

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - CCB  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA

TAINÁ BURGARDT

**Evolução de caracteres anatômicos foliares e ecofisiologia em Bromeliaceae: um novo  
olhar**

FLORIANÓPOLIS  
2021

UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA CATARINA  
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - CCB  
DEPARTAMENTO DE BOTÂNICA  
CURSO CIÊNCIAS BIOLÓGICAS LICENCIATURA NOTURNO

TAINÁ BURGARDT

**Evolução de caracteres anatômicos foliares e ecofisiologia em Bromeliaceae: um novo  
olhar**

Trabalho Conclusão do Curso de Graduação em Ciências Biológicas do Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Santa Catarina como requisito para a obtenção do título de Licenciado em Ciências Biológicas

Orientadora: Prof.<sup>a</sup> Dra. Fernanda M<sup>a</sup> Cordeiro de Oliveira

FLORIANÓPOLIS  
2021

Tainá Burgardt

**Evolução de caracteres anatômicos foliares e ecofisiologia em Bromeliaceae: um novo  
olhar**

Este Trabalho de Conclusão de Curso foi julgado adequado para obtenção do Título de Licenciada em Ciências Biológicas e aprovado em sua forma final pelo Curso de Ciências Biológicas, Licenciatura, Noturno.

Florianópolis, 10 de maio de 2021.

---

Prof. Carlos R. Zanetti, Dr.  
Coordenador do Curso

**Banca Examinadora:**

---

Profa. Dra. Fernanda M<sup>a</sup> C. de Oliveira  
Orientadora  
UFSC

---

Profa. Dra. Luíza Teixeira-Costa  
Harvard University

---

Prof. Dr. Rafael da Silva Cruz  
Czech Academy of Sciences

## **AGRADECIMENTOS**

A Fernanda Maria Cordeiro de Oliveira, orientadora sublime. Obrigada por seus ensinamentos, dedicação, compreensão, paciência. Por percorrer comigo momentos de incertezas, receios, bloqueios e ansiedades. Você foi e sempre será essencial para a realização desse ciclo, dessa conquista, sem você eu não teria uma paixão fascinante, intrigante e curiosa em conhecer além de onde minha vista alcança. Meu muito obrigada por me aceitar como orientanda e acreditar no meu potencial.

Obrigada aos meus pais que apoiaram minhas escolhas. A paciência exercida nessa linha de chegada tão aguardada.

A minha Avó por sempre acreditar em mim, por me encorajar, me ouvir, me incentivar e torcer por mim, mesmo quando eu não acreditava.

"Rompendo o fatigante, nos becos  
crescem bromélias. Um fato  
relevante, um relato fascinante!"  
Michel F. M. (2011)

## RESUMO

Bromeliaceae é distribuída em praticamente todos os biomas neotropicais, abrangendo inclusive florestas tropicais, úmidas e secas, savanas e campos rupestres. Essa ampla distribuição está associada à sua capacidade de obter, armazenar e absorver água e nutrientes através da formação de tanque e presença de tricomas foliares peltados. O presente estudo objetiva realizar uma extensa revisão bibliográfica na família Bromeliaceae sobre a anatomia foliar (morfologia dos tricomas e presença de parênquima aquífero), hábito, ecofisiologia, a fim de realizar um estudo de reconstrução de caracteres ancestrais a fim de compreender como tais caracteres evoluíram no grupo. A partir das análises realizadas, é possível dizer que o ancestral comum mais recente de Bromeliaceae provavelmente não possuía tanque, seus tricomas peltados não possuíam distinção entre células da ala e do disco, ausência de parênquima aquífero no mesófilo, mecanismo de fotossíntese C3 e tipo ecofisiológico I. Nossos resultados também indicam que alguns grupos ainda são subamostrados, tanto nas filogenias mais atuais da família quanto nos estudos anatômicos, impossibilitando análises mais acuradas. Exemplos são as subfamílias Puyoideae, Hectioideae, Lindmanioideae e Brocchinioideae. Mostrando, assim, que estudos dessa natureza, devem ser incentivados.

**Palavras-chave:** Anatomia foliar. Tricomas peltados. Ecofisiologia. Evolução.

## ABSTRACT

Bromeliaceae is distributed in practically all neotropical biomes, including tropical, humid and dry forests, savannas and rupestrian fields. This wide distribution is associated with its ability to obtain water and nutrients through the leaf trichomes. The present study aims to carry out an extensive bibliographic review study in the Bromeliaceae family on leaf anatomy (trichome morphology and presence of aquiferous parenchyma), habit, ecophysiology, in order to carry out a study of the reconstruction of ancestral characters in order to understand how such characters evolved in the group. From the analysis, it is possible to say that the most recent common ancestor of Bromeliaceae probably did not have a tank, its trichomes had no distinction between wing and disc cells, absence of aquiferous parenchyma in the mesophyll, C<sub>3</sub> photosynthesis mechanism and ecophysiological type I. Our results also indicate that some groups are still under-sampled, both in the most current phylogenies of the family and in anatomical studies, making more accurate analyzes impossible. Examples are the subfamilies Puyoideae, Hectioideae, Lindmanioideae and Brocchinioideae.

**Keywords:** Leaf anatomy. Pelted trichomes. Ecophysiology. Evolution.

## LISTA DE FIGURAS

**Figura 1:** Distribuição e evolução da presença de tanque em Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja.97 .....27

**Figura 2:** Distribuição e evolução da presença de tanque em Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja. ....28

**Figura 3:** Distribuição e evolução do hábito em Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja. ....29

**Figura 4:** Distribuição e evolução do tricoma peltado (diferença entre células da ala e disco central) em Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja. ....30

**Figura 5:** Distribuição e evolução do parênquima aquífero nas folhas de Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja. ....31

**Figura 6:** Distribuição e evolução dos tipos ecofisiológicos de Bromeliaceae (segundo Benzing, 2000) através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja. ....32

**Figura 7:** Distribuição e evolução do tipo de fotossíntese em Bromeliaceae (segundo BENZING, 2000) através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de fotossíntese do tipo CAM ou C3. Os cladogramas são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja. .... 33

**Anexo 1:** Hábito e presença/ausência de tanque em Bromeliaceae. A: *Vriesea platynema*, espécie epífita com tanque. B: *Quesnelia imbricata*, rupícola, com tanque. C: *Tillandsia linearis*, epífita\* (retirada do forófito) e ausência de tanque. D: *Tillandsia tenuifolia*, epífita e ausência de tanque. E-F: *Tillandsia recurvifolia*, rupícola, ausência de tanque. Autora: F.M.C de Oliveira. .... 40

**Anexo 2:** A-C: Secções transversais da folha mostrando parênquima aquífero desenvolvido (A), parênquima aquífero pouco desenvolvido (B) e mesófilo sem presença de parênquima aquífero (C). A: *Aechmea disticantha*, B: *Hohembergia stellata*, G: *Vriesea gigantea*. D-E Secções paradérmicas da folha mostrando diferentes morfologias do tricoma peltado. D: Tricoma peltado com células do disco e células da ala em *Vriesea platynema*. E: Tricoma peltado sem diferença entre as células do disco e células da ala em *Aechmea disticantha*. Autora: F.M.C de Oliveira. .... 41

## LISTA DE TABELAS

**Tabela 1:** Descrição dos cinco tipos ecofisiológicos de Bromeliaceae através de conjunto de caracteres morfológicos e anatômicos propostos por BENZING (2000).....13

**Tabela 2:** Espécies de Bromeliaceae utilizadas neste estudo e referências dos artigos utilizados na descrição dos caracteres. ....22

**Tabela 3:** Matriz de caracteres utilizada na reconstrução de caracteres ancestrais. Tanque: (0) presente, (1) ausente; Hábito: (0) terrestre/dependente do solo; (1) epífita, rupícola, atmosférico/ independente do solo; Tricomas peltados - diferença entre células do disco central e da ala: (0) difere, (1) não difere; Parênquima aquífero: (0) ausente, (1) pouco desenvolvido, (2) desenvolvido; Tipo ecofisiológico: (0) I, (1) II, (2) III, (3) IV, (4) V; Tipo de fotossíntese: (0) CAM, (1) C3 .....25

## SUMÁRIO

<b>1. INTRODUÇÃO</b> .....	<b>12</b>
<b>2. OBJETIVOS</b> .....	<b>14</b>
2.1. OBJETIVO GERAL .....	14
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS .....	15
<b>3. MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	<b>15</b>
3.1. BUSCA BIBLIOGRÁFICA .....	15
3.2. OBTENÇÃO DAS SEQUÊNCIAS E ANÁLISES FILOGENÉTICAS .....	16
3.3. RECONSTRUÇÃO DOS CARACTERES ANCESTRAIS .....	17
<b>4. RESULTADOS</b> .....	<b>17</b>
4.1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA E DESCRIÇÃO DOS CARACTERES .....	17
4.2. ANÁLISE FILOGENÉTICA .....	18
4.3. ANÁLISE DE RECONSTRUÇÃO DE CARACTERES ANCESTRAIS .....	18
<b>5. DISCUSSÃO</b> .....	<b>35</b>
<b>6. CONCLUSÃO</b> .....	<b>39</b>
<b>ANEXOS</b> .....	<b>40</b>
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	<b>42</b>

## 1. INTRODUÇÃO

Bromeliaceae considerada um ramo monofilético (APG IV, 2016). Possui aproximadamente 3.390 espécies distribuídas em 75 gêneros (GOUDA, BUTCHER & GOUDA, 2018). Divide-se atualmente em oito subfamílias: Bromelioideae, Tillandsioideae, Brochinioideae, Lindmanioideae, Puyoideae, Navioideae, Hechtioideae e Pitcairnioideae s.s (GIVNISH *et al.*, 2011). Distribuída em regiões tropicais e subtropicais das Américas, com exceção de uma espécie, *Pitcairnia feliciana* (A. Chev.) Harms e Mildbr, encontrada na África (BENZING, 2000). Encontradas em quase todos os biomas neotropicais incluindo florestas tropicais úmidas e secas, savanas e campos rupestres (BENZING, 2000; GIVNISH *et al.*, 2004; ZIZKA *et al.*, 2009). Capazes de ocupar os mais variados substratos, desde árvores, solo úmidos ou secos, até rochas. Adaptaram-se a diferentes condições ambientais: ambientes secos, úmidos, expostos, encobertos (BENZING, 1976). Por conseguinte, é possível encontrar representantes da família em diversos hábitos, com representantes herbáceas, rupícolas, terrícolas ou epífitas (BENZING, 1976).

Seus representantes possuem caule com entrenós curtos, folhas alternadas em geral formando rosetas. A superfície foliar é revestida por tricomas especializados (peltados) - escamas foliares, típicas da família (BENZING, 2000).

Durante a evolução das Bromeliaceae fatores morfológicos e anatômicos auxiliaram na irradiação adaptativa como presença de tanque - folhas dispostas em roseta, com bainhas alargadas, capazes que acumular água e nutrientes, também conhecida como fitotelma -, tricomas peltados - absorvem água -, até a fotossíntese CAM (CRAYN *et al.*, 2004), juntamente com a redução na estrutura das raízes, que em alguns casos não é absorptiva, apenas fixa o vegetal em seu suporte (BRAGA, 1977).

Várias classificações ecológicas foram formuladas para descrever os diversos hábitos de vida das Bromeliaceae, onde os tricomas peltados foram considerados essenciais (BENZING, 2000). De acordo com BENZING (2000) há cinco tipos ecológicos de classificação na família: o primeiro compreende espécies com raízes bem desenvolvidas, sem tanques, com poucos tricomas (não absorptivos). O segundo grupo contém espécies com raízes bem desenvolvidas, com tanques e tricomas pouco desenvolvidos. O terceiro com espécies que apresentam raízes e tanques bem desenvolvidos e tricomas peltados com moderada capacidade de absorção. Quarto grupo apresenta espécies com tanques bem desenvolvidos, tricomas peltados bem desenvolvidos na base foliar (com capacidade absorptiva) e raízes não absorventes, atuando somente na fixação. O quinto grupo consiste em espécies sem tanques,

sem raízes ou raízes presentes apenas para fixação, com tricomas peltados em toda superfície foliar (altamente absorptivos). Essas adaptações favoreceram epífitas de muitas Tillandsioideae e Bromelioideae, e auxiliaram na expansão da diversidade das bromélias e dos habitats que elas ocupam (BENZING, 1976, 2000).

<b>Tipos</b>	<b>Raiz</b>	<b>Tanque</b>	<b>Tricoma</b>
<b>I</b>	Bem desenvolvida e absorvente	Sem tanque	Poucos tricomas (não absorptivos)
<b>II</b>	Bem desenvolvida e absorvente	Com tanque pouco desenvolvido	Poucos tricomas (não absorptivos)
<b>III</b>	Bem desenvolvida e absorvente	Tanque bem desenvolvido	Tricoma absorptivo (peltado) com moderada capacidade de absorção
<b>IV</b>	Não absorvente, somente para fixação	Tanque bem desenvolvido	Tricomas peltados bem desenvolvidos na base foliar
<b>V</b>	Raízes pouco desenvolvidas somente para fixação ou não apresentam raízes	Sem tanque	Tricomas peltados bem desenvolvidos e mais especializados, em toda superfície foliar

**Tabela 1:** Descrição dos cinco tipos ecofisiológicos de Bromeliaceae através de conjunto de caracteres morfológicos e anatômicos propostos por BENZING (2000).

