
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGIA VEGETAL

**Anatomia floral de espécies de Eriocaulaceae
e de *Cephalostemon riedelianus* Koern.
(Rapateaceae)**

MICHELE MARCELINO ROSA

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).

Fevereiro - 2006

ÍNDICE

	Página
1. RESUMO	01
2. ABSTRACT	02
3. INTRODUÇÃO GERAL	03
4. LITERATURA CITADA	05
CAPÍTULO 1. Anatomia de flores estaminadas de espécies de Eriocaulaceae e sua correlação com a taxonomia.....	07
CAPÍTULO 2. Anatomia de flores pistiladas de espécies de Eriocaulaceae e sua correlação com a taxonomia.....	32
CAPÍTULO 3. Anatomia floral de <i>Cephalostemon riedelianus</i> Koern. (Rapateaceae)	57
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	77

1. RESUMO

No presente trabalho foi estudada a anatomia floral de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae*, pertencentes à Eriocaulaceae, e de *Cephalostemon riedelianus*, pertencente à Rapateaceae, procurando contribuir com o maior conhecimento de representantes de Poales. Nas Eriocaulaceae, as flores estaminadas e pistiladas são trímeras na maioria das espécies e dímeras em *P. flaccidus*. Nas flores estaminadas de todas as espécies, o androceu é isostêmone, e em *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus* são encontrados estaminódios escamiformes microscópicos adnatos à base dos filetes. Nas flores pistiladas, os estaminódios são reduzidos, adnatos à base das pétalas, e em *R. roraimae* são lineares, alongados e vascularizados. As flores pistiladas de todas as espécies de Eriocaulaceae apresentam estiletes sólidos, desprovidos de vascularização e intercalados por apêndices nectaríferos que são vascularizados pelos feixes dorsais dos carpelos. Os apêndices nectaríferos são homólogos aos estiletes. A presença de androceu isostêmone pode ser considerada como um caráter derivado em Eriocaulaceae a partir da redução das peças florais de um provável ancestral com androceu diplostêmone. A ausência de estaminódios nas flores estaminadas de *R. roraimae* e a presença de estaminódios vascularizados nas suas flores pistiladas, indicam sua provável posição basal em relação aos demais representantes da subfamília Paepalanthoideae. A presença de apêndices nectaríferos pode ser considerada tanto um caráter derivado como um caráter ancestral em Eriocaulaceae a partir da modificação do gineceu do provável ancestral. Em relação à Rapateaceae, as flores de *C. riedelianus* são perfeitas, trímeras e apresentam androceu diplostêmone. As anteras são oblongas, poricidas e amarelas. O ovário é súpero, tricarpelar, trilocular e uniovulado. O estilete é simples, oco, e o estigma é reduzido. Nas células epidérmicas das diferentes peças florais são encontrados compostos fenólicos que provavelmente estão associados à proteção contra a herbivoria. Como, dentre as Rapateaceae, *C. riedelianus* não apresenta nectários florais, sugere-se que as anteras desempenham papel importante na atração de agentes polinizadores, oferecendo pólen como recompensa floral.

2. ABSTRACT

In order to contribute to a better knowledge of Poales specimens, the present work studied the floral anatomy of *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* and *Rondonanthus roraimae*, belonging to the Eriocaulaceae, and of *Cephalostemon riedelianus*, belonging to the Rapateaceae. All the staminate and pistillate flowers of these Eriocaulaceae are trimerous except those of *P. flaccidus*, which are dimerous. All the staminate flowers of these species have an isostemonous androecium and *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* and *P. flaccidus* present microscopic, scalelike staminodes adnate to the filament base. The staminodes of the pistillate flowers are reduced and adnate to the petal basis, except those of *R. roraimae* that are linear, elongated and vascularized. The pistillate flowers of all these Eriocaulaceae species present solid styles, devoid of vascularization and interspersed with nectariferous appendages, which are vascularized by the dorsal bundles of the carpels. The nectariferous appendages are homologous to the styles. The presence of an isostemonous androecium can be considered in Eriocaulaceae as a derived feature from the reduction of the floral parts from a probable ancestor with a diplostemonous androecium. The absence of staminodes in the staminate flowers of *R. roraimae* and the presence of vascularized staminodes in its pistillate flowers indicate its probable basal position in relation to other specimens of the subfamily Paepalanthoideae. In Eriocaulaceae, the presence of nectariferous appendages could be considered either as an ancestral feature or as a derived one from the modification of the gynoecium of a probable ancestor. With regard to the Rapateaceae, the flowers of *C. riedelianus* are hermaphrodite, trimerous and present a diplostemonous androecium. The anthers are oblong, poricidal and yellow. The ovary is superior, tricarpeled, trilobular and uniovulate. The style is simple, hollow, and the stigma is reduced. The epidermal cells of the different floral parts contained phenolic compounds that should probably be associated to protection against herbivory. Since, within Rapateaceae, *C. riedelianus* does not present floral nectaries, we suggest that the anthers play an important role in the attraction of pollinator agents, offering pollen as a floral reward.

3. INTRODUÇÃO GERAL

Dentre os estudos referentes à anatomia floral de Poales (commelinídeas) *sensu* APG II (2003), destacam-se os trabalhos realizados com representantes de Xyridaceae por Sajo et al. (1997) e Campbell (2004), Eriocaulaceae por Rosa & Scatena (2003), e Bromeliaceae por Sajo et al. (2004). Esses estudos buscaram o melhor conhecimento das estruturas florais, do padrão vascular floral, e sua aplicação em questões taxonômicas e evolutivas dentro do grupo.

Em Eriocaulaceae, os estudos de anatomia floral e vascularização floral têm-se mostrado importantes para o melhor entendimento da origem e da função desempenhada por estas estruturas nos diferentes táxons da família.

Giulietti (1984), com base na vascularização das flores pistiladas de *Leiothrix curvifolia* e *L. spiralis*, verificou que as “estruturas” localizadas em disposição alterna aos estiletos encontravam-se relacionadas ao gineceu, utilizando o termo apêndices para designá-las. A autora inferiu que a presença de vascularização nos apêndices do gineceu pode ser uma indicação de que essas estruturas, provavelmente, correspondem aos verdadeiros estigmas em grupos ancestrais.

A origem e a função dessas “estruturas”, que são encontradas no gineceu da maioria dos representantes dos gêneros de Eriocaulaceae, exceto em *Eriocaulon* e *Mesanthemum*, foi amplamente discutida desde os primeiros estudos taxonômicos da família. Para tanto, uma terminologia variada foi utilizada para denominá-las, como: apêndices; círculo carpelar interno e estéril; estaminódios; estigmas e nectários. O termo apêndices foi o mais utilizado pelos taxonomistas para denominar essas estruturas.

Através de estudos de anatomia floral realizados em *Eriocaulon elichrysoides* e *Syngonanthus caulescens*, por Rosa & Scatena (2003), foi verificada a produção de néctar nos apêndices do gineceu das flores pistiladas de *S. caulescens* e nos pistilódios das flores estaminadas de ambas as espécies. As autoras denominaram essas estruturas de apêndices nectaríferos e pistilódios nectaríferos, respectivamente. Pela primeira vez na literatura, foi relatada para *S. caulescens*, a presença de estaminódios escamiformes nas flores estaminadas de representantes de Eriocaulaceae.

No presente trabalho, uma vez estabelecida a nomenclatura floral para as Eriocaulaceae, através de estudos da anatomia floral de espécies-chaves de diferentes grupos taxonômicos da família, procurou-se ampliar o estudo dentro das commelinídeas. Assim, escolheu-se *Cephalostemon riedelianus* por ser a única espécie de Rapateaceae que ocorre na região sudeste do Brasil, mais especificamente na Cadeia do Espinhaço - MG e no município de Itirapina - SP, enquanto que os demais representantes ocorrem principalmente na região Amazônica (Souza & Lorenzi, 2005).

Dentre os estudos realizados com órgãos reprodutivos de Rapateaceae, deve-se ressaltar que os dados disponíveis na literatura restringem-se aos estudos embriológicos realizados com alguns representantes da família por Tiemann (1985) e Venturelli & Bouman (1988). Por esse motivo, algumas características importantes dentro do grupo, como por exemplo, a presença e a localização de nectários florais, relatados por Givnish et al. (1999, 2000, 2004) em alguns táxons da família que são polinizados por beija-flores, permanecem até o momento desconhecidas.

Com base na importância de dados sobre a anatomia floral de Eriocaulaceae e Rapateaceae para o melhor conhecimento de suas estruturas florais dentro de Poales (commelinídeas), o presente trabalho foi realizado com cinco espécies de Eriocaulaceae e uma espécie de Rapateaceae. Dentre as Eriocaulaceae escolheu-se: *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus*, ocorrentes em diferentes localidades da Serra do Cipó – MG, e *Rondonanthus roraimae*, ocorrente nos tepuis da Venezuela. Dentre as Rapateaceae escolheu-se: *Cephalostemon riedelianus*, ocorrente nos campos da Serra do Cipó e Diamantina – MG, e nos campos úmidos em área de cerrado em Itirapina – SP.

No primeiro capítulo é apresentada a anatomia das flores estaminadas de espécies de Eriocaulaceae; no segundo capítulo, a anatomia das flores pistiladas; e no terceiro capítulo, a anatomia floral de *Cephalostemon riedelianus*.

4. LITERATURA CITADA

- Angiosperm Phylogeny Group, 2003. An update of the angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 141, 399-436.
- Campbell, L.M., 2004. Anatomy and systematics of Xyridaceae, with special reference to *Aratitiopea* Steyererm. & P.E. Berry. Ph.D. Thesis, City University of New York.
- Giulietti, A.M., 1984. Estudos taxonômicos no gênero *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae). Tese de Livre-Docência, Instituto de Biociências, Univ. de São Paulo.
- Givnish, T.J., Evans, T.M., Pires, J.C., Sytsma, K.J., 1999. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from rbcL sequence data. Mol. Phylogenet. Evol. 12, 360-385.
- Givnish, T.J., Evans, T.M., Zjhra, M.L., Patterson, T.B., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2000. Molecular evolution, adaptative radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from ndhF sequences and morphology. Evolution 54, 1915-1937.
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Evans, T.M., Hall, J.C., Pires, J.C., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on ndhF sequence data. Int. J. Pl. Sci. 165(4), S35-S54.
- Rosa, M.M., Scatena, V.L., 2003. Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens*. Flora 198, 188-199.
- Sajo, M.G., Wanderley, M.G.L., Menezes, N.L., 1997. Observações anatômicas sobre a vascularização floral em *Xyris* L. (Xyridaceae). Bol. Bot. Univ. São Paulo 16, 15-19.
- Sajo, M.G., Rudall, P.J., Prychid, C.J., 2004. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. Plant Syst. Evol. 247, 215-231.
- Souza, V.C., Lorenzi, H., 2005. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de angiospermas da Flora brasileira, baseado em APG II. Ed. Plantarum, Nova Odessa.

Tiemann, A., 1985. Untersuchungen zur Embryologie, Blütenmorphologie und Systematik der Rapateaceen und der Xyridaceen-Gattung *Abolboda* (Monocotyledoneae). Diss. Bot. 82, 1-201.

Venturelli, M., Bouman, F., 1988. Development of ovule and seed in Rapateaceae. Bot. J. Linn. Soc. 97, 267-294.

CAPÍTULO 1

Anatomia de flores estaminadas de espécies de Eriocaulaceae e sua correlação com a taxonomia

(Artigo segundo normas *Plant Biology*)

Michele Marcelino Rosa e Vera Lucia Scatena

RESUMO

Estudou-se a anatomia das flores estaminadas dos capítulos de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiostrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e de *P. flaccidus*, que ocorrem em diferentes localidades da Serra do Cipó – MG, Brasil, e de *Rondonanthus roraimae*, que ocorre nos tepuis da Venezuela. Na maioria das espécies, as flores são trímeras, com androceu isostêmone constituído por três estames, com exceção de *P. flaccidus* que apresenta flores dímeras, com androceu isostêmone constituído por dois estames. Em *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus* são encontrados estaminódios escamiformes microscópicos adnatos a região basal da face dorsal dos filetes. Na região central do receptáculo floral são encontrados pistilódios nectaríferos em número de três em *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *R. roraimae*, e em número de dois em *P. flaccidus*. A presença de androceu isostêmone em todas as espécies estudadas pode ser considerada como um caráter derivado em Eriocaulaceae a partir da redução de peças florais de um provável ancestral com androceu diplostêmone. A ocorrência de estaminódios escamiformes microscópicos na maioria das espécies evidencia essa redução. Em *R. roraimae*, a ausência de estaminódios indica sua provável posição basal dentro da subfamília Paepalanthoideae.

Palavras-chave: Eriocaulaceae, estaminódios escamiformes, pistilódios nectaríferos, anatomia, taxonomia.

ABSTRACT

We studied the staminate flower anatomy of the heads of *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* and of *P. flaccidus*, which occur in different localities of Serra do Cipó – MG, Brazil, and of *Rondonanthus roraimae*, which occurs in the Venezuelan tepuis. All these species flowers are trimerous, with an isostemonous androecium constituted by three stamens, except *P. flaccidus* that presents dimerous flowers with an isostemonous androecium constituted by two stamens. *Actinocephalus polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* and *P. flaccidus* present microscopic, scalelike staminodes adnate to the basal region of the filament dorsal face. The central region of the floral receptacle presents three nectariferous pistillodes in *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* and *R. roraimae*, and two in *P. flaccidus*. The presence of isostemonous androecia in all the studied species may be considered as a derived feature in Eriocaulaceae from the reduction of the floral parts of a probable ancestor with a diplostemonous androecium. The occurrence of the microscopic scalelike staminodes of most species provides evidence of such reduction. The absence of staminodes in *R. roraimae* points out its probable basal position within the subfamily Paepalanthoideae.

Key words: Eriocaulaceae, scalelike staminodes, nectariferous pistillodes, anatomy, taxonomy.

INTRODUÇÃO

Os representantes de Eriocaulaceae apresentam distribuição pantropical, com a maior concentração de gêneros e espécies ocorrendo nas regiões montanhosas da América do Sul, principalmente na Venezuela e no Centro-Oeste e Sudeste do Brasil, com centro de diversidade genética localizado nas montanhas da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais (Giulietti & Hensold, 1990; Giulietti et al., 1995).

A última grande revisão para as Eriocaulaceae mundiais foi realizada por Ruhland (1903), que estabeleceu as bases da sistemática da família que são seguidas até o momento. O autor reconheceu duas subfamílias e nove gêneros: Eriocauloideae, com pétalas glandulosas e flores com 4-6 estames (*Eriocaulon* L. e *Mesanthemum* Koern.), e

Paepalanthoideae, com pétalas desprovidas de glândulas e flores com 2-3 estames (*Blastocaulon* Ruhland, *Lachnocaulon* Kunth, *Leiothrix* Ruhland, *Paepalanthus* Mart., *Philodice* Mart., *Syngonanthus* Ruhland e *Tonina* Aubl.).

Atualmente, Eriocaulaceae está inserida em Poales (commelinídeas) *sensu* APG II (2003), e apresenta cerca de 1200 espécies distribuídas em 11 gêneros, dentre eles, *Rondonanthus* (Herzog, 1931) e *Actinocephalus* (Sano, 2004), que correspondem aos únicos gêneros validados e incluídos na subfamília Paepalanthoideae após a classificação proposta por Ruhland (1903).

Análises moleculares realizadas para as monocotiledôneas commelinídeas (Givnish et al., 1999; Chase et al., 2000; Bremer, 2002) apontaram a monofilia de Eriocaulaceae e seu posicionamento como grupo-irmão de Xyridaceae. Os dados obtidos por Michelangeli et al. (2003) suportaram a monofilia de Eriocaulaceae e seu posicionamento próximo de Mayacaceae, Xyridaceae e Hydatellaceae, tendo como grupo-irmão Rapateaceae.

Até o momento os trabalhos referentes à anatomia das flores estaminadas de representantes de Eriocaulaceae constam de resultados parciais obtidos para *Leiothrix spiralis* (Giulietti, 1984), e de resultados mais completos obtidos para *Eriocaulon elichrysoides* e *Syngonanthus caulescens* (Rosa & Scatena, 2003). Neste último trabalho, foi relatada pela primeira vez a ocorrência de estaminódios escamiformes nas flores estaminadas de Eriocaulaceae. As autoras denominaram de pistilódios nectaríferos as estruturas produtoras de néctar presentes em *E. elichrysoides* e em *S. caulescens*.

Devido à importância de dados sobre a anatomia floral de Eriocaulaceae para entender melhor sua relação com grupos taxonômicos afins, o objetivo deste trabalho foi estudar anatomicamente as flores estaminadas de *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano, *Leiothrix fluitans* (Martius) Ruhland, *Paepalanthus chlorocephalus* Silveira, *P. flaccidus* (Bong.) Kunth e *Rondonanthus roraimae* (Oliver) Herzog, visando contribuir com a taxonomia e a filogenia da família.

MATERIAL e MÉTODOS

Capítulos de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus*, em diferentes estágios de desenvolvimento, foram coletados

na Serra do Cipó – MG, Brasil, fixados em FAA 50 (Johansen, 1940) e transferidos para etanol 70% para sua conservação.

O capítulo de *Rondonanthus roraimae*, obtido de material herborizado, coletado nos tepuis da Venezuela, foi fervido em água com gotas de glicerina e posteriormente transferido para etanol 70% para sua conservação.

As exsicatas dos materiais estudados encontram-se depositadas no Herbário Rioclarense, do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista (HRCB): *A. polyanthus* (Scatena et al. 229; Scatena et al. 236; Scatena et al. 237); *P. chlorocephalus* (Scatena et al. 238; Coan et al. 4); *L. fluitans* (Rosa et al. 1; Rosa et al. 10); *P. flaccidus* (Scatena et al. 235; Scatena et al. 240). A duplicata de *Rondonanthus roraimae* encontra-se depositada no Herbário do Departamento de Botânica, do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (SPF): *R. roraimae* (Huber & Alarcon 10526).

Para a análise, descrição e ilustração das peças florais, as flores estaminadas foram isoladas dos capítulos e dissecadas sob estereomicroscópio Olympus SZH 10, com câmara clara acoplada.

Para os estudos de microscopia eletrônica de varredura, as flores estaminadas de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus* foram desidratadas em série etílica (80%, 90%, 95% e 100%), submetidas à secagem ao ponto crítico com CO₂, metalizadas em metalizador Desk II Denton Vacuum e fotografadas em microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM 5410.

Para a realização dos estudos de anatomia floral, os capítulos foram desidratados em série butílica (40%, 55%, 70%, 85%, 100%), incluídos em historresina Leica [(2-hidroxietil)-metacrilato], e seccionados com 5-12 µm de espessura. As secções anatômicas foram coradas com ácido periódico - reagente de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968). As fotomicrografias foram realizadas em fotomicroscópio Olympus BX 40 com projeção de escala micrométrica.

Para complementar os estudos de vascularização, flores estaminadas jovens e adultas foram clarificadas em água sanitária 10%, coradas com safranina 1% em etanol 50% e analisadas sob estereomicroscópio Olympus SZH 10. Posteriormente, as diferentes peças florais foram observadas e analisadas em microscópio Olympus CBA, com emprego da câmara clara.

Para verificar a presença de glicose e néctar nos pistilódios das flores estaminadas, foram realizados testes químicos utilizando-se capítulos frescos de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus*, e flores reidratadas de *R. roraimae*.

Para o teste de glicose, sessenta pistilódios de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus* foram isolados e colocados separadamente em placa escavada contendo água destilada. Posteriormente, foram macerados com o auxílio de um pequeno bastão metálico. Neste macerado foram imersas as extremidades de pequenos pedaços de glicofita Lilly (teste enzimático para glicose) por três minutos.

Para o teste de néctar, dois capítulos de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus*, com as brácteas involucrais removidas, e duas flores estaminadas de *R. roraimae* foram imersos na solução de vermelho neutro 1:10000 específica para néctar (Kearns & Inouye, 1993) por vinte minutos.

RESULTADOS

Os capítulos bissexuais de *Actinocephalus polyanthus* (Fig. 1), *Leiothrix fluitans* (Fig. 4) e *Paepalanthus flaccidus* (Fig. 10) são envolvidos por três séries de brácteas involucrais estéreis, enquanto que em *P. chlorocephalus* (Fig. 7) os mesmos são envolvidos por cinco a seis séries, e em *Rondonanthus roraimae* por quatro séries. As flores são trímeras em *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *R. roraimae*, e dímeras em *P. flaccidus*. Em alguns capítulos de *L. fluitans* foram encontradas de duas a três flores dímeras intercaladas com as flores trímeras.

As flores estaminadas das espécies estudadas são pediceladas e apresentam brácteas florais que são inseridas na região basal do pedicelo (Figs. 2, 5, 8, 11, 13). Em todas as espécies, o cálice é gamossépalo (Figs. 2, 5, 8, 11, 13). Na maioria das espécies, a corola é gamopétala (Figs. 2, 8, 11), e em *L. fluitans* (Figs. 5-6) e *R. roraimae* (Fig. 14) a corola é dialipétala.

Nas flores estaminadas de *P. chlorocephalus* (Fig. 9) e *P. flaccidus* (Fig. 12), entre o cálice e a corola, observa-se a presença de uma estrutura sólida e carnosa denominada antóforo (Figs. 9, 12 – cabeça-de-seta). O antóforo é revestido por epiderme unisseriada com células de paredes finas e preenchido por células parenquimáticas, isodiamétricas, e

vascularizado por feixes colaterais, como pode ser observado na secção transversal de *P. chlorocephalus* (Fig. 29).

Em todas as espécies, o androceu é isostêmone, e constituído por três estames em *A. polyanthus* (Figs. 2-3), *L. fluitans* (Figs.5-6), *P. chlorocephalus* (Fig. 9) e *R. roraimae* (Fig. 13), e por dois estames em *P. flaccidus* (Fig. 12). Em todas as espécies, os filetes são opostos às pétalas, como pode ser observado nas secções transversais de *L. fluitans* (Fig. 30), *P. flaccidus* (Fig. 31) e *P. chlorocephalus* (Fig. 32). Na maioria das espécies, os filetes são adnatos à base das pétalas (Figs. 3, 9, 12; Figs. 31-32 – setas). Em *L. fluitans*, os filetes são livres (Fig. 6; Fig. 30 – setas), e em *R. roraimae* os filetes são fundidos em seu terço inferior com a base das pétalas (Fig. 14).

A maioria das espécies, com exceção de *R. roraimae*, apresenta estaminódios escamiformes microscópicos adnatos a face dorsal dos filetes, como pode ser observado em *P. chlorocephalus* (Fig. 17 – seta). Em *A. polyanthus*, *L. fluitans* e *P. chlorocephalus* essas estruturas são em número de três, e em *P. flaccidus* são em número de dois. Pelo fato dessas estruturas serem extremamente reduzidas, os estaminódios escamiformes microscópicos só foram observados ao microscópio óptico e na microscopia eletrônica de varredura.

Nas secções longitudinais das flores estaminadas em diferentes estágios de desenvolvimento, observa-se que os estaminódios escamiformes microscópicos são constituídos, em sua maior extensão, apenas pelas faces epidérmicas situadas muito próximas entre si (Figs. 20-23 – seta). Observa-se que houve redução do feixe vascular que chega até próximo da região basal dos mesmos, como ocorre em *P. chlorocephalus* (Fig. 22 – cabeça-de-seta).

