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

ANATOMIA FLORAL E ONTOGENIA DE ESPÉCIES DÍMERAS DE
Paepalanthus MART. (ERIOCAULACEAE, POALES) E SEU SIGNIFICADO
EVOLUTIVO

ARTHUR DE LIMA SILVA

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

ARTHUR DE LIMA SILVA

Anatomia floral e ontogenia de espécies dímeras de
Paepalanthus Mart. (Eriocaulaceae, Poales) e seu significado
evolutivo

Orientadora: Profa. Dra. Alessandra Ike Coan

Co-orientador: Prof. Dr. Marcelo Trovó Lopes de Oliveira

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

Rio Claro

2016

581.4 Silva, Arthur de Lima
S586a Anatomia floral e ontogenia de espécies dímeras de
Paepalanthus Mart. (Eriocaulaceae, Poales) e seu significado
evolutivo / Arthur de Lima Silva. - Rio Claro, 2016
58 f. : il., figs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientadora: Alessandra Ike Coan
Coorientador: Marcelo Trovó Lopes de Oliveira

1. Anatomia vegetal. 2. Merisma. 3. Paepalanthoideae. 4.
Desenvolvimento. I. Título.

Agradecimentos

Primeiramente gostaria de agradecer à minha família, especialmente aos meus pais e irmã – Genilze, Givanildo e Raquel – por acreditarem em mim, pelo suporte e por não me deixarem abandonar aquilo que eu sempre gostei. Obrigado por me darem asas e, acima de tudo, por me apoiarem nas minhas escolhas, dentre elas a de fazer esse mestrado. Amo muito vocês!

Agradeço aos funcionários e aos docentes que trabalham na Unesp - Rio Claro, pois, apesar do pouco contato, não agradecer vocês seria no mínimo bastante injusto. Agradeço principalmente à minha orientadora Alessandra, pelos inúmeros ensinamentos, pelos *brainstorms* e pelos puxões de orelha mais que merecidos. Mais importante que isso, obrigado pela amizade, pelo bom humor e por toda a paciência e preocupação ao longo desses bons anos, que, com certeza, fizeram toda a diferença pra mim. Obrigado por tudo! Agradeço ao meu coorientador Marcelo, por aceitar me coorientar, pela ideia do projeto, pelas discussões e por ter me dado a oportunidade de conhecer um outro lado das Eriocauláceas na Chapada dos Veadeiros (GO). Agradeço à Vera e à Aline pelas saídas de campo e pelas sugestões para a dissertação; à CAPES pela bolsa concedida pra realização do meu mestrado e ao Departamento de Botânica pelo auxílio pras atividades de campo.

Agradeço aos meus amigos e companheiros de laboratório e de departamento. Paula - irmãzinha de orientação -, obrigado pelos conselhos, desabafos, dicas de organização e por ter entrado nessa junto comigo. Blanca, Elaine, Danilo, Mari, Kaire, Rafa e Lê, obrigado sempre pela ajuda e pelas conversas nossas de cada dia. Sem vocês era capaz de a rotina ter sido bem sem graça, e a cantina provavelmente não teria nenhum sentido. Agradeço também aos demais amigos do departamento, Luís, Kleber, Gisele, Fernanda Passarini, Fernanda Martins, Yuri e Renata.

Agradeço aos grupos dos quais participei ao longo desses anos e por terem me acrescentado aquilo que não é possível se acrescentar em sala de aula. À Márcia e aos amigos do projeto de extensão Biosferas, ao pessoal do Centro Acadêmico da Biologia (CAB), à Comissão de Semana de Estudos (Sebio), à Comissão de Recepção dos Bixos, à Atlética Biologia e ao Coletivo Calisto – Sexualidades Livres.

Pra muito além da vida acadêmica, agradeço àqueles com quem convivi durante esses anos em Rio Claro. De início à república Bar do Moe, onde pude realmente criar raízes, onde passei a maior parte da graduação e da qual sempre farei parte. Obrigado Salsicha, Moreno, Rosca, E.T., Leitão, Puxa, Yao, Dennise. Agradeço à Calabouço, que considero minha segunda casa, mesmo sem o consentimento dos moradores: Pernoite, Chico, Isa, Phoebe e Sheldon. Agradeço em especial ao Vésper, pelos conselhos, pela confiança e pelas ideias sempre fora da caixinha nesse tempo todo de amizade. Por último, e talvez mais importante, agradeço à Casa da Vó e à Yas, por dividir comigo casa, refeições, festas, brisas, programas de TV, todo o dia-a-dia e por me mostrar o lado bonito, subjetivo e criativo da vida!

Agradeço aos grandes amigos que fizeram ou fazem parte do cotidiano da Unesp e com quem o tempo de botar o papo em dia é sempre muito bem gasto. Agradeço à Mari, Smurf, Kaki, Coração, Fii, Franca, Margarida, Reto, Bia, Bre, Botafogo, Tia, Intriga e Xamego. Aos indispensáveis companheiros de cantina: Gaga, Loucas, Bronha, Jequiti e Pajé. E à minha família biológica rioclarense, por compartilhar genes tão ruins (que são tão ótimos!): Vésper, Sheldon, Chico, Ports, Mack, Gaga, Yas, Fica, Vácuo e Bets.

Agradeço àqueles amigos que não estão mais no cotidiano de Rio Claro, mas que caminham sempre lado a lado comigo todo o tempo: ao Salsicha pelos anos de

convivência, de papo-cabeça e de abismos; à Kitty, pelos conselhos, conversas, por me abrigar em São Paulo e por ser minha guia de turismo; à Aline, pelas conversas mais sinceras da vida, pelo companheirismo e pelo senso de humor impecável (quero ser você quando crescer!); e ao Moreno, por sempre me mostrar um outro lado de tudo, por ter ido pra Califórnia e principalmente por ter voltado (he's back!). Agradeço ao bonde extramunicipal quase rio-clarense e que também é companheiro de viagens e de Natais sem Passas: Alice e Alê. Obrigado pelos encontros, às vezes esporádicos, mas sempre muito bons. Agradeço também aos amigos que apareceram do nada no meio do segundo tempo, mas se tornaram amigos tão próximos em tão pouco tempo. Obrigado, Madá, Gari, Seya, Shazam e Paulo pelas visitas trocadas, pelos causos da vida e pelas risadas!

Por último, agradeço a todos os familiares e amigos que de alguma forma se fizeram presentes em todo esse meu tempo de Rio Claro e que indiretamente acabaram ajudando no processo de elaboração dessa dissertação.

Muito Obrigado!

“Ver um mundo em um grão de areia e um céu numa flor selvagem é ter o infinito na
palma da mão e a eternidade em uma hora.”

- William Blake

Resumo

Eriocaulaceae é uma família de monocotiledôneas bastante representativa na flora brasileira. Estudos sobre a sua morfologia, anatomia e desenvolvimento florais têm tido um papel importante na resolução de questões taxonômicas e evolutivas. *Paepalanthus*, seu maior gênero, apresenta morfologia bastante complexa e suas relações infragenéricas ainda não são totalmente conhecidas. Neste trabalho são estudadas a anatomia e o desenvolvimento floral de oito espécies dímeras de *Paepalanthus* pertencentes aos diferentes clados em que essa característica ocorre, buscando maior conhecimento do gênero e das relações entre as espécies dos clados estudados: *P.* subg. *Thelxinoë*, *P.* sect. *Conodiscus*, *P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis* e *P.* ser. *Dimeri*. O presente trabalho contribui ao encontrar caracteres anatômicos e ontogenéticos florais com valor taxonômico e que auxiliam na elucidação de relações evolutivas em *Paepalanthus*. Na flor estaminada, o verticilo externo de estaminódios, previamente relatado por diferentes autores, não se desenvolve e é corretamente descrito como a região apical das pétalas. As flores pistiladas desenvolvem ovário com uma porção sinascidiada proximal e uma pequena porção simplicada apical, descritas pela primeira vez em Eriocaulaceae. Também são descritos três padrões para o gineceu das espécies estudadas de *Paepalanthus* dímeros: a) gineceu com dois ramos nectaríferos e dois ramos estigmáticos livres (*P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis* e *P.* ser. *Dimeri*); b) gineceu com dois ramos nectaríferos, mas com os ramos estigmáticos fusionados na flor madura até a altura dos estigmas (*P.* sect. *Conodiscus*); e c) gineceu em que os ramos nectaríferos não se desenvolvem e os ramos estigmáticos são fusionados (*P.* subg. *Thelxinoë*). A ocorrência de ramos nectaríferos e ramos estigmáticos livres pode ser uma sinapomorfia para o clado que compreende *P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis* e *P.* ser. *Dimeri*. A presença de ramos estigmáticos fusionados corrobora a proximidade *P.* sect. *Conodiscus* e *P.* subg. *Thelxinoë*. Já a ausência de ramos nectaríferos pode ser considerada uma sinapomorfia de *P.* subg. *Thelxinoë*. Devido à homologia entre os pistilódios das flores estaminadas e os ramos nectaríferos das flores pistiladas, o desenvolvimento e a anatomia dessas estruturas são semelhantes e algumas características morfológicas e do revestimento se mostram diagnósticas para a diferenciação das espécies. Por sua vez, os tricomas encontrados nas peças florais estéreis das espécies estudadas também diferem entre as categorias infragenéricas e são importantes para distingui-las.

Palavras-chave: merisma, Paepalanthoideae, *Paepalanthus* subg. *Thelxinoë*, *P.* sect. *Conodiscus*, *P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis* e *P.* ser. *Dimeri*.

Abstract

Eriocaulaceae is a well-represented monocot family in the Brazilian flora. Studies about its floral morphology, anatomy and development have played an important role in solving taxonomic and evolutionary problems within the family. *Paepalanthus*, the larger genus in Eriocaulaceae, has a very complex morphology, and its infrageneric relationships are not completely known so far. In this work, we studied the floral anatomy and development of eight species of *Paepalanthus* belonging to distinct clades in which the dimery occurs, in order to improve our knowledge about the genus and the relationships between the species of the studied clades: *P.* subg. *Thelxinoë*, *P.* sect. *Conodiscus*, *P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis*, and *P.* ser. *Dimeri*. The present work contributes by finding floral anatomical and ontogenetical characters with taxonomic significance and also characters that help clarify the relationships in *Paepalanthus*. In the staminate flower, the outer whorl of staminodes, previously reported by different authors, does not grow and it is correctly described as the apical portion of petals. Pistillate flowers develop ovary with a proximal synascidiate portion and a short apical symplicate portion, reported for the first time in Eriocaulaceae. Furthermore, three patterns of gymnoecium are described for the studied species of dimerous *Paepalanthus*: a) gymnoecium with two nectariferous branches and two free stigmatic branches (*P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis* e *P.* ser. *Dimeri*); b) gymnoecium with two nectariferous branches, and stigmatic branches fused up to the stigma level (*P.* sect. *Conodiscus*); and c) gymnoecium in which the nectariferous branches do not develop and the stigmatic branches are fused (*P.* subg. *Thelxinoë*). The occurrence of nectariferous branches and free stigmatic branches may be a synapomorphy of the clade that includes *P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis* e *P.* ser. *Dimeri*. The occurrence of fused stigmatic branches supports the proximity between *P.* sect. *Conodiscus* e *P.* subg. *Thelxinoë*. Yet, the absence of nectariferous branches may be considered a synapomorphy of *P.* subg. *Thelxinoë*. Due to the homology between nectariferous pistillodes found in staminate flowers and nectariferous branches found in pistillate flowers, the development and anatomy of both structures are similar, and some morphological and epidermal features showed diagnostic for the distinction of the species. Moreover, trichomes were found in sterile floral structures of the studied species. They also differ among the infrageneric categories and are important to distinguish them.

Keywords: merism, Paepalanthoideae, *Paepalanthus* subg. *Thelxinoë*, *P.* sect. *Conodiscus*, *P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis*, and *P.* ser. *Dimeri*.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	10
1.1. Eriocaulaceae	10
1.2. Filogenia, anatomia e ontogenia	11
1.3. O gênero <i>Paepalanthus</i>	13
1.4 Merisma floral.....	14
2. OBJETIVOS	15
3. MATERIAL E MÉTODOS	16
3.1. Material	16
3.2. Metodologia.....	17
3.2.1. Microscopia de Luz (ML).....	17
3.2.2. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV).....	18
4. RESULTADOS	19
4.1. Ontogenia da flor estaminada	20
4.2. Ontogenia da flor pistilada	21
4.3. Tricomas das peças florais	24
4.4. Anatomia da flor estaminada madura	24
4.5. Anatomia da flor pistilada madura.....	26
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	52

1. INTRODUÇÃO

1.1. Eriocaulaceae

Eriocaulaceae Martinov é uma família de monocotiledôneas com cerca de 1200 espécies no mundo e aproximadamente 625 espécies no Brasil, sendo uma das famílias mais representativas da flora brasileira (BFG, 2015; Sano et al. 2016). Ela está inserida na ordem Poales e frequentemente aparece como grupo irmão de Xyridaceae, compondo o clado das xyrídias (Givnish et al., 2010; Bouchenak-Khelladi et al., 2014; Alves et al., 2015).

A distribuição de Eriocaulaceae é pantropical, com dois centros de diversidade localizados na América do Sul: o primeiro na região da Cadeia do Espinhaço, que abrange os estados de Minas Gerais e Bahia; e o segundo no Escudo das Guianas, nas regiões da Guiana, Venezuela e estados do norte do Brasil (Giulietti e Hensold, 1990; Giulietti et al., 2000; Trovó et al., 2013). As espécies de Eriocaulaceae são características por apresentarem flores geralmente unissexuadas dispostas em capítulos racemosos bissexuados (Giulietti e Hensold, 1990; Stützel e Trovó, 2013).

Ruhland (1903), com base em Koernicke (1863), propôs duas subfamílias, Eriocauloideae e Paepalanthoideae, baseando-se nas características florais das espécies. Eriocauloideae caracteriza-se por apresentar androceu diplostêmone, dois verticilos de estaminódios nas flores pistiladas e glândulas nas pétalas; e Paepalanthoideae por apresentar androceu isostêmone, um único verticilo de estaminódios nas flores pistiladas, pétalas sem glândulas e gineceu com estilete

dividido em ramos nectaríferos e estigmáticos alternados (Ruhland, 1903; Rosa e Scatena, 2003, 2007; Giuliatti et al., 2012).

Ruhland (1903) tratou nove gêneros para Eriocaulaceae: Eriocauloideae: *Eriocaulon* L. e *Mesanthemum* Körn.; Paepalanthoideae: *Blastocaulon* Ruhl., *Lachnocaulon* Kunth., *Leiothrix* Ruhl., *Syngonanthus* Ruhl., *Tonina* Aubl., *Paepalanthus* Mart. e *Philodice* Mart. Atualmente, são reconhecidos 10 gêneros: Eriocauloideae: *Eriocaulon* e *Mesanthemum*; Paepalanthoideae: *Actinocephalus* (Körn) Sano, *Comanthera* L.B.Sm., *Lachnocaulon*, *Leiothrix*, *Paepalanthus*, *Rondonanthus* Herzog, *Syngonanthus* e *Tonina*.

1.2. Filogenia, anatomia e ontogenia

A monofilia de Eriocauloideae e Paepalanthoideae é evidenciada por estudos filogenéticos, mas as relações entre os gêneros e as espécies ainda não estão totalmente claras (Unwin, 2004; Andrade et al., 2010; Giuliatti et al., 2012; Trovó et al., 2013). Assim como as subfamílias, os gêneros e categorias infragenéricas em Eriocaulaceae são delimitados baseando-se principalmente em caracteres morfológicos florais, como merisma floral, número de verticilos, tamanho e conação de peças estéreis, e ramificação do estigma (Ruhland, 1903).

Estudos da anatomia e ontogenia floral já se mostraram importantes na caracterização dos gêneros na família (Stützel, 1985, 1990; Stützel e Gansser, 1995; Rosa e Scatena, 2003, 2007). Stützel (1985) e Stützel e Gansser (1995), ao estudar o desenvolvimento das anteras de *Tonina* e de *Lachnocaulon*, reportaram tipos distintos de redução das tecas das anteras em ambos os gêneros: em *Lachnocaulon*, a redução é do tipo facial, originando anteras bitecas-bisporangidas; enquanto que, em *Tonina*, podem ocorrer desde reduções dos tipos facial e lateral

(anteras monotecas-bisporangiadas) até a presença de estames sem anteras. Ainda, nesses mesmos estudos, os autores caracterizaram o início do desenvolvimento das flores estaminadas de representantes de *Eriocaulon* (Eriocauloideae), *Lachnocaulon* e *Paepalanthus* (Paepalanthoideae), mostrando diferenças nas duas subfamílias, como o surgimento de um único verticilo de estames em Paepalanthoideae e de dois verticilos de estames em Eriocauloideae.

O desenvolvimento do gineceu de algumas espécies de *Eriocaulon* (Eriocauloideae), *Lachnocaulon*, *Leiothrix*, *Paepalanthus* e de *Syngonanthus* (Paepalanthoideae), bem como de espécies de Xyridaceae, também foi estudado por Stützel (1990) e Stützel e Gansser (1995). Os autores evidenciaram a homologia dos apêndices nectaríferos encontrados nas flores pistiladas de Paepalanthoideae (Eriocaulaceae) com aqueles encontrados em Xyridaceae, levantando características morfológicas importantes para o conhecimento da história evolutiva de Eriocaulaceae, assim como diagnósticas para a distinção dos gêneros da família.

Mais recentemente, Rosa e Scatena (2003, 2007) realizaram estudos comparativos da anatomia floral e das estruturas nectaríferas de Eriocaulaceae, contribuindo para o conhecimento anatômico das duas subfamílias. Esses estudos investigaram seis dos dez gêneros atualmente aceitos e descreveram pela primeira vez a ocorrência de estaminódios nas flores estaminadas de espécies Paepalanthoideae, indicando a possibilidade de um ancestral diplostêmone para o grupo.

Estudos morfológicos, anatômicos e ontogenéticos também têm auxiliado na resolução de problemas evolutivos em Eriocaulaceae como um todo, resultando, por vezes, em mudanças de categorias taxonômicas (Sano, 2004; Parra et al., 2010; Andrade et al., 2011). Ruhland (1903), por exemplo, desmembrou o gênero

Blastocaulon a partir de *Paepalanthus* devido à presença de anteras monotecas-bisporangiadadas. No entanto, estudos embriológicos e de desenvolvimento floral (Stützel, 1985; Stützel e Gansser, 1995; Coan e Scatena, 2004; Coan et al., 2010) apontaram essa característica como instável na sustentação de *Blastocaulon*, uma vez que anteras bisporangiadadas são comuns também a *Lachnocaulon*, *Tonina* e *Syngonanthus*. Andrade et al. (2011) evidenciaram o polifiletismo de *Blastocaulon* e sugeriram novamente a sua sinonimização com *Paepalanthus*.

