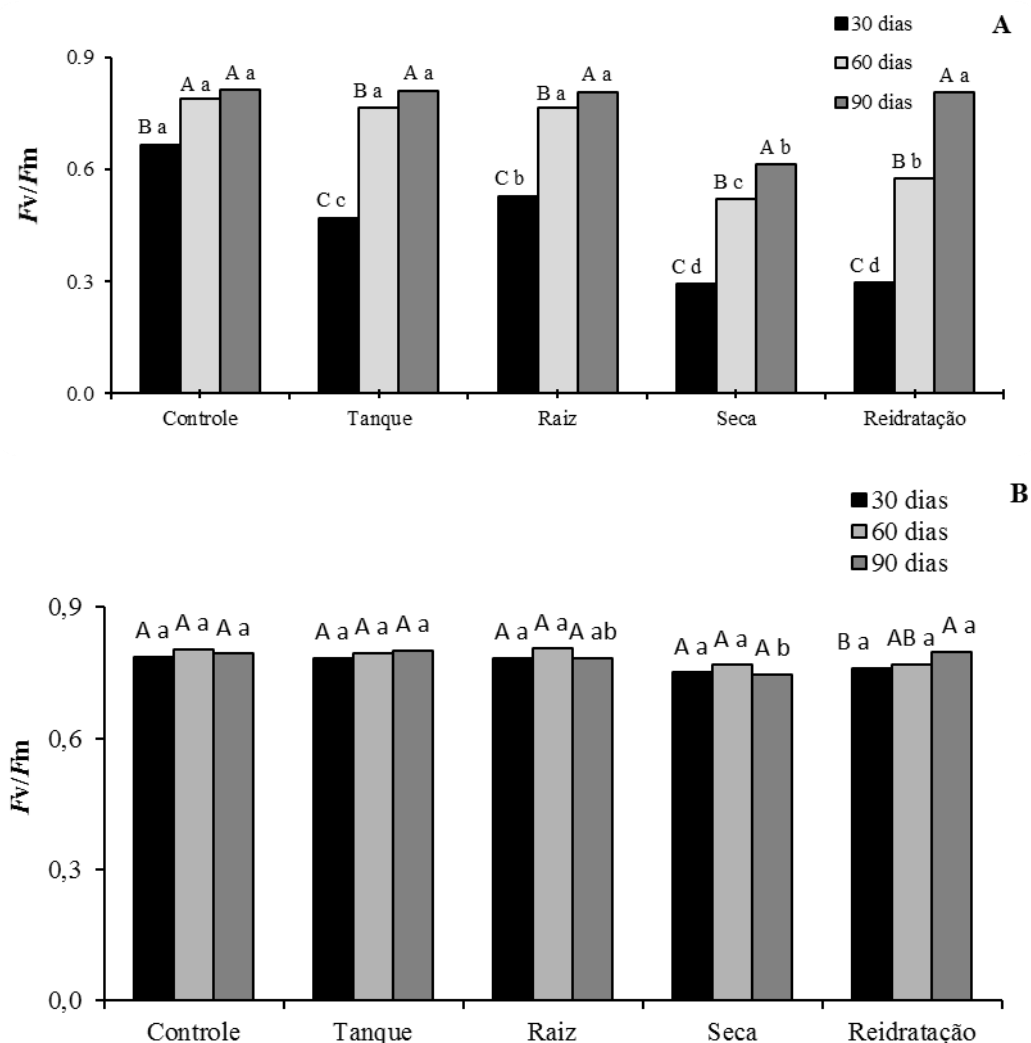


Figura 4. Eficiência quântica potencial do fotossistema II calculados pela razão F_v/F_m de *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea* 'Harmony' (B) submetidas aos diferentes regimes hídricos, nas coletas de 30, 60 e 90 dias. As letras maiúsculas representam comparação entre as coletas e as letras minúsculas representam a comparação entre os regimes hídricos pelo teste Tukey ($p < 0,05$).

A partir dos 60 dias verificou-se aumento nos valores da razão F_v/F_m para todos os tratamentos e a aplicação de regas nos dois órgãos vegetativos ou exclusivamente em apenas um dos órgãos não promoveu diferenças estatísticas entre esses tratamentos. O tratamento Seca, embora tenha apresentado aumento de 43% nos valores de F_v/F_m de 30 para 60 dias, diferiu, ainda, estatisticamente dos demais tratamentos apresentando as

menores médias. Aos 90 dias, o tratamento Reidratação aumentou as razões de F_v/F_m e não diferiu estatisticamente dos demais tratamentos com rega.

V. 'Harmony' não apresentou esta variação de respostas no decorrer do período de experimentação, sendo constatados valores de F_v/F_m similares entre os tempos de coletas, observando-se diferenças apenas no tratamento Reidratação, em que se verificou que aos 90 dias, diferiu dos outros dois tempos de coleta, devido o retorno das regas. Todos os tratamentos apresentaram valores de F_v/F_m acima de 0,74 e aos 90 dias houve diferença estatística apenas em relação ao tratamento Seca, que apresentou as menores médias, quando comparado aos demais tratamentos.

Pigmentos fotossintéticos são importantes para as plantas, principalmente para a absorção de luz e produção do poder redutor. A clorofila é um dos principais componentes do cloroplasto e o teor relativo de clorofila tem relação positiva com a taxa fotossintética, sendo frequentemente utilizado para estimar o potencial fotossintético das plantas, pela sua correspondência direta com a absorção e transferência de energia luminosa (Rêgo & Possama 2004; Jaleel et al. 2009; Anjum et al. 2011). Os teores de clorofila em *G. lingulata* não apresentaram diferenças estatísticas entre os tempos de coletas, com exceção do tratamento Controle que apresentou aumento de aproximadamente 50% dos teores de clorofila *b* dos 30 para os 90 dias (Tabela 4). Não foram observadas diferenças estatísticas entre os tratamentos Tanque e Raiz, sugerindo que a rega apenas no sistema radicular foi eficiente para manter os conteúdos de clorofila da planta. Apenas aos 90 dias foram observadas diferenças estatísticas entre os tratamentos com rega e o tratamento Seca, que apresentou os menores teores de clorofila. A razão clorofila *a/b* não apresentou diferenças estatísticas em nenhum dos tratamentos. V. 'Harmony' apresentou incremento nos teores de clorofila *a*, *b* e total, no decorrer dos tempos de coleta nos tratamentos Controle e Raiz. Aos 90 dias observou-se que os tratamentos Controle e Raiz apresentaram os maiores teores de clorofila, contrastando com os tratamentos Tanque e Seca que apresentaram os menores teores.

Tabela 4. Teores dos pigmentos fotossintéticos clorofila *a*, clorofila *b*, clorofila total e razão de clorofila *a/b* de *Guzmania lingulata* e *Vriesea* ‘Harmony’, submetidas aos diferentes regimes hídricos, nas coletas de 30, 60 e 90 dias.

Tratamento	<i>Guzmania lingulata</i>			<i>Vriesea</i> ‘Harmony’		
	30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Clorofila <i>a</i> (mg g ⁻¹ massa de matéria seca)						
Controle	3,49 A a	4,08 A a	4,65 A a	2,97 AB a	1,98 B a	4,08 A ab
Tanque	2,97 A a	3,58 A a	4,06 A ab	2,70 A a	1,72 A a	2,86 A b
Raiz	3,29 A a	3,62 A a	4,35 A a	2,83 B a	2,31 B a	5,30 A a
Seca	2,34 A a	2,34 A a	1,47 A b	2,42 A a	2,88 A a	2,16 A b
Reidratação	2,49 A a	3,21 A a	3,44 A ab	3,03 A a	3,87 A a	4,29 A ab
Clorofila <i>b</i> (mg g ⁻¹ massa de matéria seca)						
Controle	1,56 B a	1,50 B a	3,04 A a	1,03 B a	0,63 B a	3,16 A a
Tanque	1,23 A a	1,21 A a	1,78 A abc	0,85 A a	0,51 A a	1,19 A b
Raiz	1,35 A a	1,27 A a	2,53 A ab	0,92 B a	0,87 B a	3,06 A a
Seca	1,12 A a	1,01 A a	0,67 A c	1,35 A a	1,08 A a	0,97 A b
Reidratação	1,17 A a	1,43 A a	1,25 A bc	1,06 A a	1,50 A a	1,56 A b
Clorofila Total (mg g ⁻¹ massa de matéria seca)						
Controle	5,06 A a	5,58 A a	7,70 A a	4,01 B a	2,61 B a	7,25 A ab
Tanque	4,21 A a	4,80 A a	5,84 A ab	3,55 A a	2,24 A a	4,06 A bc
Raiz	4,65 A a	4,90 A a	6,88 A a	3,75 B a	3,18 B a	8,37 A a
Seca	3,47 A a	3,36 A a	2,15 A b	3,77 A a	3,96 A a	3,13 A c
Reidratação	3,66 A a	4,64 A a	4,69 A ab	4,10 A a	5,37 A a	5,86 A abc
Razão Clorofila <i>a/b</i>						
Controle	2,23 A a	2,74 A a	2,05 A a	2,89 A a	3,12 A a	2,05 A a
Tanque	2,40 A a	2,95 A a	2,34 A a	3,18 A a	3,40 A a	2,35 A a
Raiz	2,76 A a	2,82 A a	1,78 A a	3,07 A a	2,64 A a	1,78 A a
Seca	2,05 A a	2,30 A a	3,45 A a	2,00 A a	2,65 A a	3,45 A a
Reidratação	2,10 A a	2,24 A a	2,77 A a	2,87 A a	2,61 A a	2,78 A a

As letras maiúsculas representam a comparação entre os Tempos e as letras minúsculas a comparação entre os diferentes regimes hídricos, pelo teste Tukey ($p < 0,05$).

O decréscimo do conteúdo de clorofila é normalmente relatado em situações de déficit hídrico, tanto pela degradação como pela redução na síntese de clorofila (Zhang et al. 2009). Além disso, o déficit hídrico não afeta apenas a disponibilidade de água, mas também a de nutrientes, entre eles o nitrogênio, que é requerido para a constituição da molécula de clorofila. Além da dinâmica de nutrientes ser alterada em situação de déficit hídrico, no presente experimento ocorreu a interrupção da adubação, um mês antes da exposição das plantas às condições experimentais, por dois motivos principais: em primeiro lugar foi a impossibilidade de aplicação de fertilizantes com a suspensão da

rega e o segundo motivo foi à dúvida existente acerca da alternância do metabolismo fotossintético de C3 para CAM em *G. lingulata*, em condições de déficit hídrico, pois estudos salientam que esta alternância pode ser atrasada, quando as plantas apresentam altos níveis de nitrogênio nos tecidos (Winter & Holtum 2011; Pereira 2012).

As bromélias epífitas tendem a apresentar baixas taxas de absorção de CO₂ atmosférico, observando-se normalmente valores entre 2 a 3 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, porém, não é incomum observar taxas de assimilação de carbono mais baixas que estas, em torno de 0,8 a 1,5 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, dependendo da espécie (Martin 1994; Griffiths & Maxwell 1999; Maxwell 2002). Características presentes nas folhas das bromélias como a baixa densidade estomática e alta proporção de parênquima armazenador de água, facilitam sua sobrevivência nos dosséis das florestas, por serem adaptações para as situações de déficit hídrico, no entanto, estas mesmas características podem diretamente reduzir a fixação de CO₂ atmosférico e as taxas de crescimento. Atributos destas plantas, que são correlacionados entre si, como as baixas taxas fotossintéticas, a alta longevidade das folhas e a baixa condutividade hidráulica foliar, são congruentes com as baixas taxas de crescimento apresentada por estas espécies (Maxwell 2002; Simonin et al. 2012; North et al. 2013).

As plantas apresentaram valores máximos de fotossíntese líquida em torno de 1,0 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ para as duas variedades, não tendo sido observadas diferenças entre os tratamentos Controle, Tanque ou Raiz. Aos 90 dias, o tratamento Controle apresentou os maiores pontos de compensação e de saturação de luz, quando comparado aos demais tratamentos, alcançando 15,6 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de ponto de compensação e 601 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de ponto de saturação de luz em *G. lingulata* e 10,2 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e 440 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{s}^{-1}$ em *V. 'Harmony'* (Tabela 5). Os valores mais altos em relação aos demais tratamentos são compatíveis com as maiores taxas da respiração que o tratamento Controle apresentou, tendo em vista que os pontos de compensação e de saturação de luz refletem o balanço entre a fotossíntese e a respiração em função da radiação fotossinteticamente ativa. Em situações de baixas taxas respiratórias, uma pequena taxa de fotossíntese líquida é suficiente para alcançar o valor zero à taxa líquida de troca de CO₂. Convencionalmente, espécies que tem os menores pontos de compensação luminosa, atingem a saturação em baixas intensidades luminosas (Benzing & Renfrow 1971; Taiz & Zeiger 2006).

Tabela 5. Assimilação líquida de carbono, respiração no escuro, ponto de compensação de luz e ponto de saturação de luz de *Guzmania lingulata* e *Vriesea 'Harmony'*, submetidas aos diferentes regimes hídricos, nas coletas de 30, 60 e 90 dias.

Tratamento	<i>Guzmania lingulata</i>			<i>Vriesea 'Harmony'</i>		
	30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Assimilação líquida de carbono ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)						
Controle	0,32 B a	1,10 A a	0,71 AB a	1,32 A a	1,27 A a	0,52 B a
Tanque	0,42 A a	0,89 A a	0,94 A a	0,89 A ab	0,95 A ab	0,52 A a
Raiz	0,43 A a	0,83 A a	0,84 A a	1,10 A ab	0,66 AB ab	0,40 B a
Seca	0,40 A a	0,55 A a	0,73 A a	0,59 A ab	0,71 A ab	0,48 A a
Reidratação	0,36 B a	0,58 AB a	0,94 A a	0,45 A b	0,50 A b	0,48 A a
Respiração no escuro						
Controle	0,47 AB a	0,40 B a	0,75 A a	0,45 A a	0,39 A a	0,49 A a
Tanque	0,30 A a	0,17 A a	0,37 A b	0,39 A a	0,37 A a	0,18 A ab
Raiz	0,32 A a	0,31 A a	0,39 A b	0,32 A a	0,28 A a	0,22 A ab
Seca	0,22 A a	0,12 A a	0,34 A b	0,14 A a	0,13 A a	0,19 A ab
Reidratação	0,30 AB a	0,14 B a	0,47 A ab	0,36 A a	0,12 A a	0,17 A b
Ponto de compensação de luz						
Controle	9,83 AB a	8,38 B a	15,67 A a	9,36 A a	8,25 A a	10,28 A a
Tanque	6,35 A a	3,63 A a	7,84 A b	8,09 A a	7,67 A a	3,82 A ab
Raiz	6,64 A a	6,62 A a	8,26 A b	6,66 A a	5,82 A a	4,72 A ab
Seca	4,65 A a	2,50 A a	7,21 A b	3,00 A a	2,79 A a	4,07 A ab
Reidratação	6,37 AB a	2,94 B a	9,87 A ab	7,57 A a	2,57 A a	3,67 A b
Ponto de saturação de luz						
Controle	400 A a	398 A a	601 A a	455 A a	420 A a	440 A a
Tanque	246 A a	240 A a	353 A ab	361 A ab	355 A a	186 A a
Raiz	265 A a	313 A a	356 A ab	363 A ab	258 A a	208 A a
Seca	191 A a	155 A a	313 A b	175 A b	190 A a	183 A a
Reidratação	248 B a	171 B a	546 A ab	296 A ab	146 A a	170 A a

Apesar do ponto de compensação e de saturação luminosa serem normalmente empregados para descrição de adaptações referentes à variação na irradiância, fornecendo informações sobre as plantas do “grupo de sombra ou de sol” e, ainda, estes parâmetros podem ser utilizados como indicativo de situações de déficit hídrico, pois algumas plantas apresentam alteração nos valores dos pontos em função do déficit hídrico (Liu et al 2012; Lotter et al. 2014).

Estudos têm considerado a espécie *G. lingulata* como planta do “grupo tolerante à sombra”. Desta forma, tende a apresentar baixos pontos de compensação e saturação de luz. Na literatura tem sido relatado para *G. lingulata* valores de 3-23 μmol fótons m^{-2}

s⁻¹ de ponto de compensação de luz e de 140-600 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de ponto de saturação luminosa, dependendo das condições experimentais. Apesar de não serem encontrados estudos específicos com a espécie *V. 'Harmony'*, outras espécies do gênero *Vriesea* mostraram que existem espécies “tolerantes a sombra” como *V. splendens* ou plantas de “sol” como *V. jonghe*. Para o gênero *Vriesea* foram relatados valores de ponto de compensação de luz 7-56 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ e de 235-700 de ponto de saturação luminosa, dependendo da espécie e condições experimentais (Pittendrigh 1948; Benzing & Renfrow 1971; Martin 1994; Griffiths & Maxwell 1999).

Os valores mais altos observados no tratamento Controle nos parâmetros fotossintéticos podem indicar maior atividade metabólica, contrastando principalmente com as plantas do tratamento Seca, em que se observou baixas taxas de assimilação líquida de carbono, respiração no escuro, ponto de compensação e de saturação luminosa. No entanto, os baixos valores dos pontos de compensação luminosa podem ser favoráveis, pois baixos valores de compensação de luz devem permitir a obtenção de um balanço positivo de carbono sob RFA extremamente baixas, evento este, provavelmente, associado a menores valores da taxa respiratória na ausência de luz (Nascimento 2009).

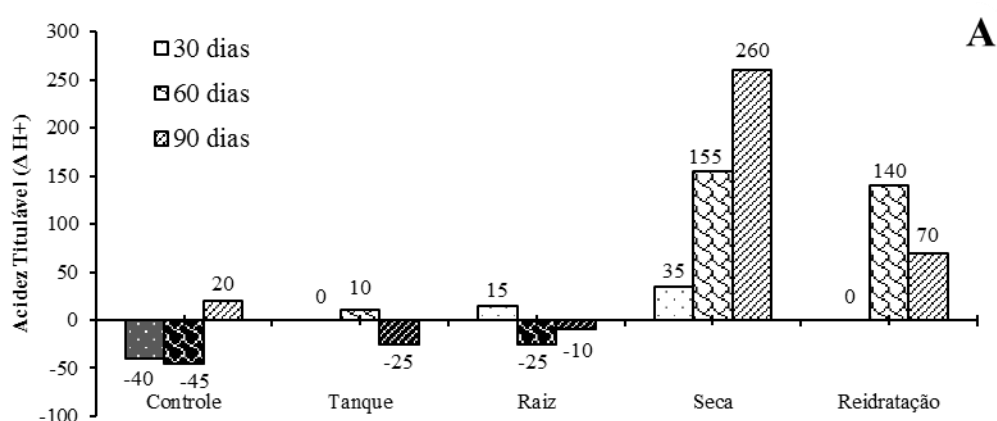
Os valores da razão isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ e de discriminação isotópica (Δ) (Tabela 6) mostraram que as espécies apresentaram assinaturas isotópicas características de plantas com metabolismo C3, independente do tratamento.

