

---

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS  
(ÁREA DE BIOLOGIA VEGETAL)**

---

**EMBRIOLOGIA E DESENVOLVIMENTO DE FRUTOS E SEMENTES  
DE ERIOCAULACEAE E CYPERACEAE (POALES)**

**ALESSANDRA IKE COAN**

**Orientadora: Profa Dra Vera Lucia Scatena**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

**Novembro - 2006**

## ÍNDICE

<b>1. RESUMO .....</b>	<b>01</b>
<b>2. ABSTRACT .....</b>	<b>02</b>
<b>3. INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>03</b>
<b>4. LITERATURA CITADA .....</b>	<b>04</b>
<b>CAPÍTULO I. Embriologia e desenvolvimento de semente de Eriocaulaceae (Poales)</b> .....	<b>08</b>
Resumo/Abstract.....	09
Introdução .....	10
Material e Métodos .....	12
Resultados .....	13
Discussão .....	19
Referências Bibliográficas.....	25
Ilustrações .....	33-39
<b>CAPÍTULO II. Desenvolvimento da antera e do grão de pólen de <i>Hypolytrum bullatum</i> e <i>Rhynchospora consanguinea</i> (Cyperaceae, Poales).....</b>	<b>40</b>
Resumo/Abstract.....	41
Introdução .....	42
Material e Métodos .....	44
Resultados .....	45
Discussão .....	49
Referências Bibliográficas.....	54
Ilustrações .....	61-65

<b>CAPÍTULO III. Desenvolvimento do óvulo e do fruto de espécies de Cyperaceae (Poales).....</b>	<b>66</b>
Resumo/Abstract.....	67
Introdução .....	68
Material e Métodos .....	70
Resultados .....	71
Discussão .....	74
Referências Bibliográficas.....	80
Ilustrações .....	86-92
<b>5. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>93</b>

## 1. RESUMO

**Embriologia e desenvolvimento de frutos e sementes de Eriocaulaceae e Cyperaceae (Poales)** – A embriologia e o desenvolvimento de sementes de Eriocaulaceae e de Cyperaceae foram estudados buscando-se contribuir para a taxonomia e a filogenia dessas famílias. Diferentes gêneros de Eriocaulaceae foram analisados e a uniformidade embriológica da família foi consolidada. O espessamento do endotécio do tipo placa basal, os grãos de pólen espiraperturados, a formação de cisto antipodal associado à hipóstase no óvulo, e a semente endotestal operculada são sinapomorfias de Eriocaulaceae em Poales. A utilização do caráter “número de microsporângios das anteras” na delimitação de gêneros não é consistente, enquanto que caracteres relacionados à testa da semente parecem fornecer dados mais estáveis que podem ser aplicados na relação entre os gêneros. No geral, os caracteres embriológicos indicam a necessidade premente de revisão taxonômica em Eriocaulaceae, buscando-se classificação mais natural para seus táxons. Em Cyperaceae, a embriologia e o desenvolvimento do fruto de espécies de *Hypolytrum* e de *Rhynchospora* foram estudados, corroborando-se também a uniformidade da família na maioria desses aspectos. O espessamento do endotécio do tipo espiral, a microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae, o grão de pólen do tipo pseudomônade, trinucleado, a formação de obturador funicular e hipóstase no óvulo, a embriogenia onagrácea - variação *Juncus*, e o fruto aquênio com acúmulo de sílica distinguem a família perante as demais Poales. O gênero *Hypolytrum* distingue-se de *Rhynchospora* e dos demais gêneros de Cyperaceae já estudados pela presença de pseudomônades esféricas, com exina reticulada e arranjo central no microsporângio, micrópila formada pelos dois tegumentos do óvulo e tecido parietal conspícuo que indicam sua posição como um grupo basal na família. Além disso, sugere-se que o número e a constituição das camadas de células do pericarpo encontrados nos aquênios de representantes desses dois gêneros estejam mais relacionados aos fatores ambientais do que aos fatores genéticos das espécies.

## 2. ABSTRACT

**Embryology and seed development of Eriocaulaceae and Cyperaceae (Poales)** – The embryology and the seed development of Eriocaulaceae and Cyperaceae were studied here in order to contribute to the taxonomy and phylogeny of both families. The results given by different genera of Eriocaulaceae allowed us to strengthen the embryological uniformity of the family. The endothelial thickenings of the baseplate-type, the spiraperturate pollen grains, the antipodal cyst closely associated to the hypostase, and the operculated endotestal seeds are synapomorphies of Eriocaulaceae within Poales. The use of the character “number of microsporangia of anthers” in genera delimitation is not consistent, while those related to the seed coat seem to be more stable in establishing relationships between genera. The overall embryological features pointed out the necessity of a taxonomic revision in Eriocaulaceae, aiming at a more natural classification of its taxa. In Cyperaceae, the embryology and the fruit development were investigated in species of *Hypolytrum* and *Rhynchospora*, showing that most of these aspects are also uniform within the family. The endothelial thickenings of the spiral type, the Cyperaceous-type of simultaneous microsporogenesis, the trinucleate pollen grain of the pseudomonad type, the formation of a funicular obturator closely associated with the hypostase of the ovule, the Onagrad-Juncus variation embryogeny, and the fruit of the achene type – with silica deposition – clearly distinguish this family amongst the other Poales. *Hypolytrum* differs from *Rhynchospora* as well as from the other genera of Cyperaceae already studied for the spherical pseudomonads, with reticulate exine and central arrangement in the microsporangia, the micropyle formed by both the integuments, and the conspicuous parietal tissue which indicate its position as a basal group in the family. Moreover, the number and the constitution of the cells layers of the pericarp described for the achene of both genera are suggested being more related to environmental than to genetic factors.

### 3. INTRODUÇÃO GERAL

Atualmente, algumas alterações vêm sendo apresentadas dentro do grupo das Monocotiledôneas, especialmente no clado formado por Poales, Commelinales, Zingiberales, Arecales e Dasypogonaceae, que recebe a denominação de “commelinídeas” (Linder & Kellogg, 1995; APG II, 2003; Givnish et al., 1999; Chase et al., 2000).

Dentre as commelinídeas, Poales é a maior ordem, com 17 famílias (Soltis et al., 2005): Anarthriaceae, Bromeliaceae, Centrolepidaceae, Cyperaceae, Ecdeiocoleaceae, Eriocaulaceae, Flagellariaceae, Hydatellaceae, Joinvilleaceae, Juncaceae, Mayacaceae, Poaceae, Rapateaceae, Restionaceae, Thurniaceae, Typhaceae e Xyridaceae. As análises filogenéticas recentes, como as de GPWG (2001), Bremer (2002), Davis et al. (2004) e de Chase et al. (2005), apontaram quatro cladogramas na ordem, que foram denominados de “graminídeo”, “restiídeo”, “cyperídeo” e “xyrídeo” segundo Linder & Rudall (2005).

De acordo com Linder & Rudall (2005), o clado xyrídeo, composto por Eriocaulaceae, Hydatellaceae, Mayacaceae e Xyridaceae, parece ser o mais problemático de Poales em termos de circunscrição e de posição filogenética. Grãos de pólen equinados, sementes operculadas e embriões indiferenciados são sinapomorfias embriológicas do clado (Stevens, 2001 onwards). Entre as relações de afinidades estabelecidas neste clado, as mais consistentes encontram-se entre Eriocaulaceae e Xyridaceae (Dahlgren et al., 1985; Stevenson & Loconte, 1995; Givnish et al., 1999; Chase et al., 2000; Michelangeli et al., 2003; Davis et al., 2004).

Dentre as xyrídeas, Eriocaulaceae é monofilética (Giulietti et al., 1995, 2000; Unwin, 2004), mas apresenta categorias genéricas e infragenéricas claramente polifiléticas, circunscritas principalmente com poucos caracteres florais. A utilização de caracteres embriológicos foi salientada por Giulietti et al. (2000) na mais recente análise combinada da família.

Estudos embriológicos já foram realizados em representantes pertencentes a sete – *Actinocephalus* (Koern.) Sano, *Blastocaulon* Ruhland, *Eriocaulon* L., *Leiothrix* Ruhland, *Mesanthemum* Koern., *Paepalanthus* Mart. e *Syngonanthus* Ruhland – dos onze gêneros da família. No presente trabalho, estudaram-se a embriologia e o desenvolvimento da semente de

representantes dos gêneros *Eriocaulon*, *Leiothrix*, *Paepalanthus*, *Syngonanthus* e, em especial, *Lachnocaulon* Kunth, *Philodice* Mart. e *Tonina* Aubl.. Dentre as espécies escolhidas, algumas delas pertencem a gêneros já estudados, porém ocupam posições taxonômicas distintas dentro da família e são importantes para o seu entendimento. Procurou-se levantar caracteres diagnósticos que poderão ser utilizados em análises cladísticas futuras da família e da ordem como um todo.

O clado cyperídeo, que inclui Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae, pode ser considerado dos mais consistentes em Poales (Linder & Rudall, 2005), suportado por dados moleculares e não-moleculares (Plunkett et al., 1995; Simpson, 1995; Munro & Linder, 1997; Chase, 2004; Chase et al., 2005). As famílias apresentam como sinapomorfias embriológicas a microsporogênese simultânea, grãos de pólen em tétrades, trinucleados, óvulos anátropos e sementes testal-tégmicas (Stevens, 2001 onwards).

Em Cyperaceae, dentre as cyperídeas, as relações infrafamiliares são também discutidas, principalmente em relação à subfamília Mapanioideae (Simpson et al., 2003), que inclui representantes considerados basais por alguns autores (Kern, 1974; Goetghebeur, 1986) ou isolados na família por outros (Dahlgren et al., 1985).

Com o objetivo de levantar características embriológicas e de desenvolvimento do fruto, que possam auxiliar na elucidação das relações de Mapanioideae com as demais subfamílias de Cyperaceae, estudaram-se no presente trabalho a embriologia e o desenvolvimento do fruto de representantes de *Hypolytrum* Rich. comparados a representantes de *Rhynchospora* Vahl, que pertence à subfamília Cyperoideae e que segue o padrão embriológico descrito para a família até o momento.

#### **4. LITERATURA CITADA**

- Angiosperm Phylogeny Group (APG II). (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141, 399-436.
- Bremer, K. (2002) Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* 56, 1374-1387.

- Chase, M. W. (2004) Monocot relationships: an overview. *American Journal of Botany* 91, 1645-1655.
- Chase, M. W., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Rudall, P. J., Fay, M. F., Hahn, W. H., Sullivan, S., Joseph, J., Molvray, M., Kores, P. J., Givnish, T. J., Sytsma, K. J., & Pires, J. C. (2000) Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. In *Monocots: systematics and evolution* (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), Melbourne, CSIRO, pp. 3-16.
- Chase, M. W., Fay, M. F., Devey, D. S., Maurin, O., Rønsted, N., Davies, J., Pillon, Y., Petersen, G., Seberg, O., Tamura, M. N., Asmussen, C. B., Hilu, K., Borsch, T., Davis, J. I., Stevenson, D. W., Pires, J. C., Givnish, T. J., Sytsma, K. J., & Graham, S. W. (2005) Multi-gene analyses of monocot relationships: a summary. In *Monocots: comparative biology and evolution*, 2 vols (Columbus, J. T., Friar, E. A., Hamilton, C. W., Porter, J. M., Prince, L. M., & Simpson, M. G., eds.), California, Rancho Santa Ana Botanic Garden, in press.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford, H. T., & Yeo, P. F. (1985) *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Berlin: Springer Verlag.
- Davis, J. I., Stevenson, D. W., Petersen, G., Seberg, O., Campbell, L. M., Freudenstein, J. V., Goldman, D. H., Hardy, C. R., Michelangeli, F. A., Simmons, M. P., Specht, C. D., Vergara-Silva, F., & Gandolfo, M. (2004) A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. *Systematic Botany* 29, 467-510.
- Giulietti, A. M., Amaral, M. C. E., & Bittrich, V. (1995) Phylogenetic analysis of inter- and infrageneric relationships of *Leiothrix* Ruhland (Eriocaulaceae). *Kew Bulletin* 50, 55-71.
- Giulietti, A. M., Scatena, V. L., Sano, P. T., Parra, L. R., Queiroz, L. P., Harley, R. M., Menezes, N. L., Ysepon, A. M. B., Salatino, A., Salatino, M. L., Vilegas, W., Santos, L. C., Ricci, C. V., Bonfim, M. C. P., & Miranda, E. B. (2000) Multidisciplinary studies on Neotropical Eriocaulaceae. In *Monocots: systematics and evolution* (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), Melbourne, CSIRO, pp. 580-589.
- Givnish, T. J., Evans, T. M., Pires, J. C., & Sytsma, K. J. (1999) Polyphyly and convergent evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data.



- Molecular Phylogenetics and Evolution 12, 360-385.
- Goetghebeur, P. (1986) Genera Cyperacearum, Een bijdrage tot de kennis van de morfologie, systematiek en fylogeneze van de Cyperaceae - genera. Gent: PhD Thesis, University of Gent.
- Grass Phylogeny Working Group (GPWG). (2001) Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 88, 373-457.
- Kern, J. (1974) Cyperaceae. In *Flora Malesiana*, vol. 7, part 3 (Steenis, C., ed.), Leiden: Noordhoof International Publishing, pp. 435-753.
- Linder, H. P. & Kellogg, E. A. (1995) Phylogenetic patterns in the Commelinid clade. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 473-196.
- Linder, H. P. & Rudall, P. J. (2005) Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, 107-124.
- Michelangeli, F. A., Davis, J. I., & Stevenson, D. W. (2003) Phylogenetic relationships among Poaceae and related families as inferred from morphology, inversions in the plastid genome, and sequence data from the mitochondrial and plastid genomes. *American Journal of Botany* 90, 93-106.
- Munro, S. L. & Linder, H. P. (1997) The embryology and systematic relationships of *Prionium serratum* (Juncaceae: Juncales). *American Journal of Botany* 84, 850-860.
- Plunkett, G. M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., & Brooks, R. E. (1995) Phylogenetic relationships between Juncaceae and Cyperaceae: insights from *rbcL* sequence data. *American Journal of Botany* 82, 520-525.
- Simpson, D. A. (1995) Relationships within Juncales. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 497-509.
- Simpson, D. A., Furness, C. A., Hodkinson, T. R., Muasya, A. M., & Chase, M. W. (2003) Phylogenetic relationships in Cyperaceae subfamily Mapanioideae inferred from pollen and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* 90, 1071-1086.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Endress, P. K., & Chase, M. W. (2005) Phylogeny and evolution of angiosperms. Massachusetts: Sinauer Associates.

- Stevens, P. F. (2001 onwards) Angiosperm Phylogeny Website. Version 7, May 2006 [and more or less continuously updated since]. will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Stevenson, D. W., & Loconte, H. (1995) Cladistic analysis of monocot families. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 543-578.
- Unwin, M. M. (2004) Molecular systematics of the Eriocaulaceae Martinov. Ohio: PhD Dissertation, Miami University.

## **CAPÍTULO I**

### **Embriologia e desenvolvimento de semente de Eriocaulaceae (Poales)**

## RESUMO

A embriologia e o desenvolvimento de semente de diferentes gêneros de Eriocaulaceae foram estudados, buscando-se levantar caracteres embriológicos diagnósticos para a família e contribuir para o melhor entendimento de sua biologia. Os resultados obtidos corroboraram a uniformidade embriológica da família: endotécio com espessamento do tipo placa basal completa; tapete secretor; microsporogênese sucessiva; grãos de pólen em mônades, espiraperturados; óvulos ortótropos, pêndulos, bitegmentados e tenuinucelados, com endóstoma; cisto antipodal no gametófito feminino, associado à hipóstase; endosperma do tipo nuclear-livre; embrião campanulado e indiferenciado; sementes endotestais e operculadas, com endotégmen taninífero; e fruto cápsula loculicida. A variação no número de microsporângios das anteras de *Lachnocaulon*, *Paepalanthus*, *Philodice* e *Tonina*, além de outras características, indica a necessidade premente de revisão taxonômica em Eriocaulaceae, buscando-se uma classificação mais natural para seus táxons. Dentre as Poales, Eriocaulaceae relaciona-se com Xyridaceae, Mayacaceae e Hydatellaceae, apresentando em comum a microsporogênese sucessiva, grãos de pólen predominantemente binucleados, opérculo micropilar, embrião indiferenciado e endotégmen taninífero. O espessamento do endotécio do tipo placa basal, grãos de pólen espiraperturados, cisto antipodal e semente endotestal operculada são sinapomorfias de Eriocaulaceae em Poales.

**Palavras-chave:** antera, *Eriocaulon*, *Lachnocaulon*, *Leiothrix*, óvulo, *Paepalanthus*, *Philodice*, *Tonina*

## ABSTRACT

The embryology and the seed development are presented for different genera of Eriocaulaceae, in order to provide diagnostic embryological features and to understand better its biology. The results showed the embryological uniformity of the family: endothecium of the baseplate-type; secretory tapetum; successive microsporogenesis; spiraperturate pollen grains, shed as monads; orthotropous, pendulous, bitegmic, tenuinucellate and endostomic ovules; female gametophyte with formation of an antipodal cyst, associated with the hypostase; free-nuclear endosperm; bell-shaped and undifferentiated embryo; endotestal and

operculated seed with tanniniferous endotegmen; fruit of the loculicidal capsule type. The variation in microsporangia number within the anthers of *Lachnocaulon*, *Paepalanthus*, *Philodice*, and *Tonina*, along with other embryological features, pointed out the necessity of a taxonomic revision in Eriocaulaceae, aiming at a more natural classification of its taxa. Amongst Poales, Eriocaulaceae share successive microsporogenesis, mostly binucleate pollen grains, micropilar operculum, undifferentiated broad embryo, and taninniferous endotegmen especially with Xyridaceae, Mayacaceae, and Hydatellaceae. The endothelial thickenings of the baseplate-type, the spiraperturate pollen grains, the antipodal cyst and the operculated endotestal seeds are putative synapomorphies of Eriocaulaceae within the Poales.

**Key words:** anther, *Eriocaulon*, *Lachnocaulon*, *Leiothrix*, ovule, *Paepalanthus*, *Philodice*, *Tonina*

## INTRODUÇÃO

Eriocaulaceae é composta por onze gêneros e cerca de 1100 espécies de distribuição pantropical (Giulietti & Hensold, 1990; Stützel, 1998; Sano, 2004). A maior riqueza de gêneros e de espécies é encontrada na América do Sul, nas regiões montanhosas da Cadeia do Espinhaço, no Brasil, e nos tepuis da Venezuela (Hensold, 1991). Apenas dois gêneros não ocorrem na região sulamericana: *Lachnocaulon* Kunth, endêmico dos Estados Unidos e de Cuba (Kral, 1966, 1989; Giulietti & Hensold, 1990), e *Mesanthemum* Koern., endêmico da África (Giulietti & Hensold, 1990).

As relações taxonômicas de Eriocaulaceae com as demais monocotiledôneas foram discutidas em vários estudos (Dahlgren et al., 1985; Chase et al., 2000; Stevenson & Loconte, 1995; APG II, 2003; Givnish et al., 1999; Bremer, 2002; Michelangeli et al., 2003; Linder & Rudall, 2005). Atualmente, Eriocaulaceae está circunscrita em Poales (Bremer, 2002; APG II, 2003; Michelangeli et al., 2003; Davis et al., 2004; Linder & Rudall, 2005; Soltis et al., 2005), dentro do grupo formado por Thurniaceae, Cyperaceae, Juncaceae, Mayacaceae, Xyridaceae, Hydatellaceae, Restionaceae, Centrolepidaceae, Anarthriaceae, Flagellariaceae, Joinvilleaceae, Ecdeiocolaceae e Poaceae. Nesse grupo, segundo Linder & Rudall (2005),

Eriocaulaceae, Xyridaceae, Mayacaceae e Hydatellaceae formam um clado problemático em termos de circunscrição e posição filogenética. Entre as relações de afinidades estabelecidas neste clado, as mais consistentes encontram-se entre Eriocaulaceae e Xyridaceae (Dahlgren et al., 1985; Stevenson & Loconte, 1995; Givnish et al., 1999; Chase et al., 2000; Michelangeli et al., 2003; Davis et al., 2004).

O monofiletismo de Eriocaulaceae é consolidado e foi corroborado em todas as análises cladísticas realizadas na família (Giulietti et al., 1995, 2000; Unwin, 2004). No entanto, as categorias genéricas e infragenéricas foram apontadas como parafiléticas ou polifiléticas devido à delimitação de táxons baseada exclusivamente em caracteres florais, como número de estames, união ou não das pétalas e número de microsporângios nas anteras (Giulietti & Hensold, 1990). Três gêneros - *Eriocaulon* L., *Paepalanthus* Mart. e *Syngonanthus* Ruhland - concentram o maior número de espécies, cerca de 75% do total, enquanto que *Actinocephalus* (Koern.) Sano, *Blastocaulon* Ruhland, *Lachnocaulon* Kunth, *Leiothrix* Ruhland, *Mesanthemum* Koern. e *Rondonanthus* Herzog são bem menores, e *Philodice* Mart. e *Tonina* Aubl. são monotípicos.

A divisão infrafamiliar mais aceita de Eriocaulaceae corresponde àquela proposta por Ruhland (1903) e consiste em duas subfamílias: Eriocauloideae, que inclui *Eriocaulon* e *Mesanthemum*, caracterizada, principalmente, pelo androceu displastômone e pelas glândulas nas pétalas; e Paepalanthoideae, que inclui os nove gêneros restantes, caracterizada pelo androceu isostômone e pela ausência de glândulas nas pétalas.

O posicionamento taxonômico dos gêneros é muito discutido. Stützel (1985a) considerou *Eriocaulon* (Eriocauloideae) distante das bases filogenéticas da família, enquanto que Hensold & Giulietti (1991) e Giulietti et al. (1995) consideraram-no como táxon basal. Em Paepalanthoideae, que agrega o maior número de gêneros e espécies, foram apontados problemas de delimitação infragenérica e genérica por Giulietti et al. (2000) na última análise filogenética da família. Segundo os autores, a circunscrição de gêneros como *Leiothrix*, *Paepalanthus* e *Syngonanthus*, baseada em poucos caracteres, resultou em várias divisões infragenéricas. Dentre esses gêneros, *Paepalanthus*, com cerca de 400 espécies, é claramente polifilético (Giulietti et al., 2000; Unwin, 2004). Nos demais gêneros de Paepalanthoideae, a circunscrição também foi baseada em poucos caracteres, ou em apenas um caráter, como foi o

caso de *Blastocaulon*, que foi segregado a partir de *Paepalanthus* (Giulietti, 1978); e de *Philodice*, que foi segregado a partir de *Syngonanthus* (Ruhland, 1903), ambos fundamentados no caráter “presença de anteras bisporangiadas”.

Caracteres embriológicos de Eriocaulaceae, como a formação da antera e do grão de pólen (Dahlgren & Clifford, 1982; Johri et al., 1992) juntamente com o desenvolvimento do pericarpo e da testa da semente (Ramaswamy et al., 1983; Nair, 1987; Giulietti et al., 1988; Phillips, 1995; Tissot-Squalli, 1997; Zhang, 1999), foram apontados como úteis nas relações taxonômicas infragenéricas. Nas análises cladísticas realizadas por Giulietti et al. (2000) foram utilizados apenas caracteres relacionados ao número de microsporângios da antera e ao tipo de ornamentação da testa da semente. Os autores sugeriram a importância de dados embriológicos de Eriocaulaceae para melhor compreender sua filogenia.

Dessa forma, entende-se que aspectos embriológicos e do desenvolvimento de sementes sejam úteis nas relações infrafamiliares de Eriocaulaceae, como já demonstrado para outras famílias de Poales, como Xyridaceae (Carlquist, 1960; Rudall & Sajo, 1999). Assim, o objetivo do presente trabalho foi estudar a embriologia e o desenvolvimento de semente de diferentes gêneros de Eriocaulaceae, buscando melhor entendimento da sua biologia. Além disso, procurou-se levantar caracteres diagnósticos que poderão ser utilizados em análises cladísticas futuras da família e da ordem como um todo.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

O material examinado foi listado na Tabela 1.

As inflorescências, em diferentes estágios de desenvolvimento, foram coletadas, fixadas em FAA 50 (1 formaldeído : 1 ácido acético glacial : 18 etanol 50%, v/v) (Johansen, 1940), e posteriormente transferidas para etanol 70%, com algumas gotas de glicerina.

Para o estudo anatômico em microscopia de luz (ML), as inflorescências foram desidratadas em série n-butílica, incluídas em historresina e seccionadas em micrótomo rotativo, com 5-8 µm de espessura. As seções anatômicas foram coradas com ácido periódico-reactivo de Schiff (reação PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968).

Para o estudo morfológico em microscopia eletrônica de varredura (MEV), anteras e

sementes maduras das espécies, previamente fixadas em FAA 50 e estocadas em etanol 70%, foram desidratadas em série etílica, secas ao ponto crítico e metalizadas com ouro. As amostras foram observadas no microscópio eletrônico de varredura JEOL (JSM-P15).

Para a descrição da superfície da testa da semente foi seguida a nomenclatura proposta por Barthlott (1981). As seguintes características foram examinadas: arranjo das células, escultura primária (forma da célula) e escultura secundária (comportamento da parede celular externa).

**Tabela 1** – Táxons de Eriocaulaceae estudados, com respectivos dados de coleta.

<b>Táxons</b>	<b>Dados de coleta</b>
<i>Eriocaulon elichrysoides</i> Bong.	BRASIL, Minas Gerais, Scatena et al. 183 (HRCB)
<i>E. kunthii</i> Koern.	BRASIL, Minas Gerais, Scatena et al. 199 (HRCB)
<i>Lachnocaulon anceps</i> Morong	EUA, Alabama, Unwin 201 (MU)
<i>L. engleri</i> Ruhland	EUA, Alabama, Unwin 237 (MU)
<i>L. minus</i> Small	EUA, Alabama, Unwin 230 (MU)
<i>Leiostrix flavescens</i> (Bong.) Ruhland	BRASIL, Minas Gerais, Scatena et al. 209 (HRCB)
<i>Paepalanthus bryoides</i> Kunth	BRASIL, Minas Gerais, Giulietti et al. s.n. (SPF)
<i>P. obtusifolius</i> Koern.	BRASIL, Bahia, Harley et al. 19812 (HUEFS)
<i>P. subtilis</i> Miq.	BRASIL, Bahia, Scatena & Giulietti s.n. (HUEFS)
<i>Philodice hoffmannseggii</i> Mart.	BRASIL, Mato Grosso, Giulietti 1381 (HUEFS)
<i>Syngonanthus cipoensis</i> Ruhland	BRASIL, Minas Gerais, Scatena et al. 195 (HRCB)
<i>Tonina fluviatilis</i> Aubl.	BRASIL, Pernambuco, Alves & Pinto s.n. (HRCB)

HRCB = Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil; HUEFS = Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, Brasil; MU = Miami University, Oxford, Ohio, EUA; SPF = Universidade de São Paulo, São Paulo, São Paulo, Brasil.

## RESULTADOS

**Flores.** As inflorescências das espécies estudadas são do tipo capítulo, com flores unissexuais em diferentes estágios de desenvolvimento, cuja maturação é centrípeta (Fig. 1).

**Anteras e grãos de pólen.** No primórdio das anteras de todas as espécies, algumas células hipodermis se diferenciam nos ângulos (Fig. 2) e constituem os arquespórios. Estes se dividem periclinalmente, formando uma camada esporogênica e uma camada parietal



primária. A camada parietal primária se divide periclinalmente e resulta em duas camadas secundárias - a externa se diferencia no endotécio e a interna se divide periclinalmente (Fig. 3 - cabeças-de-seta) e origina a camada mediana e o tapete.

A formação da parede da antera é do tipo monocotiledôneo (Figs. 5-8). Durante o desenvolvimento da antera, as células epidérmicas se estreitam (Figs. 4-6, 8-9, 12, 15), exceto na região do estômio (Figs. 5, 8-9, 11, 13, 16). As células do endotécio aumentam de tamanho e se tornam isodiamétricas (Figs. 4-11), com a parede periclinal interna espessada formando a placa basal completa, e com as paredes anticlinais com espessamentos em banda (Figs. 12-13, 15-16). Este espessamento é do tipo placa basal, segundo terminologia de Manning (1996).

As células da camada mediana (Figs. 4-8, 12) são efêmeras. As células que formam o tapete secretor são uninucleadas (Figs. 5-6, 8-9) e se desintegram durante o desenvolvimento dos micrósporos (Figs. 10-14).

Em *Eriocaulon elichrysoides*, *E. kunthii*, *Leiothrix flavescens*, *Paepalanthus obtusifolius*, *P. subtilis* e *Syngonanthus cipoensis*, as anteras são tetrasporangiadas, com desintegração do septo no estágio de pré-antese (Fig. 16 - cabeças-de-seta). Em *Lachnocaulon anceps*, *L. engleri*, *L. minus*, *P. bryoides* e *Philodice hoffmannseggii*, as anteras são bisporangiadas (Figs. 5, 8-9). Em *Tonina fluviatilis*, ocorrem tanto anteras tetrasporangiadas (Fig. 11) como bisporangiadas (Figs. 3, 10, 13), que são as mais comuns.

As células do tecido esporogênico (Fig. 3) se diferenciam nos microsporócitos que se arranjam longitudinalmente e formam uma coluna única de células (Fig. 6), a qual preenche totalmente a cavidade do microsporângio (Figs. 4-6). Os microsporócitos sofrem divisões meióticas, resultando díades (Fig. 7) e tétrades isobilaterais de micrósporos (Figs. 8-9). A microsporogênese é sucessiva.

Os grãos de pólen maduros são esféricos e dispersos em mônades, com citoplasma rico em amiloplastos (Figs. 13-17). Na deiscência da antera, os grãos de pólen são binucleados, com o núcleo vegetativo, que é maior, em posição central, e o núcleo generativo, que é menor, deslocado para a periferia (Figs. 14, 17). Em MEV, os grãos de pólen são espiraperturados, com exina equinada (Fig. 18).

**Óvulos.** Em todas as espécies estudadas, o ovário, cuja parede é formada por 3-4 camadas de células (Figs. 20-23), apresenta apenas um óvulo por lóculo (Figs. 22, 31). No primórdio do

óvulo, a célula arquesporrial destaca-se das demais (Fig. 19), aumentando de tamanho e originando diretamente o megasporócito (Fig. 20).

O tegumento interno (Fig. 19) se inicia antes do externo (Fig. 20). Ambos são dermais e constituídos por duas camadas de células, cujo ápice é formado por uma célula piramidal (Fig. 20).

O óvulo desenvolvido é ortótropo, pêndulo, bitegumentado e tenuinucelado, com micrópila formada apenas pelo tegumento interno (endóstoma) (Fig. 24).

Logo abaixo do tegumento interno, a epiderme nucelar é uniestratificada (Fig. 20) e se colapsa ao longo do desenvolvimento do óvulo, restando apenas remanescentes na região micropilar (Figs. 21, 23-26).

**Megasporogênese, megagametogênese e gametófito feminino.** O megasporócito (Fig. 20) passa por divisões meióticas que resultam na tétrade linear de megásporos, com megásporo calazal funcional e três megásporos micropilares degenerados (Fig. 21). Da primeira divisão nuclear do megásporo funcional resultam dois núcleos que se deslocam para os pólos da célula. Esses núcleos se dividem e originam o gametófito feminino tetranucleado e, a seguir, octonucleado (Fig. 24). O desenvolvimento do gametófito feminino é do tipo Polygonum.

