

# RESSALVA

Atendendo solicitação da  
autora, o texto completo desta tese  
será disponibilizado somente a partir  
de 30/08/2022.

---

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

---

**EMBRIOGÊNESE E DESENVOLVIMENTO PÓS-SEMINAL DE XYRIDACEAE E  
MAYACACEAE E ANATOMIA FLORAL DE *Xyris*, COM ÊNFASE NA  
EVOLUÇÃO DE CARACTERES**

**KAIRE DE OLIVEIRA NARDI**

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

**RIO CLARO/SP  
Agosto - 2018**

**KAIRE DE OLIVEIRA NARDI**

**EMBRIOGÊNESE E DESENVOLVIMENTO PÓS-SEMINAL DE XYRIDACEAE E  
MAYACACEAE E ANATOMIA FLORAL DE *Xyris*, COM ÊNFASE NA EVOLUÇÃO  
DE CARACTERES**

**Orientadora:** Profa. Dra. Aline Oriani

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

Rio Claro – SP

2018

581.4 Nardi, Kaire de Oliveira  
N223e      Embriogênese e desenvolvimento pós-seminal de  
Xyridaceae e Mayacaceae e anatomia floral de Xyris, com  
ênfase na evolução de caracteres / Kaire de Oliveira Nardi. -  
Rio Claro, 2018  
105 f. : il., figs., gráfs., tabs.

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista,  
Instituto de Biociências de Rio Claro  
Orientadora: Aline Oriani

1. Anatomia vegetal. 2. Embrião. 3. Gineceu. 4.  
Opérculo. 5. Placentação. 6. Plântula. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: Embriogênese e desenvolvimento pós-seminal <sup>em</sup> Xyridaceae e Mayacaceae e Anatomia floral de Xyris, com ênfase na evolução de caractereres

AUTORA: KAIRE DE OLIVEIRA NARDI

ORIENTADORA: ALINE ORIANI MAGANHATO

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

*Aline Oriani*

Profa. Dra. ALINE ORIANI MAGANHATO

Pós Doutoranda do Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

*Vera Lucia Scatena*

Profa. Dra. VERA LUCIA SCATENA

Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

*Simone de Pádua Teixeira*

Profa. Dra. SIMONE DE PÁDUA TEIXEIRA

Departamento de Ciências Farmacêuticas / FACULDADE DE CIÊNCIAS FARMACÊUTICAS DE RIBEIRÃO PRETO

*Juliana Lischka Sampaio Mayer*

Profa. Dra. JULIANA LISCHKA SAMPAIO MAYER

Depto de Biologia Vegetal / UNICAMP

*Shirley Martins Silva*

Profa. Dra. SHIRLEY MARTINS SILVA

CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS / UNIVERSIDADE ESTADUAL DO OESTE DO PARANÁ

Rio Claro, 30 de agosto de 2018

**ERRATA:**

Onde se lê: Embriogênese e desenvolvimento pós-seminal em Xyridaceae e Mayacaceae e Anatomia floral de Xyris, com ênfase na evolução de caractereres.

Leia-se: Embriogênese e desenvolvimento pós-seminal de Xyridaceae e Mayacaceae e anatomia floral de Xyris, com ênfase na evolução de caracteres.



*Dedico este trabalho aos meus pais, e a minha avó (in memoriam)*

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista - Câmpus de Rio Claro pela infraestrutura disponibilizada para o desenvolvimento desta Tese.

Agradeço às agências de fomento que possibilitaram a realização deste trabalho: ao CNPQ (160640/2014-8), pela bolsa de doutorado concedida por meio do Programa de Pós-Graduação, bem como à CAPES/PDSE (88881.132211/2016-01) pela bolsa de doutorado sanduíche.

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal), aos professores e funcionários do Departamento de Botânica, em especial à Profa. Dra. Alessandra Ike Coan, que coordenou o PPG durante a maior parte do desenvolvimento desta Tese e atuou como parecerista dos relatórios anuais, e às funcionárias Celinha Hebling (Departamento de Botânica) e Ivana Brandt (Seção de Pós-Graduação) pela solicitude.

Em especial, agradeço à minha orientadora, Aline Oriani pelos valiosos ensinamentos, por compartilhar o conhecimento e me incentivar a buscar sempre mais, por me ajudar a perseverar e nunca desistir, pelo apoio, paciência e carinho. Enfim, obrigada por me orientar não apenas quanto pesquisadora, mas também quanto ser humano. Foram quase 7 anos de muitas alegrias. Agradeço as minhas ex-orientadoras também, Daniela Guimarães Simão e Vera Lucia Scatena pela orientação durante a graduação e mestrado e por estarem sempre torcendo por mim. I would like to thank Dr. Lisa Campbell for the internship opportunity and for kindly providing some species of *Xyris*. I also thank the New York Botanical Garden for the infrastructure provided. Agradeço a Cinara, Suzana e Pedro por toda ajuda nos EUA.

Agradeço aos meus amigos em especial ao Kleber, por ter me ajudado a acompanhar parte do desenvolvimento pós-secundário no período em que eu estava no sanduíche; ao Luís e Augusto por me ajudarem nas análises estatísticas e filogenéticas, respectivamente; a Blanca, Mariana, Paula, Ana Angélica, Mara, Fernanda, Gisele, Letícia, Arthur e Naiara, pela troca de ensinamentos e convivência no laboratório e ao Diego, que esteve ao meu lado nos meses finais de doutorado me apoiando. Muito obrigada a minha família, pelo amor, carinho, apoio, compreensão e por me apoiarem em todas as minhas decisões. Dedico-lhes esta etapa de minha vida.

*“Agradeço todas as dificuldades que enfrentei; não fosse por elas, eu não teria saído do lugar. As facilidades nos impedem de caminhar. Mesmo as críticas nos auxiliam muito”.*

(Chico Xavier)

## RESUMO

Xyridaceae e Mayacaceae são famílias relacionadas, incluídas na ordem Poales. Xyridaceae é grupo-irmão de Eriocaulaceae e ambas as famílias formam o clado xyrídeo. Já Mayacaceae tem posição filogenética instável, emergindo ora no clado xyrídeo, ora no clado cyperídeo. Este trabalho teve como objetivo estudar comparativamente a embriogênese e o desenvolvimento pós-seminal em Xyridaceae e Mayacaceae, buscando contribuir com o entendimento sobre as relações interfamiliares e sobre a evolução de caracteres do embrião e da plântula em Poales. Somando-se a isso, estudou-se o desenvolvimento e a anatomia floral em *Xyris* para elucidar a evolução do gineceu no gênero, que é dividido em três seções com base nas características do ovário como número de lóculos e tipo de placentação. Embriogênese do tipo Asterado, embrião diferenciado e formação de suspensor são condições ancestrais em Poales. Embriogênese do tipo Asterado é compartilhada por Xyridaceae e Eriocaulaceae, enquanto que o tipo Onagrado encontrado em Mayacaceae aproxima essa família das cyperídeas. Além disso, confirmamos que as sementes de Mayacaceae não são operculadas, uma característica há tempos questionada e apontada como provável sinapomorfia do clado xyrídeo. O cotilédone compacto é o estado de caráter ancestral e mais comum em Poales, a partir do qual os outros tipos de cotilédone derivaram, como hipofilo cotiledonar laminar em *Xyris* e coleóptilo em Mayacaceae. O coleóptilo é outra característica compartilhada por Mayacaceae e Cyperaceae, dando suporte ao posicionamento de Mayacaceae no clado cyperídeo. A respeito do gineceu em Xyridaceae, a placentação axilar é o estado de caráter ancestral na família, tendo derivado para a condição parietal intrusiva na subfamília Abolbodoideae. Em *Xyris* (Xyridoideae), a placentação axilar é a condição ancestral, a partir da qual derivou a placentação parietal na seção *Xyris* e a placentação central-livre e basal na seção *Nematopus*, pela redução e esterilização da zona sinascidiada e alongamento da zona simplicada ao longo da evolução do gênero.

**Palavras-chave:** coleóptilo; cotilédone compacto; embrião; evolução de caracteres; gineceu; hipofilo cotiledonar laminar; opérculo; placentação; plântula; semente.

## ABSTRACT

Xyridaceae and Mayacaceae are related families, which are included in the Poales. Xyridaceae is sister-group of Eriocaulaceae and both families form the xyrid clade. Mayacaceae has an unstable phylogenetic position, emerging either in the xyrid clade, or in the cyperid clade. This study aimed to analyze the embryogenesis and post-seminal development of Xyridaceae and Mayacaceae in a comparative approach to better understand the interfamilial relationships and the evolution of some embryo and seedling traits within Poales. The floral development and anatomy were also analyzed in *Xyris* to elucidate the evolution of gynoecium in the genus, which is divided into three sections based on ovary traits such as number of locules and type of placentation. Embryo development of the Asterad-type, differentiated embryo and formation of suspensor are ancestral conditions in Poales. Xyridaceae and Eriocaulaceae share the embryogenesis of Asterad-type, whereas the embryogenesis of Onagrad-type links Mayacaceae to the cyperid families. In addition, our results confirm that the seeds of Mayacaceae are non-operculate, a trait that has been questioned and pointed out as a probable synapomorphy of the xyrid clade. Compact cotyledon is the ancestral condition and a common character state within Poales, from which blade-like hypophyll and coleoptile have derived in *Xyris* and in Mayacaceae, respectively. Coleoptile is another feature shared by Mayacaceae and Cyperaceae, and it may also support the positioning of Mayacaceae in the cyperid clade. Regarding the gynoecium in Xyridaceae, axile placentation is the most likely state at the base of the family, from which intrusive-parietal placentation has derived in the Abolbodoideae. The axile placentation is the ancestral condition in *Xyris* and shift to parietal placentation in *Xyris* sect. *Xyris*, and to free-central or basal placentation in *Xyris* sect. *Nematopus* by shortening and sterilization of the synascidiate zone and elongation of the fertile symplicate zone during the evolution of the genus.