As subfamílias Brochinioideae, Lindmanioideae, Puyoideae, Navioideae, Hechtioideae e Pitcairnioideae.s.s apresentam espécies com tricomas simples, sem distinção das células da ala e do disco central. Além disso, as espécies pertencentes à estas subfamílias não formam tanque com as suas folhas e suas raízes são absorptivas, pertencendo ao tipo I de BENZING (2000). Bromelioideae apresenta tricomas multicelulares simples, possuem desde tanque rudimentar a tanques bem desenvolvidos e raízes absorptivas a pouco absorptivas, sendo classificadas entre o tipo II e III de Benzing (2000). Os tricomas peltados mais especializados entre as espécies de Bromeliaceae são compostos por disco central e ala marginal, duas células basais, pedúnculo unisseriado contido na epiderme e escudo protetor distal, apresentando duas funções: absorver água e nutrientes quando as folhas estão úmidas, e reduzir a transpiração e efeito da insolação quando estão secas, revestindo a epiderme e protegendo os estômatos ou aumentando a reflectância dos raios luminosos. São encontrados em Tillandsioideae, onde as raízes não possuem papel absorptivo (KRAUSS, 1949; TOMLINSON, 1969). Os indivíduos pertencentes à esta subfamília se enquadram nos tipos IV e V de Benzing (KRAUSS, 1949; TOMLINSON, 1969).

Os tricomas desta subfamília são simétricos em vista frontal, com quatro células no disco central, oito células periféricas, o pedúnculo apresenta entre uma e cinco células e o

número de células da ala varia entre as espécies. As células da ala eram consideradas células mortas (TOMLINSON, 1969; KRAUSS, 1948; BENZING, 1976; STREHL, 1983), porém estudos mais recentes encontraram conteúdo citoplasmático nestas células, indicando que estas são vivas (KOWALSKI *et al.*, 2016; KLEINGESINDS *et al.*, 2018).

A água é absorvida pelos tricomas peltados, através das células periféricas da ala, atravessa para as células do disco central, quando estas ficam cheias, a água é transportada para o pedúnculo em seguida é armazenada no parênquima aquífero protegendo o parênquima clorofiliano contra dessecação, favorecendo, assim, a fotossíntese. (BENZING, 1976; BRIGHIGNA *et al.*, 1984). Essa reserva confere suculência as folhas (TOMLINSON, 1969).

As raízes, em algumas espécies de Bromeliaceae, perderam suas funções de absorção de água e nutrientes, tendo sua estrutura radicular reduzida, sendo apenas para fixação no substrato (BRAGA, 1977), o que caracteriza o hábito epífita de algumas espécies (SEGECIN & SCATENA, 2004). Por exemplo, nas espécies de Bromeliaceae terrestres (Pitcairnoideae *s.l.*), cujas raízes são funcionais para a absorção de água e nutrientes não há a formação de tanque e os tricomas peltados presentes na bainha e na lâmina foliar possuem estrutura anatômica mais simples (sendo indistinto o disco das células da ala). Já as espécies de Tillandsioideae e Bromelioideae possuem raízes cuja função são apenas de fixação ao substrato e os tricomas são mais complexos estruturalmente e absorptivos (TOMLINSON, 1969; BENZING, 2000).

Dado o presente histórico, este trabalho visa realizar um estudo de reconstrução de caracteres ancestrais em Bromeliaceae, a partir da filogenia mais recente do grupo (GIVNISH *et al.*, 2011) e de dados de revisão bibliográfica de anatomia foliar (forma dos tricomas e presença de parênquima aquífero), ecofisiologia e fisiologia (metabolismo C3 ou CAM) da família, a fim de compreender como tais caracteres evoluíram no grupo.

## **2. OBJETIVOS**

### **2.1. OBJETIVO GERAL**

Objetivamos, com este estudo, realizar um exaustivo estudo de revisão bibliográfica na família Bromeliaceae sobre a anatomia foliar (morfologia dos tricomas e presença de parênquima aquífero), hábito, ecofisiologia, e fisiologia a partir das espécies amostradas na filogenia de GIVNISH *et al.* (2011). A partir da coleta desses dados, objetivamos realizar um estudo de reconstrução de caracteres ancestrais a fim de compreender como tais caracteres evoluíram no grupo.

## 2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Elencar quais espécies de Bromeliaceae amostradas na filogenia de GIVNISH *et al.* (2011) possuem informações publicadas sobre anatomia foliar, hábito, fisiologia e ecofisiologia;
- Fazer uma extensa revisão bibliográfica sobre a família Bromeliaceae, reunindo informações sobre o hábito, presença de tanque, tipo de fotossíntese, tipo ecofisiológico, descrição anatômica dos tricomas peltados, e tipo de tricoma peltado, a fim de elaborar uma matriz de caracteres para posterior reconstrução de caracteres ancestrais;
- Obter as sequências de *atpB-rbcL*, *matK*, *ndhF*, *psbA-trnH*, *rpl32-trnL*, *rps16*, *trnL* intron, *trnL-trnF* dos terminais da filogenia de GIVNISH *et al.* (2011) que possuem acessos do GenBank e que possuem os caracteres descritos acima;
- Obter uma hipótese filogenética com os terminais selecionados, e das sequências oriundas do GenBank, através da análise de Máxima Verossimilhança com o software RaxMLGUI;
- Realizar um estudo de evolução de caracteres ancestrais, partindo da hipótese filogenética obtida, com os caracteres descritos (sobre anatomia foliar, hábito, fisiologia e Ecofisiologia).
- A partir da reconstrução de caracteres ancestrais, descrever os possíveis ancestrais comuns mais recentes das oito subfamílias de Bromeliaceae.
- Verificar a evolução de tais caracteres ao longo da filogenia do grupo.

## 3. MATERIAL E MÉTODOS

### 3.1. BUSCA BIBLIOGRÁFICA

Para o início deste trabalho, utilizamos a filogenia mais recente de Bromeliaceae, publicada por GIVNISH *et al.* (2011). A partir dos terminais presentes na hipótese filogenética destes autores, iniciamos uma extensa pesquisa de livros e artigos que contivessem dados sobre a anatomia foliar, fisiologia e ecofisiologia.

Inicialmente, para os dados de anatomia foliar, partimos da obra clássica de TOMLINSON (1969) que realizou a revisão anatômica mais recente para a família. Os dados foram então complementados com artigos científicos que trazem a anatomia foliar das espécies faltantes, e/ou complementando dados das espécies presentes na obra de TOMLINSON (1969). A busca por artigos foi realizada nas plataformas “Web of Science” e “Google Scholar”. A partir de então os artigos foram filtrados, sendo selecionados os artigos que possuíam os terminais utilizados por GIVNISH *et al.* (2011).

Para os dados de hábito e presença de tanque, utilizamos os dados presentes nas etiquetas das exsicatas das espécies, consultadas a partir do acervo de dados do SpeciesLink dos herbários brasileiros e de herbários internacionais, tais como Herbário de Harvard, Herbário de Paris e Herbário de Kew.

Para os dados de tipo de fotossíntese, utilizamos as obras de GRIFFITHS & SMITH, (1983) e CRAYN *et al.* (2015), que fornecem revisão para a família. Os tipos ecofisiológicos se basearam na análise do conjunto de características propostas por BENZING (2000) a partir da obra de PITTENDRIGH (1948).

### 3.2. OBTENÇÃO DAS SEQUÊNCIAS E ANÁLISES FILOGENÉTICAS

As sequências plastídiais de *atpB-rbcL*, *matK*, *ndhF*, *psbA-trnH*, *rpl32-trnL*, *rps16*, *trnL* intron, *trnL-trnF* foram adquiridas no portal do GenBank, NCBI, através dos acessos fornecidos por GIVNISH *et al.* (2011) e alinhadas pelo programa Muscle (EDGAR, 2004). Após o alinhamento, as sequências foram conferidas manualmente através do programa Mesquite (MADDISSON & MADDISON, 2015). Para cada alinhamento foi estimado o melhor modelo evolutivo através do método AIC- Akaike Information Criterion, utilizando-se o software MEGA. Todos os 8 alinhamentos tiveram como melhor modelo evolutivo GTR+G.

Para a análise de Máxima Verossimilhança as sequências foram concatenadas em uma única matriz, tendo o melhor modelo evolutivo aplicado a cada uma das sequências. A análise de Máxima Verossimilhança (ML) foi realizada utilizando o programa RAXMLgui (SILVESTRO & MICHALAK, 2012), com 10.000 repetições com bootstrap. A árvore foi enraizada em *Rapatea paludosa* (Rapateaceae), assim como no artigo de GIVNISH *et al.* (2011). A hipótese filogenética recuperada mostrou as mesmas relações entre os terminais da hipótese de GIVNISH *et al.* (2011).

### 3.3. RECONSTRUÇÃO DOS CARACTERES ANCESTRAIS

De posse da hipótese filogenética (árvore de ML) e da descrição dos caracteres morfológicos e anatômicos, uma matriz táxon/caracteres foi elaborada. Os caracteres codificados na matriz, tratados como não ordenados, foram utilizados para a reconstrução dos caracteres ancestrais através de Máxima Verossimilhança pelo programa Mesquite (MADDISON & MADDISON, 2015).

## 4. RESULTADOS

### 4.1. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA E DESCRIÇÃO DOS CARACTERES

Dos 90 terminais de Bromeliaceae presentes na filogenia proposta por GIVNISH *et al.* (2011), conseguimos recuperar dados morfológicos, anatômicos foliares e fisiológicos (tipo de fotossíntese) de 50 espécies. Os caracteres descritos compreendem as oito subfamílias. A bibliografia utilizada para as descrições destes caracteres está sumarizada na Tabela 2.

As características analisadas foram presença de tanque, hábito - dependência do solo -, tricoma peltado - diferença entre células da ala e células do disco central, presença de parênquima aquífero, tipo ecofisiológico - sugerido por Benzing (2000), e tipo de fotossíntese. A matriz de caracteres/ espécies com os estados de carácter para cada espécie pode ser conferida na Tabela 3. A descrição dos caracteres pode ser conferida a seguir:

**Caractere 01 (Anexo 1):** tanque: (0) presente, (1) ausente;

**Caractere 02 (Anexo 1):** hábito: (0) terrestre/dependente do solo; (1) epífita, rupícola, atmosférico/ independente do solo;

**Caractere 03 (Anexo 2):** tricomas peltados, diferença entre células do disco central e da ala: (0) difere, (1) não difere;

**Caractere 04 (Anexo 2):** parênquima aquífero: (0) ausente, (1) pouco desenvolvido, (2) desenvolvido;

**Caractere 05:** Tipo ecofisiológico: (0) I, (1) II, (2) III, (3) IV, (4) V;

**Caractere 06:** Tipo de fotossíntese: (0) CAM, (1) C3;

As características analisadas relacionam-se entre si. Por exemplo, o hábito terrestre envolve espécies que possuem raízes bem desenvolvidas, com função de absorção. Estas espécies comumente não possuem ou formam tanque rudimentar. Espécies com esse hábito são comuns em locais mais secos e com baixa ocorrência de chuvas, comumente apresentam tricomas muito simples e sem função de absorção de água, ou com tricomas peltados pouco

desenvolvidos e baixa capacidade de absorção, geralmente localizados na base foliar onde há formação do tanque.

Já nas espécies com hábitos epífitos, rupícolas ou atmosféricos (sem dependência do solo) possuem raízes pouco desenvolvidas (ou ausentes), com função apenas para sustentação/fixação no substrato. Algumas espécies apresentam tanques bem desenvolvidos acompanhados de tricomas peltados bem desenvolvidos, mas que não apresentam muita complexidade estrutural, localizados principalmente na base foliar.

Em outras espécies, principalmente em *Tillandsia* (Tillandsioideae), não há formação de tanque, há tricomas peltados mais complexos e especializados, onde se consegue ver a diferença entre as células do disco central e da ala, sendo visível seu formato e a quantidade de células. Estes tricomas possuem capacidade de absorção de água. (Tabela 1)

#### 4.2. ANÁLISE FILOGENÉTICA

A matriz final de dados das sequências baixadas pelo GenBank continha 51 táxons (50 de Bromeliaceae + o grupo externo de Rapateaceae) e 9.350 caracteres.

A hipótese filogenética gerada através da análise de Máxima Verossimilhança realizada através do programa RaxMLgui recuperou as mesmas relações dos entre as espécies que a filogenia proposta por GIVNISH *et al.* (2011). Tal hipótese está disponível na Figura 1.