O aparato oosférico, na região micropilar, é formado pela oosfera e duas sinérgides (Figs. 25-26). A célula central ocupa a maior parte do gametófito e contém os dois núcleos polares (Fig. 26). As três antípodas, na região calazal, fundem seus citoplasmas em uma única célula e constituem o cisto antipodal, com citoplasma denso (Figs. 25-27).

**Hipóstase.** Desde estágios iniciais de desenvolvimento do óvulo e do gametófito feminino, forma-se a hipóstase, constituída de células fortemente cutinizadas na região calazal (Figs. 21, 23), que envolvem parcialmente as antípodas (Figs. 24-27). Essa estrutura persiste até estágios iniciais do desenvolvimento do endosperma da semente (Figs. 29, 32).

**Opérculo.** As células do tegumento interno que formam a micrópila (Figs. 24-26, 30) são cutinizadas (Fig. 33) e acumulam compostos fenólicos (Figs. 35, 37), constituindo o opérculo micropilar na semente madura (Figs. 38-39, 41-42, 47, 50).

**Fertilização.** A fertilização é porogâmica, isto é, o tubo polínico penetra o gametófito feminino pela micrópila (Figs. 26-27). O gametófito fertilizado apresenta amiloplastos na célula central (Fig. 27) e cutícula espessa entre o nucelo e o tegumento interno, e entre o

tegumento interno e o tegumento externo (Figs. 26-31). O cisto antipodal regride e permanece no pólo calazal (Figs. 29, 32), em contato com a hipóstase.

**Endosperma e embrião.** Os núcleos polares se fundem na célula central (Fig. 26) resultando no núcleo endospermático primário, que passa por divisões mitóticas sucessivas e origina o endosperma do tipo nuclear-livre (Fig. 33). O tecido endospermático sofre celularização e acumula amido como material de reserva (Figs. 35-40). Algumas células da região calazal são alongadas e desprovidas de amido, formando uma projeção em direção ao hilo (Figs. 35-36, 39-40).

O zigoto é esférico (Figs. 28, 32) e voltado à porção micropilar, em contato com remanescentes das sinérgides (Fig. 28). A primeira divisão mitótica no zigoto é transversal, resultando nas células basal (proximal) e apical (distal). Divisões sucessivas nessas células (Figs. 33-35, 37) resultam no embrião maduro, que é campanulado e indiferenciado, com o pólo mais estreito voltado para a micrópila (Figs. 38-39). Na região oposta à micrópila, o cotilédone apresenta duas camadas de células distintas das demais (Fig. 38) em contato com o endosperma. Durante a germinação, o opérculo se abre e libera o eixo embrionário (Figs. 42, 47).

**Testa da semente e pericarpo.** O gametófito feminino maduro é bitegmentado e cada tegumento é formado por duas camadas de células, que são retangulares, com citoplasma denso e núcleos conspícuos (Fig. 51).

No tegumento interno, as células da camada interna apresentam vacúolos conspícuos (Fig. 55), com compostos fenólicos, provavelmente tanino (Figs. 57-58); as células da camada externa se desintegram durante o desenvolvimento da semente (Figs. 52-57). No tegumento externo, as células da camada interna se estreitam (Figs. 55-56) e apresentam espessamento nas paredes anticlinais e periclinal interna (Figs. 56-58), que conferem diferentes ornamentações às sementes (Figs. 41-49). A parede periclinal externa dessas células se desintegra total (Figs. 41-42) ou parcialmente (Figs. 43-46, 48-49, 62) durante o desenvolvimento da semente. As células da camada externa do tegumento externo se desintegram na semente madura (Figs. 56-58).

A testa da semente madura é formada por duas camadas: a camada interna, que corresponde ao endotégmen taninífero, e a externa, que corresponde à endotesta (Fig. 59-62).

As sementes são endotestais.

O arranjo das células da endotesta é uniforme, com colunas longitudinais pouco distintas (Figs. 41-42) ou uniforme, com colunas longitudinais distintas (Figs. 43-45, 47-49), cujo número corresponde ao número de células da endotesta em seção transversal (Figs. 58, 60, 62).

Nas sementes maduras de todas as espécies estudadas, a superfície da parede periclinal interna da endotesta é lisa e constitui a camada mecânica da semente (Figs. 41-45, 47-49, 59-62). A escultura primária pode ser constituída por células isodiamétricas a retangulares, como em *Eriocaulon kunthii* (Figs. 41-42), ou por células hexagonais, cujo eixo transversal é mais longo que o longitudinal, como nas demais espécies (Figs. 43-45, 47-49). As paredes anticlinais são inconspícuas (Figs. 41-42) ou proeminentes, formando as costelas nos ângulos das células (Figs. 43-45, 47-49). Na escultura secundária, a parede periclinal externa pode ser completamente ausente (Figs. 41-42) ou presente apenas nas projeções das paredes anticlinais, nos ângulos das células, conferindo aparência de “T” (Figs. 46, 49, 62).

A cutícula espessa, observada nos estágios pós-fertilização e iniciais do desenvolvimento da semente (Figs. 52-56 - asteriscos), persiste até a maturação, é impregnada por substâncias fenólicas (Figs. 57-61 - asteriscos), e separa os estratos da testa e do tégmen.

Na parede do ovário, as camadas medianas são efêmeras (Figs. 53-56). A camada interna se diferencia no endocarpo, cujas células possuem as paredes anticlinais espessadas (Figs. 57-61). A camada externa se diferencia no exocarpo, cujas células se alongam longitudinalmente (Figs. 53, 55-57) e permanecem com parede delgada no fruto maduro (Figs. 59-61). O fruto é cápsula loculicida (Fig. 40).

Os caracteres embriológicos e de desenvolvimento de semente dos diferentes gêneros de Eriocaulaceae, obtidos neste trabalho e naqueles disponíveis na literatura, foram agrupados na Tabela 2. Na Tabela 3, esses mesmos caracteres foram sumarizados para Eriocaulaceae como um todo e comparados àqueles apresentados para Xyridaceae, Mayacaceae e Hydatellaceae (Poales), buscando-se facilitar a discussão.

**Tabela 2** - Quadro comparativo dos caracteres embriológicos e de desenvolvimento de semente de Eriocaulaceae observados no presente trabalho, acrescidos de dados disponíveis na literatura. Os caracteres diferenciais foram destacados em negrito.

CARACTERES	ERIOCAULACEAE										
	Eriocauloideae				Paepalanthoideae						
	Er <sup>a</sup>	Me <sup>b</sup>	Ac <sup>c</sup>	Bl <sup>d</sup>	La <sup>e</sup>	Le <sup>f</sup>	Pa <sup>g</sup>	Ph <sup>h</sup>	Ro <sup>i</sup>	Sy <sup>j</sup>	To <sup>k</sup>
<b>anteras e grãos de pólen</b>											
nº. de microsporângios	4	4	4	<b>2</b>	<b>2</b>	4	<b>2/4</b>	<b>2</b>	?	4	<b>2/4</b>
parede da antera tipo	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
monocotiledôneo											
endotécio espessado tipo	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
placa basal											
tapete secretor	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
microsporogênese sucessiva	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
pólen espiraperturado	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
exina equinada	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
nº. de núcleos do pólen	<b>2/3</b>	2	2	2	2	2	2	2	?	<b>2/3</b>	2
maduro											
<b>óvulo e semente</b>											
óvulo ortótropo	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
nucelo tenuinucelado	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
endóstoma	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
gametófito Polygonum	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
cisto antipodal	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
hipóstase	+	?	+	+	+	+	+	+	?	+	+
opérculo micropilar	+	?	+	+	+	+	+	+	?	+	+
endosperma nuclear	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
embrião indiferenciado	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
fruto cápsula loculicida	+	+	+	+	+	+	+/- <sup>1</sup>	+	?	+	+
<b>testa da semente</b>											
tipo de semente <sup>m</sup>	end.	end.	end.	end.	end.	<b>exo.</b>	end.	end.	?	end.	end.
						<b>end.</b>					
endotégmen taninífero	+	+	+	+	+	+	+	+	?	+	+
<b>arranjo das células da endotesta</b>											
em colunas pouco distintas	+	+	-	-	-	+	-	-	?	-	-
em colunas regulares	-	-	+	+	+	-	+	+	?	+	+
<b>escultura primária</b>											
células isodiamétricas	+/-	+	-	+	-	+	-	-	?	-	-
células hexagonais	+/-	-	+	-	+	-	+	+	?	+	+
paredes transversais	+/-	-	-	-	-	-	+/-	-	?	-	-
proeminentes											
paredes anticlinais	+/-	+	+	-	+	+	+/-	+	?	+/-	+
proeminentes											
<b>escultura secundária (parede periclinal externa)</b>											
totalmente ausente	+/-	+	+	+	+	?	+/-	+	?	+	+
remanescentes apenas nos	-	+	+	-	+	?	+/-	+	?	+	+
ângulos das células											
íntacta	+/-	-	-	-	-	?	+/-	-	?	+/-	-
<b>superfície da parede periclinal interna</b>											
lisa	+/-	+	+	+	+	+	+/-	+	?	+	+
ornamentada	+/-	-	-	-	-	?	+/-	-	?	-	-

**Referências:** Ruhland, 1903; Smith, 1910; Palm, 1920; Erdtman, 1943; Thanikaimoni, 1965; Brewbaker, 1967; Begum, 1968; Untawale & Bhasin, 1973; Monteiro-Scanavacca & Mazzoni, 1978; Arekal & Ramaswamy, 1980; Hohendorff, 1981; Ramaswamy & Arekal, 1981a, b, c; Ramaswamy et al., 1981; Dahlgren & Clifford, 1982; Ramaswamy & Arekal, 1982a, b; Ramaswamy et al., 1983; Straka & Friedrich, 1984; Stützel, 1985b; Nair, 1987; Furness, 1988; Giulietti et al., 1988; Manning & Linder, 1990; Hensold, 1991; Scatena et al., 1993; Stützel & Gansser, 1995; Kraus et al., 1996; Ramaswamy & Nagendran, 1996; Scatena et al., 1996; Tissot-Squalli, 1997; Zhang, 1999; Furness & Rudall, 2000; Scatena & Bouman, 2001; Coan & Scatena, 2004; Coan et al., 2006.

<sup>a</sup> Er = *Eriocaulon*; <sup>b</sup> Me = *Mesanthemum*; <sup>c</sup> Ac = *Actinocephalus*; <sup>d</sup> Bl = *Blastocaulon*; <sup>e</sup> La = *Lachnocaulon*; <sup>f</sup> Le = *Leiothrix*; <sup>g</sup> Pa = *Paepalanthus*; <sup>h</sup> Ph = *Philodice*; <sup>i</sup> Ro = *Rondonanthus*; <sup>j</sup> Sy = *Syngonanthus*; <sup>k</sup> To = *Tonina*; + = sim; - = não; ? = desconhecido; <sup>1</sup> Hensold (1991) observou frutos do tipo aquênio em representantes de *Paepalanthus* subg. *Monosperma*, mas não há registros de estudos anatômicos confirmando o caráter; <sup>m</sup> end = endotestal, exo = exotestal.

**Tabela 3** - Caracteres embriológicos e de desenvolvimento de semente de Eriocaulaceae comparados com Xyridaceae, Mayacaceae e Hydatellaceae (Poales). As autapomorfias de Eriocaulaceae foram destacadas em negrito.

Caracteres	Eriocaulaceae	Xyridaceae	Mayacaceae	Hydatellaceae
<b>antera e grão de pólen</b>				
nº. de microsporângios	2 4	4	4 2-3	4
tipo de formação da parede da antera	monocotiledôneo	monocotiledôneo reduzido	monocotiledôneo básico	?
endotécio espessado	+	+	-	+
tipo de espessamento do endotécio	<b>placa basal</b>	espiral	-	?
tipo de tapete	secretor	secretor amebóide	secretor	?
tipo de microsporogênese	sucessiva	sucessiva	sucessiva	?
tipo de abertura do grão de pólen	<b>espiraperturada</b>	inaperturado monosulcado	monosulcado	monosulcado monoporado
ornamentação da exina	equinada	equinada reticulada	reticulada	bácula
nº. de núcleos do grão de pólen	2(3)	2(3)	2	2
<b>óvulo e semente</b>				
tipo de óvulo	ortótropo	ortótropo anátrópo	ortótropo	anátrópo
natureza do nucelo	tenuinucelado	tenuinucelado crassinucelado	tenuinucelado	tenuinucelado crassinucelado
micrópila	endóstoma	endóstoma exóstoma	exóstoma	exóstoma
formação do gametófito	Polygonum	Polygonum Allium	Polygonum	?
arranjo das antípodas	<b>cisto antipodal</b>	efêmeras	efêmeras	efêmeras
formação de hipóstase	+	?	+	?
opérculo na semente	micropilar	micropilar calazal	micropilar	micropilar
formação do endosperma	nuclear-livre	nuclear-livre helobial	nuclear-livre	celular
perisperma	-	-	-	+
embrião	indiferenciado	indiferenciado	indiferenciado	indiferenciado
tipo de semente	endotestal (exotestal)	endotestal exotestal	exotestal	exotestal
constituição da testa	endotesta (exo + endotesta)	exo + endotesta (exo + meso + endotesta)	exo + endotesta	exotesta
constituição do tégmen	endotégmen	exotégmen endotégmen	+ endotégmen	endotégmen
endotégmen taninífero	+	+/-	+	+

**Referências:** Ruhland, 1903; Smith, 1910; Weinzieher, 1914; Palm, 1920; Schnarf, 1931; Suessenguth & Beyerle, 1935; Erdtman, 1943; Govindappa, 1956; Carlquist, 1960; Thanikaimoni, 1965; Brewbaker, 1967; Begum, 1968; Untawale & Bhasin, 1973; Hamann, 1975; Thieret, 1975; Hamann, 1976; Monteiro-Scanavacca & Mazzoni, 1978; Arekal & Ramaswamy, 1980; Hohendorff, 1981; Ramaswamy & Arekal, 1981a, b, c; Ramaswamy et al., 1981; Dahlgren & Clifford, 1982; Ramaswamy & Arekal, 1982a, b; Ramaswamy & Raju, 1982; Ramaswamy et al., 1983; Steyermark, 1984; Straka & Friedrich, 1984; Dahlgren et al., 1985; Stützel, 1985b; Tiemann, 1985; Venturelli & Bouman, 1986; Nair, 1987; Furness, 1988; Giulietti et al., 1988; Manning & Linder, 1990; Johri et al., 1992; Kral, 1992; Scatena et al., 1993; Stützel & Gansser, 1995; Kraus et al., 1996; Ramaswamy & Nagendran, 1996; Scatena et al., 1996; Tissot-Squalli, 1997; Rudall & Sajo, 1999; Zhang, 1999; Furness & Rudall, 2000; Scatena & Bouman, 2001; Campbell, 2004; Coan & Scatena (dados não publicados).

## DISCUSSÃO

Como pode ser observado na Tabela 2, Eriocaulaceae apresenta uniformidade nos caracteres embriológicos e de desenvolvimento de semente entre todos os seus representantes estudados até o momento.

Entre os caracteres embriológicos das anteras e dos grãos de pólen que apresentaram variação, o número de microsporângios parece ser mais significativo na história taxonômica de Eriocaulaceae, onde foi utilizado como caráter único na delimitação de gêneros como *Blastocaulon* (Giulietti, 1978) e *Philodice* (Ruhland, 1903).

Anteras bisporangiadas são constantes apenas em *Blastocaulon*, *Lachnocaulon* e *Philodice* dentro da família, segundo os dados obtidos no presente trabalho e também através dos estudos de Stützel (1985b), Stützel & Gansser (1995) e Coan & Scatena (2004). Em *Tonina* e em *Paepalanthus*, esse caráter é instável conforme aqui observado através de seções anatômicas das anteras de *T. fluviatilis*, *P. bryoides* e *P. subtilis*. A variação do número de microsporângios da antera em *T. fluviatilis* foi relatada por Stützel (1985b) através de estudos em microscopia eletrônica de varredura (MEV). No presente estudo, observou-se que essa variação ocorreu até mesmo em anteras de uma única flor.

Para *Paepalanthus*, Giulietti (1997) já havia observado variação no número de microsporângios em representantes do subgênero *Paepalocephalus* sect. *Eriocaulopsis* subsect. *Eupaepalanthus* série *Leptocephali*, baseada em observações de material depositado no Herbário do Royal Botanic Gardens (K). No presente trabalho, foi possível corroborar essa variação, pois se observou tanto a ocorrência de anteras exclusivamente bisporangiadas em *P. bryoides* como de anteras exclusivamente tetrasporangiadas em *P. subtilis*.

Acredita-se que essa variação no número de microsporângios esteja relacionada à tendência evolutiva da redução floral (Unwin, 2004) encontrada nos representantes de Paepalanthoideae, em que *Blastocaulon*, *Lachnocaulon*, *Paepalanthus*, *Philodice* e *Tonina* se inserem, já que ela não foi constatada em nenhum representante de *Eriocaulon* ou *Mesanthemum*, da subfamília Eriocauloideae.

Em decorrência dessa variação dentro de Paepalanthoideae, questiona-se, então, a autenticidade de gêneros com anteras bisporangiadas, como *Blastocaulon* e *Philodice*, cujas circunscrições foram baseadas exclusivamente nesse caráter. Os dados embriológicos das anteras aqui apresentados podem ser adicionados àqueles dados anatômicos de raízes apresentados por Stützel (1988) para *Lachnocaulon*, *Philodice* e *Tonina*, reforçando a sugestão do autor na redelimitação desses gêneros, com *Tonina* agrupado a *Lachnocaulon* e *Philodice* agrupado a *Syngonanthus*.

O comportamento peculiar das antípodas levando à formação de cisto antipodal foi observado no óvulo das espécies aqui estudadas. Essa característica, de ocorrência em todos os representantes de Eriocaulaceae, foi referida por Ramaswamy & Arekal (1981c) como exclusiva de Eriocaulaceae dentre as angiospermas. Os autores inferiram sua função nutritiva no gametófito feminino a partir do aumento de tamanho do núcleo e nucléolo e da coloração densa do citoplasma, que indicam alta atividade metabólica. Essas mesmas características foram constatadas durante a formação do cisto antipodal nas espécies aqui estudadas, assim como em outros representantes de *Eriocaulon* (Arekal & Ramaswamy, 1980; Ramaswamy & Arekal, 1981a, b, c, 1982a), de *Leiothrix* (Ramaswamy & Arekal, 1981c), de *Paepalanthus* (Ramaswamy & Arekal, 1981c; Coan & Scatena, 2004), de *Syngonanthus* (Ramaswamy & Nagendran, 1996; Coan et al., 2006), de *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (= *Actinocephalus*) (Scatena & Bouman, 2001), e de *Blastocaulon* (Coan & Scatena, 2004).

Ramaswamy & Arekal (1981c) sugeriram que o papel nutritivo do cisto antipodal nas espécies de Eriocaulaceae pode estar relacionado à translocação de nutrientes da calaza ou à síntese no próprio cisto. O relato da formação de hipóstase no óvulo de todas as espécies aqui estudadas pode ser um argumento que corrobora a função nutritiva do cisto antipodal via translocação de nutrientes a partir da região calazal.

A denominação de hipóstase à essa estrutura na região calazal foi feita pela primeira vez para a família aqui neste trabalho, não havendo relatos anteriores na literatura. Porém, nos trabalhos mais recentes com representantes da família, que apresentam fotomicrografias ao invés de ilustrações à nanquim, como para *Syngonanthus nitens* var. *nitens* (Ramaswamy & Nagendran, 1996), *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Scatena & Bouman, 2001), *Blastocaulon scirpeum* e *P. scleranthus* (Coan & Scatena, 2004), e *S. caulescens* (Coan et al., 2006), foram observadas situações similares nas pranchas, o que nos permite concluir que a hipóstase é um caráter comum na família.

A diferenciação das células na região calazal próximas às antípodas foi denominada de hipóstase, no presente trabalho, a partir da definição proposta por Rudall (1997) em estudo sobre as estruturas relacionadas ao nucelo e à calaza das monocotiledôneas. Segundo a autora, essa estrutura é comum nas monocotiledôneas e, num sentido menos amplo, pode ser definida como um grupo de células imediatamente adjacentes ao gametófito feminino, que



envolvem parcialmente as antípodas e apresentam, geralmente, paredes diferenciadas e pouco conteúdo citoplasmático (Schnarf, 1929; Maheshwari, 1950). A função de translocação de nutrientes para o gametófito feminino foi enfatizada por Maheshwari (1950) e Tilton (1980).

Em Eriocaulaceae, como notado no presente estudo, a hipóstase pode ser observada desde estágios iniciais do desenvolvimento do gametófito feminino, persistindo, em conjunto com o cisto antipodal, até a formação do endosperma, quando começam a regredir. Nas demais Poales, as antípodas são geralmente efêmeras, como em Xyridaceae, Mayacaceae e Hydatellaceae (Tabela 3), ou, raro, proliferantes, como em Poaceae (Maheshwari, 1950).

O opérculo micropilar observado nas sementes de *Eriocaulon*, *Lachnocaulon*, *Leiothrix*, *Paepalanthus*, *Philodice*, *Syngonanthus* e *Tonina*, assim como relatado anteriormente para espécies de *Syngonanthus* (Scatena et al., 1993, 1996; Coan et al., 2006), de *Paepalanthus* (Kraus et al., 1996; Tissot-Squalli, 1997; Coan & Scatena, 2004), de *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (= *Actinocephalus*) (Scatena & Bouman, 2001), e de *Blastocaulon* (Coan & Scatena, 2004) é uma característica constante nas sementes de Eriocaulaceae.

No estudo de Scatena et al. (1993) sobre a embriologia e o desenvolvimento da plântula de *Syngonanthus rufipes* (= *S. cipoensis*), onde o opérculo foi descrito pela primeira vez na família, a presença de opérculo foi considerada um caráter importante na relação infra-familiar de Eriocaulaceae, por ser ausente em espécies de *Eriocaulon*. A partir dessa consideração, os autores reforçaram os argumentos de Hensold & Giulietti (1991) sobre a posição basal de *Eriocaulon* na família.

O opérculo evidente na semente de espécies de *Eriocaulon*, como aqui ilustrado para *E. kunthii*, reforça a uniformidade desse caráter na família como um todo, inviabilizando questionamentos sobre derivação dos gêneros como proposto por Scatena et al. (1993). No entanto, a presença de opérculo nas sementes de Eriocaulaceae reforça a hipótese de sua proximidade com *Xyris* em Xyridaceae, onde a ocorrência dessa estrutura é comum, conforme descrito por Rudall & Sajo (1999). Para os demais gêneros de Xyridaceae - *Abolboda*, *Achlyphila* e *Orectanthe* - Carlquist (1960) comentou a existência de opérculo nas sementes, mas de origem calazal, o que talvez corresponda a alguma outra estrutura relacionada à semente que mereça terminologia adequada. O opérculo micropilar não foi constatado nas

sementes de *Abolboda pulchella* segundo Coan & Scatena (dados não publicados).

Segundo Stevenson & Loconte (1995), Stevenson et al. (2000) e Bremer (2002), a ocorrência de opérculo micropilar na semente é um caráter que reforça potencialmente as relações entre Eriocaulaceae, Hydatellaceae, Mayacaceae e Xyridaceae (Tabela 3), comportando-se como uma sinapomorfia neste clado denominado “xyrídeo”, uma vez que é um caráter incomum nas demais monocotiledôneas.

Um caráter da semente de Eriocaulaceae que vem recebendo atenção na família está relacionado ao padrão estrutural apresentado pela testa. Como aqui apresentado para espécies de *Eriocaulon*, *Lachnocaulon*, *Paepalanthus*, *Philodice*, *Syngonanthus* e *Tonina*, as esculturas primárias e secundárias da endotesta conferem aparência em costelas às sementes, que são menos pronunciadas em *Eriocaulon*. Todos os gêneros, como pode ser observado na Tabela 2, apresentam um padrão comum de desenvolvimento da testa, mas a ornamentação resultante é característica de cada um deles, levantando a importância da utilização desse caráter na taxonomia da família.

Conforme apresentado por autores como Nair (1987), Giulietti et al. (1988), Phillips (1995), Tissot-Squalli (1997) e Zhang (1999), o detalhamento da superfície da testa da semente, seguindo-se a nomenclatura proposta por Barthlott (1981), revelou-se importante tanto na identificação de gêneros como de espécies na família. Nair (1987) estudou o caráter em 18 espécies de *Eriocaulon* e salientou que mesmo quando os caracteres florais variaram em determinados táxons, aqueles relacionados à testa da semente foram sempre constantes. O mesmo foi notado por Zhang (1999) na monografia de *Eriocaulon* na Ásia, onde o autor delimitou subgêneros e espécies a partir da escultura da testa da semente.

Apesar da importância dos caracteres da testa da semente na determinação de categorias genéricas e infragenéricas de Eriocaulaceae, principalmente de *Eriocaulon* (Nair, 1987; Phillips, 1995; Zhang, 1999) e *Paepalanthus* (Tissot-Squalli, 1997), nas bases de dados morfológicos das duas análises cladísticas realizadas na família até então (Giulietti et al., 1995, 2000), verificou-se uma subutilização desse caráter. Nessas análises, foram considerados apenas os caracteres “superfície da testa” (reticulada, lisa ou estriada) e “expansão da testa na semente embebida” sem, contudo, levantar os caracteres relacionados às esculturas primárias ou secundárias, que são mais significativos na descrição da superfície

da testa da semente na família.

Segundo Stützel (com. pess.), as similaridades encontradas na testa das sementes de Eriocaulaceae e *Xyris* (Xyridaceae) provavelmente são plesiomorfias. Em *Abolboda* (Xyridaceae), que compartilha alguns caracteres florais com Eriocaulaceae, a testa da semente apresenta formação distinta tanto de *Xyris* como de Eriocaulaceae. Segundo Tiemann (1985) e Coan & Scatena (dados não publicados), a semente de *Abolboda* possui testa e tégmen desenvolvidos, mas é o exotégmen que tem espessamentos de parede característicos, o que não ocorre em Eriocaulaceae.

De acordo com os dados levantados na Tabela 3, o desenvolvimento da parede da antera segundo o tipo monocotiledôneo, além da presença de grãos de pólen inaperturados e endotégmen taninífero (Carlquist, 1960; Tiemann, 1985; Coan & Scatena, dados não publicados), aproximam Xyridaceae, principalmente *Abolboda*, de Eriocaulaceae. Porém, mais caracteres reforçam a proximidade de Eriocaulaceae com *Xyris* em Xyridaceae, como tapete secretor, microsporogênese sucessiva, óvulos ortótopos, bitegumentados e tenuinucelados, gametófito feminino do tipo Polygonum, endosperma nuclear, opérculo micropilar e cutícula presente na semente (Govindappa, 1956; Ramaswamy & Raju, 1982; Rudall & Sajo, 1999). A presença desses caracteres, adicionada aos grãos de pólen binucleados e endotégmen taninífero (Venturelli & Bouman, 1986), também aproxima Eriocaulaceae de Mayacaceae em Poales. A relação entre Eriocaulaceae e Hydatellaceae parece mais distante, apresentando em comum apenas o opérculo micropilar da semente, o endotégmen taninífero e o embrião indiferenciado (Hamann, 1976).

Eriocaulaceae se distingue das demais Poales pela presença de: endotécio com espessamento em placa basal, grãos de pólen espiraperturados, formação de cisto antipodal associado à hipóstase no óvulo, e sementes endotestais operculadas.

Os dados referentes à embriologia de Eriocaulaceae corroboraram a uniformidade da família, bem como suas peculiaridades dentre as demais Poales. As espécies de Eriocaulaceae estudadas até o momento apresentam: formação da parede da antera do tipo monocotiledôneo; endotécio formado por células de paredes espessadas, com placa basal completa; tapete secretor; microsporogênese sucessiva; grãos de pólen em mônades, espiraperturados; óvulos ortótopos, pêndulos, bitegumentados e tenuinucelados, com micrópila endóstoma; gametófito

feminino do tipo Polygonum; formação de cisto antipodal; fertilização porogâmica; endosperma tipo nuclear-livre; embrião campanulado e indiferenciado; sementes endotestais e operculadas; endotesta ornamentada e endotégmen taninífero; pericarpo formado por endocarpo com células de paredes espessadas e exocarpo com células de paredes delgadas, inconspícuo.

A revisão de Eriocaulaceae é premente, levando-se em consideração a aquisição de novos dados aqui apresentados para a delimitação dos gêneros. Assim, espera-se alcançar uma classificação mais natural para a família e melhor entendimento de sua filogenia.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS <sup>1</sup>

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG II). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.
- AREKAL, G. D., & S. N. RAMASWAMY. 1980. Embryology of *Eriocaulon hookerianum* Stapf. and the systematic position of Eriocaulaceae. *Botaniska Notiser* 133: 295-309.
- BARTHLOTT, W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany* 1: 345-355.
- BEGUM, M. 1968. Embryological studies in *Eriocaulon quinquangulare* Linn.. *Proceedings of the Indian Academy of Science, sect. B* 67: 148-156.
- BREMER, K. 2002. Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* 56: 1374-1387.
- BREWBAKER, J. L. 1967. The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. *American Journal of Botany* 54: 1069-1083.
- CAMPBELL, L. M. 2004. Anatomy and systematics of Xyridaceae, with special reference to *Aratitoyoepa* Steyerm. & P. E. Berry. PhD Dissertation, The City University of New York, New York, New York, USA.
- CARLQUIST, S. 1960. Anatomy of Guayana Xyridaceae: *Abolboda*, *Orectanthe*, and *Achlyphila*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10: 65-117.

---

<sup>1</sup> Segundo normas *American Journal of Botany*.

- CHASE, M. W., D. E. SOLTIS, P. S. SOLTIS, P. J. RUDALL, M. F. FAY, W. H. HAHN, S. SULLIVAN, J. JOSEPH, M. MOLVRAJ, P. J. KORES, T. J. GIVNISH, K. J. SYTSMA, & J. C. PIRES. 2000. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. *In* K. L. WILSON & D. A. MORRISON [eds.], *Monocots: systematics and evolution*, 3-16. CSIRO, Melbourne, Australia.
- COAN, A. I., & V. L. SCATENA. 2004. Embryology and seed development of *Blastocaulon scirpeum* and *Paepalanthus scleranthus* (Eriocaulaceae). *Flora* 199: 47-57.
- COAN, A. I., M. M. ROSA, & V. L. SCATENA. 2006. Embryology and seed development of *Syngonanthus caulescens* (Poir.) Ruhland (Eriocaulaceae - Poales). *Aquatic Botany* doi:10.1016/j.aquabot.2006.09.019.
- DAHLGREN, R. M. T., & H. T. CLIFFORD. 1982. *The monocotyledons: a comparative study*. Academic Press, New York, New York, USA.
- DAHLGREN, R. M. T., H. T. CLIFFORD, & P. F. YEO. 1985. *The families of the Monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- DAVIS, J. I., D. W. STEVENSON, G. PETERSEN, O. SEBERG, L. M. CAMPBELL, J. V. FREUDENSTEIN, D. H. GOLDMAN, C. R. HARDY, F. A. MICHELANGELI, M. P. SIMMONS, C. D. SPECHT, F. VERGARA-SILVA, M. GANDOLFO. 2004. A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. *Systematic Botany* 29: 467-510.
- ERDTMAN, G. 1943. *An introduction to pollen analysis*. Ronald Press, New York, USA.
- FEDER, N., & T. P. O'BRIEN. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55: 123-142.
- FURNESS, C. A. 1988. The northwest European pollen flora, 39. Eriocaulaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology* 57: 27-32.
- FURNESS, C. A., & P. J. RUDALL. 2000. The systematic significance of simultaneous cytokinesis during microsporogenesis in monocotyledons. *In* K. L. WILSON & D. A. MORRISON [eds.], *Monocots: systematics and evolution*, 189-193. CSIRO, Melbourne, Australia.
- GIULIETTI, A. M. 1978. *Blastocaulon scirpeum* (Mart.) Giul., uma nova combinação para *Paepalanthus scirpeus* Mart.. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 6: 61-

65.

