

NATIVIDAD FERREIRA FAGUNDES

**MORFO-ANATOMIA, ONTOGENIA E HISTOQUÍMICA DE
FRUTO EM BROMELIACEAE JUSS.**

Porto Alegre

2009

NATIVIDAD FERREIRA FAGUNDES

**MORFO-ANATOMIA, ONTOGENIA E HISTOQUÍMICA DE FRUTO EM
BROMELIACEAE JUSS.**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do Título de Mestre em Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Jorge Ernesto de Araujo Mariath

Porto Alegre

2009

*Àquela que sempre incentivou e fez
tudo para eu pudesse traçar o meu
caminho, minha mãe amada,
Marlei.*

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Jorge Ernesto de Araujo Mariath, pelas sugestões e críticas fundamentais, pela compreensão, pela confiança e por se mostrar sempre tão atencioso e disposto, mesmo com tantos compromissos.

Aos queridos colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal Adriano Silvério, Aline Tonin, Carla de Pelegrin, Daniele Rodrigues, Denise Klein, Érica Duarte, Fernanda Silva, Greta Dettke e à técnica Juliana Troleis, pela amizade, companheirismo e solicitude e pelos valiosos aprendizados, teóricos ou práticos.

À Dra. Alexandra Antunes Mastroberti e ao Dr. Rinaldo Pires dos Santos, pela disponibilidade em ajudar sempre.

Aos professores e alunos do Programa de Pós-Graduação em Botânica, pelos ensinamentos, reflexões e trocas de informações.

À Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, pela autorização de coleta na Coleção de Bromeliaceae do Jardim Botânico de Porto Alegre; e, mais especificamente, à Dra. Andréia Carneiro, curadora, e aos funcionários da Coleção, pela atenção durante as coletas.

Ao Prof. Dr. Luís Rios de Moura Baptista, pela companhia e receptividade nas saídas a Dom Pedro de Alcântara, em terrenos de sua propriedade.

Aos meus familiares, Antônio Fagundes, Carolina Fagundes e Marlei Fagundes, pelo total apoio e incentivo, sempre.

Ao meu noivo, Valdemir Kraemer, pelo estímulo, amor e compreensão.

A todos aqueles, familiares ou amigos, que me desejaram tudo que há de bom.

À CAPES, pela bolsa concedida nos dois anos de duração do Mestrado.

A todos os cidadãos do Brasil, contribuintes, que possibilitam o fomento à educação e à pesquisa.

RESUMO

Bromeliaceae é uma família que abrange, atualmente, cerca de 3010 espécies, com distribuição geográfica tipicamente neotropical. Seus representantes, epífitos, rupícolas ou terrícolas, habitam quase todos os tipos de ecossistemas, com seu centro de diversidade situado no leste do Brasil. A família está inserida na ordem Poales e, tradicionalmente, tem sido agrupada em três subfamílias; porém, com a publicação recente de uma importante filogenia, esta subdivisão foi ampliada para oito subfamílias. O presente estudo tem por objetivo apresentar um panorama geral acerca da estrutura de frutos em Bromeliaceae, visto que tais estudos são extremamente escassos nesta família. Para isso, analisou-se a morfologia, anatomia, ontogenia e histoquímica dos frutos de seis espécies – *Aechmea calyculata* (E. Morren) Baker, *Billbergia nutans* H. Wendl. ex Regel, *Dyckia maritima* Baker, *Pitcairnia flammea* Lindl., *Tillandsia aeranthos* (Loisel.) L. B. Sm. e *Vriesea carinata* Wawra – pertencentes a seis gêneros distintos, representativos das três subfamílias tradicionais, ocorrentes no Estado do Rio Grande do Sul. Todas as espécies apresentam ovário tricarpelar e trilobular, com a presença de obturador na região da placenta. Nos frutos, a diferenciação dos tecidos ocorre do ápice em direção à base e o crescimento é expresso em sentido longitudinal e pelo incremento do perímetro do fruto. *Dyckia maritima*, *P. flammea*, *T. aeranthos* e *V. carinata* possuem frutos secos e deiscentes, do tipo cápsula, originários de ovário súpero (às vezes, semi-ínfero); os quais são caracterizados, principalmente, pela presença de macroesclereídes no exocarpo ou endocarpo, fibras na região ventral dos carpelos, seis linhas de deiscência e três feixes vasculares em cada carpelo. Nas paredes celulares das macroesclereídes, observou-se a presença de celulose, pectinas, flavonóides (na maioria dos casos) e pigmentos amarelo-avermelhados de natureza fenólica. Quanto à deiscência, a cápsula de *D. maritima* é classificada como biscida, enquanto as das demais espécies são

septicidas. *Aechmea calyculata* e *B. nutans* possuem frutos carnosos e indeiscentes do tipo baga – advindos de ovário ínfero, os quais possuem muitos feixes vasculares por carpelo, hipoderme esclerenquimática adjacente ao exocarpo e conteúdo celular composto, majoritariamente, por pectinas. Os espessamentos de parede celular em “U”, já conhecidos na estrutura foliar dos representantes de Bromeliaceae, foram observados nos frutos de quatro espécies, mostrando-se um caráter bastante comum na família. Discute-se a morfologia e a ecologia das espécies, salientando, ainda, tópicos da sua anatomia funcional. Além disso, foram traçadas comparações e sobreposições dos dados às filogenias atuais. Diversos caracteres úteis para a taxonomia de Bromeliaceae foram destacados, sendo os frutos ótimas ferramentas para a delimitação, principalmente, de gêneros e subfamílias deste grupo taxonômico.

Palavras-chave: Bromeliaceae, fruto, deiscência, anatomia, ontogenia, histoquímica.

ABSTRACT

Bromeliaceae is a family that includes about 3010 species currently, with a geographic distribution typically neotropical. Its representatives, epiphytes, rupicolous or terricolous, inhabit almost all of the ecosystems types, with the diversity center being situated in eastern Brazil. The family is inserted in the Poales order and it has been traditionally grouped into three subfamilies, however this subdivision was recently extended to eight subfamilies due to an important phylogeny published. This study has the objective of presenting a general view concerning fruit structure in Bromeliaceae, since these studies are extremely scarce in this family. It was analyzed the morphology, anatomy, ontogeny and histochemistry of fruits of six species – *Aechmea calyculata* (E. Morren) Baker, *Billbergia nutans* H. Wendl., *Dyckia maritima* Baker, *Pitcairnia flammea* Lindl., *Tillandsia aeranthos* (Loisel.) L. B. Sm. e *Vriesea carinata* Wawra – belonging to six different genera, representatives of the three traditional subfamilies, occurring in Rio Grande do Sul state. All the species present tricarpellary and trilocular ovary, with an obturator covering the placenta region. In fruits, differentiation of tissues occurs from the apex to the base and growth is expressed in longitudinal sense and by the increase of fruit perimeter. *Dyckia maritima*, *P. flammea*, *T. aeranthos* and *V. carinata* have dehiscent dry fruits, which are capsular and originated from superior ovary (sometimes half-inferior), characterized mainly by the presence of macrosclereids in the exocarp or endocarp, fibers in the ventral region of carpels, six dehiscence lines and three vascular bundles in each carpel. In the macrosclereids cell walls, it was observed the presence of cellulose, pectins, flavonoids (in most cases) and reddish-yellow pigments of phenolic nature. In relation to dehiscence, the capsule of *D. maritima* is classified as biseptidial while the capsules of the other species are septicidal. *Aechmea calyculata* and *B. nutans* have indehiscent fleshy fruit, baccate – originated from

inferior ovary, presenting many vascular bundles in each carpel, sclerenchymatic hypodermis below the exocarp and cellular content constituted chiefly by pectins. The U-shaped cell wall thickenings, well known in the foliar structure of Bromeliaceae representatives, are observed in fruits of four species, being a very common character in this family. We discuss here the morphology and ecology of the species, pointing out topics of its functional anatomy. Besides, it was traced comparisons of data related to current phylogenies. Many useful characters for taxonomy of Bromeliaceae were showed, the fruits being excellent tools for delimitation of genera and subfamilies of this taxonomic group.

Keywords: Bromeliaceae, fruit, dehiscence, anatomy, ontogeny, histochemistry.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	1
2. OBJETIVOS	16
3. MATERIAL E MÉTODOS	17
4. RESULTADOS	19
5. DISCUSSÃO	35
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	56
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59
ANEXO 1 – TABELAS	76
ANEXO 2 – FIGURAS	81

1. INTRODUÇÃO

1.1. A FAMÍLIA

1.1.1. Caracterização Geral

Bromeliaceae contempla, atualmente, 3010 espécies distribuídas em 56 gêneros (Luther 2004). Sua distribuição geográfica é tipicamente neotropical (Smith & Downs 1974), com exceção de *Pitcairnia feliciana* (A.Chev.) Harms & Mildbr., que ocorre no Oeste Africano (Porembski & Barthlott 1999).

As bromeliáceas são ervas epífitas, rupícolas ou terrícolas, que possuem as seguintes características: caule curto recoberto por folhas dispostas em espiral, formando uma roseta; folhas simples, inteiras ou serradas, com tricomas chamados de “escamas peltadas” e usualmente com bainha; inflorescências simples ou compostas; flores trímeras; fruto em baga ou cápsula; sementes nuas, aladas ou plumosas. As raízes funcionam basicamente como elemento de fixação, já que são as escamas peltadas que absorvem água e nutrientes do meio (Reitz 1983).

A disposição das folhas faz com que a maioria das bromélias acumule água em sua roseta. Dessa forma, essas plantas foram intimamente associadas com o problema da malária, visto que o mosquito transmissor da doença, *Anopheles spp.*, utiliza a água acumulada nas cisternas como ambiente para a ovoposição, parte do seu ciclo reprodutivo. Reitz (1983) realizou um estudo e concluiu que não existem espécies preferenciais de bromélias para a ovoposição, porém demonstrou que existem “condições ecológicas necessárias” para o desenvolvimento completo dos mosquitos. Como consequência, muitas dessas plantas foram destruídas, por extração manual, desmatamento e uso de herbicidas (Reitz 1983). Atualmente,

de modo semelhante, as bromélias são objeto de preocupação à população e aos governos, como promotoras de hábitat propício para o desenvolvimento do *Aedes aegypti* L., mosquito transmissor da dengue. Medidas governamentais de prevenção da doença incluem a remoção das plantas cultivadas na área urbana.

Seus representantes habitam quase todos os tipos de ecossistemas - desde o nível do mar até o topo das montanhas da cadeia andina, em ambientes úmidos a semi-áridos ou até desérticos (Leme 1993) – e apresentam seu centro de diversidade no leste do Brasil (Smith 1955). Para o Rio Grande do Sul, foram compiladas 69 espécies, representantes de nove gêneros (Martinelli *et al.* 2008).

Estima-se que a família tenha surgido há cerca de 70 milhões de anos, correspondente ao final do Período Cretáceo da Era Mesozóica, mas que as linhagens atuais divergiram bem mais tarde, isto é, 20 milhões de anos atrás (Givnish *et al.* 2007). O único microfóssil registrado para o grupo é denominado *Karatophyllum bromelioides* e data de 36 milhões de anos atrás, tendo sido encontrado na Costa Rica (Gómez 1972).

O primeiro registro acerca dessas plantas deu-se na segunda viagem de Cristóvão Colombo à América, em 1493. De acordo com os documentos, os nativos da Ilha de Guadalupe, nas Antilhas, utilizavam uma planta muito saborosa como alimento, chamada “karatas” – o tão conhecido abacaxi (*Ananas comosus*). Desde então o abacaxi foi levado para a Europa e disseminado por todo o mundo, até que, no final do século XVII, o padre francês Charles Plumier batizou a planta chamada “karatas” com o nome de bromélia, em homenagem ao botânico Olaf Bromel. No Brasil, as bromélias já eram amplamente conhecidas pelos nativos, que as utilizavam como alimento ou para extração de fibras e as denominavam “carandá”, “carauá”, “caravatá” e “gravatá”, em tupi-guarani (Paula & Silva 2004).

Em 1753, Carolus Linnaeus estabeleceu o gênero *Bromelia*, composto por 14 espécies. A família, por sua vez, foi descrita por Jussieu (1789) e monografada por diversos autores ao longo dos tempos, como Mez (1934), Smith (1955) com “The Bromeliaceae of Brazil”, e Smith & Downs (1974, 1977, 1979) os quais publicaram na Flora Neotropica a mais recente e completa monografia de Bromeliaceae. Conforme Smith & Downs (1974), é agrupada em três subfamílias: Pitcairnioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae, diferenciadas principalmente pela morfologia de flores, frutos e sementes. Entretanto, em 2007, Givnish *et al.* ampliaram o número de subfamílias para oito, a saber: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Bromelioideae.

1.1.2. Importância Ecológica

A importância ecológica da família reside principalmente no micro-habitat que proporciona o corpo dessas plantas, abrigando os mais diversos seres vivos. Frank *et al.* (2004) inventariaram a fauna de invertebrados em 24 indivíduos de quatro espécies do gênero *Tillandsia*, descobrindo a presença de 82 espécies de invertebrados, procedentes de 75 gêneros e 63 famílias. Blüthgen *et al.* (2000), estudando quatro espécies da subfamília Tillandsioideae, demonstraram que 44% dos indivíduos estudados abrigavam ninhos de formigas representativos de 13 espécies pertencentes a oito subfamílias de Formicidae. Ambos os estudos revelam a alta diversidade e frequência de organismos associados às bromélias.

O abundante néctar das flores serve como fonte de alimento aos visitantes beija-flores, morcegos e artrópodes (abelhas, mariposas e borboletas), em um mecanismo evolutivo de recompensa pela polinização. Bernardello *et al.* (1991) demonstraram que os açúcares sacarose, frutose e glicose ocorreram nas 20 espécies amostradas, representantes das clássicas

três subfamílias. Segundo Stiles & Freeman (1993), as espécies ornitófilas apresentam açúcares em concentrações mais que duas vezes maiores em relação às consideradas típicas em outras famílias. Além disso, dados de Krömer *et al.* (2008) indicam que as características do néctar em Bromeliaceae são, predominantemente, determinadas por supostas adaptações dos açúcares às preferências dos polinizadores, do que por relações filogenéticas.

Os frutos carnosos do tipo baga, característicos de Bromelioideae, também oferecem alimento a uma fauna diversificada. Embora os estudos relativos à dispersão de sementes sejam escassos na família, sabe-se que a dispersão zoocórica pode decorrer da ação de aves, formigas, morcegos e alguns outros mamíferos (Benzing 2000).

Um estudo de Schmidt & Zotz (2000) mostrou ainda que existe herbivoria em *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal, por *Napaea eucharilla* Bates, uma larva de Lepidoptera; sendo que, nos três diferentes anos de observação, a taxa de predação das folhas variou de 26-63% dos indivíduos. Desta forma, *V. sanguinolenta* constitui uma importante fonte alimentar no ciclo de vida deste artrópode.

As espécies epífitas da família também são importantes na ciclagem de nutrientes dos ecossistemas. Oliveira (2004) demonstrou que, na Floresta Atlântica (Ilha Grande, RJ), a produção de serapilheira oriunda de bromélias foi de 327,8 Kg/ha, o que representou 3,1% da serapilheira total produzida no mesmo período.

1.1.3. Importância Econômica

As bromélias são bastante difundidas e comercializadas como plantas ornamentais, sendo atualmente muito cultivadas e utilizadas em decorações de interior e projetos paisagísticos. Em função da grande procura pelas espécies de valor ornamental, o

extrativismo de seus ambientes naturais tem se intensificado nos últimos anos, colocando algumas espécies em risco de extinção. Nesse contexto, insere-se uma publicação importante, denominada “Cultivo Prático de Bromélias” (Paula & Silva 2004), que ensina e incentiva o cultivo das bromélias, para uso caseiro ou comercialização, em contraposição ao extrativismo.

A importância econômica da família ainda é destacada pelo fruto do abacaxi, *Ananas comosus* (L.) Merrill, muito apreciado na alimentação – ao natural ou em forma de bebidas e compotas. Outra espécie de grande valor econômico é o “caroá-verdadeiro”, *Neoglaziovia variegata* (Arr. Cam.) Mez, utilizada como produtora de fibras.

Na medicina natural, como digestiva e depurativa, utiliza-se a enzima chamada popularmente de “bromelina”, que envolve uma gama de proteases presentes em algumas espécies dos gêneros *Bromelia*, *Ananas* e *Pseudoananas*. Recentemente, foram isoladas novas enzimas proteolíticas a partir do fruto maduro de *Bromelia antiacantha* Bertol (Vallés *et al.* 2007), uma espécie comum no Rio Grande do Sul. Tais enzimas ainda são utilizadas largamente em processos industriais, com fins os mais diversos (Vallés *et al.* 2007). Nos últimos anos, foram identificadas propriedades analgésicas e anti-inflamatórias a partir de folhas e raízes de *Nidularium procerum* (Amendoeira *et al.* 2003, Vieira-de-Abreu *et al.* 2005), espécie nativa do Brasil também encontrada no Rio Grande do Sul.

Diversos estudos, como o de Brighigna *et al.* (1997) para *Tillandsia caput-medusae* Morren, comprovam que espécies do gênero *Tillandsia* podem ser utilizadas pelo homem como bioindicadores de poluição atmosférica nos grandes centros urbanos, já que tais plantas absorvem água e nutrientes - por meio de suas escamas foliares - a partir da atmosfera, estando intimamente ligadas a este ambiente.

1.1.4. Relações Taxonômicas e Filogenéticas

Segundo Cronquist (1988), esta família pertence à divisão Magnoliophyta, classe Liliopsida, ordem Bromeliales. Atualmente, com o trabalho de APG II (2003), Bromeliaceae está incluída na ordem Poales, ao lado de outras 17 famílias. Dentro de Poales, ocupa uma posição basal que, juntamente com Rapateaceae e Typhaceae (incluindo *Sparganium*), forma um grupo denominado “Poales basais” (Linder & Rudall 2005).

Apesar da origem monofilética da família ter sido confirmada recentemente (Barfuss *et al.* 2005), as origens, relações filogenéticas e circunscrições das subfamílias, gêneros e espécies ainda são pouco conhecidas; existindo grandes dificuldades, principalmente, na delimitação de gêneros e espécies. Devido a isso, as relações infrafamiliares de Bromeliaceae têm sido alvo de diversas investigações. Porém, a filogenia do grupo ainda é bastante discutida, com significativas divergências entre os autores.

Referente à taxonomia das subfamílias, Gilmartin & Brown (1987), com base em dados morfológicos, posicionaram Pitcairnioideae como o grupo ancestral, do qual derivaram as outras duas subfamílias, Bromelioideae e Tillandsioideae. Ao contrário, Ranker *et al.* (1990) identificaram Tillandsioideae como grupo-irmão das subfamílias restantes, através da variação em sítios de restrição do DNA plastidial. No mesmo ano, Givnish *et al.* (1990) identificaram Bromelioideae como subfamília ancestral, sendo as restantes consideradas grupos irmãos, contrapondo os resultados dos outros autores. Terry & Brown (1996) e Terry *et al.* (1997a) identificaram quatro linhagens principais, com base em seqüências ndhF: 1) *Brocchinia*; 2) Tillandsioideae; 3) Pitcairnioideae (exceto *Brocchinia* e *Puya*); 4) Bromelioideae (adicionado de *Puya*). Nesta filogenia, *Brocchinia* é considerada grupo-irmão de todo o restante da família. Horres *et al.* (2000), fazendo uso de íntrons trnL de DNA plastidial, obtiveram como grupo basal o clado formado por *Brocchinia* e *Ayensua*; os demais

representantes da família dividem-se em uma politomia de três linhagens: 1) Tillandsioideae; 2) *Hechtia*; 3) Bromelioideae e Pitcairnioideae (exceto os gêneros já citados). Quanto à origem das subfamílias, as filogenias de Terry *et al.* (1997a) e Horres *et al.* (2000) convergiram em relação à monofilia de Bromelioideae e de Tillandsioideae, porém divergiram sobre Pitcairnioideae, considerada parafilética e polifilética, respectivamente.

Givnish *et al.* (2007) propuseram um novo arranjo para a família, com base em dados moleculares de 58 espécies de Bromeliaceae – abrangendo quase todos os gêneros de Pitcairnioideae – e 23 espécies representantes de seis famílias, como grupo externo. A partir da identificação de Pitcairnioideae como grupo parafilético, conforme já citado em outro estudo, deu-se a descrição de quatro novas subfamílias e a ratificação de uma subfamília já descrita anteriormente. Assim, este estudo resultou na divisão de Bromeliaceae em oito subfamílias: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Bromelioideae. Brocchinioideae é considerado o grupo-irmão das outras subfamílias, como apontavam estudos filogenéticos anteriores. Esta nova classificação tornou-se mais natural, de modo que as subfamílias reconhecidas são todas monofiléticas.

Quanto às circunscrições das subfamílias e relações entre os gêneros, estas podem se mostrar pouco estáveis. Ranker *et al.* (1990) consideraram *Glomeropitcairnia* distinta do restante da subfamília Tillandsioideae, não incluindo-a neste grupo, enquanto Terry *et al.* (1997b) optaram pela integração do gênero à subfamília. *Mezobromelia* é um gênero tradicionalmente associado evolutivamente a *Guzmania*, porém Barfuss *et al.* (2005) e Terry *et al.* (1997b) obtiveram resultados divergentes, relacionando-o a *Tillandsia* e *Vriesea*, respectivamente.

A delimitação de alguns gêneros é muito tênue e discutível. Os gêneros *Vriesea* e *Tillandsia*, por exemplo, são distintos apenas pela presença ou ausência de apêndices

petalíneos (Smith & Downs 1977). Brown & Terry (1992) consideraram esta característica instável, sendo um caráter mais apropriadamente usado quando em nível de espécie e não para grandes grupos.

1.2. AS ESPÉCIES

1.2.1. Subfamília Bromelioideae

- *Aechmea calyculata* (E. Morren) Baker

Aechmea Ruiz & Pav. abrange 238 espécies (Luther 2004), sendo o gênero com maior riqueza de espécies na subfamília. No Rio Grande do Sul ocorrem 10 espécies (Haussen 1992). De acordo com Smith & Downs (1979), representa um grupo taxonomicamente problemático, cujos limites conceituais não são bem delineados e onde se encontram reunidos táxons morfológicamente discordantes pela inexistência de gêneros que possam abrigá-los. Gêneros como *Lymania* Read e *Ursulaea* Read & H.U. Baensch foram criados a partir de táxons de *Aechmea* (Leme 1997).

Aechmea calyculata (E. Morren) Baker (Figs. 1-3) inclui-se no subgênero *Orgiesia* e está presente nas regiões sul e sudeste do Brasil (Espírito Santo a Rio Grande do Sul) e nordeste da Argentina (Smith & Downs 1979). Conforme informações de Smith & Downs (1979) e Reitz (1983) possui: folhas suavemente apiculadas com 3-4 cm de largura, com margens serrilhadas; escapo ereto; inflorescência usualmente simples; brácteas florais triangulares e acuminadas; flores sésseis com sépalas assimétricas amarelas, pétalas subelípticas amarelas, dois apêndices petalíneos, estames inclusos e ovário elipsóide e ínfero; fruto do tipo baga, vermelho, glabro, coroado pelas sépalas íntegras; sementes castanhas, com 2 mm de comprimento, ovóides. Floresce de abril a maio. Quanto ao substrato, é epífita ou

terrícola. Uma de suas variedades está na Lista Final das Espécies da Flora Ameaçadas do Rio Grande do Sul, como “criticamente em perigo” (Rio Grande do Sul 2003).

- *Billbergia nutans* H. Wendl. ex Regel

Billbergia Thunberg é um gênero bastante ornamental, com 64 espécies distribuídas desde o México até Argentina e Brasil (Luther 2004). No Rio Grande do Sul, existem apenas 3 espécies: *Billbergia distachia*, *B. nutans* e *B. zebrina* (Hausen 1992).

Billbergia nutans H. Wendl. ex Regel (Figs. 4-6) está presente no Brasil (Paraná, Santa Catarina e Rio Grande do Sul), Argentina, Uruguai e Paraguai e é conhecida regionalmente como “Gravatá-de-brinco”. Algumas de suas características estão descritas a seguir: hábito epífito; altura acima de 50 cm; folhas lineares, apiculadas, com até 70 cm de comprimento e com espinhos de 1 mm nas margens; escapo glabro esverdeado; brácteas do escapo em número de oito, lanceoladas com ápice agudo, as inferiores esverdeadas e as superiores completamente rosadas; inflorescência pauciflora simples; flores com 5 cm de comprimento e pedicelo curto; brácteas florais reduzidas, subovadas, de ápice agudo; sépalas róseas livres, lineares; pétalas verde-amareladas livres, lineares, ápice arredondado, com dois apêndices petalíneos; frutos do tipo baga, verde quando madura, globosa, glabra, coroada no ápice pelas sépalas persistentes; sementes em grande número, ovadas, fosco-castanhas, com 3 mm de comprimento e 1 mm de diâmetro; floração nos meses de julho e agosto (Reitz 1983). Segundo o Decreto Estadual nº 42.099 (Rio Grande do Sul 2003), uma de suas variedades encontra-se na categoria “vulnerável”.

1.2.2. Subfamília Pitcairnioideae

- *Dyckia maritima* Baker

Dyckia Schultes filius possui, de acordo com os dados de Luther (2004) e a descrição feita por Forzza & Silva (2004), 130 espécies. No Estado, ocorrem 17 espécies, a partir dos dados de Haussen (1992) e da nova espécie descrita por Larocca & Sobral (2002). Diferentemente da maioria dos outros gêneros de Bromeliaceae, este apresenta roseta foliar aberta, de maneira que não há a formação de receptáculo para a retenção de água, o que evita a proliferação de mosquitos. (Reitz 1983)).

Dyckia maritima Baker (Figs. 7-10) distribui-se pelos estados de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. A planta é rupícola, sendo comumente encontrada em costões rochosos, floresce de setembro a dezembro e pode alcançar uma altura de 2,5 m devido às inflorescências (Reitz 1983). Algumas de suas características morfológicas são as seguintes: folhas triangulares e atenuadas com até 4 cm de largura, espessas e rígidas, serradas com espinhos curvos de 3-5 mm de comprimento; escapo ereto e glabro; brácteas do escapo imbricadas; flores com pedicelo bastante curto; sépalas ovadas e agudas; pétalas obtusas; estames exsertos; semente oblonga com expansão lateral (Smith & Downs 1974). O fruto é uma cápsula septicida e loculicida, quase preta (Reitz 1983). No Rio Grande do Sul, esta espécie está enquadrada na categoria de ameaça “vulnerável” (Rio Grande do Sul 2003).

- *Pitcairnia flammea* Lindl.

Pitcairnia L’Héritier é o maior e mais amplamente distribuído gênero da subfamília Pitcairnioideae, com cerca de 350 espécies descritas (Luther 2004) que ocorrem no

México, América Central, Antilhas e América do Sul, com sua maior riqueza na região andina (Smith & Downs 1974). No Brasil, são contabilizadas 43 espécies ocorrentes nas regiões sudeste, centro-oeste e norte, sendo o Rio de Janeiro o estado de maior diversidade (Martinelli & Forzza 2006).

Denominada popularmente de “lírio-do-rochedo”, *Pitcairnia flammea* Lindl. (Figs. 11-14) ocorre no sudeste brasileiro, mais especificamente, nos estados do Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo e Santa Catarina. É uma planta rupícola que apresenta as características a seguir: folhas inteiras, com até 1 m de comprimento, lineares e atenuadas; escapo ereto e alongado; inflorescência simples, usualmente longa e cilíndrica, com seu eixo tornando-se preto quando seco; brácteas florais lanceoladas; flores suberetas; sépalas triangulares; pétalas agudas com 5-6 cm de comprimento, de cor vermelha; estames inclusos; ovário 2/3 superior (Smith & Downs 1974). Floresce de janeiro a junho, com antese diurna (Wendt *et al.* 2002).

1.2.3. Subfamília Tillandsioideae

- *Tillandsia aeranthos* (Loisel.) L. B. Sm.

Tillandsia L. é o gênero que abrange o maior número de espécies dentro de toda a família Bromeliaceae, com 557 espécies (Luther 2004), e a maior amplitude geográfica (Smith & Downs 1977). São plantas pequenas, quando comparadas a outras bromélias, com roseta foliar aberta, sem cisterna, folhas inteiras e acinzentadas, com grande quantidade de escamas foliares. No Rio Grande do Sul, estão presentes 18 espécies (Haussen 1992).

Tillandsia aeranthos (Loisel.) L. B. Sm. (Figs. 15-18), também chamada de “cravo-do-mato”, distribui-se pelo sul do Brasil (Santa Catarina e Rio Grande do Sul), Paraguai, Uruguai e Argentina. É epífita, com 15-25 cm de altura; rizoma e raízes fortes; folhas estreitamente triangulares, em grande número; inflorescência simples, com 5-20 flores;

brácteas florais róseas ou púrpuras, ovais, côncavas, não carinadas e glabras; flores sésseis; sépalas róseas ou avermelhadas, de ápice agudo; pétalas violáceas pouco agudas ou arredondadas; fruto cápsula, com valvas deiscentes até a base, cerca de 2 cm de comprimento; sementes fusiformes e plumosas, castanhas, com cerca de 2 mm de comprimento. Floresce de julho até dezembro (Reitz 1983). É uma espécie bastante comum, inclusive em ambientes urbanos, porém cinco de suas variedades estão enquadradas na categoria “em perigo” e uma variedade em “vulnerável” (Rio Grande do Sul 2003).

- *Vriesea carinata* Wawra

Vriesea Lindl. pertence à subfamília Tillandsioideae e constitui o segundo maior gênero da subfamília, com 248 espécies (Luther 2004), ocorrendo desde o sul do México até o norte da Argentina (Costa 2002). Segundo Waechter (2007) existem 18 espécies deste gênero no Rio Grande do Sul.

Vriesea carinata Wawra (Figs. 19-22) pertence ao complexo *Vriesea paraibica* Wawra, da secção *Vriesea*, e está presente na Floresta Ombrófila Densa do Brasil, do Espírito Santo ao Rio Grande do Sul. É um epífita com até 40 cm de altura; folhas suberetas com lâmina verde-claro linear, com ápice subagudo a agudo e acuminado; escapo verde subereto com brácteas verdes; inflorescência simples com 4-12 flores e duas brácteas estéreis no ápice; brácteas florais vermelhas com carena em toda a extensão da bráctea; flores suberetas a subereto-patentes na antese, com sépalas amarelas e oblongas, pétalas amarelas, estames exsertos, estigma verde; frutos com cerca de 3 cm de comprimento (Costa 2002). A espécie ocorre tanto no interior quanto em borda de mata e floresce de março a agosto (Reitz 1983). No Rio Grande do Sul, restringe-se ao litoral norte (Haussen 1992) e, de acordo com o Decreto Estadual nº 42.099 (Rio Grande do Sul 2003), insere-se na categoria “vulnerável”.

1.3. FRUTO

Na clássica definição de Gaertner (1788), o fruto é considerado como o “ovário maduro”. Porém, sabe-se que os frutos são formados a partir de um ou mais ovários, podendo participar estruturas não originárias do ovário, como o receptáculo floral, as sépalas, as pétalas, os estames, o pedúnculo e as brácteas. Dessa forma, várias definições foram criadas por diferentes autores, na tentativa de abranger todas as possibilidades de formação deste órgão. Roth (1977) faz referência a alguns conceitos ainda incompletos, como “gineceu maduro” ou “flor no estado de maturação da semente”, todavia não apresenta uma definição própria. Spjut (1994) formula um novo conceito, o qual se mostra bastante consistente, porém um tanto longo e complexo: “unidade de propagação desenvolvida a partir de um ou mais rudimentos seminiais fecundados (ou raramente por partenocarpia) cercados por tegumentos e ligados a megasporófilos, em um estróbilo, cone, gineceu ou gineceus concrecentes e ainda pode incluir escamas, brácteas, ramos modificados, perianto ou partes de inflorescências”. Barroso *et al.* (1999) consideram fruto como a “estrutura que representa o último estágio do desenvolvimento do gineceu fecundado ou partenocárpico”. Por fim, o fruto é definido por Souza (2003) de modo simples e completo “como sendo o ovário ou ovários desenvolvidos e em estado de maturação, podendo se agregar a ele outras partes da flor ou mesmo da inflorescência”.