Espécies do gênero *Rondonanthus*, por sua vez, já foram incluídas em *Paepalanthus*, *Syngonanthus* e em *Wurdackia* Moldenke (gênero monotípico hoje sinonimizado em *Rondonanthus*) devido à complexa morfologia das suas flores (Hensold e Giulietti, 1991). *Rondonanthus* é considerado um gênero importante do ponto de vista filogenético por compartilhar características morfológicas florais com as duas subfamílias existentes, é um dos primeiros ramos a divergir em Paepalanthoideae e ainda carece de estudos mais aprofundados sobre sua anatomia e morfologia (Hensold e Giulietti, 1991, Trovó et al., 2013).

1.3. O gênero *Paepalanthus*

Paepalanthus (Paepalanthoideae) é o terceiro maior gênero entre as Angiospermas Brasileiras (BFG, 2015). É maior gênero de Eriocaulaceae e compreende mais da metade das espécies brasileiras da família (~340 espécies), apresentando padrões florais e hábitos bastante variados (Mabberley, 1987; Giulietti e Hensold, 1990; Giulietti et al., 2012, BFG, 2015). As espécies desse gênero possuem flores pistiladas com sépalas livres ou unidas na base; pétalas fusionadas nas flores estaminadas e livres nas pistiladas; gineceu com ramos estigmáticos e

nectaríferos alternados e inseridos na mesma altura; e número de peças florais trímeras ou dímeras (Ruhland, 1903; Stützel, 1998; Rosa e Scatena, 2003; Giulietti et al., 2005; Rosa e Scatena, 2007; Trovó et al., 2013).

Körnische (1863) e Ruhland (1903) propuseram, inicialmente, mais de 20 categorias infragenéricas em *Paepalanthus* baseadas na sua morfologia (Trovó et al., 2013). Ainda hoje essas categorias em *Paepalanthus* perduram, tendo como base principalmente os caracteres florais, tais como merisma floral, conação de peças florais, forma dos pistilódios das flores estaminadas e presença de brácteas subentendendo as flores (Ruhland, 1903; Stützel, 1998).

Entretanto, o gênero não emerge monofilético em estudos filogenéticos (Andrade, 2007; Andrade et al., 2010; Giulietti et al., 2012; Trovó et al., 2013) e apresenta diversos problemas, especialmente tratando-se das relações entre suas categorias infragenéricas (Trovó et al., 2013). Embora estudos anatômicos e ontogenéticos florais tenham sido feitos em Eriocaulaceae, as características florais das espécies são bastante complexas e informações comparativas em clados infragenéricos ainda são incipientes tanto para *Paepalanthus* quanto para os demais grandes gêneros da família.

1.4 Merisma floral

As flores, em Eriocaulaceae, são em sua maioria trímeras (Ruhland, 1903; Stützel, 1998). No entanto, espécies dímeras ocorrem nas duas subfamílias, particularmente nos gêneros *Eriocaulon* (Eriocauloideae), *Paepalanthus* e *Syngonanthus* (Paepalanthoideae) (Giulietti et al., 2012). Estudos ontogenéticos (Stützel, 1984, 1985) sugerem que as flores dímeras são derivadas de flores

trímeras cujas sépalas medianas foram suprimidas, já que essas peças se iniciam tardiamente em relação às sépalas laterais.

Em estudos recentes (Giulietti et al., 2012; Trovó et al., 2013), as espécies dímeras de *Paepalanthus* aparecem em cinco grupos distintos: *P.* subg. *Thelxinoë* Ruhland, *P.* sect. *Conodiscus* Ruhland, *P.* sect. *Diphyomene* Ruhland, *P.* sect. *Eriocaulopsis* Ruhland e *P.* ser. *Dimeri* Ruhland. De acordo com Trovó et al. (2013), é provável que a dimeria tenha evoluído mais de uma vez no gênero devido à posição filogenética em que se encontram esses clados dímeros.

Estudos anatômicos e ontogenéticos nesses grupos ainda são restritos à anatomia de órgãos vegetativos e embriologia de algumas espécies (Coan e Scatena, 2004; Scatena et al., 2005; Alves et al., 2013), e à anatomia floral de *P. flaccidus* (*P.* sect. *Eriocaulopsis*) (Rosa e Scatena, 2007). Desta forma, trabalhos adicionais sobre a anatomia e ontogenia florais tornam-se importantes para o levantamento de sinapomorfias que possam contribuir para a taxonomia de *Paepalanthus* ou que possam auxiliar na resolução de problemas evolutivos, em especial dentre as espécies dímeras.

2. OBJETIVOS

O presente trabalho teve como objetivos específicos:

A) Estudar comparativamente a ontogenia floral de oito espécies dímeras de *Paepalanthus* pertencentes aos clados em que a dimeria ocorre de forma que auxilie em futuros estudos cladísticos e no entendimento de questões evolutivas no gênero, como a evolução da dimeria.

B) Analisar a anatomia floral dessas espécies dímeras com o intuito de levantar caracteres passíveis de serem usados na sistemática do gênero;

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material

Para a dissertação, foram selecionadas oito espécies dímeras de *Paepalanthus* circunscritas em *Paepalanthus* subg. *Thelxinoë*, *P.* sect. *Conodiscus* Ruhland, *P.* sect. *Diphyomene* Ruhland, *P.* sect. *Eriocaulopsis* Ruhland e *P.* ser. *Dimeri* Ruhland (Ruhland, 1903), apresentadas na Tabela 1.

Tabela 1 - Lista de espécies dímeras de *Paepalanthus* selecionadas para o presente estudo, com respectivos posicionamentos taxonômicos e dados de coleta.

Seção/Subgênero (senso Ruhland 1903)	Espécie	Dados da coleta	Local de coleta
<i>P.</i> subg. <i>Thelxinoë</i>	<i>P. scleranthus</i> Ruhland	Scatena et al. 220	Santana do Riacho (MG)
		Scatena et al. 267	Santana do Riacho (MG)
		Scatena et al. 273	Diamantina (MG)
<i>P.</i> sect. <i>Conodiscus</i>	<i>P. echinoides</i> Trovó	Trovó & Silva 647	Alto Paraíso de Goiás (GO)
<i>P.</i> sect. <i>Diphyomene</i>	<i>P. chiquitensis</i> Herzog	Trovó 384	Alto Paraíso de Goiás (GO)
	<i>P. cordatus</i> Ruhland	Silva & Trovó 5	Alto Paraíso de Goiás (GO)
	<i>P. urbanianus</i> Ruhland	Borges 708	Alto Paraíso de Goiás (GO)
		Silva & Trovó 1	Alto Paraíso de Goiás (GO)
<i>P.</i> sect. <i>Eriocaulopsis</i>	<i>P. flaccidus</i> (Bong.) Kunth.	Scatena et al. 235	Santana do Riacho (MG)
		Scatena et al. 240	Santana do Riacho (MG)
		Silva & Trovó 10	Alto Paraíso de Goiás (GO)
<i>P.</i> ser. <i>Dimeri</i>	<i>P. elongatus</i> (Bong.) Körn.	Borges 706	Alto Paraíso de Goiás (GO)
		Silva & Trovó 8	Alto Paraíso de Goiás (GO)
	<i>P. vaginatus</i> (Bong.) Körn.	Echternacht 2596.	Serra da Canastra (MG)

Inflorescências de *P. scleranthus* (*P. subg. Thelxinoë*), *P. echinoides* (*P. sect. Conodiscus*) (Fig. 1A), *P. flaccidus* (*P. sect. Eriocaulopsis*) (Fig. 1B), *P. cordatus* (Fig. 1C), *P. chiquitensis* (Fig. 1D), *P. urbanianus* (*P. sect. Diphyomene*) (Fig. 1E), *P. elongatus* (Fig. 1F, G) e *P. vaginatus* (*P. ser. Dimeri*) foram coletadas em expedições científicas a regiões de campos rupestres nos estados de Minas Gerais e Goiás (Fig. 1H). *Paepalanthus cordatus* (*P. sect. Diphyomene*) e *P. elongatus* (*P. ser. Dimeri*) foram adicionadas ao estudo como complementação dos dados da ontogenia de suas categorias taxonômicas devido à ausência de flores pistiladas em estágio maduro em *P. vaginatus*, *P. chiquitensis* e *P. urbanianus*, espécies anteriormente selecionadas. As exsicatas das espécies foram depositadas no Herbário Rioclarense (HRCB), Herbário da Universidade de São Paulo (SPF), Herbário da Universidade Federal de Uberlândia (HUFU) e Herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB).

3.2. Metodologia

3.2.1. Microscopia de Luz (ML)

Inflorescências de *P. cordatus*, *P. chiquitensis*, *P. echinoides*, *P. elongatus*, *P. flaccidus*, *P. scleranthus*, *P. urbanianus* e *P. vaginatus*, com flores em diferentes estágios de desenvolvimento, foram fixadas em FAA 50 (Johansen, 1940) e armazenadas em etanol 70% com algumas gotas de glicerina.

Flores individuais e capítulos inteiros foram selecionados sob estereomicroscópio, submetidos à desidratação em série butílica e incluídos em historresina (Leica Historesin Embedding Kit). As amostras foram seccionadas com

navalha de vidro ou de aço descartável em espessura de 3-8µm em micrótomo rotativo Leica RM2245. As seções anatômicas obtidas foram coradas com ácido periódico-reagente de Schiff (PAS) (Jensen, 1962) e Azul de Toluidina 0,05% 0,1M em tampão fosfato de sódio pH 6,8 (Feder e O'Brien, 1968) e, posteriormente, montadas em Entellan. O estudo foi realizado no Laboratório de Morfologia Vegetal do Departamento de Botânica (Instituto de Biociências de Rio Claro, UNESP).

A análise e a interpretação dos resultados foram feitas a partir das lâminas permanentes confeccionadas e das observações anatômicas ao microscópio de luz. As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM4000 com câmera acoplada (DFC450).

3.2.2. Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

A seleção do material para a microscopia eletrônica de varredura foi feita sob estereomicroscópio. Capítulos das espécies estudadas foram seccionados ao meio ou em quatro partes e tiveram seus tricomas retirados com pinça para a visualização dos primórdios florais e das flores em estágios mais jovens na porção central da inflorescência. As flores em estágio maduro foram retiradas, com auxílio de pinças de pontas finas, das regiões periféricas dos capítulos e trabalhadas individualmente.

As amostras foram desidratadas em série de propanona e submetidas a ponto crítico. Em seguida foram fixadas em *stubs* metálicos com auxílio de adesivos e metalizadas com ouro para observação ao microscópio eletrônico de varredura (MEV) (Hitachi TM3000) no Laboratório de Microscopia Eletrônica (Instituto de Biociências de Rio Claro, UNESP).

A análise e interpretação dos resultados foram feitas a partir das observações dos *stubs* metalizados ao microscópio eletrônico de varredura. As imagens do MEV foram obtidas com auxílio do software específico. As pranchas de fotos foram confeccionadas utilizando programas de edição de imagem. Os tricomas encontrados nas peças florais foram classificados de acordo com a terminologia descrita por Monteiro et al. (1979).

4. RESULTADOS

Os capítulos das espécies estudadas de *Paepalanthus* são bissexuais, portando flores unissexuais com desenvolvimento centrípeto (Fig. 2A, B). Muitos tricomas são encontrados nos capítulos de todas as espécies (Fig. 2A), exceto em *P. echinoides* e *P. scleranthus* (Fig. 2B).

Tanto as flores estaminadas como as pistiladas são pediceladas (Fig. 2C, D) e encontram-se subentendidas por uma bráctea floral em posição alterna ao cálice (Fig. 2D). Em ambos os sexos, o desenvolvimento floral inicia-se com a formação da bráctea floral que subentende um primórdio floral em formato de domo (Fig. 2E, F).

O processo de desenvolvimento floral consiste: i) no surgimento dos primórdios das peças florais – sépalas, pétalas, verticilo interno de estames e carpelos – de cada verticilo a partir do primórdio floral; ii) na diferenciação dos sexos das flores estaminadas e pistiladas; e iii) na maturação das peças até o momento da antese. Nos primeiros estágios de desenvolvimento floral das espécies aqui estudadas, não há distinção entre as flores estaminadas e pistiladas, sendo possível distingui-las apenas posteriormente, com a diferenciação dos verticilos férteis. O

desenvolvimento das peças florais é sempre centrípeto. Assim, os resultados serão mostrados seguindo a ordem cronológica de aparecimento das peças florais.

4.1. Ontogenia da flor estaminada

Nas flores estaminadas de todas as espécies dímeras estudadas de *Paepalanthus*, o primeiro verticilo a se formar é o cálice, com o aparecimento das duas sépalas em posição alterna à bráctea floral (Fig. 3A). Em seguida, ocorre o aparecimento dos primórdios de dois estames antepépalos (Fig. 3B, C). No centro do primórdio floral inicia-se uma pequena protuberância central, correspondente ao primórdio do gineceu (Fig. 3C). Só então é que se iniciam as pétalas (Fig. 3D), em posição oposta aos estames e alterna às sépalas. Pelo posicionamento das peças nessas etapas florais iniciais percebe-se, então, que os estames iniciados correspondem àqueles do verticilo interno, sem qualquer evidência daqueles do verticilo externo.

As sépalas se desenvolvem e se diferenciam, passando a envolver toda a flor jovem (Fig. 3E, F). Durante esse processo, ocorre também a diferenciação das tecas das anteras nos primórdios dos estames (Fig. 3E, F). Em seguida, os primórdios dos estames se diferenciam em filete e antera (Fig. 3G) e o primórdio do gineceu se divide em três proeminências alinhadas (Fig. 3H). Nesse estágio, inicia-se a formação do tubo da corola (Fig. 4A).

No primórdio do gineceu, as proeminências das extremidades iniciam o crescimento em lobos, enquanto a central se mantém em domo, indiferenciada (Fig. 4B). Os lobos adquirem formato cilíndrico e a superfície torna-se papilosa (Fig. 4C). Esses lobos correspondem aos pistilódios nectaríferos.

Os estames e os pistilódios nectaríferos se desenvolvem e as pétalas se unem na direção da base ao ápice floral, promovendo o alongamento do tubo da corola (Fig. 4D). Os pistilódios desenvolvem papilas longas em *P. chiquitensis*, *P. cordatus*, *P. elongatus*, *P. urbanianus* (Fig. 4E), *P. flaccidus* (Fig. 4F) e *P. vaginatus*. Em *P. echinoides* e *P. scleranthus* (Fig. 4G), os pistilódios desenvolvem papilas menos proeminentes. Os pistilódios tem formato globular em *P. chiquitensis*, *P. cordatus*, *P. elongatus*, *P. urbanianus* (Fig. 4E) e *P. vaginatus*, enquanto que em *P. echinoides*, *P. flaccidus* (Fig. 4F) e *P. scleranthus* (Fig. 4G) eles apresentam formato claviforme.

No estágio de antese da flor estaminada, as sépalas estão totalmente formadas e o tubo da corola se estende até o ápice da flor (Fig. 4H). Na corola de todas as espécies, as pétalas possuem ápice proeminente (Fig. 4I). Os filetes projetam as anteras para cima das pétalas (Fig. 4H) e as anteras apresentam deiscência latrorsa (Fig. 4I). Nesse estágio, os pistilódios nectaríferos permanecem evidentes no nível de abertura do tubo da corola em *P. chiquitensis*, *P. cordatus* (Fig. 4H), *P. elongatus*, *P. urbanianus* e *P. vaginatus*. Em *P. echinoides*, *P. flaccidus* e *P. scleranthus* (Fig. 4I) os pistilódios se mantêm abaixo do nível de abertura do tubo da corola.

4.2. Ontogenia da flor pistilada

O desenvolvimento das flores pistiladas nas espécies dímeras de *Paepalanthus* estudadas é similar àquele descrito para as flores estaminadas, tendo início, também, com o aparecimento de duas sépalas em posição alterna à bráctea, a partir do primórdio floral (Fig. 5A). As pétalas se desenvolvem tardiamente. Os

primórdios referentes ao verticilo externo de estames não surgem em nenhum momento. A formação das sépalas é, então, seguida aparecimento dos primórdios de dois estames, referentes ao verticilo interno, em posição alterna às sépalas (Fig. 5B, C), e dos primórdios das pétalas, opostos aos estames (Fig. 5B). Durante o surgimento das pétalas, ocorre o crescimento do primórdio do gineceu (Fig. 5B, C).

A diferenciação da flor pistilada ocorre com a formação do gineceu, marcado pela diferenciação dos dois carpelos, em posição oposta às sépalas, e pelo aparecimento da porção apical do septo na região central do primórdio do gineceu (Fig. 5D). Estágios iniciais da formação dos carpelos foram encontrados apenas em *P. chiquitensis* (Fig. 5D) e *P. scleranthus* (Fig. 5E). Particularmente, em *P. scleranthus* (Fig. 5E), as sépalas apresentam disposição assimétrica na flor jovem, não sendo totalmente opostas à bráctea floral.

Após o início da diferenciação do gineceu, as sépalas cobrem a flor ainda jovem (Fig. 5F) e as pétalas se desenvolvem. Os carpelos iniciam seu fechamento, com suas porções apicais formando um anel ao redor da porção apical do septo (Fig. 5F), e os estames param seu desenvolvimento, tornando-se estaminódios escamiformes (Fig. 5F). O septo do ovário ao se desenvolver eleva a placenta e os óvulos, que se tornam pêndulos (Fig. 5G).

Nas espécies estudadas, observa-se que a porção mediana do ápice dos carpelos começa a se diferenciar progressivamente (Fig. 6A-C), adquirindo formato de taça, com superfície papilosa, constituindo os ramos nectaríferos do estilete (Fig. 6C). Posteriormente, as margens dos carpelos se elevam, constituindo os ramos estigmáticos (Fig. 6D). Esses ramos se fundem com a base dos ramos nectaríferos, resultando no fechamento apical dos carpelos e na formação do estilete (Fig. 6E, F).

Em *P. scleranthus*, os primórdios dos apêndices nectaríferos podem ser iniciados em algumas flores (Fig. 6G), mas não se desenvolvem, desaparecendo ao longo do desenvolvimento do gineceu (Fig. 6H, I). Nessa espécie, as margens dos carpelos se fundem formando os ramos estigmáticos (Fig. 6H) e o fechamento da porção apical do carpelo ocorre a partir da fusão dos ramos estigmáticos em uma única estrutura cilíndrica (Fig. 6I). Em *P. echinoides*, os estágios referentes ao surgimento dos ramos e ao fechamento dos carpelos não foram observados devido à ausência desses estágios nos capítulos coletados.

