

unesp



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – RIO CLARO**



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

EMBRIOLOGIA E DESENVOLVIMENTO PÓS-SEMINAL DE ESPÉCIES DE POACEAE (POALES)

ADRIANA TIEMI NAKAMURA

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

Dezembro - 2007

Livros Grátis

<http://www.livrosgratis.com.br>

Milhares de livros grátis para download.

unesp



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS – RIO CLARO**



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

EMBRIOLOGIA E DESENVOLVIMENTO PÓS-SEMINAL DE ESPÉCIES DE POACEAE (POALES)

ADRIANA TIEMI NAKAMURA

Orientadora: Profa. Dra. Vera Lucia Scatena

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

Dezembro - 2007

**Dedico esta tese a Julio e Miyoko Nakamura,
que me surpreendem a cada dia e demonstram,
a partir de gestos generosos, o amor incondicional de pais.**

AGRADECIMENTOS

Aos meus mestres, em especial, Profa. Dra. Vera Lucia Scatena, que me orientou e fez concretizar esta tese e à Profa. Dra. Hilda M. Longhi-Wagner pelo inestimável auxílio na escolha das espécies, coleta e identificação de material e contribuições nos artigos anatômicos.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pela bolsa de doutorado concedida (processo 140022/2004-0) e auxílio financeiro (proc. 471809/2004-7).

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP), pel auxílio financeiro (proc. 2005/02141-4).

Ao Instituto de Biociências e Departamento de Botânica, pela infraestrutura e equipamentos que permitiram a realização deste trabalho.

À Coordenação do Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas – Biologia Vegetal, nas pessoas do Prof. Dr. Julio A. Lombardi e Prof. Dr. Gustavo Habermann, por todo apoio fornecido.

Ao Prof. Dr. Flávio Henrique Caetano e aos funcionários do Centro de Microscopia Eletrônica, pelo processamento do material e utilização do microscópio eletrônico de varredura.

Ao Prof. Dr. Massanori Takaki, pela disponibilização das incubadoras do Laboratório de Fotomorfogênese para a gerinação das sementes, além dos valiosos ensinamentos científicos e pessoal.

À Dra. Alessandra Ike Coan, Dr. João Tannus, M.Sc. Aline Oriani pelas coletas de material botânico.

Aos funcionários do departamento de Botânica: Ari Roberto Pesce, Célia Maria Hebling de Moraes, João Sidnei Covre e Valnice Tralba Rampin, pela dedicação e auxílio.

À Heloisa A. Scopinho Nicoletti, chefe da seção II de Pós-graduação, e secretárias, pela ajuda com questões burocráticas.

Aos funcionários da biblioteca e da seção de pós-graduação, pelo tratamento VIP que sempre recebi de todos.

A Edson Simão, agradeço o esforço imenso de estar sempre presente em minha vida, me apoiando nos momentos difíceis e me alegrando (mais ainda) nos momentos felizes.

Às amigas: Angelita, Eli, Renatinha, Rita, Suzi, Ur e Tutti... O que seria de mim sem a alegria de todas vocês! Agradeço por cada instante vivido. Vou levá-las para sempre no meu coração.

A todos vocês e a todos que de alguma forma contribuíram para a elaboração desta tese, meus mais sinceros agradecimentos.

**“Para o campo, flores.
Para os homens, sonhos.”**

ÍNDICE

Descrição	Página
	a
1. Resumo	1
2. Abstract	2
3. Introdução Geral	3
4. Literatura citada	5
Capítulo I: Desenvolvimento da antera e grãos de pólen de	
espécies de Poaceae (Poales)	10
Resumo	11
Abstract	11
Introdução	12
Material e métodos	13
Resultados	14
Discussão	17
Referências Bibliográficas	21
Ilustrações	26
Capítulo II: Megasporogênese, Megagametogênese e	
desenvolvimento do fruto de espécies de Poaceae (Poales)	32
Resumo	33
Abstract	33
Introdução	34
Material e métodos	35
Resultados	36
Discussão	39
Referências Bibliográficas	42
Ilustrações	48
Capítulo 3: Desenvolvimento pós-seminal de espécies de	
Poaceae (Poales)	56
Resumo	57
Abstract	57
Introdução	58
Material e métodos	59
Resultados	60
Discussão	64
Referências Bibliográficas	68
Ilustrações	73
Considerações Finais	79

1. RESUMO

A embriologia e o desenvolvimento pós-seminal de *Olyra humilis*, *Sucrea monophylla* (Bambusoideae), *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae), *Eragrostis solida* e *Chloris elata* (Chloridoideae) foram estudadas visando à caracterização dessas subfamílias de Poaceae. As anteras são bitecas e tetrasporangiadas; apresentam tapete secretor; microsporogênese sucessiva; tétrades isobilaterais, grãos de pólen esféricos, tricululares, monoporados, com anel e opérculo. Apresentam óvulo bitegmentado; saco embrionário tipo *Polygonum*; endosperma nuclear e embrião lateral. As espécies apresentam raiz embrionária de origem endógena (adventícia), cotilédone dividido em hiperfilo (escutelo), bainha reduzida e hipofilo (coleóptilo), coleorriza (raiz primária reduzida), mesocótilo (eixo entre escutelo e coleóptilo) e epiblasto (folha embrionária). O desenvolvimento pós-seminal inicia-se com a emissão da coleorriza, seguida do coleóptilo e primeira folha desenvolvida semelhante ao metafilo, exceto em Bambusoideae, que é modificada em catafilo. Essas características embriológicas e do desenvolvimento pós-seminal se assemelham com as demais espécies de Poaceae já estudadas. Algumas características são diagnósticas para as subfamílias como grãos de pólen com exina granulosa em Bambusoideae, insular com espínulos densamente agrupados em Panicoideae e com espínulos esparsamente agrupados em Chloridoideae; óvulo hemianátropo pseudocrassinucelado em Bambusoideae e Panicoideae e campilótropo tenuinucelado em Chloridoideae; tegumento externo restrito à base do óvulo em Bambusoideae, estendendo até um terço do nucelo em Panicoideae e alongado até a região próxima à micrópila em Chloridoideae. O óvulo das espécies de Bambusoideae é maior do que das demais espécies devido ao grande desenvolvimento do nucelo, entretanto, possui semente com menor proporção embrião/endosperma. Bambusoideae apresenta fruto com endocarpo fenólico e semente ategumentada. Panicoideae apresenta semente com tégmen colapsado ao pericarpo. Chloridoideae apresenta cariopse formada pelo exocarpo, com tégmen persistente e endotégmen fenólico. A presença de catafilo na plântula de *O. humilis* (Bambusoideae) pode ser interpretada como caráter ancestral. A redução da raiz primária (coleorriza) e hipofilo modificado em coleóptilo são considerados caracteres derivados de Poaceae, em relação às demais monocotiledôneas.1vbxz

2. ABSTRACT

The embryology and post-seminal development of *Olyra humilis*, *Sucrea monophylla* (Bambusoideae), *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae), *Eragrostis solida* and *Chloris elata* (Chloridoideae) were studied here in order to characterize the respective subfamilies within Poaceae. The bithecous and tetrasporangiate anthers present: secretory tapetum, successive microsporogenesis, isobilateral tetrads, and spherical pollen grains, which are tricellular and monoporate and have annulus and operculum. The ovule is bitegmic and the embryo sac is of the *Polygonum* type. The endosperm is nuclear and the embryo is lateral. The studied species have endogenous embryonic root (adventitious); cotyledon divided into hyperphyll (scutellum), reduced sheath and hypophyll (coleoptile); coleorhiza (reduced primary root); mesocotyl (axis between the scutellum and the coleptile); and epiblast (embryonic leaf). The post-seminal development starts with the emission of the coleorhiza, followed by the coleoptile and the first leaf, which is similar to the metaphyll except for Bambusoideae, in which it converts into a cataphyll. These embryological and post-seminal developmental features resemble the ones already known for species of Poaceae. Some features are diagnostic within the subfamilies: the exine of the pollen grain is granulose in Bambusoideae, insular with densely grouped spinules in Panicoideae, and insular with scarcely grouped spinules in Chloridoideae; the ovule is hemi-anatropous and pseudocrassinucelate in both Bambusoideae and Panicoideae, but it is campylotropous and tenuinucellate in Chloridoideae; the outer integument is restricted to the base of the ovule in Bambusoideae, whereas in Panicoideae it reaches up to one third of the nucellus, and in Chloridoideae it extends until the micropyle. In the species of Bambusoideae, the ovule is bigger than the one of the other subfamilies due to the great development of the nucellus; however, the seed has lower proportion of embryo/endosperm. Bambusoideae presents fruit with phenolic endocarp and ategmic seed. Panicoideae presents seed in which the tegmen is collapsed to the pericarp. Chloridoideae has caryopse formed by exocarp, persistent tegmen and phenolic endotegmen. The occurrence of cataphyll in the seedlings of *O. humilis* (Bambusoideae) can be interpreted as an ancestral feature. The reduction of the primary root (coleorhiza) and the modification of the hypophyll into a coleptile are considered to be characters derived from Poaceae within the other monocotyledons.

3. INTRODUÇÃO GERAL

Poaceae é uma das famílias de Angiospermas com maior número de espécies (TZVELEV, 1989). A família está dividida em 12 subfamílias: Anomochlooideae, Pharoideae, Puelioideae (grupo dos bambus basais), Bambusoideae, Ehrhartoideae, Pooideae, Aristidoideae, Arundinoideae, Danthonioideae, Centothecoideae, Panicoideae e Chloridoideae (GPWG, 2001), que recobrem praticamente 20% da superfície continental do mundo (SHANTZ, 1954), com representantes em todos os continentes e em todos os tipos de habitat (GPWG, 2001).

Poaceae está inserida no clado graminídeo (LINDER & RUDALL, 2005), que também inclui Ecdiocolaceae, Flagellariaceae e Joinvilleaceae. A circunscrição do clado graminídeo é recente e a relação entre as famílias que o compõem carece de informações (LINDER & RUDALL, 2005). Este clado pertence à ordem Poales, que com a exclusão de Hydatellaceae (SAARELA et al., 2007), abrange 17 (APG II, 2003) ou 16 famílias (SOLTIS et al., 2005), responsáveis por agregar um terço das monocotiledôneas (LINDER & RUDALL 2005, SOLTIS et al., 2005). Poales é uma das ordens que compõe o clado commelinídeas, e reúne Arecales, Commelinales, Zingiberales e Dasyogonaceae (APG II, 2003, Soltis et al. 2005), cujas relações de parentesco são incertas (APG II, 2003).

Algumas sinapomorfias estão presentes em Poaceae como inflorescências bracteadas, perianto reduzido ou ausente, pólen com ornamentações peculiares na exina, cariopse e embrião lateral e diferenciado (GPWG, 2001).

Nas últimas décadas estudos do desenvolvimento pós-seminal de espécies de monocotiledôneas, inclusive Poaceae (TILLICH, 2000; 2007), revelaram-se importantes como ferramentas para a taxonomia do grupo e para auxiliar na reconstrução de uma filogenia mais consistente e parcimoniosa para as monocotiledôneas (TILLICH, 2000).

Desde o final do século XIX, vários autores buscam evidências de homologias do embrião de Poaceae com as demais monocotiledôneas. A homologia mais aceita é de que o escutelo é parte do cotilédone e tem função haustorial (BOYD, 1931; COCUCCI & ASTEGIANO, 1978; TILLICH, 1995; 2000; 2007).

Alguns aspectos do embrião, porém, ainda são controversos, como se o coleóptilo faz parte do cotilédone (SHUMA & RAJU, 1991; TILLICH, 1995; 2000) ou é uma folha embrionária (BOYD, 1931; NEGBI & KOLLER, 1962; DAHLGREN et al., 1985); se o epiblasto é o segundo cotilédone (TIEGHEM, 1897), ou é uma folha embrionária (Mac CALL, 1934; BOYD, 1931; NEGBI & KOLLER, 1962), ou uma excrescência da coleoriza (FOARD & HABER, 1962, TILLICH, 1995; 2000), ou ainda parte do hipocótilo (DAHLGREN et al., 1985), ou parte do cotilédone (WORSDELL, 1916; VASIL et al., 1983, OZIAS-AKINS & VASIL, 1983), ou então, não é homólogo a nenhum órgão (GPWG, 2001).

Com relação à terminologia, a raiz embrionária de Poaceae é denominada raiz adventícia (YAMASHITA, 1983; TILLICH, 2000; 2007), ou radícula do embrião (AVERY JR, 1930); a coleoriza é denominada radícula (COCUCCI & ASTEGIANO, 1978; DAHLGREN et al., 1985) ou parte do hipocótilo (TILLICH, 2000; 2007); e Poaceae se caracteriza pela ausência da radícula do embrião (TILLICH, 2000; 2007).

Dentre as 13 subfamílias de Poaceae (SÁNCHEZ-KEN et al., 2007), Bambusoideae, Chloridoideae e Panicoideae foram selecionadas para serem estudadas neste trabalho por serem grupos monofiléticos e filogeneticamente distintos, sendo Bambusoideae a subfamília considerada basal dentre as estudadas, Panicoideae intermediária e Chloridoideae derivada (GPWG, 2001).

Bambusoideae inclui aproximadamente 1.575 espécies (OHRNBERGER, 1999), apresenta duas tribos: Bambuseae (bambus lenhosos) e Olyreae (bambus herbáceos) (GPWG, 2001). No Brasil, ocorrem 36 gêneros e 187 espécies de bambus, sendo a Bahia região de maior endemismo e diversidade do grupo (CLARK, 1990).

Panicoideae apresenta cerca de 3.270 espécies e 208 gêneros, distribuídos pelos trópicos, subtropicais e zonas temperadas e apresenta seis tribos (GPWG, 2001). Paniceae abrange mais de 100 gêneros (ZULOAGA et al., 2000) e mais da metade (60%) das espécies de Panicoideae (ALISCIONI et al., 2003).

Chloridoideae possui aproximadamente 1.400 espécies irradiadas entre as regiões secas dos trópicos, subtropicais e zonas temperadas (GPWG, 2001) e apresenta cinco tribos (GPWG, 2001). Eragrostideae apresenta cerca de 1.000 espécies, um décimo das espécies de Poaceae, e 80 gêneros (PETERSON et al., 1997). No Brasil, ocorrem cerca de 197 gêneros e 1358 espécies (BURMAN, 1985)

e no estado de São Paulo o gênero *Chloris* está representado por quatro espécies (LONGHI-WAGNER, 2001).

Bambusoideae, Chloridoideae e Panicoideae apresentam caracteres embriológicos diferenciais como número de células esporogênicas do microsporângio maior em Bambusoideae (55-85) menor em Panicoideae (8-44) e intermediário em Chloridoideae (5-36); depósito de compostos fenólicos nas células do tégmen em Chloridoideae, ausente em Bambusoideae e Panicoideae; pericarpo da cariopse de Bambusoideae e Panicoideae ligado ao tégmen, enquanto que em Chloridoideae o pericarpo é livre (BHANWRA, 1988). Além disso, Bambusoideae apresenta embrião pequeno, enquanto que Chloridoideae e Panicoideae apresentam embrião grande (GPWG, 2001).

No sistema de classificação proposto pelo Grass Phylogeny Working Group (GPWG, 2001), além de dados bioquímicos e moleculares, destacam-se os estruturais na análise filogenética e evolutiva da família. Dentre os caracteres estruturais, estão os embriológicos, do fruto e da semente. LONGHI-WAGNER (2002) destaca a necessidade de estudos ontogenéticos em órgãos reprodutivos de Poaceae, com a finalidade de embasar a filogenia do grupo.

Considerando-se a importância de estudos ontogenéticos em órgãos reprodutivos de Poaceae, foram escolhidas *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae-Olyreae), *Chloris elata* (Chloridoideae-Cynodonteae) e *Eragrostis solida* (Chloridoideae-Eragrostideae) e *Axonopus aureus* e *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae-Paniceae) para estudar o desenvolvimento da antera e do grão de pólen; desenvolvimento do óvulo, fruto e semente, visando à caracterização embriológica das subfamílias. Além disso, através do estudo morfoanatômico do desenvolvimento pós-seminal, verificar se existe ou não um padrão para a família, e relacionar suas estruturas com as demais monocotiledôneas.

4. Literatura citada

ALISCIONI, S. S.; GIUSSANI, L. M.; ZULOAGA, F. O.; KELLOGG, E. A. A molecular phylogeny of *Panicum* (Poaceae: Paniceae): tests of monophyly and phylogenetic placement within the Panicoideae. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 90, n. 5, p. 796-821, 2003.

ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG II). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society**, London, v. 141, n. 4, p. 399-436, 2003.

EVERETT JR. G. S. Comparative anatomy and morphology of embryos and seedlings of maize, oats, and wheat. **The Botanical Gazette**, Chicago, v. 89, n. 1, p. 1-39, 1930.

BHANSALI, R. K. Embryology in relation to systematics of Gramineae. **Annals of Botany**, London, v. 62, p. 215-233, 1988.

BOYD, L. Evolution in the monocotyledonous seedling: a new interpretation of the morphology of the grass embryo. **Transactions and Proceedings/Botanical Society of Edinburgh**, Edinburgh, v. 30, p. 286-303, 1931.

BURMAN, A. G. Nature and composition of the grass flora of Brazil. **Willdenowia**, Berlin, v. 15, n. 1, p. 211-233, 1995.

CLARK, L. G. Diversity and biogeography of neotropical bamboos (Poaceae: Bambusoideae). **Acta Botanica Brasiliense**, Porto Alegre, v. 4, p. 125-132, 1990.

COCUCCI, A. E.; ASTEGIANO, M. E. Interpretación del embrión de las Poaceas. **Kurtziana**, Córdoba, v. 11, n. 1, p. 41-54, 1978.

DAHLGREN, R. M. T.; CLIFFORD, H. T.; YEO, P. F. 1985. **The families of the Monocotyledons: structure, evolution and taxonomy**, Springer-Verlag, Berlin.

FOARD, D. E.; HABER, A. H. Use of growth characteristics in studies of morphologic relations. I. similarities between epiblast and coleorhiza. **American Journal of Botany**. Columbus, v. 49, n. 5, p. 520-523, 1962.

GRASS PHYLOGENY WORKING GROUP (GPWG). Phylogeny and subfamilial classification of grasses (Poaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 88, n. 3, p. 373-457, 2001.

Linder, H.P., & Rudall, P.J. Evolutionary history of Poales. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 36, n. 1, p. 107-124, 2005.

LONGHI-WAGNER, H. M. Tribo Cynodonteae (Chlorideae). In: **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo**. v.1: Poaceae. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti (eds). HUCITEC: São Paulo, 2001. 292p.

LONGHI-WAGNER, H.M. Poaceae: caracteres e sistemas de classificação. In: ARAÚJO, E. L., MOURA, A. N.; SAMPAIO, E. V. S. B.; GESTINARI, L. M. S.; CARNEIRO, J. M. T. (eds.) **Biodiversidade, conservação e uso sustentável da flora do Brasil**. 2002. SBB, Pernambuco.

Mac CALL, M. A. 1934. Developmental anatomy and homologies in wheat. **Journal of Agricultural Research**, Washington, v. 48, p. 283-321, 1934.

NEGBI, M.; KOLLER, D. Homologies in the grass embryo – a re-evaluation. **Phytomorphology**, New Delhi, v. 12, p. 289-296, 1962.

PETERSON, P. M.; WEBSTER, R. D.; VALDES-REYNA, J. Genera of New World Eragrostideae (Poaceae:Chloridoideae). **Smithsonian Contribution to Botany**, Washington, n. 87, p. 1-50, 1997.

OZIAS-AKINS, P.; VASIL, I. K. Proliferation of and plant regeneration from the epiblast of *Triticum aestivum* (wheat; Gramineae) embryos. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 70, n. 7, p. 1092-1097, 1983.

OHRNBERGER, D. **The bamboos of the world**. Elsevier: Amsterdam, 1999. 585p.

SAARELA, J. M.; RAI, H. S.; DOYLE, J. A.; ENDRESS, P. K.; MATHEWS, S.; MARCHANT, A. D.; BRIGGS, B. G.; GRAHAM, S. W. Hydatellaceae identified as a new branch near the base of the angiosperm phylogenetic tree. **Nature**, London, v. 446, n. 7133, p. 312-315, 2007.

SÁNCHEZ-KEN, J. G.; CLARK, L. G.; KELLOGG, E. A.; KAY, E. E. Reinstatement and Emendation of Subfamily Micrairoideae (Poaceae). **Systematic Botany**, Kent, V. 32, n. 1, p. 71-80, 2007.

SHANTZ, H. L. The place of grasslands in the earth's cover of vegetation. **Ecology**, Washington, v. 35, n. 2, p. 143-145, 1954.

SHUMA, J. M.; RAJU, M. V. S. Is the wild oat monocotylous? **Botanical Magazine Tokyo**, Tokyo, v. 104, n. 1, 15-23, 1991.

SOLTIS, D. E.; SOLTIS, P. S.; ENDRESS, P. K.; CHASE, M.W. **Phylogeny and evolution of Angiosperms**. Sunderland: Sinauer Associates, 2005. 370p.

TIEGHEM, P. VAN. Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les graminées et les cypéracées. **Annales des Sciences Naturelles Botanique at Biologie Vegetale**, Paris, v. 8, n. 3, p. 259-309, 1897.

TILLICH, H.-J. Seedlings and systematics in monocotyledons. In: RUDALL, P. J. CRIBB, D. F. CUTLER, C. J. Humphries (eds.). **Monocotyledons: systematics and evolution**. Royal Botanic Gardens, Kew, 1995. pp. 303-352.

TILLICH, H.-J. Ancestral and derived character states in seedlings of monocotyledons: In: JACOBS, S. W. L.; EVERETT, J. (eds.). **Grasses: Systematics and evolution**. CSIRO, Melbourne, 2000. pp. 221-228.

TILLICH, H.-J. Seedling diversity and the homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons). **Annals of Botany**, London, v. 100, n. 1, p. 1-17, 2007.

TZVELEV, N. N. The system of grasses (Poaceae) and their evolution. **The Botanical Review**, Bronx, v. 55, p. 141-204, 1989.

VASIL, V.; Lu, C.; VASIL, I. K. Proliferation and plant regeneration from the nodal region of *Zea mays* L. (Maize, Gramineae) embryos. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 70, p. 951-954, 1983.

WORSDELL, W. C. The morphology of the monocotyledonous embryo and of that of the grass in particular. **Annals of Botany**, London, v. 30, n. 120, p. 509–524, 1916.

YAMASHITA, T. Embryo- und wurzelentwicklung bei *Commelina communis* mit besonderer berücksichtigung der coleorrhiza. **Int. Symp. Gumpenstein, Bundesanstalt Gumpenstein, A-8952 Irdning**, 1983. pp. 21-32.

ZULOAGA, F. O., MORRONE, O.; GIUSSANI, L. M. A cladistic analysis of the Paniceae: a preliminary approach. In JACOBS, S. W. L.; EVERETT, J. (eds.). **Grasses: systematic and evolution**. CSIRO: Melbourne, 2000.

Capítulo I
Desenvolvimento da antera e do grão de pólen em espécies de Poaceae
(Poales)¹

¹ Segundo normas da *Brazilian Archives of Biology and Technology*

Resumo

O desenvolvimento da antera e do grão de pólen de *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae-Olyreae); *Axonopus aureus* e *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae-Paniceae); *Eragrostis solida* e *Chloris elata* (Chloridoideae-Eragrostideae) foi estudado visando sua caracterização embriológica dessas espécies de subfamílias consideradas, filogeneticamente, basal, intermediária e derivada, respectivamente. As espécies estudadas apresentam anteras bitecas e tetrasporangiadas; desenvolvimento da parede da antera do tipo monocotiledôneo; epiderme unisseriada; endotécio com espessamento de parede anelar; camada média efêmera; tapete secretor uninucleado e/ou binucleado; microsporogênese sucessiva; tétrades isobilaterais; grãos de pólen esféricos, monoporados, com a presença de anel e opérculo, dispersos no estágio tricelular. Essas características também são comuns às demais Poaceae já estudadas. O padrão de ornamentação da exina das espécies estudadas é distinto. *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae) apresentam padrão granuloso e as demais espécies estudadas, padrão insular. *Axonopus aureus* e *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) apresentam espínulos densamente agrupados, enquanto em *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) espínulos esparsamente agrupados. A ornamentação da exina dos grãos de pólen pode ser considerada caráter importante no nível infrafamiliar.

