

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SANTA MARIA
CENTRO DE CIÊNCIAS NATURAIS E EXATAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM AGROBIOLOGIA**

Vivian Carvalho Vasconcellos

**DIVERSIDADE DO ÓVULO E DA SEMENTE EM LINHAGENS BASAIS
DE POALES: UMA PERSPECTIVA TAXONÔMICA E ECOLÓGICA DE
SEUS REPRESENTANTES**

Santa Maria, RS
2022

Vivian Carvalho Vasconcellos

**DIVERSIDADE DO ÓVULO E DA SEMENTE EM LINHAGENS BASAIS DE
POALES: UMA PERSPECTIVA TAXONÔMICA E ECOLÓGICA DE SEUS
REPRESENTANTES**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Agrobiologia, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Agrobiologia**.

Orientador: Prof. Dr. Antônio Carlos Ferreira da Silva
Coorientadora: Prof^a. Dr^a. Daniela Guimarães Simão

Santa Maria, RS
2022

This study was financed in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Finance Code 001

Carvalho Vasconcellos, Vivian
Diversidade do óvulo e da semente em linhagens basais
de Poales: Uma perspectiva taxonômica e ecológica de seus
representantes / Vivian Carvalho Vasconcellos.- 2022.
48 p.; 30 cm

Orientador: Antonio Carlos Ferreira da Silva
Coorientadora: Daniela Guimarães Simão
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Santa
Maria, Centro de Ciências Naturais e Exatas, Programa de
Pós-Graduação em Agrobiologia, RS, 2022

1. Bromeliaceae 2. Rapateaceae 3. Typhaceae 4. Óvulos
5. Sementes I. Ferreira da Silva, Antonio Carlos II.
Guimarães Simão, Daniela III. Título.

sistema de geração automática de ficha catalográfica da usm. dados fornecidos pelo autor(a). sob supervisão da direção da divisão de processos técnicos da biblioteca central. biblioteca responsável paula schoenfeldt ratta cma 10/1728.

Declaro, VIVIAN CARVALHO VASCONCELLOS, para os devidos fins e sob as penas da lei, que a pesquisa constante neste trabalho de conclusão de curso (Dissertação) foi por mim elaborada e que as informações necessárias objeto de consulta em literatura e outras fontes estão devidamente referenciadas. Declaro, ainda, que este trabalho ou parte dele não foi apresentado anteriormente para obtenção de qualquer outro grau acadêmico, estando ciente de que a inveracidade da presente declaração poderá resultar na anulação da titulação pela Universidade, entre outras consequências legais.

Vivlan Carvalho Vasconcellos

**DIVERSIDADE DO ÓVULO E DA SEMENTE EM LINHAGENS BASAIS DE
POALES: UMA PERSPECTIVA TAXONÔMICA E ECOLÓGICA DE SEUS
REPRESENTANTES**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Agrobiologia, da Universidade Federal de Santa Maria (UFSM, RS), como requisito parcial para obtenção do título de **Mestre em Agrobiologia**.

Aprovado em 04/Abril/2022:

Antônio Carlos Ferreira da Silva

Antônio Carlos Ferreira da Silva, Dr. (UFSM)
(Presidente/Orientador)

Daniela Guimarães Simão

Daniela Guimarães Simão, Dr^a. (UFSM)
(Coorientadora)

Renato Aquino Záchia

Renato Aquino Záchia, Dr. (UFSM)

Alessandra Ike Coan

Alessandra Ike Coan, Dr^a. (UNESP, Campus Rio Claro)

Santa Maria, RS
2022

Agradecimentos

Primeiramente agradeço aos meus pais, Claudiomiro e Sibebe, pela vida e pela pessoa que me tornei. Aos meus avós, Genecy e José (*In memoriam*), e à minha madrinha Marlei (*In memoriam*), responsáveis por tudo o que sou hoje e o que ainda me tornarei, muito obrigada por todo amor e carinho.

Ao meu noivo, Daniel, obrigada por me apoiar em tudo, por todas as noites em claro enquanto eu estudava, por abrigar cada lágrima e cada sorriso e, principalmente, por ser meu pilar e meu maior incentivador. Nestes seis anos, acompanhaste boa parte da minha vida acadêmica e, com todo teu apoio e ajuda, concluímos mais esta etapa juntos.

Ao meu Orientador, Prof. Dr. Antonio Carlos Ferreira da Silva, com muito carinho agradeço lhe por tudo. Obrigada por segurar a minha mão com tanto empenho e confiança e por acreditar em mim.

À minha Coorientadora, Prof. Dr^a Daniela Guimarães Simão, obrigada por me ajudar a construir este trabalho com tanto empenho. Obrigada pelo carinho e apoio em momento difíceis, por acreditar em mim e pela amizade de sempre.

Agradeço à Marisa Abbad e à Prof^a. Dr^a Solange Bosio Tedesco pelo carinho, amizade e ajuda em todos esses anos de UFSM. À Leonice Ferreira, secretária do Programa de Pós-Graduação em Agrobiologia, obrigada pela ajuda de sempre.

Ao Kleber Resende Silva, agradeço por todo o conhecimento que trouxeste ao meu trabalho e por toda a ajuda que me deste nesse momento. Nunca esquecerei.

À Universidade Federal de Santa Maria, ao Programa de Pós-Graduação em Agrobiologia e, à Coordenação do PPG Agrobiologia, em nome da Prof^a. Dr. Maria Angélica Oliveira Linton, agradeço às oportunidades.

À CAPES agradeço ao apoio financeiro que me foi dado para construção deste trabalho.

Por fim, agradeço, com muito carinho, a todos que fizeram parte de minha vida acadêmica e, de alguma forma, me ajudaram a concluir mais esta etapa importante!

RESUMO

DIVERSIDADE DO ÓVULO E DA SEMENTE EM LINHAGENS BASAIS DE POALES: UMA PERSPECTIVA TAXONÔMICA E ECOLÓGICA DE SEUS REPRESENTANTES

AUTOR: Vivian Carvalho Vasconcellos
ORIENTADOR: Antonio Carlos Ferreira da Silva
COORIENTADORA: Daniela Guimarães Simão

Poales é formada por 14 famílias, dentre elas estão Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae, consideradas linhagens basais da ordem. Vários estudos corroboram a posição basal dessas três famílias, entretanto ainda existem lacunas a serem preenchidas a respeito da circunscrição dos táxons. Comparar os dados já conhecidos sobre o desenvolvimento e a estrutura do óvulo e da semente pode ajudar a elucidar algumas destas questões. Neste contexto, o objetivo principal deste trabalho foi analisar e comparar os caracteres estruturais do ovário, dos óvulos, sementes e frutos dentre os representantes das linhagens basais de Poales. Para isso, foram compilados dados de diversas referências bibliográficas, como, artigos científicos, livros, dissertações e teses. A bibliografia encontrada também foi utilizada para se conhecer a representatividade de gêneros estudados em cada família, bem como quantificar os estudos para cada uma delas. Os resultados mostram que as três famílias possuem óvulos crassinucelados, anátropos e bitegmentados, com a posição do ovário podendo variar entre súpero e ínfero. Em relação às sementes, os representantes de Bromeliaceae apresentam, em sua maioria, dispersão anemocórica, exceto em Bromelioideae, na qual a dispersão tende a ser zoocórica através dos frutos carnosos e das sementes com envoltório mucilaginoso. Rapateaceae possui dispersão anemocórica a curtas distâncias e com meios desconhecidos para as longas distâncias. Os representantes de Typhaceae apresentam dois tipos básicos de dispersão, conforme o gênero: anemocórica em *Typha* e hidrocórica em *Sparganium*. As espécies de Rapateaceae e Bromeliaceae compartilham características, como a presença dos nectários septais, corroborando em parte a posição basal das duas famílias. Além disto, ainda que os representantes de Typhaceae não compartilhem características além das já descritas para a ordem, sua posição basal poderia ser confirmada, juntamente com as outras duas famílias, pela presença de caracteres basais como a hidrocoria e o desenvolvimento de uma semente por flor. Em relação à representatividade dos estudos, as espécies de Bromeliaceae e Rapateaceae estão sendo mais investigadas do que aquelas de Typhaceae. Os estudos acerca da diversidade de óvulos e sementes são importantes para auxiliar na compreensão da filogenia destas famílias basais, como também, na conservação da biodiversidade brasileira, tendo em vista a quantidade de espécies endêmicas encontradas em nosso país.

Palavras-chave: Bromeliaceae. Rapateaceae. Typhaceae. Óvulo. Semente.

ABSTRACT
DIVERSITY OF THE OVULE AND SEED IN BASAL LINEAGES OF POALES: A TAXONOMIC AND ECOLOGICAL PERSPECTIVE OF THEIR REPRESENTATIVES

AUTHOR: Vivian Carvalho Vasconcellos
ADVISOR: Antonio Carlos Ferreira da Silva
CO-ADVISOR: Daniela Guimarães Simão

Poales is formed by 14 families, among them are Bromeliaceae, Rapateaceae and Typhaceae, which appear as basal lineages of the order. Several studies corroborate the basal position of these three families, however, there are still gaps to be filled regarding the circumscription of the taxa. Comparing already known data on ovule and seed development and structure can help elucidate some of these questions. In this context, the main objective of this work was to present data comparatively on structural characteristics of the ovary, ovules, seeds, and fruits of representatives of the basal lineages of Poales. For this, data from several bibliographic references were compiled, such as scientific papers, books, dissertations, and theses. The references found were also used to know the representativeness of the studied genus in each family quantitatively compare how much was studied among them. The results show that the three families have crassinucellate, anatropous, and bitegmic ovules, with the position of the ovary varying between superior and inferior. Concerning seeds, Bromeliaceae presents mostly anemochoric dispersion, however, in Bromelioideae the dispersion tends to be zoochoric through fleshy fruits and seeds with mucilaginous envelope. Rapateaceae has anemochoric dispersion over short distances and unknown means over long distances. Representatives of Typhaceae present two basic types of dispersion: anemochoric in *Typha* and hydrochoric in *Sparganium*. Rapateaceae and Bromeliaceae share characteristics, such as the presence of septal nectaries, partly corroborating their basal position. In addition, although the representatives of Typhaceae do not share characteristics other than those already described for the order, their basal position could be confirmed, along with the other two families, by the presence of basal characters such as hydrochory and the development of one seed per flower. Regarding the representative of the studies, the species of Bromeliaceae and Rapateaceae are being investigated more than those of Typhaceae. Studies on the diversity of ovules and seeds are important to understanding the phylogeny of these basal families, as well as in the conservation of Brazilian biodiversity, given the high number of endemic species found in our country.

Keywords: Bromeliaceae. Rapateaceae. Typhaceae. Ovule. Seed.

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Considerações taxonômicas das famílias Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae.....	16
Tabela 2 - Características estruturais do ovário nos representantes de Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae.....	25
Tabela 3 - Características estruturais dos óvulos nos representantes de Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae.....	26
Tabela 4 - Características morfológicas e anatômicas dos frutos nos representantes de Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae.....	29
Tabela 5 - Características morfológicas e anatômicas das sementes dos representantes de Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae.....	32
Tabela 6 - Representatividade dos estudos relacionados à ovário, óvulo, fruto, sementes e dispersão em Rapateaceae.....	36
Tabela 7 - Representatividade dos estudos relacionados à ovário, óvulo, fruto, sementes e dispersão em Typhaceae.....	37
Tabela 8 - Representatividade dos estudos relacionados à ovário, óvulo, fruto, sementes e dispersão em Bromeliaceae.....	38

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO.....	10
2	MATERIAL E MÉTODOS.....	13
3	RESULTADOS E DISCUSSÃO.....	14
3.1	CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES.....	14
3.2	CARACTERÍSTICAS ESTRUTURAIS DO ÓVULO E DESENVOLVIMENTO DE SEMENTES NOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES.....	20
3.3	RELAÇÃO DOS TEGUMENTOS NO DESENVOLVIMENTO DO APÊNDICE CALAZAL NOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES.....	23
3.4	A POSIÇÃO DO OVÁRIO E A SUA RELAÇÃO COM A FORMAÇÃO DOS TIPOS DE FRUTO NOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES.....	27
3.5	ESTRATÉGIAS DE DISPERSÃO NOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES.....	30
3.6	REPRESENTATIVIDADE DOS ESTUDOS E ASPECTOS DA DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES.....	33
4	CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	40
	REFERÊNCIAS.....	41

1 INTRODUÇÃO

Poales é reconhecida como a maior ordem do clado das Commelinídeas e também das monocotiledôneas (APG IV, 2016). Compreende 18.875 espécies que estão distribuídas em 14 famílias, representando um terço de todas as monocotiledôneas espalhadas pelo mundo (GIVNISH et al., 2010; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2014; STEVENS, 2022) e, também, a maior parte da diversidade das angiospermas e monocotiledôneas (ALVES et al., 2015). As famílias de Poales estão organizadas nos seguintes clados: Cyperids (Cyperaceae, Juncaceae e Thurniacaceae), Xyrids (Mayacaecae, Xyridaceae, Eriocaulaceae), Restids (Restionaceae) e Gramminids (Poaceae, Ecdeiocolaceae, Joinvilleaceae e Flagellariaceae), além das linhagens basais (Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae) não incluídas em nenhum dos clados acima (GIVNISH et al., 2010; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2014).

