

UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

JAQUELINE PRISCILA BISPO DE ALMEIDA CARDOSO MARCONDES

**CARACTERIZAÇÃO E EVOLUÇÃO DO AERÊNQUIMA EM *ELEOCHARIS* R. BR.
(CYPERACEAE)**

CURITIBA

2017

JAQUELINE PRISCILA BISPO DE ALMEIDA CARDOSO MARCONDES

**CARACTERIZAÇÃO E EVOLUÇÃO DO AERÊNQUIMA EM *ELEOCHARIS* R. BR.
(CYPERACEAE)**

Dissertação apresentada ao Curso de Pós-Graduação em Botânica, Departamento de Botânica, Setor de Ciências Biológicas, Universidade Federal do Paraná, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Botânica.

Orientadora: Profa. Dra. Cleusa Bona
Co-orientador: Prof. Dr. Rafael Trevisan

CURITIBA

2017

Universidade Federal do Paraná
Sistema de Bibliotecas

Marcondes, Jaqueline Priscila Bispo de Almeida Cardoso
Caracterização e evolução do aerênquima em *Eleocharis* R. BR.
(Cyperaceae). / Jaqueline Priscila Bispo de Almeida Cardoso Marcondes.
– Curitiba, 2017.
107 f.: il. ; 30cm.

Orientador: Cleusa Bona
Coorientador: Rafael Trevisan

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do Paraná, Setor de
Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

1. Eleocharis 2. Anatomia vegetal 3. Raízes (Botânica) I. Título II.
Bona, Cleusa III. Trevisan, Rafael IV. Universidade Federal do Paraná.
Setor de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Botânica.

CDD (20. ed.) 584.84



UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ

Setor de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Botânica



**“CARACTERIZAÇÃO E EVOLUÇÃO DO AERÊNQUIMA EM
ELEOCHARIS R. BR. (CYPERACEAE)” por**

Jaqueline Priscila Bispo de Almeida Cardoso Marcondes

Dissertação aprovada como requisito parcial
para obtenção do grau de Mestre no Programa
de Pós-Graduação em Botânica, pela Comissão
formada pelos doutores

Dr^a Cleusa Bona (UFPR) – (Presidente)

Dr. Eric de Camargo Smidt (UFPR)

Dr^a Edna Scremin Dias (UFMS)

Curitiba, 12 de abril de 2017.

DEDICATÓRIA

Dedico esta dissertação à minha amada família, noivo e primas irmãs pelo apoio incondicional, constante incentivo e por se manterem sempre presentes, apesar da minha ausência durante meus estudos.

Dedico também à minha orientadora Profa. Dra. Cleusa Bona, pelos ensinamentos passados com amabilidade, pela confiança, incentivo e amizade.

AGRADECIMENTOS

Aos amigos do Programa de Pós-Graduação em Botânica da UFPR, pelo companheirismo, amizade, disponibilidade e incentivo ao longo desses dois anos.

As minhas ex-orientadoras e professoras de Botânica da Universidade Estadual de Ponta Grossa, por me apresentarem a linda área da Botânica e por me incentivarem a ingressar no mestrado. Em especial a professora Dra. Maria Eugênia Costa, pelo carinho, ensinamentos e por despertar o meu amor pela Anatomia Vegetal.

Ao técnico, Nilson Belém Filho, por toda a ajuda no laboratório ao longo dessa caminhada, pela companhia, conversas e amizade.

Aos professores do Curso de Pós-Graduação em Botânica da UFPR, pelos ensinamentos ao longo do mestrado, essenciais ao meu amadurecimento profissional.

Ao Prof. Dr. Rafael Trevisan pela co-orientação e contribuição no trabalho.

A Profa. Dra. Maria Cecília Moço e Profa. Dra. Suzana Alcantara pelas contribuições no trabalho.

Ao Prof. Dr. Eric de Camargo Smidt e Dr. Fabrício Schmitz Meyer pela disponibilidade e ajuda nos programas e análises filogenéticas.

Aos colegas de laboratório, em especial a Giovanna Peletti pela ajuda no trabalho prático e companhia.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica pelo uso dos laboratórios e equipamentos para análise em Microscopia Eletrônica de Varredura.

Aos herbários MBM e UCB pela receptividade e acesso as amostras de *Eleocharis*.

A CAPES (Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior) pelo apoio financeiro.

A todas as pessoas que, de certa forma, colaboraram para realização deste trabalho.

RESUMO

Eleocharis é um gênero de alta diversidade de espécies, composto por mais de 300 ervas anuais ou perenes distribuídas em ambos os hemisférios, principalmente em solos mal drenados. O gênero é de fácil identificação, porém as espécies são de difícil determinação devido ao grau de variação morfológica, estruturas reduzidas e escassez de estudos. Como as espécies de *Eleocharis* são tipicamente de ambientes alagados o aerênquima tem importância evolutiva para o grupo. O aerênquima da raiz no gênero é descrito sucintamente e sua ontogênese e variação morfológica são pouco conhecidos. O padrão de aerênquima caulinar foi descrito apenas para um dos quatro subgêneros e não apresenta caracterização anatômica para o gênero. O presente estudo tem o objetivo de caracterizar os padrões de aerênquima presentes na raiz e escapo de *Eleocharis*, verificar sua evolução no grupo e valor diagnóstico. Para isso foram analisados a raiz e o escapo de cerca de 70 espécies de *Eleocharis*, provenientes de herbários e coletas a campo. As análises anatômicas foram feitas por microscopia de luz e eletrônica de varredura; e a filogenética, pela reconstrução de estado ancestral dos padrões de aerênquima, com base na filogenia do grupo. O aerênquima da raiz possui dois padrões, o lisígeno tangencial, típico da família, e o expansolisígeno bractiforme. Enquanto o escapo apresenta quatro padrões principais, o esponjoso simples, esponjoso misto, septado e septado com feixe vascular central. Todos os padrões do escapo apresentam variações morfológicas. Os diafragmas presentes no aerênquima do escapo variam principalmente em número de camadas, formato das células e espessura da parede. O estabelecimento das fases de desenvolvimento do aerênquima da raiz permitiu gerar parâmetros seguros para a identificação dos seus padrões. A evolução dos padrões de aerênquima na raiz de *Eleocharis* pode ser um caso de heterotopia, onde o padrão lisígeno tangencial é a provável condição ancestral do grupo, e o padrão expansolisígeno bractiforme é um estado derivado. A maioria das espécies de *Eleocharis* possui o padrão esponjoso simples no escapo e nas linhagens que ocorrem diferentes tipos de padrões de aerênquima, esses se apresentaram distribuídos aleatoriamente. O estado ancestral do padrão de aerênquima do escapo é inserto e pode ser qualquer um dos padrões existentes no grupo. O diafragma característico do escapo de *Eleocharis* é o formado por células bractiformes lobada, com presença de microprojeções nas paredes celulares, de três a quatro camadas e com presença de células secretoras. Os padrões de aerênquima da raiz e do escapo mostraram ter valor diagnóstico em nível de espécies no gênero, pois são invariáveis.

Palavras-chave: Anatomia. Diafragma. Escapo. Ontogênese. Raiz. Reconstrução de estado ancestral.

ABSTRACT

Eleocharis is a genus of high species diversity, composed of 300 more annual or perennial herbs distributed in both hemispheres, mainly in poorly drained soils. The genus is easily identifiable, but the species are difficult to determine due to the large morphological variety, reduced structures and scarcity of studies. As *Eleocharis* species are typically from flooded environments the aerenchyme has evolutionary importance for the group. The aerenchyma of the genus root is described succinctly and its ontogenesis and morphological variation are unknown. The aerenchyma stem pattern was described only for one of the four subgenres, and does not present anatomical characterization for the genus. The present study stem to characterize the aerenchyma patterns present in the root and stem of *Eleocharis*, to verify its diagnosis value and its evolution in the group. For this, the root and the stem of about 70 species of *Eleocharis*, from herbaria and field collections, were analyzed. The anatomical analysis were done by light microscopy and scanning electron microscopy; and the phylogenetics one by the reconstruction of the ancestral state of aerenchyma patterns, based on the phylogeny of the group. The aerenchyma of the root has two patterns, the tangential lysigen, typical of the family, and the arm-cells expansi-lysigeny. While the stem presents four main aerenchyma patterns: the spongy simple, spongy mixed, septate and the septate with central vascular bundle. All the patterns of the stem present morphological variations. The diaphragms present in the aerenchyma of the scape vary mainly in number of layers, shape and thickness of the cells. The establishment of the aerenchyma development phases allowed the generation of safe parameters for the identification of the patterns. The evolution of the aerenchyma patterns in *Eleocharis* roots may be a case of heterotop, where the tangential lysigen pattern is the probable ancestral condition of the group, and the arm-cells expansi-lysigeny pattern is a derived state. Most species of *Eleocharis* have the simple spongy pattern in the stem and in the lineages that occur different types of aerenchyma patterns, these they are distributed randomly. The ancestral state of the aerenchyma pattern in stem is unknown and can be any of the existing patterns in the group. The typical diaphragm of the *Eleocharis* stem is the one formed by cells with arms, of ends of arms dilated, with microprojections on the cell walls, with three to four layers and with secretory cells. The aerenchyma patterns of root and scape showed diagnostic value at the species level, since they are invariant.

Keywords: Anatomy. Aerenchyme. Diaphragm. Ontogenesis. Root. Reconstruction of ancestral state. Stem.

SUMÁRIO

1 INTRODUÇÃO.....	10
1.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS E ANATÔMICAS DE CYPERACEAE	10
1.2 O GÊNERO <i>ELEOCHARIS</i>	11
1.3 AERÊNQUIMA.....	13
2 OBJETIVO	15
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	15
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	16
3 CAPÍTULO I: Ontogênese e evolução do aerênquima da raiz em <i>Eleocharis</i> R. Br. (Cyperaceae)	20
3.1 INTRODUÇÃO	21
3.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	22
3.2.1 Amostragem anatômica	22
3.2.2 Codificação e caracterização do desenvolvimento do aerênquima.....	23
3.2.3 Análise filogenética comparativa do padrão de evolução do aerênquima	24
3.3 RESULTADOS	25
3.3.1 Análise anatômica	25
3.3.2 Análise filogenética comparativa.....	27
3.4 DISCUSSÃO	27
3.5 CONCLUSÃO	31
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33
APÊNDICES	38
MATERIAL COMPLEMENTAR.....	46
4 CAPÍTULO II: Diversidade e distribuição dos padrões morfoanatômicos do escapo em <i>Eleocharis</i> R. Br. (Cyperaceae)	48
4.1 INTRODUÇÃO	49
4.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	50
4.2.1 Espécies estudadas	50
4.2.2 Microscopia de luz	50
4.2.3 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)	51
4.2.4 Levantamento dos caracteres	51
4.2.5 Análise filogenética comparativa.....	51
4.3 RESULTADOS	52

4.4 DISCUSSÃO	55
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	58
APÊNDICE	62
MATERIAL COMPLEMENTAR.....	72
5 CAPÍTULO III: Diversidade do diafragma no escapo em <i>Eleocharis</i> R. Br. (Cyperaceae).....	77
5.1 INTRODUÇÃO	78
5.2 MATERIAL E MÉTODOS.....	79
5.2.1 Amostragem.....	80
5.2.2 Microscopia de luz	80
5.2.3 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)	80
5.2.4 Levantamento de caracteres e nomenclatura utilizada	81
5.2.5 Análise filogenética comparativa	81
5.3 RESULTADOS	82
5.4 DISCUSSÃO	84
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	88
APÊNDICES	91
6 CONCLUSÃO GERAL.	99
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	100

APRESENTAÇÃO

A Dissertação sob o tema geral Caracterização e evolução do aerênquima em *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) foi desenvolvida em três capítulos. O primeiro trata da evolução do aerênquima da raiz em *Eleocharis*. Onde relata os padrões existentes nas raízes das espécies do gênero, a ontogenia dos padrões encontrados, e a evolução desses estados dentro do grupo. E também testa a hipótese de que as linhagens que apresentam padrão expansolisígeno braciforme, descendem de ancestrais com padrão lisígeno tangencial. O segundo capítulo trata da evolução do aerênquima do escapo em *Eleocharis*. Onde apresenta a morfoanatomia do aerênquima do escapo maduro, a diversidade e distribuição dos caracteres levantados deste tecido, as relações entre a morfologia e padrões de aerênquima e indica se os caracteres morfoanatômicos do aerênquima e do escapo podem ter valor diagnóstico para as espécies do gênero. O terceiro trata da caracterização do diafragma do escapo. Onde relata as variações morfoanatômicas encontradas nas células do diafragma e ainda, a evolução de alguns dos caracteres levantados no gênero.

