

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA
ÊNFASE EM ANATOMIA VEGETAL**

TAINÁ SCHÜRER

**ANATOMIA E ONTOGENIA DE FRUTOS EM BROMELIOIDEAE
(BROMELIACEAE JUSS.)**

Porto Alegre

2023

TAINÁ SCHÜRER

**ANATOMIA E ONTOGENIA DE FRUTOS EM BROMELIOIDEAE
(BROMELIACEAE JUSS.)**

Dissertação apresentada como requisito parcial
para obtenção do título de Mestre em Botânica
com ênfase em Anatomia Vegetal na
Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

Orientadora: Sofia Aumond Kuhn

Porto Alegre

2023

Dedico esta dissertação de mestrado à minha amada família, cujo apoio e encorajamento ao longo dos anos foram fundamentais para o meu percurso profissional.

AGRADECIMENTOS

À minha querida orientadora Profa. Dra. Sofia Aumond Kuhn, por todos os ensinamentos e pelo companheirismo que me proporcionou ao longo do meu mestrado. Durante esses anos de pesquisa, pude contar com sua sabedoria, paciência e apoio incondicional que me motivaram constantemente nos momentos mais desafiadores. Suas orientações claras e sua disposição em compartilhar seu conhecimento foram essenciais para que eu pudesse desenvolver meu mestrado da melhor maneira possível. Além disso, sua capacidade de compreender minhas dúvidas e preocupações, e de oferecer soluções construtivas, tornaram esta jornada acadêmica muito mais enriquecedora. Por fim, quero ressaltar que seu entusiasmo pela pesquisa e pelo aprendizado é inspirador, e tenho a sorte de tê-la como minha mentora.

Agradeço à minha família, Ilma Adelaide Ristow Schürer, Milton Schürer e irmãos Roger Schürer e Vagner Schürer, pela presença e suporte em toda a minha jornada acadêmica para que eu conseguisse enfrentar os desafios e alcançar essa conquista. Durante esses anos de estudo, houve momentos de intensa pressão, longas noites de estudo e inúmeras dúvidas, no entanto, em cada um desses momentos, eu sabia que podia contar com vocês. Vocês são minha rede de segurança, minha fonte de força e meu porto seguro e saber que tinha uma família tão incrível ao meu lado me deu a confiança necessária para seguir em frente, mesmo nos momentos mais desafiadores. Agora, ao concluir meu mestrado, quero compartilhar esse sucesso com vocês. Hoje eu sei que cada diploma, cada nota boa e cada conquista acadêmica são resultados não apenas do meu esforço, mas também do apoio incansável que recebi de vocês.

Aos meus colegas de laboratório Henrique Mallmann Büneker, José Fernando Richit, Patrícia Gentz, Pedro Schwambach de Almeida, Rhaniel Nicholas Lisowski Gonçalves, Roberta Maidana, pela amizade e ajuda durante todo o meu mestrado. Gostaria de agradecer também à Vitória Estivalet Machado pelo incessante trabalho, cuidado e ajuda, não só com as minhas, mas com todas as espécies do Bromeliário da casa de vegetação do LAVeG. Quero estender um agradecimento especial ao colega e amigo Jordano Dorval Tavares de Carvalho por seu comprometimento inabalável e pelos inestimáveis ensinamentos e ajuda nas análises da pesquisa e na escrita. Também gostaria de deixar um agradecimento especial à minha colega e

amiga Maria Carine Nunes da Silva, por sempre estar ao meu lado, principalmente em momentos de desafio e pressão, oferecendo conforto, incentivo e palavras de ânimo. Sua empatia e compreensão demonstraram uma verdadeira amizade e solidariedade que aqueceram meu coração nos momentos mais difíceis e fizeram uma diferença significativa em minha vida.

À equipe LAVeg, com destaque para a coordenadora do laboratório, Profa. Dra. Alexandra Antunes Mastroberti, e a técnica do laboratório, Dra. Juciana Clarice Cazarolli, pela ajuda fundamental que tornou viável a execução do meu trabalho no laboratório. Aos docentes do LAVeg, minha sincera gratidão pelos valiosos ensinamentos e pelo apoio ao longo dos anos do meu mestrado.

À Universidade Federal do Rio Grande do Sul e ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da UFRGS, que tornaram possível a concepção e realização deste projeto de pesquisa.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de pesquisa, que se mostrou imprescindível para a concretização deste trabalho.

Ao Jardim Botânico de Porto Alegre, em particular a Dra. Natividade Ferreira Fagundes, pela disponibilidade da coleção viva de Bromeliaceae e pela autorização concedida para a coleta de material.

Ao Sr. Jones Caldas da Silva, pelo acesso à sua notável coleção viva particular e pela grande receptividade e generosidade que recebi durante meu mestrado, além de compartilhar conhecimentos sobre a fascinante família Bromeliaceae.

Ao Sr. Elton Martinez Carvalho Leme, pelo acesso à maior coleção de bromélias do mundo, o Refúgio dos Gravatás, e pela sua calorosa acolhida e afeto que experimentei durante a visita.

Agradeço os queridos amigos que fiz na Botânica, Aline de Mello Zevieski, Catherine Guzatti de Pelegrin, Francieli Peter da Silveira, Julia Gabriele Dani, Patrícia Steiner Sperotto e Rubia Cristina Sonogo, os quais levarei para sempre em minha memória, pois enriqueceram significativamente essa minha bela jornada acadêmica.

