

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Juca Abramo Barrera San Martin

**ONTOGENIA FLORAL DO GÊNERO *ELEOCHARIS* R. BR.
(CYPERACEAE)**

Porto Alegre – RS

2014

Juca Abramo Barrera San Martin

**ONTOGENIA FLORAL DO GÊNERO *ELEOCHARIS* R. BR.
(CYPERACEAE)**

Tese apresentada ao Programa de Pós- Graduação em Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para a obtenção do Título de Doutor em Botânica.

Orientador: Prof. Dr. Jorge Ernesto de Araújo Mariath

Porto Alegre

2014

RESUMO	01
CAPÍTULO I	03
Referencial teórico	03
1. Introdução	04
1.1 Família Cyperaceae	04
1.2 Estrutura da sinflorescência de Cyperaceae	06
1.3 O gênero <i>Eleocharis</i>	14
2. objetivos	18
3. Referências bibliográficas	19
CAPÍTULO II	25
Aspectos morfológicos do desenvolvimento floral do gênero <i>Eleocharis</i> R. Br. (Cyperaceae)	25
1. Introdução	26
2. Materiais e métodos	28
2.1 – Coleta e cultivo de material botânico	28
2.2 – Microscopia de campo claro	28
2.3 – Microscopia Eletrônica de Varredura	29
3. Resultados	29
3.1 Ontogenia floral de <i>Eleocharis montana</i>	29
3.2 Ontogenia floral de <i>Eleocharis filiculmis</i>	31
3.3 Ontogenia floral de <i>Eleocharis geniculata</i>	32
3.4-Ontogenia floral de <i>Eleocharis acutangula</i> e <i>Eleocharis kleinii</i>	33
3.5-Ontogenia floral de <i>Eleocharis bonariensis</i>	35
4. Discussão	35
5. Referências bibliográficas	39
6. Apêndices	43
CAPÍTULO III	57
Aspectos evolutivo da ontogenia floral de <i>Eleocharis</i> R. Br. (Cyperaceae)	57
1. Introdução	58
2. Materiais e métodos	59
2.1 – Coleta e cultivo de material botânico	59
2.2 – Microscopia Eletrônica de Varredura	60
3. Resultados	60
4. Discussão	64
5. Referências bibliográficas	68
6. Apêndices	71
CAPÍTULO IV	79
Ontogenia da espiguetta prolífera em <i>Eleocharis viridans</i> Kük. ex Osten. (Cyperaceae)	79
1. Introdução	80
2. Materiais e métodos	83
2.1 Material vegetal	83
2.2 Registro macrofotográfico	84
2.3 Microscopia de campo claro	84
2.4 Microscopia eletrônica de varredura	84

3. Resultados	85
4. Discussão	88
5. Referências bibliográficas	93
6. Apêndices	99
CAPÍTULO V	112
Considerações finais	112

RESUMO

Eleocharis, pertencente a família Cyperaceae, é inserido na tribo Eleocharideae, da subfamília Cyperoideae. O gênero apresenta ampla distribuição geográfica e é caracterizado por apresentar inflorescência reduzida a uma única espiguetta no ápice do colmo, sem brácteas involucrais e folhas reduzidas à bainha. A reprodução assexuada por propagação vegetativa, como por exemplo a pseudoviviparidade, é amplamente encontrada no gênero. A expressiva redução dos caracteres morfológicos dificulta o estabelecimento de uma classificação infragenérica que reflita a história evolutiva do gênero. Atualmente, o gênero está subdividido e quatro subgêneros: *Eleocharis*, *Limnochloa*, *Scirpidium* e *Zinserlingia*. O presente trabalho tem como finalidade ampliar o conhecimento da ontogenia floral dentro da família Cyperaceae; compreender as relações de homologias da inflorescência e da flor no gênero *Eleocharis*; comparar os padrões de desenvolvimento floral entre representantes de três subgêneros; e descrever a ontogenia da estrutura envolvida na pseudoviviparidade, denominada espiguetta prolífera. Exemplares de 15 espécies do gênero foram analisadas em microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura. As inflorescências de *Eleocharis* são reduzidas a única espiguetta e se desenvolvem na axila de uma bráctea, com dimensões reduzidas, proximal ao colmo. Ao longo do eixo da ráquila as flores se desenvolvem, em um arranjo helicoidal, na axila de brácteas florais. O padrão de desenvolvimento das flores é semelhante ao descrito para outras espécie da subfamília Cyperoideae. Porém, são encontradas variações no que diz respeito a disposição dos primórdios florais ao logo da espiguetta; no número, padrão de desenvolvimento e micromorfologia dos estames; número de ramos do estigma; organização das peças periântica; e, "timing" de desenvolvimento dos verticilos. Entre as espécies pertencentes aos subgêneros *Limnochloa* e *Scirpidium*, poucas variações no padrão de desenvolvimento da flor foram encontradas, o que contribui para o estabelecimento desses subgêneros como grupos monofiléticos dentro do gênero *Eleocharis*. Por outro lado, diferenças significativas são encontradas entre espécies do subgênero *Eleocharis*, indicando um processo de especiação ativa entre alguns grupos de espécies do gênero *Eleocharis*. Em relação a pseudoviviparidade, nossos resultados demonstraram que a espiguetta prolífera se desenvolve a partir de um meristema localizado na axila da bráctea proximal. Cada

espiguetas prolíferas são formadas por unidades simpodiais constituídas por um perfilo adossado, uma bainha externa, uma interna e um colmo, que na região terminal desenvolve o primórdio de uma espiguetas florífera, que pode ser abortado, e na axila da bráctea proximal ocorre desenvolvimento de uma nova espiguetas prolífera. A partir do segundo entrenó de cada unidade simpodial se desenvolve um primórdio de raiz e no entrenó seguinte, um meristema intercalar, que promove o crescimento do colmo e a repetição do padrão de crescimento da planta por pseudoviviparidade. Nossos resultados indicam que a pseudoviviparidade pode coexistir com a reprodução sexuada, como uma estratégia de reprodução alternativa que permite a rápida propagação das populações.

Palavras-chave: Cyperaceae, *Eleocharis*, pseudoviviparidade, biologia do desenvolvimento,

CAPÍTULO I

Referencial teórico

1- Introdução

1.1 Família Cyperaceae

Cyperaceae Juss. é a segunda maior família, em número de espécies, da Ordem Poales e a terceira maior família de monocotiledôneas. São cerca de 5.000 espécies organizadas em 104 gêneros com distribuição cosmopolita (GOETGHEBEUR, 1998; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). Em levantamento feito por ALVES et al. (2009), no Brasil a família é representada por 678 espécies distribuídas em 42 gêneros.

BRUHL (1995), utilizando 374 caracteres comuns a todos os gêneros, dividiu a família em duas subfamílias e 12 tribos: Cyperoideae com 4 tribos e Caricoideae com 8 tribos. GOETGHEBEUR (1998) utilizando as mesmas características morfológicas interpretou de maneira diferente as homologias e dividiu a família em quatro subfamílias com quinze tribos. A principal fonte de discordância entre os dois trabalhos está relacionada às interpretações das características florais e em relação ao tipo de embrião nos diferentes grupos.

Atualmente, baseado em estudo da filogenia molecular da família utilizando marcadores plastidiais como o gene *rbcL*, o intron *trnL* e o espaçador *trnL-F* a família é dividida em duas subfamílias: Cyperoideae e Mapanoideae (MUASYA et al., 2009a). Dados palinológicos levantados em 30 espécies de 27 gêneros também corroboram a divisão em duas subfamílias. Os grãos de pólen das espécies da subfamília Mapanoideae apresentam formato esférico, enquanto na subfamília Cyperoideae apresentam formato triangular ou piriforme (SAN MARTIN et al., 2013; VAN WICHELEN et al., 1999). Também a reinterpretação da morfologia e a ontogenia floral da família suporta a divisão atual (VRIJDAGHS et al., 2010).

As espécies da família apresentam hábito herbáceo, são anuais ou perenes, e podem ser cespitosas, rizomatozas ou estoloníferas. As raízes são em geral fibrosas e principalmente adventícias. Os caules denominados colmos, são geralmente triangulares em secção transversal, ocasionalmente perenes, raramente comprimidos, normalmente sólidos, raramente ocos ou septados. Possuem folhas alternas trísticas com corpos silicosos cônicos, geralmente constituídas por uma lâmina e uma bainha podendo envolver a parte basal do colmo, bainha fechada e em alguns casos a folha é reduzida a bainha. Estípulas sempre ausentes e lígula geralmente ausente. Nas espécies com redução foliar o colmo possui função fotossintetizante (BRUHL, 1995; GOETGHEBEUR, 1998; JUDD et al., 2007).

A família Cyperaceae tem sido foco de estudos botânicos nos últimos anos não só pelas características taxonômica e evolutivas, mas também por apresentar importantes particularidades citológicas como: (i) presença de cromossomos holocêntricos ou holocinéticos (MARIATH et al., 2012; VANZELA et al., 1998), (ii) processos de fissão e fusão cromossômica (DA SILVA; GONZÁLEZ-ELIZONDO; VANZELA, 2008; SILVA; GONZÁLEZ-ELIZONDO; VANZELA, 2005), (iii) meiose pós-reducional ou invertida (DA SILVA et al., 2008; MARIATH et al., 2012) e (iv) aborto de três dos quatro núcleos resultantes da meiose e formação da Pseudomônade (BROWN; LEMMON, 2000; MARIATH et al., 2012; RANGANATH; NAGASHREE, 2000; SAN MARTIN et al., 2013).

As inflorescências em Cyperaceae são frequentemente compostas por uma ou mais brácteas involucrais. As flores são hipogíneas, bisporangiadas na maioria dos gêneros, unisporangiadas em *Scleria*, *Carex*, *Cymophyllus* e *Kobresia*, o perianto é

ausente ou reduzido a (1-) 3-6 (-30) cerdas, aristas ou pelos. Estames 1-3 (-6), com os filetes livres e anteras fixas pela base, exceto nas flores ginospangiadas. As flores apresentam de 2-3 carpelos conatos, ovário súpero, placentação basal, um rudimento seminal e de 2-3 ramos dos estigmas papilosos. Os frutos, conhecidos como aquênios, são normalmente trígonos ou biconvexos, apresentam em alguns casos as cerdas persistentes, com pericarpo fino (exceto em *Scleria*) (GOETGHEBEUR, 1998). O aquênio possui apenas uma semente com testa fina, livre de pericarpo, embrião basal e endosperma abundante (MENAPACE, 1993).

1.2 Estrutura da sinflorescência de Cyperaceae

O estudo da morfologia da inflorescência de Cyperaceae tem demonstrado significativo valor filogenético na compreensão da diversificação de muitas taxa (TUCKER; GRIMES, 1999). As múltiplas interpretações das relações evolutivas inter e intra genéricas são, principalmente, devido a complexa estrutura de suas inflorescências, o que tem levado a formulação de hipóteses equivocadas a respeito de suas homologias (BRUHL, 1995; GOETGHEBEUR, 1998; SIMPSON, 1995; VEGETTI, 2003). Os trabalhos restringem atenção ao posicionamento e arranjo das flores na unidade final de floração e frequentemente ignoram as ramificações das inflorescências (KUKKONEN, 1994; REUTEMANN et al., 2012).

Neste contexto, estruturas homólogas tem sido designadas por nomenclaturas diferentes, assim como estruturas de diferentes origens têm sido nomeadas por termos semelhantes (ALVES, 2000; SIMPSON, 1992). Por esse motivo, um considerável número de trabalhos da última década foram desenvolvidos no sentido de elucidar os

padrões de desenvolvimento das inflorescências de diversos grupos taxonômicos de Cyperaceae (LARRIDON et al., 2011; MUASYA et al., 2009b; REUTEMANN; VEGETTI; POZNER, 2012; REUTEMANN et al., 2012, 2014; VEGETTI, 2002, 2003; VRIJDAGHS et al., 2004, 2005, 2006, 2010, 2011,)

O ramo florífero produzido por uma gema apical de um ramo provindo do embrião ou por gemas de inovação durante o período de crescimento é denominado sinflorescência (TROLL, 1964). Dois padrões básicos de sinflorescência são reconhecidos. No primeiro, sistema **monotélico**, tanto o eixo principal quanto os paracládios são encimados em uma flor. No segundo, sistema **politélico**, o eixo principal e os paracládios desenvolvem uma nova unidade de inflorescência na região terminal (florescência) (RUA, 1999). A região proximal da estrutura do eixo principal da sinflorescência, onde se desenvolvem os paracládios, é conhecida como zona de enriquecimento. Abaixo desta os meristemas laterais são inibidos, caracterizando a zona de inibição (RUA, 1999). Nas espécies perenes, abaixo da zona de inibição, é encontrada a zona de inovação, que contém os meristema que originarão novas sinflorescências na seguinte estação de florescimento. Nas espécies anuais as sinflorescência não apresentam zona de inovação e toda a sinflorescência morre, após o período de floração e frutificação, e o meristema apical de uma nova geração de plântulas é responsável pelo desenvolvimento de novas sinflorescências (RUA, 1999; WEBERLING, 1989).

O modelo geral das sinflorescências em angiospermas é constituído por diversos graus de ramificação. O ramo central é considerado o eixo principal da sinflorescência enquanto os laterais são conhecidos como paracládios, gerados de entrenós curtos na região basal. Cada paracládio repete o padrão de ramificação do eixo central (TROLL,

1964; WEBERLING, 1989; RUA, 1999). O último grau de ramificação da inflorescência é a unidade floral, que pode ser uma flor (no sistema monotélico) ou uma florescência (no sistema politélico) (RUA; REINHEIMER, 2006).

A estrutura e forma geral da sinflorescência é resultado da atividade de meristemas que determinam o número, tamanho e a disposição dos ramos. Em Cyperaceae, geralmente, as gemas vegetativas originam uma planta altamente ramificada. Se o período do crescimento vegetativo coincide com o desenvolvimento da sinflorescência esse crescimento é chamado de simléptico. Caso ocorra um atraso entre o período vegetativo e o floral, o crescimento é dito cataléptico (RUA, 1999).

Na fase de crescimento vegetativo são gerados os ramos axilares basais, o meristema apical do eixo principal e uma florescência terminal. Essa unidade se forma na porção terminal diferenciada em escapo, que em algumas vezes desenvolvem folhas em entrenós. Nestas folhas, gemas axilares podem ou não se desenvolver. Assim, em alguns grupos, a florescência terminal aparece sozinha na porção distal de um caule folioso, enquanto em outros grupos as co-florescências laterais se desenvolvem a partir de gemas axilares (ramos de enriquecimento). Cada ramo de enriquecimento termina em florescências parciais, caracterizadas como uma co-florescência lateral. As folhas que sustentam os ramos de enriquecimento são constituídas de bainha e lâmina, enquanto as folhas que sustentam as gemas onde se originam as florescência são modificadas apresentando somente lâmina (brácteas) (REUTEMANN et al., 2012; RUA; REINHEIMER, 2006; WEBERLING, 1989).

Baseado na tipologia das sinflorescências, três tipos básicos de sinflorescências podem ser encontrados na família Cyperaceae. 1) Uma sinflorescência com uma

florescência terminal e numerosas co-florescências laterais como ocorre em *Rhynchospora* Vahl, *Scleria* P.J. Brgius, *Fuirena* Rottb. e *Carex* L. 2) Sinflorescência com o colmo folioso e somente uma florescência terminal como ocorre em *Hypolitrum* Pers. 3) Sinflorescência com um colmo contendo folhas na base e somente uma florescência terminal com ou sem brácteas como em *Eleocharis* R. Br., *Cyperus* L., *Bulbostylis* Kunth, *Fimbristylis* Vahl, *Scirpus* L. e *Isolepis* R. Br. (GUARISE; VEGETTI, 2008; REUTEMANN et al., 2012; VEGETTI, 2002, 2003)

Relacionando as tipologias das sinflorescências com dados de filogenia molecular em Cyperaceae, o primeiro tipo de sinflorescência descrito acima é a condição primitiva (GUARISE; VEGETTI, 2008; MUASYA et al., 2008; REUTEMANN et al., 2012). O segundo tipo é originado a partir do processo de inibição do desenvolvimento da zona de enriquecimento, como encontrado em *Hypolitrum* (ALVES et al., 2002). No terceiro tipo, a inibição das gemas laterais sustentadas pelas folhas do colmo formam uma sinflorescência constituída por um colmo principal folioso e uma única espiguetta terminal, caracterizando o tipo derivado na família. O extremo encurtamento da zona de entrenós com um grande alongamento do entrenó acima da última folha vegetativa gera a sinflorescência com colmo e uma única florescência terminal, conhecida como sinflorescência uniespigada. Essa redução pode ser uma sinapomorfia para um gênero inteiro, como no caso de *Eleocharis*, ou ser encontrada, independentemente, em algumas espécies de diferentes gêneros como por exemplo em *Abildigardia ovata*, *Bulbostylis conifera* e *Schoenoplectus pungens* (GOETGHEBEUR, 1998; GUARISE; VEGETTI, 2008; REUTEMANN et al., 2012).

Durante o desenvolvimento das sinflorescências, o meristema apical origina as

brácteas e seus respectivos meristemas axilares, conhecidos como meristemas de ramificação, que promovem a ramificação da sinflorescência. As espiguetas também são originadas a partir do meristema apical da sinflorescência. Durante o processo de desenvolvimento das espiguetas, meristemas axilares se diferenciam em folhas férteis (glumas) com meristemas florais em suas axilas. Baseado no comportamento sincronizado desses meristemas, as sinflorescências podem ter uma ou várias espiguetas em diferentes graus de ramificação (REUTEMANN et al., 2012).

A arquitetura das sinflorescências dependem do grau de ramificação que seus meristemas proporcionam, pelos processo de homogeneização, presença ou ausência de brácteas, alongação ou encurtamento de entrenós e estrutura da espiguetas (VEGETTI, 2003). Esses comportamentos são controlados pela atividade de um conjunto de genes regulados por sinais internos ou externos à planta, como por exemplo o genes *EARLY FLOWERING3* ativado por sinalização de luz, *SPINDLY* ativado por sinalização hormonal, os genes de identidade floral como o *LEAFY* e os genes pertencentes a família ABC (KELLOGG, 2000).

Na família Cyperaceae o grau de ramificações das sinflorescências são variáveis dentro dos gêneros. Em alguns gêneros o eixo principal se ramifica formando eixos secundários que também se ramificam, originando, dessa forma, sinflorescências com diferentes graus de ramificação, sendo os ramos apicais reduzidos somente a uma espiguetas (BRUHL, 1991; GOETGHEBEUR, 1998; GUARISE; VEGETTI, 2008).

Em Cyperaceae são encontrados três tipos básicos de ramificação: (a) normal - onde a ramificação é produzida por uma gema axilar a uma bráctea, (b) profilar - na qual a ramificação é originada a partir de uma gema profilar e (c) acessória - onde novos

ramos são observados entre a ramificação normal e a bráctea. No último caso uma única bráctea protege a ramificação inteira (REUTEMANN et al., 2012).

A homogeneização é o processo onde alguns ou todos os ramos laterais, posicionados em nós consecutivos, apresentam os mesmos graus de ramificação e portanto se tornam semelhantes (RUA, 1999; TROLL, 1964; WEBERLING, 1989). Pode-se encontrar dois tipos de homogeneização: total ou parcial. Em inflorescências homogeneizadas os graus de ramificação são os mesmos em todos os eixos. Nas inflorescências parcialmente homogeneizadas, somente a parte mediana e terminal sofrem o processo de homogeneização, enquanto os eixos proximais apresentam graus de ramificação em ordem mais elevados (RUA, 1999; TROLL, 1964; WEBERLING, 1989).

Geralmente o meristema da sinflorescência, após sofrer sucessivos processos de ramificação, desenvolve uma única espiguetta terminal. Entretanto, em alguns casos o meristema da sinflorescência somente promove a ramificação da estrutura e não origina a espiguetta terminal. O processo de perda da unidade floral apical por parte das sinflorescências foi definido como truncamento (TROLL, 1964; WEBERLING, 1989).

O processo de truncamento nas sinflorescências de Cyperaceae é raro, podendo afetar somente a espiguetta terminal do eixo principal como em Cariceae (REZNICEK, 1990). Em *Cyperus papiros* e *Cyperus giganteus* o processo de truncamento afeta tanto os ramos (distais) curtos quanto os ramos longos (proximais) da inflorescência (GUARISE; VEGETTI; POZNER, 2012; HAINES; LYE, 1983). Em Poaceae o processo de truncamento está, frequentemente, associado ao processo de homogeneização e essa associação contribuiu de maneira significativa para a evolução da diversidade na família (REINHEIMER; VEGETTI; RUA, 2013). Entretanto, na família Cyperaceae, enquanto a

maiorias das sinflorescências são homogeneizadas, o truncamento é incomum. Nas poucas espécies onde ocorre, as sinflorescências também são homogeneizadas (GUARISE; VEGETTI, 2008).

Nas espiguetas das sinflorescências de Cyperaceae a filotaxia das glumas pode ser espiralada, na maioria das espécies da família, ou dística como por exemplo em *Cyperus* (LARRIDON et al., 2011). Em *Cyperus* sect. *Luzuloidei*, exceto pelo perfilo, todas as glumas são dispostas em um arranjo dístico (GUARISE; VEGETTI, 2007). A transição do arranjo espiralado para dístico nas inflorescências de *Cyperus* são, possivelmente, sinalizados pela posição ortogonal do perfilo em relação às glumas da espiguetas (GUARISE; VEGETTI, 2007). Em espécies do gênero *Scleria* as espiguetas ginospórangidas apresentam disposição dísticas das glumas, enquanto as espiguetas androspórangidas apresentam disposição dística na porção proximal e espiralada na porção distal (AHUMADA; VEGETTI, 2009). Fenômeno semelhante foi recentemente descrito para *Rhynchospora* onde as glumas estéreis, proximais, apresentam arranjo dístico e as glumas férteis, distais, apresentam arranjo dístico espiralado (LUCERO; VEGETTI; REINHEIMER, 2014).

Na família Cyperaceae a posição das sinflorescências pode ser terminal ou pseudolateral. Em sinflorescências pseudolaterais a bráctea distal e o ramo mais proximal da sinflorescência se orientam na mesma direção do colmo, deslocando-a lateralmente. Essa característica pode ser encontrada em algumas espécies dentro de um gênero, como por exemplo, *Cyperus* (REUTEMANN et al., 2012) ou estar presente em todas as espécies de determinado gênero, como em *Schoenoplectus* e *Isolepsis* (Vegetti, 1992, 1994). Na sinflorescência terminal o eixo principal tem a mesma orientação do colmo.

Em algumas espécies, como *Cyperus intricatus*, os ramos proximais da sinflorescência e suas respectivas brácteas são eretos e ortogonais ao eixo do colmo. Esses paracládios são semelhantes a sinflorescências pseudolaterais. Essa característica tem sido considerada como intermediária entre sinflorescências terminal e pseudolateral (BRUHL, 1995).

A variação no comprimento dos entrenós, tanto do eixo principal da sinflorescência como dos eixos das co-florescências, são importantes variações fenotípicas na arquitetura da sinflorescência dentro de Cyperaceae e, como nas demais famílias de monocotiledôneas, são geneticamente determinadas (KELLOGG, 2000). O eixo principal da sinflorescência pode apresentar entrenó longo, determinando uma sinflorescência do tipo panícula, ou curto, mostrando uma sinflorescência do tipo antela. GUARISE; VEGETTI (2008) sugerem que a panícula de espiguetas é o tipo ancestral e as variações são resultados de processos de encurtamento de entrenós e processos de redução de caracteres. Alguns gêneros podem acumular diversos processos de redução levando ao desenvolvimento de uma sinflorescência reduzida a uma única espiguetas. Esses processo podem atuar conjuntamente e repetidas vezes, dessa forma, paralelismos podem ser encontrados na família como, por exemplo, em *Chrycistryx* e *Eleocharis*, que apresentam a sinflorescência reduzida a uma única espiguetas, a partir de processos evolutivos distintos (GUARISE; VEGETTI, 2008).

A espiguetas é a última unidade de ramificação dentro da sinflorescência de Cyperaceae e morfologicamente distintas nas duas subfamílias. A espiguetas típica de Mapanoideae é constituída por um ápice contendo um único gineceu e escamas laterais semelhantes a glumas, que podem ou não conter estames (GOETGHEBEUR, 1998). Em espécies da subfamília Mapanoideae ocorrem escamas estéreis entre o gineceu terminal e

os estames proximais (GOETGHEBEUR, 1998; HAINES; LYE, 1983). A espiguetta típica da subfamília Cyperoideae consiste de um eixo principal, a ráquila, com poucas ou muitas glumas dispostas de maneira dística ou espiralada. Cada gluma pode (ou não) conter uma flor bisporangiada ou uma flor unisporangiada (VRIJDAGHS et al., 2010).

Estudos a respeito das sinflorescências de Cyperaceae são principalmente focados na estrutura da espiguetta, que em função do seu tamanho reduzido e de sua complexidade, tem levado a diferentes interpretações. VRIJDAGHS et al. (2010) atribui os múltiplos pontos de vista as hipóteses das espiguetta de Cyperaceae terem evoluído de um euanto ou de um pseudanto. Na interpretação euantial as estruturas reprodutivas são flores únicas que evoluíram através de mudanças no número e arranjo das estruturas. Na hipótese pseudantial as estruturas reprodutivas são associações de flores muito reduzidas formando uma unidade floral. Estudos ontogenéticos concluem que a interpretação euantial é correta para Cyperoideae (VRIJDAGHS et al., 2010). No entanto, um trabalho recente utilizando a expressão do gene *APETALLA 1* em espécies de Mapanoideae indicou que a evolução no grupo segue a hipótese pseudantial (PRYCHID; BRUHL, 2013).

1.3 O gênero *Eleocharis*

Eleocharis pertencente à tribo Eleocharidae da subfamília Cyperoideae. O gênero se caracteriza por apresentar uma única inflorescência por colmo, sem brácteas, aquênio com base do estilete persistente, articulado e dilatado. Com base nessas características, Brown (1810) separou o gênero *Eleocharis* do gênero *Scirpus*. As espécies desse gênero são encontradas em ambos os hemisférios, vivendo em ambientes úmidos e próximos a

rios, lagoas e lagos, (SVENSON, 1929, 1937). O gênero é representado por cerca de 200 espécies que ocupam ecossistemas compreendidos desde 0 até 4500 metros acima do nível do mar. Um grande número de espécies ainda não foi descrito, particularmente na região Andina e na América tropical (GONZÁLEZ-ELIZONDO; TENA-FLORES, 2000).

Esse gênero é morfológicamente bem definido dentro de Cyperaceae (KUKKONEN, 1990). No entanto, a dificuldade está no reconhecimento e na diferenciação das espécies, o que explica as revisões e as modificações reportadas na literatura (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; KUKKONEN, 1990; ROALSON; FRIAR, 2000; SVENSON, 1937). Para organizar as espécies do gênero, vários parâmetros morfológicos são utilizados, e um dos mais importantes é a superfície dos aquênios. A primeira classificação supraespecífica para *Eleocharis* foi, provavelmente, a de TORREY (1836). Essa classificação foi modificada por diversos autores (ROALSON; FRIAR, 2000). Devido a problemas na classificação realizada por SVENSON (1929, 1937), como a ausência dos autores nos nomes de espécies estudadas e a descoberta de novas espécies no continente Americano, a classificação supraespecífica realizada por este autor necessitou de uma reestruturação (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997). Autores como KOYAMA (1961), KUKKONEN (1990) e GONZÁLEZ-ELIZONDO & PETERSON (1997) revisaram a classificação do gênero e criaram suas próprias classificações. No entanto, trabalhos baseados em filogenias moleculares mostram que as classificações infragenéricas não exprimem as reais relações evolutivas dentro do grupo (HINCHLIFF; ROALSON, 2009; HINCHLIFF et al., 2010; ROALSON; FRIAR, 2000; ROALSON et al., 2010).

As espécies de *Eleocharis* são reconhecidas pelos caules do tipo colmo, geralmente sólidos, redondos, elípticos ou com três ou mais ângulos em corte transversal, e com função fotossintetizante (UCHINO et al., 1998). Cada colmo ereto que sai do rizoma de *Eleocharis* é um ramo terminal que possui duas bainhas: a inferior é frouxa, membranácea e fusionada nas bordas, enquanto a superior é um cilindro envolvendo o colmo. Segundo WALTERS (1950) ocorre uma gema axilar, sob a bainha inferior, que eventualmente se desenvolve em uma ramificação do rizoma. A forma do ápice da bainha superior é um caráter de grande importância na taxonomia. De acordo com BRUHL (1995) as espécies que ocorrem na região sudeste e sul do Brasil são, em geral, estoloníferas, havendo também algumas espécies rizomatosas e outras exclusivamente cespitosas. As folhas em *Eleocharis*, possuem lâmina reduzida e são constituídas por apenas uma bainha que envolve uma porção do colmo (METCALFE, 1971).

Em *Eleocharis* não ocorrem brácteas involucrais nas sinflorescências, sendo esta uma das características que definem o gênero (GOETGHEBEUR, 1998). Essa sinflorescência única no ápice do colmo é reduzida a uma espiguetas, que é muito variável em tamanho e forma entre as espécies, porém relativamente constante para cada espécie. O número de estames e a forma das anteras são constantes para algumas espécies (Trevisan e Boldrini 2008). Os frutos em *Eleocharis*, conhecidos como aquênios, possuem ornamentação da superfície resultante de depósitos de sílica (MENAPACE, 1993; SILVA et al., 2011). A base do estilete persistente apresenta variações na coloração, tamanho, forma, e número das cerdas periânticas (SVENSON, 1929). Essas características são essenciais para a determinação e classificação das espécies, devido ao

número reduzido de caracteres morfológicos para a distinção dos taxa (MENAPACE, 1991).

A polinização em *Eleocharis* é do tipo anemófila, como a maioria dos gêneros em Cyperaceae. Plantas anemófilas apresentam redução das características de atração e recompensa a visitantes. Por outro lado, produzem grande quantidade de grãos de pólen, frequentemente pequenos, e de fácil distribuição pelo vento. Além da reprodução sexuada, a reprodução vegetativa ocorre em um grande número de espécies do gênero. A propagação vegetativa pode ocorrer pela formação de novos colmos no rizoma ou estolão, os quais podem se fragmentar, separando-os em dois ou mais clones, ou através de espiguetas prolíferas. Neste último caso, ao invés da espiguetas florífera, há geralmente o desenvolvimento de gemas na espiguetas, sob a gluma, ou mesmo no ápice do colmo antes da formação da espiguetas, essa estrutura é denominada espiguetas prolífera (TREVISAN; BOLDRINI, 2008). Com o peso da nova estrutura o colmo se inclina até o solo e a espiguetas prolífera emite raiz, formando um clone distante da planta genitora. A grande redução dos caracteres morfológicos e a reprodução assexuada por meio da propagação vegetativa tem levado as grandes dificuldades em se estabelecer uma classificação infragênérica que reflitam de maneira correta as relações evolutivas dentro do grupo.

2- Objetivos

Em virtude da grande redução dos caracteres morfológicos da sinflorescência em *Eleocharis*, as interpretações morfológicas das sinflorescências podem não considerar corretamente as relações de homologias dentro do gênero e entre os demais gêneros da família. Como também não existem na literatura trabalhos que abordem os processos de desenvolvimento da espiguetta prolífera tanto no gênero *Eleocharis* como em outros gêneros da família Cyperaceae onde o fenômeno da pseudoviviparidade ocorre. Dessa forma, o presente trabalho teve como objetivos:

- Caracterizar o padrão de desenvolvimento floral dentro do gênero *Eleocharis*, com ênfase nos aspectos morfológicos da inflorescência, comparando os diferentes padrões entre os três subgêneros ocorrentes no Brasil (Capítulo 2).
- Analisar as diferentes variantes dos padrões de desenvolvimento floral e micromorfologia das peças florais dentro do gênero (Capítulo 3).
- Comparar a distribuição do padrão de desenvolvimento floral dentro do gênero com a taxonomia clássica e a filogenia molecular (Capítulo 3).
- Descrever a ontogenia da espiguetta prolífera de *E. viridans*, com o intuito de se propor um modelo arquitetural e de determinar as homologias das partes dos órgãos envolvidos durante o desenvolvimento da espiguetta prolífera (Capítulo 4).

BIBLIOGRAFIA

AHUMADA, O.; VEGETTI, A. C. Inflorescence structure in species of *Scleria* subgenus *Hypoporum* and subgenus *Scleria* (Sclerieae-Cyperaceae). **Plant systematics and evolution**, v. 281, n. 1-4, p. 115–135, 2009.

ALVES, M. et al. Diversity of Cyperaceae in Brazil. **Rodriguésia**, v. 60, p. 771–782, 2009.

ALVES, M. V. **Abordagem tipológica das inflorescências em monocotiledôneas** Tópicos atuais em botânica: palestras convidadas do 51st Congresso Nacional de Botânica. **Anais...**2000

ALVES, M. V et al. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich . (Cyperaceae). **Brazilian Journal of Botany**, v. 25, n. 1, p. 1–9, 2002.

BROWN, R. C.; LEMMON, B. E. The Cytoskeleton and polarization during pollen development in *Carex blanda* (Cyperaceae). **American Journal of Botany**, v. 87, n. 1, p. 1–11, 2000.

BRUHL, J. J. Comparative Development of Some Taxonomically Critical Floral Inflorescence Features in Cyperaceae. **Australian Journal of Botany**, v. 39, n. 2, p. 119–127, 1991.

BRUHL, J. J. Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the Cyperaceae. **Australian Systematic Botany**, v. 8, p. 125–305, 1995.

DA SILVA, C. R. M. et al. Cytogenetical and cytotaxonomical analysis of some Brazilian species of *Eleocharis* (Cyperaceae). **Australian Journal of Botany**, v. 56, p. 82–90, 2008.

DA SILVA, C. R. M.; GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; LAFORGA VANZELA, A L. Chromosome reduction in *Eleocharis maculosa* (Cyperaceae). **Cytogenetic and genome research**, v. 122, n. 2, p. 175–80, jan. 2008.

GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.). **The families and genera of vascular plant: IV. Flowering plants – monocotyledons**. Berlin: Springer-Verlag, 1998. p. 141–190.

GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; PETERSON, P. M. A classification of and key to the supraspecific taxa in *Eleocharis* (Cyperaceae). **TAXON**, v. 46, n. August, p. 433–449, 1997.

GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; TENA-FLORES, J. A. *Eleocharis* (Cyperaceae) in the New World. In: **Monocots: systematics and evolution**. Collingwood, Australia: **CSIRO**. [s.l.: s.n.]. p. 637–643.

GUARISE, N. J.; VEGETTI, A. C. The inflorescences structure of *Cyperus* L. section *Luzuloidei* Kunth (Cyperaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 271, n. 1-2, p. 41–63, 26 out. 2007.

GUARISE, N. J.; VEGETTI, A. C. Processes responsible of the structural diversity of the Cyperaceae synflorescence: Hypothetical evolutionary trends. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 203, n. 8, p. 640–647, nov. 2008.

GUARISE, N. J.; VEGETTI, A. C.; POZNER, R. Multiple origins of congested inflorescences in *Cyperus* s.s. (Cyperaceae): developmental and structural evidence. **American journal of botany**, v. 99, n. 8, p. 1276–88, ago. 2012.

HAINES, R. W.; LYE, K. A. **The sedges and rushes of East Africa: a flora of the families Juncaceae and Cyperaceae in East Africa, with a particular reference to Uganda**. [s.l.] East African Natural History Society, 1983.

HINCHLIFF, C. E. et al. The origins of *Eleocharis* (Cyperaceae) and the status of *Websteria*, *Egleria*, and *Chillania*. **Taxon**, v. 59, n. 3, p. 709–719, 2010.