O pericarpo é a porção do fruto oriunda da parede do ovário e é constituído de exocarpo (exo=exterior; carpo=fruto), também denominado como epicarpo (epi=sobre), mesocarpo (meso=meio) e endocarpo (endo=interior) (Souza 2006). A definição das camadas do pericarpo varia de acordo com o ponto de vista do autor, podendo a composição histológica das camadas ser *lato* ou *stricto sensu*. Em *lato sensu*, tanto as faces epidérmicas quanto os tecidos subepidérmicos do ovário podem participar da formação do exocarpo e

endocarpo; em *stricto sensu*, exocarpo e endocarpo compreendem somente as faces epidérmicas (Roth 1977). Para a definição em *stricto sensu*, o estudo ontogenético do pericarpo revela-se essencial, já que exocarpo, mesocarpo e endocarpo são originários, respectivamente, dos tecidos da face externa da epiderme, do mesofilo e da face interna da epiderme do ovário.

Os estudos estruturais de fruto podem contribuir com dados relevantes para a sistemática das angiospermas, porém são pouco executados em comparação com outros órgãos vegetais. Diversos estudos vêm mostrando a utilização da morfologia e anatomia de fruto para delimitação ou resolução de problemas taxonômicos entre espécies, gêneros, tribos e até famílias monotípicas, a exemplo de Tobe *et al.* (1992), Smitt *et al.* (1995), Doweld (1998), Decraene *et al.* (2000), Doweld (2001), Pak *et al.* (2001), Moon & Hong (2006) e Ickert-Bond *et al.* (2007). Segundo Roth (1977), a separação de gêneros ou espécies é freqüentemente mais fácil de ser realizada pela anatomia de fruto do que uma distinção de tribos.

Além disso, tais estudos são fundamentais para auxiliar no entendimento da verdadeira origem dos frutos das angiospermas, contribuir para a uniformização da classificação dos frutos e, quem sabe, para uma futura proposta de sistema natural de classificação dessas estruturas – as quais atualmente se inserem em sistemas artificiais, divergentes entre autores (Mourão 2006).

Em um enfoque ecológico, a descrição das camadas do pericarpo é uma ferramenta para identificação de amostras de solo, de conteúdo estomacal e de fezes, uma vez que camadas mecânicas preservam-se mesmo quando a estrutura de dispersão passa pelo sistema digestório dos animais (Mourão 2006). Como órgão reprodutivo responsável pela dispersão dos diásporos, os estudos morfo-anatômicos de fruto associados a estudos de

sementes auxiliam no entendimento do modo de dispersão das espécies, constituindo-se em importantes dados para propostas de conservação da biodiversidade.

Apesar do exposto sobre a importância da estrutura dos frutos sob diferentes aspectos, poucas famílias de angiospermas possuem um número representativo de estudos nesta área, como é o caso de Fabaceae (Fahn & Zohari 1955, Heenan 1997, Martins & Oliveira 2001, Pietrobon & Oliveira 2004, Nakamura & Oliveira 2005, Oliveira *et al.* 2007, Paiva *et al.* 2008) e Anacardiaceae (Von Teichman 1989, Wannan & Quinn 1990, Von Teichman 1991, Von Teichman & Van Wik 1991, Von Teichman & Van Wik 1993, Von Teichman & Van Wik 1994, Li *et al.* 1999, Carmello-Guerreiro & Paoli 2000, Carmello-Guerreiro & Paoli 2002, Carmello-Guerreiro & Paoli 2005, Oliveira 2005). Em contraposição, apenas dois estudos anatômicos de fruto foram registrados para a família Bromeliaceae, em *Ananas comosus* (Okimoto 1948) e *Tillandsia tricholepis* (Morra *et al.* 2002).

Considerando a escassez de trabalhos deste tipo, a existência de variação morfológica nos frutos – classificados como bagas ou cápsulas – e a dificuldade na delimitação de gêneros e espécies em Bromeliaceae; estudos que visem à caracterização anatômica de frutos na família podem constituir dados de grande valia para a compreensão da sistemática nos níveis infrafamiliares.

2. OBJETIVOS

2.1. Gerais

- Apresentar um panorama geral acerca da estrutura de frutos em Bromeliaceae;
- Correlacionar os dados às filogenias atuais;
- Contribuir com informações relativas ao mecanismo de dispersão das espécies.

2.2. Específico

- Caracterizar e comparar a morfo-anatomia, ontogenia e histoquímica do fruto de seis espécies de Bromeliaceae – *Aechmea calyculata* (E. Morren) Baker e *Billbergia nutans* H. Wendl. ex Regel (Bromelioideae), *Dyckia maritima* Baker e *Pitcairnia flammea* Lindl. (Pitcairnioideae), *Tillandsia aeranthos* (Loisel.) L. B. Sm. e *Vriesea carinata* Wawra (Tillandsioideae) – correspondentes às três subfamílias ocorrentes no estado do Rio Grande do Sul.

3. MATERIAL E MÉTODOS

O material botânico – referente às espécies *Aechmea calyculata*, *Billbergia nutans*, *Dyckia maritima*, *Pitcairnia flammea*, *Tillandsia aeranthos* e *Vriesea carinata*, já descritas na seção anterior – foi obtido na Coleção de Bromeliaceae do Jardim Botânico de Porto Alegre e coletado nos municípios de Porto Alegre, Viamão, Dom Pedro de Alcântara e Caraá, no Rio Grande do Sul, e Campo Belo do Sul, em Santa Catarina.

Os indivíduos coletados no Jardim Botânico de Porto Alegre são referenciados na Tabela 1, cuja sigla anterior à numeração refere-se à Coleção de Bromeliaceae deste órgão. As exsicatas das plantas coletadas em campo foram depositadas no Herbário ICN da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, conforme a Tabela 2.

A coleta constou de flores e frutos em diversos estádios de desenvolvimento, oriundos de três ou mais indivíduos. Cabe salientar que as flores em pré-antese diferenciam-se dos botões florais por apresentarem os verticilos florais totalmente desenvolvidos. O material foi dissecado, preservando-se apenas ovários e frutos, e fixado em glutaraldeído 1% e formaldeído 4% em tampão fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2 (McDowell & Trump 1976).

Para a preparação de cortes histológicos transversais, longitudinais e paradérmicos, as amostras sofreram passagem em tampão fosfato de sódio 0,1M, pH 7,2 (Gabriel 1982), e posterior desidratação em série etílica até sua inclusão em hidroxietilmetacrilato (Gerrits & Smid 1983). Logo após, os cortes foram confeccionados com 4 µm de espessura em micrótomo de rotação Zeiss, Microm HM 340 E com navalha de vidro de 8 mm e micrótomo de guias Leitz 1400 com navalha de aço tipo “D”. A seguir os cortes foram distendidos com o auxílio de uma placa aquecedora e, posteriormente, corados em Azul de Toluidina O 0,05%, pH 4,4 (O’Brien & McCully 1981). A detecção de compostos químicos nos tecidos foi feita a partir de diferentes testes histoquímicos (Tabela 3), os quais

foram executados diretamente nos cortes histológicos ou por meio de cortes à mão livre do material fixado.

As análises e as fotomicrografias do material histológico foram realizadas sob microscopia fotônica de campo claro ou epifluorescência, utilizando um microscópio Leica DM R com câmera fotográfica digital Leica DFC 500 acoplada e programa de captura de imagens Leica IM50. Para a observação em epifluorescência, utilizou-se um filtro de excitação de 340-380 nm, sendo as imagens capturadas sempre em mesmo tempo de exposição.

Para a análise em microscopia eletrônica de varredura (M.E.V.), o material foi desidratado em série crescente de acetona e, a seguir, submetido à secagem pelo método do ponto crítico (Gersterberger & Leins 1978) com o uso do equipamento BAL-TEC, CPD 030. Após, as amostras foram montadas em suportes de alumínio e recobertas com platina durante 60 s no aparelho metalizador BAL-TEC, SCD 050. As observações e o registro eletromicrográfico foram realizados em microscópio JEOL 6060, sob 10kV.

A terminologia adotada está de acordo com Roth (1977), para a definição das camadas do pericarpo, Spjut (1994) e Barroso *et al.* (1999), para a classificação do tipo de fruto e tipos de deiscência.

Para a descrição da maioria das espécies, foram estabelecidos os seguintes estádios de desenvolvimento: I – ovário indiferenciado de botões florais; II – ovário e fruto jovem advindos de flores em pré-antese, antese e pós-antese. III – fruto maduro e, quando for o caso, seco. Para a descrição de *Vriesea carinata*, foram definidos os estádios a seguir: I – ovário indiferenciado de botões florais; II – ovário advindo de flores em pré-antese. III – ovário e fruto jovem advindos de flores em antese e pós-antese. IV – fruto maduro e seco. Nas espécies cuja parede do ovário é fusionada com a do hipanto, a caracterização do ovário e do fruto decorre da análise topográfica dos tecidos.

4. RESULTADOS

4.1. Características Comuns às Espécies Analisadas

Todas as espécies apresentam ovário tricarpelar e trilocular, com a presença de nectários septais, não tratados neste estudo. As faces epidérmicas são uniestratificadas com células de seção retangular, enquanto o mesofilo é parenquimático, pluriestratificado e composto, predominantemente, por células isodiamétricas. Na região da placenta, ocorre um tecido transmissor especializado, denominado obturador, em continuidade com a face epidérmica interna. Nas espécies cujo ovário se desenvolve em um fruto deiscente (cápsula), as linhas de deiscência no ovário são evidentes e em número de seis, sendo cada linha formada por duas fileiras de células diminutas em comparação com outros tecidos carpelares. Dentre as seis linhas de deiscência, três estão localizadas na região lateral dos carpelos (septos) e são caracterizadas pela continuação das faces epidérmicas externas de carpelos adjacentes e as outras três localizam-se na região ventral dos carpelos (zona de placentação), constituindo as suturas ventrais. Nas espécies não caracterizadas por ovário ínfero, são identificados três feixes vasculares em cada carpelo, sendo um principal em sua região dorsal, e dois de menor calibre em sua região ventral.

Em relação ao fruto, os estômatos se localizam em depressões do exocarpo, com as células-guarda ancoradas sobre as células subsidiárias, sobrepondo-as, e distribuem-se longitudinalmente em relação ao eixo do fruto. A superfície do exocarpo, referente à escultura cuticular, apresenta um padrão liso, com exceção de apenas uma espécie. Grãos de amido estão presentes na parede do ovário, e hipanto quando for o caso, diminuindo ao longo do desenvolvimento até o seu total desaparecimento na maturidade do fruto. Os tecidos esclerenquimáticos, tanto fibras como esclereídes, são metabolicamente ativos na maturidade

dos frutos, pela observação da presença de organelas celulares, inclusive núcleo. A ontogênese do fruto, em todas as espécies estudadas, foi identificada como um processo gradual de modificações que ocorre do ápice em direção à base do fruto. Como resultado dos padrões de divisão e alongamento celular, o crescimento dos frutos é expresso em comprimento e em diâmetro; sendo este consequência, principalmente, do incremento do perímetro do fruto e não tanto da espessura do pericarpo.

4.2. Descrição das Espécies

- *Aechmea calyculata* (E. Morren) Baker

Estádio I – O ovário caracteriza-se como ínfero com os carpelos completamente fusionados, os quais apresentam em suas regiões laterais ramificações interloculares do nectário septal. A fusão dos carpelos, em toda a extensão de suas laterais, caracteriza a sincarpia como total, e a fusão completa dos tecidos, sem distinção de limite entre os carpelos, caracteriza-a como verdadeira. A parede do ovário é fusionada com a do hipanto de modo que não é possível distinguí-los.

As faces epidérmicas, tanto externa quanto interna, possuem células alongadas anticlinalmente (Figs. 23 e 24). A face externa da epiderme possui células com conteúdo citoplasmático denso e com corpos silicosos esféricos, assim como escamas peltadas distribuídas irregularmente pela superfície epidérmica (Fig. 24). O mesofilo é composto por 18-22 camadas celulares que seguem um gradiente de volume celular, com células de maior volume na região central, diminuindo em direção às faces epidérmicas (Fig. 23). Idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio são freqüentes no mesofilo, ocorrendo nas regiões dorsal e lateral dos carpelos (Fig. 23). Cada carpelo apresenta cerca de 15 feixes vasculares.

Na região da placenta, as células epidérmicas são diferenciadas em obturador, com células de formato alongado e face periclinal externa em forma de domo. Na região central do ovário, existem seis linhas distintas: três situadas na região do septo, estendendo-se apenas até a região nectarífera, e três suturas ventrais dos carpelos (Fig. 26). Nesse estágio, ocorrem divisões celulares anticlinais, apenas em sentido longitudinal, no mesofilo.

Estádio II – O ovário e, em continuação, o fruto (Fig. 25) sofrem modificações referentes ao alongamento celular e diferenciação celular. Na parede do fruto como um todo, ocorre o acúmulo de pectinas no interior das células (Figs. 27, 28, 29) e o alongamento celular em sentido tangencial (Fig. 27). O exocarpo e 4-5 camadas celulares adjacentes têm suas paredes celulares suavemente espessadas, assim como a parede periclinal externa do endocarpo (Figs. 28 e 29). Há a formação de estômatos (Fig. 30) elevados em relação às demais células do exocarpo. Fibras diferenciam-se em torno dos feixes vasculares, formando uma bainha perivascular (Fig. 31). Nesse estágio, as células do obturador diferenciam-se, com a formação de paredes labirínticas (Fig. 32).

Estádio III – O fruto maduro é formado pelo pericarpo, derivado da parede do ovário, pelo hipanto, que envolve o ovário, e pelo cálice (Figs. 33, 34 e 36). É identificado como uma baga armada elipsóide, pilosa, com cerca de 0,9 cm de comprimento e coloração roxo-escura, com bráctea, corola, gineceu e androceu persistentes. As sépalas são fusionadas em cerca de 1/3 do seu comprimento, sendo que os ápices das porções livres formam projeções caudadas e rígidas.

O exocarpo é representado por esclereídes cujos espessamentos de parede celular apresentam formato em “U”, com as paredes anticlinais e periclinal interna espessadas (Fig. 38); ao passo que as esclereídes das 2-3 camadas adjacentes, que constituem hipoderme mesocárpica, formam paredes celulares espessadas em toda a sua extensão, com pontoações conspícuas (Figs. 35, 37, 38 e 39). Os estômatos apresentam-se elevados em relação à

superfície, sobrepondo as células subsidiárias, com as paredes celulares periclinais igualmente espessadas (Fig. 40). Tanto o exocarpo quanto o endocarpo possuem células alongadas longitudinalmente, porém o primeiro com paredes celulares sinuosas e o último com paredes retas (Figs. 41 e 42). O mesocarpo mantém o mesmo número de camadas celulares e o mesmo padrão do gradiente de volume celular. Na região advinda do cálice, a parede do fruto é mais espessa, com idioblastos mais numerosos e cerca de 15 feixes vasculares em cada região correspondente a uma sépala (Figs. 34 e 35). Além disso, as paredes celulares da face interna da epiderme tornam-se mais espessas apenas nesta região. Na zona de coesão das sépalas, existe um tecido colenquimatoso com conteúdo celular péctico, próximo da face epidérmica interna (Fig. 35). Em todo o fruto, as escamas peltadas são formadas por um escudo assimétrico não organizado em disco e ala, com extremidades bastante alongadas (Figs. 43 e 44), por 3-4 células do pedículo e duas células basais, com as células vizinhas do exocarpo e hipoderme dispostas radialmente, formando uma projeção (Figs. 45 e 46).

Quanto à composição química, toda a parede do fruto possui conteúdo celular de natureza péctica, assim como foi descrito para o estágio anterior. As células do exocarpo, hipoderme mesocárpica e endocarpo sofrem deposição de compostos fenólicos em seu interior, compostos estes que proporcionam a cor roxo-escuro do fruto (Figs. 38, 47, 48 e 50). Na região do cálice, células parenquimáticas do mesofilo também acumulam estes compostos, próximo à hipoderme e à face interna da epiderme. O espessamento parietal do exocarpo, da hipoderme e das fibras perivasculares é impregnado com lignina, assim como a face epidérmica interna na região do cálice (Figs. 49 e 52). As células do mesocarpo possuem paredes ricas em pectinas (Fig. 53), sendo que algumas células próximas aos feixes vasculares contêm taninos (Fig. 51) e outras, próximo à hipoderme e no entorno dos feixes vasculares, possuem corpúsculos fenólicos (Figs. 53 e 54). As paredes celulares do fruto, como esperado,

apresentaram celulose em todas as suas células e polissacarídeos não-celulósicos no endocarpo.

Nesta espécie, todo o desenvolvimento do fruto aqui descrito ocorre nos meses de abril a agosto e está representado pela Fig. 55, que expressa o crescimento do fruto, tendo como referência o comprimento do órgão, ao longo dos meses do ano.

- *Billbergia nutans* H. Wendl. ex Regel

Estádio I – O ovário é ínfero e possui os carpelos totalmente fusionados entre si e com o hipanto, caracterizando a sincarpia como total e verdadeira. As faces epidérmicas possuem células alongadas anticlinalmente e o mesofilo é composto por 18-22 camadas celulares, seguindo um gradiente de volume celular decrescente da região central para próximo às periferias (Fig. 56). São encontrados idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio no mesofilo e cerca de 25 feixes vasculares por carpelo. O ovário possui um formato circular, com a superfície externa dotada de costelas, sempre em número de nove (Figs. 57 e 58). Ademais, apresenta seis linhas distintas na sua região central e ramificações do nectário septal nas regiões laterais (Figs. 57 e 60). Na região da placenta, está presente o obturador, com células de formato alongado e face periclinal externa em domo. Em sentido longitudinal, são observadas divisões celulares anticlinais no mesofilo.

Estádio II – Ovário e fruto desenvolvem-se por alongamento celular e diferenciação celular. Em todas as regiões do fruto, as células se alongam em sentido tangencial e passam a conter pectinas (Figs. 59, 61 e 62). O exocarpo e as 2-3 camadas celulares adjacentes, estas correspondentes à hipoderme mesocárpica, sofrem um sutil espessamento em suas paredes celulares, assim como a parede periclinal externa do endocarpo (Figs. 61 e 62). No exocarpo formam-se estômatos, os quais estão no mesmo nível das células

epidérmicas e possuem espessamentos parietais iguais nas suas paredes periclinais (Figs. 63 e 64). O obturador diferencia-se, formando paredes labirínticas na parede periclinial externa de suas células (Fig. 65).

Estádio III – O fruto é formado por pericarpo e hipanto (Figs. 66 e 67) e constitui-se em uma baga ovalóide de coloração verde e cerca de 1,5 cm de comprimento, com cálice, corola, androceu e gineceu persistentes. No mesocarpo, é mantido o mesmo número de camadas celulares e mesmo padrão de volume celular. Fibras perivasculares diferenciam-se (Figs. 67 e 68) e as células da hipoderme mesocárpica adquirem paredes mais espessadas (Figs. 69 e 75), constituindo esclereídes. Tanto o exocarpo quanto o endocarpo possuem células alongadas longitudinalmente, com paredes celulares retas; possuindo o endocarpo um padrão irregular, tanto no formato quanto na distribuição de suas células, que seguem apenas uma tendência longitudinal de disposição (Figs. 69, 70, 71 e 72).

Em todo o fruto, o conteúdo celular predominante são as pectinas (Figs. 67, 69 e 70). Contudo, existem também corpos lipídicos distribuídos pelo mesocarpo (Figs. 73 e 74), tecido cujas paredes celulares são ricas em pectinas (Fig. 75). No espessamento parietal do exocarpo, hipoderme e endocarpo, não foi detectada a presença de lignina, mas sim de celulose e polissacarídeos não-celulósicos (Figs. 75). As fibras perivasculares possuem ligninas em sua constituição parietal.

O período total para a frutificação da espécie abrange os meses de agosto a outubro. O desenvolvimento do fruto ao longo destes meses é demonstrado na Fig. 76.

- *Dyckia maritima* Baker

Estádio I – O ovário é súpero e seus carpelos são fusionados entre si apenas em suas regiões ventrais (Fig. 77). A fusão dos tecidos entre os carpelos não é completa, visto

que é possível distinguir as faces epidérmicas laterais unidas. Deste modo, a sincarpia é caracterizada como parcial, por sua restrição às regiões ventrais, e como falsa, pela fusão tecidual incompleta. A parede do ovário consta de duas faces epidérmicas com células de conteúdo denso e alongadas, a externa em sentido anticlinal e a interna em sentido periclinal, e de um mesofilo composto de 6-8 camadas com células isodiamétricas (Fig. 78). Estão presentes três feixes vasculares em cada carpelo, um dorsal e dois ventrais, e seis linhas de deiscência, três dessas correspondendo às suturas ventrais dos carpelos e três às faces epidérmicas externas fusionadas na região ventral de carpelos adjacentes (Fig. 79). Também estão presentes idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio, nas regiões lateral e ventral dos carpelos. Ainda nesse tecido, ocorrem divisões celulares, principalmente anticlinais. O obturador, na região da placenta, é formado por células alongadas com a face periclinal externa em formato de domo.

Estádio II – Nesse estágio (Fig. 80), ocorre o aumento do volume celular no mesocarpo e o alongamento do exocarpo em sentido anticlinal (Fig. 81). O exocarpo sofre deposição de parede celular em sua parede periclinal externa a passa a acumular mucilagem no vacúolo de células localizadas ao redor dos estômatos (Figs. 81, 82 e 83). Algumas células do mesocarpo, próximas destas regiões, também apresentam conteúdo mucilaginoso (Fig. 82). No exocarpo há o surgimento de estômatos elevados em comparação com a superfície epidérmica, com suas paredes periclinais igualmente espessadas (Figs. 83, 84 e 85). Já no mesocarpo, os idioblastos com ráfides tornam-se mais numerosos e localizam-se nas regiões lateral e ventral, bastante associados com a placenta (Figs. 86, 87, 88 e 89). O obturador (Figs. 88 e 89) adquire paredes labirínticas na face periclinal externa de suas células.

Estádio III – O fruto maduro (Fig. 90) possui formato ovalóide, cerca de 0,5 cm de comprimento, coloração marrom e cálice e corola persistentes. Nesse estágio, ocorre o desaparecimento da mucilagem depositada nas células próximas aos estômatos e a diminuição

da quantidade de idioblastos contendo ráfides. O mesocarpo é homogêneo e formado por 8-10 camadas de células, sendo que uma delas, adjacente ao exocarpo, possui as faces periclinais externas com paredes celulares espessas, constituindo hipoderme mesocárpica. Em torno dos feixes vasculares, diferenciam-se fibras que formam bainha perivascular e extensão de bainha no feixe dorsal (Fig. 91). Neste feixe, próximo ao floema e entre as fibras, algumas células alinhadas radialmente mantêm-se parenquimáticas, formando uma zona de deiscência. Na região ventral dos carpelos, também surgem fibras margeando os feixes vasculares ventrais e as linhas de deiscência (Fig. 92). As células do exocarpo adquirem paredes muito espessas e seu formato é alongado radialmente em sentido transversal, sendo caracterizadas como macroesclereídes (Figs. 93 e 94). Esse tecido apresenta-se uniestratificado na maior parte de sua extensão, porém é pluriestratificado em algumas pequenas regiões. O endocarpo é constituído por esclereídes de paredes celulares pouco espessas, as quais possuem um formato alongado tangencialmente em sentido transversal (Figs. 95 e 96).

Referente à natureza química dos tecidos, o exocarpo possui uma coloração natural marrom, macroscopicamente, ou amarela (Fig. 97), em seção. O detalhamento histoquímico revelou uma estratificação nas paredes celulares do exocarpo, de acordo com seus constituintes, com a presença de compostos fenólicos em toda a parede celular (Fig. 98), lipídios nos estratos mais externos (Fig. 99), pectinas nos estratos parietais mais internos e externos (Fig. 100), mucopolissacarídeos ácidos nos estratos médios (polissacarídeos em todos os estratos) (Figs. 101 e 102), flavonóides (flavonas e flavonóis) nos estratos internos e médios (Figs. 103 e 104), celulose em maior quantidade nestes mesmos estratos (Fig. 105) e ausência de ligninas. Nas paredes celulares primárias do mesocarpo, também foi constatada a presença de flavonóides (Figs. 103, 104 e 105). No endocarpo e nas fibras, do entorno dos feixes e das regiões ventrais dos carpelos, foram detectadas ligninas e flavonóides.

O fruto, quando seco, mantém a mesma estrutura de quando ainda estava carnoso, sendo verificada apenas a compressão de algumas camadas celulares do mesocarpo. Posteriormente à desidratação, ocorre a deiscência do fruto, decorrente do rompimento concomitante das seis linhas de deiscência na região central do fruto e do feixe vascular dorsal em sua região média, onde estão localizadas as células parenquimáticas em fileira radial. A cápsula abre-se até a sua base em seis valvas eretas, cada uma correspondente a metade de um carpelo. Portanto, a cápsula é classificada como bescida – pela combinação da deiscência septicida com a loculicida.

Nesta espécie, os frutos desenvolvem-se de novembro a março, sendo a ontogênese do fruto durante estes meses é representada na Fig. 106.

- *Pitcairnia flammea* Lindl.

Estádio I – O ovário caracteriza-se por ser semi-ínfero, com os carpelos fusionados entre si apenas em suas regiões ventrais, sendo a sincarpia identificada como parcial e falsa (Fig. 107). Na região ínfera do ovário, este é fusionado ao hipanto. A parede do ovário é constituída pela face epidérmica externa, com células alongadas anticlinalmente, pela face epidérmica interna, com células alongadas periclinalmente e de conteúdo denso, e pelo mesofilo com 8-10 camadas de células isodiamétricas (Fig. 108). Estão presentes três feixes vasculares em cada carpelo, seis linhas de deiscência na região ventral e lateral dos carpelos (Fig. 109) e idioblastos contendo ráfides de oxalato de cálcio no mesofilo. Na placenta, existe um obturador cujas células são alongadas com a face periclinal externa em formato de domo. Nesse estágio, ocorrem divisões celulares no mesofilo, majoritariamente em sentido anticlinal.

Estádio II – O ovário e o pericarpo desenvolvem-se pelo aumento do volume celular no mesofilo/mesocarpo e o alongamento da face epidérmica interna/endocarpo em

sentido anticlinal (Figs. 110 e 111). É constatado um aumento na quantidade dos idioblastos, localizados nas regiões lateral e dorsal dos carpelos (Fig. 112). No exocarpo, as células alongam-se sutilmente em sentido periclinal. Nesse mesmo tecido, são formados estômatos elevados em comparação com a superfície epidérmica, cujas células-guarda desenvolvem paredes periclinais internas mais espessas do que as periclinais externas (Figs. 113, 114 e 115). A superfície externa do fruto apresenta um padrão cuticular estriado (Figs. 116 e 117). As células do obturador, nesse estágio, são dotadas de paredes labirínticas nas suas faces periclinais externas (Fig. 118).

Estádio III – Em seu estágio maduro (Fig. 119), o fruto caracteriza-se pelo formato alongado e cônico, comprimento de cerca de 0,9 cm e coloração verde-escura, com cálice, corola, gineceu e androceu persistentes. O mesocarpo é constituído de 9-11 camadas celulares e identificado pela presença de duas regiões parenquimáticas, a externa composta por células mais volumosas e a interna formada por células menos volumosas (Fig. 120). Diferenciam-se fibras em torno do feixe vascular dorsal, formando bainha perivascular e extensão de bainha em direção ao endocarpo (Fig. 120). Na região ventral dos carpelos, também surgem fibras, que envolvem os feixes vasculares ventrais e as linhas de deiscência (Fig. 121). O endocarpo, que na etapa anterior da ontogenia sofreu alongamento celular, adquire paredes celulares muito espessadas e conspícuas, em formato de “U”. Desse modo, suas células são classificadas como macroesclereídes e possuem formato alongado radial e tangencialmente em sentido transversal (Figs. 122 e 123). O exocarpo caracteriza-se pelo formato suavemente alongado em sentido longitudinal de suas células, com sutil deposição de parede celular em sua face periclinal externa (Figs. 124 e 125). Assim como algumas células do mesocarpo, o exocarpo possui conteúdo celular péctico (Figs. 120, 124 e 125). É constatado o desaparecimento dos idioblastos contendo ráfides no mesocarpo.

O endocarpo possui uma coloração natural marrom, macroscopicamente, ou laranja-avermelhado (Fig. 126), em seção. Em sua constituição química, este tecido mostrou-se estratificado, com a presença de compostos fenólicos em toda a parede celular (Fig. 127), mucopolissacarídeos ácidos no estrato externo (Fig. 128), pectinas nos estratos parietais internos e externos (Fig. 130), flavonóides e celulose nos estratos internos (Figs. 131, 133 e 134) e ausência de ligninas. No exocarpo, foram detectados pectinas e mucopolissacarídeos ácidos, flavonóides e lipídios na sua parede periclinal externa (Figs. 129, 132, 134 e 135). No mesocarpo, foi observada a presença de flavonóides nas paredes celulares primárias das células parenquimáticas. Nas fibras, tanto perivasculares quanto ventrais, foram detectadas ligninas e flavonóides. No mesocarpo, algumas células mostraram-se ricas em compostos fenólicos (Figs. 136 e 137).

O fruto seco mantém, basicamente, a mesma estrutura do fruto enquanto carnoso, destacando-se apenas uma acentuada compressão das camadas celulares do mesocarpo. A cápsula é do tipo septicida, de modo que a sua deiscência decorre pelo rompimento das seis linhas de deiscência presentes nas regiões ventrais dos carpelos. A abertura da cápsula ocorre do ápice até a sua base, evidenciando três valvas eretas oriundas de cada um dos carpelos, de tal modo que as valvas permanecem unidas em seus ápices devido à persistência do estilete.

O período para a frutificação abrange os meses de maio a setembro. Considerando este período, o desenvolvimento do fruto foi representado na Fig. 138.

- *Tillandsia aeranthos* (Loisel.) L. B. Sm.

Estádio I – O ovário é súpero, com os carpelos fusionados em toda a extensão de suas regiões laterais, demonstrando sincarpia total e falsa (Fig. 139). A parede do ovário é formada pelas faces epidérmicas externa e interna – cujas células revelam conteúdo bastante

denso e formato alongado em sentido anticlinal e periclinal, respectivamente – e por um mesofilo composto por 6-8 camadas de células isodiamétricas (Fig. 140). As linhas de deiscência em número de seis são evidentes nos tecidos carpelares (Figs. 141 e 142). A vascularização é efetuada por três feixes vasculares em cada carpelo, um localizado na região dorsal e dois na região ventral. No mesofilo da região ventral dos carpelos, estão localizados idioblastos nos quais estão contidas ráfides de oxalato de cálcio (Fig. 142). Nesse estágio, foram observadas algumas divisões celulares no mesofilo, principalmente anticlinais, e divisões periclinais nas células do obturador (Fig. 143), que passam a ser bastante alongadas, formando um a dois estratos nesse tecido (Fig. 144).

Estádio II – Ao longo da ontogênese, no ovário e no fruto (Fig. 145), há o aumento do volume celular no mesofilo/mesocarpo e na face epidérmica interna/endocarpo, estes com alongamento em sentido anticlinal de suas células (Figs. 146 e 147). O obturador desenvolve paredes celulares labirínticas.

Estádio III – O fruto maduro é alongado e cilíndrico, verde-escuro, com cerca de 2 cm de comprimento e bráctea e cálice persistentes. O pericarpo atinge sua maturidade através da diferenciação de tecidos esclerenquimáticos (Figs. 148, 149 e 150). Fibras diferenciam-se próximo às linhas de deiscência na região ventral dos carpelos (Fig. 150 e 151) – mostrando-se inconspícuas nesta região devido à fina camada de parede celular depositada – e em torno do feixe vascular dorsal, formando bainha perivascular (Fig. 152). Tanto as células do exocarpo quanto do endocarpo sofrem deposição de parede celular em formato de “U” (Figs. 153 e 155), com destaque para as células conspícuas do endocarpo, caracterizadas como macroesclereídes, as quais evidenciam a lamelação de suas paredes como reflexo da deposição (Fig. 156). Quanto à forma, as esclereídes do exocarpo são alongadas longitudinalmente (Figs. 153 e 154) enquanto as do endocarpo mostram-se alongadas radial e tangencialmente em sentido transversal (Figs. 155 e 157). No mesocarpo, formado por 8-10

camadas celulares, ocorre um sutil espessamento nas paredes periclinais externas da camada localizada abaixo do exocarpo, caracterizada como hipoderme mesocárpica (Fig. 153). A isso, soma-se a compressão de 1-2 camadas celulares (Fig. 149) e o desaparecimento dos idioblastos.