Na antese da flor pistilada, em todas as espécies, as sépalas atingem o ápice das flores e as pétalas se desenvolvem até o nível um pouco abaixo das sépalas (Fig. 7A). Os ramos estigmáticos e os ramos nectaríferos se alongam e são expostos acima das peças estéreis (Fig. 7B, C). Os ramos nectaríferos apresentam papilas longas (Fig. 7B), exceto em *P. echinoides* (Fig. 7D), cujos ramos não apresentam papilas; e em *P. scleranthus* (Fig. 7E), na qual os ramos não são presentes. *Paepalanthus echinoides* (Fig. 7D), *P. elongatus* (Fig. 7F) e *P. flaccidus* possuem ramos nectaríferos com base delgada, enquanto que em *P. cordatus* (Fig. 8A), os ramos têm a base alargada.

Embora não tenham sido observados os estágios de formação dos ramos nectaríferos e estigmáticos em *P. echinoides*, verificou-se que, no gineceu maduro dessa espécie, os ramos estigmáticos são fundidos até a altura do estigma (Fig. 7D). Em *P. elongatus* (Fig. 8B), foram encontradas flores estéreis, nas quais os ramos estigmáticos não se formam; entretanto, nessas mesmas flores os apêndices nectaríferos encontram-se bem desenvolvidos. Os apêndices, estruturalmente, aparentam ser funcionais, mas testes histoquímicos não foram realizados nessas flores.

Os estigmas de todas as espécies estudadas são bífidos e apresentam epiderme papilosa (Fig. 8C). O estigma é bifurcado apenas na extremidade em *P. echinoides* (Fig. 7C-D), *P. cordatus* (Fig. 7B), *P. flaccidus* e *P. scleranthus* (Fig. 7E), enquanto que em *P. elongatus* (Fig. 7F) ele é pronunciado, bifurcado até a metade de sua extensão.

4.3. Tricomas das peças florais

Tricomas filamentosos, unisseriados e multicelulares são encontrados no ápice das brácteas florais e das sépalas das flores estaminadas e em todas as peças florais estéreis das flores pistiladas das espécies dímeras de *Paepalanthus* estudadas (Fig. 9A-F). Em todas as espécies, eles possuem duas células basais (Fig. 9B). Em *P. chiquitensis* (Fig. 9B), *P. cordatus* (Fig. 9A), *P. flaccidus* (Fig. 9C) e *P. urbanianus*, os tricomas possuem número variável de células (geralmente três ou quatro), ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa (Fig. 9B, C).

Em *P. echinoides*, os tricomas possuem superfície verrucosa em toda sua extensão (Fig. 9D). Em *P. scleranthus*, os tricomas são curtos, lisos e com ápice agudo (Fig. 9E). *Paepalanthus elongatus* (Fig. 9F) e *P. vaginatus* apresentam tricomas com 3-4 células, ápice agudo ou capitado, também lisos.

4.4. Anatomia da flor estaminada madura

Nas flores estaminadas maduras de todas as espécies dímeras estudadas de *Paepalanthus*, as brácteas florais, as sépalas e as pétalas são formadas pelas

duas faces da epiderme, constituída por células arredondadas com paredes delgadas, cutícula fina e sem estômatos (Fig. 10A, B). O mesofilo das peças estéreis é restrito à região mediana ao redor do feixe vascular das peças estéreis (Fig. 10A). As brácteas, sépalas e pétalas possuem apenas um único feixe vascular (Fig. 10A). Nas pétalas, o feixe vascular raramente é visível por ser reduzido e por não se estender por todo o órgão (Fig. 10C, D).

O cálice é dialissépalo, com duas sépalas em posição alterna à bráctea floral (Fig. 10C, D). A corola é gamopétala, com as pétalas unidas pela base (Fig. 10D) e livres no ápice (Fig. 10C). Os ápices livres da corola indicam que esse verticilo encontra-se em posição alterna ao cálice (Fig. 10C). A posição das pétalas também foi comprovada pela ontogenia apresentada anteriormente. As pétalas de *P. cordatus* (Fig. 10E), *P. chiquitensis* e *P. urbanianus* podem apresentar 2-3 camadas de mesofilo na região próxima à base do androceu, em especial na região da nervura mediana. Entre o cálice e a corola, há um antóforo (Fig. 10F), formado por células isodiamétricas de parede delgada e por quatro feixes vasculares.

O androceu é isostêmone, com estames em posição oposta às pétalas (Fig. 10C) e base adnata a essas peças (Fig. 10G). O filete e o conectivo apresentam formato ovalado em seção transversal (Fig. 10C, D); a epiderme é formada por células arredondadas com parede delgada e cutícula fina, e o mesofilo é formado por células parenquimáticas (Fig. 10D). As anteras são dorsifixas (Fig. 10H), bitecas e tetrasporangiadas (Fig. 11A) e o filete é vascularizado até o conectivo por um único feixe vascular colateral (Fig. 11A).

Internamente ao androceu, são encontrados dois pistilódios nectaríferos em posição alterna aos estames (Fig. 10C, D). Os pistilódios apresentam epiderme papilosa, com papilas conspícuas em *P. cordatus*, *P. chiquitensis* (Fig. 11B), *P.*

flaccidus (Fig. 11C), *P. elongatus*, *P. urbanianus* e *P. vaginatus*; e papilas curtas em *P. echinoides* e *P. scleranthus* (Fig. 11D). O mesofilo é constituído por células pequenas com conteúdo celular denso (Fig. 11B-D). Nas espécies estudadas, os pistilódios tem formato globular (Fig. 11B), exceto em *P. echinoides*, *P. flaccidus* e *P. scleranthus*, que apresentam pistilódios claviformes (Fig. 11D). Os pistilódios apresentam número maior de células de transporte em comparação às outras peças florais (Fig. 10G). Entretanto, na região apical (taça), os pistilódios não são vascularizados (Fig. 11E).

4.5. Anatomia da flor pistilada madura

Nas flores pistiladas das espécies estudadas de *Paepalanthus* dímeros, as peças estéreis – bráctea, sépalas e pétalas – são formadas pelas duas faces da epiderme, com mesofilo restrito à região mediana ao redor do feixe vascular colateral (Fig. 12A, B). As peças estéreis possuem apenas um feixe vascular cada na região mediana (Fig. 12A, B). A epiderme dessas peças apresenta células com parede delgada e cutícula fina, não possuindo estômatos (Fig. 12A, B). Entretanto, em *P. echinoides* (Fig. 12C), as sépalas apresentam epiderme adaxial com células espessadas. Em *P. cordatus*, *P. chiquitensis* e *P. urbanianus* (Fig. 12D), a região basal das sépalas apresenta mesofilo e a epiderme da face abaxial possui células com paredes uniformemente espessadas. O cálice é dialissépalo, com sépalas em posição alterna à bráctea floral (Fig. 12E). A corola é dialipétala, com pétalas em posição alterna às sépalas (Fig. 12C, E).

Na base do gineceu, foi observado um verticilo de estaminódios escamiformes (Fig. 12F, G), formados apenas pela epiderme (Fig. 12G). O ovário é

bicarpelar, bilocular (Fig. 12E) com um único óvulo anátropo pêndulo por lóculo (Fig. 12H). O septo do ovário não atinge a região apical do ovário (Fig. 13A). Portanto o ovário apresenta uma pequena porção simplicada distal abaixo do estilete (Fig. 13B, C) e uma região sinascidiada proximal (Fig. 13D).

Os carpelos são formados por células pequenas, retangulares, com paredes delgadas (Fig. 14A, B). Nas espécies estudadas, eles são formados apenas pelas epidermes externa e interna do ovário, com mesofilo restrito às regiões dos feixes vasculares dorsais e ventrais (Fig. 14A). Em *P. cordatus*, *P. chiquitensis* (Fig. 14B) e *P. urbanianus* os carpelos são formados pela epiderme externa, 2-3 camadas de mesofilo e epiderme interna.

Os estiletos possuem formato circular, em seção transversal, e mesofilo composto por células isodiamétricas de parede delgada (Fig. 14C). Entretanto, em *P. cordatus*, *P. chiquitensis* (Fig. 14D) e *P. urbanianus* os estiletos tem formato losangular, com epiderme formada por células arredondadas e mesofilo formado por células pequenas de formato irregular. O estilete das espécies de todas as espécies estudadas é vascularizado por dois feixes vasculares com poucas células de transporte (Fig. 14C), exceto em *P. cordatus*, *P. chiquitensis* (Fig. 14D) e *P. urbanianus*, que apresentam dois feixes com muitas células de transporte. O estilete de todas as espécies não é oco, mas apresenta as células da epiderme interna em contato íntimo, formando um tecido de transmissão do tubo polínico (PTTT) (Fig. 14C, D).

Na região apical do gineceu, o estilete se divide em dois ramos nectaríferos na posição dorsal (Fig. 14E) e dois ramos estigmáticos na posição comissural (Figs 14E, F, 15C). Entretanto, em *P. echinoides* (Fig. 16C) e *P. scleranthus* (Fig. 17C) os ramos estigmáticos são fundidos em uma única estrutura. Em *P. scleranthus*, ramos

nectaríferos não estão presentes (Fig. 17A). Os ramos nectaríferos apresentam epiderme papilosa e mesofilo composto por células pequenas com conteúdo celular denso (Fig. 14E). Os estigmas de todas as espécies são formados por células papilosas (Fig. 14F).

O gineceu de todas as espécies estudadas possui dois feixes vasculares dorsais que vascularizam a parede do ovário, o estilete e os ramos nectaríferos (Figs 15-17); e dois feixes vasculares ventrais sincolaterais (fusionados) que vascularizam a placenta e os óvulos (Figs 15-17). Em *P. scleranthus*, devido à ausência de ramos nectaríferos, a vascularização do gineceu chega até a altura do estilete (Fig. 17). Os ramos estigmáticos das espécies não são vascularizados (Figs 15-17).

A sumarização das características anatômicas e morfológicas florais das espécies dímeras de *Paepalanthus* encontra-se na Tabela 2.

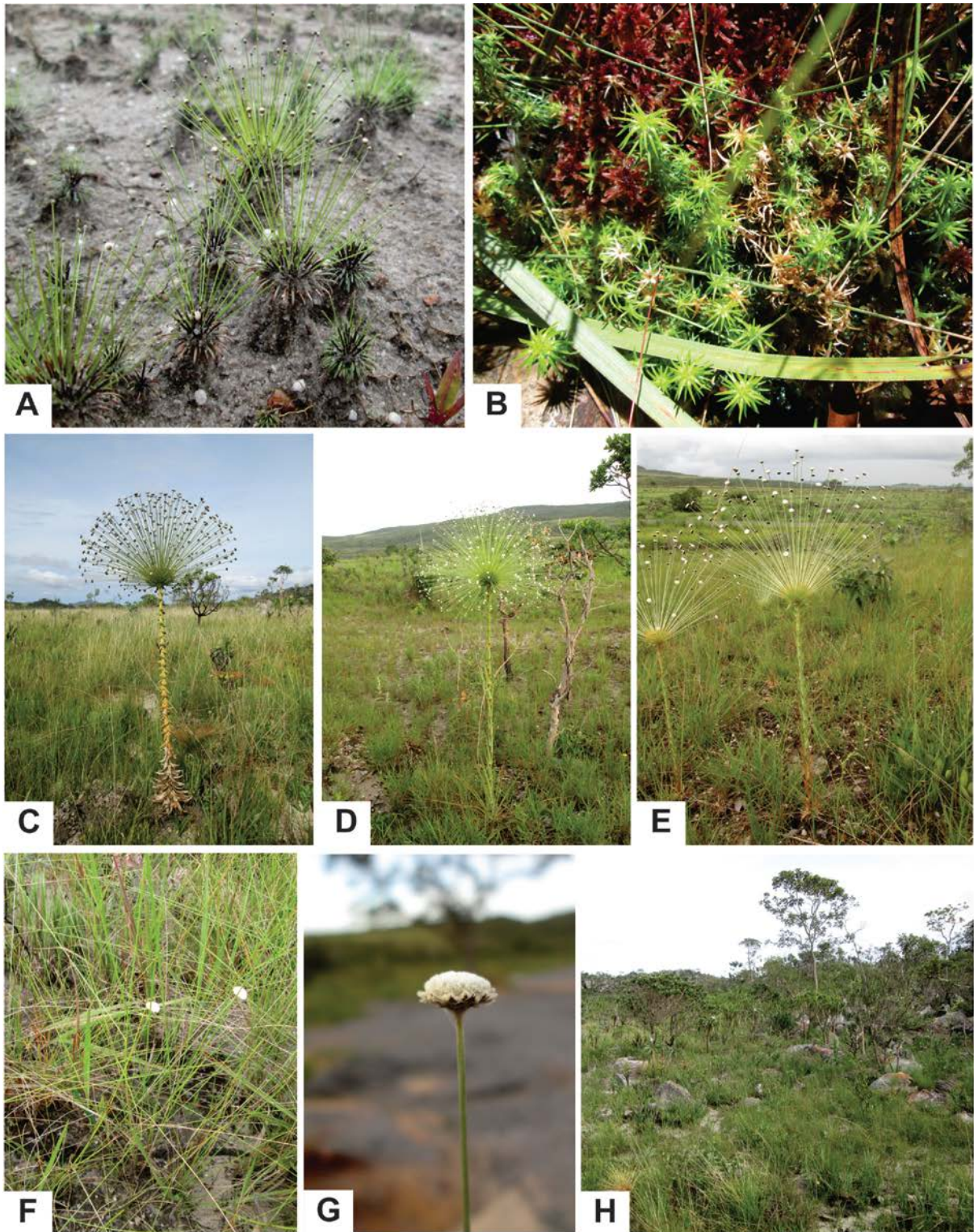


Figura 1. Espécies dímeras de *Paepalanthus* estudadas. (A) Hábito de *P. echinoides*; (B) Hábito de *P. flaccidus*; (C) Hábito de *P. cordatus*; (D) Hábito de *P. chiquitensis*; (E) Hábito de *P. urbanianus*; (F) Hábito de *P. elongatus*; (G) Detalhe da inflorescência de *P. elongatus*; (H) Região de campo rupestre em Alto Paraíso de Goiás (GO).

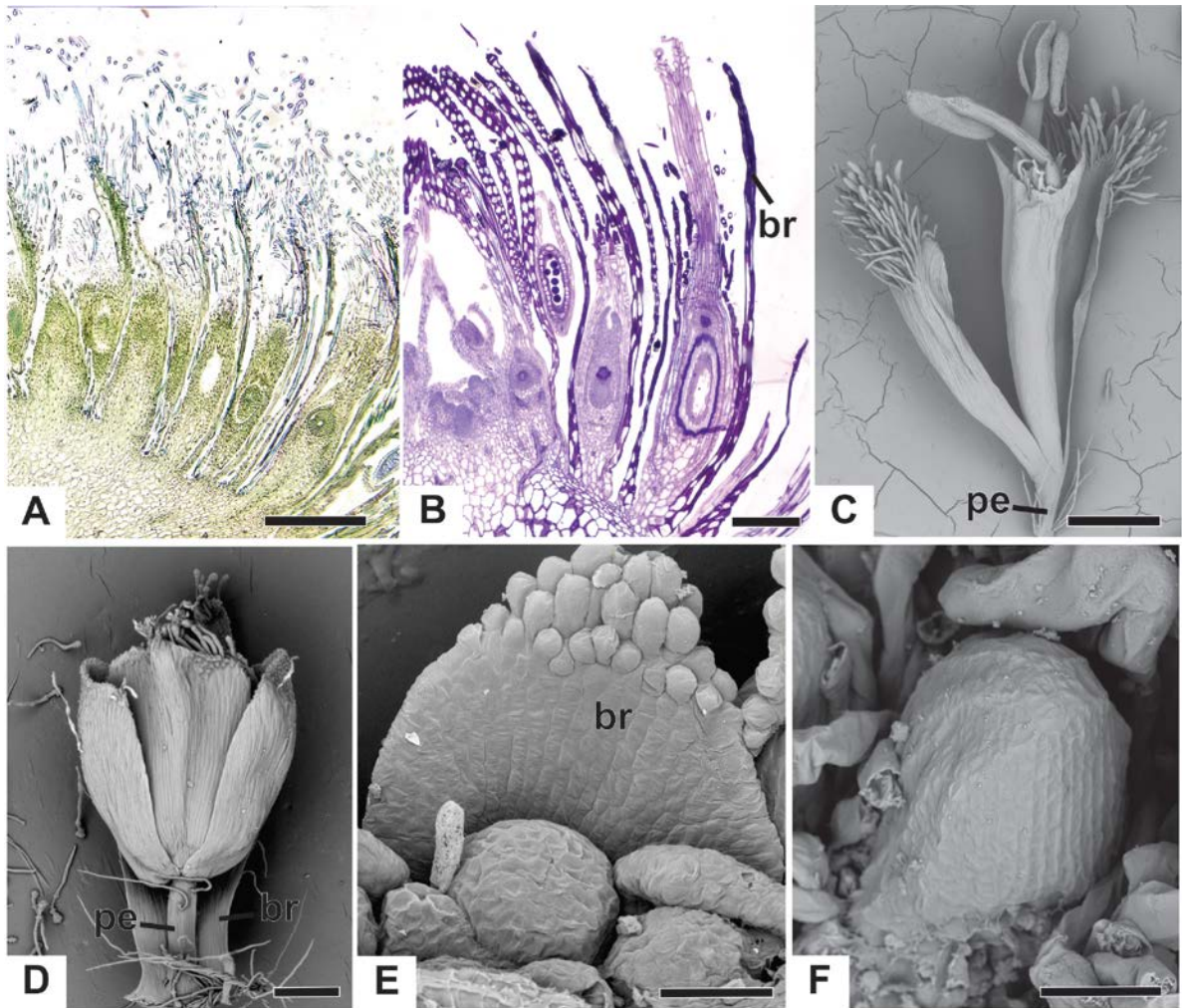


Figura 2. Fotomicrografias (ML) dos capítulos e eletromicrografias (MEV) das flores de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Seção longitudinal (SL) do capítulo de *P. vaginatus*, ML; (B) SL do capítulo de *P. scleranthus*, indicando bráctea floral (br), ML; (C) MEV da flor estaminada de *P. elongatus*, indicando pedicelo (pe); (D) MEV da flor pistilada de *P. flaccidus*, indicando pedicelo (pe) e bráctea floral (br); (E) Primórdio floral de *P. flaccidus* indicando bráctea floral (br), MEV; (F) Primórdio floral de *P. chiquitensis*, MEV. (Barras de escala: A= 500µm; B, D= 200µm; C= 400µm; E, F= 30µm).

