



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

**COMO O GRADIENTE ALTITUDINAL DE LUZ NO SUB-BOSQUE AFETA AS
CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS E FISIOLÓGICAS DE HEMIEPÍFITAS: O
CASO DE *Vanilla bahiana* Hoehne (ORCHIDACEAE)**

Aldineia Buss

Dr^a. Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira

UBERLÂNDIA – MG

2020



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

**COMO O GRADIENTE ALTITUDINAL DE LUZ NO SUB-BOSQUE AFETA AS
CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS E FISIOLÓGICAS DE HEMIEPÍFITAS: O
CASO DE *Vanilla bahiana* Hoehne (ORCHIDACEAE)**

Aldineia Buss

Dr^a. Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Uberlândia como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

UBERLÂNDIA – MG

2020

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

B981 Buss, Aldineia, 1989-
2020 Como o gradiente altitudinal de luz no sub-bosque afeta as
características estruturais e fisiológicas de hemiepífitas: o caso de
Vanilla bahiana Hoehne (Orchidaceae) [recurso eletrônico] /
Aldineia Buss. - 2020.

Orientadora: Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia,
Pós-graduação em Biologia Vegetal.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2020.150>

Inclui bibliografia.

1. Botânica. I. Moreira, Ana Sílvia Franco Pinheiro, 1980-,
(Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Pós-graduação
em Biologia Vegetal. III. Título.

CDU: 581

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:
Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091
Nelson Marcos Ferreira - CRB6/3074



UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA

Instituto de Biologia

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal

**COMO O GRADIENTE ALTITUDINAL DE LUZ NO SUB-BOSQUE AFETA AS
CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS E FISIOLÓGICAS DE HEMIEPÍFITAS:
O CASO DE *Vanilla bahiana* Hoehne (ORCHIDACEAE)**

Aldineia Buss

COMISSÃO EXAMINADORA

Presidente (Orientador):

Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira
Prof.^a Dr.^a Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira
Universidade Federal de Uberlândia - UFU

Examinadores:

Vinicius Coelho Kuster
Prof.^o Dr. Vinicius Coelho Kuster
Universidade Federal de Jataí - UFJ

Participação por web conferência
Prof.^a Dr.^a Diolina Moura Silva
Universidade Federal do Espírito Santo - UFES

Dissertação aprovada em 18/02/2020

UBERLÂNDIA – MG

2020

Aos mestres da vida, pai Almerindo Buss (*in memoriam*) e mãe Elvira Haase Buss, e à minha primeira professora, Santa Ahnert Tetzner, que me ensinou a segurar o lápis, as primeiras letras e já despertou em mim o amor pelas ciências, dedico.

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Uberlândia, ao Instituto de Biologia (IMBIO/UFU) e ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal (PPGBV/UFU) pela oportunidade e suporte. À CAPES (o presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001). Ao Laboratório de Fisiologia Vegetal (LAFIVE), ao Laboratório de Anatomia e Desenvolvimento Vegetal (LADEVI), ao Laboratório de Morfologia Vegetal, Microscopia e Imagem (LAMOVI) e ao projeto de Pesquisa Ecológica de Longa Duração (PELD) “Impactos naturais e antrópicos sobre a biodiversidade dos ecossistemas de Cerrado na região do Triângulo Mineiro e Sudeste de Goiás” pelo suporte nas coletas de dados. Ao Centro de Isótopos Estáveis “Prof. Dr. Carlos Ducatti” e à Thais pelas análises isotópicas.

À minha querida orientadora, Dr^a. Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira, por ter bem e prontamente me acolhido no LAFIVE, onde tão logo eu sentia fazer parte. Pela paciência em receber alguém de humanas estreando na fisiologia, por me ensinar não apenas as técnicas (muitas técnicas) e teorias, mas a arte de trabalhar com afinco, leveza e bom humor, tudo junto (não aprendi ainda, mas vou seguir tentando), também pelo tempo, carinho e atenção dedicados.

Ao Sr. Narci por permitir acesso à área de preservação na sua propriedade. Ao Professor Dr. Denis Coelho de Oliveira, por não deixar ninguém desanimar. Ao Wesley Costa Silva, pela amizade e companheirismo no sol e na chuva, na poeira e na lama, no chão e no topo das árvores... Por ter sido um grande parceiro nesses dois anos, por toda a ajuda nas coletas de dados em campo e em laboratório, merece todo o meu reconhecimento. Aos demais colegas e amigos que também dedicaram muito empenho nas coletas de dados: Jéssica, Phabliny, Rogério, Vitor Mamed, Vitor C. Martini, João, Bárbara e Uiara. Aos professores que contribuíram nas análises estatísticas, Dr. Heraldo Luís de Vasconcelos e Dr. Jamir Afonso do Prado Júnior.

Aos membros da banca, Dr^a. Diolina Moura Silva, Dr. Vinicius Coelho Kuster e Dr. Ailton Gonçalves Rodrigues Júnior, por colaborarem nessa etapa, a defesa da dissertação, e pelas importantes contribuições que certamente farão a este trabalho.

Aos amigos que fiz durante o mestrado: Fernanda Beatriz, a amiga mais arretada que eu podia ter; Letícia Maria, que me contagia de amor e paz, mesmo depois de aprender latim, continua sendo minha amiga; Mateus, um docinho sorridente que a gente quer guardar na

caixinha; e Mitchel, parece sempre zangado, mas é boa gente, prometeu me convidar pra tomar vinho vendo a neve na sua casa de luxo, cobrarei.

À minha família, Elvira, Rose, Gilmar e Beatriz. Mesmo distantes fisicamente, estão sempre próximos me apoiando. Aos familiares, aos amigos de longa data, aos meus ex-professores e também ex-alunos que estão sempre torcendo por mim. Aos amigos uberlandenses da Igreja Luterana, principalmente Sônia, Ebenezer, Suzana, Luiz, Neftali e Arthur que têm me acolhido como família.

À vocês, queridos, muito obrigada!

Sem a curiosidade que me move, que me inquieta, que me insere na busca, não aprendo nem ensino.

(Paulo Freire)

LISTA DE ABREVIATURAS E SÍMBOLOS

CO₂: dióxido de carbono

PEPcase: fosfoenolpiruvato carboxilase

Rubisco: ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase

RFA: radiação fotossinteticamente ativa

LAI: índice de área foliar

DIFN: luz difusa não interceptada pelo dossel

¹³C/¹²C: razão isotópica do carbono

AE: analisador elementar

CF-IRMS: espectrometria de massa de razão isotópica por fluxo contínuo

δ¹³C: valor isotópico

CSH: conteúdo de saturação hídrica

CRA: conteúdo relativo de água

MFE: massa foliar específica

PSI: fotossistema I

PSII: fotossistema II

Fv/Fm: rendimento quântico potencial do fotossistema II

ΔF/Fm': rendimento quântico efetivo do fotossistema II

g_s: condutância estomática

E: transpiração

Chl a: clorofila a

Chl b: clorofila b

AST: açúcares solúveis em água

PSA: polissacarídeos solúveis em água

RDPI: índice de plasticidade à distância relativa

RESUMO

O ambiente epifítico impõe condições abióticas peculiares às plantas, que crescem sujeitas a flutuações na disponibilidade de água, luz e nutrientes, demandando plasticidade para aclimatação. No Cerrado, além do gradiente de luz típico de formações florestais, as plantas epífitas têm que lidar com uma marcada sazonalidade hídrica. Neste estudo avaliou-se o efeito de um gradiente de luz formado pelo sub-bosque de uma mata de galeria, e da sazonalidade hídrica, sobre a estrutura e a fisiologia das folhas de *Vanilla bahiana* Hoehne, uma hemiepífita secundária. Foram consideradas diferentes condições de luz em três estratos de altura ao longo do ramo no forófito (até 0,5 m; 2 a 2,5 m; 3,5 a 4 m), nas estações seca e chuvosa. *Vanilla bahiana* apresentou-se como uma CAM forte (com valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -15,62 e -17,62 ‰). Apesar do maior conteúdo de clorofilas, as folhas próximas ao solo (mais sombreadas) apresentaram menores taxas fotossintéticas, que refletiram em um menor tamanho, biomassa e massa foliar específica. As folhas nos estratos mais altos do sub-bosque (sob maior radiação) apresentaram maior efeito da sazonalidade hídrica, com maior acúmulo noturno de ácidos orgânicos e maiores taxas de condutância e de fluxo de elétrons na estação chuvosa. A seca reduziu o período de abertura estomática, aumentou a transpiração e alterou as fases do ciclo CAM, mantendo as fases II e IV inteiramente durante o escuro em todos os estratos. Nas folhas mais sombreadas foram observadas estratégias para melhor captação de luz e processamento de energia, enquanto as folhas recebendo mais luz mostraram maior fixação de carbono.

PALAVRAS – CHAVE: fotossíntese; orquídea; plantas CAM; sazonalidade hídrica; suculência foliar; tolerância à sombra.

ABSTRACT

The epiphytic environment of understory imposes abiotic conditions peculiar to plants, which grow subject to fluctuations in water, light and nutrients, demanding plasticity to acclimatize. In the Cerrado, in addition to the light typical gradient of forest formations, epiphytic plants must deal with marked water seasonality. In this study, the effect of the light gradient formed by the understory of a gallery forest, and the water seasonality, on the leaf structure and physiology *Vanilla bahiana* Hoehne, a secondary hemiepiphyte, was evaluated. Different light conditions were considered in three strata along the phorophyte branch (up to 0.5 m; 2 to 2.5 m; 3.5 to 4 m), in dry and rainy seasons. *Vanilla bahiana* showed itself as a strong CAM (values of $\delta^{13}\text{C}$ between -15.62 and -17.62 ‰). Despite the higher chlorophyll content, the leaves close to the ground (shaded ones) showed lower size, biomass and specific leaf mass. The leaves in the highest strata of the understory (under more radiation) showed a greater effect of water seasonality, with higher accumulation of organic acids at night and higher rates of conductance and electron transport in the rainy season. The drought reduced the period of stomatal opening, increased transpiration and modified the CAM phases, maintaining II and IV phases occurring entirely during the dark in all strata. In the more shaded leaves, strategies for light capture and energy processing were observed, while the leaves receiving more light showed greater carbon fixation.

KEYWORDS: CAM plants; leaf succulence; orchid; photosynthesis; water seasonality; shade tolerance.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO	12
MATERIAL E MÉTODOS.....	16
Área de estudo e espécie vegetal.....	16
Discriminação do metabolismo fotossintético.....	19
Avaliações estruturais e do balanço hídrico foliar	21
Fluorescência da clorofila <i>a</i>	22
Trocias gasosas.....	22
Determinação do conteúdo de pigmentos cloroplastídicos	23
Determinação dos teores de carboidratos (amido, açúcares solúveis totais e polissacarídeos solúveis em água) e nitrogênio	23
Índice de plasticidade à distância relativa (RDPI)	24
Análise dos dados.....	24
RESULTADOS.....	25
Metabolismo fotossintético e variações com relação à luminosidade e à disponibilidade hídrica	26
Variações na estrutura e no balanço hídrico foliar	27
Conteúdo de pigmentos e de nitrogênio	28
Parâmetros de fluorescência da clorofila <i>a</i> , condutância estomática e transpiração.....	29
Conteúdo de carboidratos	30
Índice de plasticidade à distância relativa (RDPI)	32
DISCUSSÃO.....	35
CONCLUSÃO	40
REFERÊNCIAS	42

Como o gradiente altitudinal de luz no sub-bosque afeta as características estruturais e fisiológicas de hemiepífitas: o caso de *Vanilla bahiana* Hoehne (Orchidaceae)

Aldineia Buss¹; Wesley Costa Silva¹; Vladimir Eliodoro Costa²; Ana Sílvia Franco Pinheiro Moreira¹

1 - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil

2 - Centro de Isótopos Estáveis, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, Brasil

INTRODUÇÃO

As Orchidaceae apresentam atributos anatômicos, morfológicos e fisiológicos que lhes confere sucesso no ambiente epifítico, sendo que 68% das espécies epífitas são orquídeas, bem como a maioria (69%) das espécies de orquídeas são epífitas. O termo “epífita” abrange indivíduos e grupos plásticos que crescem não apenas sobre forófitos, mas também sobre rochas ou como lianas, parasitas ou hemiepífitas (Zotz 2013). As hemiepífitas são caracterizadas pelo hábito epifítico durante apenas parte da vida e podem ser divididas em duas categorias: hemiepífitas primárias e secundárias (Putz & Holbrook 1986). As primárias germinam como epífitas e posteriormente estabelecem contato com o solo, enquanto as secundárias germinam no solo estabelecendo contato com o forófito e, posteriormente, degeneram a porção basal do sistema radicular e sobem com raízes aderentes, tornando-se epífitas (Putz & Holbrook 1986).

O hábito epifítico impõe condições abióticas peculiares às plantas, que crescem sujeitas a variações na disponibilidade de água, nutrientes e luz (Benzing 1998; Zotz & Bader 2009). A escassez de água é observada mesmo em um ambiente relativamente úmido, ainda que seja sazonal ou variável ao longo do dia (Zotz & Thomas 1999). Do mesmo modo, o ambiente de sub-bosque é caracterizado pelos baixos níveis de luz direta e difusa (Chazdon & Fetcher 1984) e requer adaptações. A arquitetura do dossel determina um gradiente de luz que decresce em direção ao solo ao passar pelos estratos da vegetação (Kabakoff & Chazdon

1996). Apenas entre 1 e 2% da radiação solar que incide sobre o dossel da floresta chega até os estratos inferiores, pontuados momentaneamente por manchas de luz brilhante (Chazdon & Fetcher 1984) que podem representar até 80% da densidade de fluxo de fótons disponível para a fotossíntese (Chazdon 1988). Estudos com diversas espécies de plantas têm mostrado que folhas, em diferentes posições no dossel, apresentam plasticidade nas características estruturais, químicas e fisiológicas em resposta ao gradiente de luz, de forma a manter alta eficiência na captura de luz e maior produtividade (Terashima & Hikosaka 1995; Delagrèze *et al.* 2004; Niinemets 2010; de Casas *et al.* 2011; Niinemets *et al.* 2015). Plantas sombreadas realizam fotossíntese sob baixa radiação e/ou aproveitam as manchas de luz para tal função, apresentando, em geral, baixo ponto de compensação luminoso (Mathur *et al.* 2018). As manchas de luz podem representar de 30 a 60% do ganho diário de carbono em sub-bosques de florestas tropicais (Way & Pearcy 2012), porém, em alguns casos, também podem induzir fotoinibição e reduzir a assimilação de carbono (Leakey *et al.* 2005).