Palavras-chave: Bambusoideae, Chloridoideae, microsporogênese, Panicoideae.

Abstract

Anther and pollen development was studied in *Olyra humilis* and *Sucrea monophylla*; *Axonopus aureus* and *Paspalum polyphyllum*; *Eragrostis solida* and *Chloris elata*. This study aims to their characterize embryologically this species at the subfamilial level. They are considered basal, intermediate and deviate phylogenetically. Species are similar to one another and to other Poaceae. They present the following structures: bithecal and tetrasporangiate anthers; a monocotyledonous-type anther wall development; uniseriate epidermis; endothecium showing annular thickenings; an ephemeral middle layer; uninucleate and/or binucleate secretory tapetum; successive microsporogenesis; isobilateral tetrads; spheroidal, monosporate pollen grains with annuli and operculum, dispersed in the tricellular stage. Nevertheless, the exine patterns of the studied species are distinct. That of *Olyra humilis* and

Sucrea monophylla (Bambusoideae) is granulose pattern whereas it is insular in the others. In addition, *Axonopus aureus* and *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) have a compactly insular spinule pattern, while *Chloris elata* and *Eragrostis solida* (Chloridoideae) show a sparsely insular spinule pattern. The exine ornamentation pattern may be considered an important feature in infrafamiliar level.

Keywords: Bambusoideae, Chloridoideae, microsporogenesis, Panicoideae.

Introdução

O interesse no conhecimento embriológico de espécies de Poaceae deve-se à grande importância econômica e ecológica que o grupo apresenta. A família abrange cerca de 10.000 espécies e mais de 700 gêneros (Dahlgren et al. 1985), distribuídos entre 13 subfamílias (Sánchez-Ken et al. 2007). Suas espécies ocorrem em todos os continentes e em todos os tipos de habitats (GPWG, 2001). Poaceae está incluída em Poales juntamente com mais 17 famílias, segundo APG II (2003), e representa cerca de um terço das monocotiledôneas (Linder & Rudall, 2005).

Grande parte de representantes de Poales apresenta o desenvolvimento da antera do tipo monocotiledôneo (Sajo et al., 2005), tapete secretor (Furness & Rudall, 1998; 2001) e citocinese sucessiva (Furness & Rudall, 2001), caracteres também compartilhados por outros representantes de monocotiledôneas (Furness & Rudall, 2001). Além desses caracteres comuns, para Poaceae foi relatada a presença de apenas quatro camadas de células do microsporângio que, segundo Bhanwra (1988), é uma sinapomorfia da família. Neste estudo o autor afirma que os caracteres embriológicos masculinos são comuns para a família.

Os caracteres embriológicos podem ser úteis na taxonomia, indicando limites de táxon, determinando afinidades e avaliando esquemas de classificação (Björnstad, 1970). Ainda que a plasticidade fenotípica dos caracteres embriológicos seja pequena, sugere-se que a grande riqueza específica, e a ampla distribuição das espécies de Poaceae podem influenciar a embriologia do grupo. Isto levaria ao uso eficiente de caracteres do microsporângio e microgametófito nas análises filogenéticas do grupo, como ocorreu em Asparagales (Rudall et al., 1997). Nesta ordem, a microsporogênese simultânea foi considerada um caráter apomórfico, destacando-se também a abertura do tipo ana-tricotomocolpado do pólen, raro em monocotiledôneas.

O objetivo deste trabalho foi caracterizar o desenvolvimento da antera e do grão de pólen de *Olyra humilis* Nees, *Sucrea monophylla* Soderstr. (Bambusoideae - Olyreae), *Axonopus aureus* P. Beauv., *Paspalum polyphyllum* Nees ex Trin. (Panicoideae - Paniceae) e *Eragrostis solida* Nees (Chloridoideae - Eragrostideae) e *Chloris elata* Desv. (Chloridoideae - Cynodonteae). Procurou-se verificar a constância ou não dos caracteres embriológicos dentro dessas subfamílias, consideradas distintas filogeneticamente dentro de Poaceae.

Material e métodos

Bambusoideae-Olyreae

Olyra humilis Nees. Brasil: Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Morro Reuter, Morro Embratel. H.M. Longhi-Wagner, 25/09/2004; 9258; ICN; Sapiranga, Morro Ferrabraz. H.M. Longhi-Wagner, 25/09/2004; 9259; ICN.

Sucrea monophylla Soderstr. Brasil: Bahia, Itapebi, Fazenda Guarani. H.M. Longhi-Wagner et R.P. Oliveira, 12/03/2004; 9332; ICN.

Panicoideae-Paniceae

Axonopus aureus P. Beauv. Brasil: São Paulo, Pratânia, fazenda Palmeira da Serra. A.T. Nakamura et C.J. Campos, 10/02/2005; HRCB (41668); Pedregulho, Estação Ecológica de Furnas do Bom Jesus. A.T. Nakamura et E. Simão, 18/04/2005; HRCB (41661).

Paspalum polyphyllum Nees ex Trin. Brasil: Minas Gerais, Santana do Riacho, Serra do Cipó. A.I. Coan et al., 11/05/2003; 08; HRCB.

Chloridoideae-Cynodonteae

Chloris elata Nees. Brasil: São Paulo, Franca, Rodovia Cândido Portinari km 322. A.T. Nakamura et E. Simão, 14/11/2005; HRCB (45417).

Chloridoideae-Eragrostideae

Eragrostis solida Desv. Brasil: São Paulo, Pedregulho, Estação Ecológica de Furnas do Bom Jesus. A.T. Nakamura et E. Simão, 18/04/2005; HRCB (41667).

O material para análise embriológica foi fixado em FAA 50 (Johansen, 1940) e conservado em álcool etílico 70%. O material testemunho foi incluído no acervo do herbário do Departamento de Botânica da UFRGS (ICN) e no Herbário Rioclarense (HRCB), conforme listado ao final do trabalho, com respectivos locais, datas de coleta, nomes de coletores e números de coleta.

Para a análise em microscopia óptica, espiguetas e anteras individualizadas de todas as espécies foram desidratadas em série etílicas, incluídas em historresina Leica®, segundo o protocolo do fabricante. O material foi seccionado em micrótomo rotativo, com 1 a 5µm de espessura, obtendo-se séries longitudinais e transversais. As secções obtidas foram coradas com ácido periódico 1%- reagente de Schiff (PAS) e azul de toluidina 0,05% (Feder & O'Brien, 1968), e montadas em lâminas permanentes com resina sintética. As ilustrações foram obtidas por meio do capturador de imagens, acoplado ao fotomicroscópio Leica DMLB, com o auxílio do programa Leica IM50.

Para o estudo ultraestrutural do grão de pólen, estames de todas as espécies, em pré-antese, foram desidratados em série de acetona (50%, 70%, 90%, 95% e 100%) (Johansen, 1940) e submetidos à secagem ao ponto crítico com gás carbônico. A seguir, o material seco foi fixado em suportes metálicos com fita adesiva de cobre 3M. Com auxílio de estiletes os grãos de pólen foram retirados das anteras para, posteriormente, serem metalizados com ouro, observados e fotografados ao microscópio eletrônico de varredura (Philips SEM 505). Para a classificação dos grãos de pólen, foi adotada a terminologia de Punt et al. (1994).

Resultados

Nas espécies estudadas observaram-se espiguetas com flores unissexuadas e bissexuadas. Em *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Figura 1A) as espiguetas são unissexuadas, enquanto que em *Paspalum polyphyllum*, *Axonopus aureus* (Figura 1B), *Chloris* e *Eragrostis solida*, as espiguetas bissexuadas.

Todas as espécies apresentam três estames, dispostos em apenas um verticilo. Em *Eragrostis solida* foram observados três estames em algumas espiguetas. Na maioria das espiguetas maduras estão presentes dois estames enquanto que nas espiguetas jovens, três estames. As anteras são dorsifixas, bitecas, tetrasporangiadas (Figuras 1A, B, D, E, F) e apresentam deiscência longitudinal extrorsa.

Desenvolvimento da parede da antera

O desenvolvimento da parede da antera nas espécies estudadas não apresentou diferenças significativas, observando-se um mesmo padrão para as seis espécies. O primórdio da antera é formado por tecido meristemático envolto por

uma camada epidérmica (Figura 1C). Com o desenvolvimento dos quatro esporângios, a antera torna-se tetralobada (Figuras 1B, D).

O desenvolvimento da parede da antera é do tipo monocotiledôneo. Uma única célula arqueosporica hipodérmica diferencia-se em microsporângio. Esta célula aumenta de tamanho, sofre divisão periclinal, formando a camada parietal primária e a célula esporogênica primária (Figura 1D). A camada parietal primária divide-se dando origem à camada secundária (Figura 1E). A camada parietal primária diferencia-se em endotécio e a camada parietal secundária divide-se novamente e forma a camada média e o tapete. A parede da antera apresenta, portanto, quatro camadas de células: epiderme, endotécio, camada média e tapete, que apresentam paredes finas e núcleos evidentes (Figura 1F). Em *Olyra humilis* (Figura 1F) e *Sucrea monophylla* (Figura 3A) observam-se grãos de amido nas células da epiderme e do endotécio.

Na maturidade, a epiderme da antera apresenta-se com paredes retas ou levemente papilosas em *Axonopus aureus* (Figura 2D), ou convexas, em *Sucrea monophylla* e *Olyra humilis* (Figura 2A) e papilosas, como em *Paspalum polyphyllum*, *Chloris elata* (Figura 2F) e *Eragrostis solida* (Figuras 3B, G). As células do endotécio são alongadas tangencialmente e apresentam espessamento do tipo anelar (Figuras 2A, E, F, G).

Em *Olyra humilis*, a camada do endotécio apresenta células de maior tamanho quando comparadas com àquelas das demais espécies (Figura 3G), representando cerca de dois terços da espessura da parede da antera (Figura 2A). A camada média é efêmera e desintegra-se na maturidade da antera (Figura 3C). As células do tapete apresentam paredes delgadas, citoplasma denso e núcleo conspícuo (Figura 3A). O tapete é do tipo secretor (Figuras 2F, 3A, F), cujas células apresentam um núcleo em *Olyra humilis*, *Sucrea monophylla*, *Axonopus aureus* e *Paspalum polyphyllum*, e se desintegram na maturidade da antera (Figuras 2A-D, G). Nas espécies de Chloridoideae, *Chloris elata* e *Eragrostis solida*, observa-se a presença de tapete uninucleado e, ocasionalmente, binucleado (Figura 2F).

Em contato íntimo com as células do tapete, observam-se os grãos de pólen jovens, que ficam dispostos periféricamente no lóculo de cada microsporângio da antera. Estes fundem-se formando apenas um lóculo por teca (Figuras 2B, D). No momento da dispersão, os grãos de pólen apresentam-se dispersos no interior do lóculo (Figuras 2B-D).

Microsporogênese e microgametogênese

Na antera jovem, em secção longitudinal, geralmente os microsporócitos apresentam-se dispostos em quatro fileiras de células com paredes finas, citoplasma denso e núcleo conspícuo (Figuras 3A, B). Em secção transversal da antera jovem de *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* observam-se de 6 a 8 fileiras de microsporócitos (Figuras 1F, 2A), formando maior número de micrósporos. Nas demais espécies, observam-se em média, quatro fileiras de microsporócitos.

Os microsporócitos dividem-se por meiose, formando díades (Figura 2C), separadas pela formação de parede delgada e, posteriormente, tétrades isobilaterais (Figura 2D), configurando-se citocinese sucessiva. Os micrósporos da tétrade individualizam-se, apresentam citoplasma denso e núcleo evidente na região central (Figuras 2E, F). Os micrósporos aumentam de volume devido à vacuolização e o núcleo migra do centro para a periferia, próximo à parede, que se desenvolve concomitantemente ao processo de vacuolização (Figura 2G).

A primeira divisão do gametófito é desigual e dá origem a duas células: a vegetativa, maior e esférica, e a generativa, menor, localizada periféricamente, de forma afilada, citoplasma e núcleo densos (Figuras 2G, 3B, C). Posteriormente, a célula generativa migra para a região central, ficando próxima ao núcleo da célula vegetativa (Figura 4C). A célula generativa sofre mitose formando duas células espermáticas (Figuras 4A, D, E).

Os grãos de pólen das espécies estudadas são dispersos no estágio tricelular. Apresentam forma esférica e são monoporados, com anel ao seu redor (Figuras 4F, 5A-H). Essa característica é mais ou menos pronunciada entre as espécies. Em *Sucrea monophylla* (Figuras 5A, D), esse anel é mais acentuado do que nas demais espécies estudadas. Esse anel se forma pelo espessamento da intina e da exina ao redor do poro (Figura 4F). Quando se observa o grão de pólen em secção transversal, verifica-se que internamente à região do anel, ocorre interrupção da exina. Na região central do poro, observa-se o opérculo (Figuras 4F, 5A-H).

Nota-se que o padrão de ornamentação da exina nas espécies estudadas é diferenciado, distinguindo-se dois padrões: granuloso (Figuras 5C, D) e insular (Figuras 5E-H). *Olyra humilis* (Figura 5C) e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae) (Figuras 5A, D) apresentam padrão granuloso, constituído por grânulos 0,1 a 0,2 µm de extensão e 0,1 a 0,2 µm de altura, individualizados e compactados. As demais

espécies estudadas apresentam o padrão insular, constituído por ilhas de espínulos ou grânulos separados por sulcos. Os espínulos são estruturas maiores que os grânulos, de 0,2 a 0,8 µm de extensão e 0,4 a 0,6 µm de altura. *Axonopus aureus* (Figura 5E) e *Paspalum polyphyllum* (Figura 5F) (Panicoideae) apresentam os espínulos densamente agrupados, enquanto em *Chloris elata* (Figuras 5B, H) e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) (Figura 5G) os espínulos estão esparsamente agrupados.

Discussão

O número de estames em Poaceae pode variar de um a nove, ocorrendo mais comumente de três a seis (Longhi-Wagner, 2001), enquanto que o número de verticilos do androceu pode variar de um a dois (Cocucci & Anton, 1988). Em *Olyra humilis*, *Sucrea monophylla* (Bambusoideae-Olyreae), *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae-Paniceae) e *Chloris elata* (Chloridoideae-Cynodonteae) foram observados três estames. Em *Eragrostis solida* (Chloridoideae-Eragrostideae) observou-se que, na espiguetta jovem, o número de estames é três e na antera madura é dois. Para a mesma espécie, Boechat et al. (2001) citaram a ocorrência de dois estames. Esses autores provavelmente analisaram apenas espiguetas maduras, sem analisar o seu desenvolvimento.

O número de estames, dois ou três, é um caráter importante na taxonomia do gênero *Eragrostis*, separando grupos de espécies nas chaves de identificação apresentadas por diferentes autores. Como Chloridoideae, subfamília a qual pertence *Eragrostis solida*, ocupa posição derivada nos estudos filogenéticos realizados na família, a diferença do número de estames encontrada na antera jovem e madura provavelmente pode estar relacionada com a transição da redução dessa peça floral.

O desenvolvimento da antera do tipo monocotiledôneo (Davis, 1966), observado nas espécies estudadas, é comum para Poaceae (Bhanwra et al., 1981; Bhanwra 1988; Teng et al., 2005) e para a maioria das Poales (Sajo et al., 2005), exceto Rapateaceae (Venturelli & Bouman, 1988) e Mayacaceae (Venturelli & Bouman, 1986), que apresentam o tipo básico. O tipo monocotiledôneo é predominantemente encontrado em representantes de monocotiledôneas (Palser, 1975), e pode ser considerado um caráter plesiomórfico para Poales, segundo Sajo et al. (2005).

O endotécio de todas as espécies estudadas neste trabalho apresenta espessamento na parede de suas células do tipo anelar, considerado um dos tipos comuns para Poaceae por Manning e Linder (1990), que utilizaram o espessamento do endotécio em estudo filogenético de Poales e Restionales. Os autores encontraram padrões para as diversas famílias. Outros estudos, como os de French (1985a; 1985b; 1986), demonstraram que o espessamento do endotécio em Araceae é um caráter útil na separação de representantes das subfamílias, ao contrário do que foi observado nas espécies estudadas neste trabalho, onde se observa que esse caráter é constante nas diferentes subfamílias de Poaceae estudadas.

Com relação ao número de camadas de células da parede da antera, Bhandari (1984) relatou que, em Angiospermas consideradas basais (Magnoliaceae, Degeneriaceae e Ranunculaceae), a parede da antera é espessa devido ao grande número de camadas médias e, ocasionalmente, ao tapete bisseriado, que ocorre em Magnoliaceae, Trochodendraceae, Schisandraceae e Illiciaceae. Segundo o autor, nas famílias de Angiospermas consideradas derivadas, a parede da antera é delgada e apresenta apenas uma série de células na camada média. Nas espécies estudadas neste trabalho e em Poaceae em geral, a parede da antera é delgada, sendo formada por quatro camadas de células (Bhanwra 1988), confirmando sua posição derivada dentre as Angiospermas.

O tapete do tipo secretor encontrado em todas as espécies estudadas é considerado um caráter constante para Poaceae. Em Poales, apesar do tipo secretor ser dominante entre os seus representantes, ocorre também o tipo plasmodial nas famílias Sparganiaceae e Typhaceae (Furness & Rudall, 1998), táxons considerados basais na ordem por Stevenson et al. (2000). Bromeliaceae, um dos táxons basais de Poales, segundo Linder e Rudall (2005), apresenta tapete do tipo intermediário que derivou, provavelmente, de um ancestral com tapete secretor, segundo Sajo et al. (2005).

O número de núcleos nas células do tapete para as espécies de Poaceae é relatado como uni e binucleado, ocorrendo independentemente em diferentes espécies dentre as subfamílias (Venkateswarlu & Devi, 1964; Weir & Dale, 1960; Bhanwra et al., 1980; Bhanwra, 1988), não podendo ser considerado um caráter constante para o grupo. Nas espécies estudadas, somente em *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) observou-se, ocasionalmente, tapete binucleado.

Para Dahlgren e Clifford (1982), em alguns casos este caráter pode distinguir táxons dentro das monocotiledôneas. Porém, Rudall e Furness (1997) relataram que o número de núcleos pode variar nas monocotiledôneas, dependendo do estágio de desenvolvimento da antera.

A microsporogênese sucessiva observada nas espécies estudadas neste trabalho é um caráter constante para as subfamílias escolhidas. É considerada constante também para Poaceae, segundo Woodland (1964), Bhanwra (1988) e Teng et al. (2005). Foi citada como simultânea por Dahlgren et al. (1985), provavelmente erroneamente. Furness e Rudall (1999) relataram que a microsporogênese sucessiva é predominante nas monocotiledôneas, com exceção dos gêneros *Japonolirion* e *Petrosavia* (Liliaceae), de algumas Alismatales (*Tofieldia*), algumas Dioscoriales, das Asparagales basais, de algumas Arecaceae, *Cyanotis* (Commelinaceae) e algumas Poales, que apresentam o tipo simultâneo.

Com relação ao número de microsporócitos, a produção deste em maior número por *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae-Olyreae) pode levar à produção de maior número de grãos de pólen. Nessas espécies, a maior produção do número de grãos de pólen pode estar relacionada com a polinização, visto que apresentam espiguetas unissexuadas. Convém salientar que as populações destas duas espécies desenvolvem-se no interior de matas, ao contrário das demais espécies estudadas, que são de formações campestres abertas.

Cruden (1977) estudou a relação entre o número de grãos de pólen e o número de óvulos em espécies de Poaceae com flores bissexuadas, incluindo duas espécies de *Eragrostis*, e observou baixa relação entre eles devido à auto-fecundação. Com os resultados obtidos no presente estudo, sugere-se que a auto-fecundação pode ser responsável pela formação de menor número de microsporócitos produzidos nas espécies com flores bissexuadas, em relação às espécies com flores unissexuadas.

Em todas as espécies estudadas, as tétrades de micrósporos são do tipo isobilateral, caráter freqüentemente encontrado para os demais representantes da família, embora tenham sido relatadas tétrades tetraédricas, em formato de T, decussadas e lineares por Narayanaswami (1952) e Bhanwra (1988). Como este caráter é variável entre os representantes de Poaceae, não deve ser considerado significativo no nível de família e subfamílias.

O arranjo periférico dos grãos de pólen imaturos nos microsporângios das espécies estudadas também foi observado por Kirpes et al. (1996) em outras espécies de Poaceae, e em espécies de Cyperaceae. Essas duas famílias são relacionadas morfológica e quimicamente e já foram consideradas como grupos aparentados, mas hoje, supõe-se que esses caracteres resultem de mera convergência adaptativa do grupo (GPWG, 2001).

A ornamentação da exina dos grãos de pólen é um caráter que chama a atenção neste estudo, por apresentar-se diferente entre os representantes das subfamílias estudadas. Watson e Bell (1975) observaram diferenças no padrão da exina de 18 espécies distribuídas em quatro grupos diferentes dentro da família. Chaturvedi et al. (1998) também observaram diferenças na exina em espécies de *Oryza* (Poaceae- Ehrharthoideae).

Recentemente, Qing et al. (2004) analisaram o padrão de ornamentação da exina dos grãos de pólen de espécies de Chloridoideae e observaram padrões diferentes: granuloso espaçado, granuloso denso, granuloso regular, granuloso agrupado, espinuloso, verrucoso, insular espaçado, insular compactado, brevicerebro-ornado. Os autores levantaram a hipótese de que espécies de subtribos consideradas ancestrais em Chloridoideae apresentavam pólen com exina granulosa, enquanto que as consideradas derivadas apresentavam padrão insular. O padrão insular seria resultado dos agrupamentos dos grânulos individualizados. Apesar desta hipótese ser coincidentemente aceitável para as espécies das diferentes subfamílias aqui estudadas, não podemos afirmar que os grânulos observados em Bambusoideae sejam considerados ancestrais das ilhas de espínulos observadas em Chloridoideae, visto que Qing et al. (2004) observaram, em Chloridoideae, todos os padrões encontrados nas espécies das diferentes subfamílias aqui estudadas.

Os grãos de pólen das monocotiledôneas apresentam abertura sulcada, condição predominante em Poales, exceto para Thyphaceae e para o clado graminóide-restiídeo, segundo Linder e Rudall (2005), em que o sulco foi substituído pelo poro. Este caráter, segundo Linder (2000) e Zavada (1983), está associado à dispersão dos grãos de pólen pelo vento. Segundo Zavada (1983), a modificação da abertura monosulcada através da abertura ulcerada, para a condição monoporada estaria correlacionada com a substituição da polinização entomófila (presente em

Commelinaceae) para a anemófila, presente na ordem Commelinales *sensu* Cronquist (1981).

A estrutura da abertura do pólen é diversificada no clado graminóide apresentado por Linder e Rudall (2005), onde a maioria dos representantes apresenta anel, conforme foi observado também em todas as espécies estudadas neste trabalho. Em Restionaceae e Centrolepidaceae, por exemplo, Linder e Ferguson (1985) observaram muitos tipos de abertura em anel, mas que não apresentavam o espessamento da intina comum em Poaceae, o que pode indicar caminhos evolutivos independentes. A ausência do anel em grão de pólen de Poaceae foi relatada em espécies de *Pariana*, bambu herbáceo pertencente à Bambusoideae, tribo Olyreae, por Salgado-Labouriau and Rinaldi (1990), Salgado-Labouriau et al. (1993), Chissoe et al. (1994) e Skarvala et al. (2003). Skarvala et al. (2003) citaram que o caráter ausência de anel ou seu discreto desenvolvimento, associado aos outros caracteres, pode ser útil para a filogenia de Poaceae.

