

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA
LABORATÓRIO DE ANATOMIA VEGETAL (LAVeg)

**O que os estames revelam sobre Bromeliaceae? Uma comparação
morfoanatômica entre as subfamílias.**

JOSÉ FERNANDO RICHIT

Trabalho de Conclusão de Curso – Bacharelado em Ciências Biológicas

Orientador: Jorge Ernesto de Araújo Mariath

Porto Alegre, Junho de 2019.

Corpo do texto, estampas de figuras e referências bibliográficas baseadas nas normas da revista *Plant Systematics and Evolution*.

O que os estames revelam sobre Bromeliaceae? Uma comparação morfoanatômica entre as subfamílias.

José Fernando Richit¹ (<https://orcid.org/0000-0003-3112-9117>), Jorge Ernesto de Araújo Mariath^{1*} (<https://orcid.org/0000-0002-2776-6781>)

1 Laboratório de Anatomia Vegetal, Departamento de Botânica, Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), Av. Bento Gonçalves, 9500 Porto Alegre, RS, Brasil

* jorge.mariath@ufrgs.br

ABSTRACT

Bromeliaceae is currently divided in eight subfamilies: Brocchinioideae, Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Navioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae and Bromelioideae. General data on stamens are poorly known and neglected for the family as a whole. The morphoanatomy of 23 species belonging to the eight subfamilies was analyzed and a review of the androecial organization was carried out. The presence of adnation between stamens and other whorls occurs in all subfamilies, except in Puyoideae, which has stamens always free. The conation between stamens is present in *Dyckia* (Pitcairnioideae) and *Bromelia* (Bromelioideae). Staminodes are characteristic of Hechtioideae. All the analyzed species presented bitecas anthers with four loci and longitudinal dehiscence. Almost all species showed raphides in the anthers, in variable locations. In addition to being found in the thecal arc, thickening is also present in the dorsal connective region in some species. Elongated cells are found in the anthers septum in species of Bromelioideae. The diverse characteristics analyzed here for the subfamilies need more research due to the existing variability and also due to the lack of knowledge about the floral development of the characteristics approached.

Keywords: raphides, anther, connective, thickening, fusion, evolution.

INTRODUÇÃO

Bromeliaceae é uma das famílias mais diversas da América, compreendendo 51 gêneros e 3.475 espécies (Christenhusz & Byng, 2016), e apresenta ampla distribuição na região neotropical, com apenas uma espécie ocorrendo fora do continente americano, no oeste da África (Soltis *et al.* 2018). A origem da família provavelmente se deu onde hoje é o Escudo das Guianas, há 100 milhões de anos (Givnish *et al.* 2011) e de lá se expandiu para a sua distribuição hoje conhecida. O caminho evolutivo seguido pelas bromélias deixou escasso registro fóssil, com apenas um registro confiável confirmado - *Karatophyllum bromelioides* LD Gomez (Baresch *et al.* 2011) - dificultando a compreensão do processo de diversificação e trazendo a necessidade de outras formas de estudos para elucidar a história evolutiva do grupo.

Durante sua história evolutiva, a família passou por oscilações climáticas (Zanella *et al.* 2012), e também por mudanças relacionada de fauna, em especial polinizadores, com impactos que possivelmente tenha dirigido o desenvolvimento das diversas estruturas hoje conhecidas. A diversidade de adaptações encontradas dentro da família, como tricomas abortivos, diferentes vias da fotossíntese (C3, C4 e CAM), formação de tanques e síndromes de polinização e dispersão variadas permitiram a ocupação de diversos ambientes (Benzing, 2000). Essas inovações são conhecidas por estarem relacionadas à diversificação das linhagens nas bromélias (Males, 2016), e conseqüentemente, pela grande diversidade taxonômica do grupo. Desde a publicação de grandes tratamentos taxonômicos para a família, nas monografias da Flora Neotropica (Smith & Downs, 1974,1977, 1979), um grande número de novas espécies foi descritas e alterações na sua classificação têm sido frequentes em diversos estudos. A taxonomia de Bromeliaceae tem passado por inúmeras mudanças, desde as subfamílias, passando das tradicionais Tillandsioideae, Pitcairnioideae, e Bromelioideae para Brochinioideae, Lindmanioideae, Hechtioideae, Navioideae, Tillandsioideae, Pitcairnioideae, Puyoideae e Bromelioideae, as quatro primeiras segregadas de Pitcairnioideae (Givnish *et al.* 2007, 2011), além de mudanças recorrentes nos níveis inter- e infragenéricos (Barfuss *et al.* 2016; Aguirre-Santoro, 2017; Leme *et al.* 2017). Todas essas mudanças são baseadas principalmente em estudos moleculares, uma importante ferramenta para elucidar a história evolutiva do grupo e que, de forma integrada a outras técnicas, como anatomia e morfologia, pode contribuir para o melhor entendimento da família.

O uso de dados anatômicos tem trazido bons resultados em todos os níveis taxonômicos (Stuessy, 2009) e junto a outras fontes de informação (dados ecológicos,

morfológicos, fisiológicos, genéticos, geográficos, dentre outros) podem auxiliar na delimitação de táxons e também na compreensão das relações entre eles. Dentre os diversos caracteres tradicionalmente usados, atenção é dada aos caracteres reprodutivos, uma vez que tais caracteres apresentam alta conservação e têm sido amplamente usados em sistemas de classificação (Naik 1984; Tobe 1989). Caracteres anatômicos, incluindo o desenvolvimento de anteras, rudimentos seminiais e sementes são úteis no estudo da filogenia de plantas (Kuhn *et al.* 2016), e combinadas, a sistemática molecular e as análises estruturais podem oferecer uma melhor resolução às árvores filogenéticas (Endress *et al.* 2000). Nas últimas décadas contribuições importantes têm sido apresentadas através de estudos morfológicos e anatômicos em Bromeliaceae, principalmente em relação às estruturas reprodutivas, tais como ovário e rudimento seminal (Sajo *et al.* 2004; Fagundes & Mariath, 2014; Nogueira *et al.* 2015; Kunh *et al.* 2016), estigma (Brown & Gilmartin, 1984; Schill *et al.* 1988; Souza *et al.* 2015), fruto (Fagundes & Mariath, 2010; Santos *et al.* 2015) e semente (Varadarajan & Gilmartin 1988, Gross 1992, 1993; Palací *et al.* 2004, Magalhães & Mariath, 2012). Estames, entretanto, têm sido relativamente negligenciados e poucos estudos avaliam essa estrutura (Sajo *et al.* 2005, Carvalho *et al.* 2016), embora estudos em Tillandsioideae (Gardner, 1986) e chaves com uso das característica de estames (Robinson & Taylor, 1999) tenham sido feitos com este enfoque.

Assim, propõe-se o estudo anatômico e morfológico dos estames das oito subfamílias de Bromeliaceae para auxiliar no entendimento e melhor resolução taxonômica e das relações em nível subfamiliar e da família como um todo. Uma amostragem ampla para o estudo anatômico é apresentada, incluindo todas as subfamílias, e uma revisão bibliográfica para caracterização da organização do androceu e sua morfologia é aqui compilada.

MATERIAIS E MÉTODOS

MATERIAL VEGETAL

Indivíduos de 23 espécies de 17 gêneros pertencentes às oito subfamílias de Bromeliaceae foram coletadas da coleção viva do Laboratório de Anatomia Vegetal (LAVeg) na Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS), do Jardim Botânico de Porto Alegre (Rio Grande do Sul- Brasil) e do Marie Selby Botanical Garden (Flórida- Estados Unidos) e amostras concedidas da coleção do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ) também foram utilizadas nas análises. As espécies utilizadas estão relacionadas na Tabela 1, e os testemunhos depositados nos herbários ICN (UFRGS), RB (JBRJ) e SEL (Marie Selby).

As espécies com origem no Brasil estão cadastradas sob o número A73E102 no SISGEN (Sistema Nacional de Gestão do Patrimônio Genético e do Conhecimento Tradicional Associado).

PREPARAÇÃO PARA MORFOLOGIA EXTERNA E INTERNA

Os estames das 23 espécies estudadas foram fixadas em 1% glutaraldeído e 4% formaldeído em tampão fosfato, pH 7.2 (MacDowell & Trump, 1976) e, posteriormente, dissecadas, lavadas em tampão fosfato 0.1 M, pH 7.2 (Gabriel, 1982), desidratadas em série ascendente de etanol, pré-infiltradas em solução (1:1) de 2-hidroxietilmetacrilato e etanol absoluto, incluídas em 2-hidroxietilmetacrilato (HEMA) e polimerizadas com adição de catalisador Technovit® 7100 em estufa a 70°C. Seções longitudinais, do ápice a base, e transversais, na porção mediana das anteras foram realizadas em micrótomo de rotação Leica RM2265 a 5 µm de espessura e coradas com Azul de Toluidina O 0.05%, pH 4.4 (O'Brien & McCully, 1981). As lâminas foram fotomicrografadas em microscopia de campo claro Leica DMR HC com câmara digital Zeiss AxioCam HRc. As análises morfológicas foram realizadas com observação e fotomacrografias das anteras em estereomicroscópio Leica M165 FC com câmara digital DFC 500. A análise foi baseada em caracteres morfológicos e anatômicos.

CARACTERIZAÇÃO E ORGANIZAÇÃO GERAL DO ANDROCEU

Uma extensiva revisão na literatura em obras de descrição original de espécies, disponível em material suplementar, e nas obras de revisão da família (Smith & Downs, 1974, 1977, 1979) foi realizada para a caracterização da organização geral do androceu nas oito subfamílias de Bromeliaceae e as ilustrações baseadas na revisão foram criadas no *software* livre Inkscape seguindo os modelos de Bell (1967). A simetria floral para a reconstrução dos diagramas florais foi ignorada e apenas apresenta a relação de dependência (adnação e conação) entre os diferentes verticilos.