Em resposta à escassez hídrica, as orquídeas apresentam alterações nos atributos morfológicos e fisiológicos que permitem melhor captação e armazenamento de água, assim como a redução da sua perda para o ambiente (Silvera & Lasso 2016). Do ponto de vista morfológico, destacam-se (1) a presença de velame, epiderme geralmente com múltiplas camadas que aumenta a absorção da umidade atmosférica e de nutrientes (Benzing *et al.* 1983); (2) a suculência em folhas e caules que permite maior armazenamento de água e seu consequente uso quando indisponível no ambiente (Lüttge 1989); e (3) a presença de cutícula espessa nas folhas que minimiza a perda de água (Granados-Sánchez *et al.* 2003). Somado a isso, grande parte destas plantas exibe o Metabolismo Ácido das Crassuláceas (CAM) (Silvera *et al.* 2005), adaptação fotossintética que aumenta a eficiência do uso da água ao realizar a captação de dióxido de carbono (CO₂) durante a noite, quando a perda de água por evaporação é mínima (Winter *et al.* 2005). Algumas espécies são CAM obrigatórias, enquanto

outras alternam entre C_3 e CAM nas estações úmida e seca, ou em decorrência de outros estímulos como sanidade e luz, ou utilizam ambas as vias metabólicas simultaneamente em órgãos diferentes (folhas, pseudobulbos e raízes) (Moreira *et al.* 2009; Rodrigues *et al.* 2013).

Em geral, nas plantas CAM, a captura de CO_2 e sua fixação pelo ciclo de Calvin-Benson estão separadas temporalmente. Principalmente à noite, as plantas abrem seus estômatos e capturam CO_2 via fosfoenolpiruvato carboxilase (PEPcase), armazenando-o geralmente como malato nos vacúolos de células contendo cloroplastos. Durante o dia os estômatos são fechados, o malato é descarboxilado pela enzima NADP-málica e o CO_2 liberado entra no ciclo de Calvin-Benson através da atividade carboxilase da ribulose-1,5-bisfosfato carboxilase/oxigenase (Rubisco), quando é incorporado a compostos orgânicos (Cushman 2001; Holtum *et al.* 2005). Além do aumento da eficiência do uso da água resultante da abertura estomática principalmente no período noturno (Winter *et al.* 2005), o acúmulo de ácidos orgânicos nos vacúolos durante a noite reduz o potencial hídrico foliar, maximizando a absorção de água e o seu armazenamento nos vacúolos (Lüttge 2010).

O ciclo CAM apresenta quatro fases subsequentes (Osmond 1978; Ting 1985). Na fase I os estômatos permanecem abertos no período escuro e o CO_2 é capturado via PEPcase. Na fase II, os estômatos podem permanecer abertos no início do período de luz, quando ocorre o declínio da atividade da PEPcase e o aumento da atividade da Rubisco. Nesta fase, o CO_2 atmosférico pode ser capturado simultaneamente através das duas enzimas, até que os estômatos sejam fechados e a PEPcase desativada. Inicia-se então a fase III, período em que o CO_2 armazenado no vacúolo é fornecido ao ciclo de Calvin-Benson. A fase IV corresponde ao início de abertura estomática no fim do período de luz, quando a Rubisco reduz sua atividade e o CO_2 passa a ser capturado principalmente via PEPcase (Osmond 1978). Todas essas fases exibem plasticidade em termos de intensidade e duração sob diferentes condições ambientais, como disponibilidade de água, intensidade, qualidade e duração da iluminação

(Nobel & Hartsock 1983; Ceusters *et al.* 2014; 2019). Em resposta a variação climática, a expressão do CAM pode exibir uma regulação sazonal (Rainha *et al.* 2016). Por exemplo, do ponto de vista fisiológico, foi observado maior acúmulo de acidez noturna e menor eficiência quântica durante a estação seca, quando a incidência de radiação fotossinteticamente ativa (RFA) é maior, comparada às estações de seca média e úmida (de la Rosa-Manzano *et al.* 2014). Além disso, outros aspectos fisiológicos e morfológicos mostram variação em resposta à seca e à umidade em espécies CAM, como alterações na condutância estomática (Nobel & Hartsock 1983), na massa foliar por área (Quezada *et al.* 2017) e na área do tecido de armazenamento de água (Chiang *et al.* 2013).

Essa flexibilidade fisiológica em resposta às quantidades de luz e água disponíveis constitui uma vantagem adaptativa das espécies CAM em florestas tropicais (Lüttge 2004; 2010, de la Rosa-Manzano *et al.* 2014; 2017) e é responsável pela existência de diferentes físiotipos de CAM, incluindo CAM obrigatórias, plantas que realizam CAM em tecidos maduros, independentemente das condições ambientais; e CAM facultativas, que alternam entre as vias C₃ e CAM nas estações úmida e seca, respectivamente. A intensidade da expressão CAM é classificada como fraca ou forte. As espécies CAM fracas exibem valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre -26 e -20 ‰, enquanto espécies CAM forte entre -20 e -8 ‰ (Niechayev *et al.* 2019).

A espécie deste estudo, *Vanilla bahiana* Hoehne, é uma orquídea hemiepífita secundária que cresce aderida ao longo do forófito. Por isso, é possível que as folhas de um mesmo indivíduo ocupem diferentes estratos do sub-bosque e estejam simultaneamente sob diferentes condições de luz. Esperou-se verificar CAM forte nessa espécie, já que essa via metabólica está presente em outras espécies do gênero (*Vanilla planifolia* Jacks. ex Andrews, *Vanilla pompona* Schiede e *Vanilla trigonocarpa* Hoehne) (Silvera *et al.* 2010). A população

objeto deste estudo habita uma fitofisionomia do Cerrado, bioma com alta sazonalidade hídrica (Oliveira *et al.* 2014).

Assim, considerando que o ambiente de sub-bosque é naturalmente sombreado, apresenta um gradiente crescente de radiação e que no Cerrado há uma marcada sazonalidade hídrica, neste estudo esperou-se encontrar que folhas em diferentes estratos de altura apresentam diferenças estruturais e fisiológicas com relação à luz. Hipotetizou-se que as folhas mais próximas do dossel apresentam maior produtividade em virtude da maior incidência de luz, enquanto as folhas mais próximas do solo exibem características típicas de folhas de sombra. Além disso, as folhas crescidas no ambiente com maior luminosidade (próximo ao dossel) sofrem maior efeito da sazonalidade hídrica. Nesse sentido, objetivou-se (1) determinar o metabolismo fotossintético (C₃ e/ou CAM) e possíveis variações de sua expressão com relação à luminosidade e à disponibilidade hídrica; (2) detectar variações estruturais nas folhas em decorrência dos diferentes níveis de luz; (3) avaliar a influência dos níveis de luz sobre o potencial fotossintético (incluindo produtos do metabolismo primário) das folhas; e (4) verificar a influência da sazonalidade hídrica sobre as folhas nos diferentes níveis de luz.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e espécie vegetal

O estudo foi realizado em uma mata de galeria localizada em Araguari, Minas Gerais (S18°46'27.0" W48°06'48.5", a 782 m de altitude), em uma Área de Proteção Permanente (APP) de propriedade particular, denominada Fazenda Quilombo. O clima local é tropical com inverno seco (Aw), apresentando temperatura e precipitação com médias anuais de 21,4 °C e 126,7 mm, respectivamente, com estação chuvosa ocorrendo entre os meses de outubro a março e a seca de abril a setembro, conforme classificação de Köppen (Alvares *et al.* 2013).

As matas de galeria constituem uma formação florestal inundável no Cerrado, com espécies perenifólias que acompanham cursos d'água de pequeno porte, formando corredores fechados com faixas de vegetação em ambas as margens (Ribeiro & Walter 2008). A temperatura e a umidade relativa do ar foram monitoradas durante 24 horas nas estações seca (agosto de 2019) e chuvosa (abril de 2018), utilizando um *datalogger* (Instrutherm HT-70, Instrutherm Instrumentos de Medição Ltda, Brasil). As temperaturas mínima e máxima registradas na estação seca foram 7,7°C e 33°C, e na estação chuvosa 20,3°C e 28,7°C (Fig. 1A e B). A umidade relativa do ar variou entre 20,5 e 95,0% na estação seca, e entre 62 e 96,8% na chuvosa (Fig. 1A e B).

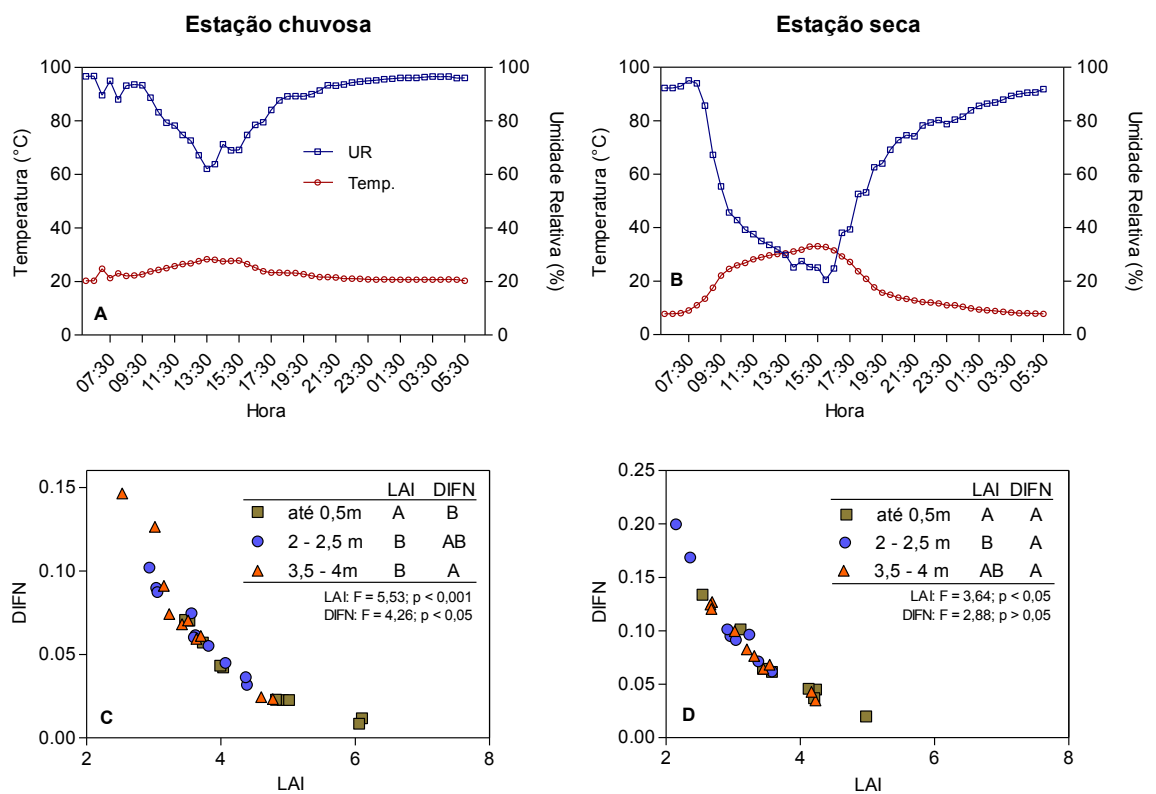


Figura 1. Caracterização ambiental de uma população de *Vanilla bahiana* vivendo em uma mata de galeria no Cerrado, município de Araguari, MG, Brasil. Os dados foram obtidos durante as estações seca e chuvosa. (A e B) Temperatura (°C) e Umidade Relativa do ar (%) medidas no sub-bosque a cada 30 minutos por 24 horas. (C e D) Índice de área foliar (LAI) e luz difusa não interceptada pelo dossel (DIFN) medidos próximo às folhas de 10 indivíduos.

As medidas foram realizadas em três estratos de altura (até 0,5 m; entre 2 e 2,5 m; entre 3,5 e 4 m). Letras distintas mostram diferenças entre os estratos de acordo com teste ANOVA, e as médias foram contrastadas por teste de Tukey ($p < 0,05$).

O gênero *Vanilla* Mill. é composto por 110 espécies de ervas hemiepífitas distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais da América do Norte, América do Sul, África e Ásia (Cameron 2011). Na área de estudo, uma população da hemiepífita *V. bahiana* cresce sobre forófitos alcançando até aproximadamente 5 m de altura, em um ambiente de sub-bosque sob heterogeneidade luminosa. *V. bahiana*, espécie endêmica do Brasil (Queiroz *et al.* 2012), apresenta raízes adventícias planas na porção em contato com o forófito a cada entrenó, haste verde simples ou ramificada, com 0,7 a 1,3 cm de diâmetro e folhas verdes carnosas (Ferreira *et al.* 2017). Neste estudo foram avaliadas folhas maduras e sem sinais de senescência em dez indivíduos em três estratos de altura ao longo do ramo no forófito: até 0,5 m (considerado baixo), entre 2 e 2,5 m (considerado médio) e 3,5 a 4 m (considerado alto), no fim da estação seca (agosto/setembro de 2018) e da estação chuvosa (março/abril de 2019).

Para caracterização do ambiente de luz, o índice da área foliar (LAI) (área da folhagem/área do solo) e a luz difusa não interceptada pelo dossel (*diffuse non-interceptance* - DIFN) foram determinados a partir de medições realizadas acima e abaixo do dossel, utilizando-se um medidor de índice de área foliar (LAI 2200, Li-cor, Alemanha). Foram realizadas três medidas por folha, em dias nublados nos meses de março e agosto durante o período da manhã, posicionando o sensor conforme a orientação da folha com relação ao forófito. As medidas acima do dossel foram realizadas em campo aberto nas proximidades da área de estudo. A radiação fotossinteticamente ativa (RFA) incidente nos diferentes estratos do sub-bosque foi monitorada a cada hora, ao nível de uma folha de 10 indivíduos em cada estrato, entre 6 e 18 horas, usando um sensor quântico (Li-cor 250A, Alemanha). Os dados de

luz e temperatura foram coletados na mesma semana quando foram coletados os dados fisiológicos.

