

## RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 07/03/2018.

---

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

---

**Desenvolvimento da antera e do grão de pólen em  
espécies de *Mapania* Aubl. (Mapanioideae,  
Cyperaceae)**

**FERNANDA PASSARINI LOPES**

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

**Março - 2016**

FERNANDA PASSARINI LOPES

Desenvolvimento da antera e do grão de pólen em espécies de  
*Mapania* Aubl. (Mapanioideae, Cyperaceae)

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

Orientadora: Profa. Dra. Alessandra Ike Coan

Coorientador: Prof. Dr. Marccus Vinícius da Silva Alves

Rio Claro  
2016

580      Lopes, Fernanda Passarini  
L864d      Desenvolvimento da antera e do grão de pólen em  
              espécies de *Mapania* Aubl. (Mapanioideae, Cyperaceae) /  
              Fernanda Passarini Lopes. - Rio Claro, 2016  
              47 f. : il., figs., tabs.

              Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,  
              Instituto de Biociências de Rio Claro  
              Orientadora: Alessandra Ike Coan  
              Coorientador: Marcus Vinícius da Silva Alves

              1. Botânica. 2. Hypolytraeae. 3. Microgametogênese. 4.  
              Microsporogênese. 5. Poales. 6. Pseudomônade. I. Título.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Rio Claro



**CERTIFICADO DE APROVAÇÃO**

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: Desenvolvimento da antera e do grão de pólen em espécies de *Mapania* Aubl. (Mapanioideae, Cyperaceae).

**AUTORA: FERNANDA PASSARINI LOPES**

**ORIENTADORA: ALESSANDRA IKE COAN**

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:

Profa. Dra. ALESSANDRA IKE COAN  
Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Profa. Dra. ADELITA APARECIDA SARTORI PAOLI  
Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Profa. Dra. ÉRIKA AMANO  
Departamento de Botânica / Setor de Ciências Biológicas / Universidade Federal do Paraná - Curitiba / PR

Rio Claro, 07 de março de 2016

Dedico este trabalho a Deus e a minha mãe Sonia.

## AGRADECIMENTOS

À CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pela Bolsa de Mestrado concedida.

Aos CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pela Bolsa e auxílio financeiro concedidos à minha orientadora (Processos 475212/2011-8, 306498/2012-0).

Aos meus orientadores, a professora doutora Alessandra Ike Coan e ao professor doutor Marccus Vinícius da Silva Alves pela oportunidade de realizar esse projeto, como também aos ensinamentos obtidos sob suas orientações.

Ao Departamento de Botânica do Instituto de Biociências de Rio Claro - UNESP pelo espaço e estrutura disponibilizados para realização desse projeto de pesquisa.

Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica do Departamento de Biologia do Instituto de Biociências de Rio Claro - UNESP pelo espaço e estrutura disponibilizados para realização do processamento dos materiais para as microscopias eletrônicas de varredura e de transmissão e pelo uso do microscópio eletrônico de varredura para captura de imagens.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica de Instituto de Biociências de Botucatu – UNESP e do Núcleo de Apoio à pesquisa em Microscopia Eletrônica aplicada à pesquisa Agropecuária da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da USP/Câmpus de Piracicaba pelo espaço e estrutura disponibilizados para o uso de seus microscópios eletrônicos de transmissão para captura de imagens.

Aos técnicos e aos responsáveis do Laboratório de Microscopia Eletrônica do Departamento de Biologia do Instituto de Biociências de Rio Claro – UNESP, do Centro de Microscopia Eletrônica de Instituto de Biociências de Botucatu – UNESP e do Núcleo de Apoio à pesquisa em Microscopia Eletrônica aplicada à pesquisa Agropecuária da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” da USP/Câmpus de Piracicaba pelo auxílio na preparação do material para a visualização nos microscópios eletrônicos de varredura e de transmissão e na captura das imagens.

Ao técnico, atualmente aposentado, do Departamento de Botânica, Ari Pesce, pelo preparo dos reagentes e pela ajuda no uso do fotomicroscópio para a captura de imagens.

Aos meus queridos colegas: Arthur, Paula, Elaine, Letícia, Giselle, Yuri, Blanca, Thales, Mariana e Kaire pelo convívio agradável no laboratório e pela ajuda na preparação de reagentes e pela ajuda no uso do fotomicroscópio para a captura de imagens.