O primeiro capítulo está formatado nas normas da revista Botanical Journal of the Linnean Society, o segundo nas normas da revista Brazilian Journal of Botany, e o terceiro da revista Rodriguésia.

1 INTRODUÇÃO

1.1 CARACTERÍSTICAS GERAIS E ANATÔMICAS DE CYPERACEAE

Cyperaceae Juss. é uma família constituída por cerca de 5.000 espécies distribuídas em 104 gêneros, representada predominantemente por ervas perenes ou anuais, encontradas amplamente em diferentes habitats do planeta, com maior diversidade nos trópicos úmidos e semi-úmidos (GOETGHEBEUR, 1998).

O caule aéreo das Cyperaceae possui forma comumente triangular em secção transversal, mas as exceções são muito numerosas, variando de circular, subcircular a hexagonal, trapezoidal ou irregular nos diferentes gêneros e espécies (METCALFE, 1971; HINCHLIFF; ROALSON, 2009). As cavidades de ar geralmente estão presentes e variam em formato, tamanho, frequência e distribuição, mas também podem estar ausentes (METCALFE, 1971). A organização das cavidades normalmente segue dois padrões: I- uma série de cavidades periféricas junto ao tecido clorofiliano ou, II- cavidades internas, no tecido fundamental, variando em número, tamanho e organização; às vezes com apenas uma grande cavidade central. As cavidades normalmente são septadas transversalmente por células lobadas ou estreladas (células braciiformes) (METCALFE, 1971; KAUL, 1971).

A raiz apresenta diferenças no espessamento e extensão da exoderme; córtex geralmente com lacunas esquizo-lisígenas que variam no tamanho e forma; endoderme geralmente com uma camada de células com paredes espessadas e cilindro vascular poliarco (METCALFE, 1971). O córtex da raiz é comumente formado por três regiões: (I) córtex externo compacto, formando uma hipoderme parenquimática, como em *Cyperus giganteus* Vahl (RODRIGUES; ESTELITA, 2004), ou simplesmente com uma exoderme de paredes espessadas, como em *Fimbristylis* Vahl (SHARMA; MEHRA, 1972); (II) córtex mediano lacunoso, com cavidades de ar esquizo-lisígenas e, (III) córtex interno, que frequentemente possui células arranjadas radialmente terminando na endoderme (METCALFE, 1971; FARGERSTDT, 1992; RODRIGUES; ESTELITA, 2004; RODRIGUES; PEREIRA, 2012). As cavidades do córtex tendem ao arranjo radial, como em *Fimbristylis* (SHARMA; MEHRA, 1972) e *Androtrichum trigynum* (Spreng.) H. Pfeiff. (RODRIGUES; PEREIRA, 2012), mas podem ser tangenciais, como em *Carex rostrata* Stokes (FARGERSTDT, 1992), ou aproximadamente circulares (METCALFE, 1971).

A anatomia da raiz, rizoma, escapo e folha das Cyperaceae trouxeram bons resultados para descrever e separar os gêneros da família (PLOWMAN, 1906; METCALFE,

1971), e também na distinção de espécies (SHARMA; MEHRA, 1972; ALVES *et al.*, 2002; PRATA *et al.*, 2007; HEFLER; LONGHI-WAGNER, 2010). Na folha é considerado de valor taxonômico as células subsidiárias em vista frontal, apêndices epidérmicos, a forma da lâmina em secção transversal; a presença de sílica; a disposição e características das células epidérmicas e das células buliformes; a presença e características da hipoderme; o grau de desenvolvimento das cavidades aeríferas e a distribuição e composição dos feixes vasculares (SHARMA; MEHRA, 1972; ALVES *et al.*, 2002; ARRUDA; NEVES, 2005; HEFLER; LONGHI-WAGNER, 2010). No escapo, destaca-se o formato da secção transversal; a presença de costelas e sulcos; o aspecto das células epidérmicas e dos estômatos; a forma dos cordões esclerenquimáticos corticais; o número de unidades vasculares (PRATA *et al.*, 2007) e a ocorrência de parênquima radiado (SHARMA; MEHRA, 1972; PRATA *et al.*, 2007). Na raiz e rizoma a anatomia é descrita como similar entre as espécies (SHARMA; MEHRA, 1972). Fato esse que combinado com a dificuldade em obtenção do material e o pequeno tamanho que muitas vezes a raiz possui, faz os estudos voltados para uso taxonômico serem escassos.

1.2 O GÊNERO *ELEOCHARIS*

Eleocharis R. Br. está inserido na subfamília Cyperoideae e tribo Eleocharideae (GOETGHEBEUR, 1998). Inclui mais de 300 espécies (GOVAERTS *et al.*, 2017) distribuídas nas regiões tropicais e subtropicais de ambos os hemisférios, com maior concentração nas Américas. O gênero é formado por ervas de porte pequeno a médio, desde cerca de um centímetro a mais de três metros; anuais ou perenes; que em sua maioria habitam solos temporariamente submersos ou inundados de restingas, brejos e águas rasas das lagoas (SVENSON, 1929; GOETGHEBEUR, 1998; HINCHLIFF, 2011). A inflorescência reduzida a uma única espiguetta, folhas reduzidas a bainhas tubulares, e base do estilete persistente são as características típicas de *Eleocharis* (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997).

Com base nos caracteres morfológicos de *Eleocharis*, diferentes autores agruparam as espécies de maneira distinta: em nove séries e três subséries (SVENSON, 1939); em cinco subgêneros, 13 seções e três séries (KUKKONEN, 1990) e quatro subgêneros, sete seções, oito séries e sete subséries (GONZÁLEZ-ELIZONDO; PETERSON, 1997). Dentre os estudos taxonômicos baseados na morfologia externa destacam-se os trabalhos de Svenson (1929, 1932, 1937, 1939), que descrevem os aspectos morfológicos de cerca de 150 espécies de *Eleocharis*, bem como os de Blake (1939), Faria (1998), Gil e Bove (2007), Chavan *et al.*,

(2014); no Brasil destacam-se Barros (1960), Faria (1998), Gil e Bove (2007), Trevisan e Boldrini (2008) e Trevisan (2009).

A análise molecular vem sendo usada como uma ferramenta para complementar os estudos taxonômicos. Inicialmente os trabalhos de Roalson e Friar (2000), Yano *et al.*, (2004) e Silva *et al.*, (2005) contribuíram para elucidar a classificação de algumas espécies. Posteriormente, Roalson *et al.*, (2010) trouxeram grande contribuição a taxonomia e filogenia de *Eleocharis*, evidenciando as discrepâncias em relação à classificação baseada na morfologia e avaliação molecular. Na análise filogenética a partir de dados moleculares o gênero foi dividido em sete clados, tendo apenas o clado sete um baixo suporte pelas análises (ROALSON *et al.*, 2010). Os autores ressaltaram que algumas linhagens demonstram grande variação morfológica e molecular e precisam de um estudo mais detalhado.

A anatomia do escapo de *Eleocharis* tem sido usada para descrever os aspectos gerais do órgão (METCALFE, 1971), adaptação ao ambiente aquático em diferentes condições (GUEYE, 2012; SILVA, 2015; ROYER, 2016), caracterização de espécie (GOVINDARAJALU, 1990), definição do mecanismo fotossintético (UENO *et al.*, 1998; UENO, 2001; UENO; WAKAYAMA, 2004) e como ferramenta para a ontogenia das espiguetas (MARTIN *et al.*, 2014). Todavia, o aerênquima caulinar, que é tão diverso nesse gênero, necessita de estudos anatômicos detalhados em um número amplo de espécies distribuídas nas subdivisões do gênero, para que possa ser avaliado evolutivamente.

O padrão de aerênquima no córtex da raiz de *Eleocharis* é descrito muito sucintamente como um padrão de cavidades concêntricas, separadas por raios de células vivas ou colapsadas (METCALFE, 1971; GOVINDARAJALU, 1975), às vezes citado como aerênquima em teia de aranha, devido à organização das células colapsadas. Esse padrão lisígeno tangencial com colapso das células corticais é bem característico em *Eleocharis* (METCALFE, 1971; GOVINDARAJALU, 1975). No entanto, Peixoto e Bona (2009, 2010) apontaram um novo padrão de aerênquima na raiz, o qual apresenta células braciiformes, diferindo do padrão lisígeno tangencial. Esse fato novo demonstrou que o gênero pode apresentar mais de um tipo de estrutura de aerênquima na raiz. Uma análise da ontogenia dos padrões foi descrita por Zanella *et al.* (2011), porém estudos complementares são necessários para a completa análise do desenvolvimento do aerênquima na raiz. Anjos *et al.* (2011), pela análise do aerênquima da raiz de 16 espécies de *Eleocharis*, demonstraram que há coerência na distribuição do caráter células braciiformes (presença e ausência) ao compará-las com trabalhos filogenéticos do grupo. Os autores indicaram que esse caráter pode fornecer subsídios para estudos filogenéticos e evolutivos no gênero.

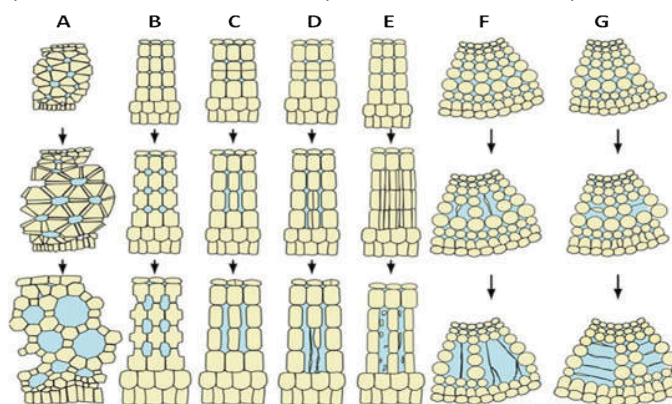
1.3 AERÊNQUIMA

O aerênquima é um tecido de vital importância para plantas que habitam solos alagados, pois nestes, o oxigênio geralmente não está disponível para a entrada radial na raiz, e as raízes submersas tornam-se dependentes de transporte em fase gasosa da parte aérea, que se dá pelo aerênquima (JUSTIN; ARMSTRONG, 1987). Essas cavidades compõem boa parte do tecido, e mostram ser contínuas entre os órgãos aéreos e a rizosfera, o que garante o arejamento de toda planta, pelo aumento da difusão de oxigênio (SCULTHORPE, 1967; DREW *et al.*, 2000; SHIMAMURA *et al.*, 2010).

A formação do aerênquima pode ocorrer pelos processos de esquizogênese, onde as células se separam formando as lacunas de ar; por lisogênese, onde as lacunas são formadas por colapso e morte celular; e/ou por expansogênese, quando as lacunas são originadas pelo aumento de espaços intercelulares gerados pela divisão e crescimento celular (EVANS, 2003; SEAGO *et al.*, 2005; JUNG *et al.*, 2008). Cada um desses processos ou a combinação entre eles origina um padrão distinto de aerênquima. Dentro das monocotiledôneas, os padrões de aerênquima ainda não são bem compreendidos, mas sabe-se que há uma grande variedade de tipos morfológicos, com mecanismos de desenvolvimento característicos (SEAGO *et al.*, 2005; JUNG *et al.*, 2008; JACKSON *et al.*, 2009).