Resumo

Bromelioideae é a única subfamília de Bromeliaceae a apresentar frutos carnosos. Esses frutos apresentam uma incrível diversidade estrutural, de cores e de texturas nas diferentes linhagens de Bromelioideae, que provavelmente, está associado a estratégias de dispersão específicas. Essa subfamília é dividida em dois grandes grupos, sustentados por análises morfológicas e moleculares, Bromelioideae núcleo, incluindo espécies que apresentam suas folhas em formato de tanque e, Bromelioideae sem tanque, integrando linhagens sem tal conformação. A análise morfoanatômica e ontogenética dos frutos é importante no fornecimento de dados para estudos ecológicos, evolutivos e taxonômicos e, em Bromelioideae, trabalhos anatômicos e ontogenéticos relacionados à diversidade dessas estruturas ainda são escassos. Dessa forma, o presente estudo teve como objetivo descrever a ontogenia e morfoanatomia de frutos carnosos nos dois principais grupos de Bromelioideae. Para isso, foi analisado a morfologia, anatomia, ontogenia e histoquímica de flores e frutos, em diferentes etapas de desenvolvimento, de *Acanthostachys strobilacea*, *Billbergia pyramidalis* e *Bromelia antiacantha*, através da análise sob microscopia óptica. A morfologia das flores e dos frutos das espécies estudadas varia entre formato, cor, tamanho e organização no eixo floral. As três espécies apresentam placentação axial, no entanto, a localização dos rudimentos seminiais ao longo do eixo do ovário varia, influenciando na quantidade dos mesmos em cada espécie. A placentação de *A. strobilacea* é distinta das demais espécies pois apresenta uma placenta que se projeta em direção à base do ovário, tornando os rudimentos seminiais pendentes no lóculo. A formação do pericarpo em *B. antiacantha* não segue o mesmo padrão de *A. strobilacea* e *B. pyramidalis*, onde nessa primeira o mesocarpo externo parece atuar como uma camada mecânica extra a hipoderme, sendo o mesocarpo interno o maior contribuinte para a expansão do fruto. *B. antiacantha* apresenta características específicas que a distingue das demais espécies deste estudo, como a presença de canais secretores e mais de cento e cinquenta feixes vasculares na sua etapa inicial do desenvolvimento, espalhados de forma homogênea. Após a fecundação, o mesocarpo interno se expande e essas estruturas são direcionadas para junto do mesocarpo externo. São discutidos os prováveis dispersores das espécies, sendo eles relacionados com a morfologia dos frutos em comparação com outros trabalhos, como coloração, presença de escamas peltadas e expansão do pericarpo. Ademais, foram evidenciados caracteres úteis para a taxonomia de Bromelioideae, como: formato e cor da flor e do fruto; número de rudimentos seminiais por lóculo; presença de corpos silicosos no exocarpo; presença e número de camadas celulares da hipoderme; presença de canais secretores no mesocarpo; número de camadas celulares do mesocarpo e quantidade de feixes vasculares no mesocarpo. Essas características salientam a importância dos frutos como ferramentas para a delimitação de espécies nessa subfamília.

Palavras-chave: morfologia – anatomia – desenvolvimento – pericarpo – carnosidade – bromélia

Abstract

Bromelioideae is the only subfamily of Bromeliaceae that presents fleshy fruits. These fruits exhibit an incredible structural diversity of colors and textures in different Bromelioideae lineages, which is likely associated with specific dispersal strategies. This subfamily is divided into two major groups, supported by morphological and molecular analyses: Core Bromelioideae, including species with tank-forming leaves, and Tankless Bromelioideae, comprising lineages without such conformation. Morphoanatomical and ontogenetic analysis of fruits is important for providing data for ecological, evolutionary, and taxonomic studies. However, anatomical and ontogenetic studies related to the diversity of these structures in Bromelioideae are still scarce. Thus, this study aimed to describe the ontogeny and morphoanatomy of fleshy fruits in the two main groups of Bromelioideae. To achieve this, we analyzed the morphology, anatomy, ontogeny, and histochemistry of flowers and fruits at different developmental stages in *Acanthostachys strobilacea*, *Billbergia pyramidalis*, and *Bromelia antiacantha*, using optical microscopy. The morphology of flowers and fruits in the studied species varies in terms of shape, color, size, and arrangement along the floral axis. All three species have axial placentation; however, the location of ovules along the ovary axis varies, affecting the number of ovules in each species. *A. strobilacea* has distinct placentation compared to the other species, with a placenta projecting toward the base of the ovary, resulting in pendant ovules in the locule. Pericarp development in *B. antiacantha* differs from the pattern observed in *A. strobilacea* and *B. pyramidalis*, where the outer mesocarp seems to act as an additional mechanical layer to the hypodermis, with the inner mesocarp being the major contributor to fruit expansion. *B. antiacantha* exhibits specific characteristics that distinguish it from the other species in this study, such as the presence of secretory canals and one hundred and fifty vascular bundles in its early developmental stage, evenly distributed. After fertilization, the inner mesocarp expands, and these structures are directed towards the outer mesocarp. Possible dispersers of these species are discussed, with their relationship to fruit morphology compared to other studies, such as coloration, presence of peltate scales, and pericarp expansion. Additionally, useful taxonomic characters for Bromelioideae are highlighted, including flower and fruit shape and color, number of ovules per locule, presence of siliceous bodies in the exocarp, presence and number of hypodermal cell layers, presence of secretory canals in the mesocarp, number of mesocarp cell layers, and quantity of vascular bundles in the mesocarp. These characteristics underscore the importance of fruits as tools for species delineation within this subfamily.

Keywords: morphology - anatomy - development - pericarp - fleshy - bromeliad

Sumário

CAPÍTULO I	9
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	9
1. Introdução.....	10
2. Objetivos.....	20
Referências.....	21
CAPÍTULO II	29
ARTIGO. DOIS CAMINHOS PARA A ONTOGENIA DO FRUTO CARNOSOS EM ESPÉCIES DE BROMELIOIDEAE (BROMELIACEAE JUSS.)	29
Introdução.....	30
Material e métodos	33
Resultados.....	34
Discussão	49
Referências.....	56
CAPÍTULO III	62
CONSIDERAÇÕES FINAIS	62
ANEXOS	65
TABELAS COMPARATIVAS DE CARACTERES	65

CAPÍTULO I

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

1. Introdução

1.1 Bromeliaceae

A diversidade de Bromeliaceae foi promovida ao longo de seu processo evolutivo por mecanismos pontuais de inovação relacionados à absorção de água e nutrientes através de tricomas foliares e adaptações ao hábito epífito como tanques armazenadores de água e matéria orgânica (Benzing, 2000; Crayn *et al.*, 2004; Givnish *et al.*, 2007; Schulte *et al.*, 2009). Os representantes da família são popularmente conhecidos como “bromélias”, nome batizado pelo padre francês Charles Plumier em homenagem ao botânico Olaf Bromel. De acordo com os documentos, o primeiro registro de Bromeliaceae ocorreu em 1493, na segunda viagem de Cristovão Colombo à América. No entanto, antes mesmo de sua chegada, as espécies da família eram utilizadas pelos nativos da Ilha de Guadalupe, nas Antilhas, devido ao consumo dos frutos e da extração de fibras. A espécie *Ananas comosus*, o abacaxi, foi o único representante de Bromeliaceae que despertou o interesse dos europeus na época, devido ao seu sabor exótico, podendo ser comercializado como alimento. Desse modo, Cristovão Colombo levou o abacaxi consigo, disseminando a planta na Europa e, em 1549, é registrado o primeiro cultivo desta espécie na Índia. Apenas em 1776, uma outra espécie de bromélia, *Guzmania lingulata*, é introduzida na Europa para o uso como planta ornamental. Após essa implantação, colecionadores de plantas exóticas do Novo Mundo exploraram diversas espécies de bromélias e incentivaram o extrativismo das mesmas para a comercialização.

Atualmente, Bromeliaceae compreende 82 gêneros e, aproximadamente, 3.751 espécies (Gouda *et al.*, 2023) e, no Brasil, é representada por 54 gêneros e 1.392 espécies, sendo 1.361 nativas e 31 cultivadas (Flora & Funga do Brasil, 2023). A circunscrição de gêneros e determinação de espécies apresentam constante reavaliação devido a descobertas de novos táxons e da alta quantidade de homoplasias na família (Givnish, 2004).