**ÍNDICE**

	Página
1. RESUMO .....	1
2. ABSTRACT .....	2
3. INTRODUÇÃO GERAL.....	3
4. MATERIAL E MÉTODOS .....	10
4.1 Material Botânico .....	10
4.2 Metodologia .....	11
4.2.1 Microscopia de Luz (ML).....	12
4.2.2 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) .....	12
4.2.3 Microscopia Eletrônica de Transmissão (MET).....	13
5. RESULTADOS .....	14
5.1 Desenvolvimento da parede da antera .....	14
5.2 Microsporogênese .....	18
5.3 Microgametogênese .....	19
5.4 Desenvolvimento da parede da pseudomônade .....	23
6. DISCUSSÃO .....	30
6.1 Desenvolvimento da parede da antera .....	32
6.2 Microsporogênese .....	33
6.3 Microgametogênese .....	35
6.4 Desenvolvimento da parede da pseudomônade .....	37
7. CONSIDERAÇÕES FINAIS .....	41
8. REFERÊNCIAS .....	42



## 1. RESUMO

Pseudomônade é o pólen predominante de Cyperaceae, resultante da microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae, onde a tétrade de micrósporos se torna secundariamente reduzida a uma mônade funcional devido à degeneração de três de seus quatro núcleos. Este pólen, morfologicamente, tem formato cuneiforme com uma ou mais aberturas. Porém, em alguns gêneros de Hypolytrae (Mapanioideae), ocorre um outro tipo de pólen, de natureza ainda dúbia, chamado de pólen tipo-Mapania. Este pólen é esférico e monoporado e já foi considerado uma mônade. No presente estudo, três espécies de *Mapania* (Hypolytrae, Mapanioideae) foram estudadas, a fim de descrever o desenvolvimento de suas anteras e de seus grãos de pólen, em microscopias de luz e eletrônicas de varredura e de transmissão, e comparar os resultados aqui obtidos com aqueles já existentes na literatura para Cyperaceae. Nas três espécies estudadas, constatou-se a formação da pseudomônade, como resultado da microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae, assim como já descrita para as demais espécies da família. Durante a microgametogênese, observou-se o englobamento dos três núcleos não-funcionais, em degeneração, pela intina. A morfologia da pseudomônade está relacionada ao arranjo central nos microsporângios ao longo da microgametogênese. A formação da exina ocorre durante a microsporogênese, a partir da esporopolenina secretada pelo tapete secretor. Esses resultados da formação da pseudomônade em *Mapania* reforçam o caráter sinapomórfico de Cyperaceae dentre as Poales.

**Palavras-chave:** Hypolytrae, microgametogênese, microsporogênese, Poales, pseudomônade.

## 2. ABSTRACT

Pseudomonad is the predominant pollen in Cyperaceae resulting from simultaneous microsporogenesis of the Cyperaceae-type in which the microspore tetrad becomes secondarily reduced to a functional monad due to degeneration of three of its four nuclei. Morphologically, this pollen presents wedge-shape with one or more apertures. However, in some genera of Hypolytreae (Mapanioideae), there is another pollen type, of unknown nature, termed *Mapania*-type pollen. This pollen is spherical and monoporate and already was considered a monad. In the present study, three species of *Mapania* (Hypolytreae, Mananioideae) were studied in order to describe their anther and pollen grain development in light and both scanning and transmission electron microscopies, and compare the results obtained here with those already described in the literature for Cyperaceae. In all species studied, the pollen is a true pseudomonad as a result of simultaneous microsporogenesis of the Cyperaceae-type, as well as already described for other family taxa. During microgametogenesis, three non-functional nuclei, in degeneration, were involved by intine. Pseudomonad morphology was related to the central arrangement in the microsporangia through microgametogenesis. Exine formation occurred through microsporogenesis, from sporopollenin secreted by secretory tapetum. These results in *Mapania* reinforce the Cyperaceae sinapomorphic character in Poales.

**Keywords:** Hypolytreae, microgametogenesis, microsporogenesis, Poales, pseudomonad.

### 3. INTRODUÇÃO GERAL

Em angiospermas, as monocotiledôneas se destacam por ser um dos grupos mais diversos, morfologicamente variável e ecologicamente bem sucedidos, compreendendo cerca de 65.000 espécies (APG III 2009; Givnish et al. 2010; Stevens 2016) que estão distribuídas em oito clados: Acorales, Alismatales, Asparagales, commelinídeas, Dioscoreales, Liliales, Pandanales e Petrosaviales (Hertweck et al. 2015). Dentre eles, as commelinídeas se destacam por abrigar a maior ordem do grupo, Poales (Linder e Rudall 2005), assim como Arecales, Commelinales e Zingiberales e a família Dasypogonaceae Dumort., cuja posição ainda é incerta (Hertweck et al. 2015). As commelinídeas compartilham características como: paredes celulares com compostos fenólicos fluorescentes (Harris e Hartley 1980; Dahlgren et al. 1985; Chase et al. 1993; Stevens 2016) e endosperma amiláceo (Dahlgren et al. 1985; Linder e Kellogg 1995; Stevens 2016), além de características moleculares (Chase et al. 1993; Durvall et al. 1993; Givnish et al. 2010).