O opérculo que ocorre nos grãos de pólen das espécies estudadas neste trabalho, e nas demais Poaceae, pode ter evoluído muitas vezes nas monocotiledôneas, segundo Furness e Rudall (2001), nas espécies de habitats secos, perenes ou sazonais. Segundo as autoras, muitas Poales provavelmente evoluíram pelas pressões de seleção do ambiente.

A pressão do ambiente pode ter influenciado também no número de células presente no grão de pólen maduro, dois ou três. Nas Angiospermas, o grão de pólen disperso no estágio tricelular é um caráter que se originou muitas vezes, independentemente, durante a evolução do grupo (Brewbaker, 1967). Em Poales, as espécies que apresentam flores reduzidas e adaptação à polinização pelo vento, apresentam dispersão do grão de pólen no estágio tricelular, segundo Kapil and Bhatnagar (1991). Nas espécies das diferentes subfamílias aqui estudadas, embora de ambientes diferentes (mata e formações campestres) este padrão foi observado, sendo um caráter constante em Poaceae.

Referências Bibliográficas

Angiosperm Phylogeny Group (APG). (2003). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 141, 399-436.

- Bhandari, N.N. (1984). The microsporangium. In: B.M. Johri (Ed.), *Embryology of Angiosperms*. Berlin: Springer.
- Bhanwra, R.K. (1988). Embryology in relation to systematics of Gramineae. *Annals of Botany*, 62, 215-233.
- Bhanwra, R.K., Choda, S.P., & Deori, R. (1981). Embryological studies in some grasses. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, B47, 408-418.
- Bhanwra, R.K., Kumar, S., & Choda, S.P. (1980). Microsporogenesis and male gametophyte in three species of *Setaria* (Poaceae). *Current Science*, 49, 524.
- Björnstad, I.N. (1970). Comparative embryology of Asparagoideae – Polygonateae, Liliaceae. *Nytt Magasin for Botanikk*, 17, 169-207.
- Boechat, S.C., Guglieri, A., & Longhi-Wagner, H.M. (2001). Tribo Eragrostideae. In: *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. v.1: Poaceae. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti (eds). São Paulo: Fapesp: HUCITEC.
- Brewbaker, J.L. (1967). The distribution and phylogenetic significance of binucleate and triculate pollen grains in the angiosperms. *American Journal of Botany*, 54, 1069-1083.
- Chaturvedi, M., Datta, K., & Nair, P.K.K. (1998). Pollen morphology of *Oryza* (Poaceae). *Grana*, 37, 79-86.
- Chissoe, W. F., Vezey, E. L., & Skvarla, J. J. (1994). Mounting pollen on a thermoplastic adhesive for scanning electron microscopy. *Transactions of the American Microscopical Society*, 113, 72–79.
- Cocucci, A.E., & Anton, A.M. (1988). The grass flower: suggestions on its origin and evolution. *Flora*, 181, 353-362.
- Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia New York: University Press.
- Cruden, R.W. (1977). Pollen-ovule ratios: a conservative indicator of breeding systems in flowering plants. *Evolution*, 31, 32-46.
- Dahlgren, R.M.T., & Clifford, H.T. (1982). *The monocotyledons - a comparative study*. London: Academic Press.
- Dahlgren, R.M.T., Clifford, H.T., & Yeo, P.F. (1985). *The families of the Monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Berlin: Springer-Verlag.
- Davis, G. (1966). *Systematic Embryology of the Angiosperms*. New York: John Wiley & Sons.

- Feder, N. & O'Brien, T.P. (1968). Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany*, 55, 123-142.
- French, J.C. (1985a). Patterns of endothelial wall thickenings in Araceae: subfamilies Pothoideae and Monsteroideae. *American Journal of Botany*, 72, 472-486.
- French, J.C. (1985b). Patterns of endothelial wall thickenings in Araceae: subfamilies Calloideae, Lasioideae, and Philodendoideae. *Botanical Gazette*, 146, 521-533.
- French, J.C. (1986). Patterns of endothelial wall thickenings in Araceae: subfamilies Calocasioideae, Aroideae, and Pistioideae. *Botanical Gazette*, 147, 166-179.
- Furness, C.A., & Rudall, P.J. (1998). The tapetum and systematics in monocotyledons. *Botanical Review*, 64, 201-239.
- Furness, C.A., & Rudall, P.J. (1999). Microsporogenesis in monocotyledons. *Annals of Botany*, 84, 475-499.
- Furness, C.A., & Rudall, P.J. (2001). Pollen and anther characters in monocot systematics. *Grana*, 40, 17-25.
- Grass Phylogeny Working Group (GPWG). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Gardens*, 88, 373-457.
- Johansen, D.A. (1940). *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book.
- Kapil, R.N., & Bhatnagar, A.K. (1991). Embryological evidence in angiosperm classification and phylogeny. *Botanische Jahrbücher*, 113, 309-338.
- Kirpes, C.C., Clark, L.G., & Lersten, N.R. (1996). Systematic significance of pollen arrangement in microsporangia of Poaceae and Cyperaceae: review and observations on representative taxa. *American Journal of Botany*, 83, 1609-1622.
- Linder, H.P. (2000). Pollen morphology and wind pollination in Angiosperms. In M. M. Harley, C. M. Morton and S. Blackmore (Eds.), *Pollen and Spores: morphology and biology* (pp. 73-88). Kew: Royal Botanic Gardens.
- Linder, H.P., & Ferguson, I.K. (1985). On the pollen morphology of Restionales and Poales. *Grana*, 24, 65-76.
- Linder, H.P., & Rudall, P.J. (2005). Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 36, 107-124.

- Longhi-Wagner, H.M. (2001). Poaceae. In: *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. v.1: Poaceae. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti (eds). São Paulo: Fapesp: HUCITEC.
- Manning, J.C., & Linder, H.P. (1990). Cladistic analysis of patterns of endothelial thickenings in the Poales/Restionales. *American Journal of Botany*, 77, 196-210.
- Narayanaswami, S. (1952). Microsporogenesis and male gametophyte in *Eleusine coracana*. *Current Science*, 21, 19-21.
- Palser, B.F. (1975). The bases of Angiosperm phylogeny: embryology. *Annals of the Missouri Botanical Gardens*, 62, 621-646.
- Punt, W., Blackmore, S., Nilsson, S., & Le Thomas A. 1994. Glossary of pollen and spore terminology. <http://www.bio.uu.nl/~palaeo/glossary/glos-int.htm>
- Qing, L., Zhao, N.-X. & Hao, G. (2004). Pollen morphology of the Chloridoideae. *Grana*, 43, 1-10.
- Rudall, P.J., Furness, C.A., Chase, M.W., & Fay, M.F. (1997). Microsporogenesis and pollen sulcus type in Asparagales (Lilianaes). *Canadian Journal of Botany*, 75, 408-430.
- Rudall, P.J., Stuppy, W., Cunniff, J, Kellogg, E.A., & Briggs, B.G. (2005). Evolution of reproductive structures in grasses (Poaceae) inferred by sister-group comparison with their putative closest living relatives, Ecdeiocoleaceae. *American Journal of Botany*, 92, 1432-1443.
- Sajo, M.G., Furness, C.A., Prychid, C.J., & Rudall, P.J. (2005). Microsporogenesis and anther development in Bromeliaceae. *Grana*, 44, 6-74.
- Salgado-Labouriau, M.L., Nilsson, S., & Rinaldi, M. (1993). Exine sculpture in *Pariana* pollen (Gramineae). *Grana*, 32, 243-249.
- Salgado-Labouriau, M.L., & Rinaldi, M. (1990). Palynology of the Gramineae of the Venezuelan mountains. *Grana*, 29, 119-128.
- Sánchez-Ken, J.G., Clark, L.G., Kellogg, E.A. & Kay, E.E. (2007). Reinstatement and emendation of subfamily Micrairoideae (Poaceae). *Systematic Botany*, 32, 71-80.
- Skvarla, J.J., Rowley, J.R., Hollowell, V.C., & Chissoe, W. F. (2003). Annulus–pore relationship in Gramineae (Poaceae) pollen: the pore margin of *Pariana*. *American Journal of Botany*, 90, 924–930.
- Stevenson, D.W., Davis, J.I., Freudenstein, J.V., Hardy, C.R., Simmons, M.P., & Specht, C.D. (2000). A phylogenetic analysis of the monocotyledons based on

- morphological and molecular character sets, with comments on the placement of *Acorus* and Hydatellaceae. In K.L. Wilson & D.A. Morrison (Eds.), *Systematics and evolution of monocots* (pp. 228-239). Melbourne: CSIRO Publishing.
- Teng, N., Huang, Z., Xijin, M., Jin, B., Hu, Y., & Lin, J. (2005). Microsporogenesis and pollen development in *Leymus chinensis* with emphasis on dynamic changes in callose deposition. *Flora*, 200, 256-263.
- Venkateswarlu, J., & Devi, P.I. (1964). Embryology of some Indian grasses. *Current Science*, 33, 104-106.
- Venturelli, M., & Bouman, F. (1986). Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (Mayacaceae). *Acta Botanica Neerlandica*, 35, 497-516.
- Venturelli, M., & Bouman, F. (1988). Development of ovule and seed Rapateaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 97, 267-294.
- Watson, L., & Bell, E.M. (1975). A surface-structural survey of some taxonomically diverse grass pollens. *Australian Journal of Botany*, 23, 981-990.
- Weir, C.E., & Dale, H.M. (1960). A developmental study of wild rice, *Zizania aquatica* L. *Canadian Journal of Botany*, 38, 719-739.
- Woodland, P.S. (1964). The floral morphology and embryology of *Themeda australis* (R. Br.) Stapf. *Australian Journal of Botany*, 12, 157-172.
- Zavada, M.S. (1983). Comparative morphology of monocot pollen and evolutionary trends of apertures and wall structures. *The Botanical Review*, 49, 331-379.

ILUSTRAÇÕES

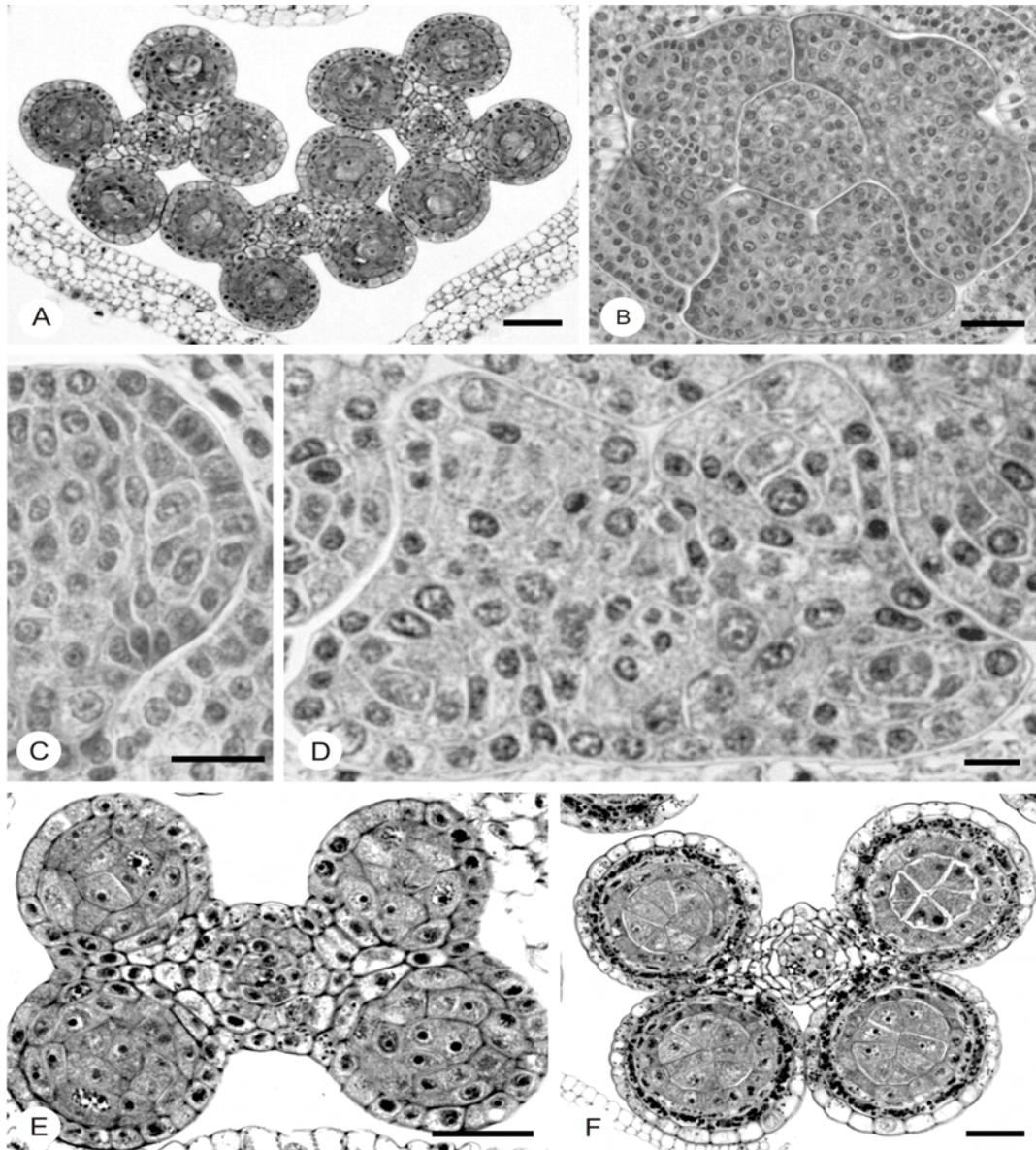


Figura 1. Desenvolvimento da parede da antera de Poaceae. Secções transversais, exceto C longitudinal. A: Espiguetas masculinas de *Sucrea monophylla*. B, C, D: *Axonopus aureus*. E: *Sucrea monophylla*. F: *Olyra humilis*. (Escala: A: 80µm; B, F: 40 µm; C, D, E: 30 µm).

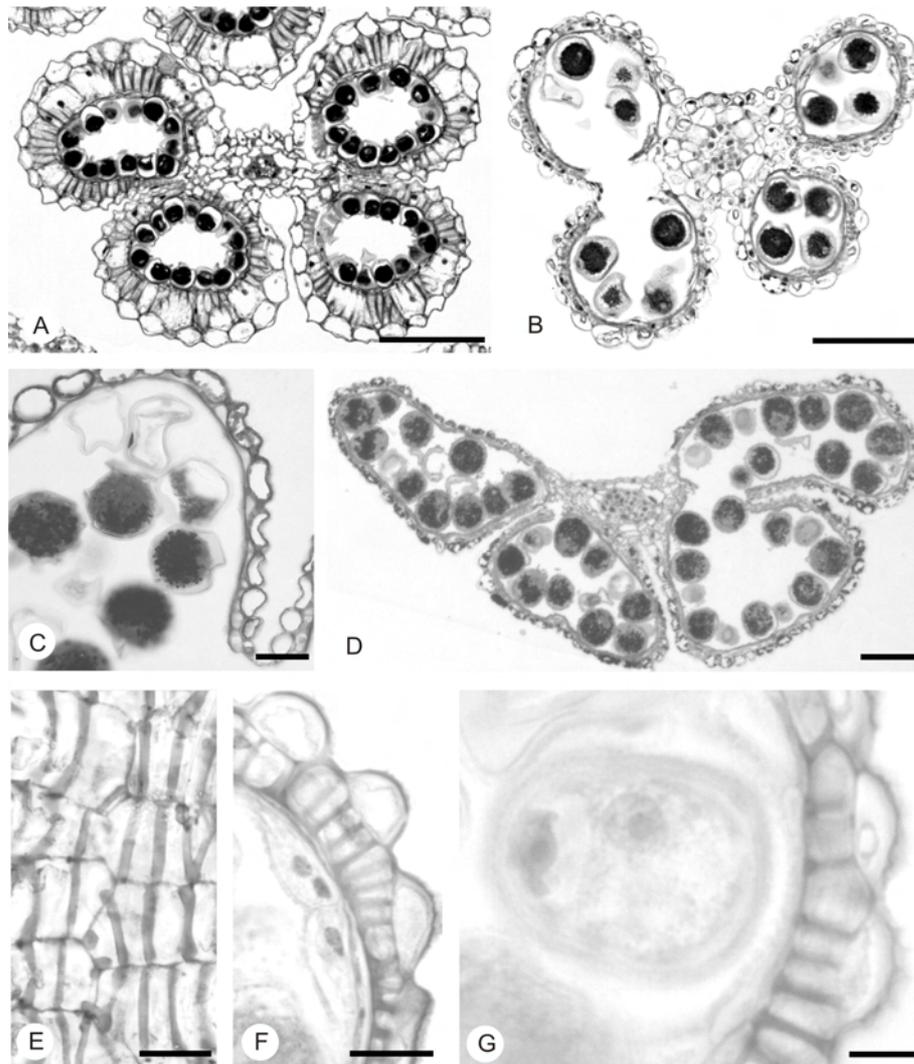


Figura 2. Anteras de Poaceae. Secções transversais, exceto E longitudinal. A: *Olyra humilis*. B: *Eragrostis solida*. C: Detalhe da parede de *Paspalum polyphyllum*. D: *Axonopus aureus*. E: Endotécio de *Olyra humilis*. F: Antera madura. Observa-se tapete binucleado de *Chloris elata*. G: *Eragrostis solida*. (Escala: A, B, D: 80µm; C: 30 µm; E, F, G: 10 µm).

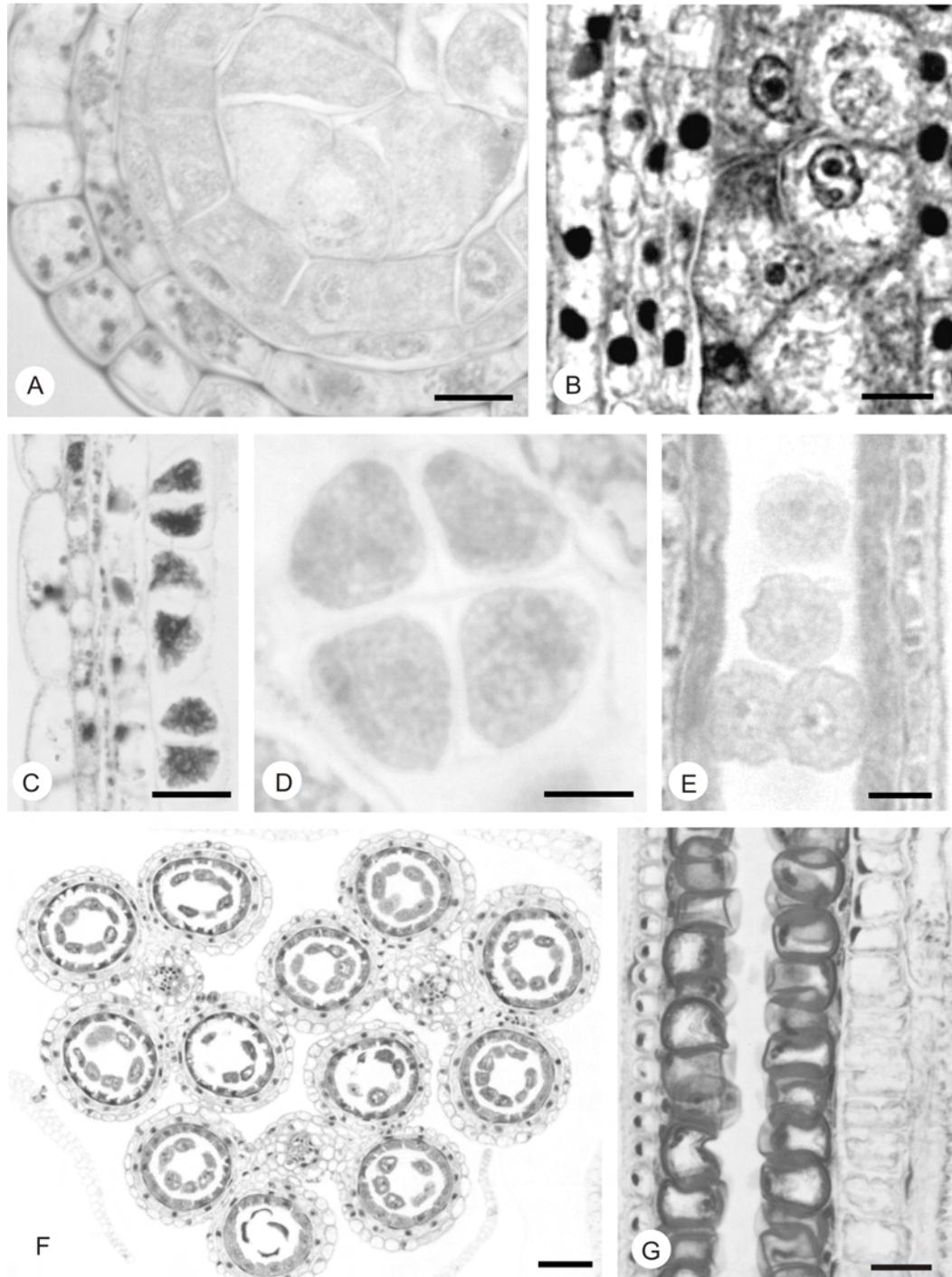


Figura 3. Anteras de Poaceae - microsporogênese. A. Microsporângio de *Sucrea monophylla* em secção transversal. B. Secção longitudinal do microsporângio de *Paspalum polyphyllum*. C. Secção longitudinal de *Axonopus aureus* com díades de micrósporos. D. Tétrades de *Eragrostis solida*. E. Secção longitudinal de *Chloris elata*, evidenciando micrósporos individualizados. F, G. Secção transversal e longitudinal de *Olyra humilis*, respectivamente. (Escala: B, F: 80 μm ; B, C, E, G: 30 μm ; A, D: 10 μm)

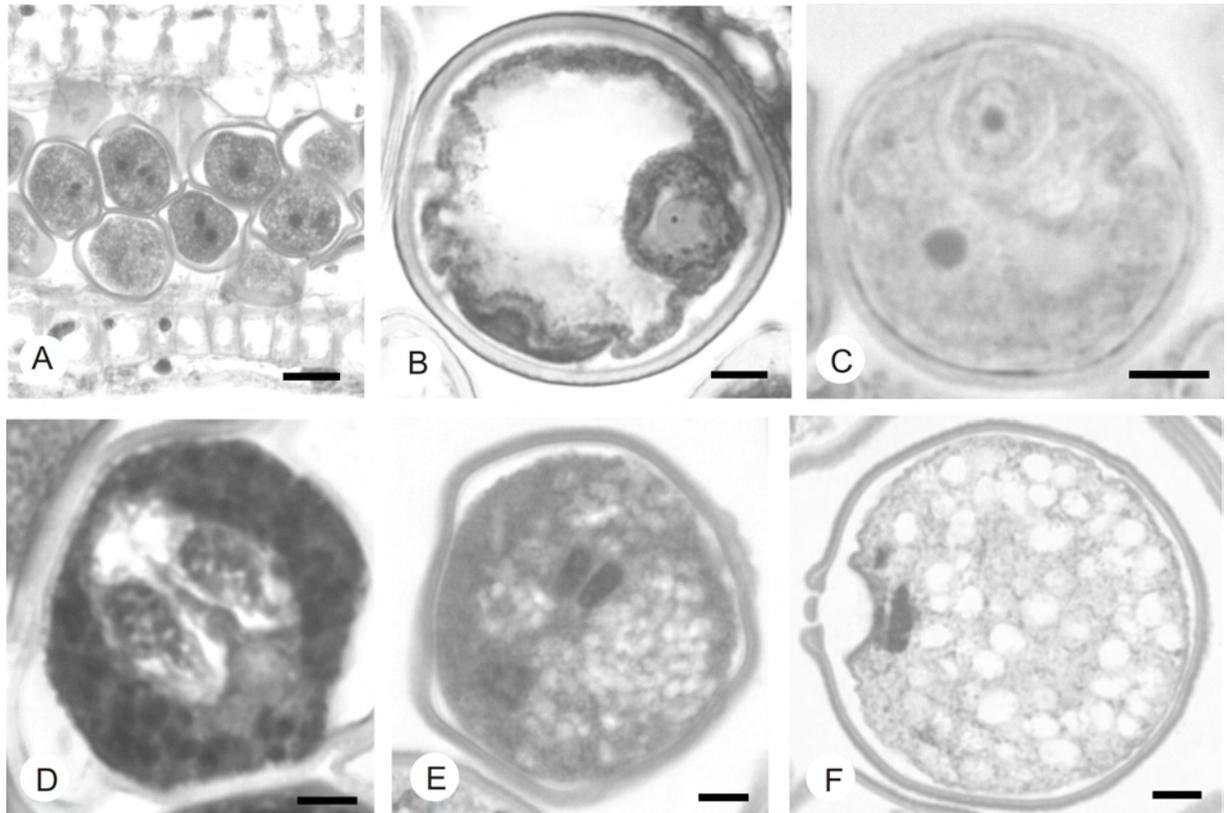


Figura 4. Grãos de pólen de Poaceae. A: Vista geral, em secção longitudinal, do microsporângio de *Sucrea monophylla*. B: Detalhe do grão de pólen de *Paspalum polyphyllum*. C: Detalhe do grão de pólen de *Eragrostis solida*. D: Detalhe do grão de pólen de *Olyra humilis*. E. Grão de pólen tricelular de *Paspalum polyphyllum*. F. Detalhe do grão de pólen monoporado de *Sucrea monophylla* evidenciando anel e opérculo. (Escala: A: 40 μm ; B: 10 μm)