- GIULIETTI, A. M. 1997. Análise crítica da evolução da morfologia e da sistemática das Eriocaulaceae. Tese de Titular, Instituto de Biociências, Univ. Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, Brazil.
- GIULIETTI, A. M., & N. HENSOLD. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* 4: 133-158.
- GIULIETTI, A. M., W. R. MONTEIRO, S. J. MAYO, & J. STEPHENS. 1988. A preliminary survey of testa sculpture in Eriocaulaceae. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 62: 189-209.
- GIULIETTI, A. M., M. C. E. AMARAL, & V. BITTRICH. 1995. Phylogenetic analysis of inter- and infrageneric relationships of *Leiothrix* Ruhland (Eriocaulaceae). *Kew Bulletin* 50: 55-71.
- GIULIETTI, A. M., V. L. SCATENA, P. T. SANO, L. R. PARRA, L. P. QUEIROZ, R. M. HARLEY, N. L. MENEZES, A. M. B. YSEPON, A. SALATINO, M. L. SALATINO, W. VILEGAS, L. C. SANTOS, C. V. RICCI, M. C. P. BONFIM, & E. B. MIRANDA. 2000. Multidisciplinary studies on Neotropical Eriocaulaceae. In K. L. WILSON & D. A. MORRISON [eds.], *Monocots: systematics and evolution*, 580-589. CSIRO, Melbourne, Australia.
- GIVNISH, T. J., T. M. EVANS, J. C. PIRES, & K. J. SYTSMA. 1999. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: Evidence from *rbcL* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12: 360-385.
- GOVINDAPPA, D. A. 1956. Embryological studies in *Xyris pauciflora* Willd.. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences, B* 42: 47-57.
- HAMANN, U. 1975. Neue Untersuchungen zur Embriologie und Systematik der Centrolepidaceae. *Botanischer Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 96: 154-191.
- HAMANN, U. 1976. Hydatellaceae – a new family of Monocotyledoneae. *New Zealand Journal of Botany* 14: 193-196.
- HENSOLD, N. 1991. Revisionary studies in the Eriocaulaceae of Venezuela. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78: 424-440.
- HENSOLD, N., & A. M. GIULIETTI. 1991. Revision and redefinition of the genus *Rondonanthus* Herzog (Eriocaulaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78: 441-459.
- HOHENDORFF, U. 1981. Embryologische Untersuchungen an Eriocaulaceen. Hausarbeit

- Staatsprüfung für das Lehramt am Gymnasium, Ruhr Universität, Bochum, Germany.
- JOHANSEN, D. A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York, New York, USA.
- JOHRI, B. M., K. B. AMBEGAOKAR, P. S. SRIVASTAVA. 1992. Comparative embryology of angiosperms, vol. 2. Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- KRAL, R. 1966. Eriocaulaceae of continental North America North of Mexico. *Sida* 2: 285-332.
- KRAL, R. 1989. The genera of Eriocaulaceae in the Southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 70: 131-142.
- KRAL, R. 1992. A treatment of American Xyridaceae exclusive of *Xyris*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 819-885.
- KRAUS, J. E., V. L. SCATENA, M. E. LEWINGER, & K. U. S. TRENCH. 1996. Morfologia externa e interna de quatro espécies de *Paepalanthus* Kunth (Eriocaulaceae) em desenvolvimento pós-seminal. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 15: 45-53.
- LINDER, H. P. & P. J. RUDALL. 2005. Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 107-124.
- MAHESHWARI, P. 1950. An introduction to the embryology of Angiosperms. Mc Graw-Hill, New York, New York, USA.
- MANNING, J. C. 1996. Diversity of endothelial patterns in the angiosperms. In W. G. D'ARCY & R. C. KEATING [eds.], *The anther: form, function and phylogeny*, 136-158. Cambridge University Press, Cambridge, USA.
- MANNING, J. C., & H. P. LINDER. 1990. Cladistic analysis of patterns of endothelial thickenings in the Poales/Restionales. *American Journal of Botany* 77: 196-210.
- MICHELANGELI, F. A., J. I. DAVIS, & D. W. STEVENSON. 2003. Phylogenetic relationships among Poaceae and related families as inferred from morphology, inversions in the plastid genome, and sequence data from the mitochondrial and plastid genomes. *American Journal of Botany* 90: 93-106.
- MONTEIRO-SCANAVACCA, W. R., & S. C. MAZZONI. 1978. Embryological studies in *Leiothrix fluitans* (Mart.) Ruhl. (Eriocaulaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 1: 59-64.
- NAIR, R. V. 1987. Taxonomic significance of seed coat morphology in *Eriocaulon* Linn. (Eriocaulaceae). *Seed Science and Technology* 15: 297-310.

- PALM, B. J. 1920. Preliminary notes on pollen development in tropical monocotyledons. *Svensk Botanisk Tidskrift* 14: 261-266.
- PHILLIPS, S. M. 1995. *Eriocaulon schimperi* (Eriocaulaceae) and some related species in eastern Africa. *Kew Bulletin* 51: 333-342.
- RAMASWAMY, S. N., & G. D. AREKAL. 1981a. Embryology of *Eriocaulon setaceum* (Eriocaulaceae). *Plant Systematics and Evolution* 138: 175-188.
- RAMASWAMY, S. N., & G. D. AREKAL. 1981b. The development of male and female gametophytes in two Indian species of *Eriocaulon* L. (Eriocaulaceae). *Proceedings of the Indian Academy of Science* 5: 682-693.
- RAMASWAMY, S. N., & G. D. AREKAL. 1981c. On the behaviour of antipodals in Eriocaulaceae. *Caryologia* 34: 187-196.
- RAMASWAMY, S. N., & G. D. AREKAL. 1982a. Embryology of *Eriocaulon xeranthemum* Mart. (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 31: 41-54.
- RAMASWAMY, S. N., & G. D. AREKAL. 1982b. On the embryogeny of three taxa of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae). *Annals of Botany* 49: 99-102.
- RAMASWAMY, S. N., & M. V. S. RAJU. 1982. The embryo sac of *Xyris schoenoides* Mart. (Xyridaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 109: 325-329.
- RAMASWAMY, S. N., & C. R. NAGENDRAN. 1996. Embryology of *Syngonanthus nitens* var. *nitens* (Eriocaulaceae). *South African Journal of Botany* 62: 173-177.
- RAMASWAMY, S. N., B. G. L. SWAMY, & AREKAL, G. D. 1981. From zygote to seedling in *Eriocaulon robusto-brownianum* Ruhl. (Eriocaulaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 55: 179-188.
- RAMASWAMY, S. N., G. D. AREKAL, & M. V. S. RAJU. 1983. Developmental anatomy of seed coat and pericarp in two species of *Eriocaulon* L. (Eriocaulaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 110: 287-291.
- RUDALL, P. J. 1997. The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and systematics. *Botanical Review* 63: 140-181.
- RUDALL, P. J., & M. G. SAJO. 1999. Systematic position of *Xyris*: flower and seed anatomy. *International Journal of Plant Sciences* 160: 795-808.
- RUHLAND, W. 1903. Eriocaulaceae. In A. ENGLER [ed.], *Das Pflanzenreich*, vol. 13, (IV-30),



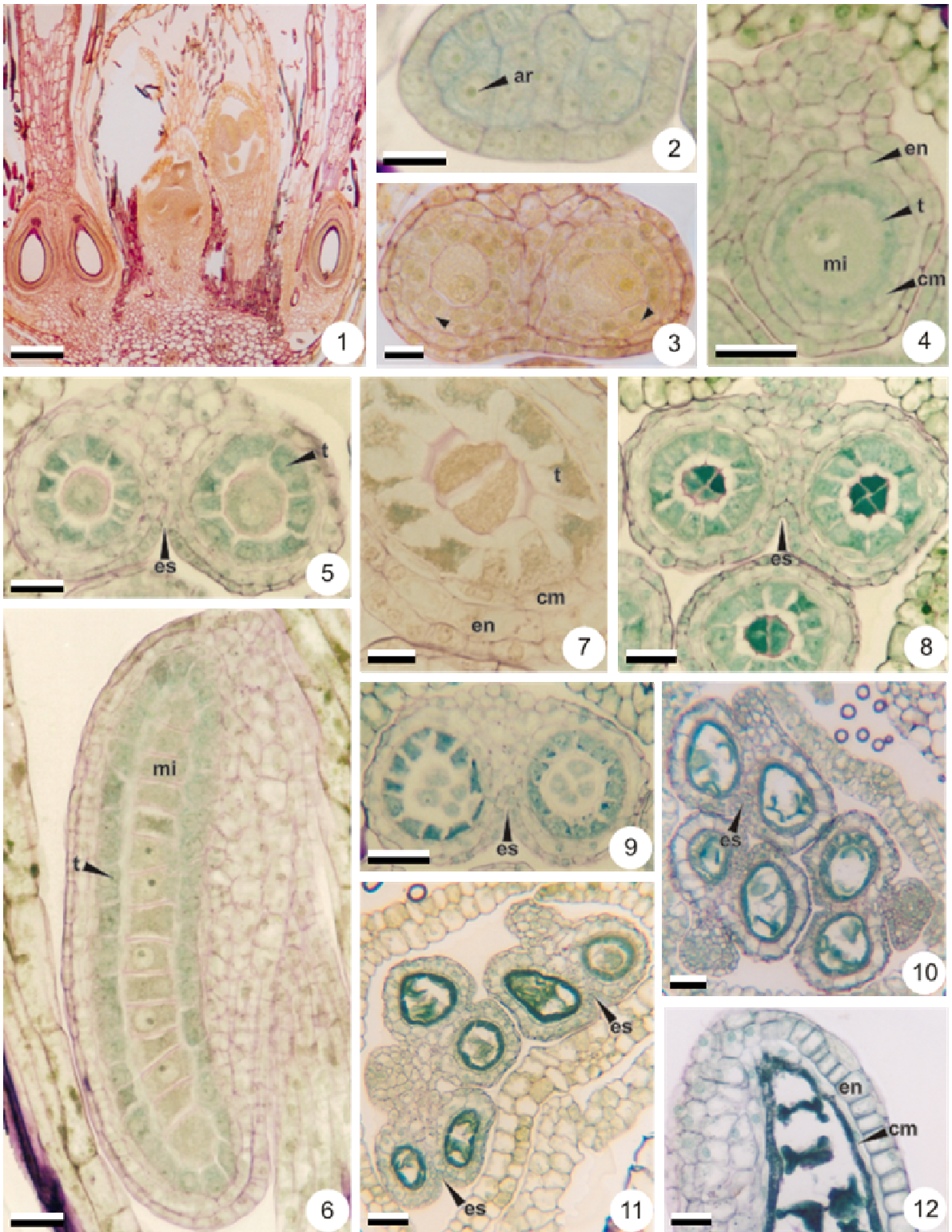
- 1-294. Wilhelm Engelmann, Leipzig, Germany.
- SANO, P. T. 2004. *Actinocephalus* (Körn.) Sano (*Paepalanthus* sect. *Actinocephalus*), a new genus of Eriocaulaceae, and other taxonomic and nomenclatural changes involving *Paepalanthus* Mart. *Taxon* 53: 99-107.
- SCATENA, V. L., & F. BOUMAN. 2001. Embryology and seed development of *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Plant Biology* 3: 341-350.
- SCATENA, V. L., N. L. MENEZES, & T. STÜTZEL. 1993. Embryology and seedling development in *Syngonanthus rufipes* Silveira (Eriocaulaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 67: 333-343.
- SCATENA, V. L., J. P. LEMOS-FILHO, & A. A. A. LIMA. 1996. Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de *Syngonanthus elegans* e *S. niveus* (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasilica* 10: 85-91.
- SCHNARF, K. 1929. Die Embriologie der Liliaceae und ihre systematische Bedeutung. *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien - Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 138: 69-92.
- SCHNARF, K. 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen. Bornträger, Berlin, Germany.
- SMITH, R. W. 1910. The floral development and embryogeny of *Eriocaulon septangulare*. *Botanical Gazette* 49: 281-289.
- SOLTIS, D. E., P. S. SOLTIS, P. K. ENDRESS, & M. W. CHASE. 2005. Phylogeny and evolution of angiosperms. Sinauer Associates, Massachusetts, USA.
- STEVENSON, D. W., & H. LOCONTE. 1995. Cladistic analysis of monocot families. In P. J. RUDALL, P. J. CRIBB, D. F. CUTLER, & C. J. HUMPHRIES. [eds.], *Monocotyledons: systematics and evolution*, 543-578. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- STEVENSON, D. W., J. I. DAVIS, J. V. FREUDENSTEIN, C. R. HARDY, M. P. SIMMONS, & C. D. SPECHT. 2000. A phylogenetic analysis of the monocotyledons based on morphological and molecular character sets with comments on the placement of *Acorus* and Hydatellaceae. In K. L. WILSON & D. A. MORRISON [eds.], *Monocots: systematics and evolution*, 17-24. CSIRO, Melbourne, Australia.
- STEYERMARK, J. A. 1984. Flora of the Venezuelan Guayana: Xyridaceae. *Annals of the*

- Missouri Botanical Garden* 71: 297-340.
- STRAKA, H., & FRIEDRICH, B. 1984. Palynologia Madagassica et Mascarenica. Fam. 17-49, Gymnospermae et Monocotyledones. *Tropische und Subtropische Pflanzenwelt* 49: 5-89.
- STÜTZEL, T. 1985a. Die systematische Stellung der Gattung *Wurdackia* (Eriocaulaceae). *Flora* 177: 335-344.
- STÜTZEL, T. 1985b. Die Bedeutung monotheecat-bisporangiaten Antheren als systematisches Merkmal zur Gliederung der Eriocaulaceen. *Botanischer Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 105: 433-438.
- STÜTZEL, T. 1988. Untersuchungen zur Wurzelanatomie der Eriocaulaceen. *Flora* 180: 223-239.
- STÜTZEL, T. 1998. Eriocaulaceae. In K. KUBITZKI [ed.], The families and genera of vascular plants, vol. IV, Flowering Plants: Monocotyledons – Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Springer-Verlag, Berlin, Germany.
- STÜTZEL, T., & N. GANSSE. 1995. Floral morphology of North American Eriocaulaceae and its taxonomic implications. *Feddes Repertorium* 106: 495-502.
- SUESSENGUTH, K., & R. BEYERLE. 1935. Über die Xyridaceengattung *Abolboda* Humb. et Bonpl. *Botanischer Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 67: 132-142.
- THANIKAIMONI, G. 1965. Contribution to the pollen morphology of Eriocaulaceae. *Pollen et Spores* 7: 181-191.
- THIERET, J. W. 1975. The Mayacaceae in the southeastern United States. *Journal of the Arnold Arboretum* 56: 248-255.
- TIEMANN, A. 1985. Untersuchungen zur Embryologie, Blütenmorphologie und Systematik der Rapateaceen und der Xyridaceen – Gattung *Abolboda* (Monocotyledoneae). *Dissertationes Botanicae* 82: 1-201.
- TILTON, V. R. 1980. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperm ovules. *Canadian Journal of Botany* 58: 2059-2066.
- TISSOT-SQUALLI, M. L. 1997. Monographische Bearbeitung von *Paepalanthus* subgenus *Platycaulon*. *Dissertationes Botanicae* 280: 1-242.

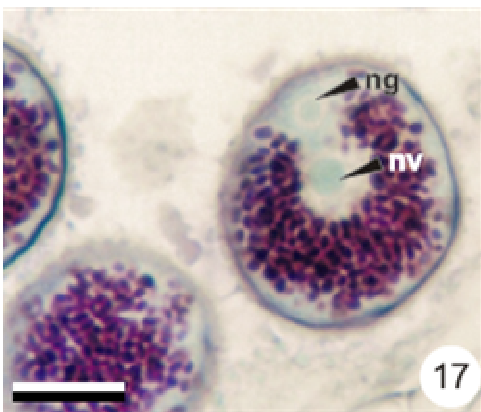
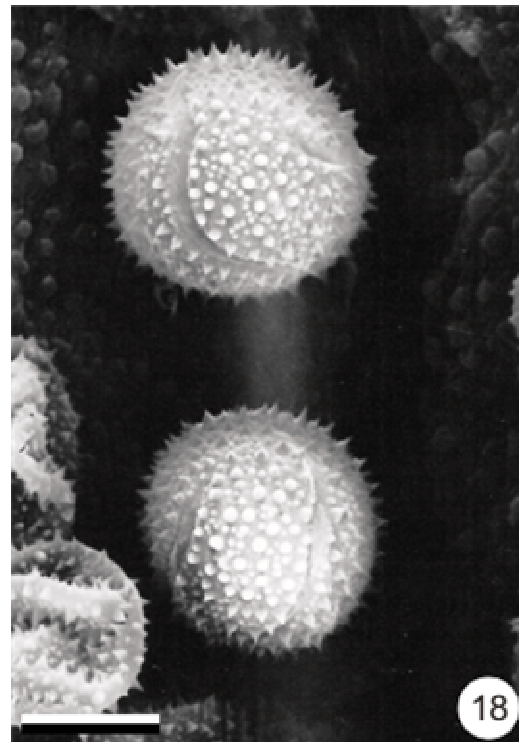
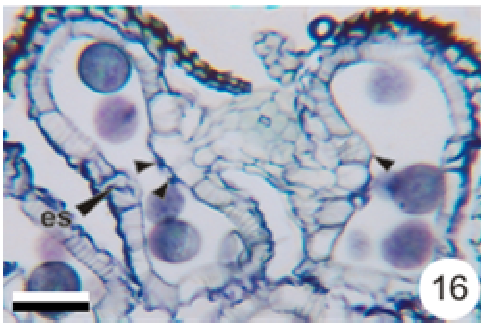
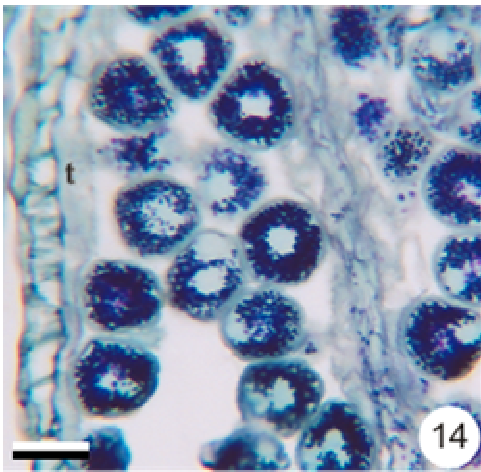
- UNTAWALE, A. G. & R. K. BHASIN. 1973. On endothelial thickenings in some monocotyledonous families. *Current Science* 42: 398-400.
- UNWIN, M. M. 2004. Molecular systematics of the Eriocaulaceae Martinov. PhD Dissertation, Miami University, Oxford, Ohio, USA.
- VENTURELLI, M., & F. BOUMAN. 1986. Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (Mayacaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 35: 497-516.
- WEINZIEHER, S. 1914. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica*. *Flora* 106: 393-432.
- ZHANG, Z. 1999. Monographie der Gattung *Eriocaulon* in Ostasien. *Dissertationes Botanicae* 313: 1-289.

## ILUSTRAÇÕES

**Figuras 1-12** – Capítulo, desenvolvimento da parede da antera, microsporogênese e microgametogênese de espécies de Eriocaulaceae. **1.** Seção longitudinal (SL) do capítulo de *Tonina fluviatilis*; **2.** Seção transversal (ST) da antera jovem de *Lachnocaulon minus* com célula arquesporrial hipodermal; **3.** ST da antera jovem de *T. fluviatilis* com camada parietal primária em divisão (cabeças-de-seta); **4-5.** ST de anteras jovens de *L. minus* com estágios sucessivos de desenvolvimento da parede da antera; **6.** SL da antera de *L. minus* com microsporócitos; **7.** ST da antera de *L. minus* com díade de micrósporos; **8.** ST da antera de *L. minus* com tétrade isobilateral de micrósporos; **9.** ST da antera imatura de *L. minus* com micrósporos envoltos por calose; **10-11.** ST de anteras de *T. fluviatilis* mostrando variação no número de microsporângios; **12.** SL da antera imatura de *T. fluviatilis* com tapete em degeneração. (Barras: Figs. 1 = 200 µm; Figs. 2-3, 7 = 10 µm; Figs. 4-6, 8, 12 = 20 µm; Figs. 9-11 = 30 µm). (ar = célula arquesporrial hipodermal; cm = camada mediana; en = endotécio; es = estômio; mi = microsporócito; t = tapete).

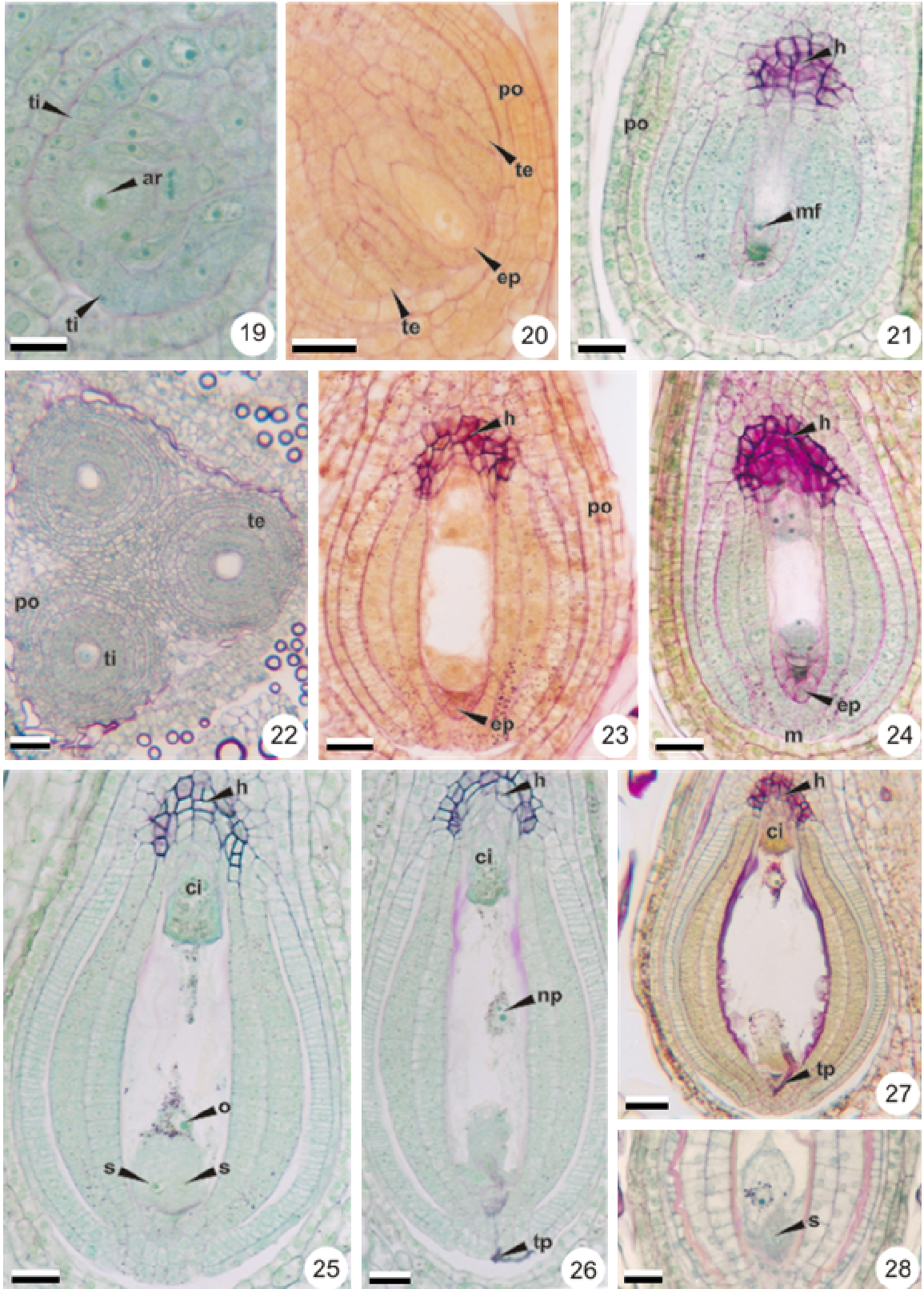


**Figuras 13-18** – Antera madura e gametófito masculino de espécies de Eriocaulaceae. **13.** Seção transversal (ST) de anteras bisporangiadas de *Tonina fluviatilis*; **14.** Seção longitudinal (SL) da antera de *Eriocaulon elichrysoides* com grãos de pólen binucleados; **15.** SL da antera de *Lachnocaulon engleri* com endotécio em vista frontal; **16.** SL da antera deiscente de *Paepalanthus subtilis* com septo desintegrado (cabeças-de-seta); **17.** Detalhe do grão de pólen maduro, binucleado, de *Lachnocaulon minus*; **18.** Eletromicrografia (MEV) de grãos de pólen espiraperturados de *L. anceps*. (Barras: Figs. 13-16 = 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 17-18 = 10  $\mu\text{m}$ ). (en = endotécio; es = estômio; ng = núcleo generativo; nv = núcleo vegetativo; t = tapete).

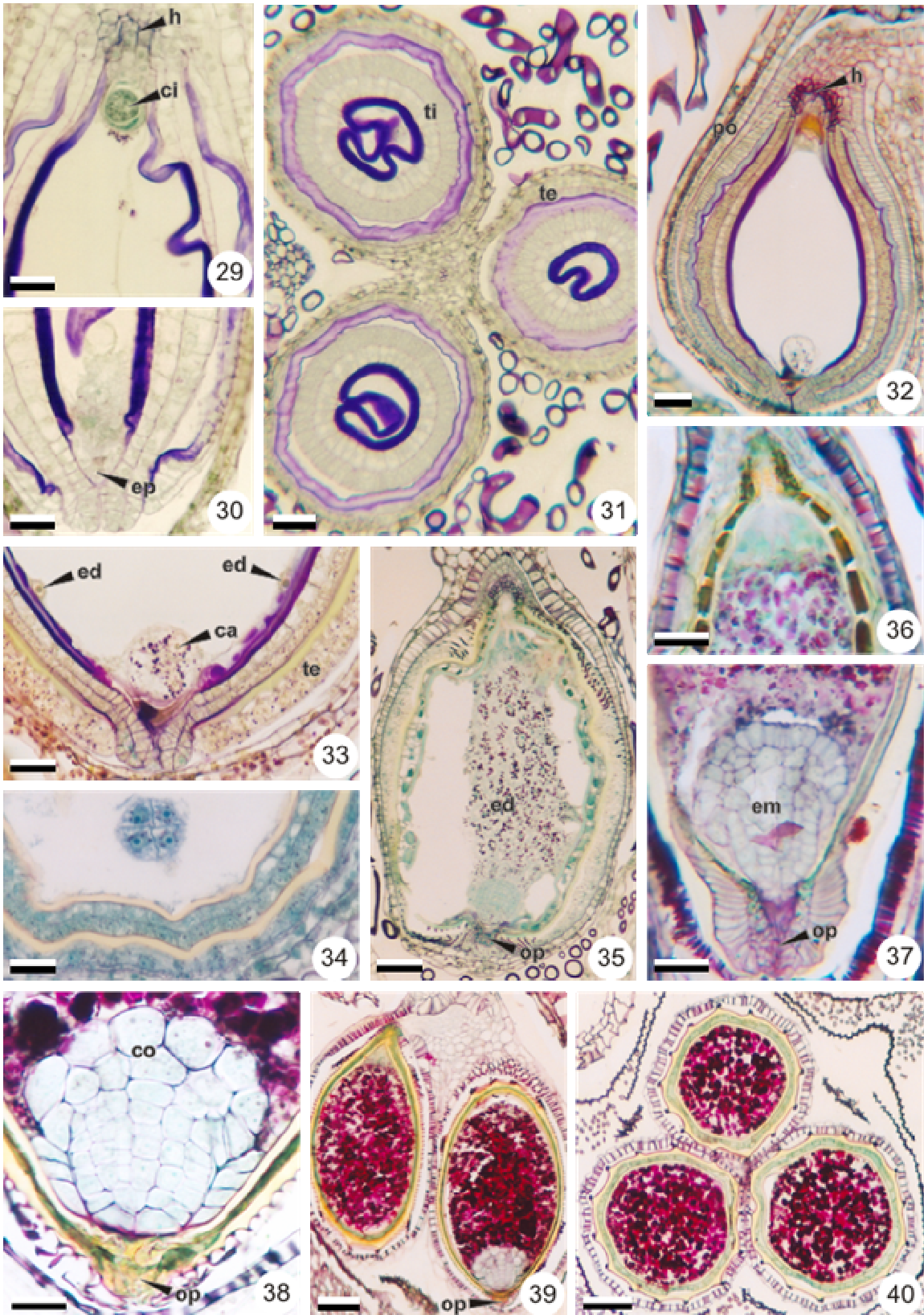




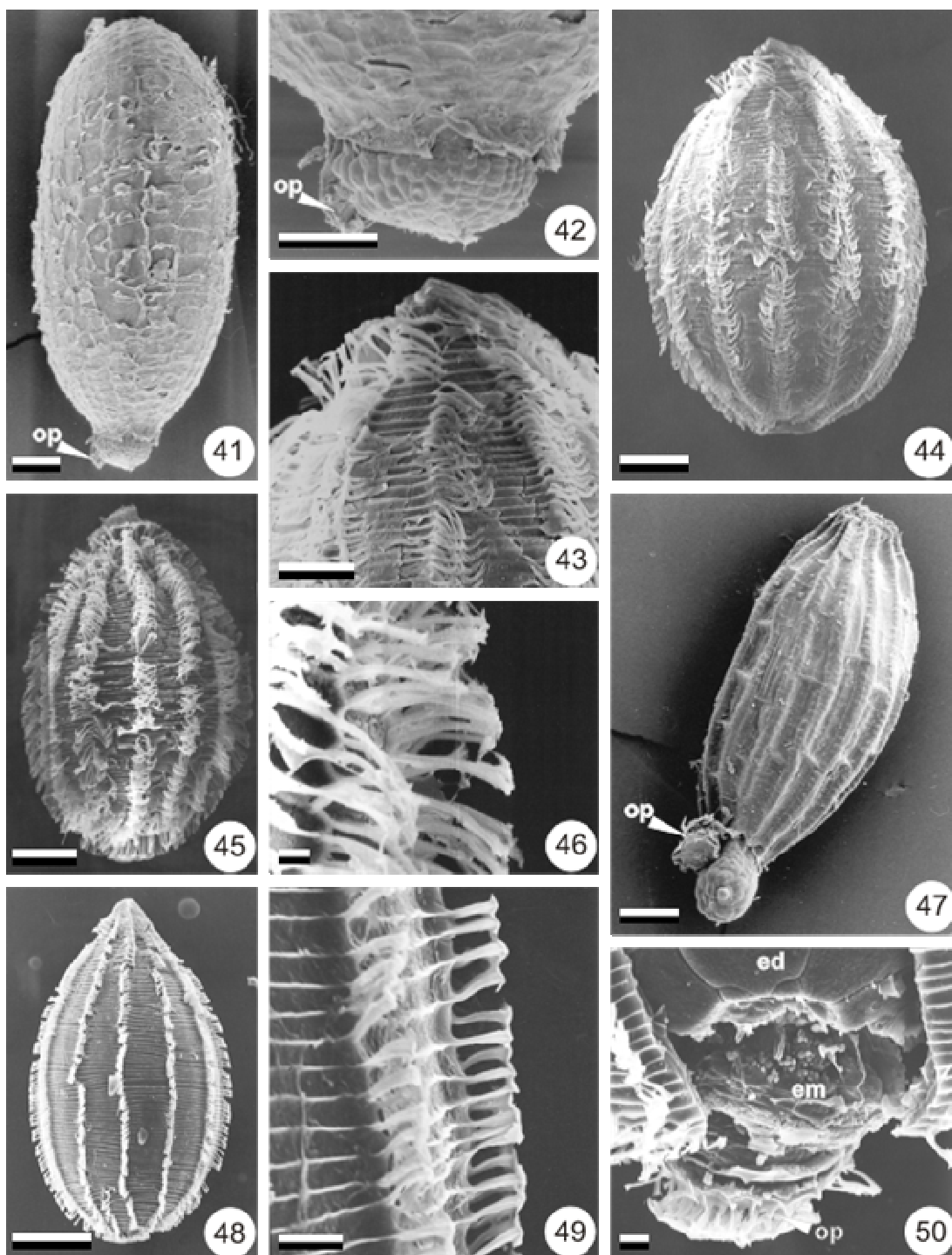
**Figuras 19-28** – Estágios sucessivos do desenvolvimento do ovário e do óvulo de espécies de Eriocaulaceae: *Tonina fluviatilis* (Figs. 19-27) e *Lachnocaulon minus* (Fig. 28). **19.** Seção longitudinal (SL) do primórdio do óvulo com início do tegumento interno; **20.** SL do óvulo tenuinucelado com megasporócito e tegumentos interno e externo; **21.** SL do óvulo com megásporo funcional e diferenciação da hipóstase; **22.** Seção transversal (ST) do ovário; **23.** SL do óvulo com gametófito feminino em desenvolvimento; **24.** SL do óvulo com gametófito feminino tipo *Polygonum*; **25.** SL do gametófito maduro com cisto antipodal na região calazal e aparato oosférico na região micropilar; **26-28.** SL de óvulos fertilizados com remanescente do tubo polínico na micrópila. (Barras: Fig. 19 = 10  $\mu\text{m}$ ; Figs. 20-21, 23-26, 28 = 20  $\mu\text{m}$ ; Figs. 22, 27 = 30  $\mu\text{m}$ ). (ar = célula arquesporrial hipodermal; ci = cisto antipodal; ep = epiderme do nucelo; h = hipóstase; m = micrópila; mf = megásporo funcional; np = núcleos polares; o = oosfera; po = parede do ovário; s = sinérgide; te = tegumento externo; ti = tegumento interno; tp = tubo polínico).