HINCHLIFF, C. E.; ROALSON, E. H. Stem architecture in *Eleocharis* subgenus *Limnochloa* (Cyperaceae): Evidence of dynamic morphological evolution in a group of pantropical sedges. **American journal of botany**, v. 96, n. 8, p. 1487–1499, ago. 2009.

JUDD, W. S. et al. **Sistemática vegetal: Um enfoque filogenético**. Porto Alegre: Artmed, 2007. p. 632

KELLOGG, E. A. A model of inflorescence development. **Monocots: systematics and evolution**, v. 84, p. 88, 2000.

KOYAMA, T. Classification of the Family Cyperaceae. **Journal of the Faculty of Science, Tokyo University. Section 3: Botany**, v. 8, n. 3, p. 37–81, 1961.

KUKKONEN, I. **On the genus *Eleocharis* (Cyperaceae) in the Flora Iranica area, with revised infrageneric classification and nomenclature**, *Annales Botanici Fennici. Anais...*1990

KUKKONEN, I. **Definition of descriptive terms for the Cyperaceae**, *Annales Botanici Fennici*. 1994

LARRIDON, I. et al. Taxonomic changes in C3 *Cyperus* (Cyperaceae) supported by molecular data, morphology, embryography, ontogeny and anatomy. **Plant Ecology and Evolution**, v. 144, n. 3, p. 327–356, 15 nov. 2011.

LUCERO, L. E.; VEGETTI, A. C.; REINHEIMER, R. Evolution and Development of the Spikelet and Flower of *Rhynchospora* (Cyperaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 175, n. 2, p. 186–201, 2014.

MARIATH, J. E. A. et al. Embryology of Flowering Plants Applied to Cytogenetic Studies on Meiosis. In: SWAN, A. (Ed.). **Meiosis Molecular Mechanisms and Cytogenetic Diversity**. [s.l.] InTech, 2012.

MENAPACE, F. J. A preliminary micromorphological analysis of *Eleocharis* (Cyperaceae) achenes for systematic potential. **Canadian Journal of Botany**, v. 69, n. 7, p. 1533–1541, 1991.

MENAPACE, F. J. Achene micro-morphology as a systematic aid to the series placement of Svenson's undesigned *Eleocharis* (Cyperaceae) species. **Rhodora**, v. 95, n. 883/884, p. 214–224, 1993.

METCALFE, C. R. **Anatomy of the monocotyledons V. Cyperaceae**. Oxford: Clarendon Press, 1971. p. 597

MUASYA, A. M. et al. Phylogeny of Cyperaceae Based on DNA Sequence Data: Current Progress and Future Prospects. **The Botanical Review**, v. 75, n. 1, p. 2–21, 5 dez. 2008.

MUASYA, A. M. et al. Phylogeny of Cyperaceae Based on DNA Sequence Data : Current Progress and Future Prospects. p. 2–21, 2009a.

MUASYA, A. M. et al. What is a Genus in Cyperaceae: Phylogeny, Character Homology Assessment and Generic Circumscription in Cyperaceae. **The Botanical Review**, v. 75, n. 1, p. 52–66, 6 dez. 2009b.

PRYCHID, C. J.; BRUHL, J. J. Floral ontogeny and gene protein localization rules out euanthial interpretation of reproductive units in *Lepironia* (Cyperaceae, Mapanioideae, Chrysitricheae). **Annals of botany**, v. 112, n. 1, p. 161–77, jul. 2013.

RANGANATH, R. M.; NAGASHREE, N. R. Selective cell elimination during microsporogenesis in sedges. **Sexual Plant Reproduction**, v. 13, n. 1, p. 53–60, 2000.

REINHEIMER, R.; VEGETTI, A. C.; RUA, G. H. Macroevolution of panicoid inflorescences: a history of contingency and order of trait acquisition. **Annals of botany**, v. 112, n. 8, p. 1613–28, nov. 2013.

REUTEMANN, A. et al. Structure of the Cyperaceae Inflorescence. **The Botanical Review**, v. 78, n. 2, p. 184–204, 5 abr. 2012.

REUTEMANN, A. et al. Typical cyperoid reproductive structures in *Lipocarpus humboldtiana* and *Ascolepis brasiliensis* (Cyperaceae-Cyeroideae-Cyperaceae): New evidence from a development perspective. **FLORA**, v. 209, n. 1, p. 15–22, 2014.

REUTEMANN, A.; VEGETTI, A. C.; POZNER, R. Structure and development of the style base in *Abildgaardia*, *Bulbostylis*, and *Fimbristylis* (Cyperaceae, Cyeroideae, Abildgaardieae). **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 3, p. 223–236, mar. 2012.

REZNICEK, A. A. Evolution in sedges (*Carex*, Cyperaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 68, n. 7, p. 1409–1432, 1990.

ROALSON, E. H. et al. Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and Patterns of diversification in the Spikerushes. **Systematic Botany**, v. 35, n. 2, p. 257–271, 2010.

ROALSON, E. H.; FRIAR, E. A. Infrageneric classification of *Eleocharis* (Cyperaceae) revisited: Evidence from the internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA. **Systematic Botany**, v. 25, n. 2, p. 323–336, 2000.

RUA, G. H. **Inflorescencias bases teóricas para su análisis**. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica, 1999.

RUA, G. H.; REINHEIMER, R. Inflorescências - terminologia/ classificação e tendências evolutivas em Magnoliophyta (Angiospermae). In: MARIATH, J. E. A.; SANTOS, R. P. (Eds.). **Os Avanços da Botânica no Início do Século XXI**. 1^a. ed. Porto Alegre: Sociedade Botânica do Brasil, 2006. p. 25–29.

SAN MARTIN, J. A. B. et al. Asymmetric cytokinesis guide the development of pseudomonads in *Rhynchospora pubera* (Cyperaceae). **Cell biology international**, v. 37, n. 3, p. 203–212, mar. 2013.

SILVA, C. R. M. et al. Ornamentation of achene silica walls and its contribution to the systematics of *Eleocharis* (Cyperaceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 298, n. 2, p. 391–398, 18 nov. 2011.

SILVA, C. R. M. D. A.; GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; VANZELA, A. L. L. Reduction of chromosome number in *Eleocharis subarticulata* (Cyperaceae) by multiple translocations. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 149, p. 457–464, 2005.

SIMPSON, D. Relationships within Cyperales. **Monocotyledons: systematics and evolution**. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 497–509, 1995.

SIMPSON, D. A. **revision of the genus *Mapania* (Cyperaceae)**. Kew UK: Royal Botanic Gardens, 1992.

SVENSON, H. K. CONTRIBUTIONS FROM THE GRAY HERBARIUM OF HARVARD UNIVERSITY—NO. LXXXVI. MONOGRAPHIC STUDIES IN THE GENUS *ELEOCHARIS*. **Rhodora**, p. 121–135, 1929.

SVENSON, H. K. MONOGRAPHIC STUDIES IN THE GENUS *ELEOCHARIS*. IV: 1. Series: Tenuissimae. **Rhodora**, p. 210–231, 1937.

TREVISAN, R.; BOLDRINI, I. FLORA ILUSTRADA DO RIO GRANDE DO SUL O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 6, n. 1, p. 7–67, 2008.

TROLL, W. **Die infloreszenzen, typologie und stellung im aufbau des vegetationskörpers 1**. Jena: Gustav Fisher, 1964.

TUCKER, S. C.; GRIMES, J. The inflorescence: introduction. **The Botanical Review**, v. 65, n. 4, p. 303–316, 1999.

UCHINO, A. et al. C4-type gene expression is not directly dependent on Kranz anatomy in an amphibious sedge *Eleocharis vivipara* Link. **The Plant Journal**, v. 14, n. 5, p. 565–572, 1998.

VAN WICHELEN, J. et al. Comparison of different treatments for LM and SEM studies and systematic value of pollen grains in Cyperaceae. **Grana**, v. 38, n. 1, p. 50–58, fev. 1999.

VANZELA, A. L. L. et al. Multiple locations of the rDNA sites in holocentric chromosomes of *Rhynchospora* (Cyperaceae). **Chromosome Research**, v. 6, p. 345–349, 1998.

VEGETTI, A. C. Typological Reinterpretation of the Inflorescences in Cariceae (Cyperaceae). **Phyton**, v. 42, p. 159–168, 2002.

VEGETTI, A. C. Synflorescence typology in Cyperaceae. **Annales Botanici Fennici**, v. 40, n. 1, p. 35–46, 2003.

VRIJDAGHS, A. et al. The nature of the perianth in *Fuirena* (Cyperaceae). **South African Journal of Botany**, v. 70, n. 4, p. 587–594, 2004.

VRIJDAGHS, A. et al. Floral ontogeny in *ficinia* and *isolepis* (cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. **Annals of botany**, v. 96, n. 7, p. 1247–1264, dez. 2005.

VRIJDAGHS, A. et al. The floral scales in *Hellmuthia* (Cyperaceae, Cyperoideae) and *Paramapania* (Cyperaceae, Mapanioideae): an ontogenetic study. **Annals of botany**, v. 98, n. 3, p. 619–30, set. 2006.

VRIJDAGHS, A. et al. Spikelet structure and development in Cyperoideae (Cyperaceae): a monopodial general model based on ontogenetic evidence. **Annals of Botany**, v. 105, n. 4, p. 555–571, 2010.

VRIJDAGHS, A. et al. Morphology and development of spikelets and flowers in *Cyperus* and *Pycnus* (Cyperaceae). **Plant Ecology and Evolution**, v. 144, n. 1, p. 44–63, 25 mar. 2011.

WALTERS, S. M. On the vegetative morphology of *Eleocharis* R. Br. **New Phytologist**, v. 49, n. I, p. 1–7, 1950.

WEBERLING, F. **Morphology of flowers and inflorescences**. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. p. 405

CAPÍTULO II

**Aspectos morfológicos do desenvolvimento floral do gênero *Eleocharis* R. Br.
(Cyperaceae)**

1- INTRODUÇÃO

Cyperaceae Juss. é a segunda maior família, em número de espécies, da ordem Poales e a terceira maior família de monocotiledôneas. São cerca de 5.000 espécies organizadas em 104 gêneros com distribuição cosmopolita (GOETGHEBEUR, 1998; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). Atualmente, a família é dividida nas subfamílias Cyperoideae e Mapanideae (MUASYA et al., 2009). A grande complexidade das sinflorescências dentro da família têm levado a dificuldades no estabelecimento de homologies e, por consequência, com prejuízo às interpretações evolutivas (GUARISE; VEGETTI, 2008; KUKKONEN, 1994; MUASYA et al., 1998; SIMPSON, 1995). Estudos morfológicos e moleculares apoiam que Cyperaceae é derivada de Juncaceae (BRUHL, 1995; MUASYA et al., 1998, 2009; SIMPSON, 1995). Variações encontradas nas inflorescências de Juncaceae, que também são encontradas em Cyperaceae, sustentam essa afirmação. O truncamento e a homogeneização são dois processos que provavelmente tenham ocorrido para a transição do caráter monotélico de Juncaceae para politélico em Cyperaceae (GUARISE; VEGETTI, 2008).

Os meristemas das sinflorescências determinam os padrões de ramificação, forma e tamanho da estrutura (WEBERLING, 1989). Em Cyperaceae, os tipos ancestrais de sinflorescências são descritos como panícula e antela (GOETGHEBEUR, 1998), com os eixos terminados em uma espiguetta (co-florescencia), e portanto denominadas antelóide e paniculóide (TROLL, 1964; WEBERLING, 1989). Por outro lado, derivações desses tipos originais, seguem tendências reducionais distribuídas na família (GOETGHEBEUR, 1998; GUARISE; VEGETTI, 2008). A completa perda de ramos laterais resulta em uma sinflorescência terminal, reduzida a uma única espiguetta (REUTEMANN et al., 2012). Esse acentuado padrão de redução é característico de algumas espécies de Cyperaceae como *Abildgaardia ovata* (Burm. f.) Kral, *Bulbostylis capillaris* (L.) C.B. Clarke var. *microstachys* (Boeck.) Barros, *B. brevifolia* Palla (REUTEMANN; VEGETTI; POZNER, 2012), *Schoenoplectus pungens* (Vahl) Palla var. *longispicatus* (Britton) S.G. Sm. (VEGETTI; TIVANO, 1991) e *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (BROWNING; GORDON-GRAY, 1999), ou caracteriza todo um gênero como *Eleocharis* (GOETGHEBEUR, 1998; GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; TREVISAN; BOLDRINI, 2008).

Na subfamília Cyperoideae o último nível de ramificação da sinflorescência consiste de uma espiguetas representando uma unidade morfológica de floração. As espiguetas consistem de um eixo indeterminado, a ráquila, onde brácteas florais (referidas indevidamente como glumas por outros autores) são dispostas dística ou helicoidalmente, podendo ou não proteger uma flor bi ou unisporangiada (EITEN, 1976; GOETGHEBEUR, 1998; KUKKONEN, 1994; VRIJDAGHS et al., 2010) e em alguns casos reduzidas a uma única flor, como em *Ascolepis* e *Lipocarpha* (REUTEMANN et al., 2014). Ao longo da ráquis, as espiguetas se desenvolvem na axila de uma bráctea abaxial, em relação a esse eixo, e no seguinte nó ocorre a formação de um prófilo adaxial, que pode ou não conter uma flor em sua axila e, nas brácteas florais (referidas como glumas proximal e distal), somente uma única flor se desenvolve na sua axila (VRIJDAGHS et al., 2010. pg. 559). A flor apresenta variações dentro da arquitetura floral das monocotiledôneas, sendo tetracíclicas com dois verticilos do perianto, cada um com três cerdas, 3 estames e um gineceu, bi- ou tricapelar, padrão floral este denominado scirpoide (VRIJDAGHS et al., 2004, 2005b). No entanto, em diferentes gêneros de Cyperoideae, padrões ontogenéticos variáveis são encontrados, como por exemplo em *Eleocharis palustris*, onde o perianto interno é constituído por uma única peça periântica adaxial ao gineceu (VRIJDAGHS et al., 2009), enquanto que em *Fimbristylis squarrosa*, essas peças são ausentes (REUTEMANN; VEGETTI; POZNER, 2012).

O gênero *Eleocharis* é caracterizado por apresentar a sinflorescência reduzida à uma única espiguetas sem brácteas involucrais no ápice do colmo (GOETGHEBEUR, 1998; GONZÁLEZ-ELIZONDO; TENA-FLORES, 2000; KUKKONEN, 1994; SVENSON, 1929; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). A morfologia da espiguetas se mostra bastante variável entre as espécies, mas relativamente constante dentro de cada espécie (TREVISAN; BOLDRINI, 2008). A polinização é anemófila e além da reprodução sexuada, a propagação vegetativa ocorre em um grande número de espécies através da formação de novos colmos no rizoma, estolão ou através de espiguetas prolíferas (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). *Eleocharis* pertencente à tribo Eleocharidae e é representado por cerca de 200 espécies, no entanto, um grande número de espécies ainda não foram descritas, particularmente na região Andina e na América tropical (GONZÁLEZ-ELIZONDO; TENA-FLORES, 2000).

Eleocharis é morfologicamente bem definido dentro de Cyperaceae (KUKKONEN, 1994), porém, em virtude da forte redução dos caracteres morfológicos, as relações infragenéricas permanecem pouco compreendidas, o que explica as diferentes revisões e suas modificações reportadas na literatura (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; KUKKONEN, 1994; ROALSON; FRIAR, 2000; SVENSON, 1929).

GONZÁLEZ-ELIZONDO & PETERSON (1997) estabeleceram uma classificação em quatro subgêneros, considerando aspectos da macromorfologia: *Eleocharis* com três seções, oito séries, sete subséries; *Limnochloa* com uma seção; *Scirpidium* com uma seção; e *Zinserlingia*, também com uma seção.

O presente capítulo teve por objetivo estudar o padrão de desenvolvimento floral dentro do gênero *Eleocharis*, com ênfase nos aspectos morfológicos da inflorescência, comparando os diferentes padrões entre os três subgêneros, *Eleocharis*, *Limnochloa* e *Scirpidium*, ocorrentes no Brasil.

2 – MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 – Coleta e cultivo de material botânico

Foram coletadas 2 populações das espécies *Eleocharis montana*, *Eleocharis filiculmis*, *Eleocharis geniculata*, *Eleocharis acutangula*, *Eleocharis kleinii* e *Eleocharis bonariensis*. Os exemplares foram transferidos para casa de vegetação do Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (LAVeg/UFRGS) onde foram cultivados em vasos com composto orgânico. Os vasos foram posicionados na região menos ensolarada e de menor temperatura da casa de vegetação. As plantas foram irrigadas periodicamente com pelo menos 4 chuvas artificiais diárias de 10 minutos cada para garantir alto índice de umidade.

2.2 – Microscopia de campo claro

Espiguetas em diferentes estádios de desenvolvimento foram cuidadosamente dissecadas sob microscópio estereoscópico Wild M7A ou Leica 165 FC e imersas em solução fixadora contendo glutaraldeído 1% e formaldeído 4% em tampão fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2 (MCDOWELL; TRUMP, 1976), submetidas a vácuo (pressão

negativa de 760 mmHg) por pelo menos 24 h e estocadas em solução fixadora à 4°C. O material fixado foi lavado em tampão fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2, em seguida desidratado em série etílica crescente e incluído em resina acrílica a base de hidroxietilmetacrilato (Technovit® 7100). Seções longitudinais ao eixo da espiguetas, com espessura de 2 a 3 µm, foram obtidas em micrótomo de rotação Leica® RM2265, com auxílio de navalha descartável de aço, de perfil alto (LEICA 818), posteriormente estendidas em água destilada, aderidas em lâmina de vidro em placa aquecedora à 60 °C e coradas com Azul de Toluidina O 0,05%, pH 4,4 (O'BRIEN; MCCULLY, 1981). As análises e fotomicrografias foram realizadas em microscópio Leica DMR HC, com câmera digital Leica DFC 500 acoplada e programa Leica Application Suite - LAS de captura de imagens, versões 3.8 e 4.2.

2.3 – Microscopia Eletrônica de Varredura

As amostras, fixadas e lavadas como descrito na seção anterior, foram desidratadas em série etílica ascendente (30%, 50%, 70%, 80%, 90%, 100% e 100%, 30 min. cada) e transferidas para acetona pura. Em seguida as amostras foram secas em equipamento de ponto crítico CPD 030 (BAL-TEC), utilizando CO₂ como meio de equilíbrio entre as fases. Posteriormente, as espiguetas foram aderidas em suporte de alumínio com auxílio de fita de carbono, orientadas para se obter imagens de planos tanto laterais, quanto apicais e recobertas com uma camada de 15 nm de ouro em metalizador SCD 050 (BAL-TEC). As amostras foram analisados sob tensão de 10 kV e o registro eletromicrográfico foi realizado em microscópio eletrônico de varredura JEOL 6060.

3-RESULTADOS

3.1-Ontogenia floral de *Eleocharis montana* (subgênero: *Eleocharis*; Seção: *Eleocharis*; Série: *Eleocharis*)

A espiguetas de *E. montana* consiste de uma ráquila indeterminada com numerosas brácteas florais dispostas em um arranjo helicoidal (Figura 1A,B). As brácteas florais emergem logo abaixo do ápice da ráquila e na axila de cada uma se desenvolve um primórdio floral (Figura 1C-F). Nessa espécie, um elevado número de primórdios de brácteas florais e de flores são originados, dessa maneira, o ângulo de divergência entre

as flores no eixo da ráquila é bastante reduzido (Fig. 1B). Além disso, os entrenós de cada unidade floral também se mostram bastante encurtados (Figura 1A,D,E, 2A). A diferenciação das flores em *E. montana* ocorre na ráquila da região proximal ao colmo para a distal, caracterizando um desenvolvimento acrópeto (Figura 1A-D).

As brácteas florais surgem como uma protuberância lateral ao ápice da ráquila, sob forma de uma meia lua (Figura 1A-B, 2A), imbricadas e adpressas aos primórdios florais mais desenvolvidos (Figura 1A,B,D), se expandem lateralmente (Figura 1D) e, em estádios iniciais do desenvolvimento, são homogêneas (Figura 1A,B,F,G). Em estádios mais avançados as brácteas florais apresentam um crescimento diferencial da região mediana, configurando um ápice obtuso (Figura 1A). As brácteas florais jovens não protegem totalmente o primórdio floral em desenvolvimento na sua axila. As brácteas florais mais desenvolvidas protegem os primórdios florais jovens e o ápice da ráquila (Figura 2A).

O primórdio floral, que se desenvolve na axila de cada bráctea floral no início do desenvolvimento se mostra uma estrutura homogênea (Figura 1A,B,D) e apresenta um pequeno pedúnculo na região em contato com a ráquila (Figura 2A) e um primórdio de perfilo adaxial é observado (Figura 2C,D). O primórdio floral, no curso do seu desenvolvimento, desenvolve na região apical um primórdio de gineceu (Figura 1E,G, 2B,C) o qual se diferencia como um anel marginal que envolve o rudimento seminal, (Figura 1C,H-I, 2C-F). Em *E. montana* o primórdio de ovário apresenta dois ou três estigmas em desenvolvimento (Figura 1I-K, 3A-H), ocorrendo os dois tipos em uma mesma espiguetta. Simultaneamente ao surgimento do gineceu, o primórdio floral se expande lateralmente (Figura 1D-G), formando de cada lado um primórdio de estame (Figura 1G,H). Esse, por sua vez, se diferencia em antera nas fases iniciais de crescimento do gineceu (Figura 3D-F, H). Em estádios posteriores de desenvolvimento, mas ainda com o gineceu imaturo, os estames se diferenciam em um curto filete basal (Figura 4A-D,F,H) e uma antera, formada por quatro lóculos com uma pequena protuberância na região basal (Figura 4C,D,F,H). Na porção apical acuminada da antera, um conjunto de células da epiderme se diferenciam das demais, com aspecto glandular (Figura 4A-D,I). Os primórdios de estames podem ou não completar o seu desenvolvimento (Figura 3A-H). Dessa forma, em uma mesma espiguetta diferentes

padrões de organização dos verticilos florais podem ser observados: flores perfeitas com um estame do lado direito ou esquerdo, flores perfeitas com dois estames e flores somente ginospangiadas (Figura 3A-H, 4A-E).

No verticilo mais externo na base do androceu ou do gineceu, quando o primeiro está ausente, emergem os primórdios do perianto (Figura 1C,H,K, 2C-E, 3A-H). O perianto está dividido em dois verticilos que apresentam número de peças variáveis (Figura 3B,C,F). A parte externa do perianto é constituída de uma cerda abaxial (Figura 3A-C,E-G), que pode ser ausente (Figura 3H), uma cerda adaxial (Figura 2B,F) e duas cerdas laterais que são opostas aos estames, ou somente os primórdios destes quando não se desenvolvem (Figura 3A-H). O perianto interno, formado por uma ou duas peças, se dispõe alterno ao perianto externo (Figura 3B,C,F,G,H, 4C). Algumas peças periânticas não apresentam sincronia no seu desenvolvimento, variam numericamente e se dispõe na região abaxial da flor (Figura 3,B,C,F,G, 4F). Em flores jovens as cerdas periânticas apresentam tamanhos similares e nunca maiores que o gineceu (Figura 4A-E). As cerdas periânticas em estádios posteriores de crescimento apresentam papilas (Figura 4G) com desenvolvimento basípeto (Figura 4H).

3.2-Ontogenia floral de *Eleocharis filiculmis* (subgênero: *Eleocharis*; Seção: *Eleocharis*; Série: *Tenuissima*).

O desenvolvimento da espiguetta de *E. filiculmis* também apresenta o surgimento de brácteas florais, dispostas em um arranjo helicoidal, abaixo do ápice de uma ráquila indeterminada (Figura 5A). No entanto, nessa espécie o número de primórdios de brácteas florais que emergem é notavelmente inferior quando comparado com *E. montana* (Figura 1B), pois em *E. filiculmis*, o ângulo de divergência entre os primórdios florais é maior. As brácteas florais mais jovens crescem imbricadas, adpressas aos primórdios florais mais desenvolvidos e, ainda em fase inicial de crescimento, apresentam-se lateralmente expandidas (Figura 5A-B). Em *E. filiculmis*, diferentemente de *E. montana* a nervura central da bráctea floral se projeta no início do desenvolvimento floral (Figura 5B).

O primórdio floral se expande lateralmente formando dois primórdios laterais de estames e um terceiro abaxial (Figura 5B-D). Na região apical surge um primórdio de

gineceu (Figura 5C-E), com um rudimento seminal envolvido por um primórdio de ovário que consiste de anel marginal (Figura 5D,E). Nesse espécie, o ovário é constituído por dois estigmas laterais e um terceiro abaxial (Figura 5D-G), diferentemente de *E. montana*, esse padrão da ramificação dos estigmas é constante em *E. filiculmis*. Os estigmas são eretos com as papilas inflexas orientadas em diferentes direções (Figura 5H,J). Os primórdios de estames se diferenciam simultaneamente em antera com o filete basal e anterior ao desenvolvimento do gineceu (Figura 5D-G). Em *E. filiculmis*, a antera é formada por quatro lóculos, assim como em *E. montana*, e apresentam uma protuberância na região basal, porém menos pronunciada (Figura 5J). Na porção apical também se diferenciam células da epiderme com aspecto glandular como um apêndice acuminado (Figura 5I), porém menos conspícuo do que em *E. montana*.

Em *E. filiculmis*, o perianto externo é constituído por duas cerdas opostas aos estames laterais (Figura 5F,G,J). O perianto interno é formado por duas cerdas alternas, entre os estames laterais e o abaxial, e uma cerda adaxial (Figura 5F,G,J). As cerdas opostas são mais desenvolvidas, eretas e na flor em pré-antese atingem quase o tamanho do estame (Figura 5J). Os primórdios das cerdas alternas são visíveis em estádios iniciais do desenvolvimento (Figura 5D), são menores (Figura 5F) e flexionadas entre os estames nas flores em pré-antese (Figura 5J). Tanto as cerdas opostas quanto as cerdas alternas apresentam tricomas reflexos de desenvolvimento basípeto (Figura 5J). A cerda adaxial tem morfologia diferente das demais, sendo achatada dorsiventralmente em estádios precoces de desenvolvimento (Figura 5G).

3.3-Ontogenia floral de *Eleocharis geniculata* (subgênero: *Eleocharis*; Seção: *Eleogenus*; Série: *Maculosa*).

Em *E. geniculata* o desenvolvimento da espiguetta é visto na axila de uma bráctea proximal ao colmo, que apresenta formato oblongo, ápice obtuso e uma margem membranosa (Figura 6A). Essa bráctea é vista como uma continuidade do colmo (Figura 7A). Na espiguetta de *E. geniculata* as flores são dispostas abaixo do ápice da ráquila indeterminada em um arranjo helicoidal e acrópeto (Figura 6A,B,D, 7A). O ângulo de divergência entre as flores e a distância dos entrenós se assemelha ao padrão encontrado em *E. filiculmis* (Figura 6B-D 7A).

Os primórdios florais se desenvolvem na axila das brácteas florais (Figura 6B-E,7A), inicialmente expandindo lateralmente dois primórdios de estames laterais, seguido do primórdio abaxial (Figura 6C-E), que em algumas flores não se desenvolve (Figura 6F). Os estames se diferenciam em uma antera formada por quatro lóculos e um filete de inserção basal (Figura 6H,J, 7C-F). A porção apical das anteras apresentam poucas células diferenciadas formando um ápice atenuado quando comparadas com *E. montana* e *E. filiculmis* (Figura 6J). O desenvolvimento do gineceu segue o padrão descrito anteriormente para *E. montana* e *E. filiculmis*, com dois primórdios laterais de estigmas (Figura 6I,K).

O perianto de *E. geniculata* é constituído por sete cerdas que são distribuídas em dois verticilos. O verticilo externo é formado por duas cerdas opostas aos estames laterais e uma oposta ao estame abaxial (Figura 6K), que pode estar ausente (Figura 6J); e o verticilo interno é formado por duas cerdas alternas aos estames laterais e o abaxial (cerdas abaxiais), e outras duas cerdas adaxiais (Figura 6G-K, 7D-F). Quando presente a cerda oposta ao estame abaxial se desenvolve tardiamente em relação às demais peças periânticas (Figura 6K).

3.4-Ontogenia floral de *Eleocharis acutangula* e *Eleocharis kleinii* (subgênero: *Limnochloa*; Seção: *Limnochloa*).

O desenvolvimento da espiguetta de *E. acutangula* segue o padrão encontrado para as demais espécies do gênero. A espiguetta se desenvolve na axila de uma bráctea proximal que é constituída por uma bainha tubular e uma lamina menor do que a da bráctea proximal de *E. geniculata* (Figura 8A). A bráctea proximal é vista como uma continuidade do ápice do colmo, é rígida e fusionada na região proximal ao colmo (Figura 8A). O meristema da espiguetta é originado dentro da bainha tubular (Figura 8A, B). Imbricada à região fusionada e alterna à bráctea proximal é observada uma bráctea floral também rígida e mais desenvolvida que as demais brácteas florais (Figura 8A). Esse padrão também é encontrado em *E. kleinii* (Figura 9A-F). Nessa espécie a espiguetta também se desenvolve dentro da bráctea proximal (Figura 9A, D-F) e o seu crescimento causa uma fissura na região proximal dessa bráctea (Figura 9B). Na região apical, a bráctea proximal apresenta um ápice membranoso (Figura 9C) que permite sua expansão

lateral para o desenvolvimento da espiguetta (Figura 9D-F). Tanto em *E. acutangula* quanto em *E. kleinii* a lâmina rígida da bráctea proximal apresenta um pequeno contorno membranoso (Figura 8A, 9A, C-F). Na espiguetta de *E. acutangula*, os primórdios florais se desenvolvem na axila das brácteas florais arranjadas de maneira helicoidal ao longo do eixo de uma ráquila indeterminada (Figura 8B). Nessa espécie o ápice da ráquila é agudo conferindo a espiguetta uma morfologia cônica (Figura 8B, C) diferentemente do encontrado em outras espécies. O ângulo de divergência entre os primórdios florais, nessa espécie, é maior do que o encontrado nas espécies do subgênero *Eleocharis* (Figura 8C, D). As brácteas florais crescem imbricadas às brácteas florais adjacentes (Figura 8B-D). Nas espiguetas, em estádios iniciais de desenvolvimento, de *E. acutangula* as brácteas florais mais desenvolvida não envolvem o ápice da espiguetta (Figura 8B).

O desenvolvimento floral em *E. acutangula* segue um padrão semelhante ao encontrado para as outras espécies de *Eleocharis*, o primórdio floral se expande lateralmente formando dois estames laterais, um estame abaxial e um gineceu apical (Figura 8C-F). Uma vez estabelecidos os três primórdios de estame, estes, se desenvolvem concomitantemente (Figura 8E, F), se diferenciando em antera e filete. As anteras são formadas por 4 lóculos, com uma pequena protuberância na região proximal pouco desenvolvida (Figura 8G) e no ápice das anteras as células do conectivo formam um apêndice agudo, sem aspecto glandular (Figura 8I). O primórdio do gineceu é constituído por um ápice meristemático (futuro nucelo) envolvido por um anel marginal que se desenvolve em ovário apresentando três primórdios de estigma (Figura 8F). Os estigmas se desenvolvem eretos com as papilas inflexas orientadas em diferentes direções (Figura 8J).

O perianto em *E. acutangula* apresenta sete cerdas distribuídas em dois verticilos um externo com três cerdas opostas aos estames (figura 8G); e outro interno com duas cerdas alternas aos estames e duas cerdas adaxiais (Figura 8G, H). Diferentemente do padrão encontrado para *E. geniculata*, as peças do perianto de *E. acutangula* se originam e se desenvolvem simultaneamente (Figura 8F,G). As cerdas apresentam tricomas reflexos localizados lateralmente (Figura 8G, H). Nessa espécie as cerdas periânticas de dois verticilos diferentes podem se fundir durante o desenvolvimento causando a variação do número de cerdas periânticas em relação ao número básico sete (Figura 8H).

3.5-Ontogenia floral de *Eleocharis bonariensis* (subgênero: *Scirpidium*; Seção: *Scirpidium*).

A espiguetta de *E. bonariensis* se desenvolve na axila da bráctea proximal, que nessa espécie é menos desenvolvida que nas demais anteriormente citadas (Figura 10A). Essa bráctea é formada por uma bainha tubular e uma lamina de tamanho reduzido com o ápice agudo (Figura 10A-C). Ao contrário das demais espécies, a bráctea proximal em *E. bonariensis* permanece rudimentar durante todo o desenvolvimento da espiguetta (Figura 10H,J). A primeira bráctea floral a se formar é oposta a bráctea proximal, mais desenvolvida que esta e as demais brácteas florais (Figura 10H,I), apresenta uma lâmina rígida, uma margem membranosa reduzida e com o tamanho aproximado da espiguetta jovem (Figura 10H,I). A primeira bráctea floral de *E. bonariensis* apresenta morfologia semelhante às brácteas proximais das demais espécies apresentadas.

A espiguetta de *E. bonariensis* apresenta um padrão ontogenético semelhante as demais espécies do gênero. Abaixo do ápice da ráquila indeterminada emergem os primórdios das brácteas florais, na axila das quais se desenvolvem os primórdios florais, que em estádios iniciais, crescem mais rápido do que a bráctea floral (Figura 10D-F). Os primórdios florais se expandem lateralmente originando dois primórdios de estames laterais e um abaxial, na região apical se desenvolve o primórdio de gineceu com dois estigmas laterais e um abaxial (Figura 10D-G).

4-DISSCUSSÃO

O modelo geral de desenvolvimento das inflorescências consiste na geração, por parte do seu meristema apical, de brácteas e meristemas axilares, os quais por sua vez são os responsáveis pelo seu padrão de ramificação. Após esse padrão estabelecido, são geradas as espiguetas, que formam folhas férteis, na axila das quais se desenvolve o meristema floral. Os tipos básicos de ramificação das inflorescências descritos para Cyperaceae são a panícula e a antela (GOETGHEBEUR, 1998), porém como o eixo é encimado em uma espiguetta (florescência) e não em uma flor, são referidas como paniculódio e antelódio (TROLL, 1964). Na evolução da arquitetura da inflorescência dentro da família Cyperaceae tendências reducionistas são consideradas derivadas

(GOETGHEBEUR, 1998; REUTEMANN et al., 2012). GUARISE & VEGETTI (2008) revisaram 25 processos responsáveis pela diversidade estrutural da inflorescência dentro da família. De acordo com esses autores, ao longo da evolução, aqueles processos podem ter operado de maneira independente ou em conjunto, uma ou várias vezes, determinando um paralelismo nas inflorescências de alguns gêneros, por exemplo a redução da inflorescência a uma única espiguetta como encontrado em *Eleocharis* e *Chrycistryx*.

As inflorescências de Cyperaceae se desenvolvem na axila de uma estrutura foliar, referida como bráctea involucral (GOETGHEBEUR, 1998), que podem ser foliáceas, setiformes ou glumáceas (REUTEMANN et al., 2012). Em Cyperaceae, é usual a utilização do termo gluma para se referir às brácteas florais (VRIJDAGHS et al., 2005a). O gênero *Eleocharis* é caracterizado por apresentar a inflorescência reduzida à uma espiguetta e com ausência de brácteas involucrais (GOETGHEBEUR, 1998; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). No entanto, nas inflorescências de *Eleocharis* são descritos dois tipos de glumas: (i) a gluma inferior, geralmente estéril, semelhante a uma continuidade do colmo, que pode apresentar uma flor ou uma gema vegetativa; (ii) as glumas superior e geralmente dispostas de modo helicoidal, protegendo, cada uma delas, uma flor. A presença de flor na axila da gluma inferior é considerada um caráter diagnóstico para delimitação do subgênero *Scirpidium* (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997). Os resultados apresentados aqui mostram que as glumas inferiores e superiores apresentam diferentes origens em sua ontogenia. A gluma inferior é originada a partir do ápice do colmo e sustenta a espiguetta, correspondendo a uma folha suporte (ou tectris). As glumas superiores, por sua vez, são originadas a partir do meristema da espiguetta e sustentam, cada uma delas, uma flor. Em alguns casos a espiguetta não é o último elemento de ramificação, podendo na axila de uma gluma proximal surgir uma espiguetta secundária como descrito para *Hellmuthia* (VRIJDAGHS et al., 2006), *Ficinia*, *Cyperus* e *Pycneus*, nesses casos, por sustentar uma espiguetta a gluma é referida como uma bráctea (VRIJDAGHS et al., 2011). De maneira análoga a gluma inferior em *Eleocharis* é uma bráctea, por sustentar a espiguetta. Em *E. bonariensis* a bráctea proximal é bastante reduzida e a primeira bráctea floral é notavelmente mais desenvolvida que as demais, tendo sido interpretada como gluma inferior por diversos autores (GOETGHEBEUR, 1998; GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; TREVISAN; BOLDRINI, 2008).