Dentre as commelinídeas, Poales compreende um terço do total de espécies de monocotiledôneas, correspondendo a 7% das angiospermas, e abriga espécies de importância econômica (Bouchenak-Khelladi et al. 2014). A ordem compreende 16 famílias, que, atualmente, estão distribuídas em cinco clados: bromeliídeo (Bromeliaceae Juss. e Typhaceae Juss.), ciperídeo (Cyperaceae Juss., Juncaceae Juss., Mayacaceae Kunth, Rapateaceae Dumort. e Thurniaceae Engl.), graminídeo (Ectociaceae D.F.Cutler & Airy Shaw, Flagellariaceae Dumort., Joinvilleaceae Tomlinson & A.C.Smith e Poaceae Barnhart), restiídeo (Anarthriaceae D.F.Cutler & Airy Shaw, Centrolepidaceae Endl. e Restionaceae R.Br) e xirídeo (Eriocaulaceae Martinov e Xyridaceae C.Agardh) (Bouchenak-Khelladi et al. 2014). De todos estes clados, o de menor suporte é o ciperídeo (Bouchenak-Khelladi et al. 2014).

Tradicionalmente, o clado ciperídeo compreendia apenas Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae e foi sustentado por várias semelhanças morfoanatômicas, como: o arranjo trístico das folhas, a presença de centrômeros difusos, a microsporogênese simultânea com meiose do tipo pós-reducional, os grãos de pólen dispersos da antera em tétrades trinucleadas, o desenvolvimento do embrião do tipo-Onagrad e a semente testal-tégmica (Dahlgren et al. 1985; Linder e Kellogg 1995; Simpson 1995; Goetghebeur 1998; Linder e Rudall 2005; Stevens 2016). Essas relações também foram historicamente sustentadas por estudos moleculares (Dahlgren et al. 1985; Linder e Kellogg 1995; Simpson 1995; Stevenson e Loconte 1995; Linder e Rudall 2005).

Dentre as ciperídeas, Cyperaceae destaca-se como a terceira maior família de monocotiledôneas (Simpson et al. 2003; Léveillé-Bourret et al. 2014), com mais de 5500 espécies (Muasya et al. 2009; Léveillé-Bourret et al. 2014), divididas em 109 gêneros (Muasya et al. 2009). Cyperaceae tem distribuição cosmopolita, com exceção da Antártida (Bruhl 1995; Goetghebeur 1998). No Brasil, a família possui cerca de 673 espécies divididas em 39 gêneros (Alves et al. 2016).

Cyperaceae é caracterizada por apresentar sua inflorescência muito reduzida e ramificada, dificultando sua interpretação (Dahlgren et al. 1985; Bruhl 1995; Richards et al. 2006). Historicamente, essa complexidade morfológica levou a diferentes sistemas de classificação, compreendendo de duas (Bruhl 1995) a quatro subfamílias (Koyama 1961; Goetghebeur 1998) com seis a 14 tribos (Koyama 1961; Bruhl 1995; Goetghebeur 1998).

A classificação atual baseia-se em dados morfológicos e moleculares combinados (Simpson et al. 2003, 2007; Muasya et al. 2009). Assim, a família encontra-se dividida em duas subfamílias: Mapanioideae C.B. Clarke e Cyperoideae Kostel. (Simpson et al. 2003, 2007; Muasya et al. 2009), com o total de 14 tribos.

Em todas as classificações existentes para Cyperaceae, os gêneros de Mapanioideae foram sempre inseridos na base do clado (Koyama 1961; Bruhl 1995; Goetghebeur 1998; Simpson et al. 2003, 2007; Muasya et al. 2009) e, portanto, Mapanioideae é considerada como irmã das demais Cyperaceae (Simpson et al. 2003, 2007; Muasya et al. 2009).

Na presente circunscrição, Mapanioideae é subdividida em duas tribos: Hypolytreae Nees e Chrysitricheae Nees (Simpson et al. 2003, 2007; Muasya et al. 2009). Os gêneros de Hypolytreae são distinguidos de acordo com o número de brácteas florais por espicóide (Simpson 1996). Eles são encontrados em pântanos, mangues e em florestas tropicais da África, América, Ásia e Oceania (Goetghebeur 1998) e caracterizados por possuir folhas grandes e pólen esférico, com uma única abertura e de parede espessa, que se arranja centralmente nos microsporângios (Erdtman 1952; Kirpes et al. 1996; Goetghebeur 1998; Simpson et al. 2003). Atualmente, Hypolytreae compreende os gêneros: *Diplasia* Rich., *Hypolytrum* Pers., *Mapania* Aubl., *Paramapania* Uittien, *Principina* Uittien e *Scirpodendron* Zipp. ex Kurz (senso Simpson et al. 2003).