Em todas as espécies estudadas, os pistilódios, localizados na região central do receptáculo floral, coraram-se intensamente de vermelho quando foi aplicado o teste utilizando-se a solução de vermelho neutro, indicando resultado positivo para a presença de néctar. Além disso, os pedaços de glico-fita alteraram-se da cor amarela para verde, indicando resultado positivo para a presença de glicose. Com base nesses resultados positivos dos testes químicos realizados, essas estruturas foram denominadas de pistilódios nectaríferos (Figs. 3, 6, 9, 12, 14-16, 18-19 – seta), seguindo-se a terminologia apresentada por Rosa & Scatena (2003) para *Eriocaulon elichryroides* e *Syngonanthus caulescens*.

Nas espécies que apresentam flores trímeras, os pistilódios nectaríferos são em número de três (Figs. 3, 6, 9, 14), e em número de dois em *P. flaccidus* (Fig. 12), que

apresenta flores dímeras. Essas estruturas atingem cerca de 1/3 do comprimento dos filetes em *A. polyanthus*, *P. chlorocephalus* e *R. roraimae* (Figs. 3, 9, 14 – respectivamente), cerca de 2/3 do comprimento dos filetes em *L. fluitans* (Fig. 6), e cerca de 1/2 do comprimento dos filetes em *P. flaccidus* (Fig. 12).

Em todas as espécies os pistilódios nectaríferos são revestidos, na região apical, por células epidérmicas papilosas e secretoras, que são alongadas em *A. polyanthus* (Fig. 15), *P. flaccidus* (Fig. 19) e *R. roraimae*, e curtas em *L. fluitans* (Fig. 16) e *P. chlorocephalus* (Fig. 18). Os pistilódios nectaríferos são totalmente unidos na região basal (Figs. 30-31 – cabeça-de-seta), parcialmente unidos um pouco acima dessa região (Fig. 32 – cabeça-de-seta), e totalmente livres nas regiões mediana e apical (Figs. 33-35 – setas).

As diferentes peças florais, em todas as espécies, são vascularizadas por um único feixe vascular colateral extremamente reduzido, constituído por 1-2 células de transporte, como pode ser observado em *L. fluitans* e *P. chlorocephalus* (Figs. 30, 32 – respectivamente). Esse feixe deriva diretamente das ramificações do cilindro vascular do eixo floral (Figs. 24-26 – seta) localizado na região basal do pedicelo (Fig. 28 – seta). Observou-se, através das secções longitudinais, que o feixe da bráctea floral e o cilindro do eixo floral divergem a partir de um único cilindro vascular localizado no receptáculo da inflorescência.

Na secção transversal da flor estaminada de *P. chlorocephalus* (Fig. 29), pode-se observar que o antóforo é vascularizado pelo feixe do eixo floral (seta) e pelos traços dos feixes das pétalas (cabeças-de-seta).

Os pistilódios nectaríferos, em todas as espécies estudadas, são vascularizados nas regiões basal e mediana pelo feixe dorsal dos carpelos atrofiados (Figs. 24-25, 27 – secção longitudinal; Figs. 31-32 – secção transversal), sendo desprovidos de vascularização na região apical (Figs. 33-35 – setas). Os feixes vasculares dos pistilódios nectaríferos são maiores quando comparados com os feixes vasculares das demais peças florais, como pode ser observado em *P. flaccidus* e em *P. chlorocephalus* (Figs. 31-32 – respectivamente).

Na figura 36, apresentada abaixo, observa-se o desenho esquemático de uma flor estaminada de *L. fluitans*, ilustrando a divergência da vascularização a partir da base do pedicelo. As sépalas, pétalas e os pistilódios nectaríferos são estruturas vascularizadas até aproximadamente 2/3 (dois terços) de seu comprimento. Em *A. polyanthus*, *P. chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *R. roraimae* a maioria das peças florais apresentam padrão

vascular semelhante ao de *L. fluitans*, com a exceção de que as sépalas, serem vascularizadas até a região apical.

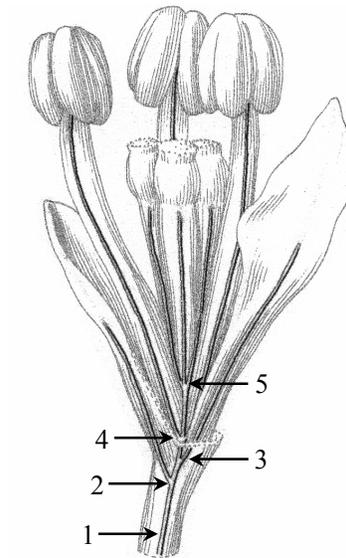


Figura 36. Vascularização da flor estaminada de *L. fluitans* (seta 1 – cilindro vascular do eixo floral; seta 2 – divergência do traço do feixe da sépala; seta 3 – divergência do traço do feixe da pétala; seta 4 – divergência do traço do feixe do filete; seta 5 – divergência dos traços dos feixes dos pistilódios nectaríferos).

Algumas características morfológicas das flores estaminadas das espécies aqui estudadas, e de *Eriocaulon elichrysoides*, *Syngonanthus caulescens*, juntamente com táxons de Xyridaceae disponíveis na literatura, foram agrupadas na Tabela 1 para comparação entre as famílias, dada a sua proximidade filogenética, e para auxiliar na discussão.

Tabela 1 – Características das flores estaminadas de Eriocaulaceae e perfeitas de Xyridaceae

Características	Eriocaulaceae					Xyridaceae						
	<i>Actinocephalus polyanthus</i>	<i>Eriocaulon elichrysoides</i>	<i>Leiothrix fluitans</i>	<i>Paepalanthus chlorocephalus</i>	<i>Paepalanthus flaccidus</i>	<i>Rondonanthus roraimae</i>	<i>Syngonanthus caulescens</i>	<i>Abolboda</i>	<i>Achlyphila</i>	<i>Aratitiopea</i>	<i>Orectanthe</i>	<i>Xyris</i>
Perianto	trímero	trímero	trímero	trímero	dímero	trímero	trímero	trímero	trímero	trímero	trímero	trímero
Cálice	gamossépalo	dialissépalo	gamossépalo	gamossépalo	gamossépalo	gamossépalo	dialissépalo	dialissépalo	dialissépalo	dialissépalo	dialissépalo	dialissépalo
Corola	gamopétala	dialipétala	dialipétala	gamopétala	gamopétala	dialipétala	gamopétala	dialipétala	gamopétala	gamopétala	gamopétala	dialipétala ou gamopétala
Androceu	isostémone	diplostémone	isostémone	isostémone	isostémone	isostémone	isostémone	isostémone	isostémone	isostémone	isostémone	isostémone
Estames	três	seis	três	três	dois	três	três	três	três	três	três	três
Estaminódios	três escamiformes microscópicos	ausentes	três escamiformes microscópicos	três escamiformes microscópicos	dois escamiformes microscópicos	ausentes	três escamiformes microscópicos	um-três filamentosos, ou ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	três elaborados
Pistilódios nectaríferos	três	três	três	três	dois	três	três	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes	ausentes
(comprimento)	1/3 dos filetes	1/2 e 1/3 dos filetes	2/3 dos filetes	1/3 dos filetes	1/2 dos filetes	1/3 dos filetes	1/2 dos filetes	-	-	-	-	-

Nota: Os dados referentes a *Eriocaulon elichrysoides* Bong. e *Syngonanthus caulescens* (Poir.) Ruhland foram retirados de Rosa & Scatena (2003). Os dados referentes a *Abolboda* Humb. & Bompl., *Achlyphila* Maguire & Wurdack, *Aratitiopea* Steyerf. ex L. Berry, *Orectanthe* Maguire, e *Xyris* Gronov. ex L. foram retirados de Kral (1998) e Campbell (2004).

DISCUSSÃO

A maioria das espécies estudadas neste trabalho apresenta flores trímeras, apenas *Paepalanthus flaccidus* apresenta flores dímeras. Flores trímeras é o padrão mais frequentemente encontrado em Eriocaulaceae, embora seja também verificada a ocorrência de flores dímeras em espécies do mesmo gênero, como em *Eriocaulon*, *Leiothrix* e *Paepalanthus* (Giulietti, 1997; Stützel, 1998).

Segundo Ronse De Craene & Smets (1995), as flores das monocotiledôneas são frequentemente trímeras, embora mudanças no merisma floral possam ocasionar tanto o aumento quanto a diminuição do número de peças florais e, nesse último caso, levando a formação de flores dímeras. Segundo os autores, as flores dímeras encontradas em algumas monocotiledôneas como Araceae, Convallariaceae (= Ruscaceae), Eriocaulaceae, Philydraceae e Potamogetonaceae, diferenciam-se daquelas flores trímeras padrão, visto que apresentam a perda de uma peça floral em cada um dos verticilos.

Com base nos resultados obtidos para *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae* foi possível verificar que o caráter dimeria-trimeria não é consistente para os gêneros de Eriocaulaceae. Deve-se ressaltar que, numa observação mais apurada, foi possível verificar a ocorrência de flores trímeras e dímeras num mesmo capítulo em *L. fluitans*. Essa constatação nos leva a pensar que esse caráter pode ser considerado tanto reversivo quanto derivado dentro do grupo.

A maioria das espécies aqui estudadas apresenta corola gamopétala, exceto *Leiothrix fluitans* e *Rondonanthus roraimae* que apresentam corola dialipétala. Considerando-se a proximidade filogenética existente entre Eriocaulaceae e Xyridaceae (Givnish et al., 1999; Chase et al., 2000; Bremer, 2002; Michelangeli et al., 2003), dentro de Poales (commelinídeas) *sensu* APG II (2003), pode-se observar através da tabela 1 que tanto em Eriocaulaceae quanto em Xyridaceae há predominância de corola gamopétala nos representantes dos diferentes gêneros.

Uma vez que a corola gamopétala é considerada derivada quando comparada com a corola dialipétala, sugere-se que a presença de corola gamopétala em *Actinocephalus polyanthus*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus* represente um caráter derivado em Eriocaulaceae. Provavelmente, a corola dialipétala encontrada em *Leiothrix fluitans* represente um caráter reversivo para a espécie, uma vez que na maioria das espécies do

gênero a corola é gamopétala. Também entre os representantes de Xyridaceae, Carlquist (1960) e Campbell (2004) consideraram a corola gamopétala como um caráter derivado.

Em Eriocaulaceae, a presença de flores estaminadas com corola dialipétala é característica dos representantes de *Eriocaulon*, pertencente à subfamília Eriocauloideae (Ruhland, 1903). Dentre as Paepalanthoideae, *Rondonanthus*, *Carptotepala* (atualmente *Syngonanthus*) e algumas espécies de *Leiothrix* podem apresentar flores estaminadas com corola dialipétala (Giulietti, 1984).

Em *Rondonanthus*, a corola é gamopétala na maioria das espécies do gênero, e dialipétala em *R. capillaceus* e *R. roraimae* (Hensold & Giulietti, 1991). Para o gênero, a ocorrência de corola dialipétala provavelmente não representa um caráter reversivo, como foi sugerido para *L. fluitans*, mas pode ser considerado um caráter transicional dentro de Eriocaulaceae. Essa interpretação associa-se ao fato de que *Rondonanthus* foi considerado um grupo basal em Paepalanthoideae e provavelmente próximo às bases filogenéticas de Eriocaulaceae (Hensold & Giulietti, 1991; Stützel, 1998).

No presente trabalho, o termo antóforo foi utilizado para designar a estrutura sólida e carnosa localizada entre o cálice e a corola em *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus*, em concordância com a terminologia adotada por Hamann (1964), Parra (1998), Stützel (1998) e Rosa & Scatena (2003) para outros representantes da família, embora Hensold (1988) tenha utilizado o termo estipe para denominar essa estrutura em *P. chlorocephalus*. Segundo Weberling (1989), antóforo corresponde a um alongamento do eixo floral entre o cálice e a corola, o que corrobora o observado nos resultados desse trabalho e a utilização dessa terminologia para as espécies estudadas.

A presença de pistilódios nectaríferos em todas as espécies estudadas, adotando a nomenclatura utilizada por Rosa & Scatena (2003) para *Eriocaulon elichrysoides* e *Syngonanthus caulescens*, corrobora o relato de Hare (1950) para a produção de néctar encontrada nos pistilódios das flores estaminadas de *E. septangulare*.

Considerando-se que *Eriocaulon* e *Mesanthemum* são os únicos gêneros da família que apresentam corola com pétalas glandulares (Ruhland, 1903), infere-se que a presença de pistilódios nectaríferos em *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae*, que são morfologicamente mais desenvolvidos quando comparados com os pistilódios nectaríferos de *Eriocaulon elichrysoides* (Rosa & Scatena, 2003), está associada a uma provável compensação da

atividade secretora de néctar, uma vez que em *E. elichrysoides* essa função é desenvolvida também pelas glândulas das pétalas.

Com base nos resultados obtidos, concorda-se com o que foi apresentado por Hare (1950), Cronquist (1988), Hensold (1988), Stützel (1998), Scatena & Bouman (2001) e Rosa & Scatena (2003) que sugeriram a entomofilia como provável síndrome de polinização para as Eriocaulaceae. Atualmente essa hipótese foi confirmada pelos resultados obtidos por Ramos et al. (2005) que indicaram insetos pertencentes às ordens Diptera, Coleoptera e Hymenoptera como os principais polinizadores de *Syngonanthus curralensis* e *S. mucugensis*.

Considerando-se que androceu com dois verticilos estaminais pode indicar um caráter primitivo para as monocotiledôneas (Dahlgren et al., 1985; Goldberg, 1989; Ronse De Craene & Smets, 1995; Walker-Larsen & Harder, 2000; Ronse De Craene et al., 2003), sugere-se que o androceu isostêmone encontrado em *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae* represente um caráter derivado em Eriocaulaceae, a partir da redução das peças florais de um provável ancestral com androceu diplostêmone. Essa possibilidade foi apresentada por Rosa & Scatena (2003) para *Syngonanthus caulescens* (isostêmone) quando comparada com *Eriocaulon elichrysoides* (diplostêmone).

Segundo Walker-Larsen & Harder (2000), durante a redução do androceu, os estaminódios são estruturas freqüentemente encontradas nos táxons que apresentam flores especializadas, polinizadas por insetos e outros animais. Segundo os autores, a redução do androceu com perda completa dos estames sem nenhuma conservação dos estaminódios, é encontrada nos táxons que apresentam flores polinizadas pelo vento como em Cyperaceae, Eriocaulaceae, Pandanaceae, Poaceae, Sparganiaceae e Typhaceae. Os resultados aqui obtidos para *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus* não corroboram a idéia apresentada por Walker-Larsen & Harder (2000), uma vez que as flores de Eriocaulaceae apresentam estaminódios e estruturas nectaríferas associadas à entomofilia como síndrome de polinização.

A presença de estaminódios escamiformes microscópicos nas flores estaminadas de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus*, bem como sua ausência em *Rondonanthus roraimae*, pode ter um significado taxonômico importante, com implicações filogenéticas para Eriocaulaceae. Por serem estruturas

extremamente reduzidas, até o momento, a ocorrência de estaminódios nas flores estaminadas de Eriocaulaceae havia sido relatada apenas para *Syngonanthus caulescens* (Rosa & Scatena, 2003). A presença desses estaminódios escamiformes microscópicos é um caráter que poderá ser utilizado em futuras análises cladísticas para o melhor entendimento das relações filogenéticas em Eriocaulaceae.

Através dos resultados obtidos neste trabalho, pode-se observar que os feixes vasculares que chegam próximos à região basal dos estaminódios escamiformes microscópicos e aqueles dos estames divergem a partir do cilindro vascular do eixo floral, em diferentes alturas, sendo uma evidência de que estames e estaminódios se originam de diferentes verticilos. Com base no exposto, infere-se que os estaminódios escamiformes microscópicos encontrados no androceu de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus* correspondem à redução do verticilo externo de estames que seria encontrado num provável ancestral com androceu diplostêmone. Essa possibilidade foi apresentada por Rosa & Scatena (2003) para os estaminódios escamiformes encontrados nas flores estaminadas de *Syngonanthus caulescens*.

Dentre as monocotiledôneas em geral, os táxons cujo androceu é constituído por estaminódios que não desempenham nenhuma função floral foram considerados derivados por Walker-Larsen & Harder (2000). Segundo os autores, durante a redução do androceu, os estaminódios que não adquirem novas funções florais são rapidamente perdidos. Seguindo-se essa linha de raciocínio, sugere-se que em Eriocaulaceae os táxons que apresentam androceu constituído por um verticilo estaminal e outro por estaminódios escamiformes microscópicos provavelmente sejam os mais derivados na família. Isso é observado na maioria das espécies da subfamília Paepalanthoideae aqui estudadas, com exceção de *Rondonanthus roraimae* em que os estaminódios estão ausentes, sendo o androceu constituído apenas pelo verticilo de estames férteis.

A ausência de estaminódios nas flores estaminadas de *Rondonanthus roraimae* pode ser apontada como uma característica que reforça a provável posição basal de *Rondonanthus* em Paepalanthoideae (Hensold & Giulietti, 1991; Stützel, 1998). Segundo Hensold & Giulietti (1991), *Rondonanthus* apresenta características, tanto vegetativas quanto reprodutivas, encontradas em outros gêneros da família, principalmente em *Paepalanthus* e *Syngonanthus* (Paepalanthoideae), e em *Eriocaulon* e *Mesanthemum* (Eriocauloideae).

Com relação à vascularização, observa-se que o padrão vascular encontrado em todas as espécies aqui estudadas é constante na família, assemelhando-se àquele apresentado por Giulietti (1984) para *Leiothrix curvifolia* e *L. spiralis*, e por Rosa & Scatena (2003) para *Eriocaulon elichrysoides* e *Syngonanthus caulescens*. A presença de um único feixe vascular, extremamente reduzido, na maioria das suas peças florais está associada ao seu tamanho reduzido. A vascularização proeminente observada nos pistilódios nectaríferos de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae* pode estar associada à produção de néctar.

Com base nas características morfológicas apresentadas na tabela 1, observa-se que as características das flores nos representantes de diferentes gêneros de Eriocaulaceae e Xyridaceae pode ser uma indicação de que as estruturas florais são importantes na evolução do grupo.

Os resultados aqui obtidos mostram que algumas das características consideradas derivadas entre os representantes de Eriocaulaceae como androceu isostêmone, corola gamopétala e presença de estaminódios, também são observadas em representantes de diferentes gêneros de Xyridaceae, reforçando a proximidade entre essas famílias dentro de Poales (commelinídeas), que são tratadas como grupo-irmão em diferentes análises filogenéticas.

AGRADECIMENTOS

A Paulo Takeo Sano, pela identificação dos materiais; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio financeiro.

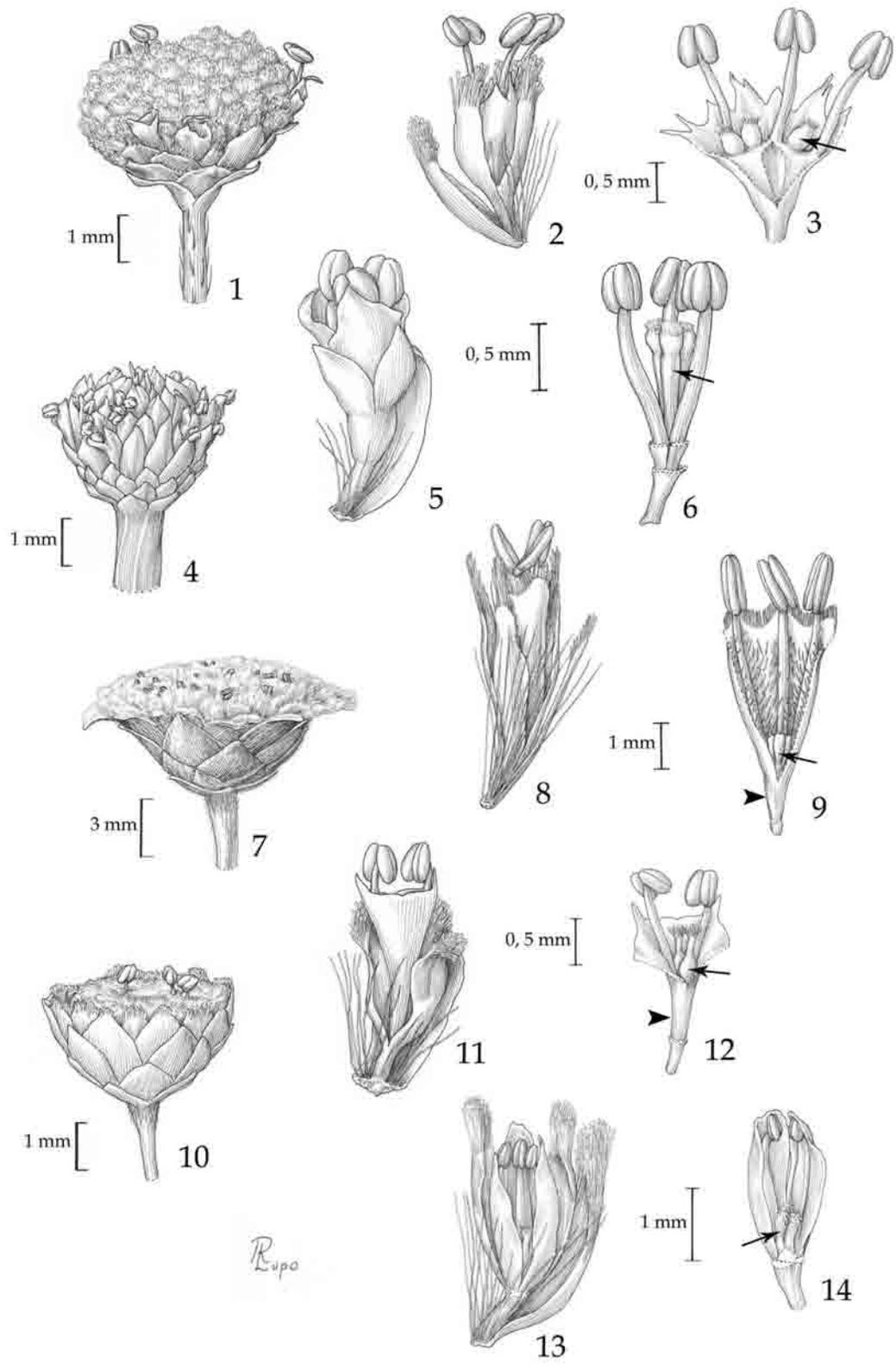
REFERÊNCIAS

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

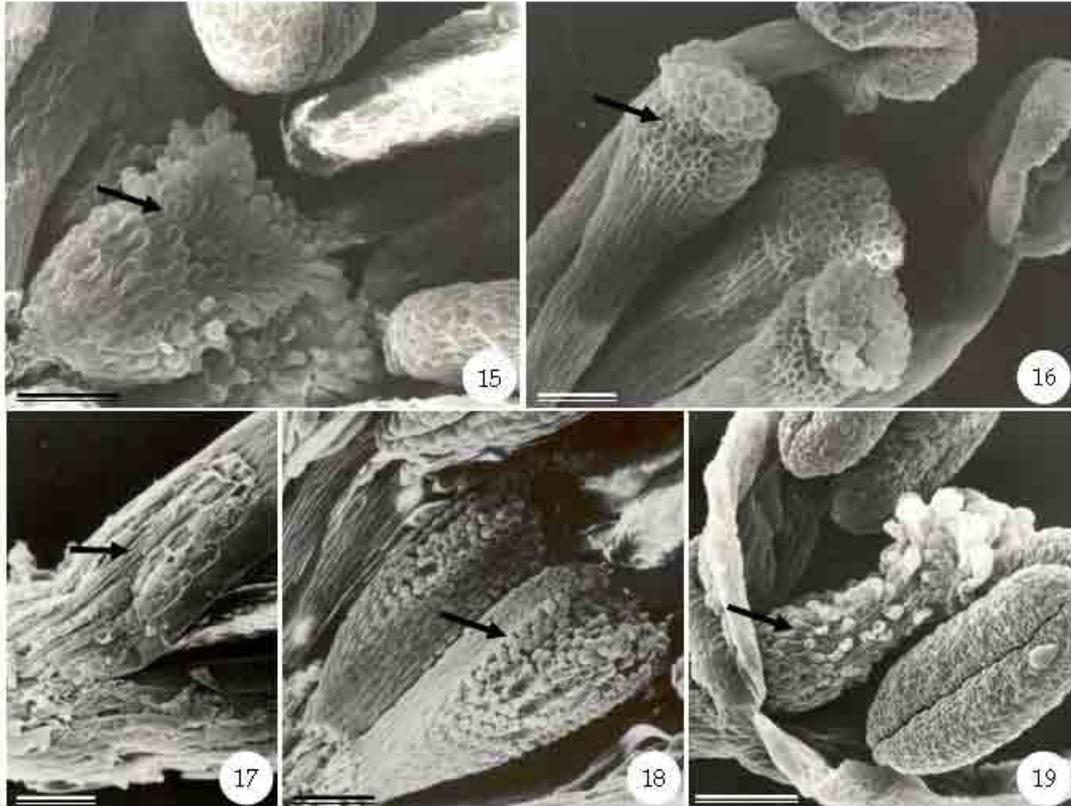
- Campbell, L.M. (2004) Anatomy and systematics of Xyridaceae, with special reference to *Aratitiopea* Steyerl. & P.E. Berry. New York: Ph.D. Thesis, City University of New York.
- Carlquist, S. (1960) Anatomy of Guayana Xyridaceae: *Abolboda*, *Orectanthe*, and *Achlyphila*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10(2), 65-117.
- 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 *Monocotyledons: systematics and evolution* (Wilson, K.L., Morrison, D.A., eds.), Melbourne: CSIRO, pp. 1-16.
- Cronquist, A. (1988) *The evolution and classification of flowering plants*. New York: The New York Botanical Garden.
- Dahlgren, R. M. T., Clifford, H. T. & Yeo, P. F. (1985) *The families of the monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy*. Berlin: Springer-Verlag.
- Feder, N. & O'Brien, T. P. (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55(1), 123-142.
- Giulietti, A. M. (1984) Estudos taxonômicos no gênero *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae). São Paulo: Tese de Livre-Docência, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Giulietti, A. M. (1997) Análise crítica da evolução da morfologia e da sistemática das Eriocaulaceae. Feira de Santana: Tese de Titular, Instituto de Biociências da Universidade Estadual de Feira de Santana.
- Giulietti, A. M. & Hensold, N. (1990) Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* 4, 133-158.
- 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.
- Givnish, T. J., Evans, T. M., Pires, J. C. & Sytsma, K. J. (1999) Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from rbcL sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12, 360-385.
- Goldberg, A. (1989) Classification, evolution, and phylogeny of the families of monocotyledons. *Smithsonian Contributions to Botany* 71, 1-74.
- Hamann, U. (1964) Commelinales. In: Melchior, H. (Ed.), *A Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. Berlin, Gebrüder Borntraeger 12(2), 549-561.

