

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 04/03/2018.

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

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

ARTHUR DE LIMA SILVA

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

ARTHUR DE LIMA SILVA

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

Orientadora: Profa. Dra. Alessandra Ike Coan

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

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

Rio Claro

2016

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

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

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

Agradecimentos

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

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

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

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

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

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

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

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

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

Muito Obrigado!

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

- William Blake

Resumo

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

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

Abstract

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

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

SUMÁRIO

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

1. INTRODUÇÃO

1.1. Eriocaulaceae

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

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

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

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

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

1.2. Filogenia, anatomia e ontogenia

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

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

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

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

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

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

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

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

1.3. O gênero *Paepalanthus*

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

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

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

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

1.4 Merisma floral

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

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

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

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

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

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

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

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

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

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

REFERÊNCIAS

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

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

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

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

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