Seus representantes habitam, quase que exclusivamente, a região Neotropical, (Smith & Downs, 1974; Givnish *et al.*, 2011), com exceção de *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms & Mildbr., que ocorre na África Ocidental, cerca de 3.000 km da área de distribuição natural das outras espécies de bromélias (Porembski & Barthlott,

1999). A especiação desse representante ocorreu há cerca de 10 milhões de anos, muito tempo após a separação das Américas entre a África, sendo a deriva continental uma suposição refutada (Givnish *et al.*, 2007). A hipótese mais aceita é que provavelmente *P. feliciana* se originou a partir da dispersão das sementes por aves migratórias (Porembski & Barthlott, 1999). As espécies de Bromelioideae crescem nos mais diversos habitats, desde florestas úmidas a campos de altitude, com solos pedregosos e arenosos (Pittendrigh, 1948), demonstrando grande diversidade morfológica. No Brasil a família se distribui pelos domínios fitogeográficos Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal (Flora & Funga do Brasil, 2023). O domínio Mata Atlântica representa a maior diversidade de espécies de Bromeliaceae, sendo essa uma das famílias mais significativas, uma vez que apresenta alto grau de endemismo e grande importância ecológica nessa formação, este último especialmente pela interação com os animais (Martinelli *et al.*, 2008).

Bromeliaceae compreende plantas herbáceas, epífitas, rupícolas, ou terrícolas, que podem apresentar pequeno porte (*e.g. Tillandsia* spp.) a grande porte, podendo ultrapassar 10 m de altura (*e.g. Puya* spp.). Essas plantas podem apresentar caule curto a longo, caule aéreo, estolonífero ou rizomatoso (Smith & Till, 1998; Benzing, 2000; Wanderley & Martins, 2007). As folhas possuem margens inteiras ou espinoscentes, dispostas em roseta, podendo ou não formar um tanque armazenador de água, sendo comumente revestido por tricomas especializados (Benzing, 2000). O eixo da inflorescência apresenta comprimento variável entre as espécies, portando inflorescências simples ou compostas com presença de brácteas vistosas ou, às vezes, inconspícuas (Wanderley & Martins, 2007). As flores são sésseis ou pediceladas, levemente zigomorfas ou fortemente actinomorfas, trímeras, diclamídeas e heteroclamídeas, protegidas por brácteas com sépalas e pétalas livres ou conadas (Wanderley & Martins, 2007). O gineceu é sincárpico com ovário súpero a ínfero, tricarpelar, trilocular e nectários septais desenvolvidos (Kuhn *et al.*, 2016; Kuhn *et al.*, 2020; Oliveira *et al.*, 2020, Silva *et al.*, 2020). Os rudimentos seminiais são anátropos com placentação axial, estendendo-se por toda cavidade do ovário ou reduzida à porção mediana (Kuhn *et al.*, 2016; Oliveira *et al.*, 2020, Silva *et al.*, 2020; Carvalho *et al.*, 2023). Os frutos são do tipo baga ou cápsula, esta última comumente septícida e, há presença de fruto composto no gênero *Ananas* (Fagundes & Mariath, 2010; Santos-Silva *et al.*, 2015; Leme *et al.*, 2017; Silva *et al.*, 2020; Leme *et al.*, 2021). As sementes geralmente são numerosas, achatadas a globosas, com ou sem apêndices,

sendo esses alados ou plumosos (Smith & Till, 1998; Benzing, 2000; Wanderley & Martins, 2007).

1.1.1. Origem e radiação

O estudo de Givnish *et al.* (2011), baseado em dados moleculares, evidencia que Bromeliaceae surgiu no Escudo das Guianas, ao Norte da América do Sul, há cerca de 100 Ma (milhões de anos). Brocchioideae divergiu do ancestral comum da família há cerca de 19 Ma, sendo o clado mais basal (Givnish *et al.*, 2004, 2011). As bromélias sofreram radiação adaptativa pelas Américas entre 16 e 13 Ma, quando ocuparam diferentes habitats desde matas úmidas e sombreadas até campos ensolarados (Givnish *et al.*, 2011).

A distribuição de Bromeliaceae em diversos tipos de ambientes e variadas condições ambientais, provavelmente, está associada a características adaptativas pontuais, podendo ser encontradas em locais com altos níveis de umidade até habitats com longos períodos de seca (Smith & Downs, 1974).

Um fator adaptativo que possibilitou a grande diversificação da família está relacionado ao mecanismo fotossintético desenvolvido nas diferentes linhagens. Considerando que as bromélias surgiram no Escudo das Guianas e que o ambiente nesta província geológica é caracterizado por locais abertos e relativamente úmidos, e que a forma de fotossíntese C3 é uma característica plesiomórfica em Bromeliaceae, o tipo de fotossíntese CAM pode ser considerado um fator chave na ocupação de habitats áridos dessas plantas (Givnish, *et al.* 1997; Winter & Smith, 1996; Benzing, 2000).

A evolução dos tricomas peltados é outra adaptação da família. A evolução e formação de tricomas peltados, provavelmente, se deu pela carência de nutrientes no habitat dos ancestrais de Bromeliaceae (Benzing, 2000). Essas estruturas apresentam papel na absorção de água e nutrientes, sendo essenciais para espécies da família, além de contribuir ao hábito epifítico que auxiliou na colonização de florestas sombreadas e úmidas (Benzing, 2000; Pierce, *et al.* 2001).

1.1.2. Classificação filogenética

Atualmente, Bromeliaceae é sustentada como monofilética através de análise cladística das sequências ndhF e constitui uma linhagem cedo-divergente dentro de Poales (Givnish *et al.*, 2007, 2018).

A combinação de determinados caracteres como a posição do ovário e a morfologia de frutos e sementes foram tradicionalmente utilizados na classificação de suas três clássicas subfamílias, sendo elas Tillandsioideae, Bromelioideae e Pitcairnioideae (Smith & Downs, 1974, 1977, 1979). No entanto, estudos baseados em dados morfológicos e moleculares voltados à sistemática do grupo (*e.g.* Gilmartin & Brown, 1987; Ranker *et al.*, 1990; Clark *et al.*, 1993; Givnish *et al.*, 2004) eram pouco elucidativos na determinação das relações filogenéticas em Bromeliaceae em virtude da grande homoplasia morfológica existente na família.

Contudo, as sequências obtidas do gene ndhF por Terry *et al.* (1997) auxiliaram para a sistemática da família, especialmente por demonstrar a monofilia de Tillandsioideae e Bromelioideae e a parafilia de Pitcairnioideae. Em 2007, Givnish *et al.* corroboraram o estudo filogenético de Terry *et al.* (1997) onde, através de dados moleculares, derivaram cinco subfamílias adicionais, de modo que Pitcairnioideae *sensu lato* se transformou em seis subfamílias. Através disso, atualmente são reconhecidas oito subfamílias em Bromeliaceae (Brocchioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hectioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Bromelioideae). Além disso, esse estudo também constatou Brocchioideae como sendo o grupo-irmão das demais subfamílias e Bromelioideae compreendendo linhagens com divergência mais recente.