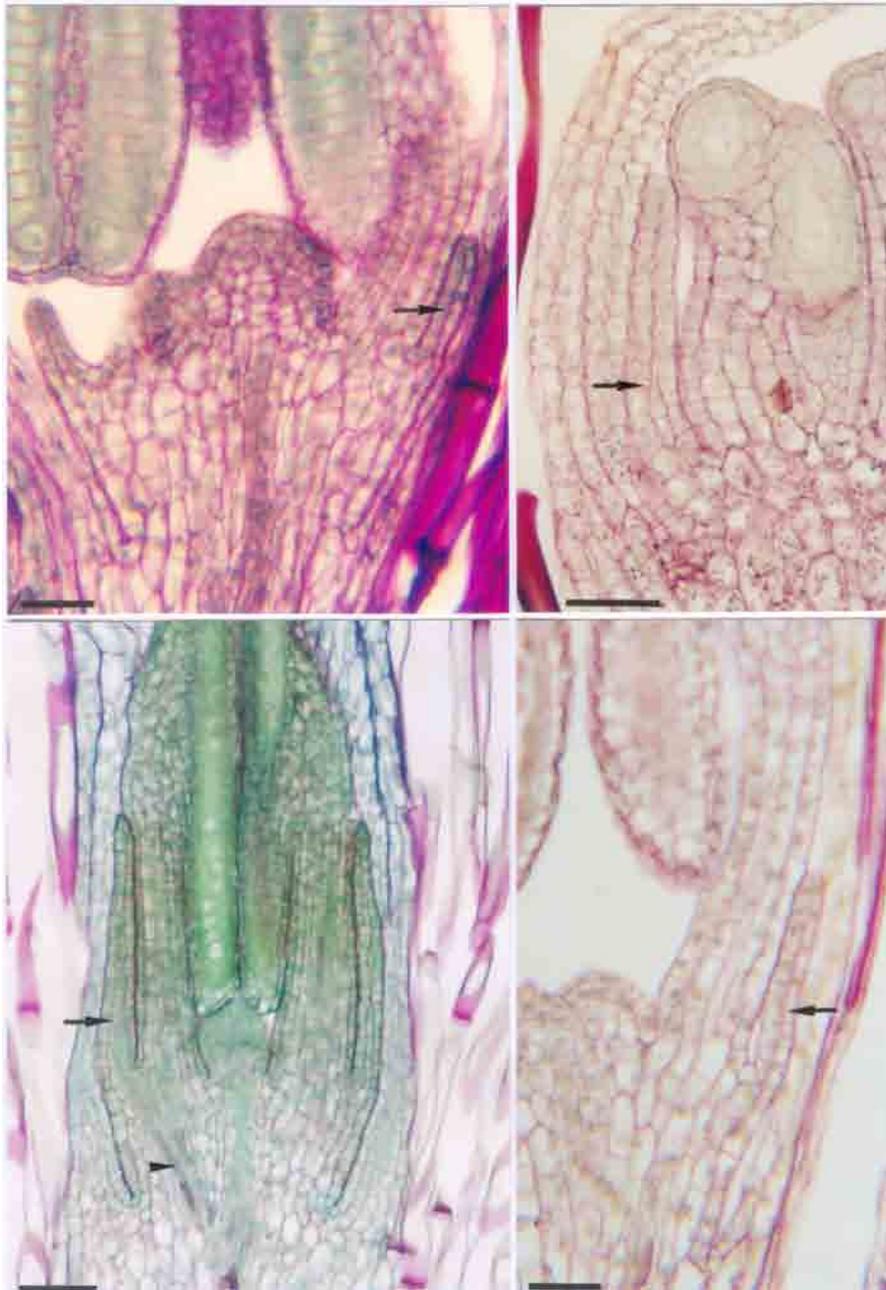
- Hare, L. C. (1950) The structure and development of *Eriocaulon septangulare* With. Journal of the Linnean Society of London, Botany 53, 422-448.
- Hensold, N. (1988) Morphology and systematics of *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). Systematic Botany Monographs 23, 1-150.
- Hensold, N. & Giulietti, A. M. (1991) Revision and redefinition of the genus *Rondonanthus* Herzog (Eriocaulaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 78, 441-459.
- Herzog, T. (1931) Neue und weniger bekannte Eriocaulonaceae aus Nordbrasilien und dem angrenzenden Venezuela. Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis 29, 202-213.
- Johansen, D. A. (1940) Plant microtechnique. New York: Mc Grall-Hill.
- Kearns, C. A. & Inouye, D. W. (1993) Techniques for pollination biologists. Niwot: University Press of Colorado.
- Kral, R. (1998) Xyridaceae. In The families and genera of vascular plants Vol. IV. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae) (Kubitzki, K., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp.461-469.
- Michelangeli, F. A., Davis, J. J. & 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(1), 93-106.
- Parra, L. R. (1998) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae). Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 17, 219-254.
- Ramos, C. O. C., Borba, E. L. & Funch, L. S. (2005) Pollination in Brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily instead of anemophily. Annals of Botany 96, 387-397.
- Ronse De Craene, L. P. & Smets, E. F. (1995) The androecium of monocotyledons. In Monocotyledons: systematics and evolution (Rudall, P. J., Cutler, D. F. & Humphries, C. J., eds.), Kew: Royal Botanic Gardens, pp. 243-254.
- Ronse De Craene, L. P., Soltis, P. S. & Soltis, D. E. (2003) Evolution of floral structures in basal angiosperms. International Journal of Plant Sciences 164(5 Suppl.), S329-S363.
- Rosa, M. M. & Scatena, V. L. (2003) Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens*. Flora 198, 188-199.

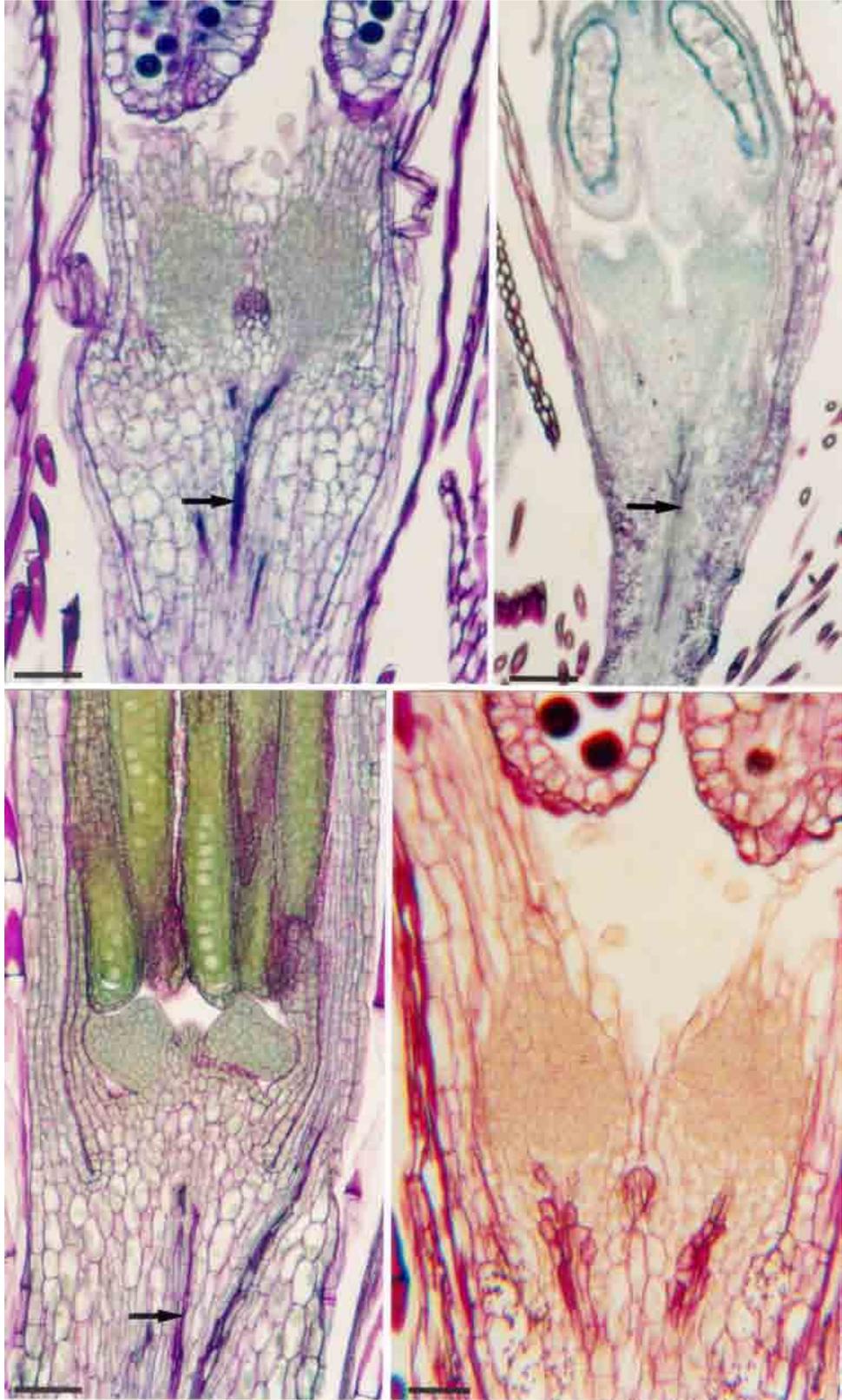
- Ruhland, W. (1903) Eriocaulaceae. In: Engler, A. (Ed.), Das Pflanzenreich. Vol. 13 (IV-30). Leipzig: Wilhelm Engelmann, pp.1-294.
- Sano, P. T. (2004) *Actinocephalus* (Körn.) Sano (*Paepalanthus* sect. *Actinocephalus*), a new genus of Eriocaulaceae, and other taxonomic and nomenclatural changes involving *Paepalanthus* Mart. *Taxon* 53(1), 99-107.
- Scatena, V. L. & Bouman, F. (2001) Embryology and seed development of *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). *Plant Biology* 3, 341-350.
- Stützel, T. (1998) Eriocaulaceae. In The families and genera of vascular plants Vol. IV. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae) (Kubitzki, K., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp.197-207.
- Walker-Larsen, J. & Harder, L. D. (2000) The evolution of staminodes in angiosperms: patterns of stamen reduction, loss, and functional re-invention. *American Journal of Botany* 87, 1367-1384.
- Weberling, F. (1989) Morphology of flowers and inflorescences. New York: Cambridge University Press.

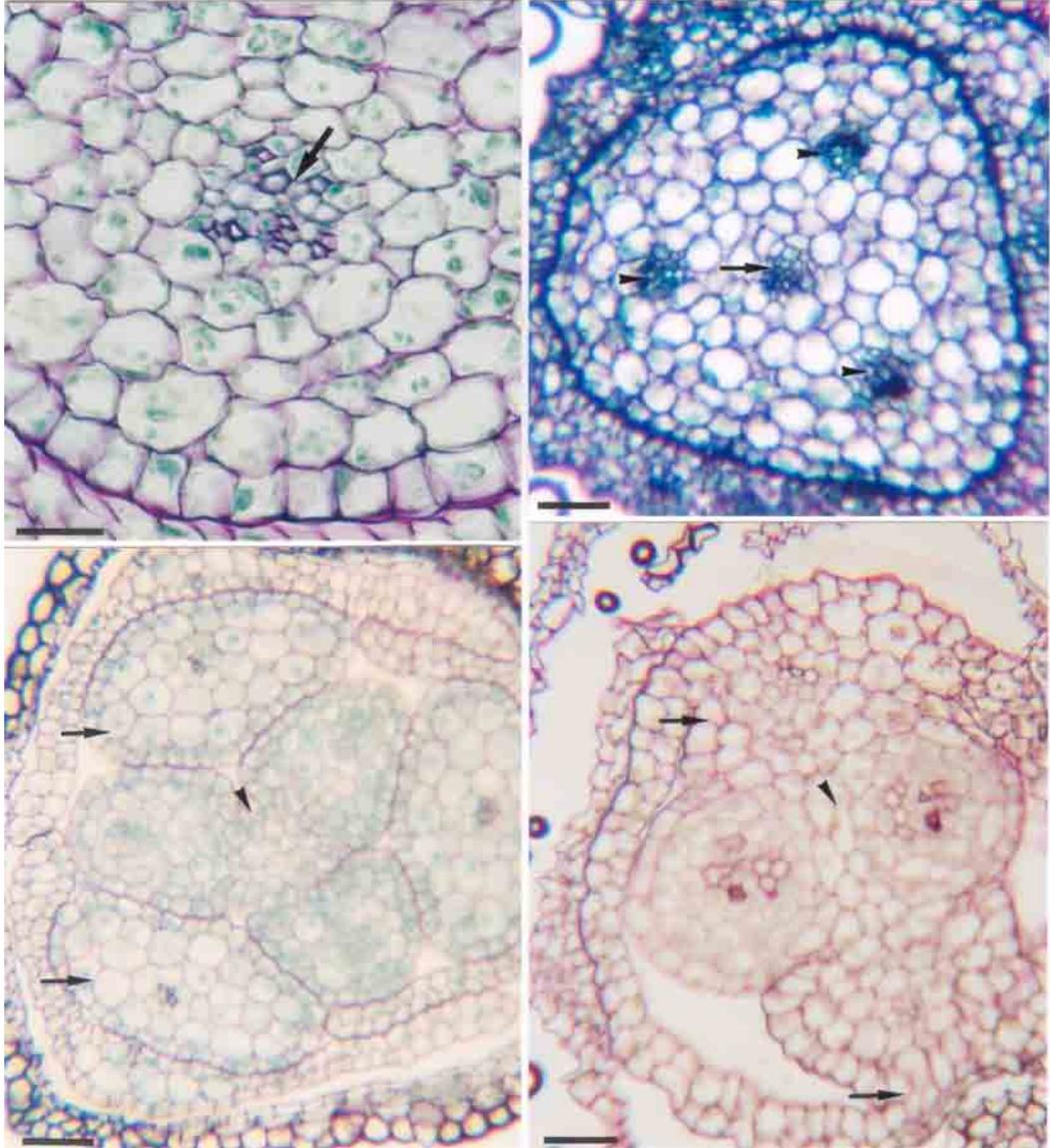


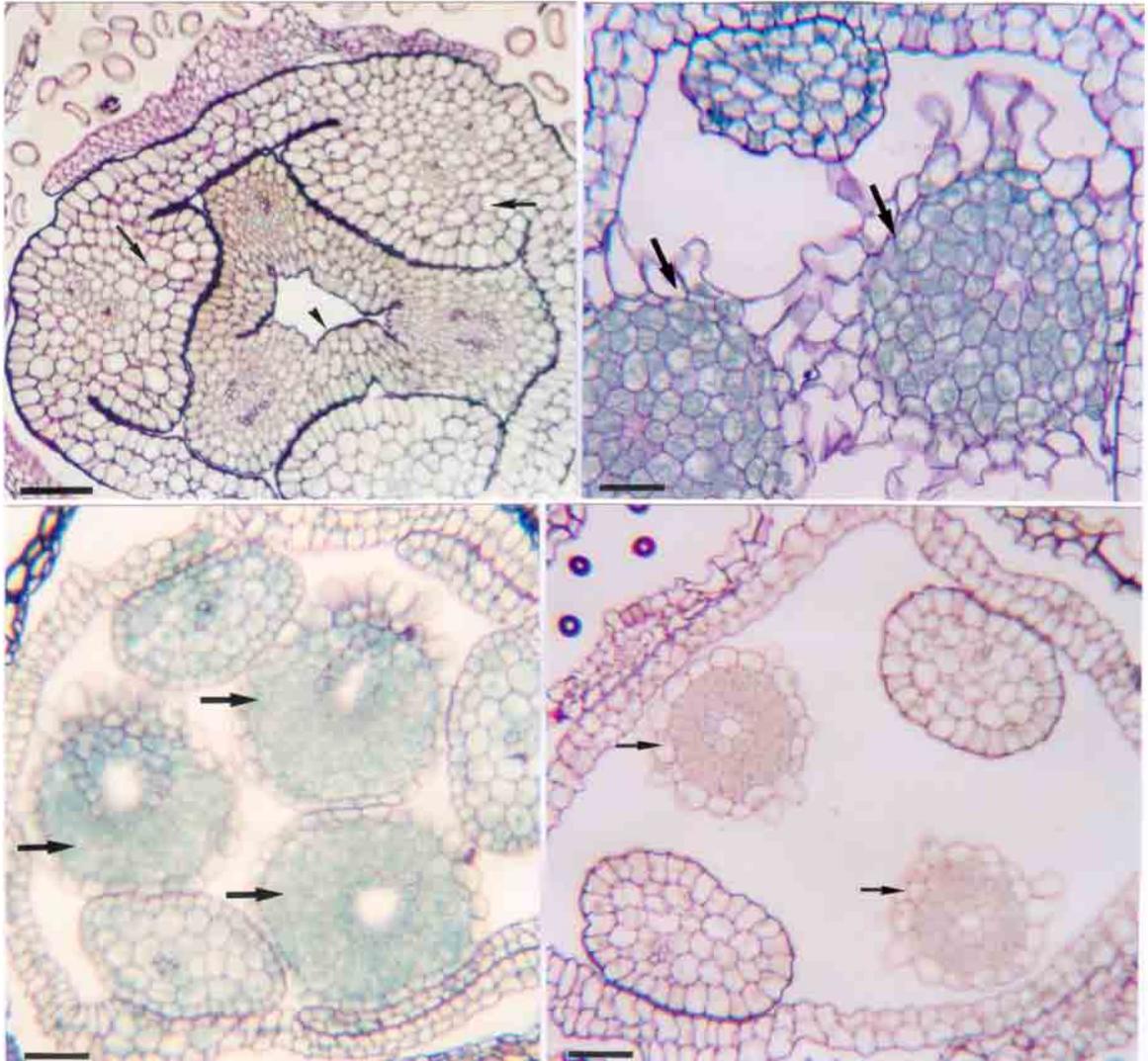
Rupa











LEGENDAS

Figuras 1-14. Morfologia dos capítulos e flores estaminadas de *Actinocephalus polyanthus* (1-3), *Leiothrix fluitans* (4-6), *Paepalanthus chlorocephalus* (7-9), *P. flaccidus* (10-12) e *Rondonanthus roraimae* (13-14). **Figs. 1, 4, 7, 10.** Aspecto geral dos capítulos. **Figs. 2, 5, 8, 11.** Flores estaminadas completas. **Figs. 3, 9, 12, 14.** Flores estaminadas com as corolas abertas: filetes adnatos a base das pétalas (seta: pistilódios nectaríferos; cabeça-de-seta: antóforo). **Fig. 6.** Flor estaminada com os filetes livres entre si. (seta: pistilódios nectaríferos). **Fig. 13.** Flor estaminada com uma sépala removida.

Figuras 15-19. Eletromicrografias das flores estaminadas de *Actinocephalus polyanthus* (15), *Leiothrix fluitans* (16), *Paepalanthus chlorocephalus* (17-18) e *P. flaccidus* (19). **Figs. 15-16, 18-19.** A seta indica pistilódio nectarífero revestido por células epidérmicas papilosas e secretoras. **Fig. 17.** A seta indica estaminódio escamiforme microscópico. (Figs. 15-19 barras = 100 µm).

Figuras 20-23. Fotomicrografias de secções longitudinais das flores estaminadas de *Actinocephalus polyanthus* (20), *Leiothrix fluitans* (21), *Paepalanthus chlorocephalus* (22) e *P. flaccidus* (23). **Figs. 20-23.** A seta indica estaminódio escamiforme microscópico. **Fig. 22.** A cabeça-de-seta indica feixe vascular. (Figs. 20-21, 23 barras = 30 µm; Fig. 22 barra = 70 µm).

Figuras 24-27. Fotomicrografias de secções longitudinais das flores estaminadas de *Actinocephalus polyanthus* (24), *Leiothrix fluitans* (25), *Paepalanthus chlorocephalus* (26) e *P. flaccidus* (27). **Figs. 24-26.** A seta indica cilindro vascular do eixo floral. **Fig. 27.** Detalhe dos pistilódios nectaríferos. (Fig. 24 barra = 60 µm; Figs. 25-26 barras = 70 µm; Fig. 27 barra = 30µm).

Figuras 28-31. Fotomicrografias de secções transversais das flores estaminadas de *Actinocephalus polyanthus* (28), *Paepalanthus chlorocephalus* (29), *Leiothrix fluitans* (30) e *P. flaccidus* (31). **Fig. 28.** Região basal do pedicelo (seta: cilindro vascular do eixo floral).