A razão π/p_a representa o balanço entre as taxas de difusão do CO_2 , controladas pelas condutâncias estomática e mesófila, e as taxas de assimilação do CO_2 são reguladas pela capacidade redutiva do ciclo de Calvin (Silva 2000). A razão π/p_a (Tabela 6) apresentou valores baixos e não diferiu entre os tratamentos. Esta característica foi compatível com a capacidade de tolerância a situações de déficit hídrico que as bromélias apresentam, pois menores valores de π/p_a são equivalentes ao aumento da eficiência do uso da água (A/E) pela diferença de pressão de vapor de água constante (Farquhar et al. 1989). A capacidade de tolerar o déficit hídrico é frequentemente ressaltada pela presença das características xeromórficas existentes na família (Benzing 1976; Smith 1989; Benzing 1990).

Tabela 6. Razão isotópica de ^{13}C ($\delta^{13}\text{C}$), discriminação isotópica (Δ) e razão da pressão interna e a pressão atmosférica de CO_2 (pi/pa) de *Guzmania lingulata* e *Vriesea* 'Harmony', submetidas aos diferentes regimes hídricos aos 90 dias.

	Controle	Tanque	Raiz	Seca	Reidratação
<i>Guzmania lingulata</i>					
$\delta^{13}\text{C}$	-26,69	-26,12	-26,14	-25,80	-25,65
Δ	19,20	18,60	18,62	18,27	18,11
pi/pa	0,65	0,63	0,63	0,61	0,61
<i>Vriesea</i> "Harmony"					
$\delta^{13}\text{C}$	-26,28	-25,63	-26,68	-26,14	-25,98
Δ	18,77	18,09	19,19	18,63	18,46
pi/pa	0,64	0,61	0,65	0,63	0,62

Os tratamentos Seca e Reidratação (nos primeiros 60 dias) apresentaram acúmulo noturno de ácidos orgânicos (ΔH^+). *G. lingulata* incrementou os teores de ácidos orgânicos no decorrer dos tempos de coleta, enquanto que em *V. 'Harmony'*, aos 30 dias, os níveis de ΔH^+ eram relativamente altos (Figura 5). Aos 90 dias com o retorno das regas, o tratamento Reidratação decresceu os valores ΔH^+ , sendo que para *V. 'Harmony'* não se observou maior acúmulo noturno de ácidos orgânicos, igualando-se aos tratamentos que estavam sendo regados desde o início da experimentação.



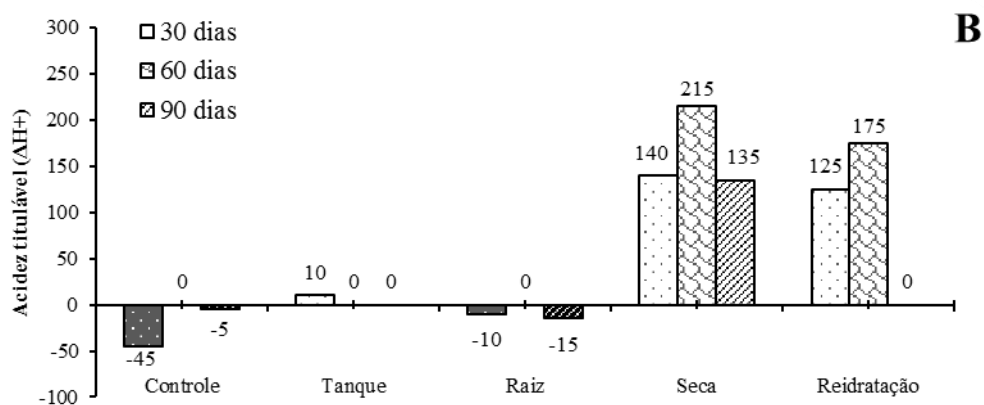


Figura 5. Acidez titulável nas folhas (ΔH^+) de *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea* 'Harmony' (B) submetidas aos diferentes regimes hídricos, aos 30, 60 e 90 dias.

Associando-se os resultados de ΔH^+ com os valores das assinaturas isotópicas e da assimilação líquida de carbono foi possível concluir que as plantas dos tratamentos Controle, Tanque e Raiz estavam operando como ciclo C3, mostrando que a aplicação de regas apenas em um órgão vegetativo não foi limitante para a planta e não induziu alternância de metabolismo e que o tratamento Raiz é igualmente eficiente ao tratamento Tanque para manter o crescimento e status hídrico das espécies estudadas. Considerando a baixa, porém presente taxa de assimilação líquida de carbono no período da manhã, os valores da assinatura isotópica característicos de plantas C3 e o investimento em acúmulo noturno de ácidos orgânicos, são fortes indícios de que as plantas impostas à suspensão hídrica estavam atuando como CAM-cycling.

A alternância de metabolismo de C3 para CAM é considerada uma estratégia de resistência às condições adversas do ambiente, principalmente à disponibilidade hídrica, que algumas espécies de diferentes famílias apresentam. Em Bromeliaceae a competência ao CAM tem sido bastante investigada na espécie epífita *Guzmania monostachia* (Medina et al. 1977; Maxwell 2002; Freschi et al. 2010), cuja espécie era referida, até pouco tempo, como a única em Bromeliaceae que apresentava a plasticidade metabólica de alternância de C3 para CAM. No entanto, estudos têm relatado esta característica em outras espécies.

O metabolismo CAM pode ser constatado por meio de análises de trocas gasosas, com a absorção noturna de CO_2 ou pela técnica de discriminação isotópica de $\delta^{13}C$. No entanto, com as nuances existentes nos diferentes modos de CAM, nem

sempre as técnicas conseguem detectar essa alternância metabólica, sendo necessária a combinação delas com as análises de titulação de acidez, pois o acúmulo noturno de ácidos orgânicos é uma característica diagnóstica do CAM (Herrera 2009).

As vantagens do modo CAM-cycling não estão totalmente claras na literatura, pois alguns autores consideram este modo como um estágio antecessor ao CAM-idilling, enquanto outros afirmam que este modo de CAM beneficiaria as plantas com um incremento da eficiência do uso da água, conservando esta por meio da redução da condutância estomática de manhã como resultado da alta concentração interna de CO₂ gerada pela descarboxilação do malato (Martin 1994).

Os fenótipos CAM são muitas vezes difíceis de serem caracterizados uma vez que são expressos e aparecem variavelmente indistinguível da espécie C3 sob condições não estressantes. No entanto, as hipóteses postulam que os CAM intermediários (CAM cycling e CAM facultativa) podem agir como passos evolutivos entre uma planta típica C3 e uma CAM totalmente expressa, embora sua distribuição em relação filogenética de linhagens C3 e CAM serem menos claras (Hancock & Edwards 2014). Winter et al. 2015, propõem a classificação como espécies C3-CAM todos os táxons do grupo C3 (valores de $\delta^{13}\text{C}$ mais negativos do que -20‰) para o qual alguma capacidade do CAM for demonstrada, conforme determinação por troca de CO₂ e / ou acúmulo noturno de H⁺. Nestas espécies o ciclo CAM é comprovadamente presente, mas a fotossíntese C3 continua sendo o principal mecanismo de ganho de carbono.

Estudos anteriores com *G. lingulata* relatam a espécie como C3 obrigatória (Benzing & Renfrow 1971; Smith et al. 1985; Maxwell 2002), pelo fato de não ter sido observadas evidências de CAM, como razão isotópicas correspondentes aos valores apresentados tipicamente por plantas CAM. No entanto, nossos resultados vêm corroborar com os trabalhos de Dittrich et al. (1973) que observaram em *G. lingulata* atividade enzimática de PEPC-K, PEP-C, RUDP-C, ME e MDH (NAD) enzima operantes do ciclo CAM e os resultados do trabalho de Beltran et al. (2013) que considerou a espécie como apresentando um CAM muito fraco em situações de déficit hídrico, não observando variações nos valores $\delta^{13}\text{C}$ ou acúmulo de ácidos na espécie, porém apresentou reduções temporárias na fixação de CO₂ durante o dia, reduções transitórias na perda líquida de CO₂ durante a noite e/ou taxas significativamente reduzidas de captação líquida de CO₂ durante a primeira parte da noite. Para V.

‘Harmony’ não foi encontrado descrições sobre o tipo de metabolismo fotossintético, porém, detectamos pela primeira vez a característica de CAM-cycling.

Além de todas as características mensuradas quantitativamente (como apresentado) no decorrer do experimento foi possível observar diferentes respostas morfológicas entre os tratamentos e entre as espécies estudadas. A suspensão hídrica resultou em alterações morfológicas expressivas nas folhas de *G. lingulata*, ressaltando-se a redução visual da expansão foliar, assim como manchas e enrolamento destas folhas, que foi evidente desde o início do experimento (Figura 6A), enquanto que em *V. ‘Harmony’*, os efeitos do déficit hídrico foram mais expressivos quando observado o crescimento das plantas, mostrando reduções na altura e no diâmetro da roseta (Figura 6B).

Após uma semana da retomada de irrigação, as plantas do tratamento Reidratação em *G. lingulata* expressavam recuperação na expansão foliar e diminuição de enrolamento das folhas. Apesar das manchas foliares permanecerem, ao término do experimento, as plantas do tratamento encontravam-se visualmente semelhantes às plantas do tratamento Controle (Figura 7A). Com a suspensão da seca, as plantas de *V. ‘Harmony’* também mostraram recuperação dos sintomas promovidos pelo déficit hídrico, ressaltando-se o aumento em altura e expansão da roseta (Figura 7B).



Figura 6. Plantas de *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea ‘Harmony’* (B) submetidas aos tratamentos Controle e Seca, aos 90 dias de experimentação.

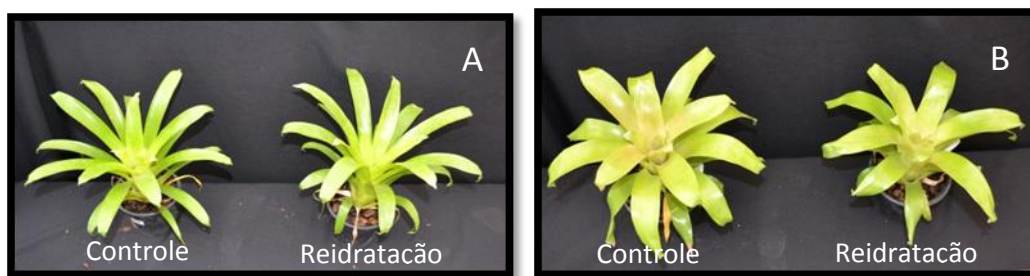


Figura 7. Plantas de *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea* ‘Harmony’ (B) submetidas aos tratamentos Controle e Reidratação, aos 90 dias de experimentação.



Figura 8. Plantas de *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea* ‘Harmony’ (B) submetidas aos tratamentos Tanque e Raiz, aos 90 dias de experimentação.

A aplicação de água nos órgãos isolados da planta (Tanque ou Raiz) garantiu a manutenção do crescimento das espécies e não promoveu sintomas visuais característicos do déficit hídrico, como apresentado pelas plantas submetidas à suspensão hídrica. No entanto, *V. ‘Harmony’* mostrou a formação de “quilling” apenas nas plantas expostas ao tratamento Raiz (Figura 8). Considerando-se que a hipótese aventada na literatura especializada do sistema radicular não funcional das bromélias epífitas, a aplicação de água somente no sistema radicular não promoveria tão somente o aparecimento dos sintomas visuais, mas, também, a evidência das demais alterações morfo-fisiológicas apresentadas pelas plantas do tratamento Seca. Tais alterações não foram observadas no presente estudo.

4. Conclusão:

Conclui-se com este estudo que o sistema radicular das bromélias epífitas *G. lingulata* e *V. “Harmony”* foi funcional na absorção de água em situação de cultivo, sendo possível demonstrar que o status hídrico das plantas, assim como o crescimento e as respostas fotossintéticas não foi prejudicado pelo fornecimento

deste recurso exclusivamente nas raízes, com as plantas comportando-se de maneira similar as que foram regadas no tanque ou com a combinação dos dois órgãos.

Foi possível verificar também, que ambas as espécies apresentam ciclo fotossintético C3, quando hidratadas. No entanto, em situação de suspensão hídrica completa estas rapidamente passam a apresentar acúmulo noturno de ácidos orgânicos, sugerindo um fenótipo CAM- cycling em condições de déficit hídrico.

O retorno das regas, após 60 dias de suspensão hídrica proporcionou incremento do status hídrico e aumento dos parâmetros de crescimento e fotossintéticos mensurados, assim como concomitante redução do acúmulo de ácidos noturnos, demonstrando a capacidade de recuperação de situações de déficit hídrico que estas espécies apresentam.

5. Referências

- Anjum, S.A., Xie, X.Y., Wang, L.C., Saleem, M.F., Man, C., Lei, W. 2011. Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research* 6: 2026-2032.
- Beltrán JD, Lasso E, Madriñán S, Virgo A, Winter K. 2013. Juvenile tank-bromeliads lacking tanks: do they engage in CAM photosynthesis?. *Photosynthetica* 51: 55–62.
- Benz, B.W., Martin, C.E. 2006. Foliar trichomes, boundary layers, and gas exchange in 12 species of epiphytic *Tillandsia* (Bromeliaceae). *Journal of Plant Physiology* 163: 648-656.
- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes: general biology and related biota. Cambridge, University Press Cambridge.
- Benzing, D.H., Burt, K.M. 1970. Foliar permeability among twenty species of the Bromeliaceae. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 97: 269-279.
- Benzing, D.H., Henderson, K., Kessel, B., Sulak, J. 1976. The absorptive capacities of bromeliad trichomes. *American Journal of Botany* 63: 1009-1014.
- Benzing, D.H., Renfrow, A. 1971. Significance of the patterns of CO₂ exchange to the ecology and phylogeny of the Tillandsioideae (Bromeliaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 98: 322-327.
- Bolhar-Nordenkamp, H.R., Long, S.P., Baker, N.R., Oquist, G., Schreiber, U.L.E.G., Lechner, E.G. 1989. Chlorophyll fluorescence as a probe of the photosynthetic

competence of leaves in the field: a review of current instrumentation. *Functional Ecology* 3: 497-514.

Brighigna, L., Montaini, P., Favilli, F., Trejo, A.C. 1992. Role of the nitrogen-fixing bacterial microflora in the epiphytism of *Tillandsia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 79: 723-727.

Butcher, D. 2009. Glossary of Bromeliaceae. 27 Aug, 2014. <fcbs.org/articles/Glossary/Glossary.pdf>. (acesso em 27/02/2015).

Chaves, M. M., Flexas, J., Pinheiro, C. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany*, 103 (4): 551-560.

Dettke, G.A., Milaneze-Gutierrez, M.A. 2014. Anatomia vegetativa de *Bromelia antiacantha* Bertol, (Bromeliaceae, Bromelioideae). *Balduinia* 13: 01-14.

Dittrich, P., W. H. Campbell & C. C. Black, Jr. 1973. Phosphoenolpyruvate carboxykinase in plants exhibiting Crassulacean acid metabolism. *Plant. Physiology*. 52: 357-361.

Ducatti, C. 2012. Isótopos estáveis ambientais. Apostila. Botucatu, UNESP.

Fageria, N. K. 1998. Otimização da eficiência nutricional na produção das culturas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental* 2: 6-16.

Fan, L., Linker, R., Gepstein, S., Tanimoto, E., Yamamoto, R., Neumann, P.M. 2006. Progressive Inhibition by water deficit of cell wall extensibility and growth along the elongation zone of maize roots is related to increased lignin metabolism and progressive stelar accumulation of wall phenolics. *Plant Physiology* 140: 603–612.

Freschi, L., Takahashi, C.A., Cambui, C.A., Semperebom, T.R., Cruz, A.B., Mito, P.T., Versieux, L.M., Calvente, A., Latansio-Aidar, S.R., Aidar, M.P.M., Mercier, H. 2010. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. *Journal of Plant Physiology* 167: 526–533.

Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., Hubick, K. T. 1989. Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual review of plant biology*, 40(1), 503-537.

Farquhar, G. D., O'leary, M. H., Berry, J. A. 1982. On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Functional Plant Biology*, 9(2), 121-137.

- Furlan, R.A. 2001. Avaliação da nebulização e abertura de cortinas na redução da temperatura do ar em ambiente protegido. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Gribba, A., Dardelle, F., Lehner, A., Rihouey, C., Burel, C., Ferchichi, A., Driouich, A., Mollet, J.C. 2013. Effect of water deficit on the cell wall of the date palm (*Phoenix dactylifera* ‘Deglet nour’, Arecales) fruit during development. *Plant, Cell and Environment* 36: 1056-1070.
- Griffiths, H., Maxwell, K. 1999. In memory of CS Pittendrigh: Does exposure in forest canopies relate to photoprotective strategies in epiphytic bromeliads? *Functional Ecology* 13: 15-23.
- Hancock, L., Edwards, E. J. 2014. Phylogeny and the inference of evolutionary trajectories. *Journal of experimental botany*, 65: 3491–3498
- Herrera, A. 2009. Crassulacean acid metabolism and fitness under water deficit stress: if not for carbon gain, what is facultative CAM good for?. *Annals of Botany*, 103(4), 645-653.
- Hsiao, C. 1973. Plant responses to water stress. *Annual Reviews of Plant Physiology* 24: 519-70.
- Jaleel, C.A., Manivannan, P., Wahid, A., Farooq, M., Al-Juburi, H.J., Somasundaram, R., Vam, R.P. 2009. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agricultural Biology* 11: 100-105.
- Kämpf, A.N. 1984. Aspectos da nutrição de Bromeliáceas epífitas. *In: Congresso Brasileiro de Floricultura e Plantas Ornamentais*, 8, 1984, Rio de Janeiro, Anais, Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Floricultura e Plantas Ornamentais, v. 9, p. 184-98.
- Kämpf, A.N. 1992. Cultivo de bromélias. *In: C.E.F., Castro, B.L.D. Angelis, L.P.P. Moura, R.B.A. Silveira, G. Angelis Neto, N.T. Sato (Coord.). Manual de Floricultura*, SBFPO, Maringá, pp. 201-211.
- Kersten, R.A. 2010. Epífitas vasculares – Histórico, participação taxonômica e aspectos relevantes, com ênfase na Mata Atlântica. *Hoehnea* 37: 9-38.
- Krause, G.H., Weis, E. 1991. Chlorophyll fluorescence and photosynthesis: the basics. *Annual Review of Plant Biology* 42: 313-349.
- Li, P., Pemberton, R., Zheng, G. 2015. Foliar trichome-aided formaldehyde uptake in the epiphytic *Tillandsia velutina* and its response to formaldehyde pollution. *Chemosphere* 119: 662-667.