**Key-words:** coleoptile; compact cotyledon; embryo; character evolution; gynoecium; blade-like hypophyll; operculum; placentation; seed; seedling.

## SUMÁRIO

|                                                                                                                            |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| INTRODUÇÃO GERAL .....                                                                                                     | 08  |
| Referências bibliográficas .....                                                                                           | 20  |
| <br>CAPÍTULO 1 Embryogenesis in Xyridaceae and Mayacaceae and evolution of embryological characters in Poales .....        | 25  |
| Abstract .....                                                                                                             | 26  |
| Introduction .....                                                                                                         | 27  |
| Material and methods .....                                                                                                 | 29  |
| Results .....                                                                                                              | 31  |
| Discussion .....                                                                                                           | 36  |
| References .....                                                                                                           | 41  |
| Illustrations .....                                                                                                        | 48  |
| Table .....                                                                                                                | 63  |
| <br>CAPÍTULO 2 Germinação, desenvolvimento pós-seminal e evolução do cotilédone em <i>Xyris</i> (Xyridaceae, Poales) ..... | 64  |
| Resumo .....                                                                                                               | 65  |
| Introdução .....                                                                                                           | 66  |
| Material e métodos .....                                                                                                   | 69  |
| Resultados .....                                                                                                           | 72  |
| Discussão .....                                                                                                            | 75  |
| Conclusões .....                                                                                                           | 83  |
| Referências .....                                                                                                          | 84  |
| Ilustrações .....                                                                                                          | 89  |
| Tabela .....                                                                                                               | 109 |

|                                                                                                                                             |         |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|---------|
| CAPÍTULO 3 Desenvolvimento pós-seminal em Mayacaceae: as sementes de <i>Mayaca</i> são operculadas e o cotilédone é do tipo compacto? ..... | 110     |
| Resumo .....                                                                                                                                | 111     |
| Introdução .....                                                                                                                            | 112     |
| Material e métodos .....                                                                                                                    | 115     |
| Resultados .....                                                                                                                            | 119     |
| Discussão .....                                                                                                                             | 122     |
| Conclusões .....                                                                                                                            | 128     |
| Referências .....                                                                                                                           | 130     |
| Ilustrações .....                                                                                                                           | 136     |
| Tabela .....                                                                                                                                | 149     |
| Material suplementar .....                                                                                                                  | 150     |
| <br>CAPÍTULO 4 Inferences on the gynoecium evolution in <i>Xyris</i> (Xyridaceae) based on floral anatomy and development .....             | <br>152 |
| Abstract .....                                                                                                                              | 153     |
| Introduction .....                                                                                                                          | 154     |
| Material and methods .....                                                                                                                  | 157     |
| Results .....                                                                                                                               | 158     |
| Discussion .....                                                                                                                            | 163     |
| References .....                                                                                                                            | 167     |
| Illustrations .....                                                                                                                         | 170     |
| Table .....                                                                                                                                 | 195     |
| <br>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....                                                                                                               | <br>196 |

## INTRODUÇÃO GERAL

### *Famílias estudadas*

Xyridaceae compreende cerca de 430 espécies, agrupadas em duas subfamílias: Abolbodoideae, que inclui os gêneros *Abolboda* Bonpl. (23 spp.), *Achlyphila* Maguire & Wurdack (1 sp.), *Aratitiyopea* Steyerm. & P.E. Berry (1 sp.) e *Orectanthe* Maguire (2 spp.), ocorrentes no norte da América do Sul, sendo os três últimos restritos ao Planalto das Guianas (KRAL, 1992, 1998; CAMPBELL, 2005; STEVENS, 2018), e Xyridoideae, que inclui *Xyris* (ca. 400 spp.), de distribuição pantropical. Os representantes de Xyridaceae são adaptados a uma variedade de habitats, geralmente oligotróficos e sazonalmente úmidos, como savanas, pântanos e afloramentos rochosos, como campos rupestres (KRAL, 1998; CAMPBELL, 2005) (**Fig. 1A-B**).

As Xyridaceae são ervas perenes ou anuais; apresentam caule com entrenós geralmente curtos, com folhas de filotaxia dística ou espiralada; bainha foliar aberta e lâmina achatada ou cilíndrica (**Fig. 1C-D**). A partir do caule desenvolvem-se os escapos, que portam inflorescências racemosas, alongadas (*Xyris* e *Abolboda*) ou globosas (*Orectanthe*, *Achlyphila* e *Aratitiyopea*). As flores são trímeras, pentacíclicas, heteroclamídeas, com sépalas livres a concrescidas, sendo as sépalas latero-adaxiais carenadas; as pétalas podem ser livres ou fundidas e são amarelas em *Xyris* (**Fig. 1E**) e *Orectanthe*, vermelhas em *Aratitiyopea*, alvas em *Achlyphila* e alvas ou azuis a arroxeadas em *Abolboda*. Os estames são epipétalos, sendo o verticilo externo ausente, ou reduzido a estaminódios (*Xyris* e *Abolboda*); as anteras são bitecas, tetrasporangiadas, com deiscência rimosa. O gineceu é tricarpelar, com ovário súpero, e o fruto é do tipo cápsula loculicida, com sementes pequenas, castanhas, numerosas, arredondadas, exceto em *Orectanthe*, que apresenta sementes maiores, achatadas e aladas (KRAL, 1992, 1998; WANDERLEY, 1992, 2011).

As subfamílias Abolbodoideae e Xyridoideae são bastante distintas morfológica e anatomicamente (KRAL, 1992, 1998). As flores de Xyridoideae diferem das de Abolbodoideae pela simetria actinomorfa, corola dialipétala, pelo estilete tripartido e sem apêndices e pelos óvulos ortótropos (KRAL, 1998, 1992; ORIANI; SCATENA, 2012). Do ponto de vista embriológico, Xyridoideae difere por apresentar envoltório seminal formando por endotégmen, endotesta e exotesta, desenvolvimento da parede da antera do tipo reduzido, tapete secretor, uniestratificado, e grãos de pólen elípticos, sulcados, com exina reticulada (RUDALL; SAJO, 1999; CAMPBELL, 2004, 2012). Em Abolbodoideae os óvulos são

anátropos, o envoltório seminal é formado por endotégmen, exotégmen, endotesta e exotesta, o desenvolvimento da parede da antera é do tipo monocotiledôneo, o tapete é plasmodial, multiestratificado, e os grãos de pólen são esféricos, inaperturados, com exina espiculada ou clavada (CAMPBELL, 2012; ORIANI; SCATENA, 2014, 2015, 2017).

O primeiro estudo taxonômico de Xyridaceae no Brasil foi realizado por Seubert (1855), seguido pelos trabalhos de Malme (1896, 1898, 1901, 1912, 1913a, b, 1929) e Smith & Downs (1968). Maguire publicou trabalhos referentes às espécies ocorrentes no Planalto das Guianas (MAGUIRE, 1958; MAGUIRE; WURDACK, 1960; MAGUIRE; SMITH, 1964), enquanto Kral contribuiu para o conhecimento acerca das espécies ocorrentes em todo o norte da América do Sul. Kral também colaborou com Smith (KRAL; SMITH, 1980, 1982a, b) e Wanderley (KRAL; WANDERLEY, 1988a, b, 1992, 1995), sendo que esta última autora vem publicando continuamente trabalhos sobre a taxonomia da família (WANDERLEY, 2003, 2010, 2011; SILVA; WANDERLEY, 2013; MOTA; WANDERLEY, 2013, 2014).

Com relação à *Xyris*, a maior concentração de espécies ocorre no norte da América do Sul, sendo reconhecidos dois centros de diversidade, um na Cadeia do Espinhaço de Minas Gerais e da Bahia e o outro nos tepuis da Venezuela (WANDERLEY, 2011). Essas espécies habitam ambientes abertos como os do Cerrado, incluindo a vegetação dos campos rupestres, ou bordas de matas na Mata Atlântica. Algumas espécies estão presentes nas campinaranas da Floresta Amazônica e na vegetação dos campos sulinos (WANDERLEY, 2011).

As espécies de *Xyris* são divididas em três seções, com base nas características do ovário, como o número de lóculos e o tipo de placentação. Essas seções são: *Xyris* Endl. (ca. 140 espécies, com distribuição pantropical), com ovário unilocular e placentação parietal; *Nematopus* Seub. (ca. 250 espécies, com distribuição neotropical), com ovário unilocular e placentação central-livre ou basal; e *Pomatoxyris* Endl. (22 espécies restritas à Austrália), com ovário trilocular e placentação axilar (DOUST; CONN, 1994).