Seago *et al.* (2005) classificaram o aerênquima da raiz das plantas com flores em sete tipos gerais de acordo com o seu padrão de divisão celular e arranjo das células meristemáticas (FIGURA 1).

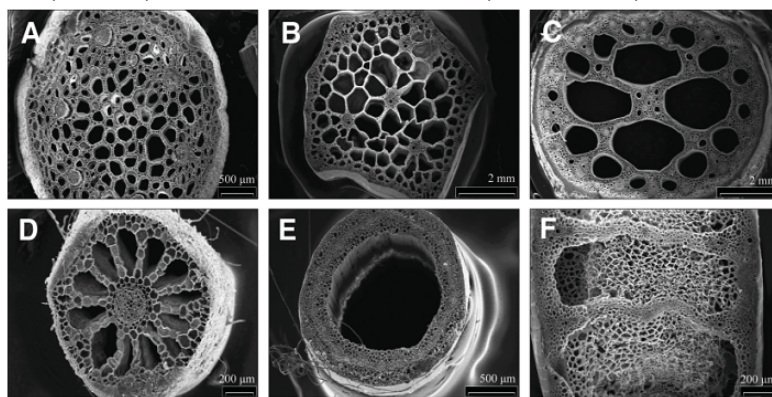
FIGURA 1: TIPOS DE AERÊNQUIMA E SEUS ESTÁGIOS DE DESENVOLVIMENTO. A- EXPANSÍGENO FAVO DE MEL; B- EXPANSÍGENO RADIAL; C- ESQUISÓGENO; D- ESQUISOLISÍGENO; E- LISÍGENO EM PACOTES; F- LISÍGENO RADIAL; G- LISÍGENO TANGENCIAL.



FONTE: SEAGO *et al.*, 2005

Diferente da raiz, o caule não possui estudos amplos que caracterizem as fases de desenvolvimento dos padrões de aerênquima. Jung *et al.* (2008) com base na morfologia do caule classificaram o aerênquima das espécies aquáticas em cinco tipos: I- Favo de mel, II- Radiado, III- Oco, IV- Foliado e V- Canais esquizógenos (FIGURA 2). Os autores ressaltam que o aerênquima do caule possui formas intermediárias e pode variar dentro de uma mesma espécie.

FIGURA 2: PADRÕES MORFOLÓGICOS DO CAULE DE ESPÉCIES AQUÁTICAS. A-B EXPANSÍGENO FAVO DE MEL. A *MENYANTHES TRIFOLIATA*. B. *SAGITTARIA SAGITTIFOLIA* SUBS *LEUCOPELATA* VAR. *EDULIS*; C- CANAL ESQUIZÓGENO, *EURYALE FEROX*; D- RADIADO, *MYRIOPHYLLUM SPICATUM*; E- OCO, *RANUNCULUS CANTONIENSIS*; F- FOLIADO, *TYPHA LATIFOLIA*.



FONTE: JUNG *et al.*, 2008

Com base no trabalho de Bartoli *et al.* (2015) com *Egeria densa* Planch. verifica-se, que assim como a raiz, o caule pode ser formado pela combinação dos processos de lise, expansão e separação celular. Os autores identificaram a formação esquiso-lisígena do aerênquima do caule, o qual, em sua forma final apresenta o padrão morfológico favo de mel, que é característico do processo expansígeno. O que revela que a morfologia final do aerênquima do caule pode levar a erros sobre a interpretação da formação do tecido.

2 OBJETIVO

Este trabalho objetiva descrever a estrutura, ocorrência e evolução dos padrões de aerênquima da raiz e escapo em *Eleocharis*.

2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Descrever a ontogênese e evolução dos padrões de aerênquima presentes na raiz de *Eleocharis*;
- Testar a hipótese de que as linhagens que apresentam o mais recente padrão de aerênquima descoberto na raiz descendem de ancestrais com padrão lisígeno tangencial, que predomina em Cyperaceae;
- Descrever a morfologia do escapo (forma da secção transversal e porte) e os padrões de aerênquima do escapo em *Eleocharis*;
- Investigar a diversidade e distribuição dos padrões de aerênquima do escapo no gênero;
- Descrever a diversidade do diafragma presente no aerênquima do escapo de *Eleocharis*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANJOS, R. O.; PEIXOTO, L. G.; TREVISAN, R.; BONA, C.; MOÇO, M. C. C. Evolução da arquitetura do aerênquima de raiz em *Eleocharis* Robert Brown (Cyperaceae). **62º Congresso Nacional de Botânica: Botânica e Desenvolvimento Sustentável**, Fortaleza, Ceará, Brasil, 2011.
- ALVES, M. V.; ESTELITA, M. E. M.; WANDERLEY, M. G. L.; THOMAS, W. W. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n.1, p. 1–9, 2002.
- ARRUDA, R. C. O.; NEVES, L. J. Anatomia foliar de *Trilepis lhotzkiana* Nees e *Trilepis ciliatifolia* T. Koyama (Cyperaceae) Juss. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 889–897, 2005.
- BARROS, M. Las Ciperáceas del Estado de Santa Catalina. **Sellowia**, v. 12, p. 181–448, 1960.
- BARTOLI, G.; FORINO, L. M. C.; DURANTE, M.; TAGLIASACCHI, A. M. A lysigenic programmed cell death-dependent process shapes schizogenously formed aerenchyma in the stems of the waterweed *Egeria densa*. **Annals of Botany**, v. 116, p. 91–99, 2015.
- BLAKE, S. T. A monograph of the genus *Eleocharis* in Australia and New Zealand. **Royal Society of Queensland**, v. 12, p. 88–132, 1939.
- CHAVAN, D. P.; SURVASE, S. A.; KUNJALWAR, S. J. Taxonomic study of genus *Eleocharis* R. Br. from Vidarbha region of Maharashtra. **Journal of Global Biosciences**, v. 3, n. 4, p. 744–748, 2014.
- DREW, M. C.; HE C. J.; MORGAN, P. W. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. **Plant science**, v. 5, p. 123–127, 2000.
- EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, v. 161, p. 35–49, 2003.
- FARIA, A. D. **O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Estado de São Paulo**. São Paulo, 150 p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, 1998.
- FARGERSTDT, K. V. Development of aerenchyma in roots and rhizomes of *Carex rostrata* (Cyperaceae). **Nordic Journal of Botany**, v. 12, p.115–120, 1992.
- GIL, A. S. B.; BOVE, C. P. *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Estado do Rio de Janeiro. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 1, p. 163–193, Jan/Abr. 2007. Disponível em:<<http://www.biotaneotropica.org.br/v7n1/pt/abstract?Taxonomicreview+bn0507012007>>. Acesso em: 01 Mar. 2016.
- GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. In: Kubitzki K, Huber H, Rudall PJ, Stevens PS, Stutzel T (eds.). **The families and genera of vascular plant**. Flowering Plants - Monocotyledons. Berlin: Springer-Verlag, p. 141–190, 1998.

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

GOVAERTS, R.; JIMENEZ-MEJIAS, P.; KOOPMAN, J.; SIMPSON, D.; GOETGHEBEUR, P.; WILSON, K.; EGOROVA, T.; BRUHL, J. 2017. **World Checklist of Cyperaceae**. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://apps.kew.org/wcsp/> Retrieved 2017-01-05

GOVINDARAJALU, E. The systematic anatomy of south Indians Cyperaceae: *Eleocharis* R. Br., *Rhynchospora* Vahl and *Scleria* Bergius. **Adansonia**, v. 14, n. 4, p. 581–632, 1975.

GOVINDARAJALU, E. Cyperaceae Indiae Australis Precursores- A novelty in *Eleocharis* R. Br. and its vegetative anatomy. **Indian Academy of Sciences**, v. 100, n. 1, p. 71–75, 1990.

GUEYE M, B. Y. B. **Comparação morfoanatômica dos escapos de *Eleocharis mutata* e *E. interstincta* (Cyperaceae) como descritores ambientais das lagoas costeiras do sul do brasil**. Santa Catarina, 61 p. Monografia (Bacharel em Ciências Biológicas), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina. 2012.

HEFLER, S. M.; LONGHI-WANGER, H. M. A contribuição da anatomia foliar a taxonomia das espécies de *Cyperus* L. subg. *Cyperus* (Cyperaceae) ocorrentes no Sul do Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 24, n. 3, p. 708–717, 2010.

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

HINCHLIFF, C. E. **Macroevolutionary patterns and processes of diversification in sedges (Cyperaceae), with emphasis on *Eleocharis***. Tese (Doutorado em filosofia), Washington State University, 2011.

JACKSON, M. B.; ISHIZAWA, K.; ITO, O. Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. **Annals of Botany**, v.103, p.137–142, 2009.

JUNG, J.; LEE, S. C.; CHOI, H. K. Anatomical Patterns of Aerenchyma in Aquatic and Wetland Plants. **Journal of Plant Biology**, v. 51,p. 428–439, 2008.

JUSTIN, S. H. F. W.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist**, v.106, p. 465–495, 1987.

KAUL, R. B. Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. **American Journal of Botany**, v. 58, p. 808–816, 1971.

KUKKONEN, I. On the genus *Eleocharis* (Cyperaceae) in the Flora Iranica area, with revised infrageneric classification and nomenclature. **Annales Botanici Fennici**, v. 27, p. 109–117, 1990.

MARTIN, J. A. B. S.; FAGUNDES, N. F.; MARIATH, J. E. A. Ontogeny of the proliferous spikelet in *Eleocharis viridans* (Cyperaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 176, p. 524–539, 2014.

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

PEIXOTO, L. G.; BONA, C. Anatomia comparada de três espécies aquáticas de *Eleocharis* (Cyperaceae). **17º EVINC- Evento de Iniciação Científica**, Universidade Federal do Paraná, 2009.

PEIXOTO, L. G.; BONA, C. Adaptações anatômicas de três espécies de *Eleocharis* (Cyperaceae) ao ambiente aquático. **18º EVINC- Evento de Iniciação Científica**, Universidade Federal do Paraná, 2010.

PLOWMAN, A. B. P. The Comparative Anatomy and Phylogeny of the Cyperaceae. **Annals of Botany**, v. 10, n. 77, 1906.

PRATA, A. P.; MENEZES, N. L.; MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; WANDERLEY, M. G. L.; THOMAS, W. W. Anatomia do escapo e rizoma de espécies brasileiras de *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 2, p. 245–256, 2007.

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

ROALSON, E. H.; HINCHLIFF, C. E.; TREVISAN, R.; SILVA, C. R. M. Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and patterns of diversification in the spikerushes. **Systematic Botany**, v. 35, n. 2, p. 257–271, 2010.

RODRIGUES, A. C.; ESTELITA, M. E. Anatomia da raiz de *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae) em desenvolvimento. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 4, p. 629–638, 2004.

RODRIGUES, A. C.; PEREIRA, R. A. Morfoanatomia do sistema subterrâneo de *Androtrigynum* (Cyperaceae). **Rodriguésia**, v. 63, n. 2, p. 305–319, 2012.

ROYER, R. M. **Estudo ontogenético de *Eleocharis elongata* e *E. laeviglumis* (Cyperaceae), ocorrentes em ambientes contaminados e não contaminados por Drenagem Ácida de Mina (DAM)**. Santa Catarina, 79 p. Dissertação (Biologia de Fungos, Algas e Plantas), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina, 2016.

SCULTHORPE, C. D. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London. 610p. 1967.

SEAGO, J. L. J.; MARSH, L. C.; STEVENS, K. J.; SOUKUP, A.; VOTRUBOVA, O.; ENSTONE, E. A. Re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. **Annals of Botany**, v. 96, p. 565–579, 2005.

SHARMA, O. P.; MEHRA, P. N. Systematic anatomy of *Fimbristylis* Vahl (Cyperaceae). **Botanical Gazette**, v. 133, n. 2, p. 87–95, 1972.

SHIMAMURA, S.; YAMAMOTO, R.; NAKAMURA, T.; SHIMADA, S.; KOMATSU, S. Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. **Annals of Botany**, v. 106, p. 277–284, 2010.