- Liu, M., Qi, H., Zhang, Z. P., Song, Z. W., Kou, T. J., Zhang, W. J., Yu, J. L. 2012. Response of photosynthesis and chlorophyll fluorescence to drought stress in two maize cultivars. *African J. Agric. Res*, 34, 4751-4760.
- Lobo, F.D.A., de Barros, M.P., Dalmagro, H.J., Dalmolin, Â.C., Pereira, W.E., de Souza, É.C., Ortiz, C.R. 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel-a critical look at the models. *Photosynthetica* 51: 445-456.
- Lotter, D., Valentine, A. J., Van Garderen, E. A., Tadross, M. 2014. Physiological responses of a fynbos legume, *Aspalathus linearis* to drought stress. *South African Journal of Botany*, 94, 218-223.
- Lüttge, U. 2002. CO₂-concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 53(378), 2131-2142.
- Lüttge, U. 2004. Ecophysiology of crassulacean acid metabolism (CAM). *Annals of Botany*, 93(6), 629-652.
- Lüttge, U. 2010. Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments. *AoB Plants* 2012: 1-15.
- Marshall, J. D., Brooks, J.R., Lajtha, K. 2007. Sources of variation in the stable isotopic composition of plants. *In*: R. Michener, K. Lajtha (eds.). *Stable isotopes in ecology and environmental Science*. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, pp. 22-60.
- Martin, C.E. 1994. Physiological Ecology of the Bromeliaceae. *Botanical Review* 60: 1-82.
- Mattos, E.A. 2006. O estudo da fluorescência da clorofila e a detecção de estresses ambientais em plantas. *In*: C.H.B.A. Prado, C.A. Casali. *Fisiologia Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral*. Editora Manole, São Paulo, pp. 255-266.
- Maxwell, K. 2002. Resistance is useful: diurnal patterns of photosynthesis in C₃ and crassulacean acid metabolism epiphytic bromeliads. *Functional Plant Biology* 29: 679-687.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence-practical guide. *Journal of Experimental Botany* 51: 659-668.
- Maxwell, K., Marrison, J.L., Leech, R.M., Griffiths, H., Horton, P. 1999. Chloroplast acclimation in leaves of *Guzmania monostachia* in response to high light. *Plant Physiology* 121: 89-96.

- Medina, E., Delgado, M., Throughton, J.H., Medina, J.D. 1977. Physiological ecology of CO₂ fixation in Bromeliaceae. *Flora* 166, 137-152.
- Nascimento, J. 2009. Crescimento e assimilação de carbono em plantas jovens de *Attalea funifera* Mart. submetidas ao sombreamento e ao estresse hídrico. Dissertação Mestrado Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus.
- North, G.B., Lynch, F.H., Maharaj, F.D., Phillips, C.A., Woodside, W.T. 2013. Leaf hydraulic conductance for a tank bromeliad: axial and radial pathways for moving and conserving water. *Frontiers in Plant Science* 4: 78.
- Osmond, C. B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology*, 29 (1), 379-414.
- Pereira, P. N. 2012. Divisão espacial da atividade das enzimas PEPC e da NR e sua regulação por citocininas em folhas de *Guzmania monostachia* induzidas ao CAM. Dissertação de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Pierce, S., Maxwell, K., Griffiths, H., Winter, K. 2001. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. *American Journal of Botany* 88: 1371-1389.
- Pignata, M.L., Gudiño, G.L., Wannaz, E.D., Plá, R.R., González, C.M., Carreras, H.A. & Orellana, L. 2002. Atmospheric quality and distribution of heavy metals in Argentina employing *Tillandsia capillaris* as a biomonitor. *Environmental Pollution* 120: 59-68.
- Pimentel, C. 1998. Metabolismo de carbono na agricultura tropical. Edur., Seropédica.
- Pita, P.B., Menezes, N.L. 2002. Root anatomy in species of *Dyckia* Schult. f. and *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) from Serra do Cipó (Minas Gerais, Brazil), with special emphasis to velamen. *Brazilian Journal of Botany* 25: 25-34.
- Pittendrigh, C.S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I- The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- Pleiver, H. 2006. Leaf Quilling in Bromeliads. *Newsletters of Bromeliad Society of San Francisco* 3: 4-5.
- Proença, S.L., Sajo, M.G. 2008. Rhizome and root anatomy of 14 species of Bromeliaceae. *Rodriguésia* 59: 113-128.
- Raak, J. 2011. Quilling. *Bromeliaceae* 45: 24-26.

- Rêgo, G.M., Possamai, E. 2004. Avaliação dos teores de clorofila no crescimento de mudas do jequitibá-rosa (*Cariniana legalis*). Comunicado Técnico 128. EMBRAPA, Colombo.
- Sanches, R.F.E. 2012. Relações hídricas e respostas ao difícil hídrico da espécie *Bauhinia forficata* Link., mecanismos de manutenção do status hídrico. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Piracicaba.
- Schreiber, U., Bilger, W., Neubauer, C. 1994. Chlorophyll fluorescence as a non-destructive indicator for rapid assessment of *in vivo* photosynthesis. In: E.-D. Schulze, M.M. Caldwell (eds.). Ecophysiology of photosynthesis. Ecological studies 100. Springer-Verlag, Berlin, p. 49-70.
- Segecin, S., Scatena, V.L. 2004. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. Acta Botanica Brasilica 18: 253-260.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C.A., Zhao, C.X. 2008. Water deficit stress induced anatomical changes in higher plants. Competes Rendus Biologies 331: 215-225.
- Silva, E. A. 2000. Periodicidade do crescimento vegetativo em *Coffea arabica* L.: relações com a fotossíntese em condições de campo. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.
- Silva, A.C., Leonel, S., Souza, A.P., Domingos, J.R., Ducatti, C. 2010. Trocas gasosas e ciclo fotossintético da figueira ‘Roxo de Valinhos’. Ciência Rural 40: 1270-1276.
- Silva, I.V., Scatena, V.L. 2011. Anatomia de raízes de nove espécies de Bromeliaceae (Poales) da região amazônica do estado de Mato Grosso, Brasil. Acta Botanica Brasilica 25: 618-627.
- Simonin, K.A., Limm, E.B., Dawson, T.E. 2012. Hydraulic conductance of leaves correlates with leaf life span: implications for life-time carbon gain. New Phytologist 193: 939-947.
- Sipes, D. L., & Ting, I. P. 1985. Crassulacean acid metabolism and crassulacean acid metabolism modifications in *Peperomia camptotricha*. Plant Physiology, 77(1), 59-63.
- Smirnoff, N. 1993. The role of active oxygen in the response of plants to water deficit and desiccation. New Phytologist 125: 27-58.
- Smith JAC, Griffiths H, Bassett M, Griffiths NM. 1985. Day–night changes in the leaf water relations of epiphytic bromeliads in the rain forests of Trinidad. Oecologia 67: 475–485.

- Smith, J.A.C. Epiphytic Bromeliads. 1989. In: Vascular plants as epiphytes- ecological studies. Springer, Berlin, Heidelberg, New York.
- Stenhouse, R. 2009. What is “Quilling”. *Bromeliaceae* 43: 11.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., IE-Macmillan, Sunderland.
- Tamaki, V., Mercier, H. 1997. Diurnal variation in vacuolar acidity and PEP-carboxylase activity in *Tillandsia pohliana* Mez (Bromeliaceae) grown *in vitro*. *Bromélia* 4: 16-23.
- Weatherley, P. 1950. Studies in the water relations of the cotton plant. *New Phytologist* 49: 81-97.
- Weatherley, P.E. 1982. Water uptake and flow in roots. In: O.L. Lange, P.S. Nobel, C.B. Osmond, H. Ziegler (Eds.). *Encyclopedia of Plant Physiology. New Series, Vol. 12B: Water Relations and Carbon Assimilation*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 79-109.
- Winkler, U., Zotz, G. 2009. Highly efficient uptake of phosphorus in epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, 103: 477-484.
- Winter, K., Aranda, J., Holtum, J.A.M. 2005. Carbon isotope composition and water-use efficiency in plants with crassulacean acid metabolism. *Functional Plant* 32: 381-388.
- Winter, K., Holtum, J. A. 2011. Induction and reversal of crassulacean acid metabolism in *Calandrinia polyandra*: effects of soil moisture and nutrients. *Functional Plant Biology*, 38(7), 576-582.
- Winter, K., Holtum, J. A., Smith, J. A. C. 2015. Crassulacean acid metabolism: a continuous or discrete trait?. *New Phytologist*.
- Wintermans, J.F.G.M., De Mots, A. 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their phenophytins in ethanol. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biophysics including Photosynthesis* 109: 448-453.
- Zhang, H., Ye, Y. K., Wang, S. H., Luo, J. P., Tang, J., Ma, D. F. 2009. Hydrogen sulfide counteracts chlorophyll loss in sweetpotato seedling leaves and alleviates oxidative damage against osmotic stress. *Plant Growth Regulation*, 58(3), 243-250.
- Zotz, G., Hietz, P. 2001. The physiological ecology of vascular epiphytes: current knowledge, open questions. *Journal of Experimental Botany* 52: 2067-2078.
- Zotz, G., Tyree, M.T. 1996. Water stress in the epiphytic orchid, *Dimerandra emarginata* (G. Meyer) Hoehne. *Oecologia* 107: 151-159.

Capítulo III - Absorção e eficiência do uso de nitrogênio pelos diferentes órgãos vegetativos das bromélias epífitas ornamentais *Guzmania lingulata* e *Vriesea* ‘Harmony’

1. Introdução

A forma da captação e absorção dos nutrientes se estabelece como fator fundamental no pleno desenvolvimento das plantas, estando envolvido de diversas formas nos processos vitais do crescimento e desenvolvimento. Dentre os macronutrientes, aqueles exigidos em maiores quantidades pelas plantas, pode-se destacar o nitrogênio por ser constituinte primário de moléculas e proteínas essenciais ao metabolismo vegetal (Xu et al. 2011), atuando na formação dos aminoácidos, nucleotídeos, clorofila e de várias coenzimas; além disso, por fazer parte dos ácidos nucléicos, é essencial em processos vitais como a reprodução, fotossíntese e crescimento vegetal (Binkley 1986; Marschner 1995). A fotossíntese pode ser afetada devido, por exemplo, à formação de cloroplastos com menor eficiência fotossintética, pois os nutrientes minerais, entre eles o nitrogênio, participam na formação da organela, contribuindo com a síntese de proteínas, membranas dos tilacóides e pigmentos dos cloroplastos (Rodrigues et al. 2014).

Nitrato e amônio são as principais fontes inorgânicas de nitrogênio disponível para as plantas superiores, sendo que a forma N_2 , a mais abundante na atmosfera, não é assimilada pelas plantas. A maior parte do amônio tem de ser incorporada em compostos orgânicos nas raízes, enquanto que o nitrato é prontamente móvel no xilema. As principais fontes de nitrogênio são a matéria orgânica, fertilizantes industriais, sais de amônio, nitrato trazido da atmosfera pela chuva e a fixação de N_2 por organismos nitrificantes, como determinadas bactérias (Marschner 1995).

Para o nitrogênio ser incorporado em estruturas orgânicas e cumprir suas funções essenciais como nutriente vegetal, o nitrato é reduzido à amônia e a redução é mediada por duas enzimas: nitrato redutase (NR), que envolve a redução do nitrato a nitrito e a nitrito redutase (NIR) que reduz o nitrito a amônio. As células vegetais evitam a toxicidade do amônio pela sua rápida conversão em aminoácido e a principal via envolve a ação sequencial das enzimas glutamina sintetase e glutamato sintase (GS/GOGAT). A glutamina sintetase combina o amônio com o glutamato e forma glutamina. Os níveis elevados de glutamina nos plastídeos estimulam a atividade da

glutamato sintase, que transfere o grupo amina da glutamina para o 2-oxoglutamato, produzindo duas moléculas de glutamato. Uma vez assimilado em glutamina e glutamato, o nitrogênio é incorporado em outros aminoácidos por meio de reações de transaminação e as enzimas que catalisam essas reações são conhecidas como aminotransferases (Marschner 1995; Taiz & Zeiger 2006).

A pluralidade morfológica e fisiológica encontrada em Bromeliaceae proporciona a ocupação de diferentes habitats. Os diferentes hábitos de crescimento, assim como as características morfológicas das raízes e parte aérea, influenciam na nutrição destas plantas, incluindo a utilização de nitrogênio, pois a exploração e utilização dos recursos da área ocupada serão diferenciadas (Benzing & Renfrow 1974; Nievola et al. 2001).

As bromélias terrestres absorvem totalmente água e nutrientes minerais do solo, por meio de seu desenvolvido sistema radicular. No entanto, as bromélias de hábito epifítico, por ocorrerem em áreas com pouca disponibilidade de nutrientes, devem ser capazes de gerar o seu próprio substrato para a captação dos nutrientes, como o acúmulo de detritos orgânicos ou mesmo ser hábil em extrair quantidade suficiente de sais dissolvidos na água da chuva ou nos fluidos lixiviados pelo tronco do hospedeiro que carregam íons e moléculas orgânicas; contudo, baixos níveis de macronutrientes como K, N ou P estão presentes nestas soluções, usualmente em concentrações excedendo poucas partes por milhão (Pittendrigh 1948; Benzing & Renfrow 1974).

Na natureza, o represamento fornecido pela geometria das folhas de muitas bromélias, de maneira a formar o tanque, possibilita coletar umidade considerável e acumular detritos e nutrientes proveniente da atmosfera, o que por sua vez atraem grande variedade de animais de ambientes terrestres e aquáticos, que contribuem com o fornecimento de nutrientes para a planta (Benzing 1973).

Espécies de bromélias com diferentes hábitos de crescimento podem mostrar diferentes preferências para as fontes nitrogenadas (orgânica ou inorgânica), como diversos estudos têm procurado destacar. Embora fontes orgânicas como a ureia e aminoácidos não sejam a forma preferencial de nitrogênio por plantas terrestres (Cambui 2009), alguns estudos procuram mostrar que para as epífitas este cenário é diferente.

Mercier et al. (1997) observaram que as espécies *Vriesea philippocoburgii* (bromélia com tanque) e *Tillandsia pohliana* (bromélia atmosférica) apresentaram

maiores valores de massas de matéria fresca e seca quando fornecido ureia em relação a outras fontes de nitrogênio. A ureia é frequentemente encontrada no interior dos tanques de *V. philippocoburgii* e os resultados sugerem que esta pode ser uma importante fonte deste nutriente. Cambui (2009) em estudo com *Vriesea gigantea*, obteve resultados semelhantes, destacando que a ureia foi a fonte preferencial de nitrogênio e que o fenômeno pode estar relacionado com a vantagem da planta em obter simultaneamente carbono e nitrogênio que são limitantes em seu habitat natural, pois a assimilação da ureia depende da hidrólise previa em NH_4^+ e CO_2 , reação catalisada pela urease.

Em plantas cultivadas também se verifica o uso recorrente de ureia como fertilizante, que tem tido seu consumo aumentado atualmente, devido, sobretudo, ao seu alto teor de nitrogênio e baixo custo (Cambui 2009). Em condições naturais, as bromélias epífitas apresentam crescimento lento, levando anos para alcançar a maturidade, devido à intermitência da disponibilidade de água e nutrientes no ambiente do dossel das florestas; no entanto, em condições de cultivo, com o fornecimento elevado e regular de nutrientes e água, o crescimento das plantas pode ser acelerado (Benzing 1973; Benzing & Renfrow 1974; Zotz & Asshoff 2010).

O complexo “tanque-tricomas foliares” tem sido retratado como o principal ou mesmo o único responsável pela absorção de nutrientes pelas bromélias epífitas, em oposição ao sistema radicular que se restringiria à função de fixação da planta ao forófito (Benzing 1976; Benzing 1990; Takahashi & Mercier 2011; North et al. 2013; Cach-Pérez et al. 2014). Contudo, estudos sugerem que o sistema radicular das plantas epífitas pode apresentar importância similar às folhas na absorção dos recursos e manutenção do crescimento (Kämpf 1992; Pita & Menezes 2002), sendo oportunos maiores investigações sobre a divisão funcional dos órgãos vegetativos em bromélias epífitas.

Estudos anatômicos têm relatado nas raízes de representantes de habitat epifítico de Bromeliaceae, a presença da epiderme pluriestratificada denominada de velame (Pita & Menezes 2002; Seguecin & Scatena 2004; Proença & Sajo 2008; Silva & Scatena 2011). A descrição da estrutura suscita a possibilidade das raízes exercerem não apenas a função de fixação e suporte, mas também de serem funcionais na absorção de água e nutrientes, visto que em Orchidaceae e Araceae, o velame está associado à função de absorção (Benzing et al. 1982). O modesto, porém observável atividade de absorção de ^{32}P pelas raízes de *Aechmea fasciata*, corroboram a hipótese das raízes de bromélias

epífitas não serem completamente incapazes de absorverem nutrientes (Winkler & Zotz 2009).

A inter-relação da nutrição de bromélias epífitas e os diferentes órgãos vegetativos é pouco explorada nos estudos experimentais, mesmo quando se trata da nutrição mineral com o nitrogênio, elemento considerado o mais importante para o crescimento e desenvolvimento das plantas epífitas. Os estudos em Bromeliaceae salientam a investigação da influência dos nutrientes quando aplicado nas folhas, havendo uma lacuna no conhecimento do potencial de absorção do sistema radicular em bromélias epífitas (Endres & Mercier 2003; Inselsbacher et al. 2007; Masclaux-Daubresse et al. 2010). Desta forma, o presente estudo teve como objetivo testar a hipótese da funcionalidade do sistema radicular das bromélias epífitas *Guzmania lingulata* e *Vriesea* 'Harmony' submetidas a diferentes concentrações de nitrogênio, analisando as respostas de crescimento, atividade fotossintética, absorção de macro e micronutrientes e eficiência do uso de nitrogênio.

2.Material e Métodos

Plantas com aproximadamente seis meses de idade das variedades comerciais de *Guzmania lingulata* (19,10 folhas, 37,40 g massa de matéria fresca total e 5,13 g massa de matéria seca total, n=10) e *Vriesea* 'Harmony' (20,90 folhas, 56,70 g massa de matéria fresca total e 7,09 g massa de matéria seca total, n=10) foram cultivadas em vaso de polietileno preto, com capacidade de 1,25 L, contendo o substrato casca de *Pinus* compostada, apresentando a seguinte composição nutricional:

N	P ₂ O ₅	K ₂ O	Ca	Mg	S	U-65°C	M.O.	C
** % ao natural -----								
0,50	0,1	ND	0,3	0,1	0,3	57,0	26,0	14,0
Na	Cu	Fe	Mn	Zn	C/N	pH		
-----**mg kg ⁻¹ ao natural -----						ao natural		
129	6	3677	52	13	28/1	3,50		

** = Teores Totais, ND = Não detectado ou < 0,1%

O experimento foi conduzido em casa de vegetação do Núcleo de Pesquisa em Plantas Ornamentais do Instituto de Botânica, São Paulo, SP, localizada a cerca de 770 m acima do nível do mar nas coordenadas 23° 30' S e 46° 40' W.

O delineamento experimental foi inteiramente casualizado em fatorial 2x3 x3, com a aplicação de nitrogênio em dois órgãos diferentes da planta (tanque ou raiz), três doses do fertilizante nitrogenado na forma de ureia e três épocas de coleta ao longo do experimento, tendo 5 plantas por parcela em 3 repetições, totalizando 90 vasos para cada espécie. Duas vezes por semana metade das plantas foram tratadas com 20 ml de solução nutritiva de Hoagland & Arnon 2 (1950) modificada nas concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N na forma de ureia (Endres & Mercier 2001), somente no tanque, enquanto que a outra metade das plantas recebeu 20 ml de solução nutritiva de Hoagland & Arnon 2 (1950) modificada nas concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N na forma de ureia no sistema radicular, através do substrato. As soluções tiveram o pH ajustado para 5,8. Nos intervalos de tempo de 30, 60 e 90 dias foram coletados e analisados cinco indivíduos de cada tratamento. O tempo zero (T0) foi constituído a partir da seleção aleatória de dez plantas, no início da experimentação e tiveram as medidas iniciais de crescimento e desenvolvimento mensuradas.