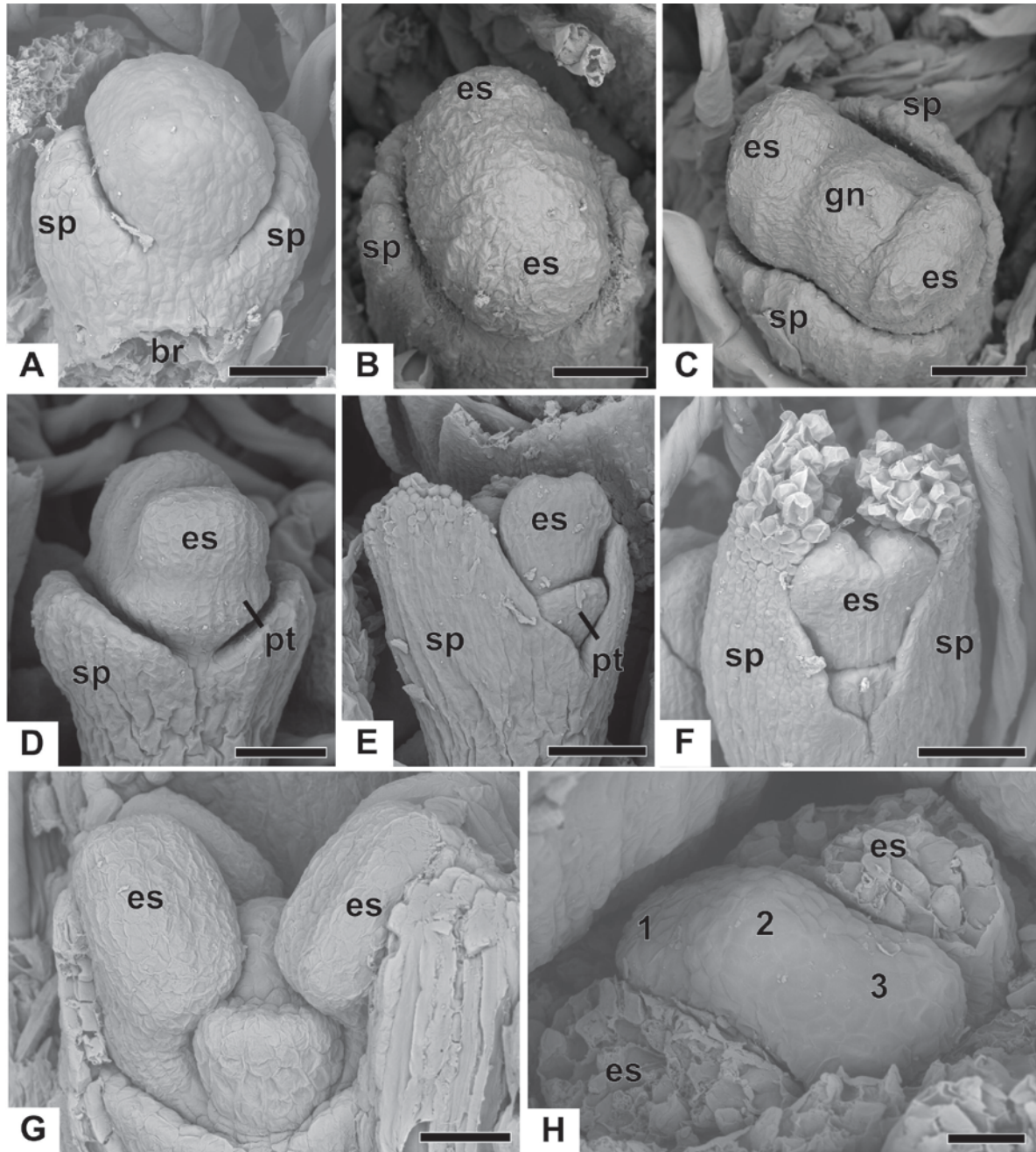


Figura 3. Eletromicrografias de varredura (MEV) dos estágios iniciais de desenvolvimento das flores estaminadas de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Primórdio floral de *P. chiquitensis* com bráctea (br) removida indicando as sépalas (sp); (B) Primórdio floral de *P. urbanianus* indicando sépalas (sp) e estames (es); (C) Primórdio floral de *P. urbanianus* indicando sépalas (sp), estames (es) e gineceu (gn); (D) Flor jovem de *P. cordatus* indicando sépalas (sp), pétalas (pt) e estames (es); (E) Flor jovem de *P. cordatus* envolvida pelas sépalas (sp) e indicando estames (es); (F) Flor jovem de *P. chiquitensis* indicando sépalas (sp) e estames (es); (G) Flor jovem de *P. flaccidus* com sépalas retiradas e indicando estames (es); (H) Detalhe das proeminências do gineceu (1, 2 e 3) de *P. vaginatus* com estames retirados (es). (Barras de escala: A, B= 30µm; C= 50µm; D= 60µm; E, F= 80µm; G= 20µm, H= 20µm).

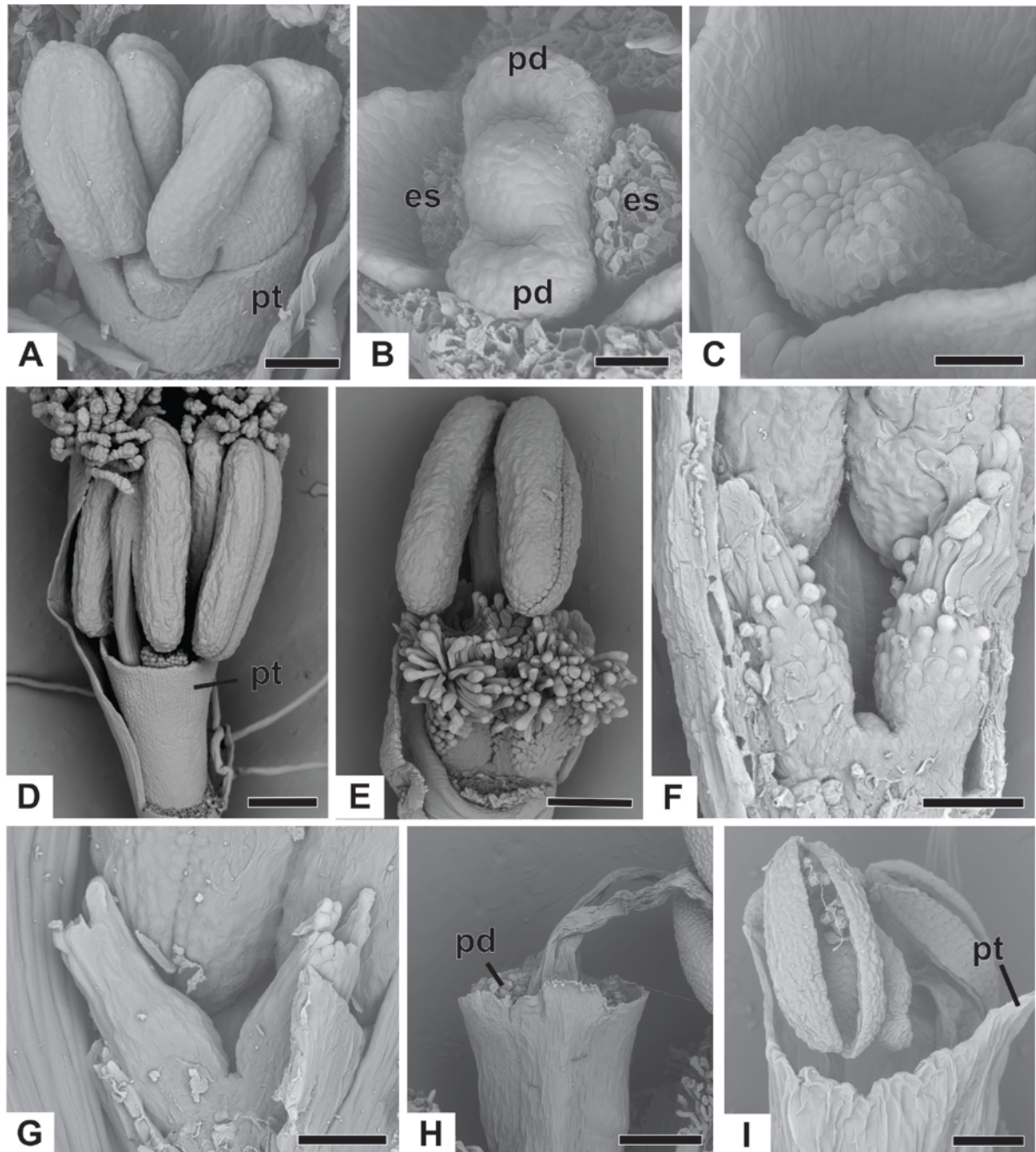


Figura 4. Eeletromicrografias de varredura (MEV) das flores estaminadas em desenvolvimento de espécies dímeras *Paepalanthus*. (A) Flor de *P. chiquitensis* com sépalas removidas e indicando pétalas (pt); (B) Flor de *P. chiquitensis* com sépalas e estames removidos (es) e início da formação dos pistilódios (pd); (C) Detalhe do pistilódio jovem de *P. chiquitensis*; (D) Flor jovem de *P. urbanianus* com sépala removida e indicando pétalas (pt); (E) Detalhe dos pistilódios da flor jovem de *P. urbanianus* com corola aberta e estame removido; (F) Detalhe dos pistilódios de *P. flaccidus*; (G) Detalhe dos pistilódios de *P. scleranthus*; (H) Flor em antese de *P. cordatus* e indicando pistilódios nectaríferos (pd) no mesmo nível do tubo da corola; (I) Flor em antese de *P. scleranthus* indicando ápice agudo da pétala (pt). (Barras de escala: A=60µm; B, G= 50µm; C= 30µm; D= 120µm; E= 150µm; F= 80µm; H= 300µm; I= 90µm).

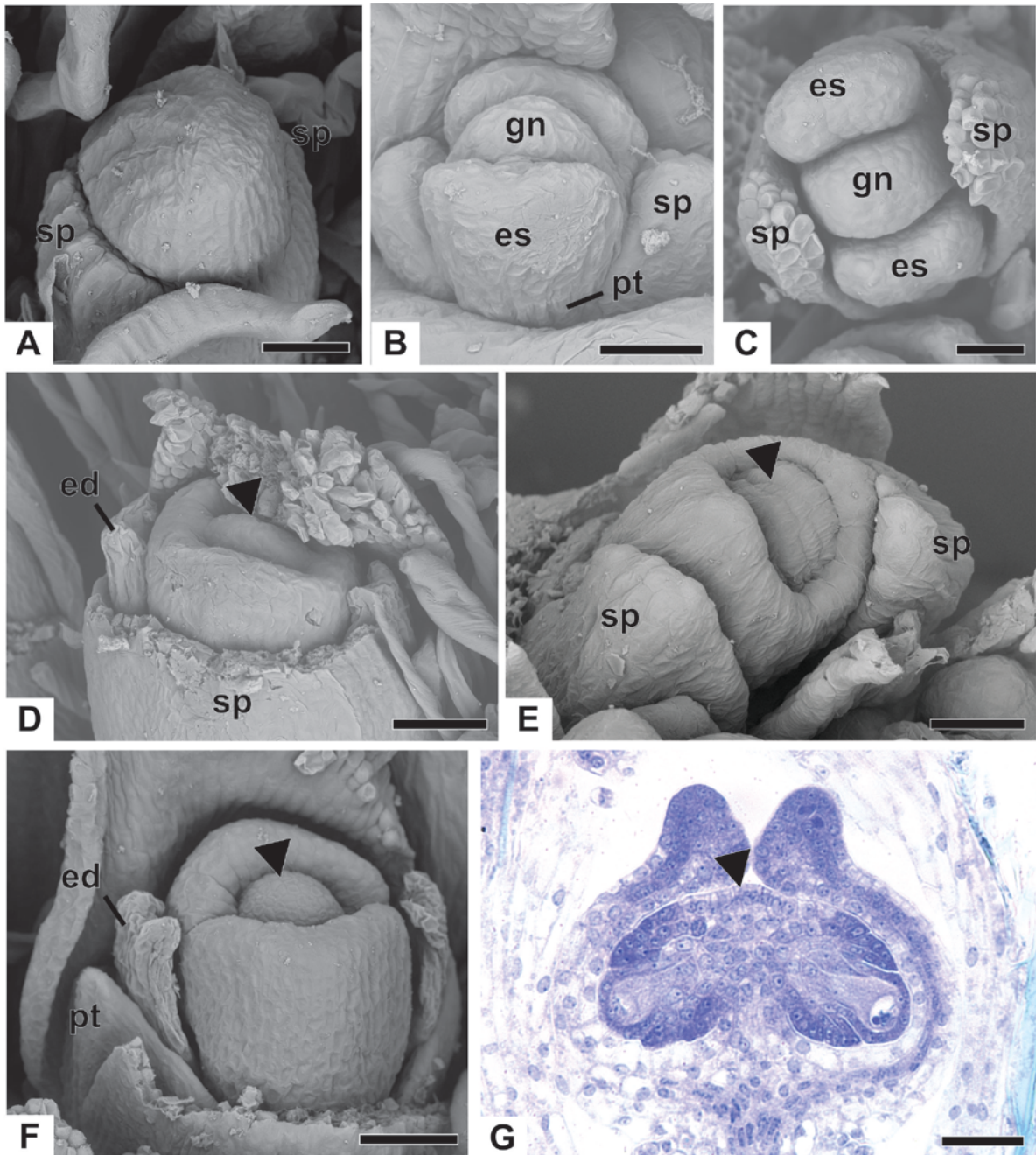


Figura 5. Eletromicrografias de varredura (MEV) e fotomicrografia (ML) do início do desenvolvimento das flores pistiladas de *Paepalanthus*. (A) Primórdio floral de *P. chiquitensis* indicando sépala (sp); (B). Flor jovem de *P. echinoides* indicando início da pétala (pt), estame (es) e primórdio do gineceu (gn); (C) Flor jovem de *P. chiquitensis* com primórdios dos estames (es) e primórdio do gineceu (gn); (D) Flor jovem de *P. chiquitensis* indicando sépala removida (sp), estaminódio (ed) e região apical do septo do ovário (cabeça de seta); (E) Flor jovem de *P. scleranthus* indicando sépalas (sp) e septo do ovário (cabeça de seta); (F) Flor jovem de *P. cordatus* com sépala removida indicando pétalas (pt), estaminódio (ed) e septo do ovário (cabeça de seta); (G) ML do ovário jovem de *P. echinoides* indicando septo do ovário (cabeça de seta) – seção longitudinal (SL). (Barras de escala: A, C= 40µm; B, E= 20µm; D, F= 60µm; G= 250µm).

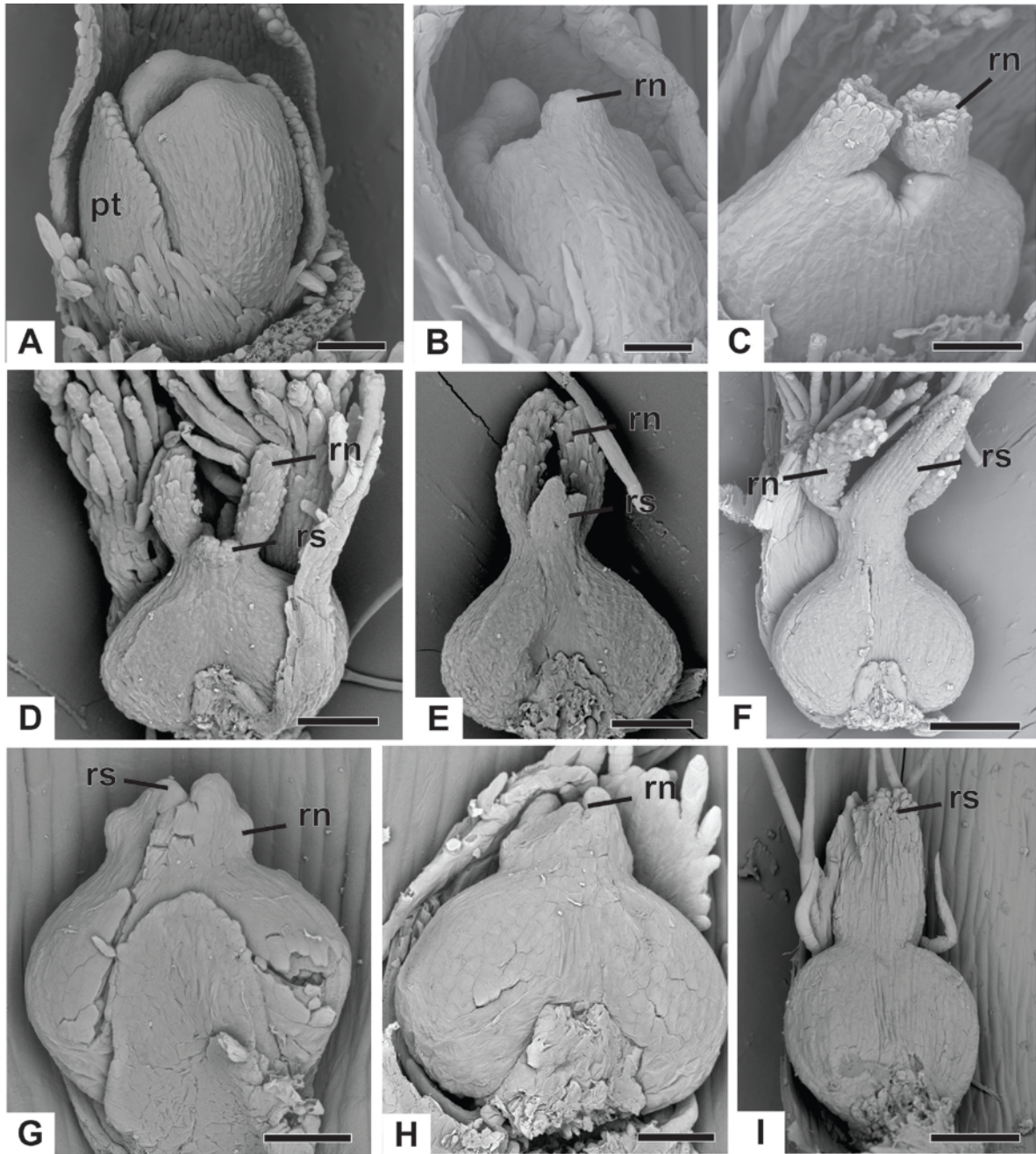


Figura 6. Desenvolvimento do gineceu de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Flor jovem de *P. urbanianus* com sépala retirada indicando pétala (pt); (B) Gineceu jovem de *P. flaccidus* indicando ramo nectarífero (rn); (C) Gineceu jovem de *P. vaginatus* indicando ramo nectarífero (rn); (D) Gineceu de *P. flaccidus* mostrando o desenvolvimento dos ramos e nectaríferos (rn) e início da formação dos ramos estigmáticos (rs); (E-F) Gineceu de *P. flaccidus* mostrando o desenvolvimento dos ramos e nectaríferos (rn) e estigmáticos (rs); (G) Gineceu de *P. scleranthus* mostrando o início do desenvolvimento dos ramos estigmáticos (rs) e início do primórdio do ramo nectarífero (rn); (H) Gineceu de *P. scleranthus* mostrando o desenvolvimento dos ramos estigmáticos (rs) depois do desaparecimento dos primórdios dos ramos nectaríferos; (I) Gineceu de *P. scleranthus* mostrando o desenvolvimento dos ramos estigmáticos já fusionados (rs). (Barras de escala: A, C= 60µm; B= 30µm; D, I= 120µm; E= 90µm; F= 200µm; G, H= 40µm).