O endocarpo destaca-se pela sua coloração natural marrom ou laranja-avermelhado em seção (Fig. 158), revelando uma estratificação da parede celular de acordo com seus constituintes, com a presença de compostos fenólicos em toda a sua extensão (Fig. 159), pectinas e flavonóides nos estratos internos (Figs. 160, 162 e 163), celulose mais intensa nos estratos internos (Fig. 164), mucopolissacarídeos ácidos nos estratos externos (Fig. 161) e ausência de ligninas. Já no exocarpo foram detectados mucopolissacarídeos ácidos, ligninas e lipídios em suas paredes periclinais externas (Figs. 165, 166 e 167). A presença de ligninas também foi evidenciada na hipoderme mesocárpica (Fig. 166). No mesocarpo, foi visível a marcação para flavonóides nas paredes celulares (Fig. 163) e a localização de pectinas como conteúdo de algumas células (Fig. 149). As fibras mostraram-se constituídas de ligninas e flavonóides (Fig. 163).

O fruto, após sua desidratação, se mantém semelhante estruturalmente, todavia, as camadas celulares do mesocarpo mostram-se bastante comprimidas. Posteriormente, a cápsula abre-se até a sua base em três valvas, as quais se apresentam completamente dobradas para trás. A cápsula é classificada, quanto ao tipo de deiscência, como septicida, em referência ao rompimento dos tecidos na região dos septos (zonas laterais comuns entre os carpelos).

O período para frutificação foi constatado como ocorrendo nos meses de agosto a novembro, sendo a ontogênese do fruto representada na Fig. 168.

- *Vriesea carinata* Wawra

Estádio I – O ovário súpero apresenta os três carpelos fusionados em toda a extensão de suas regiões laterais (Fig. 169), o que caracteriza a sincarpia como total e falsa. A parede do ovário (Fig. 170) possui epiderme com faces externa e interna alongadas em sentido anticlinal e periclinal, respectivamente, mesofilo com 12-14 camadas celulares e seis linhas de deiscência (Fig. 171 e 172), e três feixes vasculares em cada carpelo. O obturador é representado por células alongadas anticlinalmente (Fig. 173).

Estádio II – Nesse estágio, são constatadas divisões celulares no mesofilo, principalmente em sentido anticlinal, sendo notória uma proliferação mais intensa na região interna do mesofilo (Fig. 174).

Estádio III – O ovário e o pericarpo desenvolvem-se pelo significativo aumento do volume de suas células (Figs. 175 e 176). O endocarpo, em especial, inicia um processo de diferenciação mais evidente, mudando a forma e o tamanho de suas células (Figs. 176 e 177). As células do obturador alongam-se anticlinalmente e desenvolvem paredes celulares labirínticas, formando um tecido uni a biestratificado.

Estádio IV – O fruto, em seu estágio maduro, possui formato alongado e obovóide, cerca de 3 cm de comprimento, coloração verde-escura e bráctea e cálice persistentes; sendo representado, anatomicamente, pela diferenciação das faces epidérmicas e regiões parenquimáticas em tecidos esclerenquimáticos (Figs. 178, 179 e 180). No que diz respeito ao exocarpo e endocarpo, suas células sofrem deposição de parede celular em “U”, constituindo esclereídes de formato alongado no sentido longitudinal (Figs. 181 e 182) e macroesclereídes alongadas radial e tangencialmente em sentido transversal (Figs. 183 e 184), respectivamente. O mesocarpo apresenta 14-16 camadas celulares, dispostas em um gradiente de volume celular, que diminui do centro em direção a exocarpo e endocarpo (Fig. 179). No

entorno dos feixes vasculares e no mesocarpo da região placentária, margeando as linhas de deiscência, diferenciam-se fibras (Figs. 179 e 180). Além da esclerificação de alguns tecidos, é constatada uma compressão celular no mesocarpo externo, compreendendo em torno de três camadas celulares (Fig. 179). Ainda nessa região, desenvolve-se uma hipoderme mesocárpica, pelo espessamento parietal sutil na camada celular imediatamente abaixo do exocarpo, em suas faces periclinais externas.

Nesse estágio, também foi feita a caracterização da composição química das células do pericarpo. O endocarpo é identificado por sua coloração natural marrom, expressa em seção como laranja-avermelhado (Fig. 185) e mostra-se estratificado, com a presença compostos fenólicos (Fig. 186), mucopolissacarídeos ácidos e polissacarídeos totais em toda a parede celular (Figs. 187 e 188), pectinas nos estratos parietais interno, médio e extremo externo (Fig. 189), celulose em todos os estratos (Figs. 190 e 191) e ausência de ligninas. No exocarpo, foram detectados mucopolissacarídeos ácidos, ligninas e lipídios nas paredes periclinais externas (Figs. 192, 193, 194 e 195). Ligninas também foram localizadas na hipoderme mesocárpica (Fig. 193). Nas paredes das células do mesocarpo, foram identificados flavonóides. Nas fibras, tanto perivasculares quanto ventrais, foram detectadas ligninas e flavonóides (Figs. 196, 197, 198, 199 e 200).

O fruto seco mantém uma estrutura similar à do fruto maduro e carnoso, exceto pela compressão tecidual na região interna do mesocarpo, compreendendo em torno de duas camadas celulares. O processo de deiscência da cápsula ocorre a partir do ápice em direção à base do fruto, abrindo-se totalmente em três valvas, que se mostram viradas para trás. Essa abertura torna-se perceptível pelo rompimento das linhas de deiscência, desmembrando os carpelos e propiciando a abertura do lóculo com a liberação das sementes. A cápsula é considerada septicida.

O desenvolvimento dos frutos ocorre de agosto a dezembro, sendo representado na Fig. 201.

4.3. Resumo Comparativo das Espécies

Os caracteres morfológicos, anatômicos e histoquímicos referentes a ovário e fruto estão compilados nas Tab. 4, 5 e 6, de modo a resumir e comparar os principais dados descritos neste estudo.

5. DISCUSSÃO

Muitos investigadores destacaram que o crescimento do pericarpo já inicia no botão floral, principalmente através da multiplicação celular, cessando de forma gradual até o momento da antese (Nitsch 1953). Em uma condição normal, a continuação do desenvolvimento é dependente de um ou mais sinais positivos gerados durante, ou após, a polinização (Gillaspy *et al.* 1993). Na ontogênese da infrutescência de *Ananas comosus*, as divisões celulares aparentemente cessam antes da antese, de modo que o aumento no volume dos tecidos é derivado da expansão celular (Okimoto 1948). Em todas as espécies analisadas neste trabalho, observou-se que as divisões celulares ocorrem previamente à abertura da flor, concordando com as afirmações expostas.

Em relação à fusão dos carpelos, considerando o contexto sincárpico da família, o gineceu pode ser caracterizado como parcial ou totalmente sincárpico, no que diz respeito à união de parte ou de toda a extensão das laterais dos carpelos. Ademais, a sincarpia pode ser definida como falsa ou verdadeira (Lersten 2004), se a fusão for ou não superficial, com distinção dos limites entre carpelos. Nesse estudo, os termos “falsa” e “verdadeira” têm uma conotação morfológica de distinção tecidual entre carpelos, não devendo ser confundido com o significado funcional da sincarpia estudado por Carr & Carr (1961), que distingue o gineceu “pseudosincárpico” do “eusincárpico” em relação ao processo de fecundação. Cabe salientar que, nas monocotiledôneas, ainda restam dúvidas sobre a condição da sincarpia diante da evolução, já que a visão parsimoniosa a considera primitiva, ao mesmo tempo que um novo cenário sugere que a apocarpia seja plesiomórfica, envolvendo múltiplas origens da sincarpia (Remizowa *et al.* 2006). O estudo realizado por Sajo *et al.* (2004a) apontou o grau de fusão dos carpelos apenas como total ou parcial, constatando que os representantes de Brocchinioideae, Tillandsioideae e Bromelioideae apresentaram gineceu totalmente

sincárpico e os de Pitcairnioideae e Puyoideae parcialmente apocárpico, da mesma forma como havia sido identificado para *Puya spathacea* (Puyoideae), como parcialmente sincárpico, por Kulkarni & Pai (1982).

No presente estudo, as espécies apresentaram diferentes graus de fusão dos carpelos, próprios de cada subfamília, concordando com os dados de Sajo *et al.* (2004a), porém acrescentando informações relevantes quanto à identificação dos seguintes tipos de sincarpia: falsa e total, em Tillandsioideae; falsa e parcial, em Pitcairnioideae; verdadeira e total, em Bromelioideae. Assim, o caráter sincarpia é destacado como de grande valia para a taxonomia do grupo, na delimitação de subfamílias; de modo que, considerando a nova filogenia da família (Givnish *et al.* 2007), sua verificação detalhada pode auxiliar na compreensão do processo evolutivo sofrido pelas estruturas reprodutivas e ainda representar um marcador morfológico adequado para a reconstrução de filogenias.

O obturador é considerado um tipo especial de tecido transmissor, o qual se diferencia no ovário, nas margens dos carpelos, e apresenta-se associado à micrópila dos rudimentos seminiais (Tilton & Horner 1980). Sajo *et al.* (2004b), estudando a estrutura e o desenvolvimento do rudimento seminal em algumas espécies de Bromeliaceae, citaram a presença de obturador na região da placenta, porém não realizaram nenhum tipo de descrição. No presente estudo, verificou-se a morfologia do obturador na família, sendo detectadas variações estruturais entre os seus representantes. Em Bromelioideae e Pitcairnioideae, as células são pouco alongadas com a face periclinal externa em formato de domo, enquanto em Tillandsioideae as células são bastante alongadas, formando um tecido uni a biestratificado. Nas seis espécies estudadas, observou-se o desenvolvimento de paredes celulares labirínticas na face periclinal externa das células deste tecido. Tais descrições e comparações são inéditas para Bromeliaceae, demonstrando a ocorrência comum deste tecido nos seus diferentes táxons, com a existência de variabilidade morfológica do caráter. De modo semelhante, em

Liliaceae, é muito comum a presença de tecido transmissor ovariano, com células dotadas de invaginações de parede celular na região do domo, como em *Lilium longiflorum* (Janson *et al.* 1994) e *L. regale* (Singh *et al.* 1998).

No ovário ínfero de *Ananas comosus*, os limites da parede ovariana não podem ser determinados precisamente devido à completa fusão com tecidos não-carpelares e, conseqüentemente, à ausência de diferenças no arranjo celular ou tipo e dimensão celular entre as duas regiões (Okimoto 1948). Nesse contexto, o hipanto foi tratado como de natureza apendicular, através do estudo da vascularização. Em *Aechmea calyculata* e *Billbergia nutans*, também não é possível delimitar a parede ovariana e o hipanto, não tendo sido realizada análise para verificação de sua origem.

A definição das camadas do pericarpo varia conforme a interpretação do autor. Roth (1977) afirma que a delimitação do exocarpo, mesocarpo e endocarpo pode ser *lato* ou *stricto sensu*. Em *lato sensu*, exocarpo e endocarpo podem ser compostos por suas respectivas faces epidérmicas e tecidos subepidérmicos, enquanto em *stricto sensu*, ambas as camadas advêm unicamente de suas faces epidérmicas. Neste trabalho, adotou-se a definição em sentido restrito (*stricto sensu*), pois representa a separação dos tecidos do ponto de vista de sua origem.

Neste estudo, o tipo de fruto de *Aechmea calyculata* e *Billbergia nutans* foi classificado como baga, que consiste em um fruto indeiscente com pericarpo não diferenciado internamente por endocarpo rígido, segundo o conceito de Spjut (1994). Entretanto, alguns autores classificam os frutos carnosos de acordo com sua origem, a partir de ovário súpero ou ínfero (eventualmente súpero) com hipanto, abrangendo esta última categoria os frutos pomáceos, os quais são divididos em subtipos bastante específicos de famílias ou gêneros (Hertel 1959, Souza 2006). Considerando que os frutos das espécies aqui analisadas, bem como todos os de Bromelioideae, são originários de ovário ínfero e que, dentro da categoria

dos frutos pomáceos, não se enquadram nos seus subtipos, seria plausível a criação de um subtipo representativo dos frutos carnosos de Bromeliaceae. Para isso, seria necessário o estudo anatômico de um amplo número de espécies, que represente de forma mais completa a subfamília em questão. Portanto, o presente estudo segue a classificação tradicional para os frutos de Bromelioideae, considerados bagas.

O fruto seco das espécies restantes foi determinado como sendo do tipo cápsula. De acordo com Souza (2006), cápsula (“kapsa” = caixa, com o diminutivo “ulus”) é um fruto simples, seco ou carnoso, proveniente de ovário súpero ou ínfero, bicarpelar a pluricarpelar, plurispérmico e deiscente mediante fendas longitudinais. As cápsulas são classificadas em função do seu padrão de deiscência, o qual é definido como a exposição ou liberação das sementes por abertura naturalmente produzida no pericarpo (Spjut 1994).

Conforme Roth (1977), os espessamentos de parede em forma de “U” ou de ferradura (“U-shaped” ou “horseshoe-shaped”) resultam do espessamento de ambas as paredes anticlinalis juntamente ao espessamento da parede periclinal interna, mostrando uma estratificação conspícua. Podem estar presentes em cápsulas e já foram registrados em células do epicarpo ou endocarpo de espécies das famílias Asteraceae, Caryophyllaceae, Lamiaceae, Ranunculaceae, Boraginaceae, Valerianaceae e Plumbaginaceae - todas dicotiledôneas. Este padrão de espessamento foi detectado no exocarpo e/ou endocarpo de quatro das seis espécies examinadas, sendo elas *Aechmea calyculata*, *Pitcairnia flammea*, *Tillandsia aeranthos* e *Vriesea carinata*, constatando-se que tais espessamentos não são exclusivos de frutos de dicotiledôneas.

A presença desse tipo de espessamento nas células epidérmicas da estrutura foliar de Bromeliaceae é uma característica marcante, com base nos trabalhos de Braga (1977), Arruda & Costa (2003), Aoyama & Sajo (2003), Proença & Sajo (2004), Segecin & Scatena (2004), Scatena & Segecin (2005), Proença & Sajo (2007), tendo sido registrada para a

grande maioria das espécies estudadas. Esses estudos demonstram também que tais espessamentos podem apresentar-se lignificados ou não conforme a espécie, o que provavelmente define o caráter como resultante de adaptação ao ambiente. De acordo com Scatena & Segecin (2005), esta conformação estrutural possivelmente atua evitando o colapso das células pelo murchamento conseqüente da evaporação de água dos tecidos, garantindo, dessa forma, a sobrevivência das espécies em ambiente com condições abióticas extremas.

Uma hipoderme bem desenvolvida, adjacente ao exocarpo, é característica de muitos frutos, inclusive da maioria das bagas já estudadas (Roth 1977), e pôde ser conferida nas bagas de *Aechmea calyculata* e *Billbergia nutans*, as quais apresentaram 2-3 camadas celulares em sua hipoderme mesocárpica. *Dyckia maritima*, *Tillandsia aeranthos* e *Vriesea carinata* também demonstraram hipoderme mesocárpica em seus frutos, sendo composta, porém, por apenas uma camada celular inconspícua – com os espessamentos de parede celular limitados às paredes periclinais externas.

Esclereídes de diversas formas ocorrem, mais comumente, no tecido carnoso de bagas e drupas, enquanto as fibras prevalecem no endocarpo de drupas, em nozes e em cápsulas e desempenham um importante papel no mecanismo de deiscência destas últimas (Roth 1977). Este padrão foi identificado também nos frutos de Bromeliaceae, pela presença de esclereídes no mesocarpo das bagas e fibras no mesocarpo das cápsulas.

Nas espécies com frutos capsulares, além das fibras do mesocarpo, ocorrem esclereídes no endocarpo e, às vezes, no exocarpo. Essas esclereídes, caracterizadas como tais pelo seu formato, espessamento de parede celular diferencial e tipo de pontuação, possuem dimensões e formatos variados; sendo algumas pouco alongadas e outras extremamente alongadas, assemelhando-se a fibras, em seção paradérmica, como no endocarpo de *Pitcairnia flammea*. Nesse caso, as macrosclereídes podem ser consideradas fibriformes.

Os estômatos de Bromeliaceae são, geralmente, restritos a séries longitudinais em sulcos e suas células subsidiárias apresentam-se, com frequência, arqueadas sob as células-guarda (Tomlinson 1969). Conforme o mesmo autor, nos gêneros *Aechmea* e *Billbergia* as células-guarda são, usualmente, situadas abaixo da superfície epidérmica, enquanto no gênero *Dyckia* são elevadas. Outras avaliações confirmaram os padrões de *Billbergia* e *Dyckia*, observando que os estômatos ocorrem em sulcos individuais (Proença & Sajo 2007), contudo, divergiram em relação ao gênero *Aechmea*, revelando estômatos situados no mesmo nível (Aoyama & Sajo 2003) ou em nível inferior ao das células epidérmicas (Proença & Sajo 2004). No presente estudo, foram constatados estômatos elevados em relação à superfície em *Dyckia maritima*, corroborando os dados da literatura para o gênero; e estômatos elevados, para *Aechmea calyculata*, e no mesmo nível, para *Billbergia nutans*, o que contraria os dados existentes para os gêneros. Em todas as espécies, os estômatos estão localizados em sulcos individuais, como descrito por Proença & Sajo (2007). A orientação dos estômatos nas folhas de monocotiledôneas é, freqüentemente, paralela ao eixo mais longo do órgão, apesar de existirem exceções (Croxdale 1998), padrão este coincidente nos frutos de todas as espécies aqui analisadas.

Segundo Tomlinson (1969), escamas peltadas similares às presentes nas folhas podem ocorrer em eixos de inflorescências e em órgãos reprodutivos. Quanto à estrutura, tanto em Bromelioideae quanto em Pitcairnioideae, esses tricomas possuem normalmente duas células basais e escudo nunca organizado em disco e ala, sendo que no gênero *Aechmea* as células do pedículo são em número de 3-4 ou mais. De acordo com Braga (1977), as escamas peltadas de *Aechmea* possuem escudo arredondado, regular ou irregular. Neste estudo, o fruto de *A. calyculata* apresentou escamas peltadas condizentes com as descrições acima, exceto pelo seu escudo assimétrico e extremamente irregular – muito semelhantes às escamas estreladas comuns aos gêneros *Cottendorfia* e *Navia*, pertencentes a outra subfamília

(Robinson 1969, Tomlinson 1969). Nesse sentido, Strehl (1983) comenta que a variação da morfologia das escamas em Bromelioideae é muito grande, existindo formas semelhantes às de Pitcairnioideae e Tillandsioideae e sendo difícil estabelecer um padrão específico, visto que é possível encontrar formas diferentes em uma mesma espécie.

De acordo com Benzing (2000), além das conhecidas funções de absorção de água e nutrientes da atmosfera, reflexão da radiação solar e redução da transpiração, os tricomas peltados podem também atrair polinizadores e dispersores, pela formação de densos indumentos que refletem a tênue luz noturna das inflorescências ou dos frutos carnosos. Em frutos, esta última é comprovada para espécies do gênero *Billbergia* dispersadas por morcegos. Aos tricomas em frutos, Roth (1977) atribui os papéis de proteção mecânica e redução da transpiração, quando perdidos na maturidade do fruto, ou de facilitação da dispersão pelo vento ou por animais, quando persistentes no fruto maduro. Considerando a permanência das escamas peltadas até o desenvolvimento completo do fruto e o mecanismo de dispersão da subfamília Bromelioideae, na qual se inclui a espécie *Aechmea calyculata*, determinado como zoocoria; possivelmente os tricomas desta espécie estão relacionados com a atração de dispersores. Para o gênero *Aechmea*, não existem registros de quiropterocoria, o que reduz a probabilidade da reflexão da luz noturna atuar como atrativo ao dispersor. Dessa forma, se as escamas peltadas são adaptações morfológicas ao animal dispersor, não é conhecido o mecanismo pelo qual, efetivamente, ocorre a atração.

A escultura secundária da superfície do fruto, que se refere à micro-ornamentação da cutícula, é estriada em *Pitcairnia flammea* e lisa no restante das espécies. Em um contexto taxonômico, as esculturas cuticulares podem constituir excelentes caracteres diagnósticos, porém sua significância para delimitação de categorias acima do nível de espécie é bastante limitada. Como adaptação ao ambiente, supõe-se que a área superficial aumentada pela escultura incrementa a troca de energia com o ar circundante mais frio, controlando a

temperatura da superfície sob insolação (Barthlott 1981). Tendo em vista que *Pitcairnia flamma* é uma espécie heliófila (Reitz 1983) e que o respectivo gênero não possui o caráter CAM (Crayn *et al.* 2004), típico de muitas bromeliáceas de ambientes áridos, é possível que a escultura secundária observada auxilie no controle da temperatura.

Conforme Fahn & Zohari (1955), dois fatores são necessários para a deiscência do legume: a presença de tecidos esclerenquimáticos cruzados e/ou de micelas de celulose cruzadas; a presença de um tecido de separação. A morfologia de todas as cápsulas estudadas confirmou a presença dessas estruturas, pela ocorrência das linhas de deiscência e de fibras e esclereídes em orientações distintas.

Em cápsulas loculicidas, as camadas mecânicas responsáveis pela abertura do fruto geralmente residem na região do endocarpo, com uma ou mais camadas celulares com paredes celulares lignificadas, na região do mesocarpo, em forma de agrupamentos de fibras ou esclereídes, ou em ambas, como demonstrado em *Melanthus major* e *M. comosus* - Melianthaceae (Doweld 2001), *Sesamum indicum* - Pedaliaceae (Day 2000), *Guarea macrophyla* - Meliaceae (Pinto *et al.* 2003), *Tabebuia chrysotricha* - Bignoniaceae (Souza *et al.* 2005) e *Luehea divaricata* - Malvaceae (Souza 2006). Em *Dyckia maritima*, ao contrário, os principais tecidos mecânicos situam-se no exocarpo, composto por uma camada de macroesclereídes, e no mesocarpo, na região ventral dos carpelos. Esta disposição diferenciada dos tecidos pode ser resultante da ocorrência combinada da deiscência loculicida com a septicida.

A conceituação do padrão de deiscência é, por vezes, divergente entre autores. De acordo com Font Quer (1975), as cápsulas septicidas abrem-se na região do septo (que se divide em dois), separando integralmente os carpelos, e podem se combinar com outro tipo de deiscência, a ventricida, resultando em um tipo misto de abertura. A cápsula ventricida, por sua vez, abre-se na sutura ventral dos carpelos, de maneira que suas margens dividem-se

longitudinalmente. Roth (1977) classifica as cápsulas do mesmo modo, distinguindo a septicida da ventricida, tratando a deiscência sob um ponto de vista puramente morfológico, visto que a abertura unicamente septicida não resulta na liberação das sementes. Já Spjut (1994) caracteriza a cápsula septicida como aquela que se abre através da sutura ventral, com cada valva consistindo em um carpelo inteiro, e sugere como sinônimo o termo ventricida. Neste caso, a deiscência septicida (=ventricida) representa a união dos conceitos septicida e ventricida propostos pelos autores anteriores. Para esta classificação converge a de Barroso *et al.* (1999), que percebe a cápsula septicida como resultado da separação dos carpelos em seus pontos de junção, com a posterior abertura de cada um deles na linha ventral de sutura.

Neste estudo, foi utilizado o termo septicida conforme os autores Spjut (1994) e Barroso *et al.* (1999), que engloba aberturas em duas regiões distintas, já que se considerou mais apropriado adotar o conceito de deiscência sob o ponto de vista ecológico, que pressupõe a abertura do lóculo seguida pela exposição das sementes. Contudo, sob esta ótica, o termo septicida (ou o sinônimo ventricida), por sua etimologia, não reflete o seu real conceito de forma completa.

Quanto à estrutura de cápsulas septicidas, Gomes (2008) observou em *Prestonia coalita* (Apocynaceae) a presença de exocarpo esclerenquimático com paredes celulares em formato de “U” invertido, mesocarpo mediano com um anel irregular de fibras longitudinais e endocarpo formado por fibras transversais a levemente oblíquas, com grupos de fibras longitudinais adjacentes à zona de deiscência. Este padrão estrutural compartilha semelhanças com as cápsulas septicidas de Bromeliaceae descritas neste estudo, que possuem exocarpo e endocarpo ou somente o endocarpo com espessamento parietal em “U” e fibras longitudinais próximas às linhas de deiscência.

Morra *et al.* (2002) verificaram que a cápsula septicida de *Tillandsia tricholepis* apresenta exocarpo com paredes celulares delgadas, mesocarpo com 2-3 camadas celulares e

endocarpo com células semelhantes a fibroesclereídes com paredes celulares anticlinais e periclinal interna espessada e lignificada. No presente estudo, o pericarpo maduro de *Tillandsia aeranthos* foi caracterizado como possuindo exocarpo com paredes celulares espessadas desigualmente, em formato de “U”, mesocarpo com 8-10 camadas celulares e endocarpo constituído de macroesclereídes, também com paredes celulares em “U”. Desta forma, é notória a variação interespecífica de caracteres relativos ao fruto maduro, sendo este tipo de comparação e constatação inéditas para a família.

As fendas longitudinais, responsáveis pela deiscência com a formação de valvas, surgem no ápice e se desenvolvem até a base do fruto na família Bromeliaceae; diferentemente do que Font Quer (1975) relata para a família Orchidaceae, na qual a fenda inicia na porção mediana do fruto e avança em direção aos extremos, ou Caryophyllaceae, na qual a abertura inicia no ápice, porém é incompleta, formando dentes no ápice do fruto.

O estudo de Fahn & Zohari (1955), sobre estrutura do pericarpo de legumes, evidenciou desde a presença de dois estratos esclerenquimáticos até a ausência destes, incluindo formas transicionais, e concluiu que existe uma tendência à redução desses estratos na família Fabaceae, levando à indeiscência do fruto. Nos legumes indeiscentes, a presença de tecidos que são obviamente relictos do aparelho de deiscência corrobora esta visão. Em Bromeliaceae, também foi perceptível a tendência evolutiva dos frutos pela redução dos estratos esclerenquimáticos, das cápsulas deiscentes às bagas indeiscentes. Das três subfamílias averiguadas, Tillandsioideae apresentou cápsulas com estratos esclerenquimáticos conspícuos no exocarpo, endocarpo e mesocarpo, Pitcairnioideae apresentou cápsulas com estes estratos no exocarpo ou endocarpo e mesocarpo e, por último, Bromelioideae apresentou bagas com estratos rígidos no exocarpo e hipoderme. Além disso, as duas espécies representantes de Bromelioideae mostraram a existência de fileiras celulares, semelhantes às

linhas de deiscência das demais espécies, que certamente constituem um caráter relictual, assim como foi observado em Fabaceae.

O surgimento dos frutos foi uma inovação evolutiva muito importante que incrementou a eficiência da dispersão de sementes e desencadeou uma rápida diversificação das angiospermas. Entretanto, pouco se sabe acerca da origem e evolução dos tipos de frutos entre as angiospermas ou mesmo dentro das suas famílias. Para as monocotiledôneas, foi demonstrado que os frutos carnosos apareceram pelo menos 21 vezes e foram perdidos 11 vezes, evidenciando que esse caráter sofreu convergência adaptativa (Givnish *et al.* 2005). Para as angiospermas, em um levantamento de 59 ordens e 391 famílias, foi indicado que houve pouca restrição filogenética na evolução dos frutos, dando suporte à hipótese de que a evolução dos frutos foi dirigida, pelo menos em parte, por agentes dispersores abundantes em habitats particulares (Lorts *et al.* 2008).

Em um contexto filogenético, julga-se que os frutos secos e deiscentes sejam os mais primitivos, com o folículo como a estrutura fundamental entre as angiospermas, a partir da qual irradiaram todos os outros tipos de frutos. Supostamente, as drupas e bagas são originárias de cápsulas por perda da deiscência. Quanto à deiscência, os tipos ventricida e septicida são elencados como os mais basais dentre todos os existentes (Roth 1977). Na recente filogenia realizada para a família Bromeliaceae, que resulta em um arranjo de oito subfamílias, Tillandsioideae diverge mais cedo com o posterior surgimento de Pitcairnioideae e, por último, Bromelioideae (Givnish *et al.* 2007) – contemplando as três subfamílias analisadas no presente trabalho. A caracterização morfológica mostra que as subfamílias Tillandsioideae e Pitcairnioideae apresentam frutos capsulares – septicidas e, por vezes, também loculicidas – e a subfamília Bromelioideae possui frutos bacáceos (Smith & Downs 1974). O detalhamento morfo-anatômico deste estudo comprovou que as cápsulas de *Tillandsia aeranthos* e *Vriesea carinata* (Tillandsioideae) são septicidas, a cápsula de

Pitcairnia flammea (Pitcairnioideae) é septicida, porém com forma e abertura diferenciadas das anteriores, e de *Dyckia maritima* (Pitcairnioideae) é biscida, combinando os tipos septicida e loculicida. Esses dados corroboram as considerações evolutivas citadas anteriormente, visto que Tillandsioideae apresenta caracteres considerados basais, Pitcairnioideae demonstra novos caracteres, como a deiscência loculicida, e Bromelioideae apresenta a estrutura de fruto em forma de baga, derivada e diferenciada das anteriores (cápsulas).

Assim como Tillandsioideae e Pitcairnioideae, todas as demais subfamílias não analisadas neste estudo apresentam fruto do tipo cápsula, o que provavelmente representa uma plesiomorfia da família (Fig. 202), levando em conta uma visão parsimoniosa dos tipos de frutos sobre a filogenia de Givnish *et al.* (2007). Desse modo, a união dos dados obtidos neste estudo às informações existentes possibilita uma visão mais precisa sobre a evolução de frutos na família Bromeliaceae.

Com base nos caracteres morfológicos e anatômicos deste estudo, as espécies que mais diferiram entre si dentro da mesma subfamília foram *D. maritima* e *P. flammea*, dado este que reflete as revisões taxonômicas atuais, as quais posicionam os gêneros *Dyckia* e *Pitcairnia* em duas tribos distintas – Dyckieae e Pitcairnieae, respectivamente (Robinson & Taylor 1999). A similaridade entre as espécies *A. calyculata* e *B. nutans* é condizente com a filogenia de Faria *et al.* (2004), na qual o clado onde está inserida a primeira espécie é posicionado como grupo-irmão do clado que engloba o gênero *Billbergia*. Já a grande semelhança entre *T. aeranthos* e *V. carinata* concorda com a íntima relação filogenética entre os respectivos gêneros, inseridos em um mesmo clado dentro de Tillandsioideae (Fig. 202) (Givnish *et al.* 2007). Entre as subfamílias, percebe-se de forma clara a aproximação morfológica de Tillandsioideae e Pitcairnioideae, nas quais é retido o caráter provavelmente plesiomórfico do fruto capsular, como já discutido anteriormente.

Em relação à composição histoquímica do pericarpo, os cristais de oxalato de cálcio estão amplamente distribuídos entre as plantas, com ocorrência em mais de 200 famílias. A função desses cristais é pouco conhecida e tem sido alvo de muitas especulações, como o depósito de substâncias tóxicas ou excessivas, a regulação da pressão osmótica, o armazenamento de cálcio e a proteção mecânica contra herbívoros (Franceschi & Horner 1980). O papel de defesa foi confirmado recentemente em *Medicago truncatula* (Korth *et al.* 2006).

As ráfides destacam-se como o mais comum tipo de cristal de oxalato de cálcio entre as monocotiledôneas (Prychid & Rudall 1999), sendo abundantes em todas as partes da planta na família Bromeliaceae (Tomlinson 1969). Na infrutescência de *Ananas comosus*, os idioblastos contendo ráfides são numerosos, tanto nos tecidos carpelares como nos tecidos não-carpelares (Okimoto 1948). A ocorrência desses cristais também é referida para Typhaceae (Dahlgren *et al.* 1985), que juntamente com Bromeliaceae e Rapateaceae formam o grado basal de Poales (Linder & Rudall 2005). No presente estudo, as ráfides de oxalato de cálcio ocorrem no ovário, hipanto e/ou fruto de todas as espécies, exceto em *Vriesea carinata*, manifestando padrões de distribuição diferenciados de acordo com a espécie. Nesse caso, acredita-se que a presença de ráfides está correlacionada principalmente com a função de armazenamento de cálcio, que pode ser utilizado para a própria ontogênese do fruto ou redirecionado para outras estruturas, como obturador, rudimento seminal e semente em desenvolvimento, tendo em vista a associação das ráfides com a placenta em algumas espécies e o seu declínio ou desaparecimento no fruto maduro. O cálcio possui um papel fisiológico, regulatório e de sinalização essencial durante a reprodução sexual em plantas, na germinação, alongamento e atração dos tubos polínicos e na fusão dos gametas (Ge *et al.* 2007), sendo fundamental o aporte deste íon nos tecidos do pistilo. Presume-se que a proteção contra herbívoros não constitua função desempenhada por estas ráfides, em virtude da sua

copiosa ocorrência inclusive nos frutos zoocóricos, que dependem da ingestão por animais para que sua dispersão seja efetivada.

