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

Anatomia floral de espécies de Cyperaceae (Poales)

MARIANA MACIEL MONTEIRO

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

Março - 2015

MARIANA MACIEL MONTEIRO

**ANATOMIA FLORAL DE ESPÉCIES DE CYPERACEAE
(POALES)**

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

Orientadora: Profa. Dra. Vera Lucia Scatena

Coorientadora: Profa. Dra. Aline Oriani

RIO CLARO
2015

581.4 Monteiro, Mariana Maciel
M775a Anatomia floral de espécies de Cyperaceae (Poales) /
Mariana Maciel Monteiro. - Rio Claro, 2015
88 f. : il., figs., tabs.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Vera Lucia Scatena
Coorientador: Aline Oriani

1. Anatomia vegetal. 2. Mapanioideae. 3. Ontogenia. 4.
Vascularização. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: ANATOMIA FLORAL DE ESPÉCIE DE CYPERACEAE (POALES)

AUTORA: MARIANA MACIEL MONTEIRO

ORIENTADORA: Profa. Dra. VERA LUCIA SCATENA

CO-ORIENTADORA: Profa. Dra. ALINE ORIANI

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



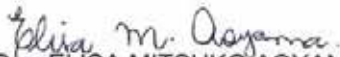
Profa. Dra. VERA LUCIA SCATENA

Departamento de Botânica / Instituto de Biotecnologia de Rio Claro



Profa. Dra. LYGIA DOLORES RIBEIRO DE S. FERNANDES

Departamento de Botânica / Universidade Federal do Rio de Janeiro



Profa. Dra. ELISA MITSUKO AOYAMA

Departamento de Ciências Agrárias e Biológicas / Universidade Federal do Espírito Santo

Data da realização: 02 de março de 2015.

Dedico

Ao meu coração (Fátima) e à minha razão (Geraldo) aos quais dedico

tudo que faço e tudo que sou.

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico) pelo auxílio financeiro.

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

Às minhas orientadoras, as professoras doutoras Vera Lucia Scatena e Aline Oriani. Poucas pessoas tem o privilégio de terem duas orientadoras tão presentes e tão dedicadas aos seus alunos. Muito obrigada por acreditarem em mim, por enxergarem que eu podia superar meus limites e por me encaminharem tão bem, tanto na profissão quanto na vida.

À professora doutora Elisa Mitsuko Aoyama. Obrigada pela amizade, pelos ensinamentos e por me encaminhar para Rio Claro. Seus conselhos foram essenciais na minha escolha e por isso expresso aqui minha gratidão.

À professora doutora Alessandra Ike Coan. Obrigada pelos ensinamentos, por me acompanhar na coleta em Manaus, onde tive a oportunidade de aprender tanto, e por ter sido sempre solícita na realização dessa pesquisa. Muito obrigada.

Aos funcionários, técnicos e professores do Departamento de Botânica com os quais convivi nesses dois anos. Obrigada pela disposição, paciência e pelos ensinamentos valiosos.

Aos amigos e queridos companheiros de trabalho, Kaire, Paula, Blanca, Thales, Luis Felipe, Elaine, Danilo, Naiara, Fernanda M., Fernanda P., Letícia, Arthur, Yuri, Gisele, Renata, Verônica e aos demais amigos do Departamento. Ao lado de vocês vivi os melhores momentos, muito obrigada pelo companheirismo que me fez sentir em casa.

À minha família, em especial aos meus pais, Fátima e Geraldo. Qualquer elogio direcionado a mim, remeto a vocês. Fátima, de você herdei toda bondade, toda doçura, toda esperança de que tudo acaba bem quando temos fé. Geraldo, de você herdei toda disciplina, toda coragem, toda certeza de que esse mundo pertence aos que se esforçam e acreditam em si mesmo.

Ao meu companheiro, Augusto Giaretta. Agradeço por ter ao meu lado alguém que admiro tanto e que me ensinou que saber viver é oportunidade de todos, mas a escolha de poucos. Muito obrigada por segurar minha mão e me ensinar a lutar pelos meus sonhos.

Enfim, à todos que de alguma forma participaram da execução desse trabalho. Muito obrigada!

**“Vê mais longe a gaivota que voa mais alto.”
Fernão Capelo Gaivota (Richard Bach)**

ÍNDICE

	Página
1. RESUMO	01
2. ABSTRACT	02
3. INTRODUÇÃO GERAL	03
4. LITERATURA CITADA	06
CAPÍTULO 1. Interpretando a unidade reprodutiva de <i>Mapania pycnostachya</i> e <i>Hypolytrum schraderianum</i> (Mapanioideae, Cyperaceae): flor ou inflorescência?.....	11
Resumo	12
Abstract	13
Introdução	14
Material e Métodos	16
Resultados	17
Discussão	20
Literatura citada	25
Ilustrações	33
CAPÍTULO 2. Anatomia floral de <i>Rhynchospora consanguinea</i> e considerações sobre a evolução da flor em Cyperoideae	47
Resumo	48
Abstract	49
Introdução	50
Material e Métodos	52
Resultados	53
Discussão	56
Literatura citada	60
Ilustrações	67
5. CONSIDERAÇÕES FINAIS	83

1. RESUMO

Cyperaceae apresenta cerca de 5000 espécies com distribuição cosmopolita, incluídas em duas subfamílias: Mapanioideae (basal) e Cyperoideae (derivada), que se distinguem pela estrutura de suas unidades reprodutivas. Para Mapanioideae não há consenso se essas unidades são flores ou inflorescências reduzidas. Para Cyperoideae, a unidade reprodutiva corresponde a uma espiguetta cuja variação estrutural dificulta o entendimento da evolução floral na subfamília. Com isso, o objetivo deste trabalho foi estudar a anatomia e o desenvolvimento das unidades reprodutivas de *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum* (Mapanioideae) e de *Rhynchospora consanguinea* (Cyperoideae), buscando contribuir com o entendimento da evolução dos caracteres reprodutivos em Cyperaceae. Flores e inflorescências em diferentes estágios de desenvolvimento foram coletadas e processadas segundo técnicas usuais de microscopia de luz e de varredura. O desenvolvimento e a vascularização das unidades reprodutivas de *M. pycnostachya* e *H. schraderianum* mostram que a diferenciação das brácteas florais externas é anterior à dos estames; os estames não se diferenciam simultaneamente e divergem em alturas diferentes; e forma-se um plexo vascular no eixo reprodutivo. Tais características, juntamente com a presença de brácteas florais entre os estames e o gineceu em *M. pycnostachya*, comprovam que as unidades reprodutivas dessas espécies são inflorescências. Através da anatomia e vascularização floral de *R. consanguinea*, propõe-se um modelo evolutivo hipotético para Cyperoideae, baseado em uma flor ancestral trímica e pentacíclica. Este mostra que ao longo da evolução da subfamília, uma das sépalas reduzidas à cerdas foi perdida, assim como o verticilo interno de estames e um carpelo, passando para a condição bicarpelar. Essa hipótese é reforçada através de análises comparativas da estrutura floral na família. Conclui-se através desses resultados que processos de redução e perda ao longo da evolução das flores e inflorescências de Cyperoideae foram responsáveis pela grande variação estrutural encontrada na subfamília.

2. ABSTRACT

Cyperaceae comprises about 5000 species with a worldwide distribution. The family is divided into two subfamilies: Mapanioideae (earlier divergent) and Cyperoideae that are distinguished from each other by the structure of their reproductive units. There is no consensus on whether these units are flowers or reduced inflorescences in Mapanioideae. In Cyperoideae, the reproductive units correspond to a spikelet whose structural variation difficulties the understanding of the floral evolution in the subfamily. Therefore, this work aimed to study the anatomy and development of the reproductive units of *Mapania pycnostachya* and *Hypolytrum schraderianum* (Mapanioideae) and *Rhynchospora consanguinea* (Cyperoideae), in order to contribute to the understanding of the evolution of reproductive traits in Cyperaceae. Flowers and inflorescences in different developmental stages were collected and processed following usual light and scanning electron microscopy techniques. The development and vascularization of the reproductive units of *M. pycnostachya* and *H. schraderianum* show that the outer floral bracts develop before the stamens; the two stamens do not develop simultaneously and diverge at different levels; and a vascular plexus is formed in the reproductive axis. These characteristics, along with the presence of floral bracts between the stamens and gynoecium in *M. pycnostachya*, confirm that the reproductive units of the species studied are inflorescences. With the results from floral anatomy and vascularization of *R. consanguinea*, we propose a hypothetical evolutionary model for Cyperoideae, based on an ancestral trimerous-pentacyclic flower. According to this model, during the evolution of the subfamily, one of the sepals was lost, as well as the inner whorl of stamens and one carpel, reducing from a tricarpellate to a bicarpellate condition, which is supported by comparative analyzes of floral structure in the family. We concluded by these results that reduction and loss processes during the evolution of inflorescences of Cyperoideae were responsible for the structural variations found in the subfamily.

3. INTRODUÇÃO GERAL

As monocotiledôneas formam um grupo monofilético com 12 ordens e 78 famílias (APG III, 2009), sendo o clado das commelinídeas o mais representativo, incluindo quatro ordens e cerca de metade dessas famílias. Poales é a maior ordem do clado, reunindo 16 famílias e cerca de 20000 espécies de grande importância ecológica e econômica (Linder & Rudall, 2005; APG III, 2009; Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2014). Agrupa espécies herbáceas que ocorrem principalmente em ecossistemas campestres, tendo em comum a presença de corpos silicosos na epiderme e estiletos bem desenvolvidos, separados ou conados (Soltis *et al.*, 2005; Judd *et al.*, 2009).

Dentre as Poales, Cyperaceae com Thurniaceae e Juncaceae formam o clado cyperídeo (Bremer, 2002; Linder & Rudall, 2005; Chase *et al.*, 2006; Givnish *et al.*, 1999, 2006, 2010), compartilhando características como: flores reduzidas, anteras tetrasporangiadas, grãos de pólen em tétrade, gineceu tricarpelar, estilete tripartido e óvulos anátropos (Dahlgren *et al.*, 1985; Linder & Rudall, 2005; Chase *et al.*, 2006; Givnish *et al.*, 1999, 2006, 2010). Recentemente, com base em dados moleculares, Mayacaceae e Rapateaceae também foram incluídas no clado cyperídeo (Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2014).

Cyperaceae apresenta alta diversidade, incluindo cerca de 5000 espécies e 104 gêneros (Goetghebeur, 1998). A família tem distribuição cosmopolita, mas concentra-se na África e nos neotrópicos (Goetghebeur, 1998). No Brasil ocorrem cerca de 670 espécies e 39 gêneros, distribuídos em todas as regiões do país (Alves *et al.*, 2015). A família foi previamente dividida em quatro subfamílias: Mapanioideae, Cyperoideae, Scleroidae e Bisboeckelereae (Goetghebeur, 1998), entretanto estudos filogenéticos baseados em dados morfológicos e moleculares reconheceram apenas duas subfamílias: Mapanioideae e Cyperoideae (Simpson *et al.*, 2007; Muasya *et al.*, 2008). Mapanioideae é mais basal e inclui 13 gêneros, sendo *Mapania* (73 spp.) e *Hypolytrum* (40 spp.) os que apresentam maior riqueza de espécies (Simpson *et al.*,

2007; Muasya *et al.*, 2008) e os demais gêneros estão incluídos em Cyperoideae, destacando-se *Carex* (1757 spp.), *Cyperus* (686 spp.), *Fimbristylis* (300 spp.), *Rhynchospora* (250 spp.), *Bulbostylis* (150 spp.), *Eleocharis* (200 spp.) e *Scleria* (200 spp.), que são os gêneros com o maior número de espécies na subfamília (Simpson *et al.*, 2007; Muasya *et al.*, 2008; Judd *et al.*, 2009).

As estruturas reprodutivas de Cyperaceae estão organizadas em um eixo principal do qual partem sucessivas ramificações, sendo todo o sistema denominado sinflorescência (Vegetti, 2003; Guarise & Vegetti, 2008). No ápice de cada eixo lateral encontra-se um conjunto de unidades reprodutivas que variam estruturalmente nas diferentes subfamílias (Vegetti, 2003; Guarise & Vegetti, 2008).

Em Mapanioideae, no ápice dos eixos laterais estão dispostas as espigas (coflorescências) que portam as unidades reprodutivas, compostas por brácteas, estames e pistilo, sendo que alguns estudos de desenvolvimento interpretam essas unidades reprodutivas como inflorescências reduzidas compostas por flores estaminadas e uma flor pistilada (Richards *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013), enquanto outros consideram os estames e o pistilo como partes de uma única flor (Goetghebeur, 1998). Já os representantes de Cyperoideae possuem eixos laterais terminando em espiguetas (coflorescências) que portam flores verdadeiras, trímeras e com ampla variação morfológica (Blaser, 1941*a,b*; Goetghebeur, 1998; Vrijdaghs *et al.*, 2009; Reynders *et al.*, 2012).

Estudos anatômicos com órgãos reprodutivos de Cyperaceae envolvem principalmente a vascularização floral (Blaser *et al.*, 1941*a,b*); o desenvolvimento floral de espécies de Cyperoideae (Vrijdaghs *et al.*, 2004, 2005*a,b*, 2006, 2009, 2010, 2011) e Mapanioideae (Richards *et al.*, 2006; Vrijdaghs *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013); desenvolvimento do óvulo e fruto (Coan *et al.*, 2008); formação do grão de pólen (Coan *et al.*, 2010) e anatomia e desenvolvimento do gineceu (Reynders *et al.*, 2012). Entretanto há lacunas de informações,

tanto para Mapanioideae, principalmente no que diz respeito a estudos de desenvolvimento que abordam também a vascularização de suas unidades reprodutivas, sendo esta uma importante ferramenta para entender a organização estrutural das mesmas. Assim como para Cyperoideae, onde estudos de anatomia e vascularização floral podem contribuir para o entendimento dos processos de redução que resultaram nas variações observadas na subfamília.

Neste trabalho foram escolhidas para o estudo morfológico e anatômico das flores e inflorescências as espécies *Mapania pycnostachya*, *Hypolytrum schraderianum*, incluídas em Mapanioideae, e *Rhynchospora consanguinea*, incluída em Cyperoideae, por se tratarem de espécies-chaves dentro dos gêneros. *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum* ocorrem no sub-bosque da Floresta Amazônica, na região norte do Brasil, e são consideradas as espécies mais comuns do gênero (Alves *et al.*, 2009). *Rhynchospora consanguinea* também é bastante comum e apresenta ampla distribuição, ocorrendo em todas as regiões do país, principalmente em áreas de campos rupestres (Alves *et al.*, 2009, 2015). Considerando que estas espécies abrangem as duas subfamílias de Cyperaceae, apresentam diferentes posições filogenéticas e diferentes estruturas de unidades reprodutivas, pode-se inferir que as mesmas sirvam como modelo para estudos evolutivos das flores e das inflorescências.

Neste contexto, este trabalho teve como objetivo estudar o desenvolvimento e vascularização, pela primeira vez abordados juntos para Mapanioideae, com o intuito de entender a estrutura das unidades reprodutivas de *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum* (Mapanioideae), para interpretar se são flores únicas ou inflorescências reduzidas. Também objetivou estudar a morfologia, anatomia e vascularização floral de *Rhynchospora consanguinea* (Cyperoideae), buscando entender os processos de redução ocorridos na flor e como estes explicam as variações estruturais observadas nos demais representantes de Cyperoideae.

4. LITERATURA CITADA

- Alves M, Hefler SM, Trevisan R, Silva Filho PJS. 2015.** Cyperaceae. In: *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB100>.
- Alves M, Thomas WW, Wanderley MGL. 2001.** Typology of the inflorescence in species of *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae) from Brazil. *Beitrag Biologie Pflanzen* **72**: 59-73.
- Alves M, Araújo AC, Prata AP, Vitta F, Hefler S, Trevisan R, Gil ASB, Martins S, Thomas W. 2009.** Diversity of Cyperaceae in Brazil. *Rodriguésia* **60(4)**: 771-782.
- APG III. 2009.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**: 105-121.
- Blaser HW. 1941a.** Studies in the morphology of the Cyperaceae I. Morphology of the flowers. Scirpoid genera. *American Journal of Botany* **28**: 542-551.
- Blaser HW. 1941b.** Studies in the morphology of the Cyperaceae I. Morphology of flowers. Rhynchosporoid genera. *American Journal of Botany* **28**: 832-838.
- Bouchenak-Khelladi Y, Muasya AM, Linder HP. 2014.** A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* **175**: 4-16.
- Bremer K. 2002.** Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). *Evolution* **56**: 1374-1387.
- Bruhl JJ. 1991.** Comparative development of some taxonomically critical floral/inflorescence features in Cyperaceae. *Australian Journal of Botany* **39**: 119-127.
- Chase MW, Fay MF, Devey DS, Maurin O, Rønsted N, Davies TJ, Pillon Y, Petersen G, Seberg O, Tamura MN, Asmussen CB, Hilu K, Borsch T, Davis JI, Stevenson DW, Pires JC, Givnish TJ, Sytsma KJ, McPherson MA, Graham SW, Rai HS. 2006.** Multigene analyses of monocot relationships: A summary. *Aliso* **23**: 62-74.

- Coan AI, Alves MV, Scatena VL. 2008.** Comparative study of ovule and fruit development in species of *Hypolytrum* and *Rhynchospora* (Cyperaceae, Poales). *Plant Systematics and Evolution* **272**: 181-195.
- Coan AI, Alves MV, Scatena VL. 2010.** Evidence of pseudomonad pollen formation in *Hypolytrum* (Mapanioideae, Cyperaceae). *Australian Journal of Botany* **58**: 663–672.
- Dahlgren R, Clifford H, Yeo P. 1985.** *The families of the monocotyledons: evolution and taxonomy*. Berlin: Springer-Verlag.
- Eiten LT. 1976.** Inflorescence units in the Cyperaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **63(1)**: 81-112.
- Givnish TJ, Evans TM, Pires JC, Sytsma KJ. 1999.** Polyphyly and convergent morphological evolution in Commelinales and Commelinidae: evidence from *rbcL* sequence data. *Molecular Phylogenetic Evolution* **12**: 360-385.
- Givnish TJ, Pires JC, Graham SW, McPherson MA, Prince LM, Patterson TB, Rai HS, Roalson EH, Evans TM, Hahn WJ, Millam KC, Meerow AW, Molvray M, Kores PJ, O'Brien HE, Hall JC, Kress WJ, Sytsma KJ. 2006.** Phylogenetic relationships of monocots based on the highly informative plastid gene *ndhF*: evidence for widespread concerted convergence. *Aliso* **22**: 28-51.
- Givnish TJ, Ames M, McNeal JR, McKain MR, Steele PR, dePamphilis CW, Graham SW, Pires JC, Stevenson DW, Zomlefer WB, Briggs BG, Duvall MR, Moore MJ, Heaney JM, Soltis DE, Soltis PS, Thiele K, Leebens-Mack JH. 2010.** Assembling the tree of the monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **97**: 584-616.
- Goetghebeur P. 1998.** Cyperaceae. In: Kubitzki K. ed. *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 4. Berlin: Springer, 141-190.