RESULTADOS

Todos os estames em Bromeliaceae apresentaram anteras bitecas, quatro lóculos (Fig. 1A), com deiscências longitudinais e com a presença dos quatro estratos parietais, a epiderme, endotécio, camada média e tapete, os dois últimos não presentes em anteras maduras. Estaminódios estão presentes em flores pistiladas de Hechtioideae, subfamília caracterizada pela dioícia.

Algumas espécies apresentam espessamento da parede celular que se expande para o conectivo (Fig. 1A). Nessas espécies, o eixo de deposição das bandas de espessamento não é o mesmo na região do conectivo e no arco da teca e são restritas a poucas camadas abaixo da epiderme do lado dorsal do conectivo, exceto em *Dyckia velascana*, onde ambos seguem o mesmo padrão e todo o conectivo apresenta espessamento. Assim, nas espécies em geral o conectivo apresenta deposição das bandas de espessamento no sentido longitudinal (ápice-base), e o arco da teca no sentido transversal (Fig. 1A, B, C). No arco da teca pode haver espessamento fibroso em mais de uma camada celular, de origem histogênica não determinada (Fig. 1D, E, F, G, H; 3L). Na parede do lóculo voltada para o conectivo não foi observada a presença de espessamento, exceto em regiões muito próximas ao surgimento do arco das tecas, como em *Vriesea platynema* (Fig. 1D). As variações no número de camadas com espessamento no arco da teca, apresentadas na Tabela 2, foram obtidas em dois pontos do arco, na região próxima da inserção do arco ao conectivo no lado dorsal, onde existe maior variação entre os grupos, e na região mediana do arco.

Em relação às ráfides, foram observadas na região da inserção do septo para quase todas as espécies (Fig. 2D, E, J, K) entre os grãos de pólen e em *Puya ferruginea* na região dorsal do conectivo (2B, C). Ráfides foram também observadas no arco da teca em *Brocchinia reducta*, *Pitcairnia imbricata* (Fig. 1H) e *Aechmea organensis* (Fig. 3C), que também apresenta idioblastos com ráfides na inserção do arco com o lado dorsal e ventral do conectivo (Fig. 3A). *Quesnelia liboniana* apresentou idioblastos com ráfides no dorso do conectivo (Fig. 2I). Ráfides não foram visualizadas em *Hechtia tillandsioides* (Fig. 3I), mas estão presentes em *Hechtia epigyna*.

Quanto à vascularização, o traço vascular é simples para todas as espécies, exceto em *Aechmea organensis* (Fig. 3E), *Puya ferruginea* (Fig. 2B) e *Vriesea platynema*, as quais apresentam dois polos de xilema. A vascularização também é observada no filete dos estaminódios em *Hechtia epygina* (Fig. 2H). No traço vascular, o floema é mais abundante em relação ao xilema (Fig. 3K).

A epiderme é presente no estágio maduro, contínua, e tem variação no tamanho das células e no seu formato, que geralmente são arredondadas, ovaloides, ou por vezes retangulares em seção transversal, com diferentes formatos presentes em uma mesma antera. Algumas células aparecem colapsadas ou achatadas. *Bromelia antiacantha* apresenta células epidérmicas alongadas anticlinalmente no lado dorsal do conectivo (Fig. 3F, 3G). Células epidérmicas alongadas anticlinalmente na região do estômio foram observadas em algumas

espécies de Bromelioideae (Fig. 3B, H). *Quesnelia liboniana* apresenta células epidérmicas papilosas (Fig. 2I).

Quanto à inserção do filete, foram observadas anteras dorsifixas, com inserção em alturas variáveis, e basifixas (Fig. 4). Expansões no ápice do conectivo, como um apêndice apical (Fig. 4), são observadas em *Puya ferruginea*, *Cryptanthus acaulis*, *Hechtia tillandsioides*, *Neoglaziovia variegata*, *Pitcairnia imbricata* e *Brocchinia sp.* Em *Puya* a traço vascular se estende até o início do apêndice apical. Os esporângios estão situados na mesma altura, exceto em *Ortophytum lemei* (Fig. 4I) que apresenta um desnível entre as tecas. Os resultados detalhados são apresentados na Tabela 2.

Segundo a literatura revisada, baseado em 144 espécies, os estames em Bromeliaceae podem ser insertos ou exsertos, ser totalmente livres, adnatos às pétalas e/ou as sépalas ou conatos entre si (Fig. 5). As anteras podem ser dorsifixas, basifixas e versáteis, baseadas na compilação de 134 espécies pertencentes às diferentes subfamílias. Os resultados detalhados da revisão estão disponíveis em material suplementar e a caracterização e organização geral do androceu para a família é apresentada abaixo, na discussão.

DISCUSSÃO

ORGANIZAÇÃO DO ANDROCEU E MORFOLOGIA

Bromeliaceae possui seis estames organizados em dois verticilos, um interno e outro externo, livres ou adnatos ao perianto, conatos ou livres entre si. As anteras são basifixas, dorsifixas e/ou versáteis (Smith & Downs, 1974, 1977, 1979; Smith & Till, 1998, Benzing, 2000). Ocasionalmente o verticilo mais externo é mais longo que o interno, em *Catopsis*, Tillandsioideae (Palací, 1997) e algumas espécies de *Brocchinia* (Smith & Downs, 1974). A organização geral do androceu em cada subfamília é sumariada abaixo, de acordo com a descrição das espécies de cada linhagem (veja material suplementar).

Brocchinioideae: Estames adnatos às pétalas e/ou sépalas ou livres, sempre insertos. Anteras dorsifixas, eretas, geralmente ovais. Referências para anteras versáteis

Lindmanioideae: Estames livres ou adnatos às pétalas, insertos ou exsertos. Anteras dorsifixas ou basifixas (algumas espécies de *Lindmania* e para o gênero *Connellia*). Referências para anteras versáteis.

Tillandsioideae: Estames livres ou adnatos às pétalas e/ou sépalas, insertos ou exsertos. Anteras dorsifixas, basifixas ou versáteis. Formato das anteras muito diverso.

Hechtioideae: Estames usualmente insertos, às vezes exsertos, livres ou às vezes o verticilo mais externo adnato à corola, rudimentares nas flores pistiladas. Anteras dorsifixas, menos comum basifixas, horizontais, geralmente ovais. Referências para anteras versáteis.

Navioideae: Estames livres ou com o verticilo interno adnato às pétalas, comumente insertos ou exsertos. Anteras basifixas (*Navia* e *Brewcaria*) ou dorsifixas (*Navia*, *Sequencia* e *Steyerbromelia*). *Navia* com anteras lineares. Referências para anteras versáteis (*Navia*, *Steyerbromelia* e *Cottendorfia*).

Pitcairnioideae: Estames livres ou adnatos às pétalas e/ou sépalas, ou conatos entre si em *Dyckia*, geralmente insertos ou exsertos. Anteras amplamente basifixas (*Pitcairnia*, *Fosterella*), dorsifixas próximas à base (*Dyckia*, *Encholirium*, *Deuterocohnia*) e menos comum dorsifixas (*Encholirium*). Geralmente lineares.

Puyoideae: Estames livres, geralmente insertos ou às vezes exsertos. Anteras mais comumente dorsifixas ou às vezes basifixas ou com inserção próxima à base, comumente lineares, menos comum oblongas. Referência para anteras versáteis.

Bromelioideae: Estames insertos ou exsertos, livres ou adnatos às pétalas, conatos entre si em *Bromelia*. Anteras na sua maioria dorsifixas ou menos comumente basifixas. Formatos das anteras muito diversos.

Embora haja uma grande variação na organização do androceu em Bromeliaceae, certas tendências são observadas. Os estames geralmente são inclusos e as anteras são dorsifixas para a maioria das espécies estudadas, embora anteras basifixas estejam presentes em todas as subfamílias, exceto em Brocchinioideae. A exceção é Pitcairnioideae em que anteras basifixas são bastante expressivas, e existe uma tendência à inserção do filete próximo a base, exceto em algumas espécies de *Encholirium*, caracterização que está de acordo com Givnish *et al.* 2007. Fusões entre partes florais também podem ocorrer. Os verticilos florais podem ser não fusionados, ou pode ocorrer adnação entre estames e pétalas e/ou sépalas, conação entre os filamentos dos estames, assim como a conação entre os verticilos de proteção.

O surgimento de estames conatos entre si através da fusão parcial entre os filamentos apareceu pelo menos duas vezes durante a evolução de Bromeliaceae como sugere a filogenia proposta por Givnish *et al.* (2007, 2011), de forma independente, em *Dyckia* (Pitcairnioideae), que apresenta anteras dorsifixas próximas à base, e em *Bromelia*, uma das linhagens cedo-divergentes dentro Bromelioideae, e que apresenta anteras basifixas ou acima da base. Ambos os gêneros também possuem os filamentos adnatos às pétalas, ou também às sépalas em *Dyckia*, formando um tubo. Segundo Ren (2008), a fusão de filamentos podem fixar os

estames em posições relativamente estáveis, tornando-os mais firmes para suportar os movimentos dos polinizadores e também proteger o ovário.

