

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 13/01/2024.

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

**ANATOMIA E DESENVOLVIMENTO FLORAL E PÓS-SEMINAL EM ESPÉCIES
DE CYPERÍDEAS (POALES)**

LUCIMARA REIS DE OLIVEIRA SILVA

**Rio Claro – SP
2022**

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

**ANATOMIA E DESENVOLVIMENTO FLORAL E PÓS-SEMINAL EM ESPÉCIES
DE CYPERÍDEAS (POALES)**

LUCIMARA REIS DE OLIVEIRA SILVA

ORIENTADORA: 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
2022**

S586a

Silva, Lucimara Reis de Oliveira

Anatomia e desenvolvimento floral e pós-seminal em espécies de cyperídeas (Poales) / Lucimara Reis de Oliveira Silva. -- Rio Claro, 2022

224 p. : il., tabs., fotos

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de Biociências, Rio Claro

Orientadora: Aline Oriani

1. Anatomia vegetal. 2. Desenvolvimento floral. 3. Cyperídeas. 4. Envoltório seminal. 5. Germinação. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biociências, Rio Claro. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA TESE: ANATOMIA E DESENVOLVIMENTO FLORAL E PÓS-SEMINAL EM ESPÉCIES DE CYPERÍDEAS (POALES)

AUTORA: LUCIMARA REIS DE OLIVEIRA SILVA

ORIENTADORA: ALINE ORIANI MAGANHATO

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



Profa. Dra. ALINE ORIANI MAGANHATO (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP



Prof. Dr. ODAIR JOSÉ GARCIA DE ALMEIDA (Participação Virtual)
UNESP - Instituto de Biociências / Câmpus do Litoral Paulista - São Vicente / SP



Profa. Dra. SHIRLEY MARTINS SILVA (Participação Virtual)
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde / Universidade Estadual do Oeste do Paraná - Cascavel / PR



Profa. Dra. ANA PAULA DE SOUZA CAETANO (Participação Virtual)
Instituto de Biociências / Universidade Federal de Mato Grosso - Cuiabá / MT



Profa. Dra. BÁRBARA DE SÁ HAIAD (Participação Virtual)
Departamento de Botânica - Museu Nacional / Universidade Federal do Rio de Janeiro / RJ

Rio Claro, 13 de janeiro de 2022.

*Dedico à minha família e a todos que estiveram ao meu
lado motivando-me a cada dia.*

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com o financiamento do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq – pela Bolsa de Doutorado, número do processo: 170850/2017-0. Agradeço à Universidade Estadual Paulista (UNESP-Rio Claro), ao Departamento de Botânica do Instituto de Biociências e ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal) pela oportunidade de realizar o doutorado e pela infraestrutura disponibilizada.

Agradeço à minha orientadora Dra. Aline Oriani pela orientação, incentivo, inspiração, paciência e exemplo de entusiasmo pelo trabalho. Sou imensamente grata por todos seus ensinamentos.

Agradeço a Dra. Alessandra Ike Coan, coordenadora do Laboratório de Morfologia e Anatomia Vegetal, pelo apoio durante a execução da tese. Ao Dr. Gustavo Habermann, por me permitir utilizar o laboratório de fisiologia vegetal para realização dos experimentos de germinação. Ao Dr. Rafael Trevisan, pelo auxílio na identificação do material botânico e nos trabalhos de campo para coleta do material. E a Edmilson Souza (Movido), pela ajuda na coleta do material botânico na Amazônia.

Agradeço ao Professor Doutor Elliot Watanabe Kitajima, responsável pelo Laboratório de Microscopia Eletrônica – USP/Câmpus de Piracicaba, e ao técnico Renato Barbosa Salaroli, pelo auxílio no processamento dos materiais e pelo uso do microscópio eletrônico de varredura para capturas de imagens.

Agradeço aos membros da banca examinadora pela disponibilidade e dedicação em avaliar este trabalho.

Agradeço aos colegas do Laboratório de Morfologia e Anatomia Vegetal: Alexia, Aline, Angélica, Arthur, Fernanda, Gisele, Gustavo, Isabela, João, Kaire, Kleber e Thales, pelos momentos divertidos e por toda ajuda durante esses anos.

Agradeço às minhas amigas Giselle e Janaine, pela companhia e bom humor nos necessários momentos de desabafo e descontração, e, em especial, a Angélica, pela amizade e companheirismo incondicional.

Agradeço à minha família, especialmente aos meus pais e minha irmã Patrícia, por terem me apoiado nas minhas escolhas, aceitando as ausências, pela compreensão, pelo afeto e pela torcida constante. E ao meu companheiro Adriano pelo amor, cuidado, compreensão e apoio constante. Sem você esse caminho teria sido muito mais difícil.

A todos que contribuíram de alguma forma para execução deste trabalho: muito obrigada!

RESUMO

Juncaceae, Thurniaceae e Cyperaceae formam o clado cyperídeo dentro da ordem Poales. Nas análises filogenéticas, Thurniaceae emerge como grupo-irmão do clado formado por Juncaceae e Cyperaceae. O clado cyperídeo é considerado um dos mais consistentes de Poales, baseado em dados morfológicos e moleculares. Nessas famílias, as flores são reduzidas, mas apresentam grande diversidade morfológica, principalmente em Cyperaceae. Em Thurniaceae e na maioria das Juncaceae, as flores são pentacíclicas, enquanto em Cyperaceae ocorre redução de peças e de verticilos florais. Esta tese teve como objetivo estudar a anatomia, vascularização e o desenvolvimento floral em representantes das três famílias, visando compreender os processos ontogenéticos que levaram às diferenças estruturais encontradas nas flores dentro do clado; objetivou, também, avaliar a germinação e o desenvolvimento pós-seminal em espécies de Juncaceae e Cyperaceae em um contexto ecológico e evolutivo. As tépalas, em Thurniaceae e Cyperaceae, recebem apenas um traço vascular, enquanto em Juncaceae podem receber de um a três traços vasculares. Considerando a posição filogenética de Thurniaceae, Juncaceae e Cyperaceae dentro do clado cyperídeo, a vascularização das tépalas por um único feixe vascular é a condição ancestral mais provável, tendo ocorrido reversões em Juncaceae. O padrão de desenvolvimento do gineceu difere entre as três famílias do clado. Enquanto em espécies de *Luzula* (Juncaceae) e *Thurnia* (Thurniaceae) a zona sinascidiada do gineceu é evidente desde o início do desenvolvimento do pistilo, em *Juncus* (Juncaceae) e em Cyperaceae o gineceu inicia-se como um primórdio anelar, que é plicado em *Juncus* pela formação das placentas parietais. A tendência evolutiva foi a redução da zona sinascidiada por meio da redução dos septos, até sua total supressão, como ocorre em Cyperaceae, onde o gineceu é completamente unilocular e a placentação é basal. A placentação axilar-basal, presente nas espécies de Thurniaceae, é provavelmente a condição ancestral. A variação na morfologia floral observada em

Cyperaceae resulta de diferentes processos de redução (perda de diferentes peças florais) nas diferentes espécies analisadas, tendo esses processos ocorrido, provavelmente, de forma independente nos diferentes clados. Em Thurniaceae também pode ocorrer redução, resultando em flores dímeras pela perda das tépalas internas e dos estames internos latero-abaxiais, além do carpelo abaxial. Em relação ao desenvolvimento pós-seminal, observou-se que a germinação das espécies de Juncaceae inicia-se com a emissão do fanerômero e, em Cyperaceae, com a protrusão do coleóptilo. O cotilédone do tipo fanerômero é provavelmente a condição ancestral do clado, tendo derivado no coleóptilo pelo maior desenvolvimento do hipofilo em relação ao hiperfilo cotiledonar.

Palavras-chave: anatomia; cyperídeas; coleóptilo; cotilédone; desenvolvimento floral; desenvolvimento pós-seminal; evolução floral; fanerômero; germinação; gineceu; vascularização.