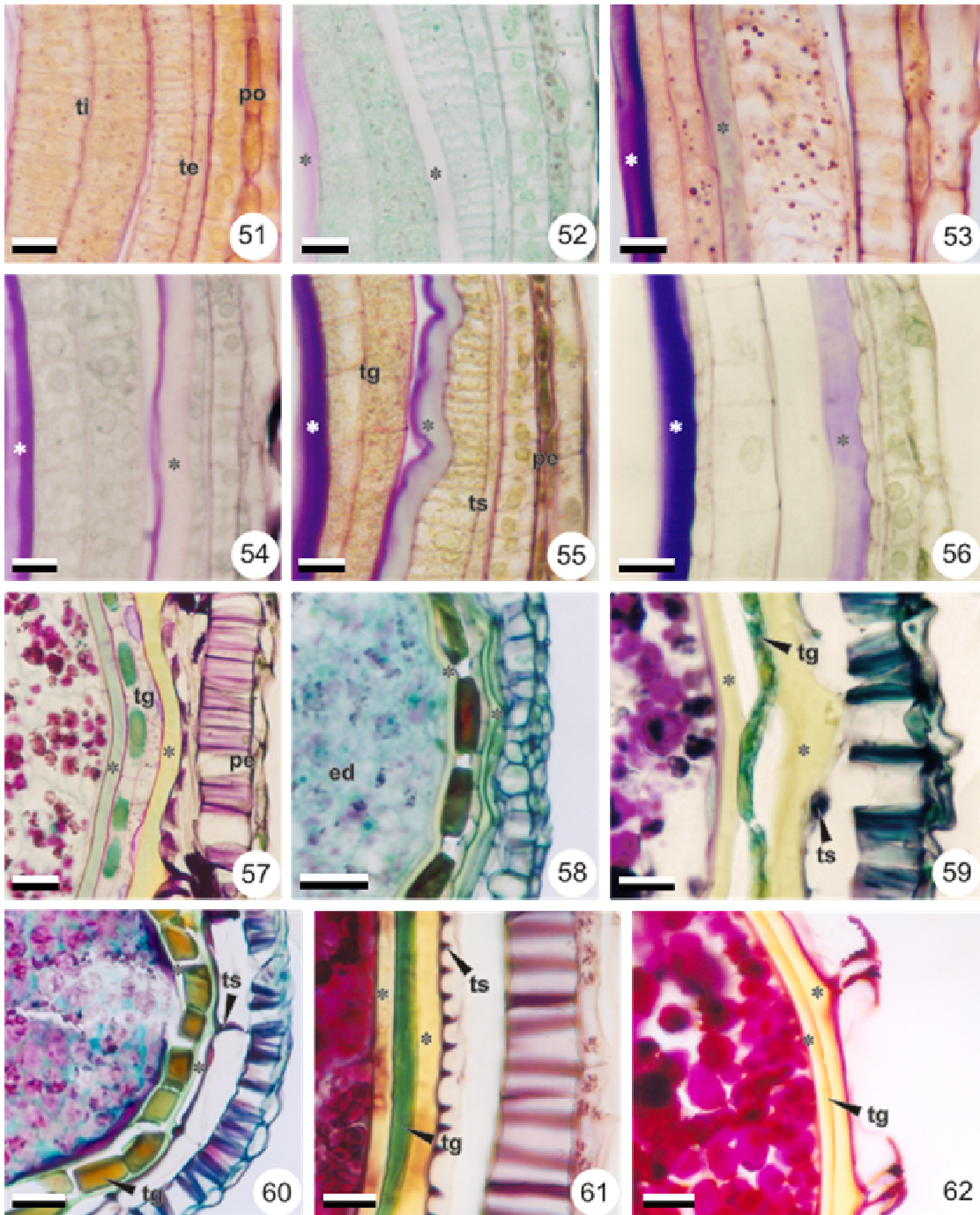
**Figuras 29-40** – Estágios pós-fertilização e de desenvolvimento da semente em espécies de Eriocaulaceae. **29.** Seção longitudinal (SL) do óvulo fertilizado de *Lachnocaulon engleri* com detalhe da região calazal; **30.** SL do óvulo fertilizado de *L. minus* com detalhe da região micropilar; **31.** Seção transversal (ST) do ovário de *L. minus* com óvulos fertilizados; **32.** SL da semente em desenvolvimento de *Tonina fluviatilis* com zigoto na região micropilar; **33-35.** SL de sementes imaturas de *T. fluviatilis* com estágios sucessivos do desenvolvimento do embrião; **36.** SL da semente imatura de *Paepalanthus obtusifolius* com detalhe do endosperma na região calazal; **37.** SL da semente imatura de *Leiothrix flavescens* com detalhe da região micropilar; **38-39.** SL de sementes maduras de *Philodice hoffmannseggii* com embrião maduro; **40.** ST do fruto maduro de *P. hoffmannseggii* com três sementes. (Barras: Figs. 29-30, 33-34, 38 = 20 µm; Figs. 31-32, 36-37 = 30 µm; Figs. 35, 39-40 = 70 µm). (ca = célula apical; ci = cisto antipodal; co = cotilédone; ed = endosperma; em = embrião; ep = epiderme do nucelo; h = hipóstase; op = opérculo; po = parede do ovário; te = tegumento externo; ti = tegumento interno).



**Figuras 41-50** – Eletromicrografias (MEV) de sementes de espécies de Eriocaulaceae. **41-42.** *Eriocaulon kunthii* e detalhe do opérculo e germinação do eixo embrionário; **43-44.** *Tonina fluviatilis* e detalhe da endotesta; **45-46.** *Lachnocaulon minus* e detalhe da endotesta; **47.** *Syngonanthus cipoensis* com opérculo e germinação do eixo embrionário; **48-50.** *Philodice hoffmannseggii* e detalhe da endotesta. (Barras: Fig. 41 = 152  $\mu\text{m}$ ; Figs. 42-45, 47-48 = 100  $\mu\text{m}$ ; Figs. 46, 49-50 = 10  $\mu\text{m}$ ). (ed = endosperma; em = embrião; op = opérculo).



**Figuras 51-62** – Estágios sucessivos do desenvolvimento da testa da semente e do pericarpo de espécies de Eriocaulaceae. **51.** Seção longitudinal (SL) do ovário maduro de *Tonina fluviatilis*; **52-53.** SL de ovários com óvulos fertilizados de *T. fluviatilis*; **54.** SL do ovário com óvulo fertilizado de *Lachnocaulon anceps*; **55.** SL do fruto e semente em desenvolvimento de *T. fluviatilis*, com início de diferenciação da endotesta e do pericarpo; **56.** SL do fruto em desenvolvimento de *L. minus*, com espessamento da endotesta; **57-59.** SL de frutos jovens de *T. fluviatilis* (Fig. 57), *Paepalanthus obtusifolius* (Fig. 58) e *L. engleri* (Fig. 59), com endotégmen taninífero bem desenvolvido; **60.** Seção transversal (ST) do fruto imaturo de *P. subtilis*; **61.** SL do fruto maduro de *Philodice hoffmannseggii*; **62.** ST da semente madura de *T. fluviatilis*, com ornamentação da endotesta em “T”. (Barras: Figs. 51-56, 59, 61 = 10 µm; Figs. 57-58, 60, 62 = 20 µm). (ed = endosperma; pe = pericarpo; po = parede do ovário; te = tegumento externo; tg = tégmen; ti = tegumento interno; ts = testa). (\* = cutícula).





## CAPÍTULO II

**Desenvolvimento da antera e do grão de pólen de *Hypolytrum bullatum* e  
*Rhynchospora consanguinea* (Cyperaceae, Poales)**

## RESUMO

O desenvolvimento da antera e do grão de pólen de *Hypolytrum bullatum* e *Rhynchospora consanguinea* foi estudado procurando-se entender as relações desses caracteres em Cyperaceae. Escolheu-se *R. consanguinea* como referência embriológica para a família, para servir de comparação para *H. bullatum*, cujo grupo taxonômico apresenta posição filogenética discutida. As espécies apresentam caracteres comuns como: antera biteca e tetrasporangiada, com desenvolvimento da parede do tipo monocotiledôneo; epiderme papilosa; endotécio com espessamento de parede em espiral; tapete uniestratificado e secretor; microsporogênese simultânea tipo Cyperaceae e grão de pólen do tipo pseudomônade, trinucleado. O arranjo dos microsporócitos e das pseudomônades nos microsporângios e, conseqüentemente, a morfologia das mesmas diferem nas espécies estudadas: em *H. bullatum* o arranjo é central e a pseudomônade é esférica, monoporada, enquanto que em *R. consanguinea* o arranjo é periférico e a pseudomônade é cuneiforme, 1-4-aperturada. Além disso, a degeneração dos três núcleos não-funcionais de micrósporos em *R. consanguinea* se dá na porção basal da pseudomônade, uma peculiaridade do gênero na família. A presença de grão de pólen do tipo pseudomônade em *H. bullatum* foi confirmada para o gênero. O conjunto de caracteres embriológicos presentes em *H. bullatum* e em *R. consanguinea* confirmam o posicionamento dos gêneros nas subfamílias Mapanioideae e Cyperoideae, respectivamente, sendo que Mapanioideae ocupa posição basal na família.

**Palavras-chave:** Cyperoideae, embriologia, endotécio, Mapanioideae, neotrópicos, pseudomônade

## ABSTRACT

The development of the anther and of the pollen grain of *Hypolytrum bullatum* and *Rhynchospora consanguinea* was investigated, aiming at a better understanding of these characters within Cyperaceae. *Rhynchospora consanguinea* was selected as an embryological reference for the family, in comparison to *H. bullatum*, which belongs to a controversial group. Both species share the following features: dithecous and tetrasporangiate anthers, with a 4-layered wall of the monocotyledonous type; a papillate epidermis; spiral

endothelial thickenings; an one-layered secretory tapetum; a Cyperaceous-type of simultaneous microsporogenesis; and trinucleated pollen grains, shed as pseudomonads. Both species were different in the arrangement of the microsporocytes and of the pseudomonads in the anther locule, as well as in the pseudomonad morphology: *H. bullatum* showed a central arrangement of spherical and monoporate pseudomonads, while *R. consanguinea* showed a peripheral arrangement of cuneiform, 1-4-aperturate, pseudomonads. Moreover, in *R. consanguinea* the non-functional microspore nuclei were degenerated in the basal part of the pseudomonad, a peculiar feature of the genus in the whole family. The pollen grain of the pseudomonad type in *H. bullatum* was confirmed to the whole genus. The overall embryological features described in *H. bullatum* and *R. consanguinea* allowed us to confirm their position in the Mapanioideae (basal) and in the Cyperoideae subfamilies respectively.

**Key words:** Cyperoideae, embryology, endothecium, Mapanioideae, neotropics, pseudomonad

## INTRODUÇÃO

Cyperaceae apresenta cerca de 5000 espécies distribuídas em aproximadamente 104 gêneros de ocorrência cosmopolita (Goetghebeur, 1998). É uma das três maiores famílias de monocotiledôneas em número de espécies (Simpson, 1995), e essa riqueza, aliada às características florais, se reflete em suas relações infrafamiliares. A interpretação da unidade floral é um assunto controverso na família (Holtum, 1948; Schultze-Motel, 1959; Kukkonen, 1967, 1994; Koyama, 1969, 1971; Kern, 1974; Meeuse, 1975; Eiten, 1976; Dahlgren et al., 1985; Bruhl, 1991, 1995; Goetghebeur, 1998) e resulta em diferentes interpretações evolutivas.

Bruhl (1995) e Goetghebeur (1998) propuseram os dois sistemas de classificação mais recentes para Cyperaceae, envolvendo caracteres morfológicos, anatômicos, embriológicos, fitoquímicos, fisiológicos e moleculares. Ambos reconheceram cerca de 104 gêneros para a família, diferindo nas interpretações das homologias das unidades florais (Muasya et al., 2000). Para Bruhl (1995), a família foi dividida em duas subfamílias e 12

tribos, enquanto que para Goetghebeur (1998), no sistema mais aceito atualmente, ela foi dividida em quatro subfamílias e 14 tribos.

Dentre as subfamílias apresentadas por Goetghebeur (1998), Cyperoideae, na qual se insere *Rhynchospora consanguinea* (Kunth) Boeck., é a que concentra o maior número de espécies, distribuídas em 71 gêneros. Cyperoideae foi circunscrita pelo autor com base na presença de pelo menos uma flor bissexuada por espigueta. A subfamília apresenta embriologia uniforme, baseada principalmente em estudos realizados com representantes de *Cyperus* L. (Padhye & Moharir, 1958; Khanna, 1965; Nagaraj & Nijalingappa, 1968, 1973; Padhye, 1971; Untawale & Bhasin, 1973), *Eleocharis* R. Br. (Dunbar, 1973; Untawale & Bhasin, 1973) e *Kyllinga* Rottb. (Padhye & Moharir, 1958; Khanna, 1965; Makde & Bhuskute, 1987).

*Rhynchospora* Vahl se destaca na subfamília, e também na família como um todo, por apresentar desenvolvimento do grão de pólen peculiar, com a degeneração dos núcleos não-funcionais de micrósporos da tétrade ocorrendo na região basal da pseudomônade (Tanaka, 1941). No restante da família, essa degeneração se dá na porção apical, afunilada (Tanaka, 1941; Wunderlich, 1954; Carniel, 1962, 1972; Khanna, 1963, 1965; Nagaraj & Nijalingappa, 1968; Padhye et al., 1970; Makde, 1982; Makde & Bhuskute, 1987; Makde & Untawale, 1989).

Mapanioideae, subfamília em que se insere *Hypolytrum bullatum* C. B. Clarke, é a que possui o menor número de espécies, distribuídas em 13 gêneros (Goetghebeur, 1998). A subfamília foi circunscrita por Goetghebeur (1998) utilizando-se a estrutura floral peculiar na família, onde as flores bissexuais laterais são providas de um par lateral de escamas. Recentemente, Muasya et al. (1998, 2000) sugeriram, através de análises filogenéticas combinadas, a existência de um agrupamento basal consistente nessa subfamília, composto por três gêneros - *Hypolytrum* Rich., *Mapania* Aubl. e *Scirpodendron* Zipp. ex Kurz - e denominado de agrupamento “hypolytróide”.

Trabalhos relacionados ao desenvolvimento da antera e do grão de pólen em táxons de Mapanioideae são poucos (Nagaraj & Nijalingappa, 1972; Makde, 1981; van Wichelen et al., 1999; Simpson et al., 2003). No entanto, características contrastantes com as demais Cyperaceae foram notadas, principalmente em relação à formação (ainda desconhecida) e à

morfologia do grão de pólen (Koyama, 1969; Simpson et al., 2003). De acordo com Simpson et al. (2003), estudos ontogenéticos dos grãos de pólen em espécies de Mapanioideae são necessários para confirmar se estes correspondem, de fato, à pseudomônade típica da família.

Características das anteras, como endotécio com espessamento em espiral (Untawale & Bhasin, 1973; Dahlgren & Clifford, 1982; Makde, 1981, 1982; Makde & Untawale, 1989; Manning & Linder, 1990; Dopchiz & Poggio, 1999), e dos grãos de pólen, como microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae e formação de pseudomônades (Makde, 1982; Simpson, 1995; van Wichelen et al., 1999; Zhang, 1999), são sinapomorfias da família quando comparada às demais Poales sensu APG II (2003).

Partindo de informações existentes na literatura, supôs-se que representantes de *Rhynchospora* seguiam o padrão embriológico descrito para a família. Desse modo, optou-se por estudar *R. consanguinea* como base de comparação frente à *Hypolytrum bullatum*, que se situa em um grupo basal na família e cuja embriologia é pouco conhecida.

Tendo em vista a importância da caracterização embriológica de táxons em Cyperaceae, o objetivo do presente trabalho foi estudar o desenvolvimento da antera e do grão de pólen de *Hypolytrum bullatum* (Mapanioideae) e de *Rhynchospora consanguinea* (Cyperoideae), procurando-se entender a relação desses caracteres na família.

## MATERIAL E MÉTODOS

*Hypolytrum bullatum* C. B. Clarke foi coletada no Parque Municipal da Mata da Esperança, no município de Ilhéus (BA), e suas exsiccatas encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Federal de Pernambuco (UFP) (Alves et al. 1866). *Rhynchospora consanguinea* (Kunth) Boeck. foi coletada nos campos rupestres da Serra do Cipó, no município de Santana do Riacho (MG), e de Diamantina (MG) e suas exsiccatas encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Estadual Paulista - Rio Claro/SP (HRCB) (Coan et al. 02, Coan et al. 27).

As inflorescências de ambas as espécies foram coletadas em diferentes fases de desenvolvimento, fixadas em FAA 50 (formaldeído 37%, ácido acético glacial, etanol 50%, 1:1:18 v/v) (Johansen, 1940) por 48 horas, e posteriormente transferidas para etanol 70%,

com algumas gotas de glicerina.

Para o estudo anatômico em microscopia de luz (ML), o material fixado foi examinado sob estereomicroscópio e algumas peças reprodutivas foram removidas para facilitar a retirada de ar e favorecer a infiltração pela historresina.

As amostras foram desidratadas em série n-butílica (álcool normal butílico absoluto - NBA) em bomba de vácuo (Feder & O'Brien, 1968, com modificações nos tempos de desidratação), e submetidas à infiltração de historresina, seguida da inclusão (Feder & O'Brien, 1968). O material incluído foi seccionado em micrótomo rotativo Reichert-Jung, modelo 2040, com 5-10 µm de espessura, utilizando-se navalhas de aço. As seções anatômicas obtidas foram coradas com ácido periódico-reativo de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968) e montadas em lâminas permanentes com Entellan.

Os resultados anatômicos foram analisados através das lâminas permanentes e a documentação se fez a partir de fotomicrografias, obtidas ao fotomicroscópio Olympus, modelo PM-20, com projeção de escala micrométrica.

Para o estudo morfológico em microscopia eletrônica de varredura (MEV), anteras maduras, estocadas em etanol 70%, foram desidratadas em série etílica gradual até etanol absoluto, submetidas ao ponto crítico com CO<sub>2</sub>, metalizadas com ouro e fotografadas ao microscópio eletrônico de varredura JEOL, modelo JSM 5410.

## RESULTADOS

O primórdio da antera de *Hypolytrum bullatum* e de *Rhynchospora consanguinea* é constituído por tecido meristemático, formado por células de núcleo grande e citoplasma denso, revestido pela protoderme (Fig. 1). Logo abaixo da protoderme, quatro grupos de células hipodermis começam a se diferenciar das demais, adjacentes aos quatro ângulos do primórdio da antera, constituindo o arquespório (Fig. 1).

As células arquesporiais hipodermis dividem-se periclinalmente, formando a camada parietal primária e a camada esporogênica primária (Fig. 2). A camada parietal primária, por divisão periclinal, resulta em duas camadas secundárias (Figs. 3-4 - cabeças-de-seta); a externa divide-se anticlinalmente e diferencia-se no endotécio, e a interna divide-se

anticlinal e periclinalmente, originando uma camada mediana e o tapete (Figs. 5-7).

O desenvolvimento da parede da antera é do tipo monocotiledôneo, apresentando: epiderme, endotécio, camada mediana e tapete (Figs. 5-7). Durante o desenvolvimento da antera, as células da epiderme alongam-se longitudinalmente e tornam-se papilosas, em seção transversal (Figs. 6, 8, 15, 18), com acúmulo de tanino, como em *Rhynchospora consanguinea* (Figs. 8, 15, 18). As células do endotécio são ligeiramente fusiformes e suas paredes tangenciais e anticlinais adquirem espessamento em espiral, que se estende de um pólo a outro da célula (Figs. 14-15, 17-18).

A camada mediana é efêmera (Figs. 7-8). As células que formam o tapete secretor são uni- ou binucleadas (Fig. 7). Durante o desenvolvimento dos microsporócitos, as células do tapete se desintegram parcialmente, diminuindo de tamanho e permanecendo na periferia do microsporângio (Fig. 8). Nos estágios mais avançados de desenvolvimento da antera, as células do tapete degeneram-se (Figs. 13-16).

A antera é biteca e tetrasporangiada (Figs. 3-4, 6, 8, 15). Durante a maturação, o septo que separa os microsporângios adjacentes de cada teca se desintegra (Fig. 18 - cabeças-de-seta).

Em ambas as espécies estudadas, as células do tecido esporogênico preenchem totalmente a cavidade do microsporângio (Figs. 3-4) e dividem-se (Fig. 5). Em *Rhynchospora consanguinea*, essas células formam de cinco a oito fileiras longitudinais de microsporócitos cuneiformes, com a porção apical, afunilada, voltada para o centro do microsporângio (Figs. 6, 8). Ainda nessa espécie, o arranjo dos microsporócitos nos microsporângios é periférico, até o completo desenvolvimento do grão de pólen, segundo terminologia proposta por Kirpes et al. (1996), resultando em um cilindro de células cuja parte basal, mais larga, encontra-se em íntimo contato com as células do tapete (Figs. 6, 8, 11, 15). Em *Hypolytrum bullatum*, os microsporócitos são esféricos e distribuem-se de maneira livre nos microsporângios, com arranjo central (Figs. 13-14).

Em ambas as espécies, cada microsporócito sofre divisão meiótica, produzindo em seu interior quatro núcleos de micrósporos, sem que ocorra formação de parede celular individualizando cada núcleo recém-formado (Fig. 7 - cabeças-de-seta). A microsporogênese é simultânea, tipo-Cyperaceae. Dos quatro núcleos de micrósporos formados na tétrade de

micrósporos, apenas um é funcional (Fig. 13), enquanto os três restantes, não-funcionais, se degeneram. Em *Rhynchospora consanguinea*, esses núcleos migram para a porção basal do microsporócito (Fig. 9). O grão de pólen, portanto, é uma tétrade degradada, denominada pseudomônade.

Em *Hypolytrum bullatum*, a microsporogênese não foi acompanhada integralmente, porém acredita-se que seja simultânea tipo-Cyperaceae assim como em *Rhynchospora consanguinea*. Na figura 13, observam-se indícios da formação da pseudomônade em *H. bullatum*, com a presença de dois dos três núcleos degenerados, que são menores e se deslocam para a periferia, onde se degeram.

Em ambas as espécies, o núcleo funcional da pseudomônade divide-se por mitose e forma um núcleo vegetativo, grande, e um núcleo generativo (Fig. 10); este último se divide e forma os dois núcleos espermáticos (Figs. 12, 19). Em *Rhynchospora consanguinea*, os núcleos espermáticos ficam adjacentes aos micrósporos não-funcionais degenerados (Fig. 12), cujos remanescentes persistem na porção basal do grão de pólen (Fig. 11).

O grão de pólen maduro é, em ambas as espécies estudadas, pseudomônade trinucleada, com citoplasma rico em amiloplastos (Figs. 14-16, 19).

Em microscopia eletrônica de varredura (MEV), a pseudomônade de *Rhynchospora consanguinea* é cuneiforme (Fig. 21), e esse formato está relacionado ao arranjo periférico no microsporângio, em cilindro único, também evidente na seção longitudinal da antera em pré-antese (Fig. 20). A exina é granulosa, a parede basal é reta e as paredes laterais são ligeiramente côncavas na porção central (Figs. 21-22). Uma única abertura (poro) foi observada na porção basal do grão de pólen (Fig. 10 - cabeça-de-seta); porém, uma abertura reduzida também foi constatada na porção apical (Fig. 22). Em *Hypolytrum bullatum*, a pseudomônade possui exina reticulada heterogênea (Figs. 23-24), é esférica e monoporada (Figs. 19 - cabeça-de-seta, 23). A germinação do tubo polínico pode ter início ainda no lóculo da antera, durante sua deiscência (Fig. 24), com total desenvolvimento quando a pseudomônade atinge a superfície estigmática receptiva (Fig. 25).

As características da antera e do grão de pólen observadas em *Hypolytrum bullatum* e em *Rhynchospora consanguinea* foram agrupadas na Tabela 1, e acrescidas de informações



disponíveis na literatura para ambos os gêneros e respectivas subfamílias senso Goetghebeur (1998).

**Tabela 1** - Caracteres da antera e do grão de pólen de *Hypolytrum* e *Rhynchospora*, complementados com dados disponíveis na literatura para as subfamílias Mapanioideae e Cyperoideae, senso Goetghebeur (1998). Os caracteres diferenciais foram destacados em negrito.

Caracteres	<i>Hypolytrum</i>	outras Mapanioideae	<i>Rhynchospora</i>	outras Cyperoideae
Desenvolvimento monocotiledôneo da parede da antera	+ <sup>18,40</sup>	?	+ <sup>40</sup>	+ <sup>6,9,11-12,14-15,20,27,30-31</sup>
Epiderme	Papilosa <sup>40</sup>	?	Papilosa <sup>25,40</sup>	Papilosa <sup>6,16,25,27,30-31</sup>
Espessamento do endotécio	Espiral <sup>18,25,40</sup>	?	Espiral <sup>25,40</sup>	Espiral <sup>6,12,14-16,20,22,25-27,30,32</sup>
Tipo de tapete	Secretor <sup>18,37,40</sup>	Secretor <sup>39</sup>	Secretor <sup>40</sup>	Secretor <sup>6-8,10-12,14-16,19-20,24,30-31</sup>
Arranjo dos microsporócitos no lóculo da antera	<b>Central</b> <sup>37,40</sup>	<b>Central</b> <sup>34,39</sup> <b>Periférico</b> <sup>39</sup>	<b>Periférico</b> <sup>40</sup>	<b>Periférico</b> <sup>9,15,19,23,27,29,31,34</sup>
Microsporogênese	Simultânea (tipo-Cyperaceae) <sup>18,33,40</sup>	Simultânea (tipo-Cyperaceae) <sup>33</sup> ? <sup>38</sup>	Simultânea (tipo-Cyperaceae) <sup>1,33,40</sup>	Simultânea (tipo-Cyperaceae) <sup>1,5,11-12,14,19,21,33,36</sup>
Tipo de grão de pólen	<b>Tipo-Mapania</b> <sup>4,37</sup> <b>Pseudomônade</b> <sup>18,33,40</sup>	<b>Tipo-Mapania</b> <sup>4,28,37</sup> <b>Pseudomônade</b> <sup>33,37</sup>	<b>Pseudomônade</b> <sup>1,33,37,40</sup>	<b>Pseudomônade</b> <sup>3-5,11-12,15-18,27,30,33,35-37</sup>
Forma do grão de pólen	<b>Esférica</b> <sup>18,33,37,40</sup>	<b>Cuneiforme</b> <sup>4,37</sup> <b>Esférica</b> <sup>33-34,39</sup>	<b>Cuneiforme</b> <sup>1-2,18,37,40</sup>	<b>Cuneiforme</b> <sup>1-2,11-12,14,25,28,30,33-34,37</sup> <b>Esférica</b> <sup>11,37</sup>
Número de aberturas no grão de pólen	<b>1</b> <sup>2,37,40</sup>	<b>1</b> <sup>37</sup>	<b>1-4</b> (1 basal + 3 laterais) <sup>2,37,40</sup>	<b>1</b> <sup>1-2,12,14</sup> <b>1-4</b> (1 basal + 3 laterais) <sup>2,5,37</sup> <b>&gt; 4</b> <sup>37</sup>
Aparência externa da exina	<b>Lisa</b> <sup>18</sup> <b>Reticulada</b> <sup>40</sup>	<b>Reticulada</b> <sup>37</sup>	<b>Granulosa</b> <sup>2,40</sup>	<b>Granulosa</b> <sup>2,31</sup>
Número de núcleos no pólen maduro	<b>3</b> <sup>18,40</sup>	<b>3</b> <sup>37</sup>	<b>3</b> <sup>13,40</sup>	<b>3</b> <sup>6,9,11-14,16-17,19,26-27,30-31</sup> <b>2</b> <sup>7,10,13,26</sup>
Região onde os três núcleos se degeneram	<b>Periférica</b> <sup>18,40</sup>	?	<b>Basal</b> <sup>1,40</sup>	<b>Apical</b> <sup>6,9,11-12,14-17,27,30-31</sup>

**Referências:** <sup>1</sup> Tanaka (1941); <sup>2</sup> Erdtman (1943); <sup>3</sup> Erdtman (1944); <sup>4</sup> Selling (1947); <sup>5</sup> Cranwell (1953); <sup>6</sup> Wunderlich (1954); <sup>7</sup> Dnyansagar & Tiwari (1956); <sup>8</sup> Padhye & Moharir (1958); <sup>9</sup> Carniel (1962); <sup>10</sup> Gupta (1962); <sup>11</sup> Khanna (1963); <sup>12</sup> Khanna (1965); <sup>13</sup> Brewbaker (1967); <sup>14</sup> Nagaraj & Nijalingappa (1968); <sup>15</sup> Padhye et al. (1970); <sup>16</sup> Padhye (1971); <sup>17</sup> Carniel (1972); <sup>18</sup> Nagaraj & Nijalingappa (1972); <sup>19</sup> Dunbar (1973); <sup>20</sup> Nagaraj & Nijalingappa (1973); <sup>21</sup> Strandhede (1973); <sup>22</sup> Untawale & Bhasin (1973); <sup>23</sup> Nagaraj et al. (1976); <sup>24</sup> Nijalingappa (1976); <sup>25</sup> Makde (1981); <sup>26</sup> Dahlgren & Clifford (1982); <sup>27</sup> Makde (1982); <sup>28</sup> Haines & Lye (1983); <sup>29</sup> Makde (1983); <sup>30</sup> Makde & Bhuskute (1987); <sup>31</sup> Makde & Untawale (1989); <sup>32</sup> Manning & Linder (1990); <sup>33</sup> Simpson (1995); <sup>34</sup> Kirpes et al. (1996); <sup>35</sup> Dopchiz & Poggio (1999); <sup>36</sup> Furness & Rudall (1999); <sup>37</sup> van Wichelen et al. (1999); <sup>38</sup> Zhang (1999); <sup>39</sup> Simpson et al. (2003); <sup>40</sup> presente trabalho.