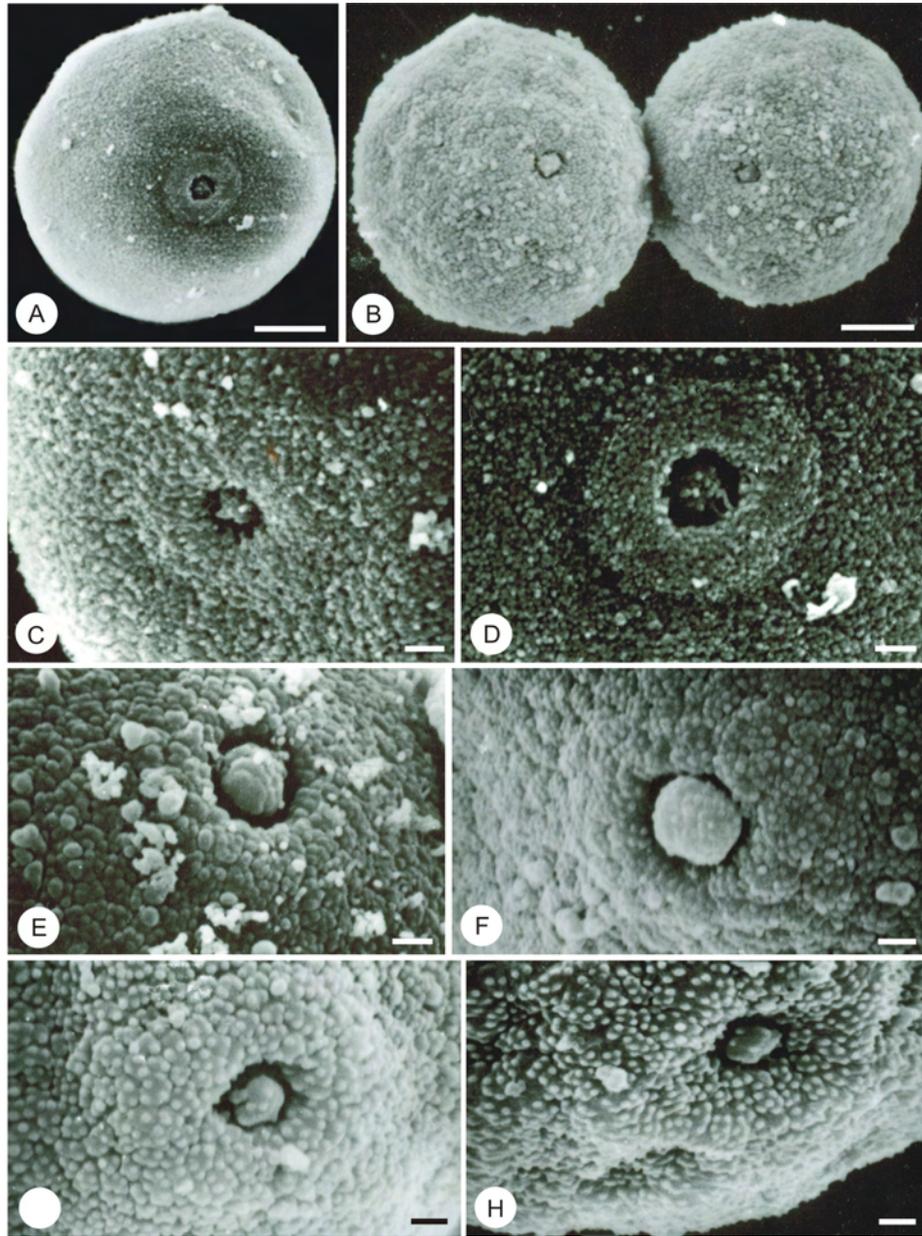


Figura 5. Grãos de pólen de Poaceae em MEV. A, B. Aspecto geral do grão de pólen monoporado, exibindo anel e opérculo (*Sucrea monophylla* e *Chloris elata*, respectivamente). C, D. Detalhe da exina de *O. humilis* e *S. monophylla* – Bambusoideae - exina formada por pequenos grânulos individualizados. E, F. Detalhe da exina de Panicoideae – *A. aureus* e *P. polyphyllum* – exina com espínulos dispostos densamente. G, H. Detalhe da exina de Chloridoideae – *E. solida* e *C. elata*, respectivamente - padrão do tipo insular espaçado. (Escala: A-B: 10 μ m; C-H: 1 μ m)

Capítulo II

Desenvolvimento de óvulo, fruto e semente de espécies de Poaceae (Poales)²

² Segundo normas da *Revista Brasileira de Botânica*

RESUMO - (Desenvolvimento do óvulo, fruto e semente de espécies de Poaceae (Poales)). *Olyra humilis*, *Sucrea monophylla* (Bambusoideae); *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae); *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) foram selecionados para o estudo do desenvolvimento de óvulo e semente visando à caracterização embriológica dessas subfamílias de Poaceae. As espécies estudadas e demais Poaceae apresentam óvulo bitegumentado; micrópila formada pelo tegumento interno; saco embrionário tipo *Polygonum*; endosperma nuclear e amiláceo; embrião lateral e desenvolvido. Nessas espécies, destacam-se diferenças como: óvulo hemianátropo e pseudocrassinucelado nas espécies representantes de Bambusoideae e Panicoideae, e campilótropo e tenuinucelado, nas de Chloridoideae; tegumento externo restrito à base do óvulo em Bambusoideae, estendendo até um terço do nucelo em Panicoideae, e alongado até próximo à região micropilar, em Chloridoideae. *O. humilis* e *S. monophylla* (Bambusoideae) apresentam maior desenvolvimento do nucelo, que resulta em óvulos de maior tamanho do que nas demais espécies estudadas. Cada subfamília estudada apresenta uma variação no tipo de cariopse desenvolvida. Nas espécies de Bambusoideae o fruto apresenta endocarpo fenólico, semente ategumentada e perisperma; nas de Panicoideae, o exocarpo é persistente e apresenta camadas de mesocarpo e tégmen comprimidos; Chloridoideae têm exocarpo livre e persistente, e endotégmen fenólico. Esses caracteres são considerados diagnósticos para as subfamílias de Poaceae estudadas.

Palavras-chave: Embriologia, Bambusoideae, Chloridoideae, Panicoideae.

ABSTRACT - (Ovule, fruit and seed development in species of Poaceae (Poales)). The development of ovule, fruit and seed in species of Poaceae (Poales), *Olyra humilis*, *Sucrea monophylla* (Bambusoideae); *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae); *Chloris elata* and *Eragrostis solida* (Chloridoideae) was selected for the study of ovule and seed development, with the goal of obtaining an embryological characterization of these subfamilies within Poaceae. The studied species, as well as other Poaceae already investigated, have bitegmic ovule, micropyle formed by the inner integument, embryo sac of the *Polygonum* type, nuclear and starchy endosperm, and lateral and developed embryo. In representatives of Bambusoideae and Panicoideae, the ovule is hemi-anatropous

and pseudocrassinucellate, whereas in those of Chloridoideae it is campylotropous and tenuinucellate. The outer integument is restricted to the base of the ovule in Bambusoideae; it reaches up to one third of the nucellus in Panicoideae; and it extends until the micropyle in Chloridoideae. *Olyra humilis* and *Sucrea monophylla* (Bambusoideae) present a greater development of the nucellus, which results in ovules that are bigger than those of the other studied species. Each of the subfamilies show a variation related to the mature caryopse type. In species of Bambusoideae, the fruit has phenolic endocarp, ategmic seed and perisperm; in Panicoideae, the exocarp is persistent and the mesocarp and tegmen layers are compressed; in Chloridoideae, the exocarp is free and persistent, and the endotegmen is phenolic. The overall features are diagnostic to the subfamilies within Poaceae.

Key words: Bambusoideae, Chloridoideae, Embryology, Panicoideae.

Introdução

Poaceae é uma família monofilética e apresenta características únicas como fruto do tipo cariopse e embrião lateral bem diferenciado, único dentre as monocotiledôneas (GPWG 2001). Os caracteres morfológicos e anatômicos têm contribuído para a elucidação das relações entre as categorias abaixo de família, em Poaceae (GPWG 2001) auxiliando nos estudos filogenéticos de Poales dentro das monocotiledôneas (APG II 2003, Soltis *et al.* 2005). A importância econômica e ecológica de Poaceae contribuíram para que esta seja uma das famílias de Angiospermas mais conhecidas e estudadas.

Estudos embriológicos de Poaceae demonstraram que caracteres relacionados ao óvulo e ao desenvolvimento do fruto podem ser diagnósticos para as subfamílias (Bhanwra 1988). A morfologia da cariopse apresentou diferenças significativas entre as espécies de Chloridoideae, para caracterizar gêneros e espécies (Liu *et al.* 2005). Estes dados corroboram estudos anteriores que utilizaram dados morfológicos da cariopse para resolver problemas taxonômicos abaixo do nível de família (Bartholott 1981, Terrell & Peterson 1993).

Também para os representantes de Bambusoideae a variedade de tipos carpológicos foi observada (Filgueiras 1986), sendo descritos desde fruto seco até carnoso (Dahlgren *et al.* 1985). Este último tipo de fruto foi considerado basal por

Holtum (1956), porém, considerado especializado dentro da subfamília por Hari Gopal & Mohan Ram (1987). Bambusoideae já foi considerado o grupo basal de Poaceae, mas teve sua circunscrição alterada pelos estudos do GPWG (2001) com a separação de três grupos nele inclusos: Anomochlooideae, Pharoideae e Puelioideae (bambus basais). Atualmente, Anomochlooideae é considerada a subfamília basal de Poaceae e seus frutos são cariopses usuais dentro da família (GPWG 2001).

Dada à importância de caracteres embriológicos para a taxonomia, escolheu-se espécies pertencentes a subfamílias distintas para este trabalho, procurando verificar a existência de um padrão de ocorrência de caracteres embriológicos em Poaceae. Foram selecionadas *Olyra humilis* Nees, *Sucrea monophylla* Soderstr. (Bambusoideae - Olyreae), *Axonopus aureus* P. Beauv., *Paspalum polyphyllum* Nees ex Trin. (Panicoideae - Paniceae) e *Eragrostis solida* Nees (Chloridoideae - Eragrostideae) e *Chloris elata* Desv. (Chloridoideae - Cynodonteae), para o estudo do desenvolvimento de óvulo, fruto e semente.

Material e Métodos

Exemplares de cada espécie foram coletados, herborizados e incluídos no herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (ICN) e no Herbário Rioclarense (HRCB). ***Olyra humilis***: BRASIL: Rio Grande do Sul: Morro Reuter, Morro Embratel, 25/09/2004, H.M. Longhi-Wagner 9258 (ICN); BRASIL: Rio Grande do Sul: Sapiranga, Morro Ferrabraz, 25/09/2004, H.M. Longhi-Wagner 9259 (ICN). ***Sucrea monophylla***: BRASIL: Bahia: Itapebi, Fazenda Guarani, 12/03/2004, H.M. Longhi-Wagner & R.P. de Oliveira 9332 (ICN). ***Axonopus aureus***: BRASIL: São Paulo: Pratânia, fazenda Palmeira da Serra, 10/02/2005, A.T. Nakamura & C.J. Campos s.n. (HRCB 41668); BRASIL: São Paulo: Pedregulho, Estação Ecológica de Furnas do Bom Jesus, 18/04/2005, A.T. Nakamura & E. Simão s.n. (HRCB 41661). ***Paspalum polyphyllum***: BRASIL: Minas Gerais: Santana do Riacho, Serra do Cipó, 11/05/2003, A.I. Coan et al. 8 (HRCB). ***Chloris elata***: BRASIL: São Paulo: Franca, Rodovia Cândido Portinari, km 322, 14/11/2005, A.T. Nakamura & E. Simão s.n. (HRCB 45417). ***Eragrostis solida***: BRASIL: São Paulo: Pedregulho, Estação Ecológica de Furnas do Bom Jesus, 18/04/2005, A.T. Nakamura & E. Simão s.n. (HRCB 41667).

Para o estudo anatômico, as inflorescências das diferentes espécies foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) e conservadas em álcool etílico 70%. Espiguetas em diversas fases de desenvolvimento, gineceu, frutos jovens e maduros foram desidratados em série etílica, incluídos em metacrilato Leica®, processados segundo o protocolo do fabricante. O material obtido foi seccionado em micrótomo rotativo Reichert-Jung, modelo 2040, com 4-8 µm de espessura, obtendo-se séries longitudinais e transversais. As secções obtidas foram coradas com ácido periódico - reativo de Schiff (PAS) e azul de toluidina (Feder & O'Brien 1968), e montadas com Entellan.

As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Olympus, modelo PM-20. Para todas elas, foram obtidas escalas nas mesmas condições ópticas.

Resultados

Ontogênese do óvulo

Todas as espécies estudadas apresentam ovário bicarpelar e unilocular, com um único óvulo de inserção parietal (figuras 10, 12). O óvulo é bitegmentado, sendo hemianátropo e pseudocrassinucelado em *Olyra humilis*, *Sucrea monophylla* (Bambusoideae), *Axonopus aureus* e *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) (figuras 9, 13), e campilótropo e tenuinucelado em *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) (figuras 10-12).

O óvulo das diferentes espécies desenvolve-se de maneira semelhante. O primórdio do óvulo forma-se a partir da saliência da parede ovariana, na região placentar. Constitui-se de um tecido meristemático bizonal, com divisões periclinais, revestido pela protoderme. Uma única célula arqueospórica, subepidérmica, destaca-se das demais por apresentar tamanho maior e núcleo conspícuo (figuras 1-2). Funciona diretamente como megasporócito ou célula mãe do megásporo (figuras 3-5). Nesta fase, o primórdio do óvulo é ortótropo e inicia-se o desenvolvimento dos tegumentos externo e interno (figuras 1-5). O tegumento interno inicia seu desenvolvimento antes do tegumento externo (figuras 1-2). Apresenta duas a três camadas de células (figura 2) que se dividem anticlinalmente e periclinalmente (figura 5) envolvendo o nucelo no final da megasporogênese (figura 8). Na região da micrópila ocorre proliferação de células, formando três a cinco camadas (figuras 8-9). O tegumento externo não delimita a micrópila e inicia seu desenvolvimento logo após o tegumento interno (figuras 3-5).

Em *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae), o tegumento externo fica restrito à base do óvulo (figura 8-9). Em *Axonopus aureus* e *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae), o tegumento externo se estende até um terço do nucelo. Na região micropilar, o tegumento externo encobre a endóstoma, formando uma capa protetora (figura 14). Em *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae), o tegumento externo se alonga até próximo da região micropilar, mas não participa de sua formação (figura 12).

O nucelo é revestido pela epiderme nucelar, que durante a megasporogênese divide-se e forma uma epiderme multisseriada nas espécies de Bambusoideae e Panicoideae, caracterizando o óvulo pseudocrassinucelado (figuras 6, 8-9, 13-14). Nas espécies de Chloridoideae, a epiderme continua unisseriada e o óvulo é tenuinucelado (figuras 10-12).

Durante a megagametogênese, as células do nucelo da base do óvulo e as laterais superiores proliferam-se provocando a curvatura do mesmo, resultando no óvulo do tipo hemianátropo (figura 15) nos representantes de Bambusoideae e Panicoideae. Em *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) ocorre também a curvatura do saco embrionário, caracterizando o óvulo campilótropo (figuras 12, 27).

O maior desenvolvimento das células do nucelo de *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae) resulta em óvulos de maior tamanho do que as espécies de Panicoideae e Chloridoideae estudadas (figuras 12-13, 15).

Megasporogênese, megagametogênese, megagametófito

No geral, a megasporogênese, megagametogênese e o desenvolvimento do megagametófito são semelhantes entre as espécies estudadas.

A célula arqueospórica subepidérmica (figuras 1-2) alonga-se e funciona diretamente como célula-mãe do megásporo ou megasporócito (figuras 3-5). Apresenta citoplasma denso e núcleo conspícuo (figuras 3-5). O megasporócito sofre meiose, formando uma tétrade linear de megásporos (figura 6). Somente o megásporo calazal se desenvolve e dá origem ao megásporo funcional (figura 7), e os demais (micopilares) se desintegram (figura 7). O megásporo aumenta de tamanho, apresenta vacúolos e o núcleo se posiciona na região central (figura 8).

O saco embrionário desenvolve-se conforme o tipo *Polygonum*. A primeira divisão mitótica do núcleo do megásporo dá origem a dois núcleos, caracterizando o estágio binuclear do saco embrionário. Esses núcleos dirigem-se para os pólos

contrários e carregam grande parte do citoplasma, deixando apenas um filete de citoplasma na periferia da célula e um grande vacúolo central (figura 9). Os núcleos do saco embrionário sofrem nova mitose, passando para o estágio tetranuclear (figura 9). Finalmente dividem-se novamente e formam oito núcleos (figuras 10-11).

Após a formação dos oito núcleos, dois deles, um do pólo micropilar e outro do calazal, migram para a região central e constituem os núcleos polares (figura 10). Os três núcleos micropilares formam a oosfera que ocupa região central e duas sinérgides laterais (figuras 12-14), que apresentam o aparelho filiforme, projeção de parede para o interior do citoplasma, fortemente coradas com o PAS (figuras 14, 27-28). Os três núcleos do pólo calazal constituem as antípodas (figuras 12-13). Nas espécies estudadas, observa-se a proliferação das antípodas (figuras 12-13). Os núcleos polares se fundem antes da fecundação, dando origem a um núcleo secundário conspícuo (figura 27).

Desenvolvimento do fruto e semente

O número de camadas de células da parede ovariana das espécies de Poaceae estudadas pode variar, ao longo do seu eixo longitudinal, mas nunca ocorre menos de quatro camadas de células.

A epiderme externa e interna do óvulo é unisseriada, com células de menor tamanho que as células parenquimáticas do mesofilo (figuras 7-8). O número de camadas de células do mesofilo em *Eragrostis solida* (Chloridoideae) (figura 12) e em *Axonopus aureus* e *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) (figuras 13-14) é de duas camadas, não variando ao longo da face dorsal do ovário. Em *Chloris elata* (Chloridoideae) (figura 10) e em *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae) (figuras 15-16), varia de cinco a dez, na região apical. As células do mesofilo podem apresentar compostos fenólicos e grãos de amido (figuras 22, 27-28, 30).

Em *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae), o pericarpo e a semente jovem estendem-se mais do que nas demais espécies estudadas, tornando o fruto maior (figura 16). Durante o desenvolvimento, o exocarpo permanece unisseriado (figuras 19-21); o mesocarpo apresenta espaços intercelulares e o tecido ganha um aspecto esponjoso (figura 17); o endocarpo é unisseriado, com células alongadas tangencialmente (figura 17). Ambos os tegumentos se desintegram. A epiderme nucelar alonga-se radialmente (figuras 17, 19), exceto na região micropilar (figura 18). A região dorsal é delgada e apresenta menor número

de camadas de células que a região ventral (figuras 18, 20). No fruto maduro, observa-se a persistência do exocarpo e do endocarpo, este com conteúdo fenólico (figuras 19-21), o mesocarpo restrito a duas camadas de células frouxamente dispostas, e um vigoroso feixe vascular imerso nesse tecido (figura 21). Na região ventral apical do fruto maduro, cerca de três a quatro camadas de células do nucelo persistem e formam o perisperma (figura 19).

Axonopus aureus e *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) apresentam frutos jovens com células do pericarpo semelhantes às da parede ovariana (figura 22), com número reduzido de camadas de células. O exocarpo se mantém unisseriado. As células do mesocarpo são parenquimáticas (figura 23) e as do endocarpo, alongam-se tangencialmente (figura 22). A cariopse madura tem pericarpo composto de exocarpo, que apresenta células com compostos fenólicos, e mesocarpo e endocarpo com células colapsadas entre o exocarpo e o tégmen (figuras 24-25). Na região hilar, há persistência de células parenquimáticas do mesofilo e do tecido vascular (figura 26).

Em *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) o exocarpo é livre do restante do pericarpo e do tégmen, que se mantém no fruto maduro (figuras 29, 31). As demais camadas se desintegram (figura 31). Durante o desenvolvimento da cariopse, as células das duas camadas do tégmen alongam-se tangencialmente em sua extensão e radialmente próximo à região hilar (figura 28). O exotégmen exhibe células com citoplasma fortemente corado com PAS (figura 33) e o endotégmen apresenta células com deposição de compostos fenólicos (figuras 31-33).

Todas as espécies estudadas apresentam fruto com pericarpo delgado e semente com embrião lateral (figuras 32, 40-42). O endosperma é do tipo nuclear (figuras 16, 29, 37). Os núcleos livres são formados após a fecundação e ocupam posição periférica na célula, com vacúolo central. A formação da parede inicia-se da periferia para a região central. A semente é preenchida pelo endosperma, cujas células se dividem em todas as direções (figura 22). Com o cessar da divisão, a camada mais externa forma a camada de aleurona, constituída de células retangulares, de paredes finas, citoplasma denso e núcleo grande (figuras 20, 24-25, 41). Durante o desenvolvimento da semente, o endosperma armazena grãos de amido e, na maturidade, suas células ficam totalmente preenchidas por grãos de amido (figuras 24-25, 40-42).

No início da formação do embrião, observa-se que o zigoto (figuras 34-35) divide-se transversalmente resultando numa célula basal (cb) maior e numa célula apical (ca) menor (figura 36). A segunda divisão é longitudinal, e ocorre em ca, e a terceira é transversal, em cb, formando uma tétrade, como observado em *Surea monophylla* (figura 37). Este tipo de desenvolvimento do embrião é denominado “Onagrad”.

O pró-embrião sofre várias divisões tornando-se globular (figuras 38-39) e, posteriormente, reniforme (figura 31). O embrião maduro apresenta escutelo, coleótilo, primórdios foliares, meristema apical, mesocótilo, coleorriza e raiz embrionária (figuras 40-42). Em *Olyra humilis*, *Surea monophylla* (Bambusoideae) e *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae), observa-se o epiblasto, localizado do lado oposto ao escutelo (figuras 40, 42).

Discussão

O primórdio de óvulo e seu desenvolvimento apresentam dois padrões nas Angiospermas, bizonado e trizonado (Bouman 1984). As seis espécies aqui estudadas apresentam o primórdio de óvulo ortótrope e bizonado, que é o tipo menos freqüente e considerado derivado (Bouman 1984). Ainda segundo Bouman (1984), há correlação com o tipo de iniciação de óvulo, o tamanho dele e das sementes. Os primórdios bizonados dão origem a óvulos menores, com funículo, rafe, e nucelo pouco desenvolvidos (Bouman 1984). As espécies de Panicoideae e Chloridoideae aqui estudadas apresentam as características descritas por Bouman (1984) para óvulos bizonados, exceto no hilo, que é proeminente, e na ausência de funículo, corroborando a hipótese de divergência tardia (Bouman 1984) das subfamílias, quando comparadas à Bambusoideae.