- Guarise NJ, Vegetti AC. 2008b.** Processes responsible of the structural diversity of the Cyperaceae synflorescence: hypothetical evolutionary trends. *Flora* **203**: 640-647.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF, Donoghue MJ. 2009.** *Sistemática Vegetal: um enfoque filogenético*. Artmed, Porto Alegre.
- Linder HP, Rudall PJ. 2005.** Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**: 107-124.
- Muasya AM, Simpson DA, Verboom GA, Goetghebeur P, Naczi RFC, Chase MW, Smets E. 2008.** Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: current progress and future prospects. *Botanical Review* **75**: 52-66.
- Prychid CJ, Bruhl JJ. 2013.** Floral ontogeny and gene protein location rules out euanthial interpretation of reproductive units in *Lepironia* (Cyperaceae, Mapanioideae, Chrysitricheae). *Annals of Botany* **112**: 161-177.
- Reynders M, Vrijdaghs A, Larridon I, Huygh W, Leroux O, Muasya AM, Goetghebeur P. 2012.** Gynoecial anatomy and development in Cyperoideae (Cyperaceae, Poales): congenital fusion of carpels facilitates evolutionary modifications in pistil structure. *Plant Ecology and Evolution* **145** (1): 96-125.
- Richards JH, Bruhl JJ, Wilson KL. 2006.** Flower or spikelet? Understanding the morphology and development of reproductive structures in *Exocarya* (Cyperaceae, Mapanioideae, Chrysitricheae). *American Journal of Botany* **93**(9): 1241-1250.
- Simpson D. 1992.** A revision of the genus *Mapania*. London: Kew Gardens.
- Simpson DA, Muasya AM, Alves M, Bruhl JJ, Dhooge S, Chase MW, Furness CA, Ghamkhar K, Goetghebeur P, Hodkinson TR, Marchant AD, Nieuborg R, Reznicek AA, Roalson EH, Smets E, Starr JR, Thomas WW, Wilson KL, Zhang X. 2007.** Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: a new *rbcL* analysis. *Aliso* **23**: 72-83.

- Soltis DE, Soltis PS, Endress PK, Chase MW. 2005.** *Phylogeny and evolution of Angiosperms*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Vegetti AC. 2003.** Synflorescence typology in Cyperaceae. *Annales Botanici Fennici* **40**: 35-46.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Muasya AM, Smets E, Caris P. 2004.** The nature of the perianth in *Fuirena* (Cyperaceae). *South African Journal of Botany* **70**: 587-594.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Muasya AM, Caris P, Smets E. 2005a.** Floral ontogeny in *Ficinia* and *Isolepis* (Cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. *Annals of Botany* **96**: 1247-1264.
- Vrijdaghs AC, Caris P, Goetghebeur P, Smets E. 2005b.** Floral ontogeny in *Scirpus*, *Eriophorum* and *Dulichium* (Cyperaceae), with special reference to the perianth. *Annals of Botany* **95**: 1199-1209.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Smets E, Muasya AM. 2006.** The floral scales in *Hellmunthia* (Cyperaceae, Cyperoideae) and *Paramapania* (Cyperaceae, Mapanioideae): an ontogenetic study. *Annals of Botany* **98**: 619-630.
- Vrijdaghs A, Muasya AM, Goetghebeur P, Caris P, Nagels A, Smets E. 2009.** A floral ontogenetic approach to homology questions within the Cyperoideae (Cyperaceae). *Botanical Review* **75**: 30-51.
- Vrijdaghs A, Reynders M, Larridon I, Muasya AM, Smets E, Goetghebeur P. 2010.** Spikelet structure and development in Cyperoideae, Cyperaceae: a monopodial general model based on ontogenetic evidence. *Annals of Botany* **105**: 555-571.
- Vrijdaghs A, Reynders M, Muasya AM, Larridon I, Goetghebeur P, Smets E. 2011.** Spikelet and floral ontogeny in *Cyperus* and *Pycreus* (Cyperaceae). *Plant Ecology and Evolution* **144**: 44-63.

Capítulo 1

Interpretando a unidade reprodutiva de *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum* (Mapanioideae, Cyperaceae): flor ou inflorescência?

Mariana Maciel Monteiro, Aline Oriani e Vera Lúcia Scatena

RESUMO

- *Introdução e objetivos* As unidades reprodutivas de Cyperaceae têm sido alvo de estudos ao longo do tempo e suas variações têm levado a interpretações distintas. Atualmente são reconhecidas duas subfamílias em Cyperaceae: Cyperoideae e Mapanioideae, sendo que, para esta última não há consenso se os estames e o gineceu de cada unidade reprodutiva representam flores individuais ou peças de uma única flor. Com isso, este trabalho objetivou estudar o desenvolvimento e a vascularização floral de *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum*, visando contribuir para o melhor entendimento da unidade reprodutiva de Mapanioideae.
- *Métodos* Inflorescências em diferentes fases de desenvolvimento foram coletadas e processadas seguindo-se técnicas usuais de microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura.
- *Principais resultados* Nas unidades reprodutivas das duas espécies estudadas diferenciam-se primeiramente duas brácteas florais externas subopostas e, posteriormente, os primórdios de dois estames também subopostos. A diferenciação dos estames não é simultânea. Em *Mapania pycnostachya*, após a diferenciação dos estames, observa-se o primórdio de duas brácteas florais internas e, posteriormente, o primórdio do gineceu. Em *Hypolytrum schraderianum* não há formação de brácteas florais internas, surgindo diretamente o primórdio do gineceu. Nos estágios mais avançados de desenvolvimento fica evidente que os estames divergem em alturas diferentes e que a filotaxia da unidade reprodutiva é espiralada. A divergência dos estames em alturas diferentes é confirmada pela anatomia.
- *Conclusões* Com base nos resultados aqui apresentados, assume-se que as unidades reprodutivas em Mapanioideae são inflorescências do tipo espicóide, que correspondem a racemos abertos, compostos por flores estaminadas e uma flor pistilada. Cada unidade reprodutiva apresenta duas brácteas florais externas adaxiais, que envolvem as duas flores estaminadas proximais, e pode apresentar também brácteas florais internas envolvendo as demais flores. Acredita-se que esse arranjo seja um padrão para Mapanioideae e que ocorreu a perda de flores estaminadas e de brácteas florais internas no espicóide ao longo da evolução da subfamília.

Palavras chaves: *Hypolytrum*, *Mapania*, Mapanioideae, ontogenia, unidade reprodutiva, vascularização.

ABSTRACT

- **Background and Aims** The reproductive units of Cyperaceae have been studied through time and their variations have led to distinct interpretations. Cyperaceae comprises two subfamilies: Cyperoideae and Mapanioideae, and for the latter there is no agreement whether the stamens and gynoecium of the reproductive unit represent unisexual flowers or parts of a single flower. Therefore, this work aimed to analyze the floral development and vascularization in *Mapania pycnostachya* and *Hypolytrum schraderianum* in order to better understand the reproductive units of Mapanioideae.
- **Methods** Inflorescences in different developmental stages were collected and processed following usual light and scanning electron microscopy techniques.
- **Key Results** In the reproductive units of both species studied, two subopposite outer floral bracts are the first to emerge, followed by two subopposite stamens primordia. Subsequently, in *Mapania pycnostachya* it is observed the primordial of two opposite inner floral bracts followed by the gynoecium primordium. In *Hypolytrum schraderianum* the inner floral bracts are absent and the gynoecium primordium appears just after the stamens primordia. At latter developmental stages it becomes clear that the stamens diverge at different levels and that the reproductive unit has a spiral phyllotaxy. The stamens divergence at different levels is evident in the anatomical sections.
- **Conclusions** Based on the results, the Mapanioideae reproductive units are interpreted as inflorescences of spicoid type, corresponding to an open raceme with staminate flowers and one pistillate flower. The two proximal staminate flowers are subtending by two adaxial outer bracts and the other flowers may or may not present bracts termed “inner floral bracts”. It is believed that this is a pattern among the Mapanioideae and that loss of staminate flowers and inner floral bracts occurred during the evolution of the reproductive unit in the subfamily.

Key words: *Hypolytrum*, *Mapania*, Mapanioideae, ontogeny, reproductive unit, vascularization.

INTRODUÇÃO

Cyperaceae inclui cerca de 5000 espécies e 104 gêneros (Goetghebeur, 1998) com distribuição cosmopolita, ocorrendo preferencialmente em áreas úmidas e ambientes abertos (Alves *et al.*, 2009). É considerada a terceira maior família em riqueza de espécies das monocotiledôneas (Bruhl, 1995; Goetghebeur, 1998) e atualmente, segundo estudos filogenéticos baseados em dados morfológicos e moleculares, são reconhecidas duas subfamílias, Cyperoideae e Mapanioideae, esta última considerada mais basal (Simpson *et al.*, 2007; Muasya *et al.*, 2008).

As unidades reprodutivas de Cyperaceae têm sido frequentemente abordadas, principalmente em estudos taxonômicos (p.ex. Snell, 1936; Holtum, 1948; Kukkonen, 1967; Eiten, 1976; Bruhl, 1991; Goetghebeur, 1998; Browning & Gordon-Gray, 1999; Alves *et al.*, 2001); anatômicos (p.ex. Coan *et al.*, 2008, 2010) e de desenvolvimento floral que buscam entender a morfologia dessas unidades (Vegetti, 2003; Guarise & Vegetti, 2008a,b) principalmente de Cyperoideae (p.ex. Richards, 2002; Vrijdaghs *et al.*, 2004, 2005a,b, 2009, 2010, 2011; Reutemman *et al.*, 2012;). Os estudos acerca de Mapanioideae são escassos e abrangem o desenvolvimento de suas unidades reprodutivas (Richards *et al.*, 2006; Vrijdaghs *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013) deixando uma lacuna no entendimento de sua morfologia e anatomia, fato que tem levado a interpretações diferentes de suas estruturas e ao uso de terminologias distintas para descrevê-las (Browning & Gordon-Gray, 1999; Richards *et al.*, 2006).

Os processos de redução e perda de estruturas, juntamente com complexos sistemas de ramificação na família, tornam difícil a interpretação de suas inflorescências (Dahlgren *et al.*, 1985; Simpson, 1992; Alves *et al.*, 2001). Em Cyperaceae as estruturas reprodutivas estão organizadas em um eixo reprodutivo principal do qual partem ramificações de sucessivas ordens, sendo todo o conjunto denominado sinflorescência. Cada ramificação da sinflorescência termina em um conjunto de unidades reprodutivas (coflorescência) que

apresentam diferentes estruturas nas duas subfamílias (Vegetti, 2003; Guarise & Vegetti, 2008), facilmente delimitadas pelo padrão morfológico das inflorescências e pelo arranjo floral (Goetghebeur, 1998).

Em Cyperoideae, os eixos laterais terminam em espiguetas (coflorescência) que apresentam pelo menos uma flor hermafrodita, trímera, tetracíclica (Goetghebeur, 1998; Simpson *et al.*, 2007; Muasya *et al.*, 2008). Por outro lado, Mapanioideae apresenta eixos laterais que terminam em espigas (coflorescências) portando unidades reprodutivas que correspondem a um agregado de brácteas, estames e um pistilo, todos subtendidos por uma bráctea. Alguns autores, baseados em estudos de desenvolvimento, interpretam essas unidades reprodutivas como inflorescências reduzidas compostas por flores estaminadas e uma flor pistilada (Richards *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013), enquanto outros consideram os estames e o pistilo como partes de uma única flor (Goetghebeur, 1998).

Os gêneros *Mapania* e *Hypolytrum* estão entre os mais representativos de Mapanioideae em relação à riqueza de espécies (Simpson *et al.*, 2007; Muasya *et al.*, 2008) e possuem distribuição pantropical, com maior diversidade nos continentes americano e africano (Simpson, 1992; Alves *et al.*, 2009). Esses dois gêneros, juntamente com *Scirpodendron*, formam a tribo Hypolytrae, que é apoiada por dados morfológicos e moleculares, formando o clado basal da subfamília (Bruhl, 1995; Muasya *et al.*, 2008; Simpson *et al.*, 2003). *Mapania pycnostachya* se distribui pela América do Sul e apresenta sinflorescências capitadas e globosas (Simpson, 1992). *Hypolytrum schraderianum* é considerada a espécie mais comum do gênero, com ampla distribuição na região Neotropical (Alves, 2003) e apresenta sinflorescências paniculiformes, piramidais (Alves *et al.*, 2001).

Tanto o arranjo das sinflorescências, quanto seu padrão de ramificação e o número de brácteas florais nas unidades reprodutivas diferenciam os dois gêneros (Eiten, 1976; Dahlgren *et al.*, 1985; Simpson, 1992; Goetghebeur, 1998). Em *Mapania*, as sinflorescências são pouco ramificadas devido à redução significativa do eixo principal e as unidades reprodutivas

apresentam de quatro a seis brácteas florais; em *Hypolytrum* as sinflorescências são muito ramificadas, com duas a três brácteas florais em cada unidade reprodutiva (Simpson, 1992; Alves *et al.*, 2002; Alves, 2003).

Considerando que há lacunas de informações para Mapanioideae, principalmente no que diz respeito a estudos de desenvolvimento que abordam também a vascularização de suas unidades reprodutivas, sendo esta uma importante ferramenta para entender sua organização estrutural (Reynders *et al.*, 2012; Rudall, 2003; Sokoloff *et al.*, 2006), este trabalho objetivou estudar o desenvolvimento e a vascularização, pela primeira vez abordados juntos para Mapanioideae, buscando responder a seguinte pergunta para *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum*: Os estames e o pistilo de cada unidade reprodutiva representam uma inflorescência ou são partes de uma única flor?

Com os dados levantados a partir deste estudo, somados àqueles disponíveis na literatura para outros representantes da família (p.ex. Holttum, 1948; Kukkonen, 1967; Eiten, 1976; Bruhl, 1991, 1995; Goethgebeur, 1998; Richards, 2002; Richards *et al.* 2006; Simpson *et al.*, 2003; Vrijdaghs *et al.*, 2004, 2005a,b, 2006, 2009, 2010, 2011; Coan *et al.*, 2008; Reynders *et al.*, 2012; Prychid & Bruhl, 2013) espera-se contribuir para melhor descrição estrutural da unidade reprodutiva de Mapanioideae e para o entendimento de sua evolução na subfamília.

MATERIAL E MÉTODOS

Representantes de *Mapania pycnostachya* (Benth.) T. Koyama e *Hypolytrum schraderianum* Nees foram coletados na Reserva Florestal Adolpho Ducke (Manaus, Amazonas, Brasil), em áreas úmidas de sub-bosque da Floresta Amazônica.

Inflorescências em diferentes fases de desenvolvimento foram fixadas em FAA₅₀ (Johansen, 1940) por 48 horas e conservadas em álcool etílico 70%. Material testemunho foi depositado no Herbário Rioclarense do Instituto de Biociências da Universidade Estadual

Paulista (HRCB) (*Hypolytrum schraderianum* – Coan *et al.* 253; *Mapania pycnostachya* – Coan *et al.* 252).

Para o estudo da vascularização das unidades reprodutivas, inflorescências foram desidratadas em série n-butílica para posterior infiltração e inclusão em historresina (Leica Historesin Embedding Kit, Nussloch, Alemanha) (Feder & O'Brien, 1968). Secções transversais foram feitas em micrótomo rotativo (Leica RM 2245, Nussloch, Alemanha), com espessura de 7µm, utilizando-se navalhas de aço descartáveis Leica. As secções foram coradas com ácido periódico – reativo de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968) e montadas em lâminas permanentes com Entellan (Merck, Darmstadt, Alemanha). Os resultados foram documentados com imagens obtidas com o auxílio de um capturador (Leica DFC 450, Heerbrugg, Suíça) acoplado ao microscópio (Leica DM4000B, Wetzlar, Alemanha), utilizando-se o programa de digitalização de imagens LAS (Leica Application Suíte V 4.0.0).

Para o estudo do desenvolvimento, inflorescências fixadas foram dissecadas sob estereomicroscópio (Leica MZ 6, Heerbrugg, Switzerland) e desidratadas em série etílica. Em seguida, foram submetidas à secagem em ponto crítico (Balzers CPD 030, Balzers, Liechtenstein), metalizadas com ouro (Bal-Tec SCD 050, Balzers, Liechtenstein) e analisadas em microscópio eletrônico de varredura (Hitachi TM 3000, Krefeld, Alemanha).

RESULTADOS

Estrutura das sinflorescências e desenvolvimento das unidades reprodutivas

As duas espécies estudadas apresentam sinflorescências com crescimento indeterminado (Fig. 1A, D). Os ramos laterais das sinflorescências surgem nas axilas de brácteas denominadas ferofilos. Os ferofilos são foliáceos e, no eixo principal (1ª ordem), seu tamanho diminui da região proximal para a região distal (Fig. 1A, D).

Em *Mapania pycnostachya* a sinflorescência apresenta ramificações de até 3ª ordem, sendo a distância dos eixos de 2ª ordem reduzida, o que dá à inflorescência um aspecto capituliforme (Fig. 1A). Cada eixo de 2ª ordem é envolvido por um profilo na sua base e apresenta uma bráctea denominada bráctea do paracládio, em cuja axila se desenvolve o eixo de 3ª ordem (Fig. 1A). Cada ramo lateral (2ª e 3ª ordem) porta uma espiga (coflorescência) (Fig. 1A), que corresponde a um racemo portando as unidades reprodutivas (Fig. 1B).

Em *Hypolytrum schraderianum* a sinflorescência é intensamente ramificada, com ramos de até 5ª ordem (Fig. 1D). Assim como em *Mapania pycnostachya*, os eixos laterais (2ª a 5ª ordem) são envolvidos por um profilo na sua base e terminam em uma espiga (coflorescência) (Fig. 1D), esta última composta por diversas unidades reprodutivas (Fig. 1E).

As unidades reprodutivas surgem nas axilas de brácteas denominadas de brácteas do espicóide (Fig. 1B, C, E, F). Estas são alternas e de filotaxia espiralada (Fig. 1B, E). Nas figuras 2A e 3A (asteriscos) é possível observar essas brácteas que são abaxiais e envolvem os primórdios das unidades reprodutivas. O primórdio de cada unidade é assimétrico, com a região adaxial achatada e a abaxial arredondada (Figs 2B; 3B).

No desenvolvimento de cada unidade reprodutiva, primeiramente surgem duas projeções laterais, que correspondem aos primórdios de duas brácteas florais externas, subopostas, adaxiais, que envolvem os estames (Figs 2C, D; 3C, D). Os primórdios dos estames surgem posteriormente, opostos às brácteas florais externas (Figs 2C-E; 3D, E). A diferenciação dos estames não é simultânea (Figs 2C-G; 3C-E) e em estágios sucessivos de desenvolvimento fica evidente que os mesmos divergem em alturas diferentes do eixo reprodutivo (Figs 2H; 4A, C, D). Em *Mapania pycnostachya* foram observados dois, um ou nenhum estame por unidade reprodutiva e em *Hypolytrum schraderianum* foram observados sempre dois estames por unidade reprodutiva.

Em *Mapania pycnostachya*, após o surgimento dos estames, observam-se os primórdios de duas brácteas florais (Fig. 2E). Essas brácteas são opostas entre e si e envolvem

o gineceu (Fig. 2F, G, I). O primórdio do gineceu surge após a diferenciação das brácteas florais internas e ocupa posição distal (Fig. 2F).

Em *Hypolytrum schraderianum*, não há formação de brácteas florais internas e o primórdio do gineceu surge logo após o início da diferenciação dos estames, ocupando posição distal (Figs 3F; 4A). Em ambas as espécies observa-se uma depressão central no primórdio do gineceu e de cada lado surge uma projeção lateral que irá se diferenciar nos estigmas (Figs 2G, H; 4B-D).

A estrutura das unidades reprodutivas de cada uma das espécies estudadas está representada nos esquemas das figuras 1C e 1F.

Vascularização das unidades reprodutivas

Em ambas as espécies, em secções transversais da base para o ápice da unidade reprodutiva, observa-se um plexo vascular central (Figs 5A; 6A).

Em *Mapania pycnostachya* as brácteas florais externas não são vascularizadas (Figs 5E-I), surgindo primeiro o traço vascular de um dos estames (Fig. 5B - seta) e posteriormente, do segundo estame (Fig. 5B-D - cabeça de seta). Em níveis superiores, observa-se a separação de um dos estames (Fig. 5E, F) e posteriormente, do outro estame (Fig. 5F, G). Após a separação do primeiro estame, inicia-se a separação das duas brácteas florais internas opostas (Fig. 5F), que também não são vascularizadas (Fig. 5G-I). Após a diferenciação das brácteas florais internas, evidenciam-se os três feixes vasculares dos carpelos, sendo dois dorsais e um ventral (Fig. 5G). Os feixes dorsais ascendem até os estigmas (Fig. 5H-I) e o feixe ventral vasculariza o único óvulo, anátropo. Os feixes vasculares dos estames ascendem até o conectivo (Fig. 5J).