Os padrões de LAI, DIFN e RFA encontrados mostram a heterogeneidade de luz existente nos estratos do sub-bosque da área de estudo. Os maiores valores de LAI foram encontrados para o estrato baixo, em ambas as estações, e a DIFN é decrescente do estrato superior para o de menor altura durante a estação chuvosa (não difere entre os estratos na estação seca) (Fig. 1C e D). A RFA foi menor no estrato baixo comparado aos demais, enquanto nos estratos médio e alto não diferiu (Fig. 2). O mesmo padrão foi observado para as estações seca e chuvosa.

Discriminação do metabolismo fotossintético

A razão isotópica do carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) foi utilizada para determinar o metabolismo fotossintético e variações relacionadas à luminosidade e à disponibilidade hídrica. Folhas de três indivíduos foram coletadas nos estratos baixo e alto, estratos extremos, nas estações seca e chuvosa, secos em estufa à 60°C e macerados. A $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ foi determinada nas amostras utilizando um sistema de espectrometria de massa de razão isotópica por fluxo contínuo – CF-IRMS no Centro de Isótopos Estáveis – CIE da Universidade Estadual Paulista – UNESP (Botucatu, Brasil). O CF-IRMS é composto por um analisador elementar – AE (Flash 2000 – Thermo Scientific, Alemanha) acoplado a um espectrômetro de massa de razão isotópica – IRMS (Delta V Advantage – Thermo Scientific, Alemanha) por meio de uma interfase de gases (ConFlo IV – Thermo Scientific, Alemanha). Foram pesadas alíquotas de 0,10 a 0,12 mg de cada amostra em cápsulas de estanho. As cápsulas foram inseridas no AE e convertidas em CO_2 por combustão. No IRMS foi determinada a $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ do CO_2 e os resultados convertidos na notação $\delta^{13}\text{C}$ (‰) que representa a diferença relativa da razão isotópica do padrão internacional VPDB conforme equação. A incerteza do CF-IRMS é de 0,15‰.

$$\delta^{13}\text{C} = \frac{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{amostra}}}{(^{13}\text{C}/^{12}\text{C})_{\text{padrão}}} - 1$$

O metabolismo fotossintético foi determinado comparando os valores de $\delta^{13}\text{C}$ encontrados com os propostos por Deines (1980), onde o metabolismo C_3 é caracterizado por valores entre -20 e -35 ‰ e o CAM por valores entre -10 e -22 ‰.

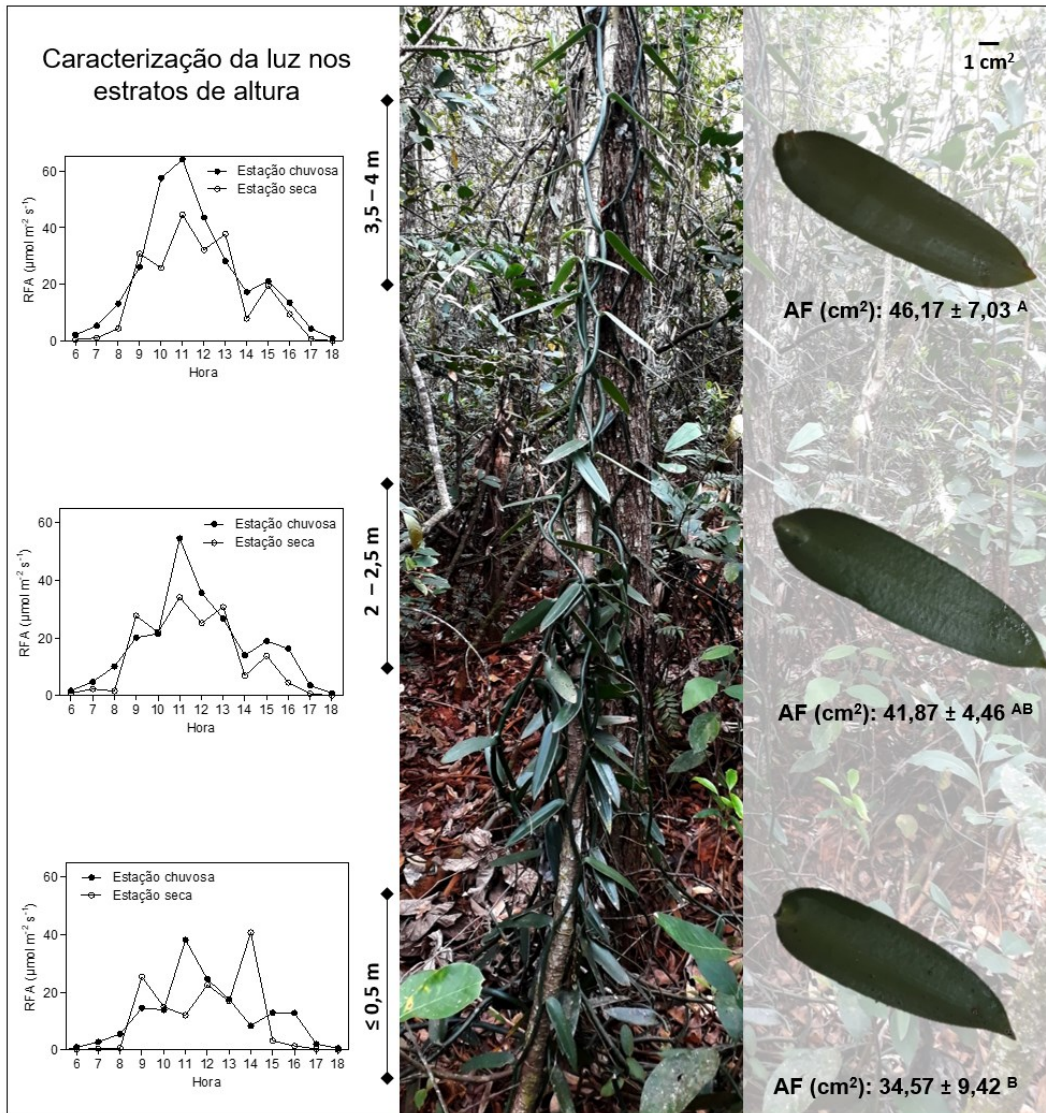


Figura 2. Radiação fotossinteticamente ativa (RFA) incidente em folhas de *Vanilla bahiana* em relação a estratos de altura nas estações seca e chuvosa em uma mata de galeria no Cerrado. As medidas foram realizadas a cada hora entre 6 e 18 horas ao nível de uma folha por estrato (n = 10). Área Foliar (AF) obtida pela média da coleta em duas folhas por estrato (n = 10). Letras distintas entre os estratos mostram diferenças de acordo com teste ANOVA

seguida por teste de Tukey ($p < 0,05$). A RFA foi menor no estrato baixo para a estação chuvosa ($F = 6,39$; $p < 0,01$) e para a seca ($F = 7$; $p < 0.001$).

Para a avaliação da variação diurna dos ácidos orgânicos (ΔH^+), foram coletados 200 mg de folhas em cada estrato ($n = 10$). As coletas foram realizadas às 6 e às 18 horas nos meses de abril e agosto de 2019. O material permaneceu em baixa temperatura (0°C) até o processamento. As amostras foram submetidas à fervura em água destilada por 5 min e os extratos titulados com NaOH 0,01 (pH 7), conforme descrito por Hartsock & Nobel (1976).

Avaliações estruturais e do balanço hídrico foliar

O conteúdo de saturação hídrica (CSH) foi utilizado como indicador de succulência e o conteúdo relativo de água (CRA) como método de avaliação do status hídrico das folhas. Fragmentos de 1 cm^2 foram coletados no período da manhã em uma folha de cada estrato por indivíduo ($n = 10$). O CSH foi determinado a partir da fórmula $CSH = (MT-MS)/MS$, onde MT é a massa túrgida após hidratação por 24 horas e MS é a massa seca após secagem do material em estufa à 60°C até atingir peso constante (Ogburn & Edwards 2012). O CRA foi obtido a partir da equação: $CRA = [(MF-MS)/(MT-MS)] * 100$, onde MF corresponde à massa fresca (Witkowski & Lamont 1991).

A área foliar foi obtida com auxílio do *software* ImageJ (AxionVision 4.8.2 SP3 08-2013). Para o cálculo da biomassa, folhas inteiras, de todos os estratos, foram coletadas, secas em estufa de circulação forçada (NovaTécnica-Termostato 70) a 60°C até atingirem peso constante. A massa foliar específica (MFE) foi obtida pela fórmula $MFE = MS/A$, onde MS é a massa foliar e A corresponde à área foliar (Witkowski & Lamont 1991).

Fluorescência da clorofila *a*

O rendimento quântico potencial do fotossistema II (PSII) (F_v/F_m) foi avaliado utilizando-se um fluorômetro de amplitude modulada (MINI-PAM, Waltz, Alemanha). As análises foram realizadas em uma folha de cada estrato ($n = 6$) no pre-amanhecer e após adaptação ao escuro por 30 minutos às 9 horas e ao meio dia. A performance fotossintética em função de níveis crescentes de luz foi realizada às 9 horas, em oito estágios de 30 segundos cada por quatro minutos. Ao final de cada nível de luz, um pulso saturante foi aplicado para a determinação de parâmetros de fluorescência. O rendimento quântico efetivo do PSII ($\Delta F/F_m'$) foi determinado conforme Genty *et al.* (1989) através da fórmula: $\Delta F/F_m' = (F_m' - F)/F_m'$, onde F é a fluorescência da clorofila na amostra adaptada à luz e F_m' a máxima fluorescência da amostra à luz, com o pulso saturante. A taxa aparente de transporte de elétrons (ETR) foi determinada pela fórmula utilizada por Lüttge *et al.* (1998): ($ETR = \Delta F/F_m' \times RFA \times 0,5 \times 0,84$), onde 0,5 é um fator que considera a excitação luminosa dos dois fotossistemas e 0,84 corrige a perda de energia no sistema .

Trocas gasosas

Como parâmetros de trocas gasosas, foram avaliadas a condutância estomática (g_s) e a transpiração (E) em uma folha de cada estrato ($n = 6$). As leituras foram realizadas a cada duas horas durante um dia de cada estação utilizando um Analisador de Gás por Infravermelho (IRGA, Li-Cor 6400 USA) após estabilização do equipamento com ar referência de 145 ppm (~2 min) coletado por uma antena móvel posicionada em área aberta próxima aos indivíduos analisados.

Determinação do conteúdo de pigmentos cloroplastídicos

A quantificação de pigmentos, clorofila *a* (Chl *a*), clorofila *b* (Chl *b*) e carotenoides, foi realizada com uma amostra de 1 cm² de uma folha de cada estrato (n = 10). As amostras foram coletadas no período da tarde para se evitar a acidez do tecido, pesadas e imersas em acetona 80% por 24 horas para extração dos pigmentos. O material foi macerado, centrifugado e o extrato levado ao espectrofotômetro (Biospectro, SP-220, Brasil) para leituras nos comprimentos de onda de 470, 646, e 663 nm, sendo o teor de pigmentos obtido segundo as equações propostas por Lichtenthaler & Wellburn (1983).

Determinação dos teores de carboidratos (amido, açúcares solúveis totais e polissacarídeos solúveis em água) e nitrogênio

Amostras de folhas dos três estratos (n = 10) foram secas a 50°C, trituradas e submetidas a três extrações consecutivas (5 mL cada) em solução de metanol:clorofórmio:água (MCA) na proporção de 12:5:3 para quantificação dos açúcares solúveis em água (AST: glicose, frutose e galactose). O *pelet* residual foi seco durante uma noite e a extração dos polissacarídeos solúveis em água (PSA) foi obtida utilizando 5 mL de etanol 10%. O novo resíduo foi ressuspensionado em 5 mL de ácido perclórico 30% para extração do amido. Todos os extratos foram submetidos à reação fenol-ácido sulfúrico de acordo com o método colorimétrico proposto por Chow & Landhäusser (2004). A glicose foi utilizada como padrão para obtenção das curvas de referência.

O conteúdo de nitrogênio das amostras de folhas de todos os estratos (n = 10) foi obtido pelo Método Kjeldahl (Tedesco *et al.* 1995). As amostras foram secas em estufa de circulação forçada a 60°C até atingir peso constante, moídas em almofariz e submetidas à digestão sulfúrica. O resíduo obtido foi destilado (destilador Tecnal TE-0363) e a amônia

liberada na forma NH_4OH foi retida em ácido bórico a 2% e titulada contra ácido clorídrico 0,02 N.

Índice de plasticidade à distância relativa (RDPI)

O índice de plasticidade à distância relativa (RDPI) foi determinado para variáveis estruturais e fisiológicas das folhas ($n = 6$ para dados de fluorescência e trocas gasosas; $n = 10$ para os demais dados) avaliadas nas estações seca e chuvosa nos três estratos de altura (baixo, médio e alto) do sub-bosque. O RDPI foi calculado entre todos os pares de microambientes para ambas as estações. Para g_s e E foram utilizados os dados referentes à coleta de 00 horas (um dos horários de maior g_s) e para F_v/F_m' os dados de 12 horas (um dos horários em que havia maior incidência de luz). Os valores de RDPI variam de 0 (sem plasticidade) a 1 (plasticidade máxima) e foram obtidos a partir da fórmula $RDPI = \sum (d_{ij} \rightarrow i'j' / (x_{i'j'} + x_{ij})) / n$, onde j e j' são os pares de folhas de diferentes indivíduos e i e i' são os pares de microambientes nos quais essas folhas estão expostas (Valladares *et al.* 2006).