Com relação as famílias Typhaceae, Bromeliaceae e Rapateaceae, os estudos filogenéticos, a partir de dados moleculares, as situam como linhagens basais, ou seja, seriam os primeiros grupos irmãos das quais as demais Poales divergiram (GIVNISH et al. 2010; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2014; HOCHBACH et al., 2018), sendo o ovário súpero e tricarpelar, além da presença de óvulo bitegumentado, as únicas características compartilhadas na ordem (APPEL e BAYER, 1998; BALSEV, 1998; BAYER e APPEL, 1998; SMITH e TILL, 1998; KRAL, 1998; KUBIZKI, 1998; LINDER et al., 1998; STEVENSON, 1998; STUTZEL, 1998) Outros estudos prévios também corroboram esta posição, como por exemplo, Bremer (2002) que apresenta dados paleontológicos relacionados ao ambiente durante o período Cretáceo e as similaridades entre Bromeliaceae e Rapateaceae em termos de divergência inicial. Givnish et al. (2004), em seus estudos, com dados moleculares filogenéticos, mostram as duas famílias destas linhagens basais, Bromeliaceae e Rapateaceae, sendo a base mais próxima da divergência das demais Poales. Apesar do estudo posterior de Givnish et al. (2010) propor a posição basal das três famílias dentro da ordem, ainda não estão definidas quais características morfológicas são consideradas como plesiomórficas (ALVES et al., 2015).

Dentre as três famílias das linhagens basais de Poales, Bromeliaceae é a mais diversa em relação ao número de espécies, com 82 gêneros e 3.715 espécies (GOUDA e BUTCHER, 2022). A família ocorre principalmente em regiões tropicais e subtropicais da América, com exceção de *Pitcairnia feliciana*, nativa do oeste da África

(SMITH e DOWNS, 1974). O Brasil é o país com o maior número de espécies da família, sendo bem representada nos biomas Cerrado e Mata Atlântica (FORZZA et al., 2020). Suas espécies apresentam diferentes formas de vida, podendo ser epífitas, terrícolas ou rupícolas, ocupando assim diferentes substratos (SMITH e DOWNS, 1974; BENZING, 2000). Do ponto de vista filogenético as bromélias estão atualmente agrupadas em oito subfamílias: Bromelioideae, Tillandsioideae, Pitcairnioideae, Navioideae, Puyoideae, Brocchinioideae, Hechtioideae e Lindmanioideae (GIVNISH et al., 2007; 2011). Em relação aos dados embriológicos da família, o óvulo de seus representantes é descrito como anátropo, bitegumentado e crassinucelado, com placentação axial (JOHRI et al., 1992; SAJO, 2004a, b; FAGUNDES e MARIATH, 2014; SILVA et al., 2020; DE OLIVEIRA et al., 2020). Ainda em relação aos caracteres do óvulo, o número de camadas celulares na epiderme nucelar é variável entre os gêneros e o canal micropilar pode ser formado por um ou ambos os tegumentos (SAJO, 2004a). Na família ainda se observa variação na posição do ovário (súpero, semi ínfero ou ínfero), no tipo de fruto (cápsula ou baga) e na morfologia da semente (plumosa, alada ou mucilagínosa), que também é variável entre os gêneros em proporção de endosperma e no tamanho dos embriões (SMITH e DOWNS, 1974; REITZ, 1983; SMITH e TILL, 1998; BENZING, 2000; MAGALHÃES e MARIATH, 2012; SILVA et al. 2020). Em comparação com as demais Poales, a presença de ovário ínfero e frutos em bagas é observada apenas em parte dos representantes de Bromeliaceae (APPEL e BAYER, 1998; BALSEV, 1998; BAYER e APPEL, 1998; SMITH e TILL, 1998; KRAL, 1998; KUBIZKI, 1998; LINDER et al., 1998; STEVENSON, 1998; STUTZEL, 1998).

Rapateaceae, com 16 gêneros e, aproximadamente, 100 espécies (GIVNISH et al., 2000; 2004), é uma família que possui seu centro de diversidade no Planalto das Guianas, de distribuição quase exclusiva da região tropical da América do Sul, com exceção do gênero *Maschalocephalus*, de ocorrência africana (GIVNISH et al., 2000; STEVENSON et al., 1998). No Brasil, seus representantes são encontrados nos biomas Amazônia, Cerrado, Mata Atlântica e Caatinga (MONTEIRO, 2015). As espécies apresentam, assim como em Bromeliaceae, flores com ovário súpero, trilocular e sincárpico, com um ou vários óvulos anátropos, bitegumentados e crassinucelados, de placentação geralmente basal (VENTURELLI e BOUMAN, 1988; JOHRI et al., 1992; ORIANI e SCATENA, 2013). Os frutos são do tipo cápsula, contendo sementes de formatos variáveis entre as três subfamílias

(Saxofridericioideae, Monotremoideae e Rapateoideae), sendo Saxofridericioideae aquela com maior diversidade nesse aspecto (GIVNISH et al., 2004), além de um abundante endosperma, do tipo amiláceo (HEYWOOD et al., 1978).

Já os representantes de Typhaceae estão distribuídos em apenas dois gêneros, *Sparganium*, com cerca de 14 espécies, e *Typha*, com 8 a 13 espécies (KUBITZKI, 1998; SULMAN et al., 2013, STEVENS, 2022). Ambos ocorrem em ambientes pantanosos ou alagados, sendo *Sparganium* restrito ao Hemisfério Norte (SULMAN et al., 2013) e *Typha* de distribuição mais ampla (ZHOU et al., 2018). As espécies da família apresentam flores estaminadas e carpeladas numa mesma inflorescência (KUBITZKI, 1998). Considerando as flores carpeladas, observa-se somente um óvulo em cada lóculo, de placentação central (KUBITZKI, 1998). Ainda em relação ao óvulo, este também é do tipo anátropo, crassinucelado e bitegmentado, como nas outras duas famílias basais de Poales, porém, difere destas pela micrópila constituída apenas pelo tegumento interno (JOHRI et al., 1992). Os frutos são folículos, no caso de *Typha* (WATSON e DALLWITZ, 1992), pequenos e parecidos com aquênios antes da deiscência e, no caso de *Sparganium*, são drupas de pericarpo esponjoso (KUBITZKI, 1998; DE CARVALHO et al., 2014). As sementes apresentam endosperma de consistência amilácea, com um embrião estreito e cilíndrico (JOHRI et al., 1992; KUBITZKI, 1998; DE CARVALHO et al., 2014).

Importante mencionar vários estudos importantes relacionados à descrição da ontogenia e desenvolvimento dos órgãos reprodutivos, com foco nos ovários, óvulos e sementes e, também, em aspectos da filogenia de Bromeliaceae (SAJO et al., 2004a, b; FAGUNDES e MARIATH, 2014; DE OLIVEIRA et al., 2016; 2020; KUHN et al., 2020; SILVA et al., 2020), Rapateaceae (VENTURELLI e BOUMAN; 1988; ORIANI e SCATENA, 2013; FERRARI e ORIANI, 2016; KOBLOVA et al., 2022) e Typhaceae (SULMAN et al., 2013). Mesmo existindo trabalhos recentes e relevantes para as famílias basais, ainda são necessários mais estudos para elucidar os problemas de circunscrição, especialmente para a taxonomia e filogenia de gêneros e espécies de Bromeliaceae, bem como sobre a posição de cada uma das famílias basais na ordem Poales.

Para melhor compreender e contribuir para a elucidação de algumas questões acerca da circunscrição das famílias Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae, a proposta deste trabalho foi analisar e explorar, de forma comparativa, os dados embriológicos disponíveis na literatura para estas três famílias das linhagens basais

de Poales. Os caracteres embriológicos foram discutidos no contexto taxonômico e ecológico, este último, em especial, sobre a dispersão dos frutos e sementes.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Para o trabalho, realizou-se uma revisão da literatura nas bases de dados do Portal Periódicos da CAPES, SciELO e Google Scholar. A plataforma Research Gate também foi utilizada para a busca, assim como o catálogo de teses e dissertações da CAPES.

A pesquisa foi feita nos campos título, resumo e palavras-chave, usando os termos: Ovule, Seed, Development, Embriology ou Óvulo, Semente, Desenvolvimento e Embriologia. Os termos anteriormente mencionados foram pesquisados separadamente, seguidos de Bromeliaceae, Typhaceae e/ou Rapateaceae. Nas pesquisas, utilizamos tanto termos em inglês como em português para maior abrangência dos resultados. Além de artigos científicos, também foram incluídos na pesquisa, trabalhos de conclusão de curso, como dissertações e teses.

Livros clássicos na área de taxonomia e embriologia de angiospermas, em especial das monocotiledôneas (JOHRI et al., 1992; KUBITZKI et al., 1998) também foram consultados.

A conferência do número de espécies e gêneros para cada uma das famílias foi feita utilizando-se os sites The Plant List (PAGE, 2016) e Encyclopaedia of Bromeliads (GOUDA e BUTCHER, 2022), sendo o último exclusivo para Bromeliaceae. Nesta conferência numérica foram contabilizados apenas os nomes válidos dos táxons.

O site Angiosperm Phylogeny Website (STEVENS, 2022) também foi utilizado para complementação da consulta de características morfológicas e embriológicas, números de gêneros e espécies, distribuição geográfica, bem como indicações de referências bibliográficas. A distribuição geográfica dos gêneros foi consultada nos diversos artigos e o endemismo dos gêneros brasileiros foi conferido no site Flora do Brasil 2020 (FLORA DO BRASIL, 2020).

A filogenia utilizada para a ordem Poales está de acordo com APG IV (2016), Givnish et al. (2010) e Bouchenak-Khelladi et al. (2014). Em Bromeliaceae, a filogenia é descrita segundo Smith e Downs (1974, 1977, 1979), Givnish et al. (2011) e Gouda e Butcher (2022). Já para Rapateaceae foram utilizados os trabalhos de Givnish et al.

(2004, 2010) e Bouchenack-Kehlladi et al. (2014), e para Typhaceae, o de Sulman et al. (2013).

Os resultados encontrados para as três famílias foram organizados em tabelas de acordo com o conteúdo, sendo que todos os dados foram referenciados no rodapé das mesmas. Os temas das tabelas também foram utilizados para nortear os tópicos abordados ao longo dos resultados e discussão.

3 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 CONSIDERAÇÕES TAXONÔMICAS DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES

A distribuição dos gêneros das famílias basais está organizada na Tabela 1, associada às subfamílias e tribos, quando se aplicar – por exemplo Bromeliaceae (subfamílias) e Rapateaceae (subfamílias e tribos). As bromélias estão distribuídas em oito subfamílias (GIVNISH et al., 2011), sendo que no Brasil ocorrem espécies de três subfamílias: Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae, com pelo menos 32 gêneros endêmicos (Tabela 1). Contudo, mesmo com esta divisão atual sendo aceita por muitos pesquisadores, a taxonomia de Bromeliaceae vem sofrendo modificações ao longo dos anos, na delimitação de espécies e até mesmo de alguns gêneros, especialmente em algumas subfamílias, como em Bromelioideae e Tillandsioideae (Tabela 1) (PALMA-SILVA et al., 2016; GOUDA e BUTCHER, 2022). De acordo com Smith e Donoghue (2008) e Maia et al. (2012), estas modificações vêm sendo atribuídas à ampla variação nos caracteres morfológicos que a família apresenta. *Vriesia*, da subfamília Tillandsioideae, teve recentemente espécies realocadas em diferentes gêneros embora mantidos na mesma subfamília (Tabela 1, gêneros em negrito na subfamília Tillandsioideae) (GOUDA e BUTCHER, 2022). A subfamília Bromelioideae também vem sofrendo alterações constantes no número de gêneros e espécies (Tabela 1, gêneros em negrito) (GOUDA e BUTCHER, 2022).