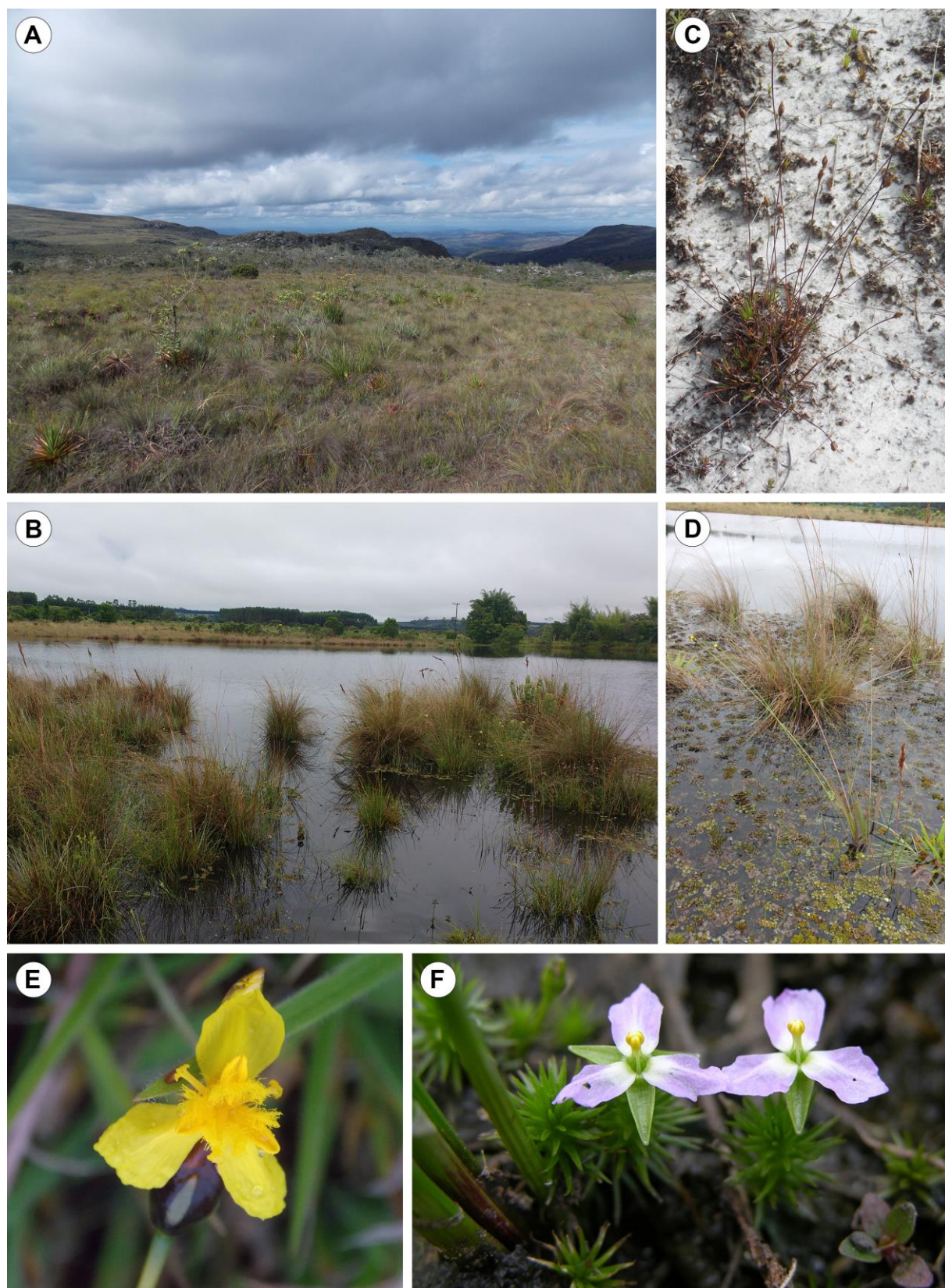
Em estudo filogenético de Xyridaceae baseado em dados mitocondriais (*cox3* e *orf25*) e plastidiais (*matK*, *ndhF* e *rbcL*), tanto o gênero *Xyris* como as suas três seções emergem como monofiléticos, com alto suporte filogenético (MOTA, 2014) (**Fig. 2**). Além disso, as espécies da seção *Nematopus* emergem formando sete clados, que foram denominados de clados A, B, C, D, E e F (MOTA, 2014). A seção australiana *Pomatoxyris* aparece como a primeira linhagem divergente do gênero, como grupo-irmão das demais espécies de *Xyris* incluídas nas seções *Xyris* e *Nematopus* (MOTA, 2014). No entanto, para obter uma filogenia mais completa e robusta de *Xyris*, marcadores moleculares adicionais e uma amostragem taxonômica mais abrangente, incluindo espécies da África, Ásia, Austrália e do Planalto das

Guianas são essenciais (MOTA, 2014).

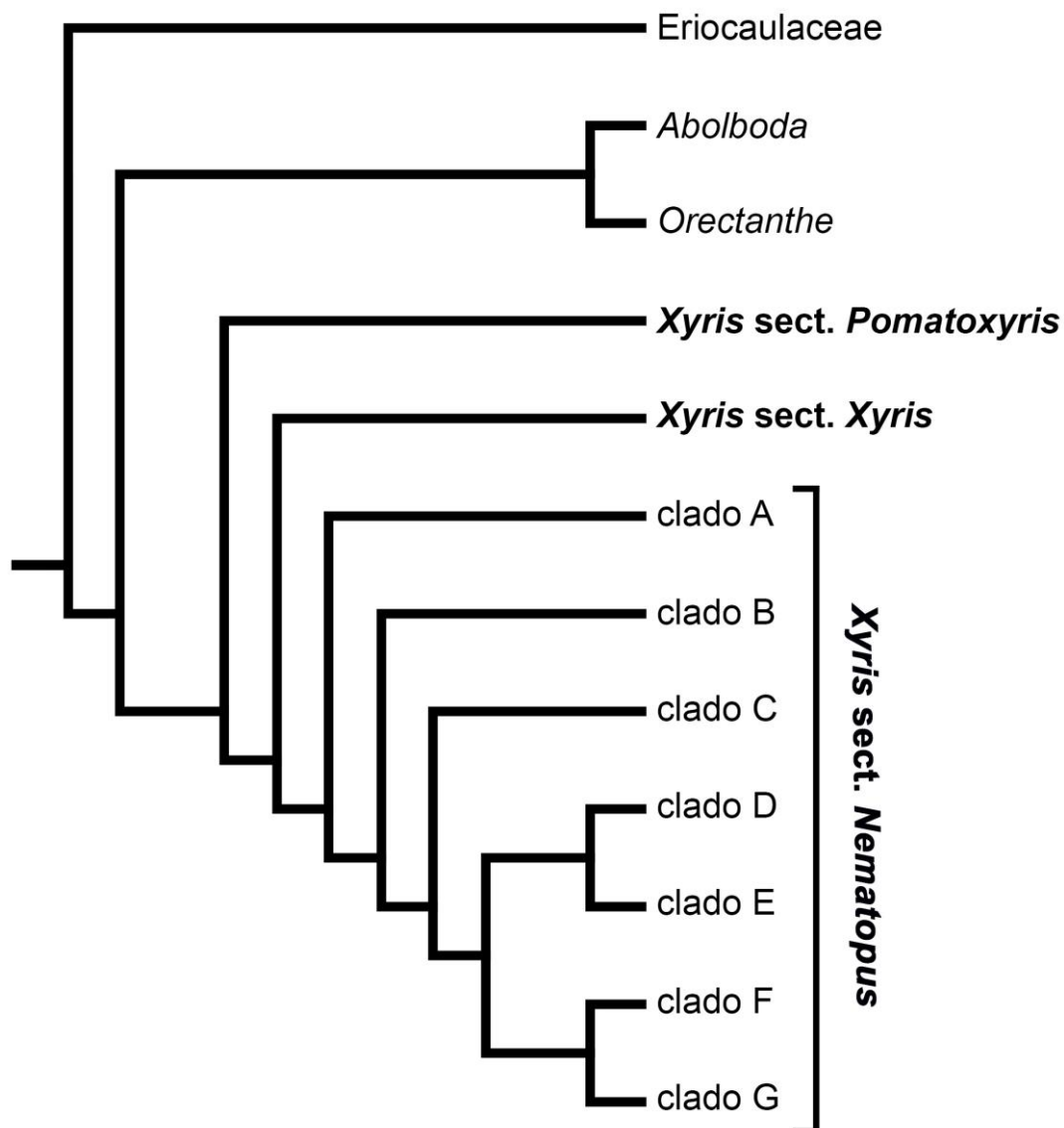
A família Mayacaceae inclui apenas um gênero, *Mayaca* Aubl., com 4-10 espécies de distribuição neotropical (STEVENSON, 1998). As espécies de Mayacaceae distribuem-se de modo disjunto pelas Américas e África, sendo que a maioria delas concentra-se na América do Sul, enquanto que somente *Mayaca baumii* Gürke é encontrada no continente africano (STEVENSON, 1998). No Brasil, ocorrem quatro espécies, sendo *M. fluviatilis* Aubl. e *M. sellowiana* Kunth as espécies mais bem distribuídas, ocorrendo em todas as cinco regiões do país (MONTEIRO; CARVALHO, 2014).