Análise dos dados

Todas as análises foram realizadas utilizando o software R (i386 3.5.1). Os dados foram avaliados quanto à normalidade e à homocedasticidade utilizando-se o teste de Shapiro-Wilk e a avaliação da variância dos resíduos entre os grupos, e quando necessário foram transformados. Os dados com distribuição normal foram submetidos à análise de variância (ANOVA) para comparar os estratos de altura e ao teste t de Student para comparar cada estrato entre as estações. Dados não paramétricos foram comparados utilizando o teste de Kruskal-Wallis. Quando detectadas diferenças, as médias foram comparadas por teste Tukey. A existência de interação entre os fatores (estratos-luz e estações) foi verificada por ANOVA fatorial. Para todas as análises foi adotado um nível de significância de 5% ($p < 0,05$). Para a

relação entre os parâmetros de fluorescência e os níveis crescentes de luz foram utilizados modelos de regressão não-lineares, sendo que para o $\Delta F/F_m'$ foi utilizado um modelo do tipo “*Two phase decay*” e para a ETR foi utilizado “*One phase association*”.

RESULTADOS

Vanilla bahiana apresenta CAM forte, influenciado tanto pelo gradiente de luz decorrente da altura em que as folhas se encontram ao longo do forófito (maior luminosidade nos estratos mais altos), quanto pela variação hídrica sazonal da região. A maior produtividade fotossintética foi observada nas folhas que crescem nos estratos mais altos (2 a 2,5 m; 3,5 a 4 m) durante a estação chuvosa. Nessas folhas, durante essa estação, foi observado maior acúmulo noturno de ácidos orgânicos e maiores taxas de transporte de elétrons com relação à estação seca. A maior atividade fotossintética das folhas nos estratos superiores resultou em acúmulo de carboidratos (essencialmente amido) durante a estação seca. Além disso, essas folhas apresentaram maior área, maior biomassa e massa foliar específica. Nas folhas próximas ao solo foi observado maior conteúdo de clorofilas, com menor relação nitrogênio/clorofila, porém uma rápida saturação dos fotossistemas na estação seca comparada à chuvosa. O padrão de trocas gasosas, característico do ciclo CAM, sofreu alterações sazonais nas suas fases com redução no tempo de abertura estomática durante a estação seca. As maiores taxas de condutância foram registradas durante a estação chuvosa, enquanto a transpiração foliar foi maior na estação seca. Os resultados obtidos para RDPI mostram que as folhas de *V. bahiana* exibem uma variação estrutural e fisiológica em função da radiação.

Metabolismo fotossintético e variações com relação à luminosidade e à disponibilidade hídrica

A presença do metabolismo CAM foi evidente nas folhas de *V. bahiana* a partir dos valores obtidos para $\delta^{13}\text{C}$, da abertura estomática e do acúmulo de ácidos orgânicos no período noturno. O $\delta^{13}\text{C}$ variou entre -15,62 e -17,62 ‰ indicando CAM forte tanto na estação chuvosa, quanto na seca (Fig. 3A). Houve variação sazonal nas folhas encontradas no estrato baixo, com menores valores de $\delta^{13}\text{C}$ obtidos na estação chuvosa. Também nessa estação, essas folhas tiveram menor $\delta^{13}\text{C}$ comparado às folhas do estrato alto, mostrando alteração na expressão CAM. O ΔH^+ também evidenciou atividade CAM em ambas as estações, com maior acúmulo noturno de ácidos orgânicos nas folhas dos estratos superiores (2 a 2,5 m; 3,5 a 4 m) durante a estação chuvosa e variação sazonal também nesses estratos, apresentando maiores valores na estação chuvosa (Fig. 3B). Não foi encontrada relação entre luminosidade e disponibilidade hídrica com os valores isotópicos do carbono e com o acúmulo noturno de ácidos orgânicos.

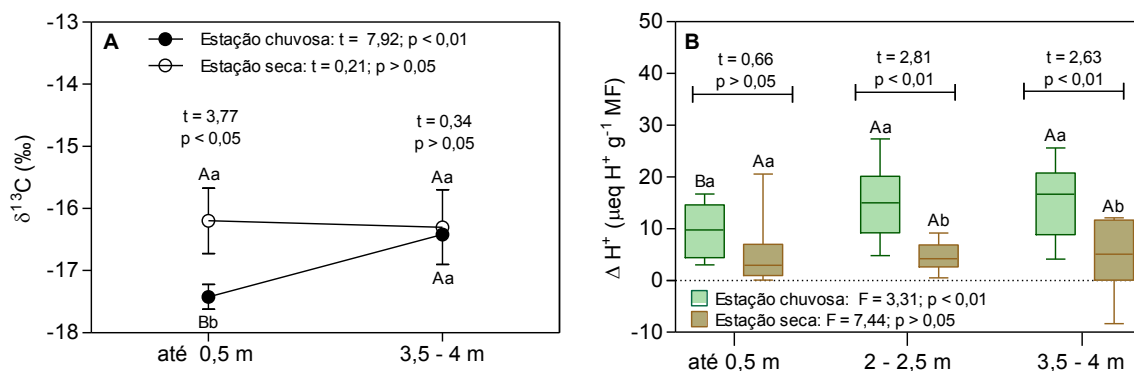


Figura 3. Valor isotópico ($\delta^{13}\text{C}$) e variação diurna dos ácidos orgânicos (ΔH^+) em folhas de *Vanilla bahiana* em relação a estratos de altura nas estações seca e chuvosa em uma mata de galeria no Cerrado. (A) Média de $\delta^{13}\text{C}$ ($n = 3$). (B) Média de ΔH^+ ($n = 10$) coletadas às 6 e às 18 horas. Dados comparados por teste ANOVA entre os estratos e por teste t de Student comparando cada estrato entre as estações. As médias foram contrastadas por teste de Tukey

($p < 0,05$). Letras maiúsculas distintas mostram diferenças entre os estratos. Letras minúsculas distintas mostram diferenças dos estratos entre as estações.

Variações na estrutura e no balanço hídrico foliar

A área foliar foi decrescente do estrato alto para o baixo (Fig. 2). As folhas no estrato baixo mostraram menor MFE na estação seca (Fig. 4A), menor biomassa para ambas as estações (Fig. 4B) e maior CSH na estação seca (Fig. 4C) em relação às folhas dos estratos mais altos. Na seca, foram obtidos valores crescentes de CSH do estrato alto para o baixo (Fig. 4C). Diferenças sazonais ocorreram para o estrato baixo na MFE e no CSH com menor MFE (Fig. 4A) e maior CSH na seca (Fig. 4C), e no CRA para todos os estratos, com maior porcentagem de hidratação foliar na estação chuvosa (Fig. 4D). A comparação entre os fatores (luz e estações) não mostrou interação para nenhuma dessas variáveis.

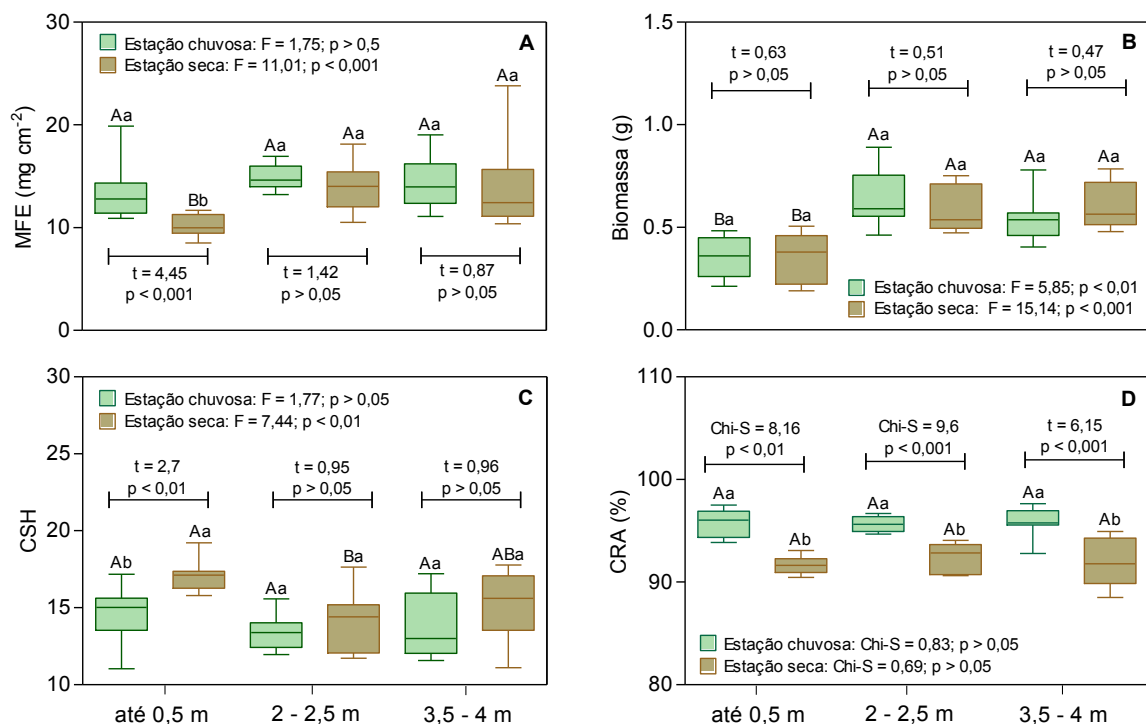


Figura 4. Variações na estrutura e no balanço hídrico foliar de *Vanilla bahiana* (n = 10) em relação a estratos de altura nas estações seca e chuvosa em uma mata de galeria no Cerrado. (A) Massa foliar específica (MFE), (B) biomassa, (C) conteúdo de saturação hídrica (CSH) e (D) conteúdo relativo de água (CRA). Dados comparados por teste ANOVA entre os estratos

e por teste t de Student comparando cada estrato entre as estações. As médias foram contrastadas por teste de Tukey ($p < 0,05$). Letras maiúsculas distintas mostram diferenças entre os estratos. Letras minúsculas distintas mostram diferenças dos estratos entre as estações.

Conteúdo de pigmentos e de nitrogênio

Na estação chuvosa os conteúdos de Chl *a* e de clorofilas totais apresentaram valores crescentes do estrato alto para o baixo, isto é, conforme aumenta o sombreamento (Tabela 1). O conteúdo de Chl *b* foi maior no estrato baixo em relação aos demais estratos. Não foram observadas diferenças no conteúdo de carotenoides e na razão Chl *a/b*. O maior investimento em clorofilas conforme aumenta o sombreamento reflete na razão clorofilas totais/carotenoides que apresenta valores crescentes do estrato alto para o baixo. O teor de nitrogênio não diferiu entre os estratos, já a razão N/Chl foi decrescente nas folhas do estrato alto para o baixo. Diferenças sazonais foram observadas apenas para o conteúdo de nitrogênio e na razão N/Chl, sendo encontrados menores valores para ambas as variáveis no estrato baixo durante a estação chuvosa. A comparação entre os fatores (luz e estações) não mostrou interação para as variáveis relacionadas ao conteúdo de pigmentos cloroplastídicos.

Tabela 1: Conteúdo de pigmentos cloroplastídicos ($\mu\text{g g}^{-1}$ FM) e de nitrogênio (%) em folhas de *Vanilla bahiana* em relação a estratos de altura nas estações seca e chuvosa em uma mata de galeria no Cerrado (média \pm desvio padrão, n = 10).

	Estação	Até 0,5 m	2 - 2,5 m	3,5 - 4 m	Valor de p
Clorofila a	Chuvosa	0,32 \pm 0,08 ^A	0,26 \pm 0,05 ^{AB}	0,23 \pm 0,06 ^B	< 0,05
	Seca	0,28 \pm 0,04	0,23 \pm 0,05	0,25 \pm 0,07	> 0,05
	p	> 0,05	> 0,05	> 0,05	
Clorofila b	Chuvosa	0,13 \pm 0,03 ^A	0,1 \pm 0,01 ^B	0,09 \pm 0,02 ^B	< 0,01
	Seca	0,11 \pm 0,01	0,09 \pm 0,01	0,1 \pm 0,03	> 0,05
	p	> 0,05	> 0,05	> 0,05	
Clorofila total	Chuvosa	0,45 \pm 0,12 ^A	0,36 \pm 0,07 ^{AB}	0,32 \pm 0,09 ^B	< 0,05
	Seca	0,39 \pm 0,06	0,33 \pm 0,06	0,35 \pm 0,1	> 0,05
	p	> 0,05	> 0,05	> 0,05	
Carotenoides	Chuvosa	0,07 \pm 0,02	0,06 \pm 0,01	0,05 \pm 0,01	> 0,05
	Seca	0,06 \pm 0,01	0,06 \pm 0	0,06 \pm 0,01	> 0,05
	p	> 0,05	> 0,05	> 0,05	
Clorofila a/b	Chuvosa	2,36 \pm 0,15	2,5 \pm 0,22	2,46 \pm 0,26	> 0,05
	Seca	2,47 \pm 0,18	2,36 \pm 0,31	2,51 \pm 0,37	> 0,05
	p	> 0,05	> 0,05	> 0,05	
Clorofila/carotenoides	Chuvosa	6,37 \pm 0,42 ^A	5,97 \pm 0,42 ^{AB}	5,65 \pm 0,54 ^B	< 0,01
	Seca	6,14 \pm 0,48	5,47 \pm 0,71	5,38 \pm 1,12	> 0,05
	p	> 0,05	> 0,05	> 0,05	
Nitrogênio	Chuvosa	1,32 \pm 0,13 ^b	1,34 \pm 0,17	1,33 \pm 0,27	> 0,05
	Seca	1,54 \pm 0,1 ^a	1,26 \pm 0,49	1,44 \pm 0,21	> 0,05
	p	< 0,001	> 0,05	> 0,05	
Nitrogênio/clorofila	Chuvosa	3,03 \pm 0,71 ^{Bb}	3,74 \pm 0,79 ^{AB}	4,43 \pm 1,9 ^A	< 0,05
	Seca	4 \pm 0,62 ^a	4,34 \pm 1,41	4,39 \pm 1,45	> 0,05
	p	< 0,01	> 0,05	> 0,05	

Dados comparados por teste ANOVA entre os estratos e por teste t de Student comparando cada estrato entre as estações. As médias foram contrastadas por teste de Tukey (p < 0,05). Letras maiúsculas distintas mostram diferenças entre os estratos. Letras minúsculas distintas mostram diferenças dos estratos entre as estações. Médias sem letras não apresentam diferença estatística.