Dentre as Hypolytreae, *Mapania* habita regiões tropicais, sendo encontrada no Leste e Sudeste Asiático, Oeste e Centro da África, Norte da América do Sul e Oceania (Simpson 1989, 1992; Goetghebeur 1998), na maioria das vezes, em áreas florestais (Simpson 1992; Goetghebeur 1998). O gênero apresenta cerca de 94 espécies (Plant List 2016), que estão divididas em cinco seções: *M.* sect. *Mapania* D.A.Simpson, *M.* sect. *Mapaniopsis* (C.B.Clarke) D.A.Simpson, *M.* sect. *Pandanophyllum* Benth. & Hook., *M.* sect. *Pycnocephala* C.B.Clarke e *M.* sect. *Thoracostachyum* Kurz, com base em características da inflorescência e do fruto (Simpson 1992, 1996). No Brasil, há sete espécies deste gênero: – *M. sylvatica* Aubl. (seção *Mapania*), *M. effusa* (C.B.Clarke) T.Koyama (seção *Mapaniopsis*), *M. tepuiana* (Steyerm.) T.Koyama (seção *Pandanophyllum*), *M. macrophylla* (Boeck.) H.Pfeiff., *M. maguireana* T.Koyama & Steyerm., *M. pycnocephala* (Benth.) Benth. e *M. pycnostachya*

(Benth.) T.Koyama (seção *Pycnocephala*) (Simpson 1992), que são encontradas na região Norte, nos estados do Amapá, Amazonas, Pará e Roraima, em florestas de igapó, de terra firme ou de várzea (Ribeiro et al. 1999; Alves et al. 2016).

A outra tribo de Mapanioideae, Chrysitricheae, abriga cinco gêneros (Simpson et al. 2003): *Capitularina* J.Kern, *Chorizandra* R.Br, *Chrysitrix* L., *Exocarya* Benth. e *Lepironia* Rich., que se distribuem em regiões úmidas a pantanosas e até em regiões semiáridas na África, Ásia e Oceania (Goetghebeur 1998). Estes gêneros compartilham órgãos vegetativos reduzidos e pólen cuneiforme, com uma única abertura e de parede espessa, que se arranja perifericamente nos microsporângios (Goetghebeur 1998; Simpson et al. 2003).

Essa diferença morfológica no pólen de representantes de Hypolytreae e Chrysitricheae tem levado a uma ampla discussão na família, uma vez que os representantes de Cyperoideae já estudados apresentam pólenes cuneiformes típicos, com uma a várias aberturas (Erdtman 1952; Kirpes et al. 1996; van Wichelen et al. 1999; Simpson et al. 2003; Nagels et al. 2009).

O pólen de Cyperaceae resulta de uma microsporogênese simultânea modificada denominada tipo-Cyperaceae (Simpson 1995). Nesta variação da microsporogênese, três dos quatro micrósporos formados após a meiose se degeneram e apenas o quarto é funcional e origina o pólen (Maheshwari 1950; Makde 1982; Dahlgren et al. 1985; Kirpes et al. 1996; Furness e Rudall 1999; van Wichelen et al. 1999). Assim, o pólen não é uma mônade típica, mas uma tétrade reduzida, denominada de pseudomônade (Carniel 1962).

A microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae foi descrita pela primeira vez por Elfving (1879) ao estudar o desenvolvimento dos grãos de pólen de *Heleocharis palustris* (= *Eleocharis palustris* R.Br.). Posteriormente, outros estudos ontogenéticos polínicos na família descreveram que a pseudomônade resultante deste processo geralmente apresenta formato cuneiforme com muitas aberturas (van Wichelen et al. 1999; Nagels et al. 2009).

Topograficamente, é na porção estreita da pseudomônade que os três núcleos não-funcionais migram para degenerar (Tanaka 1940, 1941; Makde 1982; Nijalingappa 1986; Makde e Bhuskute 1987; Furness e Rudall 1999), com exceção do gênero *Rhynchospora* (Cyperoideae), em que a degeneração ocorre na parte alargada da pseudomônade, próxima a sua abertura (Tanaka 1941; Coan et al. 2010; San Martin et al. 2013). Durante a degeneração, esses três núcleos são incorporados na parede da pseudomônade (Strandhede 1965; Padhye 1971; Dunbar 1973; Makde 1982; Dahlgren et al. 1985). As pseudomônades, quando maduras, possuem parede delgada e se arranjam perifericamente na cavidade dos microsporângios (Kirpes et al. 1996; van Wichelen et al. 1999; Simpson et al. 2003; Coan et al. 2010).

O processo de microgametogênese, no entanto, é semelhante àquele das demais angiospermas e a pseudomônade é liberada com três células: a célula vegetativa e duas células espermiáticas (Elfving 1879; Stout 1912; Tanaka 1940, 1941; Padhye e Moharir 1958; Carniel 1962; Strandhede 1965; Padhye et al. 1970; Padhye 1971; Nagaraj e Nijalingappa 1972; Dunbar 1973; Makde 1982; Nijalingappa 1986; Makde e Bhuskute 1987; Coan et al. 2010).