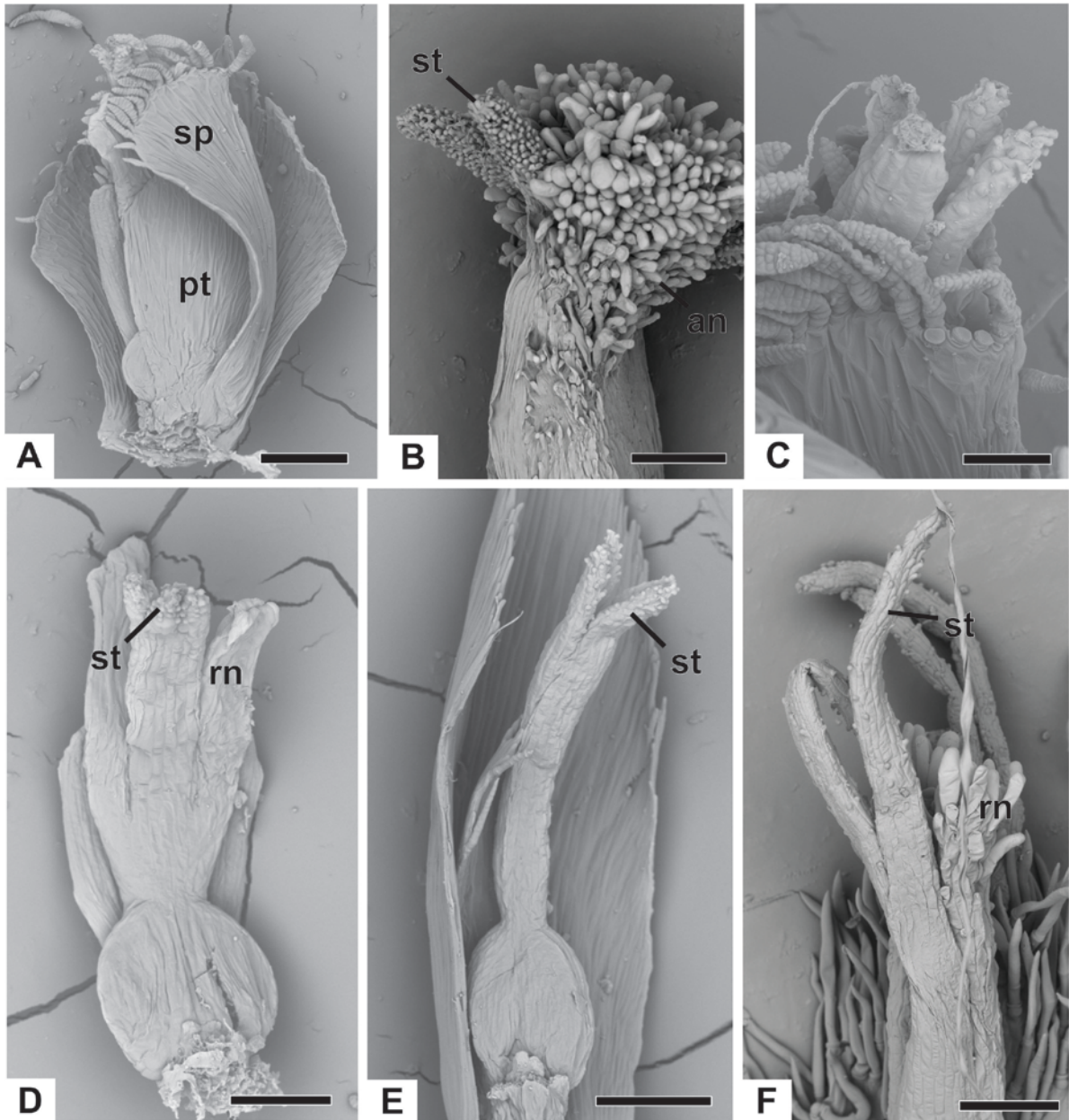


Figura 7. Eletromicrografias de varredura (MEV) de flores pistiladas em antese de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Flor de *P. echinoides* com sépala esquerda retirada e indicando sépala (sp) e pétala (pt); (B) Detalhe da região apical da flor de *P. cordatus* indicando estigma (st) e ramo nectarífero (rn); (C) Detalhe do estigma de *P. echinoides*; (D) Gineceu de *P. echinoides* indicando estigma (st) e ramo nectarífero (rn); (E) Flor de *P. scleranthus* com sépalas e pétala retirada e indicando estigma (st); (F) Detalhe do ramo nectarífero (rn) e do estigma (st) do gineceu de *P. elongatus*. (Barras de escala: A, B, E, F= 200µm; C= 80µm; D= 100µm).

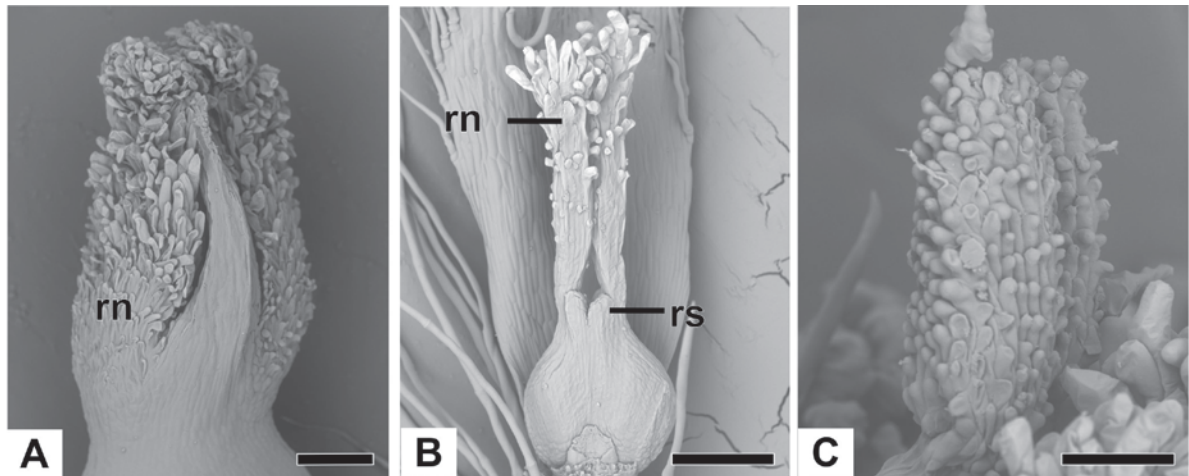


Figura 8. Eletromicrografia de varredura (MEV) do gineceu maduro de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Detalhe do gineceu de *P. cordatus* indicando ramo nectarífero (rn); (B) Flor de *P. elongatus* com sépalas e pétalas retiradas, indicando ramo estigmático abortado (rn) e ramo nectarífero desenvolvido (rn); (C) Detalhe do estigma (st) de *P. cordatus*. (Barras de escala: A, B= 200µm; C= 90µm)

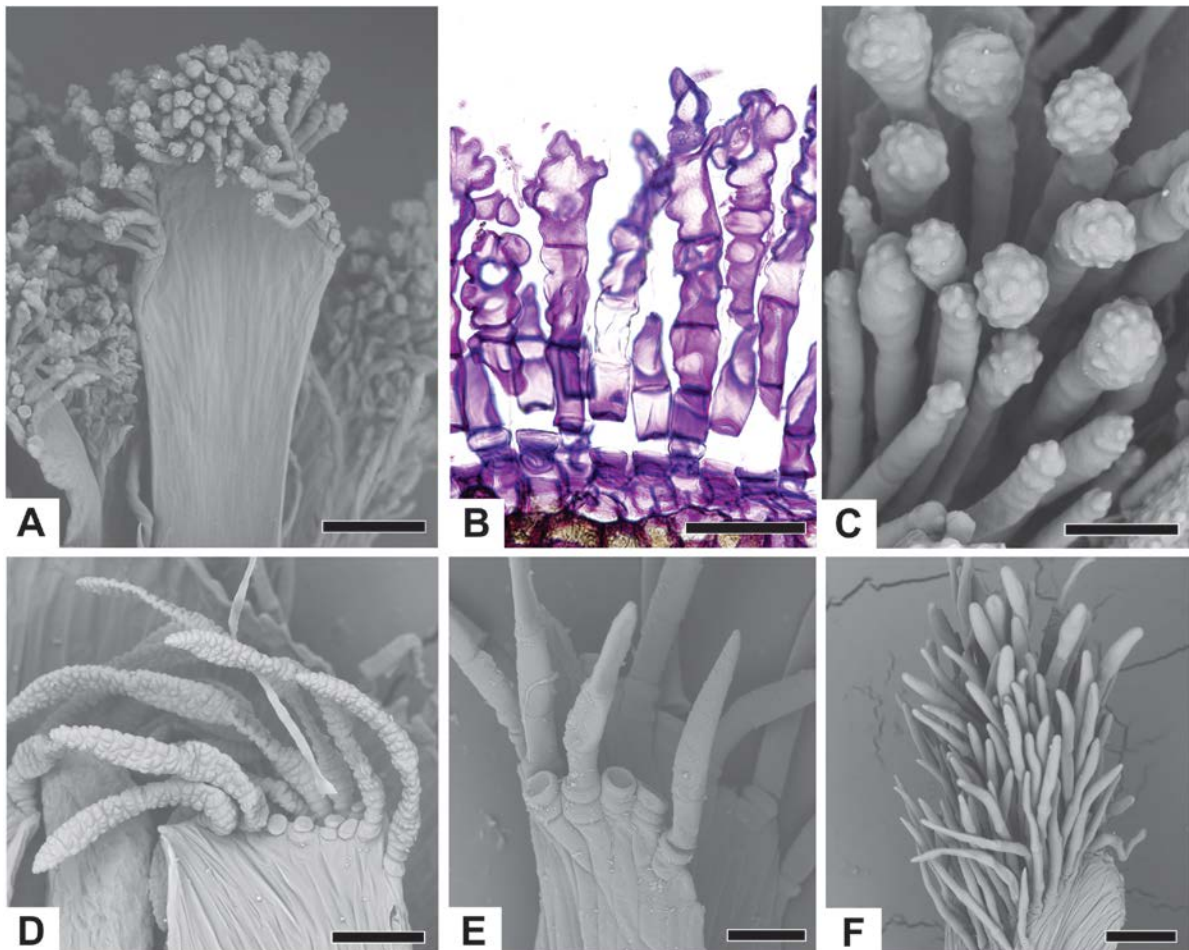


Figura 9. Eletromicrografias de varredura (MEV) e fotomicrografia (ML) dos tricomas das peças estéreis das flores de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Bractea floral de *P. cordatus* com tricomas no ápice; (B) ML dos tricomas das pétalas da flor pistilada de *P. chiquitensis* – seção longitudinal (SL); (C) Detalhe dos tricomas das pétalas da flor pistilada de *P. flaccidus*; (D) Detalhe dos tricomas da sépala da flor etaminada de *P. echinoides*; (E) Detalhe dos tricomas da sépala da flor etaminada de *P. scleranthus*; (F) Detalhe dos tricomas da sépala da flor etaminada de *P. elongatus*. (Barras de escala: A, F= 150µm; B= 50µm; C= 40µm; D= 60µm; E= 30µm).

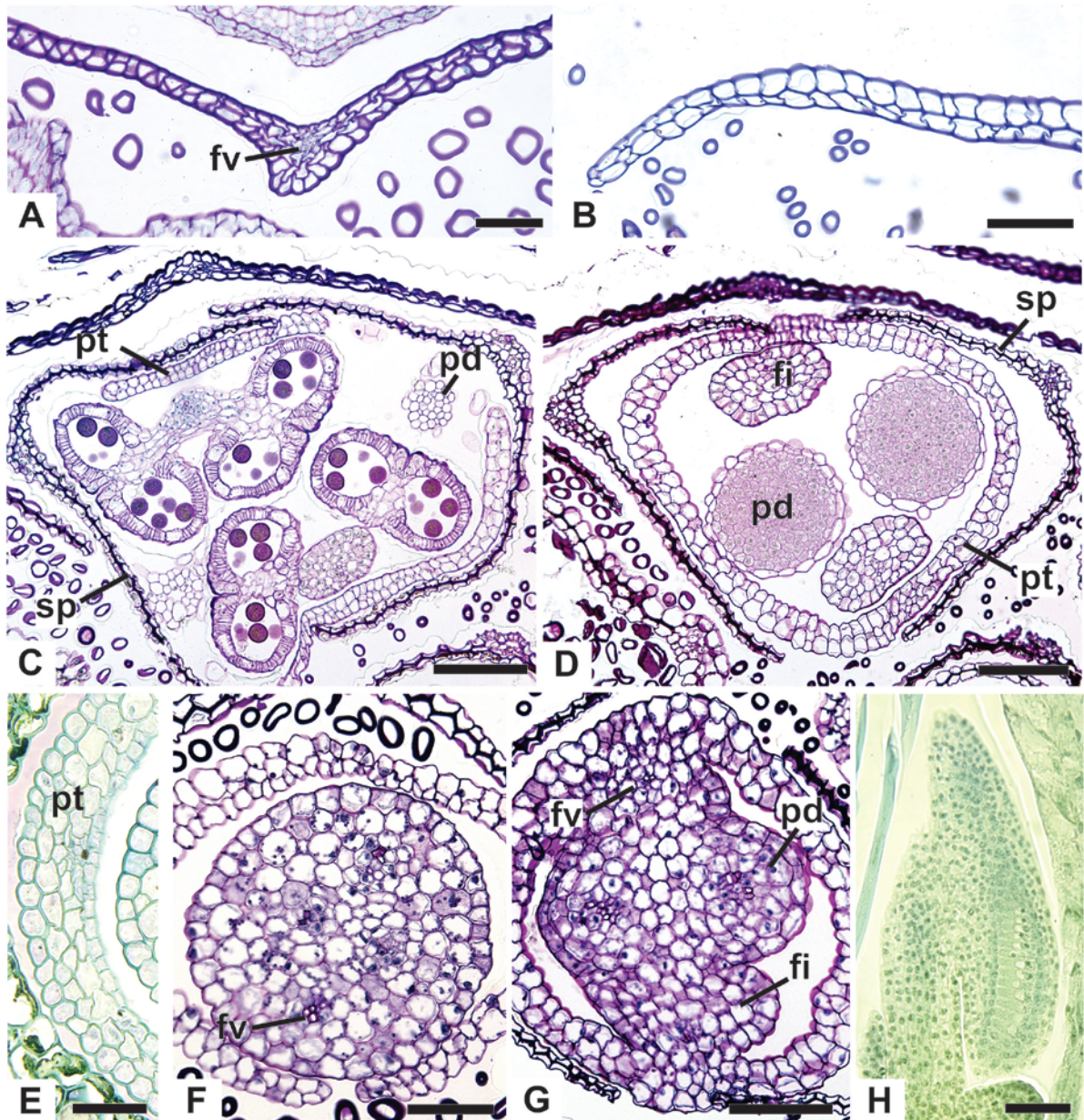


Figura 10. Fotomicrografias de flores estaminadas de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Região da nervura mediana da bráctea de *P. chiquitensis* indicando feixe vascular (fv) - seção transversal (ST); (B) Detalhe da sépala de *P. urbanianus* (ST); (C) Flor de *P. flaccidus* na altura das anteras indicando sépala, pétala, filete e pistilódios (pd) (ST); (D) Flor de *P. flaccidus* na altura dos pistilódios indicando sépala (sp), pétala (pt), filete (fi) e pistilódio (pd) (ST); (E) Detalhe da pétala (pt) de *P. urbanianus* (ST); (F) Flor de *P. flaccidus* na região do antóforo e indicando feixe vascular (ST); (G) Flor de *P. flaccidus* na região da base dos pistilódios (pd) e indicando filetes (fi) adnatos às pétalas (ST); (H) Detalhe da antera dorsifixa de *P. urbanianus* – seção longitudinal (SL). (Barras de escala: A, E, F, H= 50µm; B, C, D, G= 100µm).

