

RESSALVA

Atendendo solicitação do
autor, o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 29/11/2020

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGIA VEGETAL)**

**CARACTERES VEGETATIVOS E REPRODUTIVOS E DESENVOLVIMENTO
PÓS-SEMINAL EM BROMELIACEAE**

KLEBER RESENDE SILVA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

**RIO CLARO/SP
Novembro - 2018**

KLEBER RESENDE SILVA

**CARACTERES VEGETATIVOS E REPRODUTIVOS E DESENVOLVIMENTO PÓS-
SEMINAL EM BROMELIACEAE**

Orientadora: Profa. Dra. Aline Oriani

Coorientador: Prof. Dr. Leonardo M. Versieux

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Rio Claro – SP

2018

S586c Silva, Kleber Resende
Caracteres vegetativos e reprodutivos e desenvolvimento pós-seminal em Bromeliaceae / Kleber Resende Silva. -- Rio Claro, 2018
102 f. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro
Orientadora: Aline Oriani
Coorientador: Leonardo Versieux

1. Anatomia. 2. Envoltório seminal. 3. Campos rupestres. 4. Germinação. 5. Plântula. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO


TÍTULO DA TESE: CARACTERES VEGETATIVOS E REPRODUTIVOS E DESENVOLVIMENTO PÓS-SEMINAL EM BROMELIACEAE

AUTOR: KLEBER RESENDE SILVA

ORIENTADORA: ALINE ORIANI MAGANHATO

COORIENTADOR: LEONARDO DE MELO VERSIEUX

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de Doutor em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:



Profa. Dra. ALINE ORIANI MAGANHATO

Pós Doutoranda do Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Profa. Dra. VERA LUCIA SCATENA

Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Profa. Dra. DANIELA GUIMARÃES SIMÃO

Departamento de Biologia / Centro de Ciências Naturais e Exatas / Universidade Federal de Santa Maria - RS



Profª Drª ADRIANA PINHEIRO MARTINELLI

Centro de Energia Nuclear na Agricultura / CENA/USP



Prof. Dr. PAULO TAKEO SANO

Departamento de Botânica / Universidade de São Paulo

Rio Claro, 29 de novembro de 2018

*Com carinho, à minha família e amigos
e gratidão àqueles que me incentivaram e abriram portas*

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. Obteve-se também financiamento pelo DAAD (Co-financed Short-Term Research Grant Brazil, 2017) para realização de estágio no exterior (Ruhr Universität Bochum, Alemanha).

Agradeço à Universidade Estadual Paulista (UNESP) - Câmpus de Rio Claro e ao Departamento de Botânica do Instituto de Biociências pela infraestrutura concedida. Ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), professores e funcionários. À Profa. Dra. Alessandra Ike Coan que foi coordenadora do PPG da data do meu ingresso até meados do doutorado e ao Prof. Dr. Douglas Silva Domingues atual coordenador desse PPG. À Celinha Hebling, secretária do Departamento de Botânica e a todos os funcionários da Seção de Pós-Graduação. Agradeço a Ruhr Universität Bochum, Alemanha, pela infraestrutura concedida durante estágio no exterior e também aos funcionários do Welcome Centre desta universidade por todo o suporte com os procedimentos burocráticos e pelas atividades integrativas promovidas aos estudantes de outros países.

À minha orientadora, Dra. Aline Oriani, o meu muito obrigado por aceitar me orientar, me incentivar sempre, sua amizade e confiança, compartilhando do seu tempo e conhecimento, contribuindo à minha formação profissional e pessoal. Ao meu coorientador, Dr. Leonardo Versieux pelo incentivo, por contribuir na elaboração do projeto de pesquisa, pelas dicas, sugestões e suporte sempre que solicitados, e auxílio em campo durante expedições de coleta na Chapada Diamantina, Bahia. Agradeço também à Profa. Dra. Daniela Guimarães Simão, minha professora na graduação e orientadora no mestrado, por toda sua dedicação, amizade, sabedoria e empenho durante minha formação. Ao Prof. Dr. Denis Coelho de Oliveira do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Uberlândia por abrir as portas do seu laboratório e auxiliar com as análises imunohistoquímicas. Também agradeço ao Prof. Dr. Thomas Stützel por me supervisionar durante o estágio na Alemanha, providenciando todas as medidas para minha chegada e estadia, e a todos do seu departamento, em especial à Sabine Adler, Petra Lerch, Christoph Elpe e Julian Herting por todas as dicas e informações, paciência e auxílio. Vielen danke! Também agradeço ao Núcleo de Apoio à Pesquisa em Microscopia Eletrônica aplicada à Pesquisa Agropecuária (NAP/MEPA) da ESALQ/USP pelo uso do microscópio eletrônico de varredura durante a execução dos capítulos 1 e 2 dessa tese.

Aos membros da banca pela disponibilidade e pelas contribuições.

Ao Prof. Dr. Paulo Sano pelo auxílio em campo e pelos momentos divididos em Diamantina, Minas Gerais.

Agradeço aos meus amigos e colegas, em especial à Kaire pela amizade desde a graduação, sempre ajudando e contribuindo; à Ana Angélica, Arthur, Blanca, Fernanda, Gisele, Letícia, Lucimara (Mara), Luís, Mariana, Naiara, Paula, Rafael e Thales, pela troca de vivências, convívio em laboratório e por estarem dispostos a ajudar. Ao Marcos pelo auxílio na coleta de material botânico e pela troca de informações. À Ester pelas aulas de inglês, contribuindo com meu aprendizado. Ao André pelo apoio sempre, dedicação e por estar sempre torcendo por mim. Ao Bernardo (que inclusive auxiliou na coleta de materiais na Serra do Cipó) e Danilo, que mesmo a distância, sempre me ajudaram e dedicaram do seu tempo para dar conselhos pessoais e profissionais. À Deicy, Laiza e Watson pela amizade e por estarem sempre torcendo por mim. Ao Helson e Missiani por toda a ajuda, amizade e troca de vivências em Bochum. À Carla que também me ajudou em Bochum, antes e durante a minha estadia. À minha família, especialmente aos meus pais e irmãos, pelo amor incondicional, por me apoiarem e se preocuparem comigo. Lembrarei com carinho de todos os momentos compartilhados.

“O que vale na vida não é o ponto de partida e sim a caminhada. Caminhando e semeando, no fim terás o que colher (Cora Coralina)”. Ainda tenho o que caminhar, semear e colher, e levo comigo um pouco de todos, que de forma direta ou indireta, contribuíram à minha formação e a quem sou grato por mais essa etapa da minha vida.

“O sentido da vida é um sentimento.”