Os representantes de Mayacaceae são ervas perenes ou anuais, aquáticas ou anfíbias; apresentam caule curto ou alongado, ereto quando emerso ou rastejante, com canais aeríferos e raízes adventícias em um único ponto ou por toda extensão do caule. As folhas são espiraladas, simples, sésseis, uninervadas e filiformes. As flores são isoladas, ou organizadas em inflorescências terminais com duas a três flores, trímeras, pentacíclicas, actinomorfas, dialissépalas, dialipétalas, de coloração branca ou róseo-arroxeadas (Fig. 1F). Os três estames são alternos às pétalas, apresentando filetes livres, anteras basifixas, tetrasporangiadas a bisporangiadas, com deiscência poricida. O ovário é súpero, tricarpetal, unilocular, com óvulos ortótopos, placentação parietal e estilete terminal alongado. O fruto é capsular, trivalvar, e as sementes são ovóides ou globosas e escorbiculadas (STEVENSON, 1998; CARVALHO, 2007).

Aublet (1775) descreveu o gênero *Mayaca* a partir da espécie *Mayaca fluviatilis* Aubl. A partir daí outras espécies e gêneros relacionados foram descritos até Kunth (1841) reconhecer Mayacaceae como uma família monogenérica, com quatro espécies. No entanto, mesmo com o reconhecimento da família, essas espécies foram posteriormente incluídas em outras famílias como Xyridaceae (GRISEBACH, 1866; VAN TIEGHEM, 1898) e Commelinaceae (HUTCHINSON, 1934). A primeira revisão taxonômica de Mayacaceae, realizada por Lourteig (1952), estabeleceu a família, compreendendo quatro espécies: *Mayaca fluviatilis*, *M. sellowiana*, *M. baumii* e *M. longipes* Mart. ex Seub. De acordo com Venturelli e Bouman (1986), vários caracteres embriológicos embasam o reconhecimento de Mayacaceae como uma família. Mais recentemente, Carvalho (2007) também realizou a revisão taxonômica de Mayacaceae, resgatando as mesmas quatro espécies reconhecidas por Lourteig (1952), diferenciando-as principalmente pelo número de esporângios e pelo comprimento dos poros das anteras. A delimitação e o reconhecimento das espécies na fase vegetativa são dificultados pela heterofilia, uma vez que os indivíduos anfíbios produzem diferentes tipos de folhas acima e abaixo da água (WELLS; PIGLIUCCI, 2000).



**Figura 1.** Hábitat, hábito e morfologia de *Xyris* (Xyridaceae) e *Mayaca* (Mayacaceae). A. Campos rupestres da Serra do Cipó - MG. B. Áreas de campos úmidos (cerrado) em Itirapina – SP. C. Hábito de *Xyris* sp. D. Hábito de *Xyris macrocephala*. E. Inflorescência de *Xyris trachyphylla*., com uma flor em antese. F. Flores em antese de *Mayaca fluviatilis*.



**Figura 2.** Árvore de máxima verossimilhança obtida pela combinação de sequências mitocondriais (*cox3* e *orf25*) e plastidiais (*matK*, *ndhF* e *rbcL*), mostrando o posicionamento dos gêneros de Xyridaceae e seções de *Xyris*. Extraída de Mota (2014).

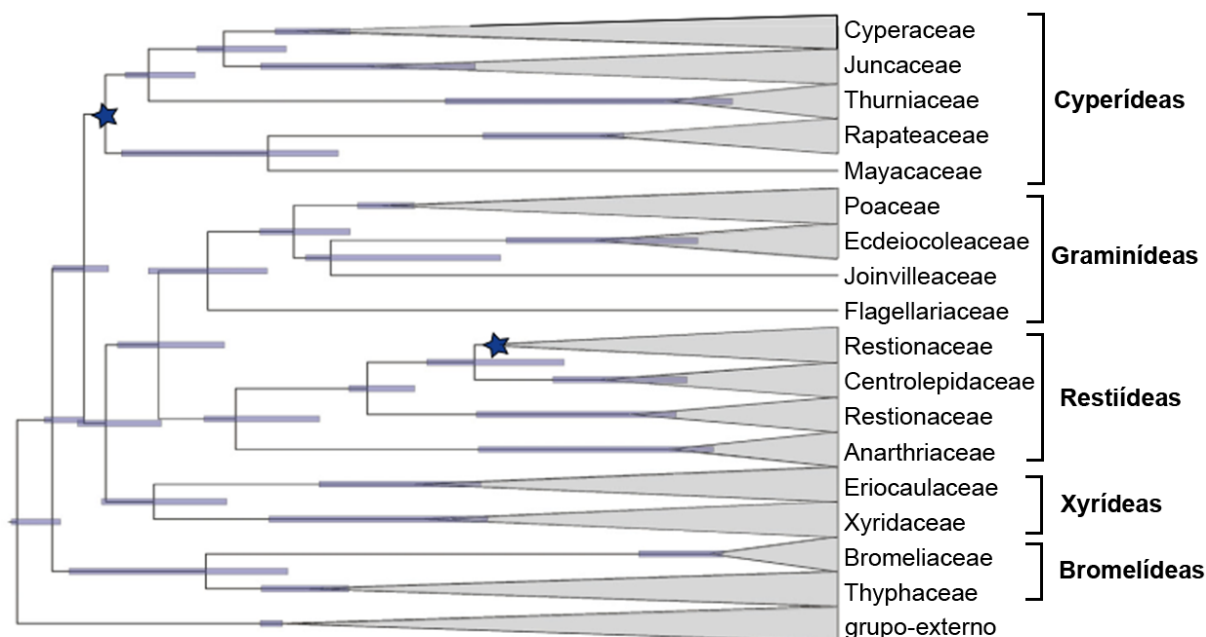
#### *Posição filogenética de Xyridaceae e Mayacaceae*

Xyridaceae e Mayacaceae estão inseridas em Poales, ordem que compreende cerca de um terço das monocotiledôneas (LINDER; RUDALL, 2005). As 16 famílias dessa ordem formam cinco clados: bromelídeo (Typhaceae e Bromeliaceae), xyrídeo (Xyridaceae e Eriocaulaceae), restiídeo (Anarthriaceae, Restionaceae e Centrolepidaceae), graminídeo (Flagellariaceae, Joinvilleaceae, Ecdeiocoleaceae e Poaceae) e cyperídeo (Mayacaceae, Rapateaceae, Thurniaceae, Juncaceae e Cyperaceae) (BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2014) (**Fig. 3**).

A posição filogenética de Mayacaceae é bastante instável, enquanto Xyridaceae e Eriocaulaceae quase sempre aparecem como grupos-irmãos (GIVNISH et al., 1999, 2005, 2006; CHASE et al., 2000, 2006; BREMER, 2002; BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2014). No entanto, Xyridaceae apresenta problemas no entendimento das relações infrafamiliares (CAMPBELL et al., 2009) e nem sempre emerge como monofilética.

Em análise filogenética de Poales baseada em dados morfológicos e plastidiais (*rbcL* e *atpA*), *Orectanthe* aparece como grupo-irmão de *Abolboda* e ambos os gêneros formam um clado que é grupo-irmão do clado composto por *Xyris*, Eriocaulaceae e Mayacaceae (MICHELANGELI et al., 2003). Em análise filogenética baseada apenas em dados plastidiais (*rbcL* e *atpA*) e que inclui quatro dos cinco gêneros de Xyridaceae, *Abolboda*, *Aratitiyopea* e *Orectanthe* formam um clado que é grupo-irmão de Eriocaulaceae, enquanto *Xyris* aparece como grupo-irmão de Mayacaceae (DAVIS et al., 2004).

Já a análise filogenética mais recente e abrangente de Poales, baseada em dados plastidiais (*rbcL* e *ndhF*), resgatou Xyridaceae como monofilética (BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2014). Essa análise incluiu quatro dos cinco gêneros da família (exceto *Achlyphila*), os quais apareceram agrupados em dois clados, um deles incluindo as espécies de *Xyris* e o outro as espécies dos demais gêneros (BOUCHENAK-KHELLADI et al., 2014, comunicação pessoal). Já Mayacaceae, nas diferentes análises filogenéticas de Poales, aparece incluída no clado das xyrídeas, juntamente com Eriocaulaceae e Xyridaceae (GIVNISH et al., 1999, 2005, 2006); como grupo-irmão do clado das cyperídeas (Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae) (CHASE et al., 2000; CHRISTIN et al., 2008), ou do clado formado pelas cyperídeas, mais Eriocaulaceae-Xyridaceae (GIVNISH et al., 2005, 2006; CHASE et al., 2006), ou ainda como grupo-irmão de Eriocaulaceae (GIVNISH et al., 2010). Na análise de Bouckenak-Khelladi et al. (2014), Mayacaceae emerge no clado cyperídeo, juntamente com Rapateaceae, Thurniaceae, Juncaceae e Cyperaceae, porém com baixo suporte filogenético, enquanto que o clado xyrídeo emerge com alto suporte, formado apenas por Xyridaceae e Eriocaulaceae. Assim, estudos anatômicos e de desenvolvimento mostram-se importantes, pois permitem identificar homologias que possam dar suporte ao posicionamento filogenético dessas famílias.



**Figura 3.** Árvore de credibilidade máxima obtida por análise Bayesiana MCMC (Monte Carlo Markov chain) a partir de sequências plastidiais (*rbcL* e *ndhF*), mostrando o posicionamento das famílias dentro dos clados de Poales. As estrelas indicam baixo suporte filogenético (<0.9). Extraída de Bouchenak-Khelladi et al. (2014).