Para as espécies de Bambusoideae observou-se que, apesar de possuírem primórdio bizonado, o óvulo apresenta nucelo desenvolvido em relação às demais espécies estudadas, além do óvulo e da semente apresentarem tamanho maior. Nas espécies de *Pharus*, atualmente pertencentes à Pharoideae, e antes incluídos em Bambusoideae, o óvulo também apresenta nucelo desenvolvido (Sajo *et al.* 2007). Em espécies de Ecdociaceae, grupo irmão de Poaceae, pertencente ao clado “graminédeo”, este caráter também foi relatado (Linder & Rudall 2005) e pode ser compartilhado entre as espécies das duas famílias.

O óvulo desenvolvido das espécies estudadas de Bambusoideae e Panicoideae é hemianátropo e difere das espécies de Chloridoideae, que apresentam óvulo campilótropo. Para as espécies de Poaceae, Dahlgren *et al.* (1985) citaram óvulos ortótropos, anátropos, hemianátropos e campilótropos, sendo os três últimos citados com mais frequência na literatura, para esta família (Artschwager *et al.* 1929, Narayanaswami 1954, Mengesha & Guard 1966, Bhanwra 1988, Bhanwra *et al.* 2000).

O óvulo de *Zea mays* L. apresentado como ortótropo por Dahlgren *et al.* (1985), a partir da descrição de Walker (1906), foi relatado como hemianátropo ou campilótropo modificado por Randolph (1936), e hemianátropo, por Cooper (1937). A condição óvulo ortótropo pode ter sido encontrada no estágio inicial de desenvolvimento de *Zea mays*, como também ocorre nas espécies aqui estudadas e nas demais Poaceae. Óvulo ortótropo não é condição comum para Poaceae, mas é para os representantes de Poales (Dahlgren *et al.* 1985).

Para as espécies de Chloridoideae estudadas, o óvulo é campilótropo, devido à curvatura do saco embrionário. A curvatura do saco embrionário do óvulo campilótropo e anfítropo é considerada caráter derivado (Bouman 1984), o que corrobora estudos que enfatizam a divergência tardia de Chloridoideae, dentro de Poaceae (GPWG 2001).

Todas as espécies analisadas no presente trabalho são bitegumentadas, com micrópila formada apenas pelo tegumento interno. Para algumas espécies de Bambusoideae foram observados óvulos unitegumentados (Rudall & Dransfield 1989, Hari Gopal & Mohan Ram 1987) e com micrópila ausente (Hari Gopal & Mohan Ram 1987). Todos os membros de Poales, com exceção de Poaceae e Flagellariaceae, que pertencem ao clado “graminídeo” (Linder & Rudall 2005), têm os tegumentos externo e interno envolvendo completamente o nucelo (Linder & Rudall 1993). Nos óvulos de representantes de Poaceae, a micrópila formada apenas pelo tegumento interno pode ser considerada uma sinapomorfia para Poaceae (Linder & Rudall 1993).

Nas espécies estudadas, embora os óvulos apresentem ambos os tegumentos, a extensão do tegumento externo é variável. As espécies de Bambusoideae apresentam tegumento externo pouco desenvolvido, restritos à região basal. As espécies de Chloridoideae apresentam tegumento externo até próximo à região micropilar, e as espécies de Panicoideae apresentam tegumento

externo em posição intermediária. Esta variação pode indicar uma tendência à unitegumentação através da supressão do tegumento externo, conforme foi verificado por Bouman (1984) para outras Angiospermas. Esse caráter pode ser uma reversão para Poaceae, pois em representantes de Ecdeiocoleaceae, grupo irmão e ancestral de Poaceae (Rudall *et al.* 2005), o óvulo é bitegumentado com a micrópila formada pelos dois tegumentos igualmente desenvolvidos.

A divisão periclinal da epiderme nucelar que caracteriza os óvulos pseudocrassinucelados das espécies de Bambusoideae e Panicoideae estudadas foi descrita também para outras espécies de Panicoideae estudadas por Bhanwra (1988). O autor sugeriu ser essa uma característica exclusiva da subfamília Panicoideae. Porém, com os resultados obtidos neste estudo, verificou-se a presença desse caráter também em *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae).

O óvulo pseudocrassinucelado é normalmente encontrado em Poaceae e também em táxons ancestrais de monocotiledôneas e eudicotiledôneas (Endress & Igersheim 2000). Porém, em Poales o óvulo tenuinucelado ocorre em Ecdeiocoleaceae (Rudall *et al.* 2005), Eriocaulaceae (Scatena & Bouman 2001), Mayacaceae (Venturelli & Bouman 1986), Xyridaceae (Rudall & Sajo 1999), todas representantes do clado “xyrídeo”. No clado “restíideo”, o óvulo tenuinucelado encontra-se em Anarthriaceae, Centrolepidaceae e Restionaceae (Rudall 1997). Considera-se esse caráter o mais comum para a ordem Poales, assim como também o é para outras ordens de monocotiledôneas, como Orchidales e Arales (Kapil & Bhatnagar 1991).

Durante o desenvolvimento do saco embrionário do óvulo de *Olyra humilis*, *Sucrea monophylla* (Bambusoideae), *Eragrostis solida* e *Chloris elata* (Chloridoideae) foi observada a proliferação das antípodas. Devido à presença dessa característica, Anton & Cocucci (1984) utilizaram para a família o tipo “Poaceae variante”. A proliferação de antípodas em representantes da família foi associada à condição ancestral, presente nas espécies de bambu (Bambusoideae) (Davis 1966, Hari Gopal & Mohan Ram 1987), considerados, até recentemente, a subfamília basal de Poaceae. Com os estudos filogenéticos (GPWG 2001), considera-se Anomochlooideae o grupo ancestral de Poaceae. Contrariando a associação da proliferação de antípodas à ancestralidade, Diboll & Larson (1966) e You & Jensen (1985) demonstraram que estas células desempenham papel de

nutrição do saco embrionário e são consideradas células de transferência por Pate & Gunning (1972).

Nas espécies aqui estudadas, os frutos apresentam algumas variações na constituição do pericarpo e tégmen para cada subfamília. Características como tégmen persistente e exocarpo livre, observadas em *Eragrostis solida* e *Chloris elata* (Chloridoideae), também foram observadas em outras espécies da subfamília e são consideradas sinapomorfias (Bhanwra 1986, Bhanwra *et al.* 1981, 1991). Em *Setaria italica* (L.) P. Beauv. (Panicoideae) estudada por Narayanaswami (1956) também ocorreu variação do fruto mostrando o tégmen livre do pericarpo. Narayanaswami (1956) considerou tal tipo de fruto como não sendo uma verdadeira cariopse devido à presença desses caracteres.

Em espécies de *Sporobolus*, *Eragrostis* e *Eleusine* (Chloridoideae), Rosengurt *et al.* (1982) denominaram o fruto de aquênio, e Lawrence (1951), de utrículo, somente para o último gênero. Filgueiras (1986) refutou o uso desses dois termos para os frutos de Poaceae e ratificou que a cariopse é o tipo básico de fruto para Poaceae, e os casos que fogem desse padrão são considerados variações da mesma, assim como sugeriu (Tsvelev 1983).

Em espécies de *Melocanna*, *Dinochloa*, *Ochlandra*, *Olmecca*, *Melocamus* e *Alvinia* (Bambusoideae) Filgueiras (1986) citou a ocorrência de frutos carnosos. Além da suculência dos frutos, em espécies de *Ochlandra* e *Melocamus*, os tegmentos externo e interno do óvulo degeneram durante o desenvolvimento (Hari Gopal & Mohan Ram 1987). *Olyra humilis* e *Sucrea monophylla* (Bambusoideae) também apresentaram a supressão dos tegmentos, resultando em sementes ategumentadas.

A diversidade de tipos de fruto que ocorre em Bambusoideae (Dahlgren *et al.* 1985, Filgueiras 1986) pode ser um caráter importante para a subfamília e gera discussões quanto à condição ancestral deste fruto (Holtum 1956), que, todavia, é considerado por outros autores como especializado dentro da subfamília (Filgueiras 1986, Hari Gopal & Mohan Ram 1987). Essa especialização poderia estar associada à condição vivípara de algumas espécies de Bambusoideae (Stapf 1904) ou ao seu modo de dispersão (Filgueiras 1986).

A morfologia de frutos visando à caracterização taxonômica de grupos infrafamiliares em Poaceae vem sendo estudada e demonstrou ser uma ferramenta

útil para o grupo (Terrell & Peterson 1993, Liu *et al.* 2005), como evidenciado no presente trabalho.

Na semente madura, observou-se em *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) que as células da epiderme interna do tégmen apresentam compostos fenólicos. Este caráter também foi observado em *Sporobolus diander* (Retz.) P. Beauv., *Leptochloa chinensis* (L.) Nees e *Chloris barbata* Sw. (Chloridoideae) por Bhanwra *et al.* (1981). Chloridoideae apresenta alguns caracteres exclusivos entre as Poaceae como óvulo campilótropo, depósito de compostos fenólicos no tegumento interno e pericarpo livre do tégmen (Bhanwra *et al.* 1991). A presença de compostos fenólicos no tégmen da semente foi relatada também em Restionaceae (Rudall & Linder 1988), em Centrolepidaceae (Hamann 1975) e em Eriocaulaceae (Scatena & Bouman 2001), e pode ser um caráter importante para definir Poales.

A proporção que o endosperma ocupa na semente em relação ao embrião pode indicar a evolução de Poaceae. A maior dimensão deste tecido comparado ao embrião é considerada condição ancestral (Filgueiras 1986), confirmando a primitividade das espécies de Bambusoideae em relação às espécies de Panicoideae e Chloridoideae.

O desenvolvimento do embrião em *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) é do tipo "Onagrad", em que a célula basal não desempenha papel importante na formação do embrião, sendo um tipo comum de desenvolvimento em monocotiledôneas (Dahlgren *et al.* 1985). Este caráter também foi observado em outras Poaceae como em espécies de *Poa* (Souèges 1924) e em *Hordeum vulgare* (Norstog 1972), da subfamília Pooideae, e nas espécies de Panicoideae *Paspalum scrobiculatum* L. (Narayanaswami 1954) e *Setaria italica* (L.) P. Beauv. (Narayanaswami 1956). Estudos preliminares observaram que a embriogênese não é um processo uniforme nem em nível de gênero nem em nível familiar (Merry 1941, Randolph 1936, Bennett 1944).

Os resultados obtidos neste estudo como óvulo bitegmentado, desenvolvimento do saco embrionário tipo *Polygonum*, fruto cariopse, endosperma nuclear e embrião lateral desenvolvido são importantes na caracterização da família. Diferenças no tipo do óvulo (hemianátropo e crassinucelado, campilótropo e tenuinucelado); no desenvolvimento do nucelo, conseqüentemente no tamanho do óvulo; no comprimento do tegumento externo e na parede do fruto podem ser

utilizadas como caráter diagnóstico das subfamílias estudadas e podem auxiliar na taxonomia de Poaceae.

Referências Bibliográficas

ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG II). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the order and families of flowering plants: APG II. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399-436.

ANTON, A.M. & COCUCCI, A.E. 1984. The grass megagametophyte and its possible phylogenetic implications. *Plant Systematics and Evolution* 146:117-121.

ARTSCHWAGER, E., BRANDES, E.W. & STARRETT, R.C. 1929. Development of flower and seed of some varieties of sugar cane. *Journal of Agricultural Research* 39:1-30.

BARTHOLOTT, W. 1981. Epidermis and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany* 1:345-355.

BENNETT, H.W. 1944. Embryology of *Paspalum dilatatum*. *Botanical Gazette* 105:40-45.

BHANWRA, R. K. 1986. Embryological studies in five species of *Eragrostis* Beauv. (Gramineae). *Research Bulletin (Science) of the Panjab University* 37:17-23.

BHANWRA, R. K. 1988. Embryology in relation to systematics of Gramineae. *Annals of Botany* 62:215-233.

BHANWRA, R. K., CHODA, S.P., DEORI, R. 1981. Embryological studies in some grasses. *Proceedings of the Indian National Academy of Sciences* B47:408-418.

- BHANWRA, R.K., SONI, D.V. & GARG, A. 1991. Comparative embryology of some grasses. *Himalayan Botanical Researches* 425-433.
- BHANWRA, R.K., KAUSHAL, K. & SHARMA, N. 2000. The gametophytes in *Elymus elongatus* Hook. F. *JPAS* 2:43-46.
- BOUMAN, F. 1984. The ovule. *In* *Embryology of Angiosperms* (B.M. Johri, ed.). Springer-Verlag, Berlin, p. 123-157.
- DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T., YEO, P.F. 1985. The families of the Monocotyledons: structure, evolution and taxonomy. Springer-Verlag, Berlin.
- DAVIS, G.L. 1966. *Systematic embryology of the Angiosperms*. John Wiley & Sons, New York.
- DIBOLL, A.G. & LARSON, D.A., 1966. An electron microscopic study of the mature megagametophyte in *Zea mays*. *American Journal of Botany* 53:391–402.
- ENDRESS, P.K. & IGERSEIM, A. 2000. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* 161:S211-S223.
- FEDER, N. & O'BRIEN, T.P. 1968. *Plant microtechnique: some principles and new methods*. *American Journal of Botany* 55:123-142.
- FILGUEIRAS, T.S. 1986. O conceito de fruto em gramíneas e seu uso na taxonomia da família. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 21:93-100.
- GRASS PHYLOGENY WORKING GROUP (GPWG). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of grasses (Poaceae). *Annals of the Missouri Botanical Gardens* 88:373-457.
- HAMANN, U. 1975. Neue untersuchungen zur embryologie und systematik der Centrolepidaceae. *Botanische Jahrbucher fur Systematik* 96:154-191.

- HARI GOPAL, B. & MOHAN RAM, H.Y. 1987. Fruit development and structure in some indian bamboos. *Annals of Botany* 60:477-483.
- HOLTUM, R.E. 1956. The classification of bamboos. *Phytomorphology* 6:73-90.
- JOHANSEN, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book, New York.
- KAPIL, R.N., BHATNAGAR A.K. 1991. Embryological evidence in angiosperm classification and phylogeny. *Botanische Jahrbucher fur Systematik* 113:309-338.
- LAWRENCE, G.H.M. 1951. *Taxonomy of vascular plants*. s.l. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- LINDER, H.P. & RUDALL, P.J. 1993. The megagametophyte in *Anarthria* (Anarthriaceae, Poales), and its implications for the phylogeny of the Poales. *American Journal of Botany* 80:1455-1464.
- LINDER, H.P. & RUDALL, P.J. 2005. Evolutionary history of Poales. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:107–124.
- LIU, Q., ZHAO, N., HAO, G., HU, S., LIU, Y. 2005. Caryopsis morphology of the Chloridoideae (Gramineae) and its systematic implications. *Botanical Journal of the Linnean Society* 148:57-72.
- MENGESHA, M.H. & GUARD, A.T. 1966. Development of the embryo sac and embryo of teff, *Eragrostis tef*. *Canadian Journal of Botany* 44:1071-1075.
- MERRY, J. 1941. Studies on the embryo of *Hordeum sativum* – I. The development of the embryo. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 68:585-598.
- NARAYANASWAMI, S. 1954. The structure and development of the caryopsis in some Indian millets. III. *Paspalum scrobiculatum* L. II. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 81:288-299.

- NARAYANASWAMI, S. 1956. Structure and development of the caryopsis in some Indian millets. VI. *Setaria italica*. Botanical Gazette 118:112-122.
- NORSTOG, K. 1972. Early development of the barley embryo: fine structure. American Journal of Botany 59:123-132.
- PATE, J.S. & GUNNING, B.E.S. 1972. Transfer cells. Annual Review of Plant Physiology 23:173–196.
- RANDOLPH, L.F. 1936. Developmental morphology of the caryopsis in maize. Journal of Agricultural Research 53:881-916.
- ROSENGURTT, B., PUERTO, O., MAFFEI, B.A. & LOMBARDO, A. 1982. Gramíneas. Montevideo, Univ. de la República.
- RUDALL, P. J. 1997. The nucellus and chalaza in monocotyledons: structure and systematics. Botanical Review 63:140–184.
- RUDALL, P.J. & DRANSFIELD. 1989. Fruit structure and development in *Dinochloa* and *Ochlandra* (Gramineae-Bambusoideae). Annals of Botany 63:29-38.
- RUDALL, P.J. & LINDER, H.P. 1988. Megagametophyte and nucellus in Restionaceae and Flagellariaceae. American Journal of Botany 75:1777-1786.
- RUDALL, P.J. & SAJO, M.G. 1999. Systematic position of Xyris: flower and seed anatomy. International Journal of Plant Sciences 160:795–808.
- RUDALL, P.J., STUPPY, W., CUNNIFF, J., KELLOGG, E.A. & BRIGGS, B.G. 2005. Evolution of reproductive structures in grasses (Poaceae) inferred by sister-group comparison with their putative closest living relatives, Ecdeiocoleaceae. American Journal of Botany 92:1432–1443.

SAJO, M.G., LONGHI-WAGNER, M.H. & RUDALL, P.J. 2007. Floral development and embryology in the early-divergent grass *Pharus*. *International Journal of Plant Sciences* 168:181-191.

SÁNCHEZ-KEN, J.G., CLARK, L.G., KELLOGG, E.A. & KAY, E.E. 2007. Reinstatement and emendation of subfamily Micrairoideae (Poaceae). *Systematic Botany* 32: 71-80.

SCATENA, V.L. & BOUMAN, F. 2001. Embryology and seed development of *Paepalanthus* sect. *Actinocephalus* (Koer) Ruhland (Eriocaulaceae). *Plant Biology* 3:341-350.

SOLTIS, D.E., SOLTIS, P.S., ENDRESS, P.K., CHASE, M.W. 2005. *Phylogeny and evolution of Angiosperms*. Sunderland: Sinauer Associates.

SOUÈGES, R. 1924. Embryogénie des Graminées. Développement de l'embryon chez le *Poa annua* L. *Comptes rendus de l'Academie des Sciences* 178:860-862.

STAPF, O. 1904. On the fruit of *Melocanna bambusoides* Trin., an endospermless, viviparous genus of Bambuseae. *Transactions of the Linnean Society of London (Botany)* 6:401-425.

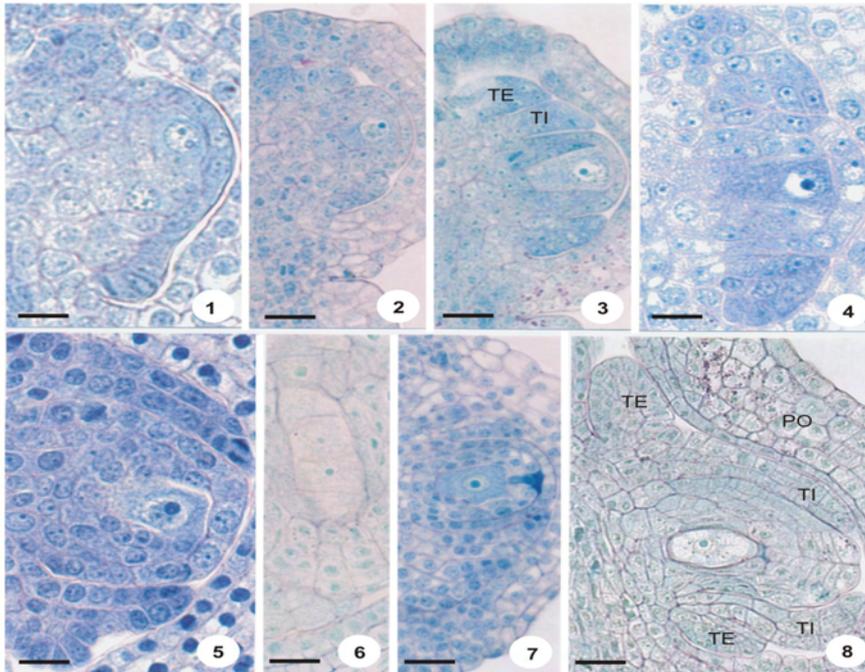
TERRELL, E.E. & PETERSON, P.M. 1993. Caryopsis morphology and classification in the Triticeae (Pooideae: Poaceae). *Smith Contribution of Botany* 83:1-25.

TSVELEV, N.N. 1983. *Grasses of the Soviet Union*. New Delhi, Oxonian Press.

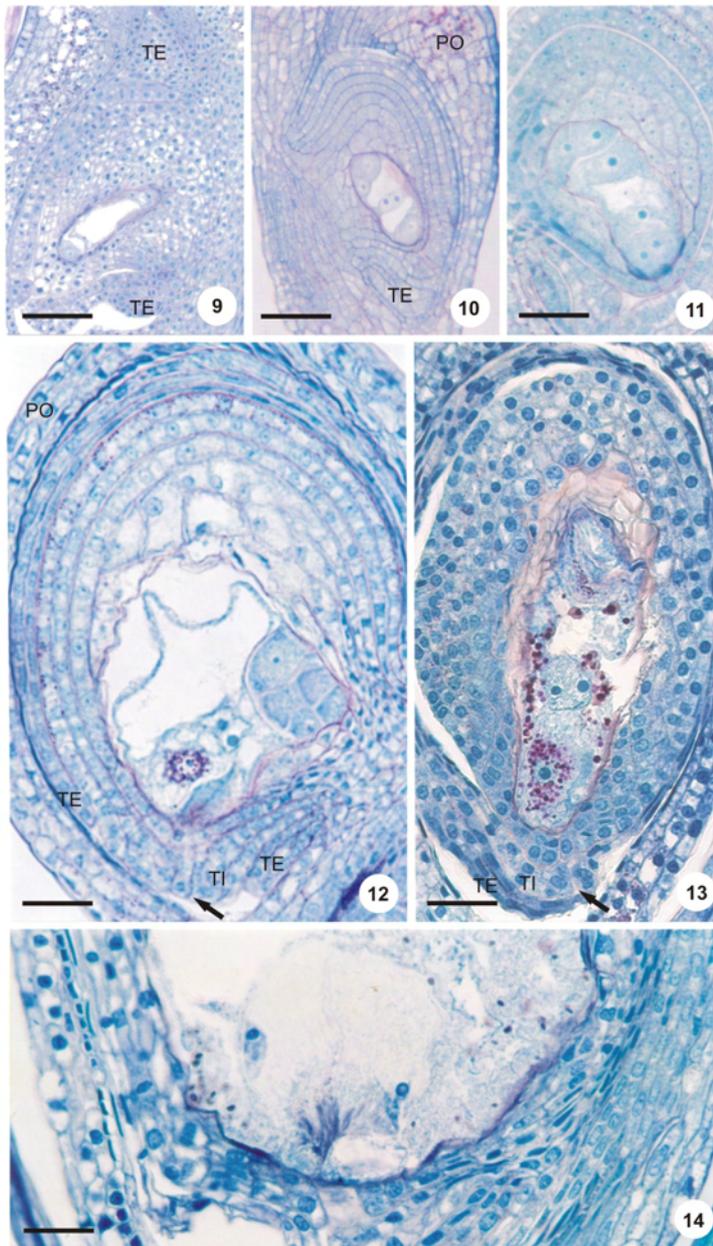
VENTURELLI M. & BOUMAN, F. 1986. Embryology and seed development in *Mayaca fluviatilis* (Mayacaceae). *Acta Botanica Neerlandica* 35:497–516.

YOU, R. & JENSEN, W.A., 1985. Ultrastructural observations of the mature gametophyte and the fertilization in wheat (*Triticum aestivum*). *Canadian Journal of Botany* 63:163–178.