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

SILVA, C. R. A. **Efeitos da drenagem ácida de mina de carvão (DAM) sobre a morfoanatomia, ultraestrutura e ecofisiologia de *Eleocharis laeviglumis* (Cyperaceae).** Santa Catarina, 70 p. Dissertação (Biologia de Fungos, Algas e Plantas), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina. 2015.

SVENSON, H. K. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* I. **Rhodora**, v. 31, n. 86, p. 121–135, 152–163, 167–191, 199–219, 224–242, 1929.

SVENSON, H. K. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* II. **Rhodora**, v. 34, n. 407, p. 193–203, 215–227, 1932.

SVENSON, H. K. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* IV. **Rhodora**, v. 39, n. 462, p. 210–231, 236–273, 1937.

SVENSON, H. K. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* V. **Rhodora**, v. 41, n. 482, p. 1–19, 43–77, 90–110, 1939.

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

TREVISAN, R. ***Eleocharis* (Cyperaceae) na região sul do Brasil.** Tese (Doutorado em Ciências: Botânica). Rio Grande do Sul, 241 p. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, 2009.

UENO, O.; TAKEDA, T.; SAMEJIMA, M.; KONDO, A. Photosynthetic characteristics of an amphibious C4 plant, *Eleocharis retroflexa* ssp. *chaetaria*. **Plant Production Science**, v. 1, n. 3, p. 165–173, 1998.

UENO, O. Environmental regulation of C3 and C4 Differentiation in the amphibious sedge *Eleocharis vivipara*. **Plant Physiology**, v. 127, p. 1524–1532, 2001.

UENO, O.; WAKAYAMA, M. Cellular expression of C3 and C4 photosynthetic enzymes in the amphibious sedge *Eleocharis retroflexa* ssp. *chaetaria*. **Journal of Plant Research**, v. 117, p. 433–441, 2004.

ZANELLA, M. V.; BONA, C.; MOÇO, M. C. C. Ontogênese do aerênquima da raiz de *Eleocharis kleinii* Barros e *Eleocharis Subarticulata* (Nees) Boeck (Cyperaceae). **19º EVINC- Evento de Iniciação Científica**, Universidade Federal do Paraná, 2011.

YANO, O.; KATSUYAMA, T.; TSUBOTA, H.; HOSHINO, T. Molecular phylogeny of Japanese *Eleocharis* (Cyperaceae) based on ITS sequence data, and chromosomal evolution. **Journal of Plant Research**, v. 117, p. 409–419, 2004.

3 CAPÍTULO I

Ontogênese e evolução do aerênquima da raiz em *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae)

Com base na morfologia final do aerênquima da raiz de *Eleocharis* R. Br., o padrão lisígeno tangencial sempre foi característico do grupo, no entanto um novo padrão de desenvolvimento foi descoberto. Para caracterizar os tipos de aerênquima presentes na raiz de espécies de *Eleocharis* e sua evolução, os dois padrões foram analisados quanto ao seu desenvolvimento (ontogênese) e sua evolução (reconstrução do estado ancestral) no gênero. Análises anatômicas e evolutivas dos padrões foram realizadas na raiz de 59 espécies. O estabelecimento das fases de desenvolvimento do aerênquima permitiu gerar parâmetros seguros para a identificação dos padrões. O padrão lisígeno tangencial é a provável condição ancestral do grupo, sendo que o padrão expansolisígeno braciforme é um estado derivado. A evolução dos diferentes padrões de aerênquima na raiz de *Eleocharis* pode ser um caso de heterotopia, com o desenvolvimento de expansões celulares que caracterizam as células observadas no padrão expansolisígeno braciforme, a exemplo do que ocorre nos diafragmas das lacunas de ar de outras macrófitas. Apesar do caráter padrão de aerênquima ser invariável em nível de espécie, a reversão do caráter do estado expansolisígeno braciforme para lisígeno tangencial também é visível na história do grupo, caracterizando um caráter homoplástico.

PALAVRAS CHAVE: anatomia – aerênquima lisígeno tangencial – aerênquima expansolisígeno braciforme – monocotiledôneas – planta aquática.

3.1 INTRODUÇÃO

As espécies do gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) habitam desde ambientes permanentemente alagados aos com inundações temporárias com posterior regresso a condições mais secas (Svenson, 1929; Goetghebeur, 1998). O excesso de água resulta em severa pressão de seleção principalmente pela privação de oxigênio, dióxido de carbono e luz para a fotossíntese. Para crescer, reproduzir e competir em tal ambiente, as espécies precisaram adquirir novos atributos (Jackson *et al.*, 2009). Entre as inovações adquiridas pelos vegetais aquáticos está o aerênquima, tecido que contém espaços de ar ampliados que excedem os normalmente encontrados nos espaços intercelulares (Evans, 2003; Drew *et al.*, 2000). Isso possibilita o arejamento contínuo entre os órgãos aéreos e a rizosfera em ambientes de baixa concentração de O₂ (Sculthorpe, 1967; Drew *et al.*, 2000; Shimamura *et al.*, 2010). A formação do aerênquima pode ocorrer pelos processos de separação (esquizógeno), lise (lisígeno) (Evans, 2003) e expansão celular (expansígeno) (Seago *et al.*, 2005). Cada um desses processos ou a combinação entre eles origina um padrão de desenvolvimento, que apresenta morfologia distinta de aerênquima (Seago *et al.*, 2005; Jung *et al.*, 2008).

Para as raízes de angiospermas, sete padrões principais são descritos: esquizógeno, esquizo-lisígeno, lisígeno em pacotes, lisígeno radial, lisígeno tangencial, expansígeno favo de mel e expansígeno radial (Seago *et al.*, 2005). As raízes de Cyperaceae possuem as células corticais de formato cúbico organizadas de forma radial em todo o meristema fundamental (Kadej, 1963; Seago & Marsh, 1989; Heimsch & Seago, 2008), o que favorece a formação de aerênquima lisígeno e esquizógeno no órgão (Justin & Armstrong, 1987; Seago *et al.*, 2005). O processo lisígeno nas raízes, que é o mais frequente (Seago *et al.*, 2005; Jung *et al.*, 2008), contribui significativamente para a manutenção das plantas em ambientes de baixa concentração de O₂, pois fornece uma via interna de transferência e armazenamento deste gás e diminui o consumo de O₂, devido a redução no número de células (Drew *et al.*, 2000).

O aerênquima formado por lacunas tangenciais, onde as células do córtex sofrem separações e colapsos em setores tangenciais entre fileiras radiais de células intactas, foi considerado como uniforme e típico para Cyperaceae há mais de um século (Plowman, 1906). Porém, Metcalfe (1971) ampliou a diversidade de aerênquima ao relatar os tipos com cavidades radiais e circulares. Nas últimas décadas foram relatados aerênquima composto por células brachiformes nos gêneros *Cyperus* L. (Rodrigues & Estelita, 2004) e *Oxycaryum* Nees (Leite *et al.*, 2009; Marques & Moscheta, 2010). Em *Eleocharis* um novo padrão de

aerênquima na raiz, distinto do lisígeno tangencial, demonstrando que o gênero pode apresentar mais de um tipo de estrutura de aerênquima. Como as espécies de *Eleocharis* são tipicamente de ambientes alagados e o aerênquima tem papel fundamental na sobrevivência nesses locais, a mudança estrutural neste tecido pode ter sido importante para a evolução do grupo, caracterizando alterações adaptativas.

Apesar do conhecimento acumulado acerca da morfologia e ontogenia do aerênquima em raízes de Cyperaceae, ainda não há dados que permitam investigar os processos evolutivos que causaram a diversidade de padrões observados na família. No que concerne a evolução de padrões ontogenéticos, os principais processos historicamente invocados podem ser classificados como heterocrônicos (i.e., mudanças no tempo de desenvolvimento dos órgãos/tecidos em relação à maturação sexual dos organismos, como neotenia e hiperomorfose (McNamara, 2012)) ou heterotópicos (i.e., mudanças no padrão espacial do desenvolvimento de determinada estrutura, deflagradas por processos de regulação gênica diferencial nesses tecidos (McNamara, 2002)). A exemplo de estudos integrativos realizados em outros grupos, que permitiram investigar processos ontogênicos e evolutivos a partir de dados anatômicos e filogenéticos (i.e., Olson & Rossel, 2006; Pace *et al.*, 2009; 2015), aqui empregamos análises anatômicas e filogenéticas comparativas para investigar o aerênquima da raiz em *Eleocharis*. Com a finalidade de compreender a estrutura, a ocorrência e evolução dos diferentes padrões de aerênquima em *Eleocharis*, este trabalho descreve a ontogênese deste tecido, assim como investiga o padrão evolutivo dentro do grupo. Neste sentido, testamos especificamente a hipótese de que as linhagens que apresentam o mais recente padrão de aerênquima descendem de ancestrais com padrão lisígeno tangencial, que predomina em Cyperaceae. A partir da descrição ontogênica dos padrões, também investigamos se há indícios de processos de heterocronia e/ou heterotopia associados à evolução do aerênquima nas raízes de *Eleocharis*.

3.2 MATERIAL E MÉTODOS

3.2.1 Amostragem anatômica

Foram analisadas raízes de 59 espécies de *Eleocharis* (Tab. 1). Os indivíduos estudados correspondem a cerca de 20% das espécies de *Eleocharis*, representam todas as subséries, aproximadamente 87% das séries, 57% das seções e 75% dos subgêneros, segundo

a classificação de González-Elizondo e Peterson (1997). As amostras são procedentes de material fixado e/ou herborizado. As exsiccatas das espécies analisadas encontram-se depositadas nos herbários MBM e UPCB (acrônimos segundo Thiers, 2017). Para verificar possíveis diferenças anatômicas geradas pelo gradiente ecológico, sempre que disponível, cada espécie foi representada por três amostras de localidades e ambientes distintos (Tab. 1).

O material fresco foi fixado em FAA₇₀ (Johansen, 1940) e o herborizado reidratado com hidróxido de amônia 30% por três horas (Toscano de Brito, 1996), ao final, ambos foram armazenados em etanol 70%.

Para todas as espécies foram feitas secções transversais e longitudinais. As raízes de maior diâmetro foram seccionadas a mão livre com auxílio de lâmina de barbear, coradas com Azul de Astra e Fucsina Básica (Kraus & Arduin, 1997) e montadas em lâminas semipermanentes (Kaiser, 1880). As amostras de menor diâmetro foram incluídas em polietilenoglicol (PEG 1500 U.S.P.) ou historresina. Na inclusão em PEG, as amostras permaneceram por 12 horas em estufa a 60°C em solução de PEG e álcool etílico 70% (1:1), seguido de quatro horas em PEG 100% e inclusão em PEG 100%. Os blocos foram seccionados em micrótomo de rotação com ~ 30µm de espessura. A coloração e montagem dos cortes seguiram o descrito para os feitos a mão livre. Na inclusão em Historresina Leica® seguiram-se as orientações do fabricante. Os blocos foram seccionados em micrótomo de rotação com 7µm de espessura e as lâminas coradas com Azul de Toluidina (O'Brien *et al.*, 1964). Para a análise da ontogênese seguiu-se a técnica de inclusão em historesina, com seccionamento seriado.

3.2.2 Codificação e caracterização do desenvolvimento do aerênquima

O padrão anatômico foi observado em microscopia de luz e o desenvolvimento do aerênquima foi descrito conforme classificação baseada em Seago *et al.* (2005). Usamos o termo padrão de desenvolvimento para referirmo-nos aos diferentes processos pelos quais as células da raiz passam durante a formação do aerênquima. Cada processo de desenvolvimento foi descrito anatomicamente e relacionado a uma fase dessa formação. O termo padrão anatômico foi usado para referirmo-nos à morfologia do aerênquima radicular de *Eleocharis* plenamente desenvolvido; para sua identificação e classificação baseamo-nos, na descrição das fases da ontogênese.

