

RESSALVA

Atendendo solicitação da autora,
o texto completo desta tese será
disponibilizado somente a partir
de 09/04/2025.

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

DESENVOLVIMENTO DO GRÃO DE PÓLEN DE CYPERACEAE E JUNCACEAE

FERNANDA PASSARINI-LOPES

**Rio Claro – SP
2021**

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

DESENVOLVIMENTO DO GRÃO DE PÓLEN DE CYPERACEAE E JUNCACEAE

FERNANDA PASSARINI-LOPES

Orientadora: Profa. Dra. Alessandra Ike Coan

Coorientadora: Profa. Dra. Aline Oriani

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

**Rio Claro – SP
2021**

P286d

Passarini-Lopes, Fernanda

Desenvolvimento do grão de pólen de Cyperaceae e Juncaceae /
Fernanda Passarini-Lopes. -- Rio Claro, 2021

118 f. : il., tabs., fotos

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

Orientadora: Alessandra Ike Coan

Coorientadora: Aline Oriani

1. Grão de pólen. 2. Parede do grão de pólen. 3. Cyperaceae. 4.
Juncaceae. 5. Microsporogênese. 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: **DESENVOLVIMENTO DO GRÃO DE PÓLEN DE CYPERACEAE E JUNCACEAE**

AUTORA: FERNANDA PASSARINI LOPES

ORIENTADORA: ALESSANDRA IKE COAN

COORIENTADOR: ALINE ORIANI

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



Profa. Dra. ALESSANDRA IKE COAN (Participação Virtual)
Departamento de Biodiversidade / UNESP - Instituto de Biociências de Rio Claro - SP

Profa. Dra. DANIELA GUIMARÃES SIMÃO (Participação Virtual)
Departamento de Biologia / Centro de Ciências Naturais e Exatas / Universidade Federal de Santa Maria - RS

Prof. Dr. MARCCUS VINICIUS DA SILVA ALVES (Participação Virtual)
Departamento de Botânica / Universidade Federal de Pernambuco - Recife / PE

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

Profa. Dra. TATIANE MARIA RODRIGUES (Participação por Parecer Circunstanciado)
Departamento de Botânica / UNESP - Instituto de Biociências de Botucatu - SP

Rio Claro, 09 de abril de 2021

Dedico este trabalho a minha mãe e a todos

que me incentivaram a fazê-lo

AGRADECIMENTOS

O presente trabalho foi realizado com apoio do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico – CNPq – pela Bolsa de Doutorado, número de processo: 141848/2017-0; e pela Bolsa de Produtividade em Pesquisa – Nível 2, números de processos: 307515/2015-0 e 309504/2018-0, à minha orientadora.

Agradeço às minhas orientadoras, as professoras doutoras Alessandra Ike Coan e Aline Oriani por aceitar me orientar, pela oportunidade de realizar este trabalho, como também aos ensinamentos obtidos sob suas orientações.

À Universidade Estadual Paulista (UNESP) – Câmpus Rio Claro e ao Departamento de Biodiversidade do Instituto de Biociências de Rio Claro – UNESP pelo espaço e estrutura disponibilizados para a realização desse projeto de pesquisa. Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal) e ao seu coordenador, Prof. Dr. Douglas Silva Domingues. À Célia Hebling, secretária aposentada, e Sabrina Basso da Silva, secretária interina, do antigo Departamento de Botânica. Aos professores, à técnica Naiara David de Souza e aos demais funcionários do Departamento de Biodiversidade. Aos funcionários da Seção de Pós-Graduação.

Ao Laboratório de Microscopia Eletrônica Prof. Dr. Elliot Watanabe Kitajima – USP/Câmpus de Piracicaba pelo espaço e estrutura disponibilizados para realização do processamento dos materiais para as microscopias eletrônicas de transmissão e de varredura e pelo uso dos microscópios eletrônicos de transmissão e de varredura para capturas de imagens.

Ao técnico Renato Barbosa Salaroli e ao responsável do Laboratório de Microscopia Eletrônica Prof. Dr. Elliot Watanabe Kitajima – USP/Câmpus de Piracicaba, Professor Doutor Elliot Watanabe Kitajima, pelo auxílio no processamento e na preparação dos materiais para visualização nos microscópios eletrônicos de transmissão e de varredura e na captura de imagens.

Aos guias e funcionários do Parque Estadual Ilha Cardoso, da Estação Ecológica Juréia-Itatins e do Instituto Florestal, pela permissão de coletar os materiais do presente trabalho e por guiar nas trilhas nos dois primeiros locais mencionados durante as expedições de coleta.

Aos meus queridos colegas: Arthur, Giselle, Lucimara, Ana Angélica, Thales, Kleber, Kaire, Aline, João e Gustavo pelo convívio agradável no laboratório, pela troca de vivências e conhecimento e por estarem dispostos a ajudar.

Aos membros da banca pela disponibilidade e pelas contribuições.

RESUMO

Cyperaceae e Juncaceae dispersam grãos de pólen agregados dos tipos pseudomônade e tétrade, respectivamente, cujos aspectos ontogenéticos não são ainda totalmente compreendidos. Ambas as famílias, incluindo Thurniaceae, pertencem ao clado ciperídeo em Poales por compartilharem sinapomorfias embriológicas. Essa tese teve como objetivo descrever o desenvolvimento da parede polínica da tétrade permanente de sete espécies de *Juncus* (Juncaceae) e identificar o seu mecanismo de coesão; e também descrever o desenvolvimento da antera e da pseudomônade de seis espécies da subfamília Cyperoideae (Cyperaceae), com foco na microsporogênese, visando ampliar o conhecimento embriológico na família. Nas espécies de *Juncus* analisadas, a persistência da lamela média e da parede celular do microsporócito durante a microsporogênese, assim como a formação antecipada da parede polínica antes da citocinese, contribuíram para que os quatro micrósporos permanecessem juntos ao final deste processo. A coesão é do tipo “simple cohesion” devido o teto da exina ser contínuo por toda a tétrade. A coesão é ainda fortalecida pela presença de uma camada basal contínua tanto ao longo da superfície da tétrade como também entre os quatro grãos de pólen, formando uma única parede interna. Além disso, a intina envolve cada grão de pólen individualmente. Nas espécies de Cyperaceae estudadas, a formação da parede da antera é do tipo monocotiledôneo, constituída por epiderme com células levemente papilosas, endotécio com espessamento em espiral, camada mediana efêmera e tapete secretor. Idioblastos fenólicos foram observados na parede da antera de todas as espécies estudadas, mas com variação em sua distribuição. A microsporogênese é simultânea do tipo-Cyperaceae, com citocinese assimétrica, que resulta em uma tétrade de micrósporos desiguais, com um micrósporo de maior tamanho e volume, o micrósporo funcional, e três micrósporos de menor tamanho e volume, os micrósporos não-funcionais. Os quatro micrósporos permanecem juntos devido à formação da camada de exina da parede polínica ao redor da tétrade. Além disso, os quatro micrósporos são separados por um espaço periplasmático contendo muitas vesículas e uma fina matriz de primexina. Antes da formação do vacúolo central, o núcleo do micrósporo funcional se divide mitoticamente, resultando nas células vegetativa e generativa. Mais tarde, o núcleo da célula generativa se divide, formando duas células espermáticas. Durante a microgametogênese, os núcleos dos micrósporos não-funcionais não se dividem e essas três células acabam se degenerando. O grão de pólen resultante desse processo é a pseudomônade, caráter sinapomórfico da família dentro de Poales. Estes resultados mostram algumas semelhanças entre Juncaceae e Cyperaceae quanto ao desenvolvimento de seus grãos de pólen e de suas paredes polínicas, corroborando com a hipótese que a pseudomônade tenha surgido de uma tétrade permanente, sustentando, assim, o relacionamento filogenético dessas duas famílias.

Palavras-chave: Microsporogênese. Parede polínica. Pseudomônade. Tétrade permanente.

ABSTRACT

Cyperaceae and Juncaceae disperse aggregated pollen grains of the pseudomonad and tetrad types, respectively, whose ontogenetic aspects are not yet fully understood. Both families, including Thurniaceae, belong to the cyperid clade in Poales for sharing embryological synapomorphies. This thesis aimed to describe the pollen wall development of the permanent tetrad of seven species of *Juncus* (Juncaceae) and to identify its cohesion mechanism; and also to describe the anther and pseudomonad development of six species of the subfamily Cyperoideae (Cyperaceae), with a focus on microsporogenesis, aiming to expand the embryological knowledge in the family. In the species of *Juncus* analyzed, the persistence of the middle lamella and the microsporocyte cell wall during microsporogenesis, as well as the early formation of the pollen wall before cytokinesis, contributed to the four microspores remaining together at the end of this process. Cohesion is of the “simple cohesion” type due to the exine being continuous throughout the tetrad. Cohesion is further strengthened by the presence of a continuous foot layer both along the surface of the tetrad and also between the four pollen grains, forming a single continuous internal wall. In addition, the intine involves each pollen grain individually. In the species of Cyperaceae studied, the anther wall formation is monocotyledonous type, constituted by epidermis with slightly papillate cells, endothecium with helicoidal thickening, ephemeral middle layer, and secretory tapetum. Phenolic idioblasts were observed in the anther wall of all studied species, but with variation in their distribution. Microsporogenesis is simultaneous of the Cyperaceae type, with asymmetric cytokinesis, which results in a tetrad of uneven microspores, with a microspore of larger size and volume, the functional microspore, and three microspores of smaller size and volume, the non-functional microspores. The four microspores remain together due to the formation of the exine layer of the pollen wall around the tetrad. In addition, the four microspores are separated by a periplasmic space containing many vesicles and a thin primexine matrix. Before the central vacuole formation, the functional microspore nucleus divides mitotically, resulting in the vegetative and generative cells. Later, the generative cell nucleus divides, forming two spermatid cells. During microgametogenesis, the non-functional microspores nuclei do not divide and these three cells degenerate. The pollen grain resulting from this process is the pseudomonad, a synapomorphic character to the family within Poales. These results show some similarities between Juncaceae and Cyperaceae, regarding their pollen grain and pollen wall development, corroborating the hypothesis that the pseudomonad has arisen from a permanent tetrad, thus supporting the phylogenetic relationship of these two families.

Keywords: Microsporogenesis. Permanent tetrad. Pollen wall. Pseudomonad.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO GERAL	8
REFERÊNCIAS	26
CAPÍTULO 1. Development of the permanent tetrad wall in <i>Juncus</i> L. (Juncaceae, Poales).44	
Abstract.....	45
Introduction	46
Materials and Methods	48
Results	49
Discussion.....	51
References	54
Illustrations	59
Table	70
CAPÍTULO 2. Aspectos do desenvolvimento da parede da antera e da pseudomônade de espécies de Cyperoideae (Cyperaceae, Poales).....	71
RESUMO.....	72
ABSTRACT	73
1 INTRODUÇÃO.....	74
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	77
4 RESULTADOS	79
5 DISCUSSÃO	83
6 CONCLUSÃO.....	89
REFERÊNCIAS	91
ILUSTRAÇÕES	97
TABELA	116
CONSIDERAÇÕES FINAIS	117

1 INTRODUÇÃO GERAL

O desenvolvimento do grão de pólen em angiospermas é definido por eventos precisamente regulados, interligados com o desenvolvimento simultâneo do próprio estame (SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). Mudanças mínimas na cronologia desses eventos, principalmente causadas por mutações, podem levar a defeitos tanto no desenvolvimento do pólen, quanto da antera e do estame (CHAUDHURY, 1993; TAYLOR et al., 1998; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004), que podem culminar na esterilidade masculina (TAYLOR et al., 1998).

Nas angiospermas, os grãos de pólen passam por um longo processo que se inicia na diferenciação de uma ou mais células meristemáticas subepidérmicas na antera, nos locais dos futuros microsporângios, formando o tecido arquesporial (MAHESHWARI, 1950). A diferenciação de células do tecido arquesporial culminam na formação da parede da antera e do tecido esporogênico (MAHESHWARI, 1950; STANLEY; LINSKENS, 1974; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004).

1.1 Antera

O estame é formado pela antera e pelo filete em grande parte das angiospermas (STANLEY; LINSKENS, 1974; GOLDBERG; BEALS; SANDERS, 1993; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004), com exceção de alguns táxons de angiospermas basais [p. ex., Annonaceae (BHANDARI, 1984), Austrobaileyales (BHANDARI, 1984; ENDRESS; DOYLE, 2009; LOSADA; BACHELIER; FRIEDMAN, 2017), Degeneriaceae (CANRIGHT, 1952; BHANDARI, 1984; ENDRESS; DOYLE, 2009), Himantandraceae, Magnoliaceae (CANRIGHT, 1952; BHANDARI, 1984) e Nymphaeaceae (VAN HEEL, 1977; TAYLOR et al., 2013)] e a provável irmã das eudicotiledôneas, Ceratophyllales (ENDRESS, 1994). Nestas famílias, os estames são laminares, não havendo distinção entre o filete e a antera e nem dos próprios sacos polínicos (BHANDARI, 1984), que estão em posição laminar (CANRIGHT, 1952). O estame laminar é considerado um caráter plesiomórfico em angiospermas (CANRIGHT, 1952; BHANDARI, 1984) e, durante a evolução das plantas com flores, esse estame sofreu redução de seu tecido estéril, além de retração de suas margens (BHANDARI, 1984) e mudança na posição de seus sacos polínicos, de laminar para marginal na antera (CANRIGHT, 1952).

A antera é o local de produção do grão de pólen (GOLDBERG; BEALS; SANDERS, 1993; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004; PACINI, 2010), onde ocorre a transição da geração esporofítica para gametofítica (CANALES et al., 2002). É formada pelo conectivo e pelas tecas com microsporângios (BHANDARI, 1984).

O conectivo é um tecido estéril, formado por células parenquimáticas e vasculares, que conecta o filete ao restante da antera, e que contém o feixe vascular (MAUSETH, 1988). É considerado uma extensão do filete (FAHN, 1978), que pode se expandir, promovendo a separação das tecas no interior da antera (BHANDARI, 1984). Nas angiospermas basais [p. ex., Magnoliaceae (XU; CHEN; SPECHT, 2013) e Schisandraceae (VIJAYARAGHAVAN; DHAR, 1975)], o conectivo é conspícuo, com duas ou mais vezes o tamanho do tecido fértil, enquanto que nas demais famílias de angiospermas, há redução de seu tamanho (BHANDARI, 1984). Também, algumas de suas células podem adquirir espessamentos de parede semelhantes àqueles do endotécio (VIJAYARAGHAVAN; DHAR, 1975; VENTURELLI; BOUMAN, 1988; SANDERS et al., 1999; PRAKASH; LEE; GOH, 2000; AMELA GARCÍA; GALATI; ANTON, 2002; KUMAR; RAMASWAMY, 2003; XU; CHEN; SPECHT, 2013; OLIVEIRA et al., 2020), ou apresentar aerênquima (OLIVEIRA et al., 2020); ou acumular taninos, óleos (VIJAYARAGHAVAN; DHAR, 1975), cristais (VIJAYARAGHAVAN; DHAR, 1975; CHEN et al., 2013) e amido (OLIVEIRA et al., 2015; SHARMA; SINGH; BHALLA, 2015).