(Rubem Alves)

RESUMO

Análises filogenéticas apontam Bromeliaceae como uma família monofilética e basal dentre as Poales. Contudo, a sistemática enfrenta dificuldades quanto ao estabelecimento de gêneros e espécies. Caracteres anatômicos, especialmente das folhas, têm sido utilizados na sistemática, taxonomia e para entender respostas ao ambiente. Já entre os órgãos reprodutivos, as sementes e os frutos são importantes para o reconhecimento de suas subfamílias. Bromelioideae é uma das subfamílias com divergência mais recente, apresentando frutos do tipo baga e sementes com envoltório mucilaginoso, o que difere da maioria das demais subfamílias, que possuem frutos do tipo cápsula e sementes aladas ou plumosas. Essa tese teve como objetivos identificar caracteres anatômicos de órgãos vegetativos e do eixo da inflorescência úteis para resolver dois complexos de espécies (*Neoregelia bahiana* – Bromelioideae, e *Vriesea oligantha* – Tillandsioideae), devido à variação morfológica de seus representantes; avaliar a germinação, anatomia de sementes e desenvolvimento pós-seminal de *N. bahiana* para entender adaptações e características do desenvolvimento relacionadas ao estabelecimento das plântulas; elucidar a ontogênese de frutos carnosos em espécies de Bromelioideae, relacionando sua estrutura a características do desenvolvimento das sementes para um melhor entendimento de aspectos funcionais. Dentre os caracteres vegetativos, a anatomia foliar e a arquitetura da planta são importantes para o reconhecimento de populações, indicando a presença de mais de um táxon em cada complexo. A germinação em *N. bahiana* inicia-se com o desenvolvimento da raiz primária e do hipocótilo. O cotilédone permanece preso ao endosperma no interior das sementes (hiperfilo haustorial) até o estabelecimento das plantas jovens. Cotilédone haustorial e o desenvolvimento da raiz primária por certo período de tempo, indicam maior necessidade nutricional para as plântulas de Bromelioideae. A anatomia dos frutos, formados por tecidos carpelares e não carpelares, que se tornam carnosos e envolvem diversas sementes, caracteriza-os como bagas. A disposição e número de óvulos no ovário estão relacionados com a área disponível nos lóculos para o desenvolvimento das sementes e à presença ou não e comprimento dos apêndices nas sementes. A suculência dos frutos, conferida pelas células do mesocarpo e pela secreção de substâncias no interior dos lóculos pelo obturador, assim como a testa mucilaginosa das sementes, aparecem em estágios posteriores do desenvolvimento e se destacam como estratégias à dispersão zoocórica.

Palavras-chave: anatomia; bagas; envoltório seminal; campos rupestres; germinação; imunohistoquímica; *Neoregelia*; órgãos vegetativos; plântula; *Vriesea*.

ABSTRACT

Phylogenetic analyzes point to Bromeliaceae as a monophyletic and an earlier-diverging family within Poales. However, the systematics faces difficulties in genera and species delimitation. Anatomical characters, especially for the leaves, have been used in systematics, taxonomy and to understand adaptive responses to the environment. Among the reproductive structures, seeds and fruits are important for the recognition of Bromeliaceae subfamilies. Bromelioideae is one of the latest-diverging subfamilies and exhibits berry-type fruits with mucilaginous seeds, different from the majority of the remaining subfamilies which has capsules with winged or plumose seeds. This thesis aimed to identify anatomical characters with taxonomic value in the vegetative organs and inflorescence axis of two species complexes (*Neoregelia bahiana* – Bromelioideae, and *Vriesea oligantha* – Tillandsioideae), due to the great morphological variation of their individuals; to analyse the germination, seed anatomy and the post-seminal development in *N. Bahiana* to understand adaptations and the traits related to seedling establishment; and to elucidate the ontogeny of fleshy fruits in species of Bromelioideae, relating their structure to the seed features and to functional aspects. Among the vegetative characters, the leaf anatomy together with the plant architecture are important to delimit populations, evidencing the presence of more than one taxon in each species complex. The germination in *N. bahiana* occurs by the development of the primary root and hypocotyl. The cotyledon remains attached to endosperm inside the seeds (haustorial hyperphyll) until the establishment of the young plants. This condition together with the development of the primary root for a certain period of time indicate a great nutritional need of the seedlings. The fruit anatomy, showing its formation by carpellary and non-carpellary fleshy tissues with several seeds characterizes it as a true berry. The arrangement and number of ovules in the ovary are related to the available area inside the locule for seed development and to the presence and length of seed appendages. The juiciness of the fruits, given by the mesocarp cells and by secretion of substances inside the locules by the obturator, and the mucilaginous testa of seeds, appear later in the development, and are strategies to dispersal by animals.

Palavras-chave: anatomy; berries; *campos rupestres*; germination; immunohistochemistry; *Neoregelia*; seed coat; seedling; vegetative organs; *Vriesea*.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
Referências bibliográficas	19
CAPÍTULO 1. Anatomy of the vegetative organs, inflorescence axis and pedicel in the <i>Neoregelia bahiana</i> complex (Bromeliaceae): taxonomic and ecological importance	25
Abstract.....	26
Introduction	27
Material and methods.....	28
Results.....	29
Discussion.....	33
References.....	42
Illustrations.....	47
Tables.....	66
CAPÍTULO 2. Variações morfológicas e anatômicas de raiz, folha, eixo da inflorescência e bráctea no complexo <i>Vriesea oligantha</i> (Bromeliaceae): perspectivas para a taxonomia e aspectos adaptativos.....	71
Resumo.....	72
Introdução.....	73
Material e métodos.....	74
Resultados.....	75
Discussão.....	80
Referências.....	86
Ilustrações.....	92

Tabelas.....	106
--------------	-----

CAPÍTULO 3. Aspectos estruturais da semente, germinação e desenvolvimento pós-seminal em <i>Neoregelia bahiana</i> (Bromeliaceae): entendendo o desenvolvimento das plântulas.....	109
--	-----

Resumo.....	110
-------------	-----

Introdução.....	111
-----------------	-----

Material e métodos.....	112
-------------------------	-----

Resultados.....	114
-----------------	-----

Discussão.....	120
----------------	-----

Referências.....	131
------------------	-----

Ilustrações.....	138
------------------	-----

Tabelas.....	158
--------------	-----

CAPÍTULO 4. Seed development and its relation to fruit structure in species of Bromelioideae (Bromeliaceae) with fleshy fruits.....	161
---	-----

Abstract.....	162
---------------	-----

Introduction.....	163
-------------------	-----

Material and methods.....	165
---------------------------	-----

Results.....	165
--------------	-----

Discussion.....	169
-----------------	-----

References.....	174
-----------------	-----

Illustrations.....	178
--------------------	-----

Table.....	198
------------	-----

CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	199
---------------------------	-----

INTRODUÇÃO GERAL

Bromeliaceae: morfologia e relações filogenéticas em um panorama atual

Bromeliaceae inclui cerca de 3400 espécies, distribuídas em 58 gêneros que ocorrem, principalmente, nas regiões tropicais e subtropicais da América (LUTHER 2014). *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr. é a única exceção, ocorrendo na África (JACQUES-FELIX 2000). Os representantes de Bromeliaceae crescem em diferentes ambientes e habitats, desde florestas úmidas a campos de altitude, com solos arenosos e pedregosos (SMITH 1934; PITTENDRIGH 1948; RUNDEL; DILLON 1998), o que demonstra grande versatilidade morfológica e ecofisiológica (BENZING 2000). No Brasil, a família está bem representada, com 46 gêneros e 1340 espécies (com pelo menos 1177 espécies endêmicas) relatadas até o momento, ocorrendo em diferentes fitofisionomias dos domínios Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal (BFG 2015). O domínio Mata Atlântica se destaca como um dos seus principais centros de diversidade (MARTINELLI ET AL. 2008).