Em *Hypolytrum schraderianum*, do plexo vascular central (Fig. 6A) são emitidos dois traços subopostos, que irão vascularizar as brácteas florais externas da unidade reprodutiva (Fig. 6B-E - asteriscoS). Após a separação dos feixes das brácteas florais externas, observa-se

a divergência do traço vascular do primeiro estame (Fig. 6C - seta), seguida da divergência do traço vascular do segundo estame (Fig. 6D - cabeça de seta).

Em níveis superiores, distinguem-se os feixes das duas brácteas florais externas, dos dois estames (Fig. 6E) e, posteriormente, os três feixes do gineceu (Fig. 6F). As duas brácteas florais externas, que são fundidas entre si nas regiões basal e mediana, se separam então do eixo principal (Fig. 6F-G), seguida da separação de um dos estames (Fig. 6G) e posteriormente, do outro estame e do gineceu (Fig. 6H). Os feixes dorsais dos carpelos ascendem pelo estilete (Fig. 6H, I) até os estigmas e o feixe ventral vasculariza o óvulo.

DISCUSSÃO

Com base nos resultados apresentados, assume-se que as unidades reprodutivas de *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum* são inflorescências, em concordância com outros autores que tratam essas estruturas como espicóides (p.ex. Holttum, 1948; Eiten, 1976; Richards *et al.*, 2006; Vrijdaghs *et al.* 2006; Prychid & Bruhl, 2013). Cada unidade reprodutiva surge na axila de uma bráctea, denominada bráctea do espicóide, e é composta por duas flores estaminadas, subopostas, cada qual envolvida por uma bráctea (bráctea floral externa); e uma flor pistilada ocupando posição distal, envolvida ou não por duas brácteas (brácteas florais internas).

Estudos com representantes de angiospermas que abordam padrões de inflorescências em nível de família ou acima demonstram que a complexidade das inflorescências está relacionada principalmente com a repetição de um padrão básico de ramificação (Endress, 2010; Stützel & Trovó, 2013), assim como observado nas espécies aqui estudadas. Partindo-se dessa premissa, pode-se interpretar as brácteas do paracládio, presentes nos eixos de 2^a a 4^a ordem, como homólogas aos ferofilos presentes no eixo principal (1^a ordem). Em posição oposta a essas brácteas, ocorre um perfilo adaxial que também fica na base e envolve os ramos laterais. Tanto a bráctea do paracládio quanto os perfilos protegem os meristemas

laterais e determinam o padrão de ramificação da inflorescência (Endress, 1994, 2010; Weberling, 1989).

Considerando que as unidades reprodutivas (espicóides) correspondem à menor unidade da inflorescência e que também seguem o mesmo padrão de ramificação apresentado por esta, as brácteas do espicóide podem ser interpretadas como homólogas aos ferofilos e as brácteas florais como homólogas aos profilos. Ressalta-se que nas unidades reprodutivas os profilos são desenvolvidos, pois desempenham a função de proteção dos estames e do gineceu, já que essas flores unissexuais são aclamídeas. Em estudos prévios com outras espécies de Mapanioideae (Haines, 1967; Richards *et al.*, 2006; Vrijdaghs *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013) os autores também interpretam as brácteas florais como homólogas aos profilos.

Os termos aqui empregados após o estudo do desenvolvimento e da vascularização das unidades reprodutivas de *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum* seguem, de forma geral, a terminologia adotada por Simpson (1992) e Alves *et al.* (2001), devido ao uso de uma nomenclatura mais simples na descrição das estruturas, quando comparada com outros autores (Tabela 1). A bráctea do espicóide, que delimita e envolve a unidade reprodutiva, recebe as denominações: “glumelike bract” (Eiten, 1976; Vrijdaghs *et al.*, 2006), “leaflike structure” (Richards *et al.*, 2006), ou “subtending bract” (Prychid & Bruhl, 2013), o uso do termo “gluma” para descrever tais brácteas é muitas vezes evitado para Cyperaceae por não serem homólogas as glumas presentes em Poaceae (Dahlgren *et al.*, 1985; Prychid & Bruhl, 2013).

As brácteas florais externas subopostas, que envolvem as flores estaminadas proximais, correspondem a “lateral leaflike structures” (Richards *et al.*, 2006), “lateral scales” (Vrijdaghs *et al.*, 2006), ou “prophyll-like units” (Prychid & Bruhl, 2013) e vale ressaltar que, apesar das diferenças estruturais entre as espécies aqui estudadas e as abordadas nos estudos citados acima, a diferenciação de duas brácteas florais externas no início do desenvolvimento

ocorre em todas essas espécies, e parece ser um padrão para as unidades reprodutivas de Mapanioideae (Richards *et al.*, 2006). Já as brácteas florais internas, que podem estar presentes envolvendo as demais flores da unidade, são denominadas “adaxial/abaxial leaflike structures” (Richards *et al.*, 2006), “inner scales” (Vrijdaghs *et al.*, 2006), ou “leaflike structures” (Prychid & Bruhl, 2013) e estão geralmente em posição intercalada com os estames ou entre estames e gineceu (Richards *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013), diferente das peças do perianto em Cyperoideae que se desenvolvem abaixo das partes férteis (Richards *et al.*, 2002, Vrijdaghs *et al.*, 2006, 2010). Alguns autores não diferenciam as brácteas florais externas das internas, denominando ambas de “glumella” (Eiten, 1976).

Vale lembrar que em outros gêneros de Mapanioideae podem ocorrer mais de duas flores estaminadas por unidade reprodutiva e que brácteas florais internas podem estar presentes na base dessas flores (Goetghebeur, 1998; Richards *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013). A variação do número de brácteas florais internas em cada espicóide, assim como do número de flores estaminadas, são as principais variações encontradas nos gêneros de Mapanioideae e apresentam valor taxonômico (Holttum, 1948; Eiten, 1976; Bruhl, 1991; Simpson, 1992; Richards *et al.*, 2006; Vrijdaghs *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013). Destaca-se que o desenvolvimento de brácteas florais internas nas unidades reprodutivas, conforme observado em *Mapania pycnostachya*, é uma forte evidência de que essas unidades correspondem a inflorescências reduzidas (Holttum, 1948; Eiten, 1976; Bruhl, 1991; Sokoloff *et al.*, 2006).

Comparando-se os gêneros de Mapanioideae, acredita-se que a estrutura da unidade reprodutiva - inflorescência do tipo racemo - seja um padrão para a subfamília e que processos de redução no número de flores estaminadas e de brácteas florais internas tenham ocorrido ao longo da evolução do grupo, como observado quando se compara a unidade reprodutiva de *Mapania pycnostachya* com a de *Hypolytrum schraderianum*, em que acredita-se que ocorreu a perda de brácteas florais internas nesta última espécie. Uma vez que a

redução é a modificação mais comum nas inflorescências de Cyperaceae (Guarise & Vegetti, 2008a) e que a perda de estruturas, principalmente brácteas, é fato recorrente na família (Dahlgren *et al.*, 1985), os argumentos são mais consistentes para interpretar a unidade reprodutiva de *Hypolytrum schraderianum* como inflorescência reduzida do que como uma única flor.

Além da presença de brácteas florais internas, outra evidência de que as unidades reprodutivas de Mapanioideae são inflorescências é o fato de que a diferenciação das brácteas florais externas ocorre antes da diferenciação dos estames. Segundo Vrijdaghs *et al.* (2005a,b, 2006), em Cyperoideae, que apresenta flores bissexuais, o desenvolvimento do perianto ocorre após a diferenciação dos estames. Por outro lado, em *Paramapania* (Vrijdaghs *et al.*, 2006), *Exocarya* (Richards *et al.*, 2006) e *Lepironia* (Prichyd & Bruhl, 2013), que pertencem à Mapanioideae, o desenvolvimento das brácteas florais externas antecede a diferenciação dos estames, como ocorre em *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum*. Isso indica que estas estruturas não são homólogas ao perianto das flores de Cyperoideae e corroboram a nossa interpretação.

Além disso, os estames das unidades reprodutivas das espécies estudadas apresentam posição suboposta e seus traços vasculares divergem em alturas diferentes, indicando filotaxia espiralada, como observado nas inflorescências da maioria das angiospermas (Carpenter *et al.*, 1995). Segundo Bradley *et al.* (1996), para *Antirrhinum majus*, a filotaxia do meristema apical caulinar passa de oposta cruzada para espiralada na transição de vegetativo para reprodutivo. Entretanto, quando o meristema assume identidade floral, a filotaxia passa a ser verticilada (Carpenter *et al.*, 1995), assim como observado nos ramos florais das monocotiledôneas e também das angiospermas em geral (Endress, 2006; Endress & Doyle, 2007; Remizowa *et al.*, 2010b). Dessa forma, a filotaxia espiralada dentro das unidades reprodutivas é mais um indicativo de que são inflorescências e de que os estames, que

divergem em alturas diferentes, correspondem a flores individuais e não a verticilos de uma única flor.

Em Cyperoideae, os primeiros órgãos florais a receberem feixes vasculares são os estames e esses são emitidos na mesma altura (Reynders *et al.*, 2012), o que não ocorre em *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum*, em que os traços estaminais divergem em alturas diferentes. Nestas últimas, a diferença de altura dos estames é sutil, pelo fato do eixo da inflorescência ser bastante reduzido e da diferenciação das flores da unidade reprodutiva ocorrer em um curto intervalo de tempo, característica também observada em *Lepironia* por Prychid & Bruhl (2013). Somando-se a isso, no eixo da inflorescência das espécies estudadas o tecido vascular forma um único plexo, do qual divergem os traços das flores masculinas e da feminina, ao contrário do que se observa no receptáculo de flores verdadeiras, onde o tecido vascular em geral se organiza em conjuntos de complexos vasculares que irão vascularizar perianto, estames e carpelos (Puri, 1951; Remizowa *et al.*, 2013), como observado em *Rhynchospora consanguinea* (Cyperoideae) (Monteiro *et al.*, 2015 - dados do 2º capítulo). Sendo assim, a organização do tecido vascular em *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum* é mais uma evidência de que suas unidades reprodutivas são inflorescências.

Com relação à flor pistilada, alguns autores assumem que esta é terminal no espicóide e interpretam a inflorescência de Mapanioideae como um racemo fechado (Simpson, 1992; Richards *et al.*, 2006; Prychid & Bruhl, 2013). Entretanto, nossa interpretação é a de que se trata de um racemo aberto e de que a aparente posição terminal da flor pistilada é resultado do deslocamento do seu eixo em posição ereta, dando a impressão de um eixo contínuo e simulando a presença de uma flor terminal, como observado por Eiten (1976) para outras espécies da família. Essa interpretação é suportada pela presença de brácteas florais envolvendo a flor pistilada em *Mapania pycnostachya*, que evidenciam sua origem lateral. Além disso, a maturação da unidade reprodutiva é acrópeta, como observado nas

inflorescências com crescimento indeterminado (Weberling, 1989; Sokoloff *et al.*, 2006), corroborando nossa interpretação.

Como conclusões, a presença de brácteas entre estames e gineceu; a diferenciação das brácteas florais externas antes da diferenciação dos estames; a posição suboposta dos estames; a divergência dos feixes vasculares estaminais em alturas diferentes; e a organização do tecido vascular no eixo reprodutivo, confirmam a hipótese de que as unidades reprodutivas das espécies estudadas são inflorescências. Considerando que as angiospermas apresentam grande diversidade na organização de suas inflorescências (Endress *et al.*, 2006, 2010, 2011) e que a evolução dessas estruturas é regida tanto por mecanismos genéticos como pela interação com o ambiente (Prusinkiewicz *et al.*, 2007, Prenner *et al.*, 2009), acredita-se que as variações estruturais observadas nas unidades reprodutivas de Mapanioideae resultaram da redução e da perda de flores estaminadas e de brácteas florais internas ao longo da evolução da subfamília, sendo a transição da polinização pelo vento para polinização por insetos a provável pressão seletiva, assim como ocorre em outras monocotiledôneas (Linder, 1998; Rudall, 2003, Sokoloff *et al.*, 2009; Wragg & Johnson, 2011).

LITERATURA CITADA

- Alves M, Thomas WW, Wanderley MGL. 2001.** Typology of the inflorescence in species of *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae) from Brazil. *Beitrage Biologie Pflanzen* **72**: 59-73.
- Alves M, Estelita MEM, Wanderley MGL, Thomas WW. 2002.** Aplicações taxonômicas da anatomia foliar das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae). *Revista Brasileira de Botânica* **25(1)**: 1-9.
- Alves M. 2003.** *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae) nos Neotrópicos. Tese de Doutorado Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Alves M, Araújo AC, Prata AP, Vitta F, Hefler S, Trevisan R, Gil ASB, Martins S, Thomas W. 2009.** Diversity of Cyperaceae in Brazil. *Rodriguésia* **60(4)**: 771-782.

- Bradley D, Vincent C, Carpenter R, Coen E. 1996.** Pathways for inflorescence and floral induction in *Antirrhinum*. *Development* **122**: 1535-1544.
- Browning J, Gordon-Gray KD. 1999.** The inflorescence in southern African species of *Bolboschoenus* (Cyperaceae). *Annales Botanici Fennici* **36**: 81-97.
- Bruhl JJ. 1991.** Comparative development of some taxonomically critical floral/inflorescence features in Cyperaceae. *Australian Journal of Botany* **39**: 119-127.
- Bruhl JJ. 1995.** Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the Cyperaceae. *Australian Systematic Botany* **8**: 125–305.
- Carpenter R, Copsey L, Vincent C, Doyle S, Magrath R, Coen E. 1995.** Control of flower development and phyllotaxy by meristem identity genes in *Antirrhinum*. *The Plant Cell* **7**: 2001-2011.
- Coan AI, Alves MV, Scatena VL. 2008.** Comparative study of ovule and fruit development in species of *Hypolytrum* and *Rhynchospora* (Cyperaceae, Poales). *Plant Systematics and Evolution* **272**: 181-195.
- Dahlgren R, Clifford H, Yeo P. 1985.** The families of the monocotyledons: evolution and taxonomy. Berlin: Springer-Verlag.
- Eiten LT. 1976.** Inflorescence units in the Cyperaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **63(1)**: 81-112.
- Endress PK. 1994.** *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Endress PK. 2006.** Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework. *Advances in Botanical Research* **44**: 1-61.
- Endress PK, Doyle JA. 2007.** Floral phyllotaxis in basal angiosperms: development and evolution. *Current Opinion in Plant Biology* **10**: 52-57.

- Endress PK. 2010.** Disentangling confusions in inflorescence morphology: patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. *Journal of Systematics and Evolution* **48**: 225-239.
- Endress PK. 2011.** Evolutionary diversification of the flowers in Angiosperms. *American Journal of Botany* **98(3)**: 370-396.
- Feder N, O'Brien TP. 1968.** Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* **55(1)**: 123-42.
- Goetghebeur P. 1998.** Cyperaceae. In: Kubitzki K. ed. *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 4. Berlin: Springer, 141-190.
- Guarise NJ, Vegetti AC. 2008a.** The inflorescence structure of *Cyperus* L. section *Luzuloidei* Kunth (Cyperaceae). *Plant Systematics and Evolution* **271**: 41-63.
- Guarise NJ, Vegetti AC. 2008b.** Processes responsible of the structural diversity of the Cyperaceae synflorescence: hypothetical evolutionary trends. *Flora* **203**: 640-647.
- Haines RW. 1967.** Prophylls and branching in Cyperaceae. *Journal of East Africa Natural History Society* **26**: 51-57.
- Holtum RE. 1948.** The spikelets in Cyperaceae. *Botanical Review* **14(8)**: 525-541.
- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. Mc. Grall-Hill Book Company, New York.
- Kukkonen I. 1967.** Spikelet morphology and anatomy of *Uncinia* Pers. (Cyperaceae). *Kew Bulletin* **21(1)**: 93-97.
- Linder HP. 1998.** Morphology and the evolution of wind pollination. In: Owens ST, Rudall PJ. eds. *Reproductive biology*. Kew: Royal Botanic Gardens, 123-135.
- Muasya AM, Simpson DA, Verboom GA, Goetghebeur P, Naczi RFC, Chase MW, Smets E. 2008.** Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: current progress and future prospects. *Botanical Review* **75**: 52-66.

- Prenner G, Vergara-Silva F, Rudall PJ. 2009.** The key role of morphology in modelling inflorescence architecture. *Trends in Plant Science* **14**: 302-309.
- Prusinkiewicz P, Erasmus Y, Lane B, Harder LD, Coen E. 2007.** Evolution and development of inflorescence architectures. *Science* **316**: 1452-1456.
- Prychid CJ, Bruhl JJ. 2013.** Floral ontogeny and gene protein location rules out euanthial interpretation of reproductive units in *Lepironia* (Cyperaceae, Mapanioideae, Chrysitricheae). *Annals of Botany* **112**: 161-177.
- Puri V. 1951.** The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *Botanical Review* **17**: 471-553.
- Remizowa MV, Sokoloff DD, Rudall PJ. 2010b.** Evolutionary history of the monocot flower. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **97(4)**: 617-645.
- Remizowa MV, Rudall PJ, Choob VV, Sokoloff DD. 2013.** Racemose inflorescences of monocots: structural and morphogenetic interaction at the flower/inflorescence level. *Annals of Botany* **112**: 1553-1566.
- Reutemann AG, Vegetti AC, Pozner R. 2012.** Structure and development of the style base in *Albidgaardia*, *Bulbostylis* and *Fimbristylis* (Cyperaceae, Cyperoideae, Albidgaardieae). *Flora* **207**: 223-236.
- Reynders M, Vrijdaghs A, Larridon I, Huygh W, Leroux O, Muasya AM, Goetghebeur P. 2012.** Gynoecial anatomy and development in Cyperoideae (Cyperaceae, Poales): congenital fusion of carpels facilitates evolutionary modifications in pistil structure. *Plant Ecology and Evolution* **145 (1)**: 96-125.
- Richards JH. 2002.** Flower and spikelet morphology in sawgrass, *Cladium jamaicense* Crantz (Cyperaceae). *Annals of Botany* **90**: 361- 367.

- Richards JH, Bruhl JJ, Wilson KL. 2006.** Flower or spikelet? Understanding the morphology and development of reproductive structures in *Exocarya* (Cyperaceae, Mapanioideae, Chrysitricheae). *American Journal of Botany* **93(9)**: 1241-1250.
- Rudall PJ. 2003.** Monocot pseudanthia revisited: floral structure of the mycoheterotrophic family Triuridaceae. *International Journal of Plant Sciences* **164**: 307-320.
- Simpson D. 1992.** A revision of the genus *Mapania*. London: Kew Gardens.
- Simpson DA, Furness CA, Hodkinson TR, Muasya AM, Chase MW. 2003.** Phylogenetic relationships in Cyperaceae subfamily Mapanioideae inferred from pollen and plastid DNA sequence data. *American Journal of Botany* **90**: 1071-1086.
- Simpson DA, Muasya AM, Alves M, Bruhl JJ, Dhooge S, Chase MW, Furness CA, Ghamkhar K, Goetghebeur P, Hodkinson TR, Marchant AD, Nieuborg R, Reznicek AA, Roalson EH, Smets E, Starr JR, Thomas WW, Wilson KL, Zhang X. 2007.** Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: a new *rbcL* analysis. *Aliso* **23**: 72-83.
- Snell RS. 1936.** Anatomy of the spikelet and flowers of *Carex*, *Kobresia* and *Uncinia*. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **63**: 277-295.
- Sokoloff D, Rudall PJ, Remizowa M. 2006.** Flower-like terminal structures in racemose inflorescences: a tool in morphogenetic and evolutionary research. *Journal of Experimental Botany* **57(13)**: 3517-3530.
- Sokoloff D, Remizowa M, Linder HP, Rudall PJ. 2009.** Morphology and development of the gynoecium in Centrolepidaceae: the most remarkable range of variation in Poales. *American Journal of Botany* **96**: 1925-1940.
- Stützel T, Trovó M. 2013.** Inflorescences in Eriocaulaceae: taxonomic relevance and practical implications. *Annals of Botany* **112**: 1505-1522.
- Vegetti AC. 2003.** Synflorescence typology in Cyperaceae. *Annales Botanici Fennici* **40**: 35-46.

- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Muasya AM, Smets E, Caris P. 2004.** The nature of the perianth in *Fuirena* (Cyperaceae). *South African Journal of Botany* **70**: 587-594.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Muasya AM, Caris P, Smets E. 2005a.** Floral ontogeny in *Ficinia* and *Isolepis* (Cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. *Annals of Botany* **96**: 1247-1264.
- Vrijdaghs AC, Caris P, Goetghebeur P, Smets E. 2005b.** Floral ontogeny in *Scirpus*, *Eriophorum* and *Dulichium* (Cyperaceae), with special reference to the perianth. *Annals of Botany* **95**: 1199-1209.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Smets E, Muasya AM. 2006.** The floral scales in *Hellmunthia* (Cyperaceae, Cyperoideae) and *Paramapania* (Cyperaceae, Mapanioideae): an ontogenetic study. *Annals of Botany* **98**: 619-630.
- Vrijdaghs A, Muasya AM, Goetghebeur P, Caris P, Nagels A, Smets E. 2009.** A floral ontogenetic approach to homology questions within the Cyperoideae (Cyperaceae). *Botanical Review* **75**: 30-51.
- Vrijdaghs A, Reynders M, Larridon I, Muasya AM, Smets E, Goetghebeur P. 2010.** Spikelet structure and development in Cyperoideae, Cyperaceae: a monopodial general model based on ontogenetic evidence. *Annals of Botany* **105**: 555–571.
- Vrijdaghs A, Reynders M, Muasya AM, Larridon I, Goetghebeur P, Smets E. 2011.** Spikelet and floral ontogeny in *Cyperus* and *Pycneus* (Cyperaceae). *Plant Ecology and Evolution* **144**: 44-63.
- Weberling F. 1989.** *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wragg PD, Johnson SD. 2011.** Transition from wind pollination to insect pollination in sedges: experimental evidence and functional traits. *New Phytologist* **191**: 1128-140.

Tabela 1. Terminologia empregada para as estruturas das unidades reprodutivas de Mapanioideae

Neste trabalho	Eiten (1976)	Simpson (1992) Alves <i>et al.</i>(2001)	Richards <i>et al.</i> (2006)	Vrijdaghs <i>et al.</i> (2006)	Prychid & Bruhl (2013)
Espicóide	Pseudanth	Spicoid	Reproductive unit	Spicoid	Pseudanth
Bráctea do espicóide	Glumelike bract	Spicoid bract	Leaflike structure	Glumelike bract	Subtending bract
Bráctea floral externa	Glumella	Floral bract	Lateral leaflike structure	Lateral scales	Prophyll-like unit
Bráctea floral interna	Glumella	Floral bract	Adaxial/abaxial leaflike structure	Inner scales	Leaflike structures

ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Representação esquemática de *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum*. (A-C) *Mapania pycnostachya* (A) Sinflorescência. (B) Espiga. (C) Detalhe da unidade reprodutiva. (D-F) *Hypolytrum schraderianum*. (D) Sinflorescência. (E) Espiga. (F) Detalhe da unidade reprodutiva. fe = Ferofilo; pr = Profilo; bp = Bráctea do paracládio; sp = Espiga; ur = Unidade reprodutiva; bspc = Bráctea do espicóide; be = Bráctea floral externa; bi = Bráctea floral interna; e = Estame; g = Gineceu.

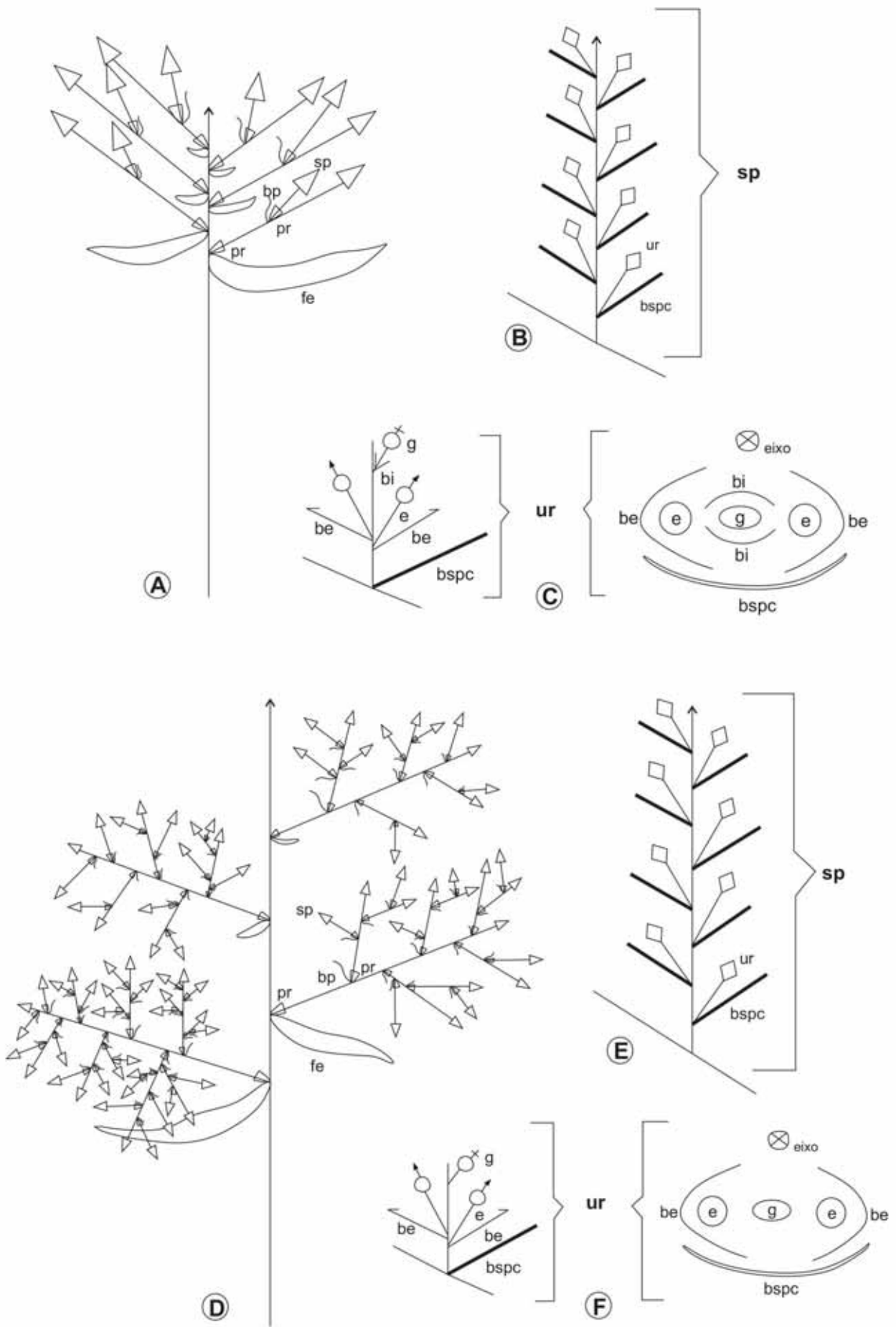


Figura 2. Micrografias da unidade reprodutiva de *Mapania pycnostachya* em diferentes fases de desenvolvimento. (A) Ápice da espiguetta com as unidades reprodutivas envolvidas pelas brácteas do espicóide (asteriscos). (B) Primórdio da unidade reprodutiva. (C) Início da diferenciação das brácteas florais externas e do primeiro estame. (D) Brácteas florais externas envolvendo os primórdios dos estames. (E) Início da diferenciação das brácteas florais internas. (F) Início da diferenciação do gineceu. (G) Desenvolvimento dos primórdios dos estigmas. (H) Espicóide desenvolvido sem as brácteas florais externas e internas. (I) Espicóide desenvolvido, mostrando os estames e as brácteas florais internas envolvendo o gineceu. be = Bráctea floral externa; bi = Bráctea floral interna; e = Estame; g = Gineceu; stg = Estigmas. Barras = 41,4 μm (A); 7 μm (B); 12,45 μm (C); 10,4 μm (D); 12,45 μm (E-F); 25 μm (G); 83 μm (H); 0.4mm (I).

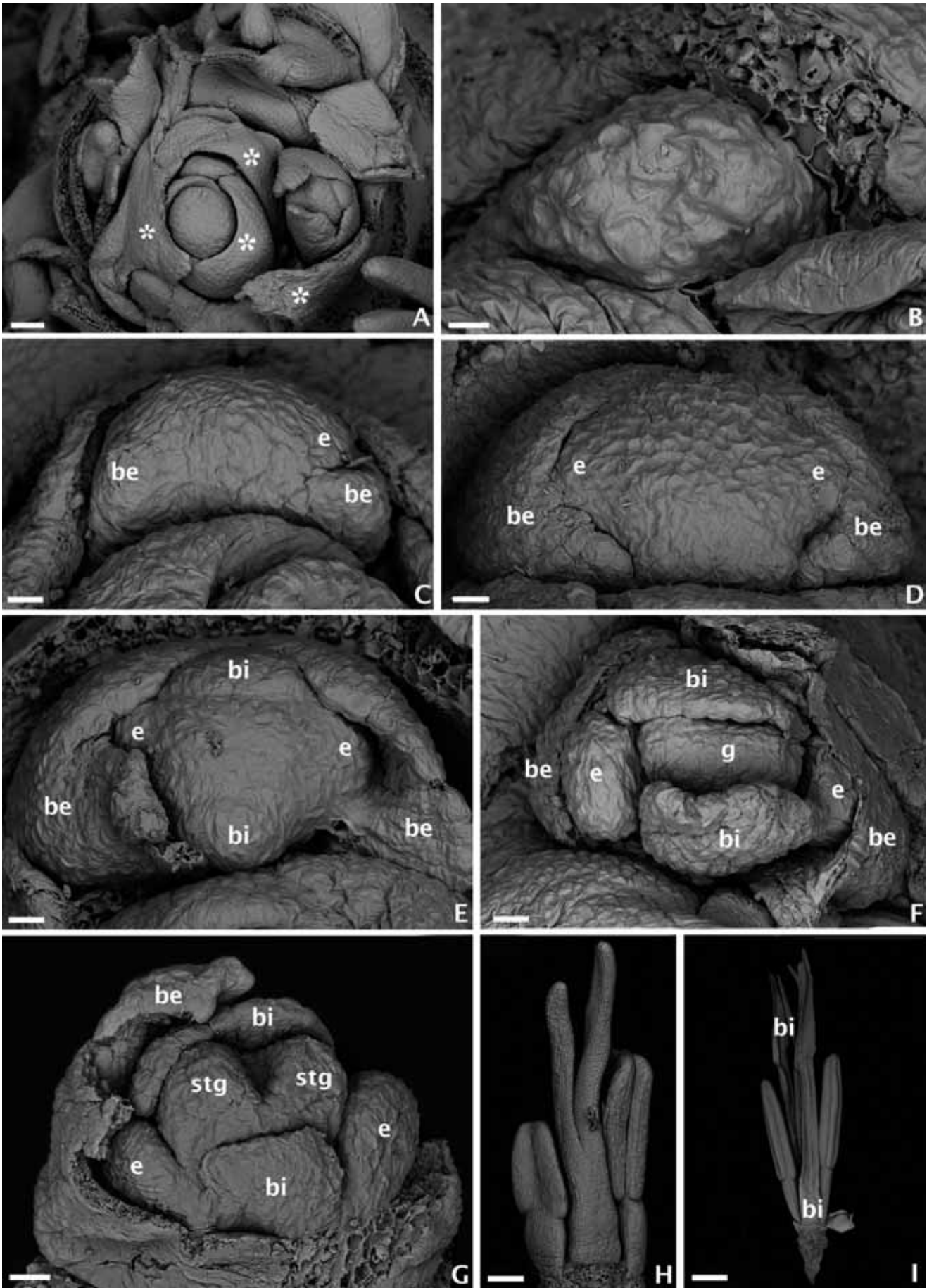


Figura 3. Micrografias da unidade reprodutiva de *Hypolytrum schraderianum* em diferentes fases de desenvolvimento. (A) Ápice da espiguetta com as unidades reprodutivas envolvidas pelas brácteas do espicóide (asteriscos). (B) Primórdio da unidade reprodutiva. (C) Início da diferenciação de uma das brácteas florais externas e do primeiro estame. (D) Brácteas florais externas adaxiais subopostas e início da diferenciação dos estames. (E) Primórdios dos estames. (F) Início da diferenciação do gineceu (g). be = Bráctea floral externa; e = Estames; g = Gineceu. Barras = 25 μm (A); 6,9 μm (B); 5 μm (C); 8,2 μm (D); 10,5 μm (E); 12,5 μm (F).

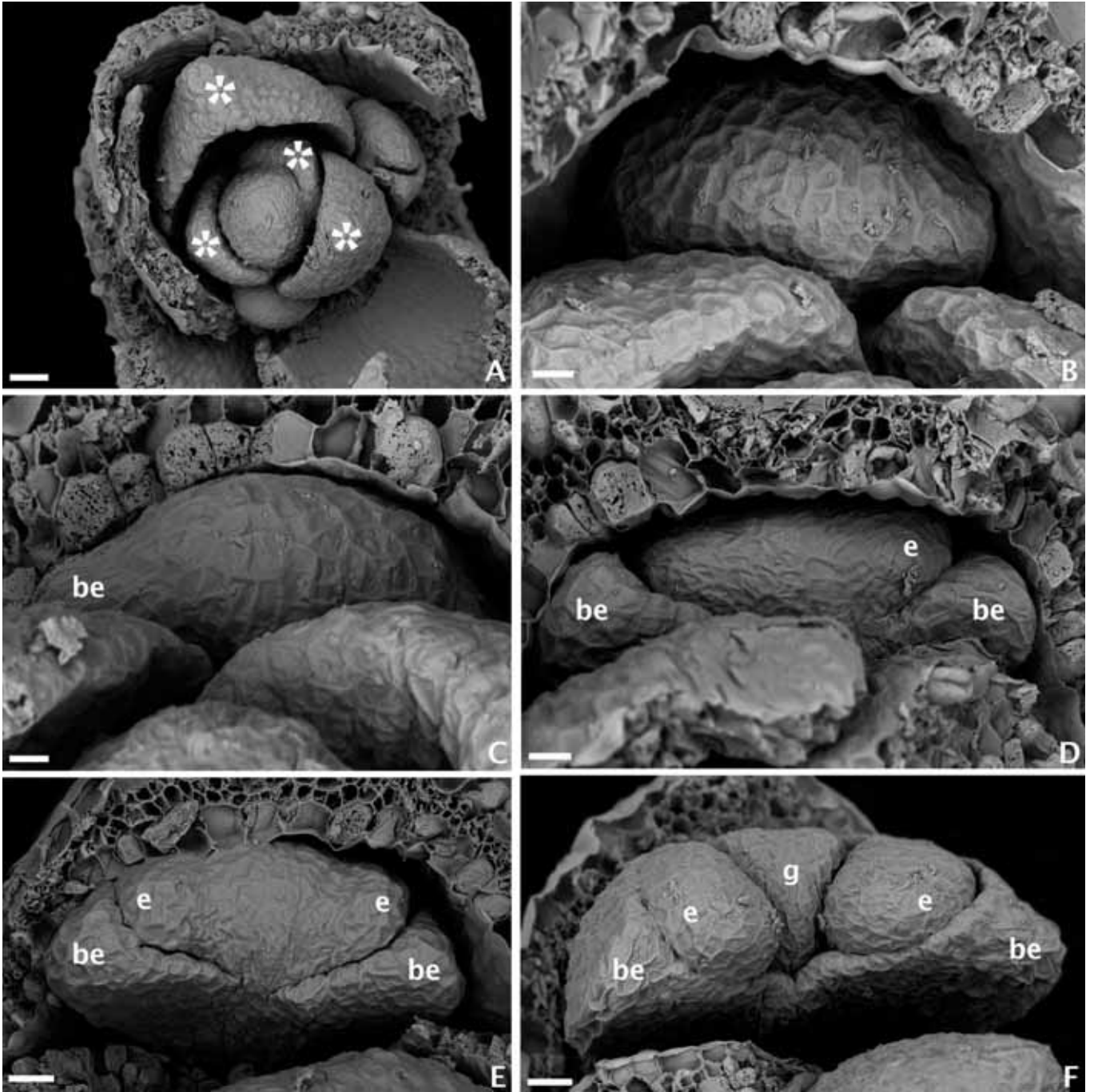


Figura 4. Micrografias da unidade reprodutiva de *Hypolytrum schraderianum* em diferentes fases de desenvolvimento. (A) Estames divergindo em alturas diferentes e primórdios do gineceu. (B) Primórdios dos estigmas. (C) Espicóide em desenvolvimento evidenciando os estames estigmas. (D) Espicóide desenvolvido evidenciando os estames divergindo de alturas diferentes, em posição suboposta e gineceu. be = Bráctea floral externa; e = Estames; g = Gineceu; stg = Estigma. Barras = 12,5 μm (A); 15,6 μm (B); 20,08 μm (C); 62,2 μm (D).

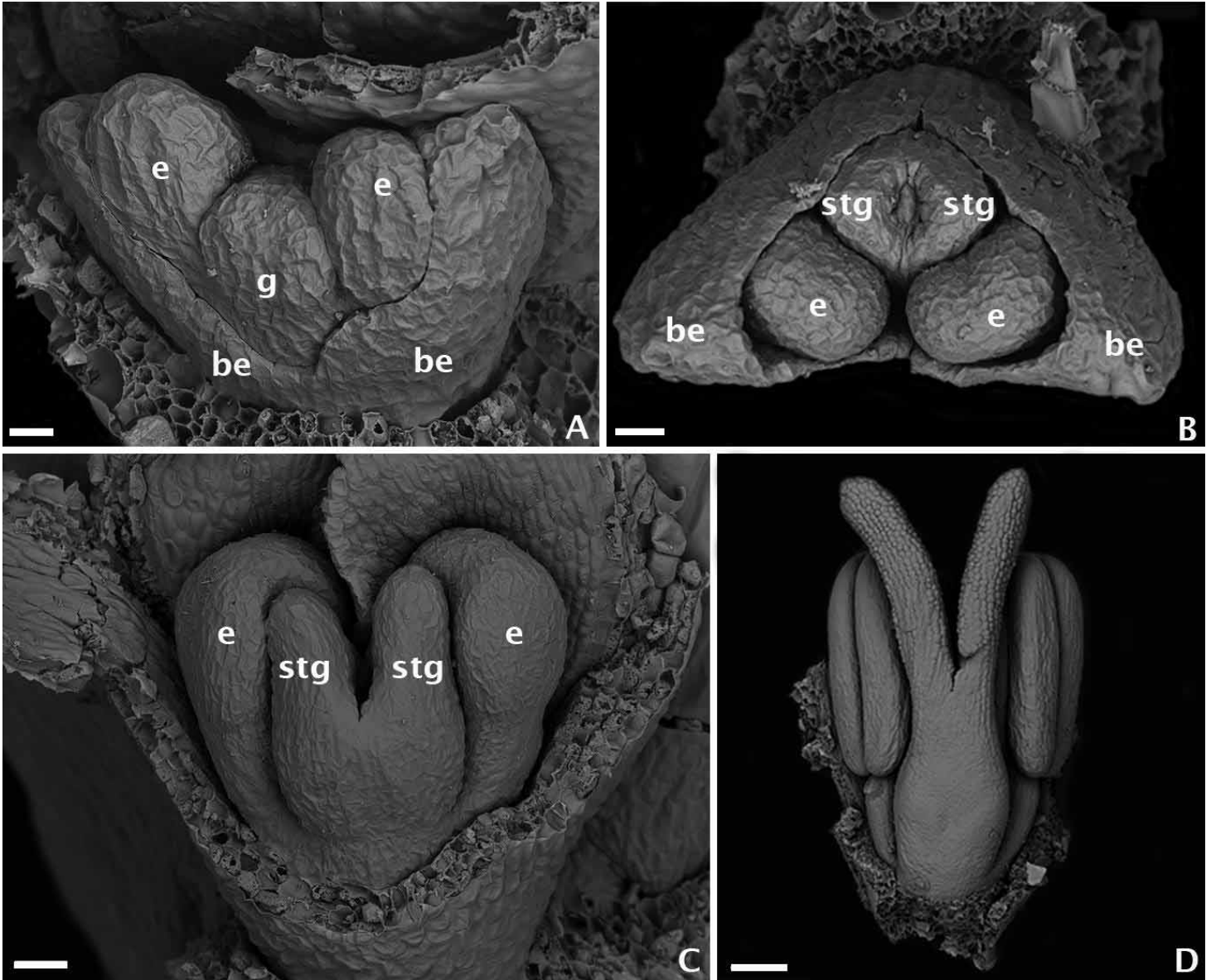


Figura 5. Secções transversais da base para o ápice da unidade reprodutiva de *Mapania pycnostachya*. (A) Plexo vascular do eixo de uma unidade reprodutiva. (B-E) Divergência dos traços vasculares dos estames (seta e cabeça de seta) em diferentes níveis. (F-G) Divergência dos feixes vasculares do gineceu. (H-I) Feixes dorsais e feixe ventral dos carpelos diferenciados. (J) Ápice da unidade reprodutiva, mostrando as anteras, brácteas florais internas e estilete da flor pistilada. fd = Feixe dorsal do carpelo; fv = Feixe ventral do carpelo; tt = Tecido transmissor. Barras = 25 μm (A-I); 50 μm (J).