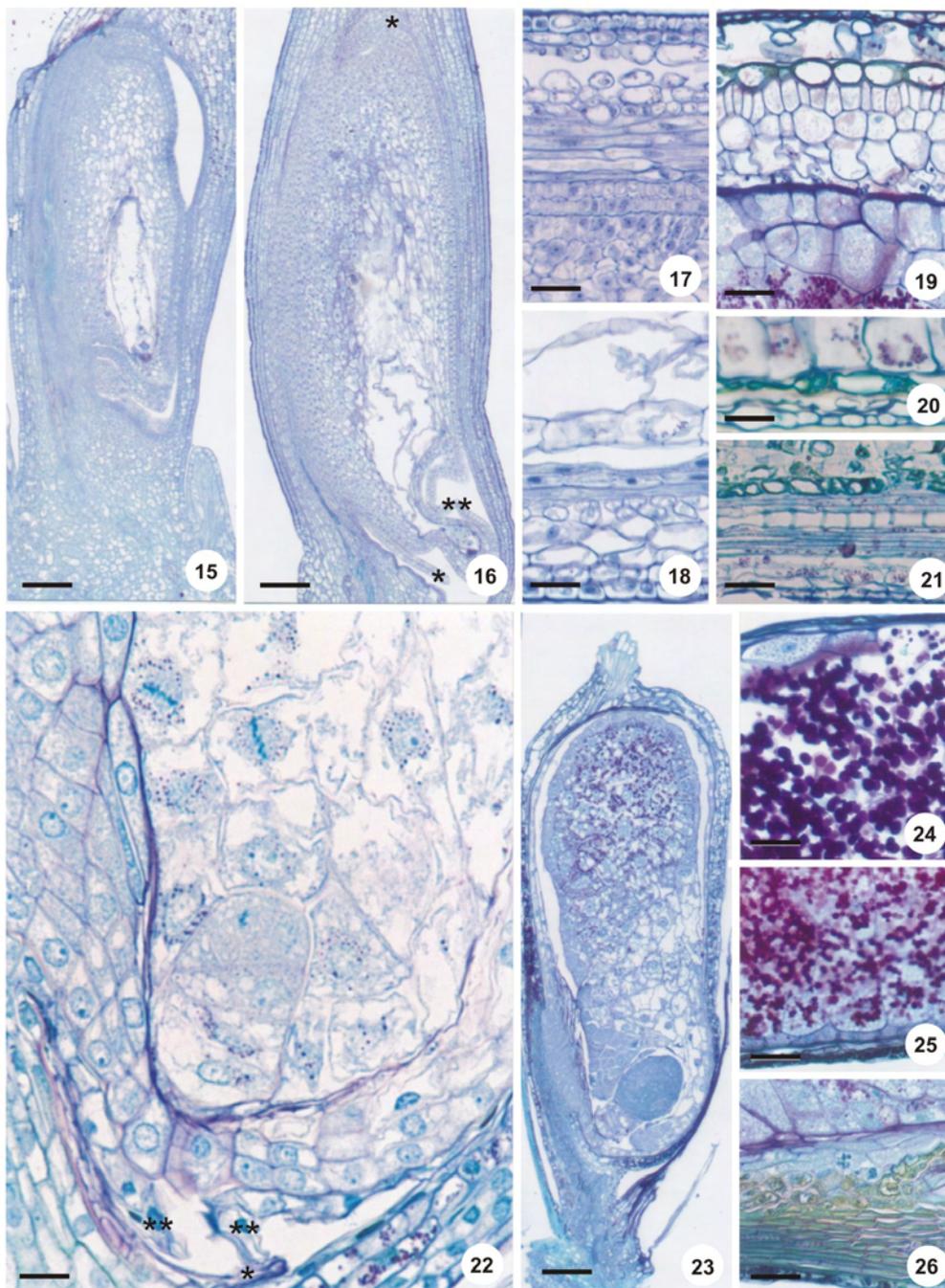
ILUSTRAÇÕES



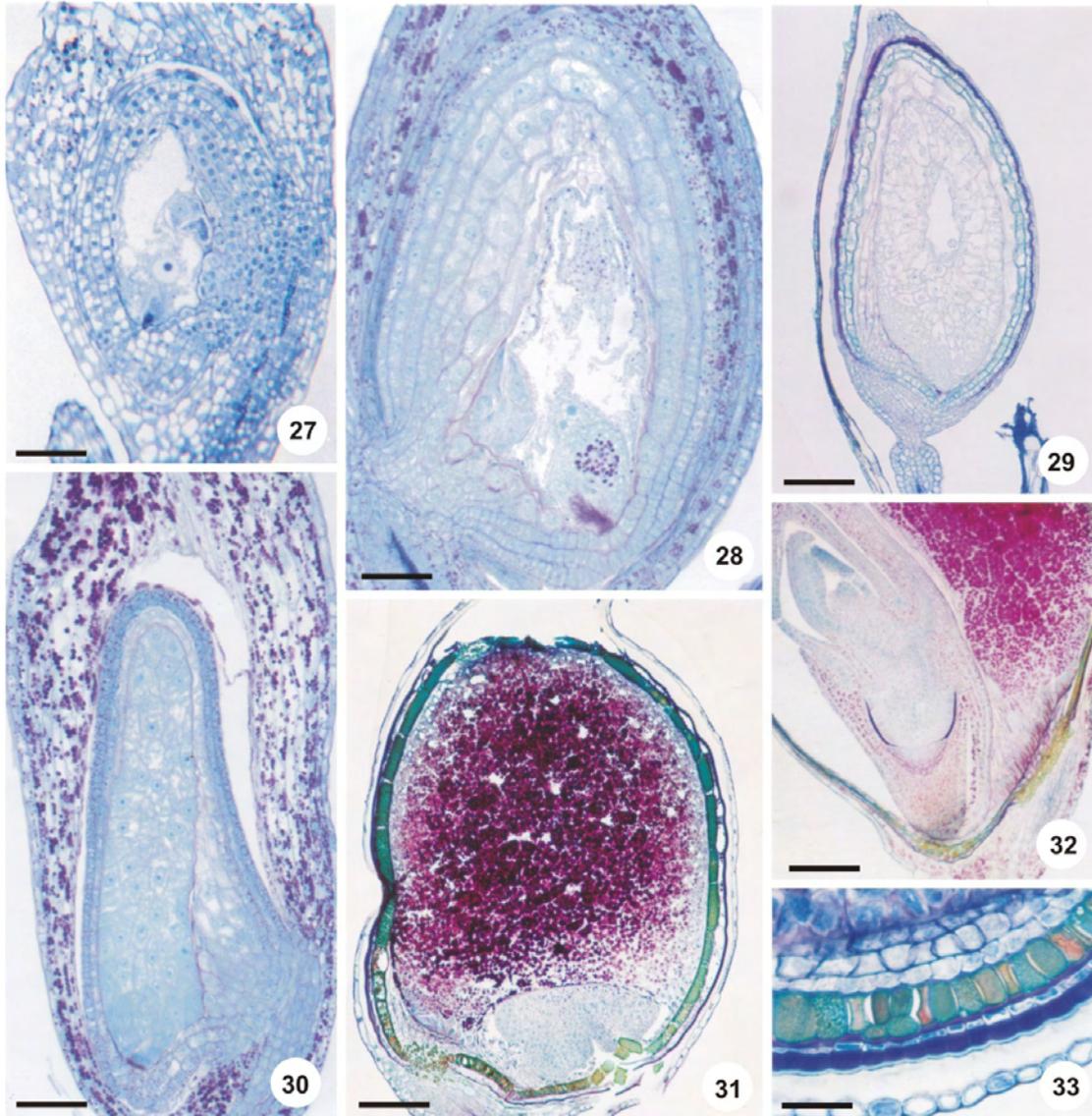
Figuras 1-8. Fotomicrografias do desenvolvimento do óvulo e megasporogênese de espécies de Poaceae em secções longitudinais. 1. *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae). 2-3. *Eragrostis solida* (Chloridoideae). 4. *Axonopus aureus* (Panicoideae). 5. Detalhe dos tegumentos de *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae). 6. Tétrades de megásporos em *Sucrea monophylla* (Bambusoideae). 7. Megásporo funcional em *Eragrostis solida* (Chloridoideae). 8. Megásporo de *Olyra humilis* (Bambusoideae). (PO = parede ovariana; TE = tegumento externo; TI = tegumento interno). Barras = 15 μm (1-7), 30 μm (8).



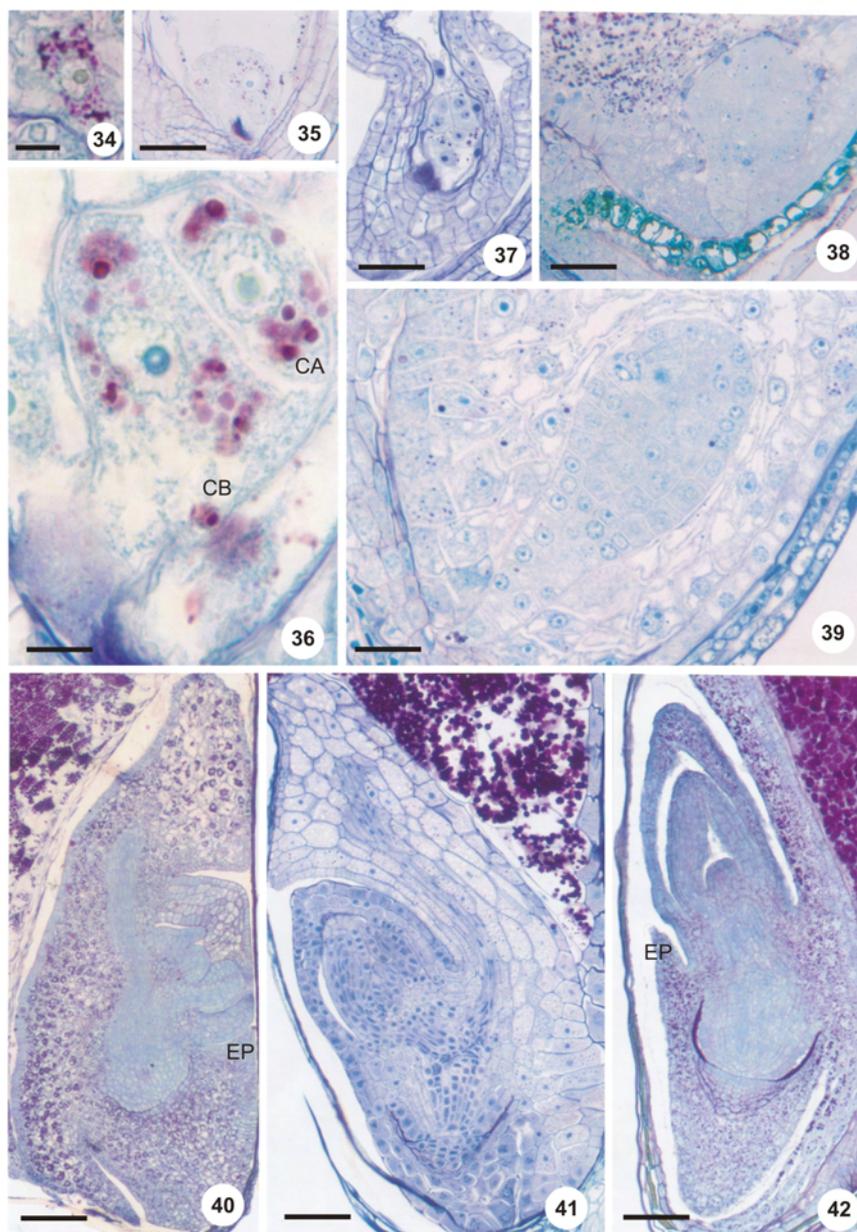
Figuras 9-14. Fotomicrografias de megagametogênese em espécies de Poaceae, em secções longitudinais. 9. *Olyra humilis* (Bambusoideae). 10. *Chloris elata* (Chloridoideae). 11. *Eragrostis solida* (Chloridoideae). 12. Óvulo campilótropo e tenuinucelado em *E. solida* (Chloridoideae). 13. Óvulo hemianátropo e pseudocrassinucelado de *Paspalum polyphyllum* (Panicoidae). 14. Sinérgides e aparelho filiforme em *P. polyphyllum* (Panicoidae). (PO = parede ovariana; TE = tegumento externo; TI = tegumento interno; Seta = micrópila). Barras = 250µm (9), 50µm (10-11, 13), 25µm (12, 14).



Figuras 15-26. Fotomicrografias do desenvolvimento do fruto em espécies de Bambusoideae e Panicoideae em secções longitudinais. 15. Fruto jovem de *Olyra humilis*. 16. Fruto jovem de *Sucrea monophylla*, evidenciando núcleos livres do endosperma. 17-18. Pericarpo jovem de *Olyra humilis*, região ventral e dorsal, respectivamente. 19. Pericarpo maduro de *Olyra humilis*, na região ventral-apical. 20-21. *Sucrea monophylla*, região dorsal e hilar, respectivamente. 22-24. *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae). 25-26. *Axonopus aureus* (Panicoideae). (* = testa, ** = tégmen). Barras: 60 μm , (15-16, 23), 30 μm (17-19, 24-26), 15 μm (20-22).



Figuras 27-33. Fotomicrografias do desenvolvimento do fruto de espécies de Chloridoideae em secções longitudinais. 27. Ovário e óvulo de *Chloris elata*. 28. Detalhe da semente jovem de *Eragrostis solida*. 29-30. Vista geral do fruto jovem de *E. solida* e *C. elata*, respectivamente. 31. Fruto jovem de *E. solida*. 32. Detalhe do embrião maduro de *C. elata*. 33. Detalhe da parede do fruto maduro de *E. solida*. Barras = 50 μm (27-28), 100 μm (29-32), 25 μm (33).



Figuras 34-42. Fotomicrografias do desenvolvimento do embrião em espécies de Poaceae, em secções longitudinais. 34-35. Zigoto de *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) e *Eragrostis solida* (Chloridoideae). 36. Embrião bicelular de *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae). 37. Pró-embrião de *Sucrea monophylla* (Bambusoideae). 38-39. Pró-embrião globular de *Eragrostis solida* (Chloridoideae) e *Axonopus aureus* (Panicoideae). 40-42. Embrião desenvolvido em *Sucrea monophylla* (Bambusoideae), *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) e *Chloris elata* (Chloridoideae). (CA= Célula apical; CB= célula basal; EP = epiblasto). Barras = 15 μm (34), 100 μm (40), 50 μm (35, 37-39, 41-42), 10 μm (36).

Capítulo III

Desenvolvimento pós-seminal de espécies de Poaceae (Poales)

RESUMO

O presente trabalho estudou a morfoanatomia do desenvolvimento pós-seminal de *Olyra humilis* (Bambusoideae); *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae); *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae), procurando verificar se existe ou não um padrão em Poaceae e comparar de suas estruturas com as demais monocotiledôneas. As espécies estudadas são plantas perenes, rizomatosas, cespitosas, e apresentam cariopses de tamanhos diferentes. Apresentam sementes albuminosas; com embrião lateral, diferenciado, que possui raiz embrionária endógena (adventícia), cotilédone dividido em hiperfilo (escutelo), bainha reduzida e hipofilo (coleóptilo), coleorriza (raiz primária reduzida), mesocótilo (eixo localizado entre o escutelo e coleóptilo). A presença de epiblasto (folha embrionária de origem cotiledonar) foi observada em *O. humilis*, *C. elata* e *E. solida*. A morfoanatomia do desenvolvimento pós-seminal é semelhante nas espécies estudadas e formam um padrão em Poaceae. Primeiramente observa-se a emissão da coleorriza, estrutura que envolve a raiz embrionária, que cresce no sentido geotrópico positivo, seguida do coleóptilo e plúmula que crescem no sentido contrário, a partir do desenvolvimento do mesocótilo. As primeiras folhas são semelhantes às folhas definitivas (metafilo) na maioria das espécies, exceto em *O. humilis*, que é modificada em catafilo e pode ser interpretada como caráter basal em Bambusoideae. Raiz primária reduzida (coleorriza) e hipofilo modificado em coleóptilo são considerados caracteres derivados de Poaceae em comparação com as demais monocotiledôneas.

Palavras-chave: Morfoanatomia, plântula, Gramineae, semente.

ABSTRACT (Post-seminal development in species of Poaceae (Poales)). The present work studied the morph-anatomy of the post-seminal development of *Olyra humilis* (Bambusoideae); *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae); *Chloris elata* and *Eragrostis solida* (Chloridoideae), in order to determine if a pattern could be found in Poaceae and to compare its structures with the other monocotyledons. The studied species are perennial, rhizomatous, and cespitous, having caryopse of different sizes. All the species present albuminous seeds; lateral and differentiated embryo, which has endogenous embryonic root (adventitious), cotyledon divided into hyperphyll (scutellum), reduced sheath and hypophyll

(coleoptile); coleorhiza (reduced primary root); and mesocotyl (axis between the scutellum and the coleoptile). The presence of the epiblast (embryonic leaf, cotyledonary in origin) was noticed in *O. humilis*, *C. elata* and *E. solida*. The post-seminal developmental is similar in the studied species and represents a pattern in Poaceae. First, the coleorhiza is formed and surrounds the embryonic root, which shows positive gravitropism; the coleoptile and the plumule grow later, in the opposite direction, from the mesocotyl development. In most species, the first leaves are similar to the definitive ones (metaphyll), except for *O. humilis*, in which they are converted into a cataphyll – probably interpreted as a basal character in Bambusoideae. The reduced primary root (coleorhiza) and the hypophyll, which is modified into a coleoptile, are considered to be features derived from Poaceae within the other monocotyledons.

Keywords: Anatomy, Gramineae, Morphology, seed, seedling.

INTRODUÇÃO

Em monocotiledôneas, inclusive Poales, a morfologia do embrião, só pode ser comparada através do estudo do desenvolvimento pós-seminal (Eames 1974), visto que suas sementes, na maioria, apresentam embrião indiferenciado (Werker 1997, GPWG 2001).

Poaceae é um grupo peculiar de monocotiledônea que apresenta embrião diferenciado no fruto maduro, ocupando posição lateral e periférica ao endosperma, caráter considerado sinapomórfico para a família (GPWG 2001). Os caracteres morfológicos do embrião foram utilizados nos estudos filogenéticos de Poaceae realizados pelo GPWG (2001). Estudos realizados por Reeder (1957, 1962) com embrião de Poaceae, voltados à sistemática, utilizaram presença/ausência de fenda no escutelo, presença/ausência de epiblasto, vascularização e sobreposição ou encontro das margens da primeira folha plumular, como caracteres importantes para um agrupamento natural dos gêneros na família.

Estudos com embriões de Poaceae apontaram que cada uma de suas estruturas apresenta homologia com o embrião das demais monocotiledôneas (Cocucci & Astegiano 1978). Segundo os autores, a coleorriza, o coleóptilo e o epiblasto são homólogos à radícula, à lígula da folha cotiledonar (escutelo) e à bainha do cotilédone respectivamente. Homologias entre escutelo e cotilédone;

coleóptilo e primeira folha embrionária; coleorriza e radícula; epiblasto e colar foram utilizadas por Dahlgren *et al.* (1985) em Commeliniiflorae.

Utilizando características de plântulas de monocotiledôneas como ferramenta para a sistemática do grupo, Tillich (1995, 2000) considerou várias homologias entre as Poaceae e as monocotiledôneas. O autor afirma que Poaceae não apresenta radícula e que a coleorriza é a região inferior do hipocótilo (colar). Afirma ainda que epiblasto é uma excrescência da coleorriza e coleóptilo é uma bainha cotiledonar modificada (Tillich 2007).

Como Poaceae apresenta estrutura e nomenclatura seminal peculiar dentre as demais monocotiledôneas, o presente trabalho objetivou estudar a morfoanatomia do desenvolvimento pós-seminal de *Olyra humilis* Nees (Bambusoideae-Olyreae), *Axonopus aureus* P. Beauv. e *Paspalum polyphyllum* Nees ex Trin. (Panicoideae-Paniceae), *Chloris elata* Nees (Chloridoideae-Cynodonteae) e *Eragrostis solida* Desv. (Chloridoideae-Eragrostideae), visando verificar se existe ou não um padrão na família e comparar suas estruturas com as demais monocotiledôneas já estudadas.

MATERIAL E MÉTODOS

Material:

Bambusoideae – Olyreae: *Olyra humilis* Nees. BRASIL: Rio Grande do Sul: Porto Alegre, Morro Reuter, Morro Embratel, 25/09/2004, H.M. Longhi-Wagner 9258 (ICN); BRASIL: Rio Grande do Sul: Sapiranga, Morro Ferrabraz, 25/09/2004, H.M. Longhi-Wagner 9259 (ICN). Seus indivíduos ocorrem em áreas florestais, beira de mata e sub-bosque de capoeira úmida (Oliveira & Longhi-Wagner 2001).

Panicoideae – Paniceae: *Axonopus aureus* P. Beauv. BRASIL: São Paulo, Pratânia, fazenda Palmeira da Serra. A.T. Nakamura & C.J. Campos s.n, 10/02/2005, (HRCB 41668); BRASIL: São Paulo: Pedregulho, Estação Ecológica de Furnas do Bom Jesus, 18/04/2005, A.T. Nakamura & E. Simão s.n. (HRCB 41661). Os representantes dessa espécie ocorrem em áreas campo limpo (Valls *et al.* 2001). *Paspalum polyphyllum* Nees ex Trin. BRASIL: Minas Gerais: Santana do Riacho, Serra do Cipó, 11/05/2003, A.I. Coan *et al.* 08 (HRCB). Seus representantes ocorrem em campos altos, várzeas e áreas antropizadas (Oliveira & Valls 2001).

Chloridoideae – Cynodonteae: *Chloris elata* Nees. BRASIL: São Paulo: Franca, Rodovia Cândido Portinari km 322, 14/11/2005, A.T. Nakamura & E. Simão s.n.

(HRCB 45417). Espécie ruderal, ocorrendo nos campos altos e secos, além de serem comuns em beiras de estradas (Longhi-Wagner 2001).

Chloridoideae – Eragrostideae: *Eragrostis solida* Desv. BRASIL: São Paulo: Pedregulho, Estação Ecológica de Furnas do Bom Jesus, 18/04/2005, A.T. Nakamura & E. Simão s.n. (HRCB 41667). A espécie ocorre em áreas de cerrado, campo graminoso ou arbustivo e raramente em locais alterados (Boechat *et al.* 2001).

Para o estudo morfoanatômico do desenvolvimento pós-seminal, cariopses maduras foram individualizadas das inflorescências sem os verticilos protetores (pálea e lema). Foram semeadas em placas de petri, forradas com papel de filtro umedecido com água destilada. As placas foram colocadas em estufa encubadora à $30\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$, sob luz branca constante de lâmpadas fluorescentes de 15W.

O acompanhamento das fases de desenvolvimento pós-seminal foi feito por meio de observações diárias. No caso de *Chloris elata*, que apresenta crescimento muito rápido, as observações foram feitas de quatro em quatro horas, nas primeiras 24 horas, com encerramento após a expansão da segunda folha.

As plântulas em diversas fases de desenvolvimento foram fixadas em FAA e conservadas em álcool etílico a 70% (Johansen 1940). Para o estudo morfológico, as diferentes fases do desenvolvimento das plântulas foram ilustradas à nanquim por meio de desenhos sob estereomicroscópio com auxílio de câmara clara.

Para o estudo anatômico das diferentes fases de desenvolvimento pós-seminal, foram confeccionadas lâminas permanentes, a partir de material desidratado em solução de álcool etílico e incluídas em historresina Leica, segundo o protocolo do fabricante. O material foi seccionado longitudinalmente, com cerca de 7 μm de espessura. As secções foram coradas com ácido periódico 1%, reagente de Schiff (PAS) e azul de toluidina 0,05% (Feder & O'Brien, 1968), e montadas em resina sintética. As ilustrações foram obtidas através de capturador de imagens, acoplado ao fotomicroscópio Leica DMLB (programa Leica IM50).