A adnação entre filamentos e os verticilos de proteção está presente em grande parte das subfamílias. A fusão de diferentes órgãos, mesmo entre linhagens proximamente relacionadas, pode produzir uma grande diversidade de formas florais (Spetch & Howarth, 2014). Em Brocchioideae, análises de cpDNA realizadas por Givnish *et al.* (2000) resultaram em quatro clados distintos dentro da subfamília: os clados Prismática, Melanacra, Micrantha e Reducta. A fusão dos filamentos às pétalas e sépalas, assim como estames livres estão presentes em todas essas linhagens, em espécies proximamente relacionadas ou não. Assim, não existe uma relação clara entre a presença dessa fusão e a proximidade filogenética de *taxa*. Nenhum clado ou espécies nele contido mostraram um agrupamento baseado na presença ou ausência de adnação, exceto *Brocchinia vestita* e *Brocchinia cowanni*, dois táxons com ancestral comum único, que compartilham entre si estames livres. A fusão entre os filamentos e os verticilos de proteção é homoplásica, e ocorre também em Lindmanioideae, Tillandsioideae, Hechtioideae, Navioideae, Pitcairnioideae e Bromelioideae. Puyoideae é a única subfamília que apresenta apenas estames livres. Apesar da fusão entre androceu e corola geralmente estar associada com conação entre pétalas é possível notar que nem todas as espécies com estames adnatos possuem pétalas conatas e vice-versa. Embora Benzing (2000) afirme que a adnação dos filamentos à corola ocorre comumente em espécies gamopétalas, como *Guzmania*, a fusão entre esses dois verticilos pode ser observada em muitas espécies com pétalas e sépalas livres, como *Brocchinia*, *Lindmania*, *Navia*, *Connelia*, dentre outros.

Estames rudimentares (estaminódios) aparecem amplamente em Hechtioideae, com anteras vestigiais presentes ou não, e em *Catopsis* (Tillandsioideae) nas flores pistiladas das espécies dióicas (subgen. *Tridynandra* Mez), com anteras presentes, reduzidas e estéreis (Sajo *et al.* 2004). Embora Hechtioideae seja caracterizada pela presença de dioicidia em todas as suas espécies, *Hechtia gayorum* apresenta poligamodiocidia, como flores perfeitas, pistiladas e estaminadas em um mesmo indivíduo (Espejo *et al.* 2005). A poligamodiocidia também é compartilhada com algumas espécies de *Dyckia* (Smith, 1968) pertencentes à Pitcairnioideae, e supostamente em *Cottendorfia florida*, pertencente a Navioideae (Smith, 1986).

Investigações do desenvolvimento floral mostraram que o dioicismo em *Catopsis* se deve a supressão de órgãos florais durante o estágio intermediário da ontogenia floral. Nas flores pistiladas, os estames aparecem formados no meristema floral, mas tornam-se não funcionais e abortivos nos estádios tardios (Palací, 1997). O dioicismo de *Catopsis* é possivelmente um caráter derivado dentro da subfamília Tillandsioideae (Palací, 1997). A

forma de desenvolvimento dos estaminódios em Hechtioideae ainda permanece desconhecida e, portanto, não se sabe se a formação dessas estruturas é similar à encontrada em *Catopsis*. Estaminódios desempenham importantes funções na evolução floral (Walker-Larsen & Harder, 2000) e refletem o dinamismo do androceu (e da flor) em resposta às mudanças de condições. Podem resultar de limitações de nutrientes, alterações na construção da flor, ou adaptações aos polinizadores (Decraene & Smets, 2001). Apesar de vários trabalhos investigarem as possíveis origens da dioicia em diferentes grupos de plantas, nenhum se dedicou a Bromeliaceae, e embora haja algumas hipóteses (Benzing, 2000), nenhuma delas foi testada. A dioicia é incomum em Bromeliaceae e é restrita à região da Mesoamérica e ao sul do México (Ramírez-Morillo, 2008), onde estão concentradas as espécies dióicas de *Catopsis* (Tillandsioideae) e a maioria das espécies de *Hechtia* (Hechtioideae), além de *Aechmea mariaereginae* e *Androlepsis* (Benzing, 2000). Nenhuma ocorrência é relatada para outros táxons da América Central e América do Sul.

As diferentes alturas de inserção dos estames relativas ao perianto possivelmente estão ligadas à apresentação do pólen aos diferentes agentes polinizadores e está intimamente ligada à coordenação do tempo de alongamento do filete durante a maturação das flores. Por exemplo, flores polinizadas por beija-flores geralmente possuem estames exsertos, enquanto que flores polinizadas por abelhas, e possivelmente outros insetos, possuem estames insertos (Yuan *et al.* 2013). Como o modo de polinização ancestral das bromélias é aparentemente entomófilo (Givnish *et al.* 2007), espera-se que as linhagens mais cedo-divergentes dentro de Bromeliaceae ou amplamente polinizadas por insetos possuam estames insertos. Isso é visualizado em Brocchinioideae, a linhagem mais cedo-divergente da família e que apresenta estames caracteristicamente insertos.

A presença de anteras versáteis é amplamente sugerida para os diversos clados de Bromeliaceae, e aparecem em Brocchinioideae e Lindmanioideae, as linhagens mais cedo divergentes em Bromeliaceae. As anteras versáteis são capazes de balançar quando tocadas, e consequentemente espalhar pólen mais facilmente (D'Arcy & Keating, 1996). O agente polinizador ao tocar anteras versáteis se “sujam” de pólen, aumentando assim o sucesso de polinização. Anteras versáteis são geralmente aceitas como adaptação à polinização por mariposas (Faegri & van der Pijl, 1979), e possivelmente estão ligadas a polinização por agentes menos ativos, como insetos. Estão presentes em clados com polinização entomófila, como Brocchinioideae e Hechtioideae, subfamílias também com corolas não coloridas, outro caráter entomófilo. Já as anteras basifixas, geralmente associadas à ornitofilia (Faegri & van der Pijl, 1979) são encontradas em clados com polinização realizada principalmente por beija-

flores, como Pitcairnioideae (Aguilar-Rodríguez *et al.* 2019). *Alcantarea* (Tillandsioideae) possui, na maioria das espécies, anteras dorsifixas próximas à base, de forma rígida, e seguindo a mesma orientação do filamento (Leme, 2009) e são polinizadas por morcegos. Dessa forma, anteras rígidas estão presentes em espécies adaptadas para suportar os movimentos de agentes polinizadores de maior porte, como beija-flores e morcegos. Embora incomum para Bromeliaceae, a polinização anemófila é hipotetizada para algumas espécies de *Navia*, devido à presença de flores reduzidas (Benzing, 2000) e é uma condição considerada derivada nas angiospermas (Culley *et al.* 2002).

ANATOMIA DOS ESTRATOS PARIETAIS DOS ESTAMES

As anteras em Bromeliaceae apresentam epiderme, endotécio, camada média e tapete, além do conectivo. O tapete é obliterado durante a maturação dos estames e a camada média geralmente passa pelo mesmo processo, por isso é comum que não estejam presentes em anteras maduras. São persistentes apenas a epiderme, endotécio e conectivo, estratos que foram avaliados no presente trabalho.

Papilas aparecem na epiderme de algumas espécies de *Vriesea* (Tillandsioideae) e *Quesnelia liboniana* (Bromelioideae), resultados semelhantes aos encontrados por Rao & Wee (1979) em *Ananas comosus*, que apresenta epiderme papilosa no estágio maduro. Células alongadas anticlinalmente e de parede fina são observadas na epiderme da região do estômio em espécies de Bromelioideae e talvez auxiliem na deiscência das anteras, promovendo forças durante a desidratação (Garcia *et al.*, 2002). Células especializadas na região do estômio estão presentes também em outras angiospermas (Dettke & Dos Santos, 2011; Jain & Vijayaraghavan, 1992).

Imediatamente abaixo da epiderme, os arcos das tecas apresentam uma camada com espessamento fibroso, às vezes aparecendo camadas adicionais, que em algumas vezes não forma uma camada contínua. Essas camadas de origem não definida devido a falta de investigação ontogenética poderiam originar-se ou a partir de divisões periclinais adicionais de células do endotécio, anterior a sua diferenciação completa, ou devido ao espessamento da camada média, ou por ambos os processos juntos. É necessário, dessa forma, estudos complementares para elucidar o processo envolvido. De acordo com a ontogenia do tipo monocotiledôneo proposta para Bromeliaceae (Sajo *et al.* 2004; Mendes *et al.* 2012), o endotécio é originado a partir do estrato parietal secundário mais externo, abaixo da camada epidérmica. Rao & Wee (1979) através de estudos embriológicos de *Ananas comosus* mostram que a camada média também pode desenvolver espessamento fibroso, assim como

em *Dyckia* (Carvalho *et al.* 2016). Assim, a permanência da camada média em anteras maduras em Bromeliaceae pode resultar em camadas múltiplas de espessamento. Próximo a inserção do arco ao conectivo há um aumento das camadas de espessamento, que se juntam a células espessadas do conectivo, como descrito na Tabela 2.

No arco, o espessamento aparece nas paredes transversais, com padrão helicoidal. Esse padrão de espessamento foi também encontrado por Sajo *et al.* (2004). Outros tipos também são relatados para a família, como o espessamento U-shaped (Dorneles *et al.* 2014, Carvalho *et al.* 2016) e anelar (Oliveira *et al.* 2016). Carvalho *et al.* (2016) ainda relata a ocorrência de diferentes padrões de espessamento em uma mesma espécie em *Dyckia*.

O espessamento nas paredes das células do estrato subdérmico do conectivo aparecem de forma expressiva em *Brocchinia reducta* (Brocchinioideae) e em *Lindmania maguirei* (Lindmanioideae). Nas outras subfamílias aparece de forma reduzida em Tillandsioideae (*Tillandsia*), em Navioideae (*Navia* cf. *lactea*), Hechtioideae (*Hechtia tillandsioides* e *Hechtia epygina*) e Bromelioideae (*Neoglaziovia variegata*). Possivelmente este estrato subdérmico especializado do conectivo facilita a abertura das anteras (Hufford & Endress, 1989). Carvalho *et al.* (2016) sugerem que o tecido mecânico do conectivo em *Dyckia* está associado a curvatura dorsal observada nas anteras no período de antese. A presença de espessamento no conectivo pode ser considerada uma simplesiomorfia nas diferentes linhagens atuais de Bromeliaceae, já que está presente nas linhagens mais cedo divergentes como Brocchinioideae e Lindmanioideae e também nas divergentes posteriormente, com tendência a redução no número de camadas ou perda total ao longo da história evolutiva da família.