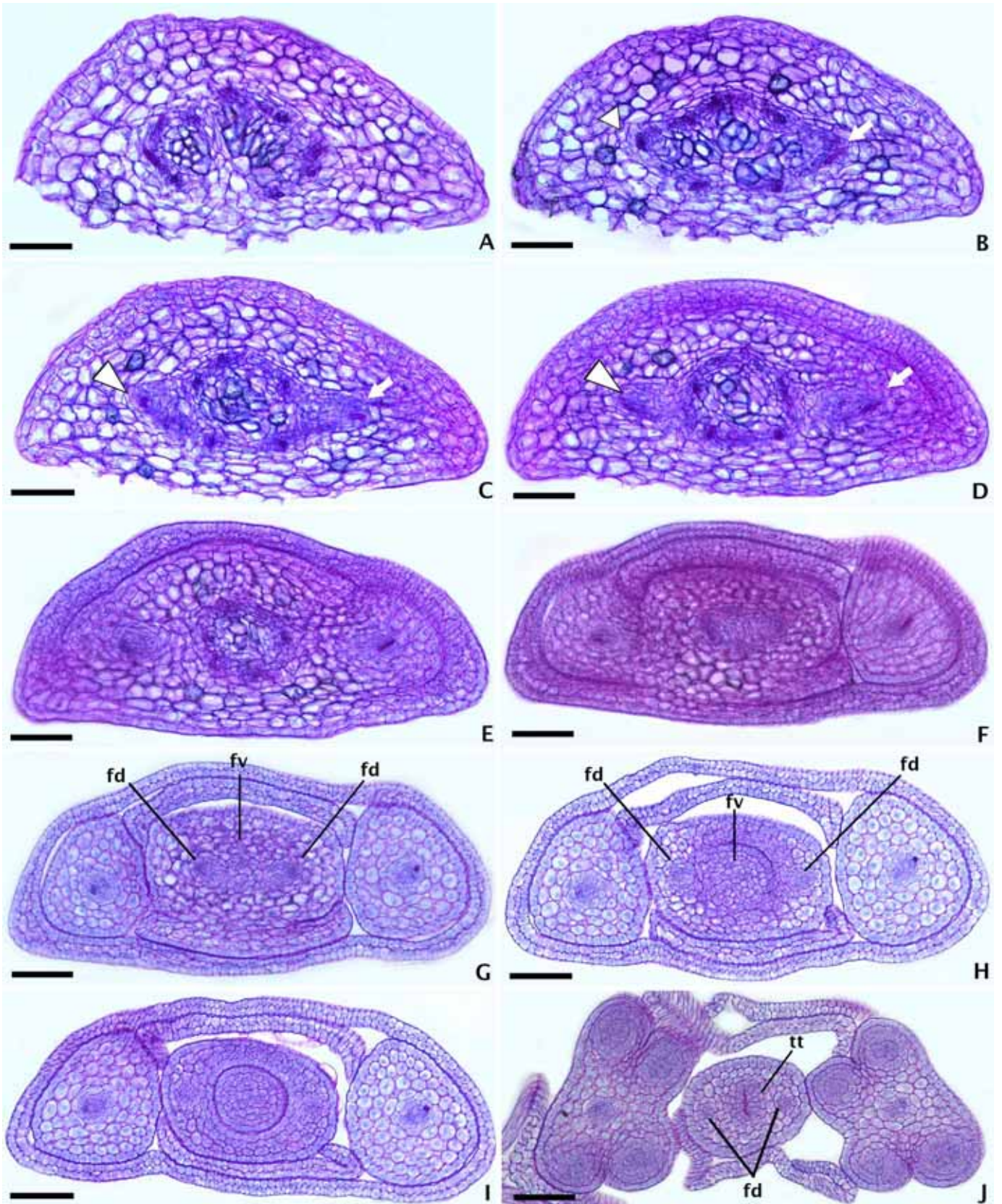
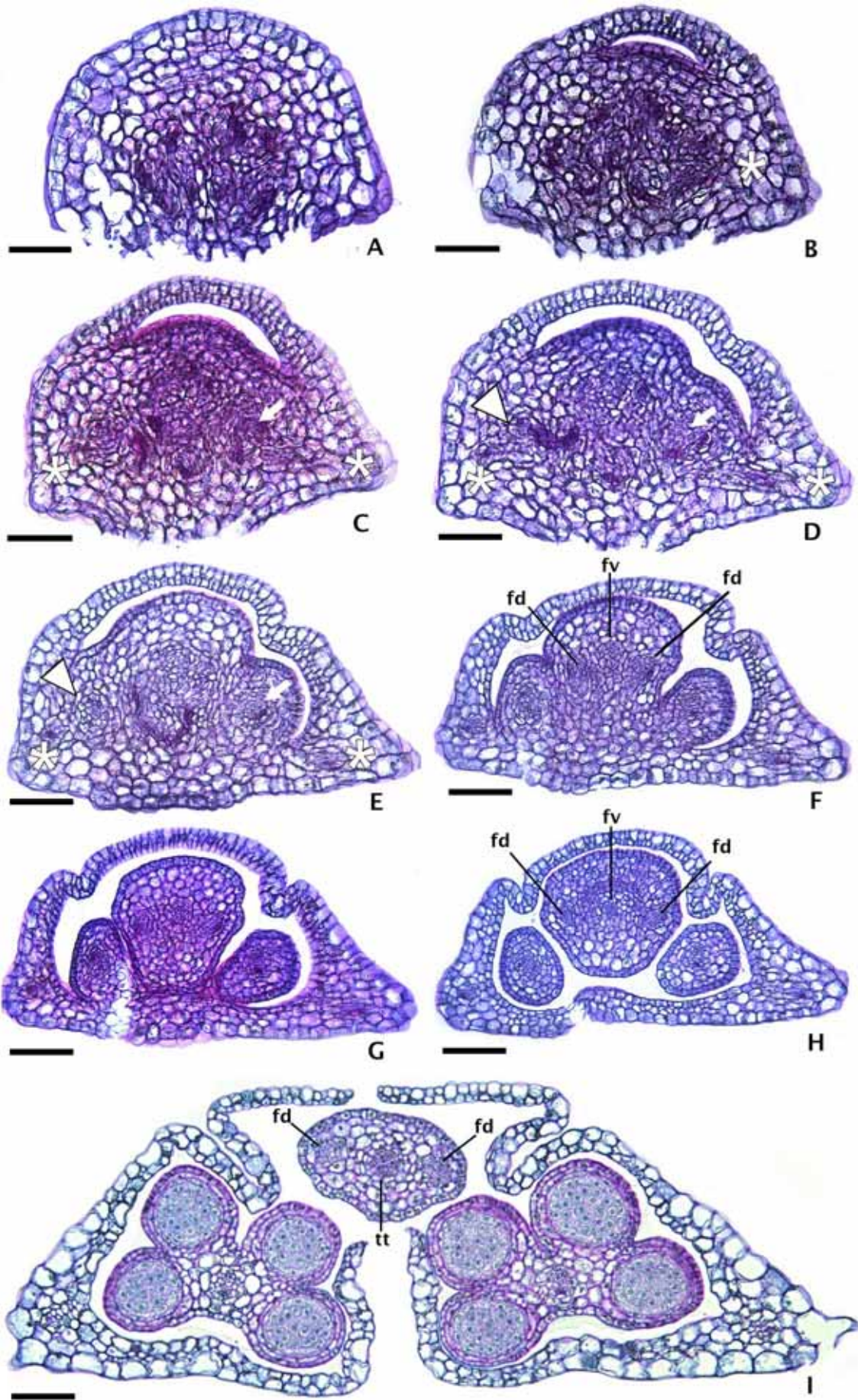


Figura 6. Secções transversais da base para o ápice da unidade reprodutiva de *Hypolytrum schraderianum*. (A) Plexo vascular do eixo da unidade reprodutiva. (B) Divergência do traço vascular da primeira bráctea floral externa (asteriscos). (C) Divergência do traço vascular da segunda bráctea floral externa (*) e do primeiro estame (seta). (D) Emissão do traço vascular do segundo estame (cabeça de seta). (E) Feixes vasculares das brácteas florais externas e dos estames diferenciados. (F) Divergência dos traços vasculares do gineceu. (G-H) Ápice da unidade reprodutiva, mostrando as brácteas florais externas envolvendo as anteras e estilete da flor pistilada. fd = Feixe dorsal do carpelo; fv = Feixe ventral do carpelo; tt = Tecido transmissor. Barras = 25 µm (A-H); 50 µm (I).



Capítulo 2

Anatomia floral de *Rhynchospora consanguinea* e considerações sobre a evolução da flor em Cyperoideae (Cyperaceae)

Mariana Maciel Monteiro, Aline Oriani e Vera Lúcia Scatena

RESUMO

- *Introdução e objetivos* Cyperoideae apresenta flores completas cuja variação morfológica é resultado de processos de redução. *Rhynchospora* apresenta espiguetas com flores hermafroditas e estaminadas, sendo as primeiras caracterizadas pelo perianto reduzido a cerdas e o estilete com a base dilatada (estilopódio), persistente no fruto. Este trabalho objetivou estudar a anatomia floral e a vascularização das espiguetas de *Rhynchospora consanguinea*, visando fornecer subsídios para entender a evolução floral em Cyperoideae, além de elucidar as características anatômicas do estilopódio, dada a importância desta estrutura na subfamília.
- *Métodos* Inflorescências em diferentes fases de desenvolvimento foram coletadas e processadas seguindo-se técnicas usuais de microscopia de luz e eletrônica de varredura.
- *Principais resultados* As espiguetas de *R. consanguinea* são compostas por uma flor hermafrodita proximal e 3-12 flores estaminadas. Na flor hermafrodita, as cerdas do perianto, desprovidas de vascularização, estão dispostas em dois verticilos, sendo as duas externas opostas aos estames adaxiais (sépalas) e as três internas alternas aos estames (pétalas). Os três estames correspondem ao verticilo externo. O ovário é bicarpelar e vascularizado pelos feixes dorsais, que ascendem até o estigma, passando pelo estilopódio. Este apresenta, nas flores em antese e nos frutos, idioblastos com paredes espessadas e idioblastos contendo compostos fenólicos. Na base do eixo da espiguetas observa-se um cilindro de complexos vasculares dos quais divergem os traços que vascularizam as brácteas e as flores. Nos receptáculos florais observam-se três complexos vasculares que irão para os estames. Na flor hermafrodita, a partir destes três complexos, divergem outros três internos a eles, que irão vascularizar os carpelos, sendo um deles vestigial, uma vez que o terceiro carpelo é suprimido.
- *Conclusões* A anatomia floral de *R. consanguinea* evidencia que sua morfologia é resultante da redução e perda de peças do perianto, estames e carpelo. Com isso, propõe-se aqui um modelo hipotético para explicar a evolução da flor no gênero e na subfamília, a partir de um ancestral com flores trímeras e pentacíclicas.

Palavras chaves: Cyperoideae, espiguetas, estilopódio, vascularização.

ABSTRACT

- *Background and Aims* Cyperoideae has complete flowers whose morphological variation resulted from reduction processes. *Rhynchospora* presents spikelets with bisexual and staminate flowers, the first with a perianth reduced to bristles and a swollen styler base (stylopodium), which is persistent in the fruit. This study investigated the floral anatomy and vascularization of *Rhynchospora consanguinea* to contribute to the understanding of floral evolution in Cyperoideae, and to elucidate the anatomical features of stylopodium, given its importance for the subfamily.
- *Methods* Inflorescences in different developmental stages were collected and processed following usual light and scanning electron microscopy techniques.
- *Key Results* The spikelet of *R. consanguinea* is composed of a proximal bisexual flower and 3-12 staminate flowers. The perianth bristles of bisexual flowers are not vascularized and are arranged in two whorls, being two external bristles opposite to the adaxial stamens (sepals) and three internal bristles alternated with the stamens (petals). Only the external whorl of stamens is present. The ovary is bicarpellate and vascularized by the dorsal bundles that extend to the stigma, passing through the stylopodium. The stylopodium presents idioblasts with thickened walls and idioblasts containing phenolic compounds in the mature flowers and fruits. At the basis of spikelet axis, it can be observed a cylinder of vascular complexes from which diverge the traces that vascularize bracts and flowers. At floral receptacles, three vascular complexes diverge to the stamens. In the bisexual flower, from these three complexes diverge other three internal ones that vascularize the carpels. One of these complexes is vestigial, since the third carpel is suppressed.
- *Conclusions* The floral anatomy of *R. consanguinea* shows that its morphology resulted from reduction and loss of perianth parts, stamens and carpel. Therefore, a hypothetical model is proposed to explain the floral evolution in the genera and subfamily, from an ancestor with trimerous, pentacyclic flowers.

Key words: Cyperoideae, spikelet, stylopodium, vascularization.

INTRODUÇÃO

Cyperaceae compreende cerca de 5000 espécies distribuídas em 104 gêneros de ocorrência cosmopolita, sendo considerada a terceira maior família em riqueza de espécies das monocotiledôneas (Bruhl, 1995; Goetghebeur, 1998). Com base em dados morfológicos e moleculares, são reconhecidas duas subfamílias: Mapanioideae e Cyperoideae (Simpson *et al.*, 2007; Muasya *et al.*, 2008), esta última caracterizada por apresentar pelo menos uma flor hermafrodita por espiguetas (Goetghebeur, 1998; Simpson *et al.*, 2007; Muasya *et al.*, 2008).

Rhynchospora Vahl encontra-se entre os gêneros mais representativos de Cyperoideae em relação à riqueza de espécies (Simpson *et al.*, 2007; Muasya *et al.*, 2008), com cerca de 250 espécies de distribuição cosmopolita (Strong, 2006). No Brasil, é o maior gênero da família com 157 espécies de ampla distribuição, ocorrendo principalmente no cerrado, em áreas de campos rupestres (Alves *et al.*, 2009, 2014). Cyperaceae apresenta cerca de 200 espécies endêmicas do país, sendo que 20% destas estão incluídas em *Rhynchospora* (Alves *et al.*, 2009, 2014).

Uma das características reprodutivas de *Rhynchospora* é a presença de inflorescências paniculadas ou capitadas, com diversas espiguetas (Eiten, 1976; Thomas, 1992; Guaglianone, 2001; Araújo *et al.*, 2003; Strong 2006). Essas inflorescências são envolvidas por brácteas involucrais, foliáceas, com a porção proximal geralmente branca e a distal verde (Araújo, 2001). A composição das espiguetas é o que distingue as espécies de *Rhynchospora* das demais Cyperaceae, contendo espiguetas compostas por apenas flores hermafroditas ou por uma flor hermafrodita proximal e flores estaminadas distais (Thomas, 1992; Guaglianone, 2001; Strong, 2006; Lucero *et al.*, 2014). Cada espiguetas é composta por flores e brácteas dispostas espiraladamente, com uma a duas brácteas proximais estéreis e as demais férteis. As flores hermafroditas apresentam perianto reduzido a cerdas, um a três estames e gineceu bicarpelar, com um único óvulo e placentação basal. O estilete pode ser bifido, pouco

dividido ou indiviso, com sua base dilatada, que é persistente no fruto do tipo aquênio (Goetghebeur, 1998; Guaglianone, 2001; Araújo *et al.*, 2003; Strong, 2006).

A base dilatada do estilete, também denominada de estilopódio (Kukkonen, 1984), rostro (Oliveira, 1980), ou simplesmente base do estilete (Araújo, 2001; Strong, 2006), apresenta variações morfológicas que são utilizadas na identificação das espécies de *Rhynchospora* (Strong, 2006) e na separação das subseções (Araújo *et al.*, 2003).

O estilopódio não ocorre somente em *Rhynchospora*, podendo ser encontrado em outros gêneros de Cyperoideae, como em *Bulbostylis* Kunth, *Fimbristylis* Vahl, *Abildgaardia* Vahl, *Eleocharis* R.Br. e *Fuirena* Rottb., com variação na forma e no tamanho em relação ao aquênio, características que são utilizadas na distinção intergenérica (Thomas, 1992; Goetghebeur, 1998; Araújo *et al.*, 2003; Vrijdaghs *et al.*, 2004; Gil & Bove, 2007; Swan & Richards, 2007; Gonzalez & López, 2010; Reutemann *et al.*, 2012). A persistência do estilopódio no fruto maduro em *Bulbostylis*, *Fuirena*, *Eleocharis* e *Rhynchospora* tem função provável na dispersão e/ou germinação das sementes (Goetghebeur, 1998; Vrijdaghs *et al.*, 2004; Gil & Bove, 2007; Swan & Richards, 2007; Strong, 2006; Gonzalez & López, 2010; Reutemann *et al.*, 2012). Estudos anatômicos do estilopódio em Cyperaceae foram desenvolvidos em *Bulbostylis* (Gonzalez & López, 2010; Reutemann *et al.*, 2012), *Fimbristylis* e *Abildgaardia* (Reutemann *et al.*, 2012) mostrando a presença de células com paredes espessadas.

Em relação à morfologia floral, Cyperoideae apresenta flores típicas de monocotiledôneas, com perianto, androceu e gineceu trímeros e ovário súpero (Blaser, 1941a,b; Goetghebeur, 1998; Vrijdaghs *et al.*, 2009; Reynders *et al.*, 2012). Acredita-se que, a partir desse padrão, processos de redução resultaram nas variações encontradas (Blaser, 1941a,b; Vrijdaghs *et al.*, 2009, 2010; Reynders *et al.*, 2012). Tais processos atuaram no

número e na morfologia das peças do perianto e também no número de estames e de carpelos (Vrijdaghs *et al.*, 2004, 2005a,b, 2006, 2009, 2010; Reynders *et al.* 2012).

Uma flor típica de Cyperoideae apresenta dois verticilos estéreis (Blaser, 1941a,b; Vrijdaghs *et al.*; 2009) e acredita-se que ao longo da evolução da subfamília tenha ocorrido redução no número e na estrutura das peças do perianto, de sépalas para cerdas vascularizadas, devido a compressão do mesofilo e persistência do feixe vascular, e em um estágio mais derivado, a perda da vascularização das cerdas (Blaser, 1941a,b). Estudos com desenvolvimento floral também levantam a hipótese de que as flores isostêmones derivaram de flores diplostêmones pela perda do verticilo interno de estames (Blaser, 1941a,b; Vrijdaghs *et al.*, 2005a,b, 2009). Além disso, outra importante redução ocorreu no número de carpelos, de tricarpelar para bicarpelar, o que pode ser evidenciado por vestígios na vascularização (Blaser, 1941a,b) e pela morfologia do gineceu (Reynders *et al.*, 2012).