A grande maioria das angiospermas apresenta quatro microsporângios em suas anteras, sendo dois por teca (p. ex., HORNER, 1977; MAKDE, 1982; SIMPSON, 1988; SANDERS et al., 1999; HERMANN; PALSER, 2000; AMELA GARCÍA; GALATI; ANTON, 2002; CANALES et al., 2002; LIU et al., 2007; SAJO; LONGHI-WAGNER; RUDALL, 2007; LI et al., 2010; SOLÍS; GALATI; FERRUCCI, 2010; EKICI, 2014; GOTELLI et al., 2016). Os microsporângios, também chamados de sacos polínicos, são regiões onde ocorre o desenvolvimento do grão de pólen (STANLEY; LINSKENS, 1974; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978). Além disso, em algumas famílias de monocotiledôneas (p. ex., Philydraceae – BHANDARI, 1984) e eudicotiledôneas (p. ex., Onagraceae – GORMLEY, 1915 e Viburnaceae – BHANDARI, 1984), as anteras podem ser bisporangiadas; em algumas famílias de angiospermas basais [Annonaceae (JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992)] e de outras eudicotiledôneas [Bixaceae (BHANDARI, 1984) e Melastomataceae (LIMA; ROMERO; SIMÃO, 2019)] são observadas anteras polisporangiadas, com mais de quatro microsporângios. Além disso, pode haver variação no número de microsporângios dentro de uma mesma família, como acontece em algumas famílias de monocotiledôneas [Eriocaulaceae (COAN; SCATENA, 2004; COAN; STÜTZEL; SCATENA, 2010),

Restionaceae (DAHLGREN; CLIFFORD; YEO, 1985; LINDER; VLOK, 1991; LINDER; BRIGGS; JOHNSON, 1998; BRIGGS; JOHNSON, 2000) e Smilacaceae (CONRAN, 1998; AO, 2013)] e de eudicotiledôneas [Ericaceae (STEVENS et al., 2004) e Malvaceae (NABEESA; NEELAKANDAN, 1985; TANG; GAO; XIE, 2009; MACINTYRE; LACROIX, 1996; LATTAR; GALATI; FERRUCCI, 2014)], nas quais são observadas espécies que apresentam anteras com dois ou quatro microsporângios.

Os microsporângios se originam de células do tecido arquesporial que se diferenciam de células do meristema floral (SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). As células do tecido arquesporial se dividem e se diferenciam nas camadas parietal e esporogênica, que originam as camadas da parede da antera e os grãos de pólen, respectivamente (MAHESHWARI, 1950).

Na maioria das angiospermas, a parede da antera compreende quatro camadas: epiderme, endotécio, camada mediana e tapete (MAHESHWARI, 1950; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). O processo de formação destas camadas, inicia com a divisão das células do tecido arquesporial na camada parietal primária, que passa por divisão periclinal formando duas camadas parietais secundárias (JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992). Essas camadas secundárias podem ou não se dividir e, por isso, a formação da parede da antera é classificada em quatro tipos: básico, dicotiledôneo, monocotiledôneo e reduzido (DAVIS, 1966 *apud* JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992). No tipo básico, as camadas parietais secundárias externa (voltada para a epiderme) e interna (voltada para o tecido esporogênico) se dividem, com a externa originando o endotécio e a camada mediana, enquanto a interna origina outra camada mediana e o tapete. No tipo dicotiledôneo, apenas a camada parietal secundária externa se divide e diferencia em endotécio e camada mediana, enquanto a camada interna se diferencia no tapete. No tipo monocotiledôneo ocorre o contrário, apenas a camada parietal secundária interna se divide e diferencia em camada mediana e tapete, enquanto a camada externa se diferencia em endotécio. No tipo reduzido, ambas as camadas parietais não se dividem e se diferenciam diretamente no endotécio e tapete.

Assim, o endotécio, a camada mediana (quando presente) e o tapete se originam da camada parietal (MAHESHWARI, 1950) e se dispõem de forma concêntrica revestindo cada microsporângio (MAHESHWARI, 1950; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978; CANALES et al., 2002). Além disso, em alguns casos, o tapete pode apresentar parte de sua origem proveniente de células do conectivo (BHANDARI, 1984; CHAPMAN, 1987; HERMANN;

PALSER, 2000) e do tecido esporogênico (CHAPMAN, 1987) ou ser totalmente formado a partir deste último tecido (AARTS et al., 1997).

A grande maioria das angiospermas apresenta quatro camadas uniestratificadas na parede de suas anteras, no entanto, anteras com mais de quatro camadas parietais também são observadas. Na monocotiledônea Haemodoraceae (SIMPSON, 1988), cujas anteras apresentam a formação de parede do tipo monocotiledôneo, tanto a camada mediana como o tapete são biestratificados, resultantes de novas divisões. Nas eudicotiledôneas, duas ou mais camadas medianas também podem ser observadas, por exemplo, nas anteras tanto de Euphorbiaceae (LIU et al., 2007) e de Passifloraceae (AMELA GARCÍA; GALATI; ANTON, 2002), que apresentam formação de parede do tipo dicotiledôneo, quanto de Sapindaceae (SOLÍS; GALATI; FERRUCCI, 2010), que apresenta o tipo básico de formação.

A epiderme é a camada externa da parede da antera (MAHESHWARI, 1950; BHANDARI, 1984), cujas células se tornam alongadas e achatadas (MAHESHWARI, 1950) ou até papilosas (MAKDE, 1982; SAJO; LONGHI-WAGNER; RUDALL, 2007; COAN; ALVES; SCATENA, 2010) à medida que a antera se desenvolve. Estas células têm função protetora (JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992), podendo acumular grãos de amido (HERMANN; PALSER, 2000; TÛTÛNCÛ KONYAR; DANE; TÛTÛNCÛ, 2013; OLIVEIRA et al., 2015) ou compostos fenólicos (MAKDE, 1982; HERMANN; PALSER, 2000). As suas paredes celulares podem adquirir espessamentos fibrosos, como ocorre em algumas famílias de eudicotiledôneas (Dilleniaceae – JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992) e monocotiledôneas (Mayacaceae – VENTURELLI; BOUMAN, 1986; Musaceae – XUE; WANG; LI, 2005; e Zingiberaceae – JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992), participando da deiscência da antera (KEIJZER, 1987).

Internamente à epiderme se encontra o endotécio, que pode compreender uma a mais camadas (BHANDARI, 1984), cujas células se alongam radialmente e podem ou não adquirir espessamento em suas paredes ao longo do seu desenvolvimento (MAHESHWARI, 1950; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978). O espessamento nas paredes promove a função mecânica do endotécio no momento da deiscência da antera (BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978; KEIJZER, 1987), a fim de que os grãos de pólen sejam liberados (BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978). Quando não há espessamentos de parede no endotécio, a deiscência pode ser poricida, como observada em espécies de Ericaceae (HERMANN; PALSER, 2000), ocasionada pela degeneração de algumas células presentes no ápice da antera (MAHESHWARI, 1950); a deiscência pode ser longitudinal, efetuada pela epiderme com espessamentos de parede, como reportado em *Musella* (Franch.) C.Y.Wu (Musaceae) (XUE;

WANG; LI, 2005); ou a deiscência pode não ocorrer, como relatado em alguns táxons com flores cleistógamas e em Hydrocharitaceae (MAHESHWARI, 1950; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978). O endotécio também pode estar ausente na antera, como em alguns membros de Ericaceae (HERMANN; PALSER, 2000), ou degenerar antes da antese, como acontece em *Pharus* (Poaceae) (SAJO; LONGHI-WAGNER; RUDALL, 2007).

Internamente ao endotécio se encontra a camada mediana, seguida pelo tapete (SORENSEN et al., 2002). Estas camadas da parede da antera são efêmeras, desaparecendo na antera madura da maioria das famílias de angiospermas (MAHESHWARI, 1950; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978).

A camada mediana está presente na grande maioria das paredes das anteras de angiospermas (MAHESHWARI, 1950; BHANDARI, 1984), com exceção de algumas espécies de Ericaceae (HERMANN; PALSER, 2000) e em *Pharus* (Poaceae) (SAJO; LONGHI-WAGNER; RUDALL, 2007), por exemplo. Quando presente, pode ser constituída de uma a mais camadas (BHANDARI, 1984) e pode acumular reservas nutritivas (BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992; OLIVEIRA et al., 2015). Pouco é conhecido sobre sua função na antera (SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004), pois, devido ao seu caráter efêmero, esta camada acaba sendo obliterada com o desenvolvimento do endotécio, do tapete (MAHESHWARI, 1950) e dos microsporócitos (SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). Quando presente em mais de uma camada, aquela(s) próxima(s) ao endotécio pode(m) persistir e adquirir espessamento de parede (BHANDARI, 1984; SIMPSON, 1988; PRAKASH; LEE; GOH, 2000; SIMÃO; SCATENA; BOUMAN, 2007), contribuindo com a deiscência da antera, como reportado para as monocotiledôneas Haemodoraceae (SIMPSON, 1988), Heliconiaceae (PRAKASH; LEE; GOH, 2000; SIMÃO; SCATENA; BOUMAN, 2007) e Zingiberaceae (BHANDARI, 1984), por exemplo.

O tapete é a camada mais interna da parede da antera e está em contato com o tecido esporogênico (JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992). Todo material necessário para o desenvolvimento do grão de pólen passa primeiramente pelo tapete, onde é reelaborado e secretado no lóculo (MAHESHWARI, 1950; PACINI, 2010). O lóculo geralmente é preenchido por fluido locular, que também é produzido pelo tapete (PACINI; FRANCHI; HESSE, 1985; PACINI, 2010). O material reelaborado é encontrado nesse fluido e captado pelo microsporócito, pelo micrósporo e pelo grão de pólen ao longo de sua parede ou por sua abertura (PACINI, 2010). Também, o próprio grão de pólen pode captar o nutriente diretamente do tapete, a partir de contato direto com ele (PACINI, 2010).

Em angiospermas são encontrados os tapetes dos tipos secretor (ou glandular) e ameboide (ou periplasmoidal) (MAHESHWARI, 1950; BHANDARI, 1984; PACINI; FRANCHI; HESSE, 1985; CHAPMAN, 1987; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992; PACINI, 2010), sendo o primeiro tipo considerado plesiomórfico e o segundo, derivado dele (FURNESS; RUDALL, 2001). O primeiro tipo é o mais frequente (PACINI; FRANCHI; HESSE, 1985; PACINI, 2010) e seu caráter plesiomórfico se deve ao fato de ser encontrado em grande parte das famílias das angiospermas basais (FURNESS; RUDALL, 2001), além de estar presente tanto em monocotiledôneas (FURNESS; RUDALL, 1998, 2006), como em eudicotiledôneas (PACINI; FRANCHI; HESSE, 1985; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992). No tapete secretor, as suas células terminam perdendo parcialmente as suas paredes celulares, no entanto, ainda permanecem revestindo a cavidade locular (MAHESHWARI, 1950; BHANDARI, 1984; PACINI, 2010). No tapete ameboide, as células perdem completamente as suas paredes e o citoplasma invade a cavidade locular, formando um periplasmódio que envolve cada micrósporo ou grão de pólen em formação (MAHESHWARI, 1950; BHANDARI, 1984; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992; PACINI, 2010); este tipo de tapete está presente em magnoliídeas (FURNESS; RUDALL, 2001), monocotiledôneas (JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992; FURNESS; RUDALL, 1998) e em algumas famílias de eudicotiledôneas (FURNESS; RUDALL, 2001; FURNESS, 2008; PACINI, 2010), especialmente nas asterídeas (FURNESS, 2008).

Além dos dois tipos mencionados acima, há também o tapete invasivo não sincicial, cujas células, ao perderem completamente as suas paredes, invadem a cavidade locular, mas não se fundem e terminam envolvendo cada micrósporo e grão de pólen (FURNESS; RUDALL, 1998); é observado em algumas famílias de angiospermas basais (FURNESS; RUDALL, 2001) e de monocotiledôneas (FURNESS; RUDALL, 2001, 2006), especialmente na ordem Zingiberales (FURNESS; RUDALL, 2001), e em poucas eudicotiledôneas (FURNESS; RUDALL, 2001; FURNESS, 2008), especialmente nas asterídeas (FURNESS, 2008).

O tapete tem como principais funções: nutrição dos micrósporos; produção e secreção de orbículos, de substratos para construção da parede polínica (esporopolenina), de materiais de cobertura da exina (“tryphine” e “pollenkitt”) (STANLEY; LINSKENS, 1974; BHANDARI, 1984; PACINI; FRANCHI; HESSE, 1985; CHAPMAN, 1987; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004), que auxiliam na dispersão dos grãos de pólen (KNOX, 1984); de calase para dissolução da parede de calose ao redor da tétrade de micrósporos (HORNER, 1977; PACINI; FRANCHI; HESSE, 1985; CHAUDHURY, 1993; MCCONN; BROWSE, 1996; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004); produção de fluido locular; além

da produção de “viscin threads” (PACINI; FRANCHI; HESSE, 1985) e de substâncias de autoincompatibilidade esporofítica (PACINI; FRANCHI; HESSE, 1985; CHAPMAN, 1987; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992).

1.2 Microsporogênese e microgametogênese

As células do tecido arquesporial se dividem mitoticamente e diferenciam nas camadas parietal e esporogênica (MAHESHWARI, 1950). As células dessa última camada se dividem e desenvolvem em microsporócitos que, em seguida, por meiose, formam os quatro micrósporos; estes últimos também se dividem, por mitose, e se desenvolvem nos grãos de pólen (MAHESHWARI, 1950; STANLEY; LINSKENS, 1974; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). Vale ressaltar que nem todos os micrósporos originados da meiose se desenvolvem em grãos de pólen (SORENSEN et al., 2002), como se observa em algumas plantas mutantes, por exemplo, de *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) (SANDERS et al., 1999; SORENSEN et al., 2002), *Capsicum annum* L. (Solanaceae) (CHEN et al., 2011), *Glycine max* (L.) Merr. (Fabaceae) (ALBERTSEN; PALMER, 1979) e *Helianthus annuus* L. (Asteraceae) (HORNER, 1977); e em espécies de Cyperaceae (ELFVING, 1879; TANAKA, 1940, 1941; PADHYE; MOHARIR, 1958; PADHYE; CHAUBE; IYER, 1970; PADHYE, 1971a, b; CARNIEL, 1972; NAGARAJ; NIJALINGAPPA, 1972, 1973; DUNBAR, 1973; NIJALINGAPPA; DEVAKI, 1978; MAKDE, 1982; NIJALINGAPPA, 1986; DOPCHIZ; POGGIO, 1999; BROWN; LEMMON, 2000; SIMPSON et al., 2003; COAN; ALVES; SCATENA, 2010; SAN MARTIN et al., 2013; ROCHA et al., 2016; ROCHA; VANZELA; MARIATH, 2018), Ericaceae (SMITH-WHITE, 1959; FURNESS; RUDALL, 2011) e Liliaceae (MAHESHWARI, 1934; EKICI, 2014), por exemplo.

Dois processos ocorrem durante o desenvolvimento do grão de pólen: a microsporogênese e a microgametogênese (MAHESHWARI, 1950; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992; HALBRITTER et al., 2018).

Na microsporogênese, os micrósporos (n) são formados a partir de divisões meióticas dos microsporócitos (2n) seguidas pela citocinese (BLACKMORE; KNOX, 1990; FURNESS; RUDALL; SAMPSON, 2002; RUDALL; BATEMAN, 2007). Nesta fase de desenvolvimento do grão de pólen, a meiose é crucial, pois marca a transição da geração esporofítica (2n) para a geração gametofítica (n) (BHANDARI, 1984; BLACKMORE; CRANE, 1988; BHATT; CANALES; DICKINSON, 2001; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004).