RESULTADOS

Olyra humilis (Bambusoideae) (figuras 1 A, B) é perene, cespitosa, com colmo decumbente ou ereto, com cerca de 1 m de comprimento, que cresce a partir do rizoma horizontal (figura 1 B). As folhas se distribuem ao longo do colmo, alternas, com bainha alongada, do mesmo comprimento que a lâmina, com lígula

membranosa de cerca de 0,8 mm de comprimento e pseudo-pecíolo com até 2 mm de comprimento. A lâmina foliar é oval-lanceolada e glabra com até 11 X 3,2 cm (figura 1A). Apresenta espiguetas distribuídas em panícula laxa de cerca de 15 cm, com espiguetas femininas presentes no ápice de cada cacho e espiguetas masculinas, em maior número, nas demais regiões da panícula.

Axonopus aureus (Panicoideae) (figuras 1 C, D) é perene, cespitoso-ereta, forma touceira com até 70 cm de altura (figura 1 C), com colmo vertical que cresce a partir do rizoma (figura 1 D). As folhas são alternas, dispostas ao longo do colmo, com bainha de comprimento maior que a lâmina e tricomas curtos nas margens. A lígula é membranoso-ciliada com cerca de 0,5 mm de comprimento. A lâmina é plana, linear com até 15 X 0,3 cm (figura 1C). Apresenta inflorescência em cacho, com ráquis de cerca de 10 cm, que apresenta tricomas dourados de até 2 mm; espiguetas com flores hermafroditas distribuídas ao longo do seu eixo.

Paspalum polyphyllum (Panicoideae) (figuras 1 E, F) é perene, cespitoso-decumbente, com até 66 cm de comprimento (figura 1 E). O rizoma varia desde horizontal até vertical (figura 1 F). As folhas estão dispostas de maneira alterna ao longo do colmo. A bainha foliar é pilosa no ápice e seu comprimento é maior que a lâmina. A lígula é membranosa e mede até 1 mm. A lâmina é plana, lanceolada, pilosa em ambas as faces, com até 11 X 0,6 cm (figura 1 E). Apresenta inflorescência em cacho, com um a quatro ramos. A ráquis mede cerca de 5 cm e apresenta espiguetas com tricomas esbranquiçados e flores hermafroditas.

Chloris elata (Chloridoideae) (figuras 1 G, H) é perene, cespitoso-ereta, forma touceiras de até 1,2 m de comprimento (figura 1 G), com colmos que saem do rizoma reduzido (figura 1 H). Apresentam folhas de prefoliação convoluta presentes na base e ao longo dos colmos. A bainha é glabra e apresenta metade do comprimento da lâmina. A lígula é membranoso-ciliada com cerca de 0,2 mm. A lâmina foliar é glabra e linear-lanceolada, com até 40 X 0,9 cm (figura 1G). Inflorescência do tipo panícula, com cerca de 15 ramos unilaterais pendentes, com espiguetas alvas e pilosas e flores hermafroditas.

Eragrostis solida (Chloridoideae) (figuras 1 I, J) é perene, cespitoso-ereta, que forma touceira de até 83 cm de altura (figura 1 J). Apresenta colmo que se desenvolve a partir do rizoma (figura 1 I). A folha apresenta bainha glabra ou pilosa que alcança metade do comprimento da lâmina, lígula pilosa de 0,1 mm e lâmina foliar linear, pilosa e com até 21 X 0,4 cm (figura 1 J). A inflorescência é do tipo

panícula, com cerca de 20 cm, espiguetas de coloração arroxeada, com flores hermafroditas.

As cariopses das espécies estudadas apresentam tamanhos diferentes, são maiores em *Olyra humilis* (Bambusoideae) (figura 2 A), apresentando cerca de 1 cm de comprimento. São menores em *Axonopus aureus* (figura 2 B), *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae), *Chloris elata* (figura 2 C) e *Eragrostis solida* (figura 3 A-B) (Chloridoideae) que apresentam cerca de 0,15 cm de comprimento. Todas as espécies apresentam sementes albuminosas, com embrião lateral e diferenciado (figuras 2 D-J). O endosperma constitui-se de células com amido que ocupam grande parte da semente (figuras 2 D, F-I). Apresentam uma camada de grãos de aleurona distribuídas na região periférica na semente, como pode ser observado em *P. polyphyllum* (Panicoideae) (figura 2 F – cabeça de seta).

A proporção entre o tamanho do embrião e o volume do endosperma varia entre as espécies. O embrião pode ocupar quase metade da semente em *Paspalum polyphyllum* (figura 2 F), um terço em *Axonopus aureus* (figura 2 G) e *Chloris elata* (figura 2 H), um sexto em *Eragrostis solida* (figura 2 I) ou menos de um décimo da semente em *Olyra humilis* (figura 2 D).

O embrião das espécies estudadas apresenta escutelo, coleóptilo, plúmula, mesocótilo, raiz de origem endógena e coleorriza (figuras 2 E-J). O epiblasto, excrescência lateral oposta ao escutelo, é observado em *Olyra humilis* (Bambusoideae), *Eragrostis solida* e *Chloris elata* (Chloridoideae) (figuras 2 E, H-J - seta). As células que constituem o embrião apresentam aspecto meristemático, com protoderme, meristema fundamental e procâmbio evidentes (figura 4 A, B).

O cotilédone, em todas as espécies estudadas, é separado da coleorriza por uma fenda (figuras 2 E-J *). É dividido em três regiões: hiperfilo, que é a parte superior do cotilédone; bainha, que é reduzida à região basal do coleóptilo; e hipofilo. O hiperfilo é o escutelo, também denominado de haustro, e o hipofilo é o coleóptilo, estrutura que protege a plúmula. A plúmula apresenta meristema apical caulinar envolvido pelos primórdios foliares (figuras 2 E-G).

O mesocótilo é o eixo que se estende da região basal do coleóptilo até a inserção do nó cotiledonar (primeiro entrenó). A partir da região do nó cotiledonar, origina-se a raiz embrionária endógena (figura 2 J) e as raízes adventícias da plântula (figuras 3 P-R). A coleorriza envolve a raiz endógena e é uma estrutura parenquimática não vascularizada (figuras 2 E-J).

Nas espécies estudadas, a embebição das cariopses se dá em torno de 20 horas, como pode ser observado em *Eragrostis solida* (figuras 3 C-D). O processo germinativo é iniciado em até 24 horas, quando se observa o rompimento do pericarpo e do tegumento, com a saída da coleorriza, que envolve a raiz embrionária endógena (figura 3 E-F). Entre as espécies estudadas, *Chloris elata* (Chloridoideae) apresenta a germinação mais rápida, cerca de 16 horas após a embebição (figura 4 H), e *Olyra humilis* (Bambusoideae) apresenta germinação mais lenta, cerca de oito semanas após a embebição (figura 3 L-M).

O desenvolvimento da raiz embrionária ocorre internamente à coleorriza, rompendo-a após 24 horas de embebição. A coleorriza pode permanecer na plântula, indicando o pólo radicular (figuras 3 H, J, K, L, P – dupla cabeça de seta) e pode apresentar pêlos (figuras 3 H, J, K, P – dupla cabeça de seta). O epiblasto é de tamanho reduzido e melhor evidenciado sob estereomicroscópio (figuras 3 H - seta) ou com auxílio da microscopia de luz, através das secções longitudinais do embrião (figuras 2 E, H-J, 4 A-C - seta) e da plântula (figuras 4 D, F - seta). Durante o desenvolvimento pós-seminal o mesocótilo se alonga e observa-se a emergência do coleóptilo, no sentido oposto à coleorriza, com crescimento geotrópico negativo (figuras 3 G-I, 4 D-F). No interior do coleóptilo, observa-se a plúmula e os primórdios foliares (figuras 3 J, 4 D-E).

Após 48 horas de embebição, observa-se maior crescimento da raiz embrionária, que apresenta pêlos, e também maior crescimento das folhas, que não estão totalmente expandidas (figura 3 K).

Após 96 horas de embebição, observa-se o desenvolvimento das raízes adventícias e o desenvolvimento da segunda folha (figuras 3 N, P-Q). Essas raízes adventícias crescem rapidamente e alcançam o comprimento da raiz do embrião em cinco ou seis dias (figura 3 R).

Após 120 horas de embebição, as plântulas já estão mais desenvolvidas e apresentam folhas planas, lineares, paralelinérveas, com bainha inconspícua devido aos entrenós curtos dos colmos (figura 3 R). *Olyra humilis* (Bambusoideae) apresenta as duas primeiras folhas distintas das demais espécies, com a bainha mais desenvolvida que a lâmina foliar, sendo que a primeira é semelhante a um catafilo (figuras 3 L-M).

Durante todo o período de observação a cariopse ficou aderida à plântula, apesar do seu endosperma ter sido completamente absorvido com cerca de nove dias de desenvolvimento pós-seminal (figura 3 R).

DISCUSSÃO

A morfologia das plantas e o desenvolvimento pós-seminal das espécies estudadas mostram que o caule é do tipo rizoma, com origem no nó cotiledonar. Essas espécies apresentam o sistema subterrâneo constituído por rizoma e raízes adventícias. Em Poaceae, o caule pode ser decumbente ou estolonífero, rizomatoso ou aéreo, tipo colmo (Longhi-Wagner 2001). As espécies aqui estudadas apresentam colmo crescendo a partir do rizoma. Entende-se que o colmo é o eixo reprodutivo, com folhas fotossintetizantes que faz parte do ciclo da planta, e constitui a unidade que sustenta a inflorescência, diferentemente do caule vegetativo (rizoma).

A diferença do tamanho das sementes de *Olyra humilis* (Bambusoideae), que é maior do que as sementes de *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae), *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae), pode ser explicada porque *O. humilis* é a única espécie, dentre as estudadas, que habita regiões florestais (Oliveira & Longhi-Wagner 2001). Segundo Roth (1987), em florestas tropicais, o aumento da densidade dos indivíduos e a diminuição da incidência de luz ao nível do solo podem levar ao aumento do peso, e conseqüentemente do tamanho das sementes, o que explica o maior tamanho das sementes de *O. humilis* (espécie florestal) em relação às demais que ocorrem em cerrado e áreas antropizadas.

Sementes maiores têm vantagens na germinação em relação às menores (Werker 1997). Essa vantagem pode ser compensada pelo grande número de sementes menores que as plantas produzem. Neste trabalho, verificou-se que o número de sementes produzido por *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae), *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) é maior do que por *O. humilis*. Além disso, apresentam inflorescências com maior número de espiguetas, e maior produção de flores hermafroditas, enquanto *O. humilis* apresenta flores unissexuadas, com número reduzido de flores femininas.

Espécies de monocotiledôneas apresentam sementes tipicamente albuminosas (Werker 1997), assim como também são as de Poaceae em geral

(GPWG 2001). A proporção entre endosperma/embrião é um caráter divergente entre elas (Reeder 1957). Segundo a classificação de sementes de Angiospermas de Martin (1946), *Olyra humilis* (Bambusoideae) e *Eragrostis solida* (Chloridoideae) apresentam sementes do tipo pequeno, pois o embrião ocupa menos de um quarto da semente enquanto que as de *Axonopus aureus*, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) e *Chloris elata* (Chloridoideae) se encaixam no tipo um quarto, ocupando mais de um quarto e menos da metade da semente. Apesar da classificação de Martin (1946) agrupar as espécies estudadas em dois tipos de sementes, observou-se que as sementes de *O. humilis* (Bambusoideae) apresentam embrião muito menor do que o das demais espécies, com uma proporção do embrião em relação ao endosperma de 1:10. Em Leguminosas, Gunn (1981) observou que sementes de espécies consideradas ancestrais apresentam grande quantidade de endosperma em relação às espécies consideradas derivadas. No caso, a grande quantidade de endosperma das sementes de *O. humilis* também pode ser considerada caráter ancestral dentro de Poaceae, pois Bambusoideae é tida como ancestral em relação às subfamílias Panicoideae e Chloridoideae (GPWG 2001).

Alguns autores fazem homologias das estruturas do embrião de Poaceae com as estruturas que compõem o embrião de outras monocotiledôneas e indicam que o embrião de Poaceae apresenta as mesmas estruturas que o embrião das demais espécies de monocotiledôneas. Boyd (1931) afirmou que escutelo e epiblasto são partes do cotilédone e coleóptilo é a segunda folha plumular. Negbi & Koller (1962) afirmaram que escutelo, epiblasto e coleóptilo são folhas embrionárias e que coleorriza é a raiz primária. Cocucci & Astegiano (1978) afirmaram que o escutelo é a folha do embrião modificada pela função haustorial e que a coleorriza é homóloga à radícula. Além disso, esses últimos autores fizeram homologias dos embriões com a folha adulta e com o lema aristado de algumas espécies de Poaceae e afirmaram que escutelo é homólogo à lâmina foliar, coleóptilo é homólogo à lígula e epiblasto é homólogo à bainha.

No presente estudo, considerou-se que o cotilédone das espécies estudadas pode ser dividido em três regiões: escutelo, também denominado de hiperfilo, haustro ou “hyperphyll” (Tillich 1995, 2000) que é a porção distal do cotilédone e apresenta função de absorção de nutrientes do endosperma (Tillich 2000); bainha

reduzida; e coleóptilo, que é a porção inferior do cotilédone, também denominado de hipofilo ou “hypophyll”.

A divisão do cotilédone em partes é consenso entre os diversos autores (Sargent & Arber 1915, Cocucci & Astegiano 1978, Shuma & Raju 1991, Tillich 1995, 2000, 2007), porém a homologia dessas partes ainda é discutida. Shuma & Raju (1991) consideraram o escutelo e o coleóptilo como partes de um órgão foliar simples, homólogo ao cotilédone. Para esses autores o escutelo representa a parte basal da folha e o coleóptilo equivale à lâmina reduzida, devido à presença de traços vasculares, estômatos e cloroplastos. Sargent & Arber (1915) já apontavam em *Avena* que o escutelo é homólogo ao haustro e o coleóptilo homólogo à bainha do cotilédone, como foi relatado posteriormente por Tillich (1995, 2000).

Considerando as atuais 17 famílias de Poales (APG II 2003) pela exclusão de Hydatellaceae, grupo irmão de Nymphaeales (Saarela *et al.* 2007), Cyperaceae (Walters 1950), Joinvilleaceae (Tillich 2007), algumas espécies de Restionaceae (Linder & Caddick 2001), juntamente com Poaceae apresentam coleóptilo (Walters 1950). Provavelmente para Poaceae e Cyperaceae este caráter pode ser considerado convergência morfológica dessas famílias. Entre os representantes do clado “graminédeo” proposto por Linder & Rudall (2005), o coleóptilo está presente em Poaceae (GPWG 2001) e Joinvilleaceae (Tillich 2007). Se estiver presente em representantes de Ecdeiocoleaceae, coleóptilo pode ser um caráter importante compartilhado entre os representantes desse clado, apesar de estar ausente em Flagellariaceae (Tillich 1996). em Restionaceae o coleóptilo pode ser considerado uma reversão (Tillich 2007). Dentre as monocotiledôneas coleóptilo é um caráter que ocorre em diversos representantes e evoluiu inúmeras vezes (Tillich 1995).

Internamente ao coleóptilo, observa-se a plúmula com primórdios foliares e o meristema apical caulinar. A primeira folha plumular que se desenvolve na plântula das monocotiledôneas apresenta importância para a sistemática (Tillich 2000). No presente estudo foi observado que somente em *Olyra humilis* (Bambusoideae) a primeira folha apresentou características de catafilo, com bainha alongada e limbo foliar reduzido. Catafilos também foram encontrados em espécies de Zingiberaceae (Boyd 1932, Simão & Scatena 2003) e em Cannaceae (Boyd 1932), e pode ser considerado um caráter ancestral (Tillich 2000). *O. humilis* é considerada basal em relação às demais espécies estudadas, e a presença do catafilo que se desenvolve como a primeira folha em suas plântulas confirma sua posição basal em relação à

Axonopus aureus, *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae), *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae).

O epiblasto, aqui descrito como folha embrionária, inicialmente havia sido interpretado como uma excrescência lateral da coleorriza, devido à ausência de vascularização. Em embrião de trigo Foard & Haber (1962) consideraram epiblasto e coleorriza como estruturas contínuas. Em *Oryzopsis miliaceae*, Negbi & Koller (1962) discordaram e mostraram evidências de que epiblasto, escutelo e coleóptilo são as três primeiras folhas embrionárias.

Estudos de desenvolvimento do embrião de trigo *in vitro* evidenciaram que epiblasto e escutelo podem formar um tecido capaz de regenerar plantas inteiras e nunca a coleorriza (Ozias-Akins & Vasil 1983). Estes autores verificaram a origem cotiledonar do epiblasto, que pode ser considerado, portanto, parte de uma folha embrionária, descartando-se a possibilidade de epiblasto ser uma excrescência da coleorriza (Tillich 1995, 2000) ou como forma reduzida do colar (Dahlgren *et al.* 1985).

O epiblasto é uma estrutura embrionária que ocorre em táxons basais de Poaceae e também em *Chloris elata* e *Eragrostis solida* (Chloridoideae), bem como na maioria dos representantes desta subfamília, (GPWG 2001). É exclusivo dos embriões de Poaceae e, portanto, não homólogo a nenhuma outra estrutura de outras monocotiledôneas (GPWG 2001).

A coleorriza nas espécies estudadas apresenta-se como um tecido parenquimático, não vascularizado, com tricomas. Acredita-se que essa estrutura representa a redução da raiz primária, concordando com Cocucci & Astegiano (1978) e Dahlgren *et al.* (1985). Nas sementes de Angiospermas em geral, observa-se que o suspensor está sempre ligado à radícula, e em Poaceae, liga-se à coleorriza. Acredita-se que nas espécies de Poaceae estudadas, a raiz primária está suprimida, pois cessa seu crescimento pouco depois da protrusão (germinação) e permanece na plântula apenas como um resquício, o pólo radicular. O processo de supressão da raiz primária de plântulas de monocotiledôneas culmina com sua ausência (Boyd 1931), como último passo evolutivo da raiz primária de plântulas de monocotiledôneas (Tillich 2000).

Em monocotiledôneas, Tillich (1995) observou que a presença de raiz primária vigorosa é provavelmente uma condição ancestral para o grupo. Em Poales, a raiz primária foi observada na maioria das famílias, sendo destacada a

sua redução em algumas famílias. Por exemplo, em Bromeliaceae, família considerada basal dentro de Poales (APG II 2003), foi observada presença e ausência da raiz primária. Pereira (1988) observou a presença de raiz primária vigorosa em plântulas de espécies de Bromelioideae, considerada uma subfamília derivada de Bromeliaceae. Tillich (1995) e Scatena *et al.* (2006) não observaram raiz primária em Tillandsioideae, subfamília considerada de posição filogenética intermediária na família. Ramaswamy *et al.* (1981), Scatena *et al.* (1993, 1996) e Tillich (1995) relataram ausência de raiz primária em plântulas de Eriocaulaceae. Tillich (2007) observou a ausência de raiz primária também em Mayacaceae (*Mayaca fluviatilis*).

Em Poaceae, a redução da raiz primária é um caráter derivado, como já relatado por Boyd (1932) e Tillich (1995), assim como nos demais representantes de Poales (Tillich 2007). Nas monocotiledôneas, em geral, a ausência de raiz primária nas plântulas é um caráter derivado, que ocorre com certa frequência durante a evolução, seguindo linhas filogenéticas distintas (Tillich 1995).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Boechat, S.C.; Guglieri, A. & Longhi-Wagner, H.M. 2001. Tribo Eragrostideae. Pp. 61-84. In: **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. v.1: Poaceae**. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti (eds). São Paulo, HUCITEC.

Boyd, L. 1931. Evolution in the monocotyledonous seedling: a new interpretation of the morphology of the grass embryo. **Transaction and Proceedings/Botanical Society of Edinburgh 30**: 286-303.

Boyd, L. 1932. Monocotylous seedling: morphological studies in the post-seminal development of the embryo. **Transaction and Proceedings/Botanical Society of Edinburgh 31**: 1-224.

Cocucci, A.E. & Astegiano, M.E. 1978. Interpretacion del embrion de las Poáceas. **Kurtziana 11(1)**: 41-54.

Dalhgren, R.M.T., Clifford, H.T., Yeo, P.F. 1985. **The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy**. Berlin, Springer-Verlag. 519p.

Eames, A.J. 1974. **Morphology of the angiosperms**. New Delhi, Tata McGraw-Hill. 518p.

Feder, N. & O'Brien, T.P. (1968). Plant microtechnique: some principles and new methods. **American Journal of Botany** **55**(1): 123-142.

Grass Phylogeny Working Group (GPWG). 2001. Phylogeny and subfamilial classification of grasses (Poaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** **88**(3): 373-457.

Gunn, C.R. 1981. Seeds of Leguminosae. Pp. 913-925. In: **Advances in legume systematics**. R.M. Polhill & P.H. Raven (eds). Kew: Crow copyright.

Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book.

Longhi-Wagner, H.M. 2001. Poaceae. Pp. 1. In: **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. v.1: Poaceae**. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giuliatti (eds). São Paulo, HUCITEC.

Longhi-Wagner, H.M. 2001. Tribo Cynodonteae (Chlorideae). Pp. 49-61. In: **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. v.1: Poaceae**. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giuliatti (eds). São Paulo, HUCITEC.

Martin, A.C. 1946. The comparative internal morphology of seeds. **The American Midland Naturalist** **36**(3): 513-660.

Negbi, M. & Koller, D. 1962. Homologies in the grass embryo - a re-evaluation. **Phytomorphology** **12**(X): 289-296.

Oliveira, R.C. & Valls, J.F.M. 2001. *Paspalum* P. Pp. 191-228. In: **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. v.1: Poaceae**. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti (eds). São Paulo, HUCITEC.

Oliveira, R.P. & Longhi-Wagner, H.M. 2001. *Olyra* L. Pp. 45-47. In: **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. v.1: Poaceae**. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti (eds). São Paulo, HUCITEC.

Ozias-Akins, P. & Vasil, I.K. 1983. Proliferation of and plant regeneration from the epiblast of *Triticum aestivum* (wheat; Gramineae) embryos. **American Journal of Botany** **70**(7): 1092-1097.

Pereira, T.S. 1988. Bromelioideae (Bromeliaceae) Morfologia de desenvolvimento pós-seminal de algumas espécies. **Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro** **29**(1): 115-154.

Reeder, J.R. 1957. The embryo in grass systematics. **American Journal of Botany** **44**(9): 756-768.

Reeder, J.R. 1962. The bambusoid embryo: a reappraisal. **American Journal of Botany** **49**(6): 639-641.

Roth, I. 1987. **A stratification of a tropical forest as seen in dispersal types**. Dordrecht-Boston-Lancaster: Junk Publ.

Sargent, E. & Arber, A. 1915. The comparative morphology of the embryo and seedling in the Gramineae. **Annals of Botany** **29**(114):161-222.

Scatena, V.L.; Lemos Filho, J.P. & Lima, A.A.A. 1996. Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de *Syngonanthus elegans* e *S. niveus* (Eriocaulaceae). **Acta Botanica Brasilica** **10**(1): 85-91.

Scatena, V.L.; Menezes, N.L. & Stützel, T. 1993. Embryology and seedling development in *Syngonanthus rufipes* Silveira (Eriocaulaceae). **Beitrage zur Biologie der Pflanzen** **67**: 333-343.

Scatena, V.L.; Segecin, S. & Coan, A.I. 2006. Seed morphology and post-seminal development of *Tillandsia* L. (Bromeliaceae) from the "Campos Gerais", Paraná, Southern Brazil. **Brazilian Archives of Biology and Technology** **49**(6):945-951.

Shuma, J.M. & Raju, M.V.S. 1991. Is the wild oat embryo monocotylous? **Botanical Magazine Tokyo** **104**(1): 15-23.

Simão, D.G. & Scatena, V.L. 2003. Morphological aspects of the propagation in *Heliconia velloziana* L. Emygd. (Zingiberales: Heliconiaceae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **46**(1): 65-72.

Soltis, D.E., Soltis, P.E., Endress, P.K. & Chase, M.W. 2005. **Phylogeny and Evolution of Angiosperms**. Massachusetts: Sinauer Associates. 370p.