Dentre os táxons de Cyperaceae que apresentam pólen esféricos, para aqueles de Hypolytrae Nees (Mapanioideae) sugere-se que sejam grãos de pólen individuais (mônades) (Simpson et al. 2007), denominadas de pólen tipo-Mapania (van Wichelen et al. 1999; Simpson et al. 2003). Tal designação foi dada porque este tipo de pólen foi descrito pela primeira vez em *Mapania amplivaginata* K.Schum. e *M. humilis* F.-Vill. [= *M. cuspidata* (Miq.) Uittien] por Erdtman (1952). Essa denominação de pólen tipo-Mapania foi baseada quase que exclusivamente em estudos morfológicos, não levando em conta o estudo ontogenético existente (Nagaraj e Nijalingappa 1972). Baseando-se também em estudos morfológicos, os pólen dos gêneros de Chrysitricheae foram considerados pseudomônades

(van Wichelen et al. 1999; Simpson et al. 2003), sendo, posteriormente, confirmados ao estudar o pólen de *Capitularina* (Furness e Rudall 2011).

Em Hypolytreae, somente três gêneros, *Diplasia*, *Hypolytrum* e *Mapania*, apresentam estudos de ontogenia polínica (Nagaraj e Nijalingappa 1972; Simpson et al. 2003; Coan et al. 2010). No estudo polínico de *Diplasia* e *Mapania* (Simpson et al. 2003), utilizando-se técnicas de microscopia eletrônica de transmissão, observou-se apenas a microgametogênese. A microsporogênese não foi descrita devido à falta de material neste estágio de desenvolvimento para ambos os gêneros e, assim, Simpson et al. (2003) continuou a designar os respectivos pólenes de tipo-*Mapania*, mas, ressaltando a necessidade de novos estudos abordando todos os estágios de desenvolvimento do pólen para esses dois gêneros de modo a confirmar ou não a presença da microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae.

Nos dois estudos de ontogenia do pólen de espécies de *Hypolytrum* (Nagaraj e Nijalingappa 1972; Coan et al. 2010) foram empregadas técnicas para microscopia de luz, tendo sido descritas tanto a microsporogênese como a microgametogênese. Tanto o estudo de Nagaraj e Nijalingappa (1972) como o de Coan et al. (2010) constataram a ocorrência de microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae em *Hypolytrum*, com a formação de pseudomônade esférica apenas morfológicamente distinta dos demais representantes da família.



## 7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este é o primeiro estudo que abordou toda a ontogenia polínica em *Mapania*.

Os resultados encontrados aqui constataram que o pólen tipo-*Mapania*, na verdade, é uma pseudomônade, resultado da degeneração de três dos quatro núcleos, produtos da meiose, confirmando, assim, a presença da microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae.

Em relação à meiose, observou-se que a fase I é assíncronica entre os núcleos dos microsporócitos de um mesmo microsporângio em *M. pycnostachya*. Ainda na meiose, a fase II é assíncronica em todas as espécies estudadas de *Mapania*, pois cada um dos dois núcleos resultantes da meiose I passam por esta divisão, em tempos distintos.

Com o auxílio do microscópio eletrônico de transmissão pode-se observar a citocinese simultânea através de sulcamento centrípeto diferencial. Diferencial porque nem todos os quatro núcleos passam pela citocinese, originando, desta forma, uma tríade de micrósporos. Também pode-se observar o aparecimento de glóbulos de esporopolenina para a formação da parede, primeiramente, em apenas um dos sulcos que separava um micrósporo dos outros dois, identificando assim o micrósporo funcional e os dois micrósporos não-funcionais. Isso acabou sendo confirmado em seguida, com o aumento de volume do primeiro, que empurrou os outros dois para periferia da pseudomônade.

Com relação à microgametogênese, esta é semelhante aos demais estudos em Cyperaceae. Neste processo observou-se, também, os três núcleos não-funcionais sendo envolvidos pela intina, confirmando assim resultados prévios de outros estudos de Cyperaceae.

Por fim, a partir deste estudo há a perspectiva de produção de dois manuscritos que serão enviados para periódicos da área.