A microsporogênese em angiospermas pode ser classificada em dois tipos: sucessiva e simultânea (FURNESS; RUDALL, 1999a; FURNESS; RUDALL; SAMPSON, 2002). Na microsporogênese sucessiva, uma parede de calose é formada ao final de cada divisão meiótica, enquanto na microsporogênese simultânea, esta parede só se forma ao final da segunda divisão (FURNESS; RUDALL, 1999a; FURNESS; RUDALL; SAMPSON, 2002; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). O tipo sucessivo é frequentemente observado nas angiospermas basais (p. ex. Annonaceae – LORA; HERRERO; HORMAZA, 2014; LI; XU, 2018; Aristolochiaceae – GONZÁLEZ; RUDALL; FURNESS, 2001; Cabombaceae – TAYLOR; OSBORN, 2006; TAYLOR et al., 2008; e Magnoliaceae – GALATI et al., 2012) e nas monocotiledôneas (p. ex., Arecaceae – JAZINIZADEH; MAJD; POURPAK, 2017; Asparagaceae – HAQUE; GHOSH, 2016; Bromeliaceae – SAJO et al., 2005; Eriocaulaceae – COAN; SCATENA, 2004; Haemodoraceae – SIMPSON, 1988; Heliconiaceae – PRAKASH; LEE; GOH, 2000; SIMÃO; SCATENA; BOUMAN, 2007; Liliaceae – EKICI, 2014; Mayacaceae – VENTURELLI; BOUMAN, 1986; Musaceae – XUE; WANG; LI, 2005; e Poaceae – SAJO; LONGHI-WAGNER; RUDALL, 2007), além de poucas espécies de algumas famílias das eudicotiledôneas (p. ex., Euphorbiaceae – ALBERT; GOUYON; RESSAYRE, 2009; Podostemataceae – JÄGER-ZÜRN, NOVELO, PHILBRICK, 2006; LALRUATSANGA, 2014; Proteaceae – BLACKMORE; BARNES, 1995; e Rafflesiaceae – ERNST; SCHMID, 1913). O tipo simultâneo é descrito em algumas famílias de angiospermas basais (p. ex., Annonaceae – TSOU; FU, 2007; Aristolochiaceae – GONZÁLEZ; RUDALL; FURNESS, 2001; Magnoliaceae – XU; CHEN; SPECHT, 2013; Nymphaeaceae – TAYLOR et al., 2013; ZINI et al., 2017; e Schisandraceae – VIJAYARAGHAVAN; DHAR, 1975) e de monocotiledôneas (p. ex., Araceae – FURNESS; RUDALL, 1999a; Cyperaceae – MAKDE, 1982; Juncaceae – ZAMAN, 1950; Orchidaceae – GURUDEVA, 2015; e Rapateaceae – VENTURELLI; BOUMAN, 1988), porém é frequentemente observado nas eudicotiledôneas (p. ex., Asteraceae – HORNER, 1977; LI et al., 2010; Balsaminaceae – VINCKIER et al., 2012; Caprifoliaceae – GHIMIRE et al., 2018; Celastraceae – GODOY et al., 2012; Ericaceae – HERMANN; PALSER, 2000; Euphorbiaceae – LIU et al., 2007; Fabaceae – ALBERTSEN; PALMER, 1979; Malvaceae – LATTAR; GALATI; FERRUCCI, 2012; Menispermaceae – ZHANG et al., 2020; Passifloraceae – AMELA GARCÍA; GALATI; ANTON, 2002; Rhamnaceae – GOTELLI et al., 2016; Rubiaceae – YUE; KUANG; LIAO, 2017; e Trochodendraceae – HSU; JANE; CHEN, 2013).

Geralmente, ao final de ambos os tipos de microsporogênese, a parede de calose se dissolve, liberando os quatro micrósporos individualmente (HESLOP-HARRISON, 1964), que

se desenvolvem e diferenciam nos grãos de pólen do tipo mônade (WALKER; DOYLE, 1975; BLACKMORE; CRANE, 1988; HARDER; JOHNSON, 2008). Esses micrósporos também podem permanecer unidos (MAHESHWARI, 1950) e serem liberados em: díade, tétrade ou políades, mássulas e polínias (ERDTMAN, 1952; WALKER; DOYLE, 1975; KNOX; MCCONCHIE, 1986; COPENHAVER, 2005; HARDER; JOHNSON, 2008) - os chamados grãos de pólen compostos ou agregados (WALKER; DOYLE, 1975; HARDER; JOHNSON, 2008). Os grãos de pólen que compõem esses tipos de unidades de dispersão são, geralmente, férteis, mas, há casos que alguns deles ou todos podem ser estéreis, como observado em Cyperaceae (TANAKA, 1939; MAKDE, 1982; BROWN; LEMMON, 2000; ROCHA et al., 2016), em espécies de *Leucopogon* R.Br (Ericaceae) (SMITH-WHITE, 1959; MCGLONE, 1978; FURNESS; RUDALL, 2011), e em *Leschenaultia formosa* R.Br [= *Lechenaultia formosa* R.Br] (Goodeniaceae) (KNOX; FRIEDERICH, 1974).

Concluída a microsporogênese, tem início a microgametogênese, que compreende a formação do microgametófito a partir da divisão mitótica do micrósporo (MAHESHWARI, 1950; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978; HALBRITTER et al., 2018). Nesta divisão, duas células são formadas: as células vegetativa e generativa (MAHESHWARI, 1950). Durante esse processo, o citoplasma da célula vegetativa acumula substâncias de reserva (carboidratos e/ou lipídios e/ou proteínas) (KNOX, 1984); e a célula generativa se divide novamente formando as células espermáticas (MAHESHWARI, 1950; STANLEY; LINSKENS, 1974). Essa última divisão pode ocorrer ainda no interior da antera ou dentro do tubo polínico (MAHESHWARI, 1950; STANLEY; LINSKENS, 1974).

A maioria das angiospermas dispersa grãos de pólen como mônades (BLACKMORE; CRANE, 1988), enquanto que díades são descritas em Podostemaceae (RAZI, 1949; LALRUATSANGA, 2014) e Scheuchzeriaceae (VOLKOVA et al., 2016); tétrades são relatadas para Juncaceae (ELFVING, 1879; BRENNER, 1922; ZAMAN, 1950; BALSLEV, 1998), Thurniaceae (HAMANN, 1961; MUNRO; LINDER, 1997; KUBITZKI, 1998; SILVA; ALVES; COAN, 2020) e algumas espécies de Annonaceae (GUINET; LE THOMAS, 1973; LORA et al., 2009; TSOU; FU, 2002), Ericaceae (KNOX; MCCONCHIE, 1986; HERMANN; PALSER, 2000), Nymphaeaceae (ROLAND, 1965), Onagraceae (SKVARLA; RAVEN; PRAGLOWSKI, 1976), Typhaceae (TAKAHASHI; SOHMA, 1984) e Velloziaceae (AYENSU; SKVARLA, 1974); mássulas, para algumas espécies de Orchidaceae (LIU, 2015); políades, para espécies de Celastraceae (GODOY et al., 2012) e Fabaceae (BARTH, 1965; GUINET; BARTH, 1967; GUINET; LE THOMAS, 1973; GUINET; LUGARDON, 1976; KNOX; MCCONCHIE, 1986); e polínias, para algumas espécies de Apocynaceae

(LINSKENS; SUREN, 1969; DAN DICKO-ZAFIMAHOVA, 1980) e Orchidaceae (YEUNG, 1987).

1.3 Parede do grão de pólen

A parede do grão de pólen geralmente é formada por duas camadas, a exina e a intina (STANLEY; LINSKENS, 1974; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978). A exina é a camada externa, formada por um biopolímero resistente a ataques biológico e químico, chamado de esporopolenina (STANLEY; LINSKENS, 1974; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). A intina é a camada interna e consiste principalmente de celulose (STANLEY; LINSKENS, 1974).

A esporopolenina é produzida e secretada tanto pelo próprio micrósporo como pelo tapete (STANLEY; LINSKENS, 1974; BHANDARI, 1984; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004) e é depositada extracelularmente (BHANDARI, 1984) antes ou depois da dissolução da tétrade (STANLEY; LINSKENS, 1974; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). A composição química da esporopolenina na exina muda conforme novas deposições são realizadas (HESLOP-HARRISON, 1968; STANLEY; LINSKENS, 1974).

A exina pode ser descrita com base na sua morfologia (ERDTMAN, 1952, 1965) ou na sua composição química (FAEGRI, 1956; FAEGRI; IVERSEN, 1964). Quanto à morfologia, a exina é dividida em sexina (camada externa esculpada) e nexina (camada interna não esculpada) (ERDTMAN, 1952); estas duas camadas ainda são subdivididas em teto e báculo, e nexina 1 e 2, respectivamente (ERDTMAN, 1966). Com relação a composição química, a exina é dividida em ectexina (camada fortemente corada) e endexina (camada fracamente corada ou que não reage; e sinônimo de nexina 2) (FAEGRI, 1956; FAEGRI; IVERSEN, 1964). A ectexina também pode ser subdividida em teto, columela e camada basal (sinônimo de nexina 1) (FAEGRI, 1956; FAEGRI; IVERSEN, 1964). Além disso, a ectexina e a endexina absorvem os elétrons de maneiras diferentes, se distinguindo nas fotomicrografias eletrônicas (FAEGRI; IVERSEN, 1964).

A forma final da exina é determinada quando os micrósporos ainda estão unidos pela parede de calose em uma tétrade e o seu estabelecimento ocorre, inicialmente, em uma matriz celulósica (STANLEY; LINSKENS, 1974), chamada de primexina (HESLOP-HARRISON, 1963, 1964). Neste período, há também a definição da localização da(s) abertura(s), quando presente(s) (KNOX, 1984).

A primeira parede a se formar ao redor do micrósporo recém-formado é a parede de calose (SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004), que o acompanha desde o estágio de microsporócito (HESLOP-HARRISON, 1964; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). Mais tarde, internamente a ela, a primexina é formada ao redor de cada micrósporo (HESLOP-HARRISON, 1963, 1964).

A primexina é uma matriz celulósica que serve como um molde para a deposição da esporopolenina (BHANDARI, 1984; CHAPMAN, 1987), por possuir receptores que auxiliam em sua polimerização (KNOX, 1984), e onde os elementos estruturais da exina, como o teto, a columela e a camada basal, se diferenciam (HESLOP-HARRISON, 1964; TAYLOR et al., 2008). Esta matriz não é depositada nos locais das futuras aberturas (HESLOP-HARRISON, 1964; SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). A disposição, principalmente, do teto e da columela e também das aberturas produz os padrões esculturais da parede do grão de pólen (SCOTT; SPIELMAN; DICKINSON, 2004). Esses padrões esculturais estão sob controle esporofítico (BHANDARI, 1984), pois a parede polínica é esculpada mesmo em grãos de pólen anucleados (KNOX; FRIEDERICH, 1974).

Abaixo da camada basal, a endexina, camada mais interna da exina, pode estar presente ou não (HESLOP-HARRISON, 1971; HESSE, 2000). Quando presente, a endexina começa a se formar no estágio de micrósporo livre, a partir da sobreposição de lamelas originárias da membrana plasmática, onde se deposita a esporopolenina (HESLOP-HARRISON, 1968, 1971). A endexina apresenta composição química variável (FAEGRI; IVERSEN, 1964; HESLOP-HARRISON, 1968, 1971; KNOX, 1984) e diferenças quanto à dissolução por acetólise (KNOX, 1984).

Embora a maioria da parede polínica madura seja formada por exina e intina; a exina pode ser reduzida ou até ausente em algumas famílias (KNOX, 1984; BLACKMORE; CRANE, 1988); por exemplo, a redução é observada nos grãos de pólen de monocotiledôneas, como, Cannaceae, Heliconiaceae (KRESS; STONE, 1982), Musaceae (HESSE; WAHA, 1983) e Triuridaceae (FURNESS; RUDALL; EASTMAN, 2002), enquanto a sua ausência, em Cymodoceaceae (DUCKER; PETTITT; KNOX, 1978; PETTITT et al., 1983). Por outro lado, a intina é observada em todos os grãos de pólen (KNOX, 1984).

A intina, a camada interna da parede polínica, é formada após o término da deposição de esporopolenina na exina (STANLEY; LINSKENS, 1974) e é composta de pectina, microfibrilas de celulose (BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978) e calose (FAEGRI; IVERSEN, 1964), além de proteínas (HESLOP-HARRISON, 1971; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978), como, por exemplo, as enzimas de incompatibilidade gametofítica (BHOJWANI;

BHATNAGAR, 1978). A intina é primeiramente depositada nos arredores da abertura e em seguida no restante do grão de pólen (HESLOP-HARRISON, 1964, 1971), apresentando uma ou mais camadas (KNOX, 1984). Nas aberturas, ela encontra-se em maior espessura (KNOX, 1984). Nos grãos de pólen inaperturados do tipo omniaperturado, a intina possui espessura uniforme por toda a parede polínica e apresenta túbulos citoplasmáticos em toda a sua extensão (THANIKAIMONI, 1986); no tipo funcionalmente monoaperturado, a intina apresenta uma espessura maior em uma determinada região (FURNESS; RUDALL, 1999b), e em ambos os tipos, a exina é reduzida (THANIKAIMONI, 1986; FURNESS; RUDALL, 1999b).

No geral, a parede polínica tem como função transferir nutrientes do lóculo da antera para o protoplasto do grão de pólen (ROWLEY, 1964). Também, pode haver retenção de substâncias dentro ou sobre a exina, que auxiliam na dispersão do pólen, na atração de polinizadores e na sua germinação (STANLEY; LINSKENS, 1974; KNOX, 1984). Tais substâncias são o “pollenkitt” (CHAPMAN, 1987; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992; TAYLOR et al., 2008), a “tryphine” (FRANCHI; PACINI, 1980; CHAPMAN, 1987; PLATT; HUANG; THOMSON, 1998) e substâncias de reconhecimento ligadas ao sistema de autoincompatibilidade esporofítica (FRANCHI; PACINI, 1980; CHAPMAN, 1987; JOHRI; AMBEGAOKAR; SRIVASTAVA, 1992). Além disso, a parede polínica, junto com essas substâncias, auxilia na proteção do microgametófito em seu interior e no controle do movimento da água (KNOX, 1984). Quando dispersado, a parede protege o microgametófito dos danos mecânicos (KNOX, 1984) e ambientais (desidratação) (KNOX, 1984; AARTS et al., 1997).

1.4 Grãos de pólen agregados

Os grãos de pólen agregam-se, geralmente, através da fusão de suas paredes polínicas (SKVARLA; LARSON, 1963; BARTH, 1965; ROLAND, 1965; GUINET; BARTH, 1967; LINSKENS; SUREN, 1969; GUINET; LE THOMAS, 1973; AYENSU; SKVARLA, 1974; KNOX; FRIEDERICH, 1974; GUINET; LUGARDON, 1976; SKVARLA; RAVEN; PRAGLOWSKI, 1976; SAMPSON, 1977; VIJAYARAGHAVAN; SHUKLA, 1977; KENRICK; KNOX, 1979; TAKAHASHI, 1979; TAKAHASHI; SOHMA, 1984; KNOX; MCCONCHIE, 1986; LORA et al., 2009; LORA; HERRERO; HORMAZA, 2014; LIU, 2015; VOLKOVA et al., 2016; YUE; KUANG; LIAO, 2017). A presença de uma parede fina de calose (KNOX; FRIEDERICH, 1974; SAMPSON, 1977; TAKAHASHI; SOHMA, 1984; KNOX; MCCONCHIE, 1986), ou a ausência desta parede ao redor da tétrade e entre os micrósporos (VIJAYARAGHAVAN; SHUKLA, 1977); a dissolução tardia da parede de

calose-celulose (TSOU; FU, 2002; LORA; HERRERO; HORMAZA, 2014), ou da parede celular do microsporócito (YEUNG, 1987; CACCAVARI; GALATI, 1998; RHEE; SOMERVILLE, 1998; RHEE et al., 2003; LORA et al., 2009; TAYLOR et al., 2013) são eventos que favorecem a fusão da parede polínica dos grãos de pólen adjacentes e a formação dos grãos de pólen agregados.