ABSTRACT

Juncaceae, Thurniaceae and Cyperaceae form the cyperid clade within the order Poales. In the phylogenetic analyses, Thurniaceae appear as sister to Juncaceae plus Cyperaceae. The cyperid clade is considered one of the most consistent in the order, based on morphological and molecular data. In these families, the flowers are reduced, but show great morphological diversity, especially in Cyperaceae. In Thurniaceae, and in the majority of Juncaceae, the flowers are pentacyclic, whereas in Cyperaceae there is a reduction of floral parts and whorls. This thesis aimed to study the floral anatomy, vasculature and development in representatives of the three families, in order to understand the ontogenetic processes that led to the structural differences found in the flowers within the clade; it also aimed to evaluate germination and post-seminal development in Juncaceae and Cyperaceae species in an ecological and evolutionary context. The tepals in Thurniaceae and Cyperaceae receive only one vascular trace, whereas in Juncaceae they may receive one or three vascular traces. Considering the phylogenetic position of Thurniaceae, Juncaceae, and Cyperaceae, tepals receiving one vascular trace is the most likely ancestral condition in the clade, with reversals in Juncaceae. The gynoecium development pattern differs among the three families. Whereas in *Luzula* (Juncaceae) and *Thurnia* (Thurniaceae) the synascidiate zone is formed early in gynoecium development, in *Juncus* (Juncaceae) and Cyperaceae the gynoecium begins as a ring primordium, which is plicate in *Juncus* due to the formation of parietal placentae. The evolutionary tendency was the reduction of the synascidiate zone of gynoecium by shortening of the septa, until its total suppression, as occurs in Cyperaceae, in which the gynoecium is completely unilocular and the placentation is basal. The axile-basal placentation, as observed in Thurniaceae, is probably the ancestral condition in the clade. The variation in floral morphology observed in Cyperaceae results from different reduction processes (loss of different floral parts) that probably occurred independently in the different clades. In

Thurniaceae, reduction processes may result in dimerous flowers by the loss of latero-abaxial inner tepals, latero-abaxial inner stamens and abaxial carpel. Regarding the post-seminal development, it was observed that the germination of Juncaceae begins with the emission of a phaneromer and, in Cyperaceae, with the protrusion of the coleoptile. The coleoptile is probably the derived condition in the clade and switched directly from a phaneromeric cotyledon due to a greater development of the cotyledonary hypophyll in relation to the hyperphyll.

Key words: anatomy; cyperids; coleoptile; cotyledon; floral development; post-seminal development; floral evolution; phaneromer; germination; gynoecium; vasculature.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL	14
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	28
CAPÍTULO 1: Desenvolvimento e vascularização floral em <i>Juncus</i> e <i>Luzula</i> (Juncaceae, Poales) e inferências sobre a evolução floral nas cyperídeas	38
Resumo	39
Introdução	40
Material e Métodos	43
Resultados	45
Discussão	49
Referências	56
Legendas	62
Figuras	68
Tabelas	82
CAPÍTULO 2: Organogênese floral de <i>Thurnia sphaerocephala</i> (Thurniaceae, Poales): contribuições para o entendimento do desenvolvimento floral no clado cyperídeo	83
Resumo	84
Introdução	85
Material e Métodos	88
Resultados	88
Discussão	91
Conclusões	95
Referências	96
Legendas	100

Figuras	103
CAPÍTULO 3: Entendendo as variações da morfologia floral em Cyperoideae (Cyperaceae, Poales)	
com base na anatomia	112
Resumo	113
Introdução	114
Resultados	117
Discussão	121
Material e Métodos	126
Conclusões	128
Referências	129
Legendas	133
Figuras	137
Tabela	149
CAPÍTULO 4: Desenvolvimento do envoltório seminal e pós-seminal em <i>Juncus tenuis</i> (Juncaceae, Poales): aspectos ecológicos e evolutivos	
Resumo	151
Introdução	152
Material e Métodos	154
Resultados	156
Discussão	159
Conclusões	166
Referências	167
Legendas	175
Figuras	177
Tabela	181

CAPÍTULO 5: Entendendo o desenvolvimento pós-seminal em espécies de Cyperaceae (Poales) em uma perspectiva anatômica	182
Resumo	183
Introdução	184
Material e Métodos	188
Resultados	190
Discussão	194
Referências	201
Legendas	207
Figuras	211
Tabela	221
CONSIDERAÇÕES FINAIS	222

INTRODUÇÃO GERAL

A ordem Poales e o clado cyperídeo

A ordem Poales compreende aproximadamente 20.000 espécies distribuídas em 16 famílias e agrupadas em quatro clados (Linder & Rudall 2005; Bouchenak-Khelladi et al. 2014; Givnish et al. 2010, 2018). Bromeliaceae, Typhaceae e Rapateaceae são as primeiras famílias a divergirem, seguidas do clado cyperídeo (Thurniaceae, Juncaceae e Cyperaceae), da família Mayacaceae, a qual surge como grupo irmão do clado xyrídeo (Eriocaulaceae e Xyridaceae), das restídeas (Restionaceae, Anarthriaceae e Centrolepidaceae) e das graminídeas (Flagellariaceae, Joinvilleaceae, Ecdeiocolaceae e Poaceae) (Linder & Rudall 2005; Bouchenak-Khelladi 2014; Givnish et al. 2010, 2018) (Fig. 1).

O clado cyperídeo é considerado um dos mais consistentes em Poales (Linder Rudall 2005), suportado por dados moleculares e morfológicos (Munro & Linder 1997; Chase 2004; Chase et al. 2006; Bouchenak-Khelladi 2014; Givnish et al. 2010, 2018). Os representantes de Thurniaceae, Juncaceae e Cyperaceae compartilham a presença de grãos de pólen em tétrades e tricululares, óvulos anátropos, bitegumentados, sementes testal-tégmicas e microsporogênese simultânea (Stevens 2001; Linder & Rudall 2005). As flores das cyperídeas são reduzidas, agrupadas em inflorescências, e estudos da morfologia e do desenvolvimento floral permitirão identificar sinapomorfias do clado e revelar padrões evolutivos.

Thurniaceae

Thurniaceae é uma família que inclui poucas espécies, distribuídas de modo disjunto pelo Hemisfério Sul, com áreas restritas de ocorrência (Kubitzki 1998; Chase et al. 2000; Jones et al. 2007). A família inclui apenas dois gêneros, *Prionium* e *Thurnia*. O gênero *Prionium* é monoespecífico, representado por *P. serratum*, espécie endêmica da flora da

Região do Cabo e da região de Maputaland-Pondoland, na África do Sul (Mucina & Rutherford 2006); *Thurnia* é composto por três espécies endêmicas da região amazônica no norte da América do Sul, ocorrendo na Colômbia, Guiana Francesa, Guiana, Suriname, Venezuela e Brasil (Balslev 1998; Kubitzki 1998; Chase et al. 2000).

Com base em caracteres morfológicos, *Pronium* era incluído em Juncaceae (Balslev, 1998), mas posteriormente foi transferido para sua própria família Prioniaceae (Munro & Linder 1998). E, atualmente, com base em dados morfológicos e moleculares, *Pronium* encontra-se incluído em Thurniaceae, emergindo nas análises filogenéticas como grupo-irmão de *Thurnia* (Chase et al. 2000; Bremer 2002). No Brasil, ocorre apenas uma espécie, *Thurnia sphaerocephala*, em áreas alagadas e igarapés, na região amazônica (Gil & Schneider 2020). Os representantes dessa família são adaptados a solos arenosos e pobres em nutrientes e normalmente crescem perto de cursos d'água (Kubitzki 1998; Jones et al. 2007). *Pronium serratum* geralmente cresce em áreas abertas ou em riachos com alguma cobertura de árvores, enquanto as espécies de *Thurnia* crescem em sub-bosques de florestas tropicais úmidas (Balslev 1998; Kubitzki 1998).

As espécies de Thurniaceae, em geral, possuem hábito rizomatoso robusto, com folhas espiraladas, formando grandes rosetas (Kubitzki 1998) (Fig. 2A, B). As inflorescências de *Thurnia* são racemosas, globosas e são caracterizadas por flores branco-esverdeadas (Fig. 2B), pequenas, actinomorfas, homoclamídeas e monoclinas; as tépalas são livres e estão presentes dois verticilos de estames férteis, com filetes alongados; o gineceu é tricarpetal, trilocular, com um óvulo por lóculo. O ovário é súpero, com estilete alongado e três estigmas (Kubitzki 1998).

A família Thurniaceae é pouco estudada sob o ponto de vista anatômico. Vale ressaltar os trabalhos de Cutler (1963, 1965) sobre anatomia vegetativa, que revelaram características exclusivas para *Thurnia* como, por exemplo, feixes vasculares invertidos

presentes nas folhas. Já em relação à anatomia floral, Silva et al. (2020) estudaram comparativamente *Pronium serratum* e *Thurnia sphaerocephala*, relatando algumas diferenças entre as espécies, como o comprimento das zonas sinascidiada e simplicada no gineceu, e presença ou não de intrusões na parede do ovário. No entanto, pouco se sabe sobre o desenvolvimento floral na família, sendo esse conhecimento essencial para o entendimento da evolução floral no clado cyperídeo.