Na hipótese recuperada, percebe-se que as oito subfamílias de Bromeliaceae emergem de forma monofilética, embora alguns clados não apresentem alto suporte (inferior a 70 - Figura 1). Um exemplo disso é Hectioidae emergir como grupo irmão do clado Navioideae + Pitcairnoideae + Puyoideae + Bromelioideae, com suporte de 63. Outro exemplo é Navioideae emergir como grupo irmão + Pitcairnoideae + Puyoideae + Bromelioideae, com suporte de 69. Algumas relações a nível de gênero também não emergem de forma monofilética. Um exemplo é *Aechmea* (Bromelioideae), que na circunscrição atual é um grupo parafilético.

A partir desta hipótese de Máxima Verossimilhança, realizamos a reconstrução de caracteres através do programa Mesquite. Os resultados da análise estão descritos no tópico a seguir.

#### 4.3. ANÁLISE DE RECONSTRUÇÃO DE CARACTERES ANCESTRAIS

A reconstrução do caractere presença de tanque (Figura 2) sugere que o ancestral das Bromeliaceae não apresentava tanque. A análise também indica que o tanque surgiu duas vezes, em diferentes momentos: uma no ancestral comum mais recente de Tillandsioideae,

tendo uma reversão de característica no decorrer da evolução da subfamília (clado composto *Tillandsias* + *Vriesea malzinei*), onde podemos observar que algumas espécies com ausência de tanque, e em algum momento da evolução de Bromelioideae. O segundo surgimento do tanque ocorre na subfamília Bromelioideae, no nó que corresponde ao ancestral comum mais recente do grupo denominado Eu-Bromelioideae.

Em relação ao hábito (Figura 3), a reconstrução de caracteres ancestrais revela que o ancestral comum mais recente de Bromeliaceae não dependia do solo para obter água e nutrientes, sendo seu hábito epífita, rupícola. O hábito terrestre provavelmente, com o valor da verossimilhança proporcional, surgiu no ancestral representado pelo nó do clado irmão de Brocchinioideae, onde as demais sete subfamílias formam um clado. No ancestral comum mais recente das Tillandsioideae é possível observar uma reversão em relação ao hábito, sendo que o ancestral comum mais recente provavelmente possuía hábito epífita, rupícola e/ou atmosférico. Nossos resultados mostram que também houve uma reversão no clado das Eubromelioideae, onde há a predominância do hábito rupícola e/ou epífita.

A análise dos estados ancestrais da organização dos tricomas peltados (Figura 4) revelou que o ancestral das Bromeliaceae não possuía tricomas peltados organizados, ou seja, seus tricomas não apresentavam diferença entre as células da ala e do disco central. A diferenciação das células do disco e da ala surge nos ancestrais comuns mais recentes de Tillandsioideae, Puyoideae e no clado que composto por *Edmundoa* + *Canitropsis* + *Quesnelia* + *Aechmea nudicaulis* + *Wittrockia* + *Neoregelia* (Bromelioideae).

Em relação à presença de parênquima aquífero (Figura 5), a análise de caracteres ancestrais revelou que o ancestral comum mais recente de Bromeliaceae provavelmente não possuía parênquima aquífero no mesófilo foliar. Essa característica surge no ancestral comum mais recente do formado por espécies de *Tillandsia* + *Alcantarea* + *Werahuaia* + *Vriesea* + *Guzmania* (Tillandsioideae). O parênquima aquífero também surge no ancestral comum mais recente do clado formado pelas subfamílias Hectioideae + Navioideae + Pitcairnoideae + Puyoideae + Bromelioideae, havendo uma reversão no clado formado pelo gênero *Pitcairnia* (Pitcairnoideae).

A análise de reconstrução de caracteres ancestrais dos tipos ecofisiológicos em Bromeliaceae (Figura 6) mostrou que o ancestral comum mais recente de Bromeliaceae provavelmente era do tipo I. Assim como o ancestral de Bromeliaceae, o ancestral comum mais recente das subfamílias Lindmanioideae, Hectioideae, Navioideae, Pitcairnoideae e Puyoideae provavelmente pertencia ao tipo ecofisiológico I. Este tipo ecofisiológico é caracterizado por apresentar espécies com raízes bem desenvolvidas e absortivas, ausência de

tanque e tricoma peltado subdesenvolvido, sem função de absorção. O ancestral comum mais recente das subfamílias Brocchioideae e Tillandsioideae provavelmente pertenciam ao tipo ecofisiológico IV. Em Tillandsioideae, no clado composto por *Tillandsia* + *Vriesea malzinei*, surge o tipo ecofisiológico V. O tipo ecofisiológico V é caracterizado por possuir espécies que não apresentam tanque, as raízes são ausentes ou pouco desenvolvidas (e não apresentam função absorptiva) e os tricomas peltados bem desenvolvidos com diferenciação entre a ala e o disco central. Em Bromelioideae é possível encontrar uma maior variedade de tipos ecofisiológicos, sendo que o ancestral da subfamília tem probabilidade de ser do tipo I ou II. Nas Bromelioideae surge o tipo ecofisiológico II e, no clado das Eubromelioideae surge o tipo III. O tipo II é caracterizado por possuir espécies com raízes bem desenvolvidas e absorptivas, tanque ausente ou rudimentar e poucos tricomas peltados sem função absorptiva. Já o tipo III é caracterizado por possuir espécies com raízes desenvolvidas e absorptivas, tanque bem desenvolvido e tricomas peltados com capacidade de absorção, (presentes principalmente na bainha foliar), com representantes que acumulam serrapilhagem.

A análise de reconstrução de caracteres ancestrais relacionados ao tipo de fotossíntese revelou que o ancestral comum mais recente de Bromeliaceae provavelmente possuía mecanismo C3. O mecanismo CAM surge no ancestral de Hechtioideae, no ancestral do clado formado por *Deuteroconhia* e *Dyckia* (Pitcairnoideae) e no ancestral de Bromelioideae. Alguns terminais de *Puya* e *Tillandsia* também apresentam tal mecanismo.

A seguir, sumarizamos a descrição dos ancestrais dos clados que correspondem às subfamílias de Bromeliaceae e do ancestral comum mais recente da família, de acordo com as análises realizadas. Características com (\*) não alcançaram 0,75 de suporte.

Ancestral de Bromeliaceae: Ausência de tanque, tricomas peltados sem distinção entre células da ala e do disco, ausência de parênquima aquífero no mesofilo, mecanismo de fotossíntese C3 e tipo ecofisiológico I.

Ancestral de Brocchioideae: Ausência de tanque, hábito rupícola/epífita, tricomas peltados sem distinção entre células da ala e do disco, ausência de parênquima aquífero no mesofilo, mecanismo de fotossíntese C3 e tipo ecofisiológico I.

Ancestral de Lindmanioideae: Ausência de tanque, hábito terrestre, tricomas peltados sem distinção entre células da ala e células do disco, ausência de parênquima aquífero no mesofilo, mecanismo de fotossíntese C3 e tipo ecofisiológico I.

Ancestral de Tillandsioideae: Presença de tanque, hábito epífita/rupícola/atmosférico, tricomas peltados com distinção entre células da ala e células do

disco, ausência de parênquima aquífero (\*), mecanismo de fotossíntese C3, tipo ecofisiológico IV.

Ancestral de Hechtioideae: ausência de tanque, hábito terrestre, tricomas peltados sem distinção entre células da ala e do disco, parênquima aquífero desenvolvido no mesofilo, mecanismo de fotossíntese CAM e tipo ecofisiológico I.

Ancestral de Navioideae: Ausência de tanque, hábito terrestre, tricomas peltados sem distinção entre células da ala e do disco, parênquima aquífero desenvolvido no mesofilo, mecanismo de fotossíntese C3 e tipo ecofisiológico I.

Ancestral de Pitcairnoideae: Ausência de tanque, hábito terrestre, tricomas peltados sem diferença entre células da ala e do disco, presença de parênquima aquífero desenvolvido no mesofilo, mecanismo de fotossíntese C3, tipo ecofisiológico I.

Ancestral de Puyoideae: Ausência de tanque, hábito terrestre, tricoma peltado com diferença entre células da ala e do disco, presença de parênquima aquífero desenvolvido no mesofilo, mecanismo de fotossíntese C3(\*), tipo ecofisiológico I.

Ancestral de Bromelioideae: Ausência de tanque, hábito terrestre, tricomas peltados sem diferença entre células da ala e do disco, presença de parênquima aquífero desenvolvido no mesofilo, mecanismo de fotossíntese CAM(\*), tipo ecofisiológico I ou II(\*)

**Tabela 2:** Espécies de Bromeliaceae utilizadas neste estudo e referências dos artigos utilizados na descrição dos caracteres.

<b>Espécie</b>	<b>Referência da descrição do tricoma</b>	<b>Referência da descrição do mesofilo</b>	<b>Referência do tipo de fotossíntese</b>
<i>Acanthostachys strobilacea</i> (Schult. f.) Link, Klotzsch & Otto	Proença & Sajo (2007)	Proença & Sajo (2007)	Crayn et al. (2015)
<i>Aechmea bromeliifolia</i> (Rudge) Baker	Proença & Sajo (2004); Faria et al. (2012)	Proença & Sajo (2004); Faria et al. (2012)	Crayn et al. (2015)
<i>Aechmea haltonii</i> H. Luther	Givnish et al. (2007)	Givnish et al. (2007)	Crayn et al. (2015)
<i>Aechmea nudicaulis</i> (L.) Griseb	Proença & Sajo (2004)	Proença & Sajo (2004)	Griffiths & Smith, (1983) Crayn et al. (2015)
<i>Alcantarea duarteana</i> (L.B.Sm) J.R.Grant	Versieux et al. (2010)	Versieux et al. (2010)	Crayn et al. (2015)
<i>Ananas ananassoides</i> (Baker) L.B. Sm.	Proença & Sajo (2007); Silva et al. (2011)	Proença & Sajo (2007); Silva et al. (2011)	Crayn et al. (2015)
<i>Ananas nanus</i> (L.B. Sm.) L.B. Sm.	Tomlinson (1969)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Brewcaria reflexa</i> (L.B. Sm.) B. Holst	Robinson (1969); Givnish et al. (2007)	Robinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Brocchinia acuminata</i> L.B.Sm	Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Brocchinia prismatica</i> L.B.Sm	Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Brocchinia uaipanensis</i> (Maguire) Givnish	Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Canistropsis billbergioides</i> (Schult. f.) Leme	Oliveira et al (2018)	Oliveira et al. (2018); Santos-Silva et al. (2017)	Crayn et al. (2015)
<i>Catopsis floribunda</i> L.B.Sm	Palací et al. (2004); Tomlinson (1969)	Palací et al. (2004); Tomlinson (1969)	Griffiths & Smith,1983; Crayn et al. (2015)
<i>Connellia nutans</i> L.B.Sm	Robinson (1969)	Robinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Cottendorfia florida</i> Schult. f.	Robinson (1969); Givnish et al. (2007)	Robinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Cryptanthus beuckeri</i> E. Morren	Ribeiro & Aoyoama (2015)	Ribeiro & Aoyoama (2015)	Crayn et al. (2015)
<i>Deinacanthon urbanianum</i> (Mez) Mez	Tomlinson (1969)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Deuterocohnia glandulosa</i> E. Gross	Varadarajan & Gilmartin (1987)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Deuterocohnia longipetala</i> (Baker) Mez	Varadarajan & Gilmartin (1987); Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)