#### *Embriogênese e desenvolvimento pós-seminal de Xyridaceae e Mayacaceae*

Algumas características embriológicas são compartilhadas por Xyridaceae, Mayacaceae e Eriocaulaceae, como óvulos bitegmentados e tenuinucelados, sementes com hipóstase taninífera, endosperma amilífero e embriões indiferenciados, campanulados (VENTURELLI; BOUMAN, 1986; SCATENA; BOUMAN, 2001; COAN et al., 2010; ORIANI; SCATENA, 2014, 2017; NARDI et al., 2015). Todos esses trabalhos citados descrevem o desenvolvimento do óvulo e das sementes, mas não incluem a embriogênese.

Estudos abordando a embriogênese e o desenvolvimento pós-seminal em Xyridaceae e Mayacaceae ainda são escassos. O embrião maduro e algumas fases iniciais de seu desenvolvimento foram descritos em dez espécies de *Xyris* (WEINZIEHER, 1914; RUDALL; SAJO, 1999; NARDI et al., 2015), em quatro espécies de *Abolboda* (CARLQUIST, 1960; ORIANI; SCATENA, 2014) e em uma espécie de *Orectanthe* (CARLQUIST, 1960). Todas as fases do desenvolvimento do embrião foram analisadas apenas em *Xyris pauciflora* e em *Mayaca fluviatilis* (GOVINDAPPA, 1955; VENTURELLI; BOUMAN, 1986, respectivamente). Esses estudos mostram que a embriogênese é do tipo Onagrado em Mayacaceae e do tipo Asterado em Xyridaceae, assim como em Eriocaulaceae

(RAMASWAMY; AREKAL, 1982). No entanto, esses trabalhos deixam dúvidas quanto às divisões celulares que ocorrem no início da embriogênese, que podem ser regulares ou irregulares, quanto à formação e a presença ou não do suspensor no embrião maduro, e não descrevem a variação do tipo de embriogênese. Além disso, em Xyridaceae, observam-se diferenças na orientação das divisões celulares, as quais conferem sutis variações no formato do embrião, e a presença de estruturas semelhantes à coleoriza no embrião (CARLQUIST, 1960; ORIANI; SCATENA, 2014; NARDI et al., 2015) que carecem de investigação.

O desenvolvimento pós-seminal foi estudado, sob o ponto de vista morfológico, em *Xyris longiscapa*, *X. platystachia*, *X. nubigena* (KRAUS et al., 1994) e *X. natalensis* (TILLICH, 2007). Nas quatro espécies estudadas parte do cotilédone fica retida no interior da semente no início da germinação com a função de absorver nutrientes do endosperma (KRAUS et al., 1994; TILLICH, 2007). A plântula de *Xyris* apresenta inicialmente uma estrutura tubular, com um disco ou colar de tricomas ou rizoides na sua porção distal, e dessa estrutura tubular se originam a raiz primária e as primeiras folhas (KRAUS et al., 1994; TILLICH, 2007). Segundo Tillich (2007), que realizou estudo comparativo do desenvolvimento pós-seminal em vários representantes de Poales, a estrutura da plântula fornece caracteres úteis para delimitar famílias e gêneros dentro da ordem. Em Xyridaceae, por exemplo, *Orectanthe* diferencia-se de *Xyris* pelas plântulas apresentarem cotilédone compacto, enquanto que este último gênero apresenta hipofilo cotiledonar laminar (TILLICH, 2007).

Em Mayacaceae, o estudo do desenvolvimento pós-seminal foi realizado apenas em *Mayaca fluviatilis* por Tillich (2007), que descreveu o cotilédone como do tipo compacto e reduzido à sua parte haustorial, que fica retida dentro da semente. Diante dessas variações e do valor taxonômico já reconhecido dos caracteres da plântula, estudos de desenvolvimento pós-seminal abordando também os aspectos anatômicos das plântulas em um número maior de espécies dessas famílias mostram-se relevantes, permitindo comparações e inferências evolutivas.

#### *Tipos de cotilédone em Poales e seus aspectos evolutivos*

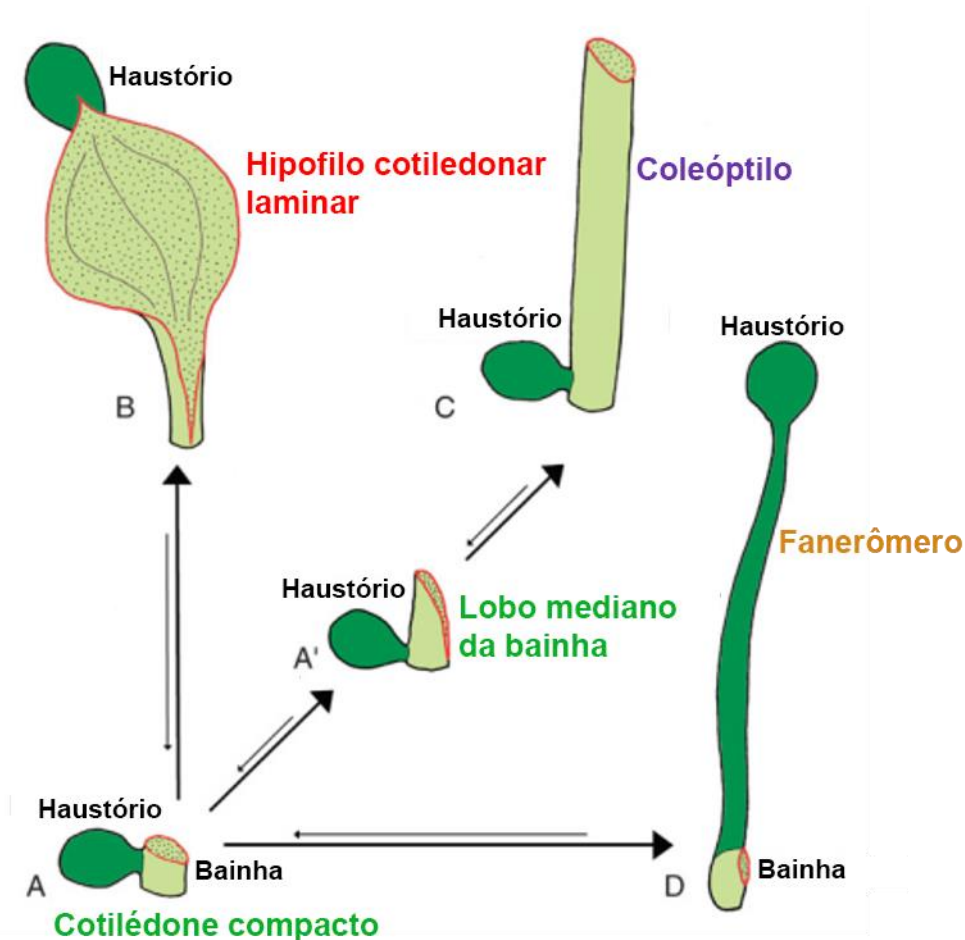
O cotilédone possui origem embrionária e apresenta uma região denominada hipofilo, que é a parte basal (proximal) do cotilédone, e outra região denominada hiperfilo, que é a parte apical (distal) (TILLICH, 2007). Essas partes do cotilédone podem apresentar diferentes morfologias e funções, resultando nos diferentes tipos de cotilédone, que são: compacto

(apresentando bainha reduzida ou lobo mediano da bainha desenvolvido), hipofilo cotiledonar laminar, coleóptilo e fanerômero. Esses diferentes tipos foram apontados por Tillich (2007) como estados de caráter com valor taxonômico em Poales, podendo ser utilizados para realizar inferências a respeito das relações entre as famílias da ordem.

O **cotilédone compacto** é constituído pelo hiperfilo haustorial e pelo hipofilo com uma pequena bainha cotiledonar. Essa bainha reduzida, que corresponde a parte apical do hipofilo, teria se desenvolvido ao longo da evolução, formando o lobo mediano da bainha que envolve os primórdios foliares. O hipofilo também pode ser expandido formando uma estrutura de assimilação semelhante a uma lâmina, denominada **hipofilo cotiledonar laminar**; ou se diferenciar no **coleóptilo**, uma estrutura tubular produzida pela atividade meristemática do tecido marginal da bainha cotiledonar, e que por meio desse processo de crescimento a margem foliar cotiledonar é elevada e forma uma abertura distal no coleóptilo de onde as primeiras folhas emergem a partir do epicótilo. Já o **fanerômero** compreende a parte proximal do hiperfilo cotiledonar que eleva a semente bem acima da superfície do solo, sendo, nesse caso, o primeiro órgão de assimilação da plântula (TILLICH, 2007).

Por meio de estudo comparativo da morfologia de plântulas das famílias de Poales e de análise de reconstrução do estado de caráter ancestral, Tillich (2007) hipotetizou que o cotilédone compacto seria a condição ancestral da ordem, a partir da qual todos os outros tipos teriam derivado, ou pelo alongamento do hipofilo, como observado no hipofilo cotiledonar laminar e no coleóptilo, ou pelo alongamento do hiperfilo, como observado no fanerômero (**Fig. 4**).

Cotilédone do tipo compacto está presente em Xyridaceae (*Xyris* e *Orectanthe*) e Mayacaceae e, dentre as Poales, ocorre também em Bromeliaceae, Rapateaceae, Restionaceae, Flagellariaceae e Ecdeicoleaceae. Já o hipofilo cotiledonar laminar ocorre em *Xyris* (Xyridaceae) e em Bromeliaceae. Cyperaceae, Restionaceae, Joinvilleaceae, Ecdeicoleaceae e Poaceae apresentam coleóptilo; e Typhaceae, Thurniaceae, Juncaceae, Restionaceae, Cetrolepidaceae e Anarthriaceae possuem fanerômero (TILLICH, 2007).