Os grãos de amido são facilmente identificados nos tecidos carpelares e não-carpelares de *Ananas comosus*, tornando-se menos conspícuos à medida que as células expandem e desaparecendo completamente na maturidade do fruto (Okimoto 1948, Smith & Harris 1995). Esse padrão pôde ser observado também nas espécies aqui analisadas.

Os corpos silicosos são muito comuns em Bromeliaceae, apresentando-se quase invariavelmente como corpos esféricos, um em cada célula da epiderme de folhas e caules (Tomlinson 1969). Essas estruturas, por serem altamente refrativas, têm sido associadas com a redução da transpiração da planta (Krauss 1949). No presente estudo, foram detectados corpos silicosos no exocarpo de *Aechmea calyculata*, uma espécie esciófila (Reitz 1983), fato que concorda com os caracteres inerentes à família, porém contradiz as informações relativas à funcionalidade da estrutura. Corpos de sílica também ocorrem em outros membros de Poales (APG II 2003), como Rapateaceae, Poaceae, Cyperaceae, Thurniaceae, Echeiocolaceae e Centrolepidaceae (Dahlgren *et al.* 1985), indicando que esse caráter seja uma plesiomorfia para a ordem.

As mucilagens são polímeros complexos de alto peso molecular compostos por polissacarídeos ácidos ou neutros, que podem servir como reserva nutricional ou para retenção de água, nos casos gerais (Fahn 1979). Em espécies de *Ziziphus* (Rhamnaceae) tolerantes à seca, constatou-se que a mucilagem presente no caule e nas folhas parece não beneficiar as relações hídricas nos tecidos, despontando como uma significativa fonte de carboidratos e solutos, a partir dos glucanos, para a sobrevivência nos períodos de seca (Clifford *et al.* 2002). *Dyckia maritima* é uma xerófita que contém mucilagem nas células ao redor dos estômatos do fruto em desenvolvimento, o que aponta para um papel na retenção hídrica. Entretanto, o gênero *Dyckia* como um todo apresenta o caráter CAM (Crayn *et al.*

2004), que consiste na abertura dos estômatos à noite e, portanto, já constitui uma estratégia muito eficiente contra a dessecação. Assim, supõe-se que não haveria necessidade da existência de outro mecanismo contra a perda de água, podendo a mucilagem de *D. maritima* desempenhar função de reserva, como foi descrito para *Ziziphus spp.*

Em *Aechmea calyculata*, foram encontrados compostos fenólicos no interior das células do exocarpo, hipoderme e endocarpo, que proporcionam uma cor roxo-escura, quase preta, do fruto maduro. Provavelmente, esta pigmentação é devida à presença de antocianinas no vacúolo das células, já que em *Aechmea tillandsioides* e *A. bracteata* foram identificados estes compostos – glicosídeos de cianidina e de delphinidina, respectivamente – como responsáveis pela coloração escura do fruto (Saito & Harborne 1983).

As células taniníferas são de ocorrência quase universal entre os frutos (Roth 1977) e, em Bromeliaceae, são comumente observadas no parênquima que envolve os feixes vasculares (Tomlinson 1969), exatamente como foi definido para *Aechmea calyculata* neste estudo.

Levando em conta que o corante Azul de Alcião reage com mucopolissacarídeos ácidos (Lillie 1965) e o Vermelho de Rutênio com pectinas (Johansen 1940), que são polissacarídeos ácidos (Knox *et al.* 1990) com a capacidade de formar géis (Jarvis 1984); teoricamente, ambos interagem com os mesmos componentes químicos. Porém, este estudo demonstrou que tais reagentes diferem em suas especificidades, pois não houve sobreposição das colorações no que se refere à caracterização histoquímica das paredes celulares. Portanto, é provável que tais corantes sejam complementares na detecção de pectinas, o que deve ser levado em consideração em estudos futuros.

Paredes celulares secundárias são constituídas de celulose, xilanos e ligninas (Popper 2008). As pectinas compõem cerca de 35% das paredes celulares primárias de dicotiledôneas e algumas monocotiledôneas e 2-10% das paredes celulares primárias de

gramíneas e outras comelinóides (Mohnen 2008). Está bem estabelecido que as paredes celulares secundárias demonstram ausência ou níveis baixos de pectinas, em comparação com as paredes primárias (Knox 2008), a exemplo do estudo de Smith & Harris (1999) em espécies de Poales, cujas paredes celulares secundárias contêm polissacarídeos pécticos, porém em proporções menores do que nas paredes primárias. No atual estudo, muitas esclereídes, incluindo as macroesclereídes, mostraram a presença de pectinas em praticamente toda a extensão de suas paredes celulares secundárias, o que contraria as informações vigentes.

As ligninas são heteropolímeros derivados principalmente de três monômeros alcoólicos que diferem em seu grau de metoxilação. Embora existam exceções, as ligninas das angiospermas consistem principalmente de unidades guaiacil e siringil, enquanto as ligninas das gimnospermas são compostas majoritariamente de unidades guaiacil, ambos os grupos contendo baixos níveis de unidades hidroxifenil (Boerjan *et al.* 2003). Em todas as espécies estudadas dotadas de frutos capsulares, constatou-se que as fibras são sempre lignificadas, assim como outros tecidos esclerenquimáticos; enquanto as macroesclereídes nunca reagiram ao corante para detecção de ligninas em suas paredes celulares. De acordo com Lewis & Yamamoto (1990), o Floroglucinol/HCl, denominado teste de Wiesner, é considerado indicativo de ligninas guaiacílicas. Todavia, foi demonstrado recentemente que os principais alvos desta reação não são as típicas unidades das ligninas, mas as unidades terminais de aldeídos coniferil e sinapil, que escapam da redução aos alcoóis correspondentes (guaiacil e siringil) e são incorporados nas ligninas em quantidades variáveis (Pomar *et al.* 2002). Desse modo, a ausência da reação de Floroglucinol/HCl reflete a ausência dos aldeídos, mas não exclui a presença de outras porções de ligninas.

As macroesclereídes mostraram a presença de pectinas em suas paredes celulares, que são polissacarídeos extremamente hidrofílicos formadores de géis. Se as ligninas estão

mesmo ausentes, as macroesclereídes podem estar contribuindo para a sustentação mecânica dos frutos sem o enrijecimento excessivo acarretado pela lignificação, como observado por Gomes (2008) para as fibras não-lignificadas, tendo em vista que o processo de deiscência provavelmente necessita de flexibilidade por parte de algum dos tecidos pericárpicos.

Um inesperável e amplo espectro de flavonóides foi identificado para Bromeliaceae em uma análise da composição química foliar, com a detecção de flavonóis e flavonas, sendo o mais comum deles a quercetina (Williams 1978). Trabalhos que envolvam a localização deste grupo químico em paredes celulares são extremamente escassos. Markham *et al.* (2000) observaram a presença de flavonóis glicosilados nas pétalas de *Eustoma grandiflorum*, nas paredes celulares da epiderme e de algumas células do mesofilo, comprovando evidências anteriores indiretas para a existência de flavonóides nas paredes celulares de plantas. O presente estudo revela a ocorrência de flavonóides (flavonóis e/ou flavonas) em paredes celulares primárias e secundárias das cápsulas de *D. maritima*, *P. flamma*, *T. aeranthos* e *V. carinata*. Esse resultado vai ao encontro do padrão de composição foliar da família e adiciona dados importantes acerca da localização de flavonóides em paredes celulares. Estes componentes podem estar desempenhando um papel antimicrobiano, de proteção contra radiações ultravioleta ou de defesa contra herbívoros (Pourcel *et al.* 2007), já que nessas espécies a dispersão ocorre por anemocoria, de modo que a predação de seus frutos não figura como um fator benéfico.

As quatro espécies caracterizadas por frutos capsulares são dotadas de macroesclereídes com paredes celulares de coloração natural que vai do amarelo ao vermelho, proporcionando um aspecto macroscópico marrom do tecido. Os pigmentos mais conhecidos que são responsáveis pelas cores nos tecidos vegetais são as betalaínas e as antocianinas, armazenadas nos vacúolos, e os carotenóides, sintetizados e acumulados nos cromoplastídeos (Grotewold 2006). Além das antocianinas, outros flavonóides menos comuns também atuam

como pigmentos, como os taninos condensados (proantocianidinas), que são armazenados nos vacúolos, e os flobafenos, que são depositados nas paredes celulares (Koes *et al.* 2005). Os flobafenos, também conhecidos como deoxiflavonóides, são polímeros avermelhados encontrados no pericarpo e tegumento seminal de algumas gramíneas (Lepiniec *et al.* 2006), como milho, sorgo e arroz (Chopra *et al.* 2006, Nagao *et al.* 1956), cuja constituição química continua em grande parte desconhecida (Chopra *et al.* 2006). Pelo exposto, percebe-se que os flobafenos possuem todos os elementos mencionados para os pigmentos presentes nas macroesclereídes das cápsulas estudadas de Bromeliaceae. Portanto, é possível que tal pigmentação seja advinda de flobafenos, o que seria uma novidade para a família e constituiria um caráter em comum com Poaceae, família pertencente à Poales, ordem da qual Bromeliaceae também faz parte, porém compartilha poucos caracteres morfológicos.

Com base na descrição morfo-anatômica da ontogênese do fruto, o presente estudo possibilitou a identificação de caracteres importantes na distinção de subfamílias e gêneros e, com o auxílio da literatura, na delimitação de espécies. Destacam-se os seguintes caracteres de ovário e fruto como úteis na taxonomia de Bromeliaceae: tipo de sincarpia; posição do ovário; formato das células e número de estratos celulares do obturador; tipo, forma, dimensão e cor do fruto; forma, dimensão e espessamento de parede celular do exocarpo e endocarpo; número de camadas celulares do mesocarpo; quantidade e espessamento de parede celular das fibras que margeiam as linhas de deiscência; número de feixes vasculares; presença de extensão de bainha nos feixes vasculares; presença de hipoderme, assim como o número de camadas celulares, formato celular e espessamento de parede celular; presença de tricomas no exocarpo; presença de estômatos no exocarpo; tipo de deiscência; disposição das valvas. Quanto à histoquímica do pericarpo, a presença dos seguintes compostos constitui caracteres diagnósticos para a taxonomia da família: compostos fenólicos no interior das células do mesocarpo; lipídios como conteúdo celular do mesocarpo;

pectinas como conteúdo celular em todo o pericarpo; corpos silicosos no exocarpo; ráfides no mesocarpo (presença e distribuição); taninos no mesocarpo; flavonóides nas paredes celulares; ligninas no exocarpo ou endocarpo; lipídios na parede periclinal externa do exocarpo.

Tendo em vista a pouca plasticidade fenotípica do fruto, em sua condição de órgão reprodutivo, a pequena quantidade de estudos morfológicos e anatômicos acerca deste órgão e a detecção de diversos caracteres úteis na taxonomia de Bromeliaceae, evidenciada neste estudo; ressalta-se a importância da análise estrutural do fruto para a taxonomia das famílias botânicas, a fim de despertar a atenção dos sistematas para a sua aplicação como ferramenta no campo da taxonomia, como Barroso *et al.* (1999) já havia salientado.

Sobre a dispersão de *Aechmea calyculata* e *Billbergia nutans*, não existem dados na literatura. Dentre as espécies de *Aechmea*, as sementes podem ser carregadas por formigas ou dispersadas por pássaros, existindo ainda registros de dispersão por mamíferos. Em *Aechmea lindenii*, espécie incluída no mesmo subgênero de *A. calyculata*, os frutos arroxeados atraem passeriformes generalistas das famílias Emberizidae e Pipridae (Lenzi *et al.* 2006). No gênero *Billbergia*, os morcegos são os prováveis agentes dispersores de algumas espécies (Benzing 2000), sendo que as sementes de *B. elegans* germinaram após a passagem pelo sistema digestório de um morcego, constituindo-se no único registro publicado de endozoocoria em Bromeliaceae (Abendroth 1957).

A flora ornitócorica pertence a duas categorias, de acordo com o tamanho e a composição química do fruto e as características das aves dispersoras (McKey 1975). O primeiro grupo é formado por árvores tropicais que dependem de frugívoros obrigatórios de grande porte, que exibem dietas compostas necessariamente por polpas ricas em proteínas e óleos. Como a dispersão é segura, essas espécies passam a produzir, ao longo da evolução, sementes enormes e em pequena quantidade. O segundo grupo, mais extenso, produz frutos

com sementes menores que fornecem aos seus dispersores principalmente carboidratos, compostos inorgânicos e água, de modo que as proteínas e os lipídios são obtidos de outras fontes de alimento. Nesse caso, os dispersores são generalistas. De acordo com Benzing (2000), as espécies de Bromelioideae se encaixam na segunda categoria.

Um estudo não-publicado sobre a química de frutos em Bromelioideae indicou a ausência de riqueza nutricional. Dentre as oito espécies amostradas, os carboidratos predominaram, variando de 80% a menos que 15% do peso seco, enquanto os lipídios nunca excederam 3%, tampouco as proteínas (Benzing 2000). Estes dados corroboram a inserção de Bromelioideae na última categoria de McKey.

No presente estudo, a histoquímica dos frutos revelou a presença de células ricas em pectinas, em *Aechmea calyculata*, e em pectinas e lipídios, em *Billbergia nutans*. Assim, em *A. calyculata*, cujos frutos possuem conteúdo principalmente polissacarídico, a dispersão poderia ser garantida por aves generalistas, o que foi descrito para *A. lindenii*. Em *Billbergia*, a relativa abundância de lipídios difere dos dados químicos expostos acima e, sabendo-se que a dispersão é, provavelmente, realizada por morcegos, não se pode traçar um paralelo com as categorias acima, que são relacionadas à dispersão ornitocórica.

De acordo com Levey (1987), a facilidade com que as sementes se separam do fruto, a morfologia da baga e os aspectos das brácteas associadas sugerem fatos importantes sobre as aves dispersoras. Os frugívoros engolidores (“gulpers”) consomem os frutos intactos, enquanto os mascadores (“mashers”) digerem apenas a polpa, aumentando a probabilidade de que algum apêndice ou envelope mucilaginoso presente mantenha-se intacto para promover a aderência a um substrato. A forma do fruto sugere envolvimento dos dois tipos de dispersores para as bromélias. Segundo Benzing (2000), a presença de um cálice persistente transformado em projeções afiadas, comum em algumas espécies de Bromelioideae, é considerada um

empecilho para a ação dos engolidores. Ao contrário, esta estrutura pode ajudar os mascadores a destacar as bagas do eixo da inflorescência.

Considerando as questões expostas acima, os possíveis dispersores do gênero *Aechmea* e o fato de a espécie estudada *Aechmea calyculata* apresentar cálice persistente com ápices afiados, provavelmente a dispersão desta espécie, se ornitócorica, ocorre pela ação de pássaros generalistas e mascadores. Visto que os tricomas são reportados como elementos atraentes para a dispersão por morcegos somente no gênero *Billbergia*, estas estruturas podem ter outra função associada na espécie em questão.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diversos caracteres úteis para a taxonomia de Bromeliaceae foram destacados, sendo os frutos ótimas ferramentas para a delimitação, principalmente, de gêneros e subfamílias deste grupo taxonômico.

Foi detectada a presença de caracteres comuns à família, como: ráfides de oxalato de cálcio, corpos silicosos, espessamentos de parede celular em “U”, células-guarda ancoradas sobre as células subsidiárias, células taniníferas e escamas peltadas.

Os espessamentos de parede celular em “U”, anteriormente reportados unicamente para frutos de dicotiledôneas, passam a constar como estruturas pertencentes também a frutos de monocotiledôneas.

As macroesclereídes são firmadas como estruturas marcantes do pericarpo das cápsulas de Bromeliaceae.

As paredes celulares secundárias das macroesclereídes revelam-se como estruturas extremamente complexas e incomuns, em virtude da presença de pectinas em praticamente toda a sua extensão, da aparente ausência de ligninas, da ocorrência de flavonóides (flavonóis e/ou flavonas), na maioria dos casos, e da existência de compostos fenólicos pigmentados que proporcionam uma coloração avermelhada ao tecido e que, supostamente, são flobafenos.

A anatomia do fruto deiscente está intimamente correlacionada com o tipo de deiscência, visto que cápsulas com mesmo mecanismo de abertura mostraram-se mais semelhantes entre si do que as cápsulas de um mesmo nível taxonômico.

Com a caracterização de representantes de três das oito subfamílias de Bromeliaceae, foi possível traçar algumas afirmativas relacionadas à evolução dos frutos na família:

- Os caracteres observados reproduzem as informações sobre a filogenia de frutos nas angiospermas, de modo que a subfamília mais basal apresenta caracteres tratados como basais para frutos, e assim por diante;
- A evolução dos frutos mostra uma tendência à indeiscência;
- Unindo os dados deste estudo às informações morfológicas estabelecidas, o caráter cápsula, presumivelmente, é plesiomórfico; do contrário, ocorreriam diversas reversões, em virtude de o caráter estar presente na maioria das subfamílias;
- As diferenças e semelhanças entre os táxons estudados refletem a filogenia atual de Bromeliaceae.

Os caracteres morfológicos e químicos das bagas auxiliaram em uma identificação aproximada dos possíveis dispersores das espécies.

A partir das análises e argumentações deste estudo, torna-se evidente a abertura de novas áreas a serem exploradas, com o intuito de compreender mais profundamente a estrutura funcional dos frutos de Bromeliaceae e, ainda, auxiliar no entendimento das relações filogenéticas da família. Alguns tópicos que merecem maior atenção são os seguintes:

- Caracterização da anatomia de frutos de representantes de todas as atuais subfamílias;
- Descrição do desenvolvimento do gineceu, com ênfase no tipo de fusão dos carpelos, em táxons representativos de todas as subfamílias;
- Investigação das paredes celulares das macroesclereídes presentes nas cápsulas, através de estudos de imunolocalização e de extração e isolamento dos componentes químicos;
- Análise da origem do hipanto nas espécies caracterizadas por ovário ínfero, na subfamília Bromelioideae;
- Caracterização da fauna dispersora em Bromelioideae, já que tais estudos são raros.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABENDROTH, A. 1957. *Billbergia elegans*. **Bromeliad Society Bulletin** 7: 38-39.
- AMENDOEIRA, F. C.; FRUTUOSO, V. S.; CHEDIER, L.M.; PIERMAN, A. T.; FIGUEIREDO, M. R.; KAPLAN, M. A. C.; PRESCOTT, S. M.; BOZZA, P. T.; CASTRO-FARIA-NETO, H. C. 2003. Antinociceptive effect of *Nidularium procerum*: a Bromeliaceae from the Brazilian coastal rain forest. **Phytomedicine** 12: 78–87.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP II. 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society** 141: 399-436.
- AOYAMA, E. M. & SAJO, M. G. 2003. Estrutura foliar de *Aechmea* Ruiz & Pav. Subgênero *Lamprococcus* (Beer) Baker e espécies relacionadas (Bromeliaceae). **Revista Brasileira de Botânica** 26 (4): 461-473.
- ARRUDA, R. C. O. & COSTA, A. F. 2003. Foliar Anatomy of Five *Vriesea* Sect. *Xiphion* (Bromeliaceae) Species. **Selbyana** 24 (2): 180-189.
- BARFUSS, M. H. J.; SAMUEL, R.; TILL, W.; STUESSY, T. F. 2005. Phylogenetic relationships in subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) based on DNA sequence data from seven plastid regions. **American Journal of Botany** 92 (2): 337-351.
- 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.
- BARTHLOTT, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. **Nordic Journal of Botany** 1 (3): 345-355.
- BENZING, D. H. 2000. **Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation**. Cambridge University Press, Cambridge. 690p.

- BERNARDELLO, L. M.; GALETTO, L.; JULIANI, H. R. 1991. Floral nectar, nectary structure and pollinators in some Argentinian Bromeliaceae. **Annals of Botany** **67**: 401-411.
- 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.
- BOERJAN, W.; RALPH, J.; BAUCHER, M. 2003. Lignin Biosynthesis. **Annual Review of Plant Biology** **54**: 519-546.
- BRAGA, M. M. N. 1977. Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina. **Acta Amazonica** **7** (3): Suplemento.
- BRIGHIGNA, L.; RAVANELLI, M.; MINELLI, A.; ERCOLI, L. 1997. The use of an epiphyte (*Tillandsia caput-medusae* Morren) as bioindicator of air pollution in Costa Rica. **The Science of the Total Environment** **198**: 175-180.
- BROWN, G. K. & TERRY, R. G. 1992. Petal Appendages in Bromeliaceae. **American Journal of Botany** **79** (9): 1051-1071.
- CARMELO-GUERREIRO, S. M. & PAOLI, A. A. S. 2000. Estrutura do pericarpo e da semente de *Astronium graveolens* Jacq. (Anacardiaceae) com notas taxonômicas. **Revista Brasileira de Botânica** **23** (1): 87-96.
- CARMELO-GUERREIRO, S. M. & PAOLI, A. A. S. 2002. Ontogeny and Structure of the Pericarp of *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **45** (1): 73-79.
- CARMELO-GUERREIRO, S. M. & PAOLI, A. A. S. 2005. Anatomy of the Pericarp and Seed-coat of *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae) with Taxonomic Notes. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **48** (4): 599-610.
- CARR, S. G. M. & CARR, D. J. 1961. The functional significance of syncarpy. **Phytomorphology** **11** (3): 249-256.

- CHAMBERLAIN, C. J. 1932. **Methods in plant histology**. 5^a ed. University of Chicago Press, Chicago. 416p.
- CHOPRA, S.; HOSHINO, A.; BODDU, J.; IIDA, S. 2006. **Flavonoid pigments as tools in molecular genetics**. In: E. Grotewould (ed.). *The Science of Flavonoids*. The Ohio State University Columbus, Ohio. p. 147-173.
- CLIFFORD, S. C.; ARNDT, S. K.; POPP, M.; JONES, H. G. 2002. Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus* species (Rhamnaceae): localization, composition and physiological roles during drought-stress. **Journal of Experimental Botany** **53** (366): 131-138.
- COSTA, A. F. 2002. **Revisão taxonômica do complexo *Vriesea paraibica* Wawra (Bromeliaceae)**. Tese de doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- CRAYN, D. M.; WINTER, K.; SMITH, J. A. C. 2004. Multiple origins of crassulacean acid metabolism and epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences** **101** (10): 3703-3708.
- CRONQUIST, A. 1988. **The Evolution and Classification of Flowering Plants**. The New York Botanical Garden, New York. 555p.
- CROXDALE, J. 1998. Stomatal patterning in monocotyledons: *Tradescantia* as a model system. **Journal of Experimental Botany** **49**: 279-292.
- DAHLGREN, R.M.T.; CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. 1985. **The families of the monocotyledons: Structure, Evolution and Taxonomy**. Springer-Verlag, Berlin. 520p.
- DAY, J. S. 2000. Anatomy of capsule dehiscence in sesame varieties. **Journal of Agricultural Science** **134**: 45-53.

- DECRAENE, L. P. R.; HONG, S.; SMETS, E. 2000. Systematic significance of fruit morphology and anatomy in tribes Persicarieae and Polygoneae (Polygonaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **134**: 301-337.
- DOWELD, A. B. 1998. Carpology, Seed Anatomy and Taxonomic Relationships of *Tetracentron* (Tetracentraceae) and *Trochodendron* (Trochodendraceae). **Annals of Botany** **82**: 413-443.
- DOWELD, A. B. 2001. The systematic relevance of fruit and seed structure in *Bersama* and *Melianthus* (Melianthaceae). **Plant Systematics and Evolution** **227**: 75-103.
- FAHN, A. 1979. **Secretory tissues in plants**. Academic Press, London. 302p.
- FAHN, A. & ZOHARY, M. 1955. On the pericarpial structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence. **Phytomorphology** **5**: 99-111.
- FARIA, A. P. G.; WENDT, T.; BROWN, G. K. 2004. Cladistic relationships of *Aechmea* (Bromeliaceae, Bromelioideae) and allied genera. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **91**: 303-319.
- FONT QUER, P. 1975. **Diccionario de Botánica**. Ed. Labor, Barcelona. 1244p.
- FORZZA, R. C. & SILVA, B. R. 2004. A New Species of *Dyckia* (Bromeliaceae) from Rio de Janeiro State, Brazil. **Novon** **14** (2): 168-170.
- FRANCESCHI, V. R. & HORNER, H. T. 1980. Calcium oxalate crystals in plants. **The Botanical Review** **46** (4): 361-427.
- FRANK, J. H.; SREENIVASAN, S.; BENSHOFF, B. J.; DEYRUP, M. A.; EDWARDS, G. B.; HALBERT, S. E.; HAMON, A. B. ; LOWMAN, M. D.; MOCKFORD, E. L.; SCHEFFRAHN, R. H.; STECK, G. J.; THOMAS, M. C.; WALKER, T. J.; WELBOURN, W. C. 2004. Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarasota Country, Florida. **Florida Entomologist** **87** (2): 176-185.

- GABRIEL, B. L. 1982. **Biological electron microscopy**. Van Nostrand Reinhold Company, New York. 264p.
- GAERTNER, J. 1788. **De fructibus et seminibus plantarum**. Stutgardiae Typis Academiae Carolinae, Leipzig. 1412p.
- GE, L. L.; TIAN, H. Q.; RUSSEL, S. D. 2007. Calcium function and distribution during fertilization in angiosperms. **American Journal of Botany** **94** (6): 1046-1060.
- GERRITS, P. O. & SMID, L. 1983. A new less toxic polymerization system for the embedding of soft tissue in glycol methacrylate and subsequent preparing of serial sections. **Journal of Microscopy** **132**: 81-85.
- GERSTERBERGER, P. & LEINS, P. 1978. Rasterelektronmikroskopische Untersuchungen an Blütenknospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). Anwendung einer neuen Präparationsmethode. **Berichte der Deutsche Botanische Gesellschaft** **91**: 381-387.
- GILLASPY, G.; BEN-DAVID, H.; GRUISSEM, W. 1993. Fruits: A Developmental Perspective. **The Plant Cell** **5**: 1439-1451.
- GILMARTIN, A. J. & BROWN, G. K. 1987. Bromeliales, Related Monocots, and Resolution of Relationships among Bromeliaceae Subfamilies. **Systematic Botany** **12** (4): 493-500.
- 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.; PIRES, J. C.; GRAHAM, S. W.; MCPHERSON, M. A.; PRINCE, L. M.; PATTERSON, T. B.; RAI, H. S.; ROALSON, E. H.; EVANS, T. M.; HAHN, W. J.; MILLAM, K. C.; MEEROW, A. W.; MOLVRAY, M.; KORES, P. J.; O'BRIEN, H. E.; HALL, J. C.; KRESS, W. J.; SYTSMA, K. J. 2005. Repeated evolution of net venation and fleshy fruits among monocots in shaded habitats confirms *a priori* predictions:

- evidence from an *ndhF* phylogeny. **Proceedings of the Royal Society B** **272**: 1481-1490.
- GIVNISH, T. J.; SYTSMA, K. J.; SMITH, J. F. 1990. A re-examination of phylogenetic relationships among bromeliad subfamilies using cpDNA restriction site variation. **American Journal of Botany** **77**: 133.
- GOMES, S. M. 2008. Morfo-anatomia de frutos secos em espécies de Apocynaceae: significado ecológico e evolutivo. **Acta Botanica Brasilica** **22** (2): 521-534.
- 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.
- GROTEWOLD, E. 2006. The Genetics and Biochemistry of Floral Pigments. **Annual Review of Plant Biology** **57**: 761-780.
- GUERIN, H. P.; DELAVEAU, P. G.; PARIS, R. R. 1971. Localisations histochimiques. II: Procédés de pigments flavoniques. Application à quelques Phanérogames. **Bulletin de la Societe Botanique de France** **118**: 29-36.
- HAUSSEN, M. A. A. B. 1992. **Biogeografia da família Bromeliaceae Juss. no Rio Grande do Sul**. Dissertação de Mestrado, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Rio Grande do Sul.
- HEENAN, P. B. 1997. Fruit anatomy of *Clianthus puniceus* and *Swainsona novaezealandiae* (Fabaceae-Galegeae). **New Zealand Journal of Botany** **35**: 119-123.
- HERTEL, R. J. G. 1959. Contribuições para a fitologia teórica II. Algumas concepções na carpologia. **Humanitas** **4** (4): 11-48.
- HORRES, R.; ZIZKA, G.; KAHL, G.; WEISING, K. 2000. Molecular Phylogenetics of Bromeliaceae: Evidence from *trnL* (UAA) Intron Sequences of the Chloroplast Genome. **Plant Biology** **2** (3): 306-315.

- ICKERT-BOND, S. M.; PIGG, K. B.; WEN, J. 2007. Comparative infructescence morphology in *Altingia* (Altingiaceae) and discordance between morphological and molecular phylogenies. **American Journal of Botany** **94** (7): 1094-1115.
- JANSON, J.; REINDERS, M. C.; VALKERING, A. G. M.; TUYL, J. M. V.; KEIJZER, C. J. 1994. Pistil Exudate Production and Pollen Tube Growth in *Lilium longiflorum* Thunb. **Annals of Botany** **73**: 437-446.
- JARVIS, M. C. 1984. Structure and properties of pectin gels in plant cell walls. **Plant, Cell and Environment** **7**: 153-164.
- JOHANSEN, D. A. 1940. **Plant Microtechnique**. McGraw-Hill, New York. 523p.
- JUSSIEU, A. 1789. **Genera Plantarum, secundum ordines naturals disposita juxta methodum in Horto Regio Parisiensi exaratam**. Herrissant, Paris. 498p.
- KNOX, J. P. 2008. Revealing the structural and functional diversity of plant cell walls. **Current Opinion in Plant Biology** **11**: 308-313.
- KNOX, J. P.; LINSTED, P. J.; KING, J.; COOPER, C.; ROBERTS, K. 1990. Pectin esterification is spatially regulated both within cell walls and between developing tissues of root apices. **Planta** **181**: 512-521.
- KOES, R.; VERWEIJ, W.; QUATTROCCHIO, F. 2005. Flavonoids: a colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. **Trends in Plant Science** **10** (5): 236-242.
- KORTH, K. L.; DOEGE, S. J.; PARK, S.; GOGGIN, F. L.; WANG, Q.; GOMEZ, S. K.; LIU, J.; JIA, L.; NAKATA, P. A. 2006. *Medicago truncatula* Mutants Demonstrate the Role of Plant Calcium Oxalate Crystals as an Effective Defense against Chewing Insects. **Plant Physiology** **141**: 188-195.
- KRAUSS, B. H. 1949. Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. II. The leaf. **Botanical Gazette** **110**: 333-404.

- KRÖMER, T.; KESSLER, M.; LOHAUS, G.; SCHMIDT-LEBUHN, A. N. 2008. Nectar sugar composition and concentration in relation to pollination syndromes in Bromeliaceae. **Plant Biology** 10 (4): 502-511.
- KULKARNI, R. A. & PAI, R. M. 1982. The floral anatomy of *Puya spathacea* Mez. (Bromeliaceae) with special reference to nectaries. **Proceedings of Indian Academy of Sciences** 91 (6): 472-478.
- LAROCCA, J. & SOBRAL, M. 2002. *Dyckia delicata* (Bromeliaceae), a new species from Rio Grande do Sul, Brazil. **Novon** 12 (2): 234-236.
- LEME, E. M. C. 1993. **Bromeliads in the Brazilian Wilderness**. Marigo Comunicação Visual, Rio de Janeiro. 183p.
- LEME, E. M. C. 1997. **Bromélias da Mata Atlântica – Canistrum**. Salamandra, Rio de Janeiro. 107p.
- LENZI, M.; MATOS, J. Z.; ORTH, A. I. 2006. Variação morfológica e reprodutiva de *Aechmea lindenii* (E. Morren) Baker var. *lindenii* (Bromeliaceae). **Acta Botanica Brasilica** 20 (2): 487-500.
- LEPINIEC, L.; DEBEAUJON, I.; ROUTABOUL, J.; BAUDRY, A.; POURCEL, L.; NESI, N.; CABOCHE, M. 2006. Genetics and Biochemistry of Seed Flavonoids. **Annual Review of Plant Biology** 57: 405-430.
- LERSTEN, N. R. 2004. **Flowering Plant Embryology**. Blackwell Publishing, Iowa. 212p.
- LEWIS, N. G. & YAMAMOTO, E. 1990. Lignin: occurrence, biogenesis and biodegradation. **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology** 41: 455-496.
- LEVEY, D. J. 1987. Seed Size and Fruit-Handling Techniques of Avian Frugivores. **The American Naturalist** 129 (4): 471-485.