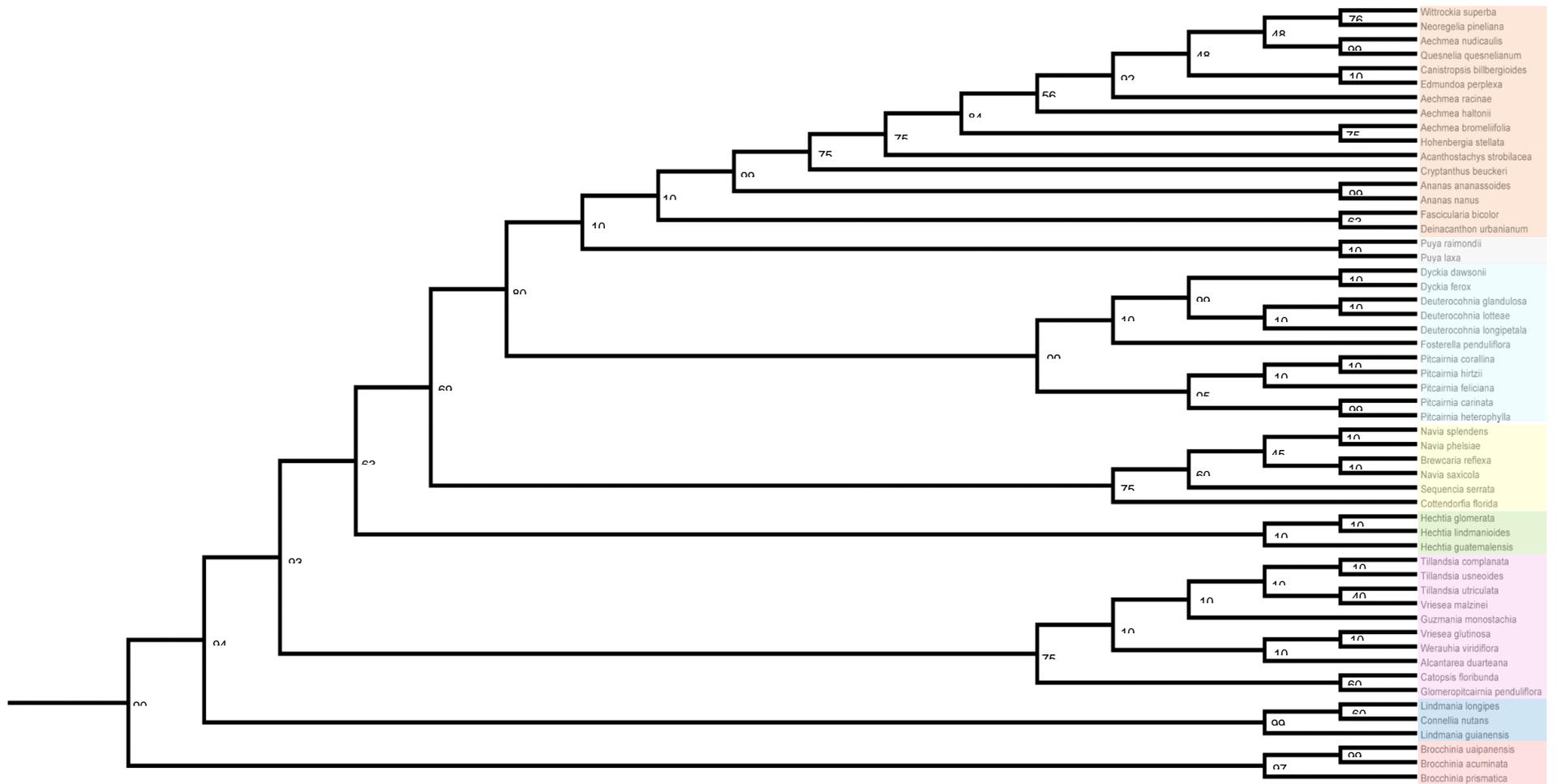
<b>Espécie</b>	<b>Referência da descrição do tricoma</b>	<b>Referência da descrição do mesofilo</b>	<b>Referência do tipo de fotossíntese</b>
<i>Deuterocohnia lotteae</i> (Rauh) M.A. Spencer & L.B. Sm.	Santos-Silva et al. (2013)	Santos-Silva et al. (2013); Saraiva et al. (2015)	Crayn et al. (2015)
<i>Dyckia dawsonii</i> L.B. Sm.	Varadarajan & Gilmartin (1987)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Dyckia ferox</i> Mez	Varadarajan & Gilmartin (1987)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Edmundoa perplexa</i> (L.B. Sm.) Leme	Oliveira et al. (2018)	Oliveira et al. (2018); Santos-Silva et al. (2017)	Crayn et al. (2015)
<i>Fascicularia bicolor</i> (Ruiz & Pav.) Mez	Tomlinson (1969)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Fosterella penduliflora</i> (C.H. Wright) L.B. Sm.	Varadarajan & Gilmartin (1987); Tomlinson (1969)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Glomeropitcairnia penduliflora</i> (Griseb.) Mez	Gilmartin et al. (1989); Tomlinson (1969); Givnish et al. (2007)	Gilmartin et al. (1989)	Crayn et al. (2015)
<i>Hechtia guatemalensis</i> Mez	Varadarajan & Gilmartin (1987); Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Hechtia lindmanioides</i> L.B. Sm.	Tomlinson (1969)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Lindmania guianensis</i> (Beer) Mez	Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Lindmania longipes</i> (L.B.Sm) L.B.Sm	Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	
<i>Navia phelpsiae</i> L.B.Sm	Robinson (1969)	Robinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Navia saxicola</i> L.B. Sm.	Robinson (1969); Givnish et al. (2007)	Robinson (1969)	Crayn et al., 2015)
<i>Navia splendens</i> L.B. Sm.	Robinson (1969)	Robinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Neoregelia pineliana</i> (Lem.) L.B. Sm.	Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Pitcairnia carinata</i> Mez	Santos-Silva et al. (2013)	Santos-Silva et al. (2013); Saraiva et al. (2015)	Crayn et al. (2015)
<i>Pitcairnia corallina</i> Linden & André	Santos-Silva et al. (2013); Varadarajan & Gilmartin (1987); Givnish et al. (2007)	Santos-Silva et al. (2013); Saraiva et al. (2015)	Crayn et al. (2015)
<i>Pitcairnia feliciana</i> (A. Chev.) Harms & Mildbr.	Santos-Silva et al. (2013); Givnish et al. (2007)	Santos-Silva et al. (2013); Saraiva et al. (2015)	Crayn et al. (2015)
<i>Pitcairnia heterophylla</i> (Lindl.) Beer	Santos-Silva et al. (2013); Varadarajan & Gilmartin (1987)	Santos-Silva et al. (2013); Saraiva et al. (2015)	Crayn et al. (2015)
<i>Pitcairnia hirtzii</i> H. Luther	Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	

<b>Espécie</b>	<b>Referência da descrição do tricoma</b>	<b>Referência da descrição do mesofilo</b>	<b>Referência do tipo de fotossíntese</b>
<i>Puya laxa</i> L.B. Sm.	Varadarajan & Gilmartin (1987)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Puya raimondii</i> Harms	Tomlinson (1969); Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Quesnelia quesneliana</i> (Brongn.) L.B. Sm.	Oliveira (2012); Mantovani et al. (2012)	Oliveira (2012); Mantovani et al. (2012); Santos-Silva et al. (2017)	Crayn et al. (2015)
<i>Tillandsia complanata</i> Benth.	Tomlinson (1969); Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Griffiths & Smith (1983); Crayn et al. (2015)
<i>Tillandsia usneoides</i> (L.) L.	Proença & Sajo (2007); Scatena & Segecin (2005); Tomlinson (1969)	Proença & Sajo (2007); Scatena & Segecin (2005); Tomlinson (1969)	Griffiths & Smith, (1983); Crayn et al. (2015)
<i>Tillandsia utriculata</i> L.	Tomlinson (1969)	Tomlinson (1969)	Griffiths & Smith, (1983); Crayn et al. (2015)
<i>Vriesea glutinosa</i> Lindl.	Tomlinson (1969)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Vriesea malzinei</i> E. Morren	Gomes da Silva et al. (2012)	Gomes da Silva et al. (2012)	Crayn et al. (2015)
<i>Werauhia viridiflora</i> (Regel) J.R. Grant	Givnish et al. (2007)	Tomlinson (1969)	Crayn et al. (2015)
<i>Wittrockia superba</i> Lindm.	Oliveira et al. (2018)	Oliveira et al. (2018); Santos-Silva et al. (2017)	Crayn et al. (2015)

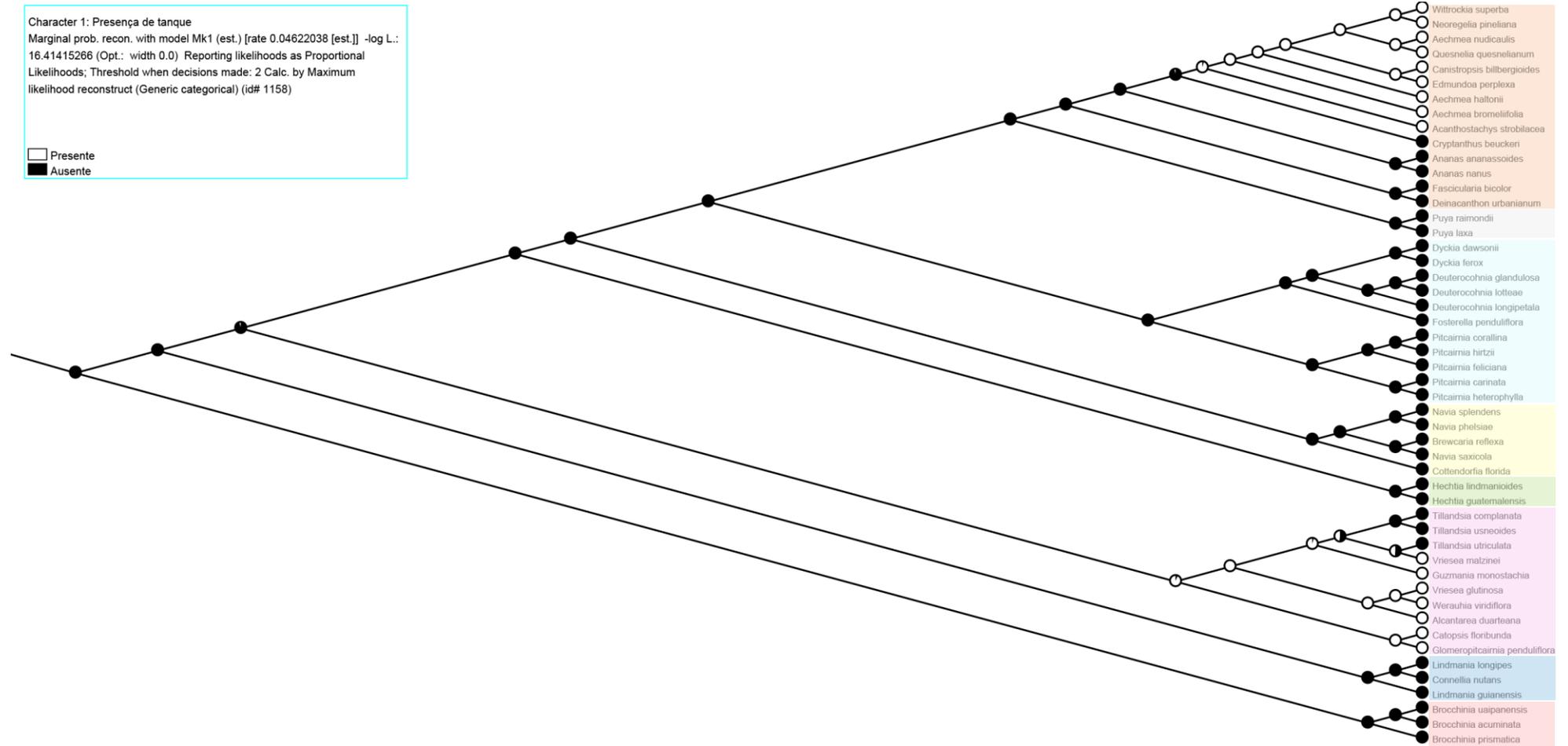
**Tabela 3:** Matriz de caracteres utilizadas na reconstrução de caracteres ancestrais. Tanque: (0) presente, (1) ausente; Hábito: (0) terrestre/dependente do solo; (1) epífita, rupícola, atmosférico/ independente do solo; Tricomas peltados - diferença entre células do disco central e da ala: (0) difere, (1) não difere; Parênquima aquífero: (0) ausente, (1) pouco desenvolvido, (2) desenvolvido; Tipo ecofisiológico: (0) I, (1) II, (2) III, (3) IV, (4) V; Tipo de fotossíntese: (0) CAM, (1) C3

Espécie	Presença de tanque	Hábito	Tricomas peltados	Presença de parênquima aquífero	Tipo Ecofisiológico	Tipo de fotossíntese
<i>Acanthostachys strobilacea</i>	0	1	1	2	2	0
<i>Aechmea bromeliifolia</i>	0	1	1	1	2	0
<i>Aechmea haltonii</i>	0	1	1	0	2	0
<i>Aechmea nudicaulis</i>	0	1	1	2	2	0
<i>Alcantarea duarteana</i>	0	1	0	2	3	1
<i>Ananas ananassoides</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Ananas nanus</i>	1	0	1	1	1	0
<i>Brewcaria reflexa</i>	1	0	1	2	-	1
<i>Brocchinia acuminata</i>	1	1	1	0	3	1
<i>Brocchinia prismatica</i>	1	1	1	0	3	1
<i>Brocchinia uaipanensis</i>	1	1	1	0	3	1
<i>Canistropsis billbergioides</i>	0	1	0	2	2	0
<i>Catopsis floribunda</i>	0	1	0	-	3	1
<i>Connellia nutans</i>	1	0	1	1	0	1
<i>Cottendorfia florida</i>	1	0	1	2	0	1
<i>Cryptanthus beuckeri</i>	1	0	1	2	1	0
<i>Deinacanthon urbanianum</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Deuterocohnia glandulosa</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Deuterocohnia longipetala</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Deuterocohnia lotteae</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Dyckia dawsonii</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Dyckia ferox</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Edmundoa perplexa</i>	0	1	0	-	2	0
<i>Fascicularia bicolor</i>	1	0	1	2	1	1
<i>Fosterella penduliflora</i>	1	0	1	2	0	1
<i>Glomeropitcairnia penduliflora</i>	0	1	0	0	3	1
<i>Hechtia guatemalensis</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Hechtia lindmanioides</i>	1	0	1	2	0	0
<i>Lindmania guianensis</i>	1	0	1	0	0	1
<i>Lindmania longipes</i>	1	0	1	0	0	1
<i>Navia phelsiae</i>	1	0	2	2	0	1
<i>Navia saxicola</i>	1	0	1	2	0	1
<i>Navia splendens</i>	1	0	1	2	0	1
<i>Neoregelia pineliana</i>	0	1	0	1	2	0
<i>Pitcairnia carinata</i>	1	0	2	0	0	1
<i>Pitcairnia corallina</i>	1	0	1	0	0	1
<i>Pitcairnia felicianae</i>	1	0	2	0	0	1
<i>Pitcairnia heterophylla</i>	1	0	1	0	0	1