Parâmetros de fluorescência da clorofila a, condutância estomática e transpiração

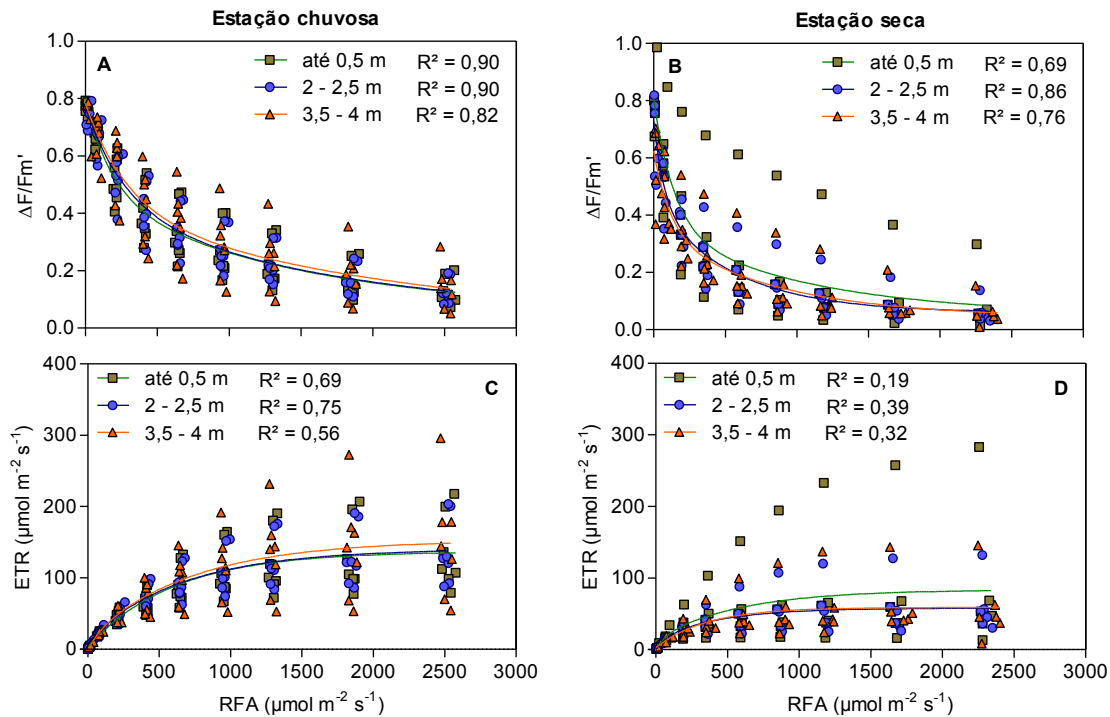
Para os parâmetros de fluorescência e trocas gasosas, não foi observada interação entre os fatores (luz e estações), apenas efeito da sazonalidade hídrica. Os resultados para $\Delta F/F_m'$ e ETR foram semelhantes entre os estratos em ambas as estações. A estação chuvosa favoreceu o aumento da ETR das folhas dos estratos mais altos, mas não nas folhas do estrato baixo, enquanto a RFA no ETR máximo (RFA ETR_{max}) e a irradiância de saturação (RFA_{sat}) foram maiores nos estratos baixo e médio nessa estação (Fig. 5). As médias dos valores do Fv/Fm

foram de aproximadamente 0,8 para todos os estratos nos três horários avaliados (pre-amanhecer, 9 horas e meio dia) em ambas as estações, indicando alta eficiência do PSII.

O padrão de trocas gasosas é característico do ciclo CAM. Foi registrado um período de aproximadamente 12 horas de abertura dos estômatos durante a estação chuvosa e 10 horas para a estação seca (Fig. 6A e B). Na estação seca, a abertura estomática ocorreu mais tarde e o fechamento mais cedo, mostrando redução na duração da fase I, as fases II e IV ocorrendo sem abertura estomática no período de luz e aumento na duração da fase III em comparação à estação chuvosa (Fig. 6A e B). As maiores taxas de condutância foram registradas durante a estação chuvosa, exceto para o estrato baixo, sendo baixo ($t = 1,24$; $p > 0,05$), médio ($t = 2,52$; $p < 0,05$) e alto ($t = 2,51$; $p < 0,05$). A transpiração foliar foi maior durante a estação seca, sendo baixo ($t = 3,58$; $p < 0,001$), médio ($t = 2,79$; $p < 0,01$) e alto ($t = 2,01$; $p < 0,05$) (Fig. 6C e D).

Conteúdo de carboidratos

Foi observada interação entre os fatores (luz e estações) para todos os grupos de carboidratos avaliados, AST ($F = 10,58$; $p < 0,001$), PSA ($F = 3,72$; $p < 0,05$) e amido ($F = 4,76$; $p < 0,05$). O maior conteúdo de AST foi observado nas folhas do estrato baixo durante a estação seca (Fig. 7A). Um efeito sazonal antagônico foi observado para os estratos baixo e médio, sendo o teor de AST maior na estação seca para o estrato baixo e maior na estação chuvosa para o estrato médio. O teor de PSA foi maior nas folhas do estrato médio e menor nas folhas do estrato alto durante a estação seca, e houve redução no teor desses açúcares na estação seca em relação à estação chuvosa para as folhas dos estratos baixo e alto (Fig. 7B). O teor de amido foi maior nas folhas do estrato alto para a estação seca, assim como foi maior nessas folhas na estação seca, comparada à chuvosa (Fig. 7C).



ETR Pontos cardinais	Estação	Até 0,5 m	2 – 2,5 m	3,5 – 4 m	p
$\frac{1}{2} ETR_{max}$	Chuvosa	67,08 ± 29,83	67,91 ± 24,9 ^a	77,02 ± 46,8 ^a	> 0,05
	Seca	42,64 ± 54,03	26,66 ± 21,32 ^b	28,88 ± 23,5 ^b	> 0,05
	p	> 0,05	< 0,05	< 0,05	
ETR_{max}	Chuvosa	134,17 ± 59,66	135 ± 49,81 ^a	154,04 ± 93,6 ^a	> 0,05
	Seca	85,29 ± 108,06	53,32 ± 42,65 ^b	57,77 ± 47 ^b	> 0,05
	p	> 0,05	< 0,05	< 0,05	
$RFA \frac{1}{2} ETR_{max}$	Chuvosa	390,7 ± 80,67 ^a	387,02 ± 102,33 ^a	405,3 ± 234,48	> 0,05
	Seca	203,6 ± 195,24 ^b	201 ± 105,33 ^b	223,91 ± 105,36	> 0,05
	p	< 0,05	< 0,01	> 0,05	
$RFA ETR_{max}$	Chuvosa	1296,53 ± 267,79 ^a	1284,36 ± 339,514 ^a	1345 ± 778,07	> 0,05
	Seca	675,5 ± 647,62 ^b	656,12 ± 353,76 ^b	743 ± 349,63	> 0,05
	p	< 0,05	< 0,01	> 0,05	
RFA_{sat}	Chuvosa	1166,88 ± 24,01 ^a	1155,92 ± 305,56 ^a	1210,5 ± 700,26	> 0,05
	Seca	607,95 ± 582,86 ^b	590,51 ± 318,38 ^b	668,69 ± 314,66	> 0,05
	p	< 0,05	< 0,01	> 0,05	

Figura 5. Fluorescência da clorofila *a* em folhas de *Vanilla bahiana* (n = 6) em relação a estratos de altura nas estações seca e chuvosa em uma mata de galeria no Cerrado. Os dados foram coletados às 9 horas. (A e B) Rendimento quântico efetivo do fotossistema II ($\Delta F/Fm'$) e (B e C) taxa aparente de transporte de elétrons (ETR). Dados comparados por teste ANOVA entre os estratos e por teste t de Student comparando cada estrato entre as estações ($p < 0,05$). Letras distintas mostram diferenças nos estratos entre as estações. Médias sem letras não apresentam diferença estatística.

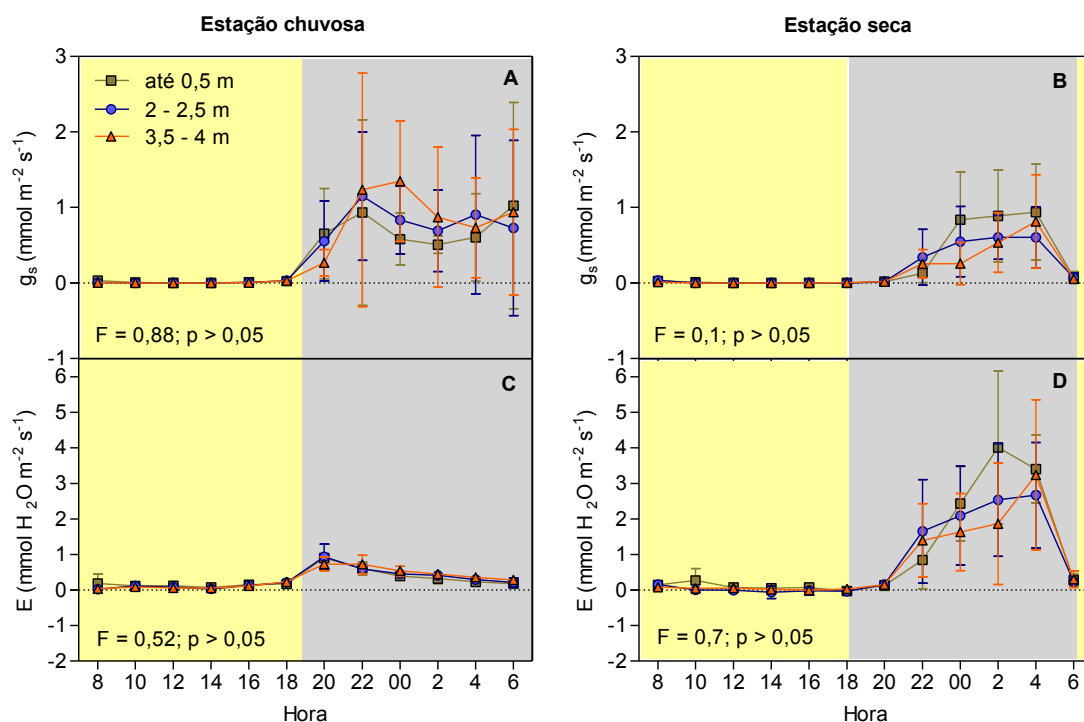


Figura 6. Trocas gasosas em folhas de *Vanilla bahiana* (n = 6) em relação a estratos de altura nas estações seca e chuvosa em uma mata de galeria no Cerrado. A porção em amarelo indica o período de luz e a porção em cinza o período de escuro. (A e B) Condutância estomática (g_s) e (C e D) transpiração (E). Dados comparados por teste ANOVA entre os estratos ($p < 0,05$).

Índice de plasticidade à distância relativa (RDPI)

Os maiores valores de RDPI (Tabela 2) foram obtidos para ΔH^+ , g_s , e E na estação seca. Dentre os parâmetros estruturais, os maiores valores de RDPI foram obtidos quando comparadas as folhas dos estratos “baixo e médio” e “baixo e alto” para área foliar, MFE e biomassa em ambas as estações. Para CSH e CRA, diferenças nas distâncias relativas só ocorreram na estação seca, sendo para CSH valores decrescentes entre “baixo e médio”, “médio e alto” e “baixo e alto” e para CRA valores maiores entre “médio e alto”. Nas variáveis referentes aos pigmentos fotossintéticos, os maiores valores de RDPI na estação chuvosa foram obtidos para as folhas entre os estratos “baixo e alto”, com exceção da razão Chl a/b. Na estação seca, os maiores valores foram observados entre “baixo e alto” e entre

“médio e alto”, também com exceção da razão Chl a/b. Diferenças no RDPI para nitrogênio foram observadas apenas na estação chuvosa e na razão N/Chl apenas para a seca. Não foram obtidas diferenças no RDPI para os parâmetros de trocas gasosas e F_v/F_m' . Nos parâmetros relacionados à fluorescência da clorofila *a*, foram observadas diferenças apenas nos dados de ETR_{max} e RFA_{sat} para a estação chuvosa com valores maiores entre “médio e alto” e “baixo e alto”. Os maiores valores de RDPI para carboidratos foram observados na seca. Para PSA, o RDPI foi diferente nas duas estações, com maiores valores entre “médio e alto”, e para amido, foi diferente na seca, mostrando maior variação nas folhas entre “baixo e alto”.

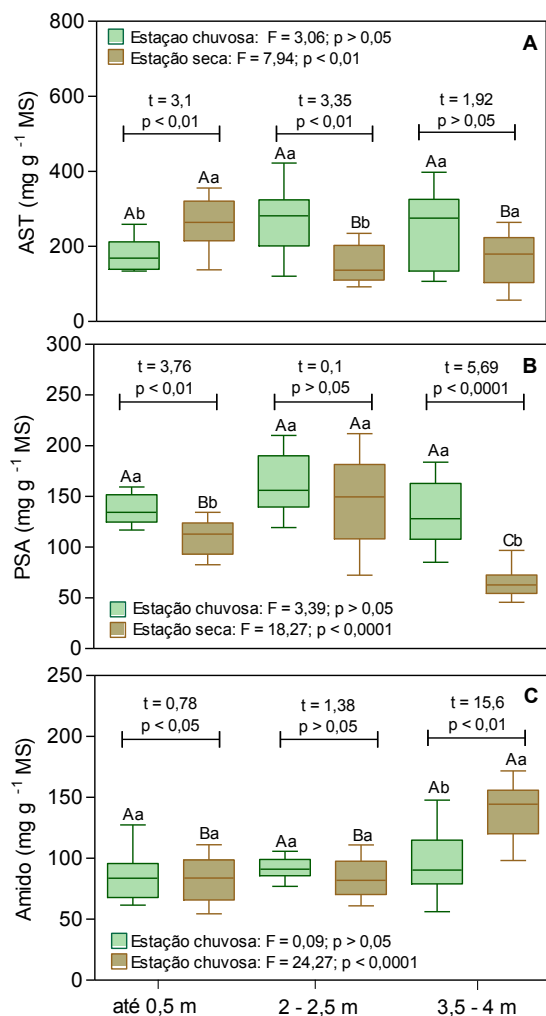


Figura 7. Conteúdo de carboidratos em folhas de *Vanilla bahiana* (n = 10) em relação a estratos de altura nas estações seca e chuvosa em uma mata de galeria no Cerrado. (A) açúcares solúveis totais (AST), (B) polissacarídeos solúveis em água (PSA) e (C) amido. Dados comparados por teste ANOVA entre os estratos e por teste t de Student comparando cada estrato entre as estações. As médias foram contrastadas por teste de Tukey ($p < 0,05$). Letras maiúsculas distintas mostram diferenças entre os estratos. Letras minúsculas distintas mostram diferenças dos estratos entre as estações.