1.1.3. Importância econômica e ecológica

Bromeliaceae apresenta potencial alimentício devido ao comércio do fruto de *Ananas comosus* (L.) Merr., popularmente conhecido como abacaxi, sendo muito apreciado na alimentação e em bebidas. Além disso, os frutos carnosos das outras espécies de Bromelioideae oferecem alimento para uma grande diversidade da fauna Neotropical, sendo sua dispersão por formigas, aves e mamíferos (Benzing, 2000).

Alguns gêneros como *Ananas* e *Bromelia*, apresentam uma enzima denominada bromelina que demonstra um alto potencial medicinal para a família.

Essa enzima pode ser extraída de todas as partes vegetativas e reprodutivas, especialmente do fruto (Park, 2001) e sua principal contribuição se dá pela indústria farmacêutica, sendo comercializada para o tratamento digestivo, inflamações e cicatrizações (Teixeira, 2015). Além disso, a bromelina também é utilizada como clarificadora de cerveja, amaciadora de carne bovina, no refinamento de gorduras e na fabricação de pães, biscoitos e queijos (França, 2009). Ademais, os frutos de *Bromelia antiacantha* Bertol. são utilizados na fabricação de sabão e suas folhas na fabricação de fibras para cordas e tecidos (Reitz, 1983; Mercier & Yoshida 1998).

As espécies epifíticas apresentam grande importância ecológica (Blüthgen *et al.*, 2000; Frank *et al.*, 2004). Essas espécies, em especial o gênero *Tillandsia*, apresentam indumentos foliares, como escamas peltadas, que absorvem água e nutrientes do ambiente e, isso faz com que essas plantas possam ser utilizadas pelo ser humano como fonte de bioindicação de poluição atmosférica em centros urbanos (Brighigna, 1997; Graciano *et al.*, 2003; Figueiredo *et al.*, 2004; Piazzetta *et al.*, 2019).

Em Bromeliaceae, diversas espécies apresentam a capacidade de reservar água entre suas folhas, formando um tanque (Benzing, 2000). Esse ambiente que conta com grande oferta de água propicia a reprodução de insetos e artrópodes que depositam seus ovos, obtendo assim, uma ótima sobrevivência das larvas (Benzing, 2000). Além disso, os tanques também auxiliam na reprodução de anfíbios, os quais utilizam-no tanto para apenas a etapa de girino quanto para todo seu ciclo reprodutivo dentro da bromélia (Benzing, 2000). Ademais, outros seres de pequeno porte podem utilizar os tanques dessas bromélias para o consumo de água (aves e macacos), para abrigo (formigas) e para caça (anfíbios e répteis) (Sazima, 2009, Cogni & Oliveira, 2004, Pittl *et al.*, 2010).

Através das importâncias ecológicas apontadas, pode-se dizer que as bromélias se apresentam como ferramentas chaves na manutenção da biodiversidade.

1.2 A subfamília Bromelioideae

Bromelioideae consiste em 44 gêneros com aproximadamente 900 espécies (Gouda *et al.*, 2023), sendo a segunda maior subfamília em número de espécies de Bromeliaceae, ficando atrás apenas de Tillandsioideae (Kessous *et al.*, 2019). Sua

diversificação é mais tardia entre as demais subfamílias (Givnish *et al.*, 2007) e apresenta grande variabilidade ecológica, ocupando diversos habitats. A subfamília é distribuída pela América tropical e subtropical, com seu centro de diversificação na Mata Atlântica, sudeste do Brasil (Smith & Downs, 1979).

Bromelioideae é dividida em dois grupos principais que são suportados por evidências morfológicas e moleculares (Schulte *et al.*, 2009; Paule *et al.*, 2020). Bromelioideae sem tanque, que apresenta ausência de tanque e compreende linhagens cedo divergentes na subfamília e Bromelioideae núcleo, que compreende uma linhagem formadora de tanques que acumulam água em seu interior.

Os representantes de Bromelioideae compreendem herbáceas, em sua maioria epífitas, geralmente com caule inconspícuo. As folhas podem ser rosuladas ou fasciculadas, comumente espinhosas. O ovário é geralmente ínfero, raramente semi-ínfero. Os frutos são bagas indeiscentes e suas sementes são nuas (Smith & Downs, 1979).

1.3 Gêneros e espécies de Bromelioideae núcleo

1.3.1 O gênero *Acanthostachys* Klotzsch e a espécie *Acanthostachys strobilacea* (Schult. & Schult.f.) Klotsch

Atualmente, *Acanthostachys* é constituída por três espécies que apresentam características distintas entre si, sendo facilmente distinguíveis (Monteiro, 2020). Esse gênero é representado por ervas que se propagam por rizomas, sendo epífitas ou rupícolas. Suas folhas são fasciculadas com escapo bem desenvolvido (Smith & Downs, 1979). A inflorescência pode ser racemosa, congesta ou estrobiliforme. As flores são pediceladas ou sésseis (Smith & Downs, 1979; Monteiro, 2020). *Acanthostachys* apresenta folhas aculeadas, sem a capacidade de formação de roseta com reservatório de água (Monteiro, 2020).

A. strobilacea apresenta inflorescência estrobiliforme, com folhas fasciculadas e escapo delgado (Smith & Downs, 1979; Monteiro, 2020). As brácteas florais são ovais com o ápice triangular e acuminado, amplamente convexo (Smith & Downs, 1979). As flores são sésseis com sépalas livres e subtriangulares e, pétalas livres e eretas (Smith & Downs, 1979).

A espécie possui uma ampla distribuição, ocorrendo tanto como planta terrestre quanto epífita, especialmente se desenvolvendo nas bifurcações dos troncos (Reitz, 1983). Em Minas Gerais, Figueiredo (2003) menciona que, devido à retirada das árvores que dão suporte a essas espécies, suas populações estão sofrendo uma redução crescente e, por conta da baixa quantidade de sementes produzidas e pela dispersão exclusivamente por aves, seu reestabelecimento natural em áreas florestais é dificultado. Existe uma imensa procura por plantas cultivadas em cestos suspensos e, provavelmente devido às suas folhas chegarem a atingir até 2 m de comprimento, *A. strobilacea* está entre elas, apresentando grande importância ornamental (Lawn, 2008).