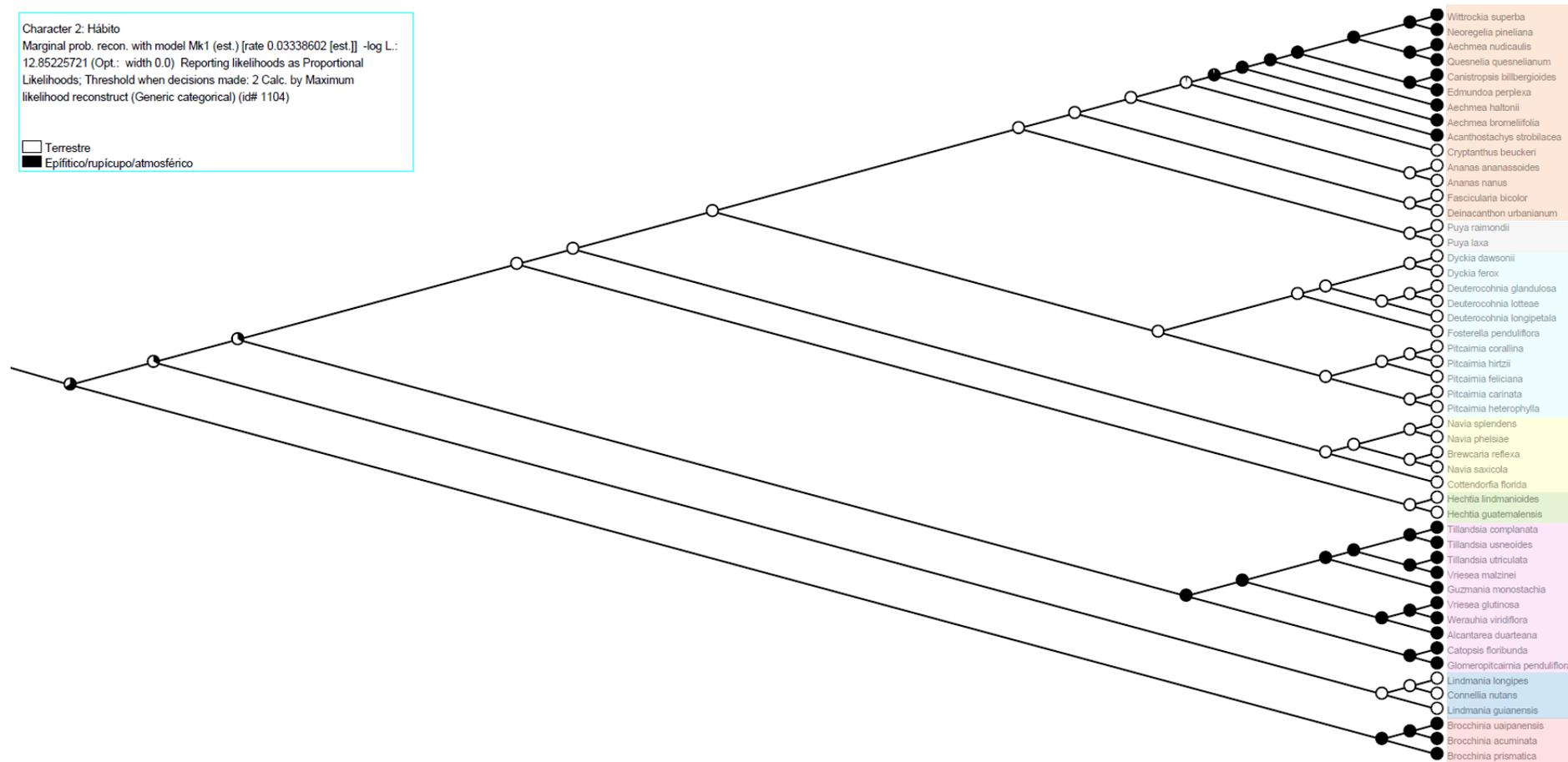
<b>Espécie</b>	<b>Presença de tanque</b>	<b>Hábito</b>	<b>Tricomas peltados</b>	<b>Presença de parênquima aquífero</b>	<b>Tipo Ecofisiológico</b>	<b>Tipo de fotossíntese</b>
<i>Pitcairnia hirtzii</i>	1	0	1	0	0	1
<i>Puya laxa</i>	1	0	0	2	0	0
<i>Puya raimondii</i>	1	0	0	2	0	1
<i>Quesnelia quesneliana</i>	0	0/1	2	-	2	0
<i>Tillandsia complanata</i>	1	1	0	2	4	1
<i>Tillandsia usneoides</i>	1	0	0	0	4	0
<i>Tillandsia utriculata</i>	1	0	0	-	4	0
<i>Vriesea glutinosa</i>	0	0	0	2	3	1
<i>Vriesea malzinei</i>	0	0	2	2	3	1
<i>Werauhia viridiflora</i>	0	0	1	0	3	1
<i>Wittrockia superba</i>	0	0	0	2	2	0



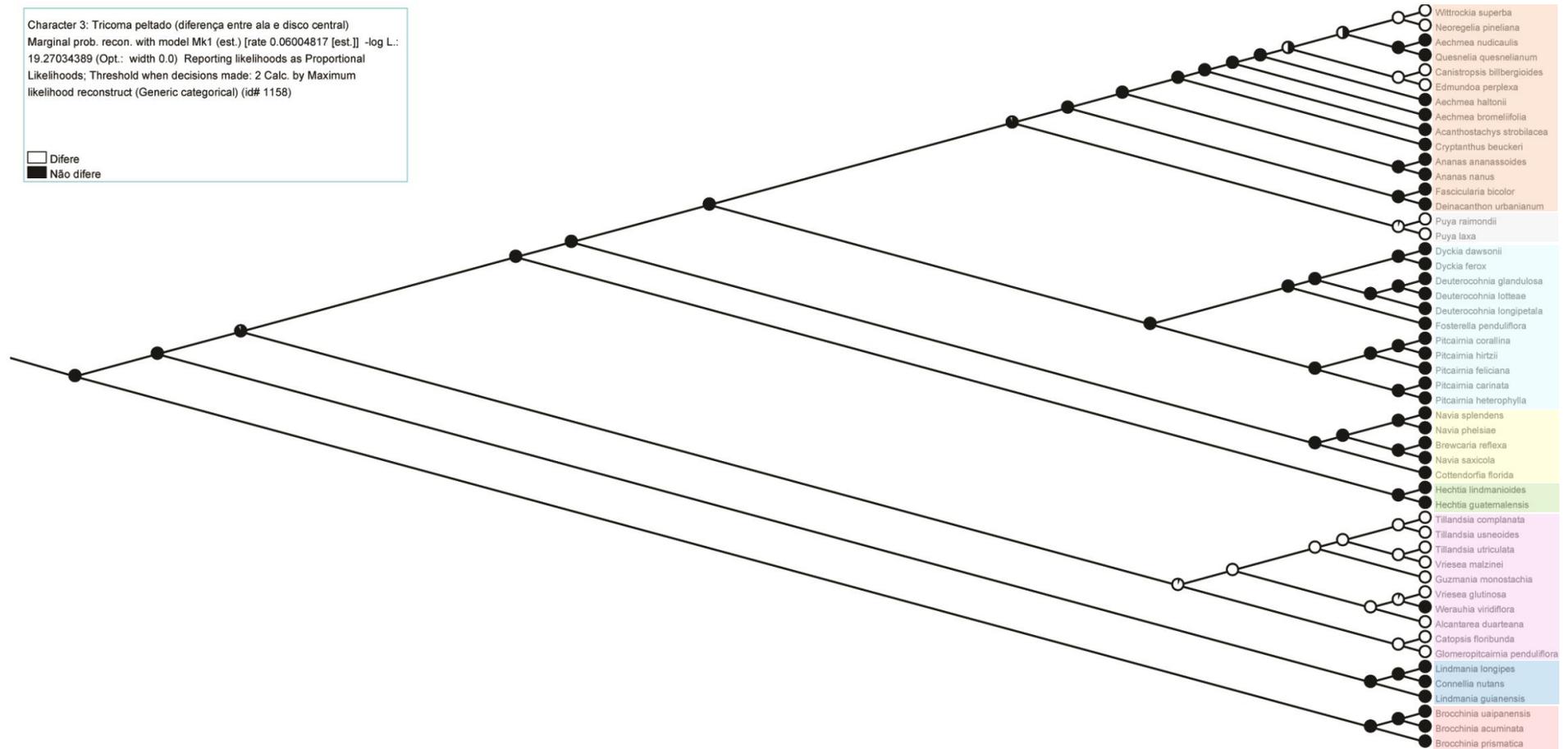
**Figura 1:** Árvore de máxima verossimilhança de Bromeliaceae com os valores de suporte nos nós (probabilidade). Os clados são indicados pelas cores. Brocchiniioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja.



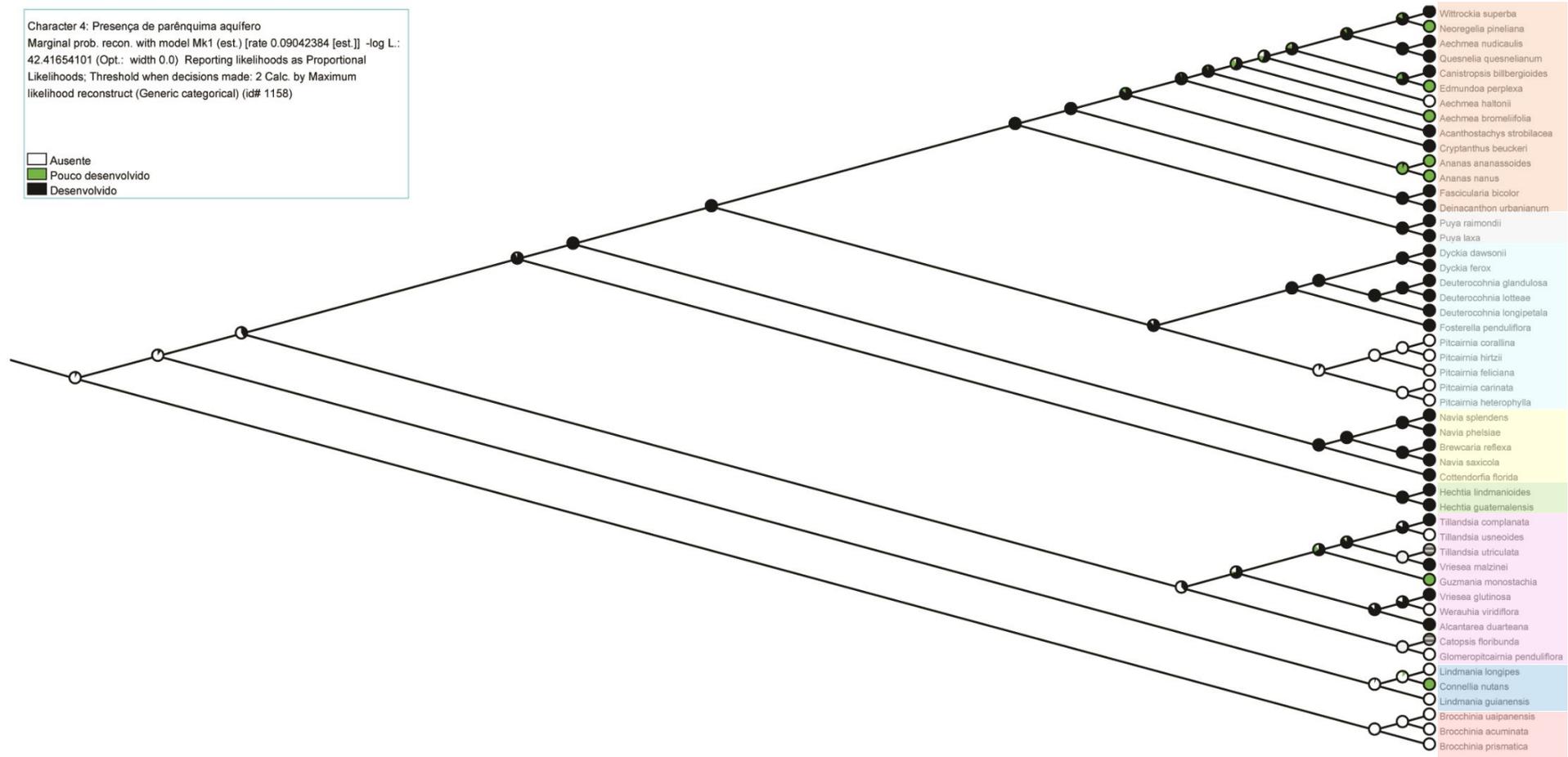
**Figura 2:** Distribuição e evolução da presença de tanque em Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os cladogramas são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja.