2 Variáveis de crescimento e desenvolvimento

2.1.1 Biometria

Número de folhas (unidades), altura das plantas (mensurada com régua graduada em centímetros, posicionada verticalmente ao nível do substrato, tomando-se a medida até a extremidade superior, representada pela folha mais alta), diâmetro do caule (determinado com paquímetro digital em milímetros), diâmetro da roseta (mensurada com régua graduada em centímetros, posicionada de maneira a medir a maior distância entre duas folhas opostas) e área foliar (AF) em cm², determinada no medidor de área foliar Li-3100 Area Meter (Li-Cor Biosciences).

2.1.2 Biomassa

As plantas foram seccionadas em partes (folha, caule e raiz) para a obtenção da parte aérea e sistema radicular. Os valores de massa de matéria fresca foram obtidos com a pesagem em balança digital dos diferentes órgãos e total. Após a pesagem, o material foi colocado em sacos de papel Kraft identificado e seco em estufa a 45 °C, até atingir peso constante para a determinação das massas de matéria seca.

2.2 Variáveis Fisiológicas

2.2.1 Eficiência fotossintética

Utilizou-se o analisador de gás infravermelho (IRGA), modelo LCpro-SD (ADC BioScientific Ltd.), em sistema aberto, no período entre 8 h às 11 h, em três plantas de cada tratamento aos 90 dias de experimentação. Foram realizadas curvas AxDFFFA ascendentes na parte mediana da quarta folha totalmente expandida, nos valores de intensidade luminosa de 0, 50, 200, 500, 700, 1.000 e 1.200 $\mu\text{mol f\acute{o}tons m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, em plantas dos diferentes tratamentos nutricionais. Os pontos das curvas representaram a média de dez repetições para cada intensidade luminosa.

A partir dos valores das medidas instantâneas das taxas de assimilação líquida do carbono (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e das diferentes intensidades luminosas, foram calculados os valores de fotossíntese líquida máxima, determinado a partir de modelo de ajuste de curva apresentado por Lobo et al. (2013).

2.2.2 Fluorescência da clorofila a

As medidas foram realizadas na quinta folha totalmente expandida, conforme o método do pulso de saturação (Schreiber et al. 1994) em folhas pré-adaptadas ao escuro, utilizando o fluorômetro de pulso modulado modelo OS5p-Modulated Fluorometer (Opti-Sciences). Foram determinados os valores de fluorescência inicial (F_0) e máxima (F_m) após 60 minutos de escuro. A eficiência quântica potencial do fotossistema II (FSII) foi calculada pela equação: $\text{FS II} = F_v / F_m$, sendo F_v a fluorescência variável calculada pela equação $F_v = F_m - F_0$.

2.2.3 Análise nutricional

Todas as folhas dos diferentes tratamentos nutricionais (triplicata), após secas em estufa e pesadas em balança digital, foram trituradas em moinho de faca e enviadas ao laboratório de Nutrição Mineral em Plantas da UNESP, Botucatu, SP, para análise dos teores de macro (nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio e enxofre) e micronutrientes (boro, cobre, ferro, manganês e zinco).

2.2.4 Eficiência do uso do nitrogênio

Foi determinada a eficiência do uso do nitrogênio nos tratamentos nutricionais, como proposto em Fageria (1998) e Baigar et al. (2001), através dos cálculos dos

parâmetros de eficiência do uso de nitrogênio (unidade de rendimento por unidade de elemento no tecido), eficiência de absorção (quantidade de nutriente absorvido por unidade de massa de matéria seca das raízes), eficiência de utilização (eficiência fisiológica combinada com a eficiência de recuperação) e eficiência de conversão em biomassa (produção de massa de matéria seca da parte aérea por unidade de nutriente na parte aérea).

2.2.5 Teor de pigmentos fotossintéticos

O conteúdo de pigmentos fotossintetizantes foi obtido de amostras de tecido foliar de três plantas por tratamento, onde 0,150 g de massa de matéria fresca foram trituradas em 10,0 mL de álcool etílico 96%, centrifugadas à 10.000 rpm por 10 minutos a 2 °C e analisadas no espectrofotômetro (Shimadzu UV-1800, Japão) em comprimento de onda $\lambda = 649$ nm (clorofila *a*), 665 nm (clorofila *b*) e 470 nm (carotenóides), segundo Pignata et al. (2002). A partir dos valores de absorbância determinados, as concentrações de clorofilas *a* e *b*, clorofila total, razão de clorofila *a/b* e carotenóides totais foram calculadas com base na metodologia de Wintermans & De Mots (1965) e expressos em mg g⁻¹ de massa de matéria seca.

2.3 Análise estatística

Os dados das variáveis de crescimento e fisiológicos foram submetidos à análise de variância (ANOVA) e as médias foram comparadas pelo teste Tukey ($p \leq 0,05$). As análises foram realizadas através do pacote estatístico Sisvar, versão 5.0.

3. Resultados e discussão

Os resultados das variáveis biométricas (Tabela 1) mostraram que as espécies cresceram no decorrer do tempo das coletas, inclusive as plantas que não receberam adubação nitrogenada, observando-se as maiores médias nas variáveis aos 90 dias. A aplicação do nutriente em diferentes órgãos (Tanque ou Raiz) não foi significativa para promover diferença estatística entre os tratamentos, com exceção das variáveis Número de Folhas e Altura da Planta em *G. lingulata*, em que a adubação na Raiz apresentou médias superiores às plantas que receberam adubação no Tanque. Os resultados mostraram que o tratamento Raiz é eficiente em promover o crescimento biométrico das

plantas. A diferença estatística entre as concentrações de nitrogênio foi observada apenas em *G. lingulata*, nas plantas que receberam adubação na Raiz, apresentando as maiores médias no tratamento 5,34 mM N. Embora não tenham apresentado diferença estatística, os resultados da biometria das plantas que receberam a maior concentração de nitrogênio no Tanque, tanto em *G. lingulata* como em *V. 'Harmony'*, tenderam a apresentar maiores médias aos 90 dias. Os resultados mostram que as espécies são responsivas ao nutriente, promovendo o crescimento da parte aérea com o aumento da concentração de nitrogênio.

As variáveis biométricas Número de folhas, Altura da planta e Área Foliar apresentaram incremento com o aumento da concentração de nitrogênio e tempo de coletas, independente do órgão em que se aplicou a adubação. Observou-se aumento de mais de 30% nas diferentes variáveis que receberam 5,34 mM N aos 90 dias, quando comparado às plantas expostas à adubação sem nitrogênio aos 30 dias.

A análise das variáveis de biomassa fresca (Tabela 2) e seca (Tabela 3) em *G. lingulata*, mostrou que as plantas aumentaram as massas de matéria no decorrer do tempo de coletas, principalmente aos 90 dias de experimentação. Contudo, as plantas do tratamento 0,0 mM N na Raiz não apresentou diferença estatística entre o tempo de coleta, apesar do aumento das médias para a variável. Apenas o tratamento 5,34 mM N na Raiz apresentou diferença estatística significativa entre o tempo de coletas para a variável massa de matéria fresca e seca das raízes, sugerindo que as plantas investiram na alocação de biomassa para este órgão. Os nutrientes necessários para o crescimento das plantas são obtidos pelas raízes, assim a alocação de biomassa para as raízes é importante na aquisição de nutrientes, além disso, plantas que apresentam crescimento lento podem apresentar alta alocação de biomassa nas raízes, podendo estar associado com o fato de ocorrerem em ambientes adversos (Aerin & Chapin 1999).

Tabela 1. Médias das variáveis biométricas número de Folha, altura da planta, diâmetro da roseta, diâmetro do caule e área foliar de *Guzmania lingulata* e *Vriesea 'Harmony'*, submetidas às concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N e nos diferentes órgãos aos 30, 60 e 90 dias de experimentação.

Guzmania lingulata				Vriesea `Harmony´			
Nº de Folhas (unidades)							
Órgão	mM N	30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Raiz	0,0	20,6 B a a	24,6 A a a	27,8 A a a	23,8 B a a	26,0 B a a	29,2 A a a
	2,62	20,0 B a a	22,6 B a a	30,0 A a a	21,6 B a a	26,6 A a a	29,2 A a a
	5,34	20,8 C a a	25,4 B a a	30,0 A a a	23,6 B a a	27,0 A a a	29,6 A a a
Tanque	0,0	21,0 B a a	21,6 B a a	25,6 A a b	22,0 B a a	25,2 A a a	27,4 A a a
	2,62	20,2 B a a	22,4 B a a	27,4 A a ab	24,0 B a a	25,6 B a a	28,8 A a a
	5,34	22,2 B a a	21,0 B b a	30,0 A a a	23,0 B a a	27,2 A a a	29,6 A a a
Altura (cm)							
Raiz	0,0	21,98 B a a	21,84 B a a	25,80 A a b	21,04 A a a	22,18 A a a	22,04 A a a
	2,62	20,72 B a a	20,50 B a a	27,76 A a ab	18,70 A a a	20,80 A a a	21,46 A a a
	5,34	21,92 B a a	23,48 B a a	29,52 A a a	18,64 B a a	20,26 AB a a	23,3 A a a
Tanque	0,0	20,60 B a a	22,70 B a a	26,68 A a a	17,02 B b a	21,74 A a a	19,64 AB a a
	2,62	21,94 B a a	22,00 B a a	26,83 A a a	18,50 A a a	21,70 A a a	20,70 A a a
	5,34	20,68 B a a	20,32 B b a	25,88 A b a	18,12 A a a	21,18 A a a	21,50 A a a
Diâmetro da Roseta (cm)							
Raiz	0,0	32,28 A a a	27,66 A a a	30,44 A b b	31,44 A a a	31,68 A a a	32,28 A a a
	2,62	31,28 AB a a	26,72 B a a	35,18 A a ab	26,52 B a a	28,92 AB a a	33,44 A a a
	5,34	31,40 A a a	30,98 A a a	37,22 A a a	26,24 B a a	33,86 A a a	32,84 A a a
Tanque	0,0	29,10 B a a	30,30 AB a a	36,56 A a a	27,18 A a a	29,32 A a a	31,7 A a a
	2,62	29,90 B a a	31,02 B a a	38,28 A a a	30,74 A a a	32,82 A a a	31,74 A a a
	5,34	30,44 A a a	30,80 A a a	34,30 A a a	30,16 A a a	33,50 A a a	35,30 A a a
Diâmetro do Caule (mm)							
Raiz	0,0	11,94 B a a	14,64 A a a	14,28 AB a a	14,90 B a a	17,19 AB a a	18,63 A a a
	2,62	12,52 B a a	14,30 AB a a	16,09 A a a	14,88 B a a	17,71 A a a	19,13 A a a
	5,34	12,75 B a a	15,30 A a a	15,97 A a a	15,33 B a a	17,65 A a a	17,84 A a a
Tanque	0,0	12,85 B a a	13,32 AB a a	15,61 A a a	13,99 B a a	17,69 A a a	18,44 A a a
	2,62	12,58 B a a	13,58 AB a a	15,00 A a a	14,36 B a a	16,51 AB a a	18,27 A a a
	5,34	13,25 A a a	14,39 A a a	15,23 A a a	14,27 B a a	17,66 A a a	18,66 A a a
Área foliar (cm²)							
Raiz	0,0	826,06 A a a	1.187,21 A a a	1.197,53 A a b	1.406,08 A a a	1.544,27 A a a	1.613,29 A a a
	2,62	957,90 B a a	1.088,12 AB a a	1.554,87 A a ab	1.209,66 B a a	1.703,39 A a a	1.808,11 A a a
	5,34	1.084,45 B a a	1.348,64 AB a a	1.730,96 A a a	1.261,42 B a a	1.535,06 AB a a	1.849,82 A a a
Tanque	0,0	762,41 B a a	1.013,62 AB a a	1.332,12 A a a	838,42 B b b	1.508,22 A a a	1.410,21 A a a
	2,62	729,70 B a a	1.086,46 AB a a	1.321,65 A a a	1.526,14 A a a	1.518,46 A a a	1.650,99 A a a
	5,34	878,30 B a a	933,34 B a a	1.471,55 A a a	916,64 B a b	1.543,48 A a a	1.757,44 A a a

Letras maiúsculas representam comparações entre as médias no fator Tempo, letras minúsculas entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

Tabela 2. Médias das variáveis de biomassa Massa de Matéria Fresca das Folhas, Caule, Raízes e Total de *Guzmania lingulata* e *Vriesea 'Harmony'* submetidas as concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N e nos diferentes órgãos, aos 30, 60 e 90 dias de experimentação.

Guzmania lingulata				Vriesea `Harmony´			
Massa de Matéria Fresca das Folhas (g)							
Órgão	mM N	30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Raiz	0,0	38,57 A a a	48,83 A a ab	55,72 A a b	56,22 A a a	66,39 A a a	74,61 A a a
	2,62	37,28 B a a	35,88 B a b	69,20 A a ab	52,26 B a a	67,71 AB a a	80,15 A a a
	5,34	39,91 B a a	53,68 B a a	73,83 A a a	46,04 B a a	68,18 A a a	74,65 A a a
Tanque	0,0	35,35 B a a	43,60 AB a a	58,55 A a a	41,54 B a a	61,54 A a a	66,36 A a a
	2,62	37,09 B a a	43,40 AB a a	60,37 A a a	52,96 A a a	63,86 A a a	70,01 A a a
	5,34	40,67 B a a	40,29 B a a	59,74 A a a	46,22 B a a	59,68 AB a a	79,47 A a a
Massa de Matéria Fresca do Caule (g)							
Raiz	0,0	2,29 A a a	2,66 A a a	3,23 A a b	3,19 B a a	4,07 AB a a	4,83 A a a
	2,62	2,21 A a a	2,16 A a a	4,34 A a a	2,34 C a a	4,26 B a a	5,70 A a a
	5,34	2,44 A a a	3,13 A a a	3,92 A a ab	2,78 B a a	4,60 A a a	5,36 A a a
Tanque	0,0	2,03 A a a	2,30 B a a	4,11 A a a	2,61 B a a	4,86 A a a	5,11 A a a
	2,62	2,13 B a a	2,68 B a a	3,76 A a a	3,06 B a a	4,09 AB a a	4,65 A a a
	5,34	2,13 B a a	2,45 B a a	3,57 A a a	2,88 C a a	4,60 B a a	6,03 A a a
Massa de Matéria Fresca das Raízes (g)							
Raiz	0,0	2,55 A a a	4,08 A a a	3,38 A a b	5,59 B a a	6,56 B a b	11,69 A a a
	2,62	1,93 A a a	2,11 A a a	4,00 A a b	5,02 B a a	11,68 A a a	12,18 A a a
	5,34	1,89 B a a	3,78 B a a	8,01 A a a	3,90 B a a	8,05 AB a ab	10,29 A a a
Tanque	0,0	1,78 A a a	3,26 A a a	4,86 A a a	3,85 A a a	6,90 A a a	7,938 A a a
	2,62	1,76 A a a	2,84 A a a	3,79 A a a	4,59 B a a	8,73 AB a a	12,55 A a a
	5,34	2,63 A a a	2,91 A a a	3,62 A b a	3,85 B a a	7,56 AB a a	11,11 A a a
Massa de Matéria Fresca Total (g)							
Raiz	0,0	43,41 A a a	55,56 A a ab	62,33 A a b	64,99 B a a	77,02 AB a a	91,14 A a a
	2,62	41,41 B a a	40,14 B a b	77,54 A a ab	59,62 B a a	83,64 A a a	98,03 A a a
	5,34	44,24 B a a	60,58 B a a	85,76 A a a	52,71 B a a	80,82 B a a	90,31 A a a
Tanque	0,0	39,16 B a a	49,16 AB a a	67,52 A a a	48,00 B a a	73,30 A a a	79,40 A a a
	2,62	45,01 B a a	48,91 AB a a	67,91 A a a	60,61 B a a	76,68 AB a a	87,21 A a a
	5,34	45,42 B a a	45,64 B a a	66,93 A b a	52,95 B a a	71,84 B a a	96,61 A a a

Letras maiúsculas representam comparações entre as médias no fator Tempo, letras minúsculas entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

Tabela 3. Médias das variáveis de biomassa Massa de Matéria Seca das Folhas, Caule, Raízes e Total de *Guzmania lingulata* e *Vriesea* 'Harmony' submetidas às concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N e nos diferentes órgãos, aos 30, 60 e 90 dias de experimentação.

<i>Guzmania lingulata</i>				<i>Vriesea`Harmony´</i>			
Massa de Matéria Seca das Folhas (g)							
Órgão	mM N	30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Raiz	0,0	4,75 A a a	5,06 A a ab	6,45 A a b	5,57 B a a	7,00 AB a a	8,31 A a a
	2,62	4,64 B a a	3,95 B a b	8,27 A a a	4,78 C a a	6,84 B a a	9,15 A a a
	5,34	5,14 B a a	6,09 B a a	8,95 A a a	4,81 B a a	7,29 A a a	8,81 A a a
Tanque	0,0	4,58 B a a	5,17 AB a a	6,86 A a a	4,18 B a a	6,47 A a a	7,65 A a b
	2,62	5,02 B a a	5,26 B a a	7,40 A a a	5,52 B a a	6,67 AB a a	7,90 A a ab
	5,34	5,64 AB a a	4,80 B a a	7,38 A b a	4,70 C a a	7,01 B a a	9,53 A a a
Massa de Matéria Seca do Caule (g)							
Raiz	0,0	0,30 A a a	0,30 A a a	0,46 A a a	0,51 B a a	0,75 AB a a	0,94 A a a
	2,62	0,31 B a a	0,26 B a a	0,56 A a a	0,43 B a a	0,69 B a a	1,08 A a a
	5,34	0,34 B a a	0,42 B a a	0,60 A a a	0,45 B a a	0,83 A a a	1,09 A a a
Tanque	0,0	0,32 B a a	0,29 B a a	0,53 A a a	0,37 B a a	0,81 A a a	0,92 A a a
	2,62	0,31 B a a	0,32 B a a	0,55 A a a	0,47 B a a	0,72 AB a a	0,85 A a a
	5,34	0,33 AB a a	0,33 B a a	0,49 A a a	0,57 B a a	0,78 B a a	1,17 A a a
Massa de Matéria Seca das Raízes (g)							
Raiz	0,0	0,41 A a a	0,54 A a a	0,43 A a b	1,28 B a a	1,20 B a a	2,51 A a a
	2,62	0,31 A a a	0,26 A a a	0,55 A a b	1,36 B a a	1,92 AB a a	2,48 A a a
	5,34	0,29 B a a	0,53 B a a	1,23 A a a	0,80 B a a	1,54 AB a a	2,12 A a a
Tanque	0,0	0,32 A a a	0,46 A a a	0,77 A a a	0,88 A a a	1,33 A a a	1,74 A a a
	2,62	0,39 A a a	0,39 A a a	0,53 A a a	1,16 B a a	2,20 AB a a	2,64 A a a
	5,34	0,51 A a a	0,43 A a a	0,63 A b a	0,95 B a a	1,69 AB a a	2,33 A a a
Massa de Matéria Seca Total (g)							
Raiz	0,0	5,46 A a a	5,91 A a ab	7,34 A a b	7,35 B a a	8,96 B a a	11,76 A a ab
	2,62	5,27 B a a	4,47 B a b	9,39 A a ab	6,57 C a a	9,46 B a a	12,71 A a a
	5,34	5,77 B a a	7,04 B a a	10,78 A a a	6,07 B a a	9,65 A a a	10,02 A b b
Tanque	0,0	5,21 B a a	5,92 B a a	8,17 A a a	5,43 B a a	8,61 A a a	10,32 A a b
	2,62	5,72 B a a	5,97 B a a	8,48 A a a	7,14 B a a	9,59 AB a a	11,39 A a ab
	5,34	6,48 AB a a	5,55 B a a	8,50 A b a	6,22 C a a	9,48 B a a	13,02 A a a

Letras maiúsculas representam comparações entre as médias no fator Tempo, letras minúsculas entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

As plantas de V. 'Harmony' apresentaram acúmulo de massas de matéria fresca e seca em todas as variáveis analisadas, no decorrer do tempo de coletas, incluindo as plantas sem acréscimo de nitrogênio.