A coesão das paredes polínicas pode ocorrer de maneiras diversas e envolvendo seus diferentes estratos: pela fusão da exina de grãos de pólen adjacentes (LINSKENS; SUREN, 1969; LORA et al., 2009), especialmente pela continuidade do teto (SKVARLA; LARSON, 1963; ROLAND, 1965; GUINET; BARTH, 1967; GUINET; LE THOMAS, 1973; AYENSU; SKVARLA, 1974; TAKAHASHI; SOHMA, 1984; KNOX; MCCONCHIE, 1986) e por estruturas semelhantes às columelas (KNOX; FRIEDERICH, 1974; SAMPSON, 1977), ou, ainda, pela fusão da ectexina das aberturas adjacentes (SKVARLA; RAVEN; PRAGLOWSKI, 1976; LORA; HERRERO; HORMAZA, 2014). A coesão pode, também, resultar de pontes de parede, que podem ser formadas apenas pela exina (TAKAHASHI, 1979) ou ectexina (BARTH, 1965; TAKAHASHI, 1979), pela ectexina e endexina (SKVARLA; RAVEN; PRAGLOWSKI, 1976), pela endexina (BARTH, 1965), pela nexina (KENRICK; KNOX, 1979; KNOX; MCCONCHIE, 1986), nexina e intina (KNOX; MCCONCHIE, 1986) ou apenas intina (GUINET; LUGARDON, 1976; SAMPSON, 1977).

Em políades de espécies de *Acacia* Mill. (Fabaceae), embora se constata a presença de pontes de endexina (BARTH, 1965), nexina (KENRICK; KNOX, 1979; KNOX; MCCONCHIE, 1986) e intina (GUINET; LUGARDON, 1976), alguns estudos consideram que estas estruturas sejam insuficientes para manter a unidade polínica e acreditam que uma outra substância de composição desconhecida, denominada de “Kittsubstanz”, esteja envolvida (BARTH, 1965; KNOX; MCCONCHIE, 1986).

Algumas terminologias são relacionadas aos grãos de pólen agregados, como “calymmate” e “acalymmate” (VAN CAMPO; GUINET, 1961), “simple cohesion” e “crosswall cohesion” (KNOX; MCCONCHIE, 1986) e “callose-cellulose binding system” (TSOU; FU, 2002).

No grão de pólen composto do tipo “calymmate”, a ectexina forma um envelope contínuo ao redor da tétrade, políade ou polínia (VAN CAMPO; GUINET, 1961), com um teto comum na região de junção destes grãos de pólen (KNOX, 1984). Essa terminologia foi empregada na descrição das tétrades de *Victoria cruziana* A.D. Orb. (Nymphaeaceae) (ROLAND, 1965), *Typha latifolia* L. (Typhaceae) (TAKAHASHI; SOHMA, 1984), *Philydrum languinosum* Banks & Sol. ex Gaertn. (Philydraceae), em espécies de *Rhododendron* L.

(Ericaceae) (KNOX; MCCONCHIE, 1986), *Vellozia* Vand. (Velloziaceae) (AYENSU; SKVARLA, 1974) e Juncaceae (BLACKMORE; CRANE, 1988), além das polínias de *Asclepias curassavica* L. (Apocynaceae) (LINSKENS; SUREN, 1969), das políades de *Parkia platycephala* Benth. (Fabaceae) (GUINET; LE THOMAS, 1973) e das pseudomônades de Cyperaceae (BLACKMORE; CRANE, 1988).

No tipo “acalymmate”, a ectexina não forma um envelope contínuo ao redor da unidade polínica, podendo-se distinguir cada micrósporo da tétrade, ou cada tétrade ou grupos de grãos de pólen (VAN CAMPO; GUINET, 1961); a coesão dos grãos de pólen ocorre por meio de pontes de parede ou por uma camada adesiva especial (KNOX, 1984). Essa terminologia foi empregada nas políades de Fabaceae – como em espécies de *Acacia* Mill. (BARTH, 1965; GUINET; LE THOMAS, 1973; GUINET; LUGARDON, 1976; KNOX; MCCONCHIE, 1986), *Affonsea* A. St.-Hill, *Inga* Mill. (BARTH, 1965), *Calliandra* Benth. (GUINET; BARTH, 1967), *Albizia* Durazz., *Lysiloma* Benth. e *Pithecellobium* Mart. (GUINET; LUGARDON, 1976); e nas tétrades de espécies de *Asteranthe* Engl. & Diels. (Annonaceae) e *Hexalobus* A. DC. (Annonaceae) (GUINET; LE THOMAS, 1973), de *Hedycarya arborea* J.R.Forst. & G.Forst (Monimiaceae) (SAMPSON, 1977) e de *Leschenaultia formosa* R.Br [= *Lechenaultia formosa* R.Br] (Goodeniaceae) (KNOX; MCCONCHIE, 1986).

Knox e McConchie (1986) ao revisarem estudos ultraestruturais de grãos de pólen compostos e estudarem outras espécies com o esse mesmo tipo polínico, concluíram que a coesão ocorria por um destes dois mecanismos: “simple cohesion” ou “crosswall cohesion”. No tipo “simple cohesion”, a coesão acontece pela fusão de tetos (ou báculas) e foi descrita nas tétrades de *Leschenaultia formosa* R.Br [= *Lechenaultia formosa* R.Br] (Goodeniaceae), *Philydrum languinosum* (Philydraceae), *Rhododendron anagalliflorum* Wernham, *Rhododendron laetum* J.J.Sm., e *Rhododendron lochae* F.Muell. (Ericaceae) (KNOX; MCCONCHIE, 1986) e *Gardenia jasminoides* J.Ellis (Rubiaceae) (YUE; KUANG; LIAO, 2017), enquanto no tipo “crosswall cohesion”, a coesão ocorre pela presença de pontes de parede entre eles – formada por sexina, nexina ou intina – e foi observada nas políades de *Acacia retinodes* Schldl. (Fabaceae) e nas tétrades de *Zygogynum bicolor* Tiegh. (Winteraceae) (KNOX; MCCONCHIE, 1986) e *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae) (LORA et al., 2009).

Tsou e Fu (2002), ao estudarem as tétrades de grãos de pólen de *Annona glabra* L. e *Annona montana* Macfad. (Annonaceae), observaram que a digestão parcial do envelope de calose-celulose criava um sistema de ligação entre os grãos de pólen da tétrade que os mantinha

unidos e sugeriram que este tipo de coesão deveria se chamar “callose-cellulose binding system”.

Mônades também podem ser agrupadas em aglomerados maiores através da ocorrência de “pollenkitt”, “tryphine” (HESSE, 1981; PACINI, 1990; HARDER; JOHNSON, 2008), “viscin threads” (HESSE, 1981; PACINI, 1990; HERMANN; PALSER, 2000; HARDER; JOHNSON, 2008), ou filamentos isentos de esporopolenina, como aqueles encontrados em *Strelitzia Aiton* (Strelitziaceae) (BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978; HESSE; WAHA, 1983; KRONESTEDT-ROBARDS, 1996; HARDER; JOHNSON, 2008). A ocorrência dessas estruturas ou substâncias está relacionada à dispersão desses grãos de pólen pelos polinizadores (HESSE, 1981; PACINI, 1990; HARDER; JOHNSON, 2008).

1.5 Cyperaceae e Juncaceae

Cyperaceae e Juncaceae estão incluídas na ordem Poales, juntamente com Bromeliaceae, Ecdeiocoleaceae, Eriocaulaceae, Flagellariaceae, Joinvilleaceae, Mayacaceae, Poaceae, Rapateaceae, Restionaceae (incluindo Anarthriaceae e Centrolepidaceae), Thurniaceae, Typhaceae e Xyridaceae (APG IV, 2016). Cyperaceae, Juncaceae e Thurniaceae estão agrupadas no clado ciperídeo nas análises filogenéticas de Poales, que é fortemente sustentado por dados moleculares e morfológicos (LINDER; RUDALL, 2005; GIVNISH et al., 2010; BOUCHENAK-KHELLADI; MUASYA; LINDER, 2014).

Juncaceae compartilha com Cyperaceae as seguintes características embriológicas: a microsporogênese simultânea, os grãos de pólen em tétrade permanente, o desenvolvimento do saco embrionário do tipo *Polygonum*, o desenvolvimento do embrião do tipo *Onagrad* (variação *Juncus*) e as sementes testal-tégmicas (DAHLGREN; CLIFFORD; YEO, 1985; BALSLEV, 1996, 1998; GOETGHEBEUR, 1998; STEVENS, 2017). Além disso, os processos envolvidos na microsporogênese simultânea e na microgametogênese diferem entre estas duas famílias (DAHLGREN; CLIFFORD; YEO, 1985; GOETGHEBEUR, 1998).

Em Juncaceae, cada microsporócito origina uma tétrade de micrósporos que se mantêm unidos na unidade de dispersão (WULFF, 1939; ZAMAN, 1950; LAMBERT, 1969, 1970; FURNESS; RUDALL, 1999a), enquanto que em Cyperaceae cada microsporócito origina uma tétrade de micrósporos onde apenas um núcleo se mantêm funcional e resulta na unidade de dispersão, uma tétrade reduzida denominada de pseudomônade (TANAKA, 1940; BHOJWANI; BHATNAGAR, 1978).

O primeiro relato sobre a ontogenia dos grãos de pólen de Cyperaceae e Juncaceae, além de outras famílias de angiospermas, foi feito por Elfving (1879), que observou que os quatro produtos meióticos em Juncaceae não se separavam e desenvolviam em uma tétrade permanente, enquanto que dos quatro produtos meióticos em Cyperaceae, três deles terminavam se degenerando e apenas um se desenvolvia em grão de pólen. Estudos posteriores confirmaram as descobertas de Elfving (1879) para Juncaceae (BRENNER, 1922; WULFF, 1939; ZAMAN, 1950; LAMBERT, 1969, 1970; FURNESS; RUDALL, 1999a) e mostraram que os quatro grãos de pólen permanecem unidos devido ao desenvolvimento precoce da parede polínica (MEYER; YAROSHEVSKAYA; 1976), cuja exina se estende por toda a superfície da tétrade (LAMBERT, 1970; MEYER; YAROSHEVSKAYA, 1976; FURNESS; RUDALL, 1999a). Em Cyperaceae, os estudos posteriores (STOUT, 1912; PIECH, 1928; TANAKA, 1940, 1941; PADHYE; MOHARIR, 1958; CARNIEL, 1962; PADHYE; CHAUBE; IYER, 1970; PADHYE, 1971a, b; NAGARAJ; NIJALINGAPPA, 1972; DUNBAR, 1973; NIJALINGAPPA, 1976, 1986; NIJALINGAPPA; DEVAKI, 1978; MAKDE, 1982; MAKDE; BHUSKUTE, 1987; NIJALINGAPPA; PALAKSHAI AH, 1998; DOPCHIZ; POGGIO, 1999; FURNESS; RUDALL, 1999a; BROWN; LEMMON, 2000; RANGANATH; NAGASHREE, 2000; SIMPSON et al., 2003; COAN; ALVES; SCATENA, 2010; SAN MARTIN et al., 2013; ROCHA et al., 2016; ROCHA; VANZELA; MARIATH, 2018) também confirmaram as descobertas de Elfving (1879) e acrescentaram novos conhecimentos. Descobriu-se que os quatro produtos meióticos eram desiguais, devido a citocinese ser tardia (ROCHA; VANZELA; MARIATH, 2018) e desigual (CARNIEL, 1962; BROWN; LEMMON, 2000) ou assimétrica (RANGANATH; NAGASHREE, 2000; SAN MARTIN et al., 2013; ROCHA et al., 2016), resultando em uma tétrade de micrósporos, com um micrósporo maior, denominado funcional, e outros três menores, denominados não-funcionais (DUNBAR, 1973; BROWN; LEMMON, 2000; SAN MARTIN et al., 2013; ROCHA et al., 2016). Esses últimos sofrem morte celular programada e acabam se degenerando e o micrósporo funcional se desenvolve no grão de pólen propriamente dito (SAN MARTIN et al., 2013; ROCHA et al., 2016). Por essa peculiaridade na citocinese meiótica, a microsporogênese simultânea foi nomeada tipo-Cyperaceae (SIMPSON, 1995), enquanto o grão de pólen resultante desse processo, de pseudomônade (SELLING, 1947).

Juncaceae apresenta distribuição cosmopolita, consistindo de oito gêneros [*Distichia* Nees & Meyen, *Juncus* L., *Luzula* DC., *Marsippospermum* Desv., *Oreojuncus* Záv. Drábk. & Kirschner, *Oxychloë* Phil., *Patosia* Buchenau e *Rostkovia* Desv. (TRIAS-BLASI et al., 2015)] e 440 espécies (KIRSCHNER et al., 2002a). Dentre estes gêneros, *Juncus* e *Luzula* apresentam

distribuição quase cosmopolita e são ricos em espécies, com 315 e 115 espécies, respectivamente (KIRSCHNER et al., 2002a, b). No Brasil, esta família apresenta dois gêneros: *Juncus* e *Luzula*; e 23 espécies (VALADARES, 2020).

Atualmente, as filogenias de Juncaceae são construídas com base apenas em dados moleculares (DRÁBKOVÁ et al., 2003, 2004; DRÁBKOVÁ; KIRSCHNER; VLČEK, 2006; DRÁBKOVÁ; VLČEK, 2009). Estas filogenias suportam o monofilétismo de Juncaceae e *Luzula*, ao passo que *Juncus* apresenta-se parafilético e os demais gêneros apresentam suporte muito baixo (DRÁBKOVÁ et al., 2003, 2004; DRÁBKOVÁ; KIRSCHNER; VLČEK, 2006; DRÁBKOVÁ; VLČEK, 2009). Além disso, nenhum dado anatômico vegetativo (CUTLER, 1969) ou reprodutivo (ELFVING, 1879; LAURENT, 1903; BRENNER, 1922; WULFF, 1939; ZAMAN, 1950; LAMBERT, 1969, 1970; FURNESS; RUDALL, 1999a) foi utilizado em combinação com os dados moleculares na construção da filogenia da família.

Com relação aos aspectos do desenvolvimento polínico em Juncaceae, esses são bem conhecidos em *Juncus* e *Luzula* (ELFVING, 1879; BRENNER, 1922; WULFF, 1939; ZAMAN, 1950; LAMBERT, 1969, 1970; FURNESS; RUDALL, 1999a), muito pouco conhecido para *Oxychloë* (BRENNER, 1922) e desconhecidos para os demais gêneros da família.

Cyperaceae possui distribuição cosmopolita, compreendendo 90 gêneros e 5539 espécies (GOVAERTS et al., 2021), e é dividida em duas subfamílias: Cyperoideae Kostel. e Mapanioideae C.B.Clarke, as quais aparecem como grupos-irmãos nas análises filogenéticas baseadas em dados moleculares (SIMPSON et al., 2003, 2007; MUASYA et al., 2009; HINCHLIFF; ROALSON, 2013; JUNG; CHOI, 2013; SPALINK et al., 2016). No Brasil, esta família apresenta 30 gêneros e 646 espécies (SCHNEIDER et al., 2020).