## DISCUSSÃO

Tanto *Hypolytrum bullatum* como *Rhynchospora consanguinea* apresentaram caracteres comuns como: desenvolvimento da parede da antera do tipo monocotiledôneo; epiderme formada por células papilosas; endotécio com espessamento em espiral; tapete secretor e uniestratificado; microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae e grão de pólen tipo pseudomônade, trinucleado (Tabela 1). Esses caracteres também correspondem ao padrão estabelecido para a família.

O arranjo dos microsporócitos e das pseudomônades nos lóculos das anteras, bem como o tipo e a morfologia da pseudomônade, foram características que apresentaram variação entre os dois táxons aqui estudados. Segundo alguns autores, como Koyama (1969) e Simpson et al. (2003), esse conjunto de caracteres distingue Mapanioideae das demais subfamílias de Cyperaceae. Além disso, o processo de degeneração dos núcleos dos micrósporos não-funcionais da tétrade é um caráter peculiar às espécies de *Rhynchospora* dentro da família (Tanaka, 1941).

A microsporogênese em *Hypolytrum bullatum* e em *Rhynchospora consanguinea* é simultânea, corroborando a descrição das demais espécies de Cyperaceae já estudadas (Dahlgren & Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985; Johri et al., 1992; Furness & Rudall, 1999, 2000). Nesse tipo de microsporogênese, a citocinese só ocorre após a completa formação dos quatro núcleos de micrósporos da tétrade (Maheshwari, 1950; Davis, 1966; Johri et al., 1992). Em Cyperaceae, após a formação dos quatro núcleos da tétrade, ocorre degeneração de três deles, com desenvolvimento de apenas um, o qual origina o grão de pólen, denominado pseudomônade (Erdtman, 1952; Strandhede, 1973; Dahlgren & Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985). Para salientar a particularidade desse processo nos representantes de Cyperaceae, Simpson (1995) utilizou a denominação microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae, adotada também no presente trabalho.

Esse tipo de formação de grão de pólen é exclusivo das Cyperaceae dentre as demais Poales e monocotiledôneas, sem qualquer paralelo nas angiospermas (Johri et al., 1992). Embora Smith-White (1959) e Char et al. (1973) tenham relatado um processo semelhante em representantes da tribo Styphelieae de Epacridaceae (Ericaceae sensu APG II, 2003), a

degeneração dos micrósporos é facultativa segundo McGlone (1978), podendo ocorrer díades, tríades e tétrades férteis, o que não ocorre em Cyperaceae. Provavelmente, a formação de grãos de pólen do tipo pseudomônade em Cyperaceae e em representantes de Styphelieae seja um caso de convergência na especialização à anemofilia, em termos de redução de massa da estrutura a ser dispersa. A microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae é, então, uma sinapomorfia da família.

Em Juncaceae, cuja proximidade filogenética com Cyperaceae vem sendo comprovada por diversos autores (Chase et al., 1995; Plunkett et al., 1995; Simpson, 1995; Munro & Linder, 1997; Givnish et al., 1999; Muasya et al., 2000; Bremer, 2002; Michelangeli et al., 2003; Chase, 2004), o grão de pólen também é disperso na condição de tétrade (Meyer & Yaroshevskaya, 1976; Dahlgren et al., 1985).

Segundo Linder & Rudall (2005), grãos de pólen dispersos em tétrades permanentes foi um caráter que surgiu várias vezes em Poales, ocorrendo não apenas no clado formado por Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae, como também em algumas espécies de *Typha* (Typhaceae) e Hydatellaceae.

A degeneração de três dos quatro micrósporos produzidos nas divisões reducionais dos microsporócitos em Cyperaceae ocorre na porção apical das pseudomônades, que é oposta à abertura do grão de pólen, na maioria das espécies (Tanaka, 1941; Dunbar, 1973; Strandhede, 1973; Makde, 1982; Furness & Rudall, 1999). Segundo Ranganath & Nagashree (2000), essa peculiaridade no desenvolvimento do grão de pólen de Cyperaceae está associada a um mecanismo de eliminação celular programada, semelhante à apoptose já constatada em muitas etapas do desenvolvimento do corpo vegetal.

Em *Rhynchospora consanguinea*, assim como nas demais espécies do gênero, o processo de degeneração dos núcleos não-funcionais de micrósporos se dá na porção basal da pseudomônade, uma exclusividade de *Rhynchospora* na família (Tanaka, 1941). Esse fenômeno, segundo Tanaka (1941), é semelhante ao que ocorre em Juncaceae, em que três dos núcleos migram para a parte basal do grão de pólen.

De acordo com Tanaka (1941), o tipo de grão de pólen encontrado em *Rhynchospora* corresponde a um tipo intermediário entre o grão de pólen típico de Cyperaceae e o grão de pólen de Juncaceae, reforçando a relação de parentesco entre as duas

famílias. Munro & Linder (1997) também reforçaram esse parentesco sugerindo que o desenvolvimento da pseudomônade em Cyperaceae derivou de um ancestral com tétrede, provavelmente de Juncaceae. Os resultados aqui apresentados para *Hypolytrum bullatum* e *R. consanguinea* também parecem reforçar essa hipótese de derivação de Cyperaceae a partir de um ancestral em Juncaceae. Provavelmente, nesse contexto de formação da pseudomônade de Cyperaceae, partiu-se de uma tétrede permanente ancestral, na qual os quatro micrósporos são esféricos e aderidos entre si, como em Juncaceae, para uma tétrede degenerada de micrósporos, ou pseudomônade, onde apenas um micrósporo é funcional e os demais obrigatoriamente se degeneram.

A forma esférica da pseudomônade de *Hypolytrum* pode representar um estágio intermediário entre o micrósporo esférico da tétrede permanente de Juncaceae e a pseudomônade cuneiforme da maioria das Cyperaceae, como aqui observada em *Rhynchospora consanguinea*. A variação na morfologia da pseudomônade de Cyperaceae, associada à superfície da exina, pode estar relacionada à evolução da entomofilia para a anemofilia na família, assim como observado por Char et al. (1973) em Epacridaceae (Ericaceae sensu APG II, 2003).

Kirpes et al. (1996) distinguiram dois tipos de arranjo dos grãos de pólen nos microsporângios das angiospermas: o arranjo central, onde os grãos de pólen distribuem-se de forma livre, e o arranjo periférico, onde os grãos de pólen formam um cilindro único de células na periferia do microsporângio, em íntimo contato com as células do tapete. Segundo os autores, os grãos de pólen periféricos predominam em Poaceae e Cyperaceae, mas não são homólogos dada a peculiaridade já discutida da formação do grão de pólen nesta última família.

Não existem relatos sobre o arranjo das tétrades permanentes de Juncaceae nos microsporângios. No entanto, a partir das pranchas de ilustrações do estudo de Shah (1963) e de Munro & Linder (1997), observou-se que as tétrades se arranjam de maneira aleatória no microsporângio, semelhante ao arranjo central descrito por Kirpes et al. (1996) e aqui observado para *Hypolytrum bullatum*. Provavelmente, esse tipo de arranjo em Juncaceae poderia corroborar o posicionamento basal de *Hypolytrum* em Cyperaceae, onde a maioria dos representantes apresenta arranjo periférico associado ao formato cuneiforme da

pseudomônade e à anemofilia.

Em *Rhynchospora consanguinea* aqui estudada, assim como na maioria das espécies de Cyperaceae, as pseudomônades, desde o estágio de microsporócito, são cuneiformes e distribuem-se de forma periférica no microsporângio. Já em *Hypolytrum bullatum*, o arranjo é central e as pseudomônades são esféricas.

Grãos de pólen esféricos, centrais, também foram descritos para outros representantes de Mapanioideae, como *Mapania pycnocephala* (Kirpes et al., 1996) e alguns outros membros da tribo Hypolytreae sensu Goetghebeur (1998). Simpson et al. (2003) denominaram esse tipo peculiar de grão de pólen em Mapanioideae como tipo-Mapania, salientando sua ocorrência restrita à subfamília, mais especificamente à tribo Hypolytreae (*Diplasia*, *Hypolytrum*, *Mapania*, *Scirpodendron*). De acordo com esses autores, *Capitularina* e *Exocarya*, da tribo Hypolytreae, e todos os representantes da tribo Chrysithicheae dispersam grãos de pólen do tipo pseudomônades típicas, cuneiformes, assim como nos representantes das demais subfamílias de Cyperaceae.

Simpson et al. (2003) não estudaram a ontogenia dos grãos de pólen de representantes de Mapanioideae, mas sugeriram sua necessidade para comprovar se são de fato pseudomônades como no restante da família, ou se são mônades como na maioria das angiospermas (Harley & Zavada, 2000; Zavada, 1983; Linder & Rudall, 2005). Considerações como a de Erdtman (1952), que indicou grãos de pólen tipo-Mapania como verdadeiras mônades, e a de Koyama (1961), que afirmou sua natureza em pseudomônades, foram baseadas apenas em dados morfológicos. Em vista disso, van Wichelen et al. (1999) reforçaram a necessidade de estudos ontogenéticos do grão de pólen das Mapanioideae.

No estudo sobre as relações filogenéticas de Mapanioideae, baseado em dados moleculares e morfológicos, Simpson et al. (2003) não citaram em nenhum momento o trabalho realizado por Nagaraj & Nijalingappa (1972), que apresentava, até então, a única descrição detalhada do desenvolvimento da pseudomônade em uma Mapanioideae, no caso *Hypolytrum latifolium*. Van Wichelen et al. (1999) confirmaram a morfologia polínica do tipo-Mapania para *Hypolytrum schrandrianum*, sem, contudo, realizar estudos ontogenéticos. Deste modo, os resultados do presente estudo, com ilustrações de diferentes estágios de formação do grão de pólen de *Hypolytrum bullatum*, corroboraram as observações

de Nagaraj & Nijalingappa (1972) e confirmaram a ocorrência de pólen do tipo pseudomônade no gênero e na subfamília.

Os grãos de pólen de Mapanioideae, quando comparados aos dos representantes das demais subfamílias, como Cyperoideae, aqui representada por *Rhynchospora consanguinea*, se diferenciam apenas na morfologia e apresentam a mesma ontogenia.

A evolução das pseudomônades, sejam elas esféricas ou cuneiformes, foi proposta por Simpson et al. (2003) como resultado da adaptação das espécies a diferentes habitats. Os autores sugeriram que a transição do grão de pólen na posição central do lóculo para o grão de pólen periférico em Cyperaceae tenha sido possivelmente relacionada à transição gradual para ambientes abertos e à anemofilia, assumindo como ancestrais as espécies de ambientes florestais.

Essa hipótese é razoável e merece ser mais bem analisada, com estudos ontogenéticos dos grãos de pólen de um número maior de membros de Mapanioideae. Muitos dos representantes de Mapanioideae, como caracterizado por Goetghebeur (1998) e por Alves (2003), habitam predominantemente ambientes florestais tropicais. Como as Mapanioideae são tidas como basais em Cyperaceae (Holtum, 1948; Kern, 1974; Meeuse, 1975; Simpson et al., 2003), a presença de grão de pólen central em *Mapania* (Kirpes et al., 1996) e em *Hypolytrum* é congruente com essa hipótese.

De acordo com Linder & Rudall (2005), a relação entre a morfologia polínica, o número de óvulos e o mecanismo de polinização no clado formado por Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae necessita de estudos.

Além desses caracteres acima citados, o padrão da exina também apresenta variações nas espécies aqui estudadas: em *Rhynchospora consanguinea* é granuloso, enquanto que em *Hypolytrum bullatum* é reticulado heterogêneo. Essa variação na ornamentação da exina já foi discutida por Koyama (1969), sendo mais um caráter que distingue os grãos de pólen de Mapanioideae das demais Cyperaceae.

A presença de endotécio com espessamento em espiral, microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae, com formação de grão de pólen do tipo pseudomônade, trinucleado, caracterizam o desenvolvimento da antera e do grão de pólen em Cyperaceae. Concorda-se aqui com Stevens (2001 onwards) em que a microsporogênese simultânea e o

pólen em tétrades são sinapomorfias do clado formado por Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae em Poales.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS <sup>2</sup>

- Alves, M. (2003) *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae) nos Neotrópicos. São Paulo: Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG II) (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141, 399-436.
- Bremer, K. (2002) Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* 56, 1374-1387.
- Brewbaker, J. L. (1967) The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. *American Journal of Botany* 54, 1069-1083.
- Bruhl, J. (1991) Comparative development of some taxonomically critical floral/inflorescence features in Cyperaceae. *Australian Journal of Botany* 39, 119-127.
- Bruhl, J. (1995) Sedge genera of the world: relationships and a new classification. *Australian Systematic Botany* 8, 125-305.
- Carniel, K. (1962) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des sporogenen Gewebes der Gramineen und Cyperaceen. II. Cyperaceae. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 109, 81-95.
- Carniel, K. (1972) Elektronenmikroskopische Analyse der Pollenentwicklung von *Heleocharis palustris*. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 120, 223-234.
- Char, M. B. S., Cheluviah, M. C., & Ganesh, D. (1973) Pseudomonad pollen development in *Styphelieae* (Epacridaceae) and Cyperaceae – an interpretation. *Journal of Palynology* 9, 185-191.
- Chase, M. W. (2004) Monocot relationships: an overview. *American Journal of Botany* 91, 1645-1655.
- Chase, M. W., Stevenson, D. W., Wilkin, P., & Rudall, P. J. (1995) Monocot systematics: a

---

<sup>2</sup> Segundo normas *Plant Biology*.

- combined analysis. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 685-730.
- Cranwell, L. M. (1953) New Zealand pollen studies: the monocotyledons, a comparative account. *Bulletin of the Auckland Institute and Museum* 3, 1-91.
- Dahlgren, R. M. T. & Clifford, H. T. (1982) *The monocotyledons: a comparative study*. London: Academic Press.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford, H. T., & Yeo, P. F. (1985) *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Berlin: Springer Verlag.
- Davis, G. L. (1966) *Systematic embryology of the angiosperms*. New York: John Wiley and Sons, Inc.
- Dnyansagar, V. R. & Tiwari, D. K. (1956) Sporogenesis and gametophytes of *Fimbristylis quinquangularis* Kunth. *Bulletin of the Botanical Society (Saugar)* 8, 3-6.
- Dopchiz, L. P. & Poggio, L. (1999) Meiosis and pollen grain development in *Isolepis cernua* f. *cernua* (Cyperaceae). *Caryologia* 52, 197-201.
- Dunbar, A. (1973) Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (Cyperaceae). I. Ultrastructure and ontogeny. *Botaniska Notiser* 126, 197-254.
- Eiten, L. T. (1976) Inflorescence units in the Cyperaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63, 81-112.
- Erdtman, G. (1943) *An introduction to pollen analysis*. New York: The Ronald Press Company.
- Erdtman, G. (1944) Pollen morphology and plant taxonomy. II. Notes on some monocotyledonous pollen types. *Svensk Botanisk Tidskrift* 38, 163-168.
- Erdtman, G. (1952) *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Stockholm: Almqvist and Wicksell.
- Feder, N. & O'Brien, T. P. (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55, 123-142.
- Furness, C. A. & Rudall, P. J. (1999) Microsporogenesis in monocotyledons. *Annals of Botany* 84, 475-499.
- Furness, C. A. & Rudall, P. J. (2000) The systematic significance of simultaneous cytokinesis during microsporogenesis in monocotyledons. In *Monocots: systematics and evolution*



- (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), Melbourne, CSIRO, pp. 189-193.
- Givnish, T. J., Evans, T. M., Pires, J. C., & Sytsma, K. J. (1999) Polyphyly and convergent evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12, 360-385.
- Goetghebeur, P. (1998) Cyperaceae. In *The families and genera of vascular plants. IV. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)* (Kubitzki, K., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp. 141-190.
- Gupta, M. N. (1962) Morphological studies in Cyperaceae. I. Development of the ovule and gametophytes in *Fimbristylis dichotoma*. *Agra University Journal of Research* 11, 59-67.
- Haines, R. W. & Lye, K. A. (1983) *The sedges and rushes of East Africa*. Nairobi: African Natural History Society.
- Harley, M. M. & Zavada, M. S. (2000) Pollen of the monocotyledons: selecting characters for cladistic analysis. In *Monocots: systematics and evolution* (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), Melbourne, CSIRO, pp. 194-213.
- Holtum, R. E. (1948) The spikelet in Cyperaceae. *The Botanical Review* 14, 525-541.
- Johansen, D. A. (1940) *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill.
- Johri, B. M. K., Ambegaokar, B., & Srivastava, P. S. (1992) *Comparative embryology of angiosperms*. Berlin: Springer Verlag.
- Kern, J. (1974) Cyperaceae. In *Flora Malesiana*, vol. 7, part 3 (Steenis, C., ed.), Leiden: Noordhoof International Publishing, pp. 435-753.
- Khanna, P. (1963) Male gametophyte and obturator in *Cyperus rotundus* L., and *C. triceps* Endl. (= *Kyllinga triceps* Rottb.). *Current Science* 32, 133-134.
- Khanna, P. (1965) A contribution to the embryology of *Cyperus rotundus* L., *Scirpus mucrinatus* L. and *Kyllinga melanospora* Ness. *Canadian Journal of Botany* 43, 1539-1547.
- Kirpes, C. C., Clark, L. G., & Lersten, N. R. (1996) Systematic significance of pollen arrangement in microsporangia of Poaceae and Cyperaceae: review and observations on representative taxa. *American Journal of Botany* 83, 1609-1622.
- Koyama, T. (1961) Classification of the family Cyperaceae (1). *Journal of the Faculty of Science (University of Tokyo), Section 3, Botany* 8, 37-148.

- Koyama, T. (1969) Delimitation and classification of Cyperaceae-Mapanioideae. *Current Topics in Plant Science* 4, 201-228.
- Koyama, T. (1971) Systematic interrelationships among Sclerieae, Lagenocarpeae and Mapanieae (Cyperaceae). *Mitteilungen aus der Botanischen Staatssammlung (München)* 10, 604-617.
- Kukkonen, I. (1967) Gedanken und Probleme zur Systematik der Familie Cyperaceae. Eine Zusammenfassung. *Aquilo* 6, 18-42.
- Kukkonen, I. (1994) Definition of descriptive terms for the Cyperaceae. *Annales Botanici Fennici* 31, 37-43.
- Linder, H. P. & Rudall, P. J. (2005) Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36, 107-124.
- Maheshwari, P. (1950) *An introduction to the embryology of Angiosperms*. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc.
- Makde, K. H. (1981) Endothecium in Cyperaceae. *Current Science* 50, 98-99.
- Makde, K. H. (1982) Pollen development in the Cyperaceae. *Journal of the Indian Botanical Society* 61, 242-249.
- Makde, K. H. (1983) Embryology of *Lipocarpa* with a brief discussion on its systematic position. *Journal of the Indian Botanical Society* 62, 36-42.
- Makde, K. H. & Bhuskute, S.M. (1987) Embryology of *Kyllinga monocephala* (Cyperaceae) and its systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 156, 143-150.
- Makde, K. H. & Untawale, A. G. (1989) Contribution to the embryology of *Fimbristylis* Vahl with a brief discussion on its systematic position. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 64, 231-242.
- Manning, J. C. & Linder, H. P. (1990) Cladistic analysis of patterns of endothelial thickenings in the Poales/Restionales. *American Journal of Botany* 77, 196-210.
- McGlone, M. S. (1978) Pollen structure of the New Zealand members of the Styphelieae (Epacridaceae). *New Zealand Journal of Botany* 16, 91-101.
- Meeuse, A. D. J. (1975) Interpretative floral morphology of the Cyperaceae on the basis of the antheid concept. *Acta Botanica Neerlandica* 24, 291-304.
- Meyer, N. R. & Yaroshevskaya, A. S. (1976) The phylogenetic significance of the

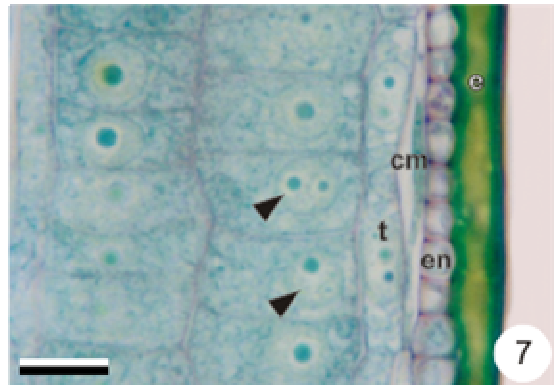
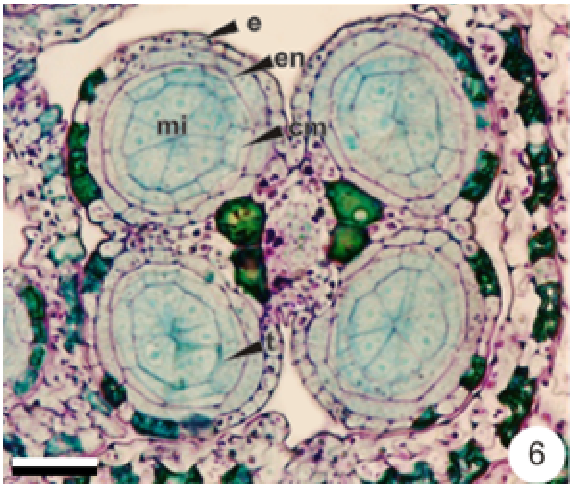
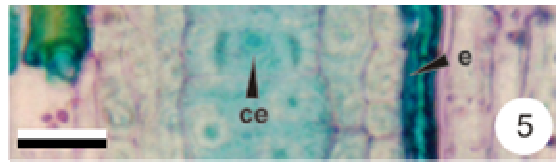
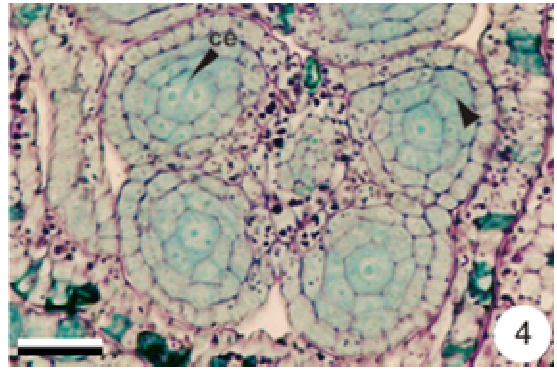
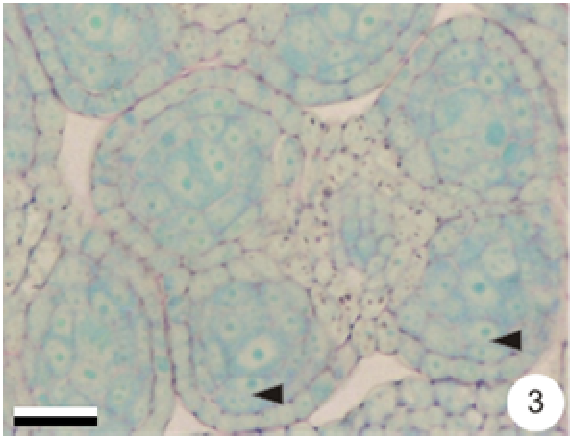
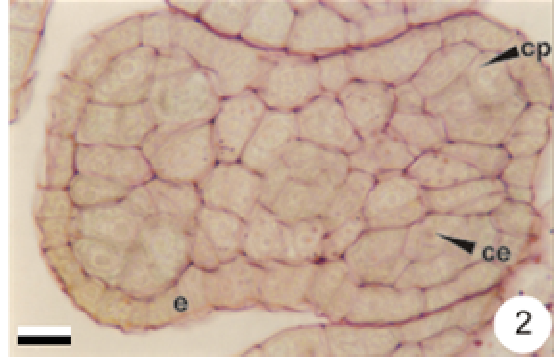
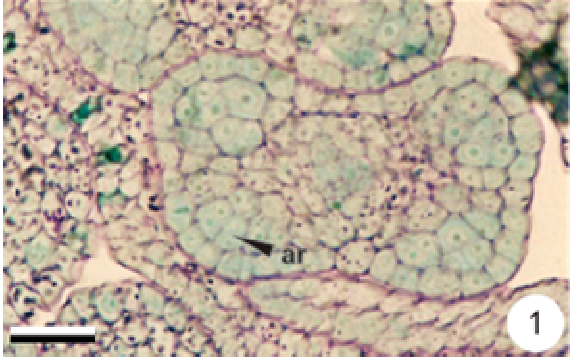
- development of the pollen grain walls in Liliaceae, Juncaceae and Cyperaceae. In *The evolutionary significance of exine* (Ferguson, I. K. & Muller, J., eds.), London: Academic Press, pp. 91-100.
- Michelangeli, F. A., Davis, J. I., & Stevenson, D. W. (2003) Phylogenetic relationships among Poaceae and related families as inferred from morphology, inversions in the plastid genome, and sequence data from the mitochondrial and plastid genomes. *American Journal of Botany* 90, 93-106.
- Muasya, A., Bruhl, J., Simpson, D., Culham, A., & Chase, M. (1998) An assessment of suprageneric phylogeny in Cyperaceae using *rbcL* DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* 211, 257-271.
- Muasya, A., Bruhl, J., Simpson, D., Culham, A., & Chase, M. (2000) Suprageneric phylogeny of Cyperaceae: a combined analysis. In *Monocots: systematics and evolution* (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), Melbourne: CSIRO, pp. 593-601.
- Munro, S. L. & Linder, H. P. (1997) The embryology and systematic relationships of *Prionium serratum* (Juncaceae: Juncales). *American Journal of Botany* 84, 850-860.
- Nagaraj, M. & Nijalingappa, B. H. M. (1968) Some aspects of embryology in *Cyperus alopecuroides* Rottb. *Current Science* 37, 324-325.
- Nagaraj, M. & Nijalingappa, B. H. M. (1972) Sporogenesis and development of gametophytes in *Hypolytrum latifolium* L. C. Rich. *Current Science* 41, 260-261.
- Nagaraj, M. & Nijalingappa, B. H. M. (1973) Embryological studies in *Cyperus alopecuroides* Rottb. *Proceedings of the National Academy of Sciences of India, Section B, Biological Sciences* 77, 252-263.
- Nagaraj, M., Nijalingappa, B. H. M., & Tejavathi, D. H. (1976) A note on the embryology of *Lipocarpa sphacelata* Kunth (Cyperaceae). *Current Science* 45, 67-69.
- Nijalingappa, B. H. M. (1976) Sporogenesis and gametogenesis in some Cyperaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences of India, Section B, Biological Sciences* 83, 66-72.
- Padhye, M. D. (1971) Studies in Cyperaceae. I. Embryology of *Cyperus iria* Linn. *Proceedings of the National Academy of Sciences of India, Section B, Biological Sciences* 37, 1-10.

- Padhye, M. D. & Moharir, S. K. (1958) Studies in embryology of *Cyperus tegetum* Roxb. Proceedings of the National Academy of Sciences of India, Section B, Biological Sciences 48, 89-95.
- Padhye, M. D., Chaube, S. N., & Iyer, A. V. (1970) Studies in Cyperaceae. VIII. Gametophytes and fertilization in two members of Cyperaceae. Journal of the Indian Botanical Society 49, 86-92.
- Plunkett, G. M., Soltis, D. E., Soltis, P. S., & Brooks, R. E. (1995) Phylogenetic relationships between Juncaceae and Cyperaceae: insights from *rbcL* sequence data. American Journal of Botany 82, 520-525.
- Ranganath, R. M. & Nagashree, N. R. (2000) Selective cell elimination during microsporogenesis in sedges. Sexual Plant Reproduction 13, 53-60.
- Schultze-Motel, W. (1959) Entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-morphologische Untersuchungen im Blütenbereich der Cyperaceae. Botanischer Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie 78, 129-170.
- Selling, O. H. (1947) Studies in Hawaiian pollen statistics. II. The pollens of the Hawaiian phanerogams. Special Publication, Bernice Pauahi Bishop Museum (Honolulu) 38, 1-360.
- Shah, C. K. (1963) The life history of *Juncus bufonius* Linn.. Journal of the Indian Botanical Society 42, 238-251.
- Simpson, D. A. (1995) Relationships within Juncales. In Monocotyledons: systematics and evolution (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 497-509.
- Simpson, D. A., Furness, C. A., Hodkinson, T. R., Muasya, A. M., & Chase, M. W. (2003) Phylogenetic relationships in Cyperaceae subfamily Mapanioideae inferred from pollen and plastid DNA sequence data. American Journal of Botany 90, 1071-1086.
- Smith-White, S. (1959) Pollen development patterns in the Epacridaceae. Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 84, 8-35.
- Stevens, P. F. (2001 onwards) Angiosperm Phylogeny Website. Version 7, May 2006 [and more or less continuously updated since]. will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Strandhede, S. O. (1973) Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (Cyperaceae).

- II. Cytokinesis and microspore degeneration. *Botaniska Notiser* 126, 255-265.
- Tanaka, N. (1941) Chromosome studies in Cyperaceae. XII. Pollen development in five genera, with special reference to *Rhynchospora*. *Botanical Magazine (Tokyo)* 55, 57-65.
- Untawale, A. G. & Bhasin, R. K. (1973) On endothelial thickenings in some monocotyledonous families. *Current Science* 42, 398-400.
- van Wichelen, J., Camelbeke, K., Chaerle P., Goetghebeur, P., & Huysmans, S. (1999) Comparison of different treatments for LM and SEM studies and systematic value of pollen grains in Cyperaceae. *Grana* 38, 50-58.
- Wunderlich, R. (1954) Über das Antherentapetum mit besonderer Berücksichtigung seiner Kernzahl. *Österreichische Botanische Zeitschrift* 101, 1-63.
- Zavada, M. S. (1983) Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. *The Botanical Review* 49, 331-379.
- Zhang, S.-R. (1999) The embryology of the genus *Kobresia* (Cyperaceae). *Acta Botanica Yunnanica* 21, 466-470.