**Figura 4.** Evolução dos tipos de cotilédones em Poales. Cotilédone compacto como provável ancestral, a partir do qual derivaram o cotilédone compacto com o lobo mediano da bainha desenvolvido, o coleóptilo, o hipofilo cotiledonar laminar e o fanerômero. Extraído de Tillich (2007).

### Opérculo

Uma característica da semente que aproxima Xyridaceae de Eriocaulaceae é a presença de opérculo (NARDI et al., 2015; ORIANI; SCATENA, 2014). Estudos anatômicos com representantes de Poales indicam que essa estrutura é exclusiva dessas duas famílias dentro da ordem (SCATENA; BOUMAN, 2001; COAN et al., 2010; ORIANI; SCATENA, 2014; NARDI et al., 2015), podendo representar uma sinapomorfia do clado xyrídeo. Em Xyridaceae, a ontogenia do opérculo foi estudada apenas recentemente em representantes de *Xyris* (NARDI et al., 2015) e de *Abolboda* (ORIANI; SCATENA, 2014), tendo origem a partir dos tegumentos interno e externo do óvulo, enquanto que em Eriocaulaceae tem origem apenas do tegumento interno (SCATENA; BOUMAN 2001; COAN et al., 2010). Acredita-se que o opérculo se rompe pelo crescimento do eixo embrionário em um processo passivo

durante a germinação da semente (COAN et al., 2010), no entanto, não foi realizado nenhum estudo abordando sua funcionalidade nessas famílias.

Em Mayacaceae, a ocorrência de opérculo nas sementes ainda é discutida. Sua presença foi relatada por Hamann (1961) e, embora Venturelli & Bouman (1986) afirmem que as sementes de *Mayaca fluviatilis* não apresentam opérculo, suas ilustrações mostram a formação de uma estrutura diferenciada na região micropilar da semente, que se forma a partir dos tegumentos interno e externo do óvulo, fechando a micrópila. Assim, estudos anatômicos com representantes de Mayacaceae são necessários a fim de determinar a presença ou não dessa estrutura na semente e suas prováveis funções.

#### *Anatomia floral de Xyridaceae*

Com relação à anatomia floral de Xyridaceae, o primeiro trabalho realizado envolveu *Xyris asperula* Mart., *X. filifolia* Alb. Nilsson, *X. hymenachne* Mart., *X. macrocephala* Vahl., *X. paradisiaca* Wanderley, *X. seubertii* Alb. Nilsson e *X. veruina* Malme e teve enfoque na vascularização (SAJO et al., 1997). As autoras mostraram que todas as espécies estudadas apresentam o mesmo padrão de vascularização, com a formação de um complexo vascular central e três complexos periféricos no receptáculo da flor, dos quais divergem os traços de todas as peças florais. Sajo et al. (1997) também mostraram que os traços dos estaminódios são associados aos traços laterais das pétalas e, a partir disso, hipotetizaram que, no processo de especialização floral, estaminódios reverteram à condição petalar e se incorporaram à corola, contribuindo para o surgimento de gamopetalia em Abolbodoideae.

Além disso, foi estudada a anatomia e o desenvolvimento floral de *Xyris grandis* Ridl. (REMIZOWA et al., 2012), com ênfase no perianto, indicando que cada sépala recebe apenas um feixe vascular do estelo e que cada pétala recebe três feixes vasculares, condição oposta à observada na maioria das monocotiledôneas. Com relação ao gineceu, Remizowa et al. (2012) relataram a ocorrência de uma zona sinascidiada estéril reduzida e uma zona simplicada fértil, salientando que uma atenção maior deve ser dada à estrutura do ovário nas espécies de *Xyris*, dada sua importância para a classificação infragenérica.

Um estudo mais recente abordou comparativamente a anatomia floral de espécies de *Xyris*, *Abolboda* e *Orectanthe*, mostrando que o padrão de vascularização das flores difere entre os gêneros e que em todas as espécies com estaminódios, os traços dos estaminódios estão associados aos traços laterais das pétalas (SAJO et al., 2017), corroborando a hipótese de Sajo et al. (1997). Este estudo também mostrou que apesar de Xyridaceae ser grupo-irmão

de Eriocaulaceae, os apêndices do estilete não são homólogos, mas provavelmente evoluíram independentemente nessas duas famílias. Em todos os estudos acima citados nenhum enfoque foi dado à estrutura do gineceu, seu desenvolvimento e tipos de placentação, o que difere entre os gêneros da família e também dentro de *Xyris*, caracterizando suas seções. Enquanto espécies de Abolbodoideae apresentam placentação parietal intrusiva (CARLQUIST, 1960; ORIANI; SCATENA, 2012), em *Xyris*, como já relatado, a placentação varia de axilar (*Xyris* sect. *Pomatoxyris*), parietal (*Xyris* sect. *Xyris*) a central-livre ou basal (*Xyris* sect. *Nematopus*) (DOUST; CONN, 1994). Assim, considerando a diversidade morfológica do gineceu em *Xyris* e seu valor taxonômico, estudos de anatomia e desenvolvimento floral são pertinentes, pois permitirão identificar as vias ontogenéticas responsáveis por sua variação dentro do gênero.

Assim, diante das lacunas de informações referentes à embriogênese e ao desenvolvimento pós-seminal em Xyridaceae e Mayacaceae e à anatomia e desenvolvimento floral em *Xyris* (Xyridaceae), e considerando a importância desses dados para o entendimento da evolução do grupo, essa tese foi escrita e dividida em quatro capítulos: o primeiro deles sobre a embriogênese em Xyridaceae e Mayacaceae e a evolução de caracteres embriológicos em Poales; o segundo sobre germinação, desenvolvimento pós-seminal e evolução dos tipos de cotilédone em *Xyris* (Xyridaceae); o terceiro sobre o desenvolvimento pós-seminal em Mayacaceae, investigando a presença ou não do opérculo e evolução dos tipos de cotilédone em Poales; e o quarto sobre anatomia e desenvolvimento floral em *Xyris* (Xyridaceae), com ênfase na evolução do gineceu.

## Referências bibliográficas

- AUBLET, F. Histoires des plantes de la Guiane Française. Paris: Paris, 1775.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; MUAYA, A. M.; LINDER, H. P. A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. Botanical Journal of the Linnean Society, v. 175, p. 4-16, 2014.
- BREMER, K. Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). Evolution, v. 56, p. 1374-1387, 2002.
- CAMPBELL, L. M. Anatomy and systematics of Xyridaceae, with special reference to *Aratitiyopea* Steyerm. & P.E. Berry. Tese de Doutorado - City University of New York, New York, 2004.
- CAMPBELL, L. M. Contributions towards a monograph of Xyridaceae: a revised nomenclature of *Abolboda*. Harvard Papers in Botany, v. 10, p. 137-145, 2005.
- CAMPBELL, L. M. Pollen morphology of Xyridaceae (Poales) and its systematic potential. Botanical Review, v. 78, p. 428-439, 2012.
- CAMPBELL, L. M.; WANDERLEY, M. G. L.; OLIVEIRA, G. Xyridaceae. Neotropikey: interactive key to the flowering plants of the Neotropics. Royal Botanic Gardens, Kew. Disponível em:  
<<http://www.kew.org/science/tropamerica/neotropikey.htm>>. Acesso em: 28 mar. 2009.
- CARLQUIST, S. Anatomy of Guayana Xyridaceae: *Abolboda*, *Orectanthe* and *Achlyphila*. Memoirs of the New York Botanical Garden, v. 10, p. 65-117, 1960.
- CARVALHO, M. L. S. Estudos taxonômicos em Mayacaceae Kunth. Dissertação de Mestrado - Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2007.
- CHASE, M. W.; FAY, M. F.; DEVEY, D. S.; MAURIN, O.; RONSTED, N.; DAVIES, T. J.; PILLON, Y.; PETERSEN, G.; SEBERG, O.; TAMURA, M. N.; ASMUSSEN, C. B.; HILU, K.; BORSCH, T.; DAVIS, J. I.; STEVENSON, D. W.; PIRES, J.C.; GIVNISH, T. J.; SYTSMA, K. J.; MCPHERSON, M. A.; GRAHAM, S. W.; RAI, H. S. Multigene analyses of monocot relationships: a summary. Aliso, v. 23, p. 62-74, 2006.
- 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. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. In: Wilson KL, Morrison DA (Eds). Monocots: systematics and evolution. Melbourne: CSIRO, 3-16. 2000.
- CHRISTIN P. A.; BESNARD G.; SAMARITANI E.; DUVALL M. R.; HODKINSON T. R.; SAVOLAINEN V.; SALAMIN N. Oligocene CO<sub>2</sub> decline promoted C<sub>4</sub> photosynthesis in rasses. Current Biology, v. 18, p. 37-43, 2008.
- COAN, A. I.; STÜTZEL, T.; SCATENA, V. L. Comparative embryology and taxonomic considerations in Eriocaulaceae (Poales). Feddes Repertorium, v. 121, p. 268-284, 2010.
- DAVIS, J. I.; STEVENSON, D. W.; PETERSEN, G.; SEBERG, O.; CAMPBELL, L. M.; FREUDENSTEIN, J. V.; GOLDMAN, D. H. A phylogeny of the monocots, as inferred from *rbcL* and *atpA* sequence variation, and a comparison of methods for calculating jackknife and bootstrap values. Systematic Botany, v. 29, p. 467-510, 2004.
- DOUST, A. N.; CONN, B. J. *Xyris* L. section *Xyris* (Xyridaceae) in Australia. Australian Systematic Botany, v. 7, p. 455-484, 1994.