Corroborar ainda com essa idéia o fato da ocorrência de flores na axila da bráctea proximal em alguns indivíduos de *E. kleinii*. Esse fato pode induzir uma interpretação equivocada entre a diferenciação das espécies *E. kleinii* e *E. obtusetrigona*, uma vez que esse caráter foi considerado como diagnóstico.

Em todas as espécies estudadas, o desenvolvimento floral segue o padrão ontogenético **scirpoide**, que foi descrito como um típico arranjo trímero (VRIJDAGHS et al., 2005a, 2009). Porém em algumas espécies de *Eleocharis* ocorrem variações nesse padrão, como em *E. montana* onde o arranjo trímero não é observado em todos os verticilos. O gineceu trímero em Cyperaceae é considerado uma característica plesiomorfica (REYNDERS et al., 2012). No entanto, a dimerização do pistilo é amplamente distribuída na família e considerada um caráter apomórfico, (GOETGHEBEUR, 1998). São descritos dois padrões de dimerização dos pistilos: (i) o achatamento lateral e o (ii) achatamento dorsiventral (VRIJDAGHS et al., 2009). O achatamento dorsiventral ocorre devido a redução do carpelo abaxial (REYNDERS et al., 2012; VRIJDAGHS et al., 2009). Em *Eleocharis* o número de estigmas é uma característica variável, mas nas flores onde são encontradas a dimerização do gineceu é sempre observado o padrão dorsiventral de achatamento, como em *E. montana*, *E. geniculata*, *E. obtusetrigona* e anteriormente relatado para *E. palustris* (VRIJDAGHS et al., 2009). Os resultados apresentados no presente capítulo concordam que a condição de dimerização do gineceu, através do achatamento dorsiventral, é causada pela redução do carpelo abaxial. Uma vez que em *E. montana* ocorre gineceu com estigma trímero e dímero na mesma espiguetta, essa constatação demonstra a perda eventual do carpelo abaxial em algumas flores. Fato semelhante foi descrito para *Cyperus alopecuroides*, *Kyllingiella polyphylla*, *Eleocharis variegata* e *Schoenoplectus corymbosus* (HAINES; LYE, 1983; LARRIDON et al., 2011).

O padrão trímero de estames é encontrado na grande maioria das espécies do *Eleocharis* (TREVISAN; BOLDRINI, 2008) e é uma característica ancestral na família (VRIJDAGHS et al., 2010). Exceto em *E. montana*, onde foi constatada a ausência de um ou de todos os estames, o número e o padrão de desenvolvimento dos estames constituem características estáveis. Em *Pycreus* o número de estames é variável em relação ao número básico de três, encontrado na subfamília Cyperoideae, devido a redução do

estame abaxial (VRIJDAGHS et al., 2011). Em *Eriophorum*, *Scirpoides* (VRIJDAGHS et al., 2005a), *Fuirena* (VRIJDAGHS et al., 2004), *Ficinia* e *Isolepis* (VRIJDAGHS et al., 2005b) ocorre um atraso do desenvolvimento do estame abaxial em relação aos estames laterais. O motivo da redução do estame abaxial em Cyperioideae é atribuído à redução no tamanho das espiguetas, limitando o desenvolvimento do estame abaxial, como sugerido em *Pycreus pumilus* (VRIJDAGHS et al., 2011). Em *Eleocharis* a redução do estame abaxial ocorre ocasionalmente em *E. obtusetrigona* e sempre em *E. montana*. Nesses casos não se pode atribuir a causa dessa redução ao tamanho da espiguetas, uma vez que nas espécies citadas as espiguetas apresentam, em relação a grande parte das espécies do gênero, um maior tamanho. A redução do estame abaxial surge nos diferentes clados de Cyperioideae de forma independente, e no caso de *E. montana* a tendência de redução dos estames é ainda mais acentuada com a redução de um ou os dois estames laterais. *Eleocharis montana*, pertence ao subgênero *Eleocharis*, seção *Eleocharis*, série *Eleocharis* e subsérie *Truncatae* (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997) está inserido em um grupo da seção *Eleocharis*, que na filogenia do gênero se mostra o clado menos resolvido, embora esse clado apresente grupos de espécies bem resolvidas, como o subgênero *Scirpidium* (ROALSON et al., 2010). Os resultados aqui apresentados mostram em *E. montana*, uma sobreposição de padrões ontogenéticos relacionados a inflorescência, o que contribui na dificuldade de entendimento do clado e indicando um processo de especiação ativa dentro do grupo. Essas variações ontogenéticas também são encontradas em *Pycreus pumilus* (VRIJDAGHS et al., 2009). Entre as espécies estudadas a morfologia dos estames também apresentou variações com respeito à morfologia do ápice da antera e a ornamentação da base dos esporângios. O caráter ápice da antera em *E. obtusetrigona*, pertencente ao subgênero *Limnochloa* é agudo, enquanto nas espécies do subgênero *Eleocharis* e *Scirpidium* é acuminado ou atenuado com células de aspecto glandular. Portanto, de acordo com a filogenia molecular proposta por (ROALSON et al., 2010), o caráter acuminado ou atenuado é derivado no gênero.

Seguindo o padrão ontogenético do tipo Scirpoide, após o estabelecimento dos primórdios de estames surgem, nas flores, o perianto (VRIJDAGHS et al., 2009). O perianto na maioria das espécies de Cyperioideae, quando presente, é constituído de um verticilo interno e um externo (VRIJDAGHS et al., 2009). Em *Eleocharis* as cerdas

periânticas são persistentes no aquênio para auxiliar a dispersão (BRUHL, 1995; GOETGHEBEUR, 1998; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). BRUHL (1991) estudando diferentes gêneros da subfamília Cyperoideae sugeriu que as partes do perianto constituíam um único verticilo, posicionado externamente aos estames. Blaser (1941) e Mora-Osejo (1987), analisando anatômica e morfológicamente o gênero *Fuirena*, respectivamente, concluíram que a parte interna do perianto é homóloga a pétala. VRIJDAGHS et al. (2004), analisando ontogeneticamente o mesmo gênero, demonstram que os periantos interno e externo surgem simultaneamente, denominando-os como “peças periânticas”. Os resultados apresentados neste capítulo mostram que o perianto de *Eleocharis* é formado por dois verticilos que se desenvolvem simultaneamente. Dessa forma, nossos dados corroboram com o modelo de perianto descrito para o tipo de ontogenia scirpoide (VRIJDAGHS et al., 2009) em *Eleocharis*. Nas espécies estudadas, exceto em *E. montana* e *E. acutangula*, o padrão de desenvolvimento do perianto não se mostrou variável. No entanto, em estudo morfológico dentro do gênero, TREVISAN & BOLDRINI (2008) demonstram que o número de cerdas periânticas podem apresentar variação dentro das espécies. Nossos resultados mostraram que a possível causa da variação do número de cerdas periânticas no gênero se deve: (1) ao não desenvolvimento dos primórdios nas flores adultas, como por exemplo em *E. montana*; ou (2) a fusão de peças periânticas pertencentes à verticilos diferentes. No entanto, não foi demonstrado se esses fenômenos podem ocorrer simultaneamente em uma mesma espécie ou se são eventos isolados e independentes. Os gêneros do clado Albidigardia, grupo irmão de Eleocharideae (HINCHLIFF et al., 2010), apresentam como variação do padrão ontogenético Scirpoide a ausência do perianto (REUTEMANN; VEGETTI; POZNER, 2012).

5- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BLASER, W. H. Studies in the morphology of the Cyperaceae. I. Morphology of flowers. A. *Scirpoid* genera. **American Journal of Botany**, v. 28, p. 542–551, 1941.

BROWNING, J.; GORDON-GRAY, K. D. The inflorescence in southern African species of *Bolboschoenus* (Cyperaceae). **Annales Botanici Fennici**, v. 36, n. 2, p. 81–98, 1999.

BRUHL, J. J. Comparative Development of Some Taxonomically Critical Floral Inflorescence Features in Cyperaceae. **Australian Journal of Botany**, v. 39, n. 2, p. 119–127, 1991.

BRUHL, J. J. Sedge genera of the world: relationships and a new classification of the Cyperaceae. **Australian Systematic Botany**, v. 8, p. 125–305, 1995.

EITEN, L. T. Inflorescence units in the Cyperaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 63, p. 81–112, 1976.

GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.). **The families and genera of vascular plant: IV. Flowering plants – monocotyledons**. Berlin: Springer-Verlag, 1998. p. 141–190.

GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; PETERSON, P. M. A classification of and key to the supraspecific taxa in *Eleocharis* (Cyperaceae). **TAXON**, v. 46, n. August, p. 433–449, 1997.

GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; TENA-FLORES, J. A. *Eleocharis* (Cyperaceae) in the New World. In: **Monocots: systematics and evolution**. Collingwood, Australia: CSIRO. [s.l: s.n.]. p. 637–643.

GUARISE, N. J.; VEGETTI, A. C. Processes responsible of the structural diversity of the Cyperaceae synflorescence: Hypothetical evolutionary trends. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 203, n. 8, p. 640–647, nov. 2008.

HAINES, R. W.; LYE, K. A. **The sedges and rushes of East Africa: a flora of the families Juncaceae and Cyperaceae in East Africa, with a particular reference to Uganda**. [s.l.] East African Natural History Society, 1983.

HINCHLIFF, C. E. et al. The origins of *Eleocharis* (Cyperaceae) and the status of *Websteria*, *Egleria*, and *Chillania*. **TAXON**, v. 59, n. June, p. 709–719, 2010.

KUKKONEN, I. **Definition of descriptive terms for the Cyperaceae**, Annales Botanici Fennici. **Anais**. 1994

LARRIDON, I. et al. Taxonomic changes in C3 *Cyperus* (Cyperaceae) supported by molecular data, morphology, embryography, ontogeny and anatomy. **Plant Ecology and Evolution**, v. 144, n. 3, p. 327–356, 15 nov. 2011.

MCDOWELL, E. M.; TRUMP, B. F. Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. **Archives of pathology & laboratory medicine**, v. 100, n. 8, p. 405–414, ago. 1976.

MORA-OSEJO, L. E. Consideraciones sobre la naturaleza morfológica de las flores de algunos géneros de las Cyperaceae. **Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales**, v. 16, p. 23–35, 1987.

MUASYA, A. M. et al. An assessment of suprageneric phylogeny in Cyperaceae using *rbcL* DNA sequences. **Plant Systematics and Evolution**, v. 211, p. 257–271, 1998.

MUASYA, A. M. et al. Phylogeny of Cyperaceae Based on DNA Sequence Data: Current Progress and Future Prospects. **The Botanical Review**, v. 75, n. 1, p. 2–21, 5 dez. 2009.

O'BRIEN, T. P.; MCCULLY, M. E. **The study of plant structure: principles and selected methods**. Melbourne: Termacarphi Pty, 1981. p. 357

REUTEMANN, A. et al. Structure of the Cyperaceae Inflorescence. **The Botanical Review**, v. 78, n. 2, p. 184–204, 5 abr. 2012.

REUTEMANN, A. et al. Typical cyperoid reproductive structures in *Lipocarpha humboldtiana* and *Ascolepis brasiliensis* (Cypereae-Cyeroideae-Cyperaceae): New evidence from a development perspective. **FLORA**, v. 209, n. 1, p. 15–22, 2014.

REUTEMANN, A.; VEGETTI, A. C.; POZNER, R. Structure and development of the style base in *Abildgaardia*, *Bulbostylis*, and *Fimbristylis* (Cyperaceae, Cyeroideae, Abildgaardieae). **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 3, p. 223–236, mar. 2012.

REYNDERS, M. et al. Gynoecial anatomy and development in Cyeroideae (Cyperaceae, Poales): congenital fusion of carpels facilitates evolutionary modifications in pistil structure. **Plant Ecology and Evolution**, v. 145, n. 1, p. 96–125, 2012.

ROALSON, E. H. et al. Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and Patterns of diversification in the Spikerushes. **Systematic Botany**, v. 35, n. 2, p. 257–271, 2010.

ROALSON, E. H.; FRIAR, E. A. Infrageneric classification of *Eleocharis* (Cyperaceae) revisited: Evidence from the internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA. **Systematic Botany**, v. 25, n. 2, p. 323–336, 2000.

SIMPSON, D. Relationships within Cyperales. **Monocotyledons: systematics and evolution**. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 497–509, 1995.

SVENSON, H. K. CONTRIBUTIONS FROM THE GRAY HERBARIUM OF HARVARD UNIVERSITY—NO. LXXXVI. MONOGRAPHIC STUDIES IN THE GENUS *ELEOCHARIS*. **Rhodora**, p. 121–135, 1929.

TREVISAN, R.; BOLDRINI, I. FLORA ILUSTRADA DO RIO GRANDE DO SUL O gênero *Eleocharis* R . Br . (Cyperaceae) no Rio Grande do Sul , Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 6, n. 1, p. 7–67, 2008.

TROLL, W. **Die infloreszenzen, typologie und stellung im aufaubau des vegetionskörpers 1**. Jena: Gustav Fisher, 1964.

VEGETTI, A. C.; TIVANO, J. C. Inflorescence typology in *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae). **Beitr. Biol. Pfl**, v. 66, p. 323–345, 1991.

VRIJDAGHS, A. et al. The nature of the perianth in *Fuirena* (Cyperaceae). **South African Journal of Botany**, v. 70, n. 4, p. 587–594, 2004.

VRIJDAGHS, A. et al. Floral ontogeny in *Scirpus*, *Eriophorum* and *Dulichium* (Cyperaceae), with special reference to the perianth. **Annals of botany**, v. 95, n. 7, p. 1199–209, jun. 2005a.

VRIJDAGHS, A. et al. Floral ontogeny in *ficinia* and *isolepis* (cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. **Annals of botany**, v. 96, n. 7, p. 1247–1264, dez. 2005b.

VRIJDAGHS, A. et al. The floral scales in *Hellmuthia* (Cyperaceae, Cyperoideae) and *Paramapania* (Cyperaceae, Mapanioideae): an ontogenetic study. **Annals of botany**, v. 98, n. 3, p. 619–30, set. 2006.

VRIJDAGHS, A. et al. A Floral Ontogenetic Approach to Questions of Homology within the Cyperoideae (Cyperaceae). **The Botanical Review**, v. 75, n. 1, p. 30–51, 5 dez. 2009.

VRIJDAGHS, A. et al. Spikelet structure and development in Cyperoideae (Cyperaceae): a monopodial general model based on ontogenetic evidence. **Annals of Botany**, v. 105, n. 4, p. 555–571, 2010.

VRIJDAGHS, A. et al. Morphology and development of spikelets and flowers in *Cyperus* and *Pycneus* (Cyperaceae). **Plant Ecology and Evolution**, v. 144, n. 1, p. 44–63, 25 mar. 2011.

WEBERLING, F. **Morphology of flowers and inflorescences**. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. p. 405

6- APÊNDICE

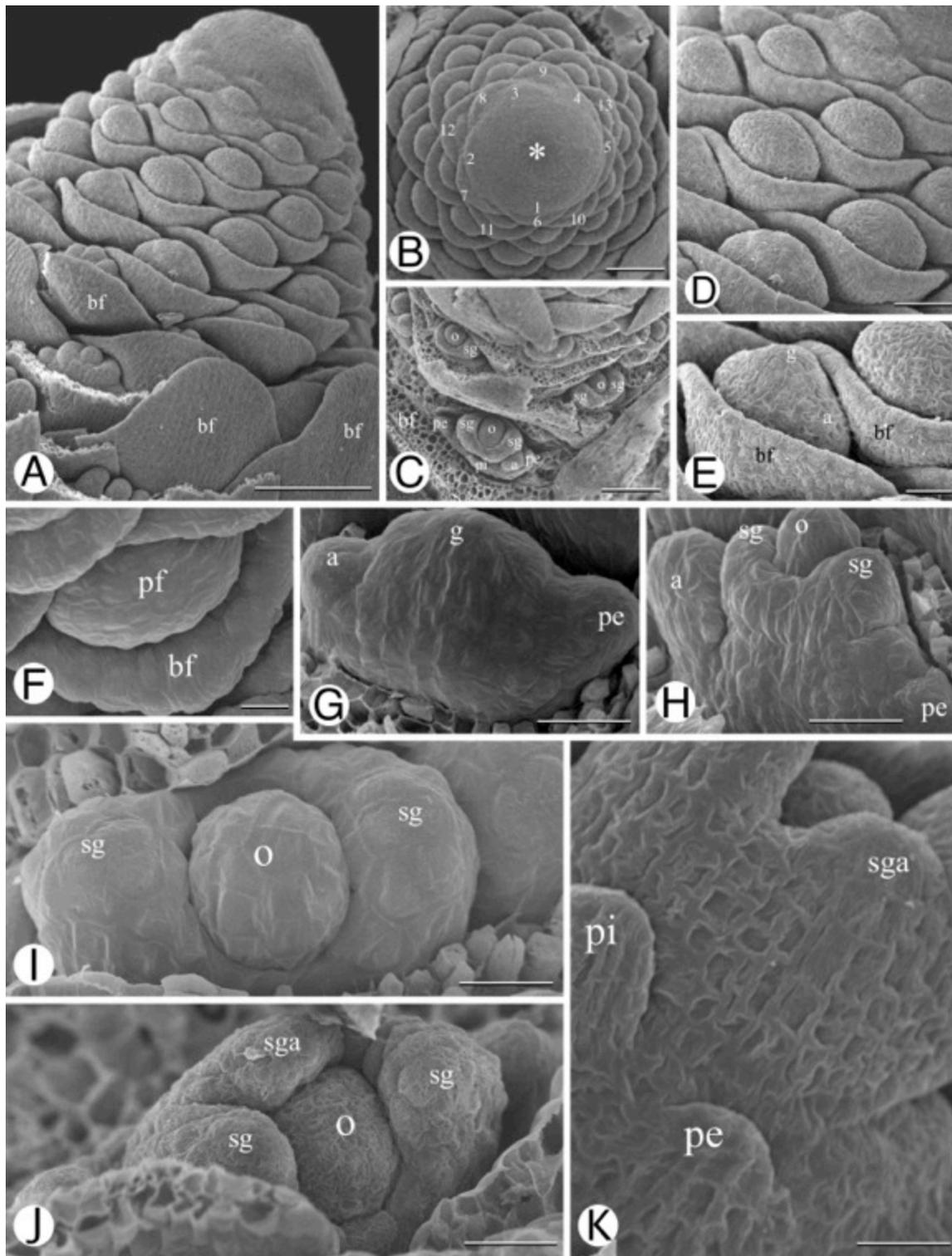


Figura 1- Ontogenia floral de *Eleocharis montana*. (A) Vista lateral da espiguetta. (B) Vista apical da espiguetta mostrando a ráquila indeterminada e os primórdios florais dispostos de maneira helicoidal (numerados de 1 a 12). (C, D e E) Disposição dos primórdios florais se desenvolvendo na axila da bráctea floral em diferentes estádios de desenvolvimento. (F, G e H) Diferentes estádios de desenvolvimento dos primórdios florais. (I, J e K) Detalhes dos primórdios de gineceu com dois ramos do estigma (I) e com três ramos do estigma (J e K). Abreviações – a = estame/antera (primórdio), bf = bráctea floral, g = gineceu (primórdio), o = óvulo, pe = peças do perianto externo, pf = primórdio floral, pi = peças do perianto interno, sg = primórdio do estigma e sga = primórdio do estigma abaxial. Barras de escala A, B, C = 100 μm , E, F, G, H = 20 μm , D = 50 μm e I, J, K = 10 μm .

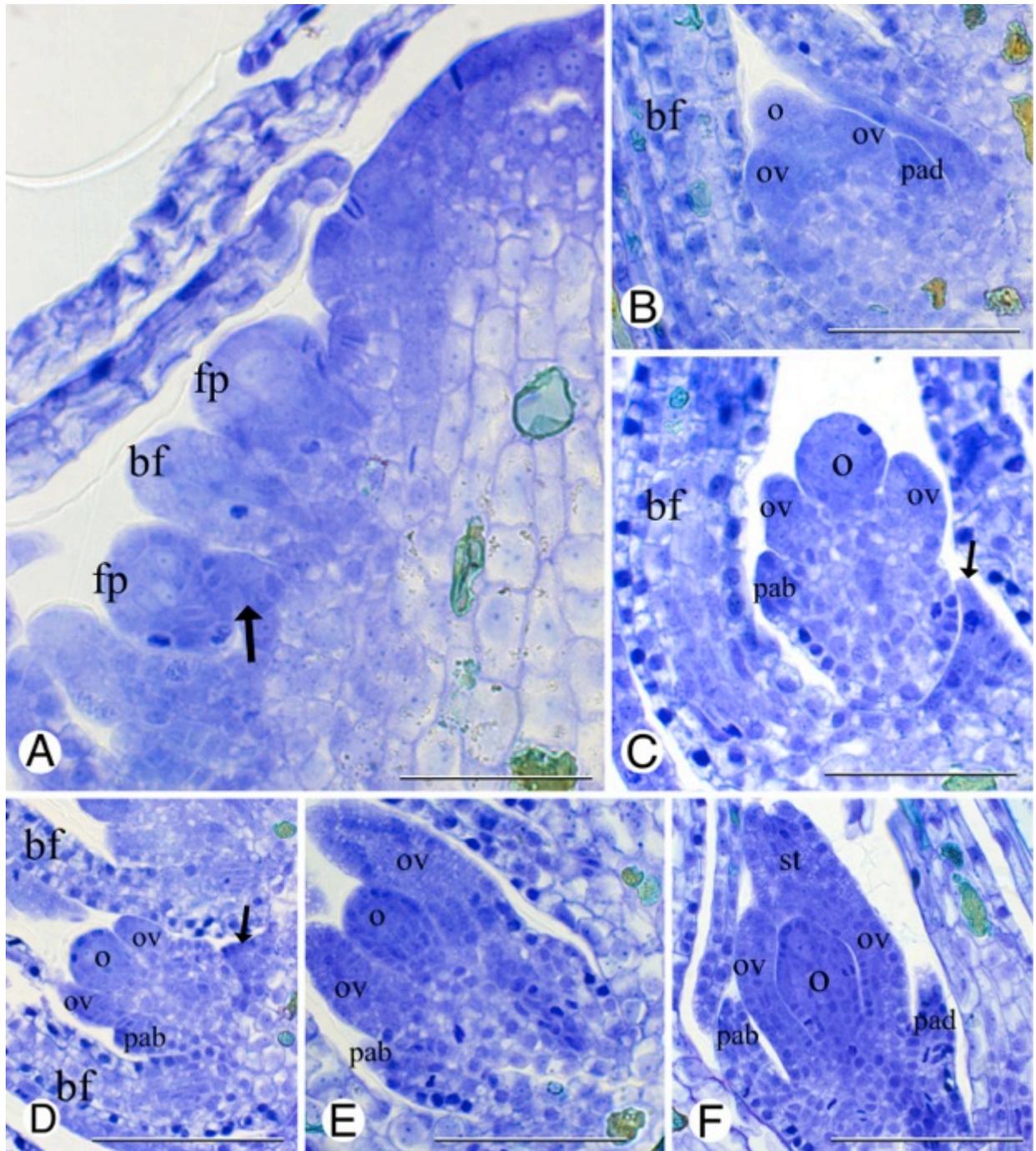


Figura 2- Corte longitudinal a espiguetta de *E. montana*. (A) vista geral do ápice espiguetta com os primórdios florais em diferentes estádios de desenvolvimento. Seta indica o pequeno pedúnculo que sustenta o primórdio floral. (B, C, D, E e F) Primórdios florais em diferentes estádios de desenvolvimento, as setas em C e D indicam o perfilo adaxial. Abreviações - bf = bráctea floral, bp = bráctea proximal, o = óvulo, ov = ovário (primórdio), pab = cerda periântica abaxial (primórdio), pad = cerda periântica adaxial e st = estilete. Barras de escala A = 100 μ m e B, C, D, E e F = 50 μ m.

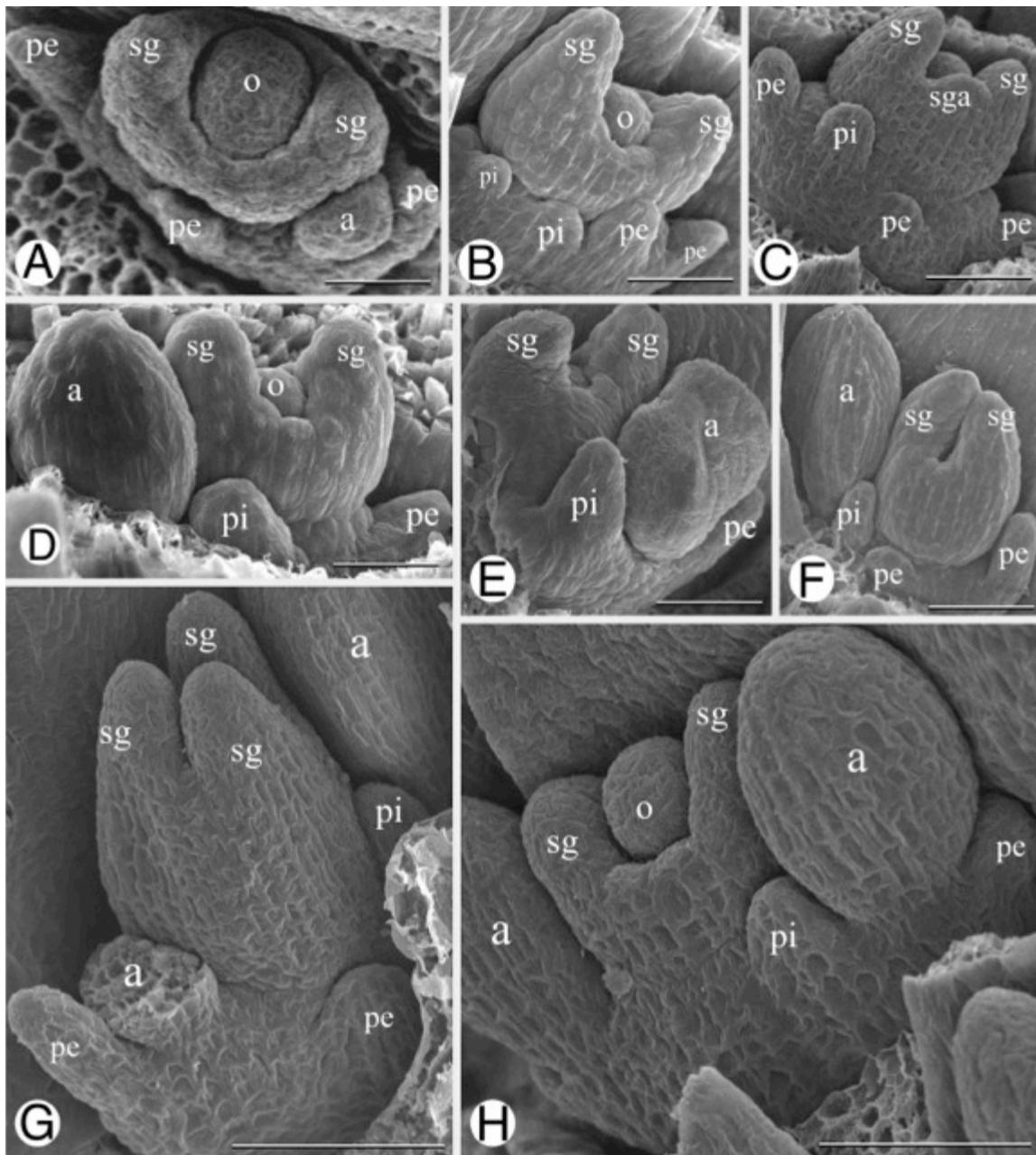


Figura 3- (A, B e C) Os diferentes padrões de desenvolvimento do perianto encontrados nos primórdios florais ginosporangiados de *E. montana* em estádios iniciais do desenvolvimento das peças florais. (D, E, F) primórdios de flores perfeitas em estádios posteriores, dos apresentados anteriormente, onde são vistos os diferentes padrões de desenvolvimento das peças florais de flores com somente um androceu. (G e H) primórdios flores perfeitas com dois androceus em estádios diferentes de desenvolvimento. Em G presença da cerda abaxial presente no perianto externo e H ausência da cerda abaxial do perianto externo. Abreviações ver figura 1. Barras de escalas em todas as imagens 10 μ m.

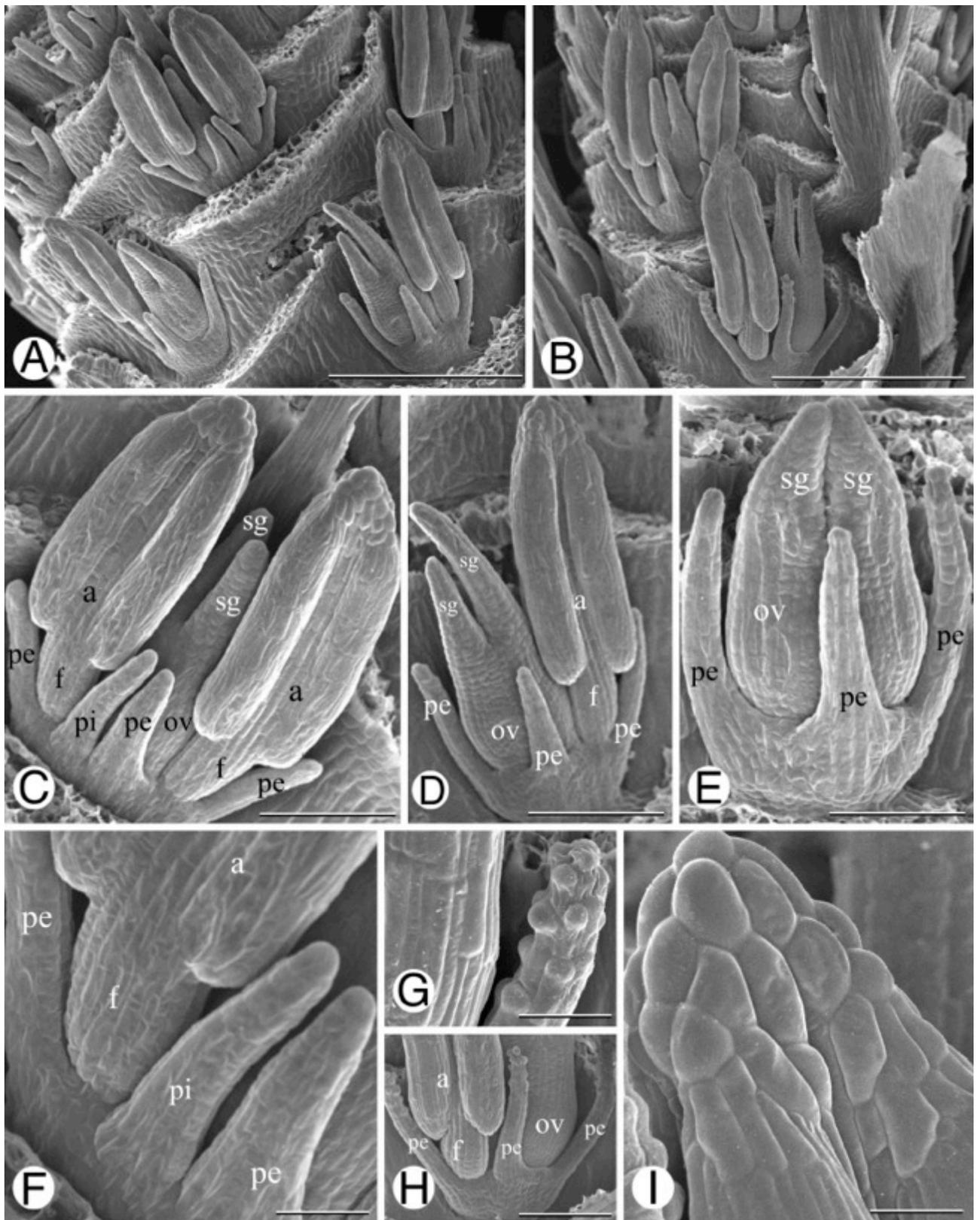


Figura 4- Estádio mais avançado do desenvolvimento das flores em *E. montana*. (A e B) disposição das flores na espiguetta onde são vistas flores perfeitas com um e com dois androceus. (C e D) detalhes das flores perfeitas com um e dois androceus mostrando diferentes padrões de organização das cerdas periânticas. Em C presença de dois androceus e de cerdas do perianto interno e externo. Em D presença de somente um androceu e ausência das cerdas do perianto interno. (E) Detalhe de flor ginospórangiada onde não são observadas cerdas pertencentes ao perianto externo. (F) detalhe da organização do perianto interno e externo na flor perfeita com dois estames mostrados na figura C. (G) detalhe da porção apical de uma cerda pertencente ao perianto externo, onde são evidenciadas células papilosas. (H) Detalhe de uma flor perfeita com um estame sem cerdas pertencentes ao perianto interno. (I) Detalhe do ápice da antera mostrando a sua projeção com células da epiderme com aspecto glandular. Abreviações ver figura 1. Barras de escalas A e B = 100 μm , C, D e E = 50 μm , F e H = 20 μm , G e I 10 μm em todas as imagens 10 μm .