Tabela 2: Índice de plasticidade à distância relativa (RDPI) de caracteres estruturais e fisiológicos em folhas de *Vanilla bahiana* em relação a estratos de altura: até 0,5 m (baixo); entre 1,5 e 2,5 m (médio); acima de 3,5 m (alto) nas estações seca e chuvosa em uma mata de galeria no Cerrado (média \pm desvio padrão, n = 10).

	Estação chuvosa				Estação seca			
	Baixo x Médio	Médio x Alto	Baixo x Alto	p	Baixo x Médio	Médio x Alto	Baixo x Alto	p
Área Foliar	0,19 \pm 0,13 ^A	0,11 \pm 0,13 ^B	0,18 \pm 0,13 ^A	< 0,0001	0,14 \pm 0,12 ^B	0,09 \pm 0,06 ^C	0,17 \pm 0,13 ^A	< 0,0001
MFE	0,13 \pm 0,07 ^A	0,10 \pm 0,06 ^B	0,11 \pm 0,08 ^{AB}	< 0,05	0,15 \pm 0,09 ^A	0,09 \pm 0,08 ^B	0,13 \pm 0,09 ^A	< 0,0001
Biomassa	0,27 \pm 0,15 ^A	0,14 \pm 0,1 ^B	0,24 \pm 0,15 ^A	< 0,0001	0,25 \pm 0,17 ^A	0,10 \pm 0,07 ^B	0,27 \pm 0,17 ^A	< 0,0001
CSH	0,08 \pm 0,05	0,07 \pm 0,05	0,09 \pm 0,06	> 0,05	0,10 \pm 0,06 ^A	0,08 \pm 0,06 ^{AB}	0,07 \pm 0,07 ^B	< 0,001
CRA	0,02 \pm 0,03	0,02 \pm 0,03	0,01 \pm 0,02	> 0,05	0,02 \pm 0,02 ^B	0,03 \pm 0,04 ^A	0,03 \pm 0,04 ^{AB}	< 0,001
$\Delta H+$	0,49 \pm 0,51 ^A	0,31 \pm 0,21 ^B	0,52 \pm 0,62 ^A	< 0,01	0,52 \pm 0,3	0,54 \pm 0,33	0,61 \pm 0,33	> 0,05
Chl a	0,15 \pm 0,11 ^B	0,15 \pm 0,11 ^B	0,20 \pm 0,14 ^A	< 0,05	0,12 \pm 0,12 ^B	0,15 \pm 0,11 ^A	0,14 \pm 0,09 ^A	< 0,05
Chl b	0,15 \pm 0,1 ^B	0,13 \pm 0,11 ^B	0,20 \pm 0,14 ^A	< 0,01	0,11 \pm 0,08 ^B	0,14 \pm 0,09 ^A	0,14 \pm 0,09 ^A	< 0,01
Chl. total	0,15 \pm 0,11 ^B	0,15 \pm 0,11 ^B	0,20 \pm 0,14 ^A	< 0,05	0,11 \pm 0,11 ^B	0,14 \pm 0,1 ^A	0,14 \pm 0,09 ^A	< 0,05
Carotenoide	0,13 \pm 0,1 ^{AB}	0,12 \pm 0,1 ^B	0,17 \pm 0,13 ^A	< 0,05	0,09 \pm 0,07 ^B	0,12 \pm 0,09 ^A	0,12 \pm 0,08 ^A	< 0,01
Chl a/b	0,05 \pm 0,04	0,05 \pm 0,04	0,05 \pm 0,03	> 0,05	0,06 \pm 0,05	0,08 \pm 0,06	0,06 \pm 0,05	> 0,05
Chl tot/carot.	0,04 \pm 0,04 ^B	0,05 \pm 0,04 ^B	0,07 \pm 0,05 ^A	< 0,01	0,07 \pm 0,07 ^B	0,1 \pm 0,07 ^A	0,1 \pm 0,08 ^A	< 0,01
N	0,06 \pm 0,05 ^B	0,10 \pm 0,05 ^A	0,09 \pm 0,05 ^A	< 0,0001	0,08 \pm 0,06	0,09 \pm 0,06	0,07 \pm 0,06	> 0,05
N/Chl	0,15 \pm 0,1	0,15 \pm 0,12	0,19 \pm 0,15	> 0,05	0,12 \pm 0,1 ^B	0,18 \pm 0,12 ^A	0,16 \pm 0,1 ^{AB}	< 0,05
E 00h	0,16 \pm 0,09	0,15 \pm 0,12	0,18 \pm 0,12	> 0,05	0,57 \pm 0,56	0,68 \pm 0,39	0,75 \pm 0,37	> 0,05
gs 00h	0,35 \pm 0,24	0,36 \pm 0,22	0,42 \pm 0,25	> 0,05	0,42 \pm 0,3	0,56 \pm 0,32	0,58 \pm 0,32	> 0,05
$\Delta F/Fm'$ 12h	0,02 \pm 0,02	0,02 \pm 0,02	0,01 \pm 0,01	> 0,05	0,03 \pm 0,02	0,03 \pm 0,02	0,03 \pm 0,02	> 0,05
ETR max.	0,2 \pm 0,14 ^B	0,28 \pm 0,17 ^{AB}	0,28 \pm 0,17 ^A	< 0,05	0,36 \pm 0,25	0,29 \pm 0,22	0,34 \pm 0,26	> 0,05
RFA sat.	0,13 \pm 0,1 ^B	0,25 \pm 0,15 ^A	0,24 \pm 0,15 ^A	< 0,0001	0,33 \pm 0,22	0,25 \pm 0,17	0,34 \pm 0,22	> 0,05
AST	0,29 \pm 0,16	0,24 \pm 0,18	0,28 \pm 0,16	> 0,05	0,26 \pm 0,16	0,26 \pm 0,18	0,31 \pm 0,23	> 0,05
PSA	0,10 \pm 0,07 ^B	0,15 \pm 0,11 ^A	0,12 \pm 0,09 ^{AB}	< 0,05	0,19 \pm 0,1 ^C	0,36 \pm 0,17 ^A	0,26 \pm 0,12 ^B	< 0,0001
Amido	0,15 \pm 0,13	0,16 \pm 0,14	0,17 \pm 0,12	> 0,05	0,19 \pm 0,2 ^B	0,25 \pm 0,13 ^B	0,33 \pm 0,2 ^A	< 0,0001

Dados comparados por teste ANOVA. As médias foram contrastadas por teste de Tukey ($p < 0,05$). Letras diferentes mostram diferenças entre os pares de microambientes. Médias sem letras não apresentam diferença estatística.

DISCUSSÃO

Embora a via fotossintética CAM seja especialmente difundida para espécies que habitam regiões áridas, cada vez mais espécies epífitas, mesmo as típicas de regiões úmidas, têm sido descritas como CAM (Zotz 2004). Em Orchidaceae, a expressão desse metabolismo associada ao epifitismo tem mostrado alta variação fisiológica e provavelmente contribuiu para a grande diversidade de espécies (Silvera *et al.* 2009; de la Rosa-Manzano *et al.* 2017). Altos valores de RDPI para ΔH^+ reforçam a alta plasticidade fisiológica em plantas CAM e já foram encontrados anteriormente em folhas de *Encyclia nematocaulon* (A. Rich.), *Laelia rubescens* Lindley e *Lophiaris oerstedii* (Rchb. f.) sob diferentes condições de luz (de la Rosa-Manzano *et al.* 2017). Ainda que neste estudo tenha sido verificado *V. bahiana* como CAM forte (conforme mostrou análise isotópica do carbono e variação diurna dos ácidos orgânicos), uma alteração sazonal na expressão CAM foi evidenciada nas folhas do estrato baixo com menores valores de $\delta^{13}\text{C}$ em função da maior disponibilidade de água. Essa variação foi observada também em folhas de *Acanthocereus tetragonus* (L.) (CAM) sob gradientes de pluviosidade (Ricalde *et al.* 2010) que pode ocorrer devido a maior duração das fases II e IV em condições de maior umidade (Smith & Luttge 1985; de Mattos *et al.* 1999), quando pode haver captura de CO_2 atmosférico pela Rubisco (Griffiths 1992). Entretanto, o mesmo não foi observado nas folhas do estrato alto, para as quais também ocorreu alteração sazonal na duração das fases II e IV.

Os valores maiores de ΔH^+ nas folhas dos estratos mais altos durante a estação chuvosa sugerem maior produtividade fotossintética em resposta a maior disponibilidade hídrica e condições de luz favoráveis (Nobel & Hartsock 1983; He & Teo 2007; de la Rosa-Manzano *et al.* 2017; Ceusters *et al.* 2019, Zheng *et al.* 2019), já na estação seca, o ΔH^+ nesses estratos foi reduzido, possivelmente pela redução na disponibilidade de água. Embora a maior umidade tenha elevado a hidratação das folhas em todos os estratos durante a estação

chuvosa, as folhas mais sombreadas possivelmente tiveram a fotossíntese limitada pela luz, o que é consistente com os resultados de ETR. A redução no acúmulo noturno de ácidos na estação seca foi acompanhada de redução nas taxas de condutância e do período de abertura estomática, o mesmo observado em folhas de *Kalanchoë daigremontiana* sob condições de déficit hídrico (Smith & Lüttge 1985).

Os resultados obtidos a partir das medidas de fluorescência da clorofila *a*, realizadas na fase III do ciclo CAM, mostraram maiores taxas de ETR para as folhas dos estratos médio e alto durante a estação chuvosa, com saturação em níveis mais altos de RFA nas folhas do estrato alto. Valores mais altos de ETR parecem estar relacionados ao maior acúmulo noturno de ácidos orgânicos observado nessas folhas, uma vez que, a maior concentração de ácidos implica em maior disponibilização de CO₂ na fase III, quando os estômatos estão fechados (Lüttge 2002). A ETR em plantas CAM pode ser fortemente correlacionada às taxas de fixação de CO₂, assim como observado em plantas C₄ (Earl & Tollenaar 1998). Nas plantas CAM, a concentração interna de CO₂ diminui a atividade oxigenase da Rubisco, de forma que o *quenching* não fotoquímico durante a fase III é mínimo (Maxwell *et al.* 1998). Assim, pode-se assumir uma maior atividade fotossintética nas folhas de *V. bahiana* encontradas em posição mais elevada no sub-bosque durante a estação chuvosa.

Os padrões de condutância estomática também indicam maior fixação de carbono na estação chuvosa. A diferença no tempo de abertura estomática entre as estações, com menor período na estação seca, mostra uma alteração na duração das fases do ciclo CAM, cujas extensões podem variar principalmente em função da disponibilidade hídrica (Smith & Luttge 1985; de Mattos *et al.* 1999). A fase I apresentou redução na extensão e na taxa de condutância, assim como observado em folhas de *Kalanchoë daigremontiana* sob déficit hídrico (Smith & Luttge 1985). Da mesma forma, as fases II e IV se restringiram ao período noturno na estação seca. Essas fases são as primeiras a sofrer redução sob déficit hídrico,

sendo geralmente mais fortemente expressadas quando as plantas estão bem hidratadas, tanto na duração quanto na intensidade de captura de CO₂ (Smith & Luttge 1985; de Mattos *et al.* 1999). As fases II e IV pouco expressivas no período de luz corroboram com um padrão de abertura estomática para CAM forte, com pouca ou nenhuma captura de CO₂ diretamente pela Rubisco (Dodd *et al.* 2002). As maiores taxas de transpiração, bem como o menor conteúdo relativo de água, registrados na estação seca, ressaltam o efeito limitante de pequenas variações na umidade relativa do ar durante o período noturno e da intensa flutuação hídrica ao longo do dia nesta estação do ano. O alto valor de CSH constitui um mecanismo para se evitar o estresse hídrico quando a disponibilidade de água no ambiente é baixa, e pode ser associado à maior capacidade de armazenamento de ácido málico vacuolar (Niechayev *et al.* 2019). As diferenças no RDPI para CSH e CRA na estação seca sugerem uma tentativa de ajuste do balanço hídrico conforme o gradiente de altura nessa estação.

A diferença sazonal na expressão CAM nas folhas próximas ao solo é acompanhada por diferenças nos teores de AST, que foram maiores para a estação seca, quando a média de $\delta^{13}\text{C}$ também foi maior. Apesar de não serem encontradas diferenças significativas nos teores de AST que acompanhem as diferenças para ΔH^+ , exceto no estrato médio entre as estações, um maior acúmulo noturno de ácidos orgânicos pode requerer aumento desses açúcares para a formação de fosfoenolpiruvato (PEP), substrato necessário para a fixação de carbono em ácidos orgânicos pela PEPcase na fase I (Dodd *et al.* 2002). Tal fato foi anteriormente observado em *Clusia hilariana* Schlecht. com aumento nos teores de AST principalmente durante a fase IV, quando ocorre a preparação dos substratos necessários para a fase I (Gessler *et al.* 2008) e em uma C₃-CAM, *Clusia minor* L., durante a indução CAM (Borland *et al.* 1994).