A subfamília Mapanioideae é irmã dos demais gêneros de Cyperoideae e é formada pelas tribos Hypolytreae e Chrysitricheae (SIMPSON et al., 2003; MUASYA et al., 2009; HINCHLIFF; ROALSON, 2013; JUNG; CHOI, 2013; SEMMOURI et al., 2019), enquanto Cyperoideae compreende Trilepideae Goetgh., Cladieae Nees, Bisboeckelereae Pax ex L.T.Eiten, Sclerieae Kunth ex Fenzl, Cryptangieae Benth, Schoeneae Dumort., Carpaeae Semmouri & Larridon, Rhynchosporae Wight & Arn., Dulichieae Rchb. ex J.Schultze-Motel, Scirpaeae Kunth ex Dumort., Sumatrosirpaeae Lévy-Bourret & J.R. Starr, Cariceae Kunth ex Dumort., Eleocharideae Goetgh., Abildgaardieae Lye, Fuireneae Reichenb. ex Fenzl e Cypereae Dumort., totalizando 16 tribos (*sensu* SEMMOURI et al., 2019). O relacionamento de algumas dessas tribos ainda é problemático, como, por exemplo, a tribo Schoeneae, cujos gêneros não são monofiléticos (ZHANG et al., 2004; VERBOOM, 2006).

O entendimento atual da microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae e do desenvolvimento da pseudomônade baseia-se, predominantemente, em estudos de gêneros derivados de Cyperoideae (ELFVING, 1879; STOUT, 1912; PIECH, 1928; TANAKA, 1940, 1941; PADHYE; MOHARIR, 1958; CARNIEL, 1962; PADHYE; CHAUBE; IYER, 1970; PADHYE, 1971a, b; DUNBAR, 1973; NIJALINGAPPA, 1976, 1986; NIJALINGAPPA; DEVAKI, 1978; MAKDE, 1982; MAKDE; BHUSKUTE, 1987; NIJALINGAPPA; PALAKSHAI AH, 1998; DOPCHIZ; POGGIO, 1999; FURNESS; RUDALL, 1999a; BROWN; LEMMON, 2000; SIMPSON et al., 2003; COAN; ALVES; SCATENA, 2010; SAN MARTIN et al., 2013; ROCHA et al., 2016; ROCHA; VANZELA; MARIATH, 2018), com poucos registros em representantes de tribos basais como, por exemplo, Bisboeckelereae, Schoeneae e Sclerieae (TANAKA, 1941; NIJALINGAPPA; DEVAKI, 1978; MAKDE, 1982; NIJALINGAPPA, 1986). Não há estudos com representantes de Trilepideae. Em Mapanioideae, aspectos do desenvolvimento polínico são bem conhecidos em Chrysitricheae (SIMPSON et al., 2003) e em Hypolytreae, restritos à *Hypolytrum* Pers. (NAGARAJ; NIJALINGAPPA, 1972; COAN; ALVES; SCATENA, 2010) e *Mapania* Aubl. (PASSARINI LOPES; ALVES; COAN, in prep.).

Embora os estudos de ontogenia polínica, mencionados anteriormente, tenham contribuído muito para o conhecimento embriológico de Juncaceae e Cyperaceae, ainda há lacunas na grande maioria de seus gêneros, o que justificou a realização desta tese, que foi organizada em dois capítulos. No capítulo 1, intitulado “Development of the permanent tetrad wall in *Juncus* L. (Juncaceae, Poales)”, procurou-se entender o mecanismo que leva à coesão dos quatro grãos de pólen em uma tétrade permanente em espécies de *Juncus*. No capítulo 2, intitulado “Aspectos do desenvolvimento da antera e da pseudomônade de espécies de Cyperoideae (Cyperaceae, Poales)”, procurou-se investigar o desenvolvimento da pseudomônade em espécies dos gêneros *Cladium* (Cladieae), *Becquerelia* (Bisboeckelereae), *Scleria* (Sclerieae), *Fuirena* (Fuireneae) e *Schoenoplectus* (Fuireneae), a fim de constatar ou não peculiaridades na microsporogênese simultânea tipo-Cyperaceae, com atenção especial à ultraestrutura durante a microsporogênese, a fim de ampliar o conhecimento embriológico atual em Cyperaceae.

REFERÊNCIAS

- AARTS, M. G. M.; HODGE, R.; KALANTIDIS, K.; FLORACK, D.; WILSON, Z. A.; MULLIGAN, B. J.; STIEKEMA, W. J.; SCOTT, R.; PEREIRA, A. The *Arabidopsis* MALE STERILITY 2 protein shares similarity with reductases in elongation/condensation complexes. **The Plant Journal**, Oxford, v. 12, n. 3, p. 615–623, 1997.
- ALBERT, B.; GOUYON, P. H.; RESSAYRE, A. Microsporogenesis variation in *Codiaeum* producing inaperturate pollen grain. **Comptes Rendus Biologies**, Paris, v. 332, p. 507–516, 2009.
- ALBERTSEN, M. C.; PALMER, R. G. A comparative light- and electron-microscopic study of microsporogenesis in Male Sterile (MS₁) and Male Fertile soybeans (*Glycine max* (L.) Merr.). **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 66, n. 3, p. 253–265, 1979.
- AMELA GARCÍA, M. T.; GALATI, B. G.; ANTON, A. M. Microsporogenesis, microgametogenesis and pollen morphology of *Passiflora* spp. (Passifloraceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 139, p. 383–394, 2002.
- AO, C. Q. Anther wall development, placentation, sporogenesis and gametogenesis in *Smilax davidiana* A.DC: a contribution to the embryology of *Smilax*. **South African Journal of Botany**, Pretoria, v. 88, p. 459–465, 2013.
- APG IV. Angiosperm Phylogeny Group IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 181, p. 1–20, 2016.
- AYENSU, E. S.; SKVARLA, J. J. Fine structure of Velloziaceae pollen. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, New York, v. 101, n. 5, p. 250–266, 1974.
- BALSLEV, H. Juncaceae. **Flora Neotropica**, New York, v. 68, p. 1–167, 1996.
- BALSLEV, H. Juncaceae. *In*: KUBITZKI, K. (eds). **The families and genera of vascular plants**. IV. Alismatanae and Commelinanae (except Gramineae). Berlin: Springer-Verlag, 1998, p. 252–260.
- BARTH, O. M. Feinstruktur des sporoderms einiger brasilianischer mimosoiden-polyaden. **Pollen et Spores**, Paris, v. 7, n. 3, p. 429–441, 1965.
- BHANDARI, N. N. The microsporangium. *In*: JOHRI, B. M. (eds). **Embryology of angiosperms**. Berlin: Springer-Verlag, 1984, p. 53–121.
- BHATT, A. M.; CANALES, C.; DICKINSON, H. G. Plant meiosis: the means to 1N. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 6, n. 3, p. 114–121, 2001.
- BHOJWANI, S. S.; BHATNAGAR, S. P. **The embryology of angiosperms**. Delhi: Vikas Publishing House Pvt Ltd, 1978.

- BLACKMORE, S.; BARNES, S. H. Garside's rule and the microspore tetrads of *Grevillea rosmarinifolia* A. Cunningham and *Dryandra polycephala* Benth (Proteaceae). **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 85, p. 111–121, 1995.
- BLACKMORE, S.; CRANE, P. R. The systematic implications of pollen and spore ontogeny. *In*: HUMPHRIES, C. J. (ed.). **Ontogeny and systematics**. New York: Columbia University Press, 1988, p. 83–115.
- BLACKMORE, S.; KNOX, R. B. Microsporogenesis: the male programme of development. *In*: BLACKMORE, S.; KNOX, R. B. (eds). **Microspores: evolution and ontogeny**. London: Academic Press, 1990, p. 1–10.
- BOUCHENAK-KHELLADI, Y.; MUASYA, A. M.; LINDER, H. P. A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 175, p. 4–16, 2014.
- BRENNER, W. Zur kenntnis der blütenentwicklung einiger Juncaceen. **Acta Societatis Scientiarum Fennicae**, Helsingfors, v. 50, n. 4, p. 5–37, 1922.
- BRIGGS, B. G.; JOHNSON, L. A. S. Hopkinsiaceae and Lyginiaceae, two new families of Poales in Western Australian, with revision of *Hopkinsia* and *Lyginia*. **Telopea**, Wales, v. 8, n. 4, p. 477–502, 2000.
- BROWN, R. C.; LEMMON, B. E. The cytoskeleton and polarization during pollen development in *Carex blanda* (Cyperaceae). **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 87, n. 1, p. 1–11, 2000.
- CACCAVARI, M. A.; GALATI, B. Pollen development in *Mimosa balansae*. **Phytomorphology**, Delhi, v. 48, n. 4, p. 371–381, 1998.
- CANALES, C.; BHATT, A. M.; SCOTT, R.; DICKINSON, H. EXS, a putative LRR receptor kinase, regulates male germline cell number and tapetal identity and promotes seed development in *Arabidopsis*. **Current Biology**, London, v. 12, p. 1718–1727, 2002.
- CANRIGHT, J. E. The comparative morphology and relationships of the Magnoliaceae. I. Trends of specialization in the stamens. **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 39, n. 7, p. 484–497, 1952.
- CARNIEL, K. Beiträge zur entwicklungsgeschichte des sporogenen gewebes der Gramineen und Cyperaceen. II. Cyperaceae. **Österreichische botanische Zeitschrift**, Wien, v. 109, n. 1 e 2, p. 81–95, 1962.
- CARNIEL, K. Elektronenmikroskopische analyse der pollenentwicklung von *Heleocharis palustris*. **Österreichische botanische Zeitschrift**, Wien, v. 120, p. 223–234, 1972.
- CHAPMAN, G. P. The tapetum. **International Review of Cytology**, New York, v. 107, p. 111–125, 1987.
- CHAUDHURY, A. M. Nuclear genes controlling male fertility. **The Plant Cell**, Rockville, v. 5, p. 1277–1283, 1993.

- CHEN, B. X.; ZHAO, C. H.; ZHAO, Y. Y.; LIU, X. R.; LIU, J. X. Pollen morphology and ontogeny of *Maianthemum bifolium* (L.) F.W. Schmidt in China. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 299, n. 1, p. 123–129, 2013.
- CHEN, C.; CHEN, G.; HAO, X.; CAO, B.; CHEN, Q.; LIU, S.; LEI, J. CaMF2, an anther-specific lipid transfer protein (LTP) gene, affects pollen development in *Capsicum annuum* L. **Plant Science**, Limerick, v. 181, p. 439–448, 2011.
- COAN, A. I.; SCATENA, V. L. Embryology and seed development of *Blastocaulon scirpeum* and *Paepalanthus scleranthus* (Eriocaulaceae). **Flora**, Jena, v. 199, p. 47–57, 2004.
- COAN, A. I.; ALVES, M. V.; SCATENA, V. L. Evidence of pseudomonad pollen formation in *Hypolytrum* (Mapanioideae, Cyperaceae). **Australian Journal of Botany**, East Melbourne, v. 58, p. 663–672, 2010.
- COAN, A. I.; STÜTZEL, T.; SCATENA, V. L. Comparative embryology and taxonomic considerations in Eriocaulaceae (Poales). **Feddes Repertorium**, Weinheim, v. 121, n. 7 e 8, p. 268–284, 2010.
- CONRAN, J. G. Smilacaceae. In: KUBITZKI, K. (eds). **Flowering Plants – Monocotyledons**. The families and genera of vascular plants. Berlin: Springer-Verlag, 1998, v. 3, p. 417–422.
- COPENHAVER, G. P. A compendium of plant species producing pollen tetrads. **Journal of the North Carolina Academy of Science**, Raleigh, v. 121, n. 1, p. 17–35, 2005.
- CUTLER, D. F. **Anatomy of the monocotyledons**. IV. Juncales. Oxford: Clarendon Press, 1969.
- DAHLGREN, R. M. T.; CLIFFORD, H. T.; YEO, P. F. **The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy**. Berlin: Springer-Verlag, 1985.
- DAN DICKO-ZAFIMAHOVA, L. Etude ontogénique de la pollinie de *Calotropis procera* (Asclepiadaceae). Apport de la microscopie photonique. **Grana**, Stockholm, v. 19, n. 2, p. 85–98, 1980.
- DAVIS, G. L. **Systematic embryology of the angiosperms**. New York: John Wiley and Sons, 1966.
- DOPCHIZ, L. P.; POGGIO, L. Meiosis and pollen grain development in *Isolepis cernua* f. *cernua* (Cyperaceae). **Caryologia**, Firenze, v. 52, n. 3 e 4, p. 197–201, 1999.
- DRÁBKOVÁ, L.; KIRSCHNER, J.; SEBERG, O.; PETERSEN, G.; VLČEK, Č. Phylogeny of the Juncaceae based on *rbcL* sequences, with special emphasis on *Luzula* DC. and *Juncus* L. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 240, p. 133–147, 2003.
- DRÁBKOVÁ, L.; KIRSCHNER, J.; VLČEK, Č.; PAČES, V. *TrnL-trnF* intergenic spacer and *trnL* intron define major clades with *Luzula* and *Juncus* (Juncaceae): importance of structural mutations. **Journal of Molecular Evolution**, New York, v. 59, p. 1–10, 2004.

- DRÁBKOVÁ, L.; KIRSCHNER, J.; VLČEK, Č. Phylogenetic relationships within *Luzula* DC. and *Juncus* L. (Juncaceae): a comparison of phylogenetic signals of *trnL-trnF* intergenic spacer, *trnL* intron and *rbcL* plastome sequence data. **Cladistics**, London, v. 22, p. 132–143, 2006.
- DRÁBKOVÁ, L. Z.; VLČEK, Č. DNA variation within Juncaceae: Comparison of impact of organelle regions on phylogeny. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 278, p. 169–186, 2009.
- DUCKER, S. C.; PETTITT, J. M.; KNOX, R. B. Biology of australian seagrasses: pollen development and submarine pollination in *Amphibolis antarctica* and *Thalassodendron ciliatum* (Cymodoceaceae). **Australian Journal of Botany**, East Melbourne, v. 26, p. 265–285, 1978.
- DUNBAR, A. Pollen development in the *Eleocharis palustris* group (Cyperaceae). I. Ultrastructure and ontogeny. **Botaniska Notiser**, Uppsala, v. 126, p. 197–254, 1973.
- EKICI, N. Microsporogenesis, pollen mitosis and pollen tube growth in *Gagea villosa* (Liliaceae). **Biologia**, Berlin, v. 69, n. 10, p. 1323–1330, 2014.
- ELFVING, F. Studien über die pollenkörner der angiospermen. **Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften**, Jena, v. 13, p. 1–28, 1879.
- ENDRESS, P. K. Floral structure and evolution of primitive angiosperms: recent advances. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 192, p. 79–97, 1994.
- ENDRESS, P. K.; DOYLE, J. A. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 96, n. 1, p. 22–66, 2009.
- ERDTMAN, G. **Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms (an introduction to palynology)**. Stockholm: Almqvist and Wiksell, 1952.
- ERDTMAN, G. Sporoderm morphology and morphogenesis. A collocation of data and supposition. **Grana**, Stockholm, v. 6, n. 3, p. 317–323, 1966.
- ERNST, A.; SCHMID, E. Über blüte und frucht von *Rafflesia*. Morphologisch-biologische beobachtungen und entwicklungsgeschichtlich-zytologische untersuchungen. **Annales du Jardin botanique de Buitenzorg**, Leiden, Sér. 2, v. 12, p. 1–58, 1913.
- FAEGRI, K. Recent trends in palynology. **The Botanical Review**, Bronx, v. 22, n. 9, p. 639–664, 1956.
- FAEGRI, K.; IVERSEN, J. **Textbook of pollen analysis**. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1964.
- FAHN, A. **Anatomia vegetal**. Madrid: H. Blume Ediciones, 1978.
- FRANCHI, G. G.; PACINI, E. Wall projections in the vegetative cell of *Parietaria officinalis* L. pollen. **Protoplasma**, Wien, v. 104, p. 67–74, 1980.