A aplicação de adubo em *G. lingulata* nos diferentes órgãos (Tanque ou Raiz) resultou em diferença estatística nas variáveis massas de matéria fresca e seca das raízes, massas de matéria fresca e seca total e massa de matéria seca das folhas, no tratamento 5,34 mM N aos 90 dias, sendo que as plantas que receberam adubação na Raiz apresentaram as maiores médias. As variáveis massas de matéria fresca e seca total e massa de matéria seca das folhas apresentaram aumento de aproximadamente 20% no acúmulo de massa nas plantas que receberam adubação na Raiz em comparação ao Tanque. Em relação às variáveis massas de matéria fresca e seca das raízes, o aumento foi de aproximadamente 50% nas plantas com adubação na Raiz. Nas outras concentrações ou tempos de coleta não houve diferença estatística para as variáveis de biomassa entre as plantas que receberam adubação na Raiz ou no Tanque.

V. 'Harmony' apresentou diferença estatística apenas na variável Massa de matéria seca total, aos 90 dias no tratamento, que foi adubado com 5,34 mM N, sendo que as plantas que receberam adubação no Tanque apresentaram incremento aproximado de 20% que as plantas adubadas na Raiz. Nas demais variáveis não foram observadas diferenças estatísticas significativas entre as plantas adubadas na Raiz ou Tanque.

G. lingulata apresentou diferença estatística entre as concentrações de nitrogênio, sendo que apenas nas plantas que receberam adubação na Raiz, principalmente aos 90 dias, apresentou as maiores médias no tratamento com 5,34 mM N.

V. 'Harmony', praticamente, não apresentou diferença significativa entre as concentrações de nitrogênio, apresentando média de acúmulo de massa semelhante, mesmo com o incremento nas concentrações de nitrogênio. Nas plantas com adubação na Raiz observa-se diferença estatística entre as concentrações na variável Massa de matéria seca total, enquanto que nas plantas com adubação no Tanque houve diferenças estatísticas nas variáveis Massas de matéria seca das folhas e total.

A baixa resposta na variação de biomassa com o aumento das concentrações de nitrogênio verificada, principalmente na espécie V. 'Harmony', pode estar relacionada à sua baixa exigência nutricional e lenta taxa de crescimento. Naturalmente, por

ocorrerem em ambiente com pouca disponibilidade de nutrientes, as bromélias epífitas estão expostas a quantidades mínimas de nutrientes, sobretudo macronutrientes como N, P e K, que muitas vezes, são recursos altamente escassos nos ambientes dos dosséis das florestas. Desta forma, seu crescimento e desenvolvimento são lentos e apesar de serem responsivos à suplementação nutricional, acelerando o crescimento e desenvolvimento, quando comparado às condições naturais. Muitas vezes o incremento nas concentrações, não implica no aumento das respostas biológicas do crescimento e as doses superiores apresentam-se como consumo de “luxo” (Benzing & Renfrow 1974).

Os resultados da eficiência quântica potencial do fotossistema II (PS II) representado pela razão F_v/F_m (Tabela 4), mostraram que ao longo do tempo de coletas, as espécies incrementaram os rendimentos da eficiência máxima do PS II, ocorrendo diferenças estatísticas a partir dos 60 dias de experimentação. Aos 30 dias, *G. lingulata* e as plantas de *V. 'Harmony'* que receberam adubação apenas no Tanque apresentaram valores de F_v/F_m em torno de 0,6. O baixo rendimento quântico máximo do PS II caracteriza o evento de fotoinibição (Maxwell & Johnson 2000). A fotoinibição é o resultado de mecanismos relacionados tanto à proteção do aparato fotossintético, devido ao aumento nas taxas de dissipação termal de energia, quanto aos danos causados à integridade funcional dos centros de reação do PS II, podendo ser dinâmica ou crônica (Mattos 2006). O baixo rendimento apresentado pelas plantas no início do experimento pode estar relacionado com as altas temperaturas e baixa umidade relativa do ar, apresentados na casa de vegetação no período correspondente aos 30 dias de coleta (detalhamento dos valores das condições de microclima da casa de vegetação no período de desenvolvimento do experimento no Capítulo II).

O aumento nos valores de F_v/F_m a partir dos 60 dias indica que houve recuperação do PS II, mostrando que a fotoinibição foi dinâmica. Aos 90 dias observou-se que as plantas apresentaram valores de F_v/F_m em torno de 0,80; valores próximos aos encontrados em plantas que não estão submetidas a estresses ambientais (Mattos 2006).

Tabela 4. Médias de respostas fotossintéticas das variáveis Eficiência Quântica Potencial do Fotossistema II (*Fv/Fm*), Clorofila *a*, Clorofila *b*, Carotenoides e Clorofila Total em *Guzmania lingulata* e *Vriesea* ‘Harmony’ submetidas às concentrações de 0; 2,62 e 5,34 mM N e nos diferentes órgãos, aos 30, 60 e 90 dias de experimentação.

		<i>Guzmania lingulata</i>			<i>Vriesea</i> ‘Harmony’		
		30 dias	60 dias	90 dias	30 dias	60 dias	90 dias
Órgão	mM N	FV/Fm					
Raiz	0,0	0,59 B a b	0,79 A a a	0,80 A a a	0,75 A a a	0,80 A a a	0,77 A a a
	2,62	0,69 B a a	0,80 A a a	0,81 A a a	0,74 B a a	0,82 A a a	0,80 AB a a
	5,34	0,66 B a ab	0,77 A a a	0,83 A a a	0,75 B a a	0,80 AB a a	0,81 A a a
Tanque	0,0	0,59 B a a	0,78 A a a	0,80 A a a	0,67 B b a	0,79 A a a	0,79 A a a
	2,62	0,63 B a a	0,77 A a a	0,82 A a a	0,70 B a a	0,80 A a a	0,81 A a a
	5,34	0,60 B a a	0,75 A a a	0,82 A a a	0,69 B b a	0,80 A a a	0,79 A a a
Clorofila <i>a</i> (mg g ⁻¹)							
Raiz	0,0	2,59 A a a	2,62 A a a	3,98 A a b	1,81 A a a	3,37 A a a	2,01 A a b
	2,62	3,09 B a a	5,02 AB a a	7,17 A a a	1,59 B a a	4,09 A a a	3,59 A a ab
	5,34	1,77 B a a	4,84 B a a	9,92 A a a	2,24 B a a	4,18 A a a	4,37 A a a
Tanque	0,0	2,59 A a a	3,44 A a a	3,37 A a b	2,38 A a a	2,65 A a b	1,95 A a a
	2,62	2,43 B a a	4,57 AB a a	6,61 A a a	2,37 B a a	4,90 A a a	2,99 B a a
	5,34	3,22 B a a	5,06 AB a a	7,47 A a a	2,41 B a a	4,64 A a a	1,47 B b a
Clorofila <i>b</i> (mg g ⁻¹)							
Raiz	0,0	1,25 A a a	0,89 A a a	1,56 A a b	0,74 A a ab	1,11 A a a	0,69 A a a
	2,62	1,49 B a a	1,60 AB a a	2,73 A a a	0,53 A a b	1,33 A a a	1,26 A a a
	5,34	0,87 B a a	1,57 B a a	3,76 A a a	2,10 A a a	1,38 A a a	1,54 A a a
Tanque	0,0	1,31 A a a	1,18 A a a	1,40 A a b	0,15 A a a	0,96 A a a	0,68 A a b
	2,62	1,14 B a a	1,52 AB a a	2,48 A a ab	0,92 A a a	1,68 A a a	2,25 A a a
	5,34	1,53 B a a	1,74 AB a a	2,86 A a a	0,93 A b a	1,72 A a a	0,51 A a b
Carotenóide (mg g ⁻¹)							
Raiz	0,0	0,72 A a a	0,79 A a a	1,00 A a b	0,56 A a a	0,78 A a a	0,55 A a a
	2,62	0,68 B a a	1,27 AB a a	1,69 A a ab	0,49 B a a	0,99 A a a	0,94 AB a a
	5,34	0,44 C a a	1,34 B a a	2,24 A a a	0,08 B b a	0,83 A a a	1,03 A a a
Tanque	0,0	0,75 A a a	0,99 A a a	0,92 A a b	0,72 A	0,73 A a a	0,58 A a a
	2,62	0,71 A a a	1,42 A a a	1,49 A a b	0,70 A	1,06 A a a	0,67 A a a
	5,34	0,83 B a a	1,38 B a a	2,50 A a a	0,72 AB a a	1,22 A a a	0,38 B a a
Clorofila total (mg g ⁻¹)							
Raiz	0,0	3,85 A a a	3,52 A a a	5,54 A a b	2,55 A a a	4,48 A a a	2,71 A a b
	2,62	4,59 B a a	6,63 AB a a	9,90 A a a	2,13 B a a	5,42 A a a	4,86 A a ab
	5,34	2,64 B a a	6,42 B a a	13,68 A a a	4,35 A a a	5,56 A a a	5,91 A a a
Tanque	0,0	3,91 A a a	4,63 A a a	4,78 A a b	2,54 A a a	3,61 A a b	2,64 A a b
	2,62	3,57 B a a	6,09 AB a a	9,10 A a a	3,29 B a a	6,58 A a a	5,25 AB a a
	5,34	4,76 B a a	6,81 AB a a	10,34 A a a	3,34 B a a	6,36 A a a	1,99 B b b

Letras maiúsculas representam comparações entre as médias no fator Tempo, letras minúsculas entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

A aplicação de adubação nos diferentes órgãos (Tanque ou Raiz) em *G. lingulata* não resultou em diferença estatística entre os valores da razão F_v/F_m . Apenas aos 30 dias observam-se diferenças estatísticas entre as concentrações de nitrogênio nas plantas com aplicação na Raiz, sendo que as plantas sem aplicação de nitrogênio apresentaram as menores médias, quando comparado às plantas com incremento de nitrogênio na adubação. V. 'Harmony' não apresentou diferença estatística entre os tratamentos. A aplicação de nitrogênio em diferentes órgãos (Tanque ou Raiz) resultou em diferença estatística, apenas aos 30 dias nas plantas que receberam 5,34 mM N, sendo que as plantas que receberam adubação na Raiz apresentaram as maiores médias.

Os resultados dos teores de pigmentos fotossintéticos (Clorofila *a*, Clorofila *b*, Carotenóides e Clorofila total) mostraram que *G. lingulata* apresentou aumento na concentração de todos os pigmentos no decorrer do tempo de coletas, com exceção das plantas sem incremento de nitrogênio (Tabela 4). Não houve diferença significativa entre os teores de pigmentos nas plantas que receberam adubação nos diferentes órgãos (Tanque ou Raiz). Apenas, aos 90 dias foram observadas diferenças estatísticas entre as concentrações de nitrogênio. Em todos os pigmentos analisados, as plantas que receberam a adubação com 5,34 mM N apresentaram as maiores médias, contrastando com as plantas sem aplicação de nitrogênio, que apresentaram os menores valores.

Os teores de clorofila da folha podem ser utilizados como indicador do nível de nitrogênio nas plantas, visto que se correlacionam positivamente. A relação é atribuída, principalmente, ao fato de que 50 a 70% do nitrogênio total das folhas serem integrantes de enzimas e estarem associados aos cloroplastos (Chapman & Barreto 1997; Argenta et al. 2001). Para V. 'Harmony' verifica-se diferença estatística a partir dos 60 dias, com as maiores respostas neste tempo de coleta, com exceção, dos pigmentos acessórios Clorofila *b* e Carotenóide que não apresentaram diferenças entre os tempos de coleta.

Não houve diferença estatística entre as plantas dos tratamentos que receberam adubação no Tanque ou na Raiz, com exceção da Clorofila *b* aos 30 dias nas plantas do tratamento 5,34 mM N, sendo que as plantas que receberam adubação na Raiz apresentaram maiores médias quando comparada aos do Tanque. As plantas com adubação 5,34 mM N no Tanque aos 30 dias apresentaram aos maiores teores de Carotenóide, quando comparado às Raízes. Investimento em pigmentos acessórios como carotenóide e clorofila *b* são características importantes, pois possibilita a captura

de fótons em outros comprimentos de onda (Taiz & Zeiger 2006). Observa-se que aos 90 dias as plantas adubadas na Raiz apresentaram maiores teores de pigmentos na concentração mais alta de nitrogênio, sendo responsivos ao incremento do fertilizante nitrogenado. As plantas que receberam adubação no Tanque aos 90 dias apresentaram médias mais altas nas plantas que receberam adubação com 2,62 mM N. Estes resultados podem estar relacionados ao fato das plantas que receberam a adubação no Tanque com 5,34 mM N terem apresentado manchas amareladas nas folhas, sugerindo que as concentrações de ureia estariam induzindo fitotoxicidade nas plantas. Estudos com plantas de *Nidularium innocentii* mostraram que a espécie é sensível à adubação mineral foliar, verificando-se queimadura aneladas em torno das cisternas (Kämpf 1984).

Os resultados da assimilação líquida de carbono (A_{liquido}), aos 90 dias, mostraram que as espécies não apresentaram diferenças estatísticas entre as plantas que receberam adubação no Tanque ou na Raiz, sugerindo que a aplicação em diferentes órgãos vegetativos não foi fator limitante para a assimilação de carbono (Figura 1). No entanto, observa-se as maiores médias de resposta nas plantas adubadas na Raiz, sobretudo nas plantas que receberam adubação na concentração 2,62 mM N em *G. lingulata* e em todas as concentrações em *V. 'Harmony'*. As baixas taxas fotossintéticas são característica de plantas que apresentam crescimento lento, sendo congruente com a estratégia de crescimento apresentada por bromélias epífitas (Aerts & Chapin 1999; Winkler & Zotz 2009). Embora se observe que estas plantas são responsivos à suplementação de nutrientes a partir de aplicação de soluções nutritivas (Benzing & Renfrow 1974), que aumenta rapidamente os parâmetros de crescimento como Número de Folhas, Altura e Área Foliar é possível que outras variáveis não respondam tão rapidamente ao estímulo nutricional, como por exemplo, a Assimilação líquida de carbono.

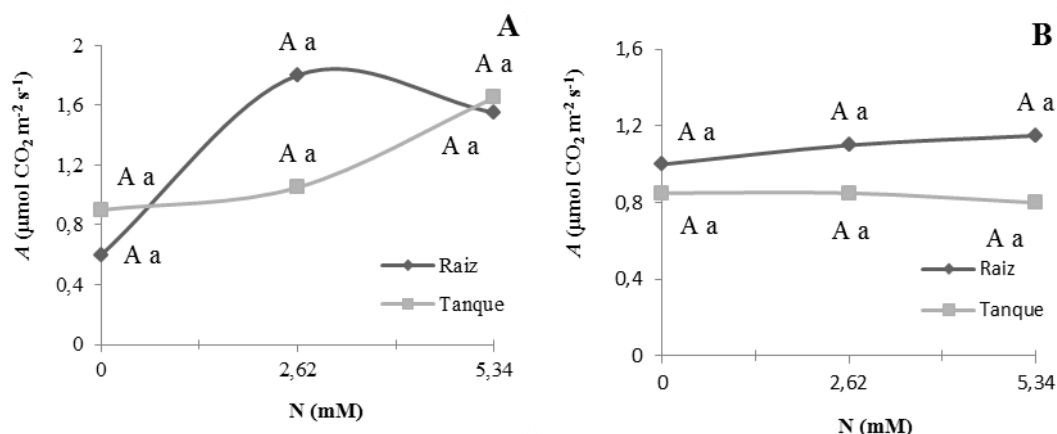


Figura 1. Assimilação líquida de carbono (A) na *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea 'Harmony'* (B) aos 90 dias, submetidas à adubação nitrogenada na Raiz e Tanque. Letras maiúsculas representam comparações entre as médias no fator Órgão e letras minúsculas entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

O nitrogênio é utilizado na construção de macromoléculas orgânicas de uso extensivo e intensivo como proteínas, ácidos nucleicos e nos anéis pirrólicos da clorofila, nas funções de catálise enzimática (enzimas), armazenamento de informação (ácidos nucleicos), na absorção de energia radiante (pigmentos) ou mesmo na função de construção estrutural do protoplasma da planta (proteínas); portanto, são fortemente dependentes da disponibilidade de nitrogênio, sendo que a sua deficiência evidencia os sintomas visuais, como diminuição da tonalidade verde, tendendo ao amarelecimento das folhas velhas (clorose) e redução no crescimento (Prado 2013). Aspectos como a redução nas variáveis de crescimento e na tonalidade da coloração das plantas que receberam adubação sem nitrogênio foram observados visualmente nas espécies e confirmados pelos resultados da biometria, biomassa e conteúdo de pigmentos.

As espécies *G. lingulata* e *V. 'Harmony'* apresentaram comportamento semelhante quanto aos resultados dos teores foliares de nitrogênio (Figura 2), com maior teor de nitrogênio nas plantas que receberam adubação no Tanque do que à Raiz, nas três concentrações de nitrogênio. Das plantas que receberam adubação na Raiz, apenas aquelas submetidas à concentração 5,34 mM N apresentaram diferença estatística entre as concentrações de nitrogênio. No entanto, as plantas que receberam adubação no Tanque apresentaram aumento do teor foliar de nitrogênio, conforme o incremento da concentração do elemento na adubação.