- LI, X.; BASKIN, J. M.; BASKIN, C. 1999. Comparative morphology and physiology of fruit and seed development in the two shrubs *Rhus aromatica* and *R. glabra* (Anacardiaceae). **American Journal of Botany** **86** (9): 1217-1225.
- LILLIE, R. D. 1965. **Histopathologic technic and practical histochemistry**. 3^a ed. McGraw-Hill Co., New York. 715p.
- LINDER, H. P. & RUDALL, P. J. 2005. Evolutionary history of Poales. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics** **36**: 107-124.
- LORTS, C. M.; BRIGGEMAN, T.; SANG, T. 2008. Evolution of fruit types and seed dispersal: A phylogenetic and ecological snapshot. **Journal of Systematics and Evolution** **46** (3): 396-404.
- LUTHER, H. E. 2004. **An alphabetical list of bromeliad binomials**. The Bromeliad Society International, Sarasota, Florida. 109p.
- MARKHAM, K. R.; RYAN, K. G.; GOULD, K. S.; RICKARDS, G. K. 2000. Cell wall sited flavonoids in lisianthus flower petals. **Phytochemistry** **54**: 681-687.
- MARTINELLI, G. & FORZZA, R. C. 2006. *Pitcairnia* L.Hér. (Bromeliaceae): uma nova espécie, *P. azouryi* Martinelli & Forzza, e observações sobre *P. encholirioides* L. B. Sm. **Revista Brasileira de Botânica** **29** (4): 603-607.
- MARTINELLI, G.; VIEIRA, C. M.; GONZALEZ, M.; LEITMAN, P.; PIRATININGA, A.; COSTA, A. F.; FORZZA, R. C. 2008. Bromeliaceae da Mata Atlântica Brasileira: lista de espécies, distribuição e conservação. **Rodriguésia** **59** (1): 209-258.
- MARTINS, M. A. G. & OLIVEIRA, M. T. 2001. Morfo-anatomia e ontogênese do fruto e da semente de *Tipuana tipu* (Benth.) O. Kuntze (Fabaceae: Faboideae). **Revista Brasileira de Botânica** **24** (1): 109-121.
- MCDOWELL, E. M. & TRUMP, B. R. 1976. Histological fixatives for diagnostic light and electron microscopy. **Archives of Pathology & Laboratory Medicine** **1000**: 405-414.

- MCKEY, D. 1975. **The ecology of coevolved seed dispersal systems.** In: L. E. Gilbert & P. H. Raven (eds.). *Coevolution of Animals and Plants.* University of Texas Press, Texas. p. 159-191.
- MEZ, C. 1934. **Bromeliaceae.** In: H. G. A. Engler (ed.). *Das pflanzenreich*, v. 4, pars. 32. Berlin. p.1-667.
- MOHNEN, D. 2008. Pectin structure and biosynthesis. **Current Opinion in Plant Biology** **11**: 266-277.
- MOON, H. & HONG, S. 2006. Nutlet morphology and anatomy of the genus *Lycopus* (Lamiaceae: Mentheae). **Journal of Plant Research** **119** (6): 633-644.
- MORRA, L.; DOTTORI, N.; COSA, M.T. 2002. Ontogenia y anatomía de semilla y fruto en *Tillandsia tricholepis* (Bromeliaceae). **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica** **37** (3-4): 193-201.
- MOURÃO, K. S. M. 2006. **A importância dos estudos estruturais na descrição e classificação dos frutos/estruturas de dispersão de frutos e sementes.** In: Os avanços da botânica no início do século XXI: morfologia, fisiologia, taxonomia, ecologia e genética: Conferências Plenárias e Simpósios do 57º Congresso Nacional de Botânica, Sociedade Botânica do Brasil, Porto Alegre. p. 103-106.
- NAGAO, S.; TAKAHASHI, M.; MIYAMOTO, T. 1956. Genetical studies on rice plant. XXI. Biochemical studies on red rice pigmentation. **The Japanese Journal of Genetics** **32** (4): 124-128
- NAKAMURA, A. T. & OLIVEIRA, D. M. T. 2005. Morfoanatomia e ontogênese da sâmara de *Pterocarpus violaceus* Vogel (Fabaceae: Faboideae). **Revista Brasileira de Botânica** **28** (2): 375-387.
- NITSCH, J. P. 1953. The physiology of fruit growth. **Annual Review of Plant Physiology** **4**: 199-236.

- O'BRIEN, T. P. & MCCULLY, M. E. 1981. **The study of plant structure: principles and selected methods.** Termacarphi Pty, Melbourne. 357p.
- OKIMOTO, M. C. 1948. Anatomy and histology of the pineapple inflorescence and fruit. **Botanical Gazette** **110** (2): 217-231.
- OLIVEIRA, D. M. T.; SIQUEIRA, A. C. N.; NAKAMURA, A. T. 2007. Anatomia e ontogênese da sâmara de *Centrolobium tomentosum* Guill. ex Benth. (Leguminosae: Papilionoideae). **Rodriguésia** **58** (2): 231-247.
- OLIVEIRA, J. M. S. 2005. **Gênero *Schinus* L. (Anacardiaceae): Características embriológicas e a circunscrição das espécies que ocorrem no Estado do Rio Grande do Sul.** Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul.
- OLIVEIRA, R. R. 2004. Importância das bromélias epífitas na ciclagem de nutrientes da Floresta Atlântica. **Acta Botanica Brasilica** **18** (4): 793-799.
- PACINI, E.; FRANCHI, G.; RIPACCIOLI, M. 1999. Ripe pollen and histochemistry of some gymnosperms. **Plant Systematics and Evolution** **217**: 81-99.
- PAIVA, E. A. S.; OLIVEIRA, D. M. T.; MACHADO, S. R. 2008. Anatomy and ontogeny of the pericarp of *Pterodon emarginatus* Vogel (Fabaceae, Faboideae), with emphasis on secretory ducts. **Anais da Academia Brasileira de Ciências** **80** (3): 455-465.
- PAK, J.; PARK, J.; WHANG, S. S. 2001. Systematic implications of fruit wall anatomy and surface sculpturing of *Microseris* (Asteraceae, Lactuceae) and relatives. **International Journal of Plant Sciences** **162** (1): 209-220.
- PAULA, C. C. & SILVA, H. M. P. 2004. **Cultivo Prático de Bromélias.** Editora UFV, Viçosa, 3ª ed. 106p.

- PIETROBOM, R. C. V. & OLIVEIRA, M. T. 2004. Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de *Schizolobium parahyba* (Vell.) Blake (Fabaceae, Caesalpinioideae). **Revista Brasileira de Botânica** 27 (4): 767-779.
- PINTO, D. D.; MOURÃO, K. S. M.; SOUZA, L. A.; MOSCHETA, I. S. 2003. Morfoanatomia do fruto e da semente em desenvolvimento de *Guarea macrophylla* Vahl. (Meliaceae). **Acta Científica Venezuelana** 54: 238-246.
- POMAR, E.; MERINO, F.; BARCELÓ, A. R. 2002. O-4-Linked coniferyl and sinapyl aldehydes in lignifying cell walls are the main targets of the Wiesner (phloroglucinol-HCl) reaction. **Protoplasma** 220: 17-28.
- POPPER, Z. A. 2008. Evolution and diversity of green plant cell walls. **Current Opinion in Plant Biology** 11: 286-292.
- POREMBSKY, S. & BARTHLOTT, W. 1999. *Pitcairnia feliciana*: the only indigenous African bromeliad. **Harvard Papers in Botany** 4 (1): 175-184.
- POURCEL, L.; ROUTABOUL, J.; CHEYNIER, V.; LEPINIEC, L.; DEBEAUJON, I. 2007. Flavonoid oxidation in plants: from biochemical properties to physiological functions. **Trends in Plant Science** 12 (1): 29-36.
- PROENÇA, S. L. & SAJO, M. G. 2004. Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 18 (2): 319-331.
- PROENÇA, S. L. & SAJO, M. G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** 21 (3): 657-673.
- PRYCHID, C. J. & RUDALL, P. J. 1999. Calcium Oxalate Crystals in Monocotyledons: A Review of their Structure and Systematics. **Annals of Botany** 84: 725-739.

- 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 (3): 425-434.
- REITZ, R. 1983. **Bromeliáceas e a Malária - Bromélia endêmica**. In: Flora Ilustrada Catarinense. Herbário Barbosa Rodrigues, Itajaí, fascículo Bromeliaceae, p.1-559.
- REMIZOWA, M.; SOKOLOFF, D.; RUDALL, P. J. 2006. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Nartheceium*. **Plant Systematics and Evolution** 258: 183-209.
- RIO GRANDE DO SUL. 2003. **Decreto Estadual N° 42. 099, de 31 de dezembro de 2002**. Declara as espécies da flora nativa ameaçadas de extinção no Rio Grande do Sul e dá outras providências. Diário Oficial do Estado do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, 01 de janeiro de 2003.
- ROBINSON, H. 1969. **A monograph on foliar anatomy of the genera *Connelia*, *Cottendorfia*, and *Navia* (Bromeliaceae)**. In: Smithsonian Contributions to Botany. Smithsonian Institution Press, Washington, n. 2, p. 1-41.
- ROBINSON, H. & TAYLOR, D. C. 1999. The status of the pitcairnioid genera of the Bromeliaceae. **Harvard Papers in Botany** 4 (1): 195-202.
- ROTH, I. 1977. **Fruits of Angiosperms**. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 675p.
- SAITO, N. & HARBORNE, J. B. 1983. A cyanidin glycoside giving the scarlet coloration in plants of the Bromeliaceae. **Phytochemistry** 22 (8): 1735-1740.
- SAJO, M. G.; RUDALL, P. J.; PRYCHID, C. J. 2004a. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. **Plant Systematics and Evolution** 247: 215-231.

- SAJO, M. G.; PRYCHID, C. J.; RUDALL, P. J. 2004b. Structure and development of the ovule in Bromeliaceae. **Kew Bulletin** **59**: 261-267.
- SARTORI, J. S. 2008. **Desenvolvimento floral em *Vriesea carinata* Wawra (Tillandsioideae- Bromeliaceae)**. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul.
- SASS, J. E. 1951. **Botanical microtechnique**. State University Press, Iowa. 228p.
- SCATENA, V. L. & SEGECIN, S. 2005. Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** **28** (3): 635-649.
- SCHMIDT, G. & ZOTZ, G. 2000. Herbivory in the epiphyte, *Vriesea sanguinolenta* Cogn. & Marchal (Bromeliaceae). **Journal of Tropical Ecology** **16**: 829-839.
- SEGECIN, S. & SCATENA, V. L. 2004. Morfoanatomia de rizomas e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** **18** (2): 253-260.
- SINGH, S.; LAZZARO, M. D.; WALLEES, B. 1998. The nuclear reticulum in placental cells of *Lilium regale* is a part of the endomembrane system. **Protoplasma** **203**: 144-152.
- SMITH, L. B. 1955. **The Bromeliaceae of Brazil**. Smithsonian Miscellaneous Collections 126: 1-290.
- SMITH, L. B. & DOWNS, R. J. 1974. **Pitcairnioideae (Bromeliaceae)**. In: Flora Neotropica Monograph. Hafner Press, New York, mon. 14, pars. 1, p.1-662.
- SMITH, L. B. & DOWNS, R. J. 1977. **Tillandsioideae (Bromeliaceae)**. In: Flora Neotropica Monograph. Hafner Press, New York, mon. 14, pars. 2, p. 663-1492.
- SMITH, L. B. & DOWNS, R. J. 1979. **Bromelioideae (Bromeliaceae)**. In: Flora Neotropica Monograph. The New York Botanical Garden, New York, mon. 14, pars. 3, p. 1493-2142.

- SMITH, B. G. & HARRIS, P. J. 1995. Polysaccharide Composition of Unlignified Cell Walls of Pineapple [*Ananas comosus* (L.) Merr.] Fruit. **Plant Physiology** **107**: 1399-1409.
- SMITH, B. G. & HARRIS, P. J. 1999. The polysaccharide composition of Poales cell walls: Poaceae cell walls are not unique. **Biochemical Systematics and Ecology** **27**: 33-53.
- SMITT, U. W.; JÄGER, A. K.; ADSERSEN, A.; GUDIENSEN, L. 1995. Comparative studies in phytochemistry and fruit anatomy of *Thapsia garganica* and *T. transtagana*, Apiaceae (Umbelliferae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **117**: 281-292.
- SOUTHWORTH, D. 1973. Cytochemical reactivity of pollen walls. **Journal of Histochemistry and Cytochemistry** **21** (1): 73-80.
- SOUZA, L. A. 2003. **Morfologia e Anatomia Vegetal: célula, tecidos, órgãos e plântula**. Editora UEPG, Ponta Grossa. 259p.
- SOUZA, L. A. 2006. **Anatomia do fruto e da semente**. Editora UEPG, Ponta Grossa. 200p.
- SOUZA, L. A.; IWASAKI, M. C.; MOSCHETA, I. S. 2005. Morphology of the Pericarp and Seed of *Tabebuia chrysotricha* (Mart. ex DC.) Standl. (Bignoniaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **48** (3): 407-418.
- SPJUT, R. W. 1994. **A Systematic Treatment of Fruit Types**. Memoirs of the New York Botanical Garden, New York. 182p.
- STREHL, T. 1983. Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usados na filogenia das bromeliáceas. **Iheringia, Série Botânica** **31**: 105-119.
- STILES, F. G. & FREEMAN, C. E. 1993. Patterns in floral nectar characteristics of some bird-visited plant species from Costa Rica. **Biotropica** **25** (2): 191-205.
- TERRY, R. G. & BROWN, G. K. 1996. A study of evolutionary relationships in Bromeliaceae based on comparison of DNA sequences from the chloroplast gene *ndhF*. **Journal of the Bromeliad Society** **46** (3): 107-112.

- TERRY, R. G.; BROWN, G. K.; OLMSTEAD, R. G. 1997a. Examination of subfamilial phylogeny in Bromeliaceae using comparative sequencing of the plastid locus *ndhF*. **American Journal of Botany** **84** (5): 664-670.
- TERRY, R. G.; BROWN, G. K.; OLMSTEAD, R. G. 1997b. Phylogenetic Relationships in Subfamily Tillandsioideae (Bromeliaceae) Using *ndhF* Sequences. **Systematic Botany** **22** (2): 333-345.
- TILTON, V. R. & HORNER, H. T. 1980. Stigma, style, and obturator of *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and their function in the reproductive process. **American Journal of Botany** **67**: 1113-1131.
- TOBE, H.; SUZUKI, M.; FUKUHARA, T. 1992. Pericarp Anatomy and Evolution in *Coriaria* (Coriariaceae). **Botanical Magazine Tokyo** **105**: 289-302.
- TOMLINSON, P. B. 1969. **Commelinales – Zingiberales**. In: C. R. Metcalfe (ed.). Anatomy of the Monocotyledons. Clarendon Press, Oxford. 446p.
- VALLÉS, D.; FURTADO, S.; CANTERA, A. M. B. 2007. Characterization of new proteolytic enzymes from ripe fruits of *Bromelia antiacantha* Bertol. (Bromeliaceae). **Enzyme and Microbial Technology** **40**: 409–413.
- VIEIRA-DE-ABREU, A.; AMENDOEIRA, F. C.; GOMES, G. S.; ZANON, C.; CHEDIER, L.M.; FIGUEIREDO, M. R.; KAPLAN, M. A. C.; FRUTUOSO, V. S.; CASTRO-FARIA-NETO, H. C.; WELLER, P. F.; BANDEIRA-MELO, C.; BOZZA, P. T.; 2005. Anti-allergic properties of the bromeliaceae *Nidularium procerum*: Inhibition of eosinophil activation and influx. **International Immunopharmacology** **5**: 1966–1974.
- VON TEICHMAN, I. 1989. Reinterpretation of the pericarp of *Rhus lancea* (Anacardiaceae). **South African Journal of Botany** **55**: 383-384.

- VON TEICHMAN, I. 1991. Pericarp structure in *Protorhus longifolia* (Bernh.) Engl. (Anacardiaceae) and its taxonomic significance. **Botanical Bulletin of Academia Sinica (Taipei)** **32**: 121-128.
- VON TEICHMAN, I. & VAN WYK, A. E. 1991. Taxonomic position of *Rhus problematodes* (Anacardiaceae): evidence from fruit and seed structure. **South African Journal of Botany** **57**: 29-33.
- VON TEICHMAN, I. & VAN WYK, A. E. 1993. Ontogeny and structure of the drupe of *Ozoroa paniculosa* (Anacardiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** **111**: 253-263.
- VON TEICHMAN, I. & VAN WYK, A. E. 1994. The generic position of *Protorhus namaquensis* Sprague (Anacardiaceae): evidence from fruit structure. **Annals of Botany** **73**: 175-184.
- WAECHTER, J. L. 2007. **Distribuição de bromeliáceas epifíticas em florestas do Rio Grande do Sul**. In: L. M. Barbosa & N. A. S. Junior (orgs.). A botânica no Brasil: pesquisa, ensino e políticas públicas ambientais. 58° Congresso Nacional de Botânica. p. 450-454.
- WANNAN, B. S. & QUINN, C. J. 1990. Pericarp structure and generic affinities in the Anacardiaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society** **103**: 225-252.
- WENDT, T.; CANELA, M. B. F.; KLEIN, D. E.; RIOS, R. I. 2002. Selfing facilitates reproductive isolation among three sympatric species of *Pitcairnia* (Bromeliaceae). **Plant Systematics and Evolution** **232**: 201-212.
- WILLIAMS, C. A. 1978. The systematic implications of the complexity of leaf flavonoids in the Bromeliaceae. **Phytochemistry** **17**: 729-734.
- WOLLENWEBER, E. 1982. **Flavones and flavonols**. In: J. B. Harborne & T. J. Mabry (eds.). The flavonoids: advances in research. Chapman and Hall, London. p. 189-259.

ANEXO 1 – TABELAS

Tabela 1: Plantas da Coleção de Bromeliaceae utilizadas como fonte de coleta.

Espécie	Nº Planta
<i>Aechmea calyculata</i> (E. Morren) Baker	BROM 00022, BROM 00252, BROM 00393
<i>Billbergia nutans</i> H. Wendl. ex Regel	BROM 00106, BROM 00189, BROM 00739
<i>Pitcairnia flammea</i> Lindl.	BROM 00140, BROM 00324, BROM 00335

Tabela 2: Material depositado no Herbário ICN.

Espécie	Nº Exsicata
<i>Dyckia maritima</i> Baker	ICN 188806
<i>Tillandsia aeranthos</i> (Loisel.) L. B. Sm.	ICN 188807
<i>Vriesea carinata</i> Wawra	ICN 144794 (Sartori 2008)

Tabela 3: Testes histoquímicos realizados para detecção de determinados compostos químicos.

Componente Químico	Teste Histoquímico
Amido	Lugol (Johansen 1940)
Celulose	Calcofluor White (Pacini <i>et al.</i> 1999)*
Compostos Fenólicos	Cloreto Férrico 10% (Johansen 1940)
Flavonóides (flavonas e flavonóis)	Reagente Natural 0,05% (Wollenweber 1982)*
Ligninas	Floroglucinol/HCl (Sass 1951)
Lipídios	Sudan III (Sass 1951)
Mucopolissacarídeos ácidos	Azul de Alciano 8GX (Lillie 1965)
Oxalato de Cálcio	Ácido Clorídrico 10% (Chamberlain 1932)
Polissacarídeos totais	Ácido Periódico/ Reagente de Schiff (PAS) (O'Brien & McCully 1981)
Pectinas	Vermelho de Rutênio (Johansen 1940)
Proteínas totais	Azul Brillhante de Coomassie (Southworth 1973)
Sílica	Fenol (Johansen 1940)
Taninos	Vanilina/HCl 1% (Guerin <i>et al.</i> 1971)

*Observação em fluorescência.

Tabela 4: Comparação de caracteres anatômicos relativos ao ovário entre as seis espécies em estudo.

Caráter (Ovário)/Espécie		<i>Aechmea calyculata</i>	<i>Billbergia nutans</i>	<i>Dyckia maritima</i>	<i>Pitcairnia flammea</i>	<i>Tillandsia aeranthos</i>	<i>Vriesea carinata</i>
Posição		Ífero	Ífero	Súpero	Semi-ífero	Súpero	Súpero
Sincarpia		Verdadeira e Total	Verdadeira e Total	Falsa e Parcial	Falsa e Parcial	Falsa e Total	Falsa e Total
Face externa da epiderme		Uniestratificada	Uniestratificada	Uniestratificada	Uniestratificada	Uniestratificada	Uniestratificada
Mesofilo	N° estratos	18-22	18-22	6-8	8-10	6-8	12-14
	Idioblastos com ráfides	Presentes (região dorsal e lateral)	Presentes (todas as regiões)	Presentes (regiões lateral e ventral)	Presentes (regiões lateral e dorsal)	Presentes (região ventral)	Ausentes
Face interna da epiderme		Uniestratificada	Uniestratificada	Uniestratificada	Uniestratificada	Uniestratificada	Uniestratificada
Feixes vasculares/Carpelo		Muitos (cerca de 15)	Muitos (cerca de 25)	Três	Três	Três	Três
Obturador	Formato células	Alongadas	Alongadas	Alongadas	Alongadas	Bastante alongadas	Bastante alongadas
	N° estratos	Um	Um	Um	Um	Um a dois	Um a dois

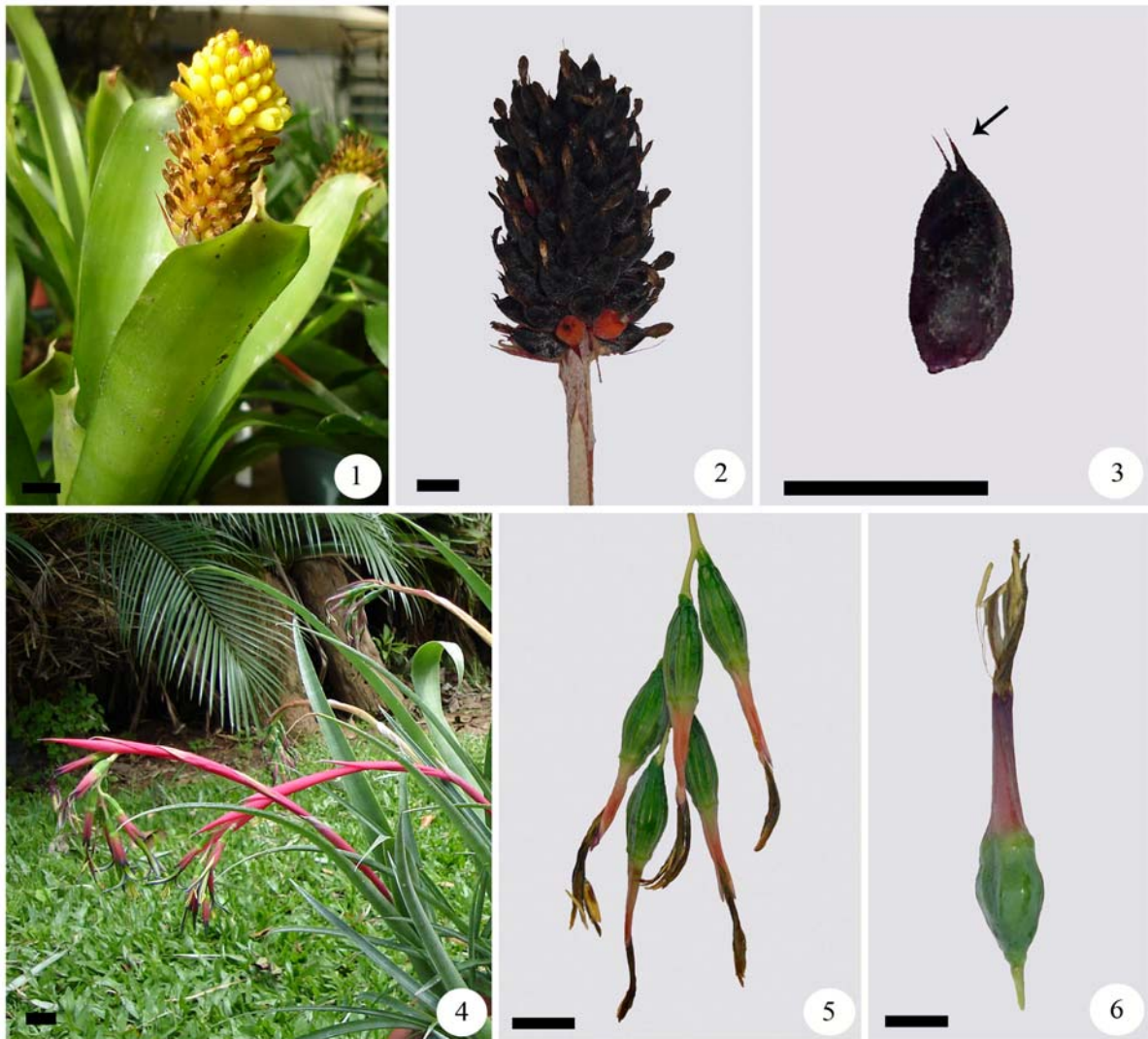
Tabela 5: Comparação de caracteres morfo-anatômicos do fruto maduro. EX= exocarpo, ME= mesocarpo, EN= endocarpo, VA= vascularização, DE= deiscência, (t)= sentido transversal.

Caráter (Fruto)/Espécie		<i>Aechmea calyculata</i>	<i>Billbergia nutans</i>	<i>Dyckia maritima</i>	<i>Pitcairnia flammea</i>	<i>Tillandsia aeranthos</i>	<i>Vriesea carinata</i>
Classificação		Baga	Baga	Cápsula	Cápsula	Cápsula	Cápsula
Formato		Elipsóide	Ovalóide	Ovalóide	Alongado e Cônico	Alongado e Cilíndrico	Alongado e Obovóide
Coloração		Roxo-escuro	Verde	Marrom	Verde-escuro	Verde-escuro	Verde-escuro
Comprimento (cm)		0,9	1,5	0,5	0,9	2	3
EX	Formato	Esclereídes alongadas longitudinalmente	Células alongadas longitudinalmente	Macroesclereídes alongadas radialmente (t)	Células alongadas longitudinalmente	Esclereídes alongadas longitudinalmente	Esclereídes alongadas longitudinalmente
	Parede celular	Em formato de “U”	Uniforme	Uniforme	Parede periclinal externa espessa	Em formato de “U”	Em formato de “U”
	Estômatos	Presentes, elevados em relação à superfície	Presentes, em mesmo nível da superfície	Presentes, elevados em relação à superfície	Presentes, elevados em relação à superfície	Ausentes	Ausentes
	Tricomas	Presentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes	Ausentes
	Superfície	Lisa	Lisa	Lisa	Estriada	Lisa	Lisa
ME	Nº estratos	18-22	18-22	8-10	9-11	8-10	14-16
	Hipoderme	2-3 camadas celulares	2-3 camadas celulares	1 camada celular	Ausente	1 camada celular	1 camada celular
	Região ventral	Células parenquimáticas	Células parenquimáticas	Fibras em grande quantidade, com paredes celulares muito espessas	Fibras em grande quantidade, com paredes celulares muito espessas	Fibras em pequena quantidade, com paredes celulares pouco espessas	Fibras em grande quantidade, com paredes celulares muito espessas
EN	Formato	Células alongadas longitudinalmente	Células alongadas longitudinalmente	Esclereídes alongadas tangencialmente (t)	Macroesclereídes alongadas radial e tangencialmente (t)	Macroesclereídes alongadas radial e tangencialmente (t)	Macroesclereídes alongadas radial e tangencialmente (t)
	Parede celular	Parede periclinal externa espessa	Parede periclinal externa espessa	Uniforme	Em formato de “U”	Em formato de “U”	Em formato de “U”
VA	Feixe dorsal	Fibras perivasculares	Fibras perivasculares	Fibras perivasculares, com extensões de bainha	Fibras perivasculares, com extensão de bainha na face interna	Fibras perivasculares	Fibras perivasculares
DE	Tipo	--	--	Biscida	Septicida	Septicida	Septicida
	Nº valvas	--	--	6	3	3	3
	Disposição valvas	--	--	Eretas	Eretas e unidas pelos ápices	Dobradas para trás	Dobradas para trás

Tabela 6: Comparação de caracteres histoquímicos do fruto maduro, em seus diferentes tecidos, entre as seis espécies estudadas. EX= exocarpo, ME= mesocarpo, EN= endocarpo, h= hipoderme, c= região do fruto derivada do cálice, f=somente nas fibras. --= ausente; += presente em pouca quantidade; +++= presente em muita quantidade.