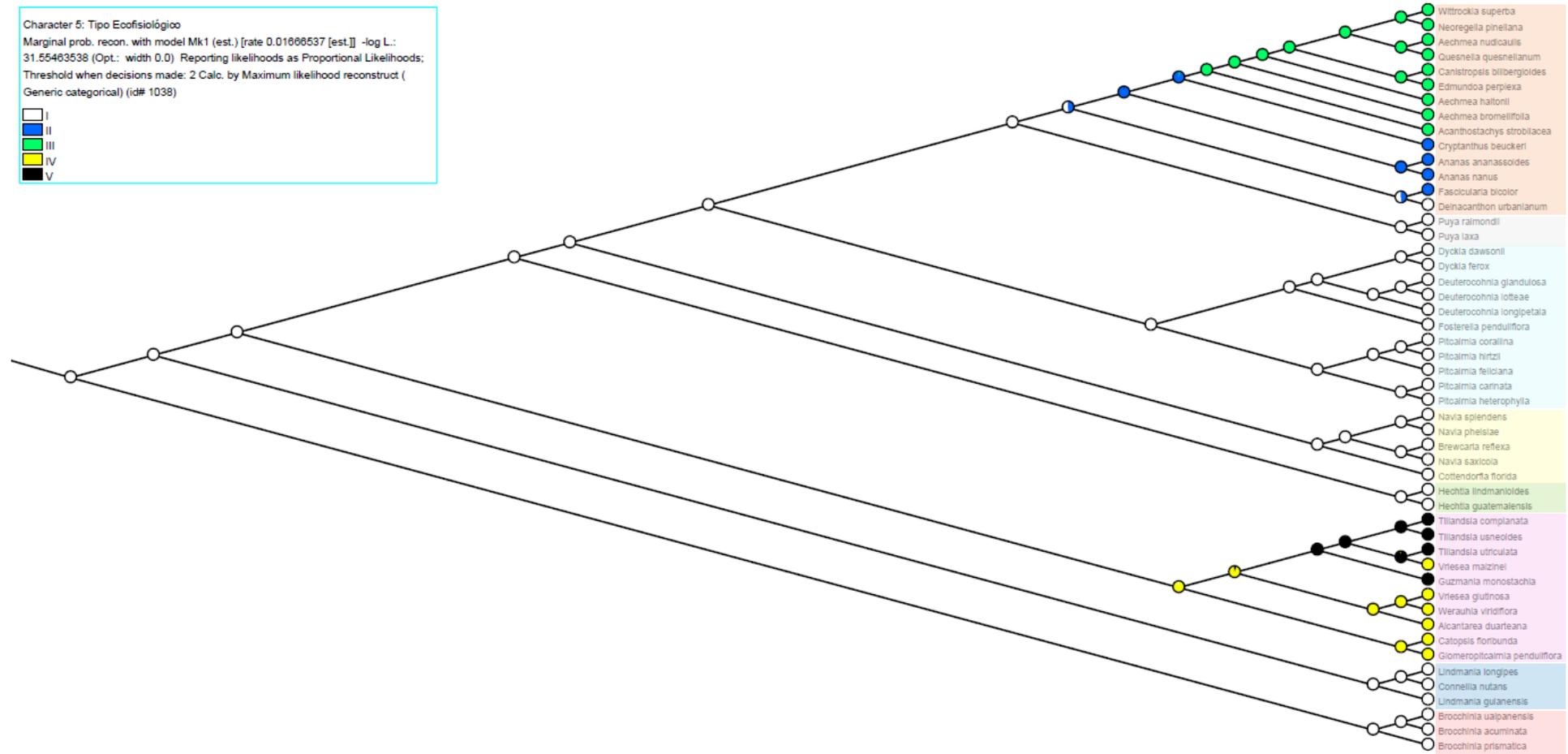
**Figura 3:** Distribuição e evolução do hábito em Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja.



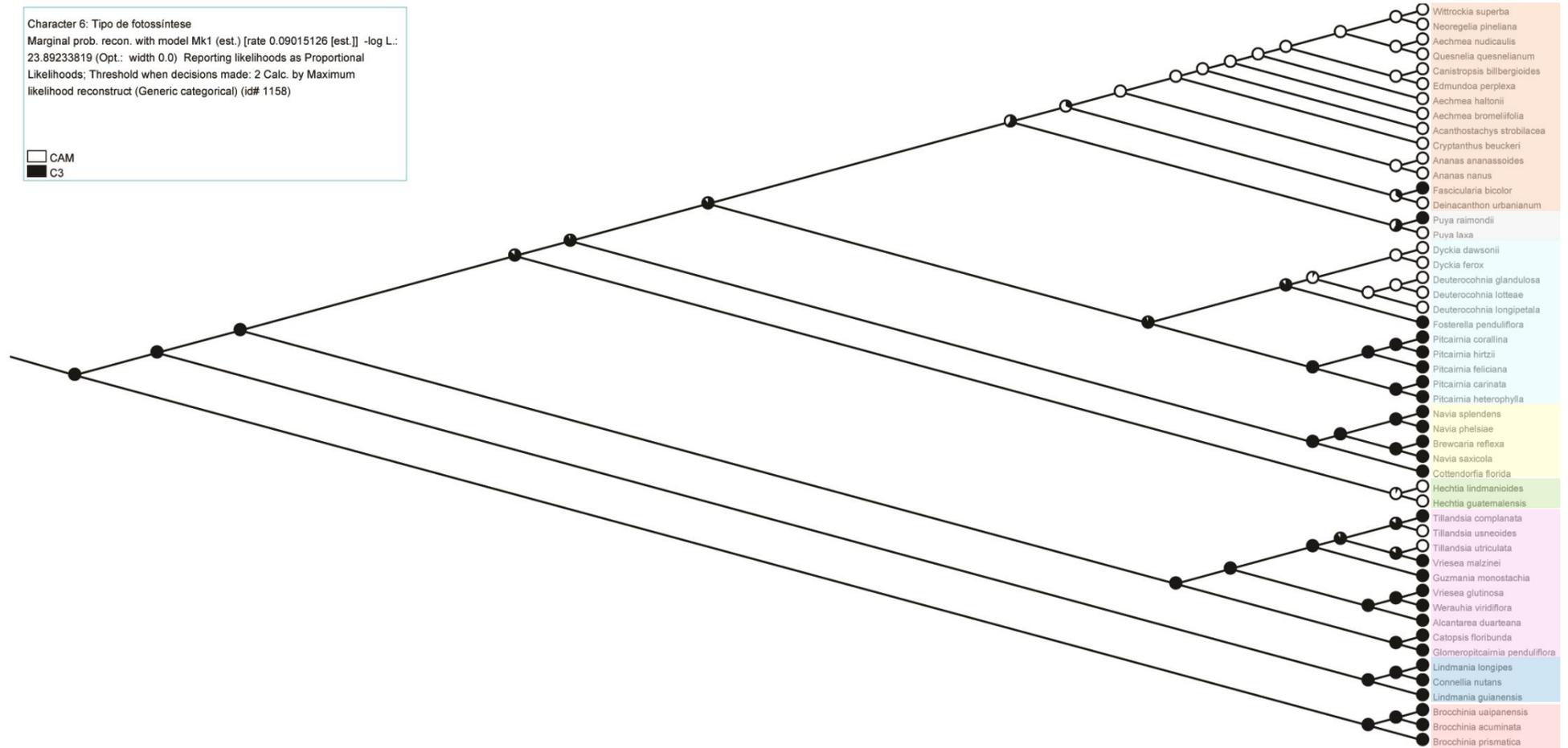
**Figura 4:** Distribuição e evolução do tricoma peltado (diferença entre células da ala e disco central) em Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromeliioideae em laranja.



**Figura 5:** Distribuição e evolução do parênquima aquífero nas folhas de Bromeliaceae através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja.



**Figura 6:** Distribuição e evolução dos tipos ecofisiológicos de Bromeliaceae (segundo Benzing, 2000) através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de acordo com a legenda. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja.



**Figura 7:** Distribuição e evolução do tipo de fotossíntese em Bromeliaceae (segundo BENZING, 2000) através de análise de máxima verossimilhança. Os discos indicam a probabilidade de o ancestral do clado apresentar a característica, de fotossíntese do tipo CAM ou C3. Os clados são indicados pelas cores. Brocchinioideae em vermelho, Lindmanioideae em azul escuro, Tillandsioideae em rosa, Hectioideae em verde, Navioideae em amarelo, Pitcairnoideae em azul claro, Puyoideae em cinza e Bromelioideae em laranja.



## 5. DISCUSSÃO

Nossos resultados mostram que o tanque surgiu em dois momentos durante a evolução da família, um no ancestral comum mais recente da subfamília Tillandsioideae, havendo uma reversão em *Tillandsia* e outra no ancestral comum mais recente das Eu-Bromelioideae. Por ser um reservatório de água e nutrientes, a presença do tanque juntamente com a presença de tricomas peltados mais eficientes, isto é, com maior capacidade de absorção, certamente foram inovações chave para a radiação adaptativa em Tillandsioideae e em Bromelioideae. SILVESTRO *et al.* (2014) argumentam que a presença de tanque nas Eu-Bromelioideae proporcionou que o grupo se consolidasse como predominantemente epifítico, uma vez que a água e os nutrientes presentes no tanque permitem certa independência do solo.

Os tricomas peltados de Bromeliaceae certamente são a característica anatômica mais estudada na família. Sua estrutura e seu funcionamento na absorção de água e nutrientes intrigam anatomistas e fisiologistas (TOMLINSON, 1979; BENZING, 1976, 2000; KOWALSKI *et al.*, 2016). Sabemos que a distribuição destes tricomas, em espécies que possuem tanque mais desenvolvido, ocorre majoritariamente na bainha foliar na face adaxial (TOMLINSON, 1979; BENZING, 2000; OLIVEIRA *et al.*, 2018) e em espécies atmosféricas, como em *Tillandsia*, ocorre ao longo de toda a folha, tornando-a de aspecto aveludado (TOMLINSON, 1979; BENZING, 2000). O mecanismo de absorção de água e nutrientes ainda não é totalmente compreendido, principalmente porque o modelo utilizado das características estruturais e ultraestruturais dos tricomas são muito limitadas. Os modelos propostos até então se baseiam em tricomas que possuem as células da ala mortas em sua maturidade, sendo que a ala funcionaria como uma válvula onde a água percolaria suas paredes e atingiria o mesofilo através do impulso gerado (BENZING, 1976; RAUX *et al.*, 2020; HÁ *et al.*, 2021). Estes modelos propostos não levam em consideração que as células da ala, quando são vivas em sua maturidade, podem desempenhar papel ativo no transporte de água através de suas membranas, como demonstrado por KOWALSKI *et al.* (2016) em *Vriesea playnema* e por KLEINGESIND *et al.* (2018) em *Guzmania monostachia*, ambas espécies pertencentes à subfamília Tillandsioideae. Ainda que os tricomas peltados não sejam completamente compreendidos em sua estrutura e funcionamento, é possível perceber que tricomas que possuem maior organização, tais como os encontrados em Tillandsioideae e nas Eu-Bromelioideae certamente foram uma das características-chave na diversificação de hábito, permitindo o alcance da independência do solo e até mesmo de reservas de água em

forma de tanque (fitotelmata) no caso de espécies de *Tillandsia*. Neste gênero, as espécies têm seu aporte de água exclusivamente da precipitação e da umidade do ar. Estas possuem os tricomas peltados mais desenvolvidos e distribuídos ao longo de toda a lâmina foliar, em ambas as faces, abaxial e adaxial (TOMLINSON, 1979; BENZING, 2000).