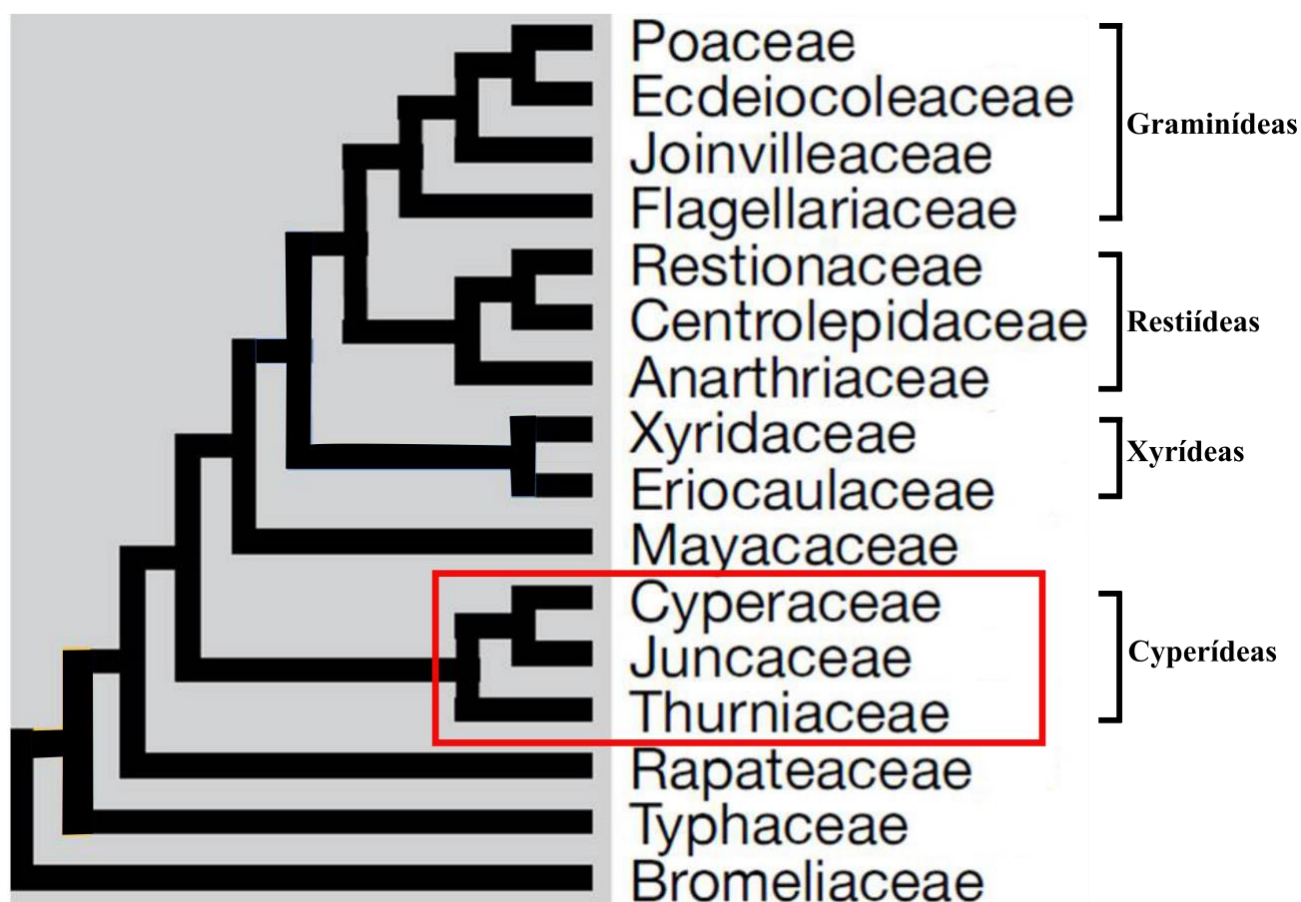


Figura 1. Árvore de credibilidade máxima obtida por análise de máxima verossimilhança a partir de sequências plastidiais, mostrando o posicionamento das famílias dentro dos clados de Poales. Extraída de Givnish et al. (2018).

Juncaceae

A família Juncaceae compreende cerca de 440 espécies distribuídas em oito gêneros: *Distichia*, *Juncus*, *Luzula*, *Marsippospermum*, *Oxychloë*, *Patosia*, *Rostkovia* e *Oreojuncus*, todos com ampla distribuição nas regiões temperadas e subtropicais e com poucos representantes nas regiões tropicais (Kirschner et al. 2002a,b,c; Drábková & Kirschner 2013). Dentre esses gêneros, *Juncus* (ca. 300 spp.) e *Luzula* (ca. 115 spp.) são os maiores em número de espécies, e ambos possuem distribuição cosmopolita (Kirschner et al. 2002a,b). No Brasil, há registro de 23 espécies e dois gêneros (*Juncus* e *Luzula*) que ocorrem, principalmente, em campos de altitude nas regiões sul e sudeste (Alves & Luz 2015; Valadares 2020).

As flores dos representantes de Juncaceae são diminutas, actinomorfas, trímeras, homoclamídeas e monoclinas (Fig. 2C-E) (Balslev 1996, 1998). As tépalas são glumáceas e livres. O androceu é haplostêmone na maioria das espécies de *Juncus* e diplostêmone nas espécies de *Luzula* (Balslev 1996, 1998; Oriani et al. 2012). O gineceu é tricarpelar, súpero, com estilete simples, três estigmas e elevado por um ginóforo curto; em *Juncus*, o número de óvulos é variado, enquanto em *Luzula* o ovário é sempre triovulado (Balslev 1996, 1998; Oriani et al. 2012).

Dados de morfologia floral são encontrados nas revisões taxonômicas da família (Balslev 1996, 1998; Kirschner et al. 2002a,b,c), no trabalho de Eleuterius (1974), sobre a morfologia floral de *Juncus roemerianus*, e de Schaeppi (1974), sobre a morfologia do gineceu de *Juncus effusus*, *Juncus tenuis* e *Luzula nivea*. Porém, estudos de anatomia floral são escassos, restritos a algumas espécies de *Juncus* e de *Luzula* (Barnard 1958; Oriani et al. 2012). Oriani et al. (2012) relatam uniformidade na família com relação à anatomia floral, sendo os gêneros distintos por caracteres morfológicos do gineceu, como o número de óvulos e o tipo de placentação. Essas variações provavelmente resultam de diferentes processos

ontogenéticos, ainda não estudados para a família. Assim, o estudo do desenvolvimento floral trará dados inéditos, que contribuirão para o conhecimento de Juncaceae.

Cyperaceae

Cyperaceae compreende cerca de 5500 espécies organizadas em 90 gêneros, com distribuição cosmopolita e maior diversidade na África e nos Neotrópicos (Bruhl 1995; Goetghebeur 1998; Govaerts et al. 2021). No Brasil, onde ocorrem cerca de 30 gêneros e 646 espécies, distribuídas em diferentes ecossistemas (Fig. 3A-D), que vão desde campos a bordas de mata, dunas litorâneas, margem de rios e lagos, e ambientes perturbados, com espécies presentes em todas as regiões do país (Luceño & Alves 1997; Alves et al. 2009; Schneider et al. 2020).

Cyperaceae foi tradicionalmente dividida em quatro subfamílias, com base em caracteres morfológicos: Mapanioideae, Cyperoideae, Sclerioideae e Caricoideae (Goetghebeur 1998). Atualmente, com base em análises moleculares, a família está dividida em duas subfamílias: Cyperoideae e Mapanioideae, que emergem como grupos-irmãos e se diferenciam pela estrutura da unidade reprodutiva, que é a menor unidade de suas inflorescências (Simpson et al. 2003, 2007; Muasya et al. 2009). Nas espécies de Cyperoideae as unidades reprodutivas correspondem a espiguetas, compostas por flores monoclinas (Blaser 1941a,b; Goetghebeur 1998; Vrijdaghs et al. 2009). Já em Mapanioideae, as unidades reprodutivas são espicóides compostos por flores estaminadas e uma flor pistilada, todas aperiartadas, formando um pseudanto (Bruhl 1995; Goetghebeur 1998).

As espécies de Cyperaceae apresentam hábito herbáceo, são anuais ou perenes, e podem ser cespitosas, rizomatosas, ou estoloníferas. Nas flores o perianto pode estar presente ou ausente e, caso presente, pode variar em tamanho, número e forma (Goetghebeur 1998). O número de estames pode variar de 1-3 (-6), sendo os filetes livres e as anteras basifixas. O

gineceu é tricarpetal ou bicarpetal, com ovário súpero, placentação basal e um único óvulo (Goetghebeur 1998).

Cyperaceae exhibe uma grande diversidade morfológica, principalmente na arquitetura da inflorescência (Fig. 2F,G; 3E-G). O entendimento das inflorescências e da unidade reprodutiva é bem complexo dentro da família, o que promove diferentes interpretações evolutivas e, conseqüentemente, formulação de hipóteses equivocadas, dificultando o estabelecimento de homologias (Kukkonen 1994; Simpson 1995; Goetghebeur 1998; Muasya et al. 1998; Vegetti 2003; Guarise & Vegetti 2008).

Existem diversos estudos envolvendo a anatomia dos órgãos reprodutivos com espécies de Cyperaceae, principalmente com a subfamília Cyperoideae. Tais estudos abordam a vascularização floral, como o de Blaser (1941a,b), que mostra modificações, reduções e perda de peças florais. Segundo o autor, ao longo da evolução da família, ocorreu redução no número e na estrutura das peças do perianto como, por exemplo, de sépalas para cerdas vascularizadas, devido à compressão do mesófilo e a persistência do feixe vascular, e, em um estágio mais derivado, a perda da vascularização das cerdas (Blaser 1941a,b).