Neste contexto, este trabalho objetivou estudar anatomia floral e vascularização das espiguetas de *Rhynchospora consanguinea*, visando contribuir para o entendimento da evolução floral em Cyperoideae. As características anatômicas do estilopódio foram analisadas comparativamente àquelas dos gêneros previamente estudados, dada sua importância na subfamília.

MATERIAL E MÉTODOS

Rhynchospora consanguinea ocorre nos domínios fitogeográficos brasileiros da Caatinga, Amazônia e do Cerrado (Alves *et al.*, 2014). Para este estudo, as amostras foram coletadas no Parque Nacional da Serra do Cipó (município de Santana do Riacho, estado de Minas Gerais), em áreas de campos rupestres (Cerrado).

Inflorescências em diferentes estágios de desenvolvimento foram fixadas em FAA₅₀ (Johansen, 1940) por 48 horas e conservadas em álcool etílico 70%. Material testemunho foi

depositado no Herbarium Rioclarense do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista (HRCB) (Coan *et al.* 17).

Para estudo da anatomia floral e vascularização das espiguetas, inflorescências foram desidratadas em série n-butílica para posterior infiltração e inclusão em historresina (Leica HistoResin Embedding Kit, Nussloch, Alemanha) (Feder & O'Brien, 1968). Secções transversais foram feitas em micrótomo rotativo (Leica RM 2245, Nussloch, Alemanha), com espessura variando entre 6 a 10µm, utilizando-se navalhas de aço descartáveis Leica. As secções foram coradas com ácido periódico – reativo de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien, 1968) e montadas em lâminas permanentes com Entellan (Merck, Darmstadt, Alemanha). Os resultados foram documentados com imagens obtidas com o auxílio de um capturador (Leica DFC 450, Heerbrugg, Suíça) acoplado ao microscópio (Leica DM4000B, Wetzlar, Alemanha), utilizando-se o programa de digitalização de imagens LAS (Leica Application Suíte V 4.0.0).

Para dissociação das células do estilopódio, amostras retiradas de fruto maduro foram maceradas em solução de peróxido de hidrogênio e ácido acético (Franklin, 1945) e em seguida montadas em lâminas semipermanentes com glicerina.

O estilopódio também foi analisado sob microscopia eletrônica de varredura. Para tanto, frutos em diferentes estágios de desenvolvimento foram desidratados em série etílica, submetidos à secagem em ponto crítico (Balzers CPD 030), metalizados com ouro (Bal-Tec SCD 050) e analisados em microscópio eletrônico de varredura (Hitachi TM 3000). As imagens foram capturadas utilizando-se o programa TM 3000 Application Program.

RESULTADOS

Rhynchospora consanguinea apresenta espiguetas capituliformes envolvidas por uma bráctea denominada “bráctea da espiguetas” e cada flor é envolvida por uma bráctea floral

(Fig. 1). Cada espiguetta é constituída por uma flor hermafrodita proximal e três a doze flores estaminadas distais (Fig. 1), cada uma delas com três estames. A flor estaminada proximal apresenta perianto constituído por duas cerdas. A flor hermafrodita apresenta perianto reduzido a cinco cerdas, três estames e um pistilo.

As cerdas apresentam células epidérmicas com projeções de parede (Fig. 2A) e células parenquimáticas, e são desprovidas de vascularização (Fig. 2B). Os estames apresentam filete constituído por epiderme uniestratificada, parênquima e feixe vascular reduzido (Fig. 2C) que ascende até o conectivo (Fig. 2D, E). As anteras são tetrasporangiadadas (Fig. 2D, E), com epiderme uniestratificada. Quando jovens, apresentam endotécio sem espessamento, camada mediana e tapete (Fig. 2D). Quando maduras, somente a epiderme e o endotécio persistem, este com células com espessamento de parede em espiral (Fig. 2E). Algumas células do conectivo apresentam compostos fenólicos (Fig. 2D, E). Os grãos de pólen maduros são cuneiformes (Fig. 2E).

O ovário é súpero, bicarpelar, sincárpico, unilocular e com placentação basal (Fig. 2F, G). A epiderme externa e interna do ovário é uniestratificada, com células de paredes finas (Fig. 2G), sendo as externas alongadas radialmente (Fig. 2F, G) e as internas alongadas transversalmente (Fig. 2G). O mesofilo apresenta uma a duas camadas de células parenquimáticas e é vascularizado por dois feixes carpelares dorsais (Fig. 2G), que ascendem até o estigma (Fig. 2I). O estilete, na região mediana, apresenta células epidérmicas arredondadas, com núcleo grande, e tecido parenquimático envolvendo o tecido transmissor (Fig. 2H). O estigma é simples, constituído por células epidérmicas arredondadas de paredes finas, com lúmen maior em relação às demais, contendo compostos fenólicos (Fig. 2I). O óvulo é vascularizado pelo feixe carpelar ventral (Fig. 2G).

Estilopódio

Nos botões florais, a base do estilete não é diferenciada (Fig. 3A). Sua dilatação se inicia nas flores jovens (Fig. 3B) e se estabelece nas flores em antese, assumindo forma oblonga (Fig. 3F). Após a fecundação, durante o desenvolvimento do fruto, ocorre a senescência das porções mediana e apical do estilete, permanecendo a basal que corresponde ao estilopódio (Fig. 3G). O estilopódio, no fruto maduro, é mamiliforme (Fig. 3G, H, J).

Durante o desenvolvimento, a base do estilete, em secção transversal do botão floral e flores jovens, é constituída por células epidérmicas e parenquimáticas de paredes finas (Fig. 3C, D). Nas flores em antese (Fig. 3E, F) e nos frutos (Fig. 3H, I), as células epidérmicas se alongam longitudinalmente e suas paredes periclinais externas se espessam. Células do tecido de preenchimento formam um parênquima clorofiliano subepidérmico, algumas diferenciam-se em idioblastos com paredes espessadas e outras em idioblastos contendo compostos fenólicos (Fig. 3E, F, H, I). Os idioblastos com células de paredes espessadas podem ser longos (Fig. 3M, N) ou curtos (Fig. 3L, O), com espessamento helicoidal (Fig. 3M, N) ou reticulado (Fig. 3L, M, O).

Vascularização das espiguetas

Da base para o ápice do eixo da espiguetas, em secções transversais, observa-se um cilindro de cinco complexos vasculares (Fig. 4A), a partir dos quais divergem os traços que irão vascularizar as brácteas (círculos amarelos), a flor hermafrodita (círculos vermelhos) e as flores estaminadas (círculos azuis) (Fig. 4B-F).

O primeiro a divergir é o traço vascular da bráctea da espiguetas (Fig. 4B, C) e, em posição oposta, observa-se a saída do traço que irá vascularizar a bráctea da flor hermafrodita (Fig. 4D - seta). Em seguida, ocorre a divergência do traço vascular da bráctea da flor estaminada proximal, oposto à bráctea da flor hermafrodita (Fig. 4E - cabeça de seta). A partir daí, torna-se evidente a distinção dos complexos que irão vascularizar a flor hermafrodita e as

flores estaminadas (Fig. 4E, F). Estes complexos dividem-se em dois e depois em três, tanto na flor hermafrodita (Fig. 5A, B) como nas flores estaminadas (Fig. 6A, B), apresentando-se sempre em número de três nos receptáculos florais.

Na base da flor hermafrodita, primeiramente os três complexos iniciais se unem e depois se dividem novamente (Fig. 5C-E), formando outros três complexos (cabeças de seta e asterisco) alternos e internos aos três iniciais (setas) (Fig. 5F).

Em posição oposta aos dois complexos externos adaxiais, observa-se a separação de duas cerdas externas não vascularizadas (Fig. 5G). Dos complexos vasculares externos (Fig. 5F – setas) divergem os traços estaminais (Fig. 5G-I – seta) e dos complexos vasculares internos abaxiais (Fig. 5F – cabeça de seta) divergem os dois traços carpelares dorsais (Fig. 5G-I). O complexo vascular interno adaxial (Fig. 5F – asterisco), em um nível superior, desaparece (Fig. 5G). Na Figura 5H observa-se os filetes e as cerdas internas, alternas aos estames. Os feixes carpelares dorsais se dividem para formar o feixe carpelar ventral (Fig. 5H), que irá vascularizar o óvulo (Fig. 5I).

As flores estaminadas apresentam dois complexos vasculares centrais (Fig. 6A), que originam um terceiro (Fig. 6B-C). Desses três complexos divergem três traços estaminais que irão se diferenciar nos feixes vasculares dos estames (Fig. 6D-F). Na flor estaminada proximal, no nível da separação dos filetes, observa-se a diferenciação das duas cerdas do perianto, não vascularizadas, opostas aos estames adaxiais (Fig. 6E, F).

DISCUSSÃO

As flores de *Rhynchospora consanguinea* apresentam peças florais com idioblastos contendo compostos fenólicos que estão concentrados principalmente no no estigma, que é glabro, característica que indica a zoofilia, uma vez que estes idioblastos podem atuar na atração de agentes polinizadores. Para Cyperaceae, em geral, é relatada a anemofilia (Endress,

1994; Leppik, 1995; Wragg & Johnson, 2011), entretanto, em algumas espécies de *Rhynchospora*, ocorrem estruturas que indicam a zoofilia, como espiguetas bissexuais, com flores estaminadas e pistiladas próximas entre si (Lucero *et al.*, 2014); inflorescências com brácteas involucrais de base branca (Costa & Machado, 2012); e flores pistiladas com estilete e estigma glabros com idioblastos contendo compostos fenólicos, que segundo Dobson & Bergström (2000) podem estar associadas com a volatilização de odores que são importantes na atração de agentes polinizadores.

As estruturas que desempenham papel na atração de agentes polinizadores em Poales sofreram modificações ao longo do tempo e parecem ter surgido diversas vezes na ordem (Linder & Rudall, 2005). Dentre as Poales basais (Linder & Rudall, 2005; Givnish *et al.*, 2010), como em Bromeliaceae, a presença de nectários septais é recorrente entre os gêneros e parece ter evoluído em resposta à agentes polinizadores específicos (Sajo *et al.*, 2004). Nas famílias mais intermediárias em Poales (Linder & Rudall, 2005; Givnish *et al.*, 2010), como Xyridaceae e Eriocaulaceae, observa-se a presença de apêndices nectaríferos (Rosa & Scatena, 2007; Oriani & Scatena, 2011) e nas mais derivadas (Linder & Rudall, 2005; Givnish *et al.*, 2010), como em Cyperaceae e Juncaceae (Oriani *et al.*, 2012), a atração de agentes polinizadores parece estar associada principalmente com a presença de idioblastos com compostos fenólicos.

Chama-se a atenção para a presença de flores e frutos com estilopódio, contendo idioblastos constituídos por células de paredes com espessamento helicoidal e reticulado em *Rhynchospora consanguinea*, que pode estar relacionada com a retenção de água para a germinação das sementes, corroborando o que foi descrito para *Bulbostylis* por Gonzalez & López (2010). O estilopódio não é uma estrutura exclusiva de Cyperaceae, estando presente também em Apiaceae, Lamiaceae e Asteraceae, nas quais foi descrito como nectário associado ao gineceu, auxiliando na polinização (Koul *et al.*, 1989; Harley & Pastore, 2010;

Ronse De Craene, 2010; Bello *et al.*, 2013), entretanto em Cyperaceae essa função pode ser descartada pela ausência de néctar (Vrijdaghs *et al.*, 2004, 2009; Gonzalez & López, 2010; Reutemann *et al.*, 2012). Como em algumas espécies de Cyperaceae o estilopódio não persiste no fruto, sugere-se que sua função na flor pode estar associada ao mecanismo de polinização, uma vez que contribui com a sustentação mecânica do estilete, mantendo sua posição ereta durante a antese floral, expondo-o para fora da espiguetta que é extremamente congesta.

Assim como em Cyperaceae, outras famílias de Poales também têm representantes com estruturas que auxiliam a exposição dos órgãos sexuais na antese floral, como nas flores de *Juncus* e *Luzula* (Juncaceae) em que as células da região basal das tépalas e filetes tornam-se túrgidas (Oriani *et al.*, 2012). Tanto Cyperaceae como Juncaceae estão incluídas no clado cyperídeo em Poales, ocupando posição filogenética derivada (Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2014) e ambas apresentam estruturas que se relacionam com a polinização por insetos.

Em *Rhynchospora consanguinea* as cerdas externas da flor hermafrodita e da flor estaminada proximal correspondem às sépalas. Esta hipótese é embasada pela posição que elas ocupam, oposta aos estames, e também, pela sua separação, que antecede a dos estames. Como a terminologia empregada na descrição do perianto em Cyperoideae é variada, utilizando-se termos como tépalas, glumelas, escamas (Mora-Osejo 1987; Goetghebeur, 1998; Vrijdaghs *et al.* 2005a,b; Lucero *et al.*, 2014), optou-se pelo termo sépala devido sua posição, corroborando Blaser (1941b) para outras espécies de *Rhynchospora*. As cerdas internas se diferenciam com a separação dos estames e são alternas à eles, por isso foram interpretadas como tépalas. Esta hipótese se fortalece quando se compara *Rhynchospora consanguinea* com outras Cyperoideae, que são diclamídeas (Blaser, 1941 a,b; Vrijdaghs *et al.* 2004; 2005 a,b; 2006; 2009).

Através da morfologia e anatomia da flor de *Rhynchospora consanguinea* e comparando-se os dados aqui obtidos com aqueles disponíveis na literatura (Blaser, 1941 a,b;

Vrijdaghs *et al.* 2004; 2005 *a,b*; 2006; 2009; Reynders *et al.*, 2012; Lucero *et al.*, 2014), propõe-se um modelo para explicar a evolução das flores em Cyperoideae (Fig. 7), partindo-se de uma flor ancestral hipotética, trímica e pentacíclica, assim como proposto por Blaser (1941*a,b*). Esse modelo demonstra que, ao longo da evolução, uma sépala foi perdida; que os estames fazem parte do verticilo externo; e que o gineceu bicarpelar deriva de um gineceu tricarpelar, permanecendo o vestígio vascular.

Na flor ancestral hipotética de Blaser (1941*a,b*), o perianto apresenta dois verticilos, um deles constituído por três sépalas opostas aos estames externos, e o outro constituído por três pétalas opostas aos estames internos. Em *Rhynchospora consanguinea*, as sépalas estão na mesma posição daquela descrita na flor ancestral, porém em número de duas (Fig. 7), indicando que ao longo da evolução uma sépala foi perdida. A redução no número de peças florais também foi observada por Lucero *et al.* (2014) em *Rhynchospora consanguinea*, através do desenvolvimento floral, em que uma peça externa do perianto é abortada, o que corrobora nossa hipótese. Para Cyperaceae como um todo, processos de redução parecem afetar o número e a estrutura das peças do perianto e são recorrentes na família (Blaser, 1941*a,b*; Vrijdaghs *et al.* 2005*a,b*, 2009).

Em *Rhynchospora consanguinea* os estames são opostos às sépalas, correspondendo ao verticilo externo (Fig. 7) e acredita-se que o verticilo interno foi suprimido ao longo da evolução. O mesmo foi observado em representantes de outros gêneros como *Cyperus*, *Scirpus*, *Eriophorum*, *Rhynchospora*, *Scleria* por Blaser (1941*a,b*) e também em *Ficinia*, *Isolepis*, *Fuirena* por Vrijdaghs *et al.* (2005*a,b*; 2009). Assim como em Cyperaceae, também em Thurniaceae, Juncaceae e Mayacaceae, apenas o verticilo externo de estames está presente (Dalhgren *et al.*, 1985), característica compartilhada pelo clado das cyperídeas em Poales (Bouchenak-Khelladi *et al.*, 2014), uma vez que o mais comum é a redução do verticilo

externo, como ocorre em Eriocaulaceae e Xyridaceae (Rosa & Scatena, 2003; Oriani & Scatena, 2012).

A transição da condição tricarpelar para bicarpelar é demonstrada através da vascularização de *Rhynchospora consanguinea*, que apresenta três complexos vasculares carpelares, sendo dois abaxiais e um adaxial. Dos complexos carpelares abaxiais se originam os feixes dorsais dos carpelos. No nível em que o ovário se separa, o complexo carpelar adaxial desaparece, sendo interpretado como um vestígio do terceiro carpelo. A transição de tricarpelar para bicarpelar também foi observada por Blaser (1941b) em *Rhynchospora alba*, em que o autor denomina de feixes carpelares laterais o vestígio do terceiro carpelo perdido.

Acredita-se que ao longo da evolução da flor de *Rhynchospora consanguinea* ocorreu um rearranjo dos feixes carpelares e o achatamento do gineceu, resultando em uma conformação dorsiventral achatada (Fig. 7). O mesmo ocorreu nas flores de outras Cyperoideae relatadas por Reynders *et al.* (2012), em que essa reestruturação foi explicada pela redução do terceiro carpelo.

Assim, conforme apresentado acima, a redução de peças florais e de verticilo é comum na evolução floral de Cyperaceae, bem como em outras monocotiledôneas, o que reforça a hipótese do modelo evolutivo aqui apresentado. Esse modelo explica a variação estrutural encontrada nas espiguetas de Cyperoideae, principalmente através da estrutura e vascularização floral, uma vez que os feixes vasculares são mais conservativos (Puri, 1981) e, portanto, importantes na elucidação da evolução floral.

LITERATURA CITADA

Alves M, Araújo AC, Prata AP, Vitta F, Hefler S, Trevisan R, Gil ASB, Martins S, Thomas W. 2009. Diversity of Cyperaceae in Brazil. *Rodriguésia* 60(4): 771-782.

- Alves M, Hefler SM, Trevisan R, Silva Filho PJS. 2014.** Cyperaceae. In: *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB100>>. Acesso em: 01 Ago. 2014.
- Araújo AC. 2001.** *Revisão taxonômica de Rhynchospora Vahl. sect. Pluriflorae Kük. (Cyperaceae)*. Tese de doutorado, Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Araújo AC, Longhi-Wagner HM, Thomas WW. 2003.** New unicapitate species of *Rhynchospora* (Cyperaceae) from South America. *Brittonia* **55(1)**: 30-36.
- Bello MA, Álvarez I, Torices R, Fuertes-Aguilar. 2013.** Floral development and evolution of capitulum structure in *Anacyclus* (Anthemidae, Asteraceae). *Annals of Botany* **112**: 1597-1612.
- Blaser HW. 1941a.** Studies in the morphology of the Cyperaceae I. Morphology of the flowers. Scirpoid genera. *American Journal of Botany* **28**: 542-551.
- Blaser HW. 1941b.** Studies in the morphology of the Cyperaceae I. Morphology of flowers. Rhynchosporoid genera. *American Journal of Botany* **28**: 832-838.
- Bouchenak-Khelladi Y, Muasya AM, Linder HP. 2014.** A revised evolutionary history of Poales: origins and diversification. *Botanical Journal of the Linnean Society* **175**: 4-16.
- Bruhl JJ. 1995.** Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the Cyperaceae. *Australian Systematic Botany* **8**: 125-305.
- Costa ACG, Machado IC. 2012.** Flowering dynamics and pollination system of the sedge *Rhynchospora ciliata* (Vahl) Kükenth (Cyperaceae): does ambophily enhance its reproductive success? *Plant Biology* **14**: 881-887.
- Dahlgren R, Clifford H, Yeo P. 1985.** *The families of the monocotyledons: evolution and taxonomy*. Berlin: Springer-Verlag.