3.2.3 Análise filogenética comparativa do padrão de evolução do aerênquima

A reconstrução filogenética disponível para o grupo (Roalson *et al.*, 2010) foi empregada como arcabouço para a escolha dos parâmetros utilizados nas análises comparativas. Além das 59 espécies analisadas anatomicamente, outras 87 foram adicionadas para reconstruir a filogenia utilizada em nossas análises, incluindo as espécies representantes do grupo externo *Bulbostylis juncoides* (Vahl) Kük. ex Osten, *Fimbristylis miliacea* (L.) Vahl e *Fuirena umbellata* Rottb. As análises foram feitas usando DNA nuclear (ITS1, 5.8S, ITS2) e do cloroplasto (*trnC-ycf6* e *ycf6-psbM*). As sequências moleculares das 143 espécies de *Eleocharis* foram obtidas a partir dos resultados originais da análise Bayesiana da filogenia do gênero (Roalson *et al.*, 2010) e das espécies do grupo externo, pelo banco de dados GenBank®. O alinhamento global das sequências foi feito pela ferramenta Muscle no programa MEGA versão 6.06 (Tamura *et al.*, 2013) e ajustados manualmente. Análises Bayesianas foram executadas no programa MrBayes versão 3.2.6 (Huelsenbeck & Ronquist, 2001; Ronquist & Huelsenbeck, 2003), com os modelos GTR+I+gamma (ITS), GTR+gamma (*trnC-ycf6*) e HKY+I+gamma (*ycf6-psbM*). Os modelos utilizados foram baseados no resultado das análises do jModelTest versão 2.1.6 (Darriba *et al.*, 2012; Guindon & Gascuel, 2003). As análises Bayesianas foram executadas em uma cadeia com 120 milhões de gerações, amostrada a cada 1000 árvores geradas. As árvores resultantes foram resumidas em uma árvore de consenso de maioria com exclusão de um burnin de 25% (material suplementar). O suporte de ramo foi avaliado pela Probabilidade Posterior (p.p.).

A filogenia consenso resultante da análise feita com o programa MrBayes foi utilizada para definição dos (*tree-*) *priors* na análise de datação molecular realizada no programa BEAST 2.2.1 (Drummond *et al.*, 2012). Essa análise é necessária para estimativa dos tempos de divergência entre as espécies analisadas. A análise foi feita com relógio molecular relaxado, com taxas estimadas a partir de uma distribuição lognormal e utilizando os modelos de substituição indicado para cada sequência. O ponto de calibração utilizado corresponde ao fóssil mais antigo do gênero, identificado como representante do grupo palustris, *Eleocharis palustris* (L.) Roem. & Schult., encontrado na formação Kholmech na Rússia (Velichkevich & Zastawniak, 2003). Esta formação pertence ao registro estratigráfico do Pliocene superior, e tem a data geológica estimada de 3,6 a 2,6 Ma (Šeirienė *et al.*, 2015). Empregamos uma distribuição lognormal, com média 1,75Ma e desvio padrão de 0,25Ma (o que corresponde a um limite/offset de 2.6Ma, conforme indicado para datação por registro

fóssil, ver Iles *et al.*, 2015). Conforme a análise de consenso de maioria (material suplementar), o grupo palustris corresponde às espécies *Eleocharis erythropoda*, *E. macrostachya*, *E. palustris*, reconstruído como monofilético com alta sustentação de p.p. (aqui chamado de clado palustris sensu stricto, já que a taxonomia tradicional inclui também a espécie *E. mamillata*, que emerge em um clado diferente, embora com baixa sustentação, similar ao encontrado por Roalson *et al.*, 2010). Além do *prior* de monofiletismo atribuído ao grupo palustris, nessa análise também estabelecemos o monofiletismo para o gênero *Eleocharis*, conforme resultado de nossa análise de consenso de maioria (material suplementar), com o intuito de reduzir o espaço amostral e otimizar a realização das análises. A análise foi feita com 50.000.000 gerações com Markov Chain Monte Carlo (MCMC), amostradas a cada 50.000 árvores geradas. As filogenias resultantes foram resumidas em uma árvore consenso MCC (*maximum clade credibility*), após a exclusão de um burnin de 20%.

Com a árvore de MCC calibrada em função do tempo absoluto (em Ma), fizemos a reconstrução de estado ancestral dos padrões do aerênquima. Para isso, as espécies com dados faltantes e o grupo externo foram excluídas manualmente, de forma a permanecer apenas as espécies analisadas do gênero e a manter os comprimentos de ramos inalterados (i.e., sem alterar o tempo de divergência estimado entre as espécies analisadas). A reconstrução foi feita pelo método de máxima verossimilhança, com o modelo de evolução MK1, no programa Mesquite v. 3.03 (Maddison & Maddison, 2015). A ocorrência do padrão anatômico de aerênquima da raiz foi codificada como um caráter discreto, sendo seus estados de caráter [0] lisígeno tangencial; [1] expansolisígeno brachiforme.

3.3 RESULTADOS

Este estudo representa uma análise da anatomia da raiz de seis dos sete clados indicados no maior estudo filogenético disponível para *Eleocharis*. Foram explorados os padrões de desenvolvimento do aerênquima da raiz e os dados gerados foram codificados para análise de reconstrução de estado ancestral do aerênquima e avaliação de seu padrão evolutivo no gênero.

3.3.1 Análise anatômica

3.3.1.1 Meristema apical e desenvolvimento inicial do córtex

A raiz de *Eleocharis* possui um meristema apical de organização fechada com três camadas iniciais (Fig. 1A, B). A camada mais interna representa as iniciais do cilindro central, a camada mediana, as iniciais da epiderme e do córtex, e a camada inferior, o caliptrógeno, que consiste nas iniciais da coifa (Fig. 1B). A formação do córtex, região na qual o aerênquima se desenvolve, inicia-se a partir das células meristemáticas da proendoderme. Em secção transversal, observa-se que as células da proendoderme sofrem divisões periclinais, formando fileiras radiais de células no meristema fundamental, que delimitam pequenos espaços intercelulares (Fig. 1C-D). O número de fileiras de células radiais aumenta por divisão anticlinal, ampliando o número de raios, na região mediana e externa do córtex (Fig. 1C-D).

3.3.1.2 Desenvolvimento do aerênquima

A formação do aerênquima na raiz de *Eleocharis* envolve lise e separação celular. A partir da região meristemática, dois padrões de desenvolvimento são diferenciados, o lisígeno tangencial e o expansolisígeno brachiforme. Nas espécies em que ocorre o padrão lisígeno tangencial (Fig. 2A-E), na região de alongamento celular, as células vacuolizadas delimitam pequenos espaços intercelulares quadrangulares (Fig. 2A). Na sequência, inicia-se a formação do aerênquima, que passa por três etapas: I- Lise tangencial: colapso tangencial juntamente com a separação das células em determinados setores do córtex, entre fileiras radiais de células intactas de formato arredondado (Fig. 2B-C). II- Lise radial: em regiões distais do ápice da raiz, algumas das fileiras radiais de células intactas sofrem colapso das paredes no sentido radial (Fig. 2D). Nesse estágio, as lacunas são alongadas tangencialmente (Fig. 2D). III- Lise radial tardia: colapso de todas as fileiras radiais de células intactas restantes no córtex, o que confere o aspecto de “teia de aranha”, devido ao alinhamento das paredes celulares tanto no sentido radial quanto tangencial (Fig. 2E).

No padrão de desenvolvimento expansolisígeno brachiforme (Fig. 2F-L), a formação do aerênquima ocorre de forma precoce, junto à diferenciação celular meristemática (Fig. 2F-G). As lacunas são originadas inicialmente pelo processo de expansão e posteriormente por lise celular, seguindo quatro etapas: I- Expansão brachiforme: com exceção de cerca de três camadas próximas do cilindro central (córtex interno), todas as células do córtex iniciam a distensão longitudinal e a formação de prolongamentos brachiformes radiais e tangenciais de conexão intercelular (braços) (Fig. 2G-I). II- Lise radial: em regiões subsequentes ocorre o colapso de sectores radiais de células, intercaladas com fileiras radiais de células intactas (Fig. 2J). Apesar de colapsadas as células mantêm-se unidas pelos prolongamentos brachiformes. A

estrutura nesse estágio apresenta aspecto de rede, cujos espaços são quadrangulares e alongados radialmente, em vista transversal (Fig. 2J). III- Rompimento tangencial: os prolongamentos brachiformes das células colapsadas radialmente se rompem no sentido tangencial formando grandes cavidades (Fig. 2K). IV- Lise radial tardia: Colapso radial de todas as fileiras de células intactas restantes do córtex (Fig. 2L). Neste estágio, o aerênquima apresenta também um aspecto de “teia de aranha” semelhante ao do padrão lisígeno tangencial, quando visto em corte transversal, no entanto, apresenta-se mais desorganizado (Fig. 2L). Os estágios finais de diferenciação celular (fase três do padrão lisígeno tangencial e fase quatro do expansolisígeno brachiforme) em geral ocorrem apenas nas regiões mais basais de raízes velhas.

3.3.2 Análise filogenética comparativa

A reconstrução do estado ancestral do padrão de aerênquima da raiz (Fig. 3) indica que este é um caráter homoplástico no gênero. A transição entre os padrões ocorreu pelo menos oito vezes na história evolutiva do grupo, incluindo duas reversões para o provável estado ancestral. O estado apresentado pelo nó ancestral de *Eleocharis* é ambíguo, tendo sido estimada a probabilidade de 67% do padrão de aerênquima no ancestral do gênero ter sido o estado lisígeno tangencial. O aerênquima com padrão expansolisígeno brachiforme aparece como derivado do padrão lisígeno tangencial na maioria das transições observadas, aparecendo de forma independente pelo menos seis vezes no grupo. A reversão deste padrão para o lisígeno tangencial é vista em *E. emarginata*, e ocorreu a menos de 4,2Ma, provavelmente ocorreu também no ancestral do clado sete a 10,8Ma (16,39-6,54Ma).

3.4 DISCUSSÃO

A análise ontogenética da raiz do gênero *Eleocharis* revelou um novo padrão de desenvolvimento para o aerênquima para a família, o expansolisígeno brachiforme, e expôs a importância do conhecimento das fases de formação desse tecido nas raízes. A reconstrução dos estados ancestrais no grupo sugere que este padrão é derivado em linhagens cujos ancestrais apresentam aerênquima lisígeno tangencial, típico dos membros de Cyperaceae.

O padrão de desenvolvimento lisígeno tangencial corrobora o descrito para os membros de *Eleocharis* e da família Cyperaceae, na qual as células do córtex radiado sofrem

lise tangencial (Fig. 2B-C) (Metcalf, 1971; Justin & Armstrong, 1987; Fagerstedt, 1992; Visser *et al.*, 2000; Seago *et al.*, 2005; Jung *et al.*, 2008). Esses autores, ao relatarem a lise ou colapso tangencial em *Eleocharis*, em geral, descrevem-na entre fileiras de células radiais intactas (final da lise tangencial, fase I), ou com a possibilidade de ter algumas das fileiras radiais também colapsadas (lise radial, fase II). O aspecto de rede ou teia de aranha citado por alguns autores (Smirnoff e Crawford, 1983; Justin & Armstrong 1987), refere-se ao estágio final de desenvolvimento do aerênquima (fase III), no qual, tanto as fileiras tangenciais quanto as radiais estão colapsadas.