Seus representantes, em geral, são plantas herbáceas, epífitas, rupícolas, ou terrícolas, com raízes absorptivas, por vezes apenas para a fixação (comum em espécies epífitas). O caule pode ser aéreo (geralmente curto), rizomatoso ou estolonífero. As folhas, com margens inteiras ou espinescentes, estão dispostas em roseta, podendo ou não formar um tanque armazenador de água. O eixo da inflorescência, com comprimento variável entre as espécies, geralmente está inserido no interior da roseta, porta inflorescências simples ou compostas, com flores monoclinas, que podem ser sésseis ou pediceladas, protegidas por brácteas. Sépalas e pétalas podem ser livres ou conadas. O androceu é diplostêmone. O gineceu possui estigma trifido e ovário súpero, ínfero ou semi-ínfero, tricarpelar e trilocular, com placentação axilar e nectários septais. Os frutos são do tipo cápsula (na grande maioria das espécies) ou baga e as sementes podem ser aladas ou plumosas nos frutos do tipo cápsula. (SMITH; DOWNS 1974; SMITH; TILL 1998; BENZING 2000). Devido à coloração das folhas e brácteas, e pelo arranjo da inflorescência, grande parte de seus representantes apresenta potencial ornamental (BENZING 2000; SOUZA; LORENZI 2012), como espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav., *Billbergia* Thunb., *Neoregelia* L.B.Sm e *Vriesea* Lindl., estudadas nessa tese.

Do ponto de vista filogenético, a família está incluída em Poales (APG IV 2016) e, em conjunto com Thyphaceae, são as primeiras linhagens divergentes na ordem (BOUCHENAK-KHELLADI ET AL. 2014). Seu status monofilético é sustentado por dados moleculares,

citogenéticos e morfológicos (TOMLINSON 1969; BROWN; GILMARTIN 1989a, b; GIVNISH ET AL. 2007; BENZING 2000). Bromeliaceae foi tradicionalmente dividida em três subfamílias: Bromelioideae, Tillandsioideae e Pitcairnioideae, pela combinação de certos caracteres, como a morfologia da margem da folha, inteira ou espinescente; posição do ovário; tipo de fruto; e morfologia das sementes (SMITH; DOWNS 1974, 1977, 1979; SMITH; TILL 1998). Atualmente, a família encontra-se dividida em oito subfamílias: Brocchinioideae, Bromelioideae, Hechtioideae, Lindmanioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Tillandsioideae, a partir de dados moleculares (GIVNISH ET AL. 2007). Isso porque nas análises filogenéticas a subfamília Pitcairnioideae mostrou-se parafilética e, a partir dela, foram criadas novas subfamílias, a fim de tornar os grupos monofiléticos. Nessas análises, Brocchinioideae aparece como grupo irmão das demais subfamílias, enquanto Bromelioideae aparece como uma das linhagens com divergência mais recente. Essas duas subfamílias compartilham flores epíginas, apesar do tipo de fruto ser diferente, cápsula ou baga (SAJO ET AL. 2004; GIVNISH ET AL. 2007).

Segundo GIVNISH et al. (2007) a origem de Bromeliaceae se deu a partir de representantes terrícolas, no Planalto das Guianas, e se expandiu para outras regiões da América do Sul e Central, há cerca de 15 milhões de anos. Durante esse processo ocorreram especializações paralelas nas espécies que ocupam nichos semelhantes, o que pode explicar a similaridade morfológica (como o tanque armazenador de água), fisiológica (como o mecanismo CAM) e de formas de vida (como o epifitismo) observadas em linhagens distintas da família.

Os complexos de espécies Neoregelia bahiana e Vriesea oligantha e a importância de caracteres anatômicos para a taxonomia e ecologia

Apesar de monofilética, Bromeliaceae apresenta problemas de delimitação de gêneros e espécies (SMITH; DOWNS 1974, 1979; BENZING 2000), como se observa para os complexos de espécies *Neoregelia bahiana* (Bromelioideae) e *Vriesea oligantha* (Tillandsioideae), que são endêmicos dos campos rupestres da Cadeia do Espinhaço, nos Estados de Minas Gerais e Bahia, no Brasil (VERSIEUX ET AL. 2008; BFG 2015), inclusive com ocorrência simpátrica.

Neoregelia bahiana (Ule) L.B.Sm. apresenta grande variação morfológica (principalmente com relação à forma, coloração e textura das folhas), sendo considerados como seus sinônimos: *Nidularium bahianum* Ule, *Aregelia bahiana* (Ule) Mez, *Neoregelia*

bahiana var. *bahiana* Spruce ex Engl., *Neoregelia bahiana* var. *viridis* L.B.Sm., *Neoregelia bahiana* f. *viridis* (L.B.Sm.) L.B.Sm., *Neoregelia hatschbachii* L.B.Sm., *Neoregelia pabstiana* E.Pereira, *Neoregelia diamantinensis* E.Pereira, *Neoregelia intermedia* E.Pereira e *Neoregelia bahiana* f. *bahiana* (SMITH; DOWNS 1979; LEME 1998; BFG 2015). Todos esses nomes têm intrigado os pesquisadores a respeito de sua identidade como uma única espécie.

Neoregelia foi indicado como um gênero parafilético no estudo de Santos-Silva et al. (2017), que incluiu dados estruturais foliares de gêneros próximos filogeneticamente, a saber: *Canistrum* E.Morren, *Canistropsis* (Mez) Leme, *Edmundoa* Leme, *Nidularium* Lem. e *Wittrockia* Lindm.; todos esses gêneros constituem o complexo Nidularioide (SANTOS-SILVA ET AL. 2017). Desta forma, esforços buscando indicar caracteres diagnósticos para espécies desse gênero são necessários a fim de estabelecer relações filogenéticas mais robustas, ainda mais levando-se em conta as variações estruturais das mesmas em resposta ao ambiente.

Já *Vriesea oligantha* (Baker) Mez em conjunto com outras duas espécies *Vriesea lancifolia* (Baker) L.B.Sm. e *Vriesea pseudoligantha* Philcox compartilham, além de sua distribuição geográfica, caracteres vegetativos, como folhas densamente recobertas por escamas e propagação vegetativa com novos indivíduos se desenvolvendo na base da planta e no seu eixo da inflorescência, e reprodutivos, como a inflorescência simples com flores secundas na antese (SMITH; DOWNS 1977). Dessa forma, a caracterização anatômica de folhas, raiz, eixo da inflorescência e brácteas pode contribuir na delimitação destas espécies, bem como determinar se existem variações intraespecíficas decorrentes do ambiente.