- FURNESS, C. A. A review of the distribution of plasmodial and invasive tapeta in eudicots. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 169, n. 2, p. 207–223, 2008.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J. The tapetum and systematics in monocotyledons. **The Botanical Review**, Bronx, v. 64, n. 3, p. 201–239, 1998.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J. Microsporogenesis in monocotyledons. **Annals of Botany**, London, v. 84, p. 475–499, 1999a.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J. Inaperturate pollen in monocotyledons. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 160, n. 2, p. 395–414, 1999b.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J. The tapetum in basal angiosperms: early diversity. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 162, n. 2, p. 375–392, 2001.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J. Comparative structure and development of pollen and tapetum in Pandanales. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 167, n. 2, p. 331–348, 2006.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J. Selective microspore abortion correlated with aneuploidy: an indication of meiotic drive. **Sexual Plant Reproduction**, Berlin, v. 24, p. 1–8, 2011.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J.; EASTMAN, A. Contribution of pollen and tapetal characters to the systematics of Triuridaceae. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 235, p. 209–218, 2002.
- FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J.; SAMPSON, F. B. Evolution of microsporogenesis in angiosperms. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 163, n. 2, p. 235–260, 2002.
- GALATI, B. G.; ZARLAVSKY, G.; ROSENFELDT, S.; GOTELLI, M. M. Pollen ontogeny in *Magnolia liliflora* Desr. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 298, p. 527–534, 2012.
- GHIMIRE, B.; SUH, G. U.; LEE, C. H.; HEO, K.; JEONG, M. J. Embryological studies on *Abelia tyaihyoni* Nakai (Caprifoliaceae). **Flora**, Jena, v. 242, p. 29–88, 2018.
- GIVNISH, T. J.; AMES, M.; MCNEAL, J. R.; MCKAIN, M. R.; STEELE, P. R.; DEPAMPHILIS, C. W.; GRAHAM, S. W.; PIRES, J. C.; STEVENSON, D. W.; ZOMLEFER, W. B.; BRIGGS, B. G.; DURVALL, M. R.; MOORE, M. J.; HEANEY, J. M.; SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; THIELE, K.; LEEBENS-MACK, J. H. Assembling the tree of the monocotyledons: plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 97, n. 4, p. 584–616, 2010.
- GODOY, S. M.; ALONSO-PEREIRA, A. R.; ROMAGNOLO, M. B.; RISSO-PASCOTTO, C. Complex of pollen mother cell and polyad production during microsporogenesis in *Hippocratea volubilis* (Hippocrateaceae). **Caryologia**, Firenze, v. 65, n. 4, p. 335–339, 2012.

- GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. *In*: KUBITZKI, K. (eds). **Flowering Plants – Monocotyledons**. The families and genera of vascular plants. Berlin: Springer-Verlag, 1998, v. 4, p. 141–190.
- GOLDBERG, R. B.; BEALS, T. P.; SANDERS, P. M. Anther development: basic principles and practical applications. **The Plant Cell**, Rockville, v. 5, p. 1217–1229, 1993.
- GONZÁLEZ, F.; RUDALL, P. J.; FURNESS, C. A. Microsporogenesis and systematics of Aristolochiaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 137, p. 221–242, 2001.
- GORMLEY, R. Onagraceae of Ohio. **The Ohio Naturalist**, Columbus, v. 15, n. 5, p. 463–468, 1915.
- GOTELLI, M. M.; GALATI, B. G.; ZARLAVSKY, G.; MEDAN, D. Pollen and microsporangium development in *Hovenia dulcis* (Rhamnaceae): a different type of tapetal cell ultrastructure. **Protoplasma**, Wien, v. 253, p. 1125–1133, 2016.
- GOVAERTS, R.; KOOPMAN, J.; SIMPSON, D.; GOETGHEBEUR, P.; WILSON, K.; EGOROVA, T.; BRUHL, J. **World checklist of Cyperaceae**. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew, 2021. Disponível em: <http://wesp.science.kew.org>. Acesso em: 06 fevereiro 2021.
- GUINET, P.; BARTH, O. M. L'exine des *Calliandra* (Mimosaceae) observée en microscopie photonique et en microscopie électronique. **Pollen et Spores**, Paris, v. 9, n. 2, p. 211–227, 1967.
- GUINET, P.; LE THOMAS, A. Interprétation de la répartition dissymétrique des couches de l'exine dans les pollens composés. Conséquences relatives à la notion d'aperture. **Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences de Paris, Série D**, Paris, v. 276, n. 10, p. 1545–1548, 1973.
- GUINET, P.; LUGARDON, B. Diversité des structures de l'exine dans le genre *Acacia* (Mimosaceae). **Pollen et Spores**, Paris, v. 18, n. 4, p. 483–511, 1976.
- GURUDEVA, M. R. Ontogeny of microsporangium and development of male gametophyte in *Malaxis versicolor* (Lindl.) Abeyw. (Orchidaceae). **The Journal of the Indian Botanical Society**, Meerut, v. 94, n. 3 e 4, p. 195–201, 2015.
- HALBRITTER, H.; ULRICH, S.; GRÍMSSON, F.; WEBER, M.; ZETTER, R.; HESSE, M.; BUCHNER, R.; SVOJTKA, M.; FROSCH-RADIVO, A. **Illustrated pollen terminology**. 2 ed., Cham: Springer, 2018. *E-book*.
- HAMANN, U. Merkmalsbestand und verwandtschaftsbeziehungen der Farinosae: ein Beitrag zum system der Monokotyledonen. **Willdenowia**, Berlin, v. 2, n. 5, p. 639-768, 1961.
- HAQUE, S. M.; GHOSH, B. Cytological studies of sporophytic and gametophytic generation of two bulbaceous species *Ledebouria revoluta* and *Drimiopsis botryoides* (Asparagaceae). **Caryologia**, Firenze, v. 69, n. 1, p. 38–49, 2016.

HARDER, L. D.; JOHNSON, S. D. Function and evolution of aggregated pollen in angiosperms. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 169, n. 1, p. 59–78, 2008.

HESLOP-HARRISON, J. An ultrastructural study of pollen wall ontogeny in *Silene pendula*. **Grana**, Stockholm, v. 4, n. 1, p. 7–24, 1963.

HESLOP-HARRISON, J. Cells walls, cell membranes and protoplasmic connections during meiosis and pollen development. *In*: LINSKENS, H. F. (eds). **Pollen physiology and fertilization**. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1964, p. 39–47.

HESLOP-HARRISON, J. Pollen wall development. **Science**, Washington, v. 161, p. 230–237, 1968.

HESLOP-HARRISON, J. The pollen wall: structure and development. *In*: HESLOP-HARRISON, J. (eds). **Pollen: development and physiology**. London: Butterworth-Heinemann, 1971, p. 75–98.

HERMANN, P. M.; PALSER, B. F. Stamen development in the Ericaceae. I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages. **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 87, n. 7, p. 934–957, 2000.

HESSE, M. Pollenkitt and viscin threads: their role in cementing pollen grains. **Grana**, Stockholm, v. 20, n. 3, p. 145–152, 1981.

HESSE, M. Pollen wall stratification and pollination. *In*: DAFNI, A.; HESSE, M.; PACINI, E. (eds). **Pollen and Pollination**. Wien: Springer-Verlag, 2000, p. 1–17.

HESSE, M.; WAHA, M. The fine structure of the pollen wall in *Strelitzia reginae* (Musaceae). **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 141, p. 285–298, 1983.

HINCHLIFF, C. E.; ROALSON, E. H. Using supermatrices for phylogenetic inquiry: an example using the sedge. **Systematic Biology**, Basingstoke, v. 62, n. 2, p. 205–219, 2013.

HORNER Jr., H. T. A comparative light- and electron-microscopic study of microsporogenesis in male-fertile and cytoplasmic male-sterile sunflower (*Helianthus annuus*). **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 64, n. 6, p. 745–759, 1977.

HSU, Y. C.; JANE, W. N.; CHEN, S. H. Microsporogenesis and exine structure in *Trochodendron aralioides* Siebold and Zuccarini (Trochodendraceae). **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 299, p. 1057–1064, 2013.

JÄGER-ZÜRN, I.; NOVELO R., A.; PHILBRICK, C. T. Microspore development in Podostemaceae-Podostemoideae, with implications of the characterization of the subfamilies. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 256, p. 209–216, 2005.

JAZINIZADEH, E.; MAJD, A.; POURPAK, Z. Anther development and microsporogenesis in date palm (*Phoenix dactylifera* L.). **Pakistan Journal of Botany**, Karachi, v. 49, n. 1, p. 331–335, 2017.

JOHRI, B. M.; AMBEGAOKAR, K. B.; SRIVASTAVA, P. S. **Comparative embryology of angiosperms**. Berlin: Springer-Verlag, 1992.

JUNG, J.; CHOI, H. K. Recognition of two major clades and early diverged groups within the subfamily Cyperoideae (Cyperaceae) including Korean sedges. **Journal of Plant Research**, Tokyo, v. 126, p. 335–349, 2013.

KEIJZER, C. J. The processes of anther dehiscence and pollen dispersal. I. The opening mechanism of longitudinally dehiscing anthers. **New Phytologist**, Cambridge, v. 105, p. 487–498, 1987.

KENRICK, J.; KNOX, R. B. Pollen development and cytochemistry in some Australian species of *Acacia*. **Australian Journal of Botany**, East Melbourne, v. 27, p. 413–427, 1979.

KIRSCHNER, J.; BALSLEV, H.; ČEŠKA, A.; SWAB, J. C.; EDGAR, E.; GARCIA-HERRAN, K.; KAPLAN, Z.; NOVARA, L. J.; NOVIKOV, V. S.; WILTON, A. Juncaceae 1: *Rostkovia* to *Luzula*. **Species Plantarum: Flora of the World Part 6**, Canberra: Australian Biological Resources Study, 2002a.

KIRSCHNER, J.; BALSLEV, H.; CLEMANTS, S. E.; ERTTER, B.; ÁLVAREZ, M. C. F. C.; HÄMET-AHTI, L.; MIYAMOTO, F.; NOLTIE, H. J.; NOVARA, L. J.; NOVIKOV, V. S.; SIMONOV, S. S. Juncaceae 2: *Juncus* subg. *Juncus*. **Species Plantarum: Flora of the World Part 7**, Canberra: Australian Biological Resources Study, 2002b.

KNOX, R. B. The pollen grain. In: JOHRI, B. M. (eds) **Embryology of angiosperms**. Berlin: Springer-Verlag, 1984. p. 197–271.

KNOX, R. B.; FRIEDERICH, E. Tetrad pollen grain development and sterility in *Leschenaultia formosa* (Goodeniaceae). **New Phytologist**, Cambridge, v. 73, p. 251–258, 1974.

KNOX, R. B.; MCCONCHIE, C. A. Structure and function of compound pollen. In: BLACKMORE, S.; FERGUSON, I. K. (eds). **Pollen and Spores: form and function**. Linnean Society Symposium Series, London: Academic Press, 1986, n. 12, p. 265–282.

KRESS, W. J.; STONE, D. E. Nature of the sporoderm in monocotyledons, with special reference to the pollen grains of *Canna* and *Heliconia*. **Grana**, Stockholm, v. 21, n. 3, p. 129–148, 1982.

KRONESTEDT-ROBARDS, E. Formation of the pollen-aggregating threads in *Strelitzia reginae*. **Annals of Botany**, London, v. 77, p. 243–250, 1996.

KUBITZKI, K. Thurniaceae. In: KUBITZKI, K. (eds). **Flowering Plants – Monocotyledons**. The families and genera of vascular plants. Berlin: Springer-Verlag, 1998, v. 4, p. 455–457.

KUMAR, H. N. K.; RAMASWAMY, S. N. Contributions to the study of microsporogenesis in *Calamus* L. (Arecaceae). **Taiwania**, Taipei, v. 48, n. 3, p. 180–193, 2003.

- LALRUATSANGA, H. Microsporogenesis of *Polypleurum wallichii* (R. Brown ex. Griff.) Warm. (Podostemaceae) growing in northeast India. **Science Vision**, Mizoram, v. 14, n. 3, p. 122–127, 2014.
- LAMBERT, A. M. Observations sur la première mitose pollinique de Luzules. **Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Science, Série D, Science Naturelles**, Paris, v. 269, n. 2, p. 153–156, 1969.
- LAMBERT, A. M. Formation et différenciation des grains de pollen chez les Luzules (Structures et ultrastructures). **Bulletin de l'Académie et de la Société Lorraines des Sciences**, Nancy, v. 9, n. 1, p. 147–149, 1970.
- LATTAR, E.; GALATI, B. G.; FERRUCCI, M. S. Comparative study of anther development, microsporogenesis and microgametogenesis in species of *Corchorus*, *Heliocarpus*, *Luehea* and *Triumfetta* (Malvaceae: Grewioideae) from South America. **New Zealand Journal of Botany**, Wellington, v. 52, n. 4, p. 429–445, 2014.
- LATTAR, E. C.; GALATI, B. G.; FERRUCCI, M. S. Ultrastructural study of pollen and anther development in *Luehea divaricata* (Malvaceae, Grewioideae) and its systematic implications: role of tapetal transfer cells, orbicules and male germ unit. *Flora*, Jena, v. 207, p. 888–894, 2012.
- LAURENT, M. Sur le développement de l'embryon des Joncées. **Comptes Rendus Hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences**, Paris, v. 137, p. 532–533, 1903.
- LI, B.; XU, F. Formation pattern in five types of pollen tetrad in *Pseuduvaria trimera* (Annonaceae). **Protoplasma**, Wien, v. 256, p. 53–68, 2018.
- LI, F.; CHEN, S.; CHEN, F.; TENG, N.; FANG, W.; ZHANG, F.; DENG, Y. Anther wall development, microsporogenesis and microgametogenesis in male fertile and sterile chrysanthemum (*Chrysanthemum morifolium* Ramat., Asteraceae). **Scientia Horticulturae**, New York, v. 126, p. 261–267, 2010.
- LIMA, J. F.; ROMERO, R.; SIMÃO, D. G. Polysporangiate anthers in *Microlicia* D. Don (Melastomataceae Juss.). **Feddes Repertorium**, Weinheim, v. 130, p. 9–18, 2019.
- LINDER, H. P.; RUDALL, P. J. Evolutionary history of Poales. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, Palo Alto, v. 36, p. 107–124, 2005.
- LINDER, H. P.; VLOK, J. H. The morphology, taxonomy and evolution of *Rhodocoma* (Restionaceae). **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 175, p. 139–160, 1991.
- LINDER, H. P.; BRIGGS, B. G.; JOHNSON, L. A. S. Restionaceae. In: KUBITZKI, K. (eds). **Flowering Plants – Monocotyledons. The families and genera of vascular plants**. Berlin: Springer-Verlag, 1998, v. 4, p. 425–445.
- LINSKENS, H. F.; SUREN, M. L. Die entwicklung des polliniums von *Asclepias curassavica*. **Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft**, Berlin, v. 82, n. 7 e 8, p. 527–534, 1969.