O padrão de desenvolvimento expansolisígeno braciforme difere do descrito para os membros de *Eleocharis* e para Cyperaceae, principalmente por não ter o típico processo de lise tangencial em sua formação, e apresentar rompimento tangencial nos prolongamentos braciformes das células já colapsadas radialmente. Assim, os colapsos existentes no desenvolvimento do aerênquima são resultantes unicamente de lise radial. Este novo aerênquima tem como característica marcante a formação de “braços” no início do processo de diferenciação celular, ainda na região meristemática da raiz. Essa diferenciação ocorre pelo crescimento/expansão das células sem separação ou morte celular, caracterizando um desenvolvimento expansígeno das lacunas (Seago *et al.*, 2000a; Seago *et al.*, 2005). O padrão expansolisígeno braciforme difere em morfologia e nos processos de formação do aerênquima quando comparados aos padrões favo de mel e expansígeno radial. (Seago *et al.*, 2005). A principal diferença entre ele e o padrão favo de mel é a organização das lacunas e a formação de expansões braciformes; já no padrão expansígeno radial destaca-se a presença de colapso celular após a expansão celular. Dessa forma, optamos por definir esse padrão como expansolisígeno (expansígeno/lisígeno) braciforme, assim como alguns padrões são definidos como esquizo-lisígenos (esquisógeno/lisígeno) (Seago *et al.*, 2005; Bartoli *et al.*, 2015) por apresentar os dois processos em sua formação. Além disso, o termo braciforme é adequado, uma vez que é a característica mais evidente na distinção dos dois padrões definidos para *Eleocharis*.

A presença de prolongamentos nas células do aerênquima expansolisígeno braciforme, produz um aumento dos espaços intercelulares tanto no sentido tangencial quanto radial das células que delimitam as colunas, o que proporciona uma ampla comunicação entre estas, enquanto que no padrão lisígeno tangencial as células que delimitam as colunas possuem pequenos espaços intercelulares devido a ausência desses prolongamentos. Como o aerênquima é fundamental na aeração da planta em ambientes de baixa concentração de O₂ (Sculthorpe, 1967; Drew *et al.*, 2000; Shimamura *et al.*, 2010) é possível concluir que a

mudança da morfologia interna na raiz, gerada pelo processo expansígeno inicial, não interfere de maneira negativa na oxigenação dos indivíduos. Porém estudos ecológicos e fisiológicos futuros entre os padrões de aerênquima de *Eleocharis* são importantes para verificar se há alteração na dinâmica dos gases na raiz, gerada pelo aumento de comunicação entre as colunas de ar, e, se essa característica proporciona alguma vantagem.

Aerênquima com células braciiformes, semelhante ao descrito no padrão expansolisígeno braciiforme, foi relatado para *Oxycaryum cubense* (Poepp. & Kunth) Palla em Cyperaceae (Marques & Moscheta *et al.*, 2010; Leite *et al.*, 2009) e para *Pontederia cordata* L. (Pontederiaceae) (Seago *et al.* 2000b; Marques & Moscheta *et al.*, 2010), porém os processos de formação são distintos do expansolisígeno braciiforme. Em *O. cubense* a expansão celular braciiforme é seguida por lise tangencial (Marques & Moscheta *et al.*, 2010; Leite *et al.*, 2009). Enquanto o aerênquima de *P. cordata* L. (Pontederiaceae) é formado unicamente pela expansão das células sem a presença de lise celular segundo Seago *et al.* (2000b) e seguida por lise celular segundo Marques e Moscheta *et al.* (2010). O córtex formado por células alongadas no sentido axial com prolongamentos braciiformes radiais e tangenciais presentes em *Eleocharis* e em *O. cubense* sugere que o processo expansígeno possa ser comum para Cyperaceae.

Nosso estudo demonstra que a avaliação do aerênquima em sua fase tardia, presente nas regiões mais basais das raízes, em *Eleocharis*, e provavelmente em outras Cyperaceae, pode levar a erros na sua classificação, pois o padrão lisígeno tangencial e o expansolisígeno braciiforme convergem para uma mesma morfologia em secção transversal (padrão teia de aranha). Jung *et al.* (2008) esquematizam esta morfologia tardia como sendo modelo do aerênquima lisígeno tangencial. No entanto, como relatado, esta morfologia reflete o desenvolvimento de dois padrões distintos. Assim, para a correta definição do padrão é necessário avaliar o aerênquima em fases iniciais de formação, ou em seu desenvolvimento pleno. Como normalmente é relatado, a partir do padrão anatômico lisígeno tangencial é possível prever as principais fases da formação desse tecido. No entanto, o mesmo não pode ser afirmado do padrão anatômico do aerênquima expansolisígeno braciiforme. A morfologia deste padrão se assemelha a dos padrões que sofrem lise tangencial e radial, porém o processo de lise tangencial não está presente em seu desenvolvimento. Contudo, pelo formato de suas células é possível identificar o processo de expansão celular, característico do padrão de desenvolvimento desse aerênquima.

Como esperado, as reconstruções filogenéticas utilizando MrBayes e BEAST indicaram os mesmos sete clados principais identificadas por Roalson *et al.* (2010). Porém

diferente da topologia encontrada pelos autores, o clado cinco e seis são linhagens irmãs do clado quatro (probabilidade posterior de 82%) e não do clado sete. Como esses grupos apresentaram baixa sustentação tanto na análise de Roalson *et al.* (2010), como nas análises feitas aqui, somente análises filogenéticas com maiores amostragens de taxa e/ou marcadores poderão elucidar o parentesco entre essas linhagens. A baixa sustentação de algumas linhagens pode ter afetado a análise de reconstrução de estado ancestral, diminuindo seu poder discriminatório nos nós onde o estado ancestral foi reconstruído como equívoco (Fig. 3). No entanto, o padrão evolutivo geral indicado pela análise e discutido a seguir seria o mesmo, ainda que esses nós fossem resolvidos; portanto os principais resultados apresentados aqui não serão afetados (ou serão minimamente afetados) por uma melhora na amostragem filogenética.

A análise de reconstrução de estado ancestral dos padrões de aerênquima corroboram a hipótese de que as linhagens que possuem padrão expansolisígeno braciforme descendem de um ancestral com padrão lisígeno tangencial. Apesar dos três ancestrais mais antigos do grupo apresentarem o padrão anatômico do aerênquima ambíguo, os ancestrais da maioria dos clados identificados por Roalson *et al.* (2010) e resgatados aqui, apresentam seu ancestral com o padrão de aerênquima reconstruído de maneira inequívoca (Fig. 3). Todas as espécies presentes no clado um e seus ancestrais apresentam o padrão anatômico lisígeno tangencial, enquanto as espécies viventes e ancestrais dos clados cinco e seis apresentam o padrão expansolisígeno braciforme. O clado quatro possui o padrão expansolisígeno braciforme presente em toda sua linhagem, exceto na espécie, *E. emarginata*, que mostra o padrão lisígeno tangencial. Embora seja uma linhagem monofilética, este clado é marcado por baixa resolução das relações de parentesco entre as espécies que o compõem (baixos valores de p.p. nos nós internos, ver material complementar), indicando que uma melhor amostragem (tanto filogenética quanto anatômica) poderá futuramente melhorar a inferência sobre a evolução de aerênquima no grupo. No entanto, nossos resultados indicam de forma inequívoca que a regressão para o estado lisígeno tangencial ocorreu pelo menos uma vez nessa linhagem.

Já o clado sete apresenta um mosaico entre os estados do padrão de aerênquima nas diferentes linhagens que o compõem. Como o ancestral do clado sete é ambíguo, seu ancestral pode representar um antepassado com o padrão expansolisígeno braciforme presente em suas raízes. Porém, há uma maior probabilidade (85%) de que esse ancestral apresente o padrão lisígeno tangencial e que a reversão entre os padrões tenha ocorrido nessa linhagem. Com isso, a reversão dos padrões não estaria restrita apenas ao que ocorre no clado quatro. O aparecimento do estado expansolisígeno braciforme é sugerido várias vezes dentro do clado

sete: no ancestral de *E. parodii* e *E. subarticulata*, nas espécies *E. montevidensis*, *E. intermedia*, e provavelmente no ancestral de *E. squamigera* (81% de probabilidade) e no ancestral de *E. acuta* e *E. pallens* (65%). No entanto, é crucial aumentar a resolução filogenética dentro do clado sete para que essas transições sejam devidamente quantificadas.

O processo de desenvolvimento que origina o padrão expansolisígeno braciforme causa uma alteração geométrica nas células que compõem as lacunas de ar do aerênquima, quando comparadas ao seu estado ancestral, o padrão lisígeno tangencial. Essa alteração geométrica é resultante do processo de expansão celular das células do córtex da raiz, ainda nos estágios iniciais do desenvolvimento anatômico. Como já mencionado, aerênquima compostos por células braciformes são escassos na literatura, porém as células braciformes com frequência estão presentes nas camadas de diafragmas que cortam transversalmente as lacunas de ar do aerênquima dos órgãos das plantas aquáticas (Snow, 1914; Dickison, 2000). Apesar do aerênquima da raiz de *Eleocharis* não ter diafragmas, este está presente na bainha e no escapo de todas as espécies analisadas (Marcondes *et al.*, dados não publicados). Nossos dados anatômicos sugerem uma possível mudança espacial na expressão das células braciformes encontradas no aerênquima do escapo e bainha de *Eleocharis*, o que indica que a evolução dos diferentes padrões de aerênquima na raiz do gênero pode ser um caso de heterotopia. Fato pouco comum, uma vez que mudanças heterotópicas em plantas são geralmente descritas em relação à morfologia floral (ver Rudall & Bateman, 2002; He & Saedler, 2005).

Como o caráter padrão de aerênquima mostrou-se bastante homoplástico em *Eleocharis*, incluindo reversões entre o padrão derivado e o ancestral, ele não é um bom caráter para uso taxonômico e identificação de linhagens em nível infra-genérico. Porém este se mostra invariável nas espécies, sendo relevante como característica diagnóstica e auxiliando a identificação e descrição de espécies.

3.5 CONCLUSÃO

O estudo da ontogênese do aerênquima em *Eleocharis* aqui apresentado identificou o padrão lisígeno tangencial e expansolisígeno braciforme para o gênero e estabeleceu suas fases de desenvolvimento. Isso permitiu gerar parâmetros seguros para a identificação dos diferentes padrões, não só para o gênero, mas para Cyperaceae como um todo. Concluímos que para a correta definição dos padrões de desenvolvimento é necessário conhecer as etapas de formação do aerênquima, pois a morfologia final pode não indicar todos os processos de

formação pelo qual o tecido passou. Para avaliar o padrão anatômico do aerênquima deve-se usar a fase de desenvolvimento pleno do tecido, pois a morfologia do estágio final (tardio) pode levar a erros, por ser equivalente entre alguns padrões, como é o caso de *Eleocharis*. Os resultados obtidos a partir da reconstrução do estado ancestral do padrão de aerênquima corroboraram a hipótese de que as linhagens que possuem padrão expansolisígeno braciiforme descendem de um ancestral com padrão lisígeno tangencial. Combinados às descrições ontogenéticas, esses resultados também rejeitam a ocorrência de heterocronia durante o desenvolvimento do aerênquima e indicam que a evolução do padrão expansolisígeno braciiforme ocorreu por mudanças heterotópicas, relacionadas à expressão de prolongamentos nas células que delimitam as colunas de ar do aerênquima da raiz, similarmente ao observado nos diafragmas presentes nos caule, raízes e folhas de macrófitas. O caráter padrão de aerênquima é invariável nas espécies analisadas, porém a reversão do caráter está presente na história do grupo. No total foram oito transições entre os padrões em nosso estudo, o que mostra que o caráter é bastante homoplástico.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos ao pesquisador Eric H. Roalson pela gentileza de disponibilizar o arquivo de output das análises bayesianas da filogenia do grupo, a disponibilidade dos herbários MBM e UPCB por permitir acesso às amostras e ao Maiko V. Zanella pela contribuição na confecção das lâminas da ontogênese da raiz. Este trabalho teve o apoio financeiro para o primeiro autor pela CAPES.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Bartoli G, Forino LMC, Durante M, Tagliasacchi AM. 2015.** A lysigenic programmed cell death-dependent process shapes schizogenously formed aerenchyma in the stems of the waterweed *Egeria densa*. *Annals of Botany* **116**: 91–99.
- Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. 2012.** jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* **9**: 772.
- Dickison WC. 2000.** Integrative Plant Anatomy. ed *Academic Press*. California, USA: 355p.
- Drew MC, He CJ, Morgan PW. 2000.** Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. *Plant science* **5**: 123–127.
- Drummond AJ, Suchard MA, Xie D, Rambaut A. 2012.** Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular biology and evolution* **29**: 1969–1973.
- Evans DE. 2003.** Aerenchyma formation. *New Phytologist* **161**: 35–49.
- Fagerstedt KV. 1992.** Development of aerenchyma in roots and rhizomes of *Carex rostrata* (Cyperaceae). *Nordic Journal of Botany* **12**: 115–120.
- Goetghebeur P. 1998.** Cyperaceae. In: Kubitzki K, Huber H, Rudall PJ, Stevens PS, Stutzel T (eds.). The families and genera of vascular plant. Flowering Plants - Monocotyledons. *Springer-Verlag*, Berlin **4**: 141–190.
- González-Elizondo MS, Peterson PM. 1997.** A classification of and key to the supraspecific taxa in *Eleocharis* (Cyperaceae). *Taxon* **46**: 433–449.
- Guindon S, Gascuel O. 2003.** A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. *Systematic Biology* **52**: 696–704.