## 8. REFERÊNCIAS

- Ahokas H (1975) Male sterile mutants of barley. II. Cytochemistry of non-mutant and msg6cf microspores and pollen. *Hereditas* 81: 33-46.
- Ahokas H (1976) Evidence of a pollen esterase capable of hydrolyzing sporopollenin. *Experientia* 32(2): 175-177.
- Alves M, Araújo AC, Hefler SM, Trevisan R, Silveira GH, Luz CL (2016) Cyperaceae. Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB35112>. Acesso em 19 Janeiro 2016.
- APG III (2009) An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 161: 105-121.
- Bhandari NN (1984) The microsporangium. In: Johri BM (ed.) *Embryology of Angiosperms*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, pp. 53-121.
- Bouchenak-Khelladi Y, Muasya M, Linder HP (2014) A revised evolutionary of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 175: 4-16.
- Brown RC, Lemmon BE (1992) Pollen development in orchids 4. Cytoskeleton and ultrastructure of the unequal pollen mitosis in *Phalaenopsis*. *Protoplasma* 167: 183-192.
- Brown RC, Lemmon BE (2000) The cytoskeleton and polarization during pollen development in *Carex blanda* (Cyperaceae). *American Journal of Botany* 87(1): 1-11.
- Bruhl J (1995) Sedge genera of the world: relationships and a new classification. *Australian Systematic Botany* 8: 125-315.
- Carniel K (1962) Beiträge zur entwicklungsgeschichte des sporogenen gewebes der Gramineen und Cyperaceen. II. Cyperaceae. *Österreichische botanische Zeitschrift* 109(1): 81-95.
- Charzýnska M, Lenart N (1989) Pollen grain of barley (*Hordeum vulgare* L.) – pattern of development. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 58(3): 313-320.
- Chase MW, Soltis DE, Olmstead RG, Morgan D, Les DH, Mishler BD, Durvall MR, Price RA, Hills HG, Qiu Y-L, Kron KA, Rettig JH, Conti E, Palmer JD, Manhart JR, Systma KJ, Michaels HJ, Kress WJ, Karol KG, Clark WD, Hedrén M, Gaut BS, Jansen RK, Kim K-J, Wimpee CF, Smith JF, Furnier GR, Strauss SH, Xiang Q-Y, Plunkett GM, Soltis PS, Swensen SM, Williams SE, Gadek PA, Quinn CJ, Eguiarte LE, Golenberg E, Learn Jr GH, Graham SW, Barret SCH, Dayanandan S, Albert VA (1993) Phylogenetics of seed plants:

- an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene *rbcL*. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 529-580.
- Coan AI, Alves MV, Scatena VL (2010) Evidence of pseudomonad pollen formation in *Hypolytrum* (Mapanioideae, Cyperaceae). *Australian Journal of Botany* 58: 663-672.
- Dahlgren RMT, Clifford HT, Yeo PF (1985) The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy. Springer, Berlin.
- Dopchiz LP, Poggio L (1999) Meiosis and pollen grain development in *Isolepis cernua f. cernua* (Cyperaceae). *Caryologia* 52(3-4): 197-201.
- Dunbar A (1973) Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (Cyperaceae). I. Ultrastructure and ontogeny. *Botaniska Notiser* 126(2): 197-254.
- Durvall MR, Clegg MT, Chase MW, Clark WD, Kress WJ, Hills HG, Eguiarte LE, Smith JF, Gaut BS, Zimmer EA, Learn Jr GH (1993) Phylogenetic hypotheses for the monocotyledons constructed from *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80: 607-619.
- Elfving F (1879) Studien über die pollenkörner der Angiospermen. *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften* 13: 1-28.
- Erdtman G (1952) Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms (An introduction to Palynology). Almqvist and Wiksell, Stockholm, pp. 141-142.
- Fægri K, Iversen J (1989) Textbook of pollen analysis. NJ Blackburn Press, Caldwell.
- Feder N, O'Brien TP (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55: 123-142.
- Furness CA, Rudall PJ (1999) Microsporogenesis in monocotyledons. *Annals of Botany* 84: 475-499.
- Furness CA, Rudall PJ (2011) Selective microspore abortion correlated with aneuploidy: an indication of meiotic drive. *Sexual Plant Reproduction* 24: 1-8.
- Givnish TJ, Ames M, McNeal JR, McKain MR, Steele PR, dePamphilis CW, Graham SW, Pires JC, Stevenson DW, Zomlefer WB, Briggs BG, Durvall MR, Moore MJ, Heaney JM, Soltis DE, Soltis PS, Thiele K, Leebens-Mack JH (2010) Assembling the tree of the Monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 584-616.
- Goetghebeur P (1998) Cyperaceae. In: Kubitzki K (ed.) The families and genera of vascular plants. IV. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Springer, Berlin, pp. 141-190.