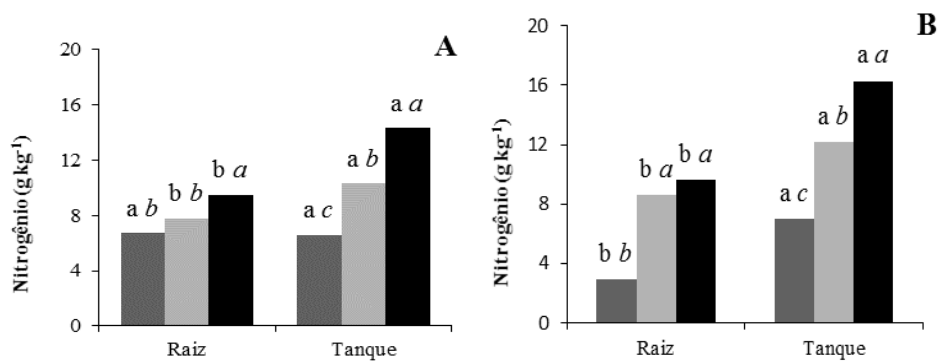


Figura 2. Teores de nitrogênio nas folhas (g kg^{-1}) de *Guzmania lingulata* (A) e *Vriesea 'Harmony'* (B) aos 90 dias, submetidas à adubação nas concentrações de 0,0 (■), 2,62 (▒) e 5,34 mM N (□). Letras minúsculas representam comparações entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

As folhas das bromélias com tanque têm sido consideradas por muitos o principal ou mesmo único órgão de absorção e assimilação de nutrientes, entre eles o nitrogênio, sendo proposta a divisão espacial e funcional das porções (basal e apical) das folhas. A porção basal da folha estaria envolvida preferencialmente na redução de nitrato e hidrólise da ureia, enquanto a região apical pode ser a principal área para assimilação de amônio pela ação das enzimas GS e GDH (Benzing & Renfrow 1974; Benzing 1990; Takahashi & Mercier 2011). Devido ao inegável papel na nutrição que o tanque representa nas bromélias epífitas, os resultados observados quanto ao incremento do teor de nitrogênio nas folhas com o aumento das concentrações do elemento na solução nutritiva, quando aplicado no Tanque, eram os dados esperados. Contudo, é importante ressaltar que as raízes das plantas mostraram-se funcionais, apesar de terem apresentado médias inferiores aos das plantas adubadas no Tanque, havendo o incremento no teor foliar de nitrogênio nos tratamentos 2,62 e 5,64 mM N.

Em condições de cultivo comercial, estudos têm mostrado que as raízes podem contribuir significativamente com o crescimento e desenvolvimento das plantas, auxiliando no suprimento das demandas de nutrição mineral. Mesmo em plantas epífitas como *Aechmea fasciata* e espécies dos gêneros *Vriesea*, *Guzmania* e *Nidularium*, as raízes desempenham papel importante na nutrição da planta, sendo a absorção de nitrogênio, fósforo e potássio mais eficientes quando os fertilizantes são fornecidos

pelas raízes ou na forma combinada, tanto pelas raízes como pelas folhas, (Kämpf 1984; Pascal 1991; Kämpf 1994).

Estudo com a espécie epífita *Guzmania minor* submetidas à adubação mineral nas raízes, nas folhas ou combinando esses dois órgãos, mostrou que as maiores médias dos parâmetros de crescimento vegetativo (número de folhas, massa de matéria fresca e seca) foram obtidas no tratamento com aplicação exclusiva nas raízes. O tratamento combinando os dois órgãos vegetativos apresentou médias intermediárias e o tratamento com adubação exclusiva nas folhas apresentou as menores médias. Entretanto, o tratamento com adubação exclusiva nas folhas apresentou maiores teores na absorção de nutrientes, quando comparado ao tratamento com aplicação da adubação na raiz (Kämpf 1984). O mesmo estudo analisou as respostas de crescimento vegetativo e acúmulo de nutrientes nas espécies também epífitas *Aechmea fasciata* e *Nidularium innocentii* e observou que os tratamentos combinando os dois órgãos vegetativos e com exclusiva aplicação nas raízes mostraram as maiores médias dos parâmetros de crescimento e o tratamento adubando apenas as raízes mostrou as maiores médias de acúmulo de nutrientes. A autora sugere que a capacidade de absorção dos diferentes órgãos vegetativos é dependente da espécie de bromélia analisada, visto que as espécies de *Aechmea fasciata* e *Nidularium innocentii* apresentam raízes com alta capacidade de absorção, sendo inclusive recomendado que *Nidularium* receba apenas a adubação radicular em cultivo (Kämpf 1984).

Além do componente intrínseco à espécie, outro fator que pode estar influenciando as respostas das plantas adubadas nos diferentes órgãos vegetativos é a quantidade final de elemento que a planta tem acesso. Por exemplo, estima-se que de 50 a 70% do nitrogênio provido pelo solo é perdido por diversas causas como lixiviação, volatilização do amônio entre outros (Baligar et al. 2001; Masclaux-Daubresse et al. 2010). Desta forma, é provável que nem todo o nitrogênio fornecido pelo substrato tenha sido absorvido pelas plantas, devido às perdas e também ao fato de que as raízes enfrentarem maior resistência física para obter o nutriente no substrato, quando comparado à aplicação no tanque, onde o contato entre a planta e o elemento é direto e contínuo, visto que as sobreposições das folhas formam um eficiente reservatório para reter a solução nutritiva.

A análise foliar de macro e micronutrientes (Tabela 5) em *G. lingulata* mostrou que com o incremento de nitrogênio na solução nutritiva houve o aumento nos teores de

nutrientes apenas nos teores de cálcio (Ca) e Magnésio (Mg) nas plantas que receberam adubação na Raiz. O incremento de nitrogênio nas soluções nutritivas não promoveu diferenças estatísticas nos teores de macro e micronutrientes nas plantas que foram adubadas no Tanque.

A comparação entre os dois órgãos vegetativos mostrou que a adubação promoveu diferenças estatísticas nos teores de Cálcio (Ca), Magnésio (Mg), Enxofre (S) e Boro (B), sendo que as plantas adubadas no Tanque apresentaram as maiores médias. Kämpf (1984) sugere que maiores concentrações de Mg, quando aplicadas nas folhas, podem ser explicadas por este ser um dos nutrientes que apresenta captação mais efetiva na adubação foliar.

Em V. 'Harmony' o incremento de nitrogênio na solução nutritiva não promoveu diferenças estatísticas nos teores de macro e micronutrientes, com exceção do B que diferentemente dos resultados observados em *G. lingulata*, os teores foliares do elemento decresceram com o incremento das concentrações de nitrogênio na solução. A aplicação de nitrogênio nos diferentes órgãos vegetativos promoveu diferenças estatísticas nos teores de Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca), Enxofre (S) e Boro (B), sendo as maiores médias observadas nas plantas que receberam adubação no Tanque.

Segundo Fageria (2009), o nitrogênio apresenta efeito sinérgico com os macronutrientes fósforo e potássio e efeitos antagônicos com alguns micronutrientes. O nitrogênio (N), junto com o fósforo (P), são constituintes de importantes doadores de elétrons como o FADH_2 (8 N e 2 P), NADH_2 (7 N e 2 P) e NADPH_2 (7N e 3 P). O ATP (adenosina-5-trifosfato) apresenta na sua molécula 5 N e 3 P. Nitrogênio e fósforo são ainda constituintes dos ácidos nucleicos (DNA e RNA) (Prado 2013). Segundo Sanches (2009), a adubação via tanque em *A. fasciata* foi eficiente para promover a absorção de maiores teores de P, quando comparado à aplicação na raiz, podendo estar associado aos valores de pH do substrato que se encontravam em níveis de 7,0 a 7,5, ocasionando a precipitação do fósforo na forma de fosfato de cálcio, que é pouco disponível para a planta.

Apesar da análise foliar de macronutrientes ser importante fator para avaliação do *status* nutricional das plantas, a Eficiência do Uso de Nitrogênio (EUN) também pode ser considerada complementar a avaliação, pois integra e avalia não apenas a absorção do nutriente, mas também sua utilização nos processos biológicos da planta. A eficiência expressa à relação entre produção obtida e insumos aplicados; isto significa

que a eficiência nutricional é a quantidade de matéria seca produzida por unidade de nutriente aplicado (Fageria 1998).

A Eficiência do Uso de Nitrogênio (EUN) é inerentemente complexa, pois envolve múltiplos fatores genéticos e ambientais, e diferentes parâmetros como a eficiência da absorção, da utilização, eficiência agrônômica, eficiência fisiológica, eficiência de transporte, remobilização e taxa de recuperação de nitrogênio. Dentre estes componentes as eficiências de absorção e de utilização de nitrogênio são ressaltados na contribuição à EUN, pois exigem que os processos associados com a absorção, translocação, assimilação e redistribuição de nitrogênio operem de forma eficaz (Moll et al. 1982; Baligar et al. 2007; Masclaux-Daubresse et al. 2010; Xu et al. 2011).

Tabela 5. Teores dos macronutrientes Fósforo (P), Potássio (K), Cálcio (Ca), Magnésio (Mg) e Enxofre (S) em g kg⁻¹ e micronutrientes Boro (B), Cobre (Cu), Ferro (Fe), Manganês (Mn) e Zinco (Zn) em mg kg⁻¹ nas folhas das bromélias *Guzmania lingulata* e *Vriesea 'Harmony'*.

		<i>Guzmania lingulata</i>			<i>Vriesea 'Harmony'</i>		
		0,0 mM	2,62 mM	5,34 mM	0,0 mM	2,62 mM	5,34 mM
Raiz	P	1,5 a a	1,7 a a	1,9 a a	3,0 b a	2,6 b a	3,0 b a
Tanque		2,2 a a	2,2 a a	2,4 a a	4,3 a a	3,6 a a	4,0 a a
Raiz	K	17,8 a a	17,8 a a	17,3 a a	20,3 b a	20,6 b a	19,3 b a
Tanque		20,5 a a	19,8 a a	19,0 a a	24,3 a a	24,0 a a	23,3 a a
Raiz	Ca	7,8 b ab	7,1 b b	8,5 a a	10,6 a a	10,3 b a	10,3 a a
Tanque		8,5 a a	8,6 a a	8,8 a a	11,0 a a	12,0 a a	10,6 a a
Raiz	Mg	2,6 a b	2,4 b b	3,2 a a	3,0 a a	3,0 a a	2,6 a a
Tanque		2,7 a a	3,1 a a	3,2 a a	3,0 a a	3,0 a a	3,0 a a
Raiz	S	2,1 b a	2,1 b a	2,0 b a	3,0 b a	3,0 b a	3,0 b a
Tanque		2,9 a a	2,7 a a	2,8 a a	3,6 a a	4,0 a a	3,6 a a
Raiz	B	12,8 a a	10,4 a a	10,3 b a	13,0 a a	12,0 b ab	10,6 b a
Tanque		12,1 a a	13,4 a a	14,9 a a	13,0 a b	15,3 a a	15,0 a a
Raiz	Cu	5,0 a a	4,0 a a	4,0 a a	4,3 a a	4,3 a a	5,0 a a
Tanque		4,3 a a	4,3 a a	4,3 a a	19,0 a a	14,0 a a	6,0 a a
Raiz	Fe	232,6 a a	174,0 a a	208,0 a a	182,0 a a	155,0 a a	141,0 a a
Tanque		193,6 a a	214,3 a a	205,3 a a	268,3 a a	180,3 a a	151,0 a a
Raiz	Mn	125,0 a a	131,0 a a	169,0 a a	220,6 a a	225,3 a a	170,3 a a
Tanque		111,0 a a	145,6 a a	156,6 a a	157,6 a a	145,0 a a	187,6 a a
Raiz	Zn	26,3 a a	29,3 a a	23,3 a a	30,0 a a	28,6 a a	25,6 a a
Tanque		23,3 a a	23,6 a a	23,6 a a	53,0 a a	32,3 a a	27,6 a a

Letras minúsculas representam as comparações entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

Os resultados dos parâmetros da Eficiência do Uso de Nitrogênio de *Guzmania lingulata* (Figura 5) mostram que as plantas que foram adubadas no Tanque apresentaram as maiores médias apenas na Eficência de Absorção (EA), quando comparado às plantas que recebam adubação na Raiz, reforçando as respostas observadas na análise foliar de macronutrientes. No entanto, as plantas adubadas na Raiz apresentaram as maiores médias nos parâmetros Efiência do Uso de Nitrogênio (EUN), Eficiência de Utilização (EU) e Eficiência de Conversão em Biomassa (ECB), mostrando que apesar de absorverem menor quantidade de nitrogênio, elas o utilizam de maneira mais eficaz no crescimento.

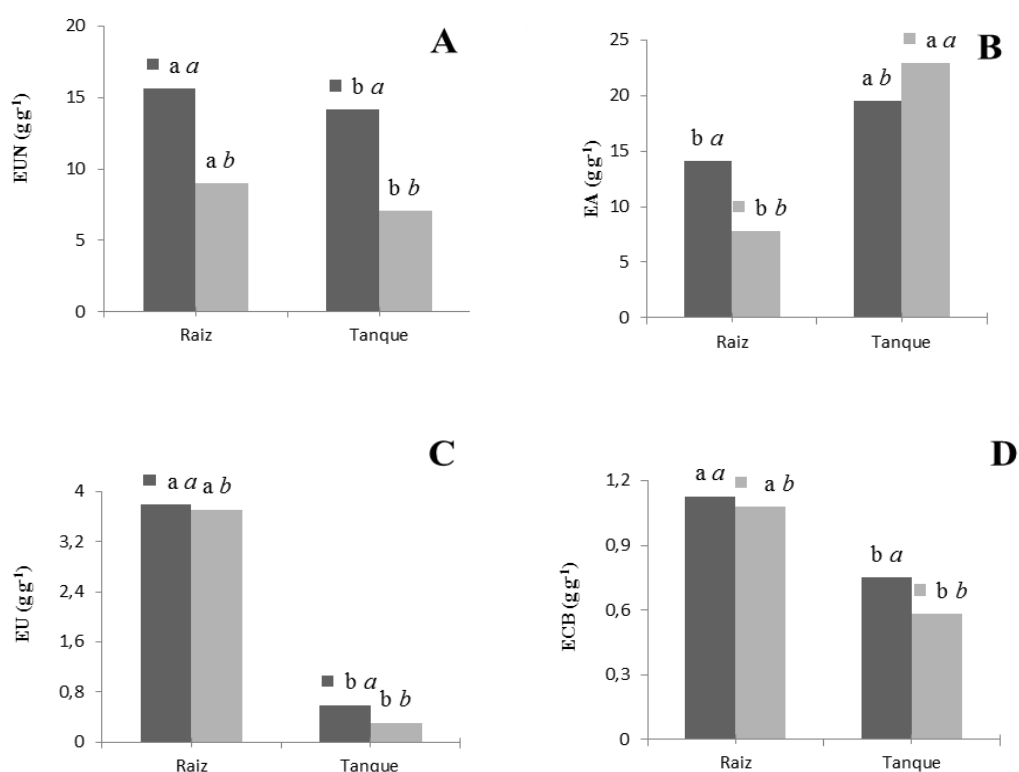


Figura 3. A - Eficiência do Uso de Nitrogênio (EUN), B - Eficiência de Absorção (EA), C - Eficiência de Utilização (EU) e D - Eficiência de Conversão em Biomassa (ECB) de *Guzmania lingulata* aos 90 dias, submetidas aos tratamentos 2,62 (■) e 5,34 mM N (■). Letras minúsculas representam as comparações entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

Na maioria das variáveis analisadas e independentemente do órgão de aplicação, as plantas que receberam adubação de 2,62 mM N apresentaram as maiores médias que as plantas submetidas às soluções nutritivas com maior concentração de nitrogênio,

sugerindo que a produção máxima da *Guzmania lingulata* é obtida na concentração intermediária de nitrogênio. Fageria (1998) destaca que a eficiência nutricional diminui com os níveis crescentes de um nutriente, quando houver resposta da cultura, devido à diminuição relativa da produção com sucessiva adição de nutriente. Os resultados também podem estar refletindo o componente de adaptabilidade aos ambientes com baixa disponibilidade de nutriente, característico do habitat natural das epífitas. A exceção para este padrão de resposta foi observado no parâmetro EA nas plantas que receberam adubação no Tanque na concentração de 5,34 mM N, apresentando as maiores médias e, portanto, alta capacidade de absorção de nutrientes pelo tanque.

Na V. 'Harmony' (Figura 6) observou-se que as plantas que receberam adubação na Raiz apresentaram as maiores médias nos parâmetros EUN e ECB, enquanto que as plantas adubadas no Tanque apresentaram as maiores médias nos parâmetros EA e EU. Com exceção do parâmetro EA, em que as plantas adubadas com 5,34 mM N apresentaram as maiores médias, sendo que os outros parâmetros apresentaram as maiores médias nas plantas adubadas com 2,62 mM N. O baixo valor médio de EU apresentado pelas plantas que receberam adubação na Raiz com 5,34 mM N, pode ser justificado pela baixa produção de massa seca total, quando comparado às plantas que receberam adubação sem nitrogênio, refletindo assim nos valores da Eficiência Fisiológica. A EU é a relação da Eficiência Fisiológica (produção biológica obtida por unidade de nutriente acumulado) e a Eficiência de Recuperação (quantidade de nutriente acumulado por unidade de nutriente aplicado). Desta forma, a alteração em um destes parâmetros reflete nas respostas da EU (Fageria 1998).

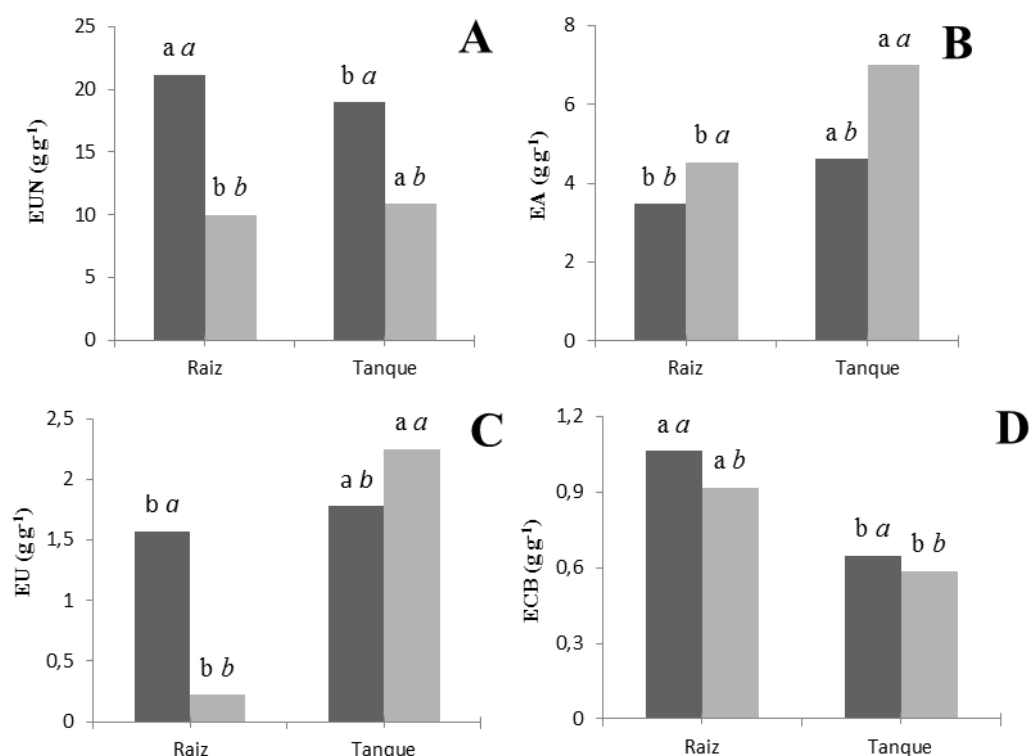


Figura 4. A - Eficiência do Uso de Nitrogênio (EUN), B - Eficiência de Absorção (EA), C - Eficiência de Utilização (EU) e D - Eficiência de Conversão em Biomassa (ECB) de *Vriesea* 'Harmony' aos 90 dias, submetidas à adubação de 2,62 mM N (■) e 5,34 mM N (▒). Letras minúsculas representam comparações entre as médias no fator Órgão e letras em itálico entre as médias no fator Concentração, de acordo com o teste de Tukey ($p < 5\%$).