1.3.2 O gênero *Billbergia* Thunberg e a espécie *Billbergia pyramidalis* (Sims) Lindl.

Billbergia é um gênero ornamental que compreende 63 espécies (Gouda *et al.*, 2023) distribuídas desde o México até o sul da América do Sul (Luther, 2004), sendo encontradas 47 espécies no Brasil (Martinelli *et al.*, 2008). *Billbergia* é dividida em dois subgêneros: *Billbergia* e *Helicoidea* (Lemaire) Baker que apresentam significativas diferenças morfológicas e geográficas. Enquanto o subg. *Billbergia* apresenta seu centro de diversidade na Mata Atlântica, o subg. *Helicoidea* possui o seu centro de diversidade na Floresta Amazônica (Smith & Downs 1979). Os caracteres morfológicos utilizados para separar os dois subgêneros são a densidade de indumento no escapo e na raque, a posição da inflorescência, a ornamentação das pétalas, inserção do filete na antera e o comprimento da mesma (Smith & Downs, 1979).

Billbergia pyramidalis pertence ao subgênero *Billbergia* e é distribuída pela América Central, Venezuela e Brasil, ocorrendo em alguns estados do Sul, Sudeste e Nordeste do Brasil (Wanderley *et al.*, 2007, Martinelli *et al.*, 2008; Jacques & Neves, 2020), geralmente nas regiões de matas de restinga e na Mata Atlântica Pluvial (Moura *et al.* 2007).

Billbergia pyramidalis apresenta folhas amplamente agudas, geralmente com faixas brancas na face abaxial e seu caule é ereto e densamente esbranquiçado (Smith & Downs, 1979). A inflorescência é simples com sépalas curtas e oblongas e pétalas eretas com ápice recurvado após a antese (Smith & Downs, 1979; Jacques & Neves, 2020).

A espécie é reconhecida pelo potencial ornamental, sendo utilizada em projetos paisagísticos (Ojeda *et al.*, 2007). É uma espécie de fácil comercialização, uma vez que consegue se adaptar a baixas intensidades de luz e apresenta pouca necessidade de água (Williams e Hodgson, 1990), além de ser propagada por brotos e florescer rapidamente, cerca de um ano (Recagno, 1992). *Billbergia pyramidalis* é categorizada na Lista vermelha de espécies ameaçadas do Centro Nacional de Conservação da Flora (CNCFlora) como “Dados insuficientes” (DD), fazendo-se necessário o estudo dessa espécie para que possamos compreender sua real situação atual.

1.4 Gênero e espécie de Bromelioideae sem tanque

1.4.1 O gênero *Bromelia* L. e a espécie *Bromelia antiacantha* Bertol

Bromelia compreende cerca de 70 espécies (Gouda *et al.*, 2023) distribuídas por toda a região dos neotrópicos e abrangendo todo o território brasileiro, tendo seu centro de diversidade no Cerrado (Monteiro, 2020). *Bromelia* é um dos primeiros gêneros a divergir dentro de Bromelioideae (Schulte *et al.*, 2009; Silvestro *et al.*, 2014; Evans *et al.*, 2015). *Bromelia* abrange ervas terrestres ou raramente epífitas que se propagam por rizomas (Monteiro, 2020). Suas folhas são normalmente rosuladas com espinhos curvos ao longo das margens (Monteiro, 2020). A inflorescência é simples ou composta, podendo possuir escapo longo ou curto.

B. antiacantha apresenta folhas elípticas, serrilhadas com fortes espinhos antrorsos e retrorsos e escapo curto e conspícuo (Smith & Downs, 1979). A inflorescência é densa com as brácteas do escapo estendendo-se bem além dos ramos e as brácteas florais agudas e inteiras, mais curtas que o ovário e esbranquiçadas (Smith & Downs, 1979). As sépalas são livres, eretas e ovais e as pétalas são eretas, oblongas e curtas (Monteiro, 2020).

B. antiacantha é conhecida popularmente como caraguatá, gravatá ou banana-do-mato por apresentar frutos de tamanho considerável, de coloração amarela e comestíveis. A espécie possui hábito terrestre, podendo chegar a 2 m de altura, com suas folhas dispostas em rosetas sem formar tanque e provida de espinhos, sendo os da base retrorsos e os demais antrorsos (Reitz, 1983). É distribuída pelos estados do Rio Grande do Sul, Santa Catarina, Paraná, São Paulo, Rio de Janeiro e Espírito Santo e se desenvolve, sobretudo, em solos úmidos de florestas e restinga, formando

espessos agrupamentos de forma descontínua nesses ambientes (Reitz, 1983). Sua floração é anual e se inicia em dezembro, terminando entre janeiro e fevereiro (Canela & Sazima, 2005) e, apesar de atrair muitos visitantes florais, a espécie é ornitófila, mas não apresenta um polinizador único (Santos, 2001).

Essa espécie apresenta potencial múltiplo, incluindo ornamentação, alimentação, medicina e indústria (Reitz, 1983). Seus frutos desempenham um papel significativo desse potencial, sendo utilizados tanto na alimentação *in natura* quanto na produção de sabão (Mercier & Yoshida, 1998) e, principalmente participando da medicina popular, apresentando propriedades anti-helmínticas, ação expectorante nas infecções respiratórias e auxiliando no tratamento de cálculos renais (Reitz, 1983; Mors *et al.*, 2000). Além disso, as fibras de suas folhas podem ser extraídas para fins industriais como a produção de cordas (Reitz, 1983). Gerber *et al.* (2017) avaliaram o potencial de *B. antiacantha* para sua utilização em projetos de restauração florestal e concluíram que a espécie apresentou um excelente potencial vegetal e de regeneração, auxiliando no restabelecimento ecológico em áreas que necessitam de restauração.

1.5 O Fruto

O fruto é uma das estruturas mais diversas das angiospermas, uma vez que apresenta uma grande variação estrutural e de origem (Beaulieu & Donoghue, 2013). Com o surgimento do fruto, as sementes passam a se desenvolver protegidas em seu interior e diversos mecanismos eficientes de dispersão dessa estrutura são observados, servindo assim, como estratégia evolutiva única das plantas com flores (Fenn & Giovannoni, 2021).

O fruto é definido de diversas maneiras por diferentes autores. Spjut (1994) conceitua esse diásporo como uma unidade de propagação oriunda da fecundação de um ou mais rudimentos seminiais, que podem conter tricomas, brácteas, modificações foliares ou porções da inflorescência. Barroso *et al.* (1999) apontam o fruto como uma estrutura originada do gineceu de uma flor sendo consequência do evento da polinização ou partenocarpia. Souza (2006) descreve uma organização bastante simples e define o fruto como o ovário desenvolvido em amadurecimento, podendo outras partes florais, não originárias desse ovário, se agregar a ele.

O pericarpo é a parte do fruto resultante do desenvolvimento da parede do ovário, subdividido em exocarpo (porção mais externa do fruto), mesocarpo (porção intermediária) e endocarpo (porção mais interna) (Souza, 2006). Essas camadas pericárpicas podem ser definidas tanto no *stricto sensu*, quanto no *lato sensu* (Roth, 1977). No *stricto sensu*, o exocarpo e endocarpo se originam apenas das suas respectivas faces epidérmicas e, o mesocarpo é formado pelo restante dos tecidos que compõem a parede do fruto. Em *lato sensu*, o exocarpo e o endocarpo se originam não somente das faces epidérmicas, mas também pelos tecidos subepidérmicos.