O desenvolvimento floral com espécies de Cyperaceae já foi abordado em vários estudos, os quais trouxeram resultados relevantes para o entendimento da estrutura floral, envolvendo tanto espécies de Cyperoideae (Vrijdaghs et al. 2004, 2005a,b, 2006, 2009, 2010, 2011; Reynders et al. 2012), como Mapanioideae (Richards et al. 2006; Vrijdaghs et al. 2006; Prychid & Bruhl 2013). Blaser (1941a,b) relata que, assim como o perianto, o gineceu também sofreu redução em relação ao número de carpelos, de tricarpetal para bicarpetal, redução essa evidenciada pela presença de vestígios na vascularização floral. Já para Reynders et al. (2012) revelaram que por meio da fusão congênita dos carpelos e redução da zona meristemática, o gineceu se desenvolve a partir de um primórdio anelar, o que, juntamente com o desenvolvimento bidirecional dos feixes vasculares, possibilitou nova

organização estrutural do gineceu ao longo da evolução da família, possibilitando a dimeria nesse verticilo e diferentes morfologias: gineceu achatado dorsiventralmente, com estigmas em posição lateral, e gineceu achatado lateralmente, com estigmas em posição dorsiventral. Portanto, estudos sobre a anatomia e vascularização floral em representantes de Cyperaceae são fundamentais para o entendimento dos processos de redução e da evolução floral, tanto no contexto da família como no do clado cyperídeo.

Apesar do número considerável de trabalhos com espécies de Cyperaceae, ainda há lacunas de informações, principalmente no que diz respeito à anatomia e ao desenvolvimento floral, sendo essa uma importante ferramenta para entender a organização e estrutura das flores e os processos de redução que resultaram nas diferentes morfologias florais observadas na família.

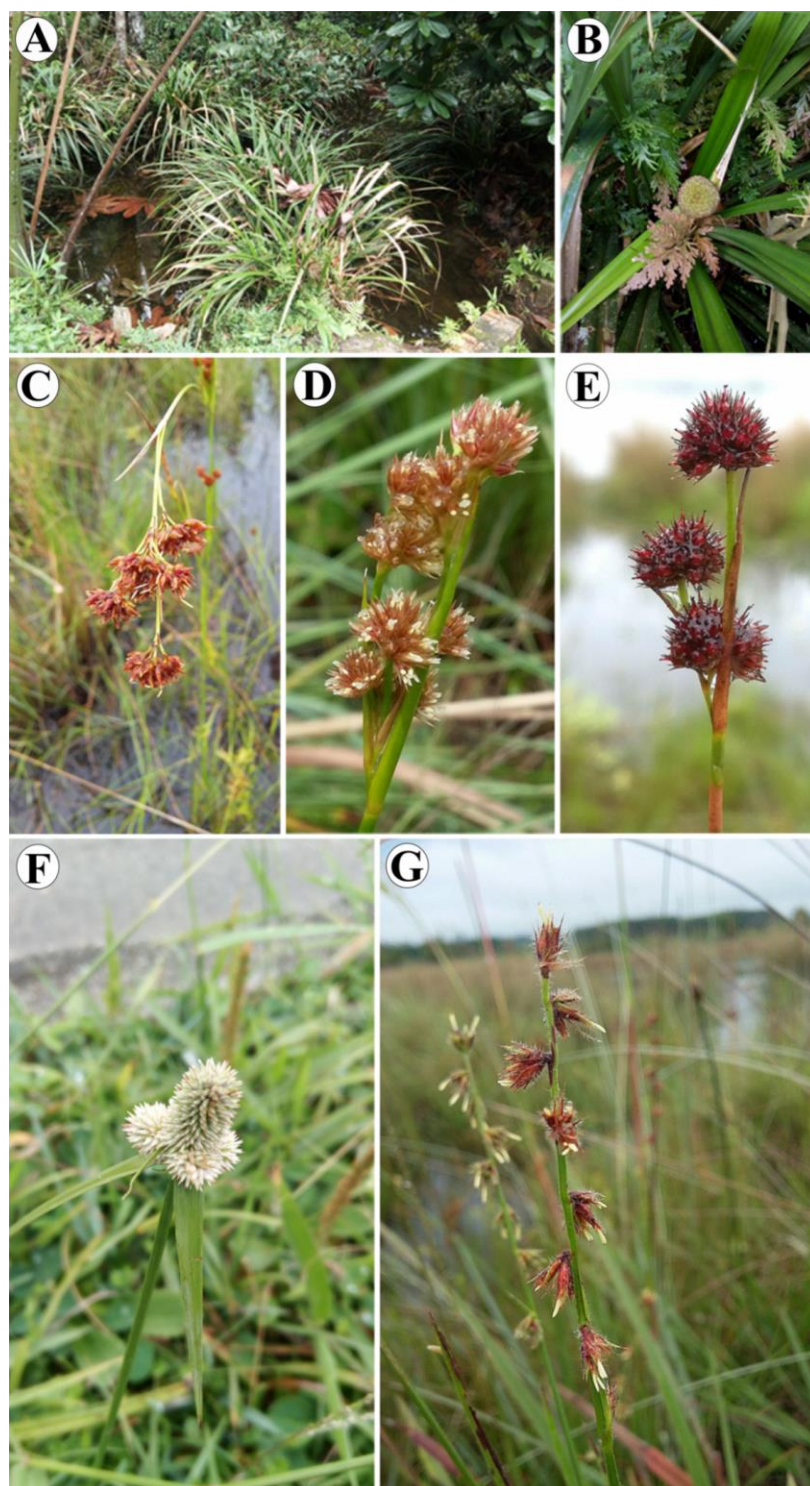


Figura 2. Hábitat, hábito e morfologia de espécies do clado cyperídeo. **A, B.** *Thurnia sphaerocephala* (Thurniaceae) coletada em áreas alagadas e igarapés de solo arenoso, Manaus/AM. **C, D.** Hábito e inflorescência de *Juncus microcephalus* e **E.** *Juncus micranthus*, ambos coletados em áreas de campos úmidos em Itirapina/SP. **F.** Inflorescência de *Kyllinga odorata* (Cyperaceae), coletada em áreas úmidas de Florianópolis/SC. **G.** Inflorescência de *Scleria distans* (Cyperaceae), coletada em áreas de campos úmidos em Itirapina/SP.