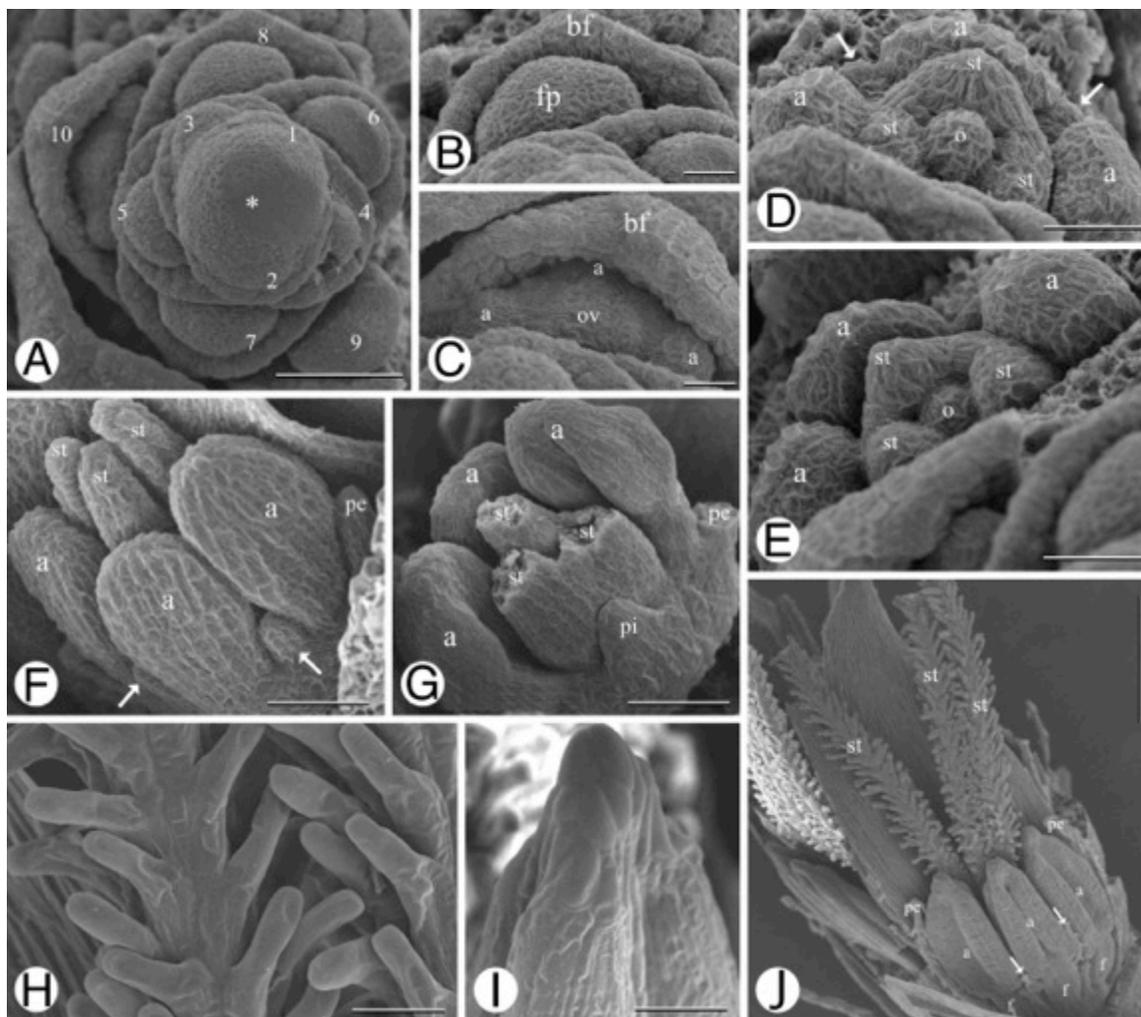


Figura 5- Ontogenia floral de *E. filiculmis*. (A) Disposição dos primórdios florais abaixo do ápice da ráquila indeterminada (*) numerados de 1 a 10. (B, C, D e E) sequência de desenvolvimento do primórdio floral. Início do desenvolvimento mostrado em B e os primórdios das peças florais já estabelecido em E. Setas na figura D indicam o início do desenvolvimento das peças do perianto abaxiais do interno. (F) Vista abaxial de uma flor jovem, setas indicam as cerdas do perianto interno. (G) Vista adaxial de flor jovem. (H) células papilares inflexas do estigma de flor em pré-antese. (I) Detalhe do ápice da antera agudo com células epidérmicas de aspecto papilar. (J) Flor em pré-antese na região proximal da espiguetta setas indicam as cerdas do perianto interno. Abreviações ver figura 1. Barras de escala A e J = 100 μ m, B, C, D e E = 10 μ m, H e I = 10 μ m.

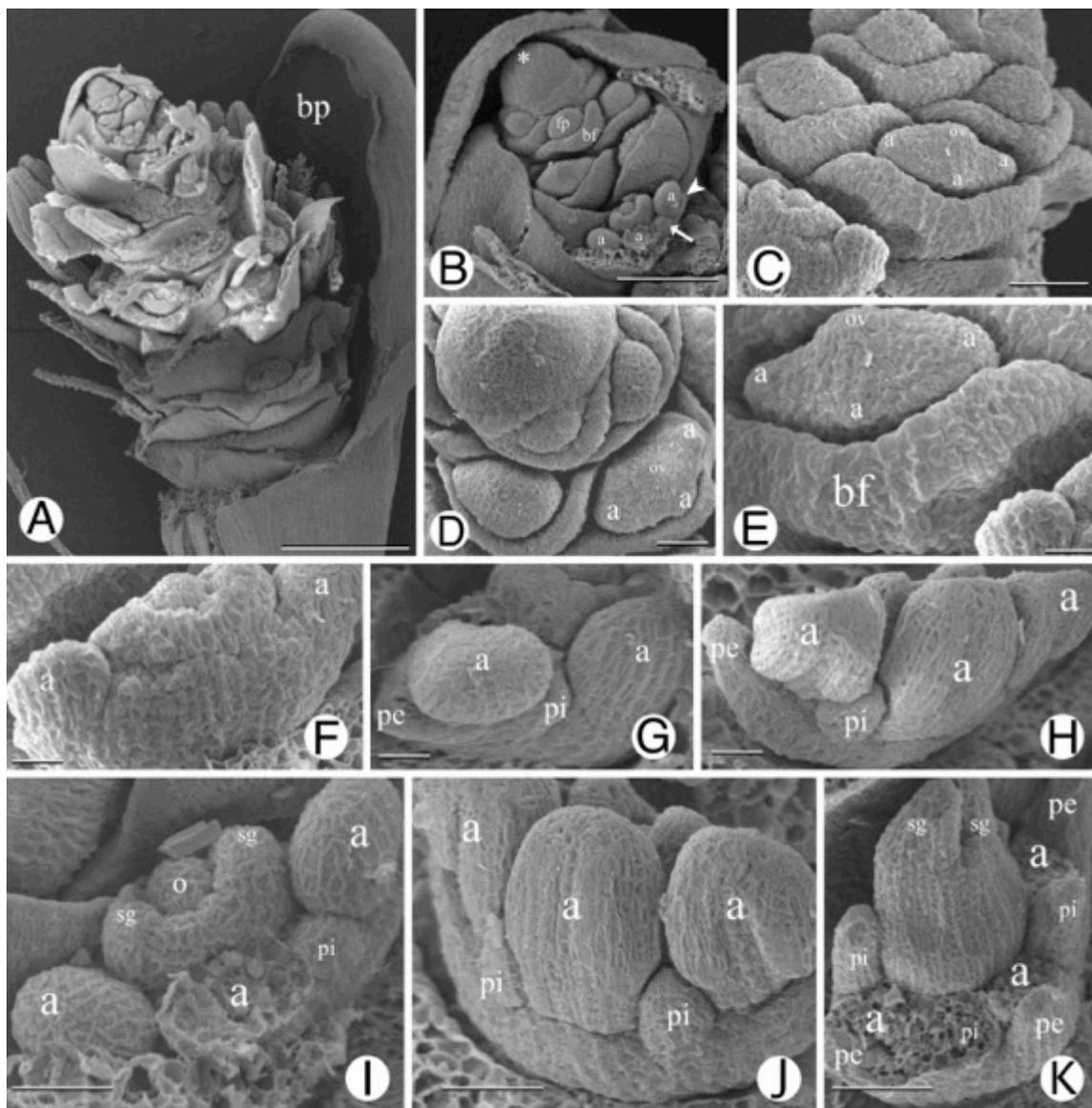


Figura 6- Ontogenia floral de *E. geniculata*. (A) Desenvolvimento da espiguetta na axila da Bráctea proximal (bp). (B) flores em diferentes estádios do desenvolvimento dispostas de maneira helicoidal abaixo do ápice da ráquila indeterminada (*). (C e D) primórdios florais em diferentes estádios de desenvolvimento. (E) Detalhe do primórdio floral mostrado na figura C mostrando o início do desenvolvimento dos estames laterais e do estame abaxial. (F) Primórdio floral sem o desenvolvimento do estame abaxial. (G, H, I, J e K) diferentes estádios do desenvolvimento do primórdio floral mostrando os diferentes padrões de organização das peças periânticas. Abreviações ver figura 1. Barras de escalas A = 400 μm , B e C = 50 μm , D e E = 20 μm , F, G, H, I e J = 10 μm .

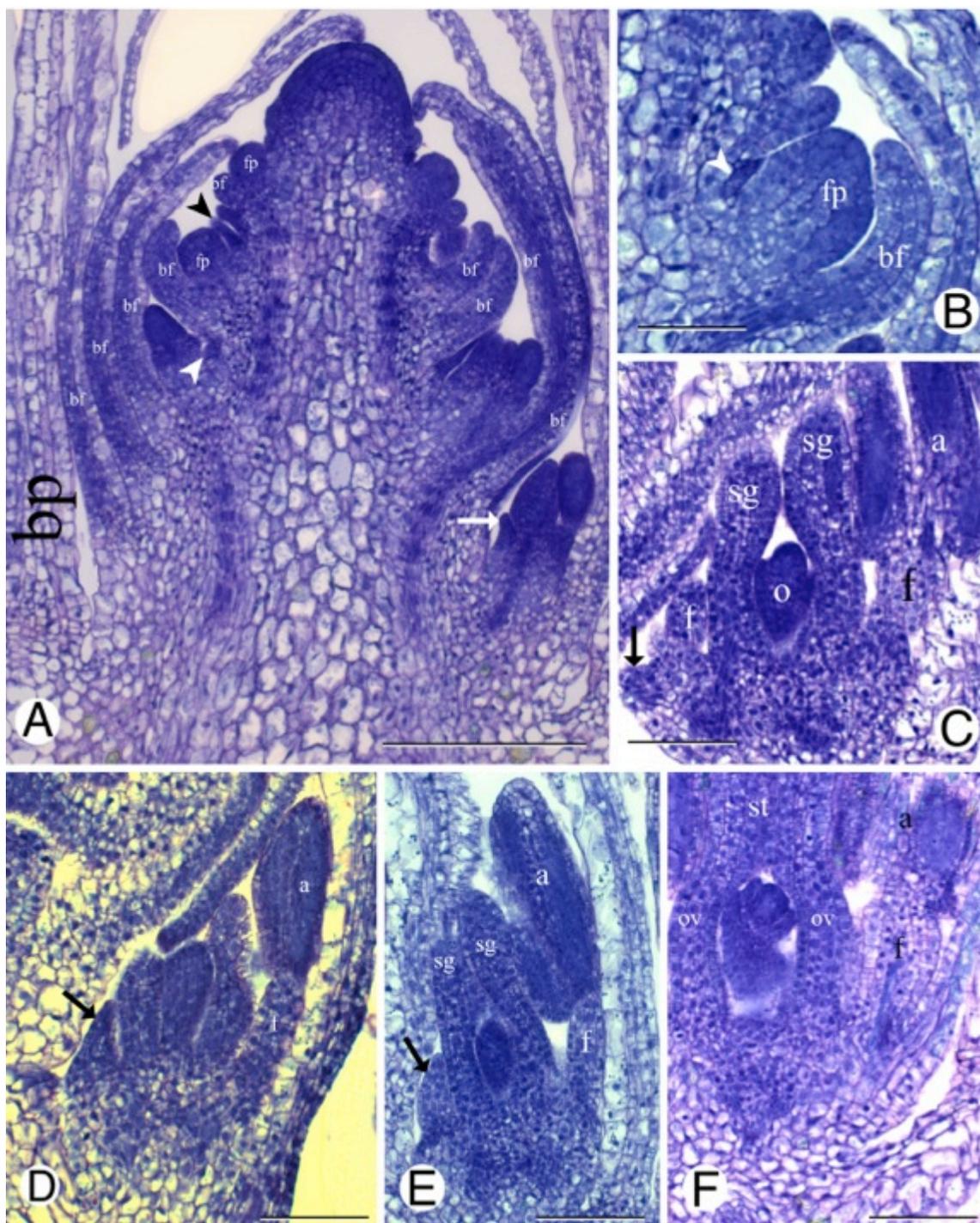


Figura 7- Seção longitudinal à espigeta de *E. geniculata*. (A) Vista geral do ápice da espigeta com o desenvolvimento dos primórdios florais na axila da bráctea floral. Seta indica a cerda periântica abaxial e cabeça de seta indica o perfil adaxial ao primórdio floral. (B, C, D e F) Primórdios florais em diferentes estádios do desenvolvimento as setas em C, D e F indicam cerda adaxial do perianto interno. Abreviações – bf = bráctea floral, bp = bráctea proximal, fp = primórdio floral, f = filete e a= antera. Barras de escala A = 200 μ m, B = 10 μ m, C, D, E e F = 20 μ m.

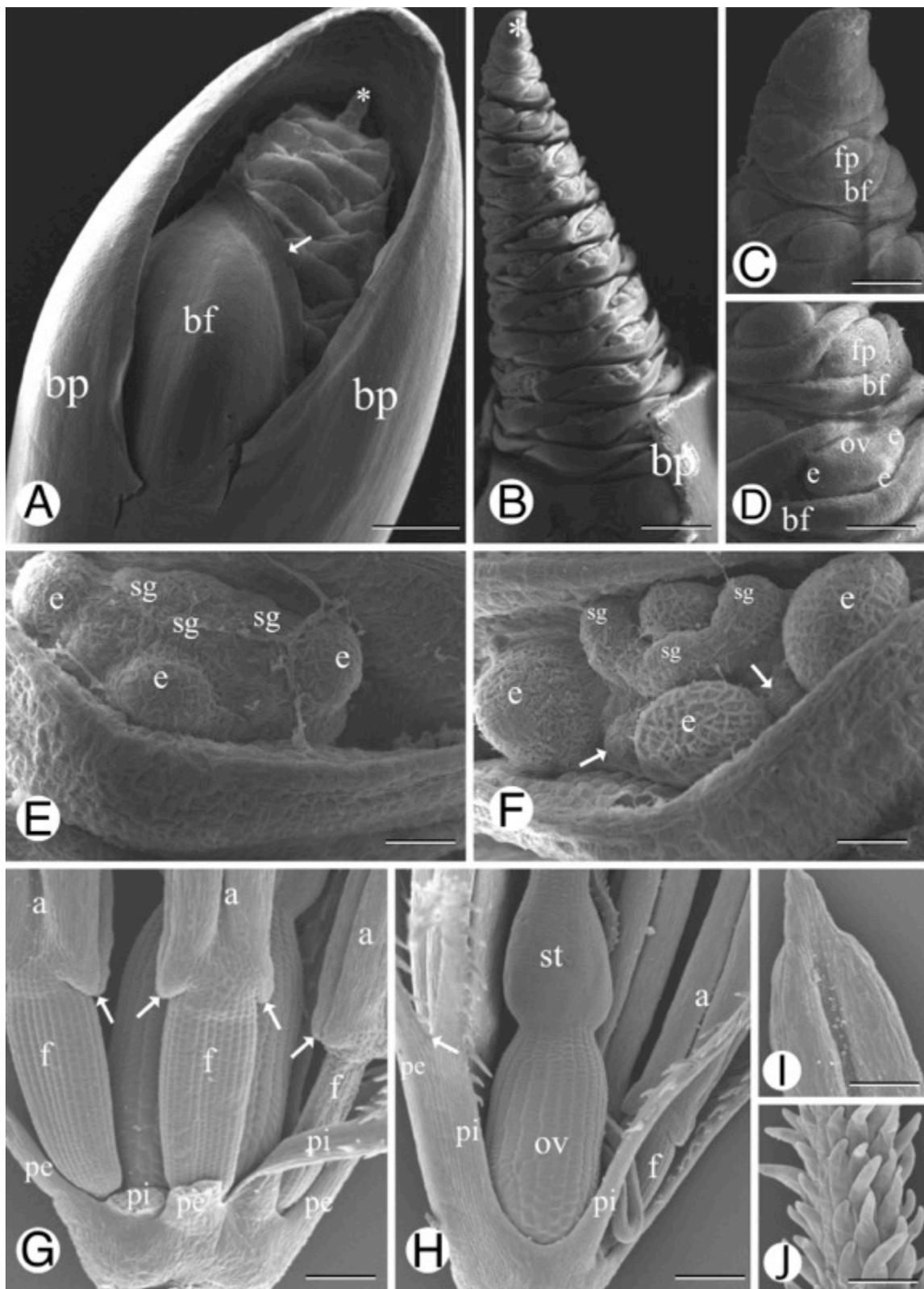


Figura 8- Ontogenia floral de *E. acutangula*. (A) Desenvolvimento da espigueta na axila da bráctea proximal e a primeira bráctea floral é dística em relação à bráctea proximal. Seta indica o contorno membranoso da primeira bráctea floral. (B) Primórdios florais em disposição helicoidal abaixo do ápice indeterminado da ráquila (*). (C e D) Detalhes de primórdios florais que se desenvolvem ao longo da ráquila. (E e F) diferentes estádios de desenvolvimento de primórdios florais. Setas indicam os primórdios de cerdas do perianto interno. (G) Vista abaxial de flor em pré-antese é observada a organização do perianto interno e externo. Setas indicam a projeção proximal das anteras. (H) Vista adaxial de flor em pré-antese mostrando a organização das peças do perianto com fusão das cerdas do perianto interno e externo (seta). (I) Detalhe do ápice agudo da antera com as células da epiderme com aspecto pavimentoso. (J) Células inflexas papilares do estigma. Abreviações – a = antera, bp = bráctea proximal, bf = bráctea floral, e = estames, f = filete, fp = primórdio floral, pe = perianto externo, pi = perianto interno, sg = stigma (primórdios) e st = estilete. Barras de escala A = 500 μm , B = 200 μm , C e D = 50 μm , E e F = 20 μm , G e H = 100 μm .

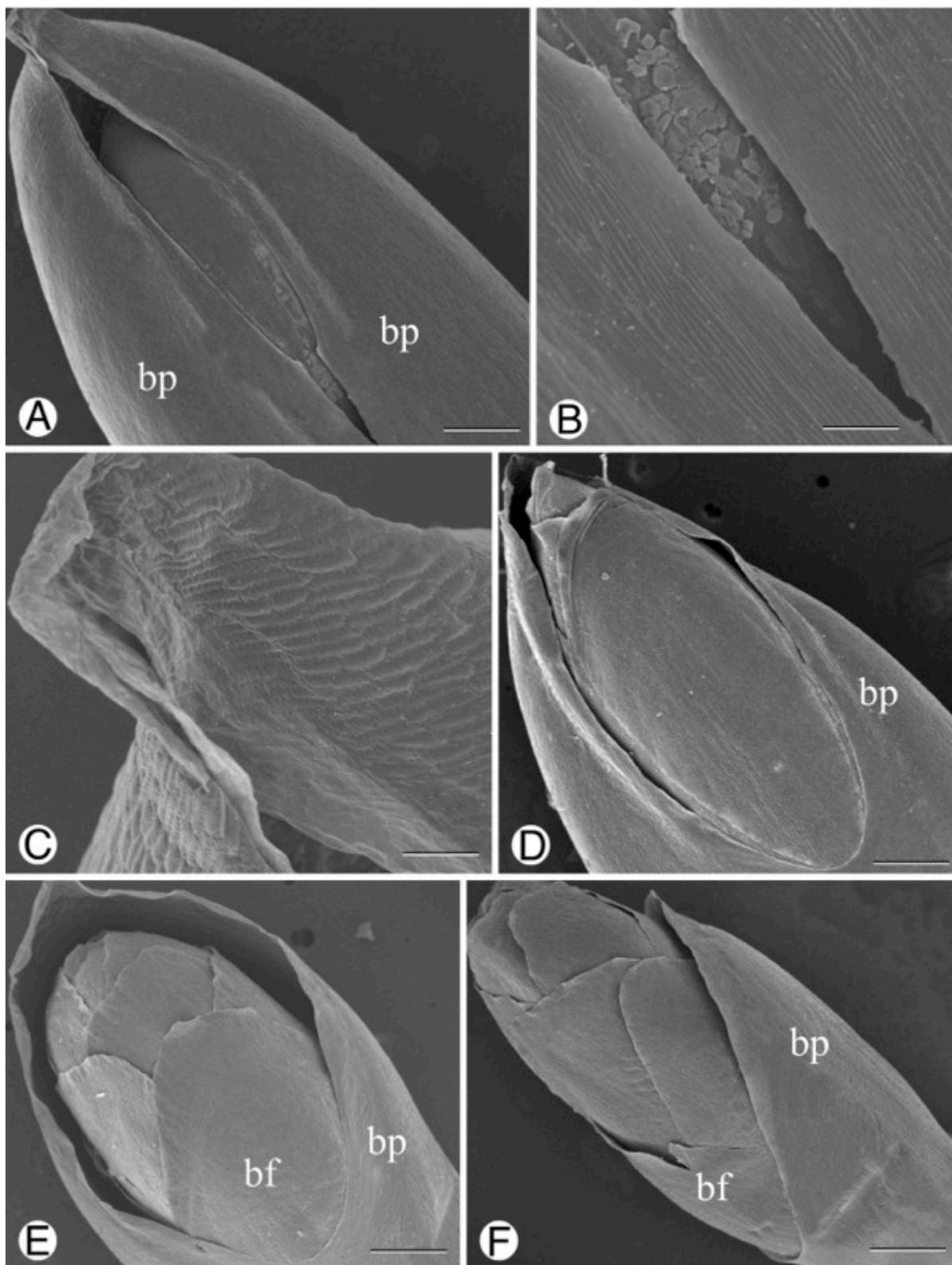


Figura 9- Crescimento da espiguetta de *E. kleinii*. (A) Início do desenvolvimento da espiguetta ainda contida dentro da bráctea proximal. (B) Detalhe da região proximal da bráctea proximal evidenciando a fissura causada pelo crescimento da espiguetta. (C) Região distal da bráctea proximal. (D) Espiguetta em estágio posterior crescendo através da bráctea proximal e com a primeira gluma floral bem desenvolvida. (E e F) Espiguetta jovem já formada na axila da bráctea proximal. Abreviaturas ver figura 8. Barras de escala A e D = 200 μm , B e C = 50 μm , E e F = 400 μm .

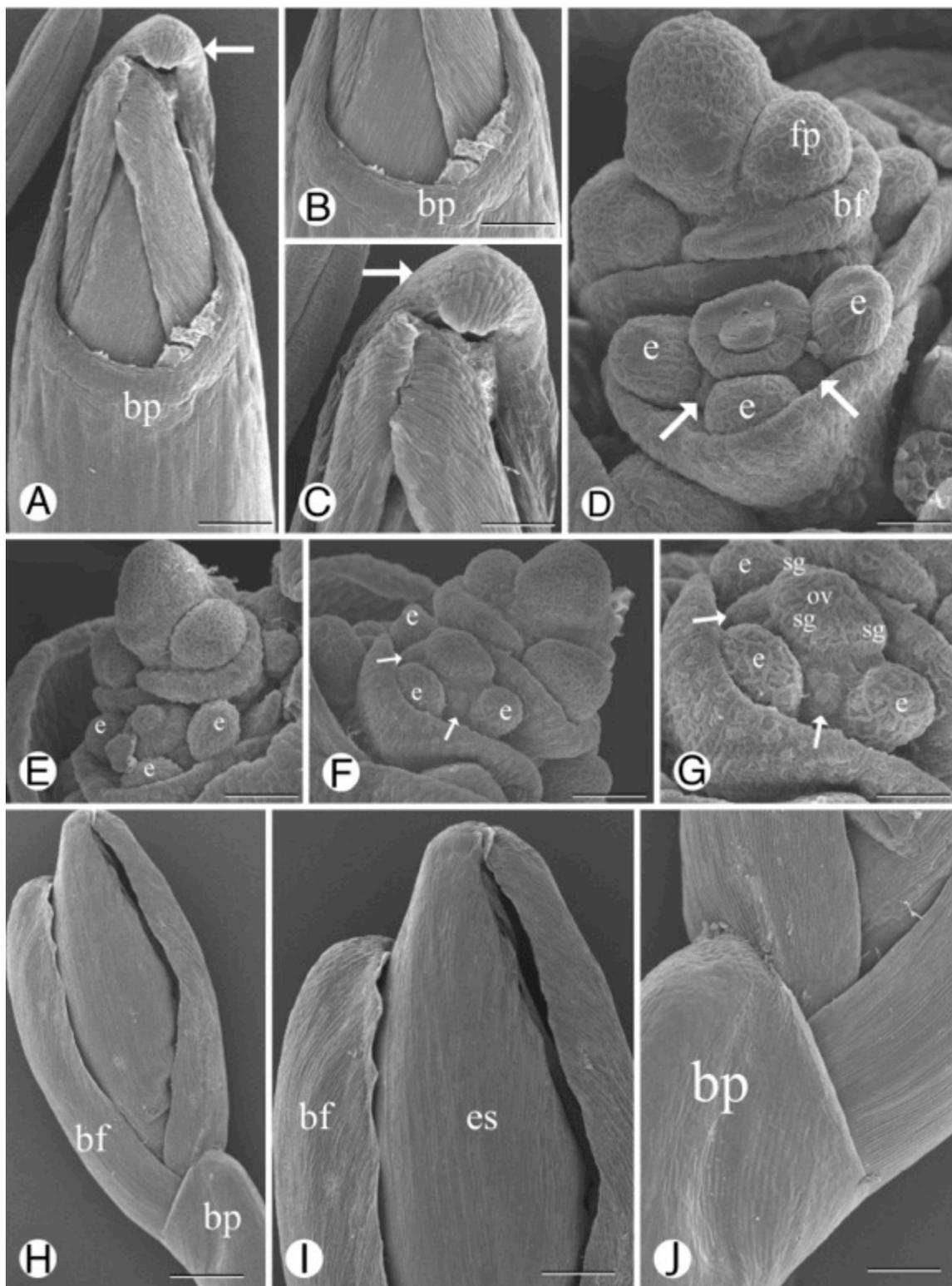


Figura 10- Ontogenia flora de *E. bonariensis*. (A, B e C) Desenvolvimento da espiguetta na axila da bráctea proximal. (D, E e F) Desenvolvimento dos primórdios florais dispostos de maneira helicoidal na ráquila indeterminada e

CAPÍTULO III

Aspectos evolutivo da ontogenia floral de *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae)

1. INTRODUÇÃO

Eleocharis é um gênero pertencente a tribo Eleocharideae da família Cyperaceae, de ampla distribuição geográfica compreendendo cerca de 200 espécies, principalmente concentradas nas regiões tropicais e subtropicais do continente americano (GOETGHEBEUR, 1998; GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997). O gênero apresenta como habitat solos úmidos ou alagados e seus representantes podem ser encontrados parcial ou totalmente alagados (GONZÁLEZ-ELIZONDO; TENA-FLORES, 2000) podendo ocorrer desde o nível do mar até altitudes superiores a 5000 m, principalmente em regiões tropicais dos Andes (HINCHLIFF et al., 2010). Numerosas espécies do gênero apresentam importância econômica ou ecológica para determinadas regiões, como por exemplo, desempenhando importante papel como plantas forrageiras (GUICHÓN et al., 2003). Diversas espécies apresentam adaptações fotossintéticas que as permitem alternar entre a via C3 ou C4 de fixação de carbono para maximizando o potencial fotossintético em ambientes aquáticos ou terrestres (UCHINO et al., 1998).

Eleocharis se distingue dos demais gêneros de Cyperaceae por apresentar folhas reduzidas a bainha tubular envolvendo a base do colmo, estilopódio persistente no aquênio maduro e a inflorescência reduzida a uma única espiguetta terminal, no ápice do colmo sem brácteas involucrais (GOETGHEBEUR, 1998; GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). Estudos anteriores sugerem que *Eleocharis* é estreitamente relacionado aos gêneros *Fuirena*, *Bolboschoenus* e *Schoenoplectus*, pertencentes a tribo *Fuireneae* (BRUHL, 1991; GOETGHEBEUR, 1998; MUASYA et al., 1998, 2009). No entanto, em uma filogenia molecular utilizando um maior número de marcadores, essa hipótese não se sustenta. Essa mesma filogenia relaciona o gênero *Eleocharis* com gêneros pertencentes à tribo *Albidgaardieae*, como por exemplos *Bulbostylis* e *Fimbristylis* (HINCHLIFF et al., 2010), também relacionadas pela grande similaridade morfológica existente entre os dois grupos (METCALFE, 1971).

Apesar de fácil reconhecimento do gênero no campo e de sua forte delimitação dentro de Cyperaceae (KUKKONEN, 1990), a classificação e delimitação das espécies do gênero *Eleocharis* é problemática em virtude da extrema redução de seus caracteres morfológicos (GONZÁLEZ-ELIZONDO; TENA-FLORES, 2000; SIMPSON, 1995; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). Dentre as classificações propostas para o gênero a de

SVENSON (1937) dividiu o gênero em nove séries e quatro subséries. Posteriormente, KUKKONEN (1990) dividiu o gênero em quatro subgêneros *Zinserlingia* com três seções, *Eleocharis* com cinco seções e três séries, *Eleogenus* com três seções, *Limnochloa* com uma seção e finalmente *Scirpidium* também com uma seção. O sistema de classificação mais moderno para *Eleocharis* divide o gênero nos subgêneros *Zinserlingia*, *Limnochloa*, *Scirpidium* e *Eleocharis* (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997). ROALSON & FRIAR (2000) realizaram uma filogenia molecular para o gênero utilizando o marcador molecular ITS em várias espécies, a compararam com as classificações de SVENSON (1937), KUKKONEN (1990) e GONZÁLEZ-ELIZONDO & PETERSON (1997) e concluíram que os subgêneros *Limnochloa* e *Zinserlingia* (*sensu* GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997) são grupos monofiléticos, no entanto, subdivisões do subgênero *Eleocharis* são monofiléticas ou polifiléticas. Em uma filogenia molecular utilizando um maior número de espécie e de marcadores molecular os resultados anteriormente apresentados foram confirmados e o subgênero *Scirpidium* também se mostrou sustentado pela mesma (ROALSON et al., 2010).

Esse capítulo tem por objetivo analisar as diferentes variantes dos padrões de desenvolvimento floral e micromorfologia das peças florais dentro do gênero. Esses padrões foram comparados entre espécies dos subgêneros *Limnochloa*, *Scirpidium* e *Eleocharis*. Os resultados aqui obtidos foram discutidos no âmbito da classificação taxonômica clássica e da filogenia molecular mais recente para o gênero

2 – MATERIAIS E MÉTODOS

2.1 – Coleta e cultivo de material botânico

Foram coletadas pelo menos 2 populações de 15 espécies de *Eleocharis* (Tabela 1). Os exemplares foram transferidas para casa de vegetação do Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (LAVeg/UFRGS) onde foram cultivados em vasos com composto orgânico. Os vasos foram posicionados na região menos ensolarada e de menor temperatura da casa de vegetação. As plantas foram irrigadas periodicamente com pelo menos 4 chuvas artificiais diárias de 10 minutos cada garantindo alto índice de umidade.

2.3 – Microscopia Eletrônica de Varredura

As amostras, fixadas e lavadas como descrito na seção anterior, foram desidratadas em série etílica ascendente (30%, 50%, 70%, 80%, 90%, 100% e 100%, 30 min cada) e transferidas para acetona pura. Em seguida as amostras foram secas em equipamento de ponto crítico CPD 030 (BAL-TEC), utilizando CO₂ como meio de equilíbrio entre as fases. Posteriormente, as espiguetas, foram aderidas em suporte de alumínio com auxílio de fita de carbono, orientadas para se obter imagens de planos tanto laterais, quanto apicais e recobertas com uma camada de 15 nm de ouro em metalizador SCD 050 (BAL-TEC). As amostras foram analisados sob tensão de 10 kV e o registro eletromicrográfico foi realizado em microscópio eletrônico de varredura JEOL 6060.

3. RESULTADOS

Em todas as espécies estudadas o padrão de desenvolvimento da espiguetas é semelhante, constituído de flores que se desenvolvem na axila de brácteas florais, as quais são dispostas de maneira helicoidal, abaixo do ápice indeterminado de uma ráquila (Figura 1A-G, 2A-D). Em *E. montana* e *E. nudipes* o número de flores em uma helicóide é superior ao das demais espécies estudadas, podendo em um único giro ser encontradas uma dezena de brácteas com sua respectivo primórdio floral (Figura 1A, E). *Eleocharis minima* apresenta o menor número de flores por espiguetas, as quais iniciam o desenvolvimento em um arranjo helicoidal, com ângulo de divergência próximo a 90°, tendendo a um arranjo dístico na região proximal da espiguetas (Figura 1B). As espiguetas floríferas de *E. viridans* também apresentam um ângulo de divergência maior entre os primórdios florais na região proximal da espiguetas, porém com um maior número de flores quando comparadas a *E. minima* (Figura 1C). *Eleocharis filiculmis* (Figura 1D), também pertencente à série *Tenuissimae*, assim como *E. minima* e *E. viridans* (Tabela 1), apresenta o padrão inicial de desenvolvimento da espiguetas semelhante a *E. sellowiana* (Figura 1F), *E. maculosa* (Figura 1G), *E. flavescens* (Figura 2A) e *E. geniculata* (Figura 2B), espécies pertencentes à série *Maculosae*. Nessas espécies a ráquila apresenta um diâmetro reduzido, quando comparadas com *E. montana*, o que reduz o número de flores em cada volta da helicóide (Figura 1A, C, D, F, G, 2A, B). *Eleocharis bonariensis* do subgênero *Scirpidium* (Figura 2D) apresenta um padrão de desenvolvimento semelhante

ao encontrado nas espécies da série *Maculosae*. Em *E. acutangula* (Figura 2C), *E. obtusetrigona* e *E. laeviglumis* (dados não mostrados), todas pertencentes ao subgênero *Limnochloa*, o ápice da ráquila se mostra bastante agudo e a região proximal da espiguetta alargada conferido um formato cônico (Figura 2C).

Em todas as espécies as flores se desenvolvem em um padrão ontogenético básico, onde os primórdios de flores se expandem lateralmente formando os estames laterais, seguido de um estame abaxial e o gineceu na região apical (Figura 3A-Q). No entanto, dentre as espécies estudadas, são encontradas variações no momento do desenvolvimento das peças florais, bem como tendências reducionistas. *Eleocharis montana* foi a espécie que apresentou a maior variedade de morfologias e "timing" de desenvolvimento das peças florais (Figuras 3A-D). Nessa espécie são encontradas flores ginospórangidas (figura 3A, B), flores perfeitas com um estame (Figura 3C) e com dois estames (Figura 3D). No entanto, nas flores onde ocorre um ou nenhum estame os primórdios de estames surgem, mas não se desenvolvem (Figura 3A-C, 4A, D). Nas flores perfeitas com dois estames pode ocorrer um atraso de desenvolvimento de um estame em relação ao outro (Figura 3D). Em *E. montana* o perianto externo é sempre constituído por duas cerdas opostas aos estames ou aos seus primórdios, uma cerda abaxial e uma cerda adaxial (Figura 3A-D). O perianto interno apresenta variações no número e posição dos primórdios de cerdas (Figura 3A-D e Tabela 1).

Em *E. minima* os primórdios de estames se desenvolvem ao mesmo tempo, podendo ocorrer o aborto do estame abaxial ainda em estádios iniciais de desenvolvimento da flor (Figura 3E). Em *E. viridans* (Figura 3F, G), *E. filiculmis* (Figura 3H) e *E. nudipes* (Figura 3I, J) o estame abaxial sempre se desenvolve, porém com um pequeno atraso em relação aos estames laterais. Em *E. geniculata* o desenvolvimento da flor segue um padrão semelhante ao encontrado nas três espécies citadas anteriormente, porém o estame abaxial se desenvolve ainda mais tardiamente (Figura 3O). Em *E. sellowiana* (Figura 3K), *E. maculosa* (Figura 3L, M), *E. flavescens* (Figura 3N), *E. obtusetrigona* (Figura 3P), *E. acutangula* e *E. bonariensis* (Figura 3Q) os três estames se desenvolvem concomitantemente ou o atraso no desenvolvimento do estame abaxial é restrito aos estádios iniciais de desenvolvimento da flor. Ainda nessas espécies, em estádios iniciais do desenvolvimento dos estames, já são evidenciados os primórdios das

peças do perianto interno (Figura 3K, L, N). Nas espécies estudadas pertencentes ao subgênero *Limnochloa*, aqui exemplificado por *E. obtusetrigona*, o estabelecimento do gineceu ocorre em estádios mais iniciais do desenvolvimento floral do que nas demais espécies (Figura 3P).