A imensa variedade de frutos encontrada em angiospermas resulta da combinação de diversas características, tais como: sua origem, sua deiscência ou indeiscência, consistência seca ou carnosa e a presença de carpelos livres (apocárpico) ou fusionados (sincárpico) (Knapp & Litt, 2013).

Diversos equívocos na interpretação, classificação e descrição de frutos ocorrem quando observada apenas sua morfologia externa (Barroso *et al.*, 1999) uma vez que, na maioria desses casos, a ontogenia do pericarpo não é levada em consideração (Leite *et al.*, 2009). Para uma correta interpretação tipológica dos frutos é essencial o estudo ontogenético dessa estrutura. A análise ontogenética do fruto pode auxiliar na resolução de problemas taxonômicos, servindo para a identificação e compreensão de novos caracteres diagnósticos na sistemática de famílias e/ou subfamílias botânicas (Leite *et al.*, 2009; Lima *et al.*, 2021). Ainda, o estudo ontogenético dessa estrutura pode auxiliar no entendimento das relações filogenéticas e dos processos evolutivos que ocorreram em diferentes linhagens vegetais (Rasmussen *et al.*, 2006; Thadeo *et al.*, 2015; Silva *et al.*, 2020).

Apesar do fruto de Bromelioideae ser classificado como baya (Smith & Till, 1998; Benzing, 2000), características morfológicas como cor, tamanho, forma e textura, apresentam considerável diversidade nas distintas linhagens da subfamília (Benzing & Stiles, 1998). Com isso, diversos trabalhos evidenciam o potencial de caracteres morfológicos para a identificação de diferentes mecanismos de dispersão de sementes e na distinção de grupos intimamente relacionados (Leme, 2000; Aguirre Santoro, 2017; Leme, 2017; Leme, *et al.*, 2021).

Dentre os trabalhos que analisam o desenvolvimento do fruto em Bromelioideae podemos citar Okimoto (1948), que analisou a anatomia e histologia do fruto de *Ananas comosus* (L.) Merr., demonstrando a estrutura da infrutescência e sua vascularização. Fagundes & Mariath (2010) compararam a morfologia, anatomia

e ontogenia dos frutos de duas espécies de Bromelioideae e evidenciaram caracteres anatômicos significativos para os gêneros. A análise da ontogenia de frutos carnosos em diferentes linhagens de monocotiledôneas, incluindo uma espécie de Bromelioideae, foi realizada por Thadeo *et al.* (2015). Nesse estudo os autores evidenciam que os frutos carnosos apresentaram diferentes mecanismos de desenvolvimento nesse grupo de plantas. Recentemente, Silva *et al.*, (2020) analisaram o desenvolvimento e correlacionaram os caracteres da semente com o fruto em três espécies de Bromelioideae. Os estudos realizados até o momento apontam a importância da investigação da ontogenia e diversidade morfoanatômica de frutos carnosos em Bromeliaceae, que ainda são incipientes.

2. Objetivos

2.1 Objetivo geral

Descrever a ontogenia e morfoanatomia de frutos carnosos em representantes dos principais grupos de Bromelioideae: Bromelioideae núcleo e Bromelioideae sem tanque.

2.2 Objetivos específicos

- Detalhar o desenvolvimento do fruto *Bromelia antiacantha* (Bromelioideae sem tanque) e de *Acanthostachys strobilacea* e *Billbergia pyramidalis* (Bromelioideae núcleo);
- Identificar e comparar a diversidade histológica do pericarpo das três espécies citadas acima;
- Identificar a ocorrência de caracteres diagnósticos em cada uma das espécies analisadas.

Referências

- AGUIRRE-SANTORO, J. 2017. **Taxonomy of the Ronnbergia alliance (Bromeliaceae: Bromelioideae: new combinations, synopsis, and new circumscription of Ronnbergia and the resurrected genus Wittmackia**. *Plant Systematics and Evolution* 303: 615–640.
- BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L.; ICHASO, C. L. F. 1999. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas**. Editora UFV, Viçosa. 443p.
- BEAULIEU, J. M.; O'MEARA, B. C.; DONOGUE, M. J. 2013 **Identifying hidden rate changes in the evolution of a binary morphological character: the evolution of plant habit in campanulid angiosperms**. *Syst. Biol.* 62, 725 – 737.
- BENZING, D. H. 2000. **Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation**. Cambridge: Cambridge University Press.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; MUASYA, A.M.; LINDER, H. P. 2014. **Evolutionary History of Poales**. *Bot J Linn Soc*, 175: 4-16.
- BLÜTHGEN, N.; VERHAAGH, M.; GOITÍA, W.; BLÜTHGEN, N. 2000. **Ant nests in tank bromeliads – an example of non-specific interaction**. *Insects Sociaux* 47: 313-316.
- BRIGHIGNA, L.; RAVANELLI, M.; MINELLI, A.; ERCOLI, L. 1997. **The use of na epiphyte (*Tillandsia caput-medusae* Morren) as bioindicator of air pollution in Costa Rica**. *The Science of the Total Environment* 198: 175-180.
- CANELA, M. B. F. & SAZIMA, M. 2003. ***Aechmea pectinata*: a hummingbird-dependent bromeliad with inconspicuous flowers from the rainforest in southeastern Brazil**. *Annals of Botany* 92:731-737.
- CLARK, W. D.; GAUT, B. S.; DUVALL, M. R.; CLEGG, M.T. 1993. **Phylogenetic relationships of the Bromeliflorae–Commeliniflorae–Zingiberiflorae complex of monocots based on rbcL sequence comparisons**. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 987-998.

COGNI, R. & OLIVEIRA, P.S. 2004. **Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae)**. *Insectes Sociaux* 51(2): 123-130.

CRAYN, D. M.; WINTER, K.; SMITH, A.C. 2004. **Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae**. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 3703-3708.

FAGUNDES, N. & MARIATH, J. 2010. **Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species**. *Acta Botanica Brasilica*. 24. 765-779.

FENN, M. A.; GIOVANNONI, J. J. **Phytohormones in fruit development and maturation**. *The Plant Journal*, v. 105, p. 446-458, 2021.

FIGUEIREDO, M.L. 2003. **Desenvolvimento de protocolos para propagação in vitro de três espécies de Bromeliaceae nativas do Brasil**. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

FIGUEIREDO, A.M.G.; ALCALÁ, A. L.; TICIANELLI, R. B.; DOMINGOS, M.; SAIKI, M. 2004. **The use of *Tillandsia usneoides* L. as bioindicator of air pollution in São Paulo, Brazil**. *Journal of Radioanalytical and Nuclear Chemistry* 259: 59-63.

FLORA E FUNGA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> . Acesso em: 05 jun. 2023.