Os representantes de Rapateaceae estão agrupados em três subfamílias e cinco tribos (GIVNISH et al., 2000; 2004; MONTEIRO, 2015). Dos 16 gêneros, oito são encontrados no Brasil, principalmente na região amazônica (GIVNISH et al., 2000; 2004; MONTEIRO, 2015), não apresentando representantes endêmicos no país (MONTEIRO, 2015). A família apresenta classificação intrafamiliar bem definida,

embora sua posição dentro de Poales ainda não esteja claramente estabelecida (ALVES et al., 2015). Rapateaceae aparece no mesmo ramo de divergência de Typhaceae e Bromeliaceae, sendo essas as três famílias que mais cedo divergiram dentro da ordem, conforme estudos realizados até o momento (BREMER, 2002; GIVNISH et al., 2004; 2010). Corroborando a indefinição na classificação da família dentro da ordem, segundo Stevenson et al. (1998), a família compartilha características anatômicas, embriológicas e palinológicas com Eriocaulaceae, Mayacaceae e Xyridaceae, mas não pode ser considerada parte do clado das “Xyrids”.

E por fim, Typhaceae, que já foi considerada uma família monogenérica com o gênero *Typha* (APG II, 2003). Posteriormente, *Sparganium* foi incluído na família (APG III, 2009), o qual estava na extinta família monotípica Sparganiaceae. Em Typhaceae, somente *Typha* apresenta representantes brasileiros, destes nenhum é endêmico, sendo que das 13 espécies reconhecidas atualmente, apenas três ocorrem no país, a saber, *Typha latifolia* L., *Typha domingensis* Pers. e *Typha angustifolia* L. (FLORA DO BRASIL, 2020). Dado o caráter cosmopolita do gênero, suas espécies estão amplamente distribuídas pelos continentes, estando presente de regiões temperadas às tropicais (STEVENS, 2022; ZHOU et al., 2018), exceto nas regiões de Madagascar, Malásia e em regiões mais quentes das Américas (WATSON e DALLWITZ, 1992).

A filogenia proposta por Givnish et al. (2010, 2018) de que Bromeliaceae, Typhaceae e Rapateaceae são linhagens divergentes sucessivas, formando uma linhagem basal em Poales, também é amplamente aceita. Embora haja estudos relatando a posição de linhagem basal compartilhada entre as três famílias (GIVNISH et al., 2004; BOUCHENACK-KHELLADI et al., 2014), os sistemas filogenéticos ainda não estão claramente definidos, já que existem ainda posições diferentes para as três famílias nos cladogramas encontrados (BREMER, 2002; LINDER e RUDALL, 2005; GIVNISH et al., 2010, 2018; BOUCHENACK-KHELLADI, 2014). Estas informações levantam questionamentos quanto às características estudadas que são compartilhadas entre elas e também da possível existência de eventos de homoplasia.

Tabela 1. Considerações taxonômicas das famílias Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae

Família	Subfamília	Tribo	Gênero (spp.)
			* <i>Nidularium</i> (47)
			* <i>Wittrockia</i> (20) (7)
			# <i>Neoregelia</i> (123) (113)
			* <i>Canistropsis</i> (12) (11)
			* <i>Eduandrea</i> (1)
			# <i>Aechmea</i> (224)
			* <i>Quesnelia</i> (22) (23)
			* <i>Edmuntoa</i> (3)
			* <i>Orthophytum</i> (67)
			# <i>Billbergia</i> (63)
			* <i>Lymania</i> (9) (10)
			# <i>Araeococcus</i> (9) (8)
			* <i>Canistrum</i> (21) (13)
			# <i>Hohenbergia</i> (49) (52)
			// <i>Hohenbergiopsis</i> (1)
			* <i>Lapanthus</i> (2)
			* <i>Cryptanthus</i> (60)
			* <i>Neoglaziovia</i> (3)
			* <i>Portea</i> (9) (8)
			# <i>Ananas</i> (6) (3)
			// <i>Androlepis</i> (2) (3)
			# <i>Disteganthus</i> (3) (4)
			* <i>Fernseea</i> (2)
			// <i>Fascicularia</i> (1)
			// <i>Ochagavia</i> (4)
			# <i>Ronnbergia</i> (11) (22)
			# <i>Bromelia</i> (70)
			// <i>Greigia</i> (35) (36)
			# <i>Acanthostachys</i> (2) (3)
			* <i>Forzzaea</i> (7)
			* <i>Hoplocryptanthus</i> (9)
			! <i>Hylaeaicum</i> (12)
			* <i>Karawata</i> (7)
Bromeliaceae Givnish et al. (2011)	Bromelioideae		

	<p><i>Pseudaechmea</i> (1) *<i>Pseudaraeococcus</i> (6) *<i>Rokautskyia</i> (14) *<i>Sincoraea</i> (11) !<i>Karenakanthus</i> (1) !<i>Siqueiranthus</i> (1) !<i>Orthocryptanthus</i> (3)</p>
	<p>#<i>Puya</i> (225) (227)</p>
Puyoideae 1 gen/225 spp	<p>#<i>Dyckia</i> (175) (178) *<i>Encholirium</i> (25) (38) #<i>Deuterocohnia</i> (18) (16) #<i>Fosterella</i> (34) #<i>Pitcairnia</i> (409)</p>
Pitcairnioideae 5 gen/642 spp	<p>#<i>Navia</i> (94) !<i>Brewcaria</i> (6) //<i>Sequencia</i> (1) *<i>Cottendorfia</i> (1) #<i>Steyerbromelia</i> (6) (9)</p>
Navioideae 5 gen/107 spp	<p>//<i>Hechtia</i> (78) (84)</p>
Hechtioideae 1 gen/78 spp	<p>#<i>Tillandsia</i> (746) (764) #<i>Racinaea</i> (79) (82) #<i>Vriesea</i> (331) (231) #<i>Guzmania</i> (215) #<i>Mezobromelia</i> (8) (6)</p>

Tillandsioideae
9-21 gen/1.500 spp

#*Werauhia* (92) **(95)**
 Alcantarea* (1) **(47)
 #*Catopsis* (21) **(13)**
 //*Glomeropitcairnia* (2)
 #*Goudaea* (2)
 //*Gregbrownia* (4)
 //*Jagrantia* (1)
 //*Josemania* (5)
 #*Lemeltonia* (7)
 #*Lutheria* (4)
 **Stigmatodon* (22)
 #*Wallisia* (5)
 **Waltillia* (2)
 //*Zizkaea* (1)
 !*Barfussia* (5)
 !*Cipuroopsis* (3)

Lindmanioideae
1-2 gen/43 spp

#*Lindmania* (39)
 #*Connellia* (6)

Brocchinioideae
1 gen/20 spp

#*Brocchnia* (20)

		Stegolepidieae	# <i>Stegolepis</i> (33) // <i>Amphiphyllum</i> (1) # <i>Epidryos</i> (3)
Rapateaceae Givnish et al. 2004	Saxofridericioideae 9 gen/54 spp	Schoenocephalieae	# <i>Schoenocephalum</i> (4) // <i>Guacamaya</i> (1) // <i>Kunhardtia</i> (2)
		Saxofridericiae	# <i>Saxofridericia</i> (8) // <i>Marahuacea</i> (1) // <i>Phelpsiella</i> (1)
	Monotremoideae 4 gen/8 spp	Monotremeae	# <i>Monotrema</i> (5) // <i>Potarophytum</i> (1) // <i>Windsorina</i> (1) // <i>Maschalocephalus</i> (1)
	Rapateoideae 3 gen/21 spp	Rapateeae	# <i>Rapatea</i> (22) (9) # <i>Cephalostemon</i> (5) # <i>Spathanthus</i> (3) # <i>Duckea</i> (3)
Typhaceae 2 gen/25 spp			# <i>Typha</i> (8-13) ! <i>Sparganium</i> (14)

*, gênero endêmico do Brasil; #, gênero encontrado no Brasil; //, gênero sem ocorrência no Brasil; !, não foram encontradas informações sobre a ocorrência do gênero no Brasil. Números em negrito: referenciados a partir de Stevens (2022); Gêneros e números em negrito para Bromeliaceae: atualizados a partir de Gouda; Butcher (2022). Referências: Chase et al. (2006), Givnish et al. (2007, 2010), Page (2016), Zhou et al. (2018), APG Web (STEVENS, 2022), World Flora Online (2022).

3.2 CARACTERES ESTRUTURAIS DO ÓVULO E DESENVOLVIMENTO DE SEMENTES NOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES

As espécies de Bromeliaceae são reconhecidas por apresentarem características florais como flores trímeras, com três carpelos fusionados entre si e numerosos óvulos por carpelo (Tabela 2). Os óvulos em Bromeliaceae, geralmente, estão presentes em grande número (Tabela 2), porém, os representantes de Brocchioideae apresentam somente dois óvulos por lóculo, característica considerada plesiomórfica para a família (FAGUNDES e MARIATH, 2010). Segundo Silva et al. (2020), a presença de muitos óvulos por lóculo em representantes de Bromeliaceae estaria diretamente relacionada ao pequeno tamanho dos óvulos encontrados na maioria dos representantes da família. Vale ressaltar que esses autores relacionaram o tamanho e a disposição dos óvulos, além da presença e o comprimento dos apêndices calazais com o tamanho e desenvolvimento das sementes em representantes de Bromelioideae com frutos carnosos. Desta forma, os autores constataram que espécies com óvulos numerosos e pequenos, inseridos subapicalmente a centralmente no ovário, apresentando ou não apêndices calazais curtos, formam sementes numerosas e distribuídas radialmente no lóculo. Já as espécies com óvulos maiores e pouco numerosos, que se distribuem na porção apical do ovário, com apêndices calazais longos formam poucas sementes que crescem em direção à base do ovário/fruto (SILVA et al., 2020). Essa relação não ocorre em outras subfamílias de Bromeliaceae, que por sua vez, apresentam sementes plumosas ou achatadas e frutos do tipo cápsula, já que outros mecanismos ontogenéticos estão envolvidos (SILVA et al., 2020). Nos demais representantes de Poales, que não fazem parte das linhagens basais, as inflorescências geralmente são condensadas e em grande número, produzindo, geralmente uma única semente por fruto (APPEL e BAYER, 1998; BALSEV, 1998; BAYER e APPEL, 1998; SMITH e TILL, 1998; KRAL, 1998; KUBIZKI, 1998; LINDER et al., 1998; STEVENSON, 1998; STUTZEL, 1998), enquanto que em Bromeliaceae, como já relatado, são raros os gêneros com estas características. Outra característica importante é a presença do obturador funicular nos óvulos dos representantes de Bromeliaceae e Rapateaceae, sendo extremamente rara nas demais famílias de Poales (APPEL e BAYER, 1998; BALSEV, 1998; BAYER e APPEL, 1998; SMITH e TILL, 1998; KRAL, 1998; KUBIZKI, 1998; LINDER et al., 1998; STEVENSON, 1998; STUTZEL, 1998).

Considerando o número de sementes produzidas pelas espécies da família é muito variável, o que já foi destacado por autores como Smith e Downs (1974) e Benzing (2000). Sabendo que, provavelmente, exista diferença significativa nas taxas de mortalidade dos óvulos entre os táxons de Bromeliaceae, Harper (1967) sugere que o número de sementes produzidas é um fator importante na condução da estratégia reprodutiva das angiospermas, sejam elas pequenas ou grandes, porém, pouco explorado. Não somente a curvatura dos óvulos, mas também o número destes por lóculo, podem estar relacionados à estrutura apresentada pelo gineceu e aos mecanismos de reprodução das espécies, assim no processo de fecundação e na dispersão das sementes, como demonstrado por Nardi et al. (2015) em espécies de Xyridaceae.

Typhaceae apresenta um grande número de flores carpeladas por inflorescência (KUBITZKI, 1998). Nestas flores, o gineceu é considerado pseudomonômero (Tabela 2), ou seja, na formação do primórdio do gineceu, dois ou raramente três carpelos iniciam o desenvolvimento, mas ao final somente um carpelo, com apenas um óvulo, é fértil (PEDERSOLI, 2017). Embora apenas se forme uma semente por flor, Kubitzki (1998) ressalta que uma inflorescência de *Typha latifolia* pode produzir cerca de 220.000 sementes enquanto *T. domingensis* produziria cerca de 682.000, devido ao grande número de flores por inflorescência, ainda que estas estruturas tenham sido condensadas durante o processo evolutivo.