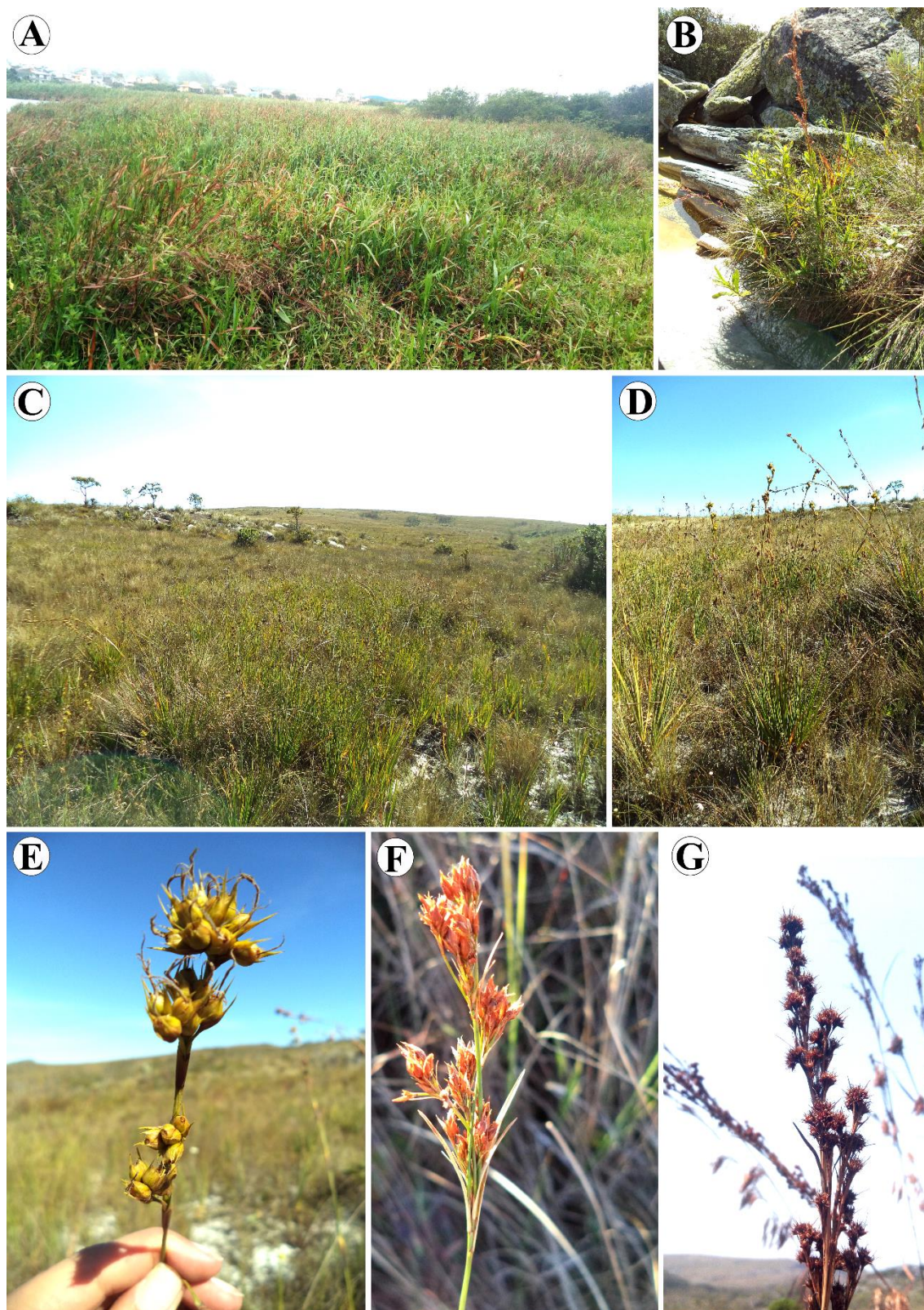


Figura 3. Hábitat e morfologia de espécies de Cyperaceae. **A.** Margens da Lagoa Pequena em Florianópolis, SC. **B-D.** Campos rupestres da Serra do Cipó, MG. **E.** Inflorescência de *Lagenocarpus bracteosus*. **F.** Inflorescência de *Rhynchospora rugosa*. **G.** Inflorescência de *Lagenocarpus rigidus*.

Estrutura do fruto e da semente em Juncaceae e Cyperaceae

Os frutos dos representantes de Juncaceae são do tipo cápsula loculicida. As sementes podem ser ovóides, obovóides, elipsóides, oblongas, fusiformes, ou oblíquas; externamente, podem ser lisas ou reticuladas (estriadas) (Luz 2004). Apresentam coloração hialina, amarelada, parda ou castanha; o endosperma é amiláceo e o embrião é pequeno em relação ao tamanho da semente (Balslev 1998; Luz 2004).

Estudos sobre o desenvolvimento do óvulo e da semente são escassos para as espécies de Juncaceae. Dentre esses estudos, pode-se citar o de Zaman (1950), com duas espécies de *Juncus*: *Juncus prismatocarpus* e *J. effusus*. O autor relatou a presença de manchas vermelhas no tegumento interno, porém a natureza dessa substância não foi identificada. Além disso, Zaman (1950) demonstra que o envoltório semnal é formado por endotégmen e endostesta, sendo a exotesta e o exotégmen absorvidos ao longo do desenvolvimento da semente. No entanto, pouco se sabe sobre a ontogenia e anatomia dos frutos e sementes em Juncaceae, e estudos são necessários para que se possa entender melhor suas estruturas.

Em relação à dispersão de sementes em Juncaceae, Salisbury (1974) e Balslev (1996; 1998) relataram algumas estratégias de dispersão como, por exemplo, a presença de uma camada mucilaginosa nas sementes de espécies de *Juncus*, que, quando umedecidas, tornam-se pegajosas, aderindo facilmente aos dispersores. Segundo Balslev (1996, 1998), dispersão pelo vento ou pela água também podem ocorrer em Juncaceae.

Em Cyperaceae o fruto é indeiscente, do tipo aquênio. Em sua maioria, os aquênios possuem um contorno elíptico, oval ou oboval, e sua secção transversal apresenta-se de arredondada a triangular, ou, nos casos de ovários bicarpelares, dorsiventral ou lateralmente achatada (Goetghbeur 1998; Vitta 2005).

Em Cyperaceae, o aquênio reúne uma grande quantidade de caracteres de importância taxonômica, tanto na diferenciação supragenérica quanto infragenérica (Bruhl 1995,

Goetghbeur 1998). Forma, tamanho, coloração, caracteres da superfície, persistência e estrutura da base do estilete (estilopódio) e de apêndices, como cerdas hipóginas, são características utilizadas com frequência nos estudos taxonômicos em todos os grupos de Cyperaceae (Vitta 2005).

Estudos abordando a anatomia e desenvolvimento do fruto em Cyperaceae ainda são poucos diante da grande quantidade de espécies. Dentre esses estudos, destacam-se o de Shah (1968), Ragonese et al. (1984), Browning & Gordon-Gray (1993, 1996) e Lye (2000) que forneceram caracteres de valor diagnóstico para os gêneros, como variação no número de camadas do pericarpo e formato das células do exocarpo. No clado cyperídeo, os frutos deiscentes (cápsulas) encontrados em Thurniaceae e Juncaceae são considerados condição plesiomórfica, sendo os frutos indeiscentes (aquênios) de Cyperaceae a condição derivada (Plunkett et al. 1995; Simpson 1995).

As espécies de Cyperaceae, por possuírem frutos indeiscentes, transferem para o pericarpo a função de proteção do embrião, e até mesmo de regulação da germinação, já que as células do exocarpo apresentam corpos silicosos nas paredes periclinais internas, e as células do mesocarpo geralmente possuem paredes lignificadas (Ragonese et al. 1984; Browning & Gordon-Gray 1993, 1996; Coan et al. 2008). O envoltório seminal das Cyperaceae é constituído apenas pela exotesta e pelo endotégmen, os quais são pouco diferenciados. A exotesta é caracterizada por possuir células inconspícuas e com paredes finas, enquanto o endotégmen apresenta células de paredes mais espessadas (Makde & Bhuskute 1987; Coan et al. 2008).

Desenvolvimento pós-seminal de Juncaceae e Cyperaceae

Nas últimas décadas, estudos sobre o desenvolvimento pós-seminal de espécies de monocotiledôneas têm contribuído para a elucidação de relações evolutivas e padronização da terminologia utilizada para descrição das estruturas do embrião e da plântula (Tillich 2000,

2007). Em Poales, esses estudos concentram-se principalmente nas famílias: Eriocaulaceae (p.ex. Ramaswamy et al. 1981; Scatena et al. 1993, 1996; Kraus et al. 1996; Corredor et al. 2015; Mascarenhas & Scatena 2021) e Bromeliaceae (p.ex. Scatena et al. 2006; Pereira et al. 2008, 2009; Silva & Scatena 2011).

Na maioria das Poales, o embrião é indiferenciado e o cotilédone é compacto (Scatena et al. 1993, 1996; Kraus et al. 1994, 1996; Rudall & Sajo 1999; Tillich 2007; Corredor et al. 2015; Mascarenhas & Scatena 2021). No entanto, algumas famílias como Bromeliaceae e Poaceae apresentam embrião diferenciado (Benzing 2000; Prado et al. 2014; GPWG 2001), sendo o tipo de cotilédone bastante variável (Tillich 2000, 2007).

Tillich (2007) realizou um trabalho importante, que descreve, sob o ponto de vista morfológico, o tipo de cotilédone e o desenvolvimento pós-seminal para as monocotiledôneas, com ênfase na ordem Poales. Esse trabalho inclui representantes de todas as famílias da ordem, inclusive Cyperaceae, e é referência, pois identifica homologias e padroniza a terminologia. Segundo Tillich (2007), o cotilédone é uma das estruturas mais diversas e apresenta vários estados de caráter derivados dentre as monocotiledôneas, o que dificulta as análises morfológicas. Ainda segundo o autor, existem quatro tipos de cotilédones nas monocotiledôneas, sendo eles: cotilédone do tipo compacto, coleóptilo, hipófilo cotiledonar laminar e fanerômero.

Tillich (2007) descreveu o cotilédone para as espécies de Juncaceae como do tipo fanerômero e, para as Cyperaceae, como do tipo coleóptilo. O fanerômero corresponde à porção proximal do hiperfilo cotiledonar, que se alonga e eleva a semente bem acima da superfície do solo, enquanto o coleóptilo corresponde a uma estrutura tubular produzida pela atividade meristemática do tecido marginal da bainha cotiledonar. A hipótese evolutiva do autor é a de que o cotilédone do tipo compacto seria a condição ancestral em Poales e, a partir

dele, teriam derivados os outros tipos: coleóptilo e hipofilo cotiledonar laminar devido ao alongamento do hipofilo, e fanerômero pelo alongamento do hiperfilo (Fig. 4).