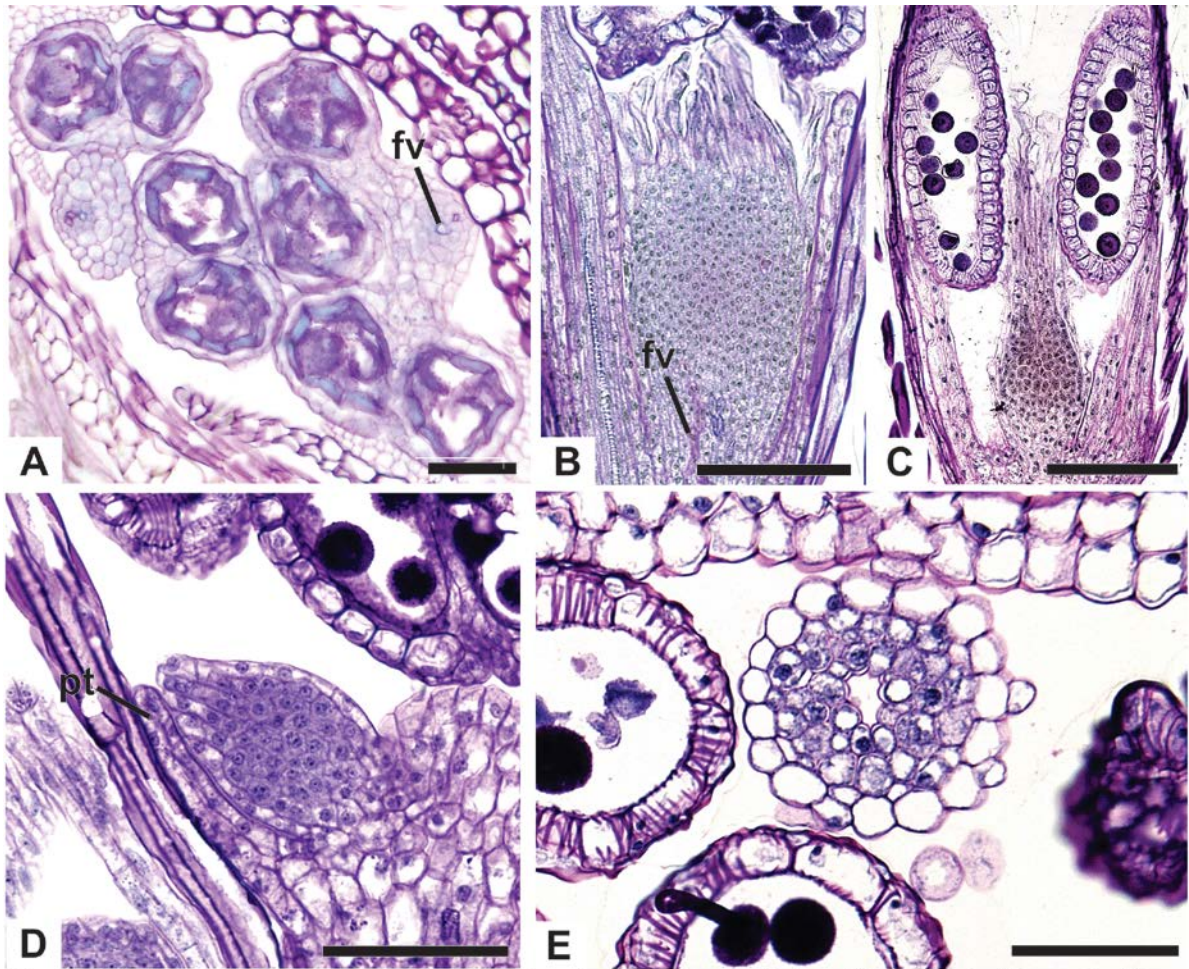


Figura 11. Fotomicrografias de flores estaminadas de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Detalhe das anteras da flor de *P. scleranthus* indicando feixes vasculares (fv) dos estames – seção transversal (ST); (B) Detalhe do pistilódio nectarífero de *P. chiquitensis* indicando feixe vascular (fv) – seção longitudinal (SL); (C) Detalhe do pistilódio nectarífero de *P. flaccidus* com papilas longas (SL); (D) Detalhe do pistilódio nectarífero de *P. scleranthus* indicando região apical da (SL); (E) Detalhe da região apical do pistilódio de *P. flaccidus* (ST). (Barras de escala: A= 400 μ m; B, C, D, E= 500 μ m).

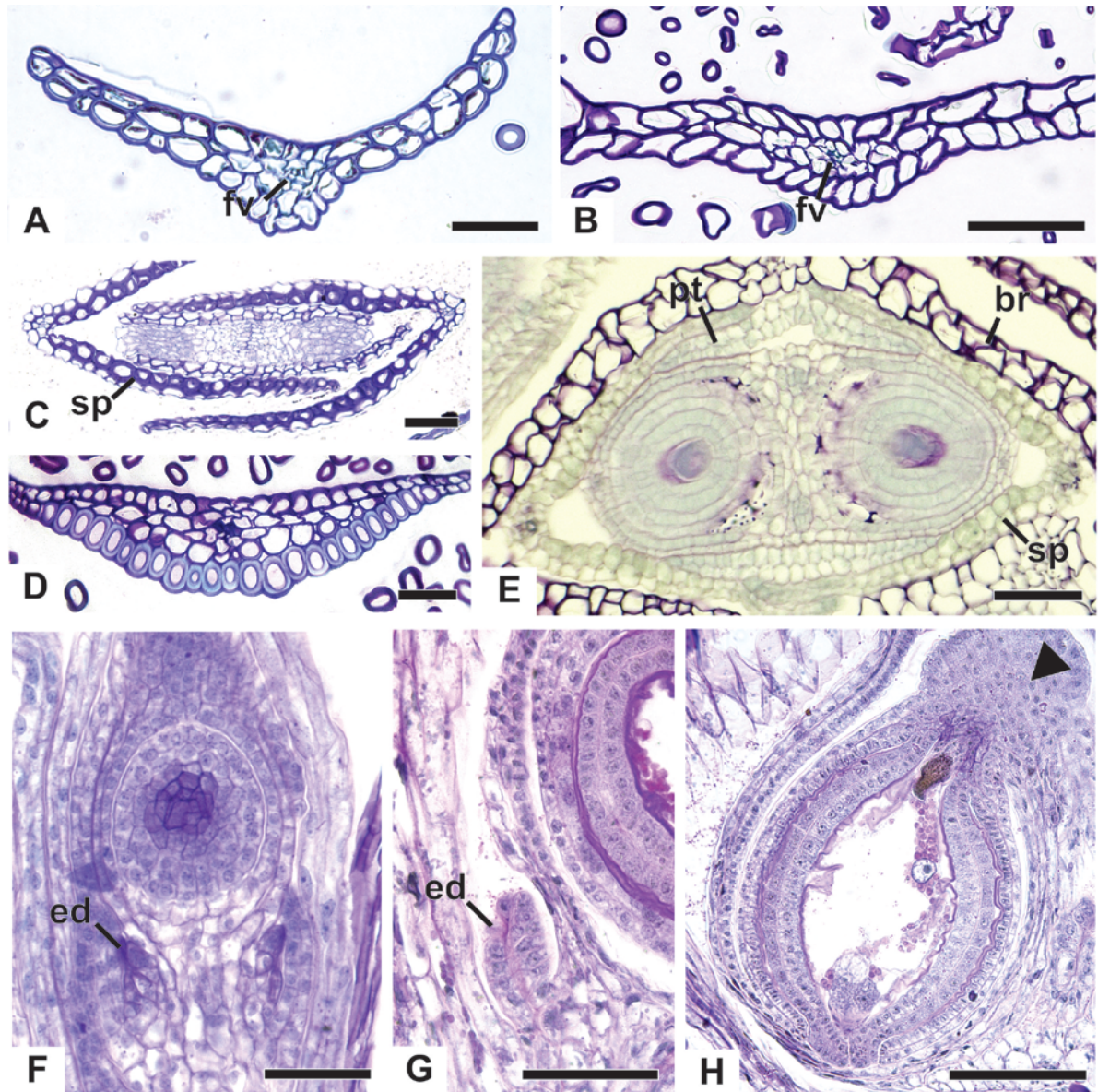


Figura 12. Fotomicrografias de luz de flores pistiladas de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Bráctea floral de *P. urbanianus* indicando feixe vascular (fv) – seção transversal (ST); (B) Detalhe da região mediana da sépala de *P. chiquitensis* indicando feixe vascular (fv) (ST); (C) Flor pistilada de *P. echinoides* na região da inserção dos ramos nectaríferos e indicando sépala (sp) (ST); (D) Detalhe da sépala de *P. urbanianus* (ST). (E) Região do ovário de *P. scleranthus* indicando sépala (sp) e pétala (pt) (ST); (F) Região do ovário de *P. scleranthus* indicando estaminódio (ed) – seção longitudinal (SL - sagital); (G) Região do ovário de *P. flaccidus* indicando estaminódio (ed) (SL - sagital); (H) Detalhe do óvulo pêndulo de *P. flaccidus* indicando região da placenta (cabeça de seta) (SL). (Barras de escala: A, C, D, G= 50µm; B, H= 100µm; E, F= 40µm).

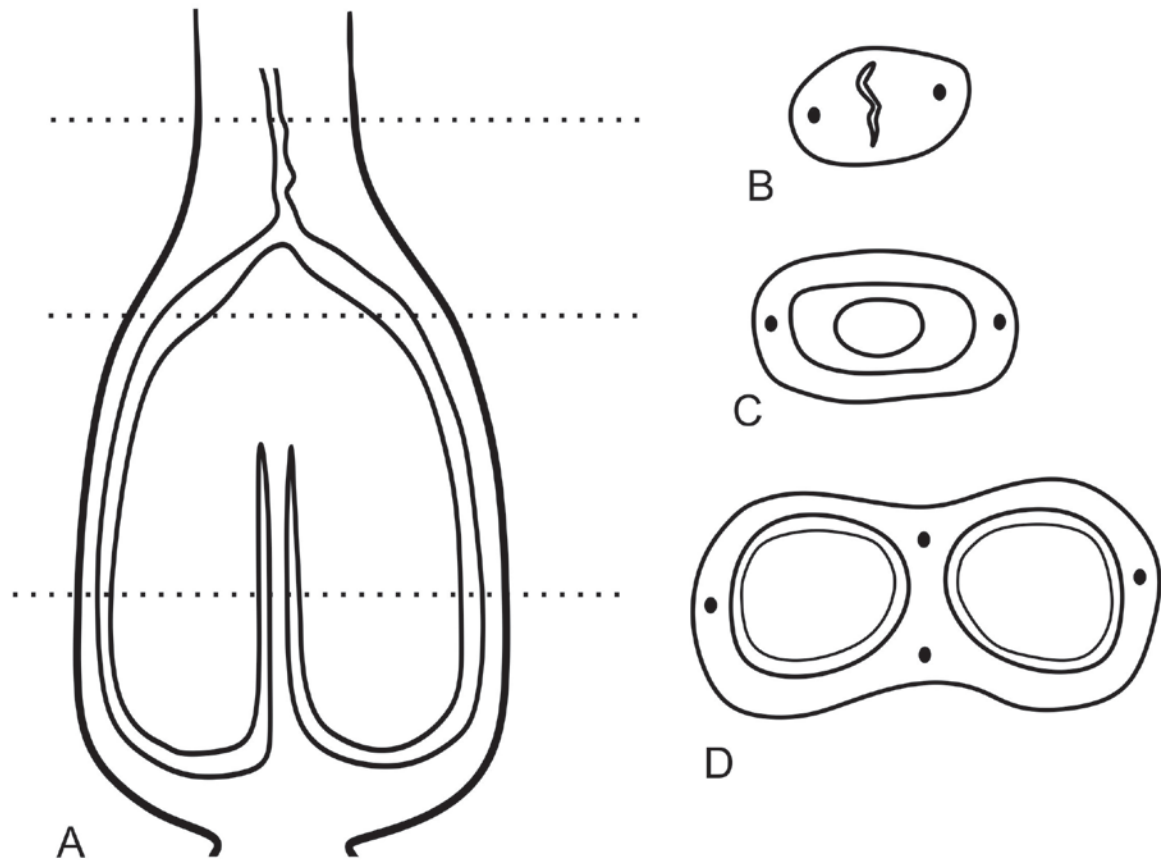


Figura 13. Esquemas do ovário das espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Seção longitudinal mediana do ovário; (B) Seção transversal na altura do estilete; (C) Seção transversal altura da placenta - região simplicada do gineceu; (D) Seção transversal na altura do ovário - região sinascidiada do gineceu.

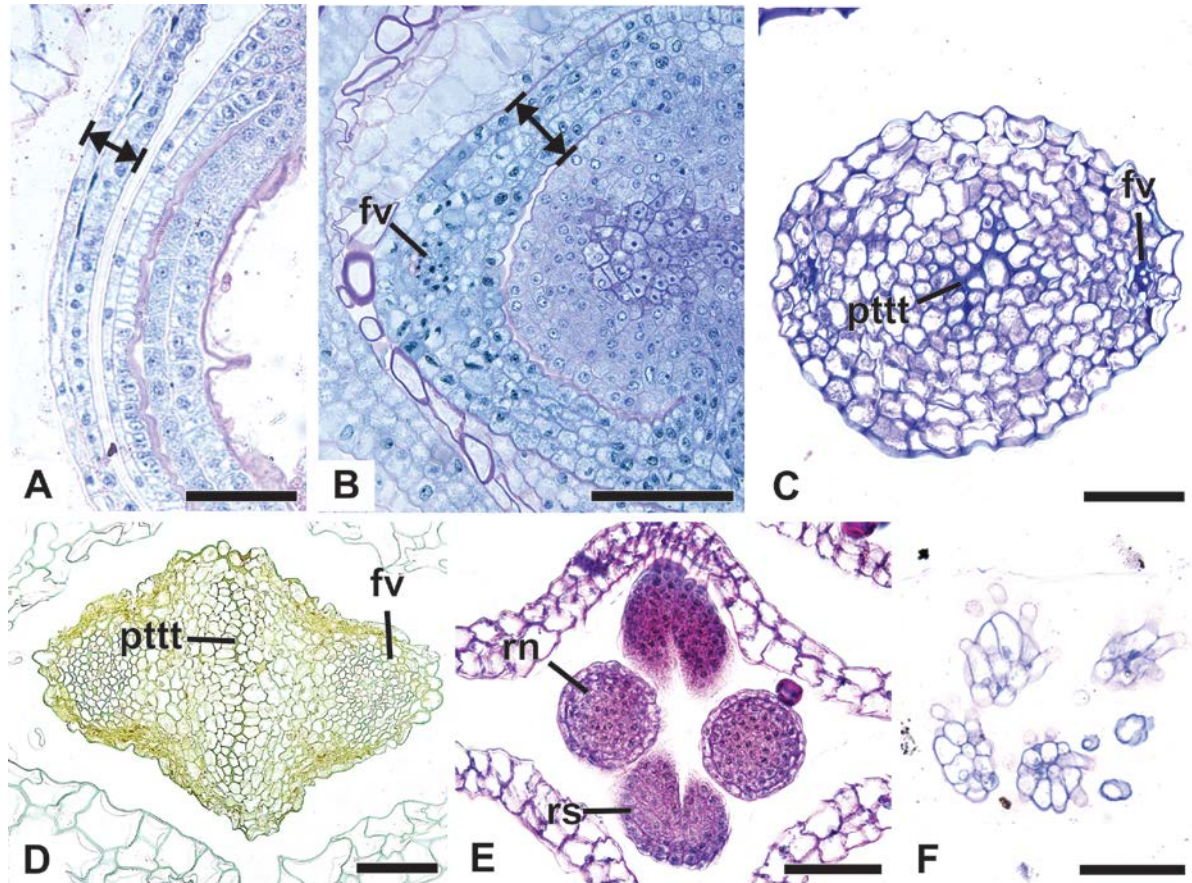


Figura 14. Fotomicrografias de flores pistiladas de espécies dímeras de *Paepalanthus*. (A) Detalhe da parede do ovário de *P. flaccidus* indicando o número de camadas de células (barra) – seção transversal (ST); (B) Detalhe da parede do ovário de *P. chiquitensis* indicando o número de camadas de células (barra) e feixe vascular dorsal do carpelo (fv) (ST); (C) Detalhe do estilete de *P. elongatus* indicando tecido de transmissão do tubo polínico (pttt) e feixe vascular com poucas células de transporte (ST); (D) Detalhe do estilete de *P. chiquitensis* indicando tecido de transmissão do tubo polínico (pttt) e feixe vascular com muitas células de transporte (fv) (ST); (E) Detalhe da flor de *P. flaccidus* indicando ramos nectaríferos (rn) e ramos estigmáticos (rs) (ST); (F) Detalhe do estigma de *P. echinoides* com epiderme papilosa. (Barras de escala: A, C-F= 50µm; B= 100µm).

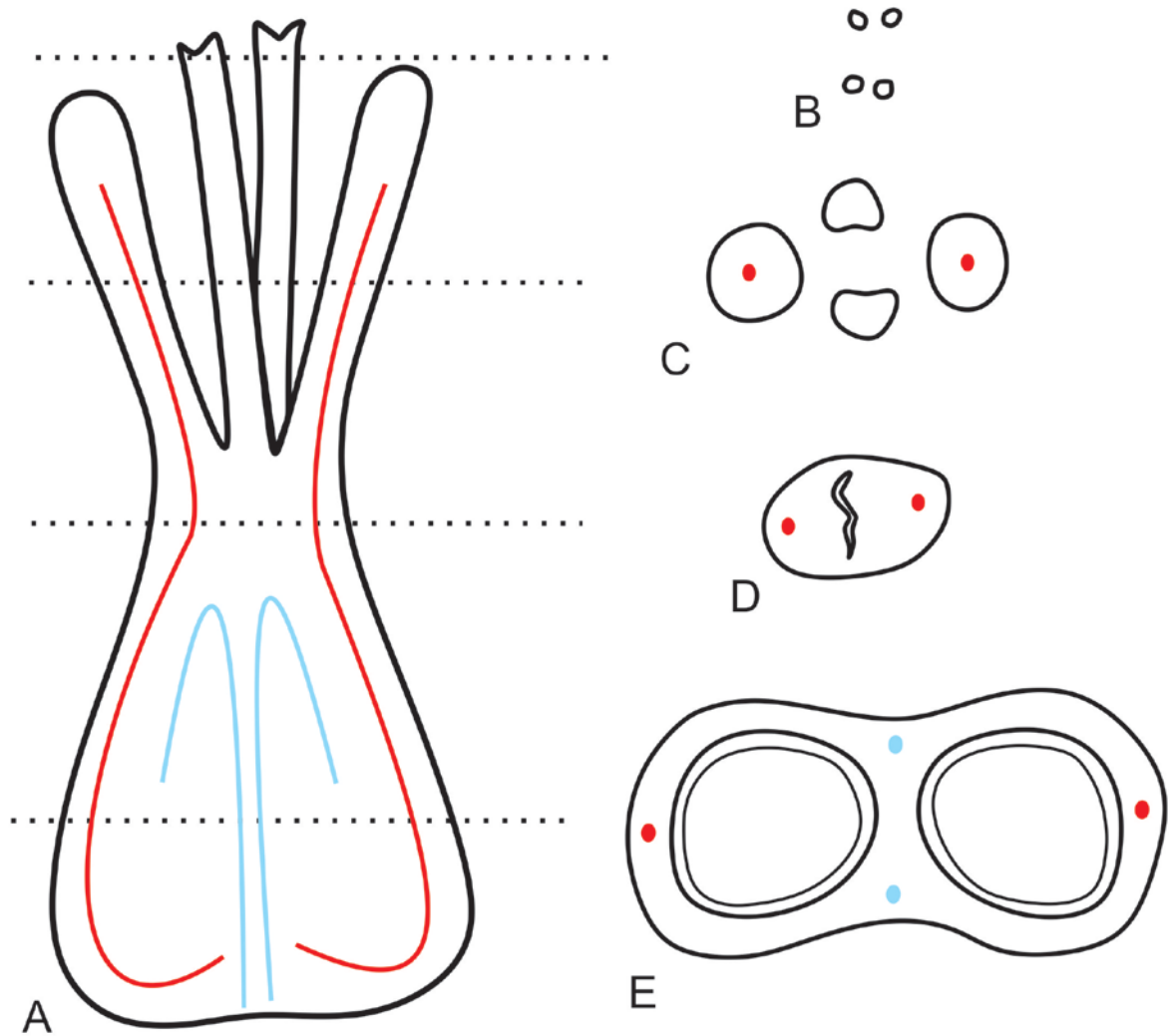


Figura 15. Esquemas do gineceu de *P. chiquitensis*, *P. cordatus*, *P. urbanianus* (*P. sect. Diphyomene*), *P. flaccidus* (*P. sect. Eriocaulopsis*) e *P. elongatus* (*P. ser. Dimeri*), com detalhes da vascularização. (A) Seção longitudinal mediana do gineceu; (B) Seção transversal na altura do estigma; (C) Seção transversal na altura dos ramos nectaríferos e estigmáticos; (D) Seção transversal na altura do estilete; (E) Seção transversal na altura da porção sinascidiada do ovário. Em vermelho: feixes vasculares dorsais dos carpelos, que vascularizam o estilete e ramos nectaríferos. Em azul: feixes vasculares ventrais dos carpelos que vascularizam os óvulos.