- He C, Saedler H. 2005.** Heterotopic expression of *MPF2* is the key to the evolution of the Chinese lantern of *Physalis* a morphological novelty in Solanaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102** (16): 5779–5784.
- Heimsch C, Seago Jr A. 2008.** Organization of the root apical meristem in Angiosperms. *American Journal of Botany* **95**: 1–21.
- Huelsenbeck JP, Ronquist F. 2001.** MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. *Bioinformatics* **17**: 754–755.
- Iles WJD, Smith SY, Gandolfo MA, Graham SW. 2015.** Monocot fossils suitable for molecular dating analyses. *Botanical Journal of the Linnean Society* **178**: 346–374.
- Jackson MB, Ishizawa K, Ito O. 2009.** Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. *Annals of Botany* **103**: 137–142.
- Johansen DA. 1940.** Plant microtechnique. New York, *McGraw-Hill*, Book Co. Inc. 523p.
- Jung J, Lee SC, Choi HK. 2008.** Anatomical Patterns of Aerenchyma in Aquatic and Wetland Plants. *Journal of Plant Biology* **51**: 428–439.
- Justin SHFW, Armstrong W. 1987.** The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist* **106**: 465–495.
- Kadej F. 1963.** Interpretation of the pattern of the cell arrangement in the root apical meristem of *Cyperus gracilis* L. var. *alternifolius*. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* **32**: 296–307.
- Kaiser E. 1880.** Verfahren zur Herstellung in Einer Tadellosen Glycerin-Gelatine. *Botanisches Zentralblatt* **1880**: 25–26.
- Kraus JE, Arduin M. 1997.** Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Ed. *Seropédica*: 198p.

- Leite KRB, França F, Scatena VL. 2009.** Anatomia de espécies anfibias de Cyperaceae de lagoas do semi-árido, BA, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* **23**: 786–796.
- Maddison WP, Maddison DR. 2015.** Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.03 <http://mesquiteproject.org>.
- McNamara JK. 2002.** Changing Times, Changing Places: Heterochrony and Heterotopy. *Paleobiology* **28**: 551–558.
- McNamara JK. 2012.** Heterochrony: the evolution of development. *Evolution Education and Outreach* **5**: 203–218.
- Marques AMMS, Moscheta IS. 2010.** Anatomy of the root of eight species of emergent aquatic macrophytes from the upper Paran river, Paran  State, Brazil floodplain. *Acta Scientiarum Biological Sciences* **32**: 297–304.
- Metcalf CR. 1971.** Anatomy of the monocotyledons: V Cyperaceae. Ed. *Oxford*. 596p.
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.
- Olson ME, Rosell JA. 2006.** Using heterochrony to detect modularity in the evolution of stem diversity in the plant family Moringaceae. *Evolution* **60**: 724–734.
- Pace MR, Lohmann LG, Angyalossy V. 2009.** The rise evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evolution & Development* **11**: 465–479.
- Pace MR, Alcanta S, Lohmann LG, Angyalossy V. 2015.** Secodary phloem diversity and evolution in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Annals of Botany* **116**: 333–358.
- Plowman ABP. 1906.** The Comparative Anatomy and Phylogeny of the Cyperaceae. *Annals of Botany* **10**: 1–33.

- Roalson EH, Hinchliff CE, Trevisan R, Silva CRM. 2010.** Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and patterns of diversification in the spikerushes. *Systematic Botany* **35**: 257–271.
- Rodrigues AC, Estelita ME. 2004.** Anatomia da raiz de *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae) em desenvolvimento. *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 629–638.
- Ronquist F, Huelsenbeck JP. 2003.** MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics* **19**: 1572–1574.
- Rudall PJ, Bateman RM. 2002.** Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biological Reviews* **77**: 403–441.
- Seago JLJ, Marsh LC, Stevens KJ, Soukup A, Votrubova O, Enstone E. 2005.** A Re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Annals of Botany* **96**: 565–579.
- Seago JLJ, Peterson CA, Kinsley LJ, Broderick J. 2000a.** Development and structure of the root cortex in *Caltha palustris* L. and *Nymphaea odorata* Ait. *Annals of Botany* **86**: 631–640.
- Seago JLJ, Peterson CA, Enstone D. 2000b.** Cortical development in roots of the aquatic Plant *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). *American Journal of Botany* **87**: 1116–1127.
- Seago JLJ, Marsh LC. 1989.** Adventitious root development in *Typha glauca*, with emphasis on the cortex. *American Journal of Botany* **76**: 909–923.
- Sculthorpe CD. 1967.** The biology of aquatic vascular plants. *Edward Arnold*, London. 610p.
- Šeirienė V, Karabanov A, Rylova T, Baltrūnas V, Savchenko I. 2015.** The Pleistocene stratigraphy of the south-eastern sector of the Scandinavian glaciation (Belarus and Lithuania): a review. *Baltica* **28**: 51–60.

- Shimamura S, Yamamoto R, Nakamura T, Shimada S, Komatsu S. 2010.** Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Annals of Botany* **106**: 277–284.
- Smirnoff N, Crawford RMM. 1983.** Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. *Annals of Botany* **51**: 237–249.
- Snow LM. 1914.** Contributions to the knowledge of the diaphragms of water plants I. *Acirpus Validus*. *Botanical Gazette* **58**: 495–517.
- Svenson HK. 1929.** Monographic studies in the Genus *Eleocharis* I. *Rhodora* **31**: 121–135, 152–163, 167–191, 199–219, 224–242.
- Tamura k, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S. 2013.** MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* **30**: 2725–2729.
- Thiers B. 2017.** Index Herbariorum. New York Botanical Garden. Disponível em <<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>>. Acesso em 16 fevereiro 2017.
- Toscano de Brito ALV. 1996.** The use of concentrated ammonia as an excellent medium for the restoration of orchid pollinaria - An example from the Ornithocephalinae. *Lindleyana* **11**: 205–210.
- Velichkevich FY, Zastawniak E. 2003.** The Pliocene flora of Kholmech, south-eastern Belarus and its correlation with other Pliocene floras of Europe. *Acta Palaeobot* **43**: 137–259, 2003.
- Visser EJW, Bogemann GM, Van de Steeg HM, Pierik R, Blom CWPM. 2000.** Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. *New Phytologist* **148**: 93–103.

APÊNDICES

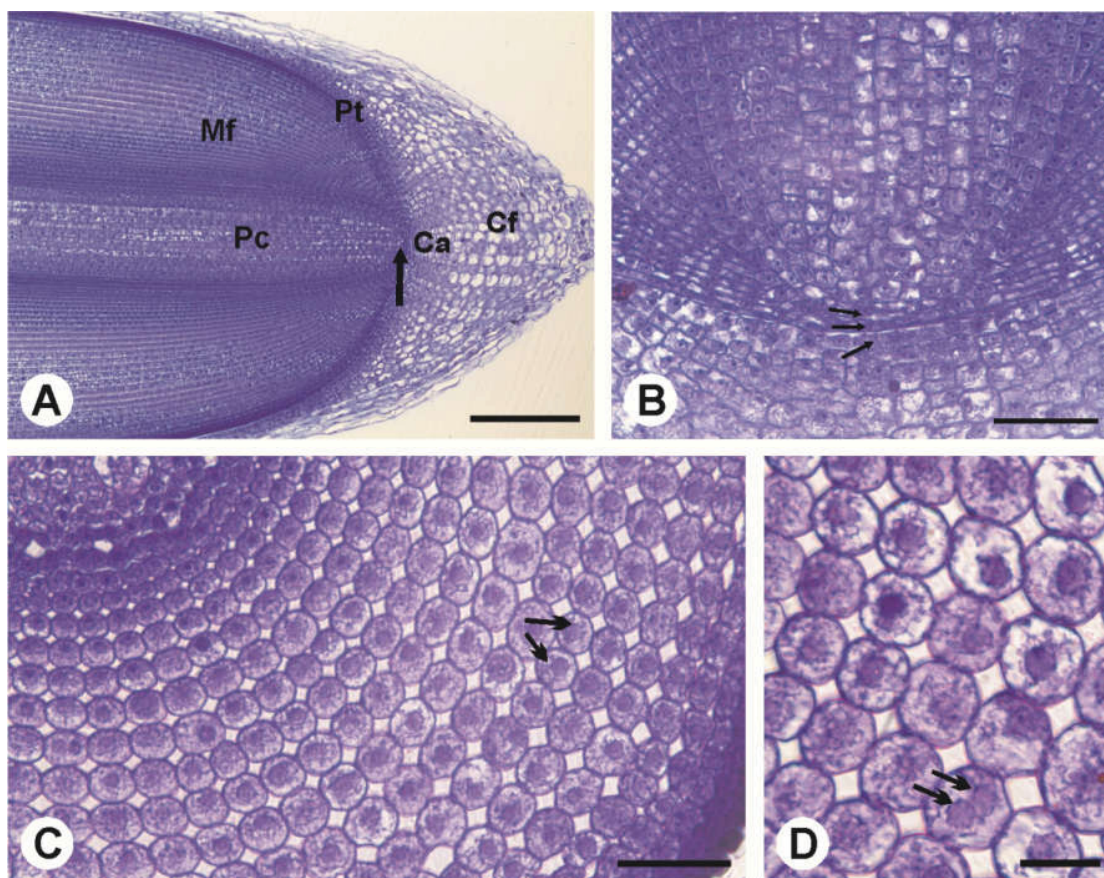


Figura 1: Meristema apical e desenvolvimento inicial do córtex da raiz de *Eleocharis kleinii* Barros. A–B. Secção longitudinal mediana do meristema apical. A. Meristema fechado com as camadas iniciais (seta). B. Detalhe das três camadas iniciais (setas). C–D. Secções transversais do ápice da raiz. C. Meristema fundamental evidenciando o alinhamento radial das células corticais e a duplicação dos raios (setas). D. Detalhe da divisão celular no raio (setas) evidenciado pela presença de dois núcleos recém separados. (Ca = caliptrogênio; Cf = coifa; Pt = protoderme; Pc = procâmbio; Mf = meristema fundamental). Barras: 20 μm (D); 50 μm (B–C); 200 μm (A).