Ressalta-se que caracteres anatômicos vegetativos, principalmente das folhas, já foram abordados em vários estudos com representantes de Bromeliaceae, os quais trouxeram resultados relevantes para a taxonomia, contribuindo com a caracterização da família, gêneros e espécies (p. ex. TOMLINSON 1969; ROBINSON 1969; SAJO ET AL. 1998; AOYAMA; SAJO 2003; SCATENA; SEGECIN 2005; HORRES ET AL. 2007; PROENÇA; SAJO 2004, 2007; ALMEIDA ET AL. 2009; VERSIEUX ET AL. 2010; MONTEIRO ET AL. 2011; FARIA ET AL. 2012; GOMES-DA-SILVA ET AL. 2012; SANTOS-SILVA ET AL. 2014). Estudos anatômicos como esses têm indicado caracteres com potencial diagnóstico, como variações de espessamento de parede, posição dos estômatos em relação à epiderme, número de camadas no mesofilo e forma das células braciformes que preenchem os canais de ar. Grande parte desses trabalhos ainda discute a relação entre caracteres anatômicos foliares e o ambiente, indicando respostas quanto ao estresse hídrico e proteção contra o excesso de

luminosidade (p. ex. BENZING ET AL. 1978; LOESCHEN ET AL. 1993; REINERT; MEIRELLES 1993; PIERCE ET AL. 2001; FRESCHI ET AL. 2010; VOLTOLINI; SANTOS 2011; PEREIRA ET AL. 2013; SANTOS-SILVA ET AL. 2014; VIEIRA ET AL. 2017). Dentre esses caracteres, destacam-se as escamas peltadas, características da família, cuja evolução está relacionada com a redução estrutural e funcional do sistema radicular e com o desenvolvimento dos tecidos parenquimáticos e de suporte, e da hipoderme aquífera que armazena água no mesofilo (TOMLINSON 1969; BRAGA 1977). Já as raízes e o caule apresentam estrutura mais constante na família, como a presença de velame, córtex heterogêneo e cilindro vascular poliarco com células esclerenquimáticas na medula das raízes, e feixes vasculares com distribuição aleatória no caule (TOMLINSON 1969).

As escamas peltadas e o parênquima clorofiliano das folhas, a organização das folhas formando um tanque armazenador de água e a presença de velame nas raízes são as principais características que permitiram a evolução da forma de vida rupícola e epifítica na família.

Desenvolvimento de frutos em Bromelioideae

Em relação aos frutos, apesar da importância dos mesmos para o reconhecimento de subfamílias e da forma de dispersão (SMITH; DOWNS 1974, 1977, 1979; SMITH; TILL 1998; BENZING 2000), são poucos os estudos que descrevem sua ontogenia (FAGUNDES; MARIATH 2010; SANTOS-SILVA ET AL. 2015; THADEO ET AL. 2015). Dentre esses estudos, destaca-se aquele de Fagundes e Mariath (2010) que estudaram espécies de *Aechmea*, *Billbergia* (Bromelioideae), *Dyckia* Schult. & Schult.f., *Pitcairnia* L'Hér (Pitcairnioideae), *Tillandsia* L. e *Vriesea* (Tillandsioideae), relacionando a estrutura do fruto com a deiscência: cápsulas de Pitcairnioideae e Tillandsioideae exibem linhas de deiscência pré-determinadas enquanto que em Bromelioideae os frutos são indeiscentes pela fusão de tecidos carpelares e não carpelares. Em Bromelioideae parece ocorrer a redução de tecidos esclerenquimatosos, os quais se relacionam com a indeiscência de seus frutos (FAGUNDES; MARIATH 2010). Nas outras subfamílias estudadas células lignificadas ocorrem no exocarpo, mesocarpo e endocarpo em frutos de Tillandsioideae e no exocarpo ou no mesocarpo e endocarpo em frutos de Pitcairnioideae (FAGUNDES; MARIATH 2010; SANTOS-SILVA ET AL. 2015).

No estudo recente de Thadeo et al. (2015), analisou-se a ontogenia de frutos carnosos de monocotiledôneas, incluindo uma espécie de Bromelioideae, *Aechmea aquilega* (Salisb.) Griseb. Segundo Thadeo et al. (2015), frutos carnosos tiveram várias origens independentes nas monocotiledôneas, inclusive em Poales. No entanto, pouco se sabe sobre a ontogenia e

anatomia dos frutos carnosos em Bromeliaceae e estudos são necessários para que se possa entender sua estrutura.

Estrutura da semente e desenvolvimento das plântulas

Tradicionalmente, as sementes de Bromeliaceae são apontadas como ótimas ferramentas para a circunscrição de subfamílias, além de suas características estarem relacionadas ao modo de dispersão. Tillandsioideae apresenta sementes filiformes e com apêndices plumosos, enquanto que em Pitcairnioideae s.l. as sementes podem ser discóides ou aladas, indicando dispersão pelo vento em ambas as subfamílias (MÜLLER 1895; SMITH; DOWNS 1974, 1977; VARADARAJAN; GILMARTIN 1988; SMITH; TILL 1998; BENZING 2000). As Bromelioideae, entretanto, possuem sementes com envoltório mucilaginoso, usualmente denominado de sarcotesta (Smith; Till 1998), associado à dispersão zoocórica (SMITH; DOWNS 1974, 1979; VARADARAJAN; GILMARTIN 1988; SMITH; TILL 1998; BENZING 2000). Em relação à ontogenia das sementes, essa foi estudada em espécies de Tillandsioideae cujos apêndices plumosos se formam pelo alongamento e posterior separação das células da testa (SZIDAT 1922; PALACÍ ET AL. 2004). Para Pitcairnioideae s.l. também foi discutido que o aspecto morfológico mais variável de suas sementes (nuas, aladas ou caudadas) se deve à estrutura da testa (VARADARAJAN; GILMARTIN 1988). Já para Bromelioideae foi hipotetizado que o envoltório mucilaginoso das sementes deve desintegrar no interior dos frutos, fazendo parte da suculência dos mesmos (SZIDAT 1922; SMITH; DOWNS 1974; BENZING 2000); desta forma, o envoltório na semente madura seria formado apenas pelo tégmen. O envoltório mucilaginoso também tem sido associado com a função de proteção das sementes, evitando o dessecamento das mesmas no ambiente (SILVA; SCATENA 2011). Nesse sentido, os constituintes das células desse tecido merecem ser investigados para uma posterior comparação com a dispersão das sementes ou com sua capacidade de retenção de água. Seguindo a segunda hipótese, já foi relatado por Wester e Zotz (2011) que um substrato mais estável e úmido permite maiores taxas de germinação e de desenvolvimento de plântulas de *Catopsis sessiflora* (Ruiz & Pav.) Mez (Tillandsioideae).

Abaixo da testa, as sementes maduras de Bromeliaceae apresentam duas camadas no tégmen, constituindo o exotégmen com células de paredes espessadas e o endotégmen armazenando compostos fenólicos no interior de suas células (SZIDAT 1922; SMITH; DOWNS 1974; PALACÍ ET AL. 2004; MAGALHÃES; MARIATH 2012; PRADO ET AL.

2014). Apesar da estrutura uniforme desse tecido, em relação ao número de camadas, o grau de espessamento de parede de suas células pode ser importante para o reconhecimento de gêneros (BENZING 2000).

As sementes de Bromeliaceae são, na sua maioria, albuminosas, com endosperma diferenciado na camada de aleurona, adjacente ao envoltório seminal, e no parênquima armazenador de amido (SZIDAT 1922; SMITH; DOWNS 1974; BENZING 2000; PALACÍ ET AL. 2004; MAGALHÃES; MARIATH 2012; PRADO ET AL. 2014).