- GIVNISH, T. J.; EVANS, T. M.; PIRES, J. C.; SYTSMA, K. J. Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data. Molecular Phylogenetics and Evolution, v. 12, p. 360-385, 1999.
- GIVNISH, T. J.; PIRES, J. C.; GRAHAM, S. W.; MCPHERSON, M. A.; PRINCE, L. M.; PATTERSON, T. B.; RAI, H. S.; ROALSON, E. H.; EVANS, T. M.; HAHN, W. J.; MILLAM, K. C.; MEEROW, A. W.; MOLVRAY, M.; KORES, P. J.; O'BRIEN, H. E.; HALL, J. C.; KRESS, W. J.; SYTSMA, K. J. Repeated evolution of net venation and fleshy fruits among monocots in shaded habitats confirms a priori predictions: evidence from an *ndhF* phylogeny. Proceedings of the Royal Society B, v. 272, p. 1481-1490, 2005.
- GIVNISH, T. J.; PIRES, J. C.; GRAHAM, S. W.; MCPHERSON, M. A.; PRINCE, L. M.; PATTERSON, T. B.; RAI, H. S.; ROALSON, E. H.; EVANS, T. M.; HAHN, W. J.; MILLAM, K. C.; MEEROW, A. W.; MOLVRAY, M.; KORES, P. J.; O'BRIEN, H. E.; HALL, J. C.; KRESS, W. J.; SYTSMA, K. J. Phylogenetic relationships of monocots based on the highly informative plastid gene *ndhF*: evidence for widespread concerted convergence. Aliso, v. 22, p. 28-51, 2006.
- GIVNISH, T. J.; AMES, M.; MCNEAL, J. R.; MCKAIN, M. R.; STEELE, P. R.; DEPAMPHILIS, C. W.; GRAHAM, S. W.; PIRES, J. C.; STEVENSON, D. W.; ZOMLEFER, W. B.; BRIGGS, B. G.; DUVAL, M. R.; MOORE, M. J.; HEANEY, J. M.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; THIELE, K.; LEEBENS-MACK, J. H. Assembling the tree of the monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. Annals of the Missouri Botanical Garden, v. 97, p. 584-66, 2010.
- GOVINDAPPA, D. A. Embryological studies in *Xyris pauciflora* Wild. Proceedings of the Indian Academy of Sciences, Section B, v. 42, p. 47-57, 1955.
- GRISEBACH, A. Catalogus Plantarum Cubensium. Leipzig, v.1-4, p. 301, 1866.
- HAMANN, U. Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosae: Ein Beitrag zum System der Monocotyledonen. Willdenowia, v. 2, p. 639-763, 1961.
- HUTCHINSON, J. The families of flowering plants II. Monocotyledons, London: Mac Millan & Co, 1934.
- KRAL, R. A. Treatment of American Xyridaceae exclusive of *Xyris*. Annals of the Missouri Botanical Garden, v. 79, p. 819-885, 1992.
- KRAL, R. Xyridaceae. In: Kubitzki K (Ed.). The families and genera of vascular plants. IV. Flowering plants. Monocotyledons: Alismataceae and Commelinaceae (except Gramineae), Berlin: Springer, p. 461-469, 1998.
- KRAL, R.; SMITH, L. B. Xyridaceae Brasiliae I. Bradea, v. 3, p. 57-64, 1980.
- KRAL, R.; SMITH, L. B. Xyridaceae Brasiliae II. Bradea, v. 3, p. 273-298, 1982a.
- KRAL, R.; SMITH, L. B. *Xyris apureana* Kral & Smith, a new species of *Xyris* (sect. *Nematopus*) from Venezuela. Annals of the Missouri Botanical Garden, v. 69, p. 412-414, 1982b.
- KRAL, R.; WANDERLEY, M. G. L. Ten novelties in *Xyris* (Xyridaceae) from the Planalto of Brazil. Annals of the Missouri Botanical Garden, v. 75, p. 352- 372, 1988a.
- KRAL, R.; WANDERLEY, M. G. L. Two new *Xyris* (Xyridaceae) from the Amazon Basin of Brazil. Annals of the Missouri Botanical Garden, v. 74, p. 912- 916, 1988b.
- KRAL, R.; WANDERLEY, M. G. L. Five new taxa of *Xyris* L. (Xyridaceae) from Brazil. Kew Bulletin, v. 48, p. 577-588, 1992.

- KRAL, R.; WANDERLEY, M. G. L. Xyridaceae. In: Stannard B.L (Ed.). Flora of Pico das Almas, Chapada da Diamantina, Bahia, Brazil. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 781-802, 1995.
- KRAUS, J. E.; SAJO, M. G.; DIAS-LEME, C. L.; WANDERLEY, M. G. L. Aspectos morfológicos do desenvolvimento pós-seminal em espécies de *Xyris* L. (Xyridaceae). Hoehnea, v. 21, p. 29-38, 1994.
- KUNTH, C. S. Über Mayaca Aubl. Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin, p. 39, v. 1-4, 1841.
- LINDER, H. P.; RUDALL, P. J. Evolutionary history of Poales. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics, v. 36, p. 107-124, 2005.
- LOURTEIG, A. Mayacaceae. Notulae Systematicae, v.14, p. 234-248, 1952.
- MAGUIRE, B. Xyridaceae. In: Maguire B, Wurdack JJ & Collaborators. The botany of the Guayana Highland-Part III. Memoirs of the New York Botanical Garden, v. 10, p. 1-156, 1958.
- MAGUIRE, B.; SMITH, L. B. Xyridaceae. In: Maguire B, Wurdack J.J. & Collaborators. The botany of the Guayana Highland - Part V. Memoirs of the New York Botanical Garden, v. 10, p. 1-278, 1964.
- MAGUIRE, B.; WURDACK, J. J. Xyridaceae. In: Maguire B, Wurdack J.J. & Collaborators. The botany of the Guayana Highland - Part IV. Memoirs of the New York Botanical Garden, v.10, p. 1-37, 1960.
- MALME, G. O. A. Die Xyridaceen. der Ernten Regnell'schen expedition. Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, v. 22, p. 1-27, 1896.
- MALME, G. O. A. Xyridaceae Brasiliensis, praecipue Goyazensis a Glaziov Lectae. Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, v. 24, p. 1-20, 1898.
- MALME, G. O. A. Beiträge zur Xyridaceen - Flora Sudamerikas. Bihang till Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar, v. 26, p. 1-18, 1901.
- MALME, G. O. A. Xyridaceae. Recueil des Travaux Botaniques Néerlandais, v. 9, p. 129-135, 1912.
- MALME, G. O. A. *Xyris* L. Untergattung Nematopus (Seubert). Entwurf einer Gliederung. Arkiv för Botanik, v. 13, p. 1-103, 1913a.
- MALME, G. O. A. Die amerikanischen species der gattung *Xyris* L., untergattung *Euxyris* (Endlicher). Arkiv för Botanik, v. 13, p. 1-32, 1913b.
- MALME, G. O. A. Xyridaceae brasiliensis Hilarianae. Arkiv för Botanik, v. 22, p. 1-9, 1929.
- MICHELANGELI, F. A.; DAVIS, J. I.; STEVENSON, D. W. 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, v. 90, p. 93-106, 2003.
- MONTEIRO, R. F.; Carvalho, M. L. S. Mayacaceae. In: Lista da Flora do Brasil. Rio de Janeiro: Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2014.
- MOTA, N. F. O. Filogenia e diversidade de Xyridaceae Neotropicais, com ênfase no gênero Xyris. Tese de Doutorado - Universidade Federal de Minas Gerais, Minas Gerais, Belo Horizonte, 2015.
- MOTA, N. F. O.; WANDERLEY, M. G. L. *Xyris riopretensis* (Xyridaceae): uma nova espécie para Minas Gerais, Brasil. Rodriguésia, v. 64, p. 555-560, 2013.