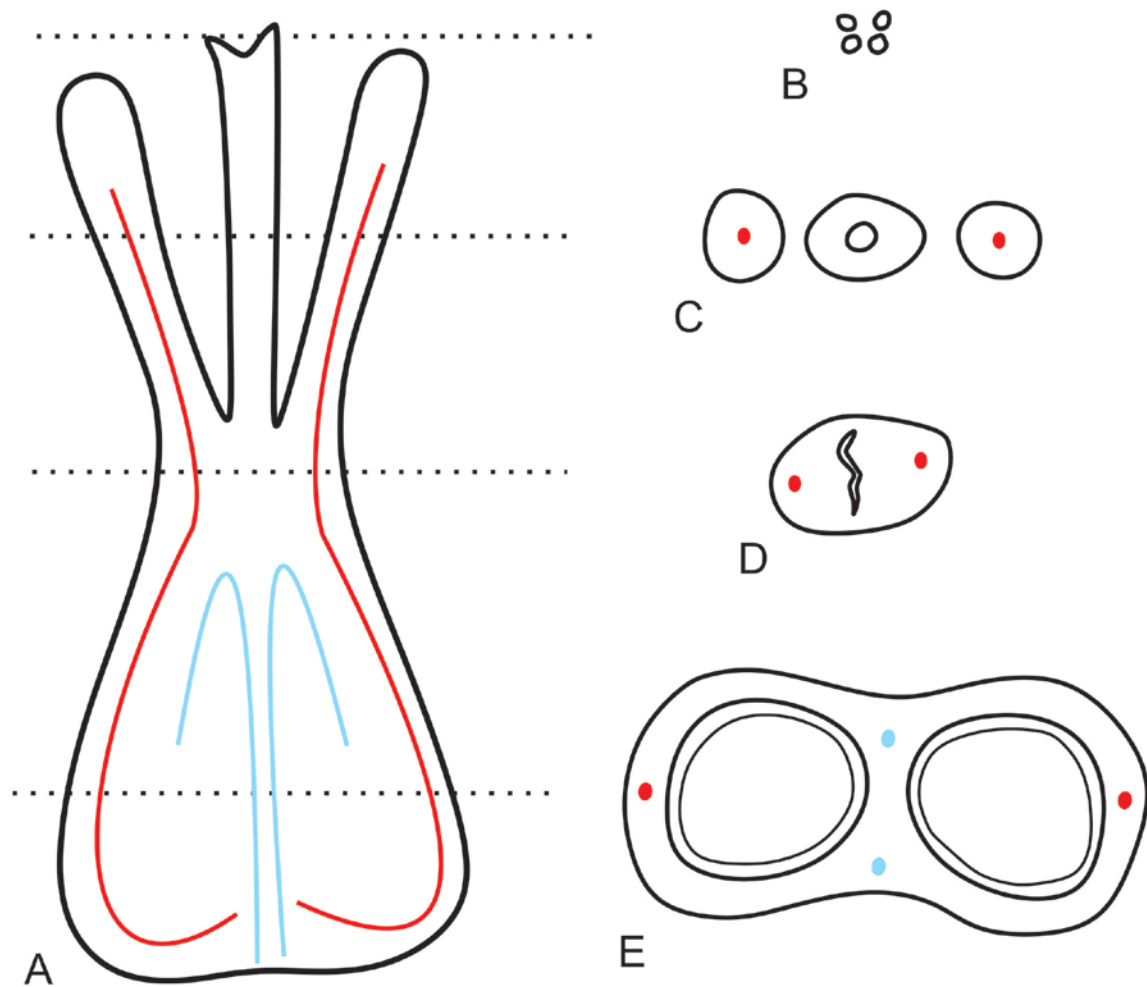


Figura 16. Esquemas do gineceu de *P. echinoides* (*P. sect. Conodiscus*) com detalhes da vascularização. (A) Seção longitudinal mediana do gineceu; (B) Seção transversal na altura do estigma; (C) Seção transversal na altura dos ramos nectaríferos e dos ramos estigmáticos fundidos; (D) Seção transversal na altura do estilete; (E) Seção transversal na altura da porção sinascidiada do ovário. Em vermelho: feixes vasculares dorsais dos carpelos, que vascularizam o estilete e ramos nectaríferos. Em azul: feixes vasculares ventrais dos carpelos que vascularizam os óvulos.

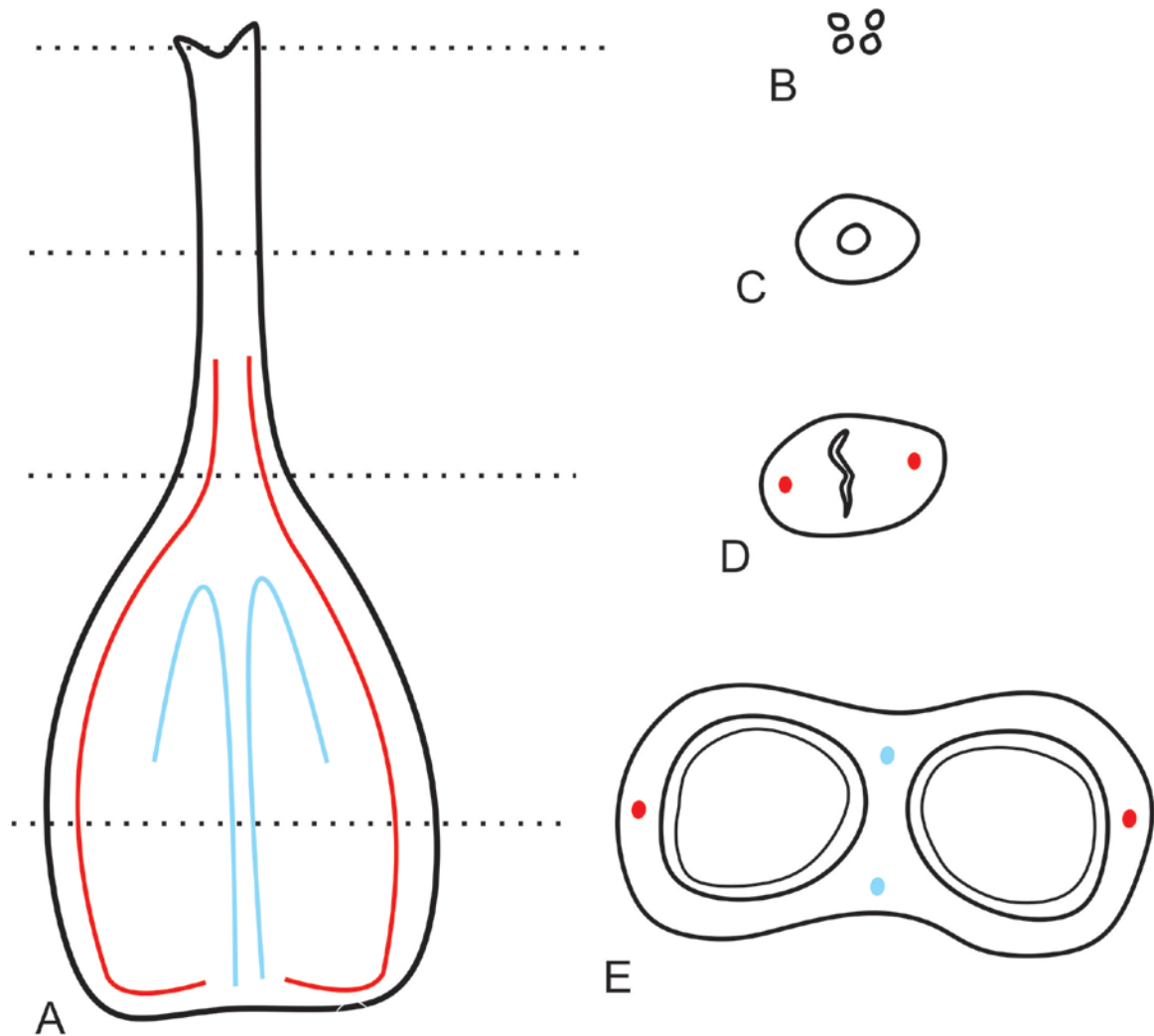


Figura 17. Esquemas do gineceu de *P. scleranthus* (*P.* subg. *Thelxinoë*), com detalhes da vascularização. (A) Seção longitudinal do gineceu; (B) Seção transversal na altura do estigma; (C) Seção transversal na altura dos ramos estigmáticos fundidos; (D) Seção transversal na altura do estilete; (E) Seção transversal na altura da porção sinascidiada do ovário. Em vermelho: feixes vasculares dorsais dos carpelos, que vascularizam o estilete e ramos nectaríferos. Em azul: feixes vasculares ventrais dos carpelos que vascularizam os óvulos.

Tabela 2. Lista de características florais variáveis dos órgãos das espécies dímeras estudadas

Flor/Peça	Caracter	<i>P. scleranthus</i> (<i>P. subgen. Thelxinoë</i>)	<i>P. echinoides</i> (<i>P. sect. Conodiscus</i>)	<i>P. chiquitensis</i> (<i>P. sect. Diphyomene</i>)	<i>P. cordatus</i> (<i>P. sect. Diphyomene</i>)	<i>P. urbanianus</i> (<i>P. sect. Diphyomene</i>)	<i>P. flaccidus</i> (<i>P. sect. Eriocaulopsis</i>)	<i>P. elongatus</i> (<i>P. ser. Dimeri</i>)	<i>P. vaginatus</i> (<i>P. ser. Dimeri</i>)
Flor estaminada									
Sépala	Tricomas	Tricomas curtos, lisos e com ápice agudo	Tricomas curtos com superfície verrucosa em toda sua extensão	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos, lisos com ápice agudo ou capitado	Tricomas longos, lisos com ápice agudo ou capitado
Pétala	Mesofilo	Ausente	Ausente	Presente na altura dos pistilódios	Presente na altura dos pistilódios	Presente na altura dos pistilódios	Ausente	Ausente	Ausente
Pistilódio	Formato	Claviforme	Claviforme	Globular	Globular	Globular	Claviforme	Globular	Globular
	Epiderme	Papilosa, com papilas curtas	Papilosa, com papilas curtas	Papilosa, com papilas longas	Papilosa, com papilas longas	Papilosa, com papilas longas	Papilosa, com papilas longas	Papilosa, com papilas longas	Papilosa, com papilas longas
	Altura na flor madura	Abaixo da abertura da corola	Abaixo da abertura da corola	Acima da abertura da corola	Acima da abertura da corola	Acima da abertura da corola	Acima da abertura da corola	Acima da abertura da corola	Acima da abertura da corola
Flor pistilada									
Sépala	Epiderme Adaxial	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede espessada	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede delgada
	Epiderme Abaxial	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede espessada na região da base do órgão	Células arredondadas de parede espessada na região da base do órgão	Células arredondadas de parede espessada na região da base do órgão	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede delgada	Células arredondadas de parede delgada
	Mesofilo	Restrito à região do feixe vascular	Restrito à região do feixe vascular	Restrito à região do feixe vascular, mas presente na base do órgão	Restrito à região do feixe vascular, mas presente na base do órgão	Restrito à região do feixe vascular, mas presente na base do órgão	Restrito à região do feixe vascular	Restrito à região do feixe vascular	Restrito à região do feixe vascular
Pétalas	Tipo de tricomas	Tricomas curtos, lisos e com ápice agudo	Tricomas curtos com superfície verrucosa em toda sua extensão	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos, lisos com ápice agudo ou capitado	Tricomas longos, lisos com ápice agudo ou capitado
	Tipo de tricomas	Tricomas curtos, lisos e com ápice agudo	Tricomas curtos com superfície verrucosa em toda sua extensão	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos, lisos com ápice agudo ou capitado	Tricomas longos, lisos com ápice agudo ou capitado
	Tipo de tricomas	Tricomas curtos, lisos e com ápice agudo	Tricomas curtos com superfície verrucosa em toda sua extensão	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos com ápice agudo ou capitado e 1-2 células distais com superfície verrucosa	Tricomas longos, lisos com ápice agudo ou capitado	Tricomas longos, lisos com ápice agudo ou capitado
Gineceu	Mesofilo do ovário	Ausente	Ausente	Presente	Presente	Presente	Ausente	Ausente	n/o
	Formato de estilete	Circular	Circular	Losangular	Losangular	Losangular	Circular	Circular	n/o
	Vasc. do estilete	Poucas células de transporte presentes	Poucas células de transporte presentes	Muitas células de transporte presentes	Muitas células de transporte presentes	Muitas células de transporte presentes	Poucas células de transporte presentes	Poucas células de transporte presentes	n/o
	Ramos nectaríferos	Ausentes	Presentes	Presentes	Presentes	Presentes*	Presentes	Presentes	Presentes*
	Formato ramos nect.-		Delgados	Delgados	Com base alargada	n/o	Delgados	Delgados	n/o
	Ramos estigmáticos	Fundidos	Fundidos	Livres	Livres	n/o	Livres	Livres	n/o
	Estigma	Bifurcado apenas na extremidade	Bifurcado apenas na extremidade	Bifurcado apenas na extremidade	n/o	n/o	Bifurcado apenas na extremidade	Pronunciado	n/o

As categorias infragenéricas estão agrupadas por cor. Estados de carácter exclusivos de uma única categoria estão destacados em negrito. n/o = estado de carácter não observado na espécie; *= estado de carácter observado em flores jovens devido à ausência de amostras de flores maduras.

5. DISCUSSÃO

Os estágios iniciais do desenvolvimento floral das espécies dímeras de *Paepalanthus* aqui estudadas são semelhantes ao já observado por Stützel (1990) e Stützel e Gansser (1995) para outras espécies de Eriocaulaceae, tanto de *Paepalanthus* como de *Syngonanthus*. Contudo, no presente estudo são descritos detalhes do desenvolvimento das flores estaminadas e do gineceu das espécies dímeras, inéditos para a família como um todo.

Infere-se que a dimeria tenha evoluído a partir da supressão da sépala mediana das espécies trímeras (Stützel, 1984, 1985). Assim, a posição das sépalas nas flores jovens é um caráter importante para auxiliar no entendimento do processo de supressão ou redução da sépala mediana ou de outra peça floral. Nas flores das espécies dímeras de *Paepalanthus* aqui estudadas, verificou-se que duas sépalas surgem, no primórdio floral, simetricamente alternas à bráctea floral, sem qualquer indício de uma terceira peça. Particularmente, apenas nas flores pistiladas de *P. scleranthus* (*P.* subg. *Thelxinoë*) observaram-se duas sépalas dispostas de forma assimétrica, podendo gerar interpretação da perda de uma possível peça mediana. Provavelmente, a assimetria na posição das sépalas nessa espécie está relacionada à região em que as flores jovens são encontradas – no centro do capítulo – e ao adensamento das mesmas nessa região, que é menos ampla que nas demais espécies e exige melhor acomodamento das flores. Assim, a posição assimétrica das sépalas florais em *P. scleranthus* não indica a supressão da sépala mediana.

Stützel (1990) afirmou a ausência de um verticilo externo de estames não-funcionais (estaminódios) nos estágios iniciais das flores de *Paepalanthus* e *Syngonanthus*. No entanto, mais recentemente, Rosa e Scatena (2003, 2007),

estudando a anatomia floral de espécies de *Paepalanthoideae*, indicaram a presença de um verticilo externo de estaminódios alterno àquele de estames funcionais nas flores estaminadas em *Actinocephalus*, *Leiothrix*, *Paepalanthus* e *Syngonanthus*. Através dos dados de ontogenia obtidos no presente estudo com espécies dímeras de *Paepalanthus*, corroboramos os resultados apresentados previamente por Stützel (1990). Os estaminódios relatados por Rosa e Scatena (2003, 2007), de fato, correspondem às pétalas, que apresentam desenvolvimento tardio. Portanto, não há qualquer indício de verticilo externo de estaminódios.

O desenvolvimento dos pistilódios das flores estaminadas das espécies dímeras de *Paepalanthus* apresenta estágios similares àqueles observados durante o desenvolvimento dos ramos nectaríferos das flores pistiladas dessas mesmas espécies. Isso pode ser explicado pelo fato de os pistilódios nectaríferos de *Eriocaulaceae* serem resultado da redução do gineceu e de sua especialização para a produção de néctar nas flores estaminadas (Rosa e Scatena, 2007; Oriani e Scatena, 2012). Tanto características morfológicas quanto anatômicas dessas estruturas nas flores maduras também se mostraram semelhantes. Nas flores estaminadas em antese, os pistilódios se estendem até o ápice da flor nas espécies que apresentam essas estruturas revestidas por papilas longas. No entanto, houve diferenças morfológicas quanto à estrutura dos pistilódios nas espécies. *Paepalanthus echinoides* e *P. scleranthus* apresentam pistilódios com papilas curtas que se mantêm abaixo do tubo da corola na flor madura. Essas características são importantes na distinção de *P.* subg. *Thelxinoë* e *P.* sect. *Conodiscus* em relação aos demais grupos estudados.

Estudos prévios demonstram a natureza nectarífera dos pistilódios e dos ramos do gineceu das flores pistiladas, relacionando sua função à polinização

dessas plantas por espécies de Coleoptera, Diptera e Hymenoptera (Ramos et al., 2005; Rosa e Scatena, 2007). A diferença na altura dessas estruturas nectaríferas pode estar relacionada, portanto, a uma adaptação para o melhor oferecimento de néctar a esses potenciais polinizadores.

Nas flores pistiladas de Eriocaulaceae, durante a formação do gineceu, o septo do ovário eleva a placenta central e os óvulos, que se tornam pêndulos (Coan et al., 2010). Nas flores dímeras de *Paepalanthus* observou-se detalhadamente que o septo do ovário não se funde com a porção apical do ovário na flor madura, resultando em uma porção sinascidiada proximal e uma pequena porção simplicada distal, próxima à abertura do canal estilar. Tal característica do ovário é comum em angiospermas, e a presença de uma porção simplicada distal pode estar relacionada à distribuição regular dos tubos polínicos entre os carpelos, caso os estigmas recebam quantidades diferentes de grão de pólen (Endress, 2011).