Espécie		<i>Aechmea calyculata</i>			<i>Billbergia nutans</i>			<i>Dyckia maritima</i>			<i>Pitcairnia flammea</i>			<i>Tillandsia aeranthos</i>			<i>Vriesea carinata</i>		
Componente químico/ Tecido		EX	ME	EN	EX	ME	EN	EX	ME	EN	EX	ME	EN	EX	ME	EN	EX	ME	EN
Conteúdo celular	Amido	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Comp. fenólicos	++	++ h	++	--	--	--	--	--	--	--	++	--	--	--	--	--	--	--
	Lipídios	--	--	--	--	++	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Pectinas	--	+	++	+	++	++	--	+	--	++	++	--	--	+	--	--	+	--
	Proteínas totais	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Sílica	++	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
	Taninos	--	+	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--
Parede celular	Celulose	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	++	+	++	++	++	++	++	++
	Comp. fenólicos	--	--	--	--	--	--	++	--	--	--	--	++	--	--	++	--	--	++
	Flavonóides	--	--	--	--	--	--	++	++	++	++	++	+	--	++	+	--	++	--
	Ligninas	++	++ h f	++ c	--	+++f	--	--	+++f	++	--	+++f	--	++	+++f	--	++	+++f	--
	Lipídios	--	--	--	--	--	--	+	--	--	+	--	--	+	--	--	+	--	--
	Mucopoliss. ácidos	--	++	++	+	++	++	+	++	--	+	++	+	++	++	++	++	++	++
	Pectinas	--	++	++	++	++	++	++	++	--	++	++	++	--	++	+	--	++	++
	Polissac. totais	+	++	++	++	++	++	++	++	+	++	++	++	+	++	++	+	++	++

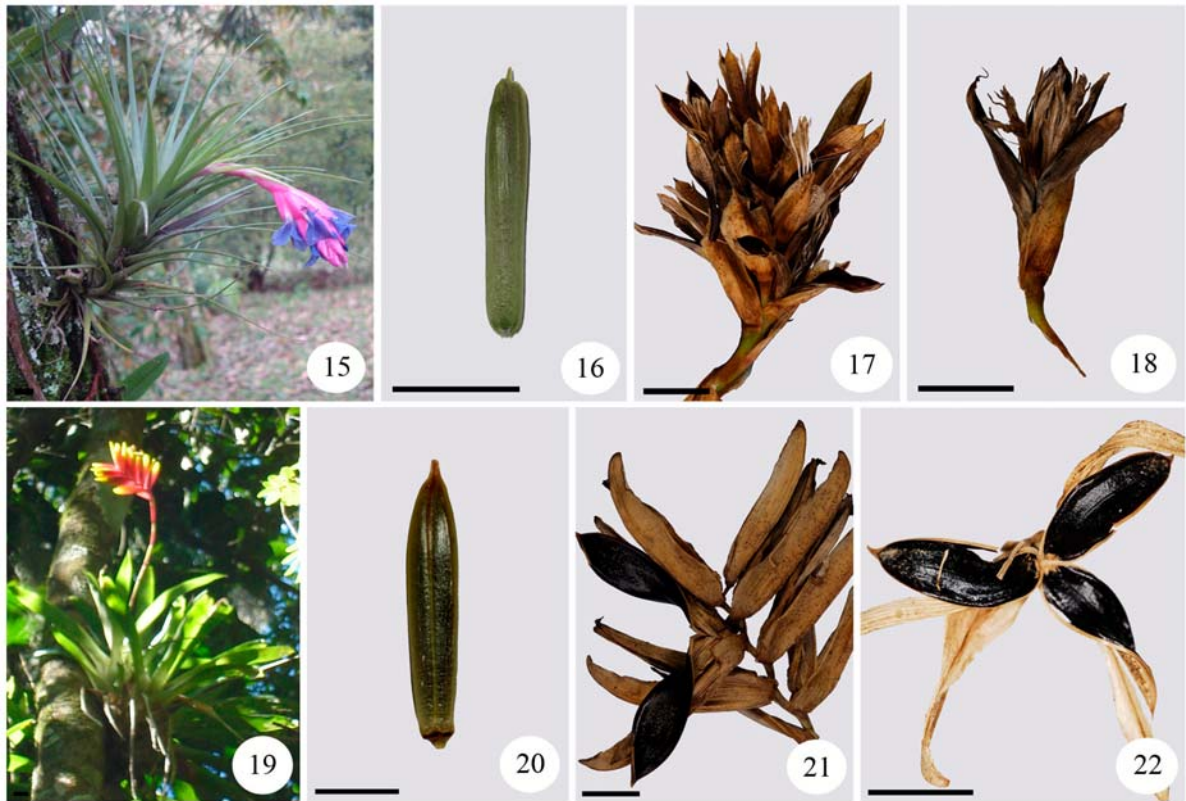
ANEXO 2 – FIGURAS



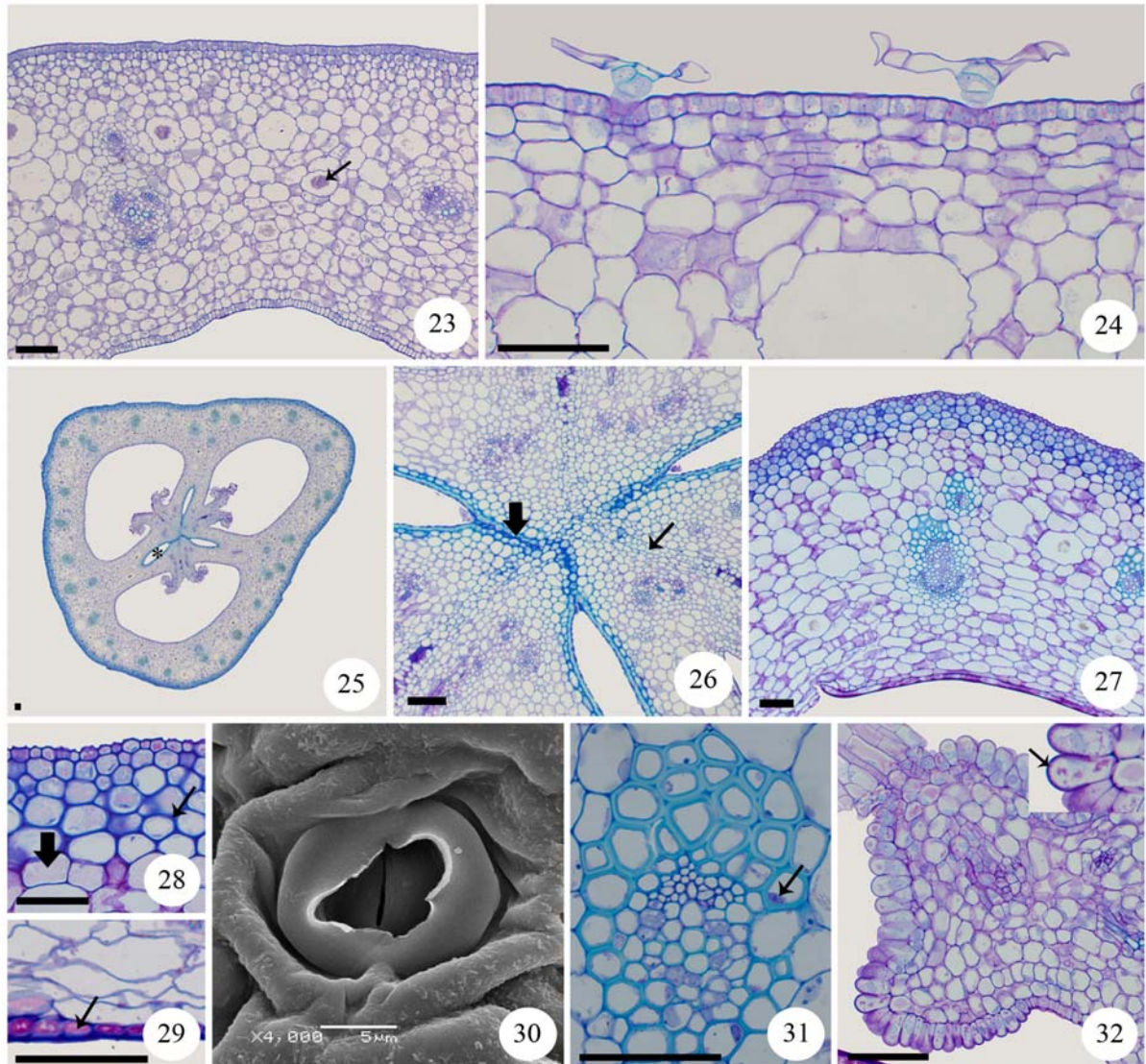
Figuras 1-3: *Aechmea calyculata*. Fig. 1: Planta, com inflorescência. Fig. 2: Inflorescência com frutos maduros. Fig. 3: Fruto maduro, com ápices das sépalas formando projeções caudadas (seta). Figuras 4-6: *Billbergia nutans*. Fig. 4: Planta, com inflorescência. Fig. 5: Inflorescência com frutos maduros. Fig. 6: Fruto maduro, evidenciando cálice, corola, androceu e gineceu persistentes. Barras= 1cm.



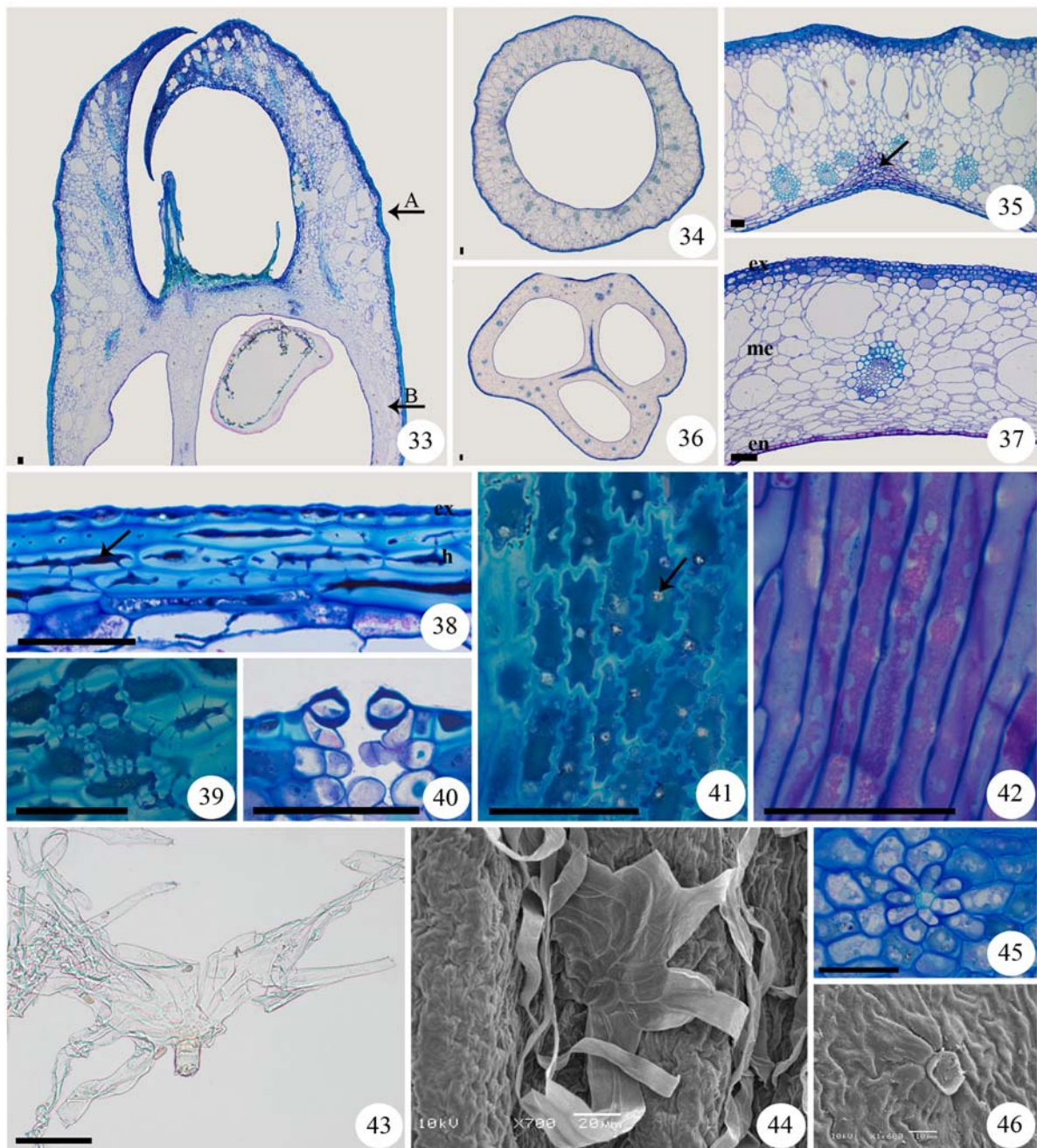
Figuras 7-10: *Dyckia maritima*. Fig. 7: Planta, mostrando inflorescência com frutos. Fig. 8: Inflorescência com frutos maduros. Fig. 9: Fruto maduro. Fig. 10: Cápsula deiscente. Figuras 11-14: *Pitcairnia flammea*. Fig. 11: Planta, com inflorescência. Fig. 12: Inflorescência com frutos maduros. Fig. 13: Fruto maduro. Fig. 14: Cápsula deiscente. Barras= 1cm.



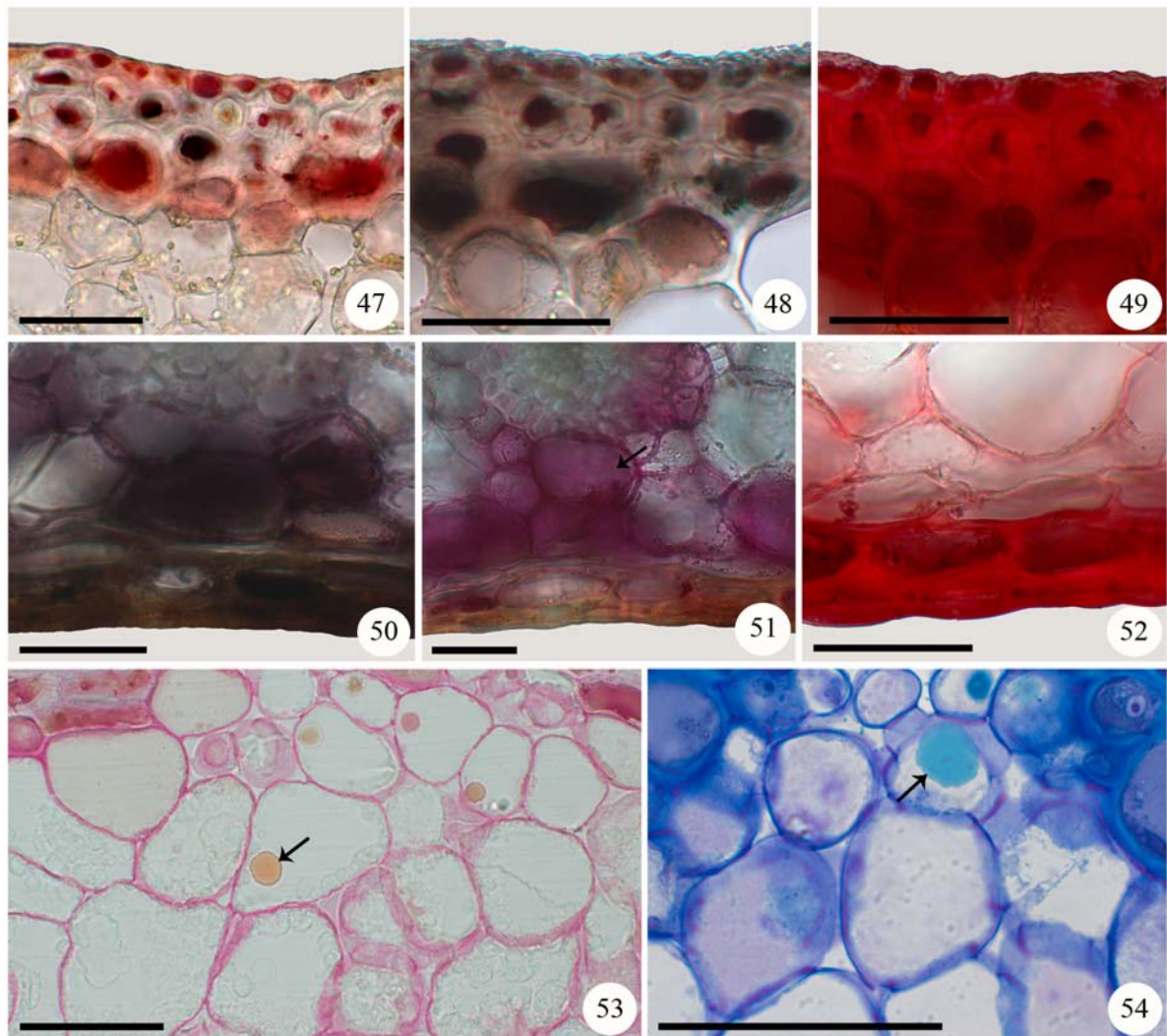
Figuras 15-18: *Tillandsia aeranthos*. Fig. 15: Planta, com inflorescência. Fig. 16: Fruto maduro. Fig. 17: Inflorescência com frutos secos e deiscentes. Fig. 18: Cápsula deiscente. Figuras 19-22: *Vriesea carinata*. Fig. 19: Planta, com inflorescência. Fig. 20: Fruto maduro. Fig. 21: Inflorescência com frutos secos e deiscentes. Fig. 22: Cápsula deiscente com as valvas completamente abertas, em vista frontal. Barras= 1 cm.



Figuras 23- 32: Ovário e fruto em desenvolvimento de *Aechmea calyculata*. Fig. 23: Parede do ovário com idioblastos no mesofilo (seta). Fig. 24: Face externa da epiderme com escamas peltadas (seção longitudinal). Fig. 25: Aspecto geral do fruto em desenvolvimento, com seus três carpelos e lóculos (asterisco: uma das três ramificações do nectário septal). Fig. 26: Seis linhas de células distintas na região central do fruto, sendo três suturas ventrais dos carpelos (seta) e três situadas na região do septo (seta larga). Fig. 27: Parede do fruto em desenvolvimento. Fig. 28: Exocarpo e camadas celulares hipodérmicas, evidenciando espessamento das paredes celulares (seta) e o conteúdo péctico no interior das células (seta larga). Fig. 29: Endocarpo com seu conteúdo celular péctico (seta). Fig. 30: Vista superficial do estômato, em M.E.V. Fig. 31: Feixe vascular envolto por fibras perivasculares metabolicamente ativas (seta: núcleo). Fig. 32: Células do obturador na região placentária e suas paredes celulares labirínticas (seta: detalhe). Barras= 50 µm.



Figuras 33 - 46: Fruto maduro de *Aechmea calyculata*. Fig. 33: Aspecto geral do fruto, em seção longitudinal, mostrando a porção oriunda do cálice (seta A) e a porção derivada do ovário e hipanto (seta B). Fig. 34: Aspecto geral da porção A. Fig. 35: Detalhe da parede do fruto (seta: tecido de coesão das sépalas). Fig. 36: Aspecto geral da porção B. Fig. 37: Detalhe da parede do fruto. Fig. 38: Exocarpe e hipoderme mesocárpica, com compostos fenólicos (seta). Fig. 39: Hipoderme mesocárpica, em seção paradérmica. Fig. 40: Estômato. Fig. 41: Exocarpe, em seção paradérmica, com corpos silicosos (seta). Fig. 42: Endocarpe, em seção paradérmica. Fig. 43: Escama peltada. Fig. 44: Vista superficial da escama, em M.E.V. Fig. 45: Células que envolvem o tricoma peltado. Fig. 46: Vista superficial destas células, em M.E.V. ex= exocarpe, me= mesocarpe, en= endocarpe, h= hipoderme mesocárpica. Barras= 50 μ m.



Figuras 47 - 54: Composição química do fruto maduro de *Aechmea calyculata*. Fig. 47: Controle, mostrando exocarpo e hipoderme mesocárpica com compostos fenólicos no interior de suas células. Fig. 48: Exocarpo e hipoderme mesocárpica com compostos fenólicos evidenciados pela coloração com Cloreto Férrico. Fig. 49: Exocarpo e hipoderme mesocárpica lignificados, corados com Floroglucinol/HCl. Fig. 50: Endocarpo e algumas células do mesocarpo com compostos fenólicos em seu interior, pela coloração de Cloreto Férrico. Fig. 51: Algumas células mesocárpicas evidenciando que seu conteúdo fenólico corresponde a taninos, pela coloração de Vanilina/HCl. Fig. 52: Endocarpo lignificado, corado com Floroglucinol/HCl. Fig. 53: Mesocarpo, com paredes celulares ricas em pectinas e com corpúsculos fenólicos (seta), em Vermelho de Rutênio. Fig. 54: Corpúsculo fenólico (seta) evidenciado por Azul de Toluidina O. Barras = 50 μ m.

Desenvolvimento do Fruto de *Aechmea calyculata*

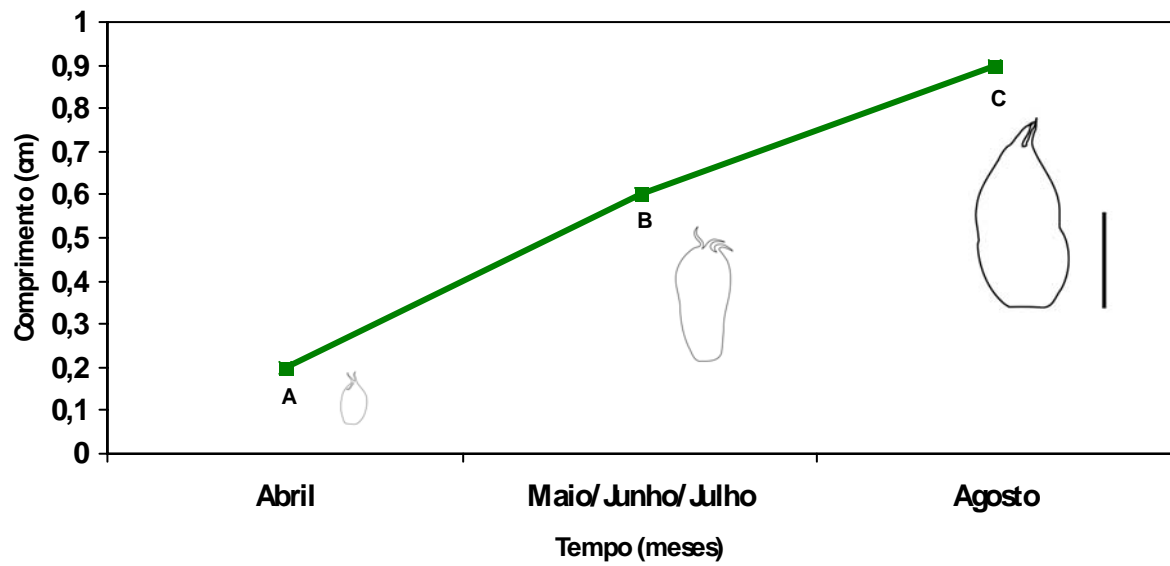
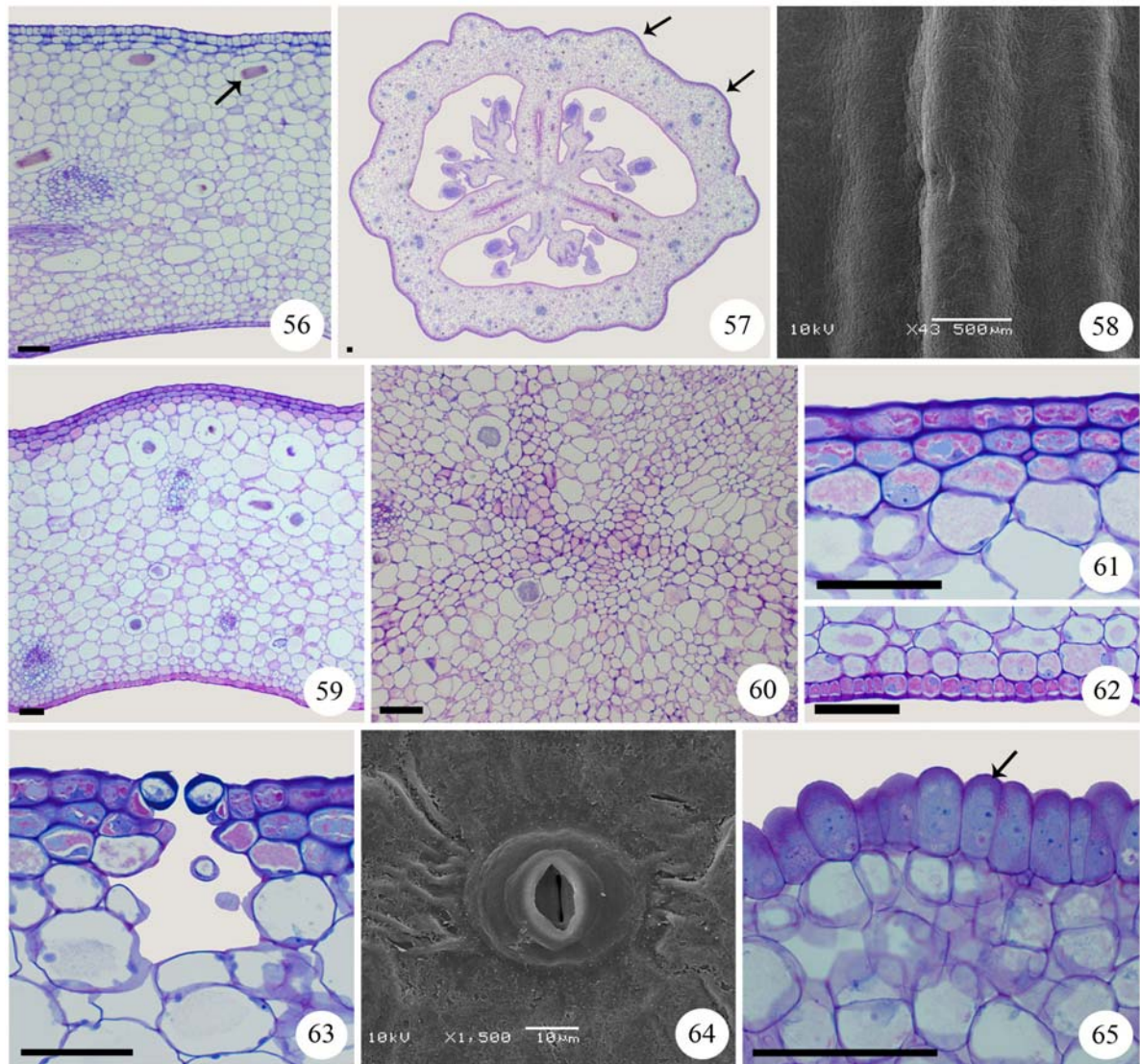
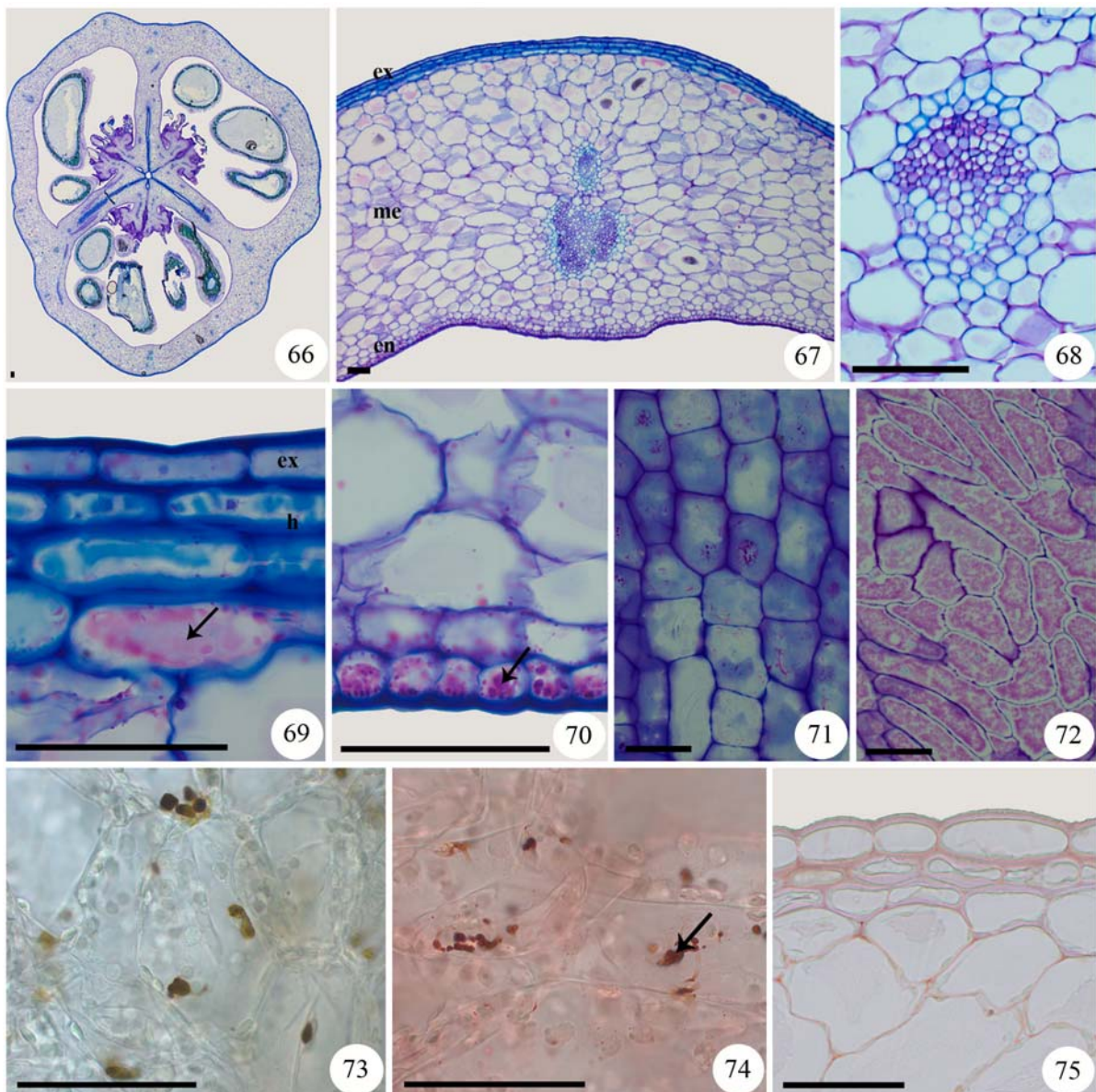


Figura 55 – Desenvolvimento do fruto de *Aechmea calyculata*, relacionando o comprimento (cm) ao longo do tempo (meses de floração e frutificação). A= ovário – 0,2 cm, B= fruto em desenvolvimento – representado por 0,6 cm, C= fruto maduro – 0,9 cm. Ilustrações referentes a ovário, hipanto e cálice ou região do fruto advinda dessas estruturas. Barra= 0,5cm.



Figuras 56 – 65: Ovário e fruto em desenvolvimento de *Billbergia nutans*. Fig. 56: Parede do ovário com idioblastos (seta). Fig. 57: Aspecto geral do fruto em desenvolvimento (setas: costelas). Fig. 58: Superfície do fruto com costelas. Fig. 59: Parede do fruto. Fig. 60: Seis linhas distintas na região central do fruto. Fig. 61: Exocarpo e camadas hipodérmicas, evidenciando conteúdo péctico e espessamento de parede celular. Fig. 62: Endocarpo com conteúdo celular péctico. Fig. 63: Estômato. Fig. 64: Vista superficial do estômato, em M.E.V. Fig. 65: Obturador, com paredes celulares labirínticas (seta). Barras= 50 μ m.



Figuras 66 – 75: Fruto maduro de *Billbergia nutans*. Fig. 66: Aspecto geral do fruto. Fig. 67: Parede do fruto. Fig. 68: Feixe vascular. Fig. 69: Exocarpo, hipoderme mesocárpica e demais células mesocárpicas (seta: conteúdo celular péctico). Fig. 70: Endocarpo com conteúdo celular péctico (seta). Fig. 71: Exocarpo, em seção paradérmica. Fig. 72: Endocarpo, em seção paradérmica. Figs. 73 – 75: Composição química do fruto maduro. Figs. 73 e 74: Controle e coloração com Sudan III, respectivamente, mostrando corpos lipídicos no mesocarpo (seta). Fig. 75: Pectinas nas paredes celulares do exocarpo e mesocarpo, em Vermelho de Rutênio. ex= exocarpo, me= mesocarpo, en= endocarpo, h= hipoderme mesocárpica. Barras= 50 μ m.