- MOTA, N. F. O.; WANDERLEY, M. G. L. Three new species of *Xyris* (Xyridaceae) from Diamantina Plateau in Brazil, Minas Gerais. Brittonia, v. 66, p. 42-50, 2014.
- NARDI, K. O.; SCATENA, V. L.; ORIANI, A. Development of ovule, fruit and seed of *Xyris* (Xyridaceae, Poales) and taxonomic considerations. Botanical Journal of the Linnean Society, v. 177, p. 619-628, 2015.
- ORIANI, A.; SCATENA, V. L. Floral anatomy of xyrids (Poales): contributions to their reproductive biology, taxonomy and phylogeny. International Journal Plant Sciences, v. 173, p. 767-779, 2012.
- ORIANI, A.; SCATENA, V. L. Ovule, fruit and seed development in *Abolboda* (Xyridaceae, Poales): implications for taxonomy and phylogeny. Botanical Journal of the Linnean Society, v. 175, p. 144-154, 2014.
- ORIANI, A., SCATENA, V. L. Anther wall development, microsporogenesis, and microgametogenesis in *Abolboda* and *Orectanthe*: contributions to the embryology of Xyridaceae (Poales). International Journal of Plant Science, v. 176, p. 324-332, 2015.
- ORIANI, A.; SCATENA, V. L. Ovule, fruit, and seed development of *Orectanthe sceptrum* and its systematic relevance to Xyridaceae (Poales). International Journal of Plant Science, v. 178, p. 104-116, 2017.
- RAMASWAMY, S. N.; AREKAL, G. D. Embryology of *Eriocaulon xeranthemum* Mart. (Eriocaulaceae). Acta Botanica Neerlandica, 31, p. 41-54, 1982.
- REMIZOWA, M. V.; KUZNETSOV, A. N.; KUZNETSOVA, S. P.; RUDALL, P. J.; NURALIEV, M. S.; SOKOLOFF, D. D. Flower development and vasculature in *Xyris grandis* (Xyridaceae, Poales); a case study for examining petal diversity in monocot flowers with a double perianth. Botanical Journal of the Linnean Society, v. 170, p. 93-111, 2012.
- RUDALL, P. J.; SAJO, M. G. Systematic position of *Xyris*: flower and seed anatomy. International Journal of Plant Sciences, v. 160, p. 795-808, 1999.
- SAJO, M. G.; ORIANI, A.; SCATENA, V. L.; RUDALL, P. J. Floral ontogeny and vasculature in Xyridaceae, with particular references to staminodes and stylar appendages. Plant Systematics and Evolution, v. 303, p. 1293-1310, 2017.
- SAJO, M. G.; WANDERLEY, M. G. L.; MENEZES, N. L. Observações anatômicas sobre a vascularização floral em *Xyris* L. (Xyridaceae). Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo, v. 16, p. 15-19, 1997.
- SCATENA, V. L.; BOUMAN, F. Embryology and seed development of *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Koern.) Ruhland (Eriocaulaceae). Plant Biology, v. 3, p. 341-350, 2001.
- SEUBERT, M. Xyrideae. In: Martius CFP, Eichler AG (Ed.). Flora brasiliensis. Frid. Fleischer: Leipzig, v. 3, p. 209-224, 1855.
- SILVA, G. O. S.; WANDERLEY, M. G. L. A família Xyridaceae no município de Mucugê, Bahia, Brasil. Hoehnea, v. 40, p. 51-76, 2013.
- SMITH, L. B.; DOWNS, R. J. Xyridaceae. In: Hoehne FC (Ed. con't. Teixeira AR). Flora Brasília. Instituto de Botânica, São Paulo, v. 9, p. 1-125, 1968.
- STEVENS, P. F. Angiosperm phylogeny website. Disponível em: <<http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>>. Acesso em: 06 fev. 2018.
- STEVENSON, D. W. Mayacaceae. In: Kubritski K (Org.). The families and genera of vascular plants. Berlin: Springer-Verlag, p. 294-296, 1998.

- TILLICH, H. J. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons). Annals of Botany, v. 100, p. 1413-1429, 2007.
- VAN TIEGHEM, P. Eléments de botanique, Paris (Ed.). 3, 1898.
- VENTURELLI, M.; BOUMAN, F. Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (Mayacaceae). Acta Botanica Neerlandica, v. 35, p. 497-516, 1986.
- WANDERLEY, M. G. L. Estudos taxonômicos no gênero *Xyris* L. (Xyridaceae) da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil. Tese de Doutorado - Universidade de São Paulo, São Paulo, Brasil, 1992.
- WANDERLEY, M. G. L. Xyridaceae. In: Wanderley MG, Shepherd GJ, Giulietti AM, Melhem TS (Ed.). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. FAPESP: RiMa, São Paulo, v 3, p. 333-348, 2003.
- Wanderley, M. G. L. Cinco novas espécies de *Xyris* (Xyridaceae) da Serra do Cipó, Minas Gerais, Brasil, Rodriguésia, v. 61, p. 83-94, 2010.
- WANDERLEY, M. G. L. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Xyridaceae. Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo, v. 29, p. 69-134, 2011.
- WANDERLEY, M. G.; GIULIETTI, A. M. Mayacaceae. In: Wanderley MG, Shepherd GJ, Giulietti AM. (Org.). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo 2, São Paulo: Editora Hucitec, p. 185-186, 2002.
- WEINZIEHER, S. Beitrage sur Entwicklungsgeschichte von *Xyris indica*. Flora, v. 106, p. 393-432, 1914.
- WELLS, C.; PIGLIUCCI, M. Adaptive phenotypic plasticity: the case of heterophylly in aquatic plants. Perspect. Plant Ecology Evolution and Systematic, v 3, p. 1-18, 2000.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Considerando as informações já disponíveis na literatura sobre os aspectos reprodutivos de Xyridaceae e Mayacaceae, nossos resultados trazem à luz do conhecimento que:

- A variação do tipo de embriogênese é *Muscari* em Xyridaceae e *Juncus* em Mayacaceae;
- Ocorre suspensor vestigial em Xyridaceae e Mayacaceae, o qual é formado pelas células *o* e *p*, com origem a partir da célula *n*.
- As sementes de Xyridaceae e Eriocaulaceae apresentam epístase, que corresponde a células nucelares persistentes na região micropilar, com provável função secretora e de proteção ao embrião;
- O cotilédone compacto apresenta os lobos da bainha desenvolvidos em *Xyris fallax* (seção *Xyris*) e o desenvolvimento das primeiras folhas precede o desenvolvimento de raízes adventícias na plântula dessa espécie, diferente do observado nas demais espécies de *Xyris*;
- As sementes de Mayacaceae não são operculadas, uma característica há tempos discutida na literatura;
- A secagem das sementes antes da embebição e a alta disponibilidade de água e luz interferem positivamente na porcentagem de germinação de sementes de Mayacaceae, relatada como muito baixa em trabalhos prévios;
- A luz influencia na morfologia da plântula de Mayacaceae; esta apresenta cotilédone do tipo coleóptilo e não do tipo compacto como descrito na literatura;
- A vascularização floral de *Xyris ustulata* é distinta da observada nas demais espécies de *Xyris* estudadas até o momento, devido à presença de dois anéis de feixes vasculares no receptáculo, sendo que do anel externo divergem os traços das sépalas, dos estaminódios e das pétalas (traços laterais), o que pode estar relacionado ao tamanho da flor;
- Em *Xyris fallax* ocorrem tricomas secretores entre os botões florais, similares aos observados em Rapateaceae; em *Xyris ptariana* os estaminódios tricomatosos estão ausentes;
- Ocorre variação na estrutura do gineceu entre as seções de *Xyris*: nas espécies da seção *Pomatoxyris*, o ovário consiste de uma zona sinascidiada fértil, enquanto que a zona simplicada é mais curta e fértil em sua porção inferior ou completamente estéril; já nas espécies das seções *Xyris* e *Nematopus*, o ovário tem uma zona sinascidiada curta, podendo ser fértil em sua porção superior em *X. sect. Xyris*, enquanto que a zona simplicada é mais longa e fértil.

Além disso, nossos resultados mostram que:

- O desenvolvimento do embrião do tipo Asterado, embrião diferenciado e formação de suspensor são condições ancestrais em Poales;
- A presença de epístase e de opérculo nas sementes de Xyridaceae e Eriocaulaceae podem ser apontadas como sinapomorfias do clado xyrídeo;
- Embriogênese do tipo Onagrado e presença de camada de aleurona na semente aproxima Mayacaceae das famílias incluídas no clado cyperídeo;
- Cotilédone compacto é o estado de caráter ancestral no clado xyrídeo (incluindo Xyridaceae e Eriocaulaceae), a partir do qual o hipofilo cotiledonar laminar derivou provavelmente no ancestral mais recente de *Xyris*;
- Cotilédone compacto é o estado de caráter ancestral e mais comum em Poales, enquanto o coleóptilo teve mais de uma origem na ordem;
- Coleóptilo ocorre em Mayacaceae e Cyperaceae e pode representar uma sinapomorfia dessas famílias, dando suporte ao posicionamento de Mayacaceae no clado cyperídeo;
- A placentação axilar é a condição ancestral mais provável em *Xyris*, a partir da qual a placentação parietal e central-livre derivaram devido ao encurtamento e esterilização da zona sinascidiada em detrimento do alongamento da zona simplicada fértil durante a evolução do gênero;
- A placentação basal derivou da placentação central-livre em *Xyris*, tendo evoluído independentemente diversas vezes dentro da seção *Nematopus*.

Como perspectivas para trabalhos futuros, ressaltamos a importância de estudos sobre:

- a funcionalidade da epístase nas xyrídeas (Xyridaceae e Eriocaulaceae);
- a persistência e função da capa nucelar multisseriada nas sementes de Joinvilleaceae e Flagellariaceae (graminídeas), e da epiderme nucelar alongada nas sementes de Flagellariaceae (graminídeas) e de Restionaceae e Centrolepidaceae (restídeas);
- a germinação e o desenvolvimento pós-seminal em espécies de *Xyris* pertencentes à seção *Pomatoxyris*, bem como em *Abolboda*, *Achlyphila* e *Aratitiopea* (Abolbodoideae);
- o desenvolvimento e a estrutura do gineceu e o tipo de placentação em Abolbodoideae.

Com isso, esperamos continuar a contribuir com o conhecimento mais amplo acerca dos aspectos reprodutivos, biológicos e evolutivos dessas famílias, tão importantes no contexto de Poales e também na Flora do Brasil.