FRANÇA, A. S.; ALVES, R. S.; LEITE, N. S.; FERNANDES, R. P. M. 2009. **Estudos bioquímicos da enzima bromelina do *Ananas comosus* (abacaxi)**. *Scientia Plena*, v. 5, nº 11.

GERBER, D.; JUNIOR, A.W.; PERTILLE, C.T.; LUBKE, L.; LUBKE, M. et al. **Utilização de *Bromelia antiacantha* Bertol. em projetos de restauração ecológica**. *Acta Biológica Catarinense*, v. 4, n. 2, 8 nov. 2017.

GILMARTIN, A. J. & BROWN, G. K. 1987. **Bromeliales, related monocots, and resolution of relationships among Bromeliaceae subfamilies**. *Systematic Botany* 12: 493-500.

GIVNISH, T. J.; SYTSMA, K. J.; SMITH, J. F.; HAHN W. J.; BENZING, D. H.; BURKHARDT, E. M. 1997. **Molecular evolution and adaptive radiation in**

Brocchinia (Bromeliaceae: Pitcairnioideae) atop the tepuis of the Guayana Shield. Pp. 259–311 in Givnish, T. J. & Sytsma, K. J. *Molecular evolution and adaptive radiation*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, U.K.

GIVNISH, T. J., MILLAM, K. C.; EVANS, T. M.; HALL, J. C.; PIRES, J. C.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. 2004. **Ancient vicariance or recent longdistance dispersal? Inferences about phylogeny and South American–African disjunction in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data.** *International Journal of Plant Sciences* 165: S35–S54.

GIVNISH, T. J.; MILLAM, K. C.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. 2007. **Phylogeny, adaptive radiation and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data.** *Aliso* 23: 3-26.

GIVNISH, T. J.; BARFUSS, M. H.; VAN, E. B.; RIINA, R.; SCHULTE, K.; HORRES, R.; GONSISKA, P. A.; JABAILY, R. S.; CRAYN, D. M.; SMITH, J. A.; WINTER, K.; BROWN, G. K.; EVANS, T. M.; HOLST, B. K.; LUTHER, H.; TILL, W.; ZIZKA, G.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. 2011. **Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: insights from an eight-locus plastid phylogeny.** *American Journal of Botany* 98: 872–895.

GIVNISH, T. J.; ZULUAGA, A.; SPALINK, D.; SOTO, G. M.; LAM, V. K.; SAARELA, J. M.; SASS, C.; ILES, W. J.; DE SOUSA, D. J.; LEEBENS-MACK, J. H.; PIRES, C. J.; ZOMLEFER, W. B.; GANDOLFO, M. A.; DAVIS, J. I.; STEVENSON, D. W.; DE PAMPHILIS, C. W.; SPECHT, C. D.; GRAHAM, S. W.; BARRETT, C. F.; ANÉ, C. 2018. **Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots.** *American journal of botany*, 105 11, 1888-1910.

GÓMEZ, L. D. 1972. ***Karatophyllum bromelioides* L. D. Gómez (Bromeliaceae), nov. gen. et. sp., del Terciario Medio de la Costa Rica.** *Revista de Biología Tropical* 20 (2): 221-229.

GOUDA, E.J., BUTCHER, D.; GOUDA, C.S. (cont. updated) **Encyclopaedia of Bromeliads, Version 4.** <http://bromeliad.nl/encyclopedia/> Utrecht University Botanic Gardens.

GRACIANO, C. L.; FERNÁNDEZ, V.; CALDIZ, D. O. ***Tillandsia recurvata* L. as a bioindicator of sulfúric atmospheric pollution.** *Ecol Austral.* 2003; 13:3-14.

JACQUES, S.S.A. & NEVES, B. ***Billbergia* in Flora e Funga do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB5922>>. Acesso em: 05 set. 2023.

JUDD, W.; SINGER, B. R.; SINGER, F. R. 2009. **Sistemática vegetal: um enfoque filogenético**. 3º ed. Porto Alegre, Artmed. 632p.

KESSOUS, I. M.; COUTO, D. R.; SOUZA, B. P.; MOURA, R. L.; COSTA, A. F. 2019. ***Edmundoa*, *Neoregelia* e *Wittrockia* (Bromeliaceae: Bromelioideae) no Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Rio de Janeiro, Brasil**. *Rodriguésia*, v. 70.

KNAPP, S. & LITT, A. 2013. **Fruit—an angiosperm innovation**. In SEYMOUR, G. B.; POOLE, M.; GIOVANNONI, J. J.; TUCKER, G. A., eds. *The molecular biology and biochemistry of fruit ripening*. Blackwell, London: Oxford, 22–42.

LAWN, G. 2008. **Bromeliads in hanging baskets**. *Bromeliaceae* 17 (3): 9-10.

LEITE, V. G.; MARQUIAFÁVEL, F. S.; MORAES, D. P.; TEIXEIRA, S. P. 2009. **Fruit Anatomy of Neotropical Species of Indigofera (Leguminosae, Papilionoideae) with Functional and Taxonomic Implications**. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 203–211.

LEME, E. M. C. 2000. ***Nidularium* – bromeliads of the Atlantic Forest**. Rio de Janeiro: Sextante.

LEME, E. M. C.; HELLER, S.; ZIZKA, G.; HALBRITTER, H. 2017. **New circumscription of *Cryptanthus* and new cryptanthoid genera and subgenera (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on neglected morphological traits and molecular phylogeny**. *Phytotaxa* 318: 1–88.

LEME, E. M. C.; ZIZKA, G.; PAULE, J.; AGUIRRE-SANTORO, J.; HELLER, S.; RAMÍREZ-MORILLO, I. M.; HALBRITTER, H.; MARIATH, J. E. A.; CARVALHO, J. D. T.; FORZZA, R. C. 2021. **Re-evaluation of the Amazonian *Hylaeaicum* (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on neglected morphological traits and molecular evidence**. *Phytotaxa* 499: 1–60.

LIMA, E. A.; TÖLKE, E. D.; DA SILVA-LUZ, C. L. 2021. **Fruit morphoanatomy of *Astronium* Jacq. And *Myracrodruon* Allemão (Anacardiaceae): taxonomic implications and development of the calycinal wings**. *Braz. J. Bot.*

LUTHER, H. E. 2004. **An alphabetical list of bromeliad binomials**. 10th ed. The Bromeliad Society International. The Marie Selby Botanical Gardens, Sarasota, 113p.

MARTINELLI, G.; VIEIRA, C. M.; GONZALEZ, M.; LEITMAN, P.; PIRATININGA, A.; COSTA, A. F.; FORZZA, R. C. 2008. **Bromeliaceae da Floresta Atlântica brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação**. *Rodriguésia* 59: 209-258.

MERCIER, H. & YOSHIDA, M.K. 1998. **Bromelian activity leaf tissue of *Bromelia antiacantha***. *Journal of the Bromeliad Society* 48(2): 6-10.