O máximo rendimento nos parâmetros de eficiência do uso de nitrogênio em *G. lingulata* e *V. 'Harmony'* nas concentrações de 2,62 mM N, além de refletir característica adquirida para a sobrevivência em ambiente com restrição nutricional, apresenta também significado prático no cultivo comercial. As espécies utilizadas no estudo são amplamente cultivadas como plantas ornamentais e em condições de cultivo comercial, o uso de fertilizantes industriais é um dos maiores itens no custo da produção. Assim, os produtores tem buscado reduzir estes custos desenvolvendo culturas que absorvam e usem os nutrientes com maior eficiência (Good et al. 2004). Neste sentido, considerando-se os resultados obtidos nos parâmetros de eficiência nutricional, podemos preconizar uma estratégia de manejo de cultivo para a produção em larga escala destas bromélias. É possível recomendar o cultivo das bromélias *G. lingulata* e *V. 'Harmony'* com adubação combinada nos dois órgãos vegetativos,

sistema radicular e tanque, no intuito de enfatizar a absorção do nitrogênio na forma de ureia pelo tanque, e a eficiência de utilização e conversão em biomassa destas, a partir das raízes, utilizando menores quantidades de nitrogênio, mas suficientes para promover o pleno crescimento e desenvolvimento destas espécies estudadas, refletindo no aumento significativo da produtividade e plantas de alta qualidade comercial com menor custo de produção.

Além de todas as características mensuradas quantitativamente (como apresentado) foi possível observar no decorrer do experimento diferenças visuais entre as plantas submetidas aos diferentes tratamentos (Figura 1 e 2). Independentemente do órgão de aplicação da solução nutritiva e da espécie, as plantas que receberam adubação sem incremento de nitrogênio foram as que apresentaram menor crescimento, evidenciado principalmente na altura e diâmetro das rosetas.

A coloração das folhas também foi influenciada pela concentração de nitrogênio aplicado, havendo gradiente de tonalidade entre verde claro nas plantas sem nitrogênio ao verde escuro nas plantas que receberam maior concentração do elemento (5,34 mM N), tanto nas plantas que receberam adubação no Tanque como na Raiz.

A aplicação de solução nutritiva na concentração de 5,34 mM N no Tanque nas duas espécies resultou a partir dos 75 dias, em manchas amareladas nas bordas das folhas novas, sugerindo que esta concentração de ureia ocasionou fitotoxicidade nas plantas.

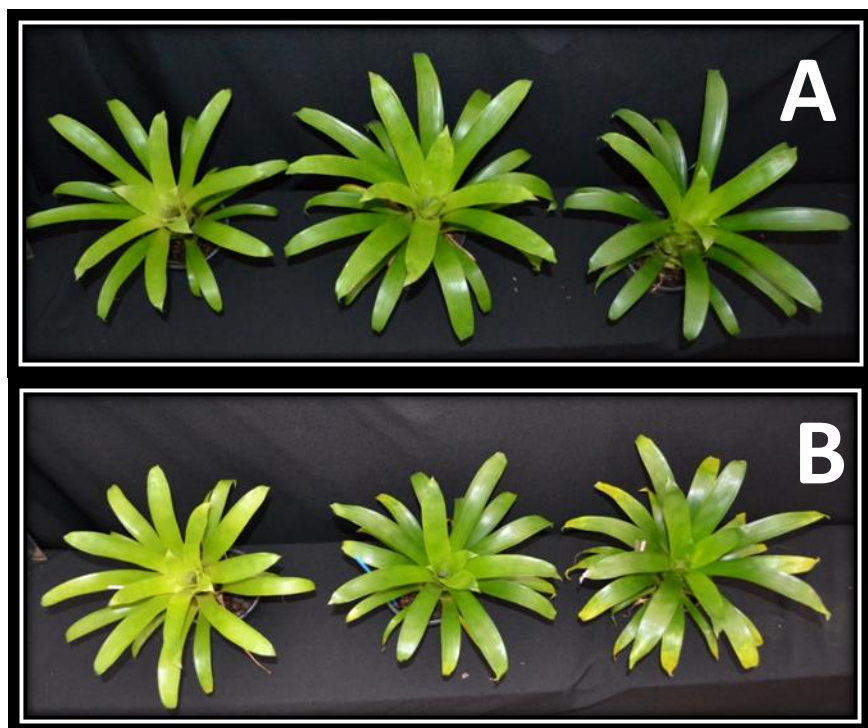


Figura 1. Plantas de *Guzmania lingulata* submetidas à adubação na Raiz (A) e no Tanque (B) aos 90 dias. A sequência de plantas da esquerda para a direita representa as concentrações de nitrogênio de 0, 2,62 e 5,34 mM de N, respectivamente.



Figura 2. Plantas de *Vriesea* 'Harmony' submetidas à adubação na Raiz (A) e no Tanque (B) aos 90 dias. A sequência de plantas da esquerda para a direita representa as concentrações de nitrogênio de 0, 2,62 e 5,34 mM de N, respectivamente.

4. Conclusão

Conclui-se com este estudo que as raízes de *G. lingulata* e *V. 'Harmony'*, assim como o tanque, são funcionais na absorção de nitrogênio, na forma de ureia, garantindo a manutenção do crescimento, acúmulo de biomassa, as respostas fotossintéticas e o status nutricional das plantas. Além disso, as raízes destas bromélias apresentaram eficiência superior de utilização de nitrogênio e de conversão em biomassa, quando comparadas ao tanque, demonstrando que estas podem contribuir efetivamente para o pleno desenvolvimento destas plantas, não devendo ser ignoradas em situação de cultivo.

O incremento de nitrogênio na solução nutritiva promoveu o aumento dos parâmetros biométricos e de biomassa demonstrando que estas espécies são responsivas à suplementação nutricional. No entanto, o acréscimo das concentrações de nitrogênio, deve ser realizado com cautela, pois estas plantas apesar da ampla utilização e manipulação para o cultivo ornamental ainda conservam traços adquiridos para a sobrevivência em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes, sendo que em algumas variáveis mensuradas a maior concentração de nitrogênio fornecida foi utilizada ou como “consumo de luxo” ou quando fornecido diretamente ao Tanque ocasionou sintomas de fitotoxicidade.

5. Referências

- Aerts, R., Chapin Iii, F. S. 1999. The mineral nutrition of wild plants revisited. *Advances in Ecological Research*. 30, 1-67.
- Argenta, G., Silva, P.R.F., Bortolin, G.C., Forsthofer, E.L., Strieder, M.L. 2001. Relação da leitura do clorofilômetro com teores de clorofila extraível e de nitrogênio na folha de milho. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 13:158-167.
- Baligar, V.C., Fageria, N.K., He, Z.L. 2001. Nutrient use efficiency in plants. *Communications in Soil Science and Plant Analysis* 32: 921-950.
- Benzing, D.H. 1973. Mineral nutrition and related phenomena in Bromeliaceae and Orchidaceae. *The Quarterly Review of Biology* 48: 277-290.
- Benzing, D.H. 1976. Bromeliad trichomes: sttructure, function and ecological significance. *Selbyana* 1: 330-348.

- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes: general biology and related biota. Cambridge, University Press Cambridge.
- Benzing, D.H., Bent, A., Moscow, D., Peterson, G., Renfrow, A. 1982. Functional correlates of deciduousness in *Catasetum integerrimum* (Orchidaceae). *Selbyana* 7: 1-9.
- Benzing, D.H., Renfrow, A. 1974. The mineral nutrition of Bromeliaceae. *Botanical Gazette* 135: 281-288.
- Binkley, D. 1986. Forest nutrition management. J. Wiley, New York, N.Y.
- Cach-Pérez, M.J., Andrade, J.L., Reyes-García, C. 2014. La susceptibilidad de las bromeliáceas epífitas al cambio climático. *Botanical Sciences* 92: 157-168.
- Cambui, C.A. 2009. Absorção e assimilação de uréia pela bromélia epífita com tanque *Vriesea gigantea*. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Chapman, S. C., Barreto, H. J. 1997. Using a chlorophyll meter to estimate specific leaf nitrogen of tropical maize during vegetative growth. *Agronomy Journal*, 89(4), 557-562.
- Endres, L., Mercier, H. 2001. Ammonium and urea as nitrogen sources for bromeliads. *Journal of Plant Physiology* 158: 205-212.
- Endres, L., Mercier, H. 2003. Amino acid uptake and profile in bromeliads with different habits cultivated *in vitro*. *Plant Physiology and Biochemistry* 41: 181-187.
- Fageria, N. K. 1998. Otimização da eficiência nutricional na produção das culturas. *Revista Brasileira de Engenharia Agrícola Ambiental* 2: 6-16.
- Fageria, N.K. 2009. The use of nutrients in crop plants. CRC Press, Boca Raton
- Good, A. G., Shrawat, A. K., Muench, D. G. 2004. Can less yield more? Is reducing nutrient input into the environment compatible with maintaining crop production?. *Trends in plant Science*. 9(12): 597-605.
- Hoagland, D.R., Arnon, D.I. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. Circular. California Agricultural Experiment Station, 347 (2nd edit), Barkeley.
- Inselsbacher, E., Cambui, C.A., Richter, A., Stange, C.F., Mercier, H., Wanek, W. 2007. Microbial activities and foliar uptake of nitrogen in the epiphytic bromeliad *Vriesea gigantea*. *New Phytologist* 175: 311-320.
- Kampf, A. N. 1984. Aspectos da nutrição de Bromeliáceas epífitas. In: Congresso Brasileiro de Floricultura e Plantas Ornamentais, 8, 1984, Rio de Janeiro. Anais... Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Floricultura e Plantas Ornamentais. 9: 184-98.

- Kämpf, A.N. 1992. Cultivo de bromélias. In: C.E.F., Castro, B.L.D. Angelis, L.P.P. Moura, R.B.A. Silveira, G. Angelis Neto, N.T. Sato (Coord.). Manual de Floricultura. SBFPO, Maringá, pp. 201-211.
- Kampf, A. N. 1994. Adubação foliar em *Aechmea fasciata* (L) Backer. Revista da Sociedade Brasileira de Bromélias. 1: 16-20.
- Lobo, F.D.A., de Barros, M.P., Dalmagro, H.J., Dalmolin, Â.C., Pereira, W.E., de Souza, É.C., Ortíz, C.R. 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel-a critical look at the models. *Photosynthetica* 51: 445-456.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
- Masclaux-Daubresse, C., Daniel-Vedele, F., Dechorgnat, J., Chardon, F., Gaufichon, L., Suzuki, A. 2010. Nitrogen uptake, assimilation and remobilization in plants: challenges for sustainable and productive agriculture. *Annals of Botany* 105: 1141–1157.
- Mattos, E.A. 2006. O estudo da fluorescência da clorofila e a detecção de estresses ambientais em plantas. In: C.H.B.A. Prado, C.A. Casali. Fisiologia Vegetal: práticas em relações hídricas, fotossíntese e nutrição mineral. Editora Manole, São Paulo, pp. 255-266.
- Maxwell, K., Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* 515: 659-668.
- Mercier, H., Kerbaudy, G.B. Sotta, B. Miginic, E. 1997. Effects of NO_3^- , NH_4^+ and urea nutrition on endogenous levels of IAA and four cytokinins in two epiphytic bromeliads. *Plant, Cell and Environment* 20: 387-392.
- Moll, R.H., Kamprath, E.J., Jackson, W.A. 1982. Analysis and interpretation of factors which contribute to efficiency of nitrogen utilization. *Agronomy Journal* 74: 562-564.
- Nievola, C., Mercier, H., Majerowicz, N. 2001. Levels of nitrogen assimilation in bromeliads with different growth habitats. *Journal of Plant Nutrition* 24: 1387-1398.
- North, G.B., Lynch, F.H., Maharaj, F.D., Phillips, C.A., Woodside, W.T. 2013. Leaf hydraulic conductance for a tank bromeliad: axial and radial pathways for moving and conserving water. *Frontiers in Plant Science* 4: 78.
- Pascal, P. 1991. *Vriesea* culture. *Journal of Bromeliad Society* 41: 32-33.
- Pignata, M.L., Gudiño, G.L., Wannaz, E.D., Plá, R.R., González, C.M., Carreras, H.A. & Orellana, L. 2002. Atmospheric quality and distribution of heavy metals in Argentina employing *Tillandsia capillaris* as a biomonitor. *Environmental Pollution* 120: 59-68.

- Pita, P.B., Menezes, N.L. 2002. Anatomia da raiz de espécies de *Dyckia* Schult. f. e *Encholirium* Mart. ex Schult. & Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) da Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil), com especial referência ao velame. *Revista Brasileira de Botânica* 25: 25-34.
- Pittendrigh, C.S. 1948. The bromeliad-anopheles-malaria complex in Trinidad. I- The bromeliad flora. *Evolution* 2: 58-89.
- Prado, C.H.B.A. 2013. Aquisição dos nutrientes minerais na solução do solo. Tipographia Editora Expressa, São Carlos, São Paulo, 188.
- Proença, S.L., Sajo, M.G. 2008. Rhizome and root anatomy of 14 species of Bromeliaceae. *Rodriguésia* 59: 113-128.
- Rodrigues, M.A., Freschi, L., Pereira, P.N., Mercier, H. 2014. Interactions between nutrients and crassulacean acid metabolism. *Progress in Botany* 75: 167-186.
- Sanches, L. V. C. 2009. Desenvolvimento de *Aechmea fasciata* (Bromeliaceae) em função de diferentes saturações por bases no substrato e modos de aplicação da fertirrigação. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP.
- Schreiber, U., Bilger, W., Neubauer, C. 1994. Chlorophyll fluorescence as a non-intrusive indicator for rapid assessment of in vivo photosynthesis. *Ecological Studies* 100:49-70
- Segecin, S., Scatena, V.L. 2004. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 18: 253-260.
- Silva, I.V., Scatena, V.L. 2011. Anatomia de raízes de nove espécies de Bromeliaceae (Poales) da região amazônica do estado de Mato Grosso, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 25: 618-627.
- Taiz, L., Zeiger, E. 2006. *Plant Physiology*. Sinauer Associates, Inc., IE-Macmillan, Sunderland.
- Takahashi, C.A., Mercier, H. 2011. Nitrogen metabolism in leaves of a tank epiphytic bromeliad: characterization of a spatial and functional division. *Journal of plant physiology* 168: 1208-1216.
- Winkler, U., Zotz, G. 2009. Highly efficient uptake of phosphorus in epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, 103: 477-484.
- Wintermans, J.F.G.M., De Mots, A. 1965. Spectrophotometric characteristics of chlorophylls a and b and their phenophytins in ethanol. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Biophysics including Photosynthesis* 109: 448-453.

- Xu, G., Fan, X., Miller, A.J. 2011. Plant nitrogen assimilation and use efficiency. *Annual Review of Plant Biology* 63: 153-182.
- Zotz, G., Asshoff, R. 2010. Growth in epiphytic bromeliads: response to the relative supply of phosphorus and nitrogen. *Plant Biology* 12: 108-113.

Leaf Quilling in Ornamental Bromeliads is Related to Water Deficit

Karina Gonçalves da Silva^a, Emerson Alves da Silva^b, Shoey Kanashiro^b,

Armando Reis Tavares^{b,*}

ABSTRACT

Quilling is a condition in which the central leaves in the tank of Bromeliads start to have a cylinder format preventing the leaves to form the tank thus causing loss of plant quality and reducing plant value. Bromeliads Societies Bulletins and Forums associated Quilling with drought conditions, but no scientific study was made about phenomenon. *Vriesea* “harmony” were grown in a experiment with four water regimes: Control - 200 ml of water on root system and, 20 mL of water into the tank; Tank - 0 ml of water on the root system and 20 mL into the tank; Roots - 200 ml of water on the root system and 0 ml into the tank and, Water Deficit - Plants were not irrigated during the experiment. The samples were collected at 30, 60 and 90 days. The analyzed variables were Relative Water Content (Weatherley, 1950), total dry and fresh mass of plants, maximum quantum efficiency of PSII (Fv/Fm) and, the presence of plants with Quilling. The secretion from the base of the leaves was tested with Schiff reagent to detect 1,2-glycol groups present in total polysaccharides. The results show that Root treatment was so efficient on water absorption and was capable to maintain the plant growth and photosynthetic capacity as much as Tank treatment. Treatment Root was the only to show Quilling formation. The reaction of Schiff reagent indicated the polysaccharide nature of the secretion from the base of the leaves. Quilling can be described as the loss of hydrophilic properties of the secretion from the base of the leaves (caused by the absence of water in tank) during an active growing period (active absorption of water by

root system). Thus, this is described for the first time in scientific literature that root system of epiphytic bromeliads is as efficient as the plant tank on absorption of water and maintains the plant physiology efficiently.

Keywords: Bromeliaceae, Water Deficit, *Vriesea*, Polysaccharides, mucilage.

1. Introduction

Quilling has been described as a condition in which the central leaves of certain bromeliads species are fused, assuming a tight tube format. This state prevents the leaves from arching out and opening from the center in the typical whorl pattern forming a tank (Pleever, 2006). This adhesion of the leaves is due to the presence of a glutinous substance (Butcher, 2009) and is generally caused by lack of adequate supply of moisture in the substrate as much as the low humidity on atmosphere, or nutritional deficiency, whilst the plant is in active growth period (Pleever, 2006; Stenhouse, 2009; Raack, 2011). Some genus as *Vriesea* and *Guzmania* have shown greater susceptibility to leaf Quilling than others, whereas in *Aechmea* are rarely observed. Within the genus *Vriesea*, *V. ensiformis*, *V. hieroglyphica* and, *V. morreniana* hybrids are notoriously vulnerable to leaf Quilling formation (Raack, 1982). Although this phenomenon has been exhibited frequently in reviews of agronomic materials and publications of bromeliads societies throughout the world it remains poorly characterized and described. The aim of this study was to analyze the growth and frequency of leaf Quilling formation in the ornamental bromeliad *Vriesea* “harmony” under different water regimes.