Em *Eleocharis* os estames são formados por uma antera constituída por quatro lóculos e um filete de inserção basal (Figura 4D, G, I, L, 5A-J, 6A-I). Na região apical da antera é observada uma diferenciação que envolve a extremidade do conectivo (Figura 7A-N). Em *E. montana*, *E. viridans* e *E. filiculmis* esse ápice é bastante conspícuo, assumindo uma forma apiculada e suas células epidérmicas apresentam aspecto glandular (Figura 4D, E, 7B, C, I). Nas espécies pertencentes ao subgênero *Limnochloa* o ápice apresenta formato agudo, de menores dimensões, e as células epidérmicas não apresentam aspecto glandular em comparação com as anteras de *E. montana*, exceto por *E. laeviglumis* (Figura 4 G, I, 6E, 7J-N). Em *E. nudipes* (Figura 4L), *E. sellowiana* (Figura 5A-D, 7G), *E. maculosa* (Figura 5E-G, 7D), *E. flavescens* (Figura 5H, I, 7E), *E. geniculata* (Figura 5L, 7F) e *E. minima* (Figura 7H) o ápice se mostra pouco desenvolvido e confere às anteras um aspecto plano em sua extremidade e a epiderme, nesta região, apresenta aspecto glandular. Em *E. bonariensis* o ápice da antera é semelhante ao encontrado em *E. montana*, no entanto as células apresentam um aspecto pavimentoso (Figura 7A). Na região proximal das anteras, algumas espécies, também apresentam uma projeção, como por exemplo em *E. filiculmis* (Figura 4I), *E. flavescens* (Figura 5J), *E. interstincta* (Figura 6A, C), *E. obtusetrigona* (Figura 6D, F) e *E. laeviglumis* (Figura 6G, I). Em *E. flavescens* e nas espécies pertencentes ao subgênero *Limnochloa* na transição do filete para as anteras é observado uma constrição nos filetes (Figura 5J, 6G,I).

Dois padrões de desenvolvimento do estigma foram encontrados dentre as espécies estudadas. Em *E. montana* (Figura 3A-D, 4A-D), *E. sellowiana* (figura 5D), *E. maculosa* (Figura 5G), *E. flavescens* (Figura 5K) e *E. geniculata* (Figura 5L) o gineceu apresenta dois estigmas laterais. Em *E. filiculmis* (Figura 3H, 4H), *E. nudipes* (Figura 3J, 4K, L), *E. minima* (Figura 4G), *E. obtusetrigona* (Figura 6E) e *E. laeviglumis* (Figura 6H) o gineceu apresenta dois estigmas laterais e um estigma abaxial que se desenvolvem ao mesmo tempo. Em *E. montana*, como apresentado no capítulo anterior, podem ocorrer os

dois padrões de desenvolvimento em uma mesma espiguetta. Nos estádios iniciais de desenvolvimento de *E. nudipes*, dois primórdios de estigmas laterais se desenvolvem precocemente, com o desenvolvimento tardio de um primórdio de estigma abaxial e outro adaxial (Figura 4J), no entanto, o primórdio do estigma adaxial não completa o seu desenvolvimento e somente são encontradas flores com três estigmas. Em *E. interstincta* e *E. obtusetrigona* o estilete apresenta-se dilatado na região próxima ao ovário (Figura 6C, E, F). Em *E. laeviglumis* como nas demais espécies do subgênero *Limnochloa* a dilatação do estilete, próxima ao ovário, é menos conspícua (Figura 6H).

Eleocharis montana foi a espécie que apresentou a maior variação de padrões morfológicos relacionados ao perianto. No entanto, essa variação é restrita ao perianto interno. O número mínimo de cerdas encontradas nessa espécie são quatro, relativas ao perianto externo (Figura 4A, C, E). O perianto interno pode apresentar duas cerdas (Figura 4B) ou apenas uma cerda (Figura 4D, F). Nas flores onde não ocorre determinada cerda, os primórdios também não são encontrados (Figura 3A-D, 4A-F). Em *E. minima* não foram encontradas cerdas no perianto, porém apresentam o primórdio do perianto interno (Figura 4G). Nas flores de *E. filiculmis* o perianto externo é formado por duas cerdas opostas às anteras laterais (Figura 4I). O perianto interno é formado por duas cerdas alternas aos estames laterais e o abaxial e a cerda adaxial também pertence ao perianto interno (Figura 4I). Em *E. nudipes* são encontrados primórdios de cerdas do perianto externo, opostas aos dois estames laterais e o perianto interno formado por duas cerdas alternas (Figura 4K, L). Nessa espécie o perianto apresenta um desenvolvimento bastante tardio, quando comparado com os outros verticilos. No perianto interno de *E. sellowiana* são observadas três cerdas opostas aos três estames (Figura 5A), podendo a cerda oposta ao estame abaxial estar ausente (Figura 5B). Nessa espécie o perianto interno é formado por duas cerdas alterna aos estames laterais e o abaxial, sempre presentes (Figura 5A, B), e três cerdas adaxiais (Figura 5 C). Em *E. maculosa* e *E. flavescens* o perianto externo é formado por três cerdas opostas aos estames (Figura 5E-J) e o perianto interno formado por duas cerdas alternas aos estames (Figura 5F, H, I, J) e duas cerdas adaxiais (Figura 5G, K). Em *E. maculosa*, no entanto, a cerda oposta ao estame abaxial se desenvolve com um atraso em relação as demais cerdas localizadas tanto no perianto externo quanto interno (Figura 5E, F). Em *E. geniculata* o

desenvolvimento do perianto segue o mesmo padrão encontrado em *E. flavescens* com a cerda do perianto externo, oposta ao estame abaxial, podendo não se desenvolver (Figura 5L, M).

Nas espécies pertencentes ao subgênero *Limnochloa* (neste trabalho representadas por *E. interstincta*, *E. obtuse-trigona* e *E. laeviglumis*) o perianto se mostra mais conspícuo no que se refere à morfologia das cerdas (Figura 6A-I) do que as observadas no subgênero *Eleocharis*. Nas espécies de *Limnochloa* o perianto externo é formado por três cerdas opostas aos estames (Figura 6A, B, D, G), o perianto interno é formado por duas cerdas alternas aos estames laterais e o abaxial e duas cerdas adaxiais (Figura 6C, E, F, H, I). Em *E. obtuse-trigona* as cerdas podem estar completa ou parcialmente fusionadas (Figura 6F). As cerdas periânticas de *E. obtuse-trigona* apresentam a região proximal alargada, e a região distal mais estreita conferido às cerdas um formato triangular (Figura 6D). Em *E. laeviglumis*, em algumas flores, ocorre a presença de uma cerda vestigial adaxial pertencente ao perianto externo (figura 6I). As cerdas nessa espécie, diferente *E. obtuse-trigona*, apresentam a mesma largura tanto na região proximal quanto distal tendo um aspecto setiforme (Figura 6G-I). As cerdas periânticas de *E. interstincta* apresentam uma morfologia intermediária entre *E. obtuse-trigona* e *E. laeviglumis* (Figura 6A-C).

4. DISCUSSÃO

Em todas as classificações infragenéricas de *Eleocharis*, como SVENSON (1937), KUKKONEN (1990) e GONZÁLEZ-ELIZONDO & PETERSON (1997) e estudos filogenéticos mais recentes (ROALSON; FRIAR, 2000b; ROALSON et al., 2010) demonstram que o subgênero *Limnochloa* é monofilético e clado-irmão das demais espécies do gênero. *Limnochloa* é bem definido morfologicamente (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; ROALSON; FRIAR, 2000b; ROALSON et al., 2010). HINCHLIFF & ROALSON (2009) em um estudo combinando a filogenia molecular com a morfologia do colmo neste subgênero, também corroboraram a monofilia do grupo. Estudos citogenéticos em *Eleocharis* demonstram uma constância cariotípica em *Limnochloa*, com cromossomos pequenos e numerosos, apesar da variação numérica encontrada (DA SILVA et al., 2008). Os resultados da ontogenia floral aqui apresentados,

para cinco espécies que representam diferentes grupos genéticos dentro da filogenia proposta por ROALSON et al. (2010), mostraram que o subgênero *Limnochloa* apresenta um padrão constante de desenvolvimento. O caráter ápice da antera também se mostrou regular dentro do subgênero, todas as espécies apresentaram a mesma morfologia do ápice da antera, exceto por *E. laeviglumis* que apresentou células glandulares na epiderme do ápice da antera. Algumas variações são encontradas em relação ao número de peças periânticas, no entanto essas variações estão relacionadas às fusões das cerdas e não ausência de primórdios, sendo o padrão ontogenético constante no grupo.

Dentre as espécies analisadas da série *Maculosae*, o padrão de desenvolvimento da inflorescência e da flor se mostraram constantes, exceto por algumas variações relacionadas ao desenvolvimento da cerda abaxial. Em *E. geniculata* (subsérie *Rigidae*) o perianto apresentou o mesmo padrão de desenvolvimento encontrado na série *Maculosae*, subsérie *Ocratae*, e o desenvolvimento do estame abaxial apresentou o padrão encontrado para a seção *Eleocharis* série *Tenuissimae*. Na série *Maculosae* o ápice da antera se mostrou constante em todas as espécies estudadas sem projeção do ápice da antera, porém com todas as células da epiderme do ápice glandulares. Análises filogenéticas confirmam a monofilia da série *Maculosae* (ROALSON; FRIAR, 2000b; ROALSON et al., 2010). As espécies estudadas neste capítulo estão corretamente inseridas nas subséries de acordo com a taxonomia tradicional (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997) e com a filogenia molecular (ROALSON et al., 2010). Dessa forma, as diferenças ontogenéticas observadas podem refletir a classificação tradicional e filogenética nas duas subséries. A ocorrência de atraso no desenvolvimento do estame abaxial em séries diferentes, pode ser considerado uma homoplasia para o gênero. Essa característica também foi considerada homoplásica dentro da família (VRIJDAGHS et al., 2009, 2010).

Os dados ontogenéticos apresentados para *Eleocharis* ser. *Tenuissima* demonstraram uma grande variação de estados. Em relação a posição das flores na espiguetta foram encontradas as maiores diferenças entre as espécies estudadas e o perianto apresentou pouca variação. O número de ramos do estigma é constante entre todas as espécies. O ápice da antera também apresenta diferente organização entre as espécies estudadas da série *Tenuissima*. Em *E. viridans* e *E. filiculmis* o ápice da antera apresenta o mesmo padrão encontrado em *E. montana*. De acordo com a filogenia

molecular *E. viridans* e *E. montana* estão situadas em um mesmo clado (Figura 7) e *E. filiculmis* em outro (ROALSON et al., 2010). *Eleocharis nudipes* que se encontra no mesmo clado de *E. filiculmis* na filogenia molecular, apresenta o ápice da antera plano e as células da epiderme com aspecto pavimentoso. O ápice da antera de *E. minima* tem o mesmo padrão do encontrado para as anteras da série *Maculosae*, plano com as células da epiderme glandulares. *Eleocharis* ser. *Tenuissimae* apresenta a maior diversidade e ampla distribuição geográfica dentro do gênero (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; TREVISAN; BOLDRINI, 2008, 2010). De acordo com a filogenia proposta, a série *Tenuissimae* (*sensu* GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997) é artificial, pois seus representantes estão presentes em diferentes clados ao longo de toda a árvore filogenética (ROALSON et al., 2010). As espécies aqui analisadas pertencem a três diferentes clados. *Eleocharis filiculmis* e *E. nudipes* estão inseridos em um clado com representantes de espécies tropicais do velho e do novo mundo, com morfologia heterogênea. *Eleocharis mínima* é pertencente a um complexo de espécies aquáticas (ROALSON et al., 2010) da América do Sul e *E. viridans* está inserida em um grande clado que apresenta baixo suporte entre os grupos próximos. De acordo com ROALSON et al. (2010) as espécies relacionadas a *E. viridans* ocupam zonas temperadas incluindo a maioria das espécies da região ártica e apresentam alta incidência de poliplóides (DA SILVA; QUINTAS; VANZELA, 2010; DA SILVA et al., 2008). A grande variação de caracteres moleculares (ROALSON et al., 2010), cariotípicos (DA SILVA et al., 2008, 2010), morfológicos e ontogenéticos indicam especiação ativa dentro da série.

Dentre as espécies estudadas, *E. montana* (*Eleocharis* ser. *Eleocharis*) apresentou a maior variação de caracteres intraespecíficos, inclusive com variações observáveis em um único indivíduo. *Eleocharis montana* e *E. viridans*, inseridas no mesmo clado na filogenia molecular, apresentam ápice da antera com uma projeção do conectivo, como o encontrado em *Limnochloa*, e as células da epiderme com aspecto glandular, como o encontrado na série *Maculosae*. De acordo com a filogenia molecular, *E. montana* está incluída dentro de um complexo de espécies com baixo valor de suporte, o que foi justificado pela presença de ramos de pouco comprimento no grupo em questão (ROALSON et al., 2010). A grande diversidade morfológica e ontogenética apresentada, aliada aos dados moleculares disponíveis, podem sugerir que *E. montana* seja um grande

complexo de espécies ainda não definidas taxonomicamente, cujas espécies em início de diversificação, não apresentam caracteres morfológicos e moleculares suficientes para uma delimitação precisa. A presença de ramos muito curtos em uma topologia pode ser resultado de uma rápida diversificação em um curto período de tempo (RICHARSON et al., 2001), o que também é apoiado pela grande distribuição geográfica que este complexo apresenta (Américas do Norte, Central, do Sul e África). Outra possibilidade, para a grande variação encontrada em uma espécie recente, seria a ocorrência de eventos de hibridação entre espécies próximas (ROALSON et al., 2010).

A grande redução de caracteres morfológicos dentro do gênero *Eleocharis* tem levado a classificações infragenéricas problemáticas que não refletem as relações naturais dentro do grupo. A ontogenia floral, aqui apresentada, apresentou um padrão da variação dentro do gênero evidenciando as relações evolutivas que se assemelham de ao padrão encontrado com a filogenia proposta por (ROALSON et al., 2010). A séries *Tenuissimae* e o complexo *E. montana* apresentaram grande variedade dos padrões ontogenéticos, mostrando que são grupos de especiação recente ou até mesmo especiação incipiente. Fatores que também podem estar envolvidos na diversidade dentro do grupo são eventos de hibridação e divisão taxonômica baseada em variantes morfológicas muito tênues quando comparadas com as divisões dentro do gênero. A ontogenia floral e a filogenia molecular concordam com a monofilia do subgênero *Limnochloa*. Devido à alta dispersão apresentada pelo grupo, também podem ser encontrados em uma mesma região geográfica, espécies de grupos genéticos distintos. Isso significa que a história evolutiva do grupo é extremamente complexa, com prováveis eventos sucessivos de dispersão e ocupação. Muitos clados apresentam espécies que habitam diferentes continentes. Estudos prévios sugerem que a linhagem de *Eleocharis* começou sua diversificação a cerca de 20 milhões de anos (BESNARD et al., 2009), o que sugere que espécies de um determinado clado ocuparam diferentes continentes através de dispersão por longas distâncias. Esta história evolutiva intrincada, onde linhagens e grupos de espécies bem definidos ocorrem simultaneamente com complexos de espécies pouco delimitados, também se reflete nos resultados aqui apresentados.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BESNARD, G. et al. Phylogenomics of C4 photosynthesis in sedges (Cyperaceae): multiple appearances and genetic convergence. **Molecular Biology and Evolution**, v. 26, n. 8, p. 1909–1919, 2009.

BRUHL, J. J. Comparative Development of Some Taxonomically Critical Floral Inflorescence Features in Cyperaceae. **Australian Journal of Botany**, v. 39, n. 2, p. 119–127, 1991.

DA SILVA, C. R. M. et al. Cytogenetical and cytotaxonomical analysis of some Brazilian species of *Eleocharis* (Cyperaceae). **Australian Journal of Botany**, v. 56, p. 82–90, 2008.

DA SILVA, C. R. M. et al. Karyotypic diversification and its contribution to the taxonomy of *Eleocharis* (Cyperaceae) from Brazil. **Australian Journal of Botany**, v. 58, n. 1, p. 49, 2010.

DA SILVA, C. R. M.; QUINTAS, C. C.; VANZELA, A. L. L. Distribution of 45S and 5S rDNA sites in 23 species of *Eleocharis* (Cyperaceae). **Genetica**, v. 138, n. 9-10, p. 951–957, out. 2010.

GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.). **The families and genera of vascular plant: IV. Flowering plants – monocotyledons**. Berlin: Springer-Verlag, 1998. p. 141–190.

GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; PETERSON, P. M. A classification of and key to the supraspecific taxa in *Eleocharis* (Cyperaceae). **TAXON**, v. 46, n. August, p. 433–449, 1997.

GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; TENA-FLORES, J. A. *Eleocharis* (Cyperaceae) in the New World. In: **Monocots: systematics and evolution**. Collingwood, Australia: **CSIRO**. [s.l: s.n.]. p. 637–643.

GUICHÓN, M. L. et al. Foraging behaviour of coypus *Myocastor coypus*: why do coypus consume aquatic plants? **Acta Oecologica**, v. 24, n. 5, p. 241–246, 2003.

HINCHLIFF, C. E. et al. The origins of *Eleocharis* (Cyperaceae) and the status of *Websteria*, *Egleria*, and *Chillania*. **Taxon**, v. 59, n. 3, p. 709–719, 2010.

HINCHLIFF, C. E.; ROALSON, E. H. Stem architecture in *Eleocharis* subgenus *Limnochloa* (Cyperaceae): Evidence of dynamic morphological evolution in a group of pantropical sedges. **American journal of botany**, v. 96, n. 8, p. 1487–1499, ago. 2009.

KUKKONEN, I. **On the genus *Eleocharis* (Cyperaceae) in the Flora Iranica area, with revised infrageneric classification and nomenclature**, *Annales Botanici Fennici. Anais*. 1990

METCALFE, C. R. **Anatomy of the monocotyledons V. Cyperaceae**. Oxford: Clarendon Press, 1971. p. 597

MUASYA, A. M. et al. and An assessment of suprageneric phylogeny in Cyperaceae using *rbcL* DNA sequences. v. 211, p. 257–271, 1998.

MUASYA, A. M. et al. Phylogeny of Cyperaceae Based on DNA Sequence Data: Current Progress and Future Prospects. **The Botanical Review**, v. 75, n. 1, p. 2–21, 5 dez. 2009.

ROALSON, E. H. et al. Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and Patterns of diversification in the Spikerushes. **Systematic Botany**, v. 35, n. 2, p. 257–271, 2010.

ROALSON, E. H.; FRIAR, E. A. Infrageneric classification of *Eleocharis* (Cyperaceae) revisited: Evidence from the internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA. **Systematic Botany**, v. 25, n. 2, p. 323–336, 2000a.

ROALSON, E. H.; FRIAR, E. A. Infrageneric classification of *Eleocharis* (Cyperaceae) revisited: Evidence from the internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA. **Systematic Botany**, v. 25, n. 2, p. 323–336, 2000b.

SIMPSON, D. Relationships within Cyperales. **Monocotyledons: systematics and evolution**. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 497–509, 1995.

SVENSON, H. K. MONOGRAPHIC STUDIES IN THE GENUS *ELEOCHARIS*. IV: 1. Series: *Tenuissimae*. **Rhodora**, p. 210–231, 1937.

TREVISAN, R.; BOLDRINI, I. FLORA ILUSTRADA DO RIO GRANDE DO SUL O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 6, n. 1, p. 7–67, 2008.

TREVISAN, R.; BOLDRINI, I. I. Novelties in *Eleocharis* ser. *Tenuissimae* (Cyperaceae), and a Key to the Species of the Series Occurring in Brazil. **Systematic Botany**, v. 35, n. 3, p. 504–511, 1 set. 2010.

UCHINO, A. et al. C4-type gene expression is not directly dependent on Kranz anatomy in an amphibious sedge *Eleocharis vivipara* Link. **The Plant Journal**, v. 14, n. 5, p. 565–572, 1998.

VRIJDAGHS, A. et al. A Floral Ontogenetic Approach to Questions of Homology within the Cyperoideae (Cyperaceae). **The Botanical Review**, v. 75, n. 1, p. 30–51, 5 dez. 2009.

VRIJDAGHS, A. et al. Spikelet structure and development in Cyperoideae (Cyperaceae): a monopodial general model based on ontogenetic evidence. **Annals of Botany**, v. 105, n. 4, p. 555–571, 2010.

6- APÊNDICES

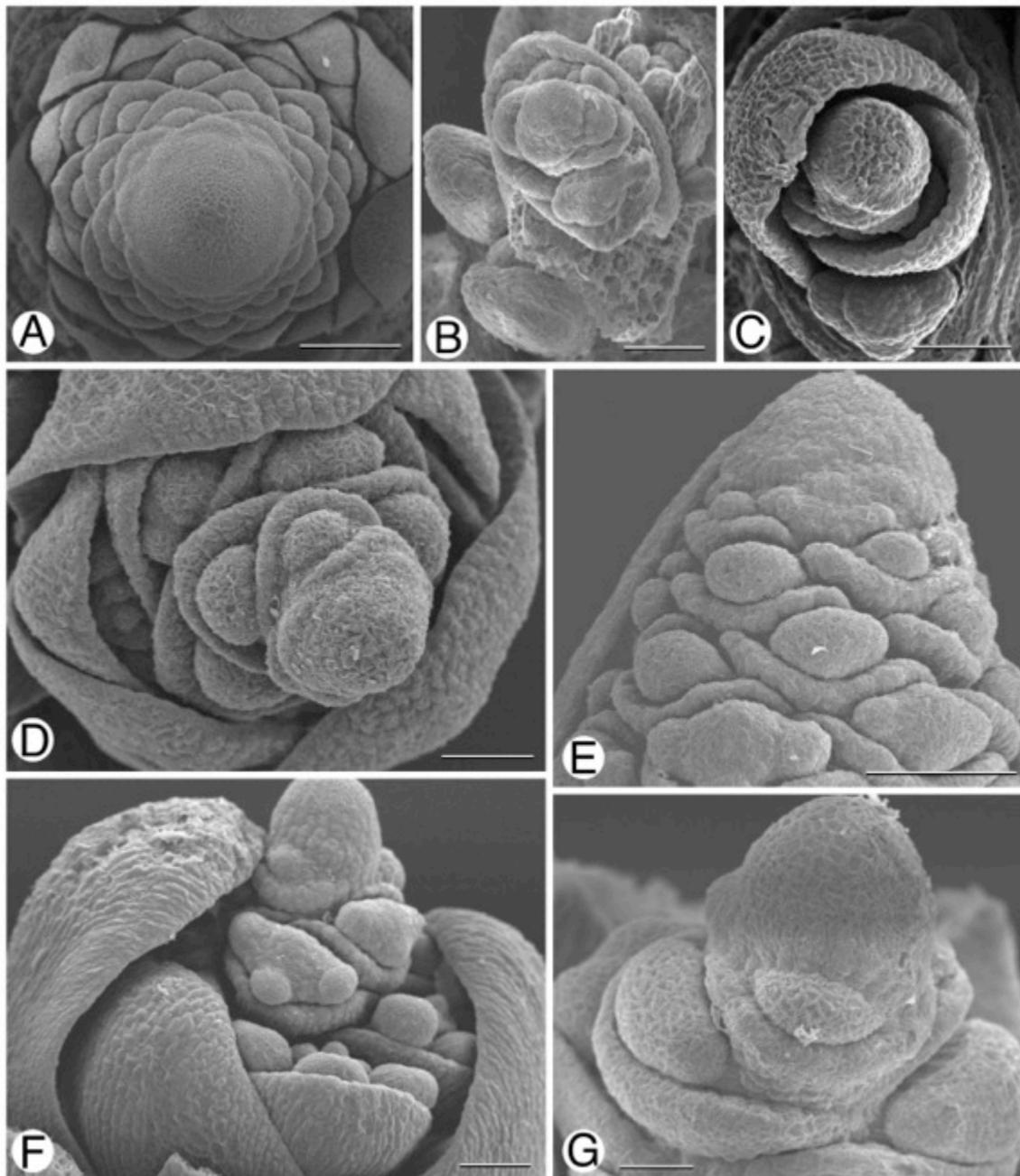


Figura 1- Comparação do ápice meristemático da espiguetta de *Eleocharis*. (A) *Eleocharis montana*. (B) *Eleocharis minima*. (C) *Eleocharis viridans*. (D) *Eleocharis filiculmis*. (E) *Eleocharis nudipes*. (F) *Eleocharis sellowiana*. (G) *Eleocharis maculosa*. Barras de escala A, C e E = 100 μm , B, D e F = 50 μm e G = 20 μm .

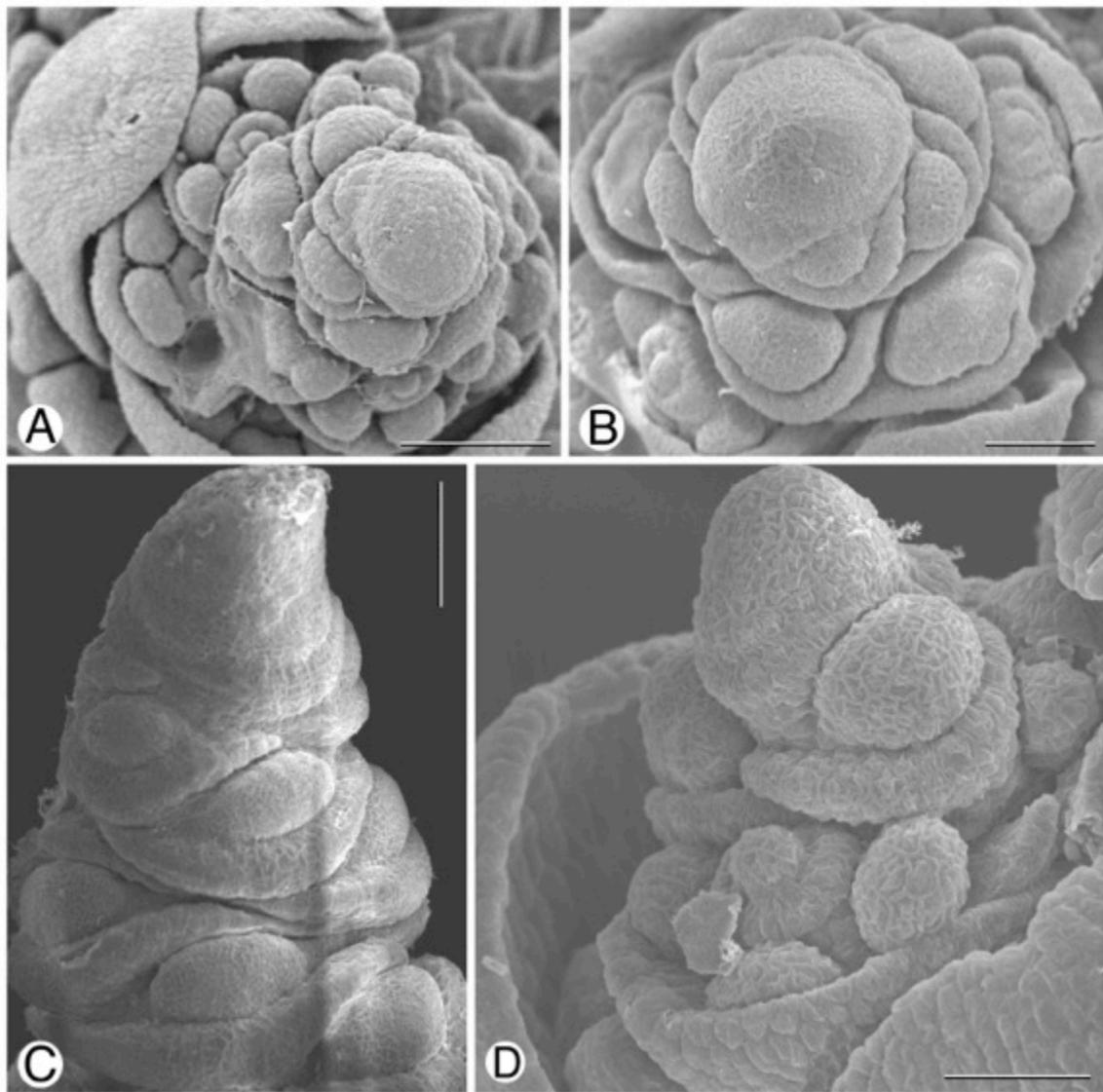


Figura 2- Comparação do ápice meristemático da espiguetta de *Eleocharis*. (A) *Eleocharis flavescens*. (B) *Eleocharis geniculata*. (C) *Eleocharis acutangula*. (D) *Eleocharis bonariensis*. Barras de escala A = 100 μm , B e D = 40 μm e C = 50 μm .

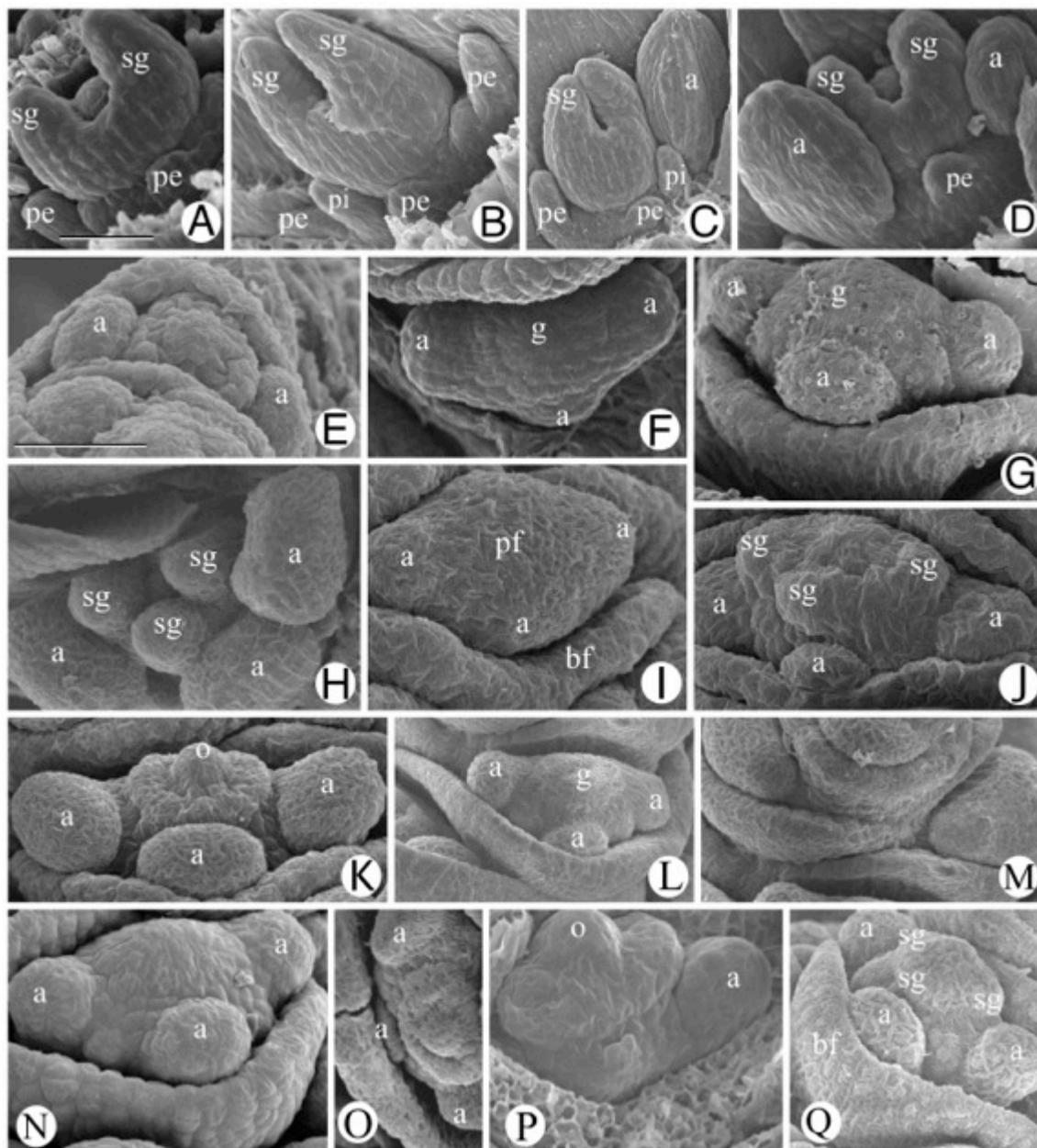


Figura 3- Primórdios florais em fases semelhantes de desenvolvimento em diferentes espécies de *Eleocharis* mostrando os diferentes padrões de desenvolvimento floral dentro das espécies estudadas. (A, B, C e D) *Eleocharis montana*. (E) *Eleocharis minima*. (F e G) *Eleocharis viridans*. (H) *Eleocharis filiculmis*. (I e J) *Eleocharis nudipes*. (K) *Eleocharis sellowiana*. (L e M) *Eleocharis maculosa*. (N) *Eleocharis flavescens*. (O) *Eleocharis geniculata*. (P) *Eleocharis obtusetrigona*. (Q) *Eleocharis bonariensis*. Abreviações – a = estame primórdio, bf = bráctea floral, g = ovário (primórdio), o = óvulo (primórdio), pe = perianto externo, pi = perianto interno e st = estilete. Barras de escala = 10 µm Barra de A equivalente de A-D e barra de E equivalente de E - Q

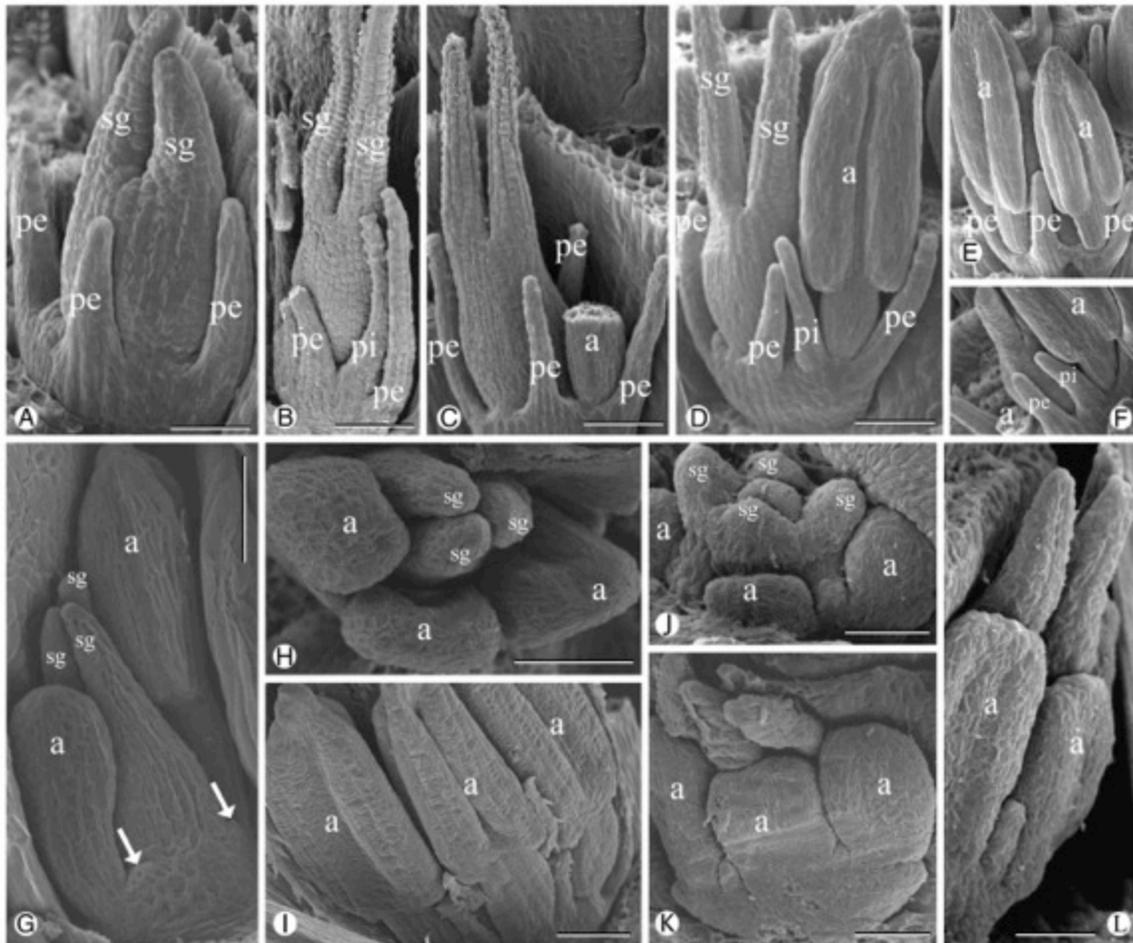


Figura 4 – Diferentes padrões morfológicos das flores de diversas espécies de *Eleocharis*. (A, B, C, D, E e F) *Eleocharis montana*. (G) *Eleocharis minima*. Setas indicam os primórdios de cerdas do perianto interno. (H e I) *Eleocharis filiculmis*. (J, K e L) *Eleocharis nudipes*. Abreviações ver legenda da figura 1. Barras de escala A, B, C, D, G, K e L = 50 μm , H e J = 40 μm e I = 100 μm .