LIU, H. F.; KIRCHOFF, B. K.; WU, G. J.; LIAO, J. P. Microsporogenesis and male gametogenesis in *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae). **Journal of the Torrey Botanical Society**, Lawrence, v. 134, n. 3, p. 335–343, 2007.

LIU, L. Ultramicroscopic examination of mature massulae of *Habenaria arinaria* (Orchidaceae). **Micron**, Oxford, v. 74, p. 1–7, 2015.

LORA, J.; HERRERO, M.; HORMAZA, J. I. Microspore development in *Annona* (Annonaceae): differences between monad and tetrad pollen. **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 101, n. 9, p. 1508–1518, 2014.

LORA, J.; TESTILLANO, P. S.; RISUEÑO, M. C.; HORMAZA, J. I.; HERRERO, M. Pollen development in *Annona cherimola* Mill. (Annonaceae). Implications for the evolution of aggregated pollen. **BMC Plant Biology**, London, v. 9, p. 129, 2009.

LOSADA, J. M.; BACHELIER, J. B.; FRIEDMAN, W. E. Prolonged embryogenesis in *Austrobaileya scandens* (Austrobaileyaceae): its ecological and evolutionary significance. **New Phytologist**, Cambridge, v. 215, p. 851–864, 2017.

MACINTYRE, J. P.; LACROIX, C. R. Comparative development of perianth and androecial primordia of the single flower and the homeotic double-flowered mutant in *Hibiscus rosa-sinensis* (Malvaceae). **Canadian Journal of Botany**, Ottawa, v. 74, p. 1871–1882, 1996.

MAHESHWARI, P. Contributions to the morphology of some Indian Liliaceae. I. The gametophytes of *Ophiopogon wallichianus* Hook f. **Proceedings Indian Academy of Sciences, Section B, Biology Sciences**, Bangalore, v. 1, p. 197–204, 1934.

MAHESHWARI, P. **An introduction to the embryology of angiosperms**. New York: McGraw-Hill Book Company, 1950.

MAKDE, K. H. Pollen development in the Cyperaceae. **The Journal of the Indian Botanical Society**, Meerut, v. 61, p. 242–249, 1982.

MAKDE, K. H.; BHUSKUTE, S. M. Embryology of *Kyllinga monocephala* (Cyperaceae) and its systematic position. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 156, p. 143–150, 1987.

MAUSETH, J. D. **Plant anatomy**. Menlo Park: The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., 1988.

MCCONN, M.; BROWSE, J. The critical requirement for linolenic acid is pollen development, not photosynthesis, in an *Arabidopsis* mutant. **The Plant Cell**, Rockville, v. 8, p. 403–416, 1996.

MCGLONE, M. S. Pollen structure of the New Zealand members of the Styphelieae (Epacridaceae). **New Zealand Journal of Botany**, Wellington, v. 16, n. 1, p. 91–101, 1978.

MEYER, N. R.; YAROSHEVSKAYA, A. S. The phylogenetic significance of the development of pollen grain walls in Liliaceae, Juncaceae and Cyperaceae. *In*: FERGUSON,

I. K.; MULLER, J. (eds). **The evolutionary significance of the exine**. Linnean Society Symposium Series, London: Academic Press, 1976, n. 1, p. 91–100.

MUASYA, A. M.; SIMPSON, D. A.; VERBOOM, G. A.; GOETGHEBEUR, P.; NACZI, R. F. C.; CHASE, M. W.; SMETS, E. Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: current progress and future prospects. **The Botanical Review**, Bronx, v. 75, p. 2–21, 2009.

MUNRO, S. L.; LINDER, H. P. The embryology and systematic relationships of *Prionium serratum* (Juncaceae: Juncales). **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 84, n. 6, p. 850–860, 1997.

NABEESA, E.; NEELAKANDAN, N. Development of *Abelmoschus esculentus* (Malvaceae) pollen. **Grana**, Stockholm, v. 24, n. 1, p. 3–10, 1985.

NAGARAJ, M.; NIJALINGAPPA, B. H. M. Sporogeneses and development of gametophytes in *Hypolytrum latifolium* L.C. Rich. **Current Science**, Bangalore, v. 41, n. 7, p. 260–261, 1972.

NAGARAJ, M.; NIJALINGAPPA, B. H. M. Embryological studies in *Cyperus alopecuroides* Rottb. **Proceedings Indian Academy of Sciences, Section B, Biology Sciences**, Bangalore, v. 77, n. 6, p. 252–263, 1973.

NIJALINGAPPA, B. H. M. Sporogenesis and gametogenesis in some Cyperaceae. **Proceedings Indian Academy of Sciences, Section B, Biology Sciences**, Bangalore, v. 83A, n. 2, p. 66–72, 1976.

NIJALINGAPPA, B. H. M. Embryology of *Scleria foliosa* (Cyperaceae). **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 152, p. 219–230, 1986.

NIJALINGAPPA, B. H. M.; DEVAKI, N. Embryological studies in *Diplacrum caricinum* R.Br. **Beiträge zur Biologie der Pflanzen**, Berlin, v. 54, p. 215–225, 1978.

NIJALINGAPPA, B. M. H.; PALAKSHAIHAH, C. R. Embryological studies in *Rhynchospora wightiana* (Cyperaceae). In: BHATIA, B.; SHUKLA, A. K.; SHARMA, H. L. (eds). **Plant form and function**. New Delhi: Angkor Publisher (p) Ltd., 1998, p. 225–236.

OLIVEIRA, F. M. C.; RODRIGUES, A. C.; LUSA, M. G.; MELO-DE-PINNA, G. F. A. Androecium and gynoecium anatomy of Bromeliaceae species. **Flora**, Jena, v. 263, p. 151538, 2020.

OLIVEIRA, J. M. S.; MARTINS, M. S.; DORNELES, M. P.; FREITAS, C. C. Starch distribution in anthers, microspores and pollen grains in *Aechmea recurvata* (Klotzsch.) L.B.Sm., *Dyckia racinae* L.B.Sm and *Tillandsia aeranthos* (Loisel.) L.B.Sm (Bromeliaceae). **Acta Botanica Brasílica**, São Paulo, v. 29, n. 1, p. 103–112, 2015.

PACINI, E. Tapetum and microspore function. In: BLACKMORE, S.; KNOX, R. B. (eds). **Microspores: evolution and ontogeny**. London: Academic Press, 1990, p. 213–237.

PACINI, E. Relationships between tapetum, loculus, and pollen during development. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 171, n. 1, p. 1–11, 2010.

- PACINI, E.; FRANCHI, G. G.; HESSE, M. The tapetum: its form, function and possible phylogeny in Embryophyta. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 149, p. 155–185, 1985.
- PADHYE, M. D. Studies in Cyperaceae. III. Life history of *Kyllinga brevifolia* Rottb. with a brief discussion on systematic position of *Kyllinga*. **The Botanical Gazette**, Chicago, v. 132, n. 3, p. 172–179, 1971a.
- PADHYE, M. D. Studies in Cyperaceae. I. Embryology of *Cyperus iria* Linn. **Proceedings Indian Academy of Sciences, Section B, Biology Sciences**, Bangalore, v. 37, p. 1–10, 1971b.
- PADHYE, M. D.; MOHARIR, S. K. Studies in embryology of *Cyperus tegetum* Roxb. **Proceedings Indian Academy of Sciences, Section B, Biology Sciences**, Bangalore, v. 48, n. 2, p. 89–95, 1958.
- PADHYE, M. D.; CHAUBE, S. N.; IYER, A. V. Studies in Cyperaceae – VIII. Gametophytes and fertilization in two members of Cyperaceae. **The Journal of the Indian Botanical Society**, Meerut, v. 49, p. 86–92, 1970.
- PASSARINI LOPES, F.; ALVES, M. V. S.; COAN, A. I. Anther development, microsporogenesis and microgametogenesis in *Mapania* Aubl. (Mapanioideae, Cyperaceae). **Feddes Repertorium**, Weinheim. In prep.
- PETTITT, J. M.; MCCONCHIE, C. A.; DUCKER, S. C.; KNOX, R. B. Reproduction in seagrasses: pollination in *Amphibolis antarctica*. **Proceedings of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences**, London, v. 219, p. 119–135, 1983.
- PIECH, K. Studja cytologiczne nad rodzajem *Scirpus*. – Zytologiczne studien an der gattung *Scirpus*. **Bulletin International de L'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles. Série B: Sciences Naturelles Botanique**, Imprimerie de l'Université, Cracovie, p. 1–43, 1928.
- PLATT, K. A.; HUANG, A. H. C.; THOMSON, W. W. Ultrastructural study of lipid accumulation in tapetal cells of *Brassica napus* L. Cv. Westar during microsporogenesis. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 159, n. 5, p. 724–737, 1998.
- PRAKASH, N.; LEE, Y. H.; GOH, C. J. Anther and pollen development in *Heliconia*. **Havard Papers in Botany**, Cambridge, v. 5, n. 1, p. 193–200, 2000.
- RANGANATH, R. M.; NAGASHREE, N. R. Selective cell elimination during microsporogenesis in sedges. **Sexual Plant Reproduction**, Berlin, v. 13, p. 53–60, 2000.
- RAZI, B. A. Embryological studies of two members of the Podostemaceae. **The Botanical Gazette**, Chicago, v. 111, n. 2, p. 211–218, 1949.
- RHEE, S. Y.; SOMERVILLE, C. R. Tetrad pollen formation in *quartet* mutants of *Arabidopsis thaliana* is associated with persistence of pectic polysaccharides of the pollen mother cell wall. **The Plant Journal**, Oxford, v. 15, n. 1, p. 79–88, 1998.

RHEE, S. Y.; OSBORNE, E.; POINDEXTER, P. D.; SOMERVILLE, C. R. Microspore separation in the *quartet 3* mutants of *Arabidopsis* is impaired by a defect in a developmentally regulated polygalacturonase required for pollen mother cell wall degradation. **Plant Physiology**, Lancaster, v. 133, p.1170–1180, 2003.

ROCHA, D. M.; MARQUES, A.; ANDRADE, C. G. T. J.; GUYOT, R.; CHALUVADI, S. R.; PEDROSA-HARAND, A.; HOUBEN, A.; BENNETZEN, J. L.; VANZELA, A. L. L. Developmental programmed cell death during asymmetric microsporogenesis in holocentric species of *Rhynchospora* (Cyperaceae). **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 67, n. 18, p. 5391–5401, 2016.

ROCHA, D. M.; VANZELA, A. L. L.; MARIATH, J. E. A. Comparative study of microgametogenesis in members of Cyperaceae and Juncaceae: a shift from permanent pollen tetrads to pseudomonads. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 188, n. 1, p. 59–73, 2018.

ROLAND, F. Précisions sur la structure et l'ultrastructure d'une tétrade calymmée. **Pollen et Spores**, Paris, v. 7, n. 1, p. 5–8, 1965.

ROWLEY, J. R. Formation of the pore in pollen of *Poa annua*. In: LINSKENS, H. F. (eds). **Pollen physiology and fertilization**. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1964, p. 59–69.

RUDALL, P. J.; BATEMAN, R. M. Developmental bases for key innovations in the seed-plant microgametophyte. **Trends in Plant Science**, Oxford, v. 12, n. 7, p. 317–326, 2007.

SAJO, M. G.; FURNESS, C. A.; PRYCHID, C. J.; RUDALL, P. J. Microsporogenesis and anther development in Bromeliaceae. *Grana*, Stockholm, v. 44, n. 2, p. 65–74, 2005.

SAJO, M. G.; LONGHI-WAGNER, H.; RUDALL, P. J. Floral development and embryology in the early-divergent grass *Pharus*. **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 168, n. 2, p. 181–191, 2007.

SAMPSON, F. B. Pollen tetrads of *Hedycarya arborea* J. R. et G. Forst. (Monimiaceae). *Grana*, Stockholm, v. 16, n. 2, p. 61–73, 1977.

SAN MARTIN, J. A. B.; ANDRADE, C. G. T. J.; MASTROBERTI, A. A.; MARIATH, J. E. A.; VANZELA, A. L. L. Asymmetric cytokinesis guide the development of pseudomonads in *Rhynchospora pubera* (Cyperaceae). **Cell Biology International**, London, v. 37, p. 203–212, 2013.

SANDERS, P. M.; BUI, A. Q.; WETERINGS, K.; MCINTIRE, K. N.; HSU, Y. C.; LEE, P. Y.; TRUONG, M. T.; BEALS, T. P.; GOLDBERG, R. B. Anther developmental defects in *Arabidopsis thaliana* male-sterile mutants. **Sexual Plant Reproduction**, Berlin, v. 11, n., p. 297–322, 1999.

SCHNEIDER, L. J. C.; PEREIRA-SILVA, L.; THOMAS, W. W.; MATZENAUER, W.; HEFLER, S. M.; NUNES, C. S.; MACIEL-SILVA, J. F.; PRATA, A. P. N.; JIMÉNEZ-MEJÍAS, P.; WEBER, P.; SILVA FILHO, P. J. S.; COSTA, S. M.; SOARES NETO R. L.;

ALVES, K. N. L.; GIL, A. S. B.; TREVISAN, R.; LÓPEZ, M. G.; HALL, C. F.; FERNANDES-JÚNIOR, A. J.; VITTA, F. A.; ORSOLANO, G. N.; WANDERLEY, M. G. L. **Cyperaceae in Flora do Brasil 2020**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB100>. Acesso em: 11 mar. 2021.

SCOTT, R. J.; SPIELMAN, M.; DICKINSON, H. G. Stamen structure and function. **The Plant Cell**, Rockville, v. 16, p. S46–S60, 2004.

SELLING, O. H. Studies in Hawaiian pollen statistics. II. The pollen of the Hawaiian phanerogams. **Special Publication, Bernice Pauahi Bishop Museum, Bishop Museum**, Honolulu, v. 38, p. 1–430, 1947.

SEMMOURI, I.; BAUTERS, K.; LÉVEILLÉ-BOURRET, E.; STARR, J. R.; GOETGHEBEUR, P.; LARRIDON, I. Phylogeny and systematics of Cyperaceae, the evolution and importance of embryo morphology. **The Botanical Review**, Bronx, v. 85, n. 1, p. 1–39, 2019.

SILVA, A. L.; ALVES, M. V. S.; COAN, A. I. Comparative floral morphology and anatomy of Thurniaceae, an early-diverging family in the cyperids (Poales, Monocotyledons). **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 306, n. 3, p. 1–14, 2020.

SIMÃO, D. G.; SCATENA, V. L.; BOUMAN, F. Anther development, microsporogenesis and microgametogenesis in *Heliconia* (Heliconiaceae, Zingiberales). **Flora**, Jena, v. 202, p. 148–160, 2007.

SIMPSON, D. Relationships within Cyperales. *In*: RUDALL, P. J.; CRIBB, P. J.; CUTLER, D. F.; HUMPHRIES, C. J. (eds). **Monocotyledons: systematics and evolution**. Kew: Royal Botanic Gardens, 1995, p. 497–509.

SIMPSON, D. A.; FURNESS, C. A.; HODKINSON, T. R.; MUASYA, A. M.; CHASE, M. W. Phylogenetic relationships in Cyperaceae subfamily Mapanioideae inferred from pollen and plastid DNA sequence data. **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 90, n. 7, p. 1071–1086, 2003.