As flores em Rapateaceae também seguem o padrão das flores trímeras de Bromeliaceae (Tabela 2), com um número menor de óvulos por lóculo que varia entre os gêneros, exceto em *Stegolepis* que pode apresentar inúmeros óvulos (ORIANI e SCATENA, 2013). Na família, um ou dois carpelos geralmente não se desenvolvem, restando somente um fértil por flor (Tabela 2). Entretanto, a dificuldade causada pela diminuição dos carpelos pode ser suprida, por exemplo, por um aumento na quantidade de flores e a condensação as inflorescências, como ocorre em Typhaceae (KUBITZKI, 1998).

Ainda assim, Fagundes e Mariath (2014) consideraram que a presença de poucos óvulos por lóculo pode ser uma característica plesiomórfica dentro de Bromeliaceae e também de Poales. Corroborando este relato, *Brocchinia*, considerado o gênero de divergência inicial de Bromeliaceae (GIVNISH et al., 2004), possui dois a três óvulos por lóculo (FAGUNDES e MARIATH, 2014; STEVENS, 2022). Em Rapateaceae o número reduzido de óvulos também é observado, porém, com mais

frequência em comparação à Bromeliaceae (Tabela 2). A subfamília que mais cedo divergiu em Rapateaceae, Rapateoideae (GIVNISH et al., 2004), possui um ou dois óvulos por lóculo, seguida de Monotremoideae com somente um óvulo por lóculo (Tabela 2). Typhaceae, com somente um lóculo fértil, desenvolve somente uma semente por flor pistilada (KUBITZKI, 1998). A produção de sementes grandes leva a uma diminuição na quantidade das mesmas quando comparada às espécies que produzem sementes pequenas, como em *Acanthostachys strobilacea* e nas espécies de *Bromelia* e *Cryptanthus*, que são produtoras de sementes grandes com número inferior à cem sementes por indivíduo (SMITH e DOWNS, 1974). A quantidade de sementes produzidas pelos representantes de cada família está também relacionada à dispersão e distribuição geográfica destes táxons: sementes maiores tendem a ser mais pesadas, necessitando assim de um animal dispersor para longas distâncias, enquanto que, sementes menores e mais leves são facilmente transportadas pelo vento.

Dentro do grupo basal de Poales, os nectários septais foram descritos para Bromeliaceae e Rapateaceae, sustentando a posição basal das duas famílias pela presença de estruturas secretoras (Tabela 1) (GIVNISH et al., 2000; SAJO et al., 2004a; LINDER e RUDALL, 2005). Estas estruturas não são necessariamente homólogas, acredita-se que possivelmente seja um caso de paralelismo (FERRARI e ORIANI, 2016; KOBLOVA et al., 2022). Nas demais monocotiledôneas, os nectários são muito comuns, apesar de terem sido perdidos muitas vezes durante o processo evolutivo das angiospermas (RUDALL, 2002; RUDALL et al., 2003; SAJO, 2004b, LINDER e RUDALL, 2005). Acredita-se que estas estruturas foram perdidas pelo menos três vezes durante a evolução dos representantes de Commelinales, tendo ressurgido duas vezes, em Bromeliaceae e Rapateaceae, e novamente perdidos na linhagem que leva à Typhaceae e às demais famílias de Poales (GIVNISH et al., 1999; 2000, SMETS et al., 2000, LINDER e RUDALL, 2005). Ainda que os nectários sejam facilmente encontrados em representantes de Bromeliaceae (SAJO et al., 2004a), em Rapateaceae foram descritos em *Spathanthus* (VENTURELLI e BOUMAN, 1988) e também em todos os gêneros da tribo Schoenocephalieae (GIVNISH et al., 2004; BERRY, 2004).

3.3 A RELAÇÃO DOS TEGUMENTOS NO DESENVOLVIMENTO DO APÊNDICE CALAZAL NOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES

As três famílias compartilham da condição de representantes com óvulos crassinucelados e anátropos (Tabelas 2 e 3). Nas angiospermas em geral, desde o surgimento do primórdio do óvulo, inicia-se o desenvolvimento dos tegumentos e também a curvatura dos óvulos (BOUMAN, 1984). Neste processo, as células do primórdio se dividem de modo a formar, no caso das Poales basais (Tabela 3) e de outras monocotiledôneas, dois tegumentos, caracterizando a condição de óvulos bitegmentados, considerada uma plesiomorfia dentro da ordem (ENDRESS, 2011b). Apesar de compartilharem a condição bitegmentada, a maioria dos representantes das demais famílias da ordem possui óvulos ortótropos e tenuinucelados, enquanto que nas famílias aqui estudadas, como já relatado, os óvulos são anátropos e crassinucelados, o que poderia, possivelmente, corroborar a condição delas como linhagens basais de Poales (APPEL e BAYER, 1998; BALSEV, 1998; BAYER e APPEL, 1998; SMITH e TILL, 1998; KRAL, 1998; KUBIZKI, 1998; LINDER et al., 1998; STEVENSON, 1998; STUTZEL, 1998).

O tegumento externo nos representantes destas famílias é variável em número de camadas (Tabela 3). Em algumas espécies, como na subfamília Bromelioideae, as camadas de células do tegumento externo se tornam mucilaginosas, com polissacarídeos na semente madura, formando uma sarcotesta (SILVA et al., 2020), que por sua vez participa da formação da polpa dos frutos carnosos (SILVA e SCATENA, 2011; SILVA et al., 2020). Nas outras subfamílias, as sementes não são mucilaginosas, destacando-se as de Tillandsioideae, nas quais as células da testa se alongam e se fragmentam formando tricomas longos que auxiliam em sua dispersão (PALACÍ et al., 2004; MAGALHÃES e MARIATH, 2012). Importante mencionar que a presença do apêndice calazal é reportada somente para alguns representantes das famílias Bromeliaceae e Rapateaceae, dentro das linhagens basais de Poales (Tabela 3). O apêndice calazal é uma estrutura de grande variação morfológica, que pode ou não estar presente entre as espécies de Bromeliaceae (MENDES et al., 2014; FAGUNDES e MARIATH, 2014; MARTINS, 2016; KUHN et al., 2020; SILVA et al., 2020). Além desta variação interespecífica, também podem existir diferenças quanto à presença e o tipo de apêndice (formato e estrutura), em diferentes populações, como relatado por Fagundes e Mariath (2014) em *Billbergia nutans*. Corroborando com estas

divergências, Smith e Downs (1974) já ressaltavam que esta estrutura não pode ser considerada decisiva na taxonomia dos gêneros de Bromeliaceae. A origem desta estrutura ocorre através do alongamento das células subdérmicas do óvulo em Bromeliaceae (MENDES et al., 2014; FAGUNDES e MARIATH; 2014, MARTINS, 2016, DE FREITAS, 2017), embora já tenha sido descrita como originária de células dérmicas e subdérmicas (SAJO et al., 2004a). Nas Bromeliaceae que possuem sementes com apêndice calazal é comum a presença de um único apêndice; destaca-se o gênero *Catopsis* da subfamília Tillandsioideae com apêndices múltiplos – estruturas que se assemelham a tricomas – com origem dérmica e subdérmica, sendo considerada uma apomorfia deste gênero (PALACÍ et al., 2004; SAJO et al., 2004a; KUHN et al., 2016). Com relação à origem dos apêndices calazais de Bromeliaceae, Silva et al. (2020) discutem que aqueles mucilaginosos encontrados nas sementes de Bromelioideae são homólogos aos apêndices calazais encontrados em Tillandsioideae, exceto em *Catopsis*. No caso de Rapateaceae, a origem do apêndice calazal acontece por meio de divisões periclinais que ocorrem na epiderme dos óvulos (VENTURELLI E BOUMANN, 1988). Dada a discrepância intrafamiliar em Bromeliaceae, bem como entre as duas famílias, o apêndice calazal não pode ser considerado como uma sinapomorfia que corrobore a posição basal das duas famílias, entretanto, demonstra a necessidade de maior investigação na ontogenia destas estruturas em seus representantes.

O tegumento interno das famílias estudadas é, em geral, composto por duas camadas de células (Tabela 3), condição considerada ancestral não só nas Poales, mas também nas demais monocotiledôneas (ENDRESS, 2011). Um estudo sobre as tendências evolutivas do ovário e dos óvulos nos representantes de Bromeliaceae relatando a presença de tegumento interno com mais de uma camada em algumas linhagens de Tillandsioide corrobora com a hipótese de transição desta ancestralidade (KUHN et al., 2020).

Tabela 2- Características estruturais do ovário nos representantes de Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae.

Características	Bromeliaceae	Rapateaceae	Typhaceae
Posição do ovário	Súpero ou Ífero ¹	Súpero ⁵	Súpero ⁷
Número de carpelos	3 _{1,8}	3 ₅	1 carpelo fértil, com menos frequência, 2 ou 3 ⁷
Número de óvulos por lóculo	15-20 ¹	01-08 ⁵	01 ^{3,7}
Fusão dos carpelos	Sincárpicos ²	Sincárpicos ⁵	Sincárpicos (caso existam mais de 1) Geralmente 1 ⁷
Nectários	Presentes; Septais ^{4,8}	Septais, <i>Stegolepis</i> e Tribo Schoenocephalieae ⁶	Desprovidos de nectários ^{3,7,9}
Placentação	Axial ²	Axial ou basal ⁵ , parietal apical ³	Centrar-pendular ⁷

1 Wee e Rao (1974); 2 Smith e Downs (1974); Sajo et al. (2004 a, b); Conceição et al. (2007); Fagundes e Mariath (2014); 3 Stevens (2022); 4 Judd et al. (2009); 5 Stevenson et al. (1998); 6 Givnish et al. (1999); Linder e Rudall (2005); 7 Kubitzki (1998); 8 Smith e Till (1998); 9 Bernardello (2007).

Tabela 3- Características estruturais dos óvulos nos representantes de Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae

Característica	Bromeliaceae	Rapateaceae	Typhaceae
Tipo de óvulo	Anátropo ^{5, 8}	Anátropo ⁵	Anátropo ^{5, 3}
Nº de tegumentos	Bitegumentado ^{5, 8}	Bitegumentado ⁵	Bitegumentado ⁵
Nº de camadas do tegumento externo	Geralmente 2, 3 em alguns gêneros ⁶	3-10 ⁷	2 ^{12,13}
Nº de camadas do tegumento interno	2-3 ⁶	2 ⁵	2 ^{12,13}
Apêndice calazal	Presente ¹⁰ ou nuas ⁴	Presente ⁵	Sem registro
Presença de obturador	Presente ⁹	Presente ⁵	Presente ¹
Tipo de obturador	Funicular ⁹	Funicular ^{1,5}	Sem registro
Nucelo	Crassinucelado ⁵	Crassinucelado ⁵	Crassinucelado ⁵
Formação do canal micropilar	Dois tegumentos ⁵	Dois tegumentos ^{5,7,2}	Tegumento interno ⁵
Desenvolvimento do saco embrionário (gametófito)	<i>Polygonum</i> ⁵	<i>Polygonum</i> ⁵	<i>Polygonum</i> ¹²

1 Stevens (2022); 2 Stevenson et al. (1998); 3 Kubitzki (1998); 4 Smith e Till (1998); 5 Johri et al. (1992, vol.2); 6 Kuhn et al. (2020); 7 Venturelli e Bouman (1988); 8 Endress (2011); 9 Fagundes e Mariath (2010); 10 Sajo et al. (2004); 12 Graeff (1955) 13 Asplund (1972, 1973).