Fig. 29. Antóforo (seta: feixe vascular do eixo floral; cabeças-de-seta: traços dos feixes vasculares das pétalas). **Fig. 30.** Região basal do receptáculo floral (setas: filetes livres; cabeça-de-seta: pistilódios nectaríferos unidos entre si). **Fig. 31.** Região basal da corola (setas: filetes adnatos à base das pétalas, cabeça-de-seta: pistilódios nectaríferos unidos entre si). (Fig. 28 barra = 20 μm ; Figs. 29-31 barras = 30 μm).

Figuras 32-35. Fotomicrografias de secções transversais das flores estaminadas de *Paepalanthus chlorocephalus* (32), *Actinocephalus polyanthus* (33), *Leiothrix fluitans* (34) e *P. flaccidus* (35). **Fig. 32.** A seta indica filetes adnatos à base das pétalas, e a cabeça-de-seta indica pistilódios nectaríferos parcialmente unidos. **Figs. 33-35.** As setas indicam as regiões apicais dos pistilódios nectaríferos. (Fig. 32 barra = 70 μm ; Figs. 33-35 barras = 30 μm).

CAPÍTULO 2

Anatomia de flores pistiladas de espécies de Eriocaulaceae e sua correlação com a taxonomia

(Artigo segundo normas *Plant Biology*)

Michele Marcelino Rosa e Vera Lucia Scatena

RESUMO

Foi estudada a anatomia das flores pistiladas dos capítulos de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e de *P. flaccidus*, ocorrentes em diferentes localidades da Serra do Cipó - MG, Brasil, e de *Rondonanthus roraimae*, ocorrente nos tepuis da Venezuela. A maioria das espécies apresenta estaminódios escamiformes, adnatos à base das pétalas e opostos aos septos do ovário, e desprovidos de vascularização, com exceção de *R. roraimae* que apresenta estaminódios lineares, alongados e vascularizados. Os estiletos são simples, em número de três em *A. polyanthus* e *L. fluitans*; são bífidos, em número de três em *P. chlorocephalus* e *R. roraimae*, e em número de dois em *P. flaccidus*. Em todas as espécies, os estiletos são sólidos, desprovidos de vascularização e apresentam-se intercalados com os apêndices nectaríferos que são vascularizados pelos feixes dorsais dos carpelos. Os apêndices nectaríferos originam-se a partir da face dorsal dos carpelos, enquanto que os estiletos originam-se a partir da união das margens dos carpelos adjacentes. A presença de estaminódios lineares, alongados e vascularizados em *R. roraimae* indica sua provável posição basal em relação aos demais gêneros de Paepalanthoideae. Os apêndices nectaríferos são homólogos aos estiletos e podem ser considerados tanto um caráter derivado como um caráter ancestral na família.

Palavras-chave: Eriocaulaceae, estaminódios, apêndices nectaríferos, anatomia, taxonomia.

ABSTRACT

We studied the pistillate flower anatomy of the heads of *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* and *P. flaccidus*, which occur in different localities of Serra do Cipó – MG, Brazil, and of *Rondonanthus roraimae*, which occurs in the Venezuelan tepuis. All species present scalelike staminodes, adnate to the base of the petals opposed to the ovary septa, and devoid of vascularization except *R. roraimae*, which presents linear, elongated and vascularized staminodes. *Actinocephalus polyanthus* and *L. fluitans* have three simple styles; *P. chlorocephalus* and *R. roraimae*, three bifid styles, while *P. flaccidus* only has two bifid styles. All species present solid styles, devoid of vascularization, which are interspersed with nectariferous appendages that are vascularized by the carpel dorsal bundles. The nectariferous appendages originate from the carpel dorsal face while the styles originate from the fusion of the adjacent carpel margins. The presence of linear, elongated, and vascularized staminodes in *R. roraimae* points out its probable basal position in relationship to the other genera of Paepalanthoideae. The nectariferous appendages are homologous to the styles and may be considered either as a derived feature or an ancestral one within the family.

Key words: Eriocaulaceae, staminodes, nectariferous appendages, anatomy, taxonomy.

INTRODUÇÃO

Eriocaulaceae apresenta cerca de 1200 espécies com distribuição pantropical, reunidas em 11 gêneros (Giulietti et al., 1995; Sano, 2004). Os representantes da família crescem nos mais diversos habitats, desde xerofíticos até aquáticos ou alagados (Tomlinson, 1969). No Brasil, a grande concentração das espécies ocorre nos campos rupestres presentes em altitudes superiores a 900m e que estão intimamente associados à Cadeia do Espinhaço, que se estende ao longo dos estados de Minas Gerais e Bahia (Giulietti & Pirani, 1988).

No gineceu das flores da maioria dos táxons da família, exceto em *Eriocaulon* L. e *Mesanthemum* Koern. (Ruhland, 1903), são encontradas “estruturas” alternas aos estiletos,

com origem e função amplamente discutidas. Uma terminologia bastante variada foi utilizada para designá-las: estigmas (Bongard, 1831); círculo carpelar interno e estéril (Martius, 1835); apêndices (Koernicke, 1863; Ruhland, 1903; Giulietti, 1984, 1997; Parra, 1998; Stützel, 1998; Costa, 2001; Sano, 2004); estaminódios (Giulietti, 1978; Monteiro-Scanavacca & Mazzoni, 1978), e nectários (Stützel, 1981; Hensold, 1988; Stützel & Gansser, 1995).

Em estudos sobre a anatomia floral de *Eriocaulon elichryroides* e *Syngonanthus caulescens*, Rosa & Scatena (2003) observaram a produção de néctar nos apêndices do gineceu de *S. caulescens* denominando-os de apêndices nectaríferos. As autoras verificaram, através da vascularização e de sua inserção no gineceu, que os apêndices nectaríferos de *S. caulescens* são homólogos aos estiletes de *E. elichryroides*.

Entre as monocotiledôneas, de acordo com os dados disponíveis na literatura, verifica-se que a ocorrência de apêndices do gineceu é relatada apenas para Eriocaulaceae e Xyridaceae, que estão incluídas em Poales *sensu* APG II (2003) e compõem o clado commelinídeas. A monofilia de Eriocaulaceae e sua proximidade com Xyridaceae têm sido demonstradas nas análises cladísticas realizadas sobre a filogenia das commelinídeas (Givnish et al., 1999; Chase et al., 2000; Bremer, 2002; Michelangeli et al., 2003).

Dados referentes à anatomia floral de representantes de Eriocaulaceae restringem-se aos apresentados para *Leiothrix curvifolia* e *L. spiralis* (Giulietti, 1984), e para *Eriocaulon elichryroides* e *Syngonanthus caulescens* (Rosa & Scatena, 2003). Giulietti (1984) verificou que os apêndices do gineceu em *Leiothrix* são vascularizados pelos feixes dorsais dos carpelos, enquanto que os estiletes são desprovidos de vascularização. Rosa & Scatena (2003) discutiram que a presença de apêndices nectaríferos vascularizados no gineceu das flores pistiladas de *S. caulescens* pode ser considerada como um caráter importante na evolução do grupo.

Dada a importância de dados de anatomia floral para os representantes de Eriocaulaceae (Poales), para melhor entendimento de sua taxonomia, o objetivo deste trabalho foi estudar a anatomia das flores pistiladas de *Actinocephalus polyanthus* (Bong.) Sano, *Leiothrix fluitans* (Martius) Ruhland, *Paepalanthus chlorocephalus* Silveira, *P. flaccidus* (Bong.) Kunth e *Rondonanthus roraimae* (Oliver) Herzog. Com isso, espera-se

estabelecer a nomenclatura, origem e função das estruturas florais e sua implicação na taxonomia das Eriocaulaceae.

MATERIAL e MÉTODOS

Capítulos de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus*, em diferentes estágios de desenvolvimento, foram coletados na Serra do Cipó – MG, Brasil, fixados em FAA 50 (Johansen, 1940) e transferidos para etanol 70% para sua conservação.

O capítulo de *Rondonanthus roraimae*, obtido de material herborizado, coletado nos tepuis da Venezuela, foi fervido em água com gotas de glicerina e posteriormente transferido para etanol 70% para sua conservação.

As exsicatas dos materiais estudados encontram-se depositadas no Herbário Rioclarense, do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista (HRCB): *A. polyanthus* (Scatena et al. 229; Scatena et al. 236; Scatena et al. 237); *P. chlorocephalus* (Scatena et al. 238; Coan et al. 4); *L. fluitans* (Rosa et al. 1; Rosa et al. 10); *P. flaccidus* (Scatena et al. 235; Scatena et al. 240). A duplicata de *Rondonanthus roraimae* encontra-se depositada no Herbário do Departamento de Botânica, do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo (SPF): *R. roraimae* (Huber & Alarcon 10526).

Para a análise, descrição e ilustração das peças florais, as flores pistiladas foram isoladas dos capítulos e dissecadas sob estereomicroscópio Olympus SZH 10, com câmara clara acoplada.

Para os estudos de microscopia eletrônica de varredura, as flores pistiladas de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus* foram desidratadas em série etílica (80%, 90%, 95% e 100%), submetidas à secagem ao ponto crítico com CO₂, metalizadas em metalizador Desk II Denton Vacuum e fotografadas em microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM 5410.

Para a realização dos estudos de anatomia, os capítulos foram desidratados em série butílica (40%, 55%, 70%, 85%, 100%), incluídos em historresina Leica [(2-hidroxietil)-metacrilato], e seccionados com 5-12 µm de espessura. As secções anatômicas foram coradas

com ácido periódico - reagente de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968). As fotomicrografias foram realizadas em fotomicroscópio Olympus BX 40, com projeção de escala micrométrica.

Para complementar os estudos da vascularização, flores pistiladas jovens e adultas foram clarificadas em água sanitária 10%, coradas com safranina 1% em etanol 50% e analisadas sob estereomicroscópio Olympus SZH 10. Posteriormente as diferentes peças florais foram observadas e analisadas em microscópio Olympus CBA, com emprego da câmara clara.

Para verificar a presença de glicose e néctar nos apêndices do gineceu, foram realizados testes químicos utilizando-se capítulos frescos de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus*, e flores reidratadas de *R. roraimae*.

Para o teste de glicose, sessenta apêndices do gineceu de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus* foram isolados e colocados separadamente em placa escavada contendo água destilada. Posteriormente, foram macerados com o auxílio de um pequeno bastão metálico. Neste macerado, foram imersas as extremidades de pequenos pedaços de glico-fita Lilly (teste enzimático para glicose) por três minutos.

Para o teste de néctar, dois capítulos de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus*, com as brácteas involucrais removidas, e duas flores pistiladas de *R. roraimae* foram imersos na solução de vermelho neutro 1:10000 específica para néctar (Kearns & Inouye, 1993) por vinte minutos.

RESULTADOS

Os capítulos de *Actinocephalus polyanthus* (Fig. 1), *Leiothrix fluitans* (Fig. 5) e *P. flaccidus* (Fig. 13) são envolvidos por três séries de brácteas involucrais estéreis, enquanto que em *P. chlorocephalus* (Fig. 9) são envolvidos por cinco a seis séries, e em *Rondonanthus roraimae* por quatro séries. As flores pistiladas distribuem-se nos capítulos juntamente com as flores estaminadas (Fig. 24).

Em todas as espécies estudadas, as flores pistiladas são pediceladas e apresentam brácteas florais inseridas na região basal do pedicelo (Figs. 2, 6, 10, 14, 17). O cálice é

dialissépalo em *A. polyanthus*, *L. fluitans* e *R. roraimae* (Figs. 2, 6, 17 – respectivamente), e gamossépalo, com as sépalas unidas abaixo do ovário, em *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus* (Figs. 10, 14 – respectivamente). Em todas as espécies, a corola é dialipétala (Figs. 4, 7-8, 12, 16, 19) e pode ser observada através das secções transversais das flores de *L. fluitans* e *P. flaccidus* (Figs. 30-31 – respectivamente, asteriscos).

Na base do gineceu de *A. polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus* e *P. flaccidus* são encontrados estaminódios escamiformes situados opostos aos septos do ovário (Figs. 3, 7, 11, 15, 20-23 – seta), e adnatos à base das pétalas. Em *R. roraimae*, os estaminódios são lineares e alongados (Fig. 19). Em todas as espécies estudadas, quando as pétalas são destacadas, os estaminódios permanecem inseridos na sua região basal (Figs. 4, 8, 12, 16, 19). Na maioria das espécies os estaminódios são em número de três, e em *P. flaccidus* são em número de dois.

Os estaminódios escamiformes são formados a partir de divisões periclinais da protoderme, sendo constituídos, em sua maior extensão, pelas faces epidérmicas e por um pequeno espaço entre elas, que é preenchido por compostos fenólicos, como pode ser observado através das secções longitudinais das flores de *A. polyanthus* e *P. chlorocephalus* (Figs. 25-26 – respectivamente, seta), e das secções transversais das flores de *L. fluitans* e *P. flaccidus* (Figs. 30-31 – respectivamente, seta). Através das secções longitudinais das flores, pode-se observar a chegada de um feixe vascular próximo da região basal dos estaminódios escamiformes, como em *P. chlorocephalus* (Fig. 26 – cabeça-de-seta). Em *R. roraimae*, os estaminódios lineares e alongados são constituídos de três a quatro camadas de células parenquimáticas, com vascularização, como pode ser observado em secção transversal na figura 32 (seta).

Em todas as espécies, o ovário é séssil (Figs. 3, 7, 11, 15, 18, 20-23) e sincárpico, e na maioria das espécies é tricarpelar, trilocular e uniovulado (Figs. 30, 33), com exceção de *P. flaccidus* que apresenta ovário bicarpelar, bilocular e uniovulado (Fig. 31).

As flores pistiladas de *A. polyanthus* e *L. fluitans* (Figs. 3, 7 – respectivamente) apresentam três estiletos simples, e as demais espécies apresentam estiletos bifidos. Os estiletos são em número de três em *P. chlorocephalus* e *R. roraimae* (Figs. 11, 18 – respectivamente), e em número de dois em *P. flaccidus* (Fig. 15). Em todas as espécies, os

estiletos são sólidos (Figs. 34-36 – cabeças-de-seta), e na maioria das espécies são intercalados com três apêndices nectaríferos (Figs. 3, 7, 11, 18 – AN), enquanto que em *P. flaccidus* são intercalados com dois apêndices nectaríferos (Fig. 15 – AN).

Em todas as espécies, os apêndices do gineceu coraram-se intensamente de vermelho quando foi aplicado o teste utilizando-se a solução de vermelho neutro, indicando resultado positivo para a presença de néctar. Os pedaços de glicofita alteraram-se da cor amarela para verde, indicando resultado positivo para a presença de glicose. Com base nos resultados positivos desses testes químicos realizados, essas estruturas são aqui denominadas apêndices nectaríferos, seguindo-se a terminologia apresentada por Rosa & Scatena (2003) para *Syngonanthus caulescens*.

Observou-se que, em todas as espécies, os estiletos são formados a partir da união das margens de dois carpelos adjacentes. Em *A. polyanthus* e *L. fluitans* os estiletos simples são o resultado da fusão completa entre as margens dos carpelos adjacentes, como pode ser observado na secção transversal de *A. polyanthus* (Fig. 35 – cabeças-de-seta). Nas espécies que apresentam estiletos bifidos, como *P. chlorocephalus* (Fig. 36 – cabeças-de-seta), as margens dos carpelos adjacentes apresentam-se parcialmente fundidas. Em todas as espécies os estiletos localizam-se sobre os septos do ovário, enquanto que os apêndices nectaríferos localizam-se sobre os lóculos do ovário (Figs. 3, 7, 11, 15, 18).

Na região imediatamente acima do ovário, os estiletos apresentam-se unidos com os apêndices nectaríferos, constituindo a coluna (Figs. 20-23 – Co), que pode ser observada em secções transversais nas figuras 34-36. Em *A. polyanthus* (Fig. 20), *P. chlorocephalus* (Fig. 22), *P. flaccidus* (Fig. 23), e *R. roraimae* os estiletos e os apêndices nectaríferos separam-se na mesma altura da coluna. Em *L. fluitans* (Fig. 21), os estiletos e os apêndices nectaríferos separam-se em diferentes alturas da coluna. Nesta espécie, os apêndices nectaríferos são separados desde a região mediana da coluna, envolvendo externamente os estiletos, que permanecem unidos até a altura dos estigmas (Fig. 21).

Nos estágios iniciais de desenvolvimento das flores de todas as espécies estudadas, os apêndices nectaríferos e os estigmas são estruturas homólogas, como pode ser observado na secção longitudinal de *P. chlorocephalus* (Fig. 27 – setas: apêndices nectaríferos; cabeças-de-seta: estiletos). Nas flores jovens, o apêndice nectarífero desenvolve-se mais do que o

estigma, como pode ser observado em *P. flaccidus* (Fig. 23). Nas flores adultas de todas as espécies, os estigmas ultrapassam o comprimento dos apêndices nectaríferos (Figs. 3, 7, 11, 15, 18, 20-22).

Os apêndices nectaríferos, na sua região apical, são revestidos por células epidérmicas papilosas e secretoras, de forma alongada em *A. polyanthus* (Fig. 20), *P. flaccidus* (Fig. 23) e *R. roraimae*, e curta em *L. fluitans* (Fig. 21) e *P. chlorocephalus* (Fig. 22).

A vascularização de todas as peças florais das espécies estudadas é reduzida e derivada de ramificações do cilindro vascular do eixo floral, localizado na região basal do pedicelo, como pode ser observado em *L. fluitans* (Fig. 29 – seta). As diferentes peças florais são vascularizadas por um único feixe vascular colateral, constituído de uma a duas células de transporte, como pode ser observado em *P. chlorocephalus* (Fig. 33). Em todas as espécies, pode-se observar que tanto o feixe da bráctea floral quanto o cilindro do eixo floral divergem a partir de um único cilindro vascular localizado no receptáculo da inflorescência.

Na base do gineceu ocorre a última ramificação do cilindro vascular do eixo floral, originando os feixes dorsais (Fig. 33 – setas) e os feixes ventrais dos carpelos (Fig. 33 – cabeças-de-seta). Os feixes dorsais vascularizam as paredes do ovário e os apêndices nectaríferos, enquanto que os feixes ventrais vascularizam as placentas e os óvulos, em todas as espécies estudadas.

Os apêndices nectaríferos são vascularizados nas regiões basal e mediana (Fig. 28 – seta; Figs. 34-36 – setas), sendo desprovidos de vascularização na região apical (Figs. 37-39 – seta). Os feixes vasculares dessas estruturas são constituídos por maior número de células do xilema e do floema, quando comparados com os feixes vasculares das demais peças florais, como pode ser observado em *A. polyanthus* (Fig. 35 – setas) e *P. chlorocephalus* (Fig. 36 – setas). Em todas as espécies, os estiletos são desprovidos de vascularização (Figs. 34-37, 39 – cabeças-de-seta).

Para melhor visualizar a vascularização, na figura 40, apresentada a seguir, observa-se o desenho esquemático de uma flor pistilada de *L. fluitans* ilustrando a divergência dos feixes vasculares desde a base do pedicelo. Observa-se que as sépalas, as pétalas e os apêndices nectaríferos são estruturas vascularizadas em aproximadamente 2/3 (dois terços) de seu comprimento. *Actinocephalus polyanthus*, *L. fluitans*, *P. chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *R.*

roraimae apresentam padrão vascular semelhante ao ilustrado para *L. fluitans*, exceto as sépalas, que são vascularizadas até sua região apical.

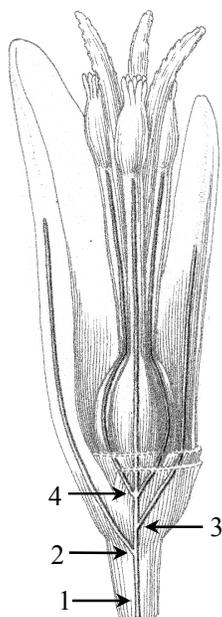


Figura 40. Vascularização da flor pistilada de *L. fluitans* (seta 1 – cilindro vascular do eixo floral; seta 2 – divergência do traço do feixe da sépala; seta 3 – divergência do traço do feixe da pétala; seta 4 – divergência dos traços dos feixes dorsais e ventrais dos carpelos).

DISCUSSÃO

Nas flores pistiladas de todas as espécies estudadas são encontrados estaminódios adnatos à base das pétalas e opostos aos septos do ovário, que correspondem à redução do verticilo interno de estames encontrado nas flores estaminadas. Na maioria das espécies, os estaminódios são escamiformes e desprovidos de vascularização, com exceção de *Rondonanthus roraimae* que apresenta estaminódios lineares, alongados e vascularizados.

As bases da sistemática de Eriocaulaceae, que são utilizadas até os dias atuais, foram estabelecidas por Ruhland (1903), que considerou a presença de duas subfamílias e nove gêneros para a família: Eriocauloideae caracteriza-se por apresentar pétalas glandulosas, dois verticilos estaminais e gineceu sem apêndices (*Eriocaulon* L. e *Mesanthemum* Koern.), e Paepalanthoideae caracteriza-se por apresentar pétalas sem glândulas, um verticilo estaminal e gineceu com apêndices (*Blastocaulon* Ruhland, *Lachnocaulon* Kunth, *Leiothrix* Ruhland,

Paepalanthus Mart., *Philodice* Mart., *Syngonanthus* Ruhland e *Tonina* Aubl.). Após essa classificação novos gêneros foram propostos e sinonimizados, e dentre eles, apenas *Rondonanthus* (Herzog, 1931) e *Actinocephalus* (Sano, 2004) são considerados válidos até o momento.

Segundo Hensold & Giuliatti (1991), a presença de estaminódios lineares e alongados nas flores pistiladas de *Rondonanthus* é o caráter que melhor as distingue dos demais gêneros da família. As autoras consideraram *Rondonanthus* um gênero basal de Paepalanthoideae, apresentando tanto características dos demais gêneros da subfamília, quanto características encontradas em Eriocauloideae. Stützel (1998) corroborou esta hipótese e considerou *Rondonanthus* um grupo situado próximo às bases filogenéticas de Eriocaulaceae.

A presença de vascularização nos estaminódios lineares e alongados de *Rondonanthus roraimae*, desde a região basal até a apical, pode ser uma evidência de que, em Paepalanthoideae, essas estruturas representem uma transição entre o verticilo fértil de estames encontrado nas flores perfeitas de *Rondonanthus flabelliformis* (Hensold & Giuliatti, 1991) e o verticilo de estaminódios escamiformes encontrado nas flores pistiladas de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus*.

Com base nos resultados obtidos no presente trabalho, e considerando-se a hipótese de que *Rondonanthus* pode ser um grupo basal em Paepalanthoideae (Hensold & Giuliatti, 1991; Stützel, 1998), infere-se que os estaminódios escamiformes encontrados nas flores pistiladas de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus* são estruturas derivadas a partir de um ancestral que apresenta características florais semelhantes àquelas encontradas em *Rondonanthus roraimae*.

Considerando-se que dentre as Poales (commelinídeas) *sensu* APG II (2003), Eriocaulaceae e Xyridaceae são famílias próximas filogeneticamente (Givnish et al., 1999; Chase et al., 2000; Bremer, 2002; Michelangeli et al., 2003), sugere-se que a presença de estaminódios escamiformes ou alongados nas flores pistiladas de representantes de Eriocaulaceae e de estaminódios elaborados ou filamentosos nas flores perfeitas de representantes de Xyridaceae, como *Xyris* e *Abolboda* (Kral, 1998; Campbell, 2004), seja um caráter que reforça a proximidade dessas famílias.