SIMPSON, D. A.; MUASYA, A. M.; ALVES, M. V.; BRUHL, J. J.; DHOOGHE, S.; CHASE, M. W.; FURNESS, C. A.; GHAMKHAR, K.; GOETGHEBEUR, P.; HODKINSON, T. R.; MARCHANT, A. D.; REZNICEK, A. A.; NIEUWBORG, R.; ROALSON, E. H.; SMETS, E.; STARR, J. R.; THOMAS, W. W.; WILSON, K. L.; ZHANG, X. Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data – a new *rbcL* analysis. **Aliso**, Claremont, v. 23, p. 72–83, 2007.

SIMPSON, M. G. Embryological development of *Lachnanthes caroliniana* (Haemodoraceae). **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 75, n. 9, p. 1394–1408, 1988.

SHARMA, A.; SINGH, M. B.; BHALLA, P. L. Anther ontogeny in *Brachypodium distachyon*. **Protoplasma**, Wien, v. 252, p. 439–450, 2015.

SKVARLA, J. J.; LARSON, D. A. Nature of cohesion within pollen tetrads of *Typha latifolia*. **Science**, Washington, v. 140, n. 3563, p. 173–175, 1963.

SKVARLA, J. J.; RAVEN, P. H.; PRAGLOWSKI, J. Ultrastructural survey of Onagraceae pollen. *In*: FERGUSON, I. K.; MULLER, J. (eds). **The evolutionary significance of the exine**. Linnean Society Symposium series, London: Academic Press, 1976, n. 1, p. 447–479.

SMITH-WHITE, S. Pollen development patterns in the Epacridaceae. A problem in cytoplasm-nucleus interaction. **Proceedings of the Linnean Society of New South Wales**, Sydney, v. 84, p. 8–35, 1959.

SOLÍS, S. M.; GALATI, B.; FERRUCCI, M. S. Microsporogenesis and microgametogenesis of *Cardiospermum grandiflorum* and *Urvillea chacoensis* (Sapindaceae, Paullinieae). **Australian Journal of Botany**, East Melbourne, v. 58, p. 597–604, 2010.

SORENSEN, A.; GUERINEAU, F.; CANALES-HOLZEIS, C.; DICKINSON, H. G.; SCOTT, R. J. A novel extinction screen in *Arabidopsis thaliana* identifies mutant plants defective in early microsporangial development. **The Plant Journal**, Oxford, v. 29, n. 5, p. 581–594, 2002.

SPALINK, D.; DREW, B. T.; PACE, M. C.; ZABORSKY, J. G.; STARR, J. R.; CAMERON, K. M.; GIVNISH, T. J.; SYTSMA, K. J. Biogeography of the cosmopolitan sedges (Cyperaceae) and the area-richness correlation in plants. **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 43, n. 10, p. 1893–1904, 2016.

STANLEY, R. G.; LINSKENS, H. F. **Pollen: biology, biochemistry, management**. Berlin: Springer-Verlag, 1974.

STEVENS, P. F. **Angiosperms Phylogeny Website**. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]. [S. l.]. 2017 [2001 onwards]. Disponível em <http://www.mobot.org/MOBOT/research/Apweb/>. Acesso em: 06 fevereiro 2021.

STEVENS, P. F.; LUTEYN, J.; OLIVER, E. G. H.; BELL, T. L.; BROWN, E. A.; CROWDEN R. K.; GEORGE, A. S.; JORDAN, G. J.; LADD, P.; LEMSON K.; MCLEAN, C. B.; MENADUE, Y.; PATE, J. S.; STACE, H. M.; WEILLER, C. M. Ericaceae. *In*: KUBITZKI, K. (eds). **Flowering Plants – Dicotyledons. The families and genera of vascular plants**. Berlin: Springer-Verlag, 2004, v. 6, p. 145–194.

STOUT, A. B. The individuality of the chromosomes and their serial arrangement in *Carex aquatilis*. **Archiv für Zellforschung**, Leipzig, v. 9, p. 114–140, 1912.

TAKAHASHI, H. Pollen development in *Chimaphila japonica* Miq. (Pyrolaceae). **The Science Reports of the Tôhoku University, Fourth series, (Biology)**, Sendai, v. 37, p. 263–272, 1979.

TAKAHASHI, H.; SOHMA, K. Development of pollen tetrad in *Typha latifolia* L. **Pollen et Spores**, Paris, v. 26, n. 1, p. 5–18, 1984.

TANAKA, N. Chromosome studies in Cyperaceae, III. The maturation divisions in *Scirpus lacustris* L., with special reference to the heteromorphic pairing. **Cytologia**, Tokyo, v. 9, p. 533–556, 1939.

TANAKA, N. Chromosome studies in Cyperaceae, VI. Pollen development and additional evidence for the compound chromosome in *Scirpus lacustris* L. **Cytologia**, Tokyo, v. 10, p. 348–362, 1940.

TANAKA, N. Chromosome studies in Cyperaceae, XII. Pollen development in five genera, with special reference to *Rhyncospora*. **The Botanical Magazine Tokyo**, Tokyo, v. 55, n. 650, p. 55–65, 1941.

TANG, Y.; GAO, H.; XIE, J. S. An embryological study of *Eriolaena candollei* Wallich (Malvaceae) and its systematic implications. **Flora**, Jena, v. 204, p. 569–580, 2009.

TAYLOR, M. L.; OSBORN, J. M. Pollen ontogeny in *Brasenia* (Cabombaceae, Nymphaeales). **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 93, n. 3, p. 344–356, 2006.

TAYLOR, M. L.; GUTMAN, B. L.; MELROSE, N. A.; INGRAHAM, A. M.; SCHWARTZ, J. A.; OSBORN, J. M. Pollen and anther ontogeny in *Cabomba caroliniana* (Cabombaceae, Nymphaeales). **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 95, n. 4, p. 399–413, 2008.

TAYLOR, M. L.; HUDSON, P. J.; RIGG, J. M.; STRANDQUIST, J. N.; GREEN, J. S.; THIEMANN, T. C.; OSBORN, J. M. Pollen ontogeny in *Victoria* (Nymphaeales). **International Journal of Plant Sciences**, Chicago, v. 174, n. 9, p. 1259–1276, 2013.

TAYLOR, P. E.; GLOVER, J. A.; LAVITHIS, M.; CRAIG, S.; SINGH, M. B.; KNOX, R. B.; DENNIS, E. S.; CHAUDHURY, A. M. Genetic control of male fertility in *Arabidopsis thaliana*: structural analyses of postmeiotic developmental mutants. **Planta**, Berlin, v. 205, p. 492–505, 1998.

THANIKAIMONI, G. Pollen apertures: form and function. In: BLACKMORE, S.; FERGUSON, I. K. (eds). **Pollen and Spores: form and function**. Linnean Society Symposium Series, London: Academic Press, 1986, n. 12, p. 119–136.

TRIAS-BLASI, A.; BAKER, W. J.; HAIGH, A. L.; SIMPSON, D. A.; WEBER, O.; WILKIN, P. A genus-level phylogenetic linear sequence of monocots. **Taxon**, Wien, v. 64, n. 3, p. 552–581, 2015.

TSOU, C. H.; FU, Y. L. Tetrad pollen formation in *Annona* (Annonaceae): proexine formation and binding mechanism. **American Journal of Botany**, Baltimore, v. 89, n. 5, p. 734–747, 2002.

TSOU, C. H.; FU, Y. L. Octad pollen formation in *Cymbopetalum* (Annonaceae): the binding mechanism. **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 263, p. 13–23, 2007.

TÜTÜNCÜ KONYAR, S.; DANE, F.; TÜTÜNCÜ, S. Distribution of insoluble polysaccharides, neutral lipids, and proteins in the developing anthers of *Campsis radicans* (L.) Seem. (Bignoniaceae). **Plant Systematics and Evolution**, Wien, v. 299, p. 743–760, 2013.

VALADARES, R. T. **Juncaceae in Flora do Brasil 2020**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB138>. Acesso em: 11 mar. 2021.

- VAN CAMPO, M.; GUINET, P. Les pollens composés. L'exemple des Mimosacées. **Pollen et Spores**, Paris, v. 3, n. 2, p. 201–218, 1961.
- VAN HEEL, W. A. The pattern of vascular bundles in the stamens of *Nymphaea lotus* L. and its bearing on stamen morphology. **Blumea**, Leiden, v. 23, n. 2, p. 345–348, 1977.
- VENTURELLI, M.; BOUMAN, F. Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (Mayacaceae). **Acta Botanica Neerlandica**, Leiden, v. 35, n. 4, p. 497–516, 1986.
- VENTURELLI, M.; BOUMAN, F. Development of ovule and seed in Rapateaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 97, p. 267–294, 1988.
- VERBOOM, G. A. A phylogeny of the schoenoid sedge (Cyperaceae: Schoeneae) based on plastid DNA sequences, with special reference to the genera found in Africa. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, San Diego, v. 38, p. 79–89, 2006.
- VIJAYARAGHAVAN, M. R.; DHAR, U. *Kadsura heteroclita* – microsporangium and pollen. **Journal of the Arnold Arboretum**, Cambridge, v. 56, n. 1, p. 176–182, 1975.
- VIJAYARAGHAVAN, M. R.; SHUKLA, A. K. Absence of callose around the microspore tetrad and poorly developed exine in *Pergularia daemia*. **Annals of Botany**, London, v. 41, p. 923–926, 1977.
- VINCKIER, S. A.; JANSSENS, S. B.; HUYSMANS, S.; VANDEVENNE, A.; SMETS, E. F. Pollen ontogeny linked to tapetal cell maturation in *Impatiens parviflora* (Balsaminaceae). **Grana**, Stockholm, v. 51, n. 1, p. 10–24, 2012.
- VOLKOVA, O. A.; REMIZOWA, M. V.; SOKOLOFF, D. D.; SEVEROVA, E. E. A developmental study of pollen dyads and notes on floral developmental in *Scheuchzeria* (Alismatales: Scheuchzeriaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 182, p. 791–810, 2016.
- WALKER, J. W.; DOYLE, J. A. The bases of angiosperm phylogeny: palynology. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 62, n. 3, p. 664–723, 1975.
- WULFF, H. D. Die pollenentwicklung der Juncaceen nebst einer auswertung der embryologischen befunde hinsichtlich einer verwandtschaft zwischen den Juncaceen und Cyperaceen. **Jahrbücher für Wissenschaftliche Botanik**, Berlin, v. 87, p. 533–556, 1939.
- XU, F. X.; CHEN, D. Q.; SPECHT, C. Comparative microsporogenesis and anther development of selected species from Magnoliaceae. **Nordic Journal of Botany**, Copenhagen, v. 31, p. 291–300, 2013.
- XUE, C. Y.; WANG, H.; LI, D. Z. Microsporogenesis and male gametogenesis in *Musella* (Musaceae), a monotypic genus from Yunnan, China. **Annales Botanici Fennici**, Helsinki, v. 42, p. 461–467, 2005.
- YEUNG, E. C. Mechanisms of pollen aggregation into pollinia in *Epidendrum ibaguense* (Orchidaceae). **Grana**, Stockholm, v. 26, n. 1, p. 47–52, 1987.

YUE, L.; KUANG, Y.; LIAO, J. Ontogeny of permanent tetrads in *Gardenia jasminoides* (Rubiaceae) provides insight into pollen evolution. **Review of Palaeobotany and Palynology**, Amsterdam, v. 247, p. 120–132, 2017.

ZAMAN, B. The embryology of *Juncus prismatocarpus* BR. and *J. effusus* Linn. **Proceedings: Plant Sciences**, Bangalore, v. 31, n. 4, p. 223–234, 1950.

ZHANG, H. Y.; YAN, X. L.; SU, S.; ZHANG, Y. Q.; REN, Y.; ZHANG, X. H. Androecium development and staminode diversity of *Cocculus orbiculatus* (Menispermaceae). **Flora**, Jena, v. 265, p. 151573, 2020.

ZHANG, X.; MARCHANT, A.; WILSON, K. L.; BRUHL, J. J. Phylogenetic relationships of *Carpha* and its relatives (Schoeneae, Cyperaceae) inferred from chloroplast *trnL* intron and *trnL-trnF* intergenic spacer sequences. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, San Diego, v. 31, p. 647–657, 2004.

ZINI, L. M.; GALATI, B. G.; ZARLAVSKY, G.; FERRUCCI, M. S. Developmental and structural characters of the pollen grains and tapetum in species of *Nymphaea* subgenus *Hydrocallis*. **Protoplasma**, Wien, v. 254, p. 1777–1790, 2017.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Em resumo, os resultados do presente estudo mostram que as espécies de Juncaceae e Cyperaceae estudadas compartilham algumas características como: parede da antera com endotécio com espessamento em espiral, camada mediana efêmera e tapete secretor; parede de calose ao redor do microsporócito; microsporogênese simultânea; tétrade de micrósporos unida pela deposição da camada de exina; e grão de pólen tricelular. Destaca-se a presença de parede de calose ao redor do microsporócito como um dado inédito para Juncaceae.

As características distintas encontradas nas espécies de *Juncus* estudadas, como persistência da lamela média e da parede primária do microsporócito durante a microsporogênese e a deposição antecipada da primexina e da exina da parede polínica sobre a superfície do microsporócito cenocítico tetranucleado, colaboraram com o desenvolvimento de uma tétrade permanente. A coesão é descrita como do tipo “simple cohesion”, com teto contínuo por toda a superfície deste grão de pólen agregado. Além disso, a presença de uma parede interna formada pela camada basal, que é contínua com a camada basal da parede externa, é apontada como importante na manutenção e fortalecimento da coesão.

Vale ressaltar também a uniformidade no desenvolvimento da parede polínica em *Juncus acutus*, *J. capillaceus*, *J. imbricatus*, *J. micranthus*, *J. microcephalus*, *J. pallescens* e *J. tenuis* var. *dichotomus*.

Em Cyperaceae, o desenvolvimento da antera e da pseudomônade em *Cladium mariscus* (Cladieae), *Becquerelia* cf. *muricata* (Bisboeckelereae), *Scleria distans* e *Scleria* cf. *latifolia* (Sclerieae) se mostraram uniformes quando comparados aos demais gêneros já estudados na subfamília e à *Fuirena* sp. e *Schoenoplectus californicus* (Fuireneae) também aqui analisados. Os resultados aqui apresentados permitiram corroborar a formação do grão de pólen do tipo pseudomônade em todas as espécies estudadas, que é uma sinapomorfia de Cyperaceae em Poales.

Embora tenha sido evidenciada uniformidade no desenvolvimento da pseudomônade, vale destacar características inéditas que complementam e ampliam o conhecimento embriológico tanto para Cyperoideae quanto para Cyperaceae. Tais características são: a presença de idioblastos fenólicos na parede da antera; de primexina entre os micrósporos da tétrade, relacionada ao estabelecimento de uma parede interna de exina; e abertura basal com intina contendo projeções de parede, que contribuem com o transporte mais rápido de solutos para dentro e para fora da célula.

A partir dos resultados aqui apresentados, há a necessidade de mais estudos ontogenéticos da parede polínica para outras espécies de *Juncus*, a fim de conhecer se esta uniformidade no desenvolvimento continua dentro do gênero; e também para os demais gêneros de Juncaceae: *Luzula*, *Marsippospermum*, *Oreojuncus*, *Oxychloë*, *Patosia* e *Rostkovia*, com intuito de se conhecer o mecanismo de coesão de suas tétrades permanentes e entender como este grão de pólen agregado evoluiu dentro da família. Também há necessidade de estudos ontogenéticos polínicos para Hypolytreae (Mapanioideae) e para outras tribos basais de Cyperoideae: Trilepideae, Schoeneae, Cryptangieae e Rhynchosporeae, a fim de ampliar o conhecimento embriológico dos clados basais de Cyperaceae.