3.4 POSIÇÃO DO OVÁRIO E A SUA RELAÇÃO COM A FORMAÇÃO DOS TIPOS DE FRUTO NOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES

Os representantes de Bromeliaceae podem apresentar ovário súpero, ínfero ou semi-ínfero, com os frutos podendo ser cápsulas ou bagas (Tabelas 2 e 4), sendo a condição ovário ínfero exclusiva da família, quando comparada com as demais famílias das linhagens basais? (APPEL e BAYER, 1998; BALSEV, 1998; BAYER e APPEL, 1998; SMITH e TILL, 1998; KRAL, 1998; KUBIZKI, 1998; LINDER et al., 1998; STEVENSON, 1998; STUTZEL, 1998). A subfamília Bromelioideae apresenta frutos do tipo baga com pericarpo carnoso, sendo a única subfamília com estas características em Bromeliaceae (SILVA et al., 2020), proveniente de um ovário ínfero, com exceção de algumas espécies de *Pepinia* (BENZING, 2000). A presença de frutos carnosos foi reportada em muitas famílias de monocotiledôneas (THADEO et al., 2015), porém, em Bromeliaceae, esta característica é considerada uma sinapomorfia de Bromelioideae (SILVA et al., 2020), sendo relatada apenas nesta subfamília (APPEL e BAYER, 1998; BALSEV, 1998; BAYER e APPEL, 1998; SMITH e TILL, 1998; KRAL, 1998; KUBIZKI, 1998; LINDER et al., 1998; STEVENSON, 1998; STUTZEL, 1998). O desenvolvimento dos frutos carnosos é marcado pelo aumento em volume das células do mesocarpo, responsáveis pela suculência destes frutos (FAGUNDES e MARIATH, 2010; SILVA et al., 2020). Em Bromelioideae, as camadas mais externas do fruto, como as do exocarpo e da hipoderme, podem constituir uma camada mecânica em algumas espécies (FAGUNDES e MARIATH, 2010; SILVA et al., 2020), ainda assim, menos rígida em comparação às espécies com frutos do tipo cápsula.

Frutos do tipo cápsula, geralmente, deiscentes e com muitas sementes, estão presentes em todas as subfamílias, exceto em Bromelioideae, e foram estudados, principalmente, em representantes de Tillandsioideae e Pitcairnioideae (Tabela 4). Em Tillandsioideae, os frutos apresentam um exocarpo rígido e rugoso e endocarpo escuro e brilhante (STEVENSON et al., 1998; FAGUNDES e MARIATH, 2010). Já em Pitcairnioideae, o pericarpo não se diferencia em exocarpo e endocarpo (STEVENSON et al., 1998; FAGUNDES e MARIATH, 2010). O tipo de deiscência das cápsulas, em geral, é septicida, porém, há relatos para Pitcairnioideae em que a deiscência septicida é combinada com apical loculicida, dando origem ao termo biscida (SMITH e TILL, 1998; SMITH e DOWNS, 1974; BENZING 2000; FAGUNDES

e MARIATH, 2010). Dentro da ordem Poales presença de frutos secos foi descrita também em Mayacaecae, Poaceae, Restionaceae, Thurniaceae, Xyridaceae, Cyperaceae, Ecdeicoleaceae, Eriocaulaceae, e Juncaceae, porém, nestas famílias a deiscência destas cápsulas é loculicida (APPEL e BAYER, 1998; BALSEV, 1998; BAYER e APPEL, 1998; GOETGHEBEUR, 1998; KRAL, 1998; KUBITZKI, 1998; LINDER et al., 1998; STUTZEL, 1998).

A flores carpeladas de Typhaceae possuem ovário majoritariamente súpero (Tabela 2). Seus frutos são do tipo folículo, sendo fortemente similares a aquênios quando imaturos (WATSON e DALLWITZ, 1992), ou drupáceos (DE CARVALHO et al., 2014, STEVENS, 2022). Os gêneros de Typhaceae possuem diferenças nos frutos e também na estrutura das sementes. Nas espécies de *Typha* o perigônio se desenvolve em estruturas similares a tricomas para auxiliar na dispersão dos frutos (KUBITZKI, 1998). Além disto, apesar da produção de somente uma semente por fruto, suas espécies garantem o sucesso reprodutivo devido à presença de muitas flores/frutos formados por inflorescência (KUBITZKI, 1998). As espécies de *Sparganium* possuem frutos drupáceos com um exocarpo esponjoso que pode, eventualmente, senescer, permanecendo somente o endocarpo (KUBITZKI, 1998).

Os representantes de Rapateaceae possuem flores com ovário súpero que desenvolvem frutos do tipo cápsulas loculicidas (PRAIA et al., 2022). Constatou-se a ausência de informações, especialmente aquelas que descrevam a estrutura dos frutos nos representantes desta família. Como a descrição anatômica e morfológica dos frutos é uma característica comumente utilizada nos estudos taxonômicos, mais pesquisas são necessárias neste tema.

Tabela 4- Características morfológicas e anatômicas dos frutos nos representantes de Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae

Características	Bromeliaceae	Rapateaceae	Typhaceae
Tipo de fruto	Cápsulas, bagas (em Bromelioideae) ^{3,4,6,8}	Cápsula ¹	Drupa (em <i>Sparganium</i>) e aquênio (em <i>Typha</i>) ¹
Carnoso ou seco	Secos ou carnosos ^{3,6,8}	Seco ¹	Seco ²
Pericarpo	Pitcairnioideae e Tillandsioideae: rígido, com células de paredes espessadas e/ou esclerenquimáticas ^{3,4,5} Bromelioideae: pericarpo carnosos e parenquimático ^{3,4,8,10}	Sem informações	<i>Sparganium</i> : Pericarpo esponjoso, exceto pela porção distal rígida do endocarpo ² <i>Typha</i> : exocarpo rígido, mesocarpo e endocarpo reduzidos ²
Deiscência	Deiscente ou indeiscente ^{3,4,6}	Deiscente ¹	Indeiscente ²
Tipo de deiscência dos frutos secos	Pitcairnioideae: geralmente cápsula septicida ou biscida ^{3,4,10,11} Tillandsioideae: cápsulas septicidas ⁹	Septicida, bi ou trivalvar ¹	Indeiscente ^{1, 2}
Nº de sementes	Variável entre os gêneros ⁶	Em geral apenas uma semente ¹	Uma semente ²
Dispersão de frutos e/ou sementes	Pitcairnioideae e Tillandsioideae são anemocóricas ^{3,6} Bromelioideae são zoocóricas ^{3,6,8}	Sementes sem meios aparentes de dispersão à longa distância ⁷	<i>Sparganium</i> : principalmente hidrocórica, complementada por epi- e endozoocoria (aves aquáticas) <i>Typha</i> : adaptado à anemocoria ²

1 Stevens (2022); 2 Kubitzki (1998); 3 Smith e Till (1998); 4 Fagundes e Mariath (2010); 5 Santos-Silva, et al. (2015); 6 Smith e Downs (1974); Benzing (2000); 7 Givnish et al. (2000); 8 Silva et al. (2020); 9 Smith e Downs (1977); Benzing (2000); Fagundes e Mariath (2010); 10 Benzing (2000); 25 Smith e Downs (1974).

3.5 ESTRATÉGIAS DE DISPERSÃO NOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES

A dispersão em número satisfatório de sementes é mais um indicativo do possível sucesso reprodutivo das plantas, o qual irá se concretizar com a germinação destas sementes. No caso de Bromeliaceae e Rapateaceae, os apêndices das sementes são estruturas importantes e decisivas para a dispersão. Com exceção das sementes de Bromelioideae, formadas em frutos carnosos e dispersas por animais, as sementes dos frutos secos possuem dispersão anemocórica (Tabela 4). Em Pitcairnioideae, as sementes são aladas, caudadas ou nuas, todas anemocóricas (Tabelas 4 e 5). Sementes nuas, como é o caso do gênero *Navia*, têm seus meios de dispersão desconhecidos, sendo possivelmente dispersas pela chuva (SMITH e TILL, 1998). Na subfamília Tillandsioideae, as sementes possuem o aparelho de voo (*flight apparatus*), estruturas constituídas por apêndices plumosos que garantem a dispersão à longas distâncias (SMITH e DOWNS, 1977; SMITH e TILL, 1998).

Em Bromelioideae a dispersão de sementes ocorre através da interação com animais como pássaros, morcegos, formigas (SMITH e TILL, 1998; BENZING, 2000; SILVA et al., 2020) e, até mesmo, lagartos, como é o caso de *Neoregelia bahiana*, que provavelmente os têm como dispersores devido à sua ocorrência limitada a afloramentos rochosos (SILVA et al., 2020). A testa destas sementes apresenta uma camada mucilagínosa que constitui a sarcotesta (SMITH e DOWNS, 1974; SMITH e TILL, 1998; BENZING, 2000; SILVA et al., 2020). A presença da sarcotesta em Bromeliaceae foi relacionada com a interação com animais, assim como os frutos carnosos (BENZING, 2000; SILVA et al., 2020). Esta estrutura contribui com o aumento da massa alimentar a ser consumida e também deve proteger as sementes durante a digestão por animais, permitindo que elas passem pelo trato digestivo sem sofrer danos (SILVA et al., 2020). Apesar da presença da sarcotesta, alguns autores relatam que as sementes de Bromelioideae teriam seu envoltório formado apenas pelo tegumento interno (tégmen) (SMITH; DOWNS, 1974). Isso deve ocorrer porque o revestimento mucilagínoso, incluindo o apêndice calazal, pode degenerar dentro dos frutos, contribuindo, em conjunto com o pericarpo, com a suculência dos frutos carnosos desta subfamília (SZIDAT, 1922; SMITH e DOWNS, 1974; BENZING, 2000; SILVA et al., 2020). Com relação ao apêndice calazal, esta estrutura pode ou não estar presente na semente madura e, quando presente, é simples (um único apêndice)

e também carnosa (SMITH e DOWNS, 1979; BENZING, 2000; SAJO et al., 2004a; FAGUNDES e MARIATH, 2014; SILVA et al., 2020).

Em Typhaceae, as sementes sofreram modificações durante a evolução da hidrocoria em *Sparganium* para a anemocoria em *Typha* (KUBITZKI, 1998). As sementes de *Sparganium* são basicamente hidrocóricas, tendo sua dispersão complementada por epi e endozoocoria através de aves aquáticas (Tabela 4). Enquanto as sementes de *Sparganium* têm o endosperma rico em amido, as sementes de *Typha* têm parte deste amido substituído por lipídios, o que, por consequência, diminui o peso dos frutos e acaba por facilitar a anemocoria (Tabela 5). Outras modificações são caracterizadas pela diminuição em espessura do endocarpo e exocarpo, reduzindo consideravelmente o peso dos frutos e, também, a diminuição das inflorescências (Tabela 5), o que, provavelmente, contribui aumentando o número de sementes dispersas a cada investida do vento.

As sementes de Rapateaceae têm envoltório seminal formado a partir de ambos os tegumentos e raramente possuem apêndices, diferem em tamanho, formato e ontogenia entre as quatro tribos (Tabela 5). Possuem uma exotesta contendo silício e um endosperma, predominantemente, rico em proteínas (Tabela 5). As sementes de *Epydrios*, gênero de hábito epifítico, são viscosas, característica que facilita a dispersão por aves (GIVNISH et al., 2000). Diferentemente das demais, as sementes de *Cephalostemon* possuem, no polo calazal, uma estrutura cônica e esponjosa denominada carúncula (STEVENSON et al., 1998), originada na testa das sementes, ao redor do poro micropilar (PAOLI, 2006). Apesar de ter sua distribuição concentrada nos escudos da Guiana, Bolívia e Panamá, há somente um gênero restrito ao oeste da África, *Maschalocephalus* (STEVENSON et al., 1998, GIVNISH et al., 2000). Os mecanismos de deiscência e dispersão dos frutos e sementes de Rapateaceae ainda são pouco compreendidos, necessitando de estudos mais abrangentes que auxiliem na taxonomia do grupo.

Apesar da ampla distribuição das três famílias basais de Poales, estudos sobre a dispersão de sementes à longa distância ainda são necessários, pelo menos, para os representantes de Rapateaceae e Bromeliaceae encontrados no continente africano, já que ainda não existem informações completas sobre esta dispersão ou vicariância.