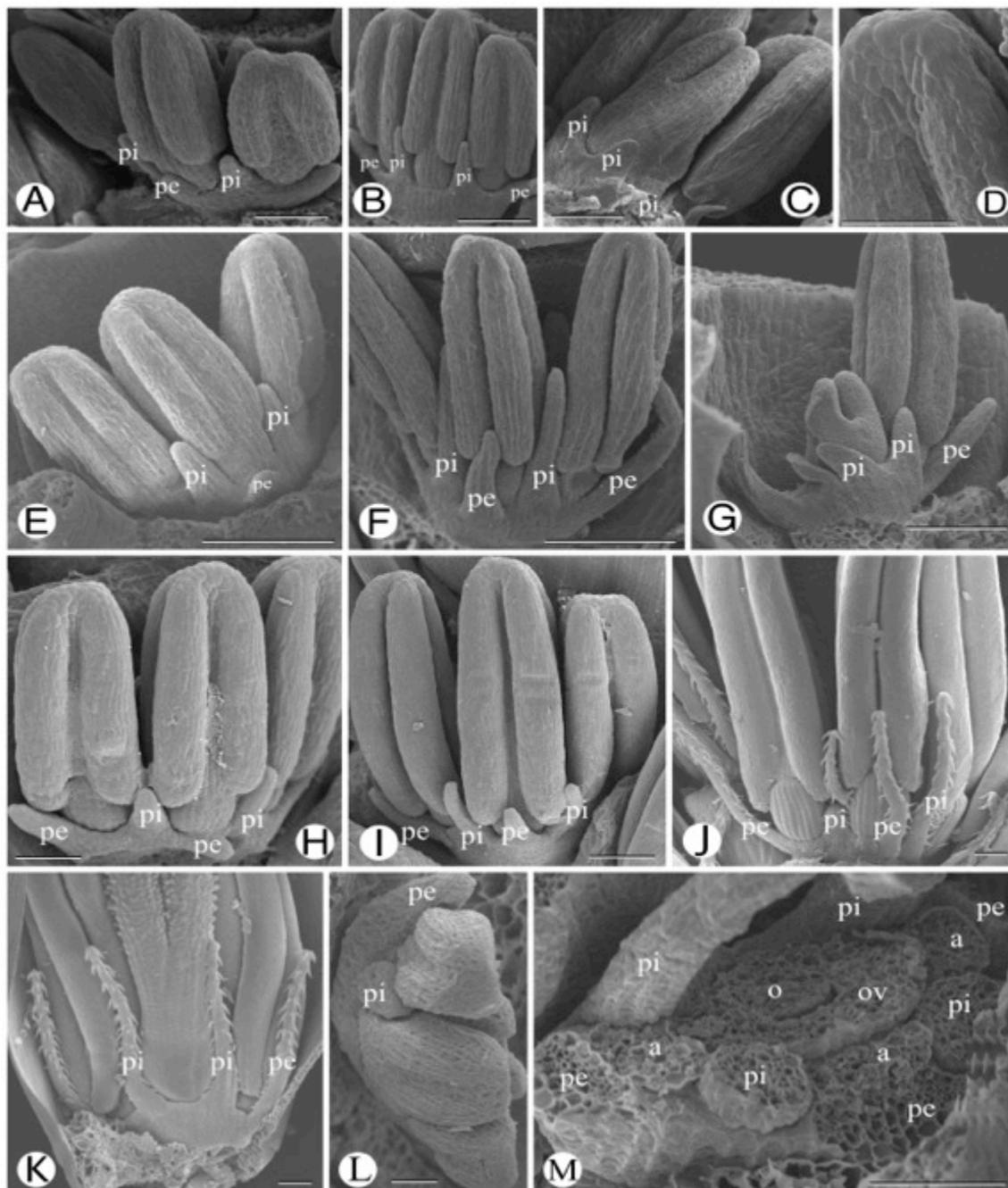


Figura 5– Diferentes padrões morfológicos das flores de diversas espécies de *Eleocharis*. (A, B, C e D) *Eleocharis sellowiana*. (D, E, F e G) *Eleocharis maculosa*. (H, I, J e K) *Eleocharis flevescens*. (L e M) *Eleocharis geniculata*. Abreviações ver legenda da figura 1. Barras de escalas A, B, C, D e H = 50 μm , E, F, G, I, K e M = 100 μm , J = 200 μm e L = 20 μm .

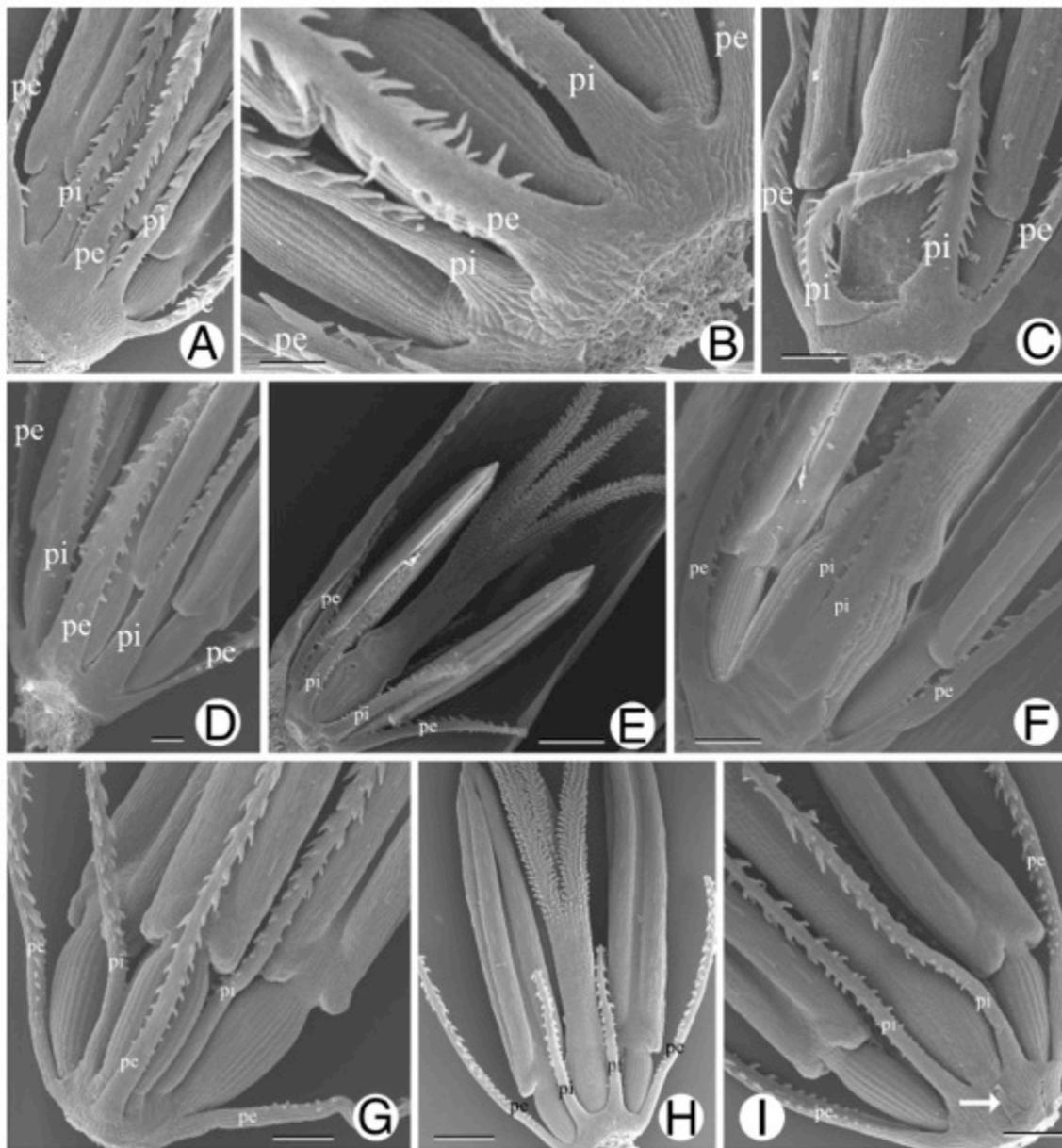


Figura 6– Diferentes padrões morfológicos das flores de diversas espécies de *Eleocharis*. (A, B e C) *Eleocharis interstincta*. (D, E e F) *Eleocharis obtusetrigona*. (G, H e I) *Eleocharis laeviglumis*. Seta na figura I indica cerda vestigial. Abreviações ver legenda da figura 1. Barras de escala A, B, D, F e G = 100 µm, C, E e H = 200 µm e I = 50 µm.

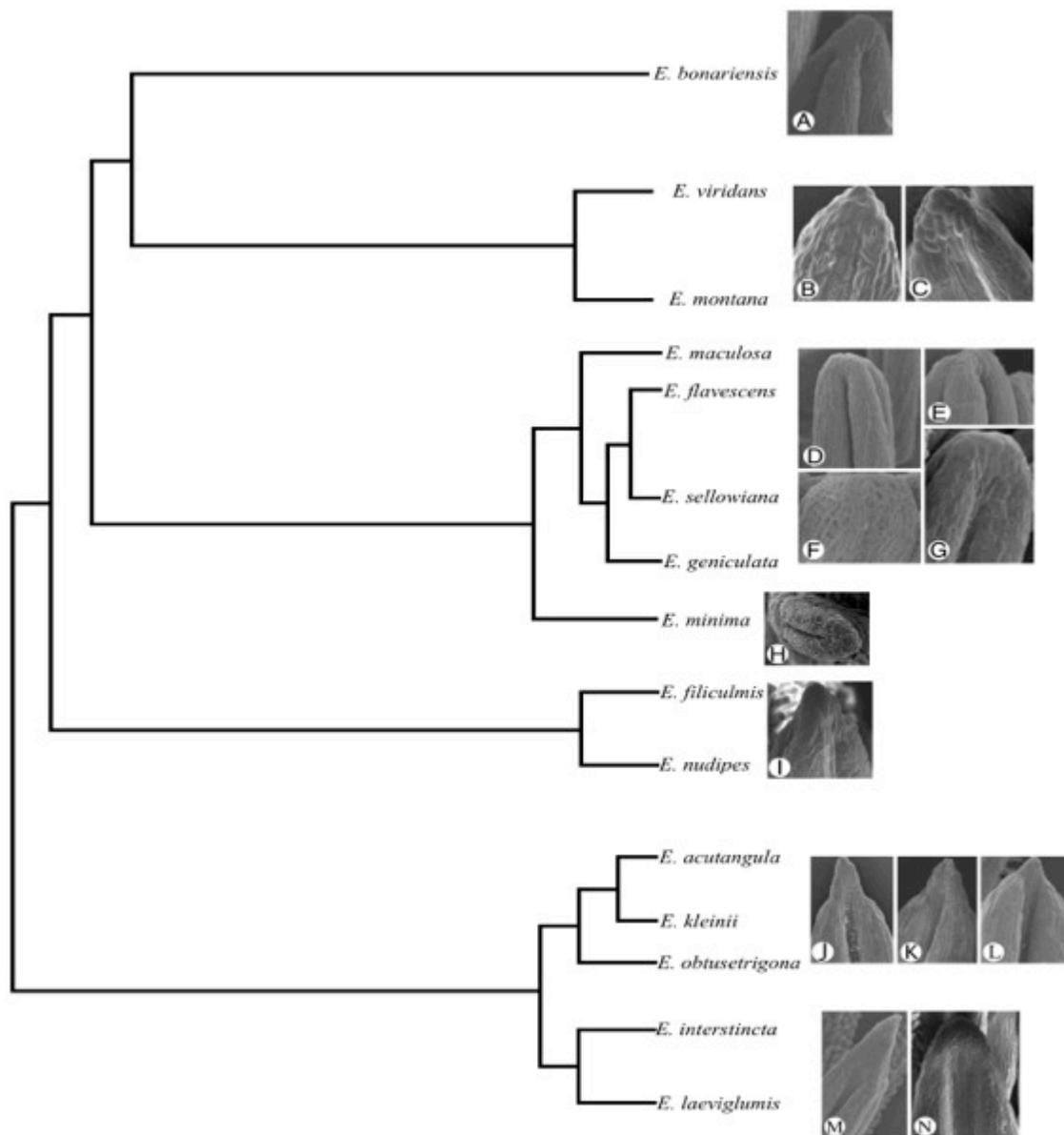


Figura 7- Característica do ápice da antera e suas variantes plotadas na filogenia molecular adaptada de ROALSON et al. (2010). (A) *Eleocharis bonariensis*. (B) *Eleocharis viridans*. (C) *Eleocharis montana*. (D) *Eleocharis maculosa*. (E) *Eleocharis flavescens*. (F) *Eleocharis geniculata*. (G) *Eleocharis sellowiana*. (H) *Eleocharis minima*. (I) *Eleocharis filiculmis*. (J) *Eleocharis acutangula*. (K) *Eleocharis kleinii*. (L) *Eleocharis obtusetrigona*. (M) *Eleocharis interstincta*. (N) *Eleocharis laeviglumi*.

Espécies	Angulo de divergência	Ápice da ráquila	Estames	Estame abaxial	Ápice da antera	Tipo de célula do Ápice da antera	Estigma	Perianto interno			Perianto externo		
								Cerdas alternas	Cerdas adaxiais	Cerdas laterais	Cerda abaxial	Cerda adaxial	
Subgênero <i>Eleocharis</i>													
Seção <i>Eleocharis</i>													
Série <i>Eleocharis</i>													
Subsérie <i>Truncateae</i>													
Schult.	<i>Eleocharis montana</i> (Kunth) Roem. &	Pequeno	Obtuso	0-2	ausente	Apiculado	Gland.	2-3	0 - 2	Ausente	2	1	1
Série <i>Tenuissimae</i>													
Subsérie <i>Chaetariae</i>													
	<i>Eleocharis minima</i> Kunth.	Grande	Obtuso	2-3	aborta/ simultâneo	Plano	Gland.	3	2 (primórdios)	?	Ausente	Ausente	Ausente
Subsérie <i>Sulcateae</i>													
	<i>Eleocharis viridans</i> Kük. ex Osten.	Grande	Obtuso	3	atraso	Apiculado	Gland.	3	2	1	2	Ausente	Ausente
	<i>Eleocharis filiculmis</i> Kunth.	Intermediário	Obtuso	3	atraso	Apiculado	Gland.	3	2	1	2	Ausente	Ausente
	<i>Eleocharis nudipes</i> (Kunth) Palla	Pequeno	Obtuso	3	atraso	Plano	Gland.	3	2	?	2	Ausente	Ausente
Seção <i>Eleogenus</i>													
Série <i>Maculosae</i>													
Subsérie <i>Ocratae</i>													
	<i>Eleocharis sellowiana</i> Kunth.	Intermediário	Obtuso	3	simultâneo	Plano	Gland.	2	2	3	2	1/ausente	Ausente
Schult.	<i>Eleocharis maculosa</i> (Vahl) Roem. &	Intermediário	Obtuso	3	simultâneo	Plano	Gland.	2	2	2	2	1 (atraso)	Ausente
	<i>Eleocharis flavescens</i> (Poir.) Urb.	Intermediário	Obtuso	3	simultâneo	Plano	Gland.	2	2	2	2	1	Ausente
Subsérie <i>Rigidae</i>													
Schult.	<i>Eleocharis genticulata</i> (L.) Roem. &	Intermediário	Obtuso	3	atraso	Plano	Gland.	2	2	2	2	1/ausente	Ausente
Subgênero <i>Limnochloa</i>													
Seção <i>Limnochloa</i>													
	<i>Eleocharis acutangula</i> (Roxb.) Schult.	Intermediário	Agudo	3	simultâneo	Agudo	Pav.	3	2	2	2	1	Ausente
Schult.	<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem. &	Intermediário	Agudo	3	simultâneo	Agudo	Pav.	3	2	2	2	1	Ausente
	<i>Eleocharis kleinii</i> Barros	Intermediário	Agudo	3	simultâneo	Agudo	Pav.	2-3	2	2	2	1	Ausente
	<i>Eleocharis obtusestrigona</i> Lindl. & Nees.	Intermediário	Agudo	3	simultâneo	Agudo	Pav.	3	2	2	2	1	Ausente
	<i>Eleocharis laevigulumis</i> R. Trevis. &	Intermediário	Agudo	3	simultâneo	Apiculado	Gland.	3	2	2	2	1	vestigial
Boldrini													
Subgênero <i>Scirpidium</i>													
Seção <i>Scirpidium</i>													
	<i>Eleocharis bonariensis</i> Nees.	Intermediário	Obtuso	3	simultâneo	Agudo	Pav.	3	Ausente	Ausente	2	Ausente	1

Tabela 1- Comparação dos caracteres ontogenéticos entre as espécies estudadas. Abreviações Gland. = Glandular e Pav. = Pavimentoso

CAPÍTULO IV

Ontogenia da espigueta prolífera em *Eleocharis viridans* Kük. ex Osten. (Cyperaceae)

1- INTRODUÇÃO

Ao longo da evolução das Angiospermas, além da esporogênese, os processos de crescimento vegetativo têm sido selecionados como padrão assexuado de reprodução.

No primeiro caso, a esporogênese é o processo de reprodução assexuada na qual a meiose tem como produto a formação de esporos geneticamente recombinados (COCUCCI; MARIATH, 1995; COCUCCI, 1969; HOFMEISTER, 1862; MARIATH et al., 2012).

No segundo caso, o crescimento vegetativo é classificado em dois grupos - **apomixia** e **propagação vegetativa**. No passado, o termo apomixia havia sido empregado para designar todo tipo de reprodução que não envolvesse a meiose. No entanto, atualmente esse termo é restrito aos fenômenos de reprodução nos quais ocorre a formação de semente sem a participação de processos sexuais (KOLTUNOW, 1993). A propagação vegetativa consiste na formação de descendentes exclusivamente por divisão mitótica, formando clones denominados “ramets”. Espécies que utilizam essa estratégia para colonização são encontradas em todos os tipos de ambientes, desde os mais rigorosos com baixos provimentos de nutrientes no solo como tundra e regiões árticas, até florestas densas, campos e cerrado (HARADA; IWASA, 1994; PIERCE; STIRLING; BAXTER, 2003). A propagação vegetativa pode ter origem a partir de raízes como em *Catasetum pileatum* Rchb. f. (Orchidaceae Juss.) (KRAUS; KERBAUY; MONTEIRO, 2006), em algumas espécies arbóreas como *Populus tremuloides* Michx. (Salicaceae Mirb.) e *Rhus javanica* var. *roxburghi* (DC.) Rehder & E. H. Wilson (Anacardiaceae R. Br.) (HARADA; IWASA, 1994). Também a partir de caules como em *Rubus pubescens* Raf. (Rosaceae Juss.) (DEBNATH, 2004), *Fragaria chiloensis* (L.) Duch. (Rosaceae) (ALPERT; MOONEY, 1986) e na família Bromeliaceae Juss. (BENZING, 2000). Além disso, pode originar-se de inflorescências, como nos gêneros *Agave* e *Fucrea* (Asparagaceae Juss.) (VAN DER PIJL, 1983), nos gêneros de Bromeliaceae *Tillandsia* L., *Dyckia* Schult. f. e *Greigia* Regel (BENZING, 2000), em espécies de *Eleocharis* (Cyperaceae Juss.) (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; LA RUE, 1936) e em *Poa alpina* var. *vivipara* L. (Poaceae Rchb.) (PIERCE; STIRLING; BAXTER, 2003). Esse tipo de propagação contribui significativamente para a manutenção de populações e é um importante processo para a recolonização de áreas (GRIME, 1998). Em *Festuca rubra* L. (Poaceae), por exemplo, um único genótipo pode se estender por áreas superiores a 219 m de diâmetro (HARBERD, 1961).

GOEBEL (1969) definiu o termo viviparidade quando novas plântulas são originadas e crescem ainda ligadas à planta progenitora. ELMQVIST & COX (1996) definiram dois tipos de viviparidade - a viviparidade verdadeira, na qual as sementes originadas a partir da fecundação germinam antes de serem dispersadas, e a pseudoviviparidade que consiste de uma propagação vegetativa na qual a nova plântula é originada a partir dos tecidos somáticos das estruturas florais da planta genitora. Esse processo tem sido comprovado em diversos grupos de angiospermas, se mostrando uma estratégia reprodutiva eficiente para a rápida colonização de ambientes diversos. A pseudoviviparidade foi relatada para diversos grupos vegetais de ambientes terrestres e epifíticos, como Asparagaceae (VAN DER PIJL, 1983), Bromeliaceae (GROSS, 1988), Cactaceae (MABBERLY, 1987), Cyperaceae (GORDON-GRAY et al., 2009), Poaceae (MOORE; DOGGET, 1976), Liliaceae (ANSARI; NAIR, 1987), bem como de ambientes marinhos como descrito pela primeira vez em *Posidonia oceanica* (L.) Delile (Posidoniaceae) (BALLESTEROS et al., 2005). Do ponto de vista evolutivo e genético, a viviparidade e a pseudoviviparidade são fenômenos distintos (reprodução sexuada vs. reprodução assexuada).

A família Cyperaceae tem sido foco de estudos por englobar estratégias de reprodução diferenciadas dos outros grupos de angiospermas. Cyperaceae é a terceira maior família de monocotiledôneas e possui distribuição cosmopolita com, aproximadamente, 5.500 espécies organizadas em 109 gêneros (GOETGHEBEUR, 1998; MUASYA et al., 2009). Como sinapomorfia, apresenta após a meiose, a degeneração de três dos quatro andrósporos formados (COAN; ALVES; SCATENA, 2010; FURNESS; RUDALL, 2011; MARIATH et al., 2012). O motivo pelo qual esse grupo de plantas elimina três andrósporos em função de um, diminuindo assim o número de esporos formados, ainda permanece desconhecido (SAN MARTIN; ANDRADE; VANZELA, 2009; SAN MARTIN et al., 2013). Outra característica reprodutiva incomum encontrada nesta família é a anficarpia, presente nos gêneros *Bulbostylis*, *Schoenoplectus*, *Trianoptiles* (GORDON-GRAY et al., 2009) e *Eleocharis* (GONZÁLES-ELIZONDO; REZNICEK, 1996). A anficarpia consiste na produção de dois tipos de frutos, um que matura na parte aérea da planta e outro no solo. As diferenças entre esses frutos, como unidades reprodutivas efetivas, permanecem desconhecidas. O fogo e as inundações sazonais têm sido sugeridos como fatores de indução da anficarpia para espécies de planaltos e terrenos inundáveis, respectivamente (LECK; SCHÜTZ, 2005). Em Cyperaceae, a pseudoviviparidade

está associada, particularmente, a espécies de ambiente aquático com oscilações sazonais do nível de água. As alterações nas condições ambientais influenciam na quantidade de indivíduos de uma determinada população que desenvolvam. Esse modo de reprodução assexuada é frequentemente encontrado em regiões com áreas onde a germinação de sementes pode ser inviável ou muito lenta em virtude de condições bióticas ou abióticas (GORDON-GRAY et al., 2009). A pseudoviviparidade em Cyperaceae, geralmente, ocorre adjacente a uma inflorescência ou flósculo, diferentemente de Poaceae onde esse processo representa a transformação de toda a espiguetas em uma plântula (PIERCE; STIRLING; BAXTER, 2003).

Eleocharis compreende cerca de 200 espécies agrupadas em quatro subgêneros, os quais são divididos em oito séries e sete subséries (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997). Dentro do gênero, a pseudoviviparidade é encontrada em várias espécies pertencentes ao subgênero *Eleocharis* organizadas nas séries *Tenuissimae*, *Multicaules*, *Melanocarpae* e *Rostellateae* e que, geralmente, crescem em ambientes úmidos (González-Elizondo & Peterson, 1997; Trevisan & Boldrini, 2008). Para designar a estrutura formada pela pseudoviviparidade, utiliza-se o termo “espiguetas prolífera” (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; TREVISAN; BOLDRINI, 2008). Estudos filogenéticos utilizando marcadores moleculares ITS, demonstraram que a série *Tenuissimae* não é um grupo natural (ROALSON; FRIAR, 2000; ROALSON et al., 2010). A expressiva redução de caracteres morfológicos dentro do gênero resulta em poucas características de valor taxonômico, das quais muitas se mostram com grande grau de homoplasia (ROALSON et al., 2010).

Eleocharis viridans Kük. ex Osten está incluída no subgênero *Eleocharis*, seção *Eleocharis*, série *Tenuissimae* e subsérie *Sulcateae*. Ocorre no sul da América do Sul tendo relatos de ocorrência no sul do Brasil, Paraguai e Argentina (TREVISAN; BOLDRINI, 2008). É encontrada em ambientes úmidos como brejos, campos úmidos e contornando corpos d’água em solos moderadamente drenados. São ervas perenes, cespitosas, com presença de cáudice, os colmos são quadrangulares, o ápice das bainhas foliares são oblíquos e as espiguetas floríferas são ovóides apresentando de 30 a 60 flores. A espécie apresenta reprodução por pseudoviviparidade com a formação de uma espiguetas prolífera que se desenvolve na axila da gluma inferior. Alguns indivíduos de *E. viridans* se reproduzem tanto pela presença de espiguetas prolíferas quanto pela presença de espiguetas floríferas, enquanto alguns indivíduos

se reproduzem somente pela viviparidade (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997; TREVISAN; BOLDRINI, 2008).

A literatura até o presente aborda o estudo da pseudoviviparidade no ponto de vista da fisiologia (PIERCE; STIRLING; BAXTER, 2003), ecologia (LECK; SCHÜTZ, 2005) e taxonomia das espécies onde tal fenômeno é encontrado (GORDON-GRAY et al., 2009). Não existem trabalhos que descrevam as transformações das estruturas envolvidas no processo de pseudoviviparidade. Assim, a proposta do presente estudo foi descrever a ontogenia da espiguetta prolífera de *E. viridans*, com o intuito de se propor um modelo arquitetural e de determinar as homologias das partes dos órgãos envolvidos durante o desenvolvimento da espiguetta prolífera em relação a outras espécies e gêneros de Cyperaceae, bem como outros grupos de angiospermas.

2- MATERIAL E MÉTODOS

2.1 Material vegetal

Exemplares de *Eleocharis viridans* foram coletados a campo, transferidos para casa de vegetação e incluídos na coleção viva do Laboratório de Biodiversidade e Restauração de Ecossistemas da Universidade Estadual de Londrina (LABRE/UEL). Os exemplares foram cultivados em vasos com composto orgânico, sombreados e com irrigação abundante. Os locais de coleta e os números de coleção viva constam na Tabela 1. Após pelo menos um ano de cultivo em casa de vegetação, uma duplicata da coleção viva foi transferida para a casa de vegetação do Laboratório de Anatomia vegetal da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (LAVeg/UFRGS) onde foram realizadas as análises morfológicas, anatômicas e ultraestruturais. De cada população pelo menos 5 indivíduos foram submetidos a análises.

Espécie	CV (LABRE/UEL)	Local de coleta (cidade, estado, país)	Coordenadas
<i>Eleocharis viridans</i> Kuk. ex Osten.	131	Conceição do Mato Dentro, MG, Brazil.	19°04'13"S 43°24'58"W
	328	Tibagi, PR, Brazil.	50°29'05"S 24°28'02"W
	005	Sapopema, PR, Brazil.	23°53'92"S 50°36'27"W
	094	Lebon Regis, SC, Brazil.	26°49'67"S 50°21'54"W
	220	Imbé, RS, Brazil.	29°54'18"S 50°06'15"W

Tabela 1- Local de coleta e número de coleção viva (CV) das populações que foram estudadas.

2.2 Registro macrofotográfico

Os registros fotográficos do desenvolvimento da espiguetta prolífera na porção apical do colmo, foram feitos com a utilização de câmera Nikon D200 e lente Sigma 150mm 1:2.8 APO MACRO DG HSMD acoplada a estativo KAISER RS 2 XA.

2.3 Microscopia de campo claro

Espiguetas prolíferas em diferentes estádios de desenvolvimento foram imersas em solução fixadora contendo glutaraldeído 1% e formaldeído 4% em tampão fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2 (MCDOWELL; TRUMP, 1976), submetidas a vácuo (pressão negativa de 760 mmHg) por pelo menos 24 h e estocadas em solução fixadora a 4°C até o uso. O material fixado foi lavado em tampão fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2, em seguida desidratado em série etílica crescente, e incluído em resina acrílica a base de hidroxietilmetacrilato (Technovit® 7100). As amostras das espiguetas prolíferas foram orientadas a fim de se obter seções transversais e longitudinais. Seções com espessura de 2 a 3 µm foram obtidas em micrótomo de rotação Leica® RM2265, com auxílio de navalha descartável de aço, de perfil alto (LEICA 818). Posteriormente, as seções foram estendidas em água destilada e aderidas em lâmina de vidro em placa aquecedora à 60 °C. As seções foram coradas com Azul de Toluidina O 0,05%, pH 4,4 (O'BRIEN; MCCULLY, 1981). As análises e fotomicrografias foram realizadas em microscópio de luz em campo claro Leica DMR HC, com câmera digital Leica DFC 500 acoplada e programa de captura de imagens Leica LAS v. 3.8 e 4.1.

2.4 Microscopia eletrônica de varredura

As amostras, fixadas e lavadas como descrito na seção anterior, foram dissecadas sob microscópio estereoscópico, em seguida desidratadas em série crescente de acetona, e secas em equipamento de crítico CPD 030 (BAL-TEC). Posteriormente, foram aderidas em suporte de alumínio com auxílio de fita de carbono e recobertas com uma camada de 15 nm de ouro em metalizador SCD 050 (BAL-TEC). Os suportes de alumínio foram analisados sob tensão de 10 kV e o registro eletromicrográfico foi realizado em microscópio eletrônico de varredura (JEOL 6060).

3- RESULTADOS

Eleocharis viridans apresenta hábito cespitoso com a presença de uma estrutura lignificada na base de união de todos os colmos, denominada cáudice. Na região apical de cada colmo pode surgir uma espiguetas prolífera (Figura 1A-F). Na região proximal da espiguetas prolífera, em contato com o colmo genitor, é visto um cáudice em formação (Figura 1C, E-F). As espiguetas prolíferas se desenvolvem na axila de uma gluma no ápice do colmo da planta genitora, denominada de gluma 1 (g1). A gluma mais distal que a primeira, e menor, é denominada gluma 2 (g2) (Figura 1A-F, 2A-D). No início do desenvolvimento, a gema que dará origem aos novos ramos da espiguetas prolífera é envolvida por uma estrutura foliar em forma de capuz (Figura 1B, 2A). Em estádios mais avançados de desenvolvimento, observa-se de três a cinco novos colmos, que se desenvolvem orientados em um plano ortogonal ao colmo genitor (Figura 1F, 2D-G). Esse tipo de espiguetas produz um novo indivíduo, sendo assim responsável pela reprodução vegetativa da espécie. Desse modo, um único indivíduo, que é constituído por vários colmos, pode produzir um grande número de espiguetas prolíferas, originando vários novos ramets. Com o desenvolvimento da espiguetas prolífera, o ganho de massa na região terminal do colmo genitor promove a flexão do mesmo, fazendo com que a estrutura alcance o solo e originando um novo clone.

A g1 é originada a partir de um primórdio que se desenvolve na porção distal do colmo ainda em fase inicial de crescimento (Figura 2H). Esse primórdio apresenta a face adaxial plana e a face abaxial convexa, configurando uma forma semi-cilíndrica (Figura 2A-D, H). Na espiguetas prolífera já estabelecida, a g1 é rígida, ereta e vista como uma continuidade do colmo (Figura 2A-B, F, 3A). A g1 apresenta, da base até a região subterminal, duas alas membranosas involutas, cuja porção proximal é fusionada ao colmo genitor (Figura 2A-B, F), envolvendo a espiguetas prolífera e a g2 (Figura 2A).

A epiderme da face abaxial da g1 é constituída por células volumosas, com paredes impregnadas com compostos fenólicos, com a presença de estômatos e intercaladas por feixes de esclerênquima, que se desenvolvem na região subepidérmica (Figura 3D, F). Ainda na região subepidérmica, voltada para a região abaxial, existe um parênquima clorofilado com duas a três camadas celulares, sendo mais desenvolvido na região mediana da g1, e abaixo desse ocorrem três feixes vasculares circundados por um parênquima fundamental (Figura 3D, F). A epiderme da face adaxial apresenta suas células regular na porção mais distal da gluma

(Figura 3D) e as células achatadas na porção mais proximal (Figura 3F). Em seções da região distal a g1 apresenta estômatos em ambas as faces da epiderme (Figura 3D). Feixes de esclerênquima adjacentes à face epidérmica adaxial são ausentes. As alas involutas da g1 são constituídas por uma única camada celular, derivada da epiderme da face abaxial com ausência do mesofilo e a da epiderme da face adaxial (Figura 3D). A espiguetta prolífera inicia o seu desenvolvimento após o completo estabelecimento da g1 (Figura 1A-E e 2A-E).

A g2 é originada a partir de um primórdio em forma laminar que surge durante a fase inicial do crescimento do colmo genitor, acompanhando o desenvolvimento da espiguetta prolífera (Figura 2H). Sua filotaxia é alterna dística em relação à g1 e localizada no fitômero mais distal (Figura 1C, E, 2A-B, D, H e 3A). No início do desenvolvimento da espiguetta prolífera, a g2 tem formato lanceolado e cresce imbricada às alas de g1 (Figura 2A-B). Em estádios posteriores do desenvolvimento, a g2 apresenta a sua morfologia semelhante a g1, porém com tamanho reduzido (Figura 2B). A g2 apresenta características anatômicas semelhantes à g1, porém diferindo dessa pelas menores dimensões das células da face abaxial da epiderme, feixes esclerenquimáticos menos desenvolvidos, menor número de camadas celulares do parênquima clorofiliano, resultando em um mesofilo mais compacto, e um único feixe vascular (Figura 3D, F). A g2 também desenvolve alas originadas a partir da face abaxial da epiderme (Figura 3D).