Paepalanthoideae é característica por apresentar estilete ramificado, portando ramos nectaríferos na região dorsal do ovário e ramos estigmáticos na posição comissural (Stützel, 1990; Rosa e Scatena, 2003). A formação do estilete na subfamília ocorre pela fusão das regiões basais dos ramos nectaríferos e dos ramos estigmáticos (Stützel, 1990) e, na maioria dos gêneros, os ramos estão inseridos na mesma altura no estilete (Stützel, 1990). O mesmo foi observado para as espécies dímeras de *Paepalanthus* aqui estudadas, com exceção de *P. echinoides*. Nessa espécie, os ramos estigmáticos são fundidos e formam uma coluna central acima dos ramos nectaríferos que se ramifica apenas no ápice. Essa é uma característica que distingue *Leiothrix* dos demais gêneros de Eriocaulaceae (Stützel, 1990) e é encontrada pela primeira vez em *Paepalanthus*, necessitando de estudos comparativos em nível morfológico e anatômico.

Em *P. scleranthus*, as flores pistiladas maduras portam apenas estilete e estigma. A formação do estilete ocorre apenas pela fusão dos ramos estigmáticos, formando uma estrutura cilíndrica semelhante ao observado nos ramos estigmáticos de *P. echinoides*. No início do desenvolvimento do estilete, é possível ver, em algumas flores, resquícios da presença de ramos nectaríferos nessa espécie, porém essa estrutura desaparece conforme o gineceu se desenvolve. O aparecimento dessas estruturas e sua posterior supressão, junto à posição da espécie na filogenia do gênero (Trovó et al., 2013), indicam que essa característica surgiu secundariamente a partir de um ancestral com ramos nectaríferos presentes. Em Paepalanthoideae, flores pistiladas portando apenas ramos estigmáticos foram verificadas também em espécies de *Leiothrix*, *Paepalanthus* e *Syngonanthus* (Ruhland, 1903; Stützel e Gansser, 1995). Contudo, essa é uma característica em *Paepalanthus* que pode ser diagnóstica para *P.* subg. *Thelxinoë*, clado no qual *P. scleranthus* se insere.

Os estágios iniciais da formação do estilete não foram encontrados nas flores pistiladas disponíveis de *P. echinoides*. Como em *P. scleranthus* os ramos estigmáticos também são fundidos, e estágios iniciais da formação de ramos nectaríferos estão presentes em algumas flores jovens nessa espécie, infere-se que o desenvolvimento inicial do estilete seja semelhante nas espécies de *P.* subg. *Thelxinoë* e *P.* sect. *Conodiscus*.

A vascularização do gineceu das espécies dímeras de *Paepalanthus* aqui estudadas é igual ao já descrito para outras espécies de Paepalanthoideae (Rosa e Scatena, 2003, 2007). Os feixes dorsais dos carpelos vascularizam o estilete e ramos nectaríferos, enquanto os feixes ventrais vascularizam a placenta e os óvulos. Como *P. scleranthus* difere das demais espécies por não apresentar ramos

nectaríferos, os feixes vasculares dos carpelos atingem apenas a altura do estilete, mantendo os ramos nectaríferos fundidos sem vascularização.

Nas flores pistiladas em antese, características do gineceu também se mostraram importantes na distinção de clados. *Paepalanthus echinoides* apresenta ramos nectaríferos desprovidos de papilas; *P. cordatus* apresenta apêndices com base alargada; e *P. elongatus* e *P. flaccidus* possuem apêndices longos e delgados. *Paepalanthus elongatus* foi a única espécie com estigma pronunciadamente bifurcado, distinguindo *P. ser. Dimeri* dos demais grupos.

Os ramos nectaríferos e os ramos estigmáticos das flores pistiladas de *Paepalanthus* aqui estudadas são expostos acima das peças estéreis das durante a antese feminina. Tal como ocorre com os pistilódios nas flores estaminadas, essa característica tem a função de facilitar a exposição de recurso aos polinizadores, mas também expor a superfície estigmática receptiva ao grão de pólen. Como *P. scleranthus* não apresenta apêndices nectaríferos no gineceu, a produção de néctar para os polinizadores nessa espécie é restrita apenas à atividade dos pistilódios das flores estaminadas.

As flores masculinas e femininas das espécies aqui estudadas apresentam um padrão estrutural em relação à constituição anatômica das peças florais estéreis, semelhante ao das espécies já estudadas de Paepalanthoideae (Rosa e Scatena, 2003, 2007). Entretanto, *P. echinoides* possui sépalas das flores pistiladas com epiderme adaxial formada por células de parede espessada. *Paepalanthus cordatus*, *P. chiquitensis* e *P. urbanianus* distinguem-se também por apresentar sépalas das flores pistiladas com mesofilo e epiderme adaxial com paredes espessadas na região próxima à base da flor.

Nas flores pistiladas das espécies estudadas, observaram-se diferenças quanto à anatomia do ovário e estilete. A maioria das espécies possui ovário sem mesofilo, formado apenas pela epiderme externa e interna, e estilete cheio com formato circular. Contudo, *P. cordatus*, *P. chiquitensis* e *P. urbanianus* possuem ovário com mesofilo com 2-3 camadas e estilete cheio com formato losangular. Essas características se mostram importantes taxonomicamente pois agrupam as três espécies estudadas de *P. sect. Diphyomene*.

A vascularização da maioria das peças florais observada nas espécies aqui estudadas de *Paepalanthus* corrobora com o já reportado em estudos anteriores para espécies trímeras de Eriocaulaceae (Rosa e Scatena, 2003, 2007), nos quais uma ou duas células de transporte são encontradas. Porém, no estilete das espécies inseridas em *P. sect. Diphyomene*, encontram-se feixes com mais células. Essa característica é considerada diagnóstica para distingui-las dos demais táxons dímeros estudados e pode estar ligada ao maior tamanho das flores e, consequentemente, à maior necessidade de vascularização dos ramos nectaríferos.

Por fim, as peças estéreis das flores estaminadas e pistiladas das espécies estudadas apresentaram tricomas em seu ápice. Nas espécies dímeras de *Paepalanthus*, quatro grupos de espécies foram formados baseados nas características dos tricomas: o primeiro incluindo *P. chiquitensis*, *P. cordatus*, *P. urbanianus* e *P. flaccidus*; o segundo, *P. echinoides*; o terceiro, *P. scleranthus*; e o quarto, *Paepalanthus elongatus* e *P. vaginatus*. Monteiro et al. (1979) sugeriram que os tipos de tricomas nos órgãos reprodutivos de Eriocaulaceae pudessem ter importância taxonômica para a distinção de espécies. Os grupos aqui formados, baseados nas características dos tricomas, mostraram-se bastante diagnósticos

para a delimitação das espécies, bem como das categorias infragenéricas, confirmando a hipótese de Monteiro et al. (1979).

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados desse trabalho contribuem para a caracterização dos clados de *Paepalanthus* dímeros. Estaminódios não foram encontrados nas flores estaminadas do gênero e infere-se que estejam ausentes também nos outros gêneros de Paepalanthoideae. Portanto, é provável que o ancestral comum das espécies de Paepalanthoideae possuía androceu do tipo isostêmone.

Observaram-se três padrões distintos no gineceu das espécies de *Paepalanthus* em relação às características do estilete. O primeiro padrão, com ramos nectaríferos e ramos estigmáticos livres, é bem conhecido para as espécies da subfamília Paepalanthoideae e agrupa *P.* sect. *Diphyomene*, *P.* sect. *Eriocaulopsis* e *P.* ser. *Dimeri*, que formam um clado bem sustentado segundo Trovó et al. (2013). Nesse mesmo estudo, *P.* subg. *Thelxinoë* aparece como grupo irmão de *P. exiguus* (*P.* sect. *Conodiscus*) (Giulietti et al. 2012; Trovó et al. 2013), mas essas espécies se encontram distantes de *P. sphaerocephalus*, também inserido em *P.* sect. *Conodiscus* (Trovó et al. 2013). A presença de ramos estigmáticos fundidos em *P. scleranthus* (*P.* subg. *Thelxinoë*) e *P. echinoides* (*P.* sect. *Conodiscus*) corrobora a proximidade entre *P.* subg. *Thelxinoë* e *P.* sect. *Conodiscus*. Assim, estudos mais detalhados sobre a morfologia de *P. sphaerocephalus* ainda são necessários e podem ajudar a elucidar a relação entre esses clados e as espécies neles contidas. Já a ausência de ramos nectaríferos pode ser uma sinapomorfia

exclusiva de *P.* subg. *Thelxinoë* e considera-se que essas estruturas tenham sido perdidas posteriormente à fusão dos ramos estigmáticos nesse clado.

Além disso, características dos tricomas das espécies também se mostraram úteis para a distinção dos clados das espécies estudadas. No tratamento taxonômico recente feito para *P.* sect. *Diphyomene* (Trovó e Sano, 2010), *P. flaccidus*, *P. strictus* e *P. trichophyllus* foram transferidos de *P.* sect. *Diphyomene* para *P.* sect. *Eriocaulopsis*. Contudo, a presença de tricomas capitados com 1-2 células distais verrucosas agrupa as espécies de *P.* sect. *Diphyomene* e *P. flaccidus* (*P.* sect. *Eriocaulopsis*) e necessita ser mais bem investigada para que se entenda o seu valor taxonômico na relação entre esses clados.

Com os resultados obtidos na dissertação, pretende-se elaborar dois manuscritos científicos a serem enviados a periódicos com seletiva política editorial. O primeiro artigo será referente à ontogenia floral das espécies dímeras de *Paepalanthus*, com ênfase no desenvolvimento dos verticilos férteis das flores, das estruturas nectaríferas e também na variação da estrutura do gineceu encontrada nas espécies e seu significado evolutivo. Nesse artigo, será também discutido o valor taxonômico dos tricomas encontrados nas flores maduras das espécies estudadas. O segundo artigo será referente à anatomia floral das espécies dímeras de *Paepalanthus*, no qual compreenderá a caracterização anatômica floral das espécies e sua importância na distinção dos clados estudados. Ainda, incluirá a descrição da anatomia do ovário com uma porção sinascidiada e uma simplicada, inédita para a família, e será discutida a vascularização do gineceu das espécies estudadas.

REFERÊNCIAS

- Alves, M.V., M.L.O. Trovó, R.C. Forzza e P. Viana. 2015. Overview of the systematics and diversity of Poales in the Neotropics with emphasis on the Brazilian flora. *Rodriguesia* 66: 305–328.
- Alves, P.G.M., V.L. Scatena e M.L.O. Trovó. 2013. Anatomy of scapes, bracts, and leaves of *Paepalanthus* sect. *Diphyomene* (Eriocaulaceae , Poales) and its taxonomic implications. *Brittonia* 65: 262–272.
- Andrade, M.J.G. 2007. Filogenia e taxonomia em Eriocaulaceae neotropicais. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana. 172p.
- Andrade, M.J.G., A.M. Giulietti, A. Rapini, L.P. Queiroz, A.S. Conceição, P.R.M. Almeida e C. Van den Berg. 2010. A comprehensive phylogenetic analysis of Eriocaulaceae: evidence from nuclear (ITS) and plastid (psbA-trnH and trnL-F) DNA sequences. *Taxon* 59: 379–388.
- Andrade, M.J.G., A.M. Giulietti, C. Van den Berg e R. Harley. 2011. *Blastocaulon* (Eriocaulaceae), a synonym of *Paepalanthus*: morphological and molecular evidence. *Taxon* 60: 178–184.
- The Brazil Flora Group (BFG). 2015. Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguesia* 66 (4): 1085–1113.
- Bouchenak-Khelladi, Y., A.M. Muasya e H.P. Linder. 2014. A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* 175: 4–16.
- Coan, A.I. e V.L. Scatena. 2004. Embryology and seed development of *Blastocaulon scirpeum* and *Paepalanthus scleranthus* (Eriocaulaceae). *Flora* 199: 47–57.

- Coan, A.I., T. Stützel, V.L. Scatena. 2010. Comparative embryology and taxonomic considerations in Eriocaulaceae (Poales). *Feddes Repertorium* 121: 268–284.
- Endress, P.K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany* 98: 370–396.
- Feder N. e T.P. O'Brien. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* 55: 123–142.
- Giulietti, A. e N. Hensold. 1990. Padrões de distribuição geográfica dos gêneros de Eriocaulaceae. *Acta Botanica Brasilica* 4: 133–158.
- Giulietti, A.M., V.L. Scatena, P.T. Sano, L.R. Parra, L.P. Queiroz, R.M. Harley, N.L. Menezes, A.M.B. Ysepon, A. Salatino, M.L. Salatino, W. Vilegas, L. C. Santos, C.V. Ricci, M.C.P. Bonfim e E.B. Miranda. 2000. Multidisciplinary studies on Neotropical Eriocaulaceae. *In* K. L. Wilson, and D.A. Morrison [eds.], *Monocots: Systematics and Evolution*. CSIRO, Melbourne, 580–589.
- Giulietti, A.M., R.M. Harley, L.P. De Queiroz, M.D.G.L. Wanderley e C. Van den Berg. 2005. Biodiversity and conservation of plants in Brazil. *Conservation Biology* 19: 632–639.
- Giulietti, A.M., M.J.G. Andrade, V.L. Scatena, M.L.O. Trovó, A.I. Coan, P.T. Sano, F.A.R. Santos, R.L.B. Borges e C. Van den Berg. 2012. Molecular phylogeny, morphology and their implications for the taxonomy of Eriocaulaceae. *Rodriguesia* 63: 1–19.
- Givnish, T.J., M. Ames, J.R. McNeal, M.R. McKain, P.R. Steele, C.W. DePamphilis, S.W. Graham, J.C. Pires, D.W. Stevenson, W.B. Zomlefer, B.G. Briggs, M.R. Duvall, M.J. Moore, J. M. Heaney, D.E. Soltis, P.S. Soltis, K. Thiele e J.H. Leebens-Mack. 2010. Assembling the tree of the monocotyledons: plastome

- sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 97: 584–616.
- Hensold, N. e A.M. Giuliatti. 1991. Revision and redefinition of the genus *Rondonanthus* Herzog (Eriocaulaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 78: 441–459.
- Jensen, W.A. 1962. *Botanical histochemistry: principle and practice*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Johansen, D. A. 1940. *Plant microtechnique*. Mc Graw-Hill Book Company, New York.
- Koernicke, F. 1863. Eriocaulaceae. *In* Martius, C.F.P., A.G. Eichler e N.I. Urban [eds.], *Flora brasiliensis*, vol 3(1). Typographia regia, München, 273–307.
- Mabberley, D. J. 1987. *The Plant-Book: A Portable Dictionary of the Higher Plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Monteiro, W.R., A.M. Giuliatti, S.C. Mazzoni e M.M. Castro. 1979. Hairs on reproductive organs of some Eriocaulaceae and their taxonomic significance. *Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo* 7: 43–59.
- Oriani, A. e V.L. Scatena. 2012. Floral anatomy of xyrids (Poales): contributions to their reproductive biology, taxonomy, and phylogeny. *International Journal of Plant Sciences* 173: 767–779.
- Parra, L.R., A.M. Giuliatti, M.J.G. Andrade e C. van den Berg. 2010. Reestablishment (Eriocaulaceae) and new circumscription of *Comanthera*. *Taxon* 59: 1135–1146.
- Ramos, C.O.C., E.L. Borba e L.S. Funch. 2005. Pollination in brazilian *Syngonanthus* (Eriocaulaceae) species: evidence for entomophily Instead of anemophily. *Annals of Botany* 96: 387–397.

- Rosa, M.M. e V.L. Scatena. 2003. Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens* (Eriocaulaceae). *Flora* 198: 188–199.
- Rosa, M.M. e V.L. Scatena. 2007. Floral anatomy of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae, Poales) and their nectariferous structures. *Annals of Botany* 99: 131–139.
- Ruhland, W. 1903. Eriocaulaceae. In A. Engler [ed.], *Das Pflanzenreich*, vol. 4. Wilhelm Engelmann, Leipzig, 1–294.
- Sano, P.T. 2004. *Actinocephalus* (Körn.) Sano (*Paepalanthus* sect. *Actinocephalus*), a new genus of Eriocaulaceae, and other taxonomic and nomenclatural changes involving *Paepalanthus* Mart. *Taxon* 53: 99–107.
- Sano, P.T., A.M. Giuliatti, F.N. Costa, M. Trovó, L. Echternacht, M.L. Tissot-Squalli, M.T.C. Watanabe, N. Hensold, C.O. Andrino e L.R. Parra. Eriocaulaceae. In *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available in: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB110>>. Access on: 19 Jan. 2016
- Scatena, V.L., A.M. Giuliatti, E.L. Borba e C. Van den Berg. 2005. Anatomy of brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. *Plant Systematics and Evolution* 253: 1–22.
- Stützel T. 1984. Blüten und infloreszenzmorphologische Untersuchungen zur Systematik der Eriocaulaceen, vol. 71. *Dissertationes Botanicae*, J. Cramer, Berlin.
- Stützel, T. 1985. Die Bedeutung monothe-cat-bisporangiaten Antheren als systematisches Merkmal zur Gliederung der Eriocaulaceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 105: 433–438.

- Stützel, T. 1990. Appendices am Gynoeceum der Xyridaceen, Morphogenie, Funktion und Systematische Bedeutung. *Beitrage zur Biologie der Pflanzen* 65: 275–299.
- Stützel, T. 1998. Eriocaulaceae. *In* Kubitzki, K. [ed.], The families and genera of vascular plants IV - Flowering plants: monocotyledons - Alismatanae and Commelinanae (except Graminae). Springer Verlag, Berlin, 197-207.
- Stützel, T. e N. Gansser. 1995. Floral morphology of North American Eriocaulaceae and its taxonomic implications. *Feddes Repertorium* 106: 495–502.
- Stützel, T. e M.L.O. Trovó. 2013. Inflorescences in Eriocaulaceae: taxonomic relevance and practical implications. *Annals of Botany* 112: 1505–1522.
- Trovó, M., and P.T. Sano. 2010. Taxonomic survey of *Paepalanthus* section *Diphyomene* (Eriocaulaceae). *Phytotaxa* 14: 49–55.
- Trovó, M.L.O., M.J.G. Andrade, P.T. Sano, P.L. Ribeiro e C. Van den Berg. 2013. Molecular phylogenetics and biogeography of Neotropical Paepalanthoideae with emphasis on Brazilian *Paepalanthus* (Eriocaulaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 171: 225–243.
- Unwin, M.M. 2004. Molecular systematics of the Eriocaulaceae Martinov. Ph.D. Thesis, Miami University, Ohio.