Tabela 5- Características morfológicas e anatômicas das sementes nos representantes de Bromeliaceae, Rapateaceae e Typhaceae

Características	Bromeliaceae	Rapateaceae	Typhaceae
Envoltório seminal	Tegumento interno e/ou externo ^{5,9}	Ambos tegumentos ²	Tegumento externo ^{1,10}
Apêndices das sementes	Sementes plumosas, aladas ou raramente nuas (sem apêndices) ⁴ Pitcairinioideae: aladas, caudadas ou nuas ¹³	Sementes ocasionalmente com apêndices ²	Não possuem apêndices ³
Tipos de tecido de reserva	Endosperma ^{5,6}	Endosperma ^{2,6}	Endosperma e perisperma ¹
Metabólitos dos tecidos de reserva	Endosperma amiláceo abundante ^{5,8,11,12}	Endosperma com amido, lipídios e proteínas ^{2,7}	Endosperma com amido, proteínas e lipídios; perisperma com lipídios ^{1, 3}
Formato do embrião	Pequeno, cilíndrico, posicionado lateralmente ⁵	Lenticular ¹ , indiferenciado, largo e unilateral ⁶	Longo, cilíndrico e delgado ^{1,6} , com cotilédone terminal e plúmula lateral ³

1 Stevens (2022); 2 Stevenson et al. (1998); 3 Kubitzki (1998); 4 Reitz (1983); Judd et al. (2009); 5 Smith e Till (1998); 6 Johri et al. (1992, vol.2); 7 Venturelli e Bouman (1988); 8 Silva et al. (2020); 9 Smith e Downs (1974); 10 Stoffers (1963); 11 Varadarajan e Gilmartin (1988); 12 Magalhães e Mariath (2012); 13 Smith e Downs (1974); Varadarajan e Gilmartin (1988); Benzing (2000); Kuhn et al. (2020); Silva et al. (2020).

3.6 REPRESENTATIVIDADE DOS ESTUDOS E ASPECTOS DA DISTRIBUIÇÃO GEOGRÁFICA DOS REPRESENTANTES DAS LINHAGENS BASAIS DE POALES

Em relação aos trabalhos realizados com os representantes das linhagens basais de Poales foram encontrados 23 estudos para Bromeliaceae, seis para Rapateaceae e sete para Typhaceae (Tabelas 6, 7 e 8). Estudos estes que descrevem, ao menos, morfológicamente algum aspecto reprodutivo das flores como ovário, óvulo, semente, fruto e descrições sobre os modos de dispersão de frutos e/ou sementes.

Dos 82 gêneros atualmente reconhecidos para Bromeliaceae, 35 estão incluídos nos estudos analisados (Tabela 8). Bromelioideae é a subfamília mais estudada, com 15 gêneros representados, seguida de Tillandsioideae e Pitcairnioideae, com sete e cinco cada uma, respectivamente (Tabela 8).

A família é bem representada nestes estudos, visto que cada um dos gêneros de Bromeliaceae está presente em pelo menos um dos trabalhos encontrados (Tabela 8). Os temas mais explorados são a morfologia e o desenvolvimento dos ovários, incluindo a ontogenia dos óvulos, sendo estes 11 dos 23 estudos (Tabela 8).

Em Rapateaceae, os gêneros mais estudados estão na subfamília Rapateoideae, sendo que *Rapatea* detém a maior diversidade em número de espécies estudadas em relação aos outros dois (Tabela 1). Seus representantes foram analisados em quatro estudos, enquanto os outros gêneros da mesma subfamília, *Cephalostemon* e *Spathanthus*, estão presentes em três estudos e, *Duckea* em dois (Tabela 6). Todos os 16 gêneros da família (Tabela 1) foram incluídos em pelo menos um dos trabalhos encontrados (Tabela 6). Em alguns gêneros, como por exemplo, *Saxofridericia*, seus representantes foram analisados em diferentes aspectos, a saber, ontogenia dos óvulos (VENTURELLI e BOUMAN, 1988), dispersão de suas sementes (GIVNISH et al., 2004) e a anatomia floral (FERRARI e ORIANI, 2016). Os nectários e a dispersão das sementes neste gênero em Rapateaceae foram descritos por Givnish et al. (2000, 2004) (Tabela 6). A anatomia floral de Rapateaceae foi descrita para nove espécies distribuídas em cinco gêneros (ORIANI e SCATENA, 2013) e uma espécie em outro estudo (FERRARI e ORIANI, 2016) (Tabela 6). Embora se conheça alguns aspectos da anatomia floral dos representantes de Rapateaceae, pouco se conhece ainda sobre a morfologia e anatomia das sementes assim como sobre aspectos relacionados à dispersão.

Em Typhaceae, o número de trabalhos existentes é ainda menor, porém, considerando que são apenas dois gêneros e cerca de 25 espécies, parece existir um equilíbrio na proporção de estudos por número de espécies quando comparada com as famílias anteriores (Tabela 7). A maioria dos trabalhos traz descrições morfológicas do ovário, óvulos e sementes, estudos estes realizados entre as décadas de 1950 e 1990, ainda que alguns, como Kubitzki (1998), sejam compilações com descrições morfológicas dos representantes da família. Os trabalhos encontrados se referem a um dos dois gêneros existentes na família, sendo que apenas em um trabalho *Typha* e *Sparganium* foram estudados conjuntamente (GIVNISH et al., 2004). O maior desafio encontrado em Typhaceae se deve a escassez de pesquisas recentes que tragam informações incluindo os dois gêneros, já que a maioria dos trabalhos encontrados descreve apenas um dos gêneros (Tabela 7). Como *Sparganium* foi incluído no sistema apresentado pelo APG III (2009), e os estudos realizados entre as décadas de 50 e 90, a comparação das características entre os dois gêneros foi realizada somente por Kubitzki (1998) e Stevens (2022). Portanto, ainda são necessários mais estudos sobre a morfologia e anatomia de estruturas, como sementes e óvulos, no intuito de complementar estas informações em Typhaceae.

Em relação à distribuição geográfica dos representantes das linhagens basais de Poales, considera-se o Brasil, como o centro de distribuição dos representantes de Bromeliaceae e Rapateaceae, com 56 e nove gêneros, respectivamente (STEVENS, 2022; FLORA DO BRASIL, 2020). Typhaceae possui ampla distribuição mundial das suas 25 espécies conhecidas (STEVENS, 2022), porém no Brasil, a família é representada por apenas três espécies de *Typha* (FLORA DO BRASIL, 2020).

Em relação ao número de representantes no país, Bromeliaceae apresenta um número significativo com espécies de ocorrência no Brasil, com 1379 espécies distribuídas em todos os estados brasileiros (FLORA DO BRASIL, 2020). Para Rapateaceae, são 41 espécies encontradas em 16 estados do país (FLORA DO BRASIL, 2020). Já as espécies de Typhaceae, embora presentes em 22 estados, são apenas três espécies de *Typha* com ocorrência no país (FLORA DO BRASIL, 2020).

Em Bromeliaceae, dos 36 gêneros analisados nos estudos (Tabela 8), 14 são endêmicos do país e apenas dois não são encontrados no Brasil, a saber *Hechtia* e *Glomeropitcairnia* (Tabela 1). Em Rapateaceae, 8 dos gêneros analisados nos estudos não ocorrem no Brasil (Tabelas 1 e 6), sendo a tribo Rapateae a única com gêneros estudados representados no país, ainda que nenhum deles seja endêmico.

Em Typhaceae, *Typha* é o único com representantes brasileiros, tendo nos estudos ao menos uma das três espécies encontradas no Brasil (Tabela 1).

Outra característica importante de ser mencionada é a nacionalidade dos pesquisadores envolvidos. Dos 36 trabalhos encontrados nesta revisão, 21 destes foram realizados por pesquisadores brasileiros (Tabelas 6, 7 e 8) e a maioria das espécies analisadas é endêmica (FLORA DO BRASIL, 2020). Estes dados comprovam que a diversidade da flora brasileira, pelo menos neste grupo, vem recebendo mais atenção nos últimos anos, embora ainda mais estudos sejam necessários. Fato este que deveria ser continuamente incentivado pelas agências de fomento brasileiras, já que existe uma degradação em diversos habitats brasileiros e cada vez mais um número maior de espécies endêmicas ameaçadas de extinção, de acordo com a “Lista Vermelha”, publicada pela IUCN (2011). Pesquisas sobre estes temas, cada vez mais, devem ser realizadas para que se conheçam as espécies e tornem possíveis as estratégias de conservação das espécies.

Tabela 6- Representatividade de estudos relacionados à ovário, óvulo, fruto, sementes e dispersão em Rapateaceae

Artigos	Temas	Gêneros
Koblova et al. (2022)	Morfologia e anatomia das flores e inflorescências	<i>Cephalostemon, Duckea, Rapatea, Spathanthus, Maschalocephalus, Monotrema, Potarophytum, Saxofridericia, Stegolepis, Guacamaya Kunhardtia, Schoenocephalium</i>
Ferrari e Oriani (2016)	Anatomia floral (número de carpelos, óvulos por lóculos, placentação, ontogenia do óvulo)	<i>Saxofridericia</i>
Oriani e Scatena (2013)	Anatomia floral (obturador, número de óvulos por lóculo e tipo de placentação)	<i>Cephalostemon, Monotrema, Rapatea Spathanthus, Stegolepis</i>
Givnish et al. (2004)	Dispersão das sementes	<i>Amphiphyllum, Cephalostemon, Ephidryos Guacamaya, Kuhnardtia, Maschalocephalus Monotrema, Potarophytum, Rapatea Saxofridericia, Schoenocephalium Spathanthus, Stegolepis, Windsorina</i>
Givnish et al. (2000)	Nectários	<i>Kuhnardtia, Schoenocephalium, Guacamaya</i>
Venturelli e Bouman (1988)	Ontogenia do óvulo Megaesporogênese, Megagametogênese e gametófito Envoltório e semente madura Endosperma e embrião	<i>Saxofridericia, Phelpsiella, Stegolepis Epidryos, Rapatea, Cephalostemon Duckea, Spathanthus, Monotrema</i>

Tabela 7- Representatividade de estudos relacionados à ovário, óvulo, fruto, semente e dispersão em Thyphaceae

Artigos	Assuntos	Gêneros
Beliakov e Lapirova (2019)	Dispersão das sementes	<i>Sparganium</i>
Sulman et al. (2013)	Descrição morfológica do ovário, óvulos, frutos, sementes e formas de dispersão para o gênero	<i>Sparganium</i>
Givnish et al. (2004)	Dispersão das sementes	<i>Typha</i> <i>Sparganium</i>
Ricketson (2001)	Descrição morfológica do ovário, óvulos, frutos e sementes para o gênero e também para duas espécies.	<i>Typha</i>
Stoffers (1963)	Descrição simples da morfologia do ovário, óvulos, semente e fruto para o gênero e também para <i>Typha latifolia</i>	<i>Typha</i>
Graef (1955)	Ontogenia do óvulo Megaesporogênese e Megagametogênese	<i>Typha</i>
Baker (1951)	Morfologia floral (formato do ovário, dos óvulos, apêndice das sementes e deiscência dos frutos)	<i>Typha</i>
Campbell (1899)	Anatomia do saco embrionário	<i>Sparganium</i>

Tabela 8- Representatividade de estudos relacionados à óvulo, ovário, fruto, semente e dispersão em Bromeliaceae

Artigos	Assunto	Gêneros
Mendes et al. (2021)	Desenvolvimento do endosperma	<i>Dyckia</i>
Kuhn et al. (2020)	Diversidade morfológica e anatômica de ovário e óvulo	<i>Brocchinia, Lindmania, Tillandsia, Guzmania, Vriesea, Hechtia, Navia, Pitcairnia, Dyckia, Puya, Aechmea, Bromelia, Canistrum, Cryptanthus, Neoglasiovia, Orthophytum, Portea, Quesnelia</i>
De Oliveira et al. (2020)	Anatomia do ovário, óvulos, apêndice calazal e sementes	<i>Aechmea, Cryptanthus, Nidularium, Neoregelia, Quesnelia, Dyckia, Encholirium, Pitcairnia, Vriesea</i>
Silva et al. (2020)	Desenvolvimento da semente e estrutura do fruto	<i>Aechmea, Billbergia, Neoregelia</i>
Santa-Rosa et al. (2020)	Morfologia floral (anatomia e desenvolvimento do ovário e óvulo)	<i>Aechmea</i>
Mendes et al. (2018)	Desenvolvimento do embrião e do endosperma	<i>Pitcairnia</i>
Pool-Chalé et al. (2017)	Biologia reprodutiva (número de óvulos por lóculo, sucesso reprodutivo, ambiente e sazonalidade)	<i>Aechmea</i>
Carvalho et al. (2017)	Morfologia floral (ovário e óvulo)	<i>Dyckia</i>
De Oliveira et al. (2016)	Anatomia floral (ovário, óvulo, nectários)	<i>Aechmea, Canistropsis</i>
Kuhn et al. (2016)	Morfologia de ovário e óvulo	<i>Alcantarea, Catopsis, Guzmania, Racinaea, Tillandsia, Vriesea, Werauhia</i>
Vizentin et al. (2016)	Morfologia de fruto e semente	<i>Aechmea</i>
Dorneles et al. (2014)	Descrição morfológica de ovário e óvulo	<i>Dyckia</i>
Fagundes e Mariath (2014)	Ontogênese do óvulo e ginogametogênese	<i>Billbergia</i>