Em relação ao gineceu das Eriocaulaceae, a presença de apêndices nectaríferos com disposição alterna com os estiletos em todas as espécies aqui estudadas e na maioria dos táxons da família, com exceção de *Eriocaulon* e *Mesanthemum* (Ruhland, 1903), levou os diferentes autores a utilizarem uma terminologia variada para denominar essas estruturas, sendo que apêndices foi a mais amplamente utilizada pelos taxonomistas (Koernicke, 1863; Ruhland, 1903; Giulietti, 1984, 1997; Parra, 1998; Stützel, 1998; Sano, 2004).

Rosa & Scatena (2003) estudaram a anatomia floral de *Syngonanthus caulescens* e, após a confirmação da presença de néctar nos apêndices do gineceu, adotaram a terminologia apêndices nectaríferos, seguida também para as espécies estudadas neste trabalho. As autoras verificaram que os apêndices nectaríferos de *Syngonanthus caulescens* são homólogos aos estiletos de *Eriocaulon elichrysoides*, e que ambas as estruturas se localizam sobre os lóculos do ovário e são vascularizadas pelos feixes dorsais dos carpelos.

Em *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae* os apêndices nectaríferos também se localizam sobre os lóculos do ovário e são vascularizados pelos feixes dorsais dos carpelos, enquanto que os estiletos localizam-se sobre os septos do ovário e são desprovidos de vascularização. De acordo com os resultados obtidos, observou-se que tanto os estiletos simples quanto os bífidos são sólidos e originam-se a partir da união das margens de dois carpelos adjacentes.

Para Giulietti (1984), os apêndices do gineceu de *Leiothrix* poderiam ter sido no passado os verdadeiros estigmas, sendo, por isso, estruturas vascularizadas. Concorda-se aqui com essa interpretação e chama-se a atenção para o fato de que entre as Eriocaulaceae, *Eriocaulon* e *Mesanthemum* provavelmente são os gêneros que retêm as características florais mais próximas do grupo ancestral, apresentando gineceu desprovido de apêndices e estiletos localizados sobre os lóculos do ovário (Ruhland, 1903).

Em *Actinocephalus polyanthus*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *R. roraimae* os estiletos e os apêndices nectaríferos liberam-se sempre na mesma altura na coluna, enquanto que em *Leiothrix fluitans* os apêndices nectaríferos liberam-se antes dos estiletos. Segundo Giulietti (1984), a liberação dos estiletos e dos apêndices do gineceu (“apêndices nectaríferos”) na coluna das espécies de *Leiothrix* dá-se em alturas diferentes e é

um estado de caráter diagnóstico para o gênero, que é confirmado para *L. fluitans* estudada no presente trabalho.

A presença de estiletos bífidos nas flores pistiladas de *Paepalanthus flaccidus* corrobora a descrição apresentada por Ruhland (1903) para a espécie. Entretanto, através de estudos ao microscópio eletrônico de varredura pode-se observar que em algumas flores, tanto jovens quanto adultas, os estiletos apresentavam-se unidos na maior parte de sua extensão, inclusive na região estigmática, podendo ser facilmente confundidos com estiletos simples. Acredita-se que, por esse motivo, Costa (2001) tenha relatado a presença de estiletos simples para a espécie, ou então, que flores com estiletos bífidos e simples podem ocorrer no mesmo capítulo.

Em Eriocaulaceae, a ocorrência de estiletos bífidos é característica de representantes de *Blastocaulon*, *Lachnocaulon*, *Rondonanthus* e *Tonina*, sendo facultativa para representantes de *Paepalanthus* (Ruhland, 1903; Hensold, 1988; Hensold & Giulietti, 1991; Stützel, 1998). A ocorrência de estiletos simples em todos os representantes de *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Ruhland, 1903) foi um dos caracteres utilizados por Sano (2004) para a circunscrição de *Actinocephalus* como novo gênero para a família.

De acordo com os resultados obtidos para as espécies estudadas, e de acordo com os resultados apresentados para *Eriocaulon elichrysoides* e *Syngonanthus caulescens* por Rosa & Scatena (2003), pode-se verificar que a presença de estiletos sólidos é uma característica de Eriocaulaceae. Rudall et al. (2002) consideraram a ocorrência de estiletos sólidos rara em táxons que apresentam ovário sincárpico, como é o caso de Eriocaulaceae. Campbell (2004) em estudos realizados com representantes de Xyridaceae também evidenciou a presença de estiletos sólidos em *Abolboda*, *Aratitiopea* e *Orectanthe*. A presença de estiletos sólidos nos representantes dos diferentes gêneros de Eriocaulaceae e Xyridaceae também é uma característica que sustenta a proximidade filogenética dessas famílias.

A vascularização reduzida das flores pistiladas das espécies aqui estudadas assemelha-se àquela apresentada por Giulietti (1984) para *Leiothrix curvifolia* e *L. spiralis*, e por Rosa & Scatena (2003) para *Eriocaulon elichrysoides* e *Syngonanthus caulescens*, em que, na base do pedicelo ocorre um único cilindro vascular.

A presença de um único feixe vascular, extremamente reduzido, na maioria das peças florais está associada ao tamanho reduzido das flores de Eriocaulaceae. A vascularização proeminente observada nos apêndices nectaríferos de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae* provavelmente está associada à produção de néctar. Nessas espécies, os feixes dorsais dos carpelos vascularizam apenas os apêndices nectaríferos, enquanto que em Xyridaceae os feixes dorsais dos carpelos se ramificam e um ramo vasculariza os apêndices do gineceu e o outro o estilete (Carlquist, 1960; Campbell, 2004).

A ausência de vascularização nos estiletos das espécies de Eriocaulaceae, com exceção de *Eriocaulon elichrysoides* (Rosa & Scatena, 2003), provavelmente está associada a origem dessas estruturas a partir da margem dos carpelos. Chama-se a atenção para o fato de que em Xyridaceae tanto o estilete quanto os apêndices do gineceu localizam-se sobre os lóculos do ovário.

Com base nos resultados obtidos neste trabalho, infere-se que os apêndices nectaríferos de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae* representam nectários florais originados a partir de estiletos modificados. Essa modificação morfofuncional dos estiletos, originando apêndices nectaríferos, está relacionada com a atração de agentes polinizadores que, nas flores pistiladas de *Eriocaulon elichrysoides* (Rosa & Scatena, 2003), é realizada pelas glândulas das pétalas que são produtoras de néctar. Essa hipótese foi corroborada recentemente, por Ramos et al. (2005) que apresentaram um estudo sobre a biologia floral de *Syngonanthus mucugensis* e *S. curralensis*, e comprovaram que espécies das ordens Diptera, Coleoptera e Hymenoptera são seus principais agentes polinizadores.

Os resultados aqui obtidos mostram que os apêndices nectaríferos de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *Rondonanthus roraimae* são estruturas homólogas aos estiletos. Supõe-se que esses apêndices nectaríferos representam tanto um caráter derivado quanto ancestral em Eriocaulaceae, expressando-se a partir da modificação dos estiletos de um provável ancestral com gineceu sem apêndices. A presença de estaminódios, apêndices do gineceu e estiletos sólidos tanto nas flores pistiladas

de Eriocaulaceae quanto nas flores perfeitas de Xyridaceae é uma evidência da proximidade filogenética entre essas famílias dentro de Poales (commelinídeas).

AGRADECIMENTOS

A Paulo Takeo Sano, pela identificação dos materiais; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio financeiro.

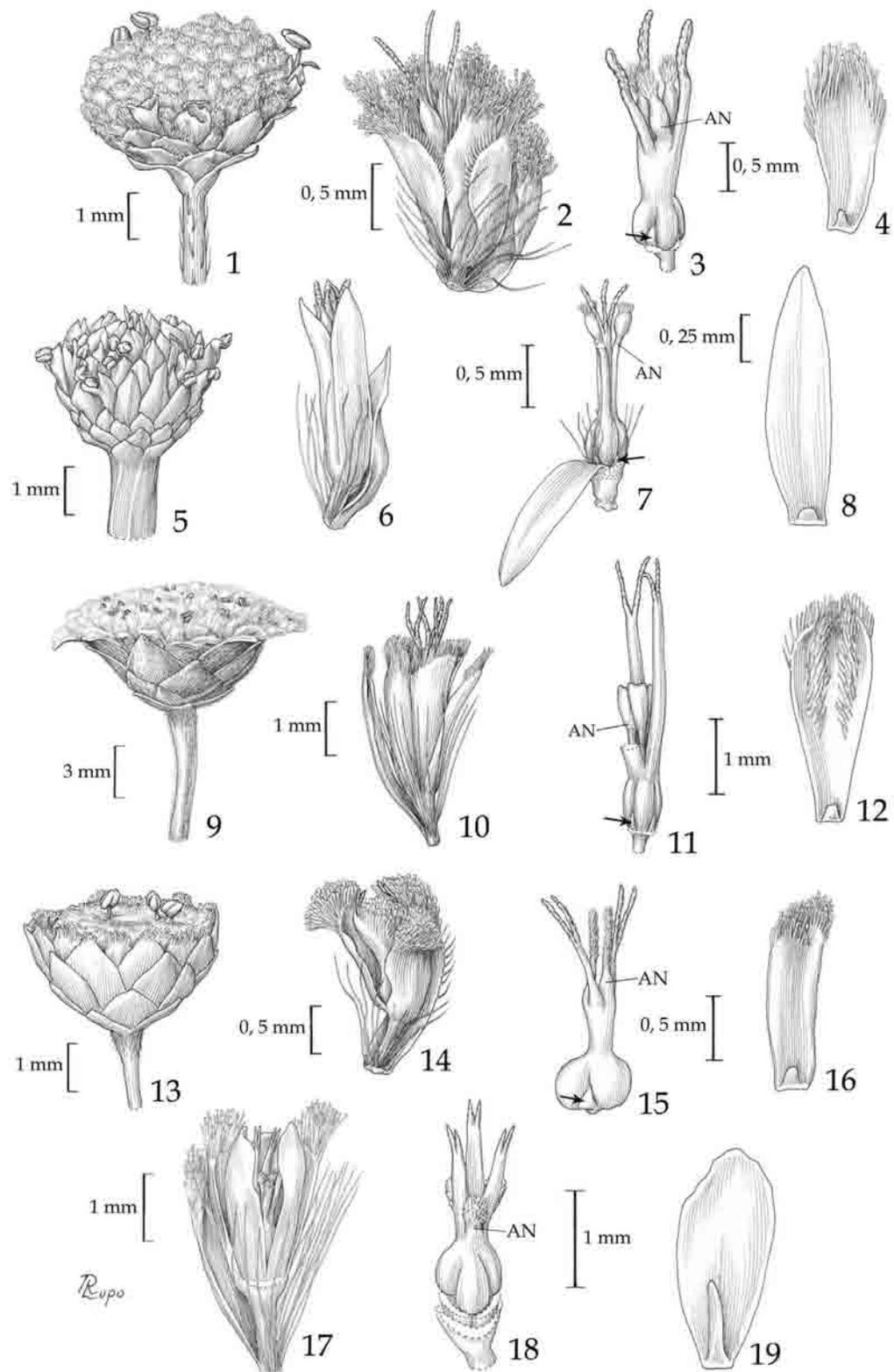
REFERÊNCIAS

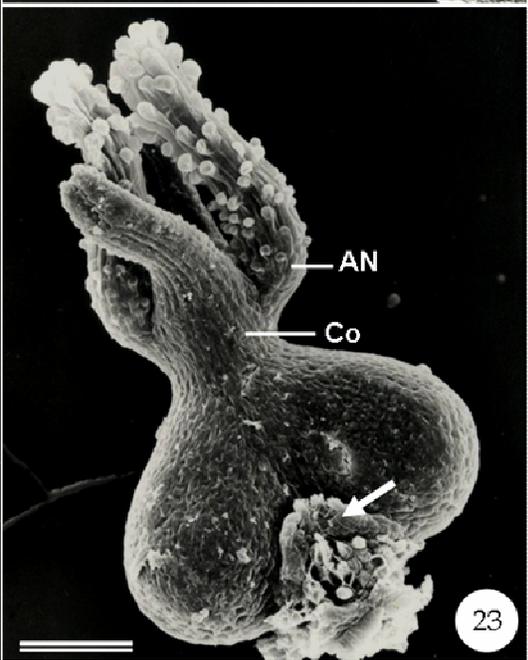
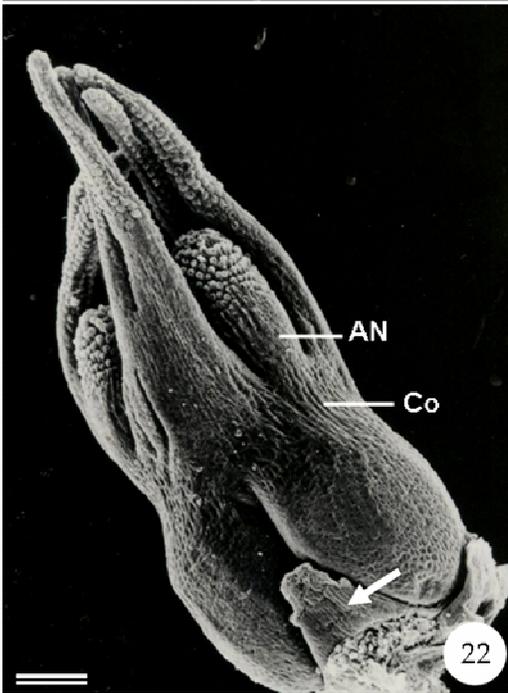
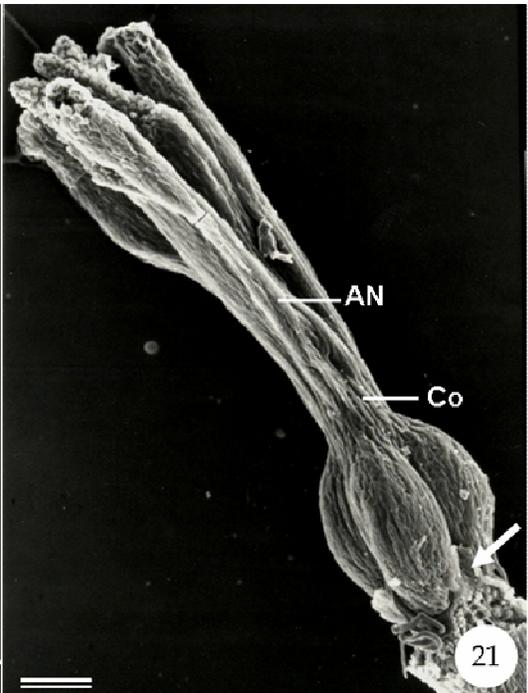
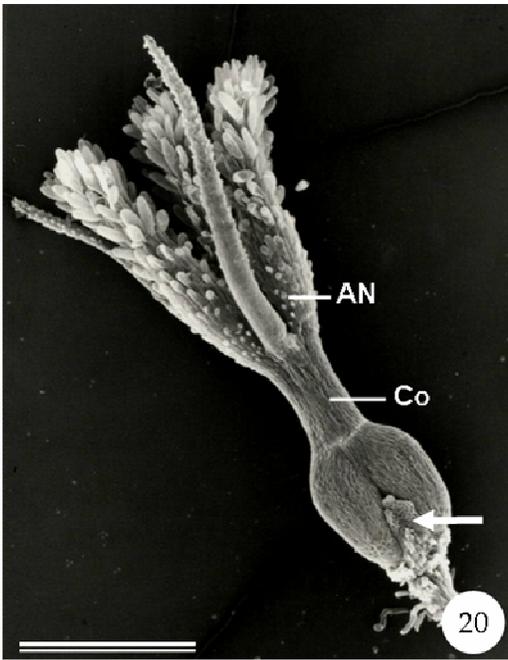
- Angiosperm Phylogeny Group (2003) An update of the angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141, 399-436.
- Bongard, M. (1831) Essai monographique sur les espèces d'*Ériocaulon* du Brésil. *Memoires De L'Academie Imperiale Des Sciences De St. Petersbourg, Sér. 6., Sci Math* 1, 601-55.
- Bremer, K. (2002) Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* 56, 1374-1387.
- Campbell, L.M. (2004) Anatomy and systematics of Xyridaceae, with special reference to *Aratitiopea* Steyerl. & P.E. Berry. New York: Ph.D. Thesis, City University of New York.
- Carlquist, S. (1960) Anatomy of Guayana Xyridaceae: *Abolboda*, *Orectanthe*, and *Achlyphila*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 10(2), 65-117.
- 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 *Monocotyledons: systematics and evolution* (Wilson, K.L., Morrison, D.A., eds.), Melbourne: CSIRO, pp. 1-16.
- Costa, F. N. (2001) Flora da Serra do Cipó, MG: *Blastocaulon* Ruhland, *Paepalanthus* subg. *Thelxinoë* Ruhland e *Paepalanthus* subg. *Paepalocephalus* Ruhland *pro parte*

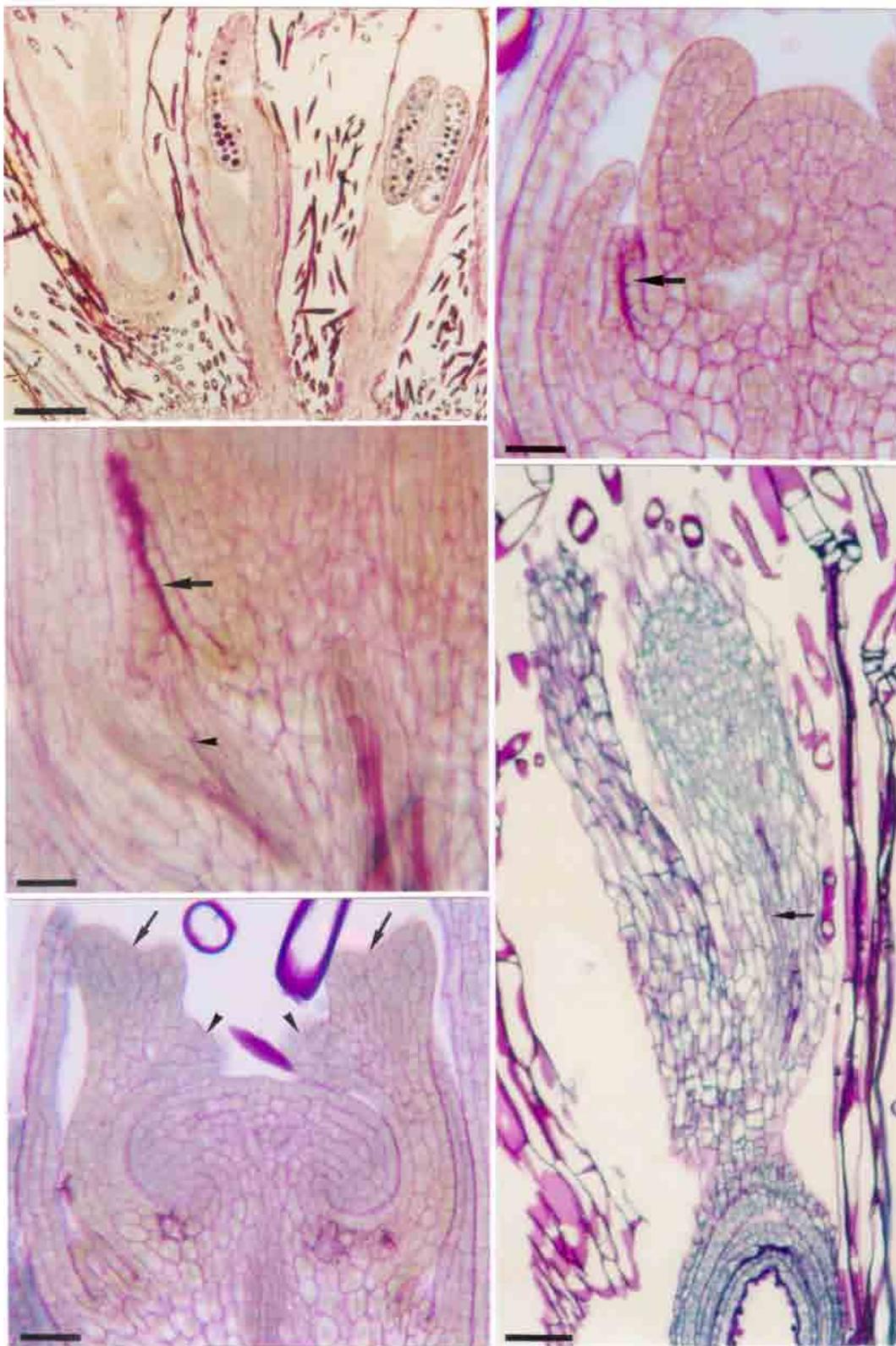
- (Eriocaulaceae). São Paulo: Dissertação de Mestrado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Feder, N. & O'Brien, T. P. (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55(1), 123-142.
- Giulietti, A. M. (1978) Os gêneros *Eriocaulon* L. e *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. São Paulo, 356p. São Paulo: Tese de Doutorado, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Giulietti, A. M. (1984) Estudos taxonômicos no gênero *Leiothrix* Ruhl. (Eriocaulaceae). São Paulo: Tese de Livre-Docência, Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.
- Giulietti, A. M. (1997) Análise crítica da evolução da morfologia e da sistemática das Eriocaulaceae. Feira de Santana: Tese de Titular, Instituto de Biociências da Universidade Estadual de Feira de Santana.
- Giulietti, A. M. & Pirani, J. R. (1988) Patterns of geographic distribution of some plant species from the Espinhaço Range, Minas Gerais and Bahia, Brazil. In Proceedings of a workshop of neotropical distribution patterns (Vanzolini, P. E. & Heyer, W. R., eds.), Rio de Janeiro: Academia Brasileira de Ciências, pp.39-69.
- 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.
- Givnish, T. J., Evans, T. M., Pires, J. C. & Sytsma, K. J. (1999) Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from rbcL sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 12, 360-385.
- Hensold, N. (1988) Morphology and systematics of *Paepalanthus* subgenus *Xeractis* (Eriocaulaceae). *Systematic Botany Monographs* 23, 1-150.
- Hensold, N. & Giulietti, A. M. (1991) Revision and redefinition of the genus *Rondonanthus* Herzog (Eriocaulaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78, 441-459.
- Herzog, T. (1931) Neue und weniger bekannte Eriocaulonaceae aus Nordbrasilien und dem angrenzenden Venezuela. *Feddes Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis* 29, 202-213.
- Johansen, D. A. (1940) Plant microtechnique. New York: Mc Grall-Hill.
- Kearns, C. A. & Inouye, D. W. (1993) Techniques for pollination biologists. Niwot: University Press of Colorado.