Diferentemente do esperado para folhas sombreadas que em geral apresentam aumento da área foliar (Valladares & Niinemets 2008, Pires *et al.* 2012), conforme ocorre aumento do

sombreamento no sub-bosque, foi observada uma redução na área foliar de *V. bahiana*. Nas folhas próximas ao solo (mais sombreadas) também foi observada diminuição nos parâmetros de MFE na estação seca e de biomassa em ambas as estações. Os parâmetros de MFE, frequentemente relacionados à RFA, estão de acordo com os registrados na literatura (Boardman 1977, Gratani 2014), incluindo para orquídeas epífitas (Pires *et al.* 2012; Díez *et al.* 2017; Zhang *et al.* 2017), como uma estratégia para o aumento da captação de luz. Porém, a redução em área foliar, acompanhada da redução em biomassa foliar em resposta ao sombreamento, pode estar associada à menor produtividade dessas folhas sob baixa radiação, e também foi observada em *Vanilla planifolia* Andrews (Díez *et al.* 2017). Os maiores valores de RDPI para área foliar, MFE e biomassa nas distâncias relativas ao estrato baixo, em comparação à classe “médio x alto”, reforça o efeito do sombreamento sobre o desenvolvimento estrutural das folhas posicionadas próximas ao solo do sub-bosque. As variações para área foliar e biomassa refletem, provavelmente, uma menor produtividade devido ao sombreamento. No entanto, o uso do recurso massa é otimizado na captura de luz, o que pode ser visto pelas variações nos valores de MFE, favorecendo a aclimatação dessas folhas à baixa radiação (Gratani 2014).

O efeito do sombreamento também foi evidenciado pelo ajuste dos pigmentos fotossintéticos na estação chuvosa, quando o teor de clorofilas aumenta conforme diminuiu a RFA disponível para as folhas. Maiores teores de clorofilas *a* e *b* sem alteração na razão Chl *a/b* sob condição de menor RFA também foram obtidos por Ceusters *et al.* (2019) para *Phalaenopsis* “Edessa”. O aumento nos teores de Chl *a* e de Chl *b* podem refletir no aumento da eficiência de captação de luz pelos complexos antena, e na transferência de elétrons pelos centros de reação, que podem aumentar em número, de forma a compensar os baixos níveis de RFA com alta eficiência no processamento de energia (Ceusters *et al.* 2019). O conteúdo de carotenoides não variou, pois ainda que haja maior incidência de luz nos estratos mais altos, a

luz incidente no sub-bosque é caracteristicamente baixa, não demandando maior investimento em fotoproteção. Além disso, a grande demanda energética durante a fase III do ciclo CAM (Keiller *et al.* 1994; Winter & Smith 1996) contribui para a ausência de fotoinibição do PSII, mesmo próximo do meio dia.

O conteúdo de nitrogênio não variou entre os estratos, mas um ajuste ao sombreamento foi observado na razão N/Chl que apresentou valores decrescentes conforme o aumento do sombreamento nas folhas durante a estação chuvosa. Um menor teor de proteínas solúveis por unidade de clorofila em folhas sob baixa radiação (Boardman 1977) indica um ajuste no particionamento de nitrogênio na folha (Evans 1993). A aclimatação ao sombreamento inclui redução no transporte de elétrons por unidade de clorofila, reduzindo a exigência de proteínas solúveis por unidade desse pigmento (Evans 1993; Brooks *et al.* 1994). Isso implica num aumento relativo de clorofilas para uma determinada quantidade de nitrogênio, aumentando a capacidade de interceptação de luz pelas folhas (Niinemets 2007). Por outro lado, esse ajuste reduz a capacidade de fixação de carbono devido a redução do citocromo b_6/f , de enzimas do ciclo de Calvin, incluindo a Rubisco, e do fator de acoplamento por unidade de clorofila (Evans 1989a;1989b; 1993).

Um teor de nitrogênio maior observado nas folhas próximo ao solo durante a estação seca em comparação à chuvosa se deve, provavelmente, à menor RFA nesse microambiente durante essa estação, quando pode haver maior investimento na produção de Rubisco para o aumento da fixação de CO₂ (Evans 1989c). A absorção maior desse nutriente na estação seca é improvável, pois ele deve estar mais disponível para as plantas epífitas quando ocorre maior precipitação. O nitrogênio disponibilizado no ambiente epifítico pode ser derivado: do dossel, isto é, proveniente da matéria vegetal do dossel; da atmosfera, incluindo deposição exógena seca e úmida e fixação de N₂ por microrganismos, que podem estabelecer simbiose nas raízes de epífitas; ou proveniente de excrementos e decomposição de animais (Stewart *et al.* 1995).

Para as epífitas que enraízam na casca nua, sem acúmulo de solo do dossel, caso da *V. bahiana*, o acesso aos nutrientes se dá principalmente pela água na superfície da casca (Hietz *et al.* 1999).

CONCLUSÃO

Vanilla bahiana se apresentou como CAM forte, com variações estruturais e fisiológicas que mostram ajuste ao gradiente de luz no sub-bosque de formações florestais do Cerrado e em função da sazonalidade hídrica nesse bioma. O ajuste ao gradiente de luz foi evidente entre as folhas mais próximas ao solo, mais sombreadas, e as folhas nos estratos mais altos do sub-bosque, recebendo mais luz. As folhas mais sombreadas apresentaram menor área foliar, porém com estratégias (aumento dos teores de pigmentos, menor MFE e menor relação N/Chl) para melhor capacidade de interceptação de luz e processamento de energia. Enquanto as folhas recebendo mais luz tiveram área, biomassa e produtividade maiores. Os ajustes em função da radiação são observados também nos valores de RDPI tanto em relação as características estruturais quanto as fisiológicas.

A sazonalidade hídrica atuou de forma diferente nas folhas do estrato baixo em relação as folhas dos estratos médio e alto quanto aos parâmetros de ΔH^+ , $\delta^{13}C$, g_s , ETR, CSH e teor de nitrogênio. Já a saturação dos fotossistemas sofreu influência semelhante nas folhas dos estratos baixo e médio que diferiram das folhas do estrato alto. No CRA, na E, e na duração das fases do ciclo CAM a sazonalidade hídrica atuou de forma semelhante nos estratos.

As folhas do estrato baixo não sofreram alteração sazonal no ΔH^+ , g_s e ETR, enquanto as folhas dos estratos mais altos apresentaram maior efeito da sazonalidade hídrica para esses parâmetros, com maiores valores para ΔH^+ , g_s e ETR na estação chuvosa. Apesar disso, a variação na disponibilidade de água parece ter ocorrido de forma parecida nos estratos, já que, muitos parâmetros que indicam estresse hídrico sofreram alteração sazonal semelhante em

todos os estratos. Dessa forma, a atuação da sazonalidade de forma diferente nas folhas do estrato baixo em relação às folhas dos demais estratos deve estar relacionada à diferente radiação incidente nesses estratos.

REFERÊNCIAS

- Alvares C.A., Stape J.L., Sentelhas P.C., Goncalves J.L.M., Sparovek G. (2013) Köppen's climate classification map for Brazil. *Meteorologische Zeitschrift*, 22(6), 711-728. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2013/0507>
- Benzing D.H., Friedman W.E., Peterson G., Renfrow A. (1983) Shootlessness, velamentous roots, and the pre-eminence of Orchidaceae in the epiphytic biotope. *American Journal of Botany*, 70, 121-133. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1983.tb12440.x>
- Benzing D.H. (1998) Vulnerabilities of tropical forests to climate change: the significance of resident epiphytes. *Climatic change*, 39, 519-540. https://doi.org/10.1007/978-94-017-2730-3_19
- Boardman N.K. (1977) Comparative photosynthesis of sun and shade plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 28, 355-77. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.28.060177.002035>
- Borland A.M., Griffiths H., Broadmeadow M.S.J., Fordham M.C., Maxwell C. (1994) Carbon-isotope composition of biochemical fractions and the regulation of carbon balance in leaves of the C₃-crassulacean acid metabolism intermediate *Clusia minor* L. growing in Trinidad. *Plant Physiology*, 106, 493-501. <https://doi.org/10.1104/pp.106.2.493>
- Brooks J.R., Hinckley T.M., Sprugel D.G. (1994) Acclimation responses of mature *Abies amabilis* sun foliage to shading. *Oecologia*, 100, 316-324. <https://doi.org/10.1007/BF00316960>
- Cameron K.M. (2011) *Vanilla* Phylogeny and Classification. In: Havkin-Frenkel D., Belanger FC. (Eds), *Handbook of Vanilla Science and Technology*. Blackwell Publishing, New Jersey, USA: 241-255. <https://doi.org/10.1002/9781444329353.ch14>
- Ceusters J., Borland A.M., Taybi T., Frans M., Godts C., De Proft M.P. (2014) Light quality modulates metabolic synchronization over the diel phases of crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 65(13), 3705-3714. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru185>

- Ceusters N., Valcke R., Frans M., Claes J.E., Ende W.V., Johan Ceusters J. (2019) Performance Index and PSII connectivity under drought and contrasting light regimes in the CAM orchid *Phalaenopsis*. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1012. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01012>
- Chazdon R.L., Fetcher N. (1984) Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72, 553-564. <https://doi.org/10.2307/2260066>
- Chazdon R.L. (1988) Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Advances in Ecological Research*, 18, 1-63. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60179-8](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60179-8)
- Chiang J.M., Lin T.C., Luo Y.C., Chang C.T., Cheng J.Y., Martin C.E. (2013) Relationships among rainfall, leaf hydrenchyma, and Crassulacean acid metabolism in *Pyrrhosia lanceolata* (L.) Fraw. (Polypodiaceae) in central Taiwan. *Flora*, 208, 343-350. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2013.04.007>
- Chow P.S., Landhäusser S.M. (2004) A method for routine measurements of total sugar and starch content in woody plant tissues. *Tree Physiology*, 24, 1129-1136. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.10.1129>
- Cushman J.C. (2001) Crassulacean Acid Metabolism. A plastic photosynthetic adaptation to arid environments. *Plant Physiology*, 127, 1439-1448. <https://doi.org/10.1104/pp.010818>
- de Casas R.R., Vargas P., Perez-Corona E., Manrique E., Garcia-Verdugo C., Balaguer L. (2011) Sun and shade leaves of *Olea europaea* respond differently to plant size, light availability and genetic variation. *Functional Ecology*, 25, 802-812. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2011.01851.x>
- de la Rosa-Manzano E., Andrade J.L., Zotz G., Reyes-García C. (2014) Respuestas fisiológicas a la sequía, de cinco especies de orquídeas epífitas, en dos selvas secas de la península de Yucatán. *Botanical Sciences*, 92(4), 607-616. <https://doi.org/10.17129/botsci.139>

- de la Rosa-Manzano E., Andrade J.L., Zotz G., Reyes-García C. (2017) Physiological plasticity of epiphytic orchids from two contrasting tropical dry forests. *Acta Oecologica*, 85, 25-32. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2017.09.006>
- de Mattos E., Herzog B., Lüttge U. (1999) Chlorophyll fluorescence during CAM-phases in *Clusia minor* L. under drought stress. *Journal of Experimental Botany*, 50(33), 253-261. <https://doi.org/10.1093/jxb/50.331.253>
- Deines P. (1980) The isotopic composition of reduced organic carbon. In: Fritz P., Fontes J.C. (Eds), *Handbook of Environmental Isotope Geochemistry*. Elsevier, Amsterdam, NL: 329-406 pp. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-41780-0.50015-8>
- Delagrange S., Messier C., Lechowicz M.J., Dizengremel P. (2004) Physiological, morphological and allocational plasticity in understory deciduous trees: importance of plant size and light availability. *Tree Physiology*, 24(7), 775-784. <https://doi.org/10.1093/treephys/24.7.775>
- Díez M.C., Moreno F., Gantiva E. (2017) Effects of light intensity on the morphology and CAM photosynthesis of *Vanilla planifolia* Andrews. *Facultad Nacional de Agronomía*, 70, 8023-8033. <https://doi.org/10.15446/rfna.v70n1.61736>
- Dodd A.N., Borland A.M., Haslam R.P., Griffiths H., Maxwell K. (2002) Crassulacean acid metabolism: plastic, fantastic. *Journal of Experimental Botany*, 53(369), 569-580. <https://doi.org/10.1093/jexbot/53.369.569>
- Earl H.J., Tollenaar M. (1998) Relationship between thylakoid electron transport and photosynthetic CO₂ uptake in leaves of three maize (*Zea mays* L.) hybrids. *Photosynthesis Research*, 58, 245 - 257. <https://doi.org/10.1023/A:1006198821912>
- Evans J.R. (1989a) Partitioning of nitrogen between and within leaves grown under different irradiances. *Australian Journal of Plant Physiology*, 16, 533-48. <https://doi.org/10.1071/PP9890533>

- Evans J.R. (1989b) Photosynthesis - the dependence on nitrogen partitioning. In: Variation in Growth Rate and Productivity. (Eds), Lambers H., Cambridge M.L, Konings H., Pons T.L. (SPB Academic Publishing: The Hague, NL: 74-159 pp.
- Evans J.R. (1989c) Photosynthesis and nitrogen relationships in leaves of C₃ plants. *Oecologia*, 78, 9-19. <https://doi.org/10.1007/BF00377192>
- Evans J.R. (1993) Photosynthetic acclimation and nitrogen partitioning within a Lucerne Canopy. I canopy characteristics. *Australian Journal of Plant Physiology*, 20(1), 55-67. <https://doi.org/10.1071/PP9930055>
- Ferreira A.W.C., Oliveira M.S., Silva E.O., Campos D.S., Pansarin E.R., Guarçoni E.A.E. (2017) *Vanilla bahiana* Hoehne and *Vanilla pompona* Schiede (Orchidaceae, Vanilloideae): two new records from Maranhão state, Brasil. *Check List*, 13(6), 1131-1137. <https://doi.org/10.15560/13.6.1131>
- Genty B., Briantais J.M., Baker N. (1989) The relationship between quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica Biophysica Acta*, 990, 87-92. [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- Gessler A., Nitschke R., de Mattos E.A., Zaluar H.L.T., Scarano F.R., Rennenberg H., Lüttge U. (2008) Comparison of the performance of three different ecophysiological life forms in a sandy coastal restinga ecosystem of SE-Brazil: a nodulated N₂-fixing C₃-shrub (*Andira legalis* (Vell.) Toledo), a CAM-shrub (*Clusia hilariana* Schltdl.) and a tap root C₃-hemicryptophyte (*Allagoptera arenaria* (Gomes) O. Ktze.). *Trees*, 22, 105-119. <https://doi.org/10.1007/s00468-007-0174-7>
- Granados-Sánchez D., López-Ríos G.F., Hernández-García M.A., Sánchez-González A. (2003) Ecología de las plantas epífitas. *Revista Chapingo. Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 9, 101-111.