Os estames, assim como a maioria das monocotiledôneas, geralmente possuem apenas um traço vascular. Dois polos de xilema separados por células parenquimatosas, dentro de um mesmo traço, foram observados em *Aechmea organensis* (Bromelioideae), *Vriesea platynema* (Tillandsioideae) e *Puya ferruginea* (Puyoideae). Em *Puya spathacea* os estames apresentam apenas um traço, que se prolonga pelo conectivo até a base da pequena crista da antera (Kulkarni & Pai, 1982). Kubitzki (1998) cita a presença de mais de um ramo vascular no filamento, que pode variar de dois a mais de seis, em *Aechmea*, *Billbergia*, *Bromelia*, *Dyckia*, *Encholirium* e *Vriesea*. Carvalho *et al.* 2016 também mostra a presença de dois polos de xilema em *Dyckia ibicuiensis* e *Dyckia polyclada* e dois traços para *Dyckia racinae*. Assim a vascularização não se mostra como um caráter estável.

A orientação da deiscência das anteras é um caráter extremamente estável em Bromeliaceae. As anteras apresentam deiscência longitudinal através da abertura do estômio e

desintegração das células do septo, possivelmente auxiliadas pela presença das ráfides, que poderiam “rasgá-las” (Pacini, 2000). Tais ráfides são liberadas durante a deiscência no lóculo junto aos grãos de pólen, e dessa forma podem desempenhar papel na germinação do pólen (D’Arcy & Keating 1996; Iwano *et al.* 2004). A desintegração do septo resulta na confluência dos dois lóculos em um lóculo apenas. Além disso, uma incomum deiscência apical é relatada para *Navia saxicola* (Smith, 1957), *Navia semiserrata* e *Navia serrulata* (Holst, 1997), e é um estado caráter apomórfico para o gênero. Esse caráter pode indicar uma possível proximidade entre esses táxons dentro do gênero *Navia*.

RÁFIDES

Cristais de oxalato de cálcio são comumente encontrados em células de monocotiledôneas. A formação desses cristais é geneticamente controlada e usualmente ocorre em localização espacial específica e em formato específico (Raman *et al.* 2014). Em Bromeliaceae, um dos principais tipos de cristais presentes são as ráfides, que estão distribuídas tanto nas estruturas vegetativas quanto nas estruturas reprodutivas (Ferreira *et al.* 2007; Proença & Sajo, 2008; Silva & Scatena 2011), em células especializadas, os idioblastos, aparecendo como uma sinapomorfia para a família. Nas estruturas reprodutivas há a ocorrência de ráfides nos estames, tanto na antera como no filamento, e também nas paredes do ovário e verticilos florais de proteção. A presença de cristais já foi reportada para Bromeliaceae em diversos trabalhos, destacando a presença de ráfides junto aos grãos de pólen por Schimid (1976), que são provavelmente derivados das camadas parietais e liberadas durante a deiscência da antera. Observações sob estereomicroscópio de anteras deiscentes imersas em água destilada permitiram a visualização da liberação de ráfides junto aos grãos de pólen (observação pessoal). Sajo *et al.* (2005) descreve para a família a presença de cristais na parede das anteras, sem identificar sua localização. Neste trabalho, cristais do tipo ráfides foram observados em idioblastos na região de septo em todas as subfamílias e no arco da teca em *Brocchinia reducta*, *Pitcairnia imbricata* e *Aechmea organensis*. A presença de ráfides nos arcos das tecas parece ter surgido independente em cada subfamília. A ausência de registro de ráfides nas anteras de *Hechtia tillandsioides* ainda mostra coincidência com o registro da ausência de ráfides nas folhas de *H. colossa*, *H. podantha* e *H. tehuacana* (Martínez-Correa, 2010).

Em Poales, caracterizada pela sinapomorfia de perda desse tipo de cristal (Clifford *et al.* 1985; Carpita, 1996; Soltis *et al.* 2018), Bromeliaceae é uma das únicas famílias que apresentam ráfides. Arecales, ordem com divergência anterior a Poales, apresenta feixes de

ráfides nos estames e ráfides também foram observadas entre os grãos de pólen (Henderson & Rodríguez, 1999; Askgaard *et al.* 2010). Assim, a presença desses caracteres e o compartilhamento com ordens com surgimento anterior a Poales reforçam a posição cedo divergente de Bromeliaceae. A presença de ráfides na região do septo pode auxiliar na deiscência da antera (Horner & Wagner, 1992), contra herbivoria (Dickison, 2000), e talvez na germinação do grão de pólen, devido à liberação dos cristais junto aos grãos de pólen (D'Arcy & Keating, 1996; Iwano *et al.* 2004). Todas essas hipóteses ainda precisam ser elucidadas para Bromeliaceae.

CONCLUSÃO

O estudo mostra características bastante variáveis nos estames em Bromeliaceae. O espessamento no conectivo é uma característica comum e está presente tanto nas subfamílias cedo divergentes como nas divergentes tardiamente, como Bromelioideae, de forma reduzida. O arco da teca apresenta geralmente espessamento em uma camada. Camadas adicionais aparecem em Tillandsioideae, Bromelioideae e Pitcairnioideae. Ráfides aparecem no arco das tecas em três subfamílias, Brocchinioideae, Bromelioideae e Pitcairnioideae. A fusão entre estames e outros verticilos está presente em todas as subfamílias exceto em Puyoideae onde os estames são sempre livres, mostrando-se um caráter homoplásico. A fusão entre estames é encontrada em *Dyckia* (Pitcairnioideae) e *Bromelia* (Bromelioideae). Os estames são geralmente dorsifixos, e em Pitcairnioideae são basifixos ou dorsifixos próximos à base. Anteras versáteis também estão presentes. A presença de estaminódios é característica de Hechtioideae.

Características como o espessamento de mais de uma camada no arco da teca, as fusões entre mesmos verticilos ou verticilos diferentes e a presença de dioiccia, em especial em *Hecthia*, mostram novas perspectivas para estudos do desenvolvimento floral de Bromeliaceae. Além disso, muitos dos caracteres estudados, devido à grande variabilidade, podem ser utilizados em trabalhos com ênfase taxonômica para relações infragenéricas.

AGRADECIMENTOS

Nós agradecemos ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela bolsa concedida ao primeiro autor, ao Laboratório de Anatomia Vegetal (LAVeg-UFRGS), ao Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ), ao Jardim Botânico de Porto Alegre e ao Marie Selby Botanical Garden pelo material concedido.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguilar-Rodríguez PA, Krömer T, García-Franco JG, Escobedo-Sarti J, MacSwiney G MC (2019) Bat pollination in the Bromeliaceae. *Plant Ecology & Diversity* doi:10.1080/17550874.2019.1566409

Aguirre-Santoro J (2017) Taxonomy of the Ronnbergia Alliance (Bromeliaceae: Bromelioideae): new combinations, synopsis, and new circumscriptions of Ronnbergia and the resurrected genus Wittmackia. *Plant systematics and evolution*, 303(5):615-640. doi:10.1007/s00606-017-1394-y

Askgaard A, Stauffer FW, Hodel DR, Barfod AS (2008) Floral structure in the neotropical palm genus "Chamaedorea" (Arecoideae, Arecaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid. Real Jardín Botánico*, 65(2): 197-210. doi: 10.3989/ajbm.2008.v65.i2.292

Baresch A, Smith JAC, Winter K, Valerio AL, Jaramillo C (2011) *Karatophyllum bromelioides* LD Gómez revisited: A probable fossil CAM bromeliad. *American journal of botany*, 98(11):1905-1908. doi: 10.3732/ajb.1100261

Barfuss MHJ, Till W, Leme EMC, Pinzón JP, Manzanares JM, Halbritter H, Samuel R, Brown GK (2016) Taxonomic revision of Bromeliaceae subfam. Tillandsioideae based on a multi-locus DNA sequence phylogeny and morphology. *Phytotaxa*, 279(1):1-97. doi: 10.11646/phytotaxa.279.1.1

Bell CR (1967) *Plant Variation and Classification*, Macmillan and. CO LTD, London. doi: 10.1007/978-1-349-00430-0

Benzing DH (2000) *Bromeliaceae: Profile of An Adaptive Radiation*. Cambridge University Press, Cambridge. doi: 10.1017/CBO9780511565175

Brown GK, Gilmartin, AJ (1984) Stigma structure and variation in Bromeliaceae—neglected taxonomic characters. *Brittonia*, 36(4):364-374. doi:10.2307/2806597

Carpita NC (1996) Structure and biogenesis of the cell walls of grasses. *Annual review of plant biology*, 47(1): 445-476. doi: 10.1146/annurev.arplant.47.1.445

Carvalho JDT, Oliveira JMS, Freitas CC, Martins MS (2016) Stamen morphoanatomy of *Dyckia* Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae) species: new data for taxonomic use. *Acta Botanica Brasilica*, 30(3): 389-400. doi: 10.1590/0102-33062016abb0112

Clifford HT, Dahlgren RMT, Yeo, PF (1985) *The families of the monocotyledons: structure, evolution, and taxonomy*, 1st edn. Springer. doi: 10.1007/978-3-642-61663-1

Christenhusz MJM, Byng JW (2016) The number of known plants species in the world and its annual increase. *Phytotaxa*, 261(3): 201-217. doi: 10.11646/phytotaxa.261.3.1

Culley TM, Weller SG, Sakai AK (2002) The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(8): 361-369. doi: 10.1016/S0169-5347(02)02540-5