Desenvolvimento do Fruto de *Billbergia nutans*

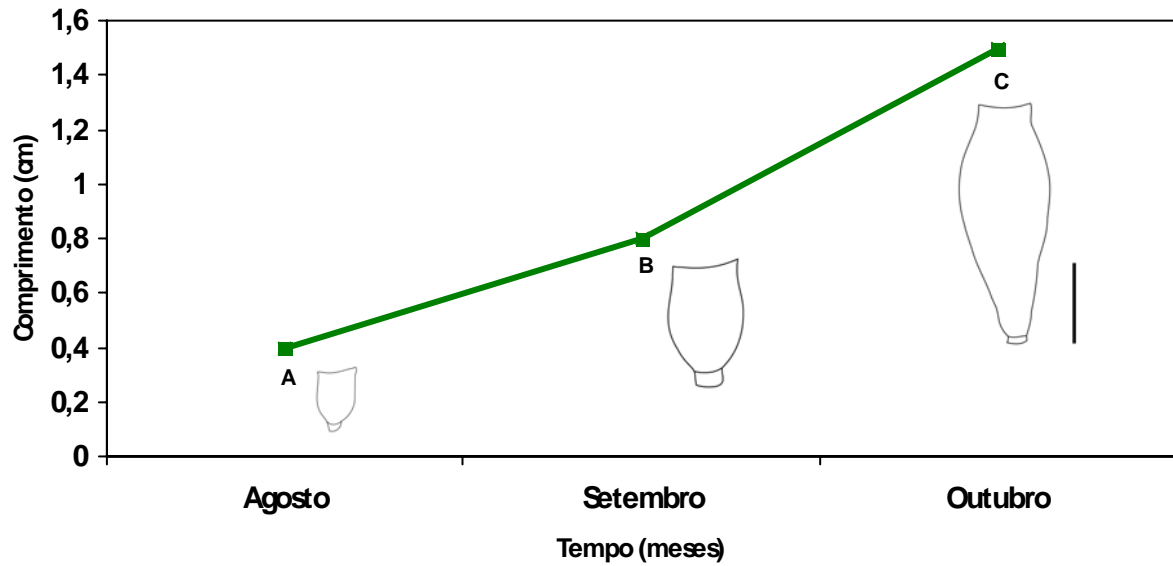
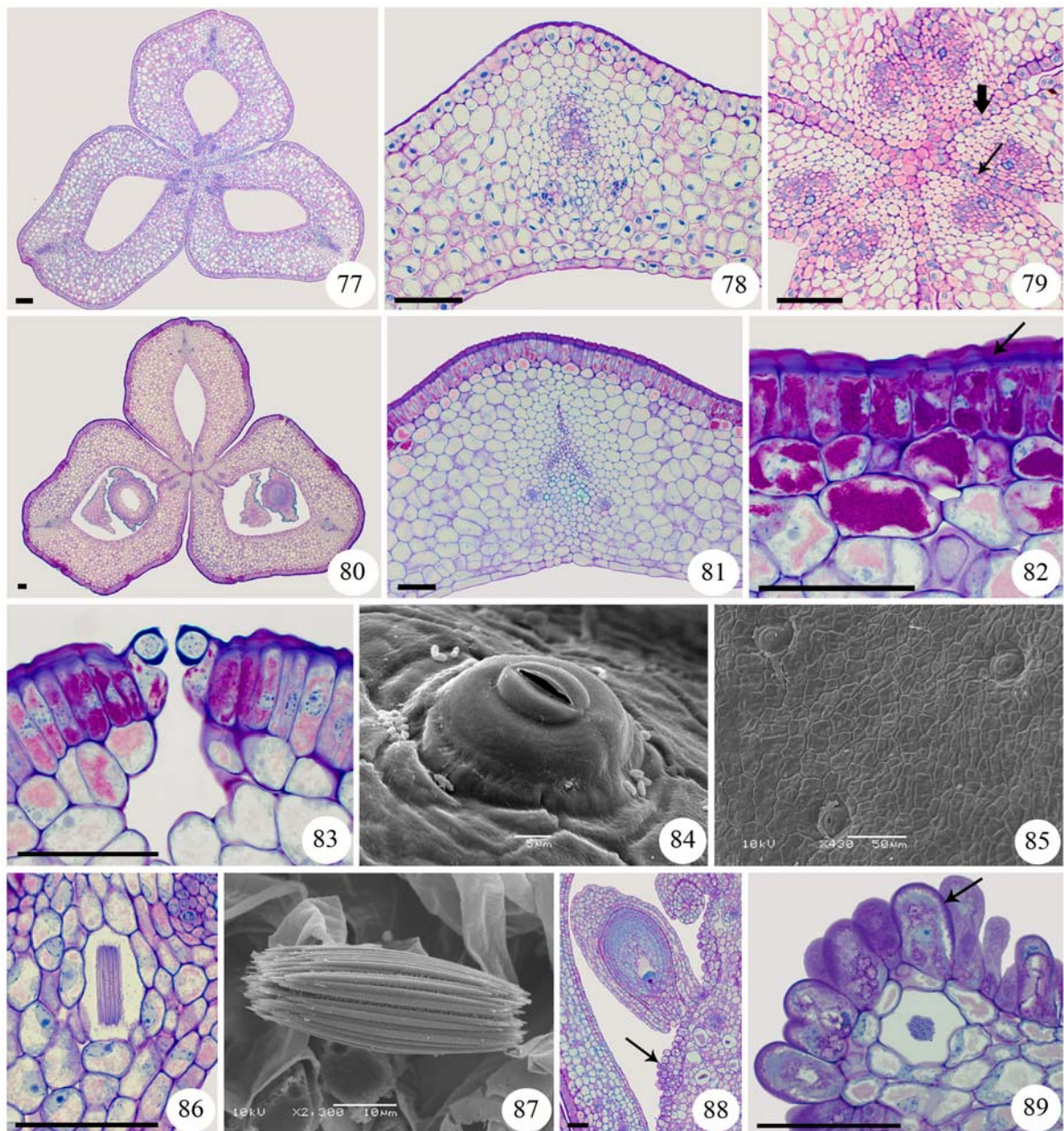
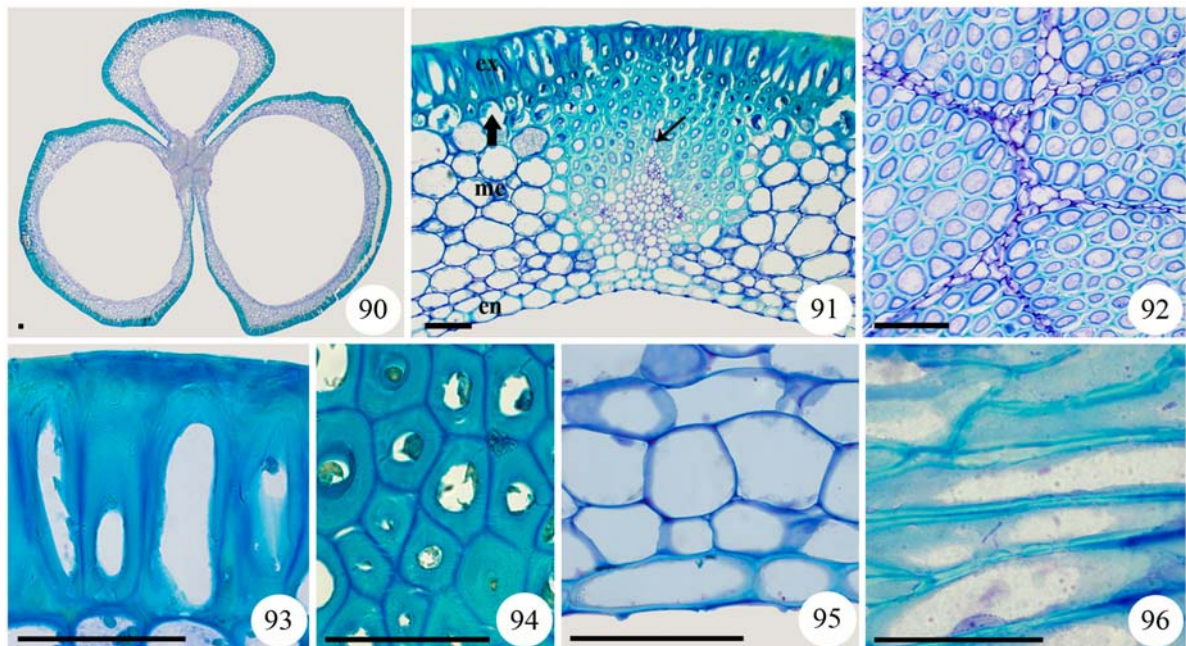


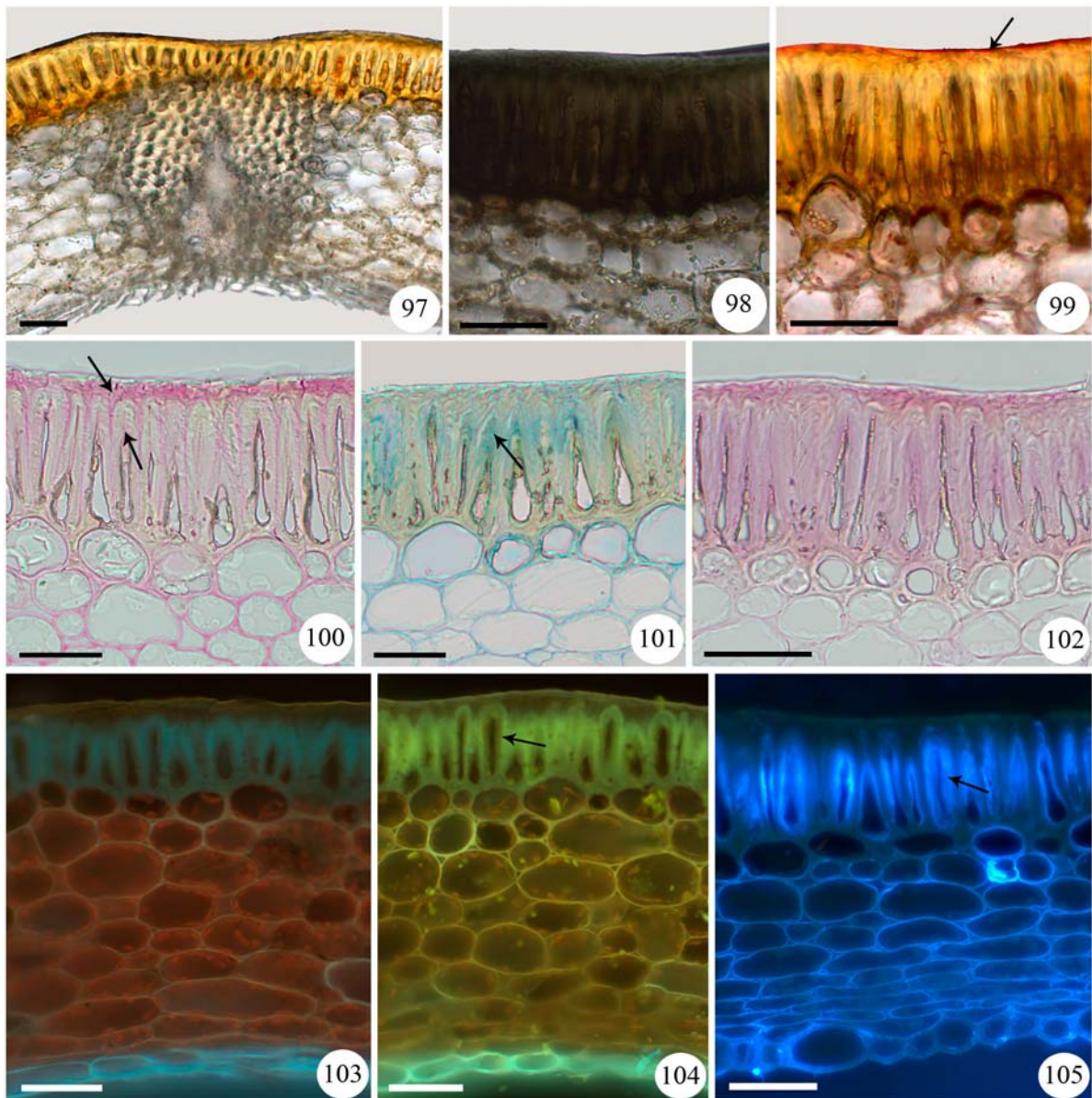
Figura 76 – Desenvolvimento do fruto de *Billbergia nutans*, relacionando o comprimento (cm) ao longo do tempo (meses de floração e frutificação). A= ovário – 0,4 cm, B= fruto em desenvolvimento – representado por 0,8 cm, C= fruto maduro – 1,5 cm. Ilustrações referentes a ovário e hipanto ou região do fruto advinda dessas estruturas. Barra= 0,5 cm.



Figuras 77 – 89: Ovário e fruto em desenvolvimento de *Dyckia maritima*. Fig. 77: Aspecto geral do ovário. Fig. 78: Parede do ovário, com divisões celulares. Fig. 79: Seis linhas de deiscência, sendo três suturas ventrais (seta) e três as continuações das faces epidérmicas externas fusionadas na região ventral de carpelos adjacentes (seta larga). Fig. 80: Aspecto geral do fruto em desenvolvimento. Fig. 81: Parede do fruto. Fig. 82: Exocarpo com parede periclinal externa espessa (seta) e conteúdo mucilaginoso, presente também em algumas células mesocárpicas. Fig. 83: Estômato. Figs. 84 e 85: Estômatos, em M.E.V., evidenciando sua elevação em relação à superfície, sua localização em depressões e sua distribuição longitudinal. Fig. 86: Idioblasto contendo ráfides. Fig. 87: Ráfides, em M.E.V. Fig. 88: Região da placenta, em corte longitudinal, mostrando o obturador (seta) próximo à micrópila do rudimento seminal e a presença de muitos idioblastos associados. Fig. 89: Células do obturador com paredes labirínticas (seta) e idioblasto na placenta. Barras= 50 μ m.



Figuras 90 – 96: Fruto maduro de *Dyckia maritima*. Fig. 90: Aspecto geral do fruto. Fig. 91: Parede do fruto, mostrando feixe vascular dorsal com bainha perivascular e extensão de bainha, zona de deiscência (seta) e hipoderme mesocárpica (seta larga). Fig. 92: Linhas de deiscência na região central do fruto envoltas por fibras. Figs. 93 e 94: Exocarpo, em seções transversal e paradérmica, respectivamente. Figs. 95 e 96: Endocarpo, em seções transversal e paradérmica, respectivamente. Barras= 50 μ m.



Figuras 97 – 105: Composição química do fruto maduro de *Dyckia maritima*. Fig. 97: Controle. Fig. 98: Exocarpo, corado com Cloreto Férrico. Fig. 99: Exocarpo, com as paredes periclinais externas coradas com Sudan III (seta). Fig. 100: Exocarpo, sendo perceptível a presença de pectinas nos estratos interno e externo das macroesclereídes (seta) através da coloração com Vermelho de Rutênio. Fig. 101: Exocarpo com os estratos médios de suas células corados com Azul de Alcião (seta). Fig. 102: Exocarpo corado com PAS. Fig. 103: Controle em fluorescência. Figs. 104 e 105: Marcação com Reagente Natural e Calcofluor White, respectivamente, evidenciando a presença de flavonóides e celulose nas paredes celulares do pericarpo (seta: estratos interno e médio do exocarpo). Barras= 50 μ m.

Desenvolvimento do Fruto de *Dyckia maritima*

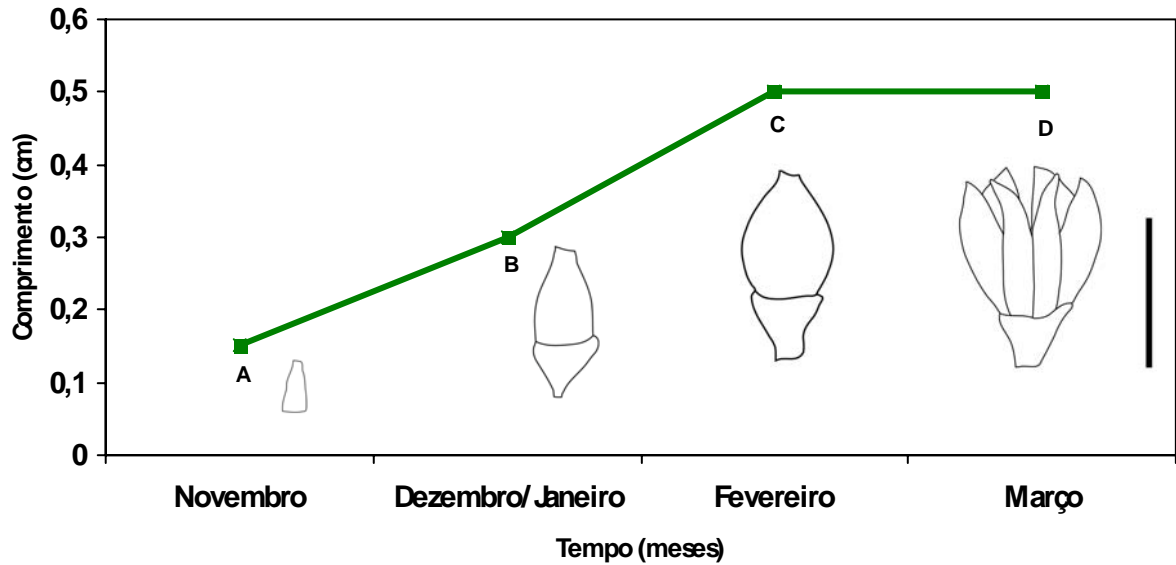
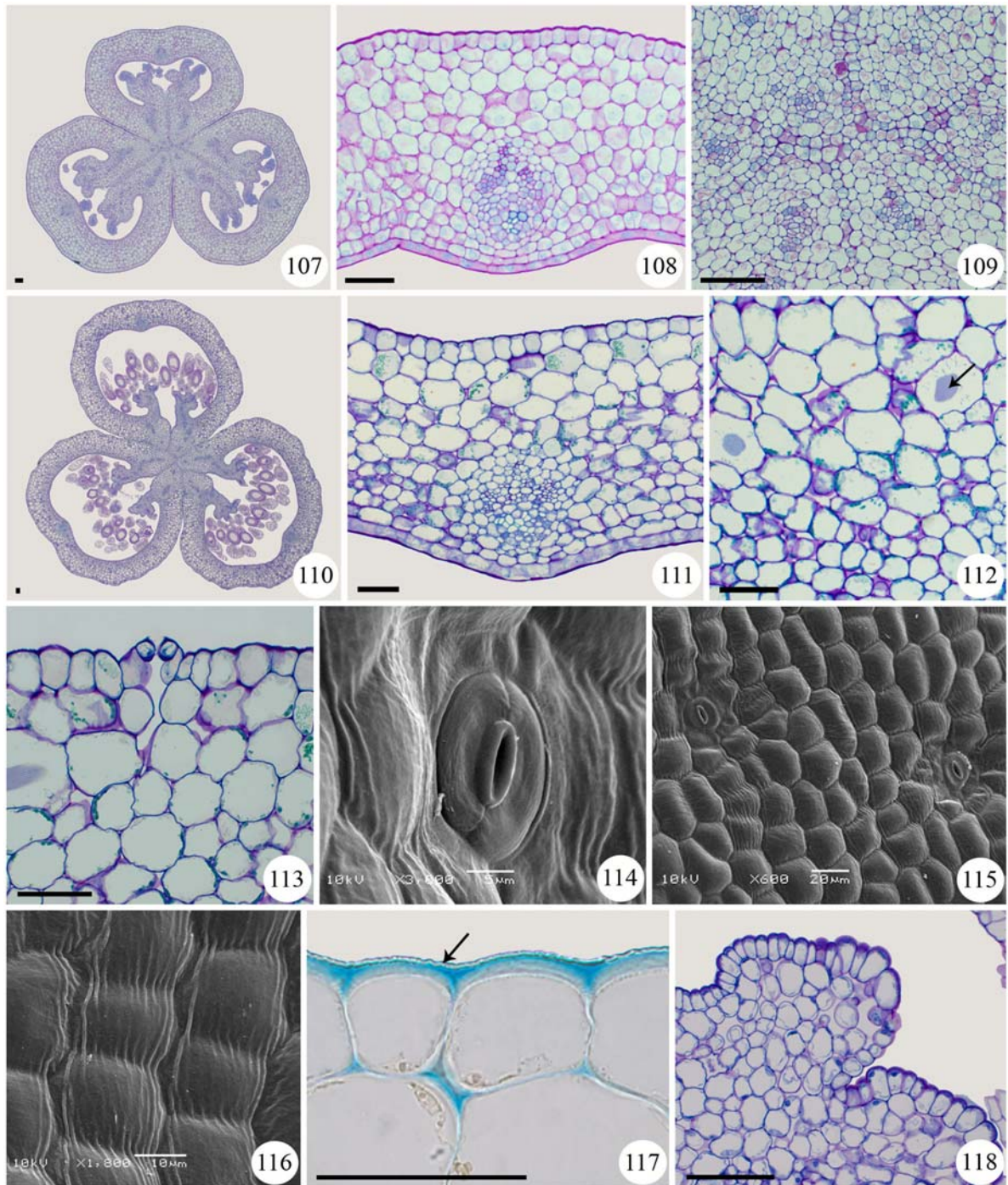
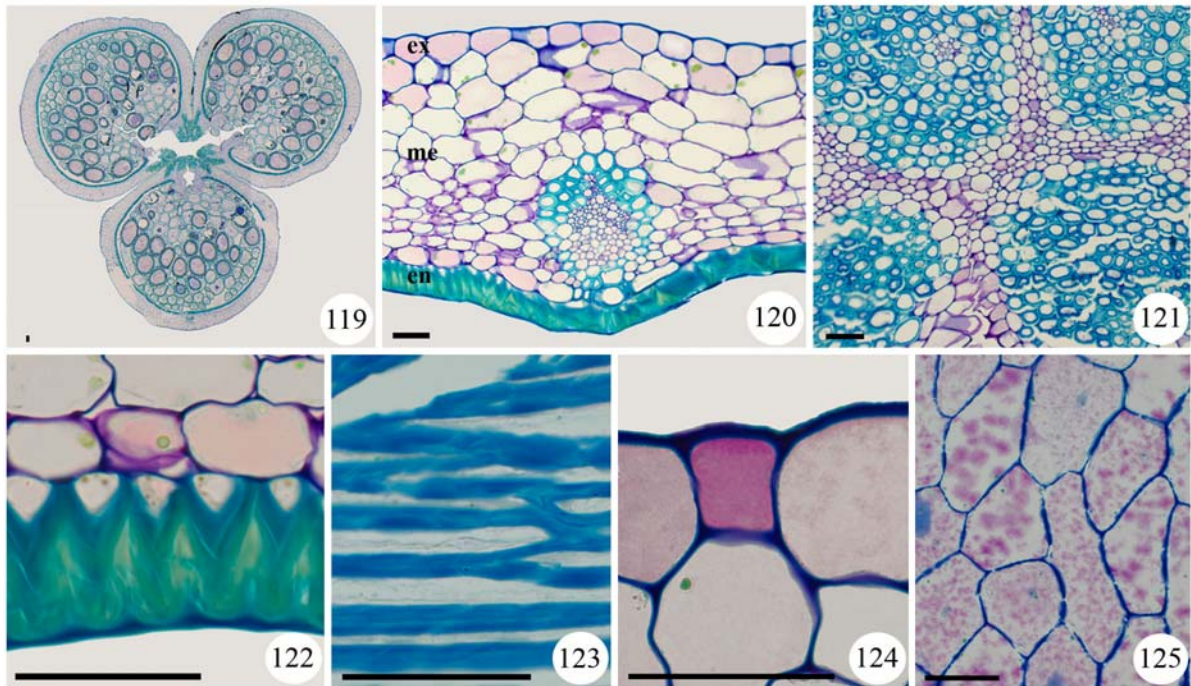


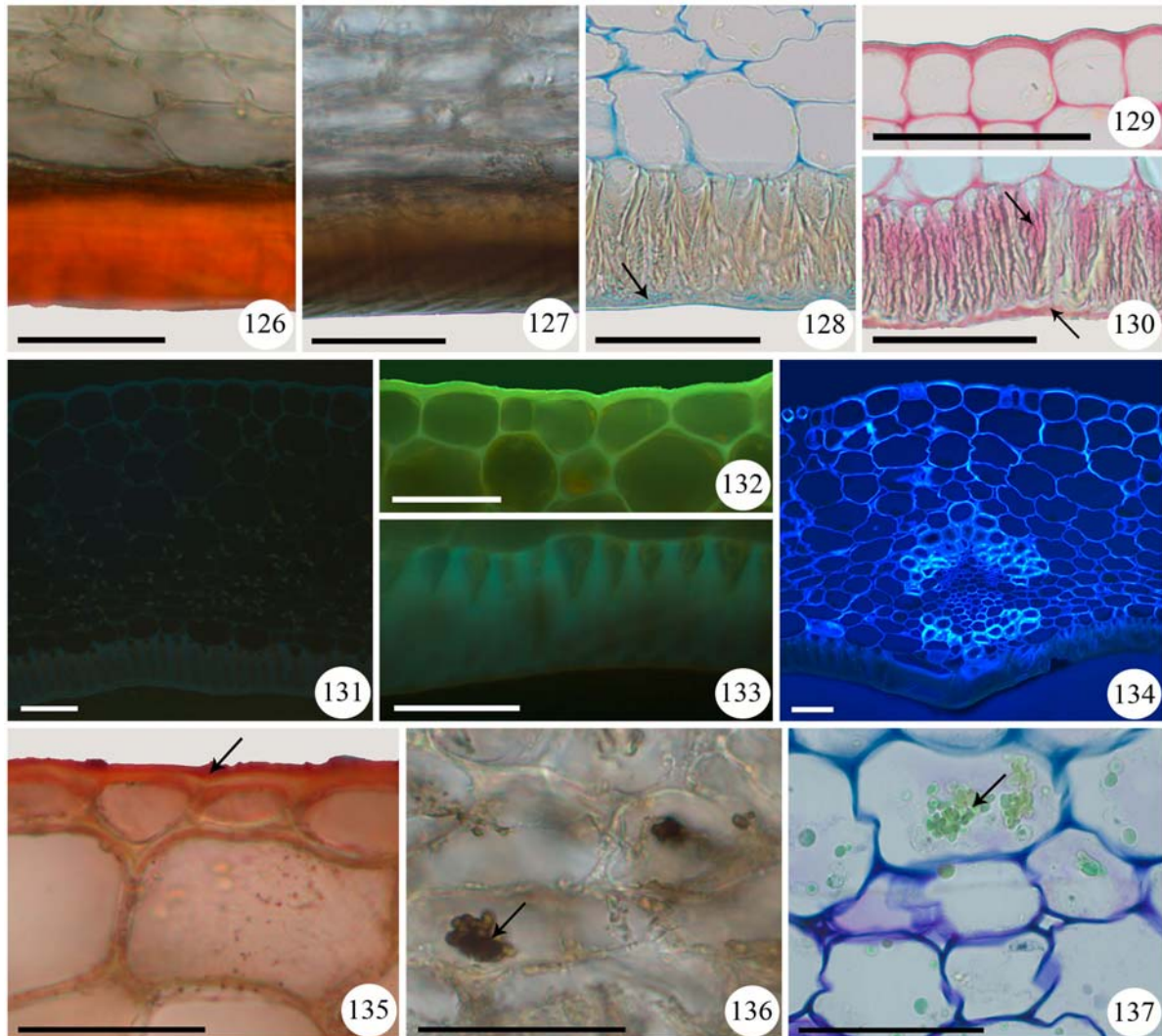
Figura 106 – Desenvolvimento do fruto de *Dyckia maritima*, relacionando o comprimento (cm) ao longo do tempo (meses de floração e frutificação). A= ovário – 0,15 cm, B= fruto em desenvolvimento – representado por 0,3 cm, C= fruto maduro – 0,5 cm, D= fruto seco – 0,5 cm. Ilustrações referentes a ovário ou região do fruto advinda do ovário. Barra= 0,5 cm.



Figuras 107 – 118: Ovário e fruto em desenvolvimento de *Pitcairnia flammea*. Fig. 107: Aspecto geral do ovário. Fig. 108: Parede do ovário. Fig. 109: Linhas de deiscência. Fig. 110: Aspecto geral do fruto em desenvolvimento. Fig. 111: Parede do fruto. Fig. 112: Mesocarpo com idioblastos (seta). Fig. 113: Estômato. Figs. 114 e 115: Estômatos, em M.E.V. Fig. 116: Aspecto da superfície estriada do fruto, em M.E.V. Fig. 117: Superfície estriada (seta). Fig. 118: Obturador. Barras= 50 μ m.



Figuras 119 – 125: Fruto maduro de *Pitcairnia flammea*. Fig. 119: Aspecto geral do fruto. Fig. 120: Parede do fruto. Fig. 121: Linhas de deiscência envolvidas por fibras. Figs. 122 e 123: Endocarpo, em seções transversal e paradérmica, respectivamente. Figs. 124 e 125: Exocarpo, em seções transversal e paradérmica, respectivamente. ex= exocarpo, me= mesocarpo, en= endocarpo. Barras= 50 μ m.



Figuras 126 – 137: Composição química do fruto maduro de *Pitcairnia flammea*. Fig. 126: Endocarpo mostrando sua coloração natural (controle). Fig. 127: Endocarpo corado com Cloreto Férrico. Fig. 128: Endocarpo corado no estrato externo das paredes de suas células (seta), com Azul de Alciano. Figs. 129: Exocarpo com pectinas em suas paredes celulares, corado com Vermelho de Rutênio. Fig. 130: Endocarpo com pectinas nos estratos internos e externos das suas paredes celulares (setas), com coloração de Vermelho de Rutênio. Fig. 131: Controle em fluorescência. Figs. 132 e 133: Marcação com Reagente Natural no exocarpo e endocarpo (estrato interno das paredes celulares), respectivamente. Fig. 134: Marcação do pericarpo com Calcofluor White. Fig. 135: Exocarpo com suas paredes periclinais externas coradas com Sudan III (seta). Figs. 136 e 137: Compostos fenólicos no mesocarpo, corados com Cloreto Férrico e Azul de Toluidina O, respectivamente. Barras= 50 μ m.

Desenvolvimento do Fruto de *Pitcairnia flammea*

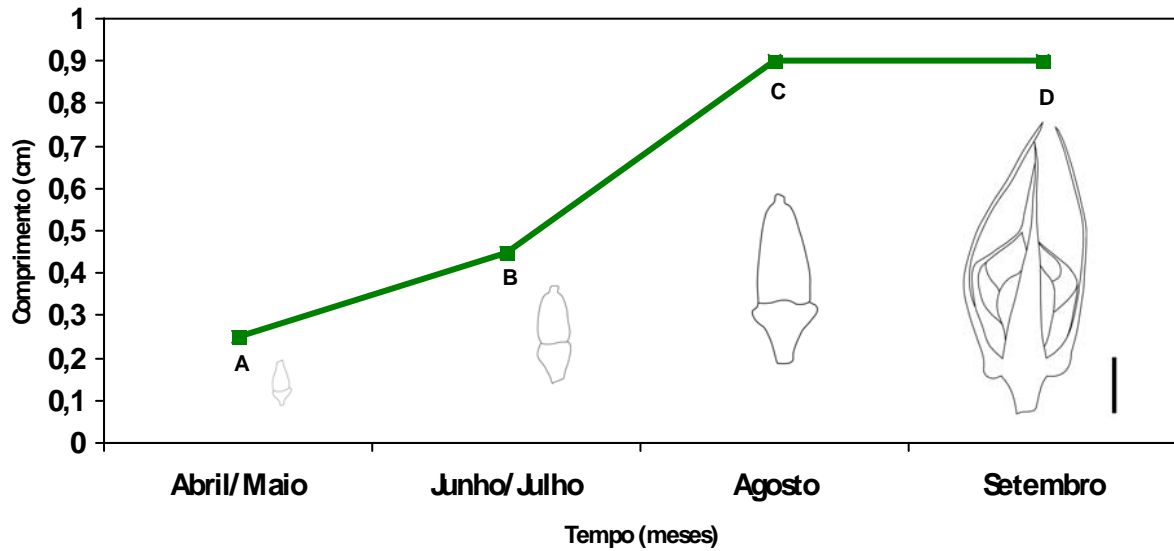
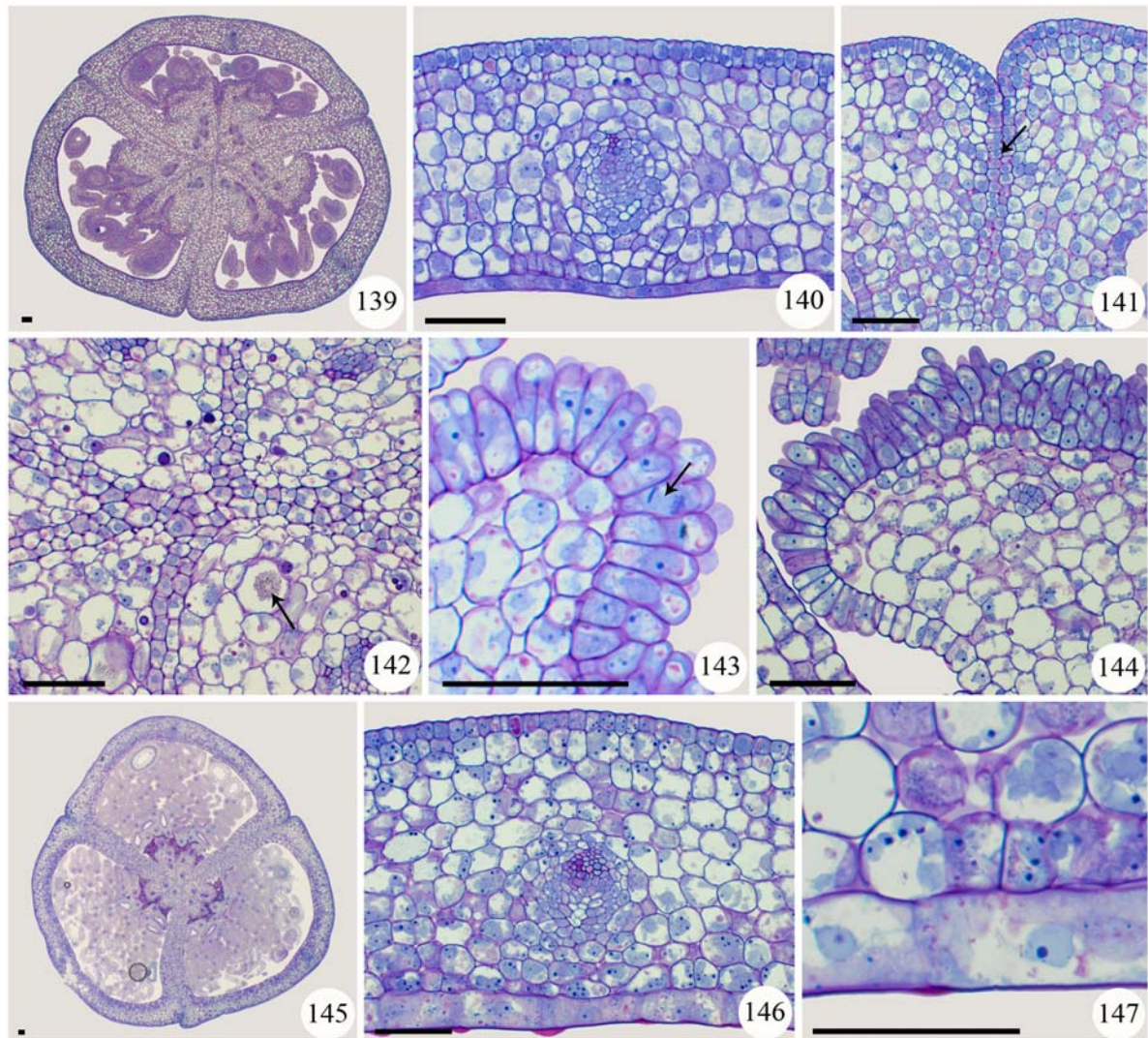
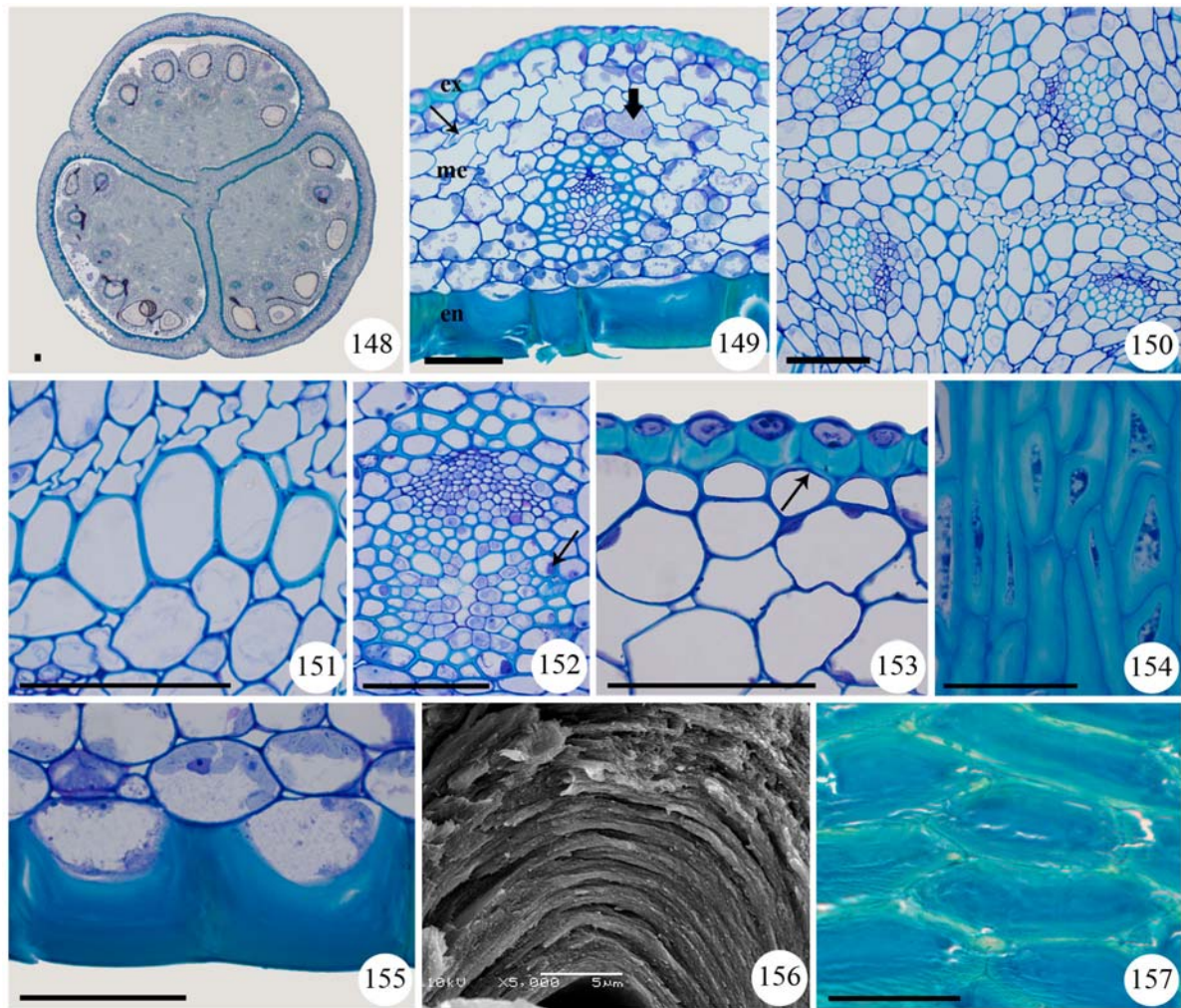