- Gratani L. (2014) Plant Phenotypic Plasticity in Response to Environmental Factors. *Advances in Botany*, 2014, 1-17. <https://doi.org/10.1155/2014/208747>
- Griffiths H. (1992) Carbon isotope discrimination and the integration of carbon assimilation pathways in terrestrial CAM plants. *Plant Cell and Environ*, 15, 1051-1062. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1992.tb01655.x>
- Hartsock T.L., Nobel P.S. (1976) Watering converts a CAM plant to daytime CO₂ uptake. *Nature*, 262, 574-576. <https://doi.org/10.1038/262574b0>
- He J., Teo L.C.D. (2007) Susceptibility of green leaves and green flower petals of CAM orchid *Dendrobium* cv. Burana Jade to high irradiance under natural tropical conditions. *Photosynthetica*, 45(2), 214-221. <https://doi.org/10.1007/s11099-007-0035-z>
- Hietz P., Wanek W., Popp M. (1999) Stable isotopic composition of carbon and nitrogen and nitrogen content in vascular epiphytes along an altitudinal transect. *Plant, Cell and Environment*, 22, 1435-1443. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00502.x>
- Holtum J.A.M., Smith J.A.C., Neuhaus H.E. (2005) Intracellular transport and pathways of carbon flow in plants with crassulacean acid metabolism. *Functional Plant Biology*, 32, 429-449. <https://doi.org/10.1071/FP04189>
- Kabakoff R.P., Chazdon R.L. (1996) Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 12(6), 779-788. <https://doi.org/10.1017/S0266467400010038>
- Keiller D.R., Slocombe S.P., Cockburn W. (1994) Analysis of chlorophyll *a* fluorescence in C₃ and CAM forms of *Mesembryanthemum crystallinum*. *Journal of Experimental Botany*, 45(272), 325-334. <https://doi.org/10.1093/jxb/45.3.325>
- Leakey A.D.B., Scholes J.D., Press M.C. (2005) Physiological and ecological significance of sunflecks for dipterocarp seedlings. *Journal of Experimental Botany*, 56, 469-482. <https://doi.org/10.1093/jxb/eri055>

- Lichtenthaler H.K., Wallburn A.R. (1983) Determinations of total carotenoids and chlorophylls *a* and *b* of leaf extracts in different solvents. *Biochemical Society Transactions*, 11(5), 591-592. <https://doi.org/10.1042/bst0110591>
- Lüttge U. (1989) Vascular epiphytes: setting the scene. In: Lüttge U. (Ed.), *Vascular plants as epiphytes. Evolution and ecophysiology*. Springer Berlin Heidelberg, New York, USA: 1-12 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-642-74465-5_1
- Lüttge U., Hariclasan M., Fernandes G.W., de Mattos E.A., Trimborn P., Franco A.C., Caldas L.S., Ziegler H. (1998). Photosynthesis of mistletoes in relation to their hosts at various sites in tropical Brazil. *Trees*, 12, 167-174. <https://doi.org/10.1007/s004680050136>
- Lüttge U. (2002) CO₂ - concentrating: consequences in crassulacean acid metabolism. *Journal of Experimental Botany*, 53(378), 2131-2142. <https://doi.org/10.1093/jxb/erf081>
- Lüttge U. (2004) Ecophysiology of Crassulacean Acid Metabolism (CAM). *Annals of Botany*, 93, 629-652. <https://doi.org/10.1093/aob/mch087>
- Lüttge U. (2010) Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments. *AoB Plants*, 2010. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plq005>
- Mathur S., Jain L., Jajoo A. (2018) Photosynthetic efficiency in sun and shade plants. *Photosynthetica*, 56, 354-365. <https://doi.org/10.1007/s11099-018-0767-y>
- Maxwell K., Badger M.R., Osmond C.B. (1998) A comparison of CO₂ and O₂ exchange patterns and the relationship with chlorophyll fluorescence during photosynthesis in C₃ and CAM plants. *Australian Journal of Plant Physiology*, 25(1), 45-52. <https://doi.org/10.1071/PP97070>
- Moreira A.S.F.P., Lemos-Filho J.P., Zotz G., Isaias R.M.S. (2009) Anatomy and photosynthetic parameters of roots and leaves of two shade-adapted orchids, *Dichaea cogniauxiana* Schltr. and *Epidendrum secundum* Jacq. *Flora (Jena)*, 204, 604-611. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2008.08.003>

- Niechayev N.A., Pereira P.N., Cushman J.C. (2019) Understanding trait diversity associated with crassulacean acid metabolism (CAM). *Current Opinion in Plant Biology*, 49, 74-85. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2019.06.004>
- Niinemets U. (2007) Photosynthesis and resource distribution through plant canopies. *Plant, Cell and Environment*, 30, 1052-1071. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01683.x>
- Niinemets U. (2010) A review of light interception in plant stands from leaf to canopy in different plant functional types and in species with varying shade tolerance. *Ecological Research*, 25, 693-714. <https://doi.org/10.1007/s11284-010-0712-4>
- Niinemets U., Keenan T.F., Hallik L. (2015) A worldwide analysis of within canopy variations in leaf structural, chemical and physiological traits across plant functional types. *New Phytologist*, 205, 973-993. <https://doi.org/10.1111/nph.13096>
- Nobel P.S., Hartsock T.L. (1983) Relationships between Photosynthetically Active Radiation, Nocturnal Acid Accumulation, and CO₂ Uptake for a Crassulacean Acid Metabolism Plant, *Opuntia ficus-indica*. *Plant Physiology*, 71, 71-75. <https://doi.org/10.1104/pp.71.1.71>
- Ogburn R.M., Edwards E.J. (2012) Quantifying succulence: a rapid, physiologically meaningful metric of plant water storage. *Plant Cell Environ*, 35(9), 1533-1542. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2012.02503.x>
- Oliveira P.T.S., Nearing M.A, Moran M.S., Goodrich D.C., Wendland E., Gupta H.V. (2014) Trends in water balance components across the Brazilian Cerrado. *Water Resources Research*, 50, 7100-7114. <https://doi.org/10.1002/2013WR015202>
- Osmond C.B. (1978) Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annual Review of Plant Physiology*, 29, 379-414. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.29.060178.002115>
- Pires M.V., Almeida A.A.F., Abreu P.P., Silva D.C. (2012) Does shading explain variation in morphophysiological traits of tropical epiphytic orchids grown in artificial conditions? *Acta Physiol Plant*, 34, 2155-2164. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1016-9>

- Putz F.E., Holbrook N.M. (1986). Notes on the natural history of hemiepiphytes. *Selbyana*, 9, 61-69.
- Queiroz E.P., Cardoso D.B.O.S., Ferreira M.S. (2012) Composição florística da vegetação de restinga da APA Rio Capivara, Litoral Norte da Bahia, Brasil. *Sitientibus série Ciências Biológicas*, 12(1), 119-141. <https://doi.org/10.13102/scb119>
- Quezada I.M., Saldaña A., Gianoli E. (2017). Divergent patterns of selection on crassulacean acid metabolism photosynthesis in contrasting environments. *International Journal of Plant Sciences*, 178 (5). <https://doi.org/10.1086/691214>
- Rainha N., Medeiros V.P., Câmara M., Faustino H., Leitea J.P., Barreto M.C., Cruz C., Pacheco C. A., Ponte D., Silva A.B. (2016) Plasticity of crassulacean acid metabolism at subtropical latitudes: a pineapple case study. *Physiologia Plantarum*, 156, 29-39. <https://doi.org/10.1111/ppl.12386>
- Ribeiro J.F., Walter B.M.T. (2008) As principais fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano S.M., Almeida S.P., Ribeiro J.F. *Cerrado: ecologia e flora*. EMBRAPA-CPAC, Brasília, Brasil: 89-166 pp.
- Ricalde M.F., Andrade J.L., Durán R., Dupuy J.M., Simá J.L., Us-Santamaría R., Santiago L.S. (2010) Environmental regulation of carbon isotope composition and crassulacean acid metabolism in three plant communities along a water availability gradient. *Oecologia*, 164, 871-880. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1724-z>
- Rodrigues M.A., Matiz A., Cruz A.B., Matsumura A.T., Takahashi C.A., Hamachi L., Félix L.M., Pereira P.N., Latansio-Aidar S.R., Aidar M.P.M., Demarco D., Freschi L., Mercier H., Kerbauy G.B. (2013). Spatial patterns of photosynthesis in thin- and thick-leaved epiphytic orchids: unravelling C₃-CAM plasticity in an organ-compartmented way. *Annals of Botany*, 112, 17-29. <https://doi.org/10.1093/aob/mct090>

- Silvera K., Santiago L.S., Winter K. (2005) Distribution of crassulacean acid metabolism in orchids of Panama: evidence of selection for weak and strong modes. *Functional Plant Biology*, 32, 397-407. <https://doi.org/10.1071/FP04179>
- Silvera K., Santiago L.S., Cushman J.C., Winter K. (2009) Crassulacean Acid Metabolism and Epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae. *Plant Physiology*, 149, 1838-1847. <https://doi.org/10.1104/pp.108.132555>
- Silvera K., Santiago L.S., Cushman J.C., Winter K. (2010). The incidence of crassulacean acid metabolism in Orchidaceae derived from carbon isotope ratios: a checklist of the flora of Panama and Costa Rica. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 163, 194-222. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2010.01058.x>
- Silvera K., Lasso E. (2016) Ecophysiology and Crassulacean Acid Metabolism of Tropical Epiphytes. In: Goldstein G., Santiago L.S. (Eds), *Tropical Tree Physiology*. *Tree Physiology*, Springer, Cham, Germany: 25-43 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_2
- Silvera, K., & Lasso, E. (2016). Ecophysiology and Crassulacean Acid Metabolism of Tropical Epiphytes. *Tropical Tree Physiology*, 25-43. https://doi.org/10.1007/978-3-319-27422-5_2
- Smith J.A.C., Lüttge U. (1985) Day-night changes in leaf water relations associated with the rhythm of crassulacean acid metabolism in *Kalanchoë daigremontiana*. *Planta*, 163, 272-282. <https://doi.org/10.1007/BF00393518>
- Stewart G.R., Schmidt S., Handley L.L., Turnbull M.H., Erskine P.D., Joly C.A. (1995) ^{15}N natural abundance of vascular rainforest epiphytes: implications for nitrogen source and acquisition. *Plant, Cell and Environment*, 18, 85-90. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00547.x>

- Tedesco M.J., Gianello C., Bissani C.A., Bohnen H., Volkweiss S.J. (2005) Análises de solo, plantas e outros materiais. UFRGS, Porto Alegre, Brasil: 174 pp.
- Terashima I., Hikosaka K. (1995) Comparative ecophysiology of leaf and canopy photosynthesis. *Plant, Cell and Environment*, 18, 1111-1128. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00623.x>
- Ting I.P. (1985) Crassulacean Acid Metabolism. *Annual Review of Plant Physiology*, 36, 595-622. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.36.060185.003115>
- Valladares F., Niinemets U. (2008) Shade Tolerance, a Key Plant Feature of Complex Nature and Consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-57. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Valladares F., Sanchez-Gomez D., Zavala M.A. (2006) Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*, 94, 1103-1116. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2006.01176.x>
- Way D.A., Pearcy R.W. (2012) Sunflecks in trees and forests: from photosynthetic physiology to global change biology. *Tree Physiology*, 32, 1066-1081. <https://doi.org/10.1093/treephys/tps064>
- Winter K., Smith J.A.C. (1996) Crassulacean Acid Metabolism: Current Status and Perspectives. In: Winter K., Smith J.A.C. (Eds), *Crassulacean Acid Metabolism. Ecological Studies (Analysis and Synthesis)*, Springer, Berlin, Germany: 389-425 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-642-79060-7_26
- Winter K., Aranda J., Holtum J.A.M. (2005) Carbon isotope composition and water-use efficiency in plants with crassulacean acid metabolism. *Functional Plant Biology*, 32, 381-388. <https://doi.org/10.1071/FP04123>

- Witkowski E.T.F., Lamont B.B. (1991) Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88, 486-493. <https://doi.org/10.1007/BF00317710>
- Zhang W., Huang W., Zhang S.B. (2017) The study of a determinate growth orchid highlights the role of new leaf production in photosynthetic light acclimation. *Plant Ecology*, 218, 997-1008. <https://doi.org/10.1007/s11258-017-0747-5>
- Zheng L., Ceusters J., Van Labeke M.C. (2019) Light quality affects light harvesting and carbon sequestration during the diel cycle of crassulacean acid metabolism in *Phalaenopsis*. *Photosynthesis Research*. <https://doi.org/10.1007/s11120-019-00620-1>
- Zotz G., Bader M.Y. (2009) Epiphytic Plants in a Changing World-Global: Change Effects on Vascular and Non-Vascular Epiphytes. In: Lüttge U., Beyschlag W., Büdel B., Francis D. (Eds), *Progress in Botany*, Springer, Berlin, Germany: 147-170 pp. https://doi.org/10.1007/978-3-540-68421-3_7
- Zotz G., Thomas V. (1999) How much water is in the tank? Model calculations for two epiphytic bromeliads. *Annals of Botany*, 83, 183-192. <https://doi.org/10.1006/anbo.1998.0809>
- Zotz G. (2004) How prevalent is crassulacean acid metabolism among vascular epiphytes? *Oecologia*, 138, 184-192. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1418-x>
- Zotz G. (2013) The systematic distribution of vascular epiphytes - a critical update. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(3), 453-481. <https://doi.org/10.1111/boj.12010>