MONTEIRO, R.F. ***Acanthostachys* in Flora e Funga do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB5752> . Acesso em: 12 jul. 2023.

MORS, W.B.; RIZZINI, C.T.; PEREIRA, N.A. 2000. **Medicinal plants of Brazil**. Reference Publications. Inc. Algonac. 501p.

MOURA, R.L.; COSTA, A.F.; ARAUJO, D.S.D. 2007. **Bromeliaceae das Restingas Fluminenses: Florística e Fitogeografia**. *Arquivos do Museu Nacional* 65: 139-168.

OJEDA, M.; MOGOLLÓN, N.; CAMACARO, M. P.; MACIEL, N. 2007. **Efecto del Etefón (Etileno) sobre la promoción floral de *Billbergia pyramidalis* (Sims.) Lindley**. *Bioagro*, 19: 11-17.

OKIMOTO, C. M. 1948. **Anatomy and Histology of the Pineapple Inflorescence and Fruit**. *Botanical Gazette*, 217-231.

PARK, Y. K. 2001. **Produção de Enzimas Industriais de Origem Vegetal**. *Biotechnology Industrial V3*, São Paulo, Ed. Edgard Blücher.

PAULE, J.; HELLER, S.; MACIEL, J. R.; MONTEIRO, R. F.; LEME, E. M. C.; ZIZKA, G. 2020. **Early Diverging and Core Bromelioideae (Bromeliaceae) Reveal Contrasting Patterns of Genome Size Evolution and Polyploidy**. *Frontiers in Plant Science*, v. 11.

PIAZZETTA, K. D.; RAMSDORF, W. A.; MARANHO, L. T. **Use of airplant *Tillandsia recurvata* L., Bromeliaceae, as biomonitor of urban air pollution.** *Aerobiologia*, Bologna, v. 35, n. 1, p. 125-137, 2019.

PIERCE, S.; MAXWELL, K.; GRIFFITHS, H.; WINTER, K. 2001. **Hydrophobic trichome layers and epicuticular wax powders in Bromeliaceae.** *American Journal of Botany* 88: 1371-1389.

PITTENDRIGH, C. S. 1948. **The Bromeliad-Anopheles-Malaria complex in Trinidad.** 1. The bromeliad flora. *Evolution*, 2:58-89.

PITLL, E., INNEREBNER, G., WANEK, W.; INSAM, H. 2010. **Microbial communities of arboreal and ground soils in the Esquinas rainforest, Costa Rica.** *Plant and Soil* 329(1-2): 65-74.

POREMBSKI, S. & BARTHLOTT, W. 1999. ***Pitcairnia feliciana*: the only indigenous African bromeliad.** *Harvard Papers in Botany* 4: 175-184.

RANKER, T. A.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; GILMARTIN, A. J. 1990. **Subfamilial phylogenetic relationships of the Bromeliaceae: evidence from chloroplast DNA restriction site variation.** *Systematic Botany* 15: 425-434.

RASMUSSEN, F. N.; FREDERISKEN, S.; JOHANSEN, B.; JORGENSEN, L. B.; PETERSEN, G.; SEBERG, O. 2006. **Fleshy fruits in liliflorous monocots.** *Aliso*, 135 – 147.

RECAGNO, R. A. 1992. **Manual práctico de cultivo de bromélias.** Fondo de Publicación Tropykos. Caracas.

REITZ, R. 1983. **Bromeliáceas e a malária - Bromélia endêmica.** In: Flora Ilustrada Catarinense, parte I, fasc. Brom. Herbário 'Barbosa Rodrigues', Itajaí, 808pp., 140 est., 106 mapas.

ROTH, I. 1977. **Fruits of Angiosperms.** Gebrüder Borntraeger, Berlin. 675p.

SANTOS, D.S. 2001. **Biologia reprodutiva de *Bromelia antiacantha* Bertol. (Bromeliaceae) em uma população natural sob cobertura de floresta ombrófila mista.** 96p. Dissertação (Mestrado em Recursos Genéticos Vegetais) - Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis.

SAZIMA, I. 2009. **Anting behaviour with millipedes by the dendrocolaptid bird *Xiphocolaptes albicollis* in southeastern Brazil.** *Biota Neotropica* 9(1): 249-252.

SCHULTE, K.; BARFUSS, M. H.; ZIZKA, G. 2009. **Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily.** *Mol Phylogenet Evol*, 327-39.

SILVA, R. K; STÜTZEL, T.; ORIANI, A. 2020. **Seed development and its relationship to fruit structure in species of Bromelioideae (Bromeliaceae) with fleshy fruits.** *Botanical Journal of the Linnean Society*, v. 192, 868–886.

SMITH, L. B. & DOWNS, R. J. 1974. **Monograph Pitcairnioideae (Bromeliaceae).** *Flora Neotropica* 14: 1–658.

SMITH, L. B. & DOWNS, R. J. 1977. **Monograph Tillandsioideae (Bromeliaceae).** *Flora Neotropica* 14(2): 663-1492.

SMITH, L. B. & DOWNS, R. J. 1979. **Monograph Bromelioideae (Bromeliaceae).** *Flora Neotropica* 14(3): 1493-2142.

SMITH, L. B. & TILL, W. 1998. **Bromeliaceae.** In: KUBITZKI, K., ed. *The families and genera of vascular plants*, vol. 4. Berlin: Springer, 74–99.

SPJUT, R. W. 1994. **A Systematic Treatment of Fruit Types.** *Memoirs of the New York Botanical Garden*, New York. 182p.

SOUZA, L. A. 2006. **Anatomia do fruto e da semente.** Editora UEPG, Ponta Grossa. 200p.

THADEO, M.; HAMPILOS, K. E.; STEVENSON, D. W. 2015. **Anatomy of fleshy fruits in the monocots.** *American Journal of Botany*, 1–23.

TEIXEIRA, J.B.P. 2015. **Conceitos em Fitoterapia: Uma revisão da literatura.** Abacaxi/Bromelina. Programa de Plantas Mediciniais e Terapias não-convencionais. Universidade Federal de Juiz de Fora. Disponível em <http://www.ufjf.br/proplamed/atividades/fitoterapia/2157-2/>.

TERRY, R.G.; BROWN, G.K.; OLMSTEAD, R.G. 1997. **Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF***. *American Journal of Botany* 84: 664-670.

WANDERLEY, M.G.L. & MARTINS, S.E. 2007. **Bromeliaceae**. In: WANDERLEY, M.G.L.; Shepherd, G.J.; MELHEM, T.S.; GIULIETTI, A.M. (eds.). *Flora fanerogâmica do estado de São Paulo*. Instituto de Botânica, São Paulo. Pp. 39-161.

WILLIAMS, B.; HODGSON, I. **Growing bromeliads**. London: Christopher Helm, 150p., 1990.

WINTER, K. & SMITH, J.A.C. 1996. **Crassulacean Acid Metabolism: Biochemistry, Ecophysiology, and Evolution**. Springer, Berlin.