Mendes et al. (2014)	Embriologia do óvulo e ginogametogênese	<i>Pitcairnia</i>
Nogueira et al. (2014)	Anatomia de ovário e óvulo	<i>Canistrum, Tillandsia, Canistropsis, Edmundoa, Nidularium, Neoregelia, Wittrockia</i>
Magalhães e Mariath (2012)	Morfoanatomia da semente (análise morfológica e anatômica do embrião e do endosperma)	<i>Vriesea, Tillandsia</i>
Papini et al. (2011)	Abortamento dos óvulos (morte das células dos gametas)	<i>Tillandsia</i>
Fagundes e Mariath (2010)	Ontogenia, morfologia e anatomia do fruto	<i>Aechmea, Billbergia, Dyckia, Pitcairnia, Tillandsia, Vriesia</i>
Givnish et al. (2004)	Dispersão de sementes	<i>Dyckia, Encholirium, Fosterella, Glomeropitcairnia, Guzmania, Hechtia, Lindmania, Navia, Neoregelia, Nidularium, Pitcairnia, Puya, Tillandsia, Vriesea</i>
Palaci et al. (2004)	Desenvolvimento das sementes	<i>Catopsis</i>
Sajo et al. (2004)	Morfologia do ovário e nectários	<i>Brocchinia, Pitcairnia, Dyckia, Puya, Guzmania, Tillandsia, Catopsis, Orthophytum, Quesnelia, Aechmea</i>
Sajo et al. (2004)	Desenvolvimento e anatomia do óvulo	<i>Brocchinia, Pitcairnia, Dyckia, Puya, Guzmania, Tillandsia, Catopsis, Orthophytum, Quesnelia, Aechmea</i>
Varadarajan e Gilmartin (1988)	Morfologia da semente	<i>Brocchinia, Connellia, Cottendorfia, Deuterocohnia, Dyckia, Encholirium, Fosterella, Hechtia, Navia, Pepinia, Pitcairnia, Puya, Glomeropitcairnia</i>
Lakshmanan (1967)	Embriologia do óvulo e ginogametogênese	<i>Lindmania</i>

4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

De uma maneira geral, os representantes das três famílias que compõem as linhagens basais de Poales compartilham características relacionadas ao desenvolvimento e ao tipo de óvulo, sendo, particularmente diferentes nos caracteres envolvidos nas estratégias de dispersão, como nos envoltórios das sementes e na constituição dos frutos.

Dentre estas famílias, os representantes de Rapateaceae e Bromeliaceae apresentam nectários, dentre outras características similares compartilhadas, que podem corroborar a posição basal das duas famílias. Ainda que possam ser considerados caracteres homoplásicos, esse tipo de estrutura produtora e secretora de néctar só ocorre nestas duas famílias da ordem Poales.

Em relação às estratégias de dispersão, interessante observar que a anemocoria parece ter acompanhado os representantes das três famílias, com adaptações diferentes, mas com semelhante sucesso, ainda que existam espécies nas quais a zoocoria seja predominante ou complementar. Os representantes de Poales em geral apresentam modos de dispersão bastante variáveis entre as famílias, sendo que a hidrocoria, também descrita para Juncaceae, levanta a possibilidade de um evento de homoplasia dentro da ordem, uma vez que não é exclusividade de Typhaceae.

Quanto à representatividade dos gêneros estudados dentre as linhagens basais de Poales, ressalta-se a presença de muitas espécies brasileiras investigadas, com grande parte dos táxons endêmicos no país.

Muitas espécies das linhagens basais de Poales, especialmente na família Bromeliaceae, possuem um potencial econômico acentuado no Brasil, seja na área têxtil, alimentícia ou ornamental, o que poderia levar à diminuição das populações naturais, há também a questão da degradação dos habitats destas espécies, outro fator presente na diminuição populacional. As análises acerca da morfologia e anatomia dos aspectos reprodutivos dessas famílias é importante, não apenas para auxiliar na compreensão de questões filogenéticas e taxonômicas, mas também na implementação de políticas públicas de conservação da biodiversidade da flora brasileira.

REFERÊNCIAS

- ALVES, M; TROVÓ, M; FORZZA, R. C.; VIANA, P. Overview of the systematics and diversity of Poales in the Neotropics with emphasis on the Brazilian flora. **Rodriguésia**, v. 66, p. 305-328, 2015.
- APG II. An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 141, p. 399-436, 2003.
- APG III. An update of the Angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 161, p. 105-121, 2009.
- 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**, v. 181, p. 1-20, 2016.
- APPEL, O.; BAYER, C. Flagellariaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlin, Germany, v. 4, p. 208-211, 1998.
- ASPLUND, I. Embryological studies in the genus *Typha*. **Svensk Bot Tidskr**, v. 66, p. 1-17, 1972.
- ASPLUND, I. Embryological studies in the genus *Sparganium*. **Svensk Bot Tidskr**, v. 67, p. 177-200, 1973.
- BAKER, C. A. TYPHACEAE. **Flora Malesiana**, v. 4, p. 242-244, 1951.
- BALSEV, H.; Juncaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlin, Germany, v. 4, p. 252-260, 1998.
- BAYER, C.; APPEL, O. Joinvilleaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlin, Germany, v. 4, p. 249-251, 1998.
- BELYAKOV, E. A.; LAPIROV, A. G. Seed productivity and peculiarities of floating of generative diaspores of some European species of the genus *Sparganium* L. **Inland Water Biology**. v. 12, p. 42-48, 2019.
- BENZING, D. H. Bromeliaceae: Profile of an adaptative radiation. **Cambridge University Press**, Cambridge, United Kingdom, 2000.
- BERRY, P. E. Rapateaceae. *In*: Steyermark, J.; Berry, P. & Holst, B. (eds.). **Flora of the Guayana Venezuelan**. Missouri Botanical Garden, Saint Louis, v. 8, p. 413-472, 2004.
- BERNARDELLO, G. A sistematic survey of floral nectaries. *In*: NICOLSON, S.W.; NEPI, M.; PACINI, E. **Nectaries and Nectar**, Springer, p. 19-128, 2007.

- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; MUASYA, A. M.; LINDER, H. P. A revised evolutionary story of Poales: origins and diversification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 175, p. 4-16, 2014.
- BOUMAN, F. The Ovule. *In*: JOHRI, B. M. **Embryology of Angiosperms**, Springer Verlag, p.123-157, 1984.
- BREMER, K. Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). **Evolution**, v. 56, p. 1374-1387, 2002
- CAMPBELL, D. H. Notes on the structure of the embryo-sac in *Sparganium* and *Lysichiton*. **Botanical Gazette**, v. 27, p. 153-166, 1899.
- CARVALHO, J. D. T.; ESSI, L.; DE OLIVEIRA, J. M. S. Flower and floral trichome morphology of species of *Dyckia* Schult. f. (Bromeliaceae, Pitcairnioideae), and their importance to species characterization and genus taxonomy. **Acta Botanica Brasilica**, v. 31, p. 29-41, 2017.
- CONCEIÇÃO, S. P.; DE TONI, K. L. G.; COSTA, C. G. Particularidades do nucelo de *Dyckia pseudococcinea* L.B.Sm (Bromeliaceae). **Revista Brasileira de Biociências**, v. 5, p. 846-848, 2007.
- DE CARVALHO, M. L. S.; DE LIMA, C. T.; DE OLIVEIRA, R. P.; GIULIETTI, A. M. Flora da Bahia: Typhaceae. **Sitientibus série Ciências Biológicas**, v. 14, p. 21-23, 2014.
- DE FREITAS, C. C. **Caracterização da morfologia floral e da embriologia de espécies de *Dyckia* Schult. F. (Bromeliceae)**. 70 páginas, Dissertação (Mestrado em Agrobiologia) – Universidade Federal de Santa Maria, 2017.
- DE OLIVEIRA, F. M. C.; DE SOUZA, A. M.; CORRÊA, B. B. R.; MAEDA, T. M.; MELO-DE-PINNA, G. F. Anatomia floral de *Aechmea distichantha* Lem. e *Canistropsis billbergioides* (Schult. & Schult.f) Leme (Bromeliaceae). **Hoehnea**, v. 46, p. 183-193, 2016.
- DE OLIVEIRA, F. M. C.; RODRIGUES, A. C.; LUSA, M. G.; MELO-DE-PINNA, G. F. A. Androecium and gynoecium anatomy of Bromeliaceae species. **Flora**, v. 263, 2020.
- DORNELES, M. P.; DE OLIVEIRA, J. M. S.; DO CANTO-DOROW, T. S. *Dyckia racinae* L. B. Sm. (Bromeliaceae): morphological description emphasizing the reproductive structures. **Iheringia**, Série Botânica, v. 62, p. 397-404, 2014.
- ENDRESS, P. K. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. **Annals of Botany**, v. 107, p. 1465-1489, 2011.
- FAGUNDES, N. F.; MARIATH, J. E. A. Morphoanatomy and ontogeny of fruit in Bromeliaceae species. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, p. 765-779, 2010.
- FAGUNDES, N. F.; MARIATH, J. E. A. Ovule ontogeny in *Billbergia nutans* in the evolutionary context of Bromeliaceae (Poales). **Plant Systematic and Evolution**, v. 300, p. 1323-1336, 2014.

FERRARI, R. C.; ORIANI, A. Floral anatomy and development of *Saxofridericia aculeata* (Rapateaceae) and its taxonomic and phylogenetic significance. **Plant Systematic and Evolution**, v. 303, p. 187-201, 2016

FLORA DO BRASIL 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 18 de fevereiro de 2022.

FORZZA, R.C.; et al. Bromeliaceae. **Flora do Brasil 2020**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB66>>. Acesso em: 18 de janeiro de 2022.

GIVNISH, T. J.; EVANS, T. M.; PIRES, J. C.; SYTSMA, K. J. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: Evidence from *rbcl* sequence data. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 12, p. 360-385, 1999.

GIVNISH, T. J.; EVANS, T. M.; PIRES, J. C.; ZJHRA, M. L.; PATTERSON, T. B.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. Molecular evolution, adaptive radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: Evidence from *ndhF* sequences and morphology. **Evolution**, v. 54, p. 1915-1937, 2000.

GIVNISH, T. J.; MILLAM, 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 disjunction in Rapateaceae e Bromeliaceae based in *ndhF* sequence data. **International Journal of Plant Sciences**, v. 165, p. S35-S54, 2004.

GIVNISH, T. J.; MILLAM, K. C.; BERRY, P. E.; SYTSMA, K. J. Phylogeny, adaptative radiation, and historical biogeography of Bromeliaceae inferred from *ndhF* sequence data. **Monocots: Comparative biology and evolution – Poales**. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Clemont, California, USA, p. 3-26, 2007.

GIVNISH, T. J.; et al. Assembling the tree of the monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 27, p. 584-616, 2010.

GIVNISH, T. J.; et al. Phylogeny, adaptive radiation, and historical biogeography in Bromeliaceae: Insights from a eight-locus plastid phylogeny. **American Journal of Botany**, v. 93, p. 872-895, 2011.

GIVNISH, T. J.; et al. Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots. **American Journal of Botany**, v. 105, p. 1888-1910, 2018.

GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. In: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlim, Germany, v. 4, p. 141-190, 1998.

GOUDA, E. J.; BUTCHER, D. **Encyclopaedia of Bromeliads**. University Botanic Gardens, Utrecht, version 4 (continuously updated), 2022. Disponível em: <<http://bromeliad.nl/encyclopedia/>>. Acesso em: 10 de fevereiro de 2022.

GRAEFF, P. E. Ovule and embryo sac development in *Typha latifolia* and *Typha angustifolia*. **American Journal of Botany**, v. 42, p. 806-809, 1955.

HARPER, J. L. A Darwinian Approach to Plant Ecology. *Journal of Applied Ecology* **British Ecological Society**, v. 4, p. 267-290, 1967.

HEYWOOD, V. H.; BRUMMINTT, R. K.; CULHAN, A.; SEBERG, O. **Flowering plant families of the world**. Oxford University Press, Oxford, 1978.

HOCHBACH, A.; LINDER, H. P.; RÖSER, M. Nuclear genes, *matK* and the phylogeny of the Poales. **TAXON**, v. 67, p. 521-536, 2018.