2. Materials and methods

The experiment was carried with plants of *Vriesea* “harmony” growing in pots of 1.3 L containing composted pine bark. Plants of *Vriesea* “harmony” with approximately six months of age were submitted to four water regimes: Control (C) - Plants received 200 ml of water on root system (field capacity), and 20 mL of water (maximum capacity of tank) into the tank; Tank (T) - Plants received 0 ml of water on the root system and 20 mL into the tank; Roots (R) - Plants received 200 ml of water on the root system and 0 ml into the tank and, Water Deficit (WD) - Plants submitted to total water withholding during the experiment. The samples were collected at 30, 60 and 90 days. The analyzed variables were Leaf Relative Water Content – RWC (Weatherley, 1950), total dry and fresh mass of plants and, the presence of plants with Quilling. The measurements of the maximum quantum efficiency of PSII (Fv/Fm) were carried in dark-adapted leaves for 30 min, using a modulated fluorometer 051-FL (OPTI-SCIENCES, Hudson, NH, USA). The measurements were taken on a mature leaf from five different plants with a total of 10 repetitions in each time point. The secretion from the base of the leaves was removed with pipette, concentrated in a beaker and tested with Schiff reagent (McManus, 1948) to detect 1,2-glycol groups present in total polysaccharides. All parameters were evaluated using parametric analysis of variance followed by Tukey test ($p \leq 0.05$).

3. Results and Discussion

Plants submitted to 90 days of water deficit (WD) showed lower values for the measured parameters when compared to the other treatments, as expected (Table 1). All the measured parameters for plants that received irrigation only into the tank or in the root system were statistically significant when compared with C (Table 1). The RWC

and Fv/Fm at 90 days of experiment showed that watering only in tank (T) or root (R) were efficient to provide water, supporting the physiological processes and growth of the plants similar to those of Control treatments. The bromeliad's tank is formed by overlapping alternate leaves in rosette form, and presents on its surface foliar trichomes, responsible for absorbing water and nutrients. The roots of such those epiphytic plants are described as restricted to fix them to the phorophyte or substrate, while the absorption and assimilation of nutrients and water, largely or completely, would be supplied by the leaves (Benzing et al., 1985; Rocha, 2002; Mito, 2011). Despite the importance of tank on water supply to the plants, if not otherwise, our results show that root system of this epiphytic bromeliad was efficient to uptake water from the substrate; being capable to maintain plant growth even under a lack of water in tank.

However, the way of water supply were effective in occurrence of leaf Quilling, this phenomenon was only observed in plants that were subjected to watering only in the root system (Figure 1). Plants of WD did not show Quilling since water deficit affected leaf formation and growth preventing the formation of the characteristic tubular form of plants with Quilling. Plants of C and T treatment did not showed quilling, pointing for the importance of tank not only for water and nutrient supply, but also setting the growth patterns.

Table 1- Averages of relative water content (RWC), quantum efficiency of photosystem II (FV/FM), leaf area (LA), total fresh mass (TFM) and total dry matter (TDM) of the treatments at 30, 60 and 90 days of exposure to different water regimes.

Treatments	30 days					60 days					90 days				
	RWC	FV/FM	LA	TFM	TDM	RWC	FV/FM	LA	TFM	TDM	RWC	FV/FM	LA	TFM	TDM
Control	67.03 A a	0.786 A a	1400.75 A a	58.406 B a	7.600 B a	65.25 A a	0.804 A a	1702.01 A a	74.901 A a	10.529 A a	65.65 A b	0.793 A a	1446.23 A a	80.39 A a	9.645 A a
Tank	56.62 A ab	0.784 A a	1278.38 A a	60.983 B a	8.488 B a	65.14 A a	0.796 A a	1641.61 A a	78.203 A a	11.276 A a	65.84 A b	0.800 A a	1359.54 A a	76.94 A a	10.466 A a
Roots	66.13 A ab	0.783 A a	1255.42 A a	59.183 A a	8.394 A a	64.88 A a	0.805 A a	1282.11 A a	57.142 A b	9.672 A a	64.61 A b	0.784 A ab	1073.6 A ab	64.16 A a	9.465 A a
Hydric Deficit	48.67 A b	0.751 A a	947.20 A a	47.297 A a	8.097 A a	37.47 A b	0.767 A a	1002.88 A a	31.585 B c	7.224 A b	43.09 A a	0.745 A b	649.32 A b	33.53 AB b	7.051 A b

Means followed by the same small letters in the column and capital letters in function of harvest time, for each variable analyzed, are not different at 5% probability by the Tukey's test.

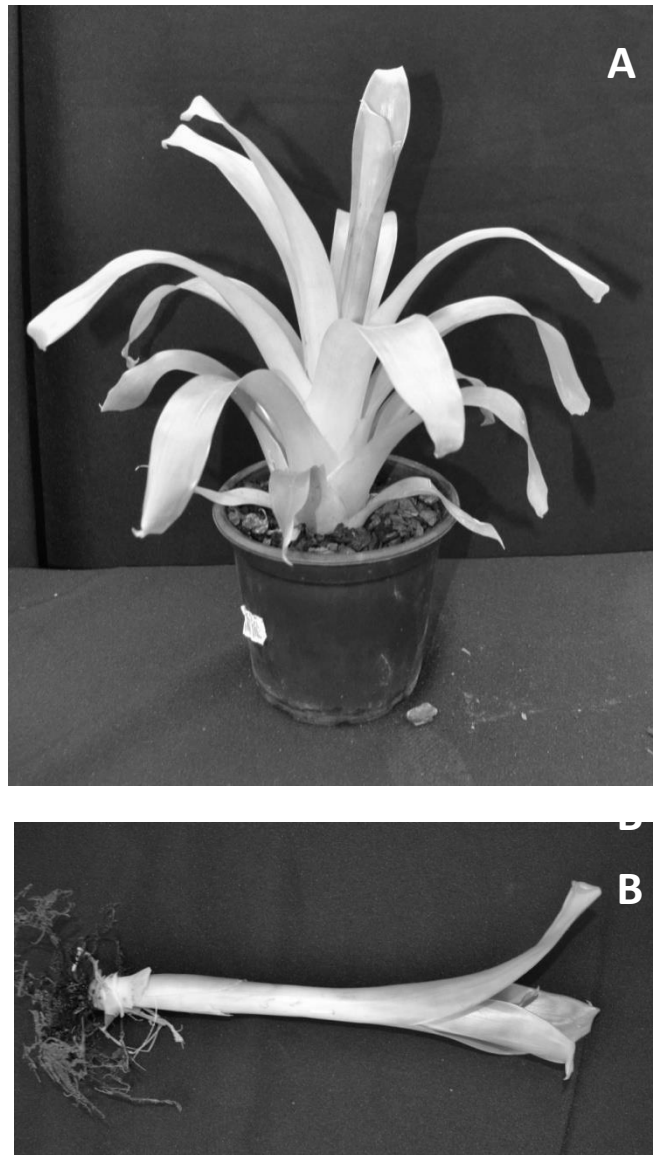


Figure 1- (A) Plants of *V. harmony* showing quilling after 90 days of irrigation only on root system. (B) The tank inner leaves “cemented”, exhibiting a tube form (Quilling).

Plants from R treatment start to show the phenomenon 45 days after the beginning of the experimentation. After 60 days of trial approximately 50% of individuals from R presented Quilling and at 90 days all individuals showed the phenomenon. According to Stenhouse (2009) Quilling is the cementing together of the leaves, causing the plant to be very tubular in shape and is generally caused by lack of moisture while the plant is in an active growing period. We demonstrated that Quilling formation, is not only closely related to the phenomenon of drought, but also more precisely to absence of water in the tank associated with an active growing period. The fact that Quilling has been observed only in plants under root irrigation indicates the efficiency of the roots in maintaining water absorption and promotes active plant growth. This feature demonstrates that although the roots of epiphytic plants are treated just like fasteners, when potted and on commercial culture condition they act functionally on water absorption. Despite the formation of Quilling and morphological changes that it causes, this phenomenon is not harmful to growth or physiological mechanisms such as the acquisition of water and photosynthesis, once F_v/F_m , RWC and the mass variables did not differ from the Control Treatment in the period of the experimentation. Thus, the plant growth wasn't affected by Quilling the fused form tends to decrease the commercial value of the plants.

The reaction of Schiff reagent with the secretion removed from the base of the leaves indicated the polysaccharide nature of the exudate. The exudate (mucilage) of Orchidaceae flower buds have the lubricate function so it can slide over the bract as it expands (Cardoso-Gustavson et al., 2014, Leitão and Cortelazzo, 2008), as probably occurs in Bromeliaceae, which mucilage when hydrated acts as lubricate during the leaf expansion for the tank formation. The hydrophilic nature of the mucopolysaccharide

secretion from root cap of *Tillandsia* is well suited for contact with the support, acting as some type of «cement» when dried (Brighigna et al., 1990).

The results also corroborate the hypothesis of Quilling be associated with dryness of the glutinous substance present in the leaves. However, more specific studies to determine the chemical composition of this substance are still needed. It is recommended to prevent Quilling keep moisture leaves, while the alternative would be to undo the event the immersion of the plant for a few hours in water to humidify the substance and then promote gentle pressure to separate the leaves (Piever, 2006). Alternatively would be the application of water droplets with neutral soap in the tank, to dissolve the hardening of the substance, followed by manual sliding of the leaves and subsequently complete removal of the waste (Raak, 2011). Our study demonstrates that Quilling is the dryness of the mucilage from the basal of inner leaves from the tank of Bromeliads during a growing period. Once the phenomenon has been observed in plants on natural and commercial conditions, other agents as high salt concentration, chemicals as fungicides, insecticides or plant growth regulators may reduce of hydrophilic proprieties of mucilage and induce the formation of Quilling; therefore further investigation of the phenomenon should be performed.

4. Conclusions

The results show that Root treatment was equally effective Tank treatment in water absorption and maintenance of plant growth and photosynthetic capacity. Treatment Root was the only to show Quilling formation. The reaction of Schiff reagent indicated the polysaccharide nature of the secretion from the base of the leaves. The dryness of this secretion present in the base of the leaves provide a fusion of the leaves from the center of the tank during an active growing period (active absorption of water by root

system). To prevent quilling formation the hydrophilic properties of the secretion must be preserved, in our study by watering the tank of Bromeliad.

References

- Benzing, D.H., Givnish, T.J., Bermudes, D., 1985. Absorptive trichomes in *Brocchinia reducta* (Bromeliaceae) and their evolutionary and systematic significance. *Systematic Botany* 10, 81-91.
- Brighigna, L., Cecchi-Fiordia, A., Palandri, M.R., 1990. Structural Comparison between free and anchored roots in *Tillandsia* (Bromeliaceae) species. *Caryologia* 43, 27-42.
- Butcher, D. 2009. Glossary of Bromeliaceae. 27 Aug. 2014. <fcbs.org/articles/Glossary/Glossary.pdf >.
- Cardoso-Gustavson, P., Campbell, L.M. Mazzoni-Viveiros, S.C., Barros. F., 2014. Floral colleters in Pleurothallidinae (Epidendroideae: Orchidaceae). *American Journal of Botany* 101, 587-597.
- Leitão, C.A., Cortelazzo, A.L., 2008. Structural and histochemical characterisation of the colleters of *Rodriguezia venusta* (Orchidaceae). *Australian Journal of Botany* 56, 161-165.
- McManus, J.F.A. 1948. Histological and histochemical uses of periodic acid. *Stain Technology* 23, 99-108,
- Mioto, P.T. 2011. Absciscic acid and nitric oxide signaling on the induction of crassulacean acid metabolism in *Guzmania monastachia* (Bromeliaceae). Dissertação de Mestrado. São Paulo Univ., São Paulo, Master Diss.
- Pleever, H. 2006. Leaf Quilling in Bromeliads. *Newsletters of Bromelian Society of San Francisco* 3, 4-5.
- Raack, J. 1982. Quilling. *Bromeliad Society International Journal*. 32, 270.

Raak, J. 2011. Quilling. *Bromeliaceae* 45, 24-26.

Rocha, P.K. 2002. Growth of bromeliads in greenhouses with different heights and levels of shading. Dissertação de Mestrado. São Paulo Univ., São Paulo, Master Diss.

Stenhouse, R. 2009. What is “Quilling”. *Bromeliaceae* 43, 11.

Weatherley, P.E. 1950. Studies in the water relations of cotton plant. I. The field measurement of water deficits in leaves. *New Phytologist* 49, 81-97.

Acknowledgment

This study was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq/Proc. 305776/2009-6).

Capítulo V - Considerações finais

Extensa literatura declara a não participação das raízes de bromélias epífitas na absorção de recursos essenciais para o crescimento das plantas, como água e nutrientes, ressaltando que apenas o tanque seria responsável pela funcionalidade. No entanto, com base nos resultados obtidos neste estudo foi possível concluir que as raízes de *Guzmania lingulata* e *Vriesea* ‘Harmony’, em situação de cultivo, absorvem água e nutrientes e são altamente eficientes na manutenção do status hídrico e nutricional das plantas, promovendo respostas fotossintéticas e de crescimento análogas as plantas cujo os recursos foram fornecidos ao tanque ou com a combinação dos dois órgãos vegetativos (tratamento Controle Capítulo II).

G. lingulata e *V. ‘Harmony’* apresentaram padrão de respostas similares em muitos parâmetros mensurados, característica esperada devido ambas apresentarem o mesmo hábito de crescimento e partilharem semelhanças morfológicas. No entanto, algumas respostas diferiram entre as duas espécies. *G. lingulata* mostrou-se bastante sensível às condições microclimáticas da casa de vegetação. A alta temperatura e baixa umidade relativa do ar, no início do experimento, induziu o fenômeno de fotoinibição crônica, observados pelos valores de F_v/F_m em todas as plantas nos dois experimentos (Capítulos II e III). *V. ‘Harmony’* mostrou maior sensibilidade quanto às alterações quanto à condição hídrica do tanque. A combinação de suspensão hídrica nas folhas e o fornecimento de regas no sistema radicular induziu a formação de “quilling”, apenas nas plantas do tratamento Raiz (Capítulos II e IV). Apesar das modificações morfológicas que o “quilling” promove este pode ser considerado evidência do potencial de absorção das raízes, pois como demonstrado pelos nossos resultados a formação do “quilling” pressupõem que a planta esteja em período ativo de crescimento, sendo pela primeira vez demonstrado no âmbito científico que o fenômeno não é simplesmente reflexo da suspensão hídrica, mas sim da indisponibilidade hídrica na parte aérea durante o crescimento.

Os nossos resultados demonstram que as duas variedades foram tolerantes ao déficit hídrico. Apesar da suspensão hídrica influenciar no crescimento das plantas, reduzindo todos os parâmetros mensurados, apresentaram estratégias que as auxiliam a

manter o balanço de carbono positivo, mesmo em situações de pronunciado déficit hídrico. Os baixos valores de π/pa são exemplo desta estratégia, promovendo aumento na eficiência do uso da água. Outra estratégia é a capacidade de adesão ao metabolismo CAM. Nossos resultados mostram que o déficit hídrico promoveu a alternância de metabolismo de C3 para CAM–cycling, visto que ocorreu expressivo acúmulo noturno de ácidos orgânicos, porém sem a observação de alterações das assinaturas isotópicas ou assimilação noturno de carbono. No entanto é importante salientar que as análises isotópicas foram realizadas em folhas adultas (fotossinteticamente ativas), pois são indicativos dos eventos que afetam a capacidade fotossintética, no entanto segundo Ducatti et al. (2002) e Silva et al. (2011), a taxa de renovação isotópica varia nos diferentes tecidos, e as folhas novas apresentam os menores tempos de meia-vida, quando comparado a outros tecidos incluindo folhas adultas implicando em maior metabolização ou incorporação de carbono no tecido (Silva et al. 2011). Desta forma é plausível que as folhas novas poderiam estar expressando as modificações nos valores da razão e de discriminação isotópica; tanto pelo fato de apresentarem maiores taxas de *turnover* e por terem sido formadas com as plantas já expostas a situação de estresse. Freschi et al. 2010 observaram que folhas destacadas de *Guzmania monostachia* apresentam diferenças quanto a acidez titulável e na atividade das enzimas PEPC e MDH nas porções basal, mediana e apical da folha, sendo as maiores atividades destes componentes observados na porção apical seguido pela porção mediana das folhas quando expostas ao déficit hídrico. Como a expressão do CAM pode variar nas diferentes porções da mesma folha, é possível pressupor que diferenças ontogênicas também promovem diferenças na expressão deste metabolismo (Hamashi 2013).

Outra característica que reforça a tolerância a situações de déficit hídrico é a alta e rápida capacidade de recuperação que *Guzmania lingulata* e *Vriesea 'Harmony'* apresentaram quando retornadas as regas, após 60 dias de déficit hídrico. Após uma semana, do retorno das regas, visualmente as plantas passaram se assemelhar as plantas do tratamento Controle e a mensuração dos parâmetros analisados comprovou que as plantas tinham recuperado o status hídrico e aumentado o crescimento e as respostas fotossintéticas.

O fornecimento de nutrientes exclusivo no sistema radicular também confirmou o potencial de absorção das raízes, demonstrando que estas foram eficientes em

promover o crescimento das plantas, apresentando inclusive respostas superiores em alguns parâmetros mensurados quando comparado às plantas adubadas no tanque (Capítulo III). Apesar das raízes apresentarem menor eficiência na absorção de nutrientes quando comparados ao tanque, nas concentrações de ureia utilizadas, isto não reflete em menor eficiência de utilização do nutriente. As raízes apresentaram maior eficiência de conversão em biomassa e maior eficiência do uso de nitrogênio, sendo indicativos importantes para considerar no manejo do cultivo das plantas que são amplamente utilizadas como plantas ornamentais.

Outra questão importante a considerar para o cultivo de bromélias epífitas é a concentração do elemento aplicado, principalmente quando fornecido no tanque, pois *G. lingulata* e *V. `Harmony`* apresentaram sensibilidade a maiores concentrações de ureia (5,34 mM de N) aplicadas no tanque, demonstrando sintomas visuais nas folhas que foram interpretadas como sintomas de toxicidade.

Além de se propor a adubação combinada entre os órgãos vegetativos em situação de cultivo, recomenda-se a concentração de 2,62 mM de N de ureia aplicadas duas vezes por semana, para o crescimento das plantas, pois em muitos parâmetros mensurados a maior concentração (5,34 mM de N) não refletiu em maiores respostas, sendo estatisticamente iguais a concentração de 2,62mM de N, podendo ser indicativo da estratégia de consumo de “luxo”, ocorrentes em plantas de habitats com baixa disponibilidade de nutrientes, como é o caso do ambiente natural das bromélias epífitas.

A grande contribuição deste estudo foi demonstrar que o sistema radicular de bromélias epífitas é funcional e pode contribuir com o crescimento e desenvolvimento das plantas; sendo sugerido que este não seja negligenciado em situações de cultivo.

Referências

- Ducatti, C., Carrijo, A.S., Pezzato, A.C., Mancera, P.F.D.A. 2002. Modelo teórico e experimental da reciclagem do carbono-13 em tecidos de mamíferos e aves. *Scientia Agrícola* 59: 29-33.
- Freschi, L., Takahashi, C.A., Cambui, C.A., Semprebom, T.R., Cruz, A.B., Miotto, P.T., Mercier, H. 2010. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia*

perform distinct functions in response to water shortage. *Journal of Plant Physiology* 167: 526-533.

Hamachi, L. 2013. Competência para expressão da fotossíntese CAM em plantas de *Guzmania monostachia* (Bromeliaceae) em diferentes fases ontogenéticas. Dissertação de Mestrado, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Silva, A.C.D., Souza, A.P.D., Ducatti, C., Leonel, S. 2011. Carbon-13 turnover in fig trees' Roxo de Valinhos'. *Revista Brasileira de Fruticultura* 33: 660-665.