O embrião nas Bromeliaceae ocupa, geralmente, 1/3 da semente e é diferenciado em cotilédone e eixo hipocótilo-radicular (MÜLLER 1895; BILLINGS 1904; SZIDAT 1922; SMITH; DOWNS 1974; BENZING 2000; SCATENA ET AL. 2006; MENDES ET AL. 2010; MAGALHÃES; MARIATH 2012; PRADO ET AL. 2014). Durante a germinação o embrião se desenvolve e promove a ruptura do envoltório seminal (TILLICH 2007).

A germinação dos representantes de Tillandsioideae parece ser marcada pelo desenvolvimento do cotilédone (MÜLLER 1895; SCATENA ET AL. 2006; PEREIRA ET AL. 2008, 2009; SILVA; SCATENA 2011), enquanto que em representantes de Bromelioideae e Pitcairnioideae s.l. ocorre primeiramente o desenvolvimento da raiz primária (MÜLLER 1895; PEREIRA 1988; BENZING 2000; MANTOVANI; IGLESIAS 2005; SCATENA ET AL. 2006; TILLICH 2007; PEREIRA ET AL. 2008, 2009, 2010; SILVA; SCATENA 2011). Dentre esses estudos, destaca-se o trabalho de Tillich (2007), que descreve não apenas para Bromeliaceae, mas para Poales em geral, a estrutura do cotilédone durante o desenvolvimento pós-seminal. Segundo esse autor, a porção superior do cotilédone (hiperfilo) de Bromeliaceae se mantém aderida ao endosperma, com função haustorial. Já a porção basal (hipofilo) é mais variável, podendo ser modificada em uma bainha pouco desenvolvida, ou com um lobo mediano (hipofilo compacto), ou como uma estrutura laminar (hipofilo laminar). Outro trabalho importante é o de Pereira (1988), que descreve o desenvolvimento pós-seminal de várias espécies de Bromelioideae, comparando a morfologia de plântulas entre os gêneros, como por exemplo, para *Neoregelia*, cujas espécies possuem diferentes formas de vida e crescem em diferentes fitofisionomias (BFG 2015), sendo um gênero-chave para se investigar as adaptações dos indivíduos em estágios juvenis.

As modificações durante a transição entre os estágios de desenvolvimento da planta são importantes para o estabelecimento de Bromeliaceae em diferentes ecossistemas. Sabe-se, por exemplo, que as folhas jovens de *Tillandsia deppeana* Steud. são mais densamente cobertas por tricomas do que as dos indivíduos adultos, sendo tolerantes a longos períodos de seca (ADAMS; MARTIN 1986). Isso mostra que alguns caracteres estruturais estão

envolvidos com o desenvolvimento e estabelecimento das plântulas e podem indicar influências do habitat na seleção de caracteres morfológicos e anatômicos durante o desenvolvimento pós-seminal. Um ponto que ainda permanece com poucas informações para a família se refere à anatomia dos órgãos das plântulas, cujo desenvolvimento envolve processos de divisão e alongamento celular, diferenciação dos tecidos e órgãos, os quais são extremamente dependentes da dinâmica dos componentes da parede celular durante a ontogênese vegetal (ALBERSHEIM ET AL. 2011). Assim, elucidar esses processos mostra-se essencial para o entendimento da estrutura do corpo da planta e suas modificações/adaptações ao longo do desenvolvimento.

Estrutura geral da tese e apresentação dos capítulos

Pelo conjunto de fatores aqui apresentados quanto à dificuldade no reconhecimento de espécies, e daqueles que são úteis para o entendimento sobre a dispersão e o estabelecimento de suas espécies, essa tese foi organizada em quatro capítulos:

- Capítulo 1. Anatomy of the vegetative organs, inflorescence axis and pedicel in the *Neoregelia bahiana* complex (Bromeliaceae): taxonomic and ecological importance

Nesse capítulo foram estudadas 12 populações ao longo da Cadeia do Espinhaço, buscando descrever as variações morfológicas de raiz, estolho, folhas, eixo da inflorescência e pedicelo de seus representantes em condições naturais e em cultivo. Identificou-se um conjunto de caracteres que delimitam a espécie (maior parte das populações estudadas), enquanto que caracteres exclusivos para apenas três populações mostraram-se úteis para a delimitação destas.

- Capítulo 2. Variações morfológicas e anatômicas de raiz, folha, eixo da inflorescência e bráctea no complexo *Vriesea oligantha* (Bromeliaceae): perspectivas para a taxonomia e aspectos adaptativos

Nesse capítulo foram estudadas 17 populações ao longo da Cadeia do Espinhaço, buscando descrever as variações morfológicas de raiz, folhas, eixo da inflorescência e brácteas de seus representantes em condições naturais e em cultivo. Os caracteres com valor diagnóstico foram

submetidos à análise de similaridade entre as populações e indicam a existência de mais de um táxon.

- Capítulo 3. Aspectos estruturais da semente, germinação e desenvolvimento pós-seminal em *Neoregelia bahiana* (Bromeliaceae): entendendo o desenvolvimento das plântulas

Já nesse capítulo, sabendo da ampla variação morfológica e distribuição geográfica de *N. bahiana*, sementes de duas de suas populações foram colocadas para germinar e as etapas do desenvolvimento pós-seminal foram descritas. Adicionalmente, a anatomia e o desenvolvimento dos órgãos das plântulas, incluindo análises imunohistoquímicas, foram realizadas a fim de contribuir com o entendimento sobre o estabelecimento das plântulas.

- Capítulo 4. Seed development and its relation to fruit structure in species of Bromelioideae (Bromeliaceae) with fleshy fruits

Por fim, nesse capítulo foi estudado o desenvolvimento de frutos e sementes de três espécies de Bromelioideae. Os resultados foram discutidos em um panorama evolutivo, taxonômico e ecológico.

Referências bibliográficas

- ADAMS, W. W.; MARTIN, C.; E. Physiological consequences of changes in life form of the Mexican epiphyte *Tillandsia deppeana* (Bromeliaceae). Oecologia, v. 70, p. 298-304, 1986
- ALBERSHEIM, P.; DARVILL, A.; ROBERTS, K.; SEDEROFF, A.; STAEHELIN, A. Plant Cell Walls. New York: Garland Science, Taylor and Francis Group, 2011.
- ALMEIDA, V. R.; COSTA, A. F.; MANTOVANI, A.; GONÇALVES-ESTEVEZ, V.; ARRUDA, R. C. O.; FORZZA, R. C. Morphological phylogenetics of *Quesnelia* (Bromeliaceae, Bromelioideae). Systematic Botany, v. 34, p. 660-672, 2009.
- AOYAMA, E. M.; SAJO, M. G. Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). Brazilian Journal of Botany, v. 26, p. 461-473, 2003.
- APG IV. Na update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society, v. 181, p. 1-20, 2016.
- BENZING, D. H.; SEEMANN, J.; RENFROW, A. The foliar epidermis in Tillandsioideae (Bromeliaceae) and its role in habitat selection. American Journal of Botany, v. 65, p. 359-365, 1978.
- BENZING, D. H. Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation. USA: Cambridge University Press, 2000.
- BFG – THE BRAZIL FLORA GROUP. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. Rodriguésia, v. 66, p. 1085-1113, 2015.
- BILLINGS, F. H. A study of *Tillandsia usneoides*. Botanical Gazette, v. 38, p. 99-121, 1904.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; MUASYA, A. M.; LINDER, H. P. A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. Botanical Journal of the Linnean Society, v. 175, p. 4-16, 2014.
- BRAGA, M. M. N. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. Acta Amazonica, v. 7, p. 5-73. 1977.
- BROWN, G. K.; GILMARTIN, A. J. Stigma types in Bromeliaceae – a systematic survey. Systematic Botany, v. 14, p. 110-132, 1989a.
- BROWN, G. K.; GILMARTIN, A. J. Cromossomes number in Bromeliaceae. American Journal of Botany, v. 76, p. 657-665, 1989b.
- Fagundes, N. F.; Mariath, J. E. A. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. Acta Botanica Brasilica, v. 24, p. 765-779, 2010.