- Dobson HEM, Bergström G. 2000.** The ecology and evolution of pollen odors. *Plant Systematic and Evolution* **222**: 63–87.
- Eiten LT. 1976.** Inflorescence units in the Cyperaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **63(1)**: 81-112.
- Endress PK. 1994.** *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Feder N, O'Brien TP. 1968.** Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* **55(1)**: 123-42.
- Franklin GL. 1945.** Preparation of thin sections of synthetic resins and wood-resin composites, and a new macerating method for wood. *Nature*, **51(1)**: 24-39.
- Gil ASB, Bove CP. 2007.** *Eleocharis* R.Br. (Cyperaceae) no Estado do Rio de Janeiro, Brasil. *Biota Neotropica* **7(1)**: 2-31.
- Givnish TJ, Ames M, McNeal JR, McKain MR, Steele PR, dePamphilis CW, Graham SW, Pires JC, Stevenson DW, Zomlefer WB, Briggs BG, Duvall MR, Moore MJ, Heaney JM, Soltis DE, Soltis PS, Thiele K, Leebens-Mack JH. 2010.** Assembling the tree of the monocotyledons: Plastome sequence phylogeny and evolution of Poales. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **97**: 584-616.
- Goetghebeur P. 1998.** Cyperaceae. In: Kubitzki K. ed. *The Families and Genera of Vascular Plants*, Vol. 4. Berlin: Springer, 141-190.
- Gonzalez AM, López MG. 2010.** Development and morphology of the gynoeceum and nutlet in two South-American *Bulbostylis* (Cyperaceae) species. *Flora* **205**: 211-220.
- Guaglianone ER. 2001.** Contribución al estudio del género *Rhynchospora* (Cyperaceae) V. sección *Longirostres* em América Austral. *Darwiniana* **39(3-4)**: 287-342.
- Harley RM, Pastore JFB. 2010.** *Hyptis kramerioides* (Lamiaceae), a new species from central Brazil with notes on subsect. *Passerinae*. *Kew Bulletin* **65**: 59-63.

- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. MacGraw-Hill Book Co, New York.
- Koul AK, Hamal IA, Gupta SK. 1989.** Pollination mechanism in *Coriandrum sativum* Linn. (Apiaceae). *Proceedings of the Indian Academy of Sciences (Plant Science)* **99(5)**: 509-515.
- Kukkonen I. 1984.** On the inflorescence structure in the family Cyperaceae. *Annales Botanici Fennici* **21(4)**: 257-264.
- Leppik, EE. 1995.** *Dichromena ciliata*, a noteworthy entomophilous plant among Cyperaceae. *American Journal of Botany* **42(5)**: 455-458.
- Linder HP, Rudall PJ. 2005.** Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **36**: 107-124.
- Lucero LE, Vegetti AC, Reinheimer R. 2014.** Evolution and development of the spikelet and flower of *Rhynchospora* (Cyperaceae). *International Journal of Plant Sciences* **175(2)**: 186-201.
- Mora-Osejo LE. 1987.** Consideraciones sobre la naturaleza morfologica de las flores de algunes generous de las Cyperaceae. *Revista de La Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **16**: 23-35.
- Muasya AM, Simpson DA, Verboom GA, Goetghebeur P, Naczi RFC, Chase MW, Smets E. 2008.** Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: current progress and future prospects. *Botanical Review* **75**: 52-66.
- Oriani A, Scatena VL. 2011.** Reproductive biology of *Abolboda pulchella* and *A. poarchon* (Xyridaceae: Poales). *Annals of Botany* **107**: 611-619.
- Oriani A, Scatena VL. 2012.** Floral anatomy of xyrids (Poales): contributions to their reproductive biology, taxonomy, and phylogeny. *International Journal of Plant Science* **173(7)**: 767-779.

- Oriani A, Stützel T, Scatena VL. 2012.** Contributions to the floral anatomy of Juncaceae (Poales – Monocotyledons). *Flora* **207**: 334-340.
- Oliveira EC. 1980.** Cyperaceae Juss. Morfologia dos aquênios de gêneros ocorrentes no Brasil. *Rodriguésia* **55**: 327-405.
- Puri V. 1951.** The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *Botanical Review* **17**: 471-553.
- Reutemman AG, Vegetti AC, Pozner R. 2012.** Structure and development of the style base in *Abildgaardia*, *Bulbostylis* and *Fimbristylis* (Cyperaceae, Cyperoideae, Abildgaardia). *Flora* **207**: 223-236.
- Reynders M, Vrijdaghs A, Larridon I, Huygh W, Leroux O, Muasya AM, Goetghebeur P. 2012.** Gynoecial anatomy and development in Cyperoideae (Cyperaceae, Poales): congenital fusion of carpels facilitates evolutionary modifications in pistil structure. *Plant Ecology and Evolution* **145** (1): 96-125.
- Ronse De Craene LP. 2010.** *Floral diagrams: an aid to understanding flower morphology and evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Rosa MM, Scatena VL. 2003.** Floral anatomy of *Eriocaulon elichrysoides* and *Syngonanthus caulescens*. *Flora* **198**: 188-199.
- Rosa MM, Scatena VL. 2007.** Floral anatomy of Paepalanthoideae (Eriocaulaceae, Poales) and their nectariferous structures. *Annals of Botany* **99**: 131-139.
- Sajo MG, Rudall PJ, Prychid CJ. 2004.** Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectarines in commelinid monocots. *Plant Systematics and Evolution* **247**: 215-231.
- Simpson DA, Muasya AM, Alves M, Bruhl JJ, Dhooge S, Chase MW, Furness CA, Ghamkhar K, Goetghebeur P, Hodkinson TR, Marchant AD, Nieuborg R, Reznicek AA, Roalson EH, Smets E, Starr JR, Thomas WW, Wilson KL, Zhang X. 2007.**

- Phylogeny of Cyperaceae based on DNA sequence data: a new *rbcL* analysis. *Aliso* **23**: 72-83.
- Strong MT. 2006.** Taxonomy and distribution of *Rhynchospora* (Cyperaceae) in the Guianas, South America. *Contribution from the United States National Herbarium* **53**: 1-225.
- Swan GA, Richards AJ. 2007.** The *Eleocharis mamillata* H. Lindb. fil. aggregate (Cyperaceae) in the British Isles. *Watsonia* **26**: 317-325.
- Thomas WW. 1992.** A Synopsis of *Rhynchospora* (Cyperaceae) in Mesoamerica. *Brittonia* **44(1)**: 14-44.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Muasya AM, Smets E, Caris P. 2004.** The nature of the perianth in *Fuirena* (Cyperaceae). *South African Journal of Botany* **70**: 587-594.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Muasya AM, Caris P, Smets E. 2005a.** Floral ontogeny in *Ficinia* and *Isolepis* (Cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. *Annals of Botany* **96**: 1247-1264.
- Vrijdaghs AC, Caris P, Goetghebeur P, Smets E. 2005b.** Floral ontogeny in *Scirpus*, *Eriophorum* and *Dulichium* (Cyperaceae), with special reference to the perianth. *Annals of Botany* **95**: 1199-1209.
- Vrijdaghs A, Goetghebeur P, Smets E, Muasya AM. 2006.** The floral scales in *Hellmunthia* (Cyperaceae, Cyperoideae) and *Paramapania* (Cyperaceae, Mapanioideae): an ontogenetic study. *Annals of Botany* **98**: 619-630.
- Vrijdaghs A, Muasya AM, Goetghebeur P, Caris P, Nagels A, Smets E. 2009.** A floral ontogenetic approach to homology questions within the Cyperoideae (Cyperaceae). *Botanical Review* **75**: 30-51.
- Vrijdaghs A, Reynders M, Larridon I, Muasya AM, Smets E, Goetghebeur P. 2010.** Spikelet structure and development in Cyperoideae, Cyperaceae: a monopodial general model based on ontogenetic evidence. *Annals of Botany* **105**: 555-571.

Wragg PD, Johnson SD. 2011. Transition from wind pollination to insect pollination in sedges: experimental evidence and functional traits. *New Phytologist* **191**: 1128-140.

ILUSTRAÇÕES

Figuras 1. Representação esquemática da espiguetta de *Rhynchospora consanguinea*. bf = Bráctea floral; bspg= Bráctea da espiguetta; spg= Espiguetta.

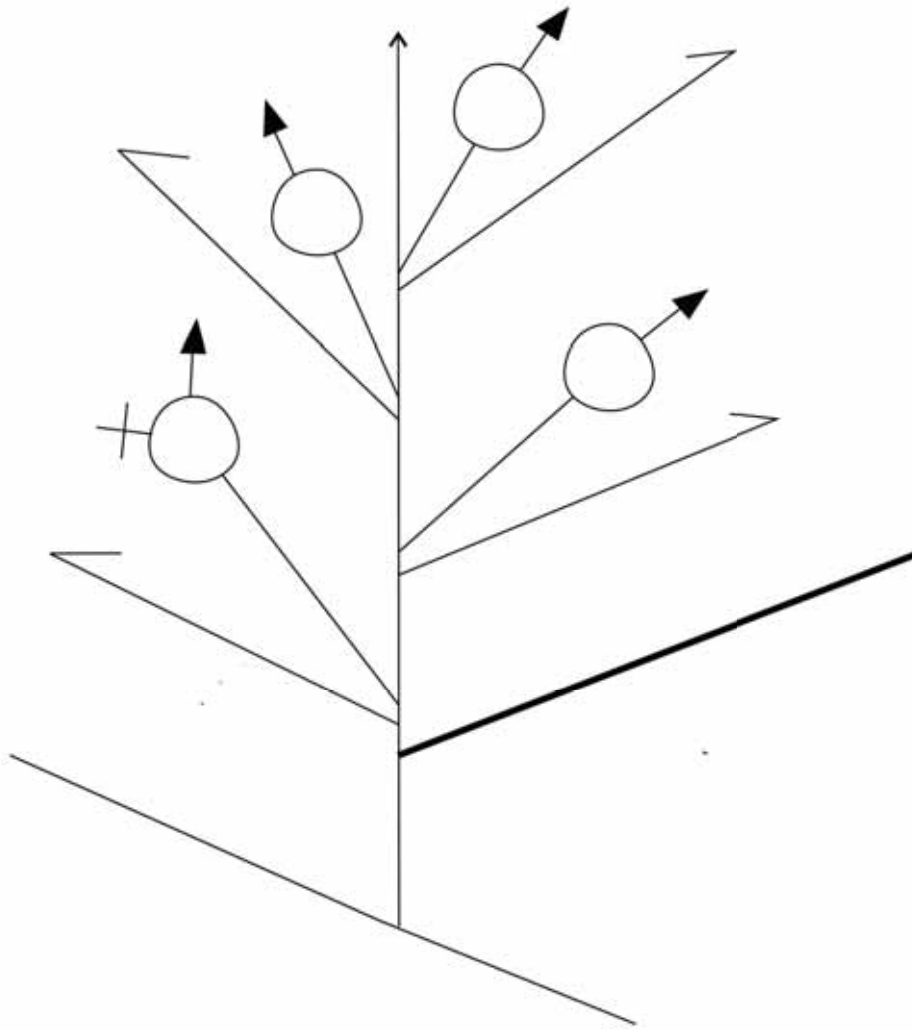


Figura 2. Anatomia floral de *Rhynchospora consanguinea*. (A) Secção longitudinal (SL) da cerda do perianto da flor hermafrodita. (B) Secção transversal (ST) da cerda do perianto da flor hermafrodita. (C) ST do filete. (D) ST da antera jovem. (E) ST da antera madura. (F) SL do ovário. (G) ST do ovário. (H) ST do estilete. (I) ST do estigma. cm= Camada mediana; e= Epiderme; en= Endotécio; est= Estilopódio; t= Tapete; fd= Feixe dorsal do carpelo; fv= Feixe ventral do carpelo, tt= Tecido transmissor. Barras= 50 μ m (F); 25 μ m (A-E, G-I).

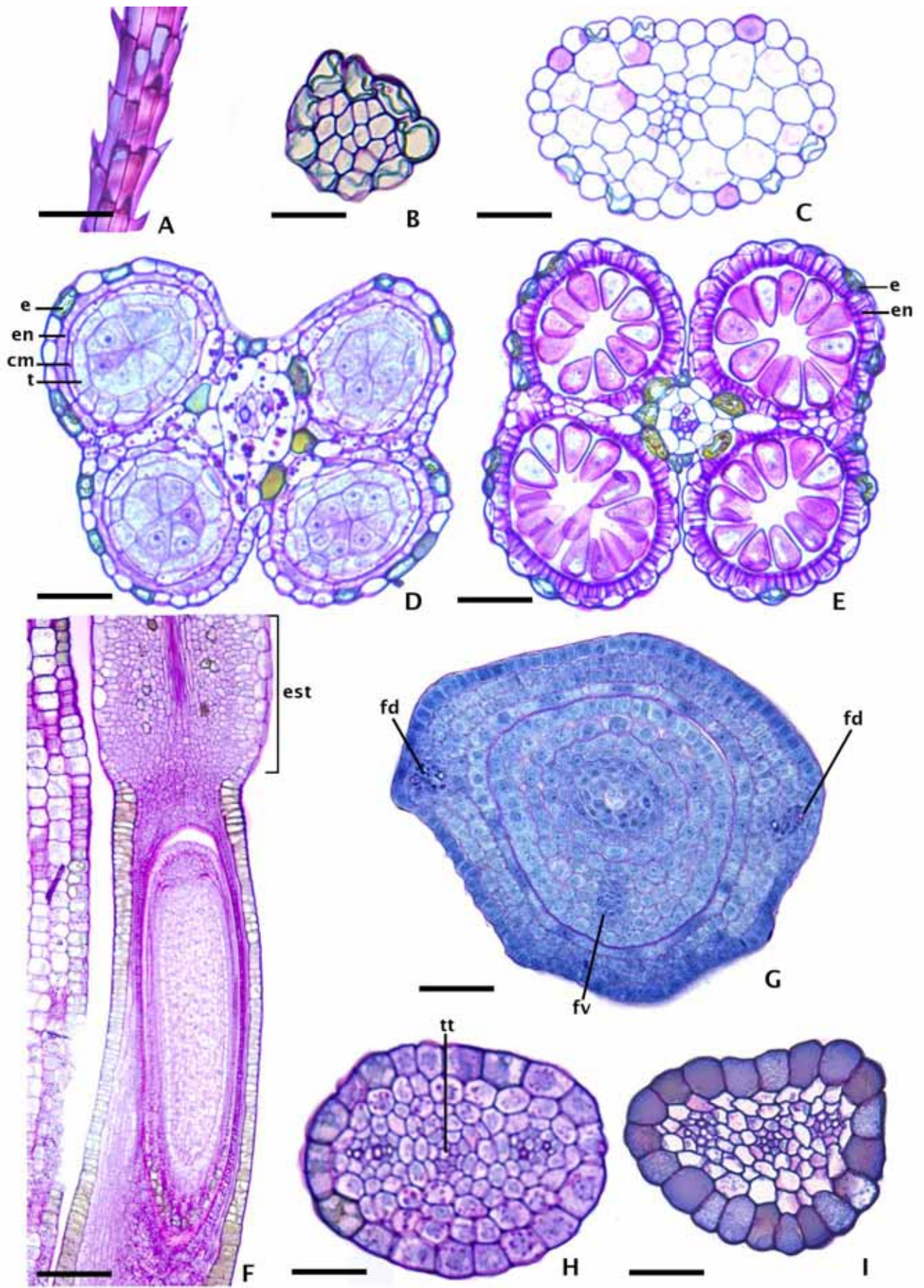


Figura 3. Anatomia e micromorfologia do estilopódio de *Rhynchospora consanguinea*. (A-B) Secção longitudinal (SL) da base do estilete no botão floral (A) e na flor jovem (B). (C-E) Secção transversal (ST) da base do estilete no botão floral (C), na flor jovem (D) e na flor em antese (E). (F) SL do estilopódio na flor em antese. (G) MEV do fruto maduro. (H) SL do estilopódio no fruto maduro. (I) ST do estilopódio no fruto maduro. (J) MEV mostrando detalhe do estilopódio no fruto maduro. (L-M) MEV mostrando detalhe das células do tecido de preenchimento do estilopódio, evidenciando o espessamento secundário de parede. (N-O) Células do tecido de preenchimento do estilopódio dissociadas, mostrando a variação na forma e no tipo de espessamento de parede secundário. fd= Feixe dorsal do carpelo; tt= Tecido transmissor. Barras= 0,25mm (G); 50 μ m (A; B; F; H); 49,8 μ m (J); 25 μ m (C-E; I); 10 μ m (N; O); 4,1 μ m (L; M).

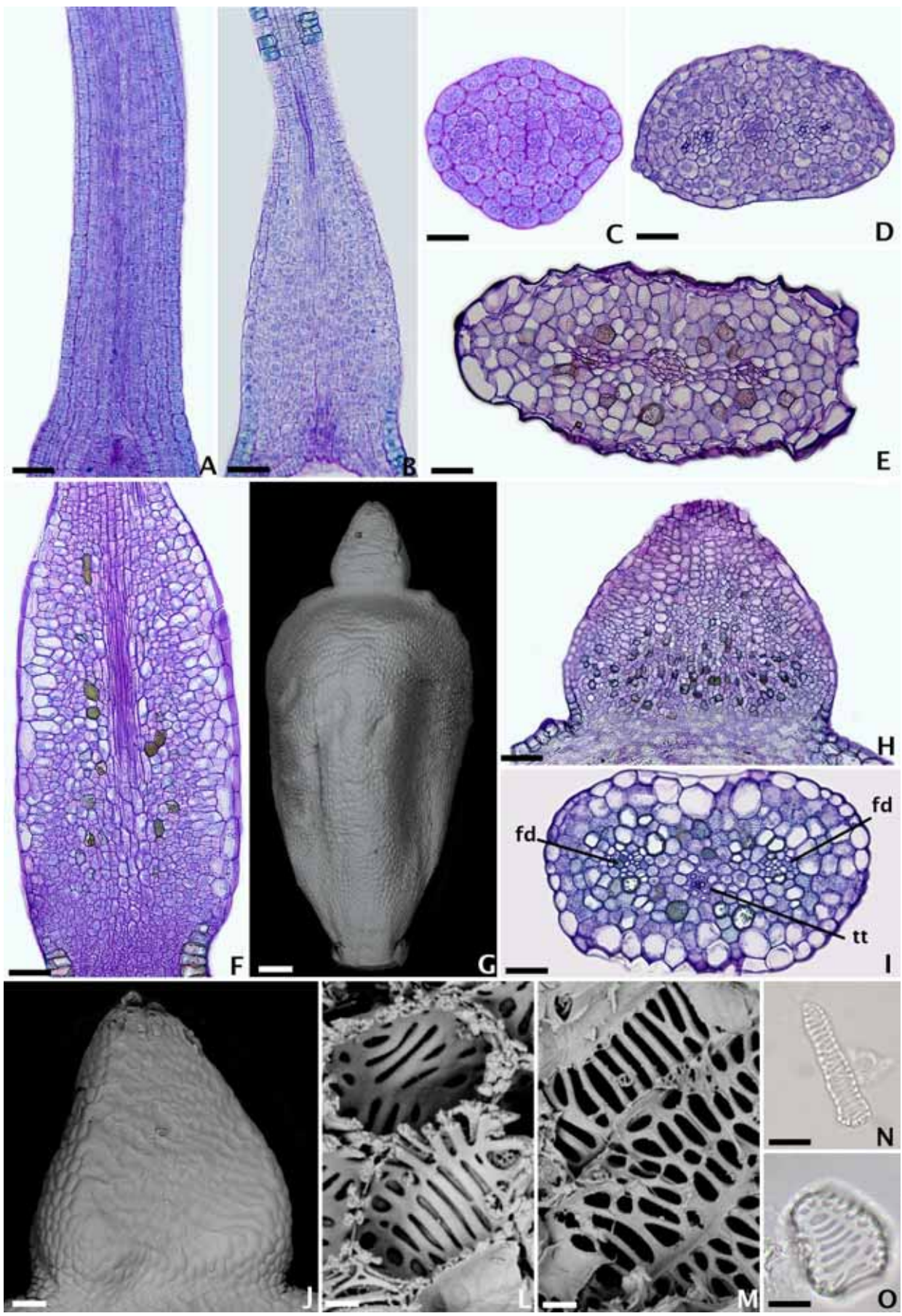


Figura 4. Secções transversais da base para o ápice do eixo da espiguetta de *Rhynchospora consanguinea*, mostrando a organização dos complexos que irão vascularizar as brácteas (círculo amarelo), a flor hermafrodita (círculo vermelho) e as flores estaminadas (círculo azul). (A) Base do eixo da espiguetta. (B-C) Divergência do traço vascular da bráctea da espiguetta. (D-G) Divergência do traço vascular da bráctea da flor hermafrodita. (E-F) Divergência do traço vascular da bráctea da flor estaminada proximal e distinção dos complexos que irão vascularizar a flor hermafrodita e as flores estaminadas da espiguetta. Barras = 50µm (A-F).