IUCN. **The IUCN red list threatened species**. Acessado em: 10 de janeiro de 2022 Disponível em: <https://www.iucnredlist.org/>.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A.; STEVENS, P. F.; DONOGHUE, M. J. **Sistemática Vegetal: Um enfoque filogenético**. 3ªed. Artmed, Porto Alegre, 2009.

JOHRI, B. M.; AMBEGAOKAR, K. B.; SRIVASTAVA, O. S. **Comparative Embriology of Angiosperms**. Springer-Verlag, Berlim, v. 2, p. 615-1221, 1992.

KOBLOVA, S. D.; RUDALL, P. J.; SOKOLOFF, D. D.; STEVENSON, D. W.; REMISOWA, M. V. Flower and Spikelet Construction in Rapateaceae (Poales). **Frontiers in Plant Science**, Plant Systematics and Evolution, v. 12, 2022.

KRAL, R. Xyridaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlim, Germany, v. 4, p. 461-469, 1998.

KUBITZKI, K. Thurniaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlim, Germany, v. 4, p. 445-457, 1998.

KUBITZKI, K. Typhaceae, *In*: KUBITZKI, K. **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlim, Germany, v. 5, p. 457-461, 1998.

KUHN, S. A.; NOGUEIRA, F. M.; FAGUNDES, N. F.; MARIATH, J. E. A. Morphoanatomy of the ovary and ovule in Bromeliaceae subfamily Tillandsioideae and its systematic relevance. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 343-361, 2016.

KUHN, S. A.; NOGUEIRA, F. M.; CHAUVEAU, O.; MARIATH, J. E. A. Diversity and evolutionary trends of the ovary and ovule in Bromeliaceae. **Flora**, v. 272, p. 1-13, 2020.

LAKSHMANAN, K. K. Embryological studies in the Bromeliaceae. **Proceedings of the Indian Academy of Sciences**, v. 65, p. 49-55, 1967.

LINDER, H. P.; BRIGGS, B. G.; JOHNSON, L. A. S. Ecdiocoleaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlim, Germany, v. 4, p. 195-197, 1998.

LINDER, H. P.; BRIGGS, B. G.; JOHNSON, L. A. S. Restionaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.]. **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlin, Germany, v. 4, p. 425-445, 1998.

LINDER, H. P.; RUDALL, P. J. Evolutionary history of Poales. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 36, p. 107-124, 2005.

MAGALHÃES, R. I.; MARIATH, J. E. A. Seed morphoanatomy and systematic relevance to Tillandsioideae (Bromeliaceae). **Plant Systematic and Evolution**, v. 298, p. 1881-1895, 2012.

MAIA, V. H., et al. DNA Barcoding Bromeliaceae: Achievements and Pitfalls. **Plos One**, v. 7, p. 1-7, 2012. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0029877>

MARTINS, M. S. **Desenvolvimento embriológico em *Dyckia polyclada* L.B. Sm. (Pitcairnioideae-Bromeliaceae)**. 98 páginas, Dissertação (Mestrado em Agrobiologia) – Universidade Federal de Santa Maria, 2016.

MENDES, S. P.; MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. A.; VIEIRA, R. C.; DE TONI, K. L. G. Ovule and female gametophyte development in the Bromeliaceae: an embryological study of *Pitcairnia encholirioides*. **Botany**, v. 92, p. 883-894, 2014.

MENDES, S. P.; VIEIRA, R. C.; DE TONI, K. L. G. Embryo and endosperm development in *Pitcairnia encholirioides* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae): An endangered species of the Atlantic Forest. **Flora**, v. 246-247, p. 10-18, 2018.

MENDES, S. P.; DA COSTA, C. G.; DE TONI, K. L. G. Endosperm development in *Dyckia pseudococinea* (Pitcairnioideae-Bromeliaceae). **Rodriguésia**, v. 72, p. 1-12, 2021.

MONTEIRO, R. F. Rapateaceae. **Lista de espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2015. Disponível em: <http://floradobrasil2015.jbrj.gov.br/FB205>>. Acessado em: 5 de janeiro de 2022.

NARDI, K. de O.; SCATENA, V. L.; ORIANI, A. Development of ovule, fruit and seed of *Xyris* (Xyridaceae, Poales) and taxonomic considerations. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 177, p. 619-628, 2015.

NOGUEIRA, F. M.; FAGUNDES, N. F.; KUHN, S. A.; FREGONEZI, J. N.; MARIATH, J. E. A. Ovary and Ovule anatomy in the Nidularoid Complex and its taxonomic utility (Bromelioideae: Bromeliaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 177, p. 66-77, 2014.

ORIANI, A.; SCATENA, V. L. The taxonomic value of floral characters in

Rapateaceae (Poales-Monocotyledons). **Plant Systematics and Evolution**, v. 299, p. 291-303, 2013.

PAGE, R. D. M. The Plant List with literature. **Institute of Biodiversity, Animal Health and Comparative Medicine, College of Medical, Veterinary and Life Sciences, University of Glasgow**, 2016. Disponível em: <https://doi.org/10.15468/btkum2>>. Acesso em: 2 de Janeiro de 2022.

PAOLI, A. A. S. Semente. *In*: MOSCHETA, I. S.; MOURÃO, K. S. M.; PAOLI, A. A. S. **Anatomia do fruto e da semente**, Universidade Estadual de Ponta Grossa, v. 1, p. 125-161, 2006.

PALACI, C. A.; BROWN, G. K.; TUTHILL, D. E. The seeds of *Catopsis* (Bromeliaceae: Tillandsioideae). **Systematic Botany**, v. 93, p. 518-527, 2004.

PALMA-SILVA, C.; LEAL, B. S. S.; CHAVES, C. J. N.; FAY, M. F. Advances in and perspectives on evolution in Bromeliaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 181, p. 305-322, 2016.

PAPINI, A.; MOSTI, S.; MILOCANI, E.; TANI, G.; DI FALCO, P.; BRIGHIGNA, L. Megasporogenesis and programmed cell death in *Tillandsia* (Bromeliaceae). **Protoplasma**, v. 248, p. 651-662, 2011.

PEDERSOLI, G. D. **Morfologia, desenvolvimento e aspectos da flor em espécies de Urticaceae Juss.** 168 páginas, Tese (Doutorado em Ciências) – Universidade de São Paulo, 2017.

POOL-CHALÉ, M.; RAMÍRES-MORILLO, I.; FERNÁNDEZ-CONCHA, G. C.; HORNUNG-LEONI, C. T. Reproductive biology of *Aechmea bracteata* (Sw.) Griseb. (Bromelioideae: Bromeliaceae). **Plant Biology**, v. 20, p. 113-120, 2018.

PRAIA, T. S.; MONTEIRO, R. F.; BARBOSA-SILVA, R. G. Rapateaceae. *In*: **Flora e Funga do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Acessado em: 10 de março de 2022. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB205>.

RICKETSON, J. Typhaceae Cattail Family. **Arizona-Nevada Academy of Science**, Vascular Plants on Arizona: part 6, v. 33, p. 69-72, 2001.

REITZ, R. Bromeliáceas e a malária-bromélia endêmica. **Flora Ilustrada Catarinense** (BROM). Itajaí: Herbário Barbosa Rodrigues, 1983.

RUDALL, P. Homologies of inferior ovaries and septal nectaries in monocotyledons. **International Journal of Plant Sciences**, v. 163, p. 261-276, 2002.

RUDALL, P.; MANNING, J. C.; GOLDBLATT, P. Evolution of floral nectaries in Iridaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 90, p. 613-631, 2003.

SAJO, M. G.; PRYCHID, C. J.; RUDALL, P. J. Structure and development of the ovule in Bromeliaceae. **Kew Bulletin**, v. 59, p. 261-267, 2004a.

SAJO, M. G.; RUDALL, P. J. PRYCHID, C. J. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectarines in commelinid monocots. **Plant Systematics and evolution**, v. 247, p. 215-231, 2004b.

SANTA-ROSA, S.; VERSIEUX, L. M.; ROSSI, M. L.; MARTINELLI, A. P. Floral anatomy and anatomy of two species of *Aechmea*, (Bromeliaceae, Bromelioideae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 194, p. 221-238, 2020.

- SANTOS-SILVA, F.; MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. A. Capsule structure in three species of *Dyckia* (Bromeliaceae): Ontogenetic and taxonomic issues. **Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 142, p. 249-257, 2015.
- SILVA, I. V.; SCATENA, V. L. Morfologia de sementes e de estádios iniciais de plântulas de espécies de Bromeliaceae da Amazônia. **Rodriguésia**, v. 62, p. 263272, 2011.
- SILVA, K. R.; STÜTZEL, T.; ORIANI, A. Seed development and its relationship to fruit structure in species of Bromelioideae (Bromeliaceae) with fleshy fruits. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 192, p. 868-886, 2020.
- SMITH, S. A.; DONOGHUE, M. J. Rates of Molecular Evolution Are Linked to Life History in Flowering Plants. **Science**, v. 322, p. 86-89, 2008.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Pitcairnioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica Monographs**, v. 4, p. 1-658, 1974.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Tillandsioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica Monographs**, v. 4, p. 663-1942, 1977.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Bromelioideae (Bromeliaceae). **Flora Neotropica Monographs**, v. 14, p. 1604-1724, 1979.
- SMITH, L. B.; TILL, W. Bromeliaceae. *In* K. Kubitzki [ed.]. **The families and genera of vascular plants**, Springer, Berlin, Germany, v. 4, p. 74-98, 1998.
- SMETS, E. F.; DECRAENE, L. P. R.; CARIS, P.; RUDALL, P. J. Floral nectaries in monocotyledons: distribution and evolution. **Monocots: Systematics and Evolution**, eds. K. L. Wilson and D. A. Morrison, p. 230-240, 2000.
- STEVENS, P. F. Poales. **Angiosperm Phylogeny Website**. Versão 14, 2017. Disponível em <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. Acesso em 15 de fevereiro de 2022.
- STEVENSON, D. W. Mayacaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlin, Germany, v. 4, p. 294-296, 1998.
- STEVENSON, D. W.; COLELLA, M.; BOOM, B. Rapateaceae. *In*, K. Kubitzki [ed.]. **The families and genera of vascular plants**, Springer-Verlag, Berlin, Germany, v. 4, p. 415-424, 1998.
- STOFFERS, A. L. Typhaceae. **Flora of the Netherlands Antilles**, v. 1, p. 87-88, 1963.
- STUTZEL, T. Eriocaulaceae. *In*: KUBITZKI, K. [ed.] **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Berlin, Germany, v. 4, p. 197-207, 1998.
- SULMAN, J. D.; DREW, B. T.; DRUMMOND, C.; HAYASAKA, E.; SYTSMA, K. J. Systematics, biogeography and character evolution of *Sparganium* (Typhaceae): Diversification of a widespread, aquatic lineage. **American Journal of Botany**, v. 100, p. 2023-2039, 2013.

- THADEO, M.; HAMPILOS, K. E.; STEVENSON, D. W. Anatomy of fleshy fruits in the monocots. **American Journal of Botany**, v. 102, p. 1-23, 2015.
- VARADARAJAN, G. S.; GILMARTIN A. J. Seed morphology of the subfamily Pitcairnioideae (Bromeliaceae) and its systematic implications. **American Journal of Botany**, v. 75, p. 808–818, 1988.
- VENTURELLI, M.; BOUMAN, F. Development of the ovule and seed in Rapateaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 97, p. 267-294, 1988.
- VIZENTIN, E. T. B. S.; DE SOUZA, M. D. A.; DA SILVA, I. V. Morfologia do fruto, semente e desenvolvimento pós-seminal de *Aechmea angustifolia* Poepp. & Endl. (Bromeliaceae). **Magistra**, v. 28, p. 110-118, 2016.
- WATSON, L.; DALLWITZ, M. J. The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. 2022 [continuously updated], accessed in 5 march 2022. <<https://www.delta-intkey.com/angio/www/typhacea.htm>>.
- WEE, Y. C.; RAO, A. N. Gametophytes and seed development in pineapple. **Current Science**, v. 43, p. 171-173, 1974.
- WORLD FLORA ONLINE. Acessado em 12 de janeiro de 2022. Disponível em <<http://worldfloraonline.org>>.
- ZHOU, B.; TU, T.; KONG, F.; WEN, J.; XU, X. Revised phylogeny and historical biogeography of the cosmopolitan aquatic plant genus *Typha* (Typhaceae). **Scientific Reports**, v. 8, p. 1-7, 2018.