- FARIA, A. P. G.; VIEIRA, A. C. M.; WENDT, T. Leaf anatomy and its contribution to the systematics of *Aechmea* subgenus *Macrochordion* (de Vriese) Baker (Bromeliaceae). Anais da Academia Brasileira de Ciências, v. 84, p. 961-971, 2012.
- FRESCHI, L.; TAKAHASHI, C. A.; CAMBUI, C. A.; SEMPREBOM, T. R.; CRUZ, A. B.; MIOTO, P. T.; VERSIEUX, L. M.; CALVENTE, A.; LATANSIO-AIDAR, S. R.; AIDAR, M. P. M.; MERCIER, H. Specific leaf areas of the tank bromeliad *Guzmania monostachia* perform distinct functions in response to water shortage. Journal of Plant Physiology, v. 167, p. 526–533, 2010.
- GIVNISH, T. J.; MILLAM, K. C.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data. Aliso, v. 23, p. 3-26, 2007.
- GOMES-DA-SILVA, J.; VARGENS, F. A. C.; ARRUDA, R. C. O.; COSTA, A. F. A morphological cladistic analysis of the *Vriesea corcovadensis* group (Bromeliaceae: Tillandsioideae), with anatomical descriptions: new evidence of the non-monophyly of the genus. Systematic Botany, v. 37, p. 641-654, 2012.
- HORRES, R.; SCHULTE, K.; WEISING, K.; ZIZKA, G. Systematics of Bromelioideae (Bromeliaceae) – Evidence from molecular and anatomical studies. Aliso, v. 23, p. 27-43, 2007.
- JACQUES-FELIX, H. The discovery of a bromeliad in Africa: *Pitcairnia feliciana*. Selbyana, v. 21, p. 118-124, 2000.
- LEME, E. M. C. Canistropsis. Bromélias da Mata Atlântica. Rio de Janeiro: GMT Editores Ltda, 1998.
- LOESCHEN, V. S.; MARTIN, C. E.; SMITH, M.; EDER, S. L. Leaf Anatomy and CO₂ recycling during crassulacean acid metabolism in twelve epiphytic species of *Tillandsia* (Bromeliaceae). International Journal of Plant Sciences, v. 154, p. 100-106, 1993.
- LUTHER H. An alphabetical list of bromeliad binomials. 14th ed. The Bromeliad Society International. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota & Bromeliad Society International, 2014.
- MAGALHÃES, R. I.; MARIATH, J. E. A. Seed morphoanatomy and its systematic relevance to Tillandsioideae (Bromeliaceae). Plant Systematics and Evolution, v. 298, p. 1881-1895, 2012.

- MANTOVANI, A.; IGLESIAS, R. R. Quando aparece a primeira escama? Estudo comparativo sobre o surgimento de escamas de absorção em três espécies de bromélias terrestres de restinga. Rodrigésia, v. 56, p. 73-84, 2005.
- MARTINELLI, G.; VIEIRA, C. M.; GONZALES, M.; LEITMAN, P.; PIRATININGA, A.; COSTA, A. F.; FORZZA, R. C. Bromeliaceae da Mata Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. Rodriguésia, v. 59, p. 209-258, 2008.
- MENDES, S. P.; COSTA, C. G.; TONI, K. L. G. Embryo development of *Dyckia pseudococcinea* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae), an endangered Brazilian species. Australian Journal of Botany, v. 58, p. 485-492, 2010.
- MONTEIRO, R. F.; FORZZA, R. C.; MANTOVANI, A. Leaf structure of *Bromelia* and its significance for the evolution of Bromelioideae (Bromeliaceae). Plant Systematics and Evolution, v. 293, p. 53-64, 2011.
- MÜLLER F. Die Keimung einiger Bromeliaceen. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft, v. 13, p. 75-182, 1895.
- PALACÍ, C. A.; BROWN, G. K.; TUTHILL, D. E. The seeds of *Catopsis* (Bromeliaceae: Tillandsioideae). Systematic Botany, v. 29, p. 518-527, 2004.
- PEREIRA, T. S. Bromelioideae (Bromeliaceae): Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de algumas espécies. Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, v. 29, p. 115-154, 1988.
- PEREIRA, A. R.; PEREIRA, T. S.; RODRIGUES, A. S.; ANDRADE, A. C. S. Morfologia de sementes e do desenvolvimento pós-seminal de espécies de Bromeliaceae. Acta Botanica Brasilica, v. 22, p. 1150-1162, 2008.
- PEREIRA, A. R.; ANDRADE, A. C. S.; PEREIRA, T. S.; FORZZA, R. C.; RODRIGUES, A. S. Comportamento germinativo de espécies epífitas e rupícolas de Bromeliaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. Revista Brasileira de Botânica, v. 32, p. 827-838, 2009.
- PEREIRA, A. R.; ANDRADE, A. S. C.; PEREIRA, T. S.; FORZZA, R. C.; RODRIGUES, A. S. Morphological aspects of seed, germination and storage of *Pitcairnia albiflos* (Bromeliaceae). Seed Science and Technology, v. 38, p. 79-87, 2010.
- PEREIRA, T. A. R.; SILVA, L. C.; AZEVEDO, A. A.; FRANCINO, D. M. T.; COSER, T. S.; PEREIRA, J. D. Leaf morphoanatomical variations in *Billbergia elegans* and *Neoregelia mucugensis* (Bromeliaceae) exposed to low and high solar radiation. Botany, v. 91, p. 327-334, 2013.