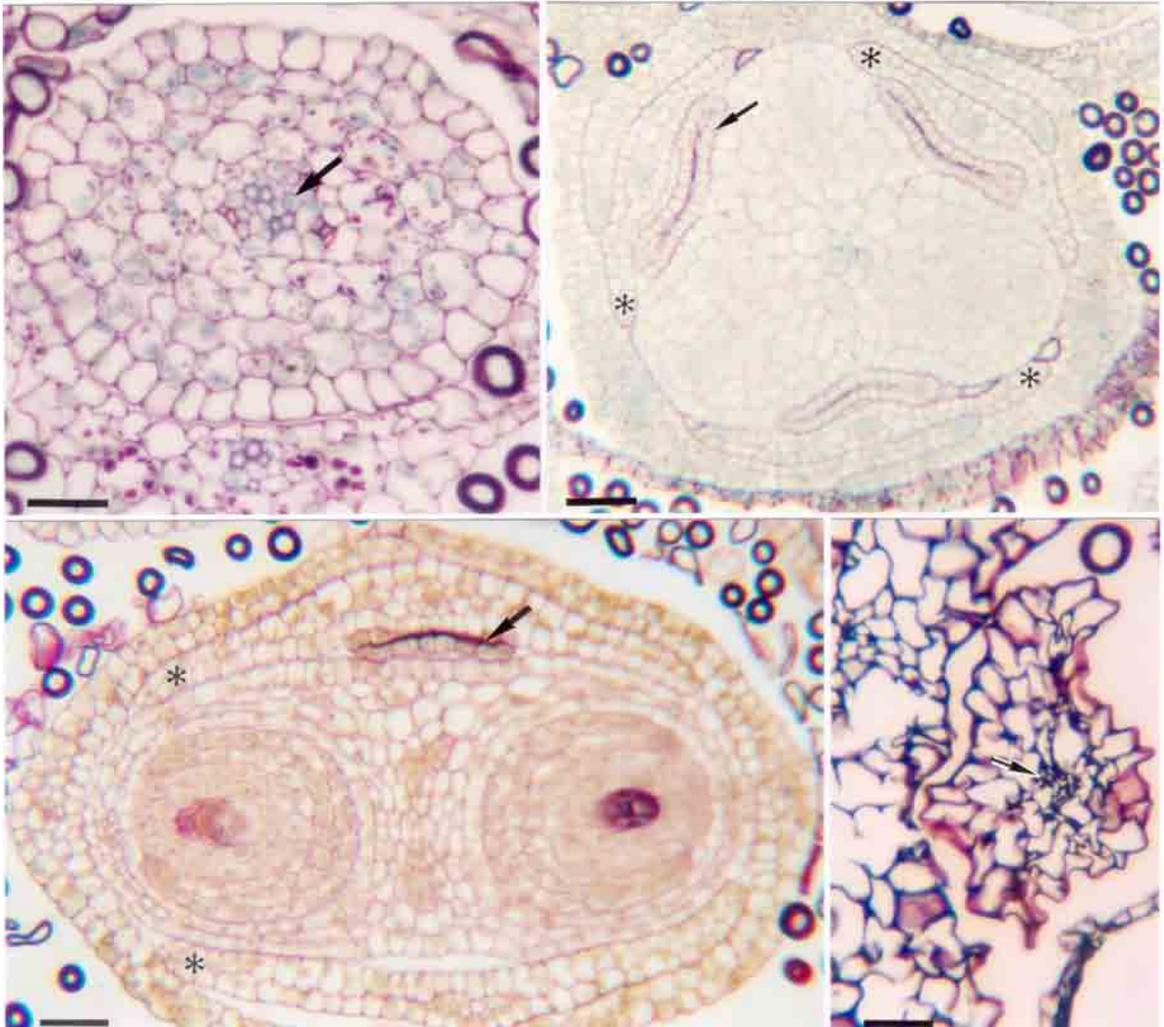
- Koernicke, F. (1863) Eriocaulaceae. In Flora Brasiliensis (Martius, C. F. P. von & Eichler, A. W., eds.), Monachii, Typographia regia, 3(1): 274-507.
- Kral, R. (1998) Xyridaceae. In The families and genera of vascular plants Vol. IV. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae) (Kubitzki, K., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp.461-469.
- Martius, C. F. P. von. (1835) Die Eriocaulaceae als selbständige Pflanzenfamilie aufgestellt und erläutert. Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae Germanicae Naturae Curiosorum 17(1), 1-72.
- 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(1), 93-106.
- Monteiro-Scanavacca, W. R. & Mazzoni, S. C. (1978) Embryological studies in *Leiothrix fluitans* (Mart.) Ruhl. (Eriocaulaceae). Revista Brasileira de Botânica 1, 59-64.
- Parra, L. R. (1998) Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: *Syngonanthus* Ruhland (Eriocaulaceae). Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo 17, 219-254.
- Ramos, C. O. C., Borba, E. L. & Funch, L. S. (2005) Pollination in Brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily instead of anemophily. Annals of Botany 96, 387-397.
- Rosa, M. M. & Scatena, V. L. (2003) Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens*. Flora 198, 188-199.
- Rudall, P. J., Bateman, R. M., Fay, M. F. & Eastman, A. (2002) Floral anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference to *Gilliesia*, a presumed insect mimic with strongly zygomorphic flowers. American Journal of Botany 89(12), 1867-1883.
- Ruhland, W. (1903) Eriocaulaceae. In: Engler, A. (Ed.), Das Pflanzenreich. Vol. 13 (IV-30). Leipzig: Wilhelm Engelmann, pp.1-294.
- 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(1), 99-107.
- Stützel, T. (1981) Zur Funktion und evolution Köpfchenförmiger Blütenstände, insbesondere der Eriocaulaceen. Flora 172, 133-41.

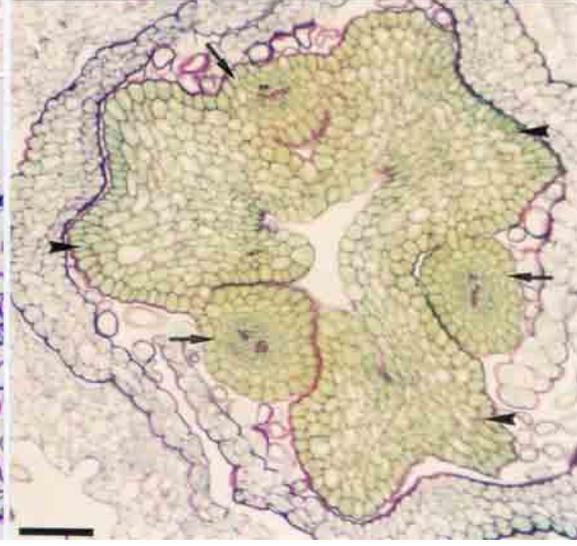
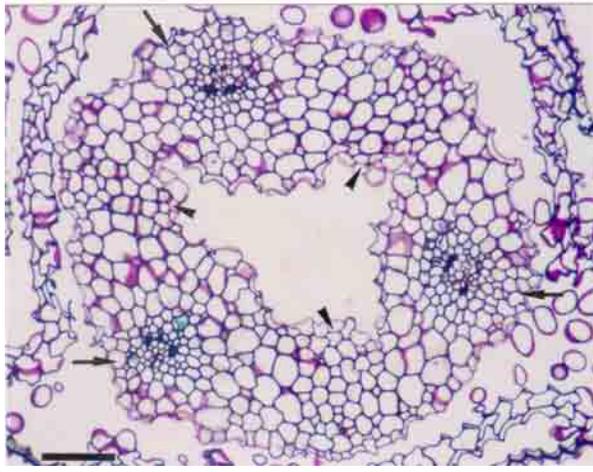
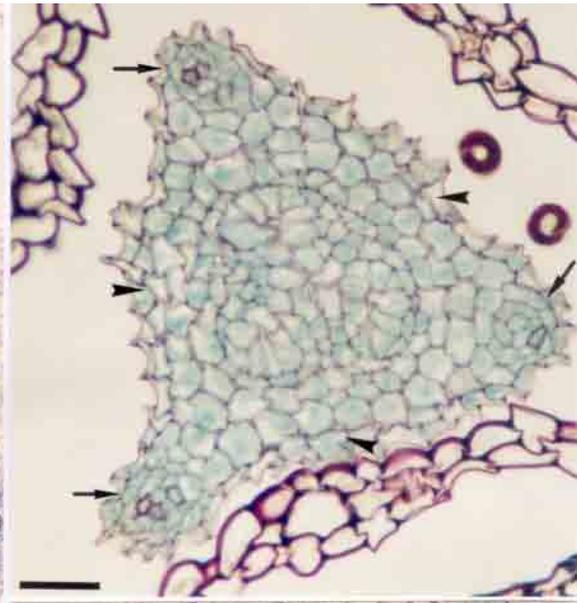
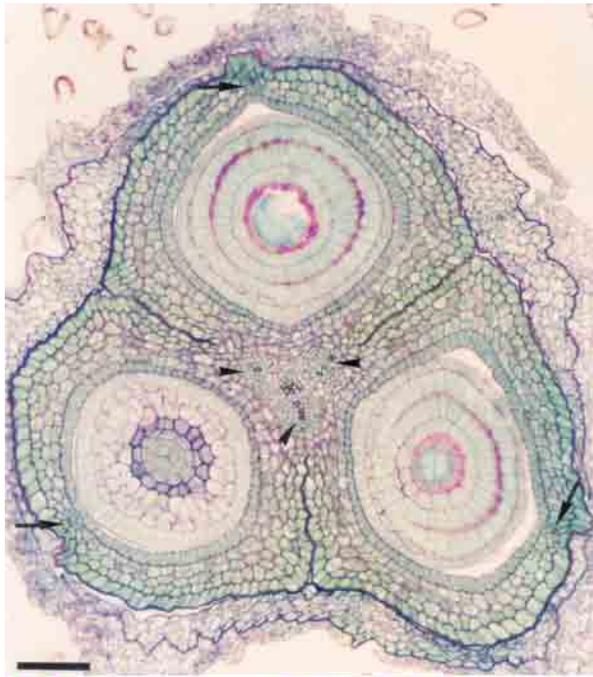
- Stützel, T. (1998) Eriocaulaceae. In *The families and genera of vascular plants Vol. IV. Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)* (Kubitzki, K., ed.), Berlin: Springer-Verlag, pp.197-207.
- Stützel, T. & Gansser, N. (1995) Floral morphology of North American Eriocaulaceae and its taxonomic implications. *Feddes Repertorium: Zeitschrift für Botanische Taxonomie und Geobotanik* 106 (5-8), 495-502.
- Tomlinson, P. B. (1969) Commelinales-Zingiberales. In *Anatomy of the monocotyledons* (Metcalf, C. R., ed.), Oxford: Clarendon Press, pp.146-192.

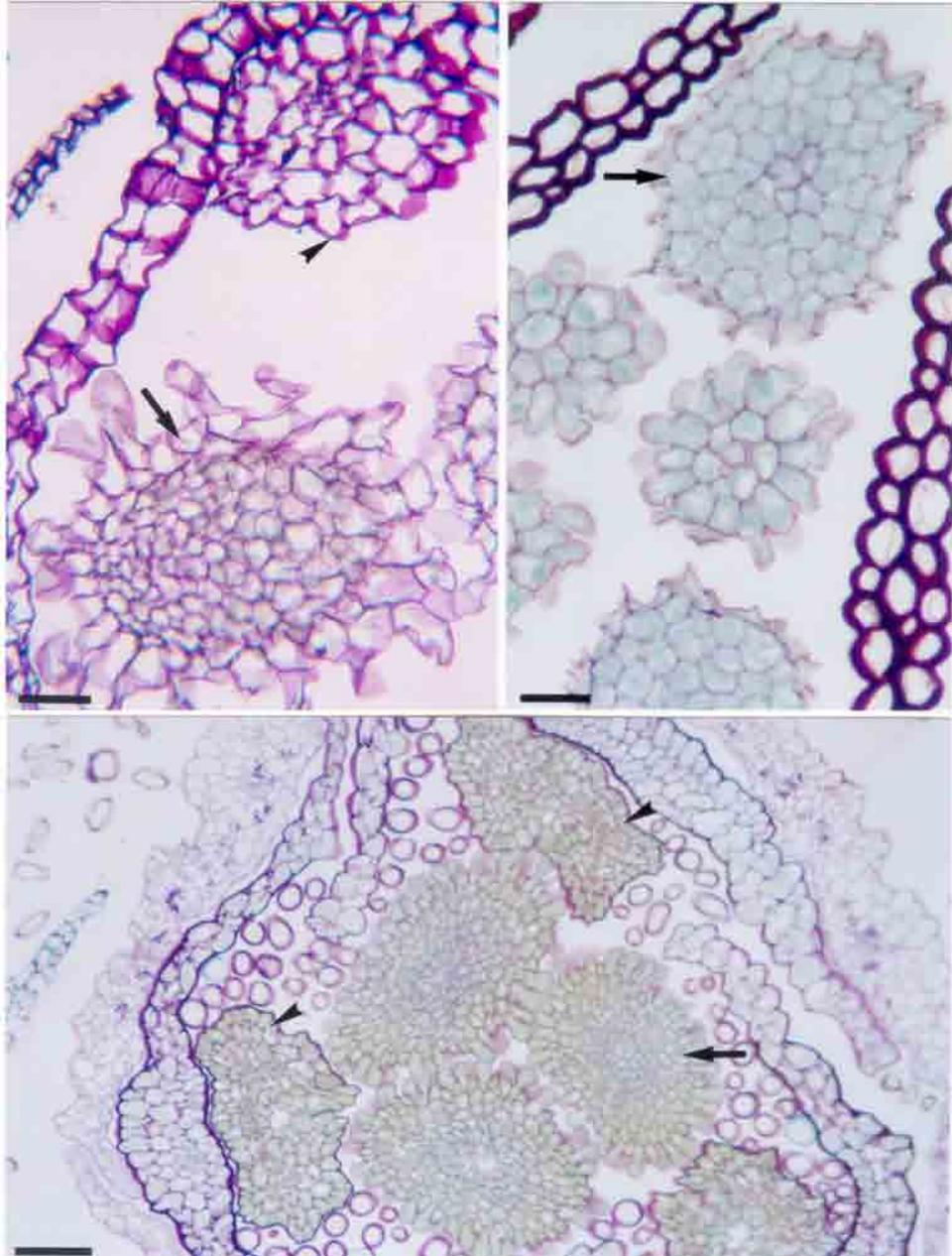












LEGENDAS

Figuras 1-19. Morfologia dos capítulos e flores pistiladas de *Actinocephalus polyanthus* (1-4), *Leiothrix fluitans* (5-8), *Paepalanthus chlorocephalus* (9-12), *P. flaccidus* (13-16), e *Rondonanthus roraimae* (17-19). **Figs. 1, 5, 9, 13.** Aspecto geral dos capítulos. **Figs. 2, 6, 10, 14.** Flores pistiladas completas. **Figs. 3, 11, 15, 18.** Flor pistilada com o cálice e a corola removida (seta: estaminódio escamiforme; AN - apêndice nectarífero). **Fig. 7.** Flor pistilada com o cálice e duas pétalas removidas (seta: estaminódio escamiforme; AN - apêndice nectarífero). **Figs. 4, 8, 12, 16.** Vista ventral da pétala com estaminódio escamiforme na base. **Fig. 17.** Flor pistilada com uma sépala removida. **Fig. 19.** Vista ventral da pétala com estaminódio linear e alongado na base.

Figuras 20-23. Eletromicrografias das flores pistiladas de *Actinocephalus polyanthus* (20), *Leiothrix fluitans* (21), *Paepalanthus chlorocephalus* (22) e *P. flaccidus* (23). **Figs. 20-23.** A seta indica estaminódio escamiforme. (AN - apêndice nectarífero; Co - coluna). (Fig. 20 barra = 500 μm ; Figs. 21-23 barras = 100 μm).

Figuras 24-28. Fotomicrografias de secções longitudinais do capítulo e das flores pistiladas de *Paepalanthus flaccidus* (24), *Actinocephalus polyanthus* (25, 28) e *P. chlorocephalus* (26-27). **Fig. 24.** Capítulo. **Fig. 25.** Estágio inicial de desenvolvimento (seta: estaminódio escamiforme). **Fig. 26.** Região basal do ovário (seta: estaminódio escamiforme; cabeça-de-seta: feixe vascular). **Fig. 27.** Estágio inicial de desenvolvimento (setas: apêndices nectaríferos; cabeças-de-seta: estiletos). **Fig. 28.** Estilete intercalado com apêndice nectarífero (seta: feixe dorsal do carpelo). (Fig. 24 barra = 200 μm ; Figs. 25-26 barras = 30 μm ; Fig. 27 barra = 40 μm ; Fig. 28 barra = 70 μm).

Figuras 29-32. Fotomicrografias de secções transversais das flores pistiladas de *Leiothrix fluitans* (29-30), *Paepalanthus flaccidus* (31) e *Rondonanthus roraimae* (32). **Fig. 29.** Região basal do pedicelo (seta: cilindro vascular do eixo floral). **Figs. 30-31.** Região basal do ovário (seta: estaminódio escamiforme; asteriscos: pétalas livres). **Fig. 32.** Região mediana do

estaminódio linear e alongado (seta: feixe vascular). (Fig. 29 barra = 20 μm ; Figs. 30-32 barras = 30 μm).

Figuras 33-36. Fotomicrografias de secções transversais das flores pistiladas de *Paepalanthus chlorocephalus* (33, 36), *Leiothrix fluitans* (34) e *Actinocephalus polyanthus* (35). **Fig. 33.** Região mediana do ovário (setas: feixes dorsais dos carpelos; cabeças-de-seta: feixes ventrais dos carpelos). **Fig. 34.** Região basal da coluna (setas: apêndices nectaríferos vascularizados; cabeças-de-seta: estiletos desprovidos de vascularização). **Fig. 35.** Região mediana da coluna (setas: apêndices nectaríferos vascularizados; cabeças-de-seta: estiletos desprovidos de vascularização). **Fig. 36.** Região apical da coluna (setas: apêndices nectaríferos vascularizados; cabeças-de-seta: estiletos desprovidos de vascularização). (Figs. 33, 35-36 barras = 70 μm ; Fig. 34 barra = 20 μm).

Figuras 37-39. Fotomicrografias de secções transversais das flores pistiladas de *Actinocephalus polyanthus* (37), *Leiothrix fluitans* (38) e *Paepalanthus chlorocephalus* (39). **Figs. 37-39.** A seta indica a região apical do apêndice nectarífero. **Fig. 37, 39.** As cabeças-de-seta indicam estiletos. (Fig. 37 barra = 40 μm ; Fig. 38 barra = 30 μm ; Fig. 39 barra = 70 μm).

CAPÍTULO 3

Anatomia floral de *Cephalostemon riedelianus* Koern. (Rapateaceae)

(Artigo segundo normas *Flora*)

Michele Marcelino Rosa e Vera Lucia Scatena

RESUMO

Estudou-se a anatomia floral de *Cephalostemon riedelianus* (Rapateaceae), ocorrente nos campos da Serra do Cipó e Diamantina – MG, Brasil, e nos campos úmidos em área de cerrado em Itirapina – SP. A inflorescência capituliforme globosa de *C. riedelianus* é constituída por inflorescências parciais, unifloras, denominadas espiguetas. O eixo da espigueta é envolto por numerosas bractéolas, cujo mesofilo apresenta parênquima aquífero com mucilagem. As flores são perfeitas, sésseis e trímeras, com cálice gamossépalo e corola gamopétala. O androceu é constituído por seis estames distribuídos em dois verticilos. O gineceu apresenta ovário súpero, tricarpetal, sincárpico, trilocular e uniovulado. O estilete é simples, oco, encimado pelo estigma, que é reduzido. As células da epiderme das diferentes peças florais apresentam compostos fenólicos que podem estar associados à proteção contra a herbivoria e/ou na atração de agentes polinizadores (insetos). A vascularização do eixo da espigueta apresenta dois cilindros vasculares: o externo que vasculariza as bractéolas, e o interno que vasculariza as sépalas, pétalas, androceu e gineceu. Sugere-se que as anteras oblongas, com deiscência poricida e de coloração amarela, desempenham papel importante na atração de agentes polinizadores, uma vez que as flores de *C. riedelianus* não apresentam nectários florais como atrativo.

Palavras-chave: Anatomia, *Cephalostemon riedelianus*, flores, Rapateaceae.

ABSTRACT

We studied the floral anatomy of *Cephalostemon riedelianus*, which occurs in the grasslands of Serra do Cipó and Diamantina – MG, Brazil, and in the wetlands of areas within the Itirapina cerrado – SP. The globose, capituliform inflorescence of *C. riedelianus* is constituted by partial, uniflorous inflorescences, called spikelets. The spikelet axis is surrounded by many bracteoles, whose mesophyll presents aquiferous parenchyma with mucilage. Flowers are hermaphrodite, sessile and trimerous, with a gamosepalous calyx and a gamopetalous corolla. The androecium is constituted by six stamens distributed in two whorls. The gynoecium presents a superior, tricarpellate, syncarpic, trilocular and uniovulate ovary. The style is simple, hollow and topped by a reduced stigma. The epidermis cells of the different floral parts present phenolic compounds that can be associated to protection against herbivory and/or in the attraction of pollinator agents (insects). The spikelet axis vascularization presents two vascular cylinders: the external one vascularizes the bracteoles, while the internal one vascularizes the sepals, petals, androecium and gynoecium. We suggest that the oblong anthers, with poricide dehiscence, and of staining yellow, play an important role in the attraction of pollinator agents, since the flowers of *C. riedelianus* do not present floral nectaries to attract them.

Key words: Anatomy, *Cephalostemon riedelianus*, flowers, Rapateaceae.

INTRODUÇÃO

Rapateaceae é uma família basicamente neotropical, constituída por 16 gêneros e cerca de 100 espécies, com centro de diversidade localizado na América do Sul, na região da Guiana, com exceção do gênero monotípico *Maschalocephalus* que é restrito ao oeste da África (Stevenson et al., 1998; Givnish et al., 2000, 2004). No Brasil, a família apresenta 7 gêneros e cerca de 20 espécies, distribuídas principalmente na região Amazônica (Souza & Lorenzi, 2005).

Dentre as Rapateaceae brasileiras, *Cephalostemon riedelianus* Koern. é o único

representante da família encontrado nos campos com solo de drenagem pobre nas serras da Cadeia do Espinhaço em Minas Gerais (Pirani & Giulietti, 1989), e nos campos úmidos em área de cerrado na região de Itirapina, em São Paulo (Tannus & Assis, 2004).

Análises moleculares investigando as relações filogenéticas em Poales (commelinídeas) *sensu* APG II (2003), apontaram Rapateaceae e Bromeliaceae como famílias relacionadas (Givnish et al., 1999, 2004; Chase et al., 2000; Stevenson et al., 2000; Michelangeli et al., 2003).

Dentre as Poales, Bromeliaceae caracteriza-se por apresentar flores com nectários septais (Böhme, 1988; Sajo et al., 2004). Em relação às demais famílias da ordem, apenas para Rapateaceae foi relatada a presença de flores com nectário septal aberto em *Spathanthus unilateralis* (Venturelli & Bouman, 1988). Em outras Rapateaceae, a ocorrência de nectários foi relatada para *Guacamaya*, *Kunhardtia* e *Schoenocephalium* (Givnish et al., 1999, 2000, 2004), que correspondem aos únicos táxons da família polinizados por beija-flores.

Com relação aos estudos dos órgãos reprodutivos de Rapateaceae destacam-se os trabalhos de Tiemann (1985) e Venturelli & Bouman (1988), sobre a embriologia de alguns representantes da família. Venturelli & Bouman (1988) relataram como uma das características embriológicas da família, a presença de anteras tetrasporangiadas e poricidas.

Considerando-se a importância de dados sobre órgãos reprodutivos de representantes de Rapateaceae para as Poales em geral, o presente trabalho teve como objetivo estudar a anatomia floral de *Cephalostemon riedelianus* Koern. visando caracterizar a espécie, e procurando contribuir para a taxonomia do grupo.

MATERIAL e MÉTODOS

Inflorescências de *Cephalostemon riedelianus*, em diferentes estágios de desenvolvimento, foram coletadas nos campos com solo de pouca drenagem na Serra do Cipó e Diamantina - MG, e nos campos úmidos na região de cerrado de Itirapina - SP. As inflorescências foram fixadas em FAA 50 (Johansen, 1940), sendo posteriormente transferidas para etanol 70% com gotas de glicerina para conservação.

As exsicatas encontram-se depositadas no Herbário Rioclarense, do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista (HRCB): *C. riedelianus* Koern. (*Oriani & Carvalho* 1, *Rosa et al.* 15; *Rosa et al.* 16; *Rosa et al.* 17).