- D'Arcy WG, Keating RC (1996) *The anther: form, function and phylogeny*. Cambridge University Press
- Decraene LR, Smets EF (2001) *Staminodes: their morphological and evolutionary significance*. *The Botanical Review*, 67(3): 351-402.
- Dickison WC (2000) *Integrative plant anatomy*, 1st edn. Academic Press, San Diego.
- Dorneles MP, Oliveira JMS, Dorow TSC (2014) *Dyckia racinae* L.B.Sm.(Bromeliaceae): morphological description emphasizing the reproductive structures. *Iheringia Série Botânica*, 69 (2): 397-404
- Endress PK, Baas P, Gregory M (2000) *Systematic plant morphology and anatomy: 50 Years of progress*. *Taxon*, 49(3): 401-434. doi: 10.2307/1224342
- Espejo A, López AR, Morillo IR (2005) *Flora de Veracruz: Bromeliaceae*. Fascículo 136. Xalapa, Mexico: Instituto de Ecología, A.C.
- Evans ME, Jabaily RS, Faria APG, Sousa LOF, Wendt T, Brown GK (2015). *Phylogenetic relationships in Bromeliaceae subfamily Bromelioideae based on chloroplast DNA sequence data*. *Systematic Botany* 40(1): 116-128. doi: 10.1600/036364415X686413
- Fagundes NF, Mariath JEA (2010) *Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species*. *Acta Botanica Brasilica*, 24:765-799. doi:10.1590/S0102-33062010000300020
- Fagundes NF, Mariath JEA (2014) *Ovule ontogeny in Billbergia nutans in the evolutionary context of Bromeliaceae (Poales)*. *Plant systematics and evolution*, 300(6):1323-1336. doi:10.1007/s00606-013-0964-x
- Ferreira LSL, Bellintani MC, Silva LB (2007). *Anatomia Foliar de Orthophytum mucugense* Wand. e *Conceição* (Bromeliaceae). *Revista Brasileira de Biociências*, 5(1): 825-827.
- Gabriel BL (1982) *Biological electron microscopy*. New York: Van Nostrand Reinhold Company. 264 p
- García MTA, Galati BG, Anton AM (2002) *Microsporogenesis, microgametogenesis and pollen morphology of Passiflora spp.(Passifloraceae)*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 139(4):383-394. doi: 10.1046/j.1095-8339.2002.00072.x
- Gardner CS (1986) *Inferences about pollination in Tillandsia (Bromeliaceae)*. *Selbyana*, 9: 76-87.
- Givnish TJ, Barfuss MHJ, van Ee B, Riina R, Nargar K, Horres R, Gonsiska PA, Jabaily RS, Crayn D, Smith JAC, Winter K, Evans TM, Holst BK, Luther H, Till W, Zizka G, Berry PE, Sytsma KJ (2011) *Phylogeny, Adaptive Radiation, and Historical Biogeography in Bromeliaceae: Insights from an Eight-Locus Plastid Phylogeny*. *American Journal of Botany* 98(5):872-95. doi: 10.3732/ajb.1000059
- Givnish TJ, Millam KC, Berry PE, Sytsma KJ (2007) *Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from ndhF sequence data*. *Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany*, 23(1): 3-26 doi: 10.5642/aliso.20072301.04
- Givnish, TJ, Sytsma KJ, Smith JF, Hahn WJ, Benzing DH, Burkhardt EM (2000) *Molecular evolution and adaptive radiation in Brocchinia (Bromeliaceae: Pitcairnioideae) atop tepuis of the Guayana*. In:

- Givnish, TJ, Sytsma KJ (eds) Molecular evolution and adaptive radiation. Cambridge University Press, pp 259-311.
- Gross E (1992) Die Samen der Bromeliaceae. Teil 1. Die Bromelie,3: 61-66
- Gross E (1993) Die Samen der Bromeliaceae. Teil 2. Die Bromelie, 1:13-18.
- Henderson A, Rodríguez D (1999) Raphides in palm anthers. Acta Botanica Venezuelica, 22 (1): 45–55.
- Horner H, Wagner BL (1992) Association of four different calcium crystals in the anther connective tissue and hypodermal stomium of *Capsicum annuum* (Solanaceae) during microsporogenesis. American Journal of Botany, 79(5):531-541. doi: 10.1002/j.1537-2197.1992.tb14589.x
- Hufford LD, Endress PK (1989) The diversity of anther structures and dehiscence patterns among Hamamelididae. Botanical Journal of the Linnean Society, 99(4):301-346. doi: 10.1111/j.1095-8339.1989.tb00406.x
- Iwano M, Entani T, Shiba H, Takayama S, Isogai A (2004) Calcium crystals in the anther of *Petunia*: the existence and biological significance in the pollination process. Plant Cell Physiology, 45(1): 40–47. doi: 10.1093/pcp/pch004
- Jain S, Vijayaraghavan MR (1992) Mechanism of anther dehiscence in *Leucaena leucocephala* (Leguminosae, Mimosoideae). Phytion, 32: 103–109.
- Kubitzki K (1998) Flowering Plants. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae), Springer-Verlag. doi: 10.1007/978-3-662-03531-3
- Kuhn SA, Nogueira FM, Fagundes NF, Mariath JEA (2016) Morphoanatomy of the ovary and ovule in Bromeliaceae subfamily Tillandsioideae and its systematic relevance. Botanical Journal of the Linnean Society, 181(3): 343-361. doi: 10.1111/boj.12426
- Kulkarni RA, Pai RM (1982) The floral anatomy of *Puya spathacea* Mez.(Bromeliaceae) with special reference to nectaries. Proceedings: Plant Sciences. 91(6): 473-478. doi: 10.1007/BF03052966
- Leme EMC (2009) Notes on *Alcantarea*: A new medium-sized species and additions to *A. roberto-kautskyi*. Journal of the Bromeliad Society, 59(1):19-28
- Leme EMC, Heller S, Zizka G, Halbritter H (2017) New circumscription of *Cryptanthus* and new *Cryptanthoid* genera and subgenera (Bromeliaceae: Bromelioideae) based on neglected morphological traits and molecular phylogeny. Phytotaxa, 318(1):1-88. doi: 10.11646/phytotaxa.318.1.1
- Magalhães RI, Mariath JEA (2012) Seed morphoanatomy and its systematic relevance to Tillandsioideae (Bromeliaceae). Plant Systematics and Evolution, 298(10):1881-1895. doi: 10.1007/s00606-012-0688-3
- Males J (2016) Think tank: water relations of Bromeliaceae in their evolutionary context. Botanical Journal of the Linnean Society, 181(3): 415-440. doi: 10.1111/boj.12423
- McDowell EM, Trump BR (1976) Histological fixatives for diagnostic light and electron microscopy. Arch Pathol Lab Med 1000:405-414

- Mitchell P (1974). Proof of Insect Pollination in *Hechtia Scariosa*. *Journal of Bromeliaceae Society*, 24(1):28-29
- Naik VN(1984) *Taxonomy of angiosperms*. Tata McGraw-Hill Education, New Delhi
- Nogueira FM, Fagundes NF, Kuh SA, Fregonezi JN, Mariath JEA (2015) Ovary and ovule anatomy in the nidularioid complex and its taxonomic utility (Bromelioideae: Bromeliaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 177(1):66-77. doi: 10.1111/boj.12227
- O'Brien TP, McCully ME (1981) *The study of plant structure – principles and selected methods*. Melbourne: Termarcarphi Pty.
- Oliveira FMC, Souza AM, Corrêa BBR, Maeda TM, Melo-de-Pinna GFA (2016) Anatomia floral de *Aechmea distichantha* Lem. e *Canistropsis billbergioides*. Schult. & Schult. f Leme (Bromeliaceae). *Hoehnea*, 43(2):183-193. doi: 10.1590/2236-8906-78/2015
- Palací CA (1997) *A systematic revision of the genus Catopsis (Bromeliaceae)*. PhD Thesis, University of Wyoming
- Palací CA, Brown GK, Tuthill, DE (2004) The seeds of *Catopsis* (Bromeliaceae: Tillandsioideae). *Systematic Botany*, 29(3):518-527. doi:10.1600/0363644041744473
- Pacini E (2000) From anther and pollen ripening to pollen presentation. *Plant Systematic and Evolution*, 222:19-43. doi: 10.1007/BF00984094
- Ramírez-Morillo I, May FC, Fernández-Concha GC, Pat FM (2008) Reproductive biology of *Hechtia schottii*, a dioecious Bromeliaceae, in Mexico. *Revista de Biología Tropical*, 56(1): 279-289. doi: 10.15517/rbt.v56i1.5524
- Rao AN, Wee YC (1979) Embryology of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. *New Phytologist*, 83(2):485-497
- Ren MX (2008) Stamen fusion in plants: diversity, adaptive significance, and taxonomic implications. *Acta Phytotaxonomica Sinica* 46(4):452-466. doi: 10.3724/sp.j.1002.2008.06184
- Robinson HE, Taylor DC (1999) The status of the pitcairnioid genera of the Bromeliaceae. *Harvard Papers in Botany*, 4(1): 195-202
- Sajo MG, Furness CA, Prychid CJ, Rudall PJ (2005) Microsporogenesis and anther development in Bromeliaceae. *Grana*, 44(2): 65-74. doi: 10.1080/00173130510010503.
- Sajo MG, Rudall PJ, Prychid CJ (2004a) Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. *Plant Systematics and Evolution*, 247(3): 215-231. doi: 10.1007/s00606-002-0143-0
- _____, Prychid CJ, Rudall PJ (2004b) Structure and development of the ovule in Bromeliaceae. *Kew Bulletin*, 59(2): 261-267. doi: 10.2307/4115859
- Santos-Silva F, Mastroberti AA, Mariath JEA (2015) Capsule structure in three species of *Dyckia* (Bromeliaceae): Ontogenetic and taxonomic issues. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 142(3):249-258. doi: 10.3159/TORREY-D-14-00002.1