- PIERCE, S.; MAXWELL, K.; GRIFFITHS, H.; WINTER, K. Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae. American Journal of Botany, v. 88, p. 1371-1389, 2001.
- PITTENDRIGH, C. S. The bromeliad-*Anopheles*-malaria complex in Trinidad. I - the bromeliad flora. Evolution, v. 2, p. 58-89, 1948.
- PRADO, J. P. C.; SCHIMIDT, E. C.; STEINMACHER, D. A.; GUERRA, M. P.; BOUZON, Z. L.; VESCO, L. L. D.; PESCADOR, R. Seed morphology of *Vriesea friburguensis* var. *paludosa* L. B. Sm. (Bromeliaceae). Hoehnea, v. 41, p. 553-562, 2014.
- PROENÇA, S. L.; SAJO, M. G. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. Acta Botanica Brasilica, v. 18, p. 319-331, 2004.
- PROENÇA, S. L.; SAJO, M. G. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. Acta Botanica Brasilica, v. 21, p. 657-673, 2007.
- REINERT, F.; MEIRELLES, S. T. Water acquisition strategy shifts in the heterophyllous saxicolous bromeliad, *Vriesea geniculata* (Wawra) Wawra. Selbyana, v. 14, p. 80-88, 1993.
- ROBINSON, H. A monograph on foliar anatomy of the genera *Connelia*, *Cottendorfia*, and *Navia* (Bromeliaceae). Smithsonian Contributions to Botany, v. 2, p. 1-41, 1969.
- RUNDEL, P. W.; DILLON, M. O. Ecological patterns in the Bromeliaceae of the lomas formations of coastal Chile and Peru. Plant Systematics and Evolution, v. 212, p. 261-278, 1998.
- SAJO, M. G.; MACHADO, S. R.; CARMELLO-GUERREIRO, S. M. Aspectos estruturais de folhas de bromélias e suas implicações no agrupamento de espécies. In: LEME, E. M. C. (ed). Canistropsis. Bromélias da Mata Atlântica. Rio de Janeiro: GMT Editores Ltda, pp. 102-111, 1998.
- SAJO, M. G.; RUDALL, P. J.; PRYCHID, C. J. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. Plant Systematics and Evolution, v. 247, p. 215-231, 2004.
- SANTOS-SILVA, F.; SARAIVA, D. P.; MONTEIRO, R. F.; PITA, P.; MANTOVANI, A.; FORZZA, R. C. Invasion of the South American dry diagonal: What can the leaf anatomy of Pitcairnioideae (Bromeliaceae) tell us about it? Flora, v. 208, p. 508-521, 2014.
- SANTOS-SILVA, F.; MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. A. Capsule structure in three species of *Dyckia* (Bromeliaceae): ontogenetic and taxonomic issues. Journal of the Torrey Botanical Society, v. 142, p. 249-257, 2015.

- SANTOS-SILVA, F.; VENDA, A. K. L.; HALLBRITTER, H. M.; LEME, E. M. C.; MANTOVANI, A.; FORZZA, R. C. Nested in chaos: insights on the relations of the “Nidularioid Complex” and the evolutionary history of *Neoregelia* (Bromelioideae-Bromeliaceae). Brittonia, v. 69, p. 133-147, 2017.
- SCATENA, V. L.; SEGECIN, S. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. Brazilian Journal of Botany, v. 28, p. 635-649, 2005.
- SCATENA, V. L.; SEGECIN, S.; COAN, A. I. Seed morphology and post-seminal development of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from the “Campos Gerais”, Paraná, Southern Brazil. Brazilian Archives of Biology and Technology, v. 49, p. 945-951, 2006.
- SILVA, I. V.; SCATENA, V. L. Morfologia de sementes e de estádios iniciais de plântulas de espécies de Bromeliaceae da Amazônia. Rodriguésia, v. 62, p. 263-272, 2011.
- SMITH, L. B. Geographical evidence on the lines of evolution in the Bromeliaceae. Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie, v. 66, p. 446-468, 1934.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica Monograph, v. 14, p. 1-658, 1974.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Tillandsioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica Monograph, v. 14, p. 663-1492, 1977.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Bromelioideae (Bromeliaceae). Flora Neotropica Monograph, v. 14, p. 1493-2142, 1979.
- SMITH, L. B.; Till, W. Bromeliaceae. In: KUBITZKI, K. (ed.). The families and genera of vascular plants, v. 4, Berlin: Springer, pp. 74-99, 1998.
- SOUZA, V. C.; LORENZI, H. Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III. 3. ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, 2012.
- SZIDAT L. Die Samen der Bromeliaceen in ihrer Anpassung an den Epiphytismus. Botanisches Archiv, v. 1, p. 29-46, 1922.
- THADEO, M.; HAMPILOS, K. E.; STEVENSON, D. W. Anatomy of fleshy fruits in the monocots. American Journal of Botany, v. 102, p. 1-23, 2015.
- TILLICH, H. J. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons). Annals of Botany, v. 100, p. 1413-1429, 2007.
- TOMLINSON, P. B. III Commelinales-Zingiberales. In: METCALFE, C. R. (ed.), Anatomy of the monocotyledons. Clarendon Press, pp. 193-294, 1969.

- VARADARAJAN, G. S.; GILMARTIN, A. J. Seed morphology of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and its systematic implications. American Journal of Botany, v. 75, p. 808-818, 1988.
- VERSIEUX, L. M.; WENDT, T.; LOUZADA, R. B.; WANDERLEY, M. G. L. Bromeliaceae da Cadeia do Espinhaço. Megadiversidade, v. 4, p. 99-110, 2008.
- VERSIEUX, L. M.; ELBL, P. M.; WANDERLEY, M. G. L.; MENEZES, N. L. *Alcantarea* (Bromeliaceae) leaf anatomical characterization and its systematic implications. Nordic Journal of Botany, v. 28, p. 385-397, 2010.
- VIEIRA, E. A.; SILVA, K. R.; ORIANI, A.; MORO, C. F.; BRAGA, M. R. Mechanisms of desiccation tolerance in the bromeliad *Pitcairnia burchellii* Mez: biochemical adjustments and structural changes. Plant Physiology and Biochemistry, v. 121, p. 21-30, 2017.
- VOLTOLINI, C. H.; SANTOS, M. Variações na morfoanatomia foliar de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *Lindenii* (Bromeliaceae) sob distintas condições ambientais. Acta Botanica Brasilica, v. 25, p. 2-10, 2011.
- WESTER, S.; ZOTZ, G. Seed comas of bromeliads promote germination and early seedling growth by wick-like water uptake. Journal of Tropical Ecology, v. 27, p. 115-119, 2011.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Com base no que foi apresentado e discutido a partir dos nossos resultados e de informações disponíveis na literatura, destacamos aqui nossas principais conclusões sobre os temas abordados. Os resultados apresentados levantaram questões a serem investigadas posteriormente, que também são indicadas nesse tópico, visando contribuir com o conhecimento de Bromeliaceae.