Tieghem, P. van 1872. Morphologie de l'embryon et de la plantule chez les graminées et les cypéracées. **Annales des Sciences Naturelles Botanique et Biologie Vegetale** **8**(3): 259-309.

Tillich, H.-J. 1995. Seedlings and systematics in monocotyledons. Pp. 303-352. In: P.J. Rudall; P.J. Cribb; D.F. Cutler & C.J. Humphries (eds.). **Monocotyledons: systematics and evolution**. Kew, Royal Botanic Gardens.

Tillich, H.-J. 1996. Seeds and seedlings in Hanguanaceae and Flagellariaceae (Monocotyledons). **Sendtnera** **3**: 187-197.

Tillich, H.-J. 2000. Ancestral and derived character states in seedlings of monocotyledons. Pp. 221–228. In: K.L. Wilson & D.A. Morrison (eds.). **Monocots: Systematics and evolution**. Melbourne, CSIRO.

Tillich, H.-J. 2007. Seedling diversity and homologies of seedling organs in the order Poales (Monocotyledons). *Annals of Botany* 100(1): 1-17.

Valls, J.F.M.; Longhi-Wagner, H.M. & Boldrini, I.I. 2001. *Axonopus* P. Beauv. Pp. 129-141. In: **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. v.1: Poaceae**. M.G.L. Wanderley, G.J. Shepherd, A.M. Giulietti (eds). São Paulo, HUCITEC.

Vasil, V.; Lu, C. & Vasil, I. K. 1983. Proliferation and plant regeneration from the nodal region of *Zea mays* L. (Maize, Gramineae) embryos. ***American Journal of Botany* 70(6): 951-954.**

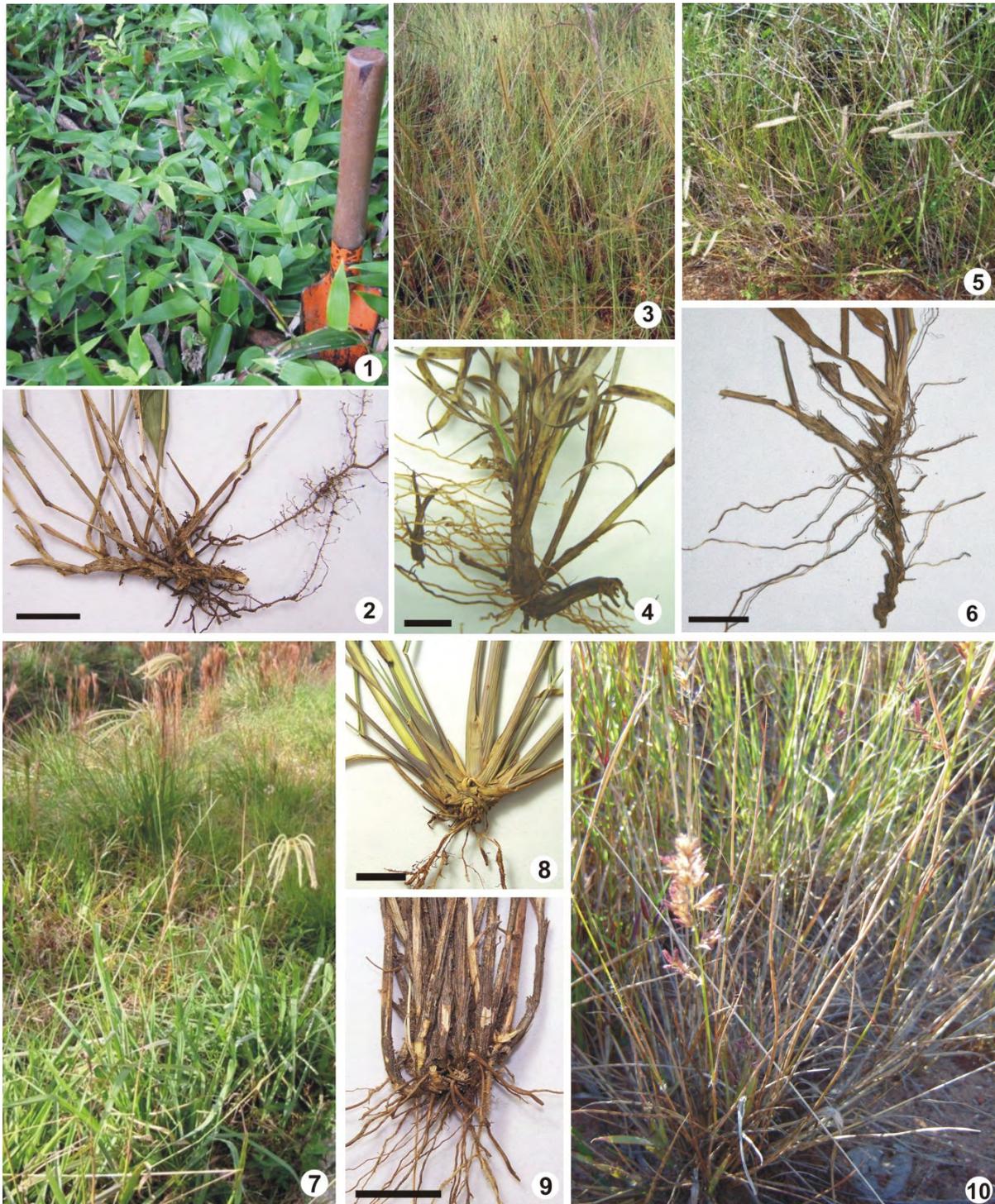
Walters, S.M. 1950. On the Vegetative Morphology of *Eleocharis* R. Br. ***New Phytologist* 49(1): 1-7.**

Werker, E. 1997. **Seed anatomy**. Berlin: Gebrüder Borntraeger. 424p.

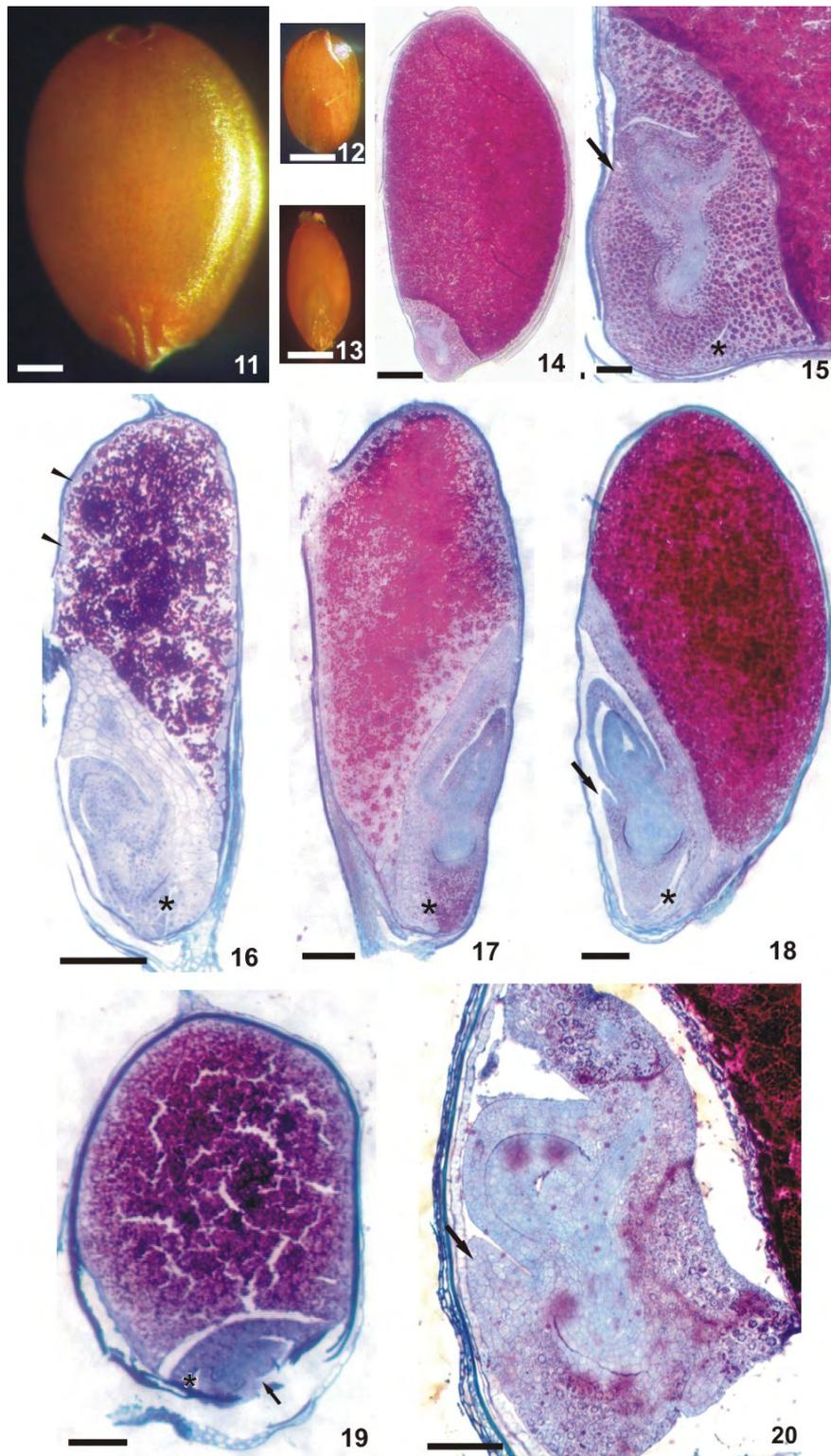
Yamashita, T. 1973. Über die embryo- und wurzelentwicklung bei *Zostera japonica* Aschers. et Graebn. ***Journal of the Faculty of Science, The University of Tokyo* 15(5-7): 175-193.**

Yamashita, T. 1983. Embryo- und wurzelentwicklung bei *Commelina communis* mit besonderer berücksichtigung der coleorrhiza. Pp. 21-32. In: Int. Symp. Gumpenstein, Bundesanstalt Gumpenstein, A-8952 Irdning.

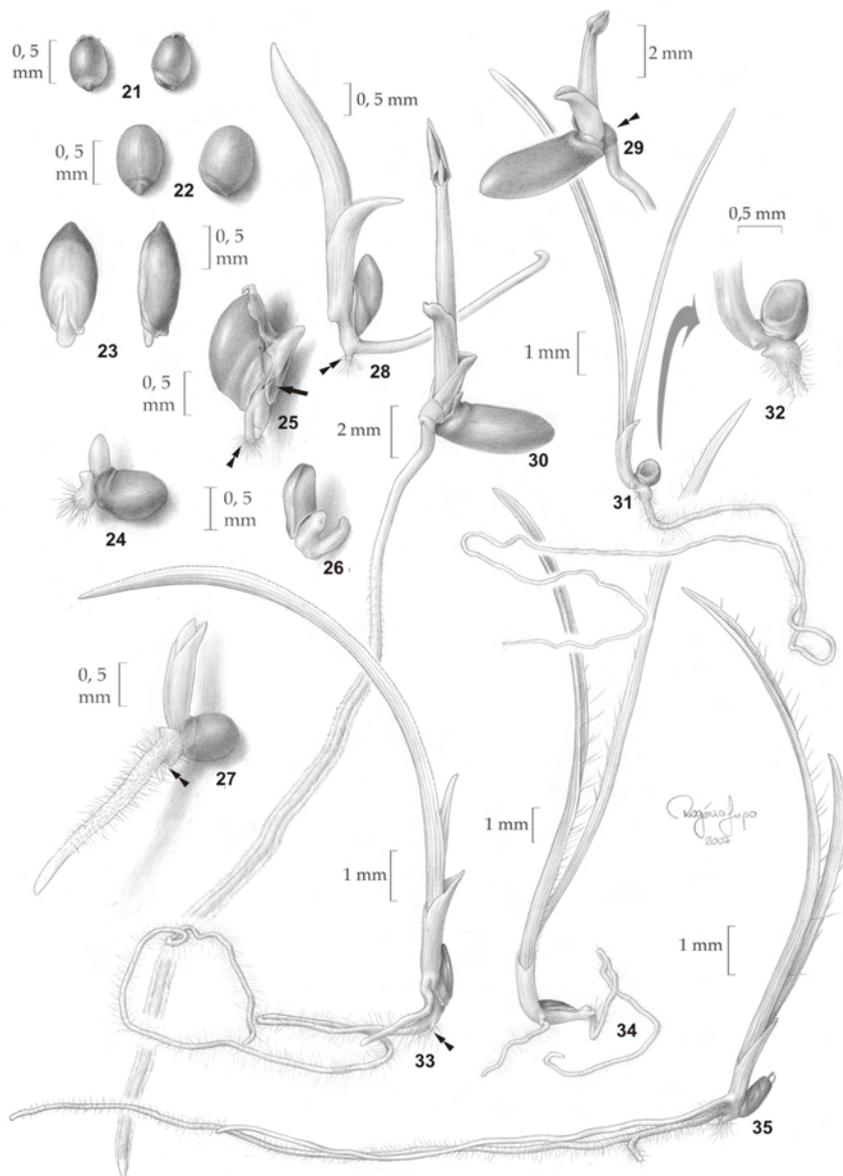
ILUSTRAÇÕES



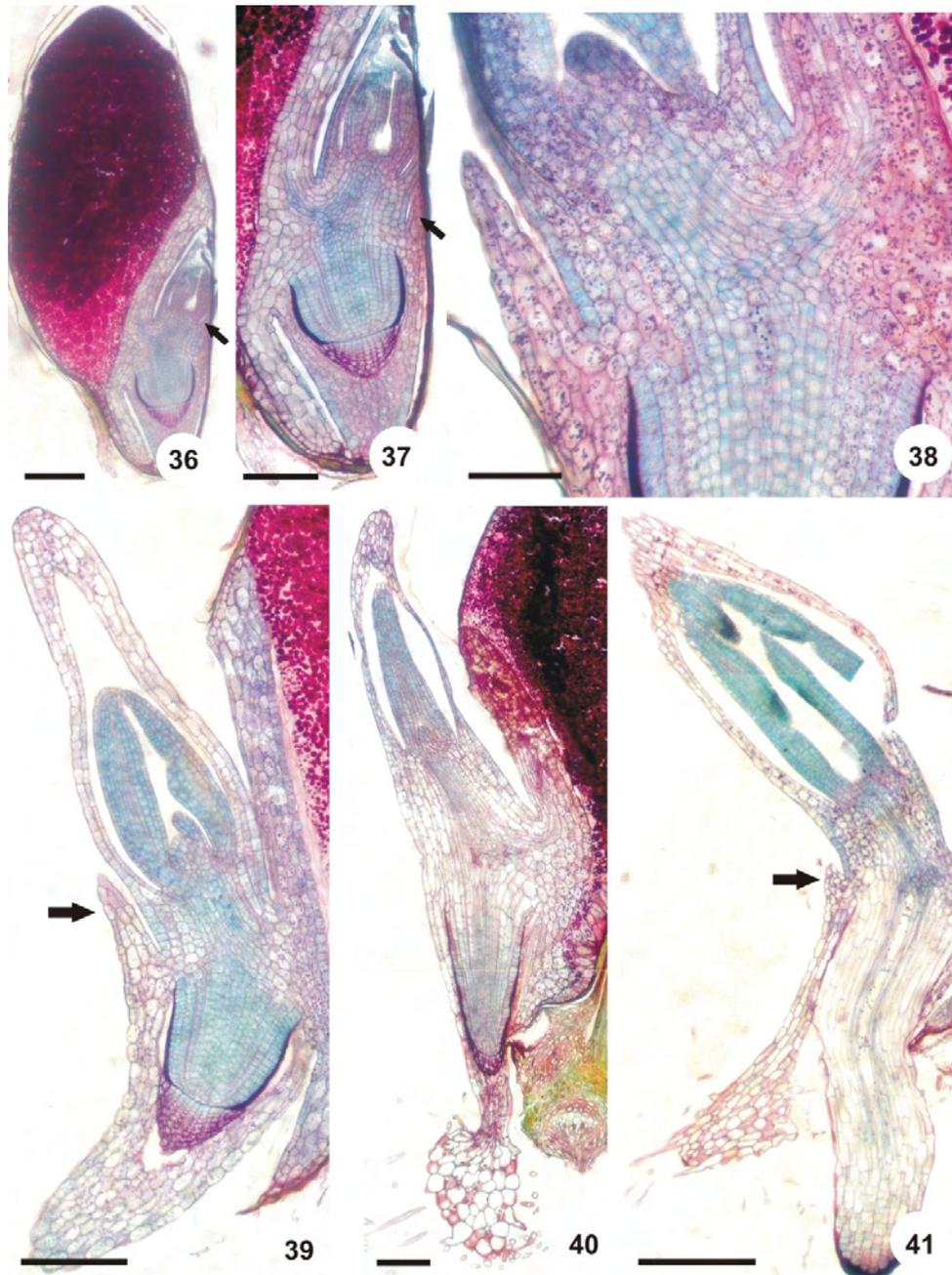
Figuras 1-10. Hábito e detalhe do rizoma de espécies de Poaceae. 1 e 2. *Olyra humilis* (Bambusoideae-Olyreae). 3 e 4. *Axonopus aureus* (Panicoideae-Paniceae). 5 e 6. *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae-Paniceae). 7 e 8. *Chloris elata* (Chloridoideae-Cynodonteae). 9 e 10. *Eragrostis solida* (Chloridoideae-Eragrostideae). Barras: 1,5 cm (1-10).



Figuras 11-20. Morfologia e fotomicrografias de semente (cariopse) de espécies de Poaceae em secção longitudinal. 11, 14, 15, 20. *Olyra humilis*. 12, 17. *Axonopus aureus*. 13, 18. *Chloris elata*. 16. *Paspalum polyphyllum* - cabeça de seta indica camada de aleurona. 19. *Eragrostis solida*. (SETA: epiblasto; *: fenda do escutelo). Barras: 1000 μm (11-14), 150 μm (15-19), 100 μm (20).



Figuras 21-32: Morfologia do desenvolvimento pós-seminal de espécies de Poaceae. 21. *Eragrostis solida* (Chloridoideae) - semente embebida. 22. *Axonopus aureus* (Panicoideae) – semente germinada (24 horas de embebição). 23. *Eragrostis solida* (Chloridoideae) – 24 horas de embebição. 24. *Chloris elata* (Chloridoideae) – 24 horas de embebição. 25. *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) - 24 horas de embebição. 26. *Eragrostis solida* (Chloridoideae) – 48 horas de embebição. 27. *Chloris elata* (Chloridoideae) – 48 horas de embebição. 28. *Olyra humilis* (Bambusoideae) – 8 semanas e 72 horas de embebição. 29. *Olyra humilis* (Bambusoideae) – 8 semanas e 144 horas de embebição. 30. *Eragrostis solida* (Chloridoideae) – 96 horas. 31. *Axonopus aureus* (Panicoideae) - 96 horas de embebição. 32. *Paspalum polyphyllum* (Panicoideae) – 120 horas. (dupla ponta de seta= pólo radicular)



Figuras 33-38: Fotomicrografias do desenvolvimento pós-seminal de espécies de Poaceae em secção longitudinal. 33-36, 38. *Chloris elata* (Chloridoideae). 37. *Axonopus aureus* (Panicoidae). 33. Semente com 4 horas de embebição. 34. Detalhe do embrião. 35. Detalhe da região do mesocótilo e do epiblasto. 36. Semente com 16 horas de embebição. 37. Plântula com 24 horas. 38. Plântula de 36 horas de embebição. (*: fenda do escutelo). Barras: 400 μm (34, 37) 200 μm (35), 150 μm (33, 36, 38).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Características embriológicas e do desenvolvimento pós-seminal mostraram-se importantes em nível das subfamílias estudadas:

- Bambusoideae (*Olyra humilis*, *Sucrea monophylla*): ornamentação da exina tipo granuloso, óvulo hemianátropo e pseudocrassinucelado com tegumento externo restrito à base do óvulo, fruto com endocarpo fenólico, semente ategumentada e presença de catafilo em plântulas de *Olyra humilis*.
- Panicoideae (*Axonopus aureus* e *Paspalum polyphyllum*): ornamentação da exina tipo insular com espínulos densamente agrupados, óvulo hemianátropo, pseudocrassinucelado com tegumento externo revestindo um terço do nucelo, cariopse composta por exocarpo e tégmen comprimido.
- Chloridoideae (*Chloris elata* e *Eragrostis solida*): ornamentação da exina tipo insular com espínulos esparsamente agrupados, óvulo campilótropo e tenuinucelado com tegumento externo alongado até a região próxima à micrópila, exocarpo livre e endotégmen fenólico.

A presença de catafilo nas plântulas de *Olyra humilis* é considerada caráter ancestral em relação às espécies de Chloridoideae e Panicoideae estudadas

Caracteres importantes para a circunscrição da família e considerados sinapomorfias para o grupo:

- Anteras bitecas e tetrasporangiadas, desenvolvimento da parede da antera do tipo monocotiledôneo com quatro camadas: epiderme, endotécio com espessamento de parede do tipo anelar. camada média efêmera, tapete secretor. Microsporogênese sucessiva, tétrades isobilaterais, grãos de pólen esféricos, tricululares, monoporados, com anel e opérculo.
- Óvulo bitegumentado, saco embrionário tipo *Polygonum*, semente albuminosa, endosperma nuclear; amiláceo, embrião lateral e diferenciado.
- O embrião apresenta raiz endógena (adventícia), cotilédone dividido em hiperfilo (escutelo), bainha reduzida e hipofilo (coleóptilo), coleorriza (raiz primária reduzida), mesocótilo (eixo entre escutelo e coleóptilo) e epiblasto, (folha embrionária).

- O desenvolvimento pós-seminal segue um padrão: inicia-se com emissão da coleorriza, seguida do coleóptilo e plúmula. As primeiras folhas são semelhantes ao metafilo, exceto em *Olyra humilis*.
- A redução da raiz primária (coleorriza) e presença de coleóptilo (hipofilo) nas plântulas de Poaceae são considerados caracteres derivados em relação às demais monocotiledôneas.

Livros Grátis

(<http://www.livrosgratis.com.br>)

Milhares de Livros para Download:

[Baixar livros de Administração](#)

[Baixar livros de Agronomia](#)

[Baixar livros de Arquitetura](#)

[Baixar livros de Artes](#)

[Baixar livros de Astronomia](#)

[Baixar livros de Biologia Geral](#)

[Baixar livros de Ciência da Computação](#)

[Baixar livros de Ciência da Informação](#)

[Baixar livros de Ciência Política](#)

[Baixar livros de Ciências da Saúde](#)

[Baixar livros de Comunicação](#)

[Baixar livros do Conselho Nacional de Educação - CNE](#)

[Baixar livros de Defesa civil](#)

[Baixar livros de Direito](#)

[Baixar livros de Direitos humanos](#)

[Baixar livros de Economia](#)

[Baixar livros de Economia Doméstica](#)

[Baixar livros de Educação](#)

[Baixar livros de Educação - Trânsito](#)

[Baixar livros de Educação Física](#)

[Baixar livros de Engenharia Aeroespacial](#)

[Baixar livros de Farmácia](#)

[Baixar livros de Filosofia](#)

[Baixar livros de Física](#)

[Baixar livros de Geociências](#)

[Baixar livros de Geografia](#)

[Baixar livros de História](#)

[Baixar livros de Línguas](#)

[Baixar livros de Literatura](#)
[Baixar livros de Literatura de Cordel](#)
[Baixar livros de Literatura Infantil](#)
[Baixar livros de Matemática](#)
[Baixar livros de Medicina](#)
[Baixar livros de Medicina Veterinária](#)
[Baixar livros de Meio Ambiente](#)
[Baixar livros de Meteorologia](#)
[Baixar Monografias e TCC](#)
[Baixar livros Multidisciplinar](#)
[Baixar livros de Música](#)
[Baixar livros de Psicologia](#)
[Baixar livros de Química](#)
[Baixar livros de Saúde Coletiva](#)
[Baixar livros de Serviço Social](#)
[Baixar livros de Sociologia](#)
[Baixar livros de Teologia](#)
[Baixar livros de Trabalho](#)
[Baixar livros de Turismo](#)