- Schill R, Dannenbaum C, Jentsch EM (1988) Untersuchungen an Bromeliennarben. *Beitrage zur Biologie der Pflanzen* 63: 221-252
- Schmid R (1976) Filament histology and anther dehiscence. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 73(4):303-315. doi: 10.1111/j.1095-8339.1976.tb01811.x
- Schulte K, Barfuss MHJ, Zizka G (2009) Phylogeny of Bromelioideae (Bromeliaceae) inferred from nuclear and plastid DNA loci reveals the evolution of the tank habit within the subfamily. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 51(2):327-339. doi: 10.1016/j.ympev.2009.02.003
- Silva IV, Scatena VL (2011) Anatomy of the scapes of species of Bromeliaceae from the Amazon, Mato Grosso, Brazil. *Hoehnea*, 38(1): 51-59. doi: 10.1590/S2236-89062011000100005
- Smith LB (1968) Notes on the Bromeliaceae, XXVII. *Phytologia* 16:62-86
- Smith LB (1986) Revision of the Guayana Highland Bromeliaceae. *Ann Missouri Bot Gard.* 73:689-721.
- Smith LB, Downs RJ (1974) Pitcairnioideae (Bromeliaceae). In Smith LB, Downs RJ (eds) *Flora neotropica monograph* 14(1) Hafner Press, New York, pp 1-662.
- Smith LB, Down RJ (1977) Tillandsioideae (Bromeliaceae). In: Smith LB, Downs RJ (eds) *Flora neotropica monograph*. New York 14(2) Hafner Press, 663–1492.
- Smith LB, Downs RJ (1979) Bromelioideae (Bromeliaceae). In Smith LB, Downs RJ (eds) *Flora neotropica monograph* 14(3) Hafner Press, New York, pp 1493-2142.
- Smith LB, Till W (1998) Bromeliaceae. In: Kubitzki, K. (Ed.). *The families and genera of vascular plants. IV. Flowering plants: Monocotyledons - Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*. Berlin: Springer-Verlag. pp. 74-99.
- Soltis D, Soltis P, Edress PK, Chase MW, Manchester SR, Judd WS (2018) *Phylogeny and evolution of the Angiosperms: revised and updated edition*. University of Chicago Press. doi: 10.7208/chicago/9780226441757.001.0001
- Souza EH, Guerreiro SC, Souza FV, Rossi ML, Martinelli AP (2016) Stigma structure and receptivity in Bromeliaceae. *Scientia horticultrae*, 203:118-125. doi: 10.1016/j.scienta.2016.03.022
- Specht CD, Howarth DG (2015) Adaptation in flower form: a comparative evodevo approach. *New Phytologist*, 206(1):74-90.
- Stuessy TF (2009) *Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data*, 2nd edn. Columbia University Press
- Tobe H (1989) The embryology of angiosperms: Its broad application to the systematic and evolutionary study. *Bot Mag Tokyo* 102:351-367
- Varadarajan G, Gilmartin AJ (1998) Seed morphology of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and its systematic implications. *American Journal of Botany*, 75(6): 808-818, 1988. doi:10.2307/2444000
- Walker- Larsen J, Harder LD (2000) The evolution of staminodes in angiosperms: patterns of stamen reduction, loss, and functional re-invention. *American Journal of Botany*, 87(10): 1367-1384.

Yuan YW, Byers KJRP, Bradshaw HD Jr (2013) The genetic control of flower–pollinator specificity. **Current opinion in plant biology**, 16(4): 422-428. doi:10.1016/j.pbi.2013.05.004

Zanella CM, Janke A, Palma-Silva C, Kaltchuk-Santos E, Pinheiro FG, Paggi GM, Soares LES, Goetze M, Büttow MV, Bered F (2012) Genetics, evolution and conservation of Bromeliaceae. *Genetics and Molecular Biology*, 35(4):1020-1026. doi:10.1590/S1415-47572012000600017

ANEXOS

Tabela 1. Gêneros e espécies estudadas e número de acesso.

Táxon	Número de Acesso	Local
Brocchinioideae <i>Brocchinia reducta</i> Baker <i>Brocchinia</i> sp.	RBS 1517 RBvb 1017	Brasil/Roraima Brasil/Amazonas
Lindmanioideae <i>Lindmania maguirei</i> (L.B. Sm.)	RBS 1058	Brasil/Amazonas
Tillandsioideae <i>Tillandsia geminiflora</i> Brongniart <i>Tillandsia aeranthos</i> (Loiseleur) L.B. Smith <i>Vriesea platynema</i> Gaudich <i>Guzmania herrerae</i> H.E.Luther & W.J.Kress	ICN 199262 ICN 199898 ICN 190913 SEL 56620	Brasil/Porto Alegre Brasil/Porto Alegre Brasil/ Rio Grande do Sul Costa Rica/ Alejuela
Hechtioideae <i>Hechtia epygina</i> (Harms) <i>Hechtia tillandsioides</i> (André) L.B. Sm.	SEL 91562 SEL 91562	México México
Navioideae <i>Navia cf. lactea</i> L.B.Sm., Steyerm. & H.Rob.	SEL 113454	Venezuela/Amazonas
Pitcairnioideae <i>Pitcairnia megasepala</i> Baker <i>Pitcairnia imbricata</i> (Brongniart) Regel <i>Pitcairnia tuberculata</i> L.B.Sm. <i>Dyckia velascana</i> Mez	SEL 113459 SEL 109746 SEL 113455 SEL 91563	Costa Rica/Puntarenas Belize/Caio Venezuela/Nerida Argentina
Puyoideae <i>Puya ferruginea</i> (Ruiz & Pavón) L.B.Sm	SEL 56227	Peru/ Amazonas
Bromelioideae <i>Aechmea orlandiana</i> L.B.Sm <i>Aechmea organensis</i> Wawra. <i>Bromelia antiacantha</i> Bertol. <i>Cryptanthus acaulis</i> Beer <i>Neoglaziovia variegata</i> Mez <i>Orthophytum lemei</i> E.Pereira & I.A.Penna <i>Portea alatisepala</i> Philcox <i>Quesnelia liboniana</i> (De Jonghe) Mez	ICN 187473 ICN 187472 ICN 185360 SEL 113456 SEL 113457 SEL 113458 ICN 185546 ICN 187474	Brasil/Espírito Santo Brasil/Paraná Brasil/Porto Alegre Brasil/ Rio de Janeiro Brasil/Bahia Brasil Brasil/Bahia Brasil/Rio de Janeiro

Tabela 2. Caracteres morfológicos e anatômicos dos estames em Bromeliaceae

Espécies	Espessamento no arco no ponto mediado	Espessamento no arco próximo ao conectivo	Ráfides no arco	Espessamento no conectivo	Células epidérmicas alongadas no estômio	Inserção do filete
Brocchinioideae <i>Brocchinia reducta</i> <i>Brocchinia</i> sp.	1 camada 1 camada	1 camada 1 camada	Presente Ausente	Presente Presente	Ausente Ausente	Dorsifixa Dorsifixa
Lindmanioideae <i>Lindmania maguirei</i>	1 camada	2 camadas	Ausente	Presente	Ausente	Basifixa
Tillandsioideae <i>Tillandsia geminiflora</i> <i>Tillandsia aeranthos</i> <i>Guzmania herrararae</i> <i>Vriesea platynema</i>	1 camada 1 camada 1- camadas 2-3 camadas	2 camadas 1 camada 3 camadas 3 camadas	Ausente Ausente Presente Ausente	Ausente Presente Ausente Ausente	Ausente Ausente Ausente Ausente	Dorsifixa Dorsifixa Dorsifixa na base Dorsifixa
Hechtioideae <i>Hechtia tillandsioides</i> <i>Hechtia epygina</i>	1 camada 1 camada	2 camadas 2 camadas	Ausente Ausente	Presente Presente	Ausente Ausente	Dorsifixa Dorsifixa
Navioideae <i>Navia</i> cf. <i>lactea</i>	1 camada	2 camadas	Ausente	Presente	Ausente	Dorsifixa na base
Pitcairnioideae <i>Dyckia velascana</i> <i>Pitcairnia imbricata</i> <i>Pitcairnia megasepala</i> <i>Pitcairnia tuberculata</i>	2 camadas 2 camadas 1-2camada 2camadas	3camadas 3 camadas 2 camadas 3 camadas	Ausente Presente Ausente Ausente	Presente Ausente Ausente Ausente	Ausente Ausente Ausente Ausente	Dorsifixa na base Basifixa Basifixa Basifixa
Puyoideae <i>Puya ferruginea</i>	1 camada	2 camadas	Ausente	Ausente	Ausente	Dorsifixa na base
Bromelioideae <i>Aechmea organensis</i> <i>Aechmea orlandiana</i> <i>Bromelia antiacantha</i> <i>Cryptanthus acaulis</i> <i>Neoglaziovia variegata</i> <i>Orthophytum lemei</i> <i>Portea alatisepala</i> <i>Quesnelia liboniana</i>	1-2 camadas 1-2 camadas 1 camada 1 camada 2camadas 1-2 camadas 2 camadas 1 camada	3 camadas 3 camadas 2 camadas 2 camadas 3 camadas 3 camadas 3 camadas 3 camadas	Presente Ausente Ausente Ausente Ausente Ausente Ausente Ausente	Ausente Ausente Ausente Presente Presente Ausente Ausente Ausente	Presente Presente Presente Ausente Ausente Ausente Presente Ausente	Dorsifixa Dorsifixa Dorsifixa Basifixa Dorsifixa Dorsifixa Dorsifixa Dorsifixa