- Halbritter H, Weber M, Hess M (2010) Unique aperture stratification in *Carex* (Cyperaceae) pollen. *Grana* 49: 1-11.
- Harris PJ, Hartley RD (1980) Phenolic constituents of the cell walls of monocotyledons. *Biochemical Systematics and Ecology* 8: 153-160.
- Hertweck KL, Kinney MS, Stuart SA, Maurin O, Mathews S, Chase MW, Gondolfo MA, Pires JC (2015) Phylogenetics, divergence times and diversification from three genomic partitions in monocots. *Botanical Journal of the Linnean Society* 178: 375-393.
- Heslop-Harrison J (1968) Pollen wall development. *Science* 161: 230-237.
- Heslop-Harrison J (1971) The pollen wall: structure and development. In: Heslop-Harrison J (ed.) *Pollen: Development and physiology*, Butterworth, London, pp. 75-98.
- Hesse M (1980) Entwicklungsgeschichte und ultrastruktur von pollenkitt und exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Angiospermensippen der Alismataceae, Liliaceae, Juncaceae, Cyperaceae, Poaceae und Araceae. *Plant Systematics and Evolution* 134: 229-267.
- Horisberger M, Rosset J, Bauer H (1975) Colloidal gold granules as markers for cell surface receptors in the scanning electron microscope. *Experientia* 31: 1147-1149.
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Kirpes CC, Lynn LG, Lersten NR (1996) Systematic significance of pollen arrangement in microsporangia of Poaceae and Cyperaceae: review and observation on representative taxa. *American Journal of Botany* 83(12): 1609-1622.
- Knox RB (1984) The pollen grain. In: Johri BM (ed.) *Embryology of Angiosperms*, Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg, pp. 197-271.
- Koyama T (1961) Classification of the family Cyperaceae (1). *Journal of Faculty of Science, University of Tokyo* 8(3): 37-148.
- Léveillé-Bourret E, Gilmour CN, Starr JR, Naczi RFC, Spalink D, Sytsma KJ (2014) Searching for the sister to sedge (*Carex*): resolving relationships in the Cariceae-Dulichieae-Scirpeae clade (Cyperaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 176(1): 1-21.
- Linder HP, Kellogg EA (1995) Phylogenetic patterns in the Commelinid clade. In: Rudall PJ, Cribb PJ, Cutler DF, Humphries CJ (eds) *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 473-496.
- Linder HP, Rudall PJ (2005) Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36: 107-124.

- Maheshwari P (1950) An introduction to the embryology of angiosperms. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Makde KH (1982) Pollen development in the Cyperaceae. *Journal of the Indian Botanical Society* 61: 242-249.
- Makde KH, Bhuskute SM (1987) Embryology of *Kyllinga monocephala* (Cyperaceae) and its systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 156: 143-150.
- Manning JLC, Linder HP (1990) Cladistic analysis of patterns of endothelial thickenings in the Poales/Restionales. *American Journal of Botany* 77(2): 196-201.
- Meltsov V, Poska A, Saar M (2008) Pollen size in Carex: The effect of different chemical treatments and mounting media. *Grana* 47: 220-233.
- Muasya AM, Simpson DA, Verboom GA, Goetghebeur P, Naczi RFC, Chase MW, Smets E (2009) Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: Current progress and future prospects. *Botanical Revision* 75: 2-21.
- Muasya AM, Musili PM, Vrijdaghs A (2010) *Kyllinga mbitheana* (Cyperaceae) – Description, floral ontogeny and pollen micromorphology of a new species from Kenya. *Journal of East African Natural History Society* 99(1): 65-75.
- Nagaraj M, Nijalingappa BHM (1972) Sporogeneses and development of gametophytes in *Hypolytrum latifolium* L.C. Rich. *Current Science* 41(7): 260-261.
- Nagels A, Muasya AM, Huysmans S, Vrijdaghs A, Smets E, Vinckier S (2009) Palynological diversity and major evolutionary trends in Cyperaceae. *Plant Systematics and Evolution* 277: 117-142.
- Nakamura AT, Longhi-Wagner HM, Scatena VL (2010) Anther and pollen development in some species of Poaceae (Poales). *Brazilian Journal of Biology* 70(2): 351-360.
- Nijalingappa BHM (1986) Embryology of *Scleria foliosa* (Cyperaceae). *Plant Systematics and Evolution* 152: 219-231.
- Pacini E (2010) Relationships between tapetum, loculus, and pollen during development. *International Journal of Plant Sciences* 171(1): 1-11.
- Pacini E, Franchi GG, Hesse M (1985) The tapetum: Its form, function, and possible phylogeny in Embryophyta. *Plant Systematics and Evolution* 149: 155-185.
- Padhye MD (1971) Studies in Cyperaceae. III. Life history of *Kyllinga brevifolia* Rottb. with a brief discussion on systematic position of *Kyllinga*. *Botanical Gazette* 132(3): 172-179.
- Padhye MD, Moharir SK (1958) Studies in embryology of *Cyperus tegetum* Roxb. *Indian Academy of Sciences, Proceedings*, B 48: 89-95.