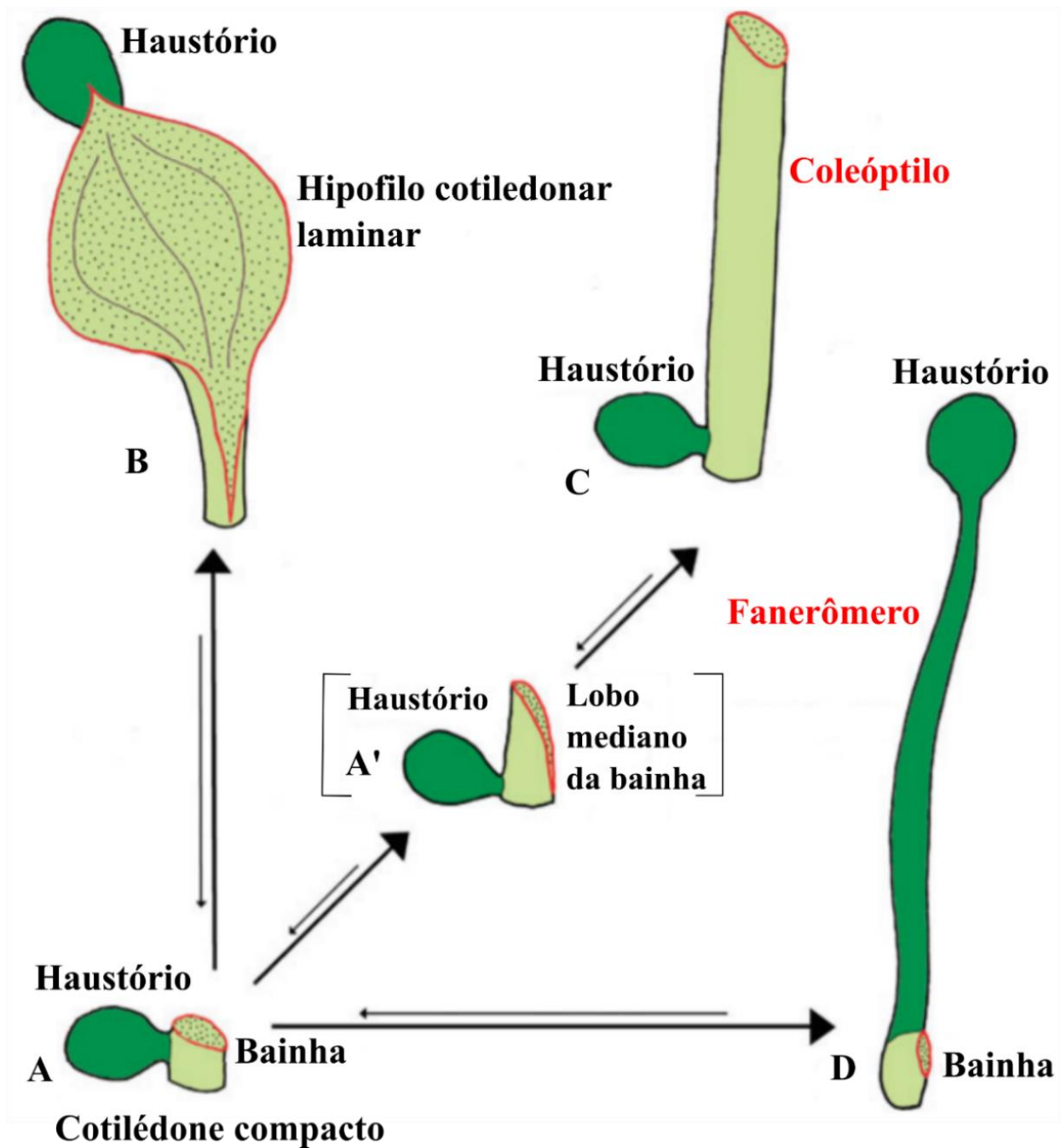


Figura 4. Tipos de cotilédones em Poales. A. Cotilédone compacto que deu origem aos outros tipos de cotilédone na ordem. B, C e D. Tipos de cotilédone derivados do cotilédone compacto. B. Hipofilo cotiledonar laminar. C. Coleóptilo. D. Fanerômero. Extraído de Tillich (2007).

Nesse contexto, o objetivo desta tese foi estudar comparativamente a anatomia, vascularização e o desenvolvimento floral em espécies do clado cyperídeo (Thurniaceae, Juncaceae e Cyperaceae), buscando identificar homologias e contribuir para o entendimento da evolução floral no clado. Somando-se a isso, estudou-se a germinação e o desenvolvimento pós-seminal em espécies de Juncaceae e Cyperaceae, buscando caracterizar morfológica e anatomicamente as plântulas em início de desenvolvimento em um contexto ecológico e evolutivo. Os resultados obtidos são apresentados em cinco capítulos intitulados:

Capítulo 1: Desenvolvimento e vascularização floral em *Juncus* e *Luzula* (Juncaceae, Poales) e inferências sobre a evolução floral nas cyperídeas

Capítulo 2: Organogênese floral de *Thurnia sphaerocephala* (Thurniaceae, Poales): contribuições para o entendimento do desenvolvimento floral no clado cyperídeo

Capítulo 3: Entendendo as variações da morfologia floral em Cyperoideae (Cyperaceae, Poales) com base na anatomia

Capítulo 4: Desenvolvimento do envoltório seminal e pós-seminal em *Juncus tenuis* (Juncaceae, Poales): aspectos ecológicos e evolutivos

Capítulo 5: Entendendo o desenvolvimento pós-seminal em espécies de Cyperaceae (Poales) em uma perspectiva anatômica

Referências

- Alves M, Araújo AC, Prata AP, Vitta F, Hefler S, Trevisan R, Gil ASB, Martins S, Thomas W. 2009. Diversity of Cyperaceae in Brazil. *Rodriguésia* 60: 771–782.
- Alves M, Luz CL. 2015. Juncaceae in lista de espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB138>>.
- Barnard C. 1958. Floral histogenesis in the monocotyledons III. The Juncaceae. *Australian Journal of Botany* 6: 285–299.
- Balslev H. 1996. Juncaceae. *Flora Neotropica Monographs* 68:1–167.
- Balslev H. 1998. Juncaceae. In: Kubitzki K. (ed) *The families and genera of vascular plants. Flowering plants - Monocotyledons Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae)*, Springer, Berlin, pp 252–260.
- Blaser WH. 1941a. Studies in the morphology of the Cyperaceae. Morphology of the flowers. *Scirpoid* genera. *American Journal of Botany* 28:542–551.
- Blaser WH. 1941b. Studies in the Morphology of the Cyperaceae. I . Morphology of flowers. *Rhynchosporoid* genera. *American Journal of Botany* 28:832–838.
- Bouchenak-Khelladi Y, Muasya AM, Linder HP. 2014. A revised evolutionary history of Poales: Origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 175:4–16.
- Bremer K. 2002. Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* 56:1374–1387.
- Browning J, Gordon-Gray KD, 1993. Studies in Cyperaceae in southern Africa. 21: The taxonomic significance of the achene and its embryo in *Bolboschoenus*. *South African Journal of Botany* 59:311–318.
- Browning J, Gordon-Gray KD. 1996. Studies in cyperaceae in southern africa. 30: Aspects of the relationship between *Cyathocoma* and *Costularia*. *South African Journal of Botany*

62:250–257.

- Bruhl JJ. 1995. Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the Cyperaceae. *Australian Systematic Botany* 8:125–305.
- Chase MW, Soltis DE, Soltis PS, Rudall PJ, Fay MF, Hahn WH, Sullivan S, Joseph J, Molvray M, Kores PJ, Givnish TJ, Sytsma KJ, Pires JC. 2000. Higher-level systematics of the monocotyledons: an assessment of current knowledge and a new classification. In *Monocots: systematics and evolution* (Wilson, K. L. & Morrison, D. A., eds.), CSIRO, Melbourne, pp. 3–16.
- Chase MW. 2004. Monocot relationships: an overview. *American Journal of Botany* 91:1645–1655.
- Chase MW, Fay MF, Devey DS, Maurin O, Ronsted N, Davies TJ, Pillon Y, Pertersen G, Seberg O, Tamura M, Asmussen CB, Hilu K, Borsch T, Davis JI, Stevenson DW, Pires JC, Givnish TJ, Sytsma KJ, McPherson MA, Graham SW, Rai HS. 2006. Multigene analyses of monocot relationships: a summary. *Aliso* 22:63–75.
- Coan AI, Alves MV, Scatena VL. 2008. Comparative study of ovule and fruit development in species of *Hypolytrum* and *Rhynchospora* (Cyperaceae, Poales). *Plant Systematics and Evolution* 272:181–195.
- Corredor BAD, Escobar DFE, Scatena VL. 2015. Morfología de semillas y desarrollo post-seminal de especies de *Comanthera* (Eriocaulaceae). *Revista de Biología Tropical* 63:1127–1135.
- Cutler DF. 1963 Inverted vascular bundles in the leaf of the Thurniaceae. *Nature* 198:1111–1112.
- Cutler DF. 1965. Vegetative anatomy of Thurniaceae. *Kew Bull* 19:431–441.
- Drábková LZ, Kirschner J. 2013. *Oreojuncus*, a new genus in the Juncaceae. *Preslia* 85:483–503.