Espécies com tanque geralmente não possuem suculência pronunciada em suas folhas, sendo menos espessas ainda que apresentem parênquima aquífero. Já em espécies com ausência de tanque, o parênquima aquífero geralmente é mais espesso, garantindo uma maior suculência das folhas, devido ao acúmulo de água em seu mesofilo. Além disso, as células do parênquima aquífero, nestes casos, apresentam paredes delgadas e corrugadas, além de serem notadamente alongadas anticlinalmente em seções transversais, compondo parênquima aquífero diferenciado (TOMLINSON, 1979; OLIVEIRA *et al.*, 2018). Em diversos trabalhos este parênquima é referido como hipoderme aquífera (TOMLINSON, 1979, BENZING, 2000) embora a ontogenia deste tecido não tenha sido alvo de estudos e permanece uma incógnita (KRAUSS, 1949; MONTEIRO *et al.*, 2011; OLIVEIRA *et al.*, 2018). Em geral, estas espécies com folhas mais espessas pertencem às subfamílias Brochinnoideae e Pitcairnoideae (clado composto por *Dyckia*), onde as espécies são caracteristicamente rupícolas e possuem raízes absortivas e tricomas peltados não desenvolvidos, pertencendo ao tipo ecofisiológico I. Desta maneira, são dependentes do substrato para o seu aporte de água e nutrientes, porém o substrato não possui porosidade suficiente para o acúmulo de água. Assim, as raízes absortivas rapidamente absorvem água, quando há disponibilidade, e a mobilizam para o parênquima aquífero no mesofilo foliar (BENZING, 2000).

Além do parênquima aquífero bem desenvolvido, as bromélias podem apresentar parênquima clorofiliano com vacúolos grandes, que também proporcionam a reserva de água (MALES, 2016; OLIVEIRA *et al.*, 2018). Se considerarmos as micrografias e representações esquemáticas do mesofilo disponíveis na bibliografia analisada, praticamente todas as espécies de Bromeliaceae possuem tecido capaz de armazenar água em seus vacúolos, uma vez que as células parenquimáticas, em geral, são volumosas.

As raízes em Bromeliaceae têm sua função e desenvolvimento modificado em diversas espécies. Estas são mais desenvolvidas em espécies das subfamílias Pitcairnoideae, Puyoideae, Navioideae, Hechtioideae e Lindmanioideae, plantas com hábito predominantemente terrestres e/ou rupícola (com acúmulo de serrapilheira) dependendo das raízes para a absorção de água e nutrientes do solo. Já as espécies das subfamílias de Tillandsioideae e Bromelioideae podem apresentar raízes, sendo estas menos desenvolvidas. A combinação de características das raízes associadas à presença/ausência de tanque e

tricomas absorventes permitiram subdividir a família nos 5 tipos ecofisiológicos (BENZING, 1979, 2000).

É interessante notar que os tipos ecofisiológicos propostos por BENZING (1976, 2000) são descritos de forma a serem interpretados praticamente em uma linha evolutiva do grupo. Acreditava-se que *Tillandsia* se diversificou mais recentemente, por conter espécies que independem das raízes para a absorção de água e nutrientes, possuir hábito atmosférico e cujos tricomas peltados são complexos e altamente absorptivos, correspondendo ao tipo ecofisiológico V. No entanto, já com as primeiras filogenias propostas por GIVNISH e colaboradores (2007, 2011) a comunidade científica pode constatar que o surgimento do grupo Tillandsioideae não era tão recente quanto se pensava. Assim, o escalonamento sugestivo do desenvolvimento dos tipos ecofisiológicos propostos por BENZING (1979, 2000) se mostrou não ser uma interpretação válida. Isso é especialmente notável na reconstrução de caracteres ancestrais realizadas neste trabalho (Caracter 05), onde podemos observar que o ancestral comum mais recentes de Bromeliaceae provavelmente possuía o tipo ecofisiológico I e, a partir deste, surgiram os tipos IV no ancestral comum mais recente de Tillandsioideae e o tipo II no ancestral de Bromelioideae.

O tipo de fotossíntese em Bromeliaceae varia entre C3 e CAM. Espécies que utilizam o mecanismo CAM, principalmente em ambientes mais quentes e secos, possuem maior vantagem no uso da água do que espécies com mecanismo C3 (NOBEL, 1996). Essa vantagem se dá, pois enquanto as espécies C3 abrem seus estômatos durante o dia para fixação de CO<sub>2</sub> atmosférico, as plantas CAM realizam este processo durante a noite quando as temperaturas são mais amenas e a umidade é maior, reduzindo a perda de água na transpiração (LUTTGE, 2010; BORLAND *et al.*, 2014; CARVALHO, 2016). As espécies com mecanismo CAM, geralmente, apresentam folhas mais espessas, devido à presença e desenvolvimento do parênquima aquífero propriamente dito ou pela presença de células do parênquima clorofiliano mais volumosas e capazes de armazenar água. Em ambos os casos, a água captada pelos tricomas peltados é armazenada para ser utilizada em períodos com maior restrição de humidade (MALES, 2018).

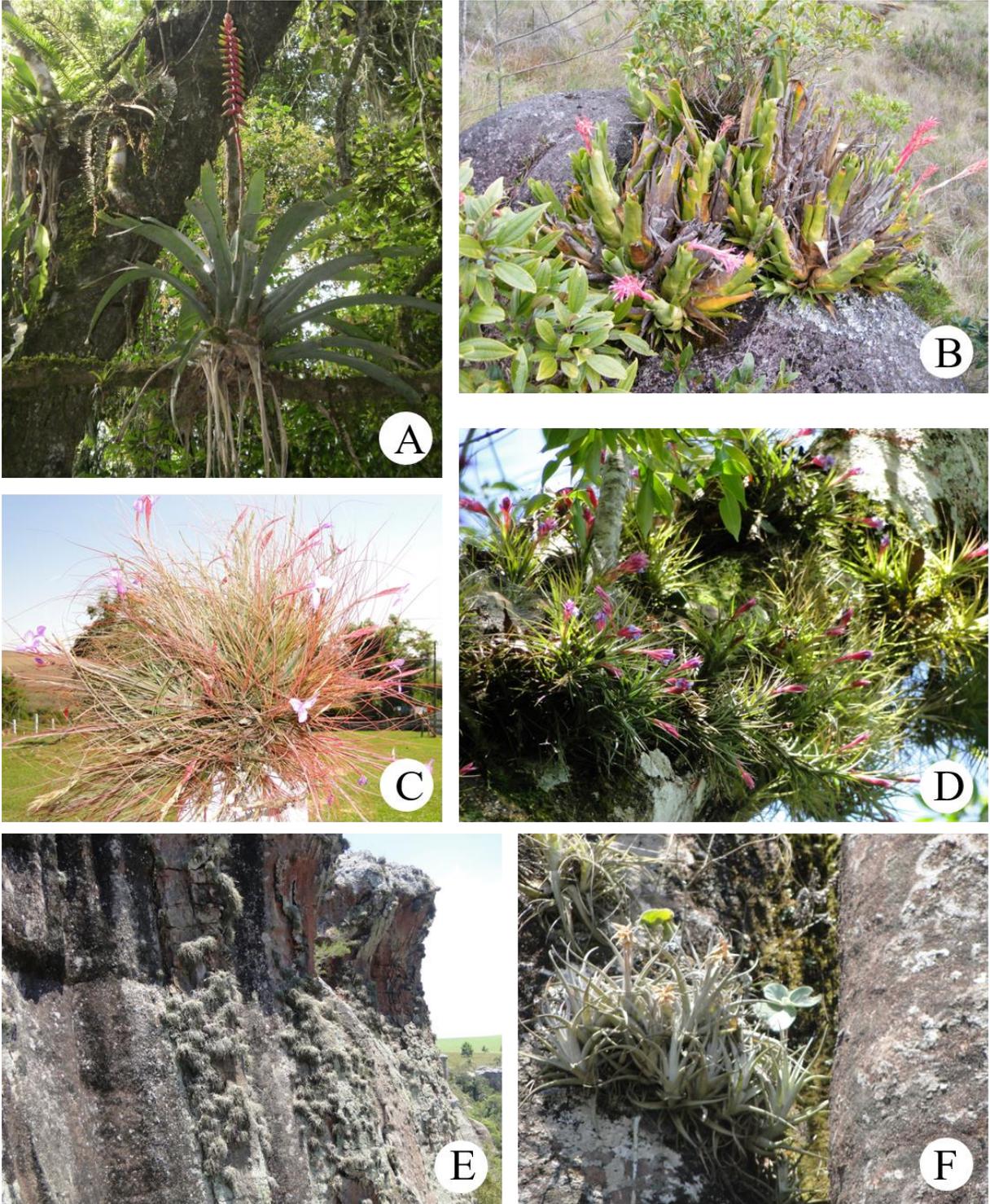
Assim, espécies com fotossíntese CAM e presença de parênquima aquífero são adaptadas a ambientes com maior restrição de água, podendo sobreviver utilizando a reserva que há em seu parênquima aquífero. Ainda assim, analisando a presença de parênquima aquífero e de tipo de fotossíntese (Figuras 4 e 7), percebe-se que, provavelmente, a suculência e o tipo CAM de fotossíntese evoluíram separadamente. Porém, percebe-se a inter-relação entre presença de parênquima aquífero e fotossíntese CAM, principalmente nas Eu-

Bromelioideae, que em sua maioria possui espécies com parênquima aquífero bem desenvolvido juntamente com fotossíntese tipo CAM.

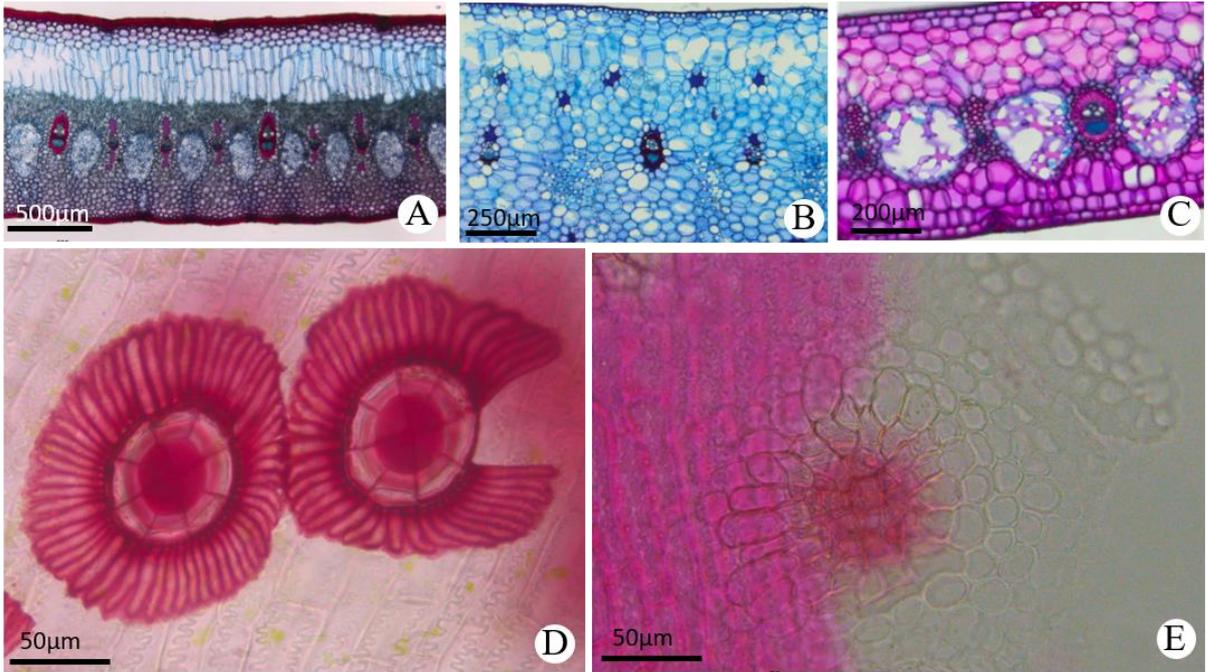
## 6. CONCLUSÃO

As análises realizadas evidenciam, pela primeira vez, a distribuição e evolução dos caracteres anatômicos e fisiológicos considerados chave para Bromeliaceae. No entanto, alguns grupos ainda são subamostrados, tanto na filogenia de GIVNSH *et al.* (2011) quanto nos estudos anatômicos, impossibilitando análises mais acuradas. Exemplos são as subfamílias Puyoideae, Hectioideae, Lindmanioideae e Brocchinioideae. Assim análises com desses caracteres em uma amostra com maior número de espécies é necessária para chegar a uma conclusão mais precisa.

## ANEXOS



**Anexo 1:** Hábito e presença/ausência de tanque em Bromeliaceae. A: *Vriesea platynema*, espécie epífita com tanque. B: *Quesnelia imbricata*, rupícola, com tanque. C: *Tillandsia linearis*, epífita\* (retirada do forófito) e ausência de tanque. D: *Tillandsia tenuifolia*, epífita e ausência de tanque. E-F: *Tillandsia recurvifolia*, rupícola, ausência de tanque. Autora: F.M.C de Oliveira.



**Anexo 2:** A-C: Secções transversais da folha mostrando parênquima aquífero desenvolvido (A), parênquima aquífero pouco desenvolvido (B) e mesofilo sem presença de parênquima aquífero (C). A: *Aechmea disticantha*, B: *Hohembergia stellata*, G: *Vriesea gigantea*. D-E Secções paradérmicas da folha mostrando diferentes morfologias do tricoma peltado. D: Tricoma peltado com células do disco e células da ala em *Vriesea platynema*. E: Tricoma peltado sem diferença entre as células do disco e células da ala em *Aechmea disticantha*. Autora: F.M.C de Oliveira.