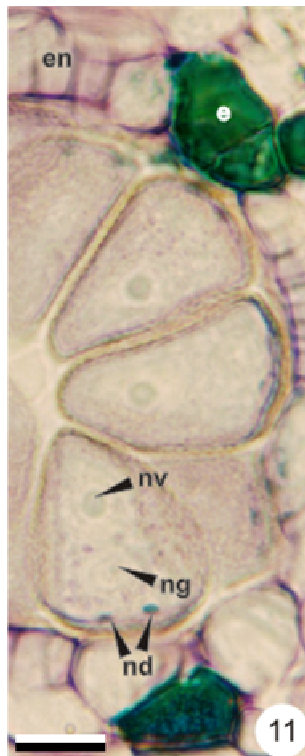
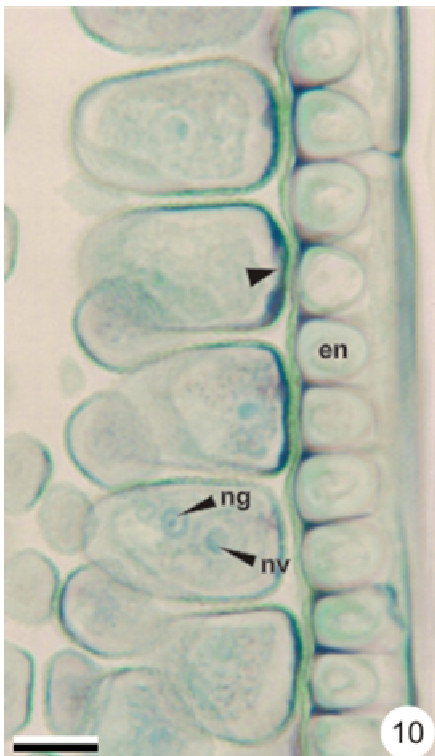
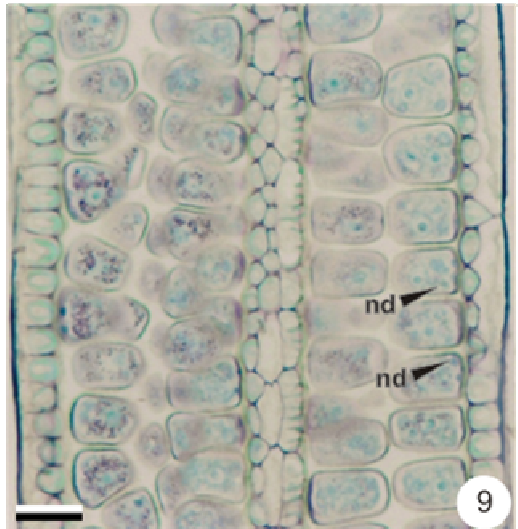
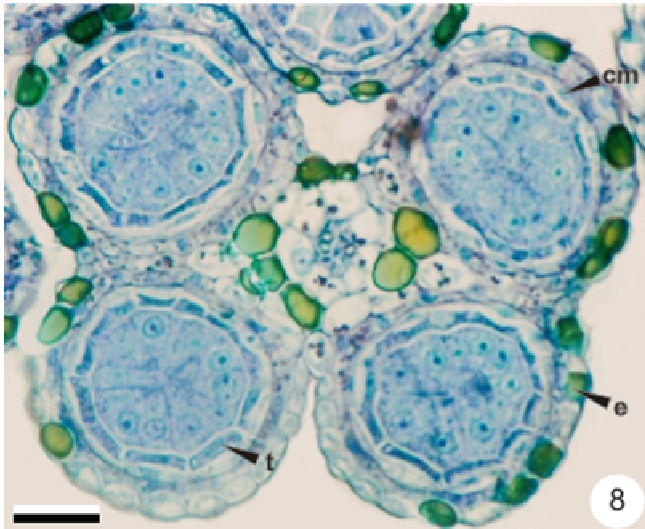
## **ILUSTRAÇÕES**

**Figuras 1-7** – Etapas iniciais do desenvolvimento da parede da antera e do microsporângio de *Rhynchospora consanguinea*. **1.** Seção transversal (ST) do primórdio da antera com célula arquesporial em diferenciação; **2.** ST da antera jovem com diferenciação das camadas parietal primária e esporogênica primária; **3-4.** ST de anteras jovens com camada parietal primária em divisão (cabeças-de-seta) e tecido esporogênico preenchendo totalmente o interior do microsporângio; **5.** Seção longitudinal (SL) da antera jovem com tecido esporogênico em divisão mitótica; **6.** ST da antera com parede completamente formada e microsporócitos cuneiformes em arranjo periférico no microsporângio; **7.** SL da antera com detalhe da formação da tétrade de micrósporos (cabeças-de-seta) e da parede da antera. (Barras: Figs. 1, 3-4, 6 = 20 µm; Figs. 2, 5, 7 = 10 µm). (ar = célula arquesporial hipodermal; ce = camada esporogênica primária; cm = camada mediana; cp = camada parietal primária; e = epiderme; en = endotécio; mi = microsporócito; t = tapete).

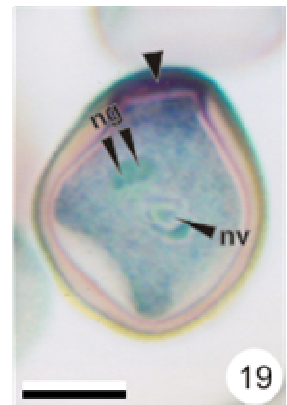
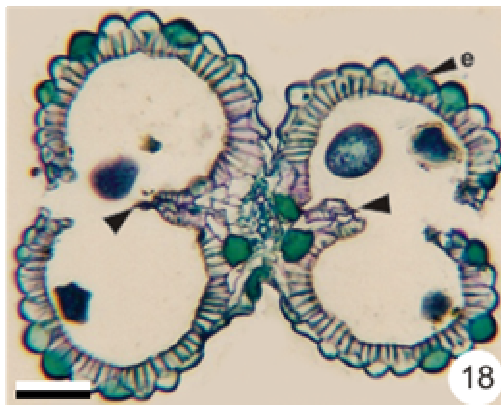
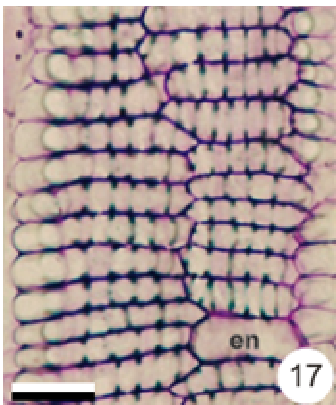
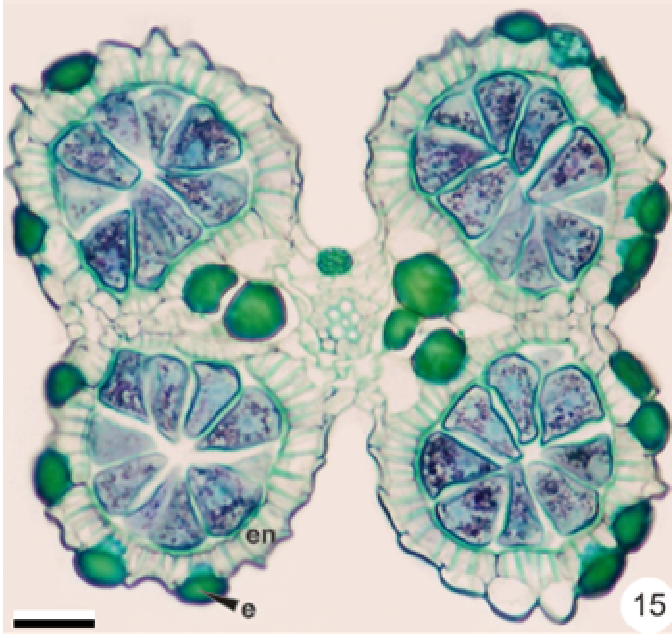
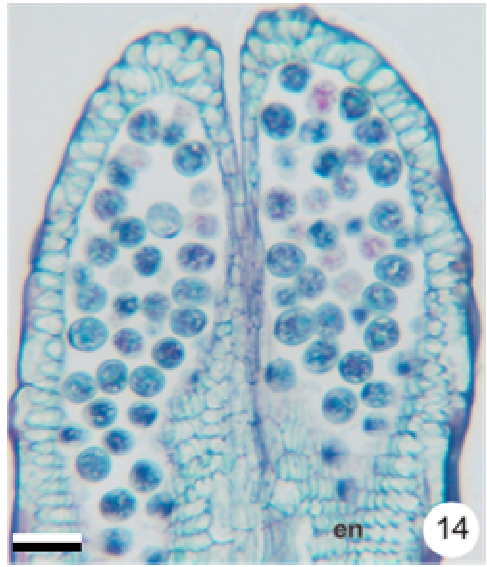
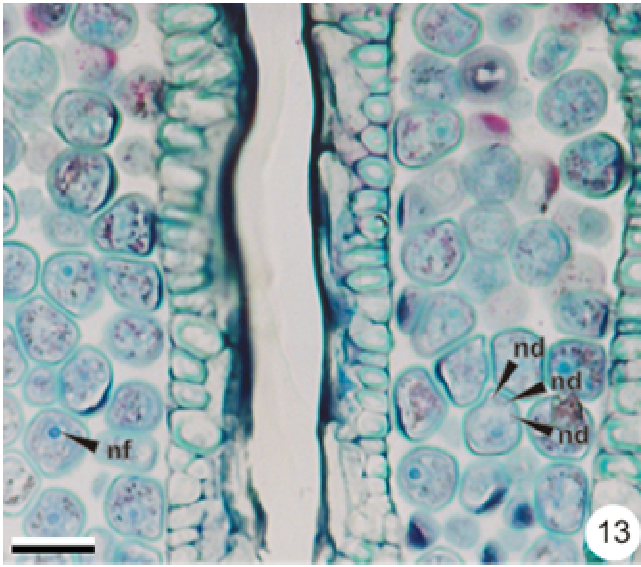




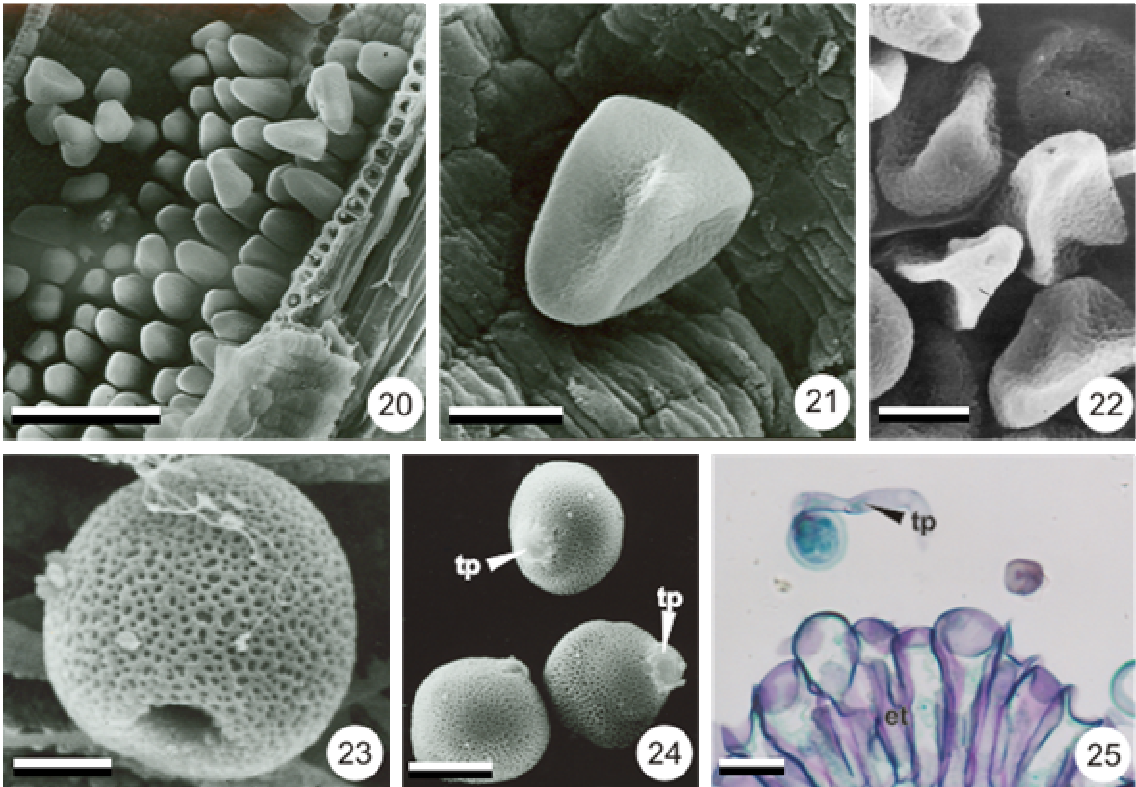
**Figuras 8-12** – Parede da antera, microsporogênese e microgametogênese de *Rhynchospora consanguinea*. **8.** Seção transversal (ST) da antera com pseudomônades em desenvolvimento; **9.** Seção longitudinal (SL) da antera com pseudomônades em desenvolvimento e núcleos dos micrósporos degenerados na porção basal; **10.** SL da antera com pseudomônades imaturas e detalhe da abertura basal (cabeça-de-seta); **11.** ST da antera com pseudomônades em desenvolvimento, em arranjo periférico, e núcleos degenerados em posição basal; **12.** SL da antera madura com pseudomônades trinucleadas. (Barras: Figs. 8, 10-12 = 10  $\mu\text{m}$ ; Fig. 9 = 20  $\mu\text{m}$ ). (cm = camada mediana; e = epiderme; en = endotécio; nd = núcleo degenerado; ng = núcleo generativo; nv = núcleo vegetativo; t = tapete).



**Figuras 13-19** – Anteras maduras e gametófitos masculinos (pseudomônades) de *Hypolytrum bullatum* (Figs. 13-14, 19) e de *Rhynchospora consanguinea* (Figs. 15-18). **13.** Seção longitudinal (SL) da antera com pseudomônades em estágio de diferenciação da tétrade de micrósporos; **14.** SL da antera madura, com parte do endotécio em vista frontal; **15.** Seção transversal (ST) da antera em pré-antese com epiderme papilosa e acúmulo de tanino em algumas de suas células; **16.** SL da antera com pseudomônades imaturas; **17.** SL da antera mostrando endotécio com espessamento em espiral, em vista frontal; **18.** ST da antera deiscente com desintegração do septo (cabeças-de-seta) entre os microsporângios de cada teca; **19.** Detalhe da pseudomônade madura, trinucleada, monoporada (cabeça-de-seta). (Barras: Figs. 13, 15, 17 = 20 µm; Figs. 14, 18 = 30 µm; Figs. 16, 19 = 10 µm). (e = epiderme; en = endotécio; nd = núcleo degenerado; nf = núcleo funcional; ng = núcleo generativo; nv = núcleo vegetativo).



**Figuras 20-25** – Anteras maduras e gametófitos masculinos (pseudomônades) de *Rhynchospora consanguinea* (Figs. 20-22) e de *Hypolytrum bullatum* (Figs. 23-25). **20.** Antera madura, seccionada longitudinalmente, mostrando a disposição das pseudomônades, em microscopia eletrônica de varredura (MEV); **21.** Detalhe da pseudomônade, em MEV; **22.** Vista polar das pseudomônades com uma abertura reduzida, em MEV; **23.** Pseudomônade esférica, monoporada, em MEV; **24.** Pseudomônades no lóculo da antera, com início de crescimento do tubo polínico, em MEV; **25.** Seção longitudinal do estigma com pseudomônade e germinação do tubo polínico. (Barras: Fig. 20 = 50  $\mu\text{m}$ ; Figs. 21-22, 24 = 10  $\mu\text{m}$ ; Fig. 23 = 5  $\mu\text{m}$ ; Fig. 25 = 20  $\mu\text{m}$ ). (et = estigma, tp = tubo polínico).



### **CAPÍTULO III**

#### **Desenvolvimento do óvulo e do fruto de espécies de Cyperaceae (Poales)**

## RESUMO

O desenvolvimento do óvulo e do fruto de *Hypolytrum bullatum* e *H. schrandrianum* (Mapanioideae) e de *Rhynchospora consanguinea* e *R. rugosa* (Cyperoideae) foi estudado visando à caracterização embriológica e carpológica dos gêneros. Todas as espécies compartilharam: óvulo anátropo, bitegmentado e crassinucelado, com desenvolvimento de obturador funicular e hipóstase; gametófito do tipo Polygonum; endosperma nuclear-livre; embriogenia onagrácea, variação Juncus; semente com testa delgada; fruto do tipo aquênio, com exocarpo e endocarpo uniestratificados. Essas características assemelharam-se àquelas encontradas nas espécies de Cyperaceae já estudadas, demonstrando a uniformidade da família. *Rhynchospora* apresenta micrópila formada apenas pelo tegumento interno; tecido parietal com 3-4 camadas de células; aquênio rígido com corpos de sílica cônicos aderidos às paredes periclinais internas das células do exocarpo, além de mesocarpo constituído por fibras transversais e longitudinais. Em *Hypolytrum*, ambos os tegumentos mais o obturador formam a micrópila; o tecido parietal possui 5-8 camadas de células; o aquênio é fibroso-esponjoso com exocarpo cutinizado, mesocarpo diferenciado em regiões parenquimática e lignificada, e endocarpo com grânulos de sílica. A formação da micrópila em *Hypolytrum* é uma característica peculiar do gênero e é relatada pela primeira vez para a família. A denominação de aquênio ao fruto de *Hypolytrum*, igualmente descrito para *Rhynchospora*, é, então, consolidada para a família. Sugere-se que o número e a constituição das camadas de células do pericarpo encontrados nos aquênios de representantes desses gêneros estejam mais relacionados aos fatores ambientais do que aos fatores genéticos das espécies.

**Palavras-chave:** megasporogênese, megagametogênese, micrópila, aquênio, *Hypolytrum*, *Rhynchospora*.

## ABSTRACT

The ovule and the fruit development of *Hypolytrum bullatum* and *H. schrandrianum* (Mapanioideae) and *Rhynchospora consanguinea* and *R. rugosa* (Cyperoideae) was studied in order to characterize the embryology and the carpology of those genera. All species share: an anatropous, bitegmatic and crassinucellate ovule; formation of a funicular obturator and



hypostase; a female gametophyte of the Polygonum type; free-nuclear endosperm; an Onagrad, Juncus-variation, embryogeny; seed with a thin seed coat; fruit of the achene type, with one-layered endocarp and exocarp. These embryological aspects are similar to those found in other Cyperaceae species already studied, which shows the uniformity of the family. *Rhynchospora* presents: micropyle formed by the inner integument alone; 3-4-layered parietal tissue; hard achene in which the exocarp cells have conical silica bodies adhered to their inner periclinal walls, and in which the mesocarp is formed by transversal and longitudinal fibers. *Hypolytrum* presents: a micropyle formed by both the integuments and the funicular obturator; a 5-8-layered parietal tissue; and a fibrous-spongy achene, with a cutinized exocarp and a differentiated mesocarp. The formation of the micropyle in *Hypolytrum* is peculiar to the genus and it is being reported here for the first time in the family. The dispersal unit of *Hypolytrum* corresponds to a true achene, as well as described for *Rhynchospora*. The overall structure of the pericarp found in the species studied here might be more related to environmental than to their genetic conditions.

**Key words:** megasporogenesis, megagametogenesis, micropyle, achene, *Hypolytrum*, *Rhynchospora*.

## INTRODUÇÃO

Cyperaceae está atualmente circunscrita em Poales senso APG II (2003), formando um clado consistente com Juncaceae e Thurniaceae segundo análises filogenéticas combinadas (Linder & Kellogg, 1995; Simpson, 1995; Givnish et al., 1999, Chase et al., 1995, 2000; Bremer, 2002; Chase, 2004). Na inferência das relações entre essas famílias, os caracteres embriológicos há muito têm se mostrado importantes (Dahlgren & Clifford, 1982; Dahlgren et al., 1985; Johri et al., 1992; Goetghebeur, 1998), especialmente aqueles relacionados à formação do embrião e da semente.

Embriologicamente, Cyperaceae é bem caracterizada, apresentando óvulo anátropo, bitegmentado e crassinucelado; desenvolvimento do gametófito feminino do tipo Polygonum; formação do endosperma do tipo nuclear-livre; embriogenia onagrácea, variação

*Juncus*; e semente basal, com testa delgada (Dahlgren & Clifford, 1982; Johri et al., 1992; Goetghebeur, 1998). Dos caracteres que apresentam variação entre os táxons, destacam-se a morfoanatomia do embrião e o desenvolvimento e a micromorfologia da unidade de dispersão, que podem ser úteis na delimitação de tribos e na circunscrição e identificação de gêneros e espécies (Marek, 1958; van der Veken, 1965; Shah, 1965, 1968; Verbelen, 1970; Vanhecke, 1974; Toivonen & Timonen, 1976; Padhye & Makde, 1982; Denton, 1983; Tejavathi, 1987; Goetghebeur, 1998; Lye, 2000; Muasya et al., 2000).

A estrutura anatômica do pericarpo de diferentes gêneros de Cyperaceae, incluindo espécies de *Rhynchospora* Vahl, foi estudada por Marek (1958). Segundo o autor, variações quantitativas ou qualitativas podem ocorrer no pericarpo, mas o mesocarpo é sempre composto por fibras esclerenquimáticas. A partir dessa afirmação, Koyama & Maguire (1965) e Koyama (1969), estudando espécies de *Bisboeckelera* Kuntze, *Lagenocarpus* Nees, *Trilepis* Nees, *Diplasia* Rich, *Mapania* Aubl. e *Hypolytrum* Rich, entre outras, propuseram um novo conceito de unidade de dispersão para a família. Nesse conceito, a unidade de dispersão, denominada por eles frutificação, é formada pelo aquênio mais a camada parenquimática distinta que o envolve externamente, podendo ser livre ou adnata, denominada bolsa utriculiforme. Eiten (1976) discordou dessa terminologia para a unidade de dispersão, baseado nas demais angiospermas que apresentam frutos com estruturas acessórias. Mais recentemente, Alves (2003) propôs a utilização do termo disseminula para esse conjunto de estruturas encontrado em espécies de *Hypolytrum*.

*Hypolytrum*, incluído na subfamília Mapanioideae sensu Goetghebeur (1998), apresenta, além da unidade de dispersão peculiar (Koyama, 1969), outras características que são contrastantes com as demais Cyperaceae, principalmente em relação à formação e à morfologia do grão de pólen (Simpson et al., 2003) e ao desenvolvimento do embrião (Goetghebeur, 1986). Autores como Kern (1974) e Goetghebeur (1986) consideraram Mapanioideae posicionada na base da família, enquanto outros, como Dahlgren et al. (1985), sugeriram seu posicionamento como um grupo isolado.

Nas demais subfamílias de Cyperaceae, os caracteres embriológicos e a unidade de dispersão, um aquênio típico, são constantes e uniformes. Segundo Goetghebeur (1998), os dados embriográficos podem ser considerados como altamente indicativos das relações

naturais na subfamília Cyperoideae, por exemplo. Partindo desse ponto de vista e de dados existentes na literatura, supôs-se que representantes de *Rhynchospora* seguiam o padrão embriológico descrito para a família, optando-se por estudar espécies desse gênero como comparação à espécies de *Hypolytrum*, cuja embriologia é pouco conhecida e a denominação da unidade de dispersão é muito discutida.

Deste modo, o objetivo do presente trabalho foi caracterizar o desenvolvimento do óvulo e do fruto de *Hypolytrum* e de *Rhynchospora* procurando estabelecer uma terminologia carpológica adequada.

## MATERIAL E MÉTODOS

*Hypolytrum bullatum* C. B. Clarke e *H. schrandrianum* Nees foram coletadas no Parque Municipal da Mata da Esperança, no município de Ilhéus (BA), e *Rhynchospora consanguinea* (Kunth) Boeck. e *R. rugosa* (Vahl) Gale foram coletadas na Serra do Cipó, no município de Santana do Riacho (MG), e em Diamantina (MG). Exsicatas de *H. bullatum* (Alves et al. 1866) e de *H. schrandrianum* (Alves et al. 1865) foram depositadas no Herbário da Universidade Federal de Pernambuco (UFP), e de *R. consanguinea* (Coan et al. 02, Coan et al. 27) e *R. rugosa* (Coan et al. 32) foram depositadas no Herbário da Universidade Estadual Paulista - Rio Claro/SP (HRCB).

As inflorescências de todas as espécies foram coletadas em diferentes fases de desenvolvimento, fixadas em FAA 50 (Johansen, 1940) por 48 horas, e posteriormente transferidas para etanol 70%, com algumas gotas de glicerina.

Para o estudo da morfologia do fruto e do embrião sob estereomicroscópio, amostras fixadas dos frutos foram seccionadas num plano de seção frontal mediano. Além disso, alguns frutos maduros foram dissecados e os embriões individualizados para análise da morfologia externa. As amostras foram fotografadas com projeção da escala micrométrica.

Para o estudo anatômico em microscopia de luz (ML), as amostras fixadas de todas as espécies foram desidratadas em série n-butílica (álcool normal butílico absoluto - NBA), em bomba a vácuo (Feder & O'Brien, 1968, com modificações nos tempos de desidratação), e submetidas à infiltração de historresina, seguida da inclusão (Feder & O'Brien, 1968). O

material incluído foi seccionado em micrótomo rotativo, com 5-12  $\mu\text{m}$  de espessura. As seções anatômicas obtidas foram coradas com ácido periódico-reativo de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968) e montadas em lâminas permanentes com Entellan. A documentação se fez a partir de fotomicrografias, com projeção de escala micrométrica.

Para o estudo ultraestrutural em microscopia eletrônica de varredura (MEV), frutos maduros, estocados em etanol 70%, foram desidratados em série etílica, submetidos ao ponto crítico com  $\text{CO}_2$ , metalizados com ouro e fotografados ao microscópio eletrônico de varredura JEOL, modelo JSM 5410.

## RESULTADOS

**Óvulo.** Nas espécies estudadas, o ovário é bicarpelar, sincárpico e unilocular (Figs. 1, 3, 10), com um único óvulo basal, anátropo, bitegmentado e crassinucelado (Figs. 3-4, 6-7). Um único feixe vascular chega ao óvulo, terminando na região calazal (Fig. 3).

O tegumento interno se desenvolve antes do tegumento externo (Figs. 1-3). Em *Rhynchospora consanguinea* e *R. rugosa*, o tegumento externo é mais curto do que o interno (Figs. 9, 12), enquanto que em *Hypolytrum bullatum* e *H. schrandrianum* ele é mais longo (Fig. 14). Em todas as espécies, o tegumento externo apresenta desenvolvimento interrompido no lado funicular. O tegumento interno é constituído por duas camadas de células (Figs. 3-6), enquanto que o tegumento externo é constituído por duas camadas de células nas espécies de *Rhynchospora* (Figs. 5, 7, 9) e por três, raro duas, camadas de células nas espécies de *Hypolytrum* (Figs. 4, 6).

A partir do estágio de megasporócito (Fig. 4), células funiculares próximas à micrópila diferenciam-se e formam o obturador funicular, de aparência glandular (Figs. 5, 9, 14). Em *Hypolytrum*, o obturador, juntamente com o tegumento externo, forma a abertura externa da micrópila (Figs. 4, 14). Em *Rhynchospora*, a micrópila é formada apenas pelo tegumento interno (Figs. 9, 11).

**Megasporogênese, megagametogênese e gametófito feminino.** No primórdio do óvulo de todas as espécies estudadas, uma única célula hipodermal se diferencia. Essa célula, por divisão periclinal, forma uma célula parietal primária e uma célula esporogênica (Fig. 1). A

célula parietal primária sofre divisões periclinais e anticlinais e origina o tecido parietal, logo abaixo da epiderme nucelar. Nas espécies de *Rhynchospora*, o tecido parietal é formado por 3-4 camadas de células (Figs. 7, 10-12), e nas espécies de *Hypolytrum* é formado por 5-8 camadas (Figs. 3-4). A célula esporogênica se diferencia no megasporócito, que sofre divisões meióticas, originando uma díade (Fig. 5) e, posteriormente, uma tétrade linear de megásporos (Fig. 6), na qual o megásporo calazal se desenvolve e os demais se degeneram.

O núcleo do megásporo funcional passa por divisões mitóticas sucessivas (Fig. 7) e origina o gametófito do tipo Polygonum (Fig. 8). Nas espécies de *Rhynchospora*, o gametófito maduro é fusiforme, com o pólo calazal mais estreito, onde as antípodas arranjam-se de maneira linear (Fig. 11). Em todas as espécies, as antípodas degeneram-se *in situ* após a fertilização (Fig. 15). A oosfera é conspicua (Fig. 11) e ocupa a região micropilar, juntamente com as sinérgides (Figs. 12-13).

A ocorrência de amiloplastos na célula central indica a maturidade do gametófito feminino (Fig. 14).

**Hipóstase.** Após a fertilização, algumas células do nucelo, na região calazal, acumulam compostos fenólicos e se diferenciam, constituindo a hipóstase. Essa estrutura persiste mesmo em estágios de fruto maduro (Figs. 16, 24).

**Endosperma.** O desenvolvimento do endosperma é do tipo nuclear-livre em todas as espécies estudadas (Fig. 15). Durante estágios mais avançados de desenvolvimento, a região ocupada por tecido endospermático cresce e passa a ocupar a maior parte do interior da semente (Figs. 16, 22-23), comprimindo o tecido nucelar adjacente e entrando em contato com a testa da semente (Figs. 17, 23). A semente é albuminosa (Figs. 17-18).

Haustórios endospermáticos não foram observados durante o desenvolvimento do presente estudo. A epiderme nucelar delimita externamente o endosperma e contém gotículas de óleo (Figs. 28, 34-42, 45).

**Embrião.** A embriogênese não foi acompanhada no presente trabalho, mas sugere-se que siga o padrão onagráceo da família, com variação *Juncus*, na qual a célula basal pouco contribui para o subseqüente desenvolvimento do embrião.

Em estágios avançados de desenvolvimento da semente de *Rhynchospora consanguinea*, o embrião, em vista lateral, apresenta bainhas cotiledonares superior e inferior

circundando a região da plúmula (Figs. 17-18). O embrião, segundo classificação proposta por Martin (1946), é do tipo capitado (Fig. 19), e suas células acumulam amido (Fig. 18). O formato turbinado do embrião de *R. consanguinea*, com a radícula em posição basal, corresponde ao tipo *Carex* (Fig. 19, vista frontal). Em *Hypolytrum*, o embrião é pouco diferenciado (Fig. 22). Em ambos os gêneros, o embrião se localiza na porção basal da semente, em contato íntimo com as células do endosperma (Figs. 17-18, 22).

**Fruto e semente.** Nas espécies de *Rhynchospora*, o fruto é um aquênio rígido (Figs. 16, 20), biconvexo, com rostro (Figs. 16, 20). A superfície do aquênio é ondulado-rugosa (Figs. 20-21). Em secções longitudinais do aquênio, observa-se que o pericarpo apresenta ondulações a intervalos regulares (Figs. 16, 21 – setas, 36). Em *Hypolytrum*, o fruto é um aquênio (Figs. 22, 26) de aspecto fibroso-esponjoso e com superfície ondulada (Fig. 27).

A parede do ovário, no estágio de gametófito maduro das espécies estudadas, apresenta tanto a epiderme externa como a interna uniestratificadas, variando o número de camadas que formam o mesofilo (Figs. 3-4, 28, 37-38). As células da epiderme externa (exocarpo) acumulam compostos fenólicos (Figs. 28-31, 37-39), que são degradados ao longo do desenvolvimento do fruto (Figs. 32-36, 40-43). Nas espécies de *Rhynchospora*, as células do exocarpo possuem depósitos de sílica com formato cônico, que ficam aderidos à parede tangencial interna (Figs. 33, 35-36). Na medida em que o conteúdo fenólico é degradado, forma-se um septo transversal no interior das células do exocarpo, isolando os corpos silicosos do conteúdo vivo. Esse septo se espessa e apresenta forma de “U” (Figs. 34-36 – seta). As paredes do exocarpo são delgadas em *Rhynchospora* (Figs. 28-36). Em *Hypolytrum*, a parede periclinal externa é fortemente cutinizada (Figs. 40-45); no início do desenvolvimento do pericarpo, foram observadas granulações de sílica no interior das células tanto do exocarpo como do endocarpo (Figs. 38-39).

Em *Rhynchospora*, as camadas de células do mesofilo ovariano, que constituirão o mesocarpo, são preenchidas por compostos fenólicos (Figs. 31-34), e na maturidade essas células tornam-se lignificadas, formando camadas de esclereídes (Fig. 36). Na camada mais externa, as fibras arranjam-se longitudinalmente, e na camada mais interna, as fibras arranjam-se transversalmente (Figs. 35-36). Essas fibras apresentam pontoações de parede evidentes (Fig. 36).

As camadas que constituem o mesofilo ovariano das espécies de *Hypolytrum* formam duas regiões distintas: uma externa e outra interna (Figs. 37-41). No mesocarpo externo, as células aumentam de tamanho e apresentam parede celular delgada (Figs. 39-41). Com o desenvolvimento do fruto, essas células são comprimidas e apenas as mais externas persistem no fruto maduro (Figs. 42-45). No mesocarpo interno, as células tornam-se irregulares com as paredes espessadas e sinuosas (Figs. 41-44), também comprimidas, mas fortemente aderidas umas às outras, constituindo a maior parte do mesocarpo do fruto maduro (Fig. 45).

Em todas as espécies, as células que formam a epiderme interna do ovário são, em seção longitudinal, alongadas radialmente e situadas próximas entre si (Figs. 28-32, 37-41). Essas células se estreitam e apresentam paredes desigualmente espessadas, constituindo o endocarpo formado por células colunares (Figs. 33-36, 42-45). Nas espécies de *Rhynchospora*, o endocarpo é mais delgado, com paredes celulares mais espessadas (Figs. 35-36).

Ambos os tegumentos do óvulo contribuem para a formação da testa da semente. A camada externa do tegumento externo (exotesta) e a camada interna do tegumento interno (endotégmen) persistem e diferenciam-se no fruto maduro, enquanto as demais camadas são obliteradas durante o desenvolvimento (Figs. 28-34, 37-41). As células da exotesta acumulam compostos fenólicos (Figs. 29, 31-33) nas espécies de *Rhynchospora*. As células do endotégmen em *Rhynchospora* apresentam as paredes anticlinais e periclinal interna espessadas (Figs. 31-33), enquanto que em *Hypolytrum* apenas as paredes anticlinais se espessam (Figs. 41-42). Nas espécies de *Hypolytrum*, a parede periclinal externa das células da camada mais externa do endosperma exibe cutícula espessa, que se apresenta de maneira ondulada na semente madura (Figs. 41-43, 45). No fruto maduro de todas as espécies, a semente fica livre do pericarpo (Figs. 33-36, 41-45), caracterizando o fruto do tipo aquênio.

## **DISCUSSÃO**

Os óvulos, os frutos e as sementes das espécies de *Hypolytrum* e de *Rhynchospora* apresentaram diversas características em comum, que foram também comuns às demais

espécies de Cyperaceae já estudadas, tais como: óvulo anátropo, bitegmentado, crassinucelado, com desenvolvimento de hipóstase e obturador funicular; desenvolvimento do gametófito do tipo Polygonum; endosperma nuclear-livre; embriogenia onagrácea, variação Juncus; testa da semente delgada, formada por ambos os tegumentos; fruto do tipo aquênio, com exocarpo e endocarpo uniestratificados (Grezicka, 1964; Khanna, 1965; Shah, 1968; Padhye, 1971; Makde & Bhuskute, 1987; Tejavathi, 1987; Zhang, 1999).

Essas características do óvulo, do fruto e da semente parecem ser conservativas e estáveis para os gêneros de Cyperaceae. Alguns caracteres do óvulo apresentaram variação entre *Hypolytrum* e *Rhynchospora*, também constatada para os demais táxons já estudados, como o número de camadas de células que compõem tanto o tegumento externo como o tecido parietal (Khanna, 1965; Nagaraj & Nijalingappa, 1968; Padhye et al., 1970; Padhye, 1971; Nijalingappa, 1986; Makde & Bhuskute, 1987; Makde & Untawale, 1989).

*Hypolytrum* apresentou tegumento externo constituído por três camadas de células, enquanto que *Rhynchospora* apresentou apenas duas camadas, como descrito para a maioria das espécies já estudadas na família (Khanna, 1965; Shah, 1968; Padhye, 1971; Makde & Bhuskute, 1987; Tejavathi, 1987; Zhang, 1999). Essa variação não é significativa, uma vez que não interfere na composição final da testa da semente, que em todas as espécies estudadas até então, apresenta-se constituída pela exotesta e pelo endotégmen, com degeneração das demais camadas.

Em Juncaceae, o tegumento externo é formado por duas camadas de células em *Juncus* (Eleuterius, 1984) e *Prionium* (Munro & Linder, 1997), e por 3-4 camadas de células em *Luzula* e *Distichia* (Balslev, 1998). Em Thurniaceae, segundo Thimm (1985), o tegumento externo pode ser constituído por 3 camadas de células.

O tecido parietal do óvulo nas espécies de *Rhynchospora* é formado por 3-4 camadas de células, enquanto que em *Hypolytrum* é formado por 5-8 camadas. Essa variação parece estar relacionada à proteção do gametófito feminino no óvulo, mais pronunciada em táxons considerados basais, como em *Hypolytrum bullatum* e *H. schrandrianum* aqui estudadas, e também em *Hypolytrum latifolium*, estudada por Nagaraj & Nijalingappa (1972). Esse foi um caráter que variou na família como um todo, tendo sido descritas de duas até oito camadas de células, segundo dados disponíveis na literatura (Dnyansagar & Tiwari, 1956; Grezicka, 1964;



Khanna, 1965; Nagaraj & Nijalingappa, 1968; Padhye et al., 1970; Padhye, 1971; Nijalingappa, 1986; Makde & Bhuskute, 1987; Makde & Untawale, 1989). O tecido parietal, conforme acompanhado nas espécies aqui estudadas, independente do número de camadas que o constitui, foi totalmente consumido durante o desenvolvimento do endosperma e do embrião, restando apenas a epiderme nucelar na semente madura. Shah (1963) referiu para *Juncus bufonius* (Juncaceae) tecido parietal formado por 3-4 camadas de células, assim como aqui relatado para as espécies de *Rhynchospora* estudadas.

Outro caráter que variou nas espécies de *Hypolytrum* e *Rhynchospora* estudadas no presente trabalho foi a formação da micrópila. Em *Rhynchospora*, a micrópila foi formada apenas pelo tegumento interno, assim como nas demais espécies de Cyperaceae (Grezicka, 1964; Khanna, 1965; Padhye et al., 1970; Padhye, 1971; Makde & Bhuskute, 1987; Makde & Untawale, 1989; Zhang, 1999). Em *Hypolytrum*, no entanto, essa estrutura foi formada pelos dois tegumentos mais o obturador funicular. Esse fato parece ser inédito para o gênero, assim como para a família como um todo, não existindo relato na literatura até o presente. Apenas para as espécies de *Hypolytrum* aqui estudadas foi verificado que o tegumento externo é mais longo que o interno e alcança a porção funicular, onde se desenvolve o obturador. Sugere-se, então, que esse tipo de organização da micrópila possa ser característico do gênero e, muito provavelmente da subfamília Mapanioideae sensu Goetghebeur (1998), também conferindo proteção ao gametófito feminino, tal qual o tecido parietal mais pronunciado observado nas espécies de *Hypolytrum*.

Micrópila formada por ambos os tegumentos também foi relatada para Thurniaceae, por Kubitzki (1998), família considerada próxima de Cyperaceae, porém pouco investigada embriologicamente. Apenas a natureza da micrópila é semelhante, pois, segundo Thimm (1985), a micrópila nas espécies de Thurniaceae é em zig-zag, em que a abertura interna não coincide com a abertura externa, o que não ocorre em *Hypolytrum*.

Obturadores, sejam eles funiculares, placentais ou tegumentares, são estruturas intimamente associadas com a micrópila (Shamrov, 2004) que, de acordo com Maheshwari (1950), podem auxiliar no direcionamento do tubo polínico contribuindo para o sucesso na fertilização. O obturador do tipo funicular foi observado nas espécies de *Hypolytrum* e *Rhynchospora* aqui estudadas, e parece ser constante para a família, com registro em

diferentes gêneros (Khanna, 1965; Grezicka, 1964; Nagaraj & Nijalingappa, 1968; Padhye et al., 1970; Padhye, 1971; Nijalingappa, 1986; Makde & Bhuskute, 1987; Makde & Untawale, 1989; Zhang, 1999). Apenas para espécies de *Fimbristylis* foi descrito como pouco desenvolvido (Padhye et al., 1970). A função de auxiliar na formação da micrópila, descrita por Maheshwari (1950), foi corroborada com as espécies de *Hypolytrum*.

A formação de hipóstase na região calazal do óvulo de *Rhynchospora* e *Hypolytrum* é um evento comum em Cyperaceae. O termo, apesar de controverso na família (Khanna, 1965; Rudall, 1997), foi aqui adotado em concordância ao apresentado por Makde (1981) e trabalhos posteriores.

A hipóstase ocorre em várias monocotiledôneas, também em estágios anteriores à fertilização (Rudall, 1997), e, em sentido amplo, pode ser definida como um grupo de células na região calazal, próximas à terminação do feixe vascular, que apresentam, geralmente, paredes espessadas e pouco conteúdo citoplasmático (Schnarf, 1929; Maheshwari, 1950). Em estudo sobre a estrutura e a sistemática do nucelo e da calaza das monocotiledôneas, Rudall (1997) contradisse o uso da terminologia hipóstase adotada por Makde (1981) para as Cyperaceae, adotando o sentido restrito de hipóstase, que define o grupo de células que envolvem parcialmente as antípodas na região calazal. A função, apesar da discussão, parece ser a mesma em ambos os casos, independente da terminologia adotada, que é translocar nutrientes para o gametófito e o embrião (Maheshwari, 1950; Tilton, 1980). De acordo com Shah (1968), a hipóstase nos óvulos e sementes de Cyperaceae serve com um centro de difusão de compostos fenólicos para os tegumentos do óvulo.

A formação da testa da semente das espécies de *Hypolytrum* e *Rhynchospora*, com exotesta e endotégmen coalescentes e pouco diferenciados, é comum para a família e corresponde a uma tendência de sementes cuja função protetora é transferida para o pericarpo do fruto indeiscente (Danilova et al., 1995). Segundo as definições de Corner (1976) e de Boesewinkel & Bouman (1984), a testa da semente formada pelos dois tegumentos, mas que não apresenta camada mecânica evidente, é denominada de “testa indiferenciada”. Danilova et al. (1995) e Stevens (2001 onwards) ressaltaram que a testa da semente formada por ambos os tegumentos é uma sinapomorfia do clado formado por Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae.

Em *Rhynchospora*, a unidade de dispersão é um aquênio típico, como o das demais

espécies já estudadas do gênero e também das demais subfamílias (Haines & Lye, 1983; Browning et al., 1995; Gordon, 1998; Lye, 2000; Melcher et al., 2004). Nesse gênero, o pericarpo é constituído por exocarpo e endocarpo uniestratificados e por mesocarpo com múltiplas camadas, diferenciado em fibras esclerenquimáticas. Essa estrutura anatômica do pericarpo de *Rhynchospora* é similar àquela encontrada em outras espécies da família (Marek, 1958; Shah, 1968; Tejavathi, 1987; Makde & Bhuskute, 1987; Makde & Untawale, 1989; Browning et al., 1995).

Também em *Rhynchospora consanguinea* e *R. rugosa*, foram observados corpos silicosos aderidos à parede periclinal interna das células do exocarpo, uma característica já apontada por diferentes autores para aquênios do gênero (Ragonese et al., 1984; Lanning & Eleuterius, 1992). O desenvolvimento do pericarpo em *R. corymbosa* e *R. scutellata* foi estudado por Ragonese et al. (1984) que verificaram, nas células do exocarpo, a formação de um septo transversal separando os corpos de sílica do restante do protoplasto, que é preenchido por compostos fenólicos. O mesmo foi observado nas espécies de *Rhynchospora* aqui estudadas, adquirindo forma de “U”, e essa característica parece ser típica do gênero na família.

Corpos de sílica cônicos são exclusivos de Cyperaceae (Mehra & Sharma, 1965; Metcalfe, 1971) e foram constatados no exocarpo das espécies de *Rhynchospora*. De acordo com Metcalfe (1971), estão ausentes em *Hypolytrum*, e em outros gêneros que atualmente estão incluídos em Mapanioideae. Contudo, nas espécies de *Hypolytrum* aqui estudadas, a sílica foi constatada, não em forma de depósitos uniformes, mas sim pulverizada em forma de granulações, tanto no exocarpo como no endocarpo.

Os resultados apresentados para as espécies de *Hypolytrum* permitiram acompanhar o desenvolvimento da unidade de dispersão no gênero, desde estágios iniciais da formação do óvulo e do ovário, aspecto importante para tecer considerações sobre a natureza do pericarpo, como demonstrado por Shah (1968) para espécies de *Bulbostylis*, *Cyperus*, *Kyllinga* (Cyperoideae) e *Carex* (Caricoideae).

Koyama & Maguire (1965), baseados nas considerações de Marek (1958) de que no aquênio típico de Cyperaceae não ocorre distinção do mesocarpo fibroso, descreveram a unidade de dispersão encontrada nos representantes da tribo Lagenocarpeae (= subfamília

Sclerioideae sensu Goetghebeur, 1998) como uma frutificação composta, formada pelo aquênio que é revestido por uma bolsa parenquimática, denominada de utrículo. Segundo os autores, o grau de adnação do utrículo ao aquênio difere entre os gêneros, podendo ser livre ou fortemente adnato e de difícil distinção com um aquênio típico, a não ser pela presença de células parenquimáticas mais externas.

Koyama (1969) confirmou seu conceito de frutificação para espécies da subfamília Mapanioideae, e descreveu para *Hypolytrum nudum* aquênio formado por pericarpo espesso e subdivido em uma porção interna, de células parenquimáticas, e uma porção externa, com várias camadas de células esclerenquimáticas, envolvida por um utrículo de células parenquimáticas. Com base na ocorrência de frutificações compostas tão distintas dos aquênios das demais Cyperaceae, o autor circunscreveu a subfamília Mapanioideae compreendendo as tribos Sclerieae, Lagenocarpeae e Mapanieae, sendo esta última a mais avançada.

Não foi observada nas espécies aqui estudadas de *Hypolytrum* nenhuma distinção anatômica entre as camadas de células que compõem a parede do ovário remetendo à ocorrência de um utrículo como descrito pelos autores acima citados. A sugestão de Eiten (1976) foi corroborada no presente trabalho, denominando-se de aquênio a unidade de dispersão encontrada em *Hypolytrum*, sem a necessidade de um novo termo. A parede do ovário em *Hypolytrum* forma, no fruto maduro, exocarpo uniestratificado e cutinizado, com mesocarpo diferenciado em zona parenquimática (externa) e zona esclerenquimática (interna), em contato com o endocarpo constituído de células colunares.

Acredita-se que essa especialização anatômica do pericarpo das espécies de *Hypolytrum* facilite a dispersão do fruto, associada à adaptações ao ambiente no qual as espécies ocorrem, geralmente áreas florestais úmidas, sazonalmente alagadas, ou margens de riachos e igarapés (Alves, 2003). O mesocarpo parenquimático aqui observado é semelhante ao encontrado no fruto hidrocórico de *Bulbostylis taylorii* estudado por Lye (2000). A função do tecido parenquimático é auxiliar na flutuação do aquênio, acumulando ar. Variação nos tecidos que formam o pericarpo do aquênio são comuns, como observado por Roth (1977) para as angiospermas em geral.

A formação de obturador funicular, endosperma do tipo nuclear, embrião capitado,

semente única com testa delgada, encerrada no fruto do tipo aquênio, caracteriza o desenvolvimento do óvulo e do fruto em Cyperaceae perante Juncaceae e Thurniaceae, cuja relação de proximidade é evidenciada por muitos autores, formando o grupo cyperídeo em Poales.

Tanto a micrópila formada por ambos os tegumentos como o tecido parietal conspícuo no óvulo de *Hypolytrum* são caracteres apontados como plesiomórficos nas monocotiledôneas, que reforçam o posicionamento do gênero mais próximo às bases de Cyperaceae.

### REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS <sup>3</sup>

- Alves, M. (2003) *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae) nos Neotrópicos. São Paulo: Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG II) (2003) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141, 399-436.
- Balslev, H. (1998) Juncaceae In *The families and genera of vascular plants. IV. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)* (Kubitzki, K., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp. 252-260.
- Boesewinkel, F. D. & Bouman, F. (1984) The seed: structure. In *Embryology of angiosperms* (Johri, B. M., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp. 567-610.
- Bremer, K. (2002) Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* 56, 1374-1387.
- Browning, J., Gordon-Gray, K. D., & Smith, S. G. (1995) Achene structure and taxonomy of North American *Bolboschoenus* (Cyperaceae). *Brittonia* 47, 433-445.
- Chase, M. W. (2004) Monocot relationships: an overview. *American Journal of Botany* 91, 1645-1655.
- Chase, M. W., Stevenson, D. W., Wilkin, P., & Rudall, P. J. (1995) Monocot systematics: a combined analysis. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P.

---

<sup>3</sup> Segundo normas *Plant Biology*.

- J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 685-730.
- Chase, M. W., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Rudall, P. J., Fay, M. F., Hahn, W. H., Sullivan, S., Joseph, J., Molvray, M., Kores, P. J., Givnish, T. J., Sytsma, K. J., & Pires, J. C. (2000) Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. In *Monocots: systematics and evolution* (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), Melbourne, CSIRO, pp. 3-16.
- Corner, E. J. H. (1976) *The seeds of dicotyledons*. New York: Cambridge University Press.
- Dahlgren, R. M. T. & Clifford, H. T. (1982) *The monocotyledons: a comparative study*. London: Academic Press.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford, H. T., & Yeo, P. F. (1985) *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Berlin: Springer Verlag.
- Daniilova, M. F., Nemirovich-Danchenko, E. N., Komar, G. A., & Lodkina, M. M. (1995) The seed structure of monocotyledons. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 461-472.
- Denton, M. F. (1983) Anatomical studies of the "Luzulae" group of *Cyperus* (Cyperaceae). *Systematic Botany* 8, 250-262.
- Dnyansagar, V. R. & Tiwari, D. K. (1956) Sporogenesis and gametophytes of *Fimbristylis quinquangularis* Kunth. *Bulletin of the Botanical Society (Saugar)* 8, 3-6.
- Eiten, L. T. (1976) Inflorescence units in the Cyperaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 63, 81-112.
- Eleuterius, L. N. (1984) Female gametophyte development in *Juncus roemerianus*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 111, 445-450.
- Feder, N. & O'Brien, T. P. (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55, 123-142.
- Givnish, T. J., Evans, T. M., Pires, J. C., & Sytsma, K. J. (1999) Polyphyly and convergent evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12, 360-385.
- Goetghebeur, P. (1986) *Genera Cyperacearum, Een bijdrage tot de kennis van de morfologie, systematiek en fylogenese van de Cyperaceae - genera*. Gent: PhD Thesis, University of

Gent.

- Goetghebeur, P. (1998) Cyperaceae. In *The families and genera of vascular plants. IV. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)* (Kubitzki, K., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp. 141-190.
- Gordon, E. (1998) Seed characteristics of plant species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquatic Botany* 60, 417-431.
- Gręzicka, W. (1964) Megasporogenesis, ovule and embryo sac development in *Carex aristata* R. Br. var. *cujavica*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 33, 307-322.
- Haines, R. W. & Lye, K. A. (1983) *The sedges and rushes of East Africa*. Nairobi: African Natural History Society.
- Johansen, D. A. (1940) *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill.
- Johri, B. M. K., Ambegaokar, B., & Srivastava, P. S. (1992) *Comparative embryology of angiosperms*. Berlin: Springer Verlag.
- Kern, J. (1974) Cyperaceae. In *Flora Malesiana*, vol. 7, part 3 (Steenis, C., ed.), Leiden: Noordhoof International Publishing, pp. 435-753.
- Khanna, P. (1965) A contribution to the embryology of *Cyperus rotundus* L., *Scirpus mucrinatus* L. and *Kyllinga melanospora* Ness. *Canadian Journal of Botany* 43, 1539-1547.
- Koyama, T. (1969) Delimitation and classification of Cyperaceae-Mapanioideae. *Current Topics in Plant Science* 4, 201-228.
- Koyama, T. & Maguire, B. (1965) Cyperaceae tribe Lagenocarpeae. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 12, 8-54.
- Kubitzki, K. (1998) Thurniaceae. In *The families and genera of vascular plants. IV. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)* (Kubitzki, K., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp. 455-457.
- Lanning, F. C. & Eleuterius, L. N. (1992) Silica and ash in seeds of cultivated grains and native plants. *Annals of Botany* 69, 151-160.
- Linder, H. P. & Kellogg, E. A. (1995) Phylogenetic patterns in the Commelinid clade. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 473-496.

- Lye, K. A. (2000) Achene structure and function of structure in Cyperaceae. In *Monocots: systematics and evolution* (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), Melbourne, CSIRO, pp. 615-628.
- Maheshwari, P. (1950) *An introduction to the embryology of Angiosperms*. New York: McGraw-Hill Book Co. Inc.
- Makde, K. H. (1981) Hypostase in Cyperaceae. *Current Science* 50, 421-422.
- Makde, K. H. & Bhuskute, S.M. (1987) Embryology of *Kyllinga monocephala* (Cyperaceae) and its systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 156, 143-150.
- Makde, K. H. & Untawale, A. G. (1989) Contribution to the embryology of *Fimbristylis* Vahl with a brief discussion on its systematic position. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 64, 231-242.
- Marek, S. (1958) *Studia nad antomia owoców Europejskich rodzajów podrodzin: Scirpoideae Pax, Rhynchosporoideae Aschers. et Graebner i części Caricoideae Pax*. *Monographiae Botanicae* 6, 151-189.
- Martin, A. C. (1946) The comparative internal morphology of seeds. *The American Midland Naturalist* 36, 513-660.
- Mehra, P. N. & Sharma, O. P. (1965) Epidermal silica cells in Cyperaceae. *Botanical Gazette* 126, 53-58.
- Melcher, I. M., Bouman, F., & Cleef, A. M. (2004) Seed atlas of the monocotyledonous genera of the páramo. *Flora* 199, 286-308.
- Metcalfé, C. R. (1971) *Anatomy of the monocotyledons, vol. V, Cyperaceae*. London: Oxford University Press.
- Muasya, A., Bruhl, J., Simpson, D., Culham, A., & Chase, M. (2000) Suprageneric phylogeny of Cyperaceae: a combined analysis. In *Monocots: systematics and evolution* (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), Melbourne: CSIRO, pp. 593-601.
- Munro, S. L. & Linder, H. P. (1997) The embryology and systematic relationships of *Prionium serratum* (Juncaceae: Juncales). *American Journal of Botany* 84, 850-860.
- Nagaraj, M. & Nijalingappa, B. H. M. (1968) Some aspects of embryology in *Cyperus alopecuroides* Rottb. *Current Science* 37, 324-325.
- Nagaraj, M. & Nijalingappa, B. H. M. (1972) Sporogenesis and development of gametophytes

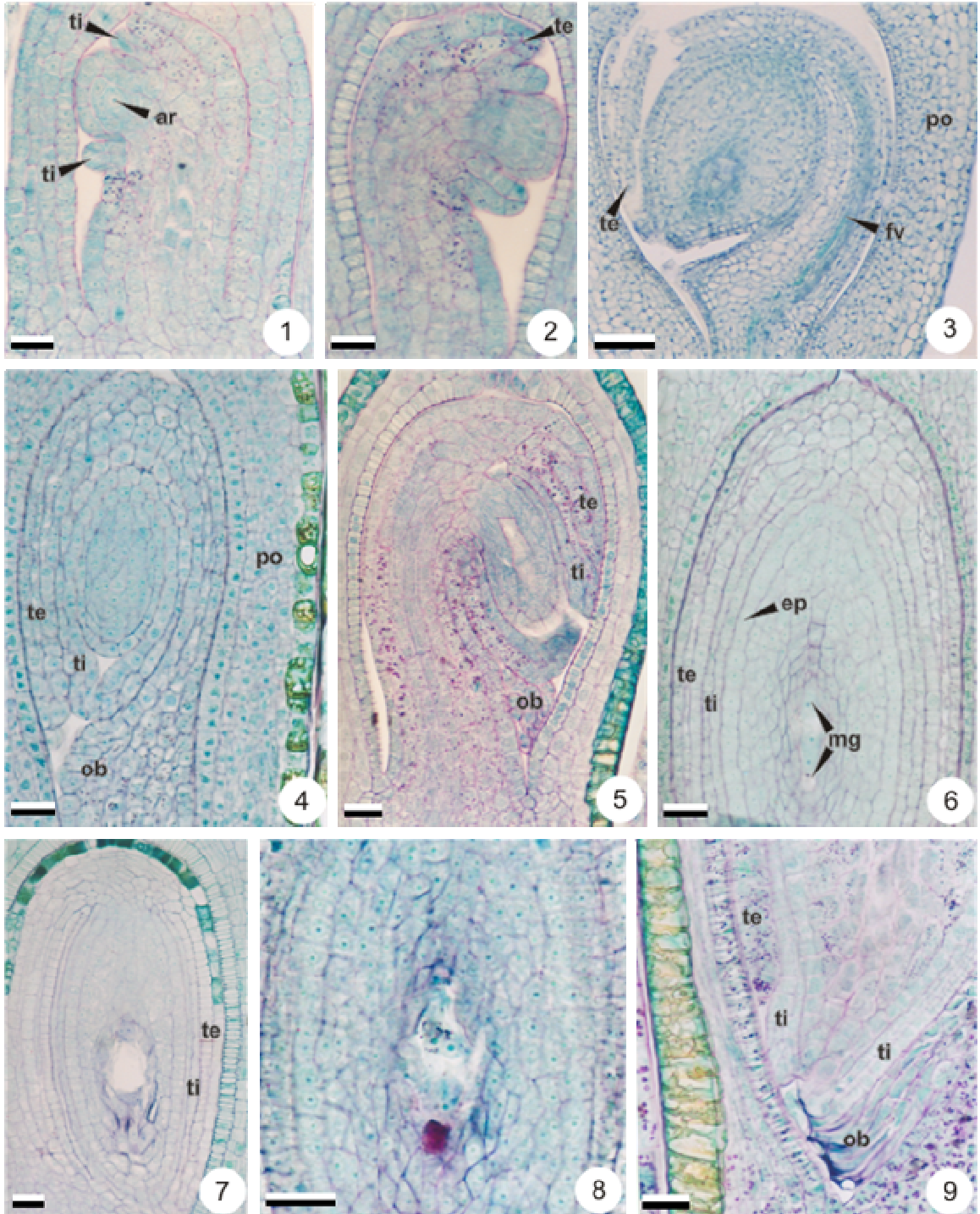


- in *Hypolytrum latifolium* L. C. Rich. Current Science 41, 260-261.
- Nijalingappa, B. H. M. (1986) Embryology of *Scleria foliosa* (Cyperaceae). Plant Systematics and Evolution 152, 219-230.
- Padhye, M. D. (1971) Studies in Cyperaceae. I. Embryology of *Cyperus iria* Linn. Proceedings of the National Academy of Sciences of India, Section B, Biological Sciences 37, 1-10.
- Padhye, M. D. & Makde, K. H. (1982) Embryogeny in some Cyperaceae. Plant Systematics and Evolution 139, 279-287.
- Padhye, M. D., Chaube, S. N., & Iyer, A. V. (1970) Studies in Cyperaceae. VIII. Gametophytes and fertilization in two members of Cyperaceae. Journal of the Indian Botanical Society 49, 86-92.
- Ragonese, A. M., Guaglianone, E. R., & Strittmatter, C. D. (1984) Desarrollo del pericarpio con cuerpos de sílice de dos especies de *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae). Darwiniana 25, 27-41.
- Roth, I. (1977) Fruits of angiosperms. Berlin: Gebrüder Borntraeger.
- Rudall, P. J. (1997) The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and systematics. The Botanical Review 63, 140-181.
- Schnarf, K. (1929) Die Embryologie der Liliaceae und ihre systematische Bedeutung. Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften in Wien - Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse 138, 69-92.
- Shah, C. K. (1963) The life history of *Juncus bufonius* Linn.. Journal of the Indian Botanical Society 42, 238-251.
- Shah, C. K. (1965) Embryogeny in some Cyperaceae. Phytomorphology 15, 1-9.
- Shah, C. K. (1968) Development of pericarp and seed coat in the Cyperaceae. Naturaliste Canadien 95, 39-48.
- Shamrov, I. I. (2004) Structural differentiation of the ovule in flowering plants: chalaza, funiculus, obturator. Botanical Journal (St. Petersburg) 89, 337-353.
- Simpson, D. A. (1995) Relationships within Juncales. In Monocotyledons: systematics and evolution (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 497-509.

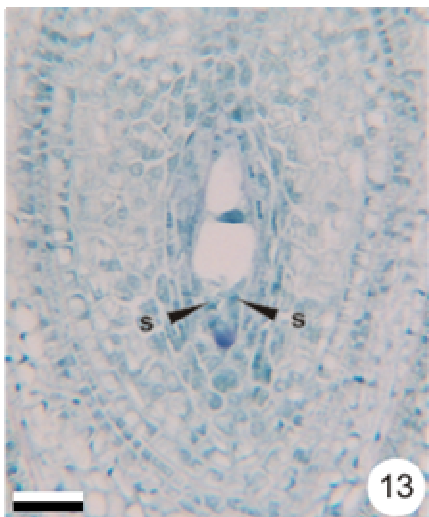
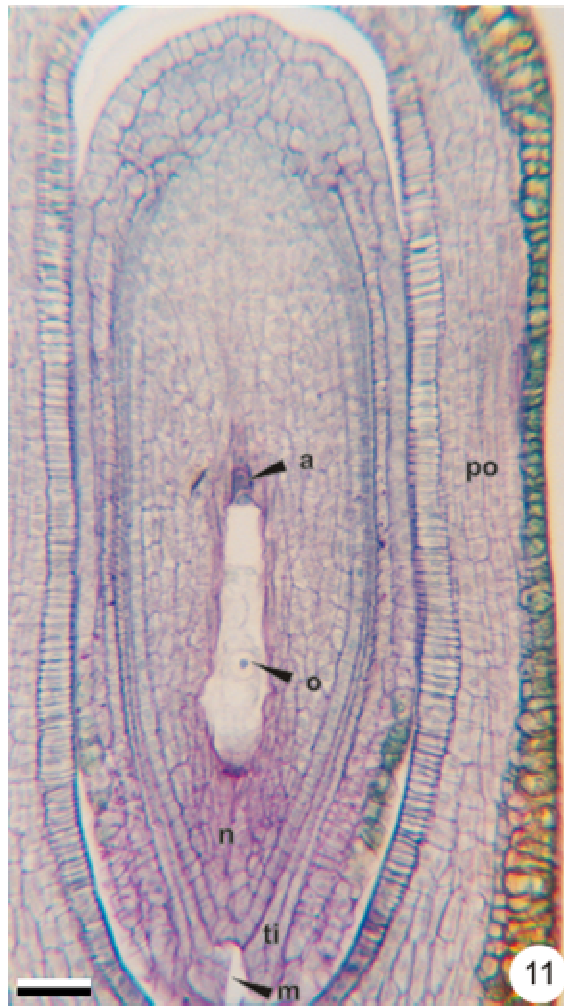
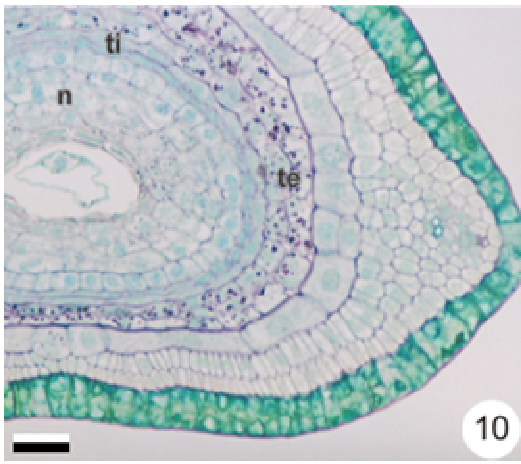
- Simpson, D. A., Furness, C. A., Hodkinson, T. R., Muasya, A. M., & Chase, M. W. (2003) Phylogenetic relationships in Cyperaceae subfamily Mapanioideae inferred from pollen and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* 90, 1071-1086.
- Stevens, P. F. (2001 onwards) Angiosperm Phylogeny Website. Version 7, May 2006 [and more or less continuously updated since]. will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- Tejavathi, D. H. (1987) Seed development in some members of Cyperaceae. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 62, 43-55.
- Thimm, U. (1985) Zur Embriologie, Blüten- und Fruchtanatomie der isolierten Juncales-Gattungen *Prionia* und *Thurnia*. Bochum: Diploma Thesis, Ruhr Universität.
- Tilton, V. R. (1980) Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperm ovules. *Canadian Journal of Botany* 58, 2059-2066.
- Toivonen, H. & Timonen, T. (1976) Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* subg. *Vignea* (Cyperaceae) studied by scanning electron microscopy. *Annales Botanici Fennici* 13, 49-59.
- van der Veken, P. (1965) Contribution a L'embryographie systématique des Cyperaceae - Cyperoideae. *Bulletin du Jardin Botanique de L'Etat a Bruxelles* 35, 285-354.
- Vanhecke, L. (1974) Embryography of some genera of the Cladiinae and the Gahniinae (Cyperaceae) with additional notes on their fruit anatomy. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 44, 367-400.
- Verbelen, J. P. (1970) Systematische embryografie van de *Cyperaceae-Rhynchosporineae*. *Biologisch Jaarboek Dodonaea* 38, 151-166.
- Zhang, S.-R. (1999) The embryology of the genus *Kobresia* (Cyperaceae). *Acta Botanica Yunnanica* 21, 466-470.

## **ILUSTRAÇÕES**

**Figuras 1-9** – Óvulo, megasporogênese e megagametogênese em espécies de *Rhynchospora* e de *Hypolytrum*. **1-2**. Seções longitudinais (SL) de primórdios de óvulos de *R. consanguinea* com início de formação dos tegumentos interno e externo, e diferenciação das células parietal primária e esporogênica primária; **3**. SL do óvulo jovem de *H. schrandnerianum* com tegumentos interno e externo em desenvolvimento; **4**. SL do óvulo jovem de *H. bullatum* com início de desenvolvimento do obturador funicular; **5**. SL do óvulo de *R. consanguinea* com diáde de megásporos; **6**. SL do óvulo de *H. bullatum* com tétrade linear de megásporo; **7**. SL do óvulo de *R. rugosa* com divisões do megásporo funcional; **8**. SL do gametófito feminino maduro tipo Polygonum de *H. bullatum*; **9**. SL com detalhe da região micropilar do óvulo de *R. consanguinea* e obturador bem desenvolvido. (Barras: Figs. 1-2, 4-9 = 20 µm; Fig. 3 = 70 µm). (ar = célula arquesporrial hipodermal; ep = epiderme do nucelo; fv = feixe vascular; mg = megásporos; ob = obturador funicular; po = parede do ovário; te = tegumento externo; ti = tegumento interno).

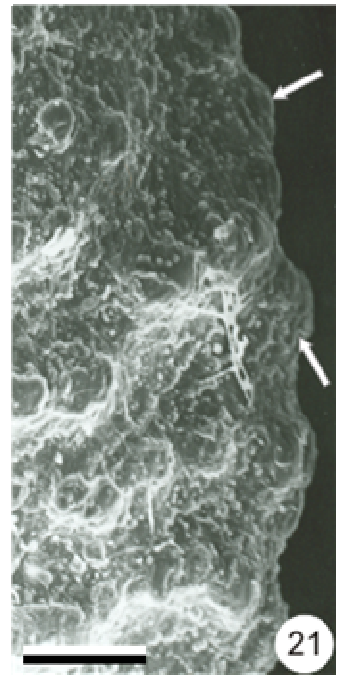
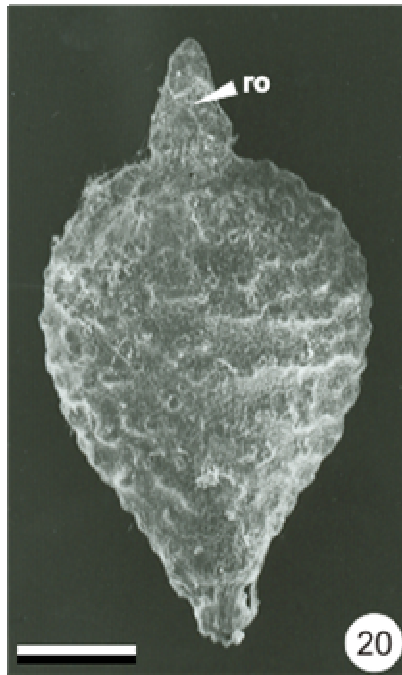
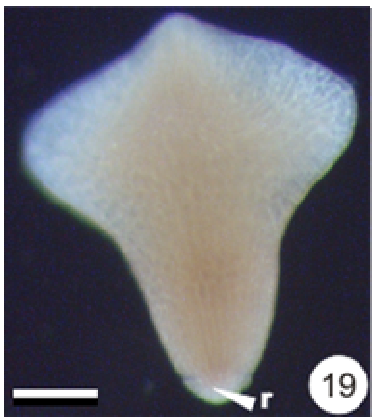
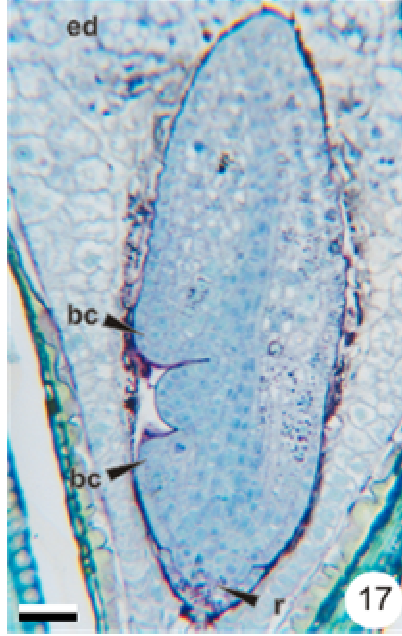
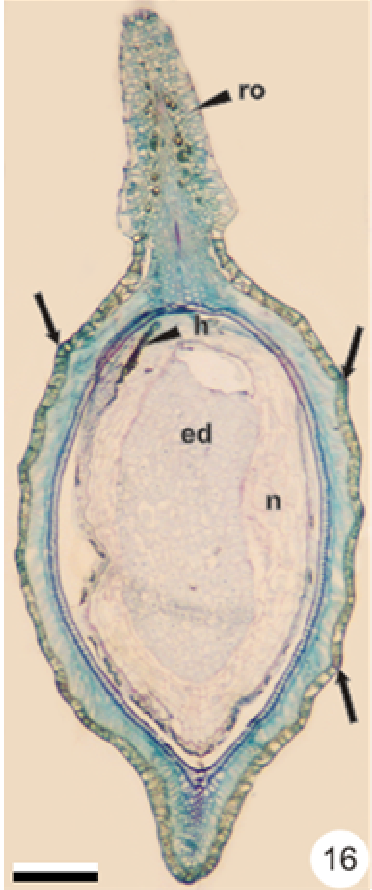


**Figuras 10-15** – Gametófitos femininos maduros e início de desenvolvimento da semente em espécies de *Rhynchospora* e de *Hypolytrum*. **10.** Seção transversal (ST) do ovário de *R. consanguinea*; **11-12.** Seções longitudinais (SL) de gametófitos maduros de *R. consanguinea* com antípodas na região calazal e aparato da oosfera na região micropilar; **13.** SL do gametófito maduro de *H. schrandrianum* mostrando as sinérgides na região micropilar; **14.** SL da semente em desenvolvimento de *H. bullatum*; **15.** SL da semente em desenvolvimento de *R. rugosa* com início de formação do endosperma e degeneração das antípodas. (Barras: Figs. 10, 12, 15 = 20 µm; Fig. 11, 13-14 = 30 µm). (a = antípodas; ed = endosperma; m = micrópila; n = nucelo; o = oosfera; ob = obturador funicular; po = parede do ovário; s = sinérgide; te = tegumento externo; ti = tegumento interno).

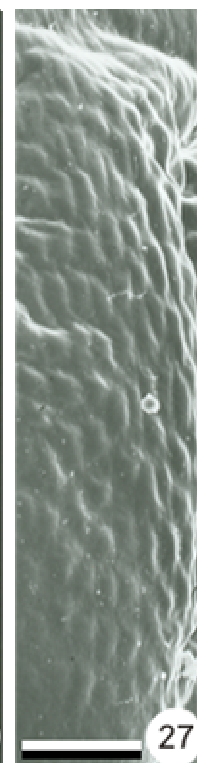
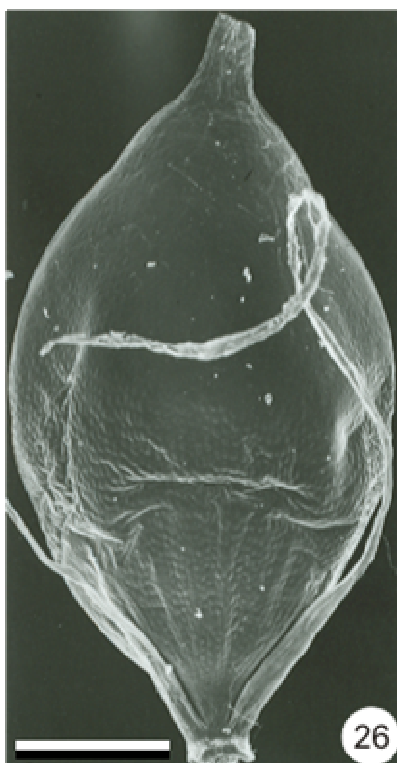
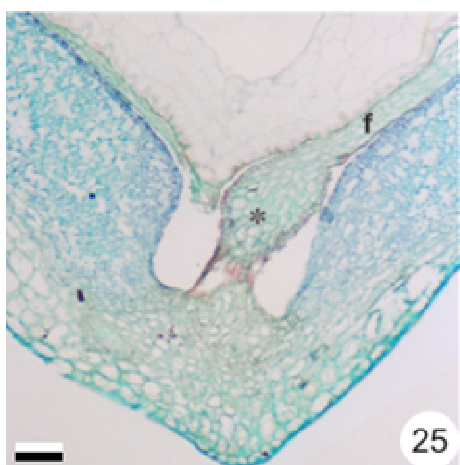
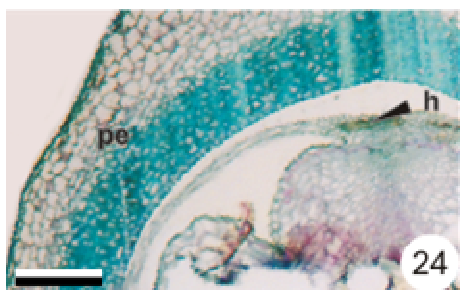
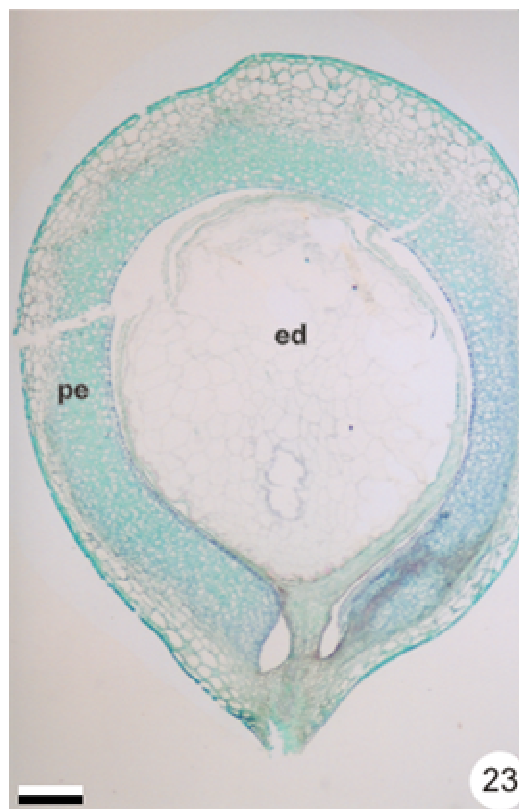
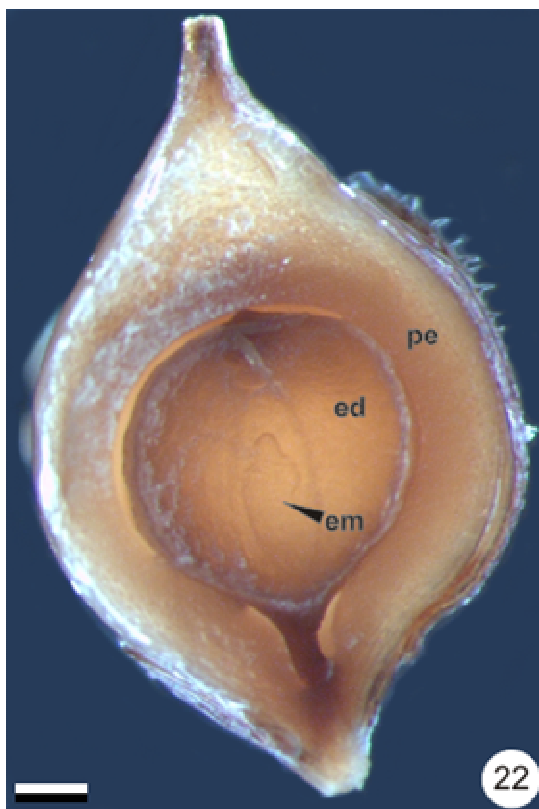


**Figuras 16-21** – Desenvolvimento da semente e do fruto de *Rhynchospora consanguinea*. **16**. Seção longitudinal (SL) do fruto imaturo com rostro na porção distal e exocarpo ondulado-rugoso (setas); **17-18**. SL de sementes em desenvolvimento com estágios sucessivos de formação do embrião; **19**. Embrião individualizado, vista frontal; **20**. Aquênio maduro, em microscopia eletrônica de varredura (MEV); **21**. Detalhe da superfície ondulado-rugosa (setas) do aquênio, em MEV. (Barras: Figs. 16, 19 = 200  $\mu\text{m}$ ; Fig. 17 = 20  $\mu\text{m}$ ; Fig. 18 = 70  $\mu\text{m}$ ; Fig. 20 = 500  $\mu\text{m}$ ; Fig. 21 = 100  $\mu\text{m}$ ). (bc = bainha cotiledonar; ed = endosperma; h = hipóstase; n = nucelo; pl = plúmula; r = radícula; ro = rostro).

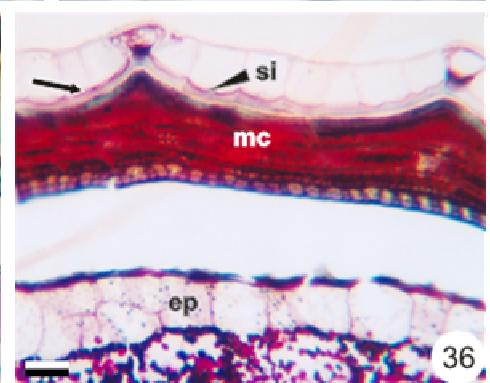
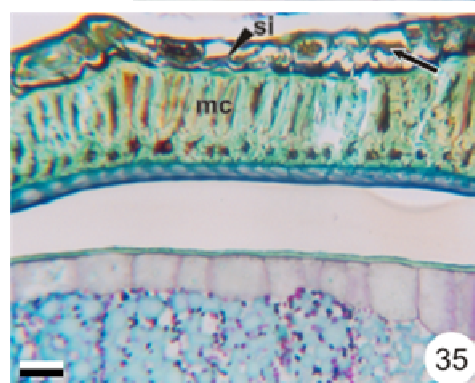
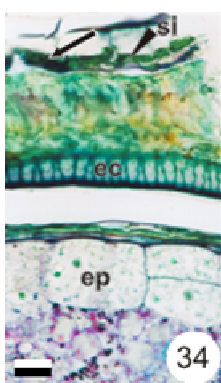
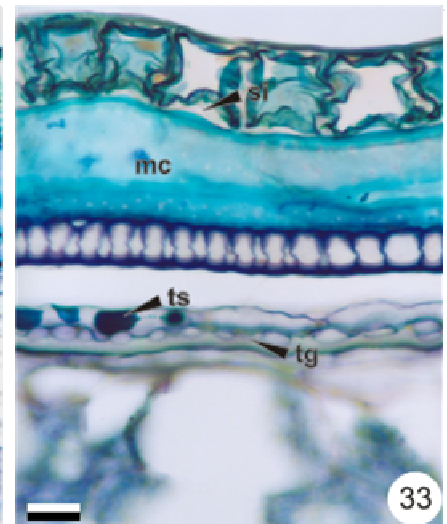
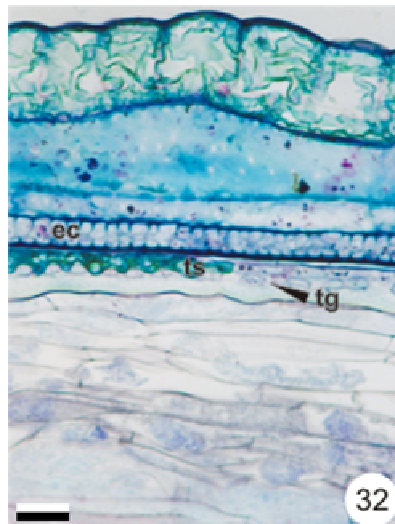
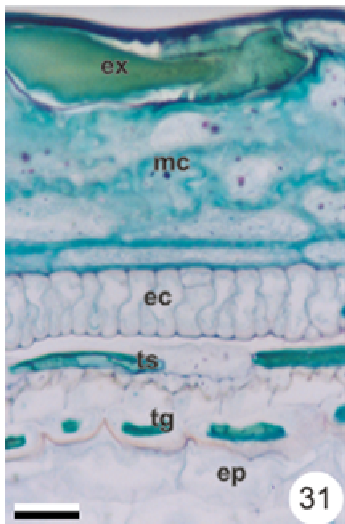
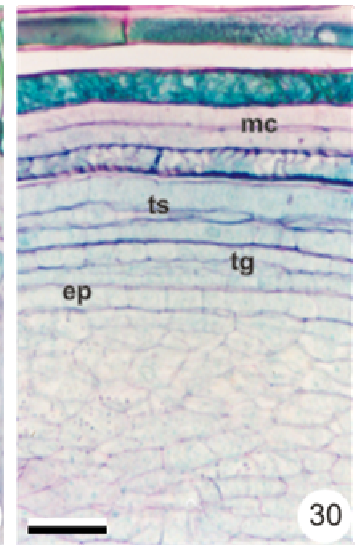
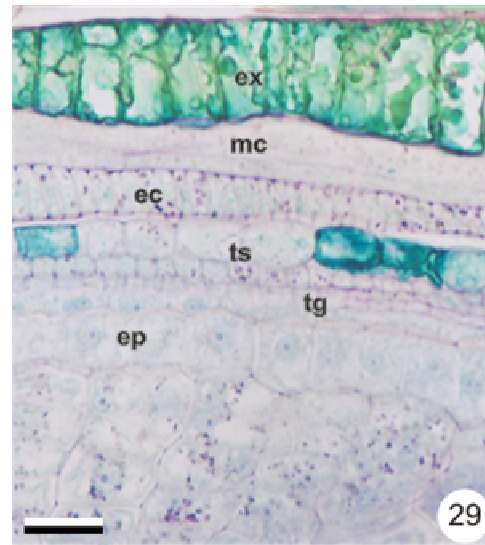
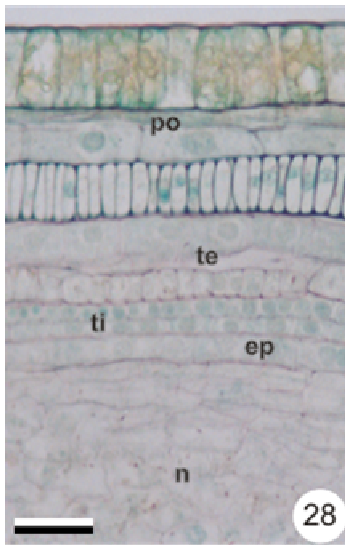




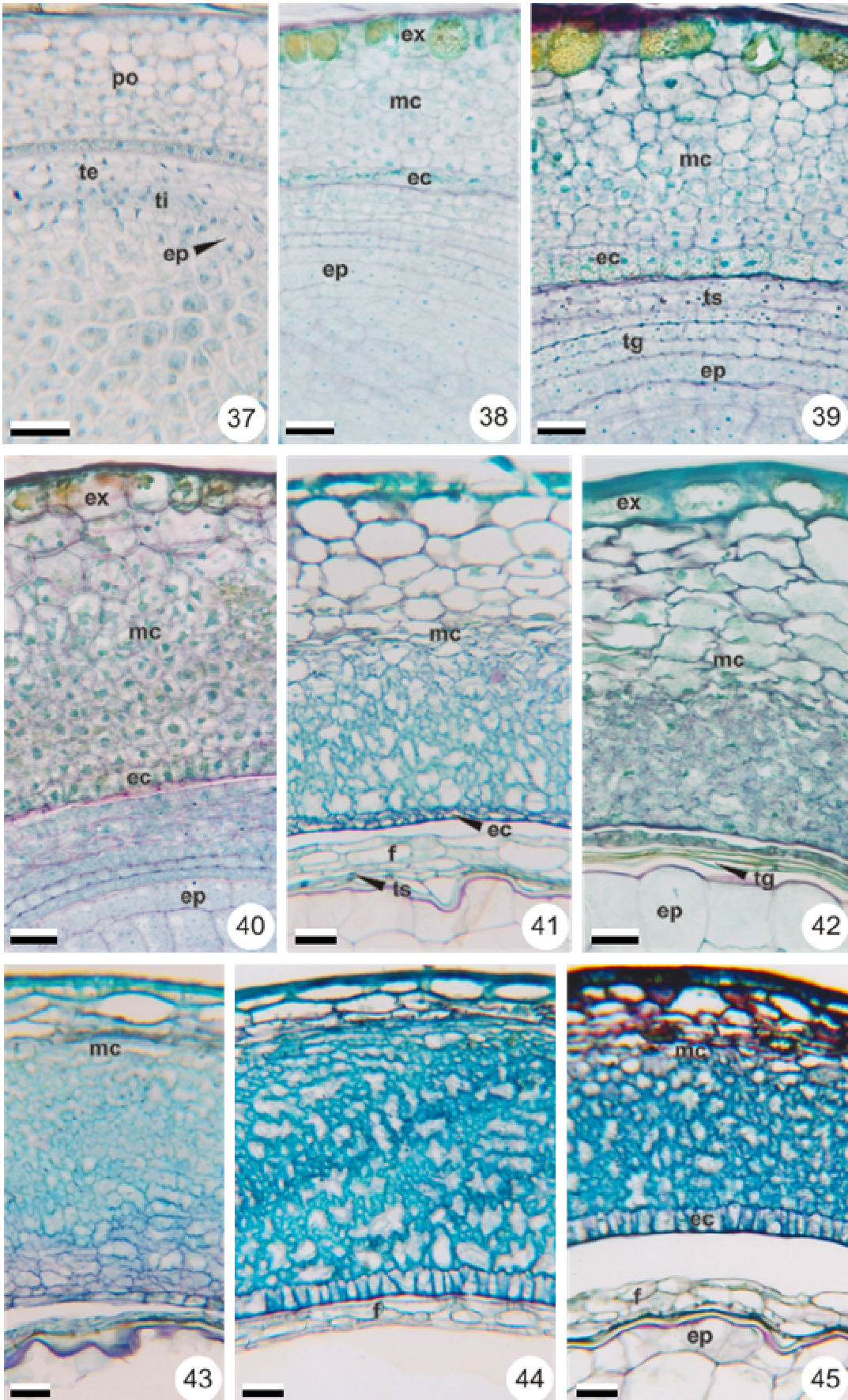
**Figuras 22-27** – Desenvolvimento da semente e do fruto de *Hypolytrum schranderianum* (Figs. 22-25) e de *H. bullatum* (26-27). **22-23**. Seções longitudinais (SL) de frutos maduros com embrião pouco desenvolvido na região basal; **24**. SL do fruto mostrando a região da hipóstase; **25**. SL do fruto com resquícios do obturador funicular (asterisco) na porção proximal; **26**. Aquênio maduro em microscopia eletrônica de varredura (MEV); **27**. Detalhe da superfície ondulada do aquênio, em MEV. (Barras: Figs. 22-24 = 200 µm; Fig. 25 = 70 µm; Fig. 26 = 500 µm; Fig. 27 = 100 µm). (ed = endosperma; em = embrião; f = funículo; h = hipóstase; pe = pericarpo).



**Figuras 28-36** – Estágios sucessivos do desenvolvimento da testa da semente e do pericarpo de *Rhynchospora consanguinea*, em seções longitudinais (Figs. 28-30, 32-36) e em seção transversal (Fig. 31). **28**. Estágio de gametófito maduro; **29-30**. Início de diferenciação do pericarpo e da testa da semente; **31-33**. Frutos imaturos com diferenciação do mesocarpo e da testa da semente, formada pela exotesta e pelo endotégmen; **34-36**. Estágios sucessivos de maturação do fruto com formação de septo nas células do exocarpo (seta) e lignificação do mesocarpo. (Barras: Figs. 28-34 = 20  $\mu\text{m}$ ; Figs. 35-36 = 30  $\mu\text{m}$ ). (ec = endocarpo; ep = epiderme do nucelo; ex = exocarpo; mc = mesocarpo, n = nucelo; po = parede do ovário; si = corpo de sílica; te = tegumento externo; tg = tégmen; ti = tegumento interno; ts = testa).



**Figuras 37-45** – Estágios sucessivos do desenvolvimento da testa da semente e do pericarpo de *Hypolytrum schrandrianum* (Figs. 37, 40-41, 43-45) e de *H. bullatum* (Figs. 38-39, 42), em seções longitudinais. **37**. Estágio de gametófito maduro; **38-40**. Início de diferenciação do pericarpo e da testa da semente; **41-43**. Frutos imaturos com diferenciação do mesocarpo em duas regiões e espessamento das paredes anticlinais do endotégmen; **44-45**. Estágios sucessivos de maturação do fruto com exocarpo cutinizado, mesocarpo fibroso-esponjoso e endocarpo colunar. (Barras: Figs. 37, 41, 43-45 = 30  $\mu\text{m}$ ; Figs. 38-40, 42 = 20  $\mu\text{m}$ ). (ec = endocarpo; ep = epiderme do nucelo; ex = exocarpo; f = funículo; mc = mesocarpo; po = parede do ovário; te = tegumento externo; tg = tégmen, ti = tegumento interno; ts = testa).



## 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A caracterização da embriologia e do desenvolvimento da semente foi alcançada para Eriocaulaceae e para *Hypolytrum* e *Rhynchospora* como gêneros de subfamílias distintas de Cyperaceae.

Em Eriocaulaceae, os caracteres embriológicos se mostraram uniformes dificultando a interpretação das relações existentes entre os gêneros. Dos caracteres que apresentaram variação, o número de microsporângios das anteras deve ser revisto em futuras análises cladísticas da família, pois é instável, com ocorrência em diferentes gêneros não relacionados taxonomicamente. A formação da testa da semente pode ser um caráter mais consistente na interpretação das relações infrafamiliares, como já discutido por diferentes autores, mas não foi aplicada integralmente nas análises cladísticas realizadas na família até o presente.

O grão de pólen espiraperturado e a formação de cisto antipodal são consolidados como autapomorfias de Eriocaulaceae em Poales.

Algumas das similaridades encontradas entre Eriocaulaceae, Xyridaceae, Mayacaceae e Hydatellaceae no clado “xyrídeo”, como tapete secretor na antera e óvulos ortótopos, são consideradas plesiomorfias por alguns autores e dificultam a interpretação das relações embriológicas entre esses táxons.

Em Cyperaceae, a maioria dos caracteres embriológicos também se mostrou uniforme entre *Hypolytrum* e *Rhynchospora* quando comparados aos demais representantes já estudados da família. No entanto, as diferenças encontradas corroboraram a distinção de *Hypolytrum* como integrante de Mapanioideae, levando em consideração a polarização plesiomórfica de muitos de seus caracteres, principalmente o arranjo central dos grãos de pólen nos microsporângios, a forma esférica das pseudomônades, a micrópila formada pelos dois tegumentos do óvulo e o tecido parietal conspícuo protegendo o gametófito feminino. *Rhynchospora* apresentou caracteres comuns às demais Cyperaceae, diferindo apenas quanto ao local onde ocorre a degeneração dos núcleos não-funcionais dentro da pseudomônade, que é basal ao invés de apical.

Os resultados aqui apresentados permitiram corroborar a formação do grão de pólen do tipo pseudomônade nos representantes de *Hypolytrum*, que é uma sinapomorfia de



Cyperaceae em Poales, contrariando as hipóteses de diferentes autores quanto ao seu posicionamento como um grupo à parte na família. O desenvolvimento do fruto também permitiu adequar a terminologia para o gênero e para a família como um todo, como aquênio, cujo pericarpo diferencia-se dos demais representantes de Cyperaceae pela presença de mesocarpo com porção parenquimática e esclerenquimática. A estrutura do aquênio de *Hypolytrum* parece estar relacionada à adaptação das espécies ao ambiente em que ocorrem, com a hidrocoria como síndrome de dispersão. O ambiente também parece influenciar as características das anteras e das pseudomônades do gênero, relacionado-as à entomofilia como síndrome de polinização.

O posicionamento de *Hypolytrum* em Mapanioideae foi corroborado e muitas das características apontadas são consideradas plesiomórficas para a família.