- Eleuterius LN. 1974. Flower morphology and plant types within *Juncus roemerianus*. Bulletin of Marine Science 24:493–497.
- Gil ASB, Schneider LJC. 2020. Thurniaceae in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB241>>. Accessed on: 04 Nov. 2021
- Givnish TJ, Ames M, McNeal JR, McKain MR, Steele PR, Depamphilis CW, Graham SW, Pires JC, Stevenson DW, Zomlefer WB, Briggs BG, Duvall 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.
- Givnish TJ, Zuluaga A, Spalink D, Soto Gomez M, Lam VKY, Saarela JM, Sass C, Iles WJD, de Sousa DJL, Leebens-Mack J, Chris Pires J, Zomlefer WB, Gandolfo MA, Davis JJ, Stevenson DW, dePamphilis C, Specht CD, Graham SW, Barrett CF, Ané C. 2018. Monocot plastid phylogenomics, timeline, net rates of species diversification, the power of multi-gene analyses, and a functional model for the origin of monocots. American Journal of Botany 105:1888–1910.
- Goetghebeur P. 1998. Cyperaceae. In: Kubitzki K, ed. The families and genera of vascular plants. Springer: Berlin, Germany 141–190.
- Govaerts R, Koopman J, Simpson D, Goetghebeur P, Wilson K, Egorova T, Bruhl J. 2021. World checklist of Cyperaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew Website at <http://wcsp.science.kew.org/> Acesso em: 21 ago. 2021.
- Grass Phylogeny Working Group (GPWG). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of grasses (Poaceae). Annals of the Missouri Botanical Garden 88: 373–457.

- Guarise NJ, Vegetti AC. 2008. Processes responsible of the structural diversity of the Cyperaceae synflorescence: Hypothetical evolutionary trends. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 203:640–647.
- Jones E, Simpson DA, Hodkinson TR, Chase MW, Parnell JAN. 2007. The Juncaceae-Cyperaceae interface: a combined plastid sequence analysis. *Aliso* 23:55–61.
- Kirschner J, Balslev H, Brooks RE, Clemants SE, Ertter B, Hämet-Ahti L, Álvarez MCFC, Novara LJ, Novikov VS, Simonov SS, Snogerup S, Wilson KL, Zika PF. 2002c. Juncaceae 3: *Juncus* subg. *Agathryon*, *Species Plantarum: Flora of the world*, ABRS, Canberra.
- Kirschner J, Balslev H, Ceska A, Swab JC, Edgar E, Garcia-Herran K, Hämet-Ahti L, Kaplan Z, Novara LJ, Novikov VS, Wilton A. 2002a. Juncaceae 1: *Rostkovia* to *Luzula*, *Species Plantarum: Flora of the world*, ABRS, Canberra.
- Kirschner J, Balslev H, Clemants SE, Ertter B, Álvarez MCFC, Hämet-Ahti L, Miyamoto F, Noltie HJ, Novara LJ, Novikov VS, Simonov SS, Snogerup S, Wilson KL. 2002b. Juncaceae 2: *Juncus* subg. *Juncus*, *Species Plantarum: Flora of the world*, ABRS, Canberra.
- Kraus JE, Sajo MG, Dias-Leme CL, Wanderley MGL. 1994. Aspectos morfológicos do desenvolvimento pós-seminal em espécies de *Xyris* L. (Xyridaceae). *Hoehnea* 21:29–38.
- Kraus JE, Scatena, VL, Lewinge ME, Trench KUS. 1996. Morfologia externa e interna de quatro espécies de *Paepalanthus* Kunth (Eriocaulaceae) em desenvolvimento pós-seminal. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 15:45–53.
- Kubitzki K. 1998. Thurniaceae. In: Kubitzki K (ed) *The families and genera of vascular plants. Flowering plants – Monocotyledons. Alismatanae and Commelinanae. (except Gramineae)*, Springer, Berlin, pp 455–457.
- Kukkonen I. 1994. Definition of descriptive terms for the Cyperaceae. *Annales Botanici*

- Fennici 31:37–43.
- Linder HP, Rudall P.J. 2005. Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:107–124.
- Luceño M, Alves MV, Mendes AP. 1997. Catálogo florístico y claves de identificación de las ciperáceas de los estados de Paraíba y Pernambuco (nordeste de Brasil). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* 55:67–100.
- Luz CL. 2004. Taxonomia da família Juncaceae Juss. no Rio Grande do Sul, Brasil. Tese de mestrado - Instituto de Biociências, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre/RS, pp. 1–193.
- Lye KA. 2000. Achene structure and function of structure in Cyperaceae. In: Wilson, K.L., Morrison, D.A. *Monocots: systematics and evolution*. CSIRO, Melbourne, pp. 615–628.
- Makde KH, Bhuskute SM. 1987. Embryology of *Kyllinga monocephala* (Cyperaceae) and its systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 156:143–150.
- Mascarenhas AAS, Scatena VL. 2021. Seed morphology and post-seminal development in *Leiothrix* Ruhland (Eriocaulaceae, Poales). *Feddes Repertorium* 132:9–19.
- Muasya A, Bruhl J, Simpson D, Culham A, Chase M. 1998. An assessment of suprageneric phylogeny in Cyperaceae using *rbcL* DNA sequences. *Plant Systematics and Evolution* 211:257–271.
- Muasya 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. *The Botanical Review* 75:2–21.
- Mucina L, Rutherford MC. 2006. The vegetation of South Africa, Lesotho and Swaziland. *Strelitzia* 19. South African National Biodiversity Institute, Pretoria
- Munro SL, Linder HP. 1997. The embryology and systematic relationships of *Prionium serratum* (Juncaceae: Juncales). *American Journal of Botany* 84:850–860.

- Munro SL, Linder HP. 1998 The phylogenetic position of *Prionium* (Juncaceae) within the order Juncales based on morphological and rbcL sequence data. *Systematic Botany* 23:43–55.
- Nakamura AT, Scatena VL, 2009. Desenvolvimento pós-seminal de espécies de Poaceae (Poales). *Acta Botanica Brasilica* 23:212–222.
- Oriani A, Stützel T, Scatena VL. 2012. Contributions to the floral anatomy of Juncaceae (Poales - Monocotyledons). *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 207:334–340.
- Pereira AR, Pereira TS, Rodrigues AS, Andrade ACS. 2008. Morfologia de sementes e do desenvolvimento pós-seminal de espécies de Bromeliaceae. *Acta Botanica Brasilica* 22:1150-1162.
- Pereira AR, Andrade ACS, Pereira TS, Forzza RC, Rodrigues AS. 2009. Comportamento germinativo de espécies epífitas e rupícolas de Bromeliaceae do Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica* 32:827- 838.
- Plunkett GM, Soltis DE, Soltis PS, Brooks RE. 1995. Phylogenetic relationships between Juncaceae and Cyperaceae: insights from rbcL sequence data. *American Journal of Botany* 82:520–525.
- Prado JPC, Schmidt EC, Steinmacher DA, Guerra MP, Bouzon ZL, Vesco LLD, Pescador R. 2014. Seed morphology of *Vriesea friburguensis* var. *paludosa* L. B. Sm. (Bromeliaceae). *Hoehnea* 41:553-562.
- Prychid CJ, Bruhl JJ. 2013. Floral ontogeny and gene protein localization rules out euanthial interpretation of reproductive units in *Lepironia* (Cyperaceae, Mapanioideae, Chrysitricheae). *Annals of Botany* 112:161–177.
- Ragonese AM, Guaglianone ER, Struttmatter CD. 1984. Desarrollo Del pericarpio com cuerpos de sílice de dos espécies de *Rhynchospora* Vahl (Cyperaceae). *Darwiniana*

25:27–41.

- Ramaswamy SN, Swamy BGL, Arekal GD. 1981. From zygote to seedling in *Eriocaulon robusto-brownianum* Ruhl. (Eriocaulaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 55:179–188.
- Reynders M, Vrijdaghs A, Larridon I, Huygh W, Leroux O, Muthama Muasya A, Goetghebeur P. 2012. Gynoecial anatomy and development in Cyperoideae (Cyperaceae, Poales): Congenital fusion of carpels facilitates evolutionary modifications in pistil structure. *Plant Ecology and Evolution* 145:96–125.
- 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* 93:1241–1250.
- Rudall PJ, Sajo MG. 1999. Systematic position of *Xyris*: flower and seed anatomy. *International Journal of Plant Sciences* 160:795–808.
- Salisbury EJ. 1974. The reproduction of *Juncus tenuis* (*Juncus macer*) and its dispersal. *Transactions of the Botanical Society Edinburgh* 42:187–190.
- Scatena VL, Menezes NL, Stutzel T. 1993. Embriology and seedling development in *Syngonanthus rufipes* Silveira (Eriocaulaceae). *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 67:333–343.
- Scatena VL, Lemes-Filho JP, Lima AAA. 1996. Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de *Syngonanthus elegans* e *S. niveus* (Eriocaulaceae). *Acta Botanica Brasilica* 10:85–91.
- Scatena VL, Segecin S, Coan AI. 2006. Seed morphology and post-seminal development of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from the “Campos Gerais”, Paraná, Southern Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:945–951.
- Schaepfi H. 1974. Vergleichend-morphologische untersuchungen am gynoeceum einiger Juncaceen. *Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft in Zürich* 119:225–238.