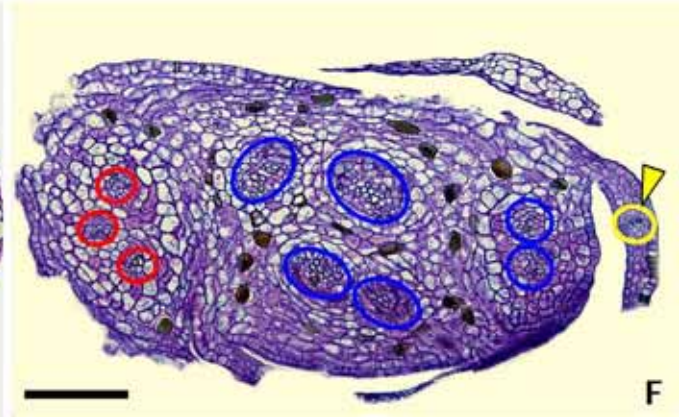
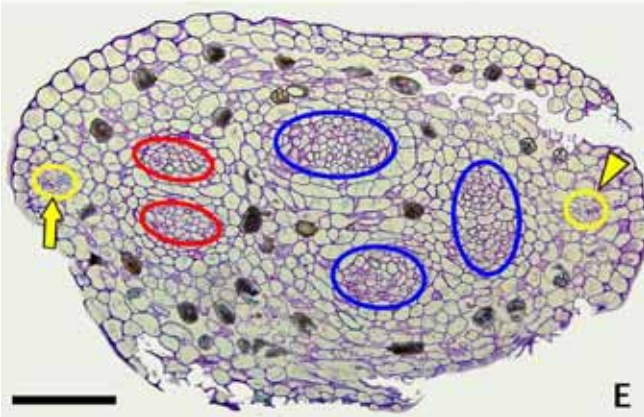
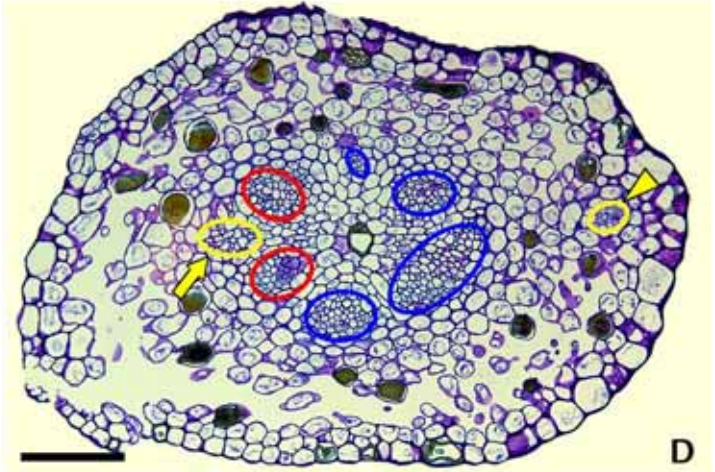
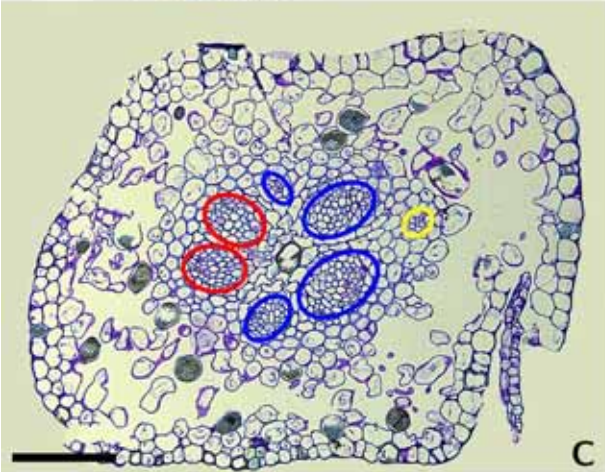
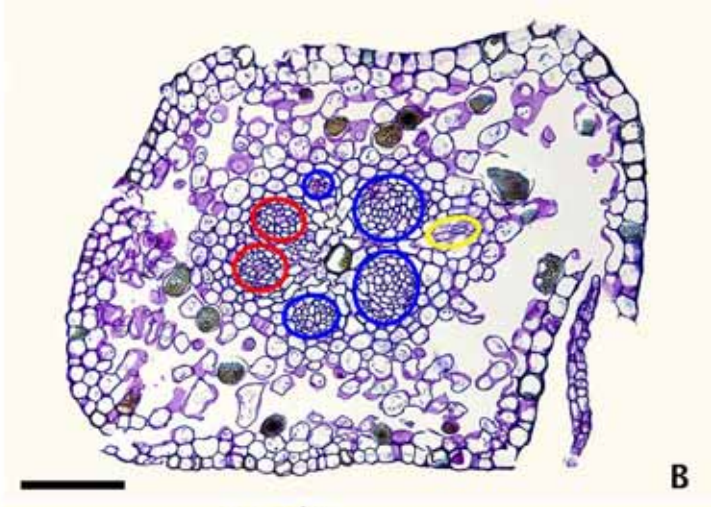
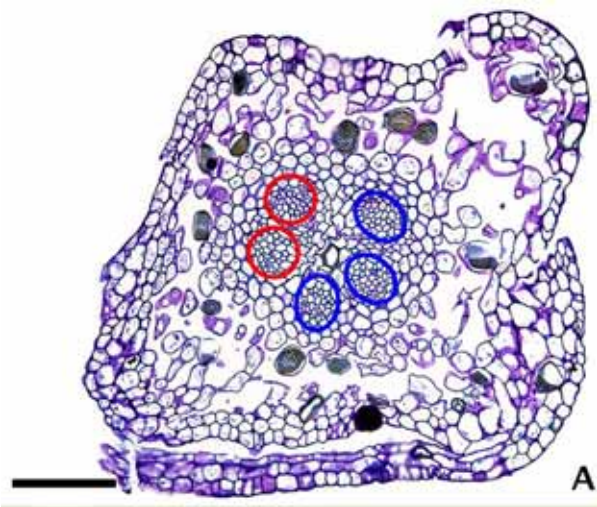


Figura 5. Secções transversais da base para o ápice da flor hermafrodita de *Rhynchospora consanguinea*. (A-C) Formação dos três complexos vasculares iniciais a partir de dois complexos que vascularizam a flor hermafrodita. (D-F) Expansão dos três complexos vasculares e divergência de três novos complexos vasculares internos. (F) Receptáculo floral com três complexos externos (seta) que vascularizarão os estames e três complexos internos, dois abaxiais que vascularizarão os carpelos (cabeça de seta), e um adaxial que desaparece em níveis seguintes (asterisco). (G) Separação das duas cerdas externas, início da separação das três cerdas internas, divergência dos traços estaminais e dos traços carpelares dorsais. (H) Distinção dos filetes, dos feixes carpelares dorsais, do feixe carpelar ventral e separação das três cerdas internas. (I) Feixes carpelares dorsais e ventral diferenciados. cex= Cerda externa; cint= Cerda interna; fd= Feixe dorsal do carpelo; fv= Feixe ventral do carpelo; tfd= Traço do feixe dorsal do carpelo. Barras= 50µm (A-I).

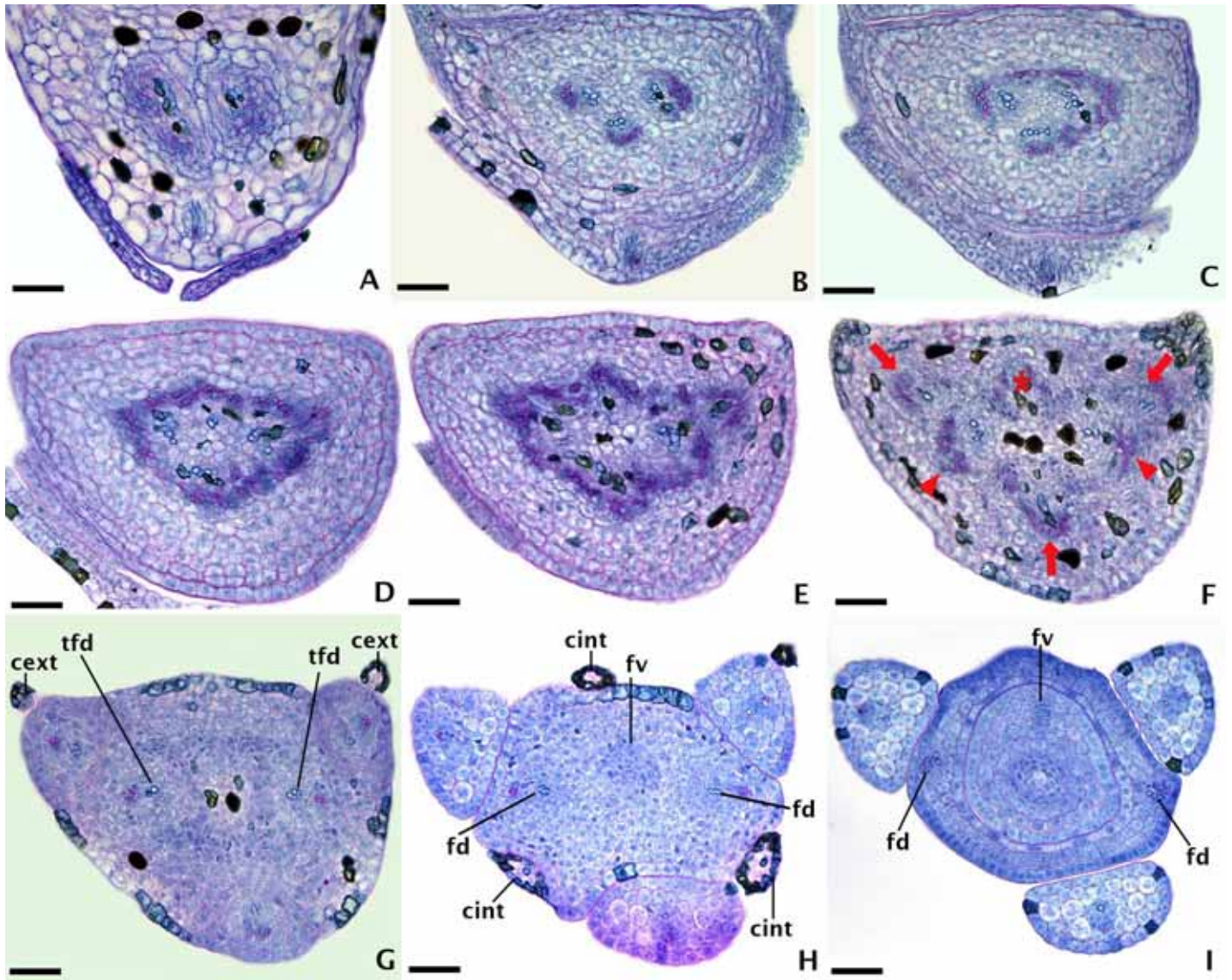


Figura 6. Secções transversais da base para o ápice da flor estaminada de *Rhynchospora consanguinea*. (A-D) Divisão dos dois complexos vasculares, formando três complexos que irão vascularizar os estames. (E-F) Separação do perianto, presente apenas na flor estaminada proximal, e dos filetes, cada um vascularizado por um único feixe vascular. c= Cerdas do perianto. Barras= 25µm (A-F).

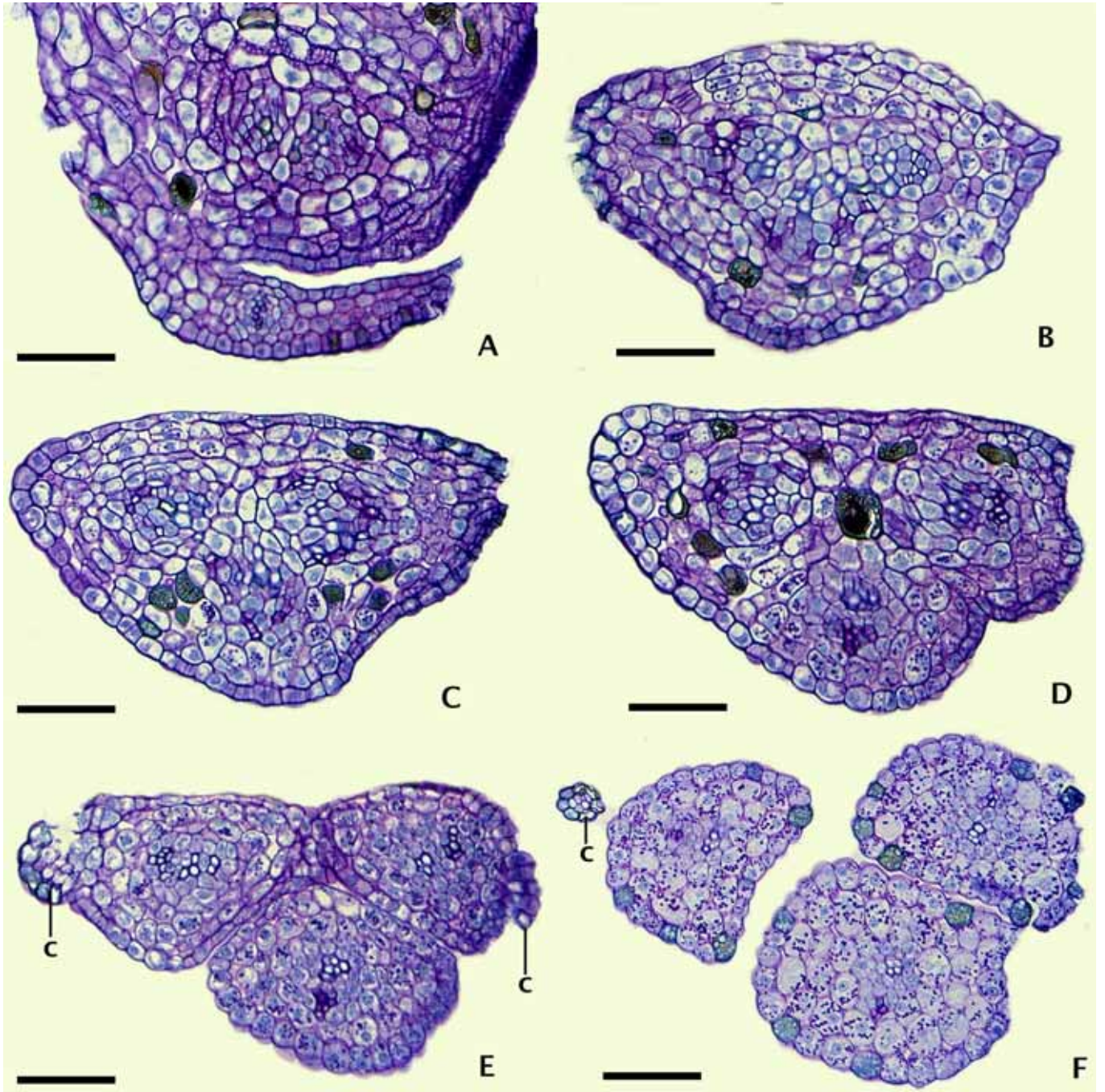
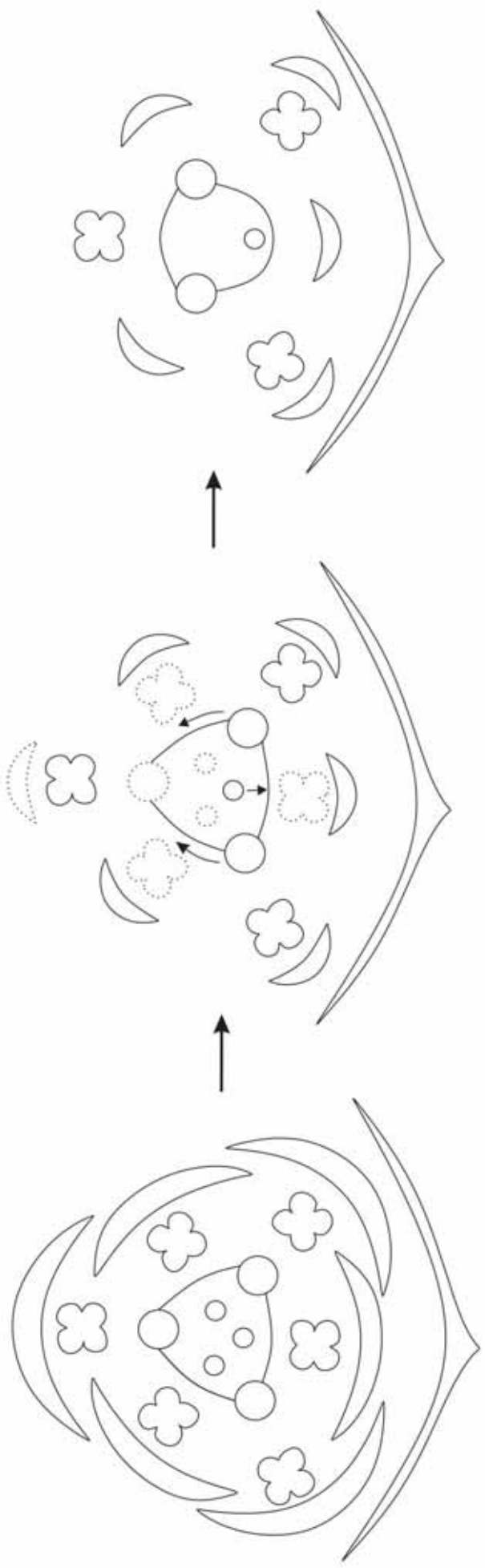


Figura 7. Diagramas florais mostrando os processos de redução das estruturas na flor hermafrodita de *Rhynchospora consanguinea*.



5. CONSIDERAÇÕES FINAIS

- Este é o primeiro trabalho de Cyperaceae a abordar a vascularização juntamente com o desenvolvimento floral para discutir a estrutura das unidades reprodutivas de Mapanioideae. Apesar de já haver estudos de desenvolvimento das unidades reprodutivas de espécies de Mapanioideae, os resultados aqui obtidos, em uma abordagem comparativa e considerando também a anatomia, deixam claro que essas unidades são inflorescências reduzidas.

- Destaca-se que o tecido vascular do eixo reprodutivo de *Mapania pycnostachya* e *Hypolytrum schraderianum* forma um único plexo, comum nas inflorescências, diferentemente do que ocorre nas flores verdadeiras, que apresentam um conjunto de complexos vasculares no receptáculo, o que foi demonstrado pela análise da vascularização.

- Observou-se também, através de análise comparativa, que a inflorescência de Mapanioideae é um racemo aberto, devido à presença de brácteas na flor pistilada de *M. pycnostachya*, bem como em outras espécies de *Mapania* e de outros gêneros da subfamília. Acredita-se que ocorreu deslocamento da flor pistilada lateral para o centro, a qual passou a assumir posição terminal. Tal interpretação confronta dados da literatura que descrevem a flor pistilada como ocupando a posição terminal e interpretam a inflorescência como um racemo fechado.

- Com relação ao estilopódio, no fruto de *Bulbostylis* (Cyperoideae) tal estrutura participa na germinação das sementes, segundo dados da literatura. Os resultados aqui apresentados para *Rhynchospora consanguinea* (Cyperoideae) também mostram que, nas flores, ele apresenta idioblastos com células de paredes espessadas, podendo atuar

na sustentação mecânica do estilete e auxiliando na polinização. Estudos de biologia reprodutiva são necessários para confirmar tal função.

- Através da anatomia floral, principalmente da vascularização, propõe-se um modelo evolutivo hipotético, que evidencia as reduções ocorridas nas flores de Cyperoideae ao longo da evolução da subfamília. Ressalta-se que estudos futuros com espécies que apresentam diferentes estruturas de espiguetas poderão comprovar essa hipótese.