A espiguetta prolífera apresenta um padrão de crescimento simpodial (Figura 2B-D, G, 4A-G) no qual as unidades simpodiais se organizam de maneira helicoidal (Figura 4D, F-G). Em um mesmo indivíduo podem ocorrer unidades simpodiais com desenvolvimento somente da espiguetta florífera; unidades simpodiais com desenvolvimento de espiguetas floríferas e prolíferas; e unidades simpodiais nas quais ocorre o aborto do meristema da espiguetta florífera e somente ocorre o desenvolvimento da espiguetta prolífera (Figura 3B-C, 4F, H). A espiguetta florífera se desenvolve na axila da g2, é formada por um eixo principal de crescimento indeterminado, a ráquila, e glumas organizadas em um arranjo helicoidal, desenvolvendo-se um primórdio floral na axila de cada gluma (Figura 4F, H). Esse primórdio, por sua vez, emite primeiramente dois primórdios laterais de estames, seguido de um primórdio abaxial de estame e um primórdio apical, que origina o carpelo (Figura 4F e H). Nas unidades simpodiais, a primeira estrutura foliar a se formar é um profilo adossado, que apresenta duas quilhas, cada uma delas com um feixe esclerenquimático mais desenvolvido no seu vértice, parênquima

fundamental e um feixe vascular (Figura 5A-C). Nas unidades simpodiais desenvolvidas, na planta adulta, o perfilo é inconspícuo. No segundo nó da unidade simpodial está a bainha foliar (b1), com a presença de uma fenda na zona apical, por onde ocorre o crescimento do colmo e da bainha mais interna (b2), que integra o terceiro nó (Figura 2C, 3C-E, 4B-E, 5A-C). As bainhas b1 e b2 apresentam um arranjo alterno dístico (Figura 2C, H) e revestem completamente a gema em estádios iniciais de desenvolvimento (Figura 2D, 3B-C, E, 4B-G). Na unidade simpodial já desenvolvida a b2 é maior do que b1 e apresenta um ápice dorsal mais pronunciado (Figura 2C, G, H). Finalmente, os dois últimos nós da unidade simpodial são os que contêm as glumas g1' e g2' (Figura 2H) na axila das quais se formarão as espiguetas prolíferas e floríferas, respectivamente, originando uma nova plântula. Todos os nós apresentam entrenós curtos, com exceção do entrenó compreendido entre a b2 e a g1' que pode se alongar por muitos centímetros. Esse entrenó é referente ao colmo, que no ápice sustenta as glumas g1' e g2' (Figura 2C, H). As unidades simpodiais se desenvolvem progressiva e independentemente e, portanto, são encontrados em diferentes estádios de desenvolvimento em um mesmo simpódio (Figura 1B-F, 4A-D, 5A-C).

Na axila do perfilo (p), é produzida uma gema que é responsável pelo desenvolvimento da unidade simpodial seguinte, como continuidade do crescimento simpodial. Dessa forma, na primeira unidade simpodial formada, a gema axilar do perfilo é responsável pela formação de uma nova unidade simpodial completa, com seu perfilo, bainhas b1 e b2 e glumas g1' e g2' (Figura 5A-C), se tornando uma unidade simpodial de renovação. A gema presente na axila do perfilo geralmente apresenta desenvolvimento siléptico. O desenvolvimento da gema axilar do perfilo ocorre de maneira concomitante ao desenvolvimento do entrenó b1. Assim, o entrenó referente ao perfilo da próxima unidade simpodial, o mais jovem (p'), se desenvolve ao mesmo tempo que o entrenó referente a b1 (Figura 4A, D-F, 5A-C). Portanto, esses dois entrenós (b1 + p') pertencentes a diferentes unidades simpodiais formam um simpódio de ordem superior de ramificação (Figura 4A, 5A-C). Dessa maneira, o perfilo p' envolve a unidade simpodial de renovação. Nas bainhas b1 e b2 também são encontradas gemas axilares, no entanto essas gemas tendem a ser dormentes. Na axila do perfilo também são encontradas gemas dormentes (Figura 4A).

As unidades simpodiais exibem primórdios de raiz na sua região proximal (Figura 2E-F e 6A-D). Em seções transversais da espiguetas prolífera, o ápice de cada raiz está envolvido

pelo perfil e pela b1 (Figura 6A), indicando que as raízes são originadas no fitômero acima do ponto de inserção de b1 (Figura 6A). A partir de uma célula inicial tetraédrica, células derivadas constituem o meristema fundamental que dará origem à porção cortical da raiz (Figura 6B-C). -As derivadas que dão origem à coifa formam uma columela e a camada mais externa da coifa apresenta idioblastos contendo compostos fenólicos (Figura 6A-B). A região cortical se diferencia em duas regiões, uma com células isodiamétricas dispostas radialmente derivadas da endoderme meristemática, e uma a duas camadas de células parenquimáticas corticais, abaixo da epiderme (Figura 6C, D) originadas do meristema fundamental. As células da região cortical apresentam a formação de espaços intercelulares, mais evidentes na região do córtex interno (Figura 6D). Na porção da raiz contígua ao eixo da espiguetta prolífera, as células corticais são vacuoladas (Figura 6D), o que indica o início da curvatura da raiz.

O desenvolvimento da unidade simpodial tem início com a formação do primórdio da b1, seguido pela emissão do primórdio da b2, mantendo no ápice a estrutura em domo de um meristema apical (Figura 5C). Na região acima do primórdio de cada bainha se organiza um meristema intercalar que por proliferação celular promove a extensão do entrenó (Figura 7A). O meristema intercalar referente ao entrenó do colmo se mantém até estádios tardios de desenvolvimento. A região apical da unidade simpodial constitui a extensão do eixo do colmo, que é resultante de divisões mitóticas do meristema intercalar (Figura 7B-C). Os primórdios das glumas g1 e g2 são originados a partir do meristema apical do colmo (Figura 7D).

4- DISCUSSÃO

Os indivíduos de *Eleocharis viridans* que desenvolvem pseudoviviparidade apresentam um padrão de crescimento simpodial (Figura 8A), onde as unidades simpodiais da espiguetta prolífera podem ou não resultar no desenvolvimento de nova espiguetta prolífera na axila da gluma inferior g1. Em *Eleocharis* a gluma mais proximal é referida como gluma inferior, que geralmente é estéril, podendo em alguns casos, conter uma flor bisporangiada (GOETGHEBEUR, 1998). As glumas que protegem uma flor na espiguetta florífera são referidas como glumas superiores (GOETGHEBEUR, 1998). Em *Eleocharis* os ramos verticais ou horizontais que contêm os colmos são designados simpódios, pois apresentam um crescimento determinado, na qual a região apical determina uma inflorescência ou o meristema abortado (BAKSH; RICHARDS, 2006). Nas espécies onde ocorre

pseudoviviparidade, além do desenvolvimento da espiguetas florífera ou seu meristema abortado pode ocorrer o desenvolvimento da espiguetas prolífera lateralmente localizada. Em *E. viridans*, diferente do padrão encontrado em outras espécies, como *E. palustris* (WALTERS, 1950) e *E. cellulosa* (BAKSH; RICHARDS, 2006), não existe um ramo de crescimento lateral. No entanto, em *E. viridans*, os ramets são ligados entre si pelos colmos que sofrem flexão alcançando o solo, em virtude do desenvolvimento da espiguetas prolífera. Dessa forma, adquirindo um hábito cespitoso com formação de cáudice e interligados por colmos, podendo a população se estender por vários metros quadrados. Quando são transferidas para casa de vegetação, as plantas se reproduzem, preferencialmente, através da formação de espiguetas prolíferas. Isso indica que as condições ambientais devem interferir no desenvolvimento da pseudoviviparidade. No entanto, a causa da ativação da propagação vegetativa das plantas através da pseudoviviparidade ainda permanece desconhecida. LECK & SHULTZ (2005) atribuem como principal causa para a pseudoviviparidade o “estresse de inundação”. Entretanto, esse termo não é completamente definido pelos autores. GORDON-GRAY et al. (2009) interpretaram “estresse de inundação” como o alagamento das partes inferiores da planta, causando a flexão do colmo até o nível de água e promovendo o desenvolvimento de novas plântulas através do contato da gema lateral com a água. Por outro lado, BAIJNATH & GETLIFFE (1997) descrevem que tanto o aumento quanto a diminuição do volume de água no solo são causa da ativação da pseudoviviparidade em *Cyperus prolifer* Lam. Outro fator associado ao desenvolvimento da pseudoviviparidade foi identificado por PIERCE et al. (2003) destacando a elevada concentração de CO₂ do ambiente. Espécimes de *Poa alpina* cultivadas em altas concentrações de CO₂ atmosférico se desenvolvem preferencialmente por pseudoviviparidade. LA RUE (1936) relatou a presença de pseudoviviparidade em *Eleocharis rostellata* (Torr.) Torr. de forma independente da variação ambiental, indicando que em *Eleocharis*, o fenômeno da pseudoviviparidade é desencadeado, prioritariamente, por fatores genéticos.

As unidades simpodiais das espiguetas prolíferas apresentam um padrão de desenvolvimento bem estabelecido na axila de um perfilo e duas bainhas foliares (Figura 8A-B) como o padrão encontrado para outras espécies (WALTERS, 1950; BAKSH; RICHARDS, 2006). O perfilo é definido como sendo a primeira folha de uma ramificação (WEBERLING, 1989); em Cyperaceae é caracterizado pela presença de duas nervuras dorsais e pode ser

fusionado na região abaxial, indicando que a sua origem evolutiva é o concrecimento dos dois perfis primitivos (KOYAMA, 1961; VRIJDAGHS et al., 2010) - o que corresponde ao perfil adossado em monocotiledôneas (FONT QUER, 1975). Em algumas espécies de Cyperaceae, gemas se desenvolvem na axila do perfil e repetem o padrão de ramificação da planta (VEGETTI, 2002; RICHARDS, 2002; REUTMANN et al., 2012). Os resultados apresentados neste trabalho mostram ser esse o padrão de ramificação presente nas espiguetas prolíferas de *Eleocharis*. Dessa maneira, em cada perfil se desenvolverá uma unidade simpodial e um perfil de uma nova unidade simpodial, em um arranjo helicoidal (Figura 8B). BAKSH & RICHARDS (2006) demonstraram que o desenvolvimento das unidades simpodiais de *E. cellulosa* apresenta três bainhas basais, referidas por esses autores como brácteas com o propósito de evitar implicações relacionadas a homologias. Em *E. palustris*, é referida a existência de três folhas por colmo (WALTERS, 1950). Em *E. acuta*, EVANS (1965) descreve a presença de uma folha em forma de escama e duas bainhas fechadas. Dessa maneira, no presente estudo, o padrão de desenvolvimento dos colmos em *Eleocharis* se baseia na presença de um perfil adossado, fusionado na região abaxial e contido no primeiro nó, seguido da presença de duas bainhas foliares, inseridas nos dois nós subsequentes.

Nas espécies de Cyperaceae que podem se reproduzir por pseudoviviparidade, cada haste floral apresenta potencial ontogenético para desenvolver uma espiguetas florífera ou/e prolífera na região apical. *Eleocharis* é caracterizado por apresentar inflorescências reduzidas a uma espiguetas sem brácteas involucrais (GOETGHEBEUR, 1998) e, até o presente, não se descreve a existência de um perfil na espiguetas florífera. Os resultados aqui apresentados mostram que o desenvolvimento da espiguetas florífera em *E. viridans* segue um padrão usual, já determinado para outras espécies da subfamília Cyperoideae (VRIJDAGHS et al., 2005, 2008, 2010; REUTMANN; VEGETTI; POZNER, 2012). Em algumas espécies, as glumas são emitidas de forma dística como, por exemplo, em *Eleocharis minima* (TREVISAN; BOLDRINI, 2008), *Dulichium arundinaceum* e *Cyperus congestus* (VRIJDAGHS et al., 2010). Nas espécies de desenvolvimento helicoidal, como *E. viridans*, o ângulo de divergência entre os primórdios de glumas sugere ser uma característica bastante variável (VRIJDAGHS et al., 2010; REUTMANN et al., 2012). Em Cyperaceae, o termo gluma é genericamente usado para se referir às brácteas florais e às primeiras folhas das ramificações (VRIJDAGHS et al., 2005). A primeira gluma formada, mais proximal, não protege uma flor (TIMONEN,

1985) e, portanto, é referida como perfilo (VRIJDAGHS et al., 2005). No entanto, em *Eleocharis* a presença de uma flor na axila da gluma proximal é uma característica morfológica para a delimitação do subgênero *Scirpidium* (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997).

Nossos resultados mostram que a gluma mais proximal (g1) é originada a partir do colmo, formada por uma bainha e uma lâmina de tamanhos reduzidos, sustentando a gema que originará a espiguetta prolífera. A próxima gluma (g2) é originada no nó subsequente à g1, e sustenta o meristema que pode abortar ou formar a espiguetta florífera. As demais glumas referidas na literatura como glumas superiores (GOETGHEBEUR, 1998) são originadas a partir do meristema apical da espiguetta florífera e sustenta uma única flor (VRIJDAGHS et al., 2005). Em monocotiledôneas, as inflorescências são sustentadas por uma bráctea abaxial e ocorre a presença de um perfilo adaxial (ARBER, 1925). Diante do exposto, a g1 e g2 apresentam homologia a brácteas, que sustentam, respectivamente, as espiguetas prolífera e florífera. E a espiguetta prolífera se desenvolve na axila de um perfilo adossado em forma da bainha, como ocorrem nos demais grupos de Cyperaceae (Figura 8A) (VRIJDAGHS et al., 2010). As glumas originadas a partir do meristema apical da espiguetta florífera, referidas como glumas superiores, são homólogas a brácteas florais (VRIJDAGHS et al., 2005). Assim, em *Eleocharis*, as glumas inferiores e superiores apresentam origens diferentes, a primeira no meristema apical do colmo e a segunda no meristema apical da inflorescência, e portanto apresentam homologias diferentes.

Como descrito por BAKSH & RICHARDS (2006) para *E. cellulosa*, as diferenças entre os entrenós das unidades simpodiais estão mais relacionadas ao desenvolvimento do que somente ao tamanho. A presença de um meristema intercalar remanescente somente no entrenó mais distal também foi descrito para *E. acuta* (EVANS, 1965). A atividade desse meristema promove a extensão do penúltimo entrenó da unidade simpodial, que contém na região apical os primórdios floríferos e/ou prolíferos. Esse penúltimo entrenó do colmo se caracterizaria como uma haste floral. Por outro lado, o surgimento de uma espiguetta prolífera determinaria que este colmo continuaria seu crescimento vegetativo. A ausência de ramificações no entrenó mais distal o caracteriza como uma zona de inibição e a região acima dessa, onde ocorre a proliferação das co-florescências, é denominada zona de enriquecimento (RUA, 1999; TROLL, 1964). Em Cyperaceae as inflorescências com a zona de

enriquecimento desenvolvida é um caráter primitivo, enquanto as que apresentam a zona de inibição mais proeminente e a zona de enriquecimento reduzida são mais derivadas, como no caso de *Eleocharis* (GUARISE; VEGETTI, 2008).

Em seguimento ao desenvolvimento da espiguetta prolífera, ocorre a flexão do colmo genitor em crescimento, com emissão de raízes que fixam a nova planta ao solo. O primórdio da raiz é emitido no fitômero acima da b1, diferente do demonstrado em *E. celulosa* onde os primórdios de raiz são emitidos abaixo da primeira bainha (BAKSH; RICHARDS, 2006). Em *E. palustris* as raízes são emitidas a partir dos fitômeros do rizoma (WALTERS, 1950). A organização do meristema apical da raiz, em *E. viridans*, é do tipo fechado. Esse padrão é caracterizado por apresentar um ponto comum para as células derivadas do meristema apical (CLOWES, 2000). No ápice radicular do tipo fechado ocorrem três grupos de células iniciais: um para o cilindro central, um para o córtex e outro para a coifa, podendo a epiderme ter origem das iniciais do córtex ou da coifa (ESAU, 1967). Essa organização foi considerada como um estado ancestral em fanerógamas (ESAU, 1967). Poucos trabalhos abordam a organização apical da raiz em Cyperaceae. Em *Cyperus giganteus* Vhal, o sistema também foi descrito como sendo do tipo fechado, com células iniciais do cilindro central, do córtex e da coifa independentes, e a epiderme possui a mesma origem das células corticais (RODRIGUES; ESTELITA, 2004). Esse padrão é comumente encontrado nas monocotiledôneas (CLOWES, 2000). Em *Cyperus gracilis* R. Br., o sistema de organização do ápice da raiz se assemelha ao das pteridófitas, constituído por uma célula inicial tetrafacial (KADEJ, 1963). Os resultados aqui apresentados indicam que o padrão de desenvolvimento da raiz originada de espiguetas prolíferas de *E. viridans* assemelha-se ao de *C. gracilis*. Contudo, estudos anatômicos em raízes de um maior número de espécies, com e sem pseudoviviparidade, são necessários para o estabelecimento de um padrão anatômico de raiz em *Eleocharis*.

A organização interna das raízes de Cyperaceae apresenta uma marcante uniformidade dentro dos gêneros, composta por um cilindro central compacto e relativamente pequeno, uma bainha endodermal bem evidente, um córtex constituído por várias camadas celulares radialmente arranjadas e, em algumas espécies, pode ser evidenciada a presença de uma hipoderme (METCALFE, 1971; PLOWMAN, 1906). Nas raízes produzidas pela espiguetta prolífera de *E. viridans*, o meristema fundamental, formador do córtex, se diferencia em duas

zonas - uma externa constituindo a hipoderme, originada diretamente deste meristema, e uma interna, caracterizada por células radialmente dispostas, derivadas por divisões periclinais da endoderme que reassume atividade meristemática. Segundo VAN FLEET (1961) a endoderme constitui a camada mais interna do córtex e tem atividade meristemática, podendo ser responsável pela formação de algumas ou de todas as células do córtex. Em Cyperaceae esse evento é usual, sendo descrito em *Cyperus giganteus* (RODRIGUES; ESTELITA, 2004), *Cyperus papyrus*, *Lagenocarpus rigidus*, *Lagenocarpus junciformis* (MENEZES et al., 2005). No córtex interno, a formação precoce de espaços esquizógenos sugere o estabelecimento de um aerênquima para o desenvolvimento dessas raízes em ambientes alagados (SEAGO et al., 2005). Na hipoderme, a diferenciação precoce das células voltadas para o eixo central da espiguetta prolífera, provavelmente, está relacionada com o direcionamento do crescimento da raiz e não com a formação de aerênquima, visto que, nesse momento do desenvolvimento, as raízes estão aéreas e não estão submetidas a hipóxia, isto é, não apresentam os aspectos necessários para a sinalização de lise celular para a formação deste tecido (MANI, 1962).

A pseudoviviparidade está intimamente associada a reprodução de plantas que se desenvolvem em curtos períodos de crescimento e precisam se estabelecer em poucas semanas, como nas regiões árticas e alpinas (ELMQVIST; COX, 1996). No entanto, em Cyperaceae a pseudoviviparidade é um evento comumente associado a espécies que se desenvolvem em ambientes úmidos, que podem, ou não, ter variações do nível de água (GORDON-GRAY et al., 2009). Esse sistema pode ser desvantajoso a longo prazo pois diminui a variabilidade genética da população e contribui para a redução do banco de sementes (LECK; SCHÜTZ, 2005). Dessa forma, esse processo apresenta uma vantagem adaptativa frente às variações ambientais de curto prazo, como oscilação hídrica e sazonalidade climática (GORDON-GRAY et al., 2009). Nossos resultados indicam que a pseudoviviparidade pode coexistir com a reprodução sexuada, se tornando uma estratégia de reprodução alternativa que apresenta uma importante característica adaptativa, por permitir a rápida propagação da população e a variabilidade genética ser incrementada pela reprodução sexuada.

5- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALPERT, P.; MOONEY, H. A. Resource sharing among ramets in the clonal herb, *Fragaria chiloensis*. *Oecologia*, v. 70, p. 227–233, 1986.

ANSARI, R.; NAIR, V. J. Nomenclatural notes on some South Indian plants. **Journal Economic Taxonomic Botany**, v. 11, p. 205–206, 1987.

ARBER, A. **Monocotyledons: A morphological study**. Cambridge: Cambridge University Press, 1925.

BAIJNATH, H.; GETLIFFE, F. M. Studies in Cyperaceae in Southern Africa: 9. *Cyperus prolifer* Lam. and some allied species. **Journal of South African Botany**, v. 43, p. 21–39, 1977.

BAKSH, S. I.; RICHARDS, J. H. An architectural model for *Eleocharis*: Morphology and development of *Eleocharis cellulosa* (Cyperaceae). **American journal of botany**, v. 93, n. 5, p. 707–715, 2006.

BALLESTEROS, E. et al. Pseudovivipary, a new form of asexual reproduction in the seagrass *Posidonia oceanica*. **Botanica Marina**, v. 48, n. 2, p. 175–177, 1 jan. 2005.

BENZING, D. H. **Bromeliaceae: Profile of an Adaptive Radiation**. [s.l.] Cambridge University Press, 2000. p. 17

CLOWES, F. A. L. Pattern in root meristem development in angiosperms. **New Phytologist**, v. 146, p. 83–94, 2000.

COAN, A. I.; ALVES, M. V.; SCATENA, V. L. Evidence of pseudomonad pollen formation in *Hypolytrum*. **Australian Journal of Botany**, v. 58, p. 663–672, 2010.

COCUCCI, A. E. El processo sexual en angiospermas. **Kurtziana**, v. 5, p. 407–423, 1969.

COCUCCI, A. E.; MARIATH, J. E. A. Sexualidade em plantas. **Ciência Hoje**, v. 18, p. 51–61, 1995.

DEBNATH, S. C. Clonal Propagation of Dwarf Raspberry (*Rubus pubescens* Raf.) through in vitro Axillary Shoot Proliferation. **Plant Growth Regulation**, v. 43, n. 2, p. 179–186, jun. 2004.

ELMQVIST, T.; COX, P. A. The evolution of vivipary in flowering plants. **OIKOS**, v. 77, p. 3–9, 1996.

ESAU, K. **Plant anatomy**. New York: John Wiley & Sons, 1967.

EVANS, P. S. Intercalary growth in the arial shoot of *Eleocharis acuta* R. Br. Prodr. I. Structure of the growing zone. **Annals of Botany**, v. 7, p. 36–42, 1965.

FURNESS, C. A.; RUDALL, P. J. Selective microspore abortion correlated with aneuploidy: an indication of meiotic drive. **Sexual plant reproduction**, v. 24, n. 1, p. 1–8, mar. 2011.

GOEBEL, K. **Organography of Plants: Special organograph.** reprint ed. [s.l.] Hafner Publishing Company, 1969.

GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. In: KUBITZKI, K. (Ed.). **The families and genera of vascular plant: IV. Flowering plants – monocotyledons.** Berlin: Springer-Verlag, 1998. p. 141–190.

GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; PETERSON, P. M. A classification of and key to the supraspecific taxa in *Eleocharis* (Cyperaceae). **TAXON**, v. 46, n. August, p. 433–449, 1997.

GONZÁLEZ-ELIZONDO, M. S.; REZNICEK, A. A. New *Eleocharis* (Cyperaceae) from Venezuela. **Novon**, v. 6, n. 4, p. 356–365, 1996.

GORDON-GRAY, K. D. et al. Studies in Cyperaceae in southern Africa 42: Pseudo-vivipary in South African Cyperaceae. **South African Journal of Botany**, v. 75, n. 1, p. 165–171, jan. 2009.

GRIME, J. P. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. **Journal of Ecology**, v. 86, p. 891–899, 1998.

GROSS, E. Germination in Bromeliaceae. **Beitraege zur Biologie der Pflanzen**, v. 63, p. 101–114, 1988.

GUARISE, N. J.; VEGETTI, A. C. Processes responsible of the structural diversity of the Cyperaceae synflorescence: Hypothetical evolutionary trends. **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 203, n. 8, p. 640–647, nov. 2008.

HARADA, Y.; IWASA, Y. Lattice population dynamics for plants with dispersing seeds and vegetative propagation. **Researches on Population Ecology**, v. 36, n. 2, p. 237–249, 1994.

HARBERD, D. J. Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra*. **New Phytologist**, v. 60, p. 184–206, 1961.

HOFMEISTER, W. **On the germination, development and frutification of higher Cryptogamia and on the frutification of Coniferae.** London: (English translation by F. Curry from the 1851 german edition), 1862.

KADEJ, F. Interpretation of the pattern of the cell arrangement in the root apical meristem of *Cyperus gracilis* L. var. *alternifolius*. **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**, v. 32, p. 295–301, 1963.

KOLTUNOW, A. M. Apomixis: Embryo Sacs and Embryos Formed without Meiosis or Fertilization in Ovules. **The Plant cell**, v. 5, n. 10, p. 1425–1437, out. 1993.

KOYAMA, T. Classification of the Family Cyperaceae. **Journal of the Faculty of Science, Tokyo University. Section 3: Botany**, v. 8, n. 3, p. 37–81, 1961.

KRAUS, J. E.; KERBAUY, G. B.; MONTEIRO, R. Desenvolvimento de protocormos de *Catasetum pileatum* Rchb. f. in vitro: aspectos estruturais e conceituais. **Hoehnea**, v. 33, n. 2, p. 177–184, 2006.

LA RUE, C. D. Vegetative Reproduction in *Eleocharis rostellata*. **Journal Academy of Science Arts and Letters**, v. XXI, p. 105–117, 1936.

LECK, M. A.; SCHÜTZ, W. Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 7, n. 2, p. 95–133, ago. 2005.

MABBERLY, D. J. **The plant book**. Cambridge: Cambridge University Press, 1987.

MANI, P. A. Air-space tissue in *Cyperus*. **Science and culture**, v. 28, p. 39–40, 1962.

MARIATH, J. E. A. et al. Embryology of Flowering Plants Applied to Cytogenetic Studies on Meiosis. In: SWAN, A. (Ed.). **Meiosis Molecular Mechanisms and Cytogenetic Diversity**. [s.l.] InTech, 2012.

MCDOWELL, E. M.; TRUMP, B. F. Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. **Archives of pathology & laboratory medicine**, v. 100, n. 8, p. 405–414, ago. 1976.

MENEZES, N. L. DE et al. Meristematic activity of the Endodermis and the Pericycle in the primary thickening in monocotyledons: considerations on the “PTM”. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, v. 77, n. 2, p. 259–74, jun. 2005.

METCALFE, C. R. **Anatomy of the monocotyledons V. Cyperaceae**. Oxford: Clarendon Press, 1971. p. 597

MOORE, D. M.; DOGGET, M. C. Pseudo-vivipary in fuegian and falkland islands grasses. **British Antarctic Survey Bulletin**, v. 43, p. 103–110, 1976.

MUASYA, A. M. et al. Phylogeny of Cyperaceae Based on DNA Sequence Data: Current Progress and Future Prospects. **The Botanical Review**, v. 75, n. 1, p. 2–21, 5 dez. 2009.

O'BRIEN, T. P.; MCCULLY, M. E. **The study of plant structure: principles and selected methods**. Melbourne: Termacarphi Pty, 1981. p. 357

PIERCE, S.; STIRLING, C. M.; BAXTER, R. Pseudoviviparous Reproduction of *Poa alpina* var. *vivipara* L. (Poaceae) during Long-term Exposure to Elevated Atmospheric CO₂. **Annals of Botany**, v. 91, n. 6, p. 613–622, 6 mar. 2003.

PLOWMAN, A. B. The comparative anatomy and philogeny of the Cyperaceae. **Annals of botany**, v. 20, p. 1–35, 1906.

REUTEMANN, A. et al. Structure of the Cyperaceae Inflorescence. **The Botanical Review**, v. 78, n. 2, p. 184–204, 5 abr. 2012.

REUTEMANN, A.; VEGETTI, A. C.; POZNER, R. Structure and development of the style base in *Abildgaardia*, *Bulbostylis*, and *Fimbristylis* (Cyperaceae, Cyperoideae, Abildgaardieae). **Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants**, v. 207, n. 3, p. 223–236, mar. 2012.

RICHARDS, J. H. Flower and Spikelet Morphology in Sawgrass, *Cladium jamaicense* Crantz (Cyperaceae). **Annals of Botany**, v. 90, n. 3, p. 361–367, 5 ago. 2002.

ROALSON, E. H. et al. Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and Patterns of diversification in the Spikerushes. **Systematic Botany**, v. 35, n. 2, p. 257–271, 2010.

ROALSON, E. H.; FRIAR, E. A. Infrageneric classification of *Eleocharis* (Cyperaceae) revisited: Evidence from the internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA. **Systematic Botany**, v. 25, n. 2, p. 323–336, 2000.

RODRIGUES, A. N. A. C.; ESTELITA, E. M. Anatomia da raiz de *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae) em desenvolvimento. **Brazilian Journal of Botany**, v. 1, n. 2001, p. 629–638, 2004.

RUA, G. H. **Inflorescencias bases teóricas para su análisis**. Buenos Aires: Sociedad Argentina de Botánica, 1999.

SAN MARTIN, J. A. B. et al. Asymmetric cytokinesis guide the development of pseudomonads in *Rhynchospora pubera* (Cyperaceae). **Cell biology international**, v. 37, n. 3, p. 203–212, mar. 2013.

SAN MARTIN, J. A. B.; ANDRADE, C. G. T. D. J.; VANZELA, A. L. L. Early meiosis in *Rhynchospora pubera* L. (Cyperaceae) is marked by uncommon ultrastructural features. **Cell biology international**, v. 33, n. 10, p. 1118–1122, out. 2009.

SEAGO, J. L. et al. A re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. **Annals of botany**, v. 96, n. 4, p. 565–79, set. 2005.

TIMONEN, T. Synflorescence morphology and anatomy in *Kobresia laxa* (Cyperaceae). **Annals of Botany Fennici**, v. 22, p. 153–171, 1985.

TREVISAN, R.; BOLDRINI, I. FLORA ILUSTRADA DO RIO GRANDE DO SUL O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Rio Grande do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Biociências**, v. 6, n. 1, p. 7–67, 2008.

TROLL, W. **Die infloreszenzen, typologie und stellung im aufaubau des vegetionskörpers 1**. Jena: Gustav Fisher, 1964.

VAN DER PIJL, L. **Principles of dispersal in higher plants**. Berlin: Springer, 1983.

VAN FLEET, D. S. Histochemistry and function of the endodermis. **The Botanical Review**, v. 27, p. 165–217, 1961.

VEGETTI, A. C. Typological Reinterpretation of the Inflorescences in Cariceae (Cyperaceae). **Phyton**, v. 42, p. 159–168, 2002.

VRIJDAGHS, A. et al. Floral ontogeny in *ficinia* and *isolepis* (cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. **Annals of botany**, v. 96, n. 7, p. 1247–1264, dez. 2005.

VRIJDAGHS, A. et al. A Floral Ontogenetic Approach to Questions of Homology within the Cyperoideae (Cyperaceae). **The Botanical Review**, v. 75, n. 1, p. 30–51, 5 dez. 2009.

VRIJDAGHS, A. et al. Spikelet structure and development in Cyperoideae (Cyperaceae): a monopodial general model based on ontogenetic evidence. **Annals of Botany**, v. 105, n. 4, p. 555–571, 2010.

WALTERS, S. M. On the vegetative morphology of *Eleocharis* R. Br. **New Phytologist**, v. 49, n. 1, p. 1–7, 1950.

WEBERLING, F. **Morphology of flowers and inflorescences**. Cambridge: Cambridge University Press, 1989. p. 405

6 - APÊNDICES

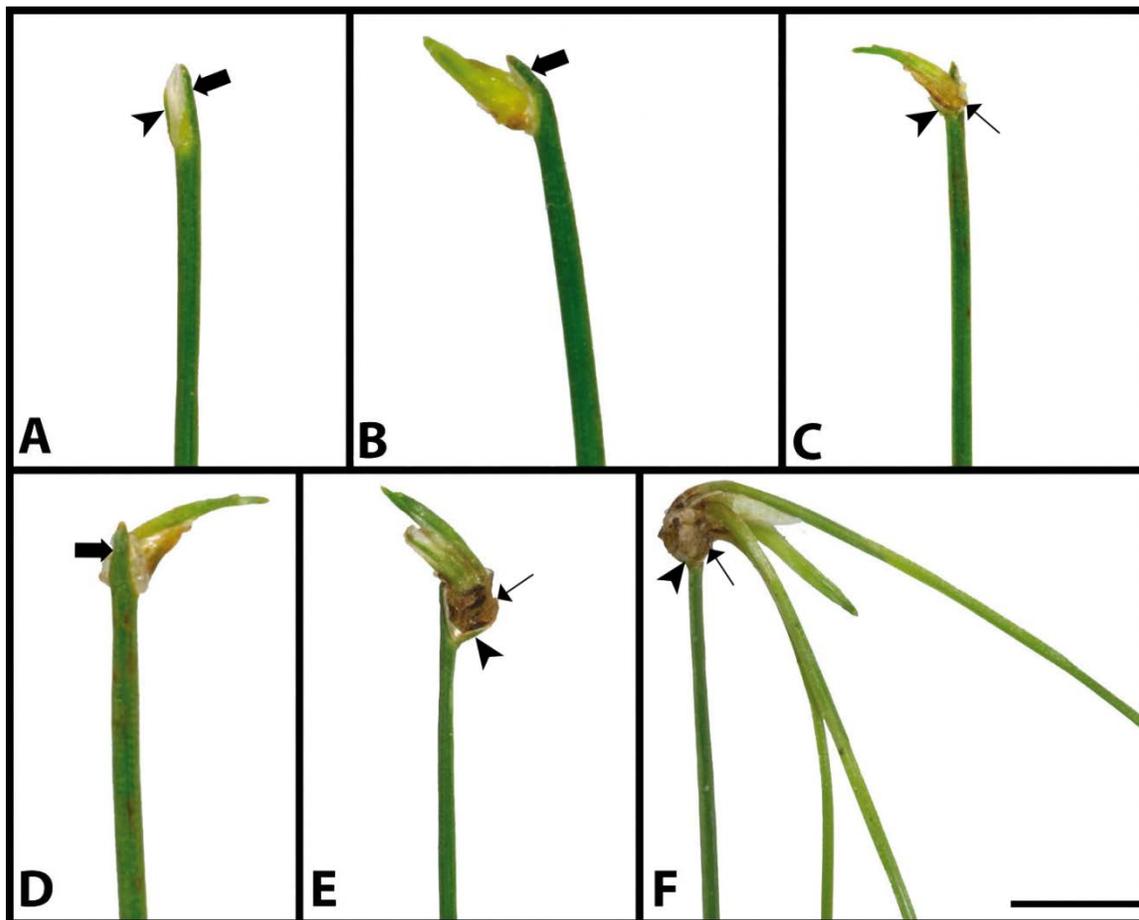


Figura 1. Macrofotografias de diferentes fases de crescimento da espiguetta prolífera de *Eleocharis viridans*. (A) vista lateral da fase inicial do crescimento das unidades simpodiais ainda estão contidas entre a g1 (seta grossa) e g2 (cabeça de seta). (B) vista lateral em estágio mais avançado com início do crescimento das unidades simpodiais. A espiguetta prolífera se desenvolve na axila da g1 (seta grossa) a g2 foi removida por dissecação. (C) Vista frontal da espiguetta prolífera com as unidades simpodiais já emergidas das bainhas foliares. Nessa fase se inicia a formação do cáudice (seta fina). Cabeça de seta corresponde a g1. (D) vista dorsal da espiguetta prolífera mostrada na figura 1C mostrando a g1 (seta grossa) bem estabelecida e as alas bem desenvolvidas. (E) Espiguetta prolífera com três unidades simpodiais em diferentes estádios de desenvolvimento. Cáudice (seta fina) bem desenvolvido. Cabeça de seta sinaliza a g2. (F) Espiguetta prolífera em estágio final de desenvolvimento com quatro unidades simpodiais em diferentes fases de crescimento. Nessa fase do desenvolvimento da espiguetta prolífera o colmo genitor sofre a flexão para que a estrutura alcance o solo. Barra de escala: 2 cm.