- Schneider LJC, Pereira-Silva L, Thomas WW, Matzenauer W, Hefler SM, Nunes CS, Maciel-Silva JF, Prata APN, Jiménez-Mejías P, Weber P, Silva Filho PJS, Costa SM, Soares Neto RL, Alves KNL, Gil ASB, Trevisan R, López MG, Hall CF, Fernandes-Júnior AJ, Vitta FA, Orsolano GN, Wanderley MGL. 2020. Cyperaceae in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB100>>. Acesso em: 25 ago. 2021.
- Shah CK. 1968. Development of pericarp and seed coat in the Cyperaceae. *Naturaliste Canadien* 95:39–48.
- Silva IV, Scatena VL. 2011. Morfologia de sementes e de estádios iniciais de plântulas de espécies de Bromeliaceae da Amazônia. *Rodriguésia* 62:263–272.
- Silva AL, Alves MVS, Coan AI. 2020. Comparative floral morphology and anatomy of Thurniaceae, an early-diverging family in the cyperids (Poales, Monocotyledons). *Plant Systematics and Evolution* 306:53–67.
- Simpson DA. 1995. Relationships within Juncaceae. In *Monocotyledons: systematics and evolution* (Rudall, P. J., Cribb, P. J., Cutler, D. F., & Humphries, C. J., eds.), Royal Botanic Gardens, Kew, pp. 497–509.
- 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 M, Bruhl JJ, Dhooge S, Chase MW, Furness CA, Ghamkhar K, Goetghebeur P, Hodkinson TR, Marchant AD, Nieuborg R, Reznicek AA, 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.

- Stevens PF. 2001 onwards. Angiosperms Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. [S. l.]. Disponível em <http://www.mobot.org/MOBOT/research/Apweb/>.
- Tillich HJ. 2000. Ancestral and derived character states in seedlings of monocotyledons. In: Wilson, K.I. & Morrison, D.A. (Eds.). *Monocots: systematics and evolution*. CSIRO, Melbourne, pp. 221–228.
- Tillich HJ. 2007. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (monocotyledons). *Annals of Botany* 100:1413–1429.
- Valadares RT. 2020. Juncaceae in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB138>>. Acesso em: 25 ago. 2021
- Vegetti AC. 2003. Synflorescence typology in Cyperaceae. *Annales Botanici Fennici* 40:35–46.
- Vitta FA, 2005. Revisão taxonômica e estudos morfológicos e biossistemáticos em *Cryptangium* Schrad. ex Nees e *Lagenocarpus* Nees (Cyperaceae: Cryptangieae). Tese de doutorado - Universidade de Campinas, Brasil, pp. 1–294.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Muasya AM, Smets E, Caris P. 2004. The nature of the perianth in *Fuirena* (Cyperaceae). *South African Journal of Botany* 70:587–594.
- Vrijdaghs A, Caris P, Goetghebeur P, Smets E. 2005a. Floral ontogeny in *Scirpus*, *Eriophorum* and *Dulichium* (Cyperaceae), with special reference to the perianth. *Annals of Botany* 96:167–168.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Muasya AM, Caris P, Smets E. 2005b. Floral ontogeny in *Ficinia* and *Isolepis* (Cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. *Annals of Botany* 96:1247–1264.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Smets E, Muasya AM. 2006. The floral scales in *Hellmuthia*

- (Cyperaceae, Cyperoideae) and *Paramapania* (Cyperaceae, Mapanioideae): An ontogenetic study. *Annals of Botany* 98:619–630.
- Vrijdaghs A, Muasya AM, Goetghebeur P, Caris P, Nagels A, Smets E. 2009. A floral ontogenetic approach to questions of homology within the Cyperoideae (Cyperaceae). *Botanical Review* 75:30–51.
- Vrijdaghs A, Reynders M, Larridon I, Muasya AM, Smets E, Goetghebeur P. 2010. Spikelet structure and development in Cyperoideae (Cyperaceae): A monopodial general model based on ontogenetic evidence. *Annals of Botany* 105: 555–571.
- Vrijdaghs A, Reynders M, Muthama Muasya A, Larridon I, Goetghebeur P, Smets EF. 2011. Morphology and development of spikelets and flowers in *Cyperus* and *Pycneus* (Cyperaceae). *Plant Ecology and Evolution* 144:44–63.
- Zaman BYB. 1950. The embryology of *Juncus prismatocarpus* Br. and *J. effusus* Linn. *Proceedings of the Indian National Science* 31:223–234.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho traz informações sobre a anatomia, a vascularização e o desenvolvimento floral de forma comparada em espécies do clado cyperídeo. Além disso, apresenta dados anatômicos inéditos do desenvolvimento pós-seminal em espécies de Juncaceae e Cyperaceae.

- Há variação no número de traços vasculares que as tépalas recebem nas três famílias do clado. Nas espécies de *Juncus* as tépalas recebem três traços vasculares, enquanto em *Luzula* ocorre variação entre as espécies, podendo suas tépalas receberem três ou apenas um traço. Já as tépalas de *Thurnia sphaerocephala* e as de Cyperaceae recebem um único traço vascular. Essa é provavelmente a condição ancestral no clado, tendo ocorrido reversões em Juncaceae;

- O desenvolvimento floral nas espécies de cyperídeas mostrou algumas diferenças, principalmente em relação ao perianto e ao gineceu. As espécies de *Luzula* e *Thurnia sphaerocephala* apresentaram desenvolvimento tardio das tépalas internas. Em relação ao desenvolvimento do gineceu, em *Juncus* e em Cyperaceae o mesmo inicia-se a partir de um primórdio anelar, porém em *Juncus* os septos são evidentes. Já em *Luzula* o gineceu surge como um primórdio triangular ao redor de uma placenta central e em *Thurnia sphaerocephala* como um primórdio sólido onde se formam depressões;

- A redução de peças florais e de verticilo é frequente na evolução floral de Cyperaceae, porém, nas espécies analisadas, as reduções diferem das encontradas anteriormente para outras espécies de Cyperaceae, indicando que, provavelmente, essas reduções ocorreram de forma independente nos diferentes clados da família;

- A redução de peças florais também foi observada em *Thurnia sphaerocephala*. A perda das tépalas internas latero-abaxiais, dos estames internos latero-abaxiais e do carpelo

abaxial origina flores dímeras. Além disso, os estames nas flores dímeras podem variar de quatro a seis, com diferentes graus de aborto;

- A redução estrutural no androceu das flores de *Thurnia sphaerocephala* é causada por dois processos: a não formação do primórdio ou o aborto;

- O gineceu trímero é uma característica ancestral no clado cyperídeo e a sua evolução em direção à dimeria ocorreu em representantes de Thurniaceae e Cyperaceae;

- A forma e disposição das glumas na espiguetta é provavelmente uma das causas do pistilo dímero achatado lateralmente em *Cyperus sesquiflorus*;

- A presença de compostos fenólicos nas diferentes peças florais de *Fuirena robusta*, *Pleurostachys stricta* e *Schoenoplectus californicus* deve estar associada com a proteção contra a herbivoria e com a atração de agentes polinizadores;

- Em relação ao desenvolvimento pós-seminal, o cotilédone do tipo fanerômero é característica compartilhada por Juncaceae e Thurniaceae, e condição plesiomórfica mais provável no clado cyperídeo;

- Acredita-se que o cotilédone do tipo coleóptilo derivou do fanerômero devido a um maior desenvolvimento do hipófilo cotiledonar em relação ao hiperfilo;

- A redução da raiz primária e presença de coleóptilo nas plântulas de Cyperaceae são considerados caracteres derivados em relação às demais famílias do clado;

- O envoltório mucilaginoso presente nas sementes de *Juncus tenuis* corresponde à testa, pois tem origem do tegumento externo do óvulo. O aspecto mucilaginoso das sementes pode estar relacionado com a proteção e com a dispersão zoocórica.

Perspectivas futuras:

- Considerando a grande diversidade morfológica de Cyperaceae, pretende-se ampliar os estudos sobre vascularização e desenvolvimento floral em espécies mais basais, para melhor entender a evolução floral na família;

- Estudar a anatomia e o desenvolvimento pós-seminal em Thurniaceae para compreender como se deu a evolução do cotilédone no clado cyperídeo;
- Analisar, comparativamente, a anatomia e o desenvolvimento pós-seminal em espécies da subfamília Mapanioideae, a fim de entender a diversidade morfológica da família Cyperaceae.