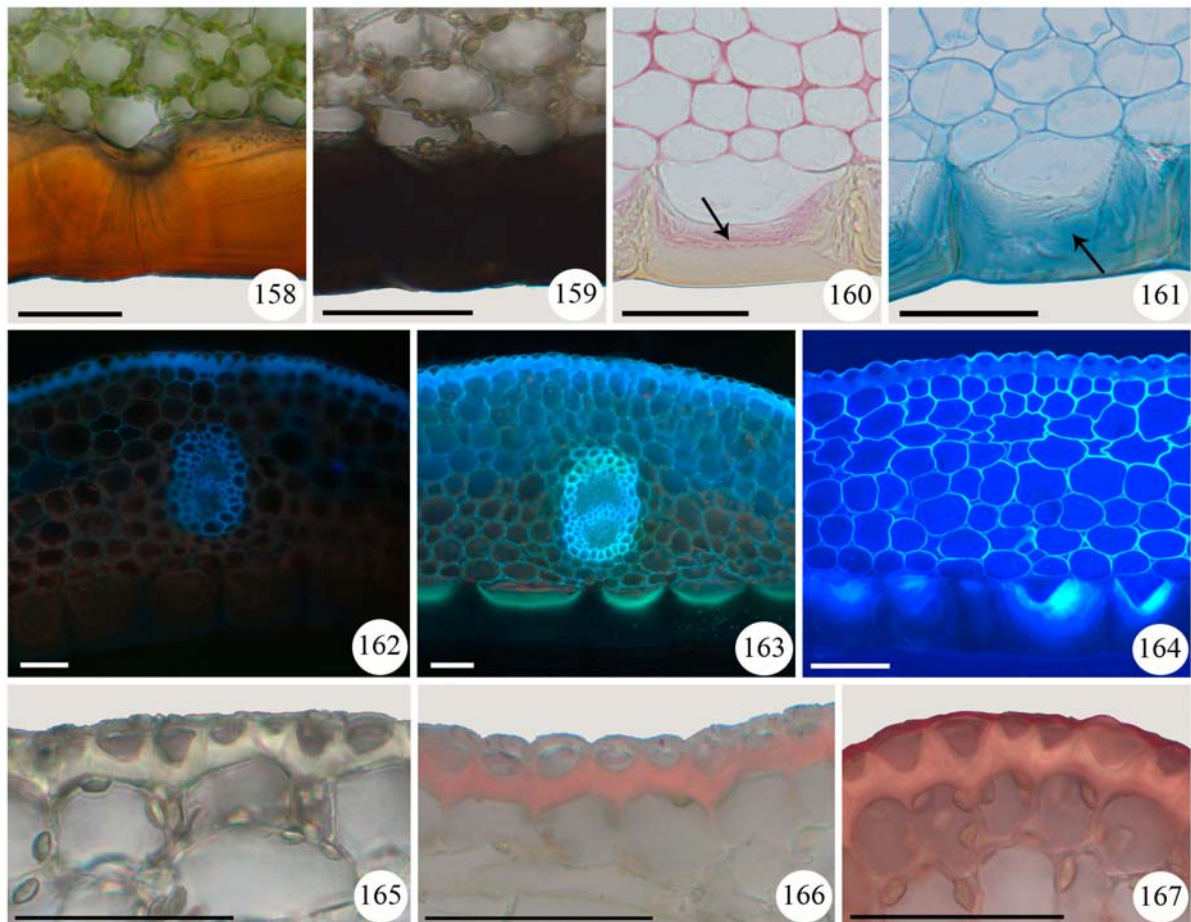
Figura 138 – Desenvolvimento do fruto de *Pitcairnia flammea*, relacionando o comprimento (cm) ao longo do tempo (meses de floração e frutificação). A= ovário – 0,25 cm, B= fruto em desenvolvimento – representado por 0,45 cm, C= fruto maduro – 0,9 cm, D= fruto seco – 0,9 cm. Ilustrações referentes a ovário ou região do fruto advinda do ovário – à exceção do fruto seco, com cálice. Barra= 0,5 cm.



Figuras 139 – 147: Ovário e fruto em desenvolvimento de *Tillandsia aeranthos*. Fig. 139: Aspecto geral do ovário. Fig. 140: Parede do ovário. Fig. 141: Região de fusão entre dois carpelos, evidenciando uma das linhas de deiscência, caracterizada pela continuação e união das faces epidérmicas externas de carpelos adjacentes (seta). Fig. 142: Linhas de deiscência e idioblastos (seta) nas regiões ventrais dos carpelos. Fig. 143: Obturador apresentando divisão celular (seta). Fig. 144: Obturador uni a biestratificado. Fig. 145: Aspecto geral do fruto em desenvolvimento. Fig. 146: Parede do fruto. Fig. 147: Detalhe do endocarpo com as células alongadas. Barras= 50 μ m.



Figuras 148 – 157: Fruto maduro de *Tillandsia aeranthos*. Fig. 148: Aspecto geral do fruto. Fig. 149: Parede do fruto, evidenciando as camadas celulares comprimidas (seta) e células com conteúdo péctico (seta larga). Fig. 150: Linhas de deiscência, envoltas por fibras. Fig. 151: Detalhe das fibras. Fig. 152: Feixe vascular dorsal, com fibras perivasculares metabolicamente ativas (seta: núcleo). Fig. 153: Exocarpo com deposição de parede celular em “U” e hipoderme mesocárpica com espessamentos nas paredes periclinais externas (seta). Fig. 154: Exocarpo em seção paradérmica. Fig. 155: Endocarpo, com paredes celulares em “U”. Fig. 156: Detalhe da lamelação da parede celular do endocarpo, em M.E.V. Fig. 157: Endocarpo, em seção paradérmica. ex= exocarpo, mc= mesocarpo, en= endocarpo. Barras= 50 μ m.



Figuras 158 – 167: Composição química do fruto maduro de *Tillandsia aeranthos*. Fig. 158: Endocarpo (controle). Fig. 159: Endocarpo corado com Cloreto Férrico. Fig. 160: Endocarpo corado com Vermelho de Rutênio no estrato interno de suas paredes celulares (seta). Fig. 161: Endocarpo corado nos estratos médio e externo de suas paredes celulares (seta), com Azul de Alciano. Fig. 162: Controle em fluorescência. Fig. 163: Marcação do pericarpo com Reagente Natural. Fig. 164: Marcação do pericarpo com Calcofluor White. Fig. 165: Exocarpo (controle). Fig. 166: Exocarpo e hipoderme mesocárpica corados com Floroglucinol/HCl. Fig. 167: Exocarpo corado com Sudan III, em suas paredes periclinais externas. Barras= 50 µm.

Desenvolvimento do Fruto de *Tillandsia aeranthos*

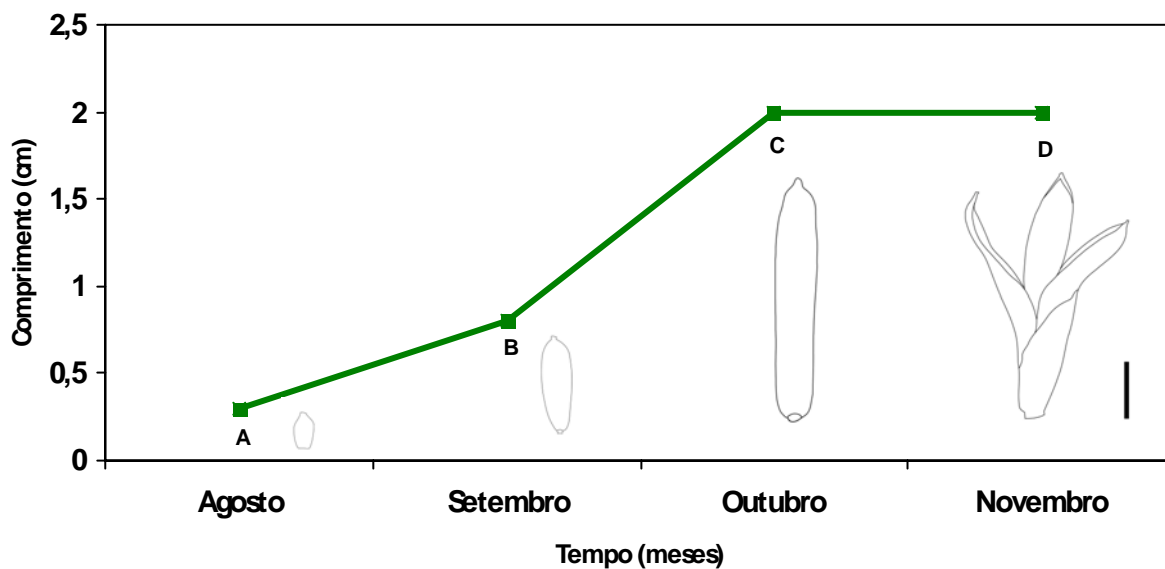
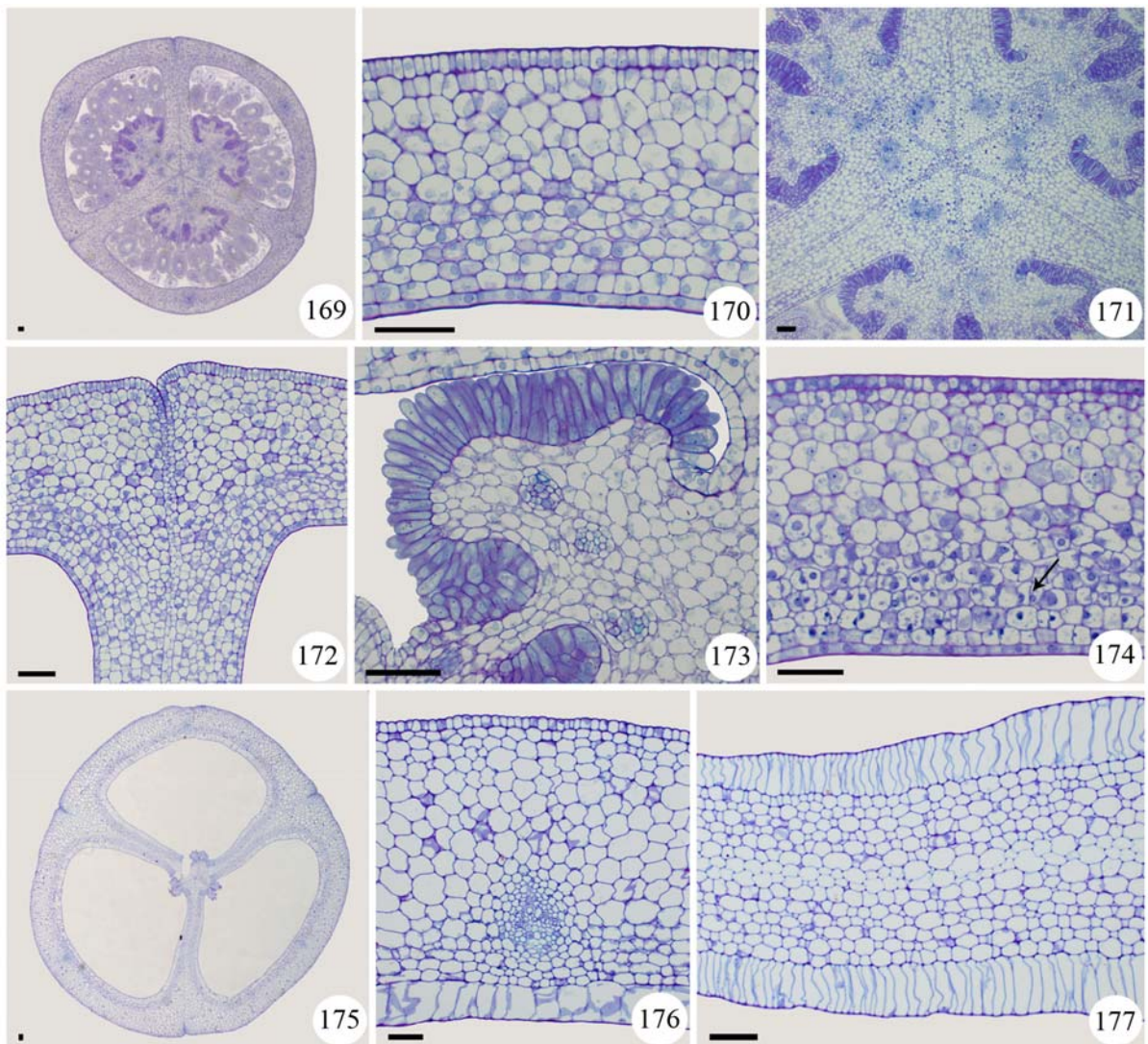
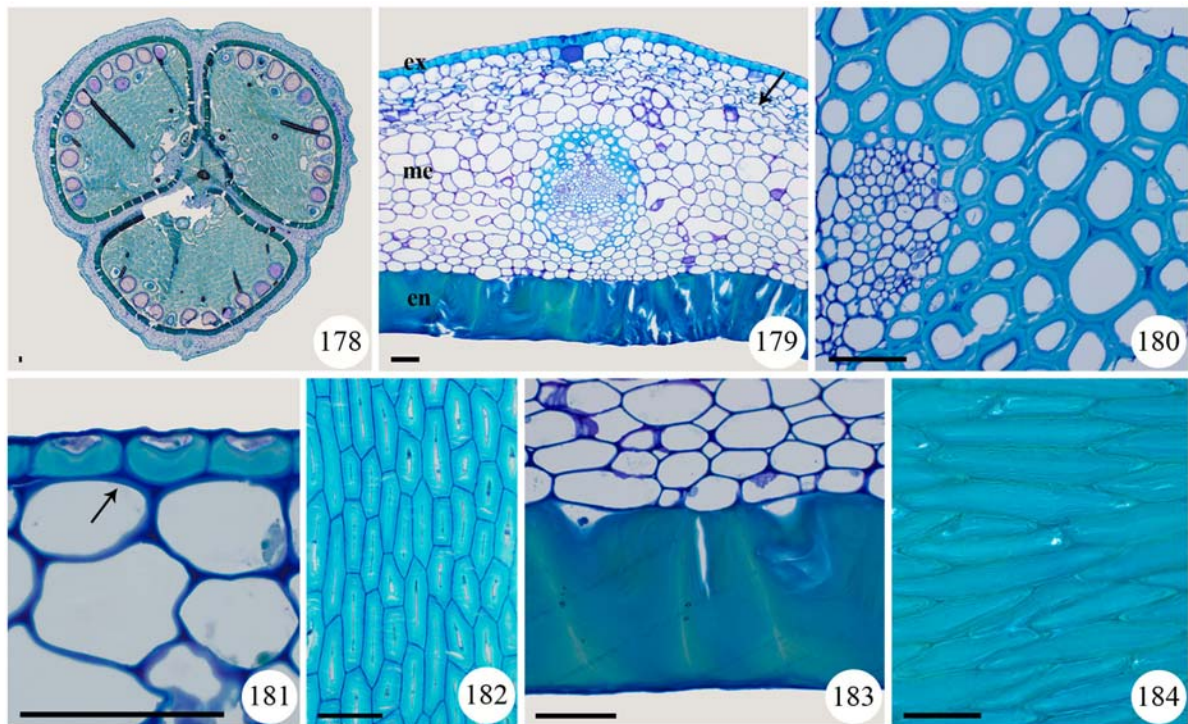


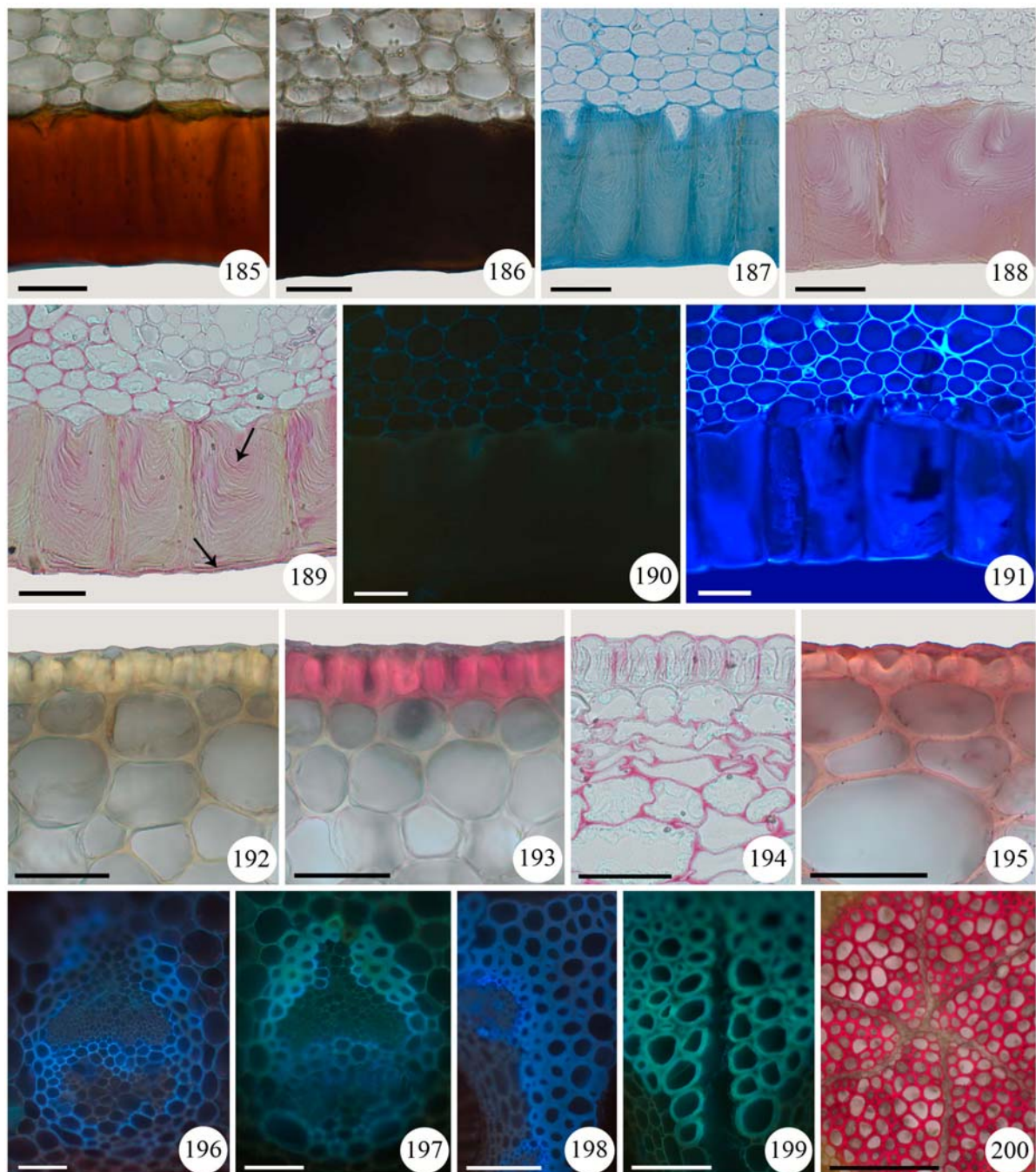
Figura 168 – Desenvolvimento do fruto de *Tillandsia aeranthos*, relacionando o comprimento (cm) ao longo do tempo (meses de floração e frutificação). A= ovário – 0,3 cm, B= fruto em desenvolvimento – representado por 0,8 cm, C= fruto maduro – 2 cm, D= fruto seco – 2 cm. Ilustrações referentes a ovário ou região do fruto advinda do ovário – à exceção do fruto seco, com bráctea. Barra= 0,5 cm.



Figuras 169 – 177: Ovário e fruto em desenvolvimento de *Vriesea carinata*. Fig. 169: Aspecto geral do ovário. Fig. 170: Parede do ovário. Figs. 171 e 172: Linhas de deiscência. Fig. 173: Obturador. Fig. 174: Desenvolvimento do pericarpo, com divisões celulares (seta). Fig. 175: Aspecto geral do fruto em desenvolvimento. Fig. 176: Parede de fruto. Fig. 177: Região do septo, evidenciando as células alongadas do endocarpo. Barras= 50 μ m.



Figuras 178 – 184: Fruto maduro de *Vriesea carinata*. Fig. 178: Aspecto geral do fruto. Fig. 179: Parede do fruto, com camadas celulares comprimidas (seta). Fig. 180: Fibras da região ventral dos carpelos. Fig. 181: Exocarpo com deposição de parede celular em "U" e hipoderme mesocárpica com espessamentos em suas paredes periclinais externas (seta). Fig. 182: Exocarpo, em seção paradérmica. Figs. 183 e 184: Endocarpo, em seções transversal e paradérmica, respectivamente. ex= exocarpo, me= mesocarpo, en= endocarpo. Barras= 50 μ m.



Figuras 185– 200: Composição química do fruto maduro de *Vriesea carinata*. Fig. 185: Endocarpo (controle). Figs. 186, 187 e 188: Endocarpo corado com Cloreto Férrico, Azul de Alcian e PAS, respectivamente. Fig. 189: Endocarpo corado com Vermelho de Rutênio nos estratos interno, médio e extremo externo de suas paredes celulares (setas). Fig. 190: Controle em fluorescência. Fig. 191: Endocarpo marcado com Calcofluor White. Fig. 192: Exocarpo (controle). Fig. 193: Exocarpo e hipoderme mesocárpica corados com Floroglucinol/HCl. Figs. 194 e 195: Exocarpo corado Vermelho de Rutênio e Sudan III, respectivamente. Figs. 196 e 197: Feixe vascular dorsal (controle e marcação com Reagente Natural, respectivamente). Figs. 198, 199 e 200: Fibras da região ventral dos carpelos (controle, marcação com Reagente Natural e coloração com Floroglucinol/HCl, respectivamente). Barras= 50 µm.

Desenvolvimento do Fruto de *Vriesea carinata*

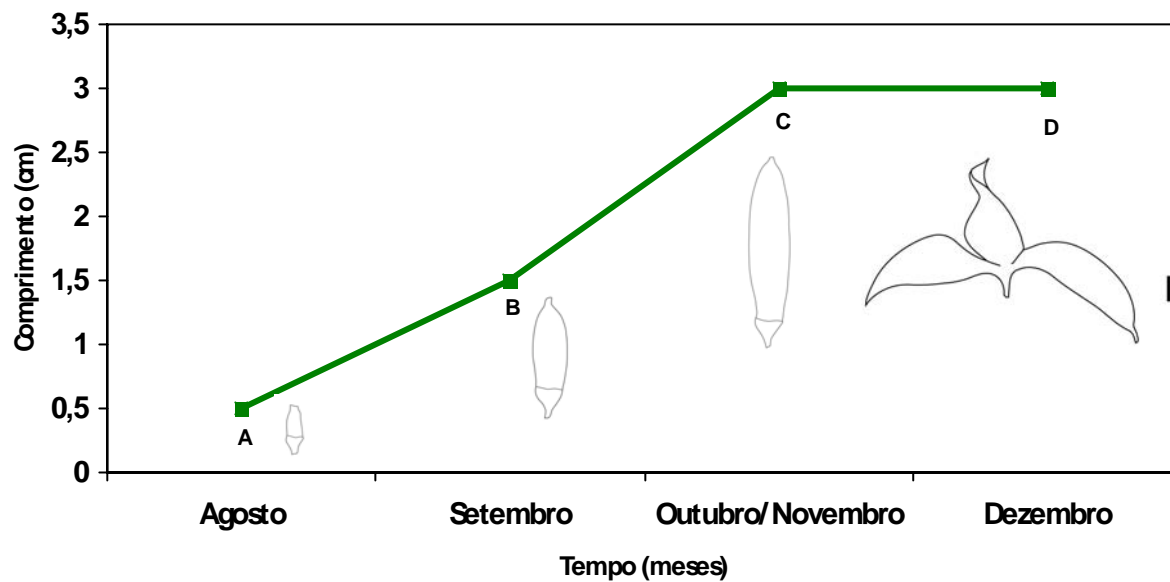


Figura 201 – Desenvolvimento do fruto de *Vriesea carinata*, relacionando o comprimento (cm) ao longo do tempo (meses de floração e frutificação). A= ovário – 0,5 cm, B= fruto em desenvolvimento – representado por 1,5 cm, C= fruto maduro – 3 cm, D= fruto seco – 3 cm. Ilustrações referentes a ovário ou região do fruto advinda do ovário. Barra= 0,5 cm.

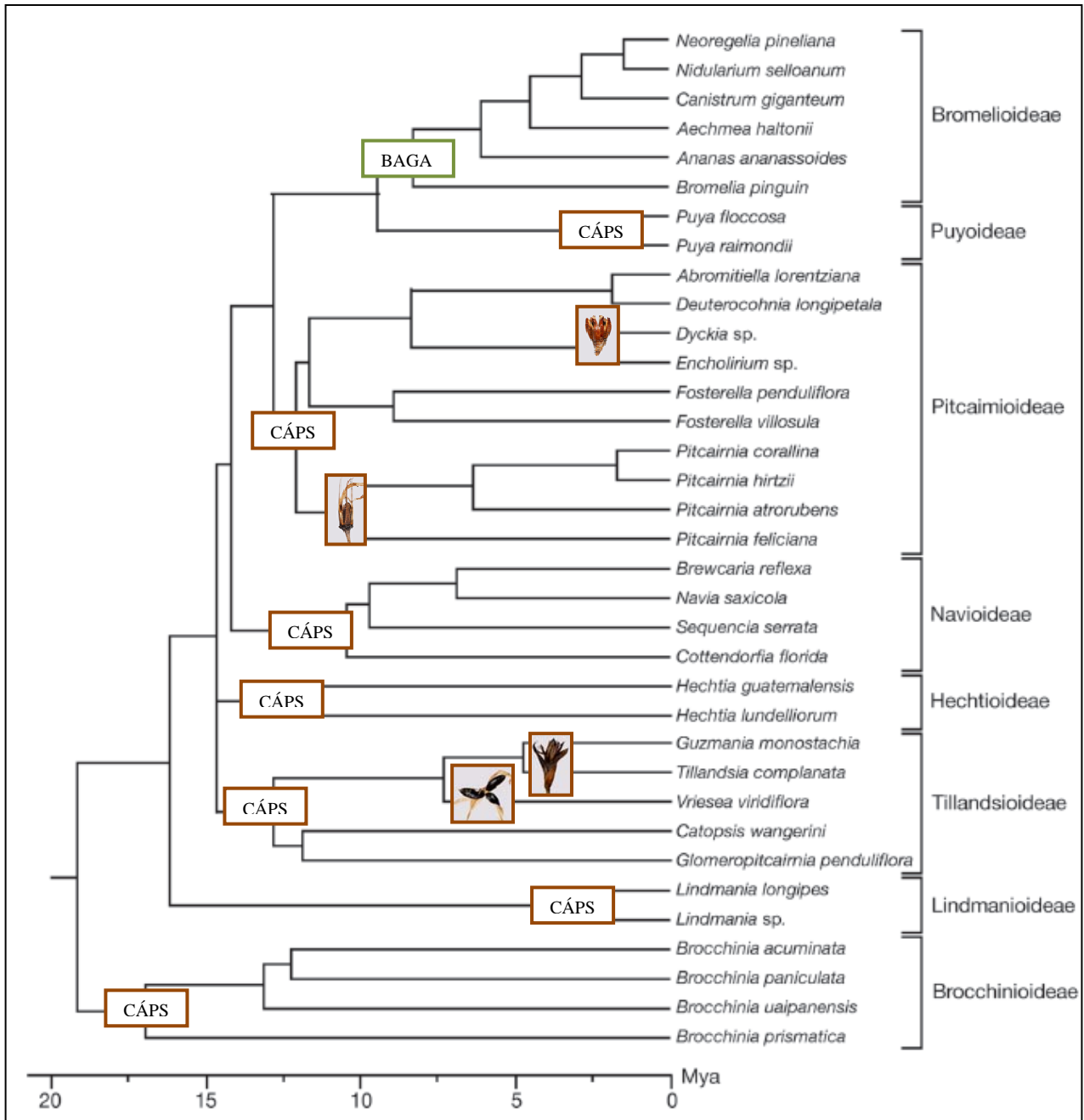


Fig. 202- Filogenia de Bromeliaceae, mostrando a cronologia inferida para a cladogênese dos 20 milhões de anos atrás e a evolução dos tipos de frutos, adaptado de Givnish *et al.* (2007). União dos dados obtidos neste estudo aos dados morfológicos existentes para a família. CÁPS= Cápsula, BAGA= Baga.