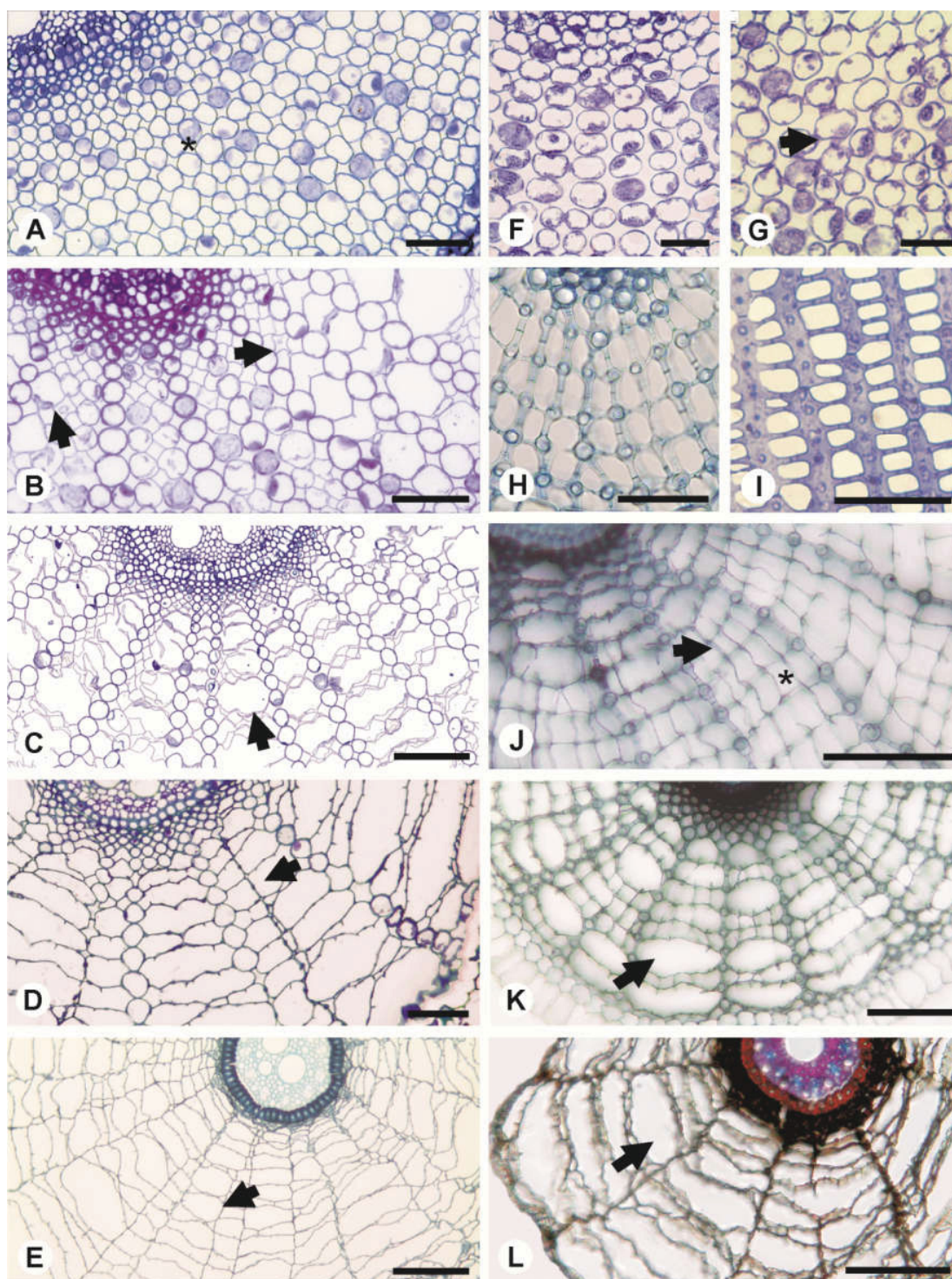


Figura 2: Ontogênese do aerênquima da raiz de *Eleocharis* R. Br. A–L. Secções transversais. A–E. Desenvolvimento do padrão de aerênquima lisígeno tangencial. A. Córtex na região de distensão, com espaços intercelulares quadrangulares (*). B. Início do colapso celular tangencial (seta). C. Colapso tangencial avançado (seta) entre células radiais intactas. D.

Início do colapso celular radial (seta). E. Final do processo de formação do aerênquima na base da raiz. F–L. Desenvolvimento do padrão de aerênquima expansolisígeno braciforme. F. Córtex na região de distensão, com o início de separação das células devido à formação de braços. G. Formação dos braços por expansão celular. H. Células após o término da expansão celular em vista transversal. I. Células após o término da expansão celular em vista longitudinal. J. Colapso das células no sentido radial (seta) evidenciando lacunas alongadas radialmente (*). K. Rompimento tangencial (seta). L. Colapso dos raios e estado final do aerênquima na base da raiz (seta). Barras: 20 μm (F–G) 50 μm (A–B, H–I); 100 μm (C–E, J–L). *E. kleinii* Barros (A–D), *E. mutata* (L.) Roem. & Schult. (E), *E. obtusa* Schult.; *E. sellowiana* Kunth (H–J), *E. subarticulata* Boeckeler (F–G, K).

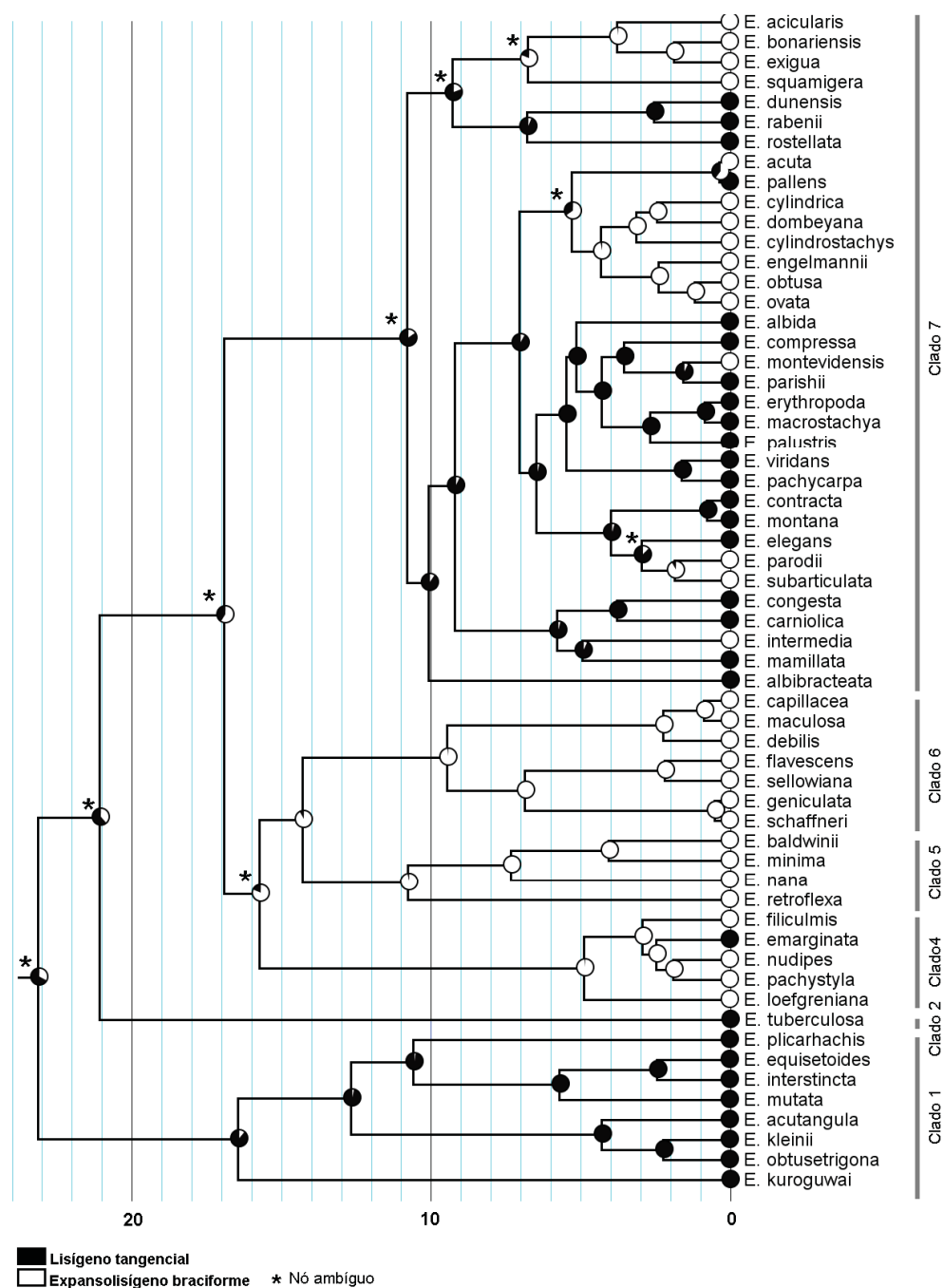


Figura 3: Reconstrução do estado ancestral do padrão de aerênquima da raiz de *Eleocharis* R. Br, por inferência Bayesianas a partir das regiões ITS1, 5.8S, ITS2; *trnC-ycf6* e *ycf6-psbM*. Feito pelo método de máxima verossimilhança, com modelo de Markov de um parâmetro (MK1), baseado no cronograma obtido pela datação da filogenia molecular disponível para o grupo (ver texto). Os clados indicados foram previamente definidos com base na filogenia do grupo (Roalson *et al.* 2010). Escala em milhões de anos (Ma).

Tabela 1: Lista das espécies utilizadas para análise da evolução e ontogenia do aerênquima da raiz em *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae), voucher, procedência e habitat.

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>Eleocharis</i>			
<i>E. acicularis</i> Bojer	Ahles, H. E. 84582 (UPCB)	Estados Unidos	——
	Lampinen, R. 17611 (MBM)	Finlândia	Orla do rio, solo arenoso. Anfíbia
	Wallnöfer, B. 13753 (MBM)	Áustria	Borda de represa em solo de assoreamento
<i>E. acuta</i> R. Br.	Lepschi, B. J. 1553 (MBM)	Austrália	Borda da represa, solo arenoso. Emergente
<i>E. acutangula</i> Schult.	Bona, C. <i>et al.</i> 455 (UPCB)	PR, Brasil	Borda de represa. Emergente
	La Yela s.n. (MBM127313)	Argentina	Terreno periodicamente inundável
	Stehmann, J. R. & Perdigão, G. 1705 (MBM)	MG, Brasil	Emergente
<i>E. albibracteata</i> Nees & E. Meyen	Vanni, R. <i>et al.</i> 4400 (MBM)	Argentina	Orla do rio
<i>E. albida</i> Torr.	Brumbach, W. C. 9031 (MBM)	Estados Unidos	Borda da lagoa
<i>E. baldwinii</i> Chapm.	Cappel, E. D & Godfrey, R. K. 173 (MBM)	Estados Unidos	Solo alagado em canal de drenagem
<i>E. bonariensis</i> Nees	Hatschbach, G. <i>et al.</i> 78115 (MBM)	SC, Brasil	Orla do rio
	Pedersen, T. M. 10034 (MBM)	Argentina	Bancos de areia em rio
<i>E. capillacea</i> Kunth	Pedersen, T. M. 10097 (MBM)	Paraguai	Pântano
	Ponciano 906 (MBM)	Paraguai	Pântano
	Shepherd, G. J. <i>et al.</i> 3757 (MBM)	GO, Brasil	Pântano
<i>E. carniolica</i> W. D. J. Koch	Camoletto, R. 395 (MBM)	Itália	Solo argiloso úmido
<i>E. compressa</i> Sull.	Isaac, J. A. 9766 (MBM)	Estados Unidos	Orla do rio
	Whitehouse, E. 15302A (MBM)	Estados Unidos	Solo argiloso úmido
<i>E. congesta</i> D. Don	Bai-Zhong X. 3753 (MBM)	China	——
	Bai-Zhong X. 4018 (MBM)	China	——
<i>E. contracta</i> Maury. ex Micheli.	Alvarez, D. <i>et al.</i> 10261 (MBM)	México	Várzea
	Pedersen, T. M. 10027 (MBM)	Argentina	Solo úmido, em terreno baixo
	Schinini, A. 5263 (MBM)	Argentina	Orla de rio (campo aberto)
<i>E. cylindrica</i> Buckley	Pedersen, T. M. 9093 (MBM)	Argentina	Solo argiloso úmido
	Pedersen, T. M. 9194 (MBM)	Argentina	Solo alagável com a chuva
<i>E. cylindrostachys</i> Boeckeler	Lepschi, B. J. 1435 (MBM)	Austrália	Leito raso de rio (lodo). Emergente
<i>E. debilis</i> Kunth	Carvalho, <i