Para a análise, descrição e ilustração das peças florais, as flores foram isoladas das inflorescências e dissecadas sob estereomicroscópio Olympus SZH 10, com câmara clara acoplada.

Para a realização de estudos de anatomia floral e vascularização, as flores, em diferentes estágios de desenvolvimento, foram desidratadas em série butílica (40%, 55%, 70%, 85%, 100%), incluídas em historresina Leica [(2-hidroxietil)-metacrilato], e seccionadas com 5-12 μm de espessura. As secções anatômicas foram coradas com ácido periódico - reagente de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968). Secções transversais das regiões basal, mediana e apical das sépalas, obtidas à mão livre, foram submetidas ao floroglucinol em meio ácido (Sass, 1951), para evidenciar paredes lignificadas. Algumas secções foram escolhidas para serem documentadas através de fotomicrografias realizadas em fotomicroscópio Olympus BX 40 com projeção da escala micrométrica.

RESULTADOS

Cephalostemon riedelianus apresenta inflorescência capituliforme globosa, envolta na base por duas brácteas espatáceas (Fig. 1 – seta), e constituída por 7-19 inflorescências parciais, unifloras, denominadas espiguetas (Fig. 1). Em cada espiguetas, observa-se a presença de um eixo reduzido (Fig. 2 – seta), envolto em toda sua extensão por numerosas bractéolas verdes, que são levemente dilatadas na extremidade (Fig. 1).

Anatomicamente, as bractéolas são constituídas por epiderme, mesofilo e feixes vasculares reduzidos (Fig. 5). Em toda extensão das bractéolas, observa-se a presença de feixes de fibras distribuídos alternadamente com as demais células epidérmicas (Fig. 5 – setas), que envolvem tanto a epiderme quanto parte do mesofilo. Desde a região basal até a apical das bractéolas, o mesofilo é constituído por células de parênquima clorofiliano regular, situadas próximas às faces adaxial e abaxial da epiderme (Fig. 5). Na região central

do mesofilo ocorre parênquima aquífero, que contém mucilagem, e é intercalado por feixes vasculares colaterais de tamanho reduzido (Fig. 5).

Entre as células do parênquima clorofiliano são encontrados idioblastos contendo compostos fenólicos (Fig. 5 – cabeças-de-seta). Na região apical, bem na extremidade dilatada das bractéolas, no ápice acuminado, que se apresenta ensiforme (Fig. 6), o mesofilo é constituído por esclerênquima, por canais que contêm mucilagem (setas), e por feixe vascular reduzido.

As flores de *Cephalostemon riedelianus* são perfeitas, trimeras e sésseis, e apresentam-se inseridas sobre a região apical do eixo da espiguetta (Fig. 2). O cálice é gamossépalo, com as sépalas unidas em seu terço inferior (Fig. 2), glabro e de coloração amarelada. A corola é gamopétala, com as pétalas unidas em seu terço inferior (Fig. 2), glabra e amarela.

O androceu é constituído por seis estames, distribuídos em dois verticilos, cujos filetes são adnatos à base das pétalas (Figs. 2-3). Os estames do verticilo externo são opostos às sépalas e localizam-se entre duas pétalas adjacentes (Fig. 2; Fig. 7 – setas), enquanto que os estames do verticilo interno são opostos às pétalas (Figs. 2-3; Fig. 7 – cabeças-de-seta). As anteras são oblongas, amarelas e apresentam quatro lóculos com deiscência poricida (Figs. 2-3), sendo que os dois lóculos anteriores são mais longos do que os posteriores (Fig. 9 – setas).

O gineceu apresenta ovário súpero (Figs. 2, 9), tricarpelar, sincárpico (Figs. 14-17), trilocular e uniovulado (Figs. 16-17). O estilete é filiforme e alongado, de cor amarela e encimado pelo estigma que é reduzido em comparação com o comprimento do estilete (Figs. 2, 9). Na maior parte da sua extensão, o estilete é oco, com exceção da região basal, e apresenta um único canal estilar (Fig. 20). Na região basal (Fig. 19), observam-se as células epidérmicas do canal estilar localizadas próximas entre si.

Chama-se a atenção para as células epidérmicas de todas as peças florais, que apresentam compostos fenólicos (Figs. 7, 9, 14-21). Nas regiões mediana e apical das sépalas, os compostos fenólicos apresentam-se distribuídos entre as células do mesofilo, como pode ser observado na figura 8 (setas).

Na região basal do eixo da espiguetta, pode-se observar a presença de dois cilindros vasculares, o externo e o interno, distribuídos entre células esclerenquimáticas (Fig. 10). Do cilindro externo divergem os traços dos feixes vasculares das bractéolas, e do cilindro interno divergem os traços dos feixes vasculares das sépalas, pétalas, androceu e gineceu.

As bractéolas são vascularizadas por três feixes colaterais, um central e dois laterais. Na figura 5, observa-se o feixe central e um dos feixes laterais. Apenas a região apical da bractéola, a extremidade dilatada, que apresenta-se ensiforme, é vascularizada por um único feixe de tamanho reduzido (Fig. 6).

Na região apical do eixo da espiguetta (Figs. 11-12), observa-se que o cilindro interno é organizado por seis complexos vasculares: três sépalo-estamino-carpelar (setas), e três pétalo-estamino-carpelar (cabeças-de-seta). A partir do complexo sépalo-estamino-carpelar divergem o traço do feixe mediano da sépala, o traço do feixe do estame oposto à sépala e o traço do feixe dorsal do carpelo. Do complexo pétalo-estamino-carpelar divergem o traço do feixe mediano da pétala, o traço do feixe do estame oposto à pétala e o traço do feixe ventral do carpelo (Fig. 13).

Na região basal do receptáculo floral (Fig. 13), observa-se o início da individualização de uma das sépalas (S) e as divergências dos complexos sépalo-estamino-carpelar (setas) e pétalo-estamino-carpelar (cabeças-de-seta). Tanto os traços dos feixes laterais das sépalas quanto os traços dos feixes laterais das pétalas (asteriscos) divergem de diferentes regiões do cilindro vascular interno.

A figura 4 ilustra o esquema da vascularização da região basal do receptáculo floral, mostrando as divergências dos traços vasculares das peças florais a partir dos complexos sépalo-estamino-carpelar (seta 1) e pétalo-estamino-carpelar (seta 2).

Na região basal do ovário (Fig. 14), observam-se as sépalas (S) totalmente individualizadas, e o início da individualização de dois filetes opostos às sépalas (setas) e de um dos filetes opostos às pétalas (cabeça-de-seta). Nessa região, observa-se a presença de dois feixes dorsais (FD) e de um feixe ventral (FV) dos carpelos já individualizados.

Ainda na região basal (Fig. 15), quando os lóculos do ovário iniciam sua individualização, observa-se que os três feixes dorsais (FD) e os três feixes ventrais (FV) dos carpelos apresentam-se individualizados.

Na região mediana do ovário (Figs. 16-17), observa-se que as pétalas e os filetes apresentam-se totalmente individualizados. Nessa região, observam-se os feixes dorsais dos carpelos (FD), os feixes vasculares dos óvulos (Fig. 16 - cabeças-de-seta), que se originaram das ramificações dos feixes ventrais dos carpelos, e os lóculos do ovário totalmente individualizados (Fig. 17).

Pode-se observar que, na região apical do ovário (Fig. 18), os carpelos são vascularizados apenas pelos feixes dorsais (FD) que, em seu trajeto ascendente, vascularizam o estilete (Figs. 19-20) e o estigma (Fig. 21).

DISCUSSÃO

A presença de mucilagem nas bractéolas de *Cephalostemon riedelianus* pode estar associada à proteção das peças florais contra a herbivoria e contra a dessecação, uma vez que a espécie cresce em ambientes com alta intensidade luminosa. A mucilagem encontrada principalmente sobre os primórdios das bractéolas e dos botões florais pode corroborar essa associação.

Segundo Fahn (1979) e Clifford et al. (2002) a mucilagem pode desempenhar diferentes funções nas plantas, dentre elas, a proteção de estruturas ou órgãos em desenvolvimento, a retenção de água, a proteção contra a herbivoria, e a captura de insetos em plantas insetívoras.

Considerando-se a proximidade filogenética entre Rapateaceae e Bromeliaceae (Givnish et al., 1999, 2004; Chase et al., 2000; Stevenson et al., 2000; Michelangeli et al., 2003) dentro de Poales (commelinídeas) *sensu* APG II (2003), pode-se inferir que as características florais presentes em *Cephalostemon riedelianus* aqui estudada são semelhantes àquelas encontradas nos representantes de Bromeliaceae, no que se refere à presença de flores com perianto trímero e androceu diplostêmone. Para as Bromeliaceae, Sajo et al. (2004) citaram duas prováveis características exclusivas da família: a presença de nectários septais e de flores epígenas em alguns de seus representantes.

Apesar dos nectários septais serem encontrados em várias espécies que constituem o clado das commelinídeas, sua ocorrência em Poales é rara (Smets et al., 2000), sendo

verificada em Bromeliaceae (Böhme, 1988; Sajo et al., 2004). Dentre as Rapateaceae, Venturelli & Bouman (1988) relataram a ocorrência de nectário septal aberto em *Spathanthus unilateralis*.

Givnish et al. (1999) inferiram que, nas commelinídeas, os nectários septais foram perdidos pelo menos três vezes durante a evolução, reaparecendo subsequente duas vezes dentro do grupo: em Bromeliaceae, e em três gêneros considerados derivados dentro de Rapateaceae (*Kunhardtia*, *Guacamaya* e *Schoenocephalum*).

Strange et al. (2004), associaram a ausência de nectários septais em alguns representantes de Pontederiaceae (Commelinales), à evolução de diferentes síndromes de polinização, como a polinização vibrátil, que utiliza o pólen ao invés do néctar como recompensa floral. Nesse caso, a polinização é realizada por abelhas capazes de vibrar os estames para a liberação do pólen.

Considerando-se a ausência de nectários florais em *Cephalostemon riedelianus*, sugere-se que a presença de anteras oblongas, com deiscência poricida e de coloração amarela provavelmente desempenhe papel importante na atração de agentes polinizadores (insetos), apresentando pólen como única recompensa aos visitantes florais, conforme relatado para representantes de Commelinaceae por Faden (2000) e Hardy et al. (2000), e Pontederiaceae por Strange et al. (2004).

A ausência de estruturas nectaríferas em *Cephalostemon riedelianus* corrobora as indicações de Givnish et al. (1999, 2000, 2004) de que essas estruturas não ocorrem em todos os representantes de Rapateaceae. No entanto, apesar desses autores terem relatado a presença de nectários florais em *Kunhardtia*, *Guacamaya* e *Schoenocephalum*, apontando essas estruturas como uma característica da adaptação floral à polinização por beija-flores, chama-se a atenção para o fato de que a exata localização dos nectários florais bem como a produção de néctar em representantes de Rapateaceae ainda são desconhecidas (Givnish et al., 2000).

Segundo as classificações infra-familiares estabelecidas por Maguire (1958) e Givnish et al. (2004), *Cephalostemon riedelianus* está incluída na tribo Rapateae, considerada a mais basal dentro de Rapateaceae. De acordo com os resultados apresentados por Givnish et al.

(2000, 2004) dentro da tribo, *Spathanthus* constitui grupo-irmão de *Rapatea* e *Cephalostemon*.

Considerando-se a presença de nectários septais abertos em *Spathanthus unilateralis* (Venturelli & Bouman, 1988), e a ausência de nectários em *Cephalostemon riedelianus*, pode-se inferir que a presença ou ausência de nectários florais em Rapateaceae é um caráter variável até mesmo dentro de grupos intimamente relacionados.

Segundo Givnish et al. (1999), dentro de commelinídeas, apenas algumas Eriocaulaceae desenvolveram nectários petalares em substituição aos nectários septais. Os dados apresentados no presente trabalho e aqueles apresentados por Rosa & Scatena (2003) confirmaram essa hipótese, pois as autoras verificaram a presença de estruturas nectaríferas nas flores estaminadas e pistiladas de *Eriocaulon elichrysoides* e *Syngonanthus caulescens* (Eriocaulaceae).

A presença de estilete oco em *Cephalostemon riedelianus* pode ser interpretada como uma característica que é comum para as monocotiledôneas que apresentam ovário sincárpico, conforme apontado por Rudall et al. (2002).

Com base nos dados disponíveis na literatura, a ocorrência de estiletos sólidos em Poales foi relatada apenas para os representantes de *Triticum* (Poaceae) por Li & You (1991), Eriocaulaceae por Rosa & Scatena (2003), e em alguns representantes de Xyridaceae por Campbell (2004), sendo que nos demais representantes da ordem o estilete é oco, corroborando o padrão mais freqüente apontado por Rudall et al. (2002) nas monocotiledôneas.

Em *Cephalostemon riedelianus* os compostos fenólicos localizados nas células epidérmicas das diferentes peças florais, provavelmente desempenham papel importante na proteção contra a herbivoria. Além disso, e com maior importância, na atração de agentes polinizadores (insetos), pois essas substâncias são observadas com abundância nas epidermes das peças florais que apresentam coloração amarela intensa, como nas pétalas, nos estames e no estilete. Acredita-se que essa coloração é o reflexo da presença de substâncias fenólicas acumuladas no vacúolo dessas células epidérmicas.

Em relação à ocorrência de compostos fenólicos nos diferentes órgãos da planta, Hutzler et al. (1998) consideraram que essas substâncias são acumuladas durante a ontogênese, em diferentes células e tecidos, sem sofrerem influência do ambiente. Segundo os autores, os compostos fenólicos podem atuar tanto na atração de insetos quanto na proteção contra estresses bióticos, dentre eles a herbivoria, ou abióticos, como por exemplo, a poluição do ar e as radiações ultravioletas.

No que se refere à vascularização floral de *Cephalostemon riedelianus*, a disposição dos feixes vasculares, constituindo dois cilindros no eixo da espiguetta, está associada à vascularização das bractéolas pelo cilindro externo, e a vascularização das peças florais pelo cilindro interno.

Com base nos dados disponíveis na literatura, *Cephalostemon riedelianus* apresenta padrão vascular semelhante àquele encontrado em representantes de algumas famílias de Poales, dentre elas Bromeliaceae (Sajo et al., 2004), Eriocaulaceae (Rosa & Scatena, 2003) e Xyridaceae (Sajo et al., 1997; Campbell, 2004), cujos traços vasculares das peças florais divergem a partir de um único cilindro de feixes vasculares.

Considerando-se a proximidade filogenética entre Rapateaceae e Bromeliaceae, tidas como basais em relação às demais famílias de Poales (Givnish et al., 1999, 2000, 2004; Chase et al., 2000; Stevenson et al., 2000; APG II, 2003; Michelangeli et al., 2003), supõe-se que a ausência de nectários florais em *Cephalostemon riedelianus* e a presença de nectários septais em Bromeliaceae não seja um caráter determinante no posicionamento filogenético do grupo, e que pode estar relacionada com a evolução de diferentes síndromes de polinização.

AGRADECIMENTOS

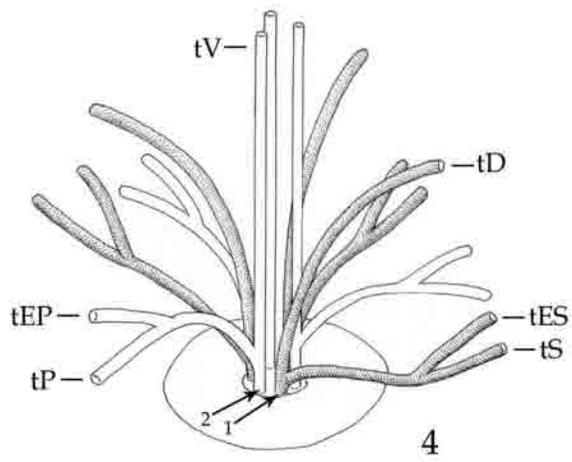
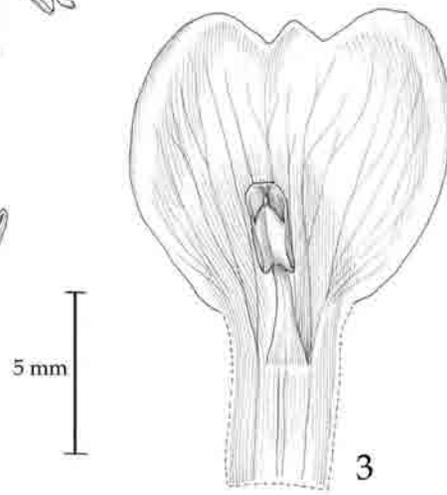
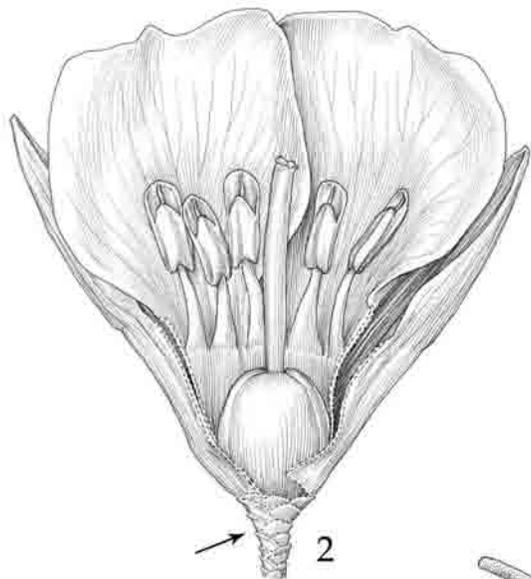
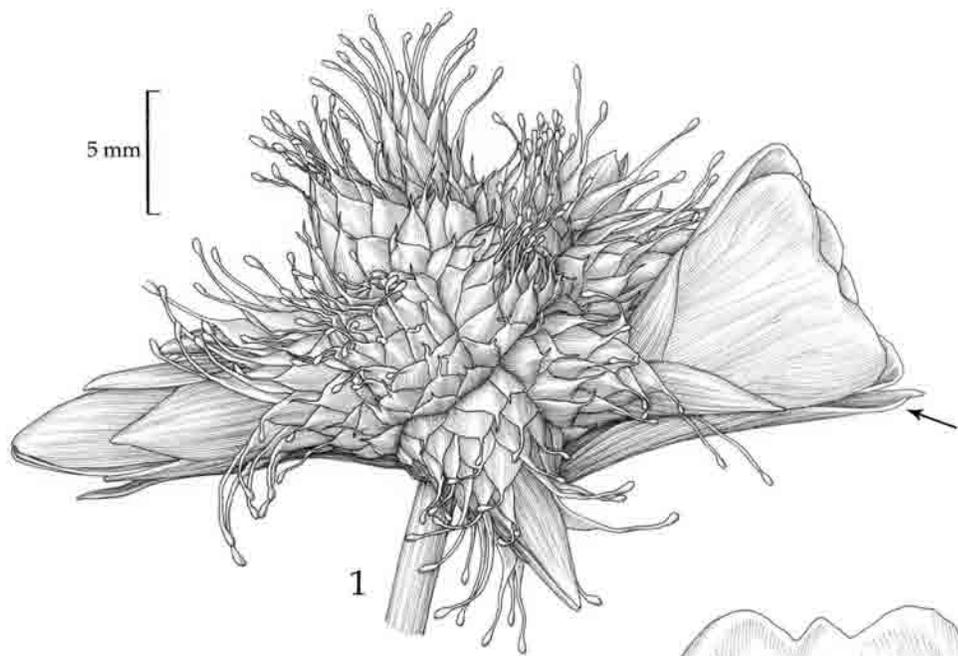
A João Luis Sanches Tannus, pela ajuda no campo; à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo auxílio financeiro.

REFERÊNCIAS

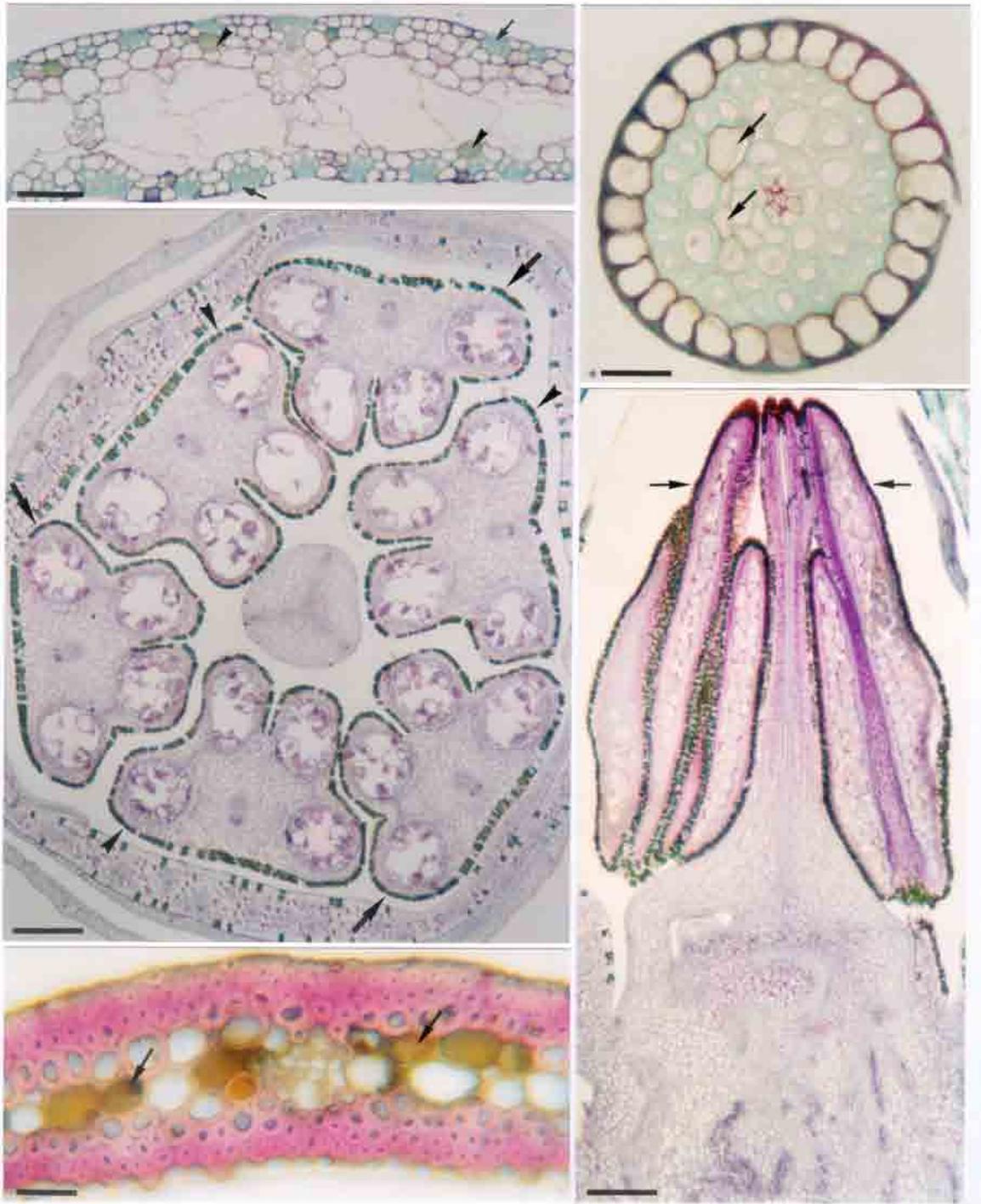
- Angiosperm Phylogeny Group, 2003. An update of the angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. Bot. J. Linn. Soc. 141, 399-436.
- Böhme, S., 1988. Bromelienstudien. III. Vergleichende Untersuchungen zu Bau, Lage und systematischer Verwertbarkeit der Septalnektarien von Bromeliaceen. Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 62, 1-154.
- Campbell, L.M., 2004. Anatomy and Systematics and of Xyridaceae, with special reference to *Aratitiopea* Steyerl. & P.E. Berry. Ph.D. Thesis, City University of New York.
- 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: Wilson, K.L., Morrison, D.A. (Eds.), Monocotyledons: systematics and evolution. CSIRO, Melbourne, pp. 1-16.
- Clifford, S.C., Arndt, S.K., Popp, M., Jones, H.G., 2002. Mucilages and polysaccharides in *Ziziphus* species (Rhamnaceae): localization, composition and physiological roles during drought-stress. J. Exp. Bot. 53(366), 131-138.
- Faden, R.B., 2000. Floral biology of Commelinaceae. In: Wilson, K.L., Morrison, D.A. (Eds.), Monocotyledons: systematics and evolution. CSIRO, Melbourne, pp. 309-317.
- Fahn, A., 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press, London.
- Feder, N., O'Brien, T.P., 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. Amer. J. Bot. 55(1), 123-42.
- Givnish, T.J., Evans, T.M., Pires, J.C., Sytsma, K.J., 1999. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from rbcL sequence data. Mol. Phylogenet. Evol. 12, 360-385.
- Givnish, T.J., Evans, T.M., Zjhra, M.L., Patterson, T.B., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2000. Molecular evolution, adaptative radiation, and geographic diversification in the amphiatlantic family Rapateaceae: evidence from ndhF sequences and morphology. Evolution 54, 1915-1937.