- Padhye MD, Chaube SN, Iyer AV (1970) Studies in Cyperaceae – VIII. Gametophytes and fertilization in two members of Cyperaceae. *Journal of the Indian Botanical Society* 49: 86-92.
- Pignotti L, Mariotti LP (2004) Micromorphology of *Scirpus* (Cyperaceae) and related genera in South-west Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* 145: 45-58.
- Plant list. The Plant List of The Royal Botanic Gardens Kew and Missouri Botanical Garden (2016) World checklist of selected plant genus and species. Disponível em <http://www.theplantlist.org/>. Acesso em 19 Janeiro 2016.
- Reynolds ES (1963) The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *The Journal of Cell Biology* 17: 208-212.
- Ribeiro JELS, Hopkins MJG, Vicentini A, Sothers CA, Costa MAS, Brito JM, Souza MAD, Martins LHP, Lohmann LG, Assunção PACL, Pereira EC, Silva CF, Mesquita MR, Procópio LC (1999) Flora da Reserva Ducke – Guia de identificação das plantas vasculares de uma floresta de terra-firme na Amazônia Central. INPA, Manaus.
- Richards JH, Bruhl JJ, Wilson KL (2006) Flower or spikelet? Understanding the morphology and development of reproductive structures in *Exocarya* (Cyperaceae, Mapanioideae, Chrysitricheae). *American Journal of Botany* 93(9): 1241-1250.
- San Martin JAB, Andrade CGTJ, Mastroberti AA, Mariarth JEA, Vanzela ALL (2013) Asymmetric cytokinesis guide the development of pseudomonads in *Rhynchospora pubera* (Cyperaceae). *Cell Biology International* 37: 203-212.
- Simpson DA (1989) Some interesting geographical disjunctions in *Mapania* sect. *Mapania* (Cyperaceae). *Kew Bulletin* 44(1): 139-142.
- Simpson DA (1992) A revision of the genus *Mapania*. Royal Botanic Gardens, Kew.
- Simpson DA (1995) Relationships within Juncales. In: Rudall PJ, Cribb PJ, Cutler DF, Humphries CJ (eds) *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 497-509.
- Simpson DA (1996) New taxa and combinations in *Mapania* (Cyperaceae) from South America. *Kew Bulletin* 51(4): 730-740.
- Simpson DA, Furness CA, Hodkinson TR, Muasya AM, Chase MW (2003) Phylogenetic relationships in Cyperaceae subfamily Mapanioideae inferred from pollen and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* 90: 1071-1086.
- Simpson DA, Muasya AM, Alves MV, Bruhl JJ, Dhooge S, Chase MW, Furness CA, Ghamkhar K, Goetghebeur P, Hodkinson TR, Marchant AD, Reznicek AA, Nieuwborg R,

- Roalson EH, Smets E, Starr JR, Thomas WW, Wilson KL, Zhang X (2007) Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data – a new rbcL analysis. *Aliso* 23: 72-83.
- Smith SY, Collinson ME, Simpson DA, Rudall PJ, Marone F, Stampanoni M (2009) Elucidating the affinities and habitat of ancient widespread Cyperaceae: *Volkeria messelensis* gen. et sp. nov., a fossil mapanioid sedge from the Eocene of Europe. *American Journal of Botany* 98(8): 1506-1518.
- Stevens PF (2016) Angiosperms Phylogeny Website. Version 12, July 2012. Disponível em <http://www.mobot.org/MOBOT/research/apweb/>. Acesso em 19 Janeiro 2016.
- Stevenson DW, Loconte H (1995) Cladistic analysis of monocot families. In: Rudall PJ, Cribb PJ, Cutler DF, Humphries CJ (eds) *Monocotyledons: systematics and evolution*. Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 543-578.
- Stout AB (1912) The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aqualitis*. *Archiv für Experimentelle Zellforschung* 9: 114-138.
- Strandhede S-O (1965) Chromosome studies in *Eleocharis*, subser. *palustres*. II. Pollen mitosis with special reference to some strains with 15 chromosomes, and formation of secondarily unreduced pollen grains. *Hereditas* 53(26): 374-388.
- Tanaka N (1940) Chromosome Studies in Cyperaceae, VI. Pollen development and additional evidence for the compound chromosome in *Scirpus lacustris* L. *Cytologia* 10: 348-362.
- Tanaka N (1941) Chromosome Studies in Cyperaceae, XII. Pollen development in five genera, with special reference to *Rhynchospora*. *The Botanical Magazine (Tokyo)* 55(650): 55-65.
- van Wichelen J, Camelbeke K, Chaerle P, Goetghebeur P, Huysmans S (1999) Comparison of different treatments for LM and SEM studies and systematic value of pollen grains in Cyperaceae. *Grana* 38: 50-58.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Smets E, Muasya M (2006) The floral scales in *Hellmuthia* (Cyperaceae, Cyperoideae) and *Paramapania* (Cyperaceae, Mapanioideae): An ontogenetic study. *Annals of Botany* 98: 619-630.
- Watson ML (1958) Staining of tissue sections for electron microscopy with heavy metals. *The Journal Biophysical and Biochemical Cytology* 4: 475-478.
- Wronska-Pilarek D, Janyszek M, Jagodzinski AM (2010) Pollen morphology of selected Central European species from subgenera *Vignea* and *Carex* (*Carex*, Cyperaceae) and its relation to taxonomy. *Botanical Journal of the Linnean Society* 164: 422-439.
- Zavada MS (1983) Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of aperture and wall structures. *The Botanical Review* 49(4): 352-353.