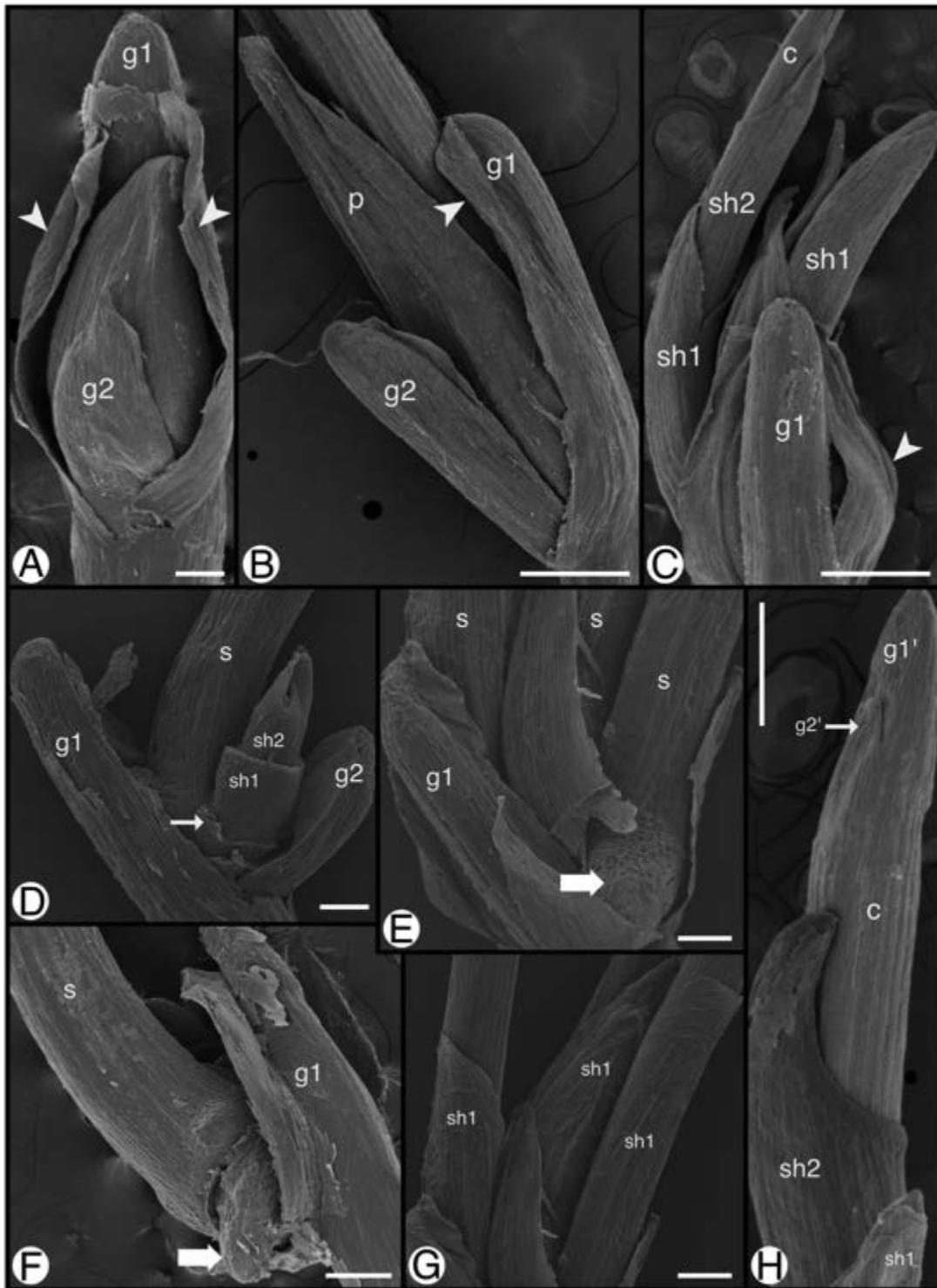


Figura 2. Eletromicrografias de varredura em diferentes fases de crescimento da espiguetta prolífera de *Eleocharis viridans*. (A) Estádio inicial do desenvolvimento da espiguetta prolífera correspondendo a fase anterior do mostrado na figura (1A). O primórdio da espiguetta prolífera se desenvolve na axila da gluma 1. A g2 cresce no primeiro nó da ramificação e é imbricada à g1. Cabeça de setas apontam as alas da g1 fusionadas na região proximal ao colmo genitor. (B) vista lateral da espiguetta prolífera com a unidade simpodial já estabelecida. As g1 e g2 apresentam morfologia semelhante e tamanhos diferentes. A cabeça de seta sinaliza as alas da g1. (C) Vista dorsal da espiguetta prolífera com as unidades simpodiais em diferentes estádios de crescimento. Na unidade simpodial mais desenvolvida são vistas as b1, b2 e colmo. Na unidade simpodial mais jovem o colmo ainda não cresceu além da b1, que apresenta uma fenda evidente, na sua porção mais terminal. A cabeça de seta aponta a ala da g1. (D) Espiguetta prolífera se desenvolvendo na axila da g1, com duas unidades simpodiais em diferentes fases do crescimento. Na unidade simpodial mais jovem são evidenciados o perfilo (seta fina) e as b1 e b2, na última é vista uma fenda na região terminal. A g2 é vista inserida no primeiro nó da espiguetta prolífera. (E e F) Região proximal das unidades simpodiais em estágio avançado de desenvolvimento mostrando o primórdio de raiz (seta grossa). (G) Região mais distal da espiguetta prolífera, mostrada na figura (2E), evidenciando a b1. Região apical da unidade simpodial logo após crescer através da b2 mostrando o primórdio da g1, mais proximal, e da g2 mais distal. Abreviações: b1- Bainha 1, b2- Bainha 2, c- colmo, g1- gluma 1, g2- gluma 2, p- perfilo adossado e s- unidade simpodial. Barras de escalas: A, D e F- 100 µm; E, G, H- 200 µm; B, C- 500 µm.

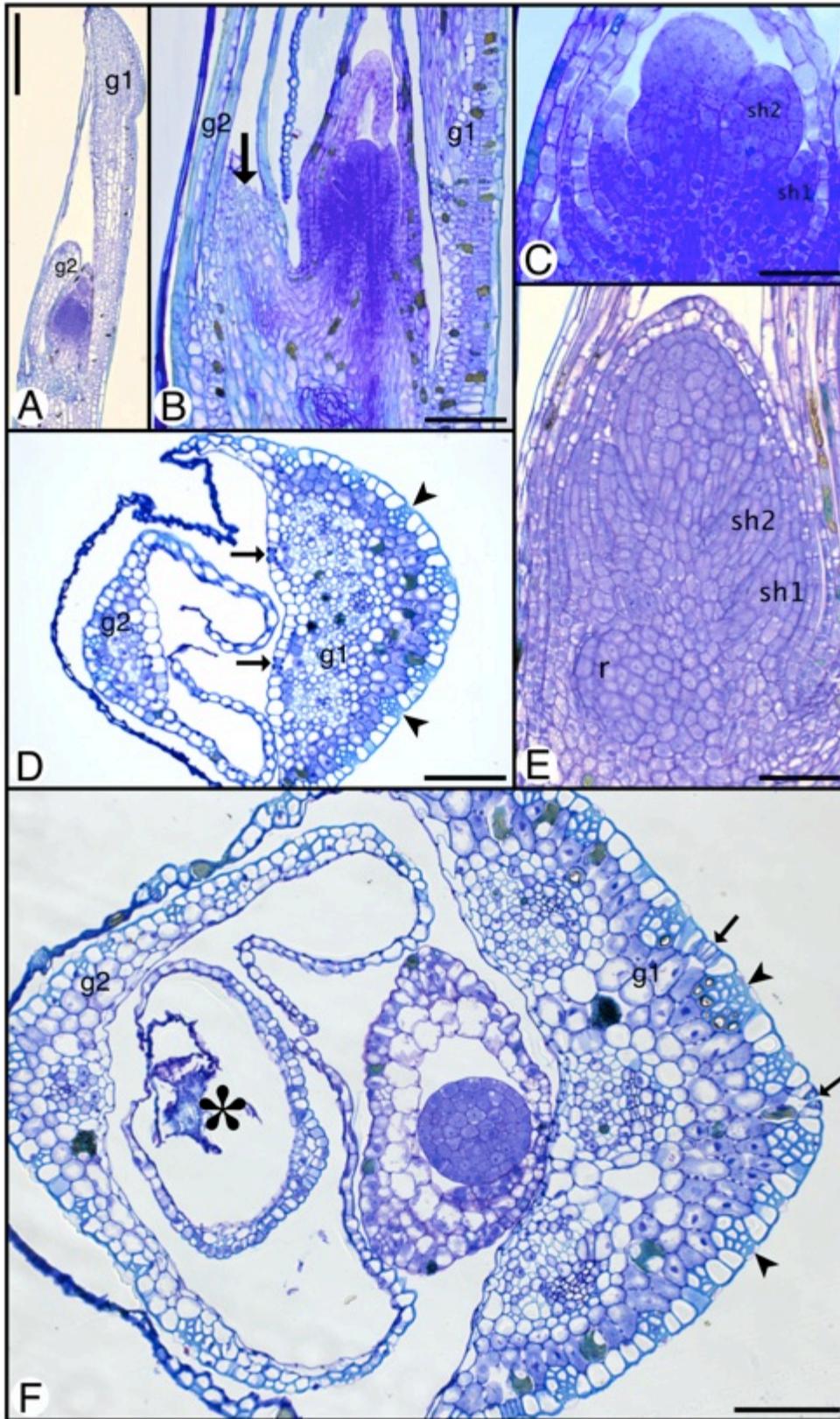


Figura 3. (A) Seção longitudinal de espigueta prolífera em estágio inicial do desenvolvimento. O meristema se desenvolve na axila da g1 e a g2 é inserida no primeiro nó subsequente a g1. (B) Seção longitudinal do início do desenvolvimento da espigueta prolífera na axila da gluma mais proximal (g1). Na axila da gluma mais distal é visto o primórdio da espigueta florífera já abortado (seta). (C) seção longitudinal do primórdio da unidade simpodial com os primórdios da b1 e b2 em desenvolvimento. (D) Seção transversal a espigueta prolífera na região terminal das glumas g1 e g2 evidenciando a presença de estômatos (setas) na epiderme da face adaxial, na epiderme da face abaxial os feixes de esclerênquima (cabeça de seta) são bem desenvolvidos. (E) Primórdio da unidades simpodial em fase posterior a mostrada na figura 3C, o primórdio da b1 envolve todo o primórdio da unidade simpodial e a b2 segue aberta na região terminal. Nessa fase o primórdio de raiz já é evidente. (F) Seção transversal da espigueta prolífera em região mais proximal das glumas g1 e g2. A g1 é vista com três feixes vasculares em início de diferenciação, enquanto somente um é visto na g2. Setas indicam a presença de estômatos na epiderme da face abaxial e as cabeças de setas indicam os feixes de esclerênquima. Abreviações: b1- Bainha 1, b2- Bainha 2, g1- gluma 1, g2- gluma 2, r- primórdio de raiz. Barras de escalas: A, D- 50 μ m; B, C e E- 20 μ m.

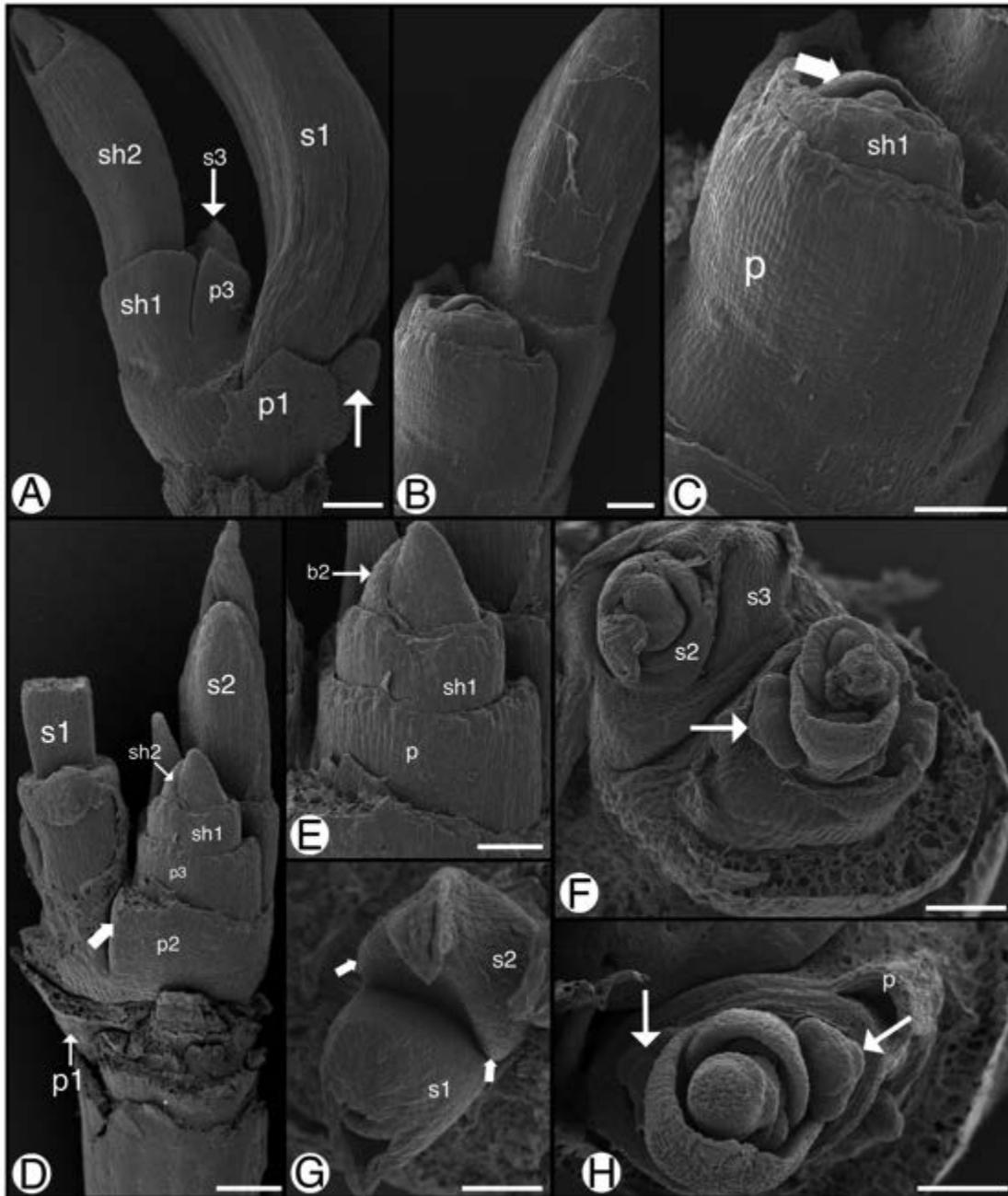


Figura 4- Eletromicrografias de varredura de espiguetas prolíferas em estádios iniciais de desenvolvimento e dissecadas mostrando as diferentes fases da ontogenia da estrutura. (A) Unidades simpodiais em diferentes fases de desenvolvimento mostrando a diferenciação do perfilo adossado na unidade simpodial mais jovem. Na axila do perfilo referente à unidade simpodial mais desenvolvida é vista uma gema dormente (seta fina). (B – C) Detalhe de uma unidade simpodial jovem envolvida pelo perfilo e pelas bainhas florais 1 e 2. Seta grossa da figura C indica o ápice dorsal da bainha 2. (D) Espigueta prolífera com três unidades simpodiais em diferentes fases de desenvolvimento. Observar a organização das estruturas foliares envolvendo as unidades simpodiais. Seta grossa indica uma das quilhas do perfilo na axila do qual se desenvolveu a terceira unidade simpodial. (E) Detalhe da terceira unidade simpodial da espigueta prolífera mostrada na figura 3C, onde são observados o perfilo, as b1 e b2 e o ápice do colmo. (F) Desenvolvimento helicoidal das unidades simpodiais na espigueta prolífera. primórdio da espigueta florífera e duas unidades simpodiais em diferentes estádios de desenvolvimento a mais jovem constitui a unidade simpodial de renovação. De maneira helicoidal se desenvolvem os primórdios das flores (seta fina) no primórdio da espigueta florífera. (G) início do desenvolvimento de duas unidades simpodiais. As quilhas do perfilo do segundo monopódio são bem evidenciadas. (H) Detalhe do primórdio da espigueta florífera constituído por uma ráquila indeterminada que emite primórdios de glumas, na axila das quais se desenvolvem primórdios florais (seta fina). Abreviações: b1- Bainha 1, b2- Bainha 2, c- colmo, g1- gluma 1, g2- gluma 2, s- unidade simpodial e p- perfilo adossado. Barras de escalas: A, C, D- 200 μ m; B, E, F, G, H- 100 μ m.

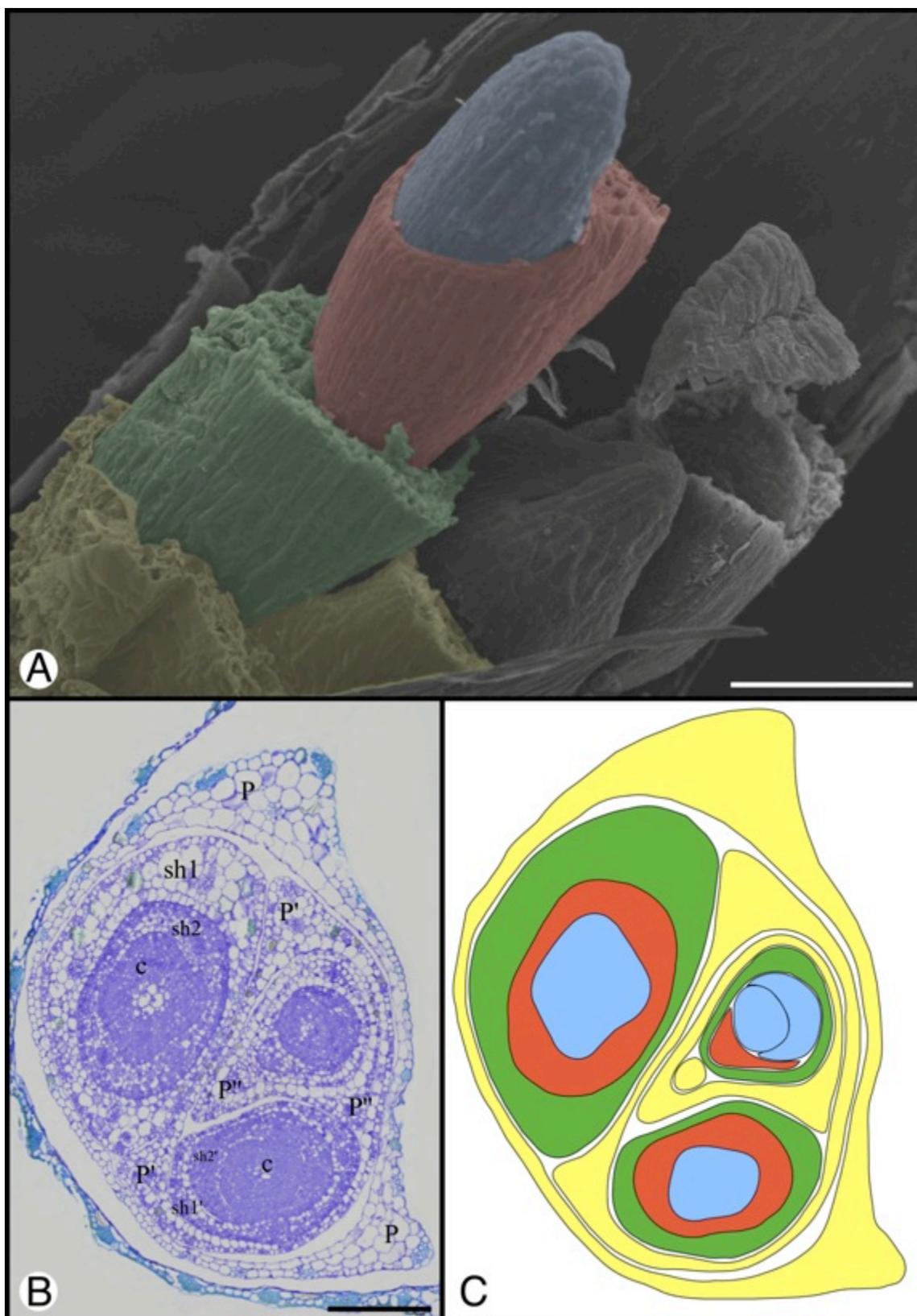


Figura 5- Eletromicrografia de varredura, seção transversal em microscopia de campo claro e esquema da seção transversal de um simpódio com as unidades simpodiais em diferentes fases de desenvolvimento. (A) unidade simpodial jovem mostrando a organização das bainhas foliares ao seu entorno. (C-D) Corte transversal e esquema do simpódio mostrando a organização do perfil e das bainhas que envolvem as unidades simpodiais. Perfil sinalizado em amarelo, bainha 1 em verde, bainha 2 em vermelho e colmo em azul. Barras de escalas: A- 100 μ m; B- 20 μ m.

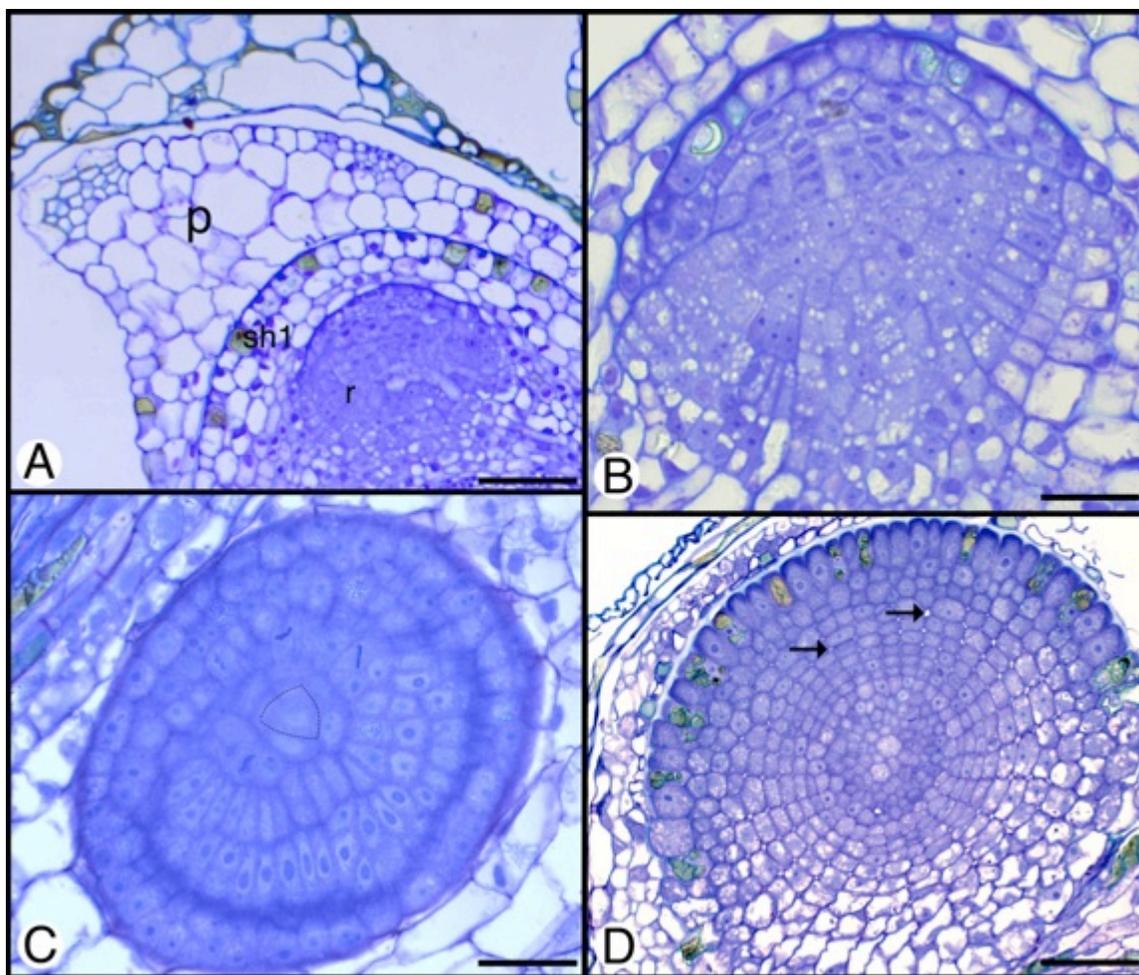


Figura 6- (A) Seção longitudinal ao primórdio da raiz envolvido pelo perfilo e pela b1. (B) detalhe do primórdio da raiz adventícia na coifa são destacadas as células da columela. A epiderme e a hipoderme têm origens comuns e a endoderme é originada de outra camada celular. Fileiras de células no córtex interno são originadas a partir da endoderme. (C) Seção transversal do ápice do primórdio da raiz adventícia mostrando a célula tetrafacial (destacada com linha pontilhada). (D) Raiz em estágio tardio de desenvolvimento com espaços esquizógenos (setas finas) entre as células do córtex interno. Na região da raiz voltada para o eixo central da espiguetta prolífera as células do córtex interno e externo estão vacuoladas. Abreviações: b1- Bainha 1, p- perfilo, r- primórdio de raiz. Barras de escalas: A- 50 μ m; B-D- 20 μ m.

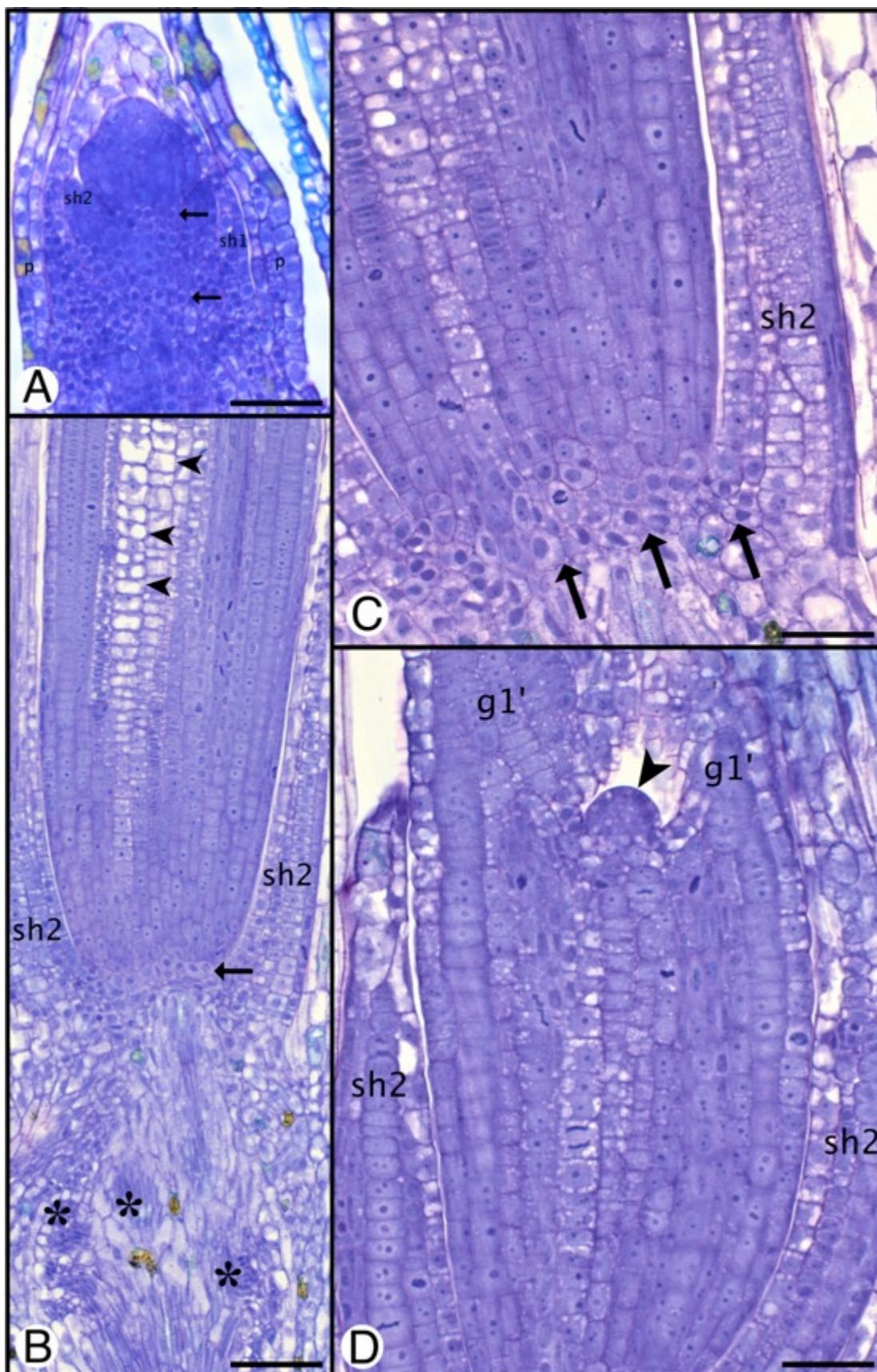


Figura 7- Seções longitudinais das unidades simpodiais em diferentes estádios do desenvolvimento. (A) Unidade simpodial em início de desenvolvimento onde são vistas fileiras de células do meristema intercalar (setas) na região proximal dos nós referentes a bainha mais externa (b1) e da bainha mais interna (b2). (B) Vista geral da região basal de uma unidade simpodial. Na região mais distal as células são vacuoladas (cabeça de seta), indicando a diferenciação a partir do meristema intercalar. Na região proximal da unidade simpodial são vistas as fileiras de células do meristema intercalar (seta) na altura de onde é emitida a bainha foliar mais interna (b2). Abaixo da unidade simpodial é evidenciado um conjunto de traços de outros monopódios (*). (C) Detalhe da região basal da unidade simpodial destacando as fileiras de células do meristema intercalar (setas), b2- bainha mais interna. (D) Região distal mostrando o meristema apical em forma de domo (cabeça de seta) na axila do primórdio da gluma 1 (g1). Barras de escalas: A-B- 50 μ m; B-C- 20 μ m.

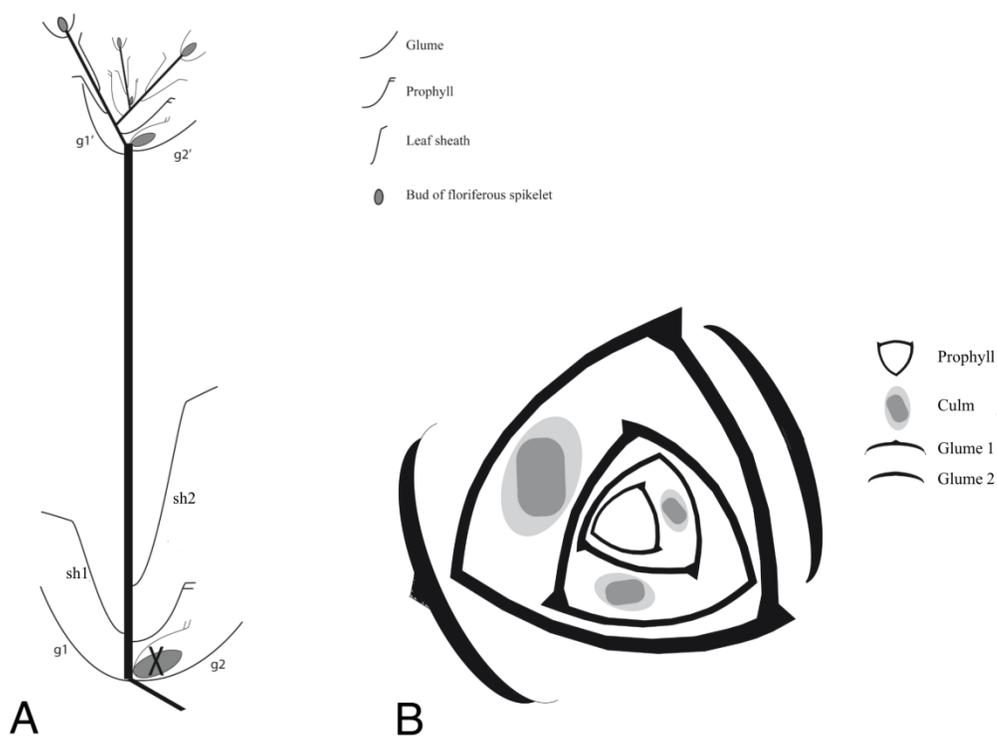


Figura 8. Representação esquemática do padrão de crescimento de *E. viridans*. (A) Modelo arquitetural do padrão de crescimento que apresenta pseudoviviparidade. (B) Modelo esquemático do desenvolvimento dos monopódios na axila de um perfilo adossado com a região abaxial fusionada. Observar o arranjo helicóide das bainhas profilares em relação as $g1$ e $g2$.

CAPÍTULO IV

Considerações finais

Ao logo deste trabalho, a ontogenia floral do gênero *Eleocharis* foi abordada em diferentes aspectos. Do ponto de vista morfológico, foi demonstrado que a inflorescência de *Eleocharis*, reduzida a uma única espiguetta terminal no ápice do colmo, se desenvolve na axila de uma folha suporte (bráctea proximal), seguindo o padrão de desenvolvimento encontrado na família Cyperaceae. As flores que surgem na axila de brácteas florais, emergem de maneira helicoidal, lateralmente ao ápice indeterminado da ráquila. A bráctea proximal, no gênero estudado, é reduzida e pode ser frequentemente confundida, em uma análise macromorfológica, com a bráctea floral. Fato esse que é ressaltado em subgêneros onde a redução da bráctea proximal é ainda mais intensa como no subgênero *Scirpidium*. Ambas as brácteas proximal e floral apresentam origens distintas, sendo a bráctea proximal originada a partir do meristema do apical do colmo e a bráctea floral originada a partir do meristema apical da espiguetta.

A ontogenia floral dentro do gênero *Eleocharis* segue o padrão encontrado dentro da subfamília Cyperoideae, chamado Scirpoide. Nesse padrão, o primórdio floral se expande lateralmente originando dois estames laterais, seguido de um estame abaxial, um gineceu apical e dois verticilos de perianto. Dentro das diferentes divisões do gênero foram encontradas variações do padrão de desenvolvimento citado anteriormente, como: diversidade na disposição dos primórdios florais ao logo da espiguetta, diferenças no número, padrão de desenvolvimento e micromorfologia dos estames, variação no desenvolvimento dos ramos do estigma, diferenças na organização das peças periântica, e diferentes momentos de desenvolvimento dos verticilos florais. Essas variações refletem relações encontradas dentro do gênero, tanto na taxonomia clássica como em recentes estudos utilizando marcadores moleculares. Nossos resultado também demonstraram que aspectos da micromorfologia, como encontrado nas anteras, por exemplo, também refletem relações evolutivas dentro do gênero. Dessa forma, a ontogenia floral mostrou que pode auxiliar na compreensão das relações evolutivas de grupos, com profundas reduções morfológicas, como *Eleocharis*.

Outro aspecto destacado aqui foi em relação ao desenvolvimento da espiguetta prolífera. Essa estrutura é uma estratégia reprodutiva, assexuada, por pseudoviviparidade e nunca foi estudada anteriormente na perspectiva morfológica e ontogenética. A espiguetta prolífera é formada por unidades simpodiais constituídas por um perfilo adossado, uma bainha externa, uma interna e um colmo, que na região terminal desenvolve o primórdio de uma espiguetta

florífera, que pode ser abortado, e lateralmente, na axila da bráctea proximal, pode ocorrer o desenvolvimento de uma nova espigueta prolífera. O segundo entrenó de cada unidade simpodial contém um primórdio de raiz e um meristema intercalar na base do colmo. Esses resultados indicam que a pseudoviviparidade pode coexistir com a reprodução sexuada, como uma estratégia de reprodução alternativa que permite a rápida propagação das populações.

Em perspectivas futuras se pretende aliar os dados ontogenéticos aqui discutidos, tanto para a espigueta prolífera quanto para a espigueta florífera, com trabalhos envolvendo a genômica funcional. Dessa forma, compreender as homologias do perianto, das brácteas proximais e florais e os genes responsáveis por desencadear o processo de pseudoviviparidade. Através dessa abordagem possivelmente as relações de homologias das partes florais dentro do gênero, bem como os processos fisiológicos e ecológicos envolvidos na pseudoviviparidade poderiam ser melhor compreendidos. Estudos anatômicos e morfológicos detalhados, também se mostram importantes para o grupo, uma vez que os processos reduccionais das estruturas dificultam a interpretação das relações evolutivas no âmbito da morfologia clássica.