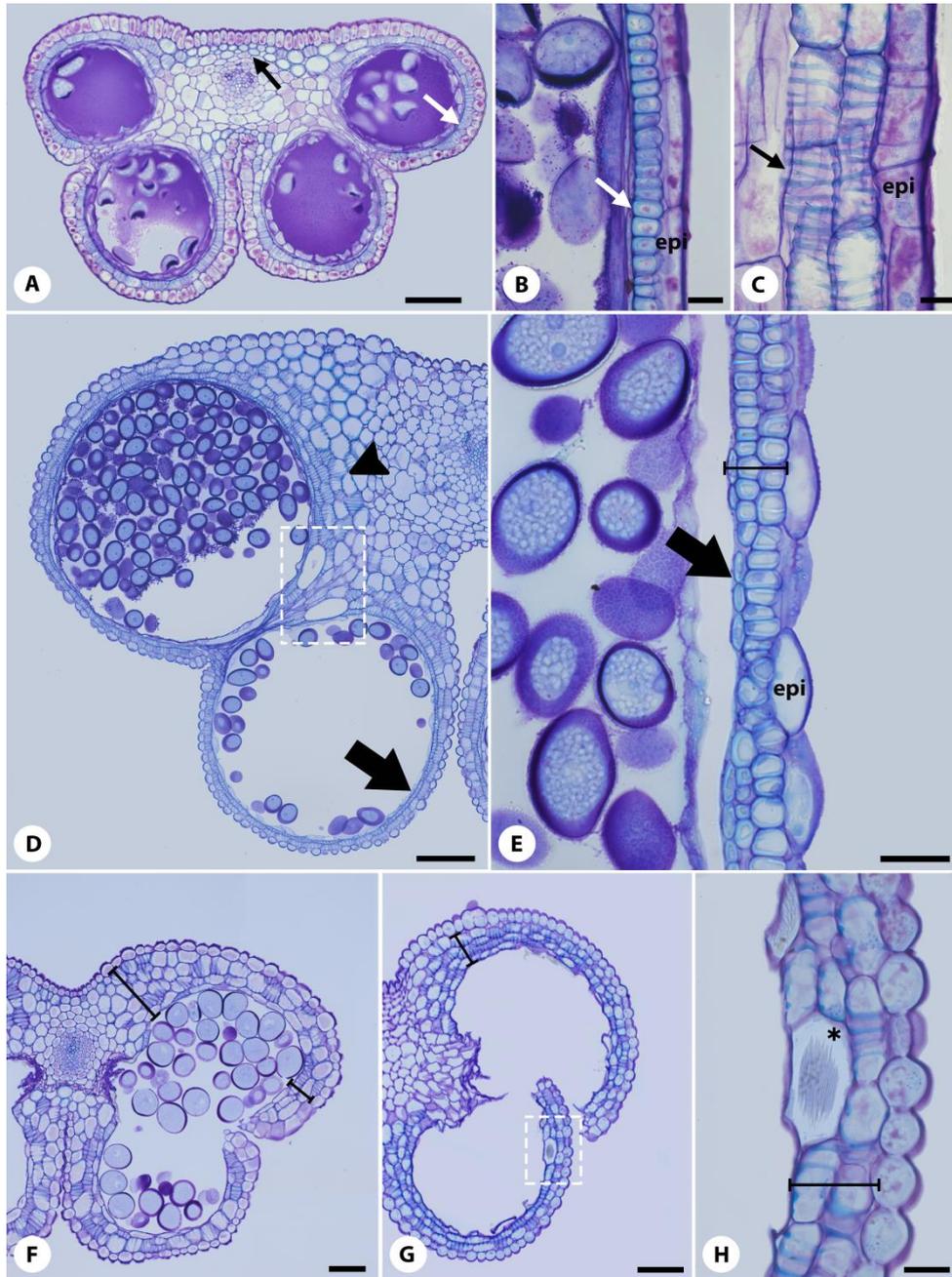


Fig 1. Seções das anteras em Bromeliaceae. (A), (B) e (C) *Navia cf. lactea*. Em (A) corte transversal da antera, onde é possível visualizar o espessamento na região dorsal do conectivo (flecha preta) e o endotécio (flecha branca). Seções longitudinais mostram os sentidos de deposição das bandas de espessamento no arco da teca (B), indicado pela flecha branca, e na região do conectivo (C), indicados pela flecha preta. (D) e (E) *Vriesea platynema*. Em (D) o corte transversal da antera, indicando a presença de ráfides na região do septo (retângulo tracejado branco), o espessamento presente na parte do lóculo voltada para o conectivo (cabeça de seta) e duas camadas de espessamento no arco da teca (seta preta). (E) Seção longitudinal, mostrando as camadas de espessamento no arco da teca. Note a morfologia alongada da célula voltada para o interior do lóculo, indicada pela flecha larga preta. É possível ver duas camadas de espessamento no arco da teca. (F) *Neoglaziovia variegata*. Note o grande número de camadas de tecido fibroso na região próxima a inserção do arco da teca ao conectivo no lado dorsal. (G) e (H) *Pitcairnia imbricata*. Note a presença de ráfides no arco da teca, destacadas pelo retângulo tracejado em (G) e pelo asterisco em (H). O número de camadas de tecido fibroso também aumenta na região de inserção do arco da teca ao conectivo. Barra: (A, D) 50 μm ; (B, C, E, H) 10 μm ; (F, G) 20 μm .

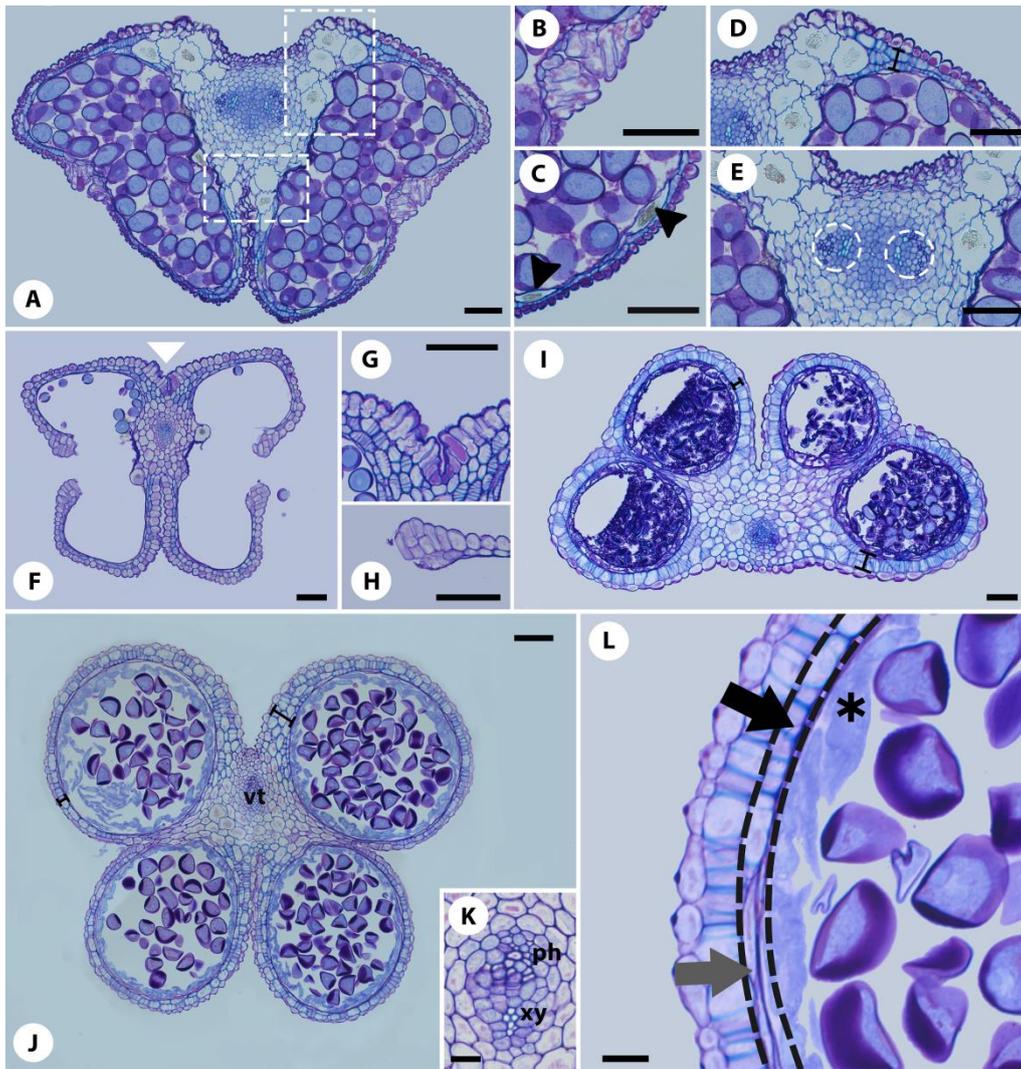


Fig 2. Seções das anteras em Bromeliaceae. Em (A), (B), (C) *Puya ferruginea*. (A) Visão geral em corte transversal, com destaque para a camada única com espessamento encontra no arco da teca. (B) Traço vascular com dois polos, destacados pelos círculos tracejados brancos e idioblasto marcado com asterisco. (C) Ráfides na região dorsal do conectivo, próximo a inserção do arco da teca. (D) *Tillandsia geminiflora*, com destaque para as ráfides na região do septo após deiscência (flechas pretas). (E) *Cryptanthus acaulis* com destaque para a camada única com espessamento encontra no arco da teca e ráfide na região de inserção do septo (flecha preta larga). (F) *Pitcairnia megasepala*, com duas camadas de espessamento no arco da teca. (G) *Dyckia velascana*, com mais de uma camada de espessamento próximo a inserção do arco ao lado dorsal do conectivo. Note a presença de espessamento na parede do lóculo voltado para o conectivo. (H) Filete de um estaminódio em *Hechtia tillandsioides*. Note a presença de vascularização (círculo tracejado branco). (I) *Quesnelia liboniana*, com idioblastos contendo ráfides na região dorsal do conectivo (retângulo tracejado branco). (J) *Brocchinia sp.* e (K) *Tillandsia aeranthes* com ráfides na região de inserção do septo (flechas pretas). Barra: (B, C, F, G, H) 20µm; (A, I) 100µm; (D, J, K) 50µm.