## REFERÊNCIAS

- APG IV. **An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV.** Botanical Journal of the Linnean Society, n 181 1–20, 2016.
- BENZING, D.H.; HENDERSON, K.; KESSEL, B. & SULAK, J. **The absorptive capacities of bromeliad trichomes.** American Journal of Botany, 63: 1009-1014. 1976.
- BENZING, D.H. **Bromeliad trichomes: structure, function and ecological significance.** Selbyana. 1:330-348. 1976.
- BENZING, D.H. **Bromeliaceae: profile of an adaptative radiation.** Cambridge University Press. New York. 690p. 2000.
- BORLAND, A.M., HARTWELL, J., WESTON, D. J., SCHLAUH, K. A., TSCHAPLINSKI, T. J., TUSKAN, G.A., YANG, X., CUSHMAN, J. C. **Engineering crassulacean acid metabolism to improve water-use efficiency.** Trends in Plant Science, Volume 19, Issue 5, Pages 327-338. 2014.
- BRAGA, M.M.N. **Anatomia foliar de Bromeliaceae da Campina.** Acta Amazonica 7 (suplemento):1-74. 1977.
- BRIGHIGNA, L., CECCHI FIORDI, A. & PALANDRI, M.R. **Structural characteristics of the mesophyll in some tillandsia species.** Phytomorphology, 34, pp. 191-200. 1984.
- CARVALHO, V. *Estresse oxidativo na bromélia C3-CAM facultativa Guzmania monostachia (L.) Rusby ex Mez em resposta ao déficit hídrico.* Diss. Instituto de Botânica, 2016.
- CRAYN, D.M.; WINTER, K. & SMITH, A.C. **Multiple origins of crassulacean acid metabolism and the epiphytic habit in the Neotropical family Bromeliaceae.** Proceedings of the National Academy of Sciences 101: 3703-3708. 2004.
- CRAYN, D.M., WINTER, K., SCHULTE, K., SMITH, J. A. C. **Photosynthetic pathways in Bromeliaceae: phylogenetic and ecological significance of CAM and C3 based on carbon isotope ratios for 1893 species.** Botanical Journal of the Linnean Society, 178, 169–221. 2015.
- CRIA (Centro de Referência e Informação Ambiental). Specieslink - simple search. 2011. Disponível em: <http://www.splink.org.br/index>. Acesso em; 14 out 2019.
- EDGARD, R.C. **Muscle: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput.** Nucleic Acids Res. v. 32, n. 5, 1792–1797. 2004.
- FARIA, A. P. G., VIEIRA, A. C. M., WENDT, T. **Leaf anatomy and its contribution to the systematics of Aechmea subgenus Macrochordion (de Vriese) Baker (Bromeliaceae).** Anais da Academia Brasileira de Ciências 84(4): 961-971. 2012.

FLORA DO BRASIL 2020 em construção. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>. Acesso em: 05 abr. 2021.

GILMARTIN, A., BROWN, G., VARADARAJAN, G., NEIGHBOURS, M. **Status of *Glomeropitcairnia* within Evolutionary History of Bromeliaceae.** *Systematic Botany*, 14(3), 339-348. 1989.

GIVNISH, T. J.; MILL, SM, K.C.; EVANS, T.M.; HALL, J.C.; PIRES, J.C.; BERRY, P.E.; SYTSMA, K. J. **Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data.** *International Journal of Plant Sciences*, v. 165, n. 4, p. S35-S54, 2004.

GIVNISH, T.J., MILLAN, K.C., BERRY, P.E., SYSTMA, K.J. **Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data.** *Aliso* 23, 3–26, 2007.

GIVNISH, T. J.; MILLAM, K. C.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. **Phylogeny, Adaptive Radiation, and Historical Biogeography in Bromeliaceae: Insights from an Eight-Locus Plastid Phylogeny.** *American Journal of Botany*. 98. 872-95. 10.3732/ajb.1000059. 2011.

GOBARA, B.; ALVES, F.; PIKART, F.; GONÇALVES, A.; ALVES, D.; SANTOS, C.; MELO-DE-PINNA, G.; MERCIER, H. **How does a C3 epiphytic tank bromeliad respond to drought?** *Botanical Journal of the Linnean Society*. 2020.

GOMES-DA-SILVA, J.; VARGENS, F. A. C.; ARRUDA, R. C. O.; COSTA, A. F. A **Morphological Cladistic Analysis of the *Vriesea corcovadensis* Group (Bromeliaceae: Tillandsioideae), with Anatomical Descriptions: New Evidence of the Non-Monophyly of the Genus.** *Systematic Botany*, 37(3), 641-654. 2012.

GOUDA, E.J., BUTCHER, D. & GOUDA, C.S. (cont.updated) *Encyclopaedia of Bromeliads, Version 4*. 2018. Disponível em: <http://bromeliad.nl/encyclopedia/> University Botanic Gardens, Utrecht. Acesso em 28 nov 2019.

GRIFFITHS, H., SMITH, J.A.C. **Photosynthetic pathways in the Bromeliaceae of Trinidad: relations between life-forms, habitat preference and the occurrence of CAM.** *Oecologia*. 60. 176-184. 10.1007/BF00379519. 1983.

HÁ, N, PARK, J, PARK, S.H, EUNSEOK, S., LIM, J.H, LEE, S.J. **Domino-like water transport on *Tillandsia* through flexible trichome wings.** *New Phytologist*, <https://doi.org/10.1111/nph.17336>

KLEINGESINDS, C. K; GOBARA, B. N. K.; MANCILHA, D.; RODRIGUES, M. A.; DEMARCO, D.; MERCIER, H. **Impact of tank formation on distribution and cellular organization of trichomes within *Guzmania monostachia* rosette.** *Flora*, n. 243, p.11-18, jun. 2018.

KOWALSKI, V. K.; PEREIRA, P. P. D. A.; OLIVEIRA, F.M.C.; COSTA, M. E. & TARDIVO, R.C. **Are the wing's cells alive? Study case in *Vriesea* trichomes.** *Rodriguesia*, [s.i.], v. 2, n. 67, p.427-435, 14 fev. 2016.

KRAUSS, B.H. **Anatomy of the vegetative organs of the Pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr.** Botanical Gazette 110: 159-217. 1948.

KRAUSS, B.H. **Anatomy of the vegetative organs of the pineapple *Ananas comosus* (L.) Merr.: II The leaf.** Botanical Gazette. n. 110, v. 3, 333-404, 1949.

KRAUSS, B.H. **Anatomy of the vegetative organs of the pineapple, *Ananas comosus* (L.) Merr. III - The root and the cork.** Botanical Gazette 110: 550-587. 1949.

LUTTGE, U. **Ability of crassulacean acid metabolism plants to overcome interacting stresses in tropical environments.** *AoB PLANTS*, Volume 2010. 2010.

MADDISON, W.P., MADDISON, D.R. **Mesquite: a Modular System for Evolutionary Analysis.** Version 3.04. 2015. Disponível em <https://mequiteproject.org>. Acesso em 04/03/2021.

MALES, J. **Think tank: water relations of Bromeliaceae in their evolutionary context.** Bot. J. Linn. Soc. 181, 415-440, 2016.

MONTEIRO, R.F., FORZZA, R.C., MANTOVANI, A. **Leaf structure of *Bromelia* and its significance for the evolution of Bromelioideae (Bromeliaceae).** Plant Syst. Evol. 293, 53-64, 2011.

NOBEL, P. S. **High Productivity of Certain Agronomic CAM Species.** Em: Winter K., Smith JAC (eds) **Crassulacean Acid Metabolism.** Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol 114. Springer, Berlin, Heidelberg. 1996.

OLIVEIRA, F.M.C., LOUZADA, R.B., WANDERLEY, M.G.L., MELO-DE-PINA, G.F.A. **Morphoanatomical characters in the Nidularioid Complex (Bromeliaceae: Bromelioideae) from a phylogenetic perspective.** Flora 239, 111-121, 2018.

PALACÍ, C., BROWN, G., TUTHILL, D. **Vegetative Morphology and Leaf Anatomy of *Catopsis* (Tillandsioideae: Bromeliaceae).** *Selbyana*, 25(1), 138-150. 2004.

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

PROENÇA, S.L., SAJO M.G. **Estrutura foliar de espécies de *Aechmea* Ruiz & Pav. (Bromeliaceae) do Estado de São Paulo, Brasil.** Acta Botânica Brasílica, n.18, v. 2, 319-331, 2004.

PROENÇA, S.L., SAJO, M.G. **Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil.** Acta Botânica Brasílica, n 21, v 3, 673-675, 2007.

RAUX, P.S., GRAVELLE, S. & DUMAIS, J. **Design of a unidirectional water valve in *Tillandsia*.** *Nat Commun* 11, 396. 2020.

RIBEIRO, F. F., AOYAMA, E. M. **Anatomia dos Órgãos Vegetativos de *Cryptanthus beuckeri* E. Morren (BROMELIACEAE)**. Enciclopédia Biosfera, Centro Científico Conhecer - Goiânia, v.11 n.22; p. 2830. 2015.

ROBINSON, H. **A Monograph on Foliar Anatomy of the Genera *Connellia*, *Cottendorfia*, and *Navia* (Bromeliaceae)**. Smithsonian Institution Press City Of Washington. 1969.

SANTOS-SILVA, F., SARAIVA, D.P., MONTEIRO, R.F., PITA, P., MANTOVANI, A., FORZZA, R.C. **Invasion of the South American dry diagonal: what can leaf anatomy of *Pitcairnioideae* (Bromeliaceae) tell us about it?** *Flora* 208, 508–521, 2013.

SARAIVA, D. P., MANTOVANI, A., FORZZA, R. C. **Insights into the Evolution of *Pitcairnia* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae), Based on Morphological Evidence**. *Systematic Botany*, 40(3), 726-736. 2015.

SCATENA, V.L., SEGECIN, S. **Anatomia foliar de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, Paraná Brasil**. *Revista Brasileira de Botânica* 28 (3), 635–649, 2005.

SEGECIN, S. & SCATENA, V.L. **Morfoanatomia de rizoma e raízes de *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) dos Campos Gerais, PR, Brasil**. *Acta Botanica Brasilica* 18:253260. 2004.

SILVA, I.V., OLIVEIRA, D.M., SCATENA, V.L. **Anatomia foliar de *Ananas ananassoides* (Baker) L.B. Sm., *Vriesea bituminosa* Wawra e *Guzmania lingulata* (L.) Mez (Bromeliaceae) do parque Estadual Cristalino, Alta Floresta- MT, Brasil**. *Revista de Ciências Agro-Ambientais*, n. 9, v.1, 83-95, 2011.

SILVESTRO, D.; MICHALAK, I. **raxmlGUI: a graphical front-end for RAxML**. *Organisms Diversity & Evolution*, 12, 335-337. 2012.

SILVESTRO, D., ZIZKA, G., SCHULTE, K. **Disentangling the effects of key innovations on the diversification of *Bromelioideae* (Bromeliaceae)**. *Evolution* n. 68, v 1, 163–175, 2014.

SMITH, L.B., DOWNS, R.J. ***Pitcairnioideae* (Bromeliaceae)**. *Flora Neotropica Monogr.* 14, 1–662, 1974.

SMITH, L.B., DOWNS, R.J. ***Tillandsioideae* (Bromeliaceae)**. *Flora Neotropica Monogr.* 14, 663–1492, 1977.

SMITH, L.B., DOWNS, R.J. ***Bromelioideae* (Bromeliaceae)**. *Flora Neotropica Monogr.* 14, 1493–2142, 1979.

STREHL, T. **Forma, distribuição e flexibilidade dos tricomas foliares usadas na filogenia de bromeliáceas**. *Iheringia Serie Botanica*, 31: 105-119. 1983.

TOMLINSON, P.B. **Anatomy of the Monocotyledons**. III- Commelinales-Zingiberales. In: METCALFE, C.R. (Ed.). Oxford, Clarendon Press. 1969.

VARADARAJAN, G., GILMARTIN, A. **Foliar Scales of the Subfamily *Pitcairnioideae* (Bromeliaceae)**. *Systematic Botany*, 12(4), 562-571. 1987.

VERSIEUX, L. M., ELBL, P. M., WANDERLEY, M. G. L., MENEZES, N. L. *Alcantarea* (Bromeliaceae) leaf anatomical characterization and its systematic implications. Nord. J. Bot., 28, pp. 385-397. 2010.

ZIZKA, G.; SCHMIDT, M.; SCHULTE, K.; NOVOA, P.; PINTO, R.; KÖNIG, K. **Chilean Bromeliaceae: diversity, distribution and evaluation of conservation status.** Biodiversity and Conservation, v.18, 9, 2449-2471. 2009.