- *Morfologia e anatomia dos complexos de espécies:*
 - Em *Neoregelia bahiana*, do ponto de vista anatômico, apenas as folhas se mostram importantes para a taxonomia. Dentre os caracteres destacam-se: arranjo das escamas na face abaxial da lâmina, número de camadas da epiderme aquífera na face adaxial, formato da margem foliar e comprimento das calotas de fribas nos feixes vasculares;
 - Apesar dos caracteres diagnósticos para as populações (caracteres qualitativos), as folhas de *N. bahiana* mostram uma maior plasticidade (variações no comprimento, largura e coloração e na dimensão dos canais de ar no mesofilo, relacionadas ao ambiente), o que corrobora o conhecimento já disponível na literatura quanto à maior capacidade adaptativa das folhas de Bromelioideae e ressalta a importância de se analisar diferentes amostras, de diferentes populações, de indivíduos submetidos a diferentes condições ambientais;
 - Em *Vriesea oligantha* a presença de feixes de fibras subepidérmicos na região central da lâmina foi a única característica anatômica importante para separar as populações de Minas Gerais daquelas da Bahia. Os poucos caracteres diagnósticos observados evidenciam maior uniformidade entre as folhas de *Vriesea*;
 - A forma e constituição anatômica da margem do limbo, caracteres já usados em trabalhos anteriores para diferenciar as espécies, mostraram ter variação infrapopulacional e, portanto, não são úteis para a taxonomia desse complexo;
 - Do ponto de vista taxonômico, nossos resultados indicam a presença de mais de um táxon em cada complexo. Ressalta-se que em *V. oligantha* são descritas três espécies constituindo este complexo, mas a análise de similaridade indicou quatro grupos morfologicamente distintos pelas folhas;
 - A anatomia da raiz e do caule nos dois complexos apresenta maior uniformidade entre suas populações e quando comparada a de outros gêneros já estudados, indica que a estrutura anatômica desses órgãos é mais uniforme na família como um todo;

- O eixo da inflorescência, apesar do mesmo tipo de organização anatômica, mostra adaptações distintas quanto ao suporte das flores e frutos nos gêneros estudados: aerênquima em *Neoregelia* (que apresenta eixo curto, imerso na roseta de folhas) e periciclo com células esclerenquimáticas em *Vriesea* (cujo eixo é alongado, elevando a inflorescência bem acima da roseta de folhas).

- *Estrutura e desenvolvimento do fruto:*

- A estrutura dos frutos apresentando vários feixes vasculares no pericarpo indica a fusão de tecidos carpelares e não carpelares;
- Nas espécies estudadas o desenvolvimento do pericarpo se mostrou uniforme, apenas com as células do exocarpo e parte do mesocarpo apresentando algum grau de espessamento de parede, indicando que os frutos são bagas verdadeiras;
- *Aechmea bromelifolia* possui maior espessamento do exocarpo nos frutos maduros, do ápice para a base, bem como a presença de escamas e estômatos na porção apical dos frutos; essas características se relacionam com a disposição das flores na inflorescência;
- As mudanças estruturais dos nectários septais quanto ao espessamento de parede do tecido secretor durante a maturação dos frutos indica que a produção de néctar ocorre apenas em estágios anteriores (flor em antese);
- O obturador é funcional em frutos jovens e maduros, secretando substâncias para o interior dos lóculos, e deve contribuir com a suculência dos frutos em conjunto com o mesocarpo;
- A presença de lenticelas no pericarpo, como observado em *N. bahiana*, é característica inédita para Bromeliaceae e provavelmente está relacionada com o desenvolvimento dos frutos imersos no tanque armazenador de água.

- *Estrutura e desenvolvimento da semente:*

- O envoltório mucilaginoso de *N. bahiana* é rico em compostos pécticos na parede celular de suas células e deve reter água para a embebição da semente;
- O envoltório mucilaginoso corresponde à testa, pois tem origem do tegumento externo do óvulo. Tanto o aspecto mucilaginoso das sementes, quanto a suculência dos frutos em estágios finais de desenvolvimento se relacionam com a dispersão zoocórica.

- Durante o desenvolvimento, a semente se alonga longitudinalmente e o envoltório seminal inicia sua diferenciação muito precocemente, em relação ao desenvolvimento do embrião;
- O espessamento de parede das células do exotégmen é importante para a taxonomia. *Neoregelia bahiana* distingue-se das demais espécies estudadas quanto à presença de paredes anticlinais com espessamento celulósico;
- A morfologia das células do tegmento interno do óvulo na região micropilar e sua diferenciação tardia durante o desenvolvimento da semente estão relacionadas com a germinação de Bromelioideae, que ocorre a partir da ruptura da semente madura nessa região;
- O embrião é diferenciado na semente madura e apresenta variações de tamanho em relação ao tamanho da semente nos indivíduos de Bromelioideae;
- O suspensor é persistente e reduzido na semente madura, estágio em que o embrião já apresenta coifa protegendo o meristema apical radicular.

- *Desenvolvimento pós-seminal e anatomia das plântulas:*

- Nossos resultados indicam que a germinação em Bromelioideae envolve o desenvolvimento da raiz primária e, principalmente, do hipocótilo no interior da semente;
- Durante a germinação as camadas de aleurona na porção micropilar possuem atividade meristemática, acompanhando o desenvolvimento do embrião e protegendo o ápice radicular. Análises imunocitoquímicas confirmam a funcionalidade dessas células na região micropilar em relação a outras partes da semente;
- O cotilédone diferencia-se na bainha, região de alongamento e porção haustorial. Essa região de alongamento foi aqui descrita como fanerômero;
- A anatomia dos órgãos das plântulas de Bromeliaceae é descrita pela primeira vez. Demonstramos que as raízes adventícias se originam do hipocótilo ou do epicótilo e, dependendo da origem, diferem anatomicamente;
- O colar de rizóides é a região de transição entre a raiz primária e o eixo caulinar, mostrando a polarização do xilema para formar o único feixe do hipocótilo;
- A estrutura anatômica dos órgãos vegetativos das plântulas mostrou-se diferente daquela dos indivíduos adultos de *N. bahiana*, o que ilustra a heteroblastia na família e indica diferentes respostas fisiológicas;
- A imunocitoquímica foi importante para entender processos de diferenciação e função dos órgãos, como por exemplo, a diferenciação da bainha cotiledonar e do hipocótilo, com a

função de reserva em plântulas de Bromeliaceae. Esse tipo de análise também complementa o conhecimento sobre a diferenciação de órgãos em monocotiledôneas, de uma forma geral, devido aos poucos estudos nessa área.

- *Perspectivas de estudos futuros:*

- Analisar a anatomia floral em cada complexo de espécie estudado, a fim de subsidiar trabalhos seguintes de revisão taxonômica dessas espécies;
- Estudar as variações das folhas entre os estágios de planta jovem até a planta adulta para um melhor entendimento sobre o estabelecimento da estrutura anatômica foliar em Bromeliaceae. Esses resultados serão importantes para relacionar aspectos morfológicos e fisiológicos durante o estabelecimento dos indivíduos em substratos e condições ambientais;
- Ampliar os estudos anatômicos e de desenvolvimento de frutos de Bromeliaceae, devido à escassez de estudos para a família, especialmente com representantes de linhagens basais, como Brocchinioideae, que também possui flores epíginas, a fim de entender sua evolução na família;
- Avaliar se a testa mucilaginosa influencia no tempo de germinação e desenvolvimento das plântulas de Bromelioideae;
- Analisar comparativamente a anatomia das sementes e desenvolvimento pós-seminal em espécies de outras subfamílias, para entender as variações e sua relação com a biologia/ecologia das espécies.

Considerando a grande diversidade morfológica de Bromeliaceae e de ambientes e habitats em que suas espécies ocorrem, ainda há muito o que se explorar para melhor conhecimento dessa família, tão rica e representativa da flora brasileira.