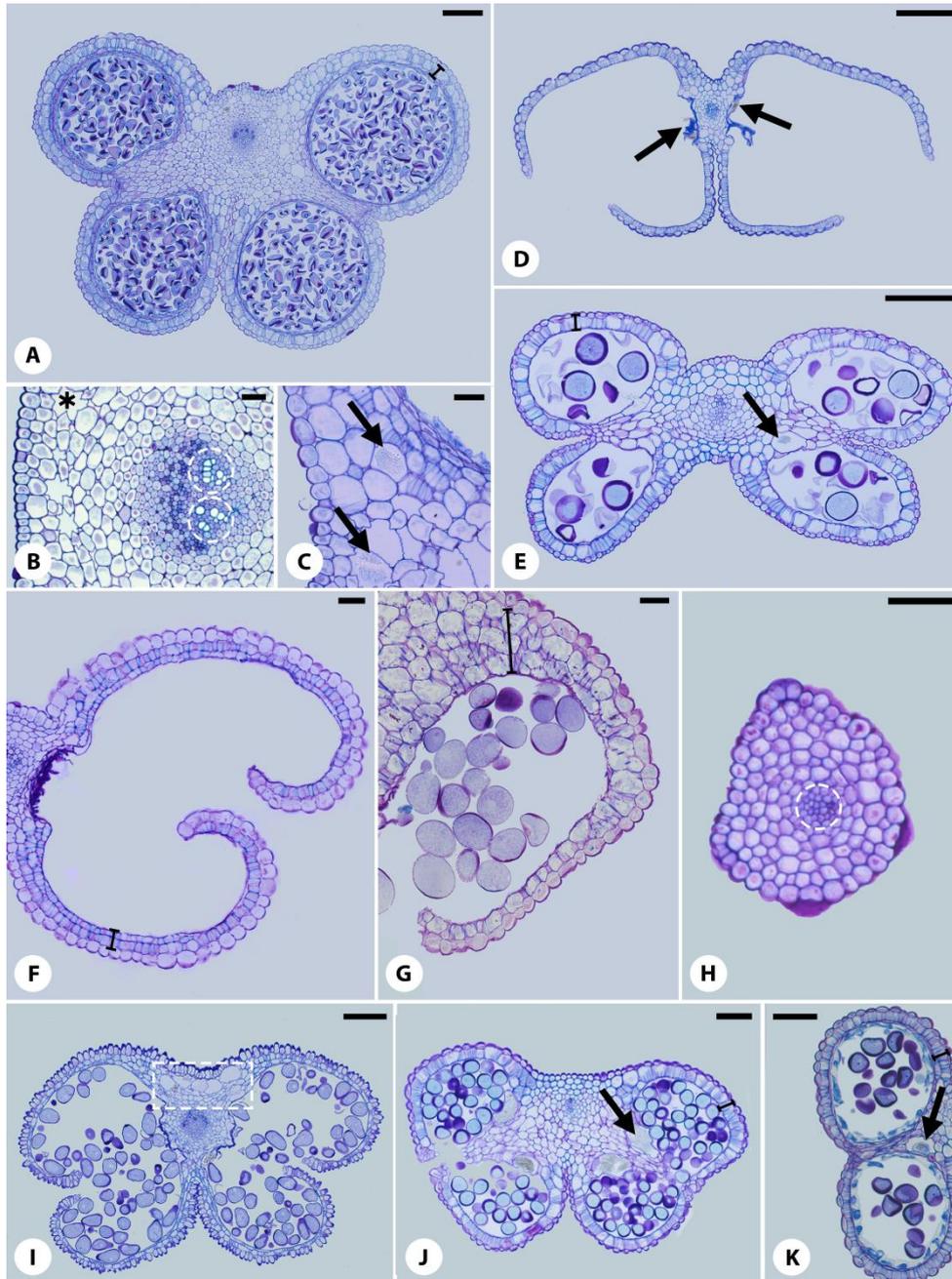


Fig 3. Seções anatômicas das anteras em Bromeliaceae. (A), (B), (C), (D) e (E) *Aechmea organensis*. (A) Presença de ráfides na região dorsal e ventral do conectivo destacadas pelos retângulos tracejados brancos. (B) Destaque das células alongadas do estômio. (C) Ráfides no arco da teca são indicados pelas cabeças de seta. (D) Ráfides na inserção do arco ao lado dorsal do conectivo. (E) Traço vascular com dois polos, destacados com círculos tracejados brancos. (F), (G) e (H) *Bromelia antiacantha*. Em (F) células epidérmicas alongadas no lado dorsal do conectivo são indicadas pela cabeça de seta branca. (G) Destaque das células epidérmicas alongadas no lado dorsal do conectivo. (H) Destaque das células alongadas do estômio. (I), *Hechtia tillandsioides*, com uma camada de espessamento no arco da teca. (J), (K), (L) *Ortophytum lemei*. (J) Destaque para o espessamento amplo do arco próximo a inserção ao conectivo. (K) Destaque para o traço vascular, com floema mais amplo em relação ao xilema. (L) Espessamento do arco, com destaque para a camada interna, delimitada por linhas tracejadas, onde existem células espessadas (flecha preta larga) e células colabadas (flecha cinza larga). O asterisco indica células do tapete. ph: floema; xy: xilema; vt: traço vascular. (A), (B), (C), (D) e (E) 50 μ m; (F) 100 μ m; (I), (J) 50 μ m; (K) 10 μ m; (L) 20 μ m.



Fig 4. Morfologia externa nas anteras em Bromeliaceae. A inserção do filete é indicada pela flecha larga. Apêndices apicais são indicados pela cabeça de seta. Em (A) *Puya ferruginea*, com destaque do apêndice apical. (B) *Navia cf lactea*, (C) *Pitcairnia imbricata*, (D) *Neoglaziovia variegata*, (E) *Lindmania maguirei*, (F) *Hechtia tillandsioides*, (G) *Brocchinia* sp., (H) *Dyckia velascana*, (I) *Ortophytum lemei*, (J) *Quesnelia liboniana*, (K) *Tillandsia geminiflora* e (L) *Aechmea orlandiana*. Barra: 1mm.

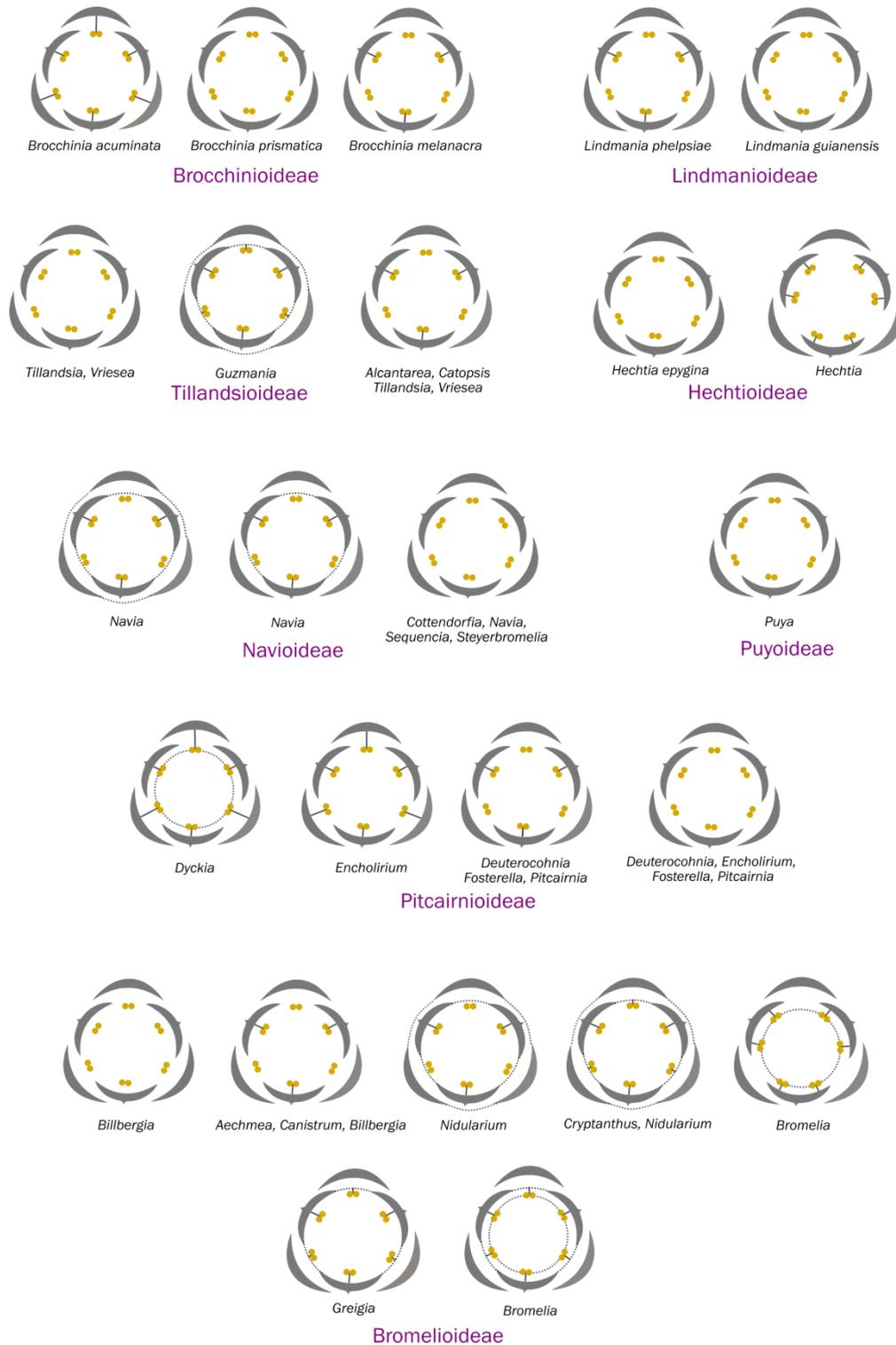


Fig 5. Diagrama floral da organização geral do androceu em Bromeliaceae com base nos dados deste estudo unificados aos dados de revisão bibliográfica. A simetria das flores foi ignorada devido a grande variação, e considerou-se apenas a fusão ou não entre os verticilos. A adnação é representada por um traço sólido, enquanto que a conação é representada por linhas tracejadas.