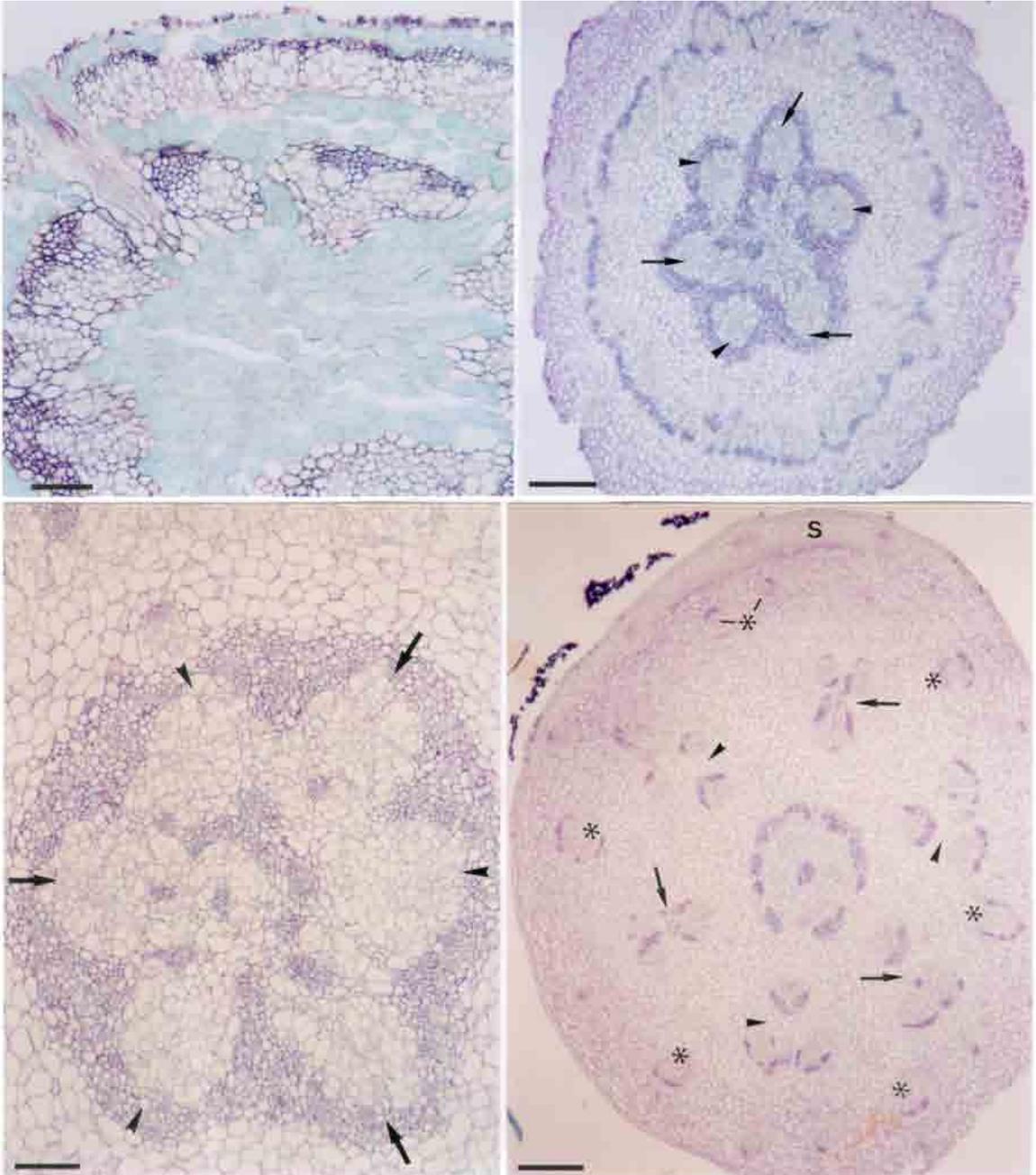
- Givnish, T.J., Millam, K.C., Evans, T.M., Hall, J.C., Pires, J.C., Berry, P.E., Sytsma, K.J., 2004. Ancient vicariance or recent long-distance dispersal? Inferences about phylogeny and South American-African disjunctions in Rapateaceae and Bromeliaceae based on *ndhF* sequence data. *Int. J. Pl. Sci.* 165(4), S35-S54.
- Hardy, C.R., Stevenson, D.M., Kiss, H.G., 2000. Development of the gametophytes, flower, and floral vasculature in *Dichorisandra thyrsiflora* (Commelinaceae). *Amer. J. Bot.* 87, 1228-1239.
- Hutzler, P., Fischbach, R., Werner, T., Jungblut, T.P., Reuber, S., Schmitz, R., Veit, M., Weissenböck, G., Schnitzler, J. P., 1998. Tissue localization of phenolic compounds in plants by confocal laser scanning microscopy. *J. Exp. Bot.* 49, 953-965.
- Johansen, D.A., 1940. *Plant microtechnique*. Mc. Grall-Hill Book Company, New York.
- Li, B.L., You, R.L., 1991. Structure and development of stigmatic branches and style and their relation to pollen tube growth in wheat. *Acta Botanica Sinica* 33, 712-717.
- Maguire, B., 1958. Rapateaceae. *Mem. N. Y. Bot. Gard.* 10, 19-49.
- 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. *Amer. J. Bot.* 90(1), 93-106.
- Pirani, J.R., Giulietti, A.M., 1989. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Rapateaceae. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 11, 171-174.
- Rosa, M.M., Scatena, V.L., 2003. Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens*. *Flora* 198, 188-199.
- Rudall, P.J., Bateman, R.M., Fay, M.F., Eastman, A., 2002. Floral anatomy and systematics of Alliaceae with particular reference to *Gilliesia*, a presumed insect mimic with strongly zygomorphic flowers. *Amer. J. Bot.* 89(12), 1867-1883.
- Sajo, M.G., Wanderley, M.G.L., Menezes, N.L., 1997. Observações anatômicas sobre a vascularização floral em *Xyris* L. (Xyridaceae). *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 16, 15-19.
- Sajo, M.G., Rudall, P.J., Prychid, C.J., 2004. Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. *Plant Syst. Evol.* 247, 215-231.

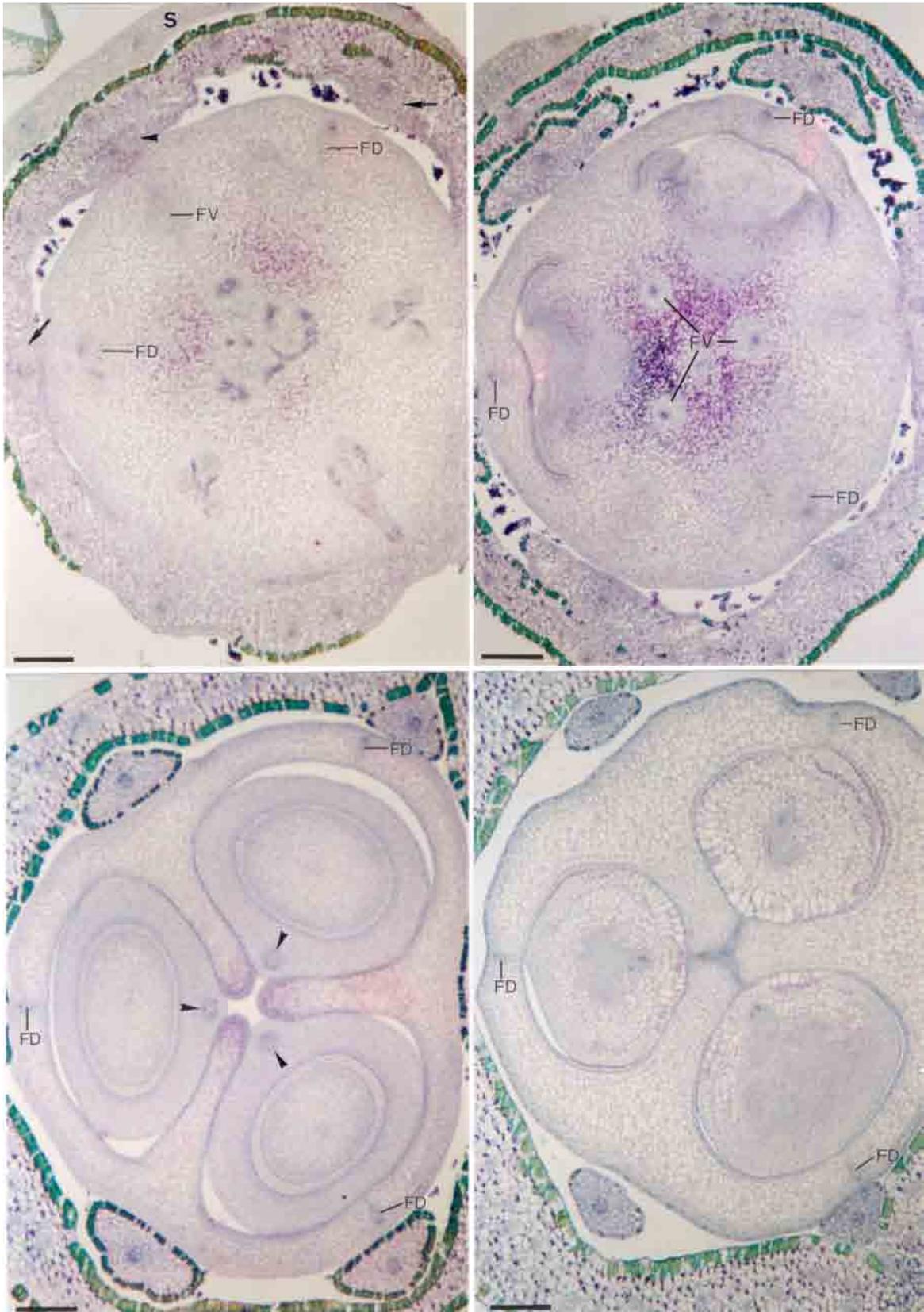
- Sass, J.E., 1951. Botanical microtechnique. Iowa State College Press, Ames.
- Smets, E.F., Ronse De Craene, L.P., Caris, P., Rudall, P.J., 2000. Floral nectaries in monocotyledons: distribution and evolution. In: Wilson, K.L., Morrison, D.A. (Eds.), Monocotyledons: systematics and evolution. CSIRO, Melbourne, pp. 230-240.
- Souza, V.C., Lorenzi, H., 2005. Botânica sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de angiospermas da Flora brasileira, baseado em APG II. Ed. Plantarum, Nova Odessa.
- Stevenson, D.W., Colella, M., Boom, B., 1998. Rapateaceae. In: Kubitzki, K. (Ed.), The families and genera of vascular plants. IV. Flowering plants: Monocotyledons: Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Springer-Verlag, Berlin.
- Stevenson, D.W., Davis, J.L., Freudenstein, J.V., Hardy, C.R., Simmons, M.P., Specht, C.D., 2000. A phylogenetic analysis of the monocotyledons based on morphological and molecular character sets, with comments on the placement of *Acorus* and Hydatellaceae. In: Wilson, K.L., Morrison, D.A. (Eds.), Monocotyledons: systematics and evolution. CSIRO, Melbourne, pp. 17-24.
- Strange, A., Rudall, P.J., Prychid, C.J., 2004. Comparative floral anatomy of Pontederiaceae. Bot. J. Linn. Soc. 144, 395-408.
- Tannus, J.L.S., Assis, M.A., 2004. Composição de espécies vasculares de campo sujo e campo úmido em área de cerrado, Itirapina – SP, Brasil. Revta. Bras. Bot. 27(3), 489-506.
- Tiemann, A., 1985. Untersuchungen zur Embryologie, Blütenmorphologie und Systematik der Rapateaceen und der Xyridaceen-Gattung *Abolboda* (Monocotyledoneae). Diss. Bot. 82, 1-201.
- Venturelli, M., Bouman, F., 1988. Development of ovule and seed in Rapateaceae. Bot. J. Linn. Soc. 97, 267-294.

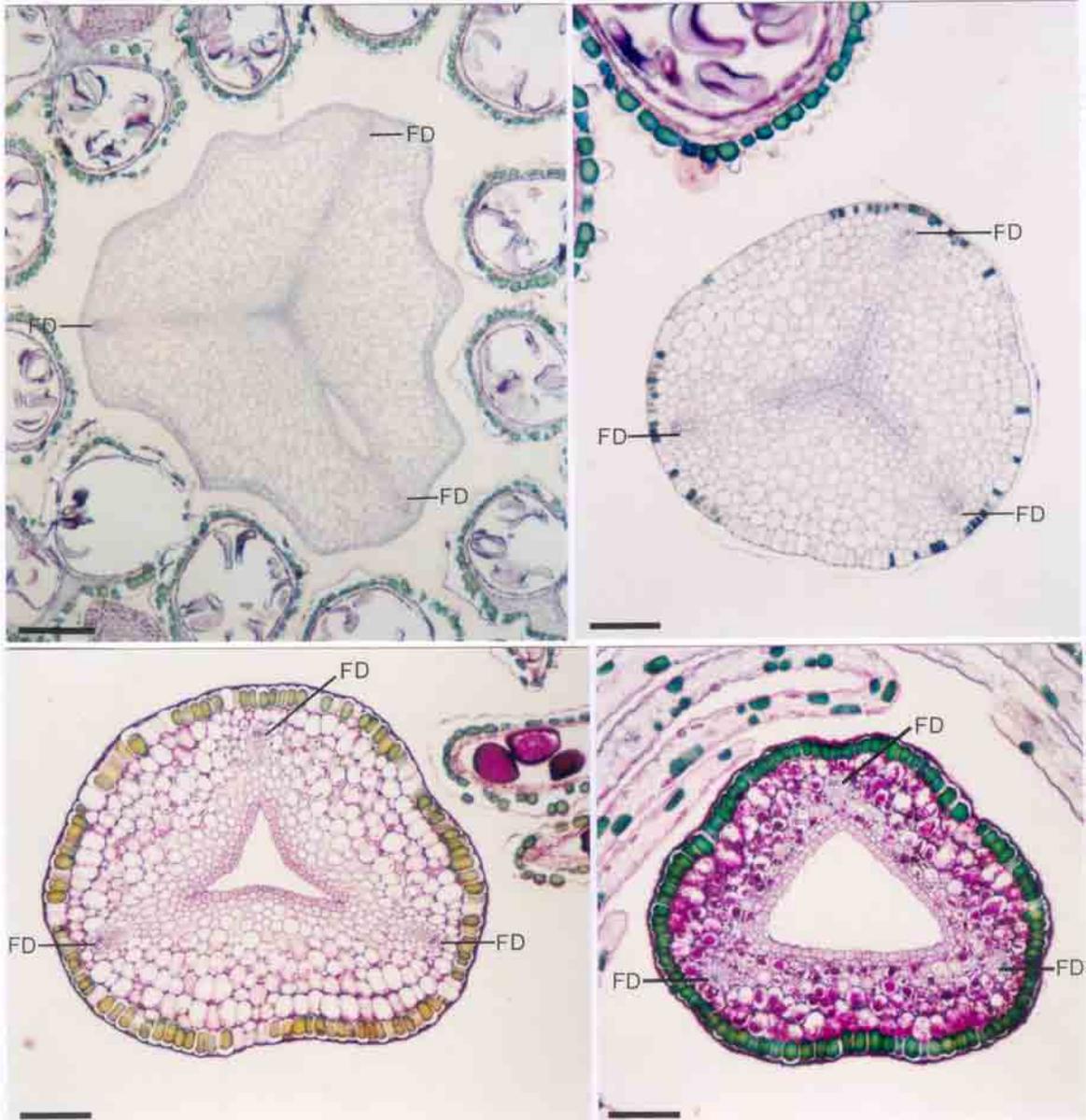


Rupo









LEGENDAS

Figuras 1-4. Morfologia da inflorescência capituliforme globosa, da flor e da vascularização floral de *Cephalostemon riedelianus*. **Fig. 1.** Aspecto geral da inflorescência com suas espiguetas e bractéolas (seta: bráctea espatácea). **Fig. 2.** Flor séssil, inserida sobre o eixo da espiguetas (seta), com uma sépala e uma pétala removidas. **Fig. 3.** Vista ventral da pétala com estame epipétalo. **Fig. 4.** Esquema da vascularização na região basal do receptáculo floral. (seta 1: complexo sépalo-estamino-carpelar; seta 2: complexo pétalo-estamino-carpelar; tD: traço do feixe dorsal do carpelo; tEP: traço do feixe do estame oposto à pétala; tES: traço do feixe do estame oposto à sépala; tP: traço do feixe central da pétala; tS: traço do feixe central da sépala; tV: traço do feixe ventral do carpelo).

Figuras 5-9. Fotomicrografias de bractéolas e flores de *Cephalostemon riedelianus*. **Fig. 5.** Secção transversal da região mediana da bractéola (setas: feixes de fibras; cabeças-de-seta: compostos fenólicos). **Fig. 6.** Secção transversal da região apical da extremidade dilatada da bractéola (setas: cavidades contendo mucilagem). **Fig. 7.** Secção transversal da flor (setas: verticilo externo de estames; cabeças-de-seta: verticilo interno de estames). **Fig. 8.** Secção transversal da região mediana da sépala (setas: compostos fenólicos). **Fig. 9.** Secção longitudinal da flor (setas: lóculos anteriores das anteras). (Fig. 5 barra = 20 μm ; Fig. 6 barra = 70 μm ; Figs. 7-8 barras = 200 μm ; Fig. 9 barra = 30 μm).

Figuras 10-13. Fotomicrografias de secções transversais do eixo da espiguetas e da flor de *Cephalostemon riedelianus*. **Fig. 10.** Cilindro vascular externo e interno, na região basal do eixo da espiguetas. **Fig. 11.** Região apical do eixo da espiguetas (setas: complexos sépalo-estamino-carpelar; cabeças-de-seta: complexos pétalo-estamino-carpelar). **Fig. 12.** Detalhe do cilindro vascular interno, na região apical do eixo da espiguetas (setas: complexos sépalo-estamino-carpelar; cabeças-de-seta: complexos pétalo-estamino-carpelar). **Fig. 13.** Base do receptáculo floral (setas: divergências dos complexos sépalo-estamino-carpelar; cabeças-de-seta: divergências dos complexos pétalo-estamino-carpelar; asteriscos: traços dos feixes laterais das pétalas; S: sépala). (Fig. 10 barra = 70 μm ; Figs. 11-13 barras = 200 μm).

Figuras 14-17. Fotomicrografias de secções transversais da flor de *Cephalostemon riedelianus*. **Figs. 14-15.** Região basal do ovário (setas: início da diferenciação dos filetes do

verticilo externo; cabeça-de-seta: início da diferenciação do filete do verticilo interno). **Figs. 16-17.** Região mediana do ovário (cabeças-de-seta: feixes vasculares dos óvulos). (FD: feixe dorsal do carpelo; FV: feixe ventral do carpelo; S: sépala). (Figs. 14-17 barras = 200 μm).

Figuras 18-21. Fotomicrografias de secções transversais da flor de *Cephalostemon riedelianus*. **Fig. 18.** Região apical do ovário. **Fig. 19.** Região basal do estilete. **Fig. 20.** Região mediana do estilete. **Fig. 21.** Estigma. (FD: feixe dorsal do carpelo). (Fig. 18 barra = 200 μm ; Fig. 19 barra = 70 μm ; Figs. 20-21 barras = 100 μm).

5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Para Eriocaulaceae, o androceu isostêmone encontrado nas flores estaminadas pode ser considerado um caráter derivado na família, a partir da redução das peças florais do androceu diplostêmone do provável ancestral.

Os estaminódios escamiformes microscópicos das flores estaminadas de *Actinocephalus polyanthus*, *Leiothrix fluitans*, *Paepalanthus chlorocephalus* e *P. flaccidus* correspondem à redução do verticilo externo de estames. A ocorrência desses estaminódios escamiformes microscópicos foi observada pela primeira vez durante a realização deste trabalho.

A ausência de estaminódios nas flores estaminadas de *Rondonanthus roraimae*, e a presença de estaminódios alongados e vascularizados nas flores pistiladas da espécie, indicam sua provável posição basal em relação às demais Paepalanthoideae estudadas.

A presença de pistilódios nectaríferos nas flores estaminadas de todas as espécies de Eriocaulaceae estudadas provavelmente está associada à entomofilia como síndrome de polinização.

Em todas as espécies de Eriocaulaceae estudadas, os apêndices nectaríferos são vascularizados pelos feixes dorsais dos carpelos e os estiletos são desprovidos de vascularização. Os apêndices nectaríferos são estruturas homólogas aos estiletos e provavelmente representam tanto um caráter derivado quanto ancestral na família, associado à entomofilia como síndrome de polinização.

Tanto os estiletos simples de *A. polyanthus* e *L. fluitans* quanto os estiletos bifidos de *P. chlorocephalus*, *P. flaccidus* e *R. roraimae* são sólidos e originam-se da união das margens dos carpelos adjacentes.

O padrão vascular observado nas flores estaminadas e pistiladas das espécies de Eriocaulaceae estudadas é constante para a família, que apresenta todas as peças florais vascularizadas por um único feixe vascular reduzido, originado do cilindro vascular do eixo floral localizado na base do pedicelo.

Para Rapateaceae, em *Cephalostemon riedelianus*, a presença de mucilagem nas bractéolas pode estar associada à proteção das peças florais contra a herbivoria e contra a dessecação.

A ocorrência de compostos fenólicos nas diferentes peças florais deve estar associada com a proteção contra a herbivoria e com a atração de agentes polinizadores.

A ausência de nectários florais em *C. riedelianus* provavelmente está associada à evolução de diferentes síndromes de polinização que não utilizam o néctar como recompensa floral.

As anteras oblongas, poricidas e de cor amarela provavelmente desempenham papel importante na atração de agentes polinizadores, sendo nesse caso, o pólen utilizado como recompensa floral.

O padrão vascular observado nas flores de *C. riedelianus* assemelha-se àquele encontrado em outros representantes de Poales, em que a vascularização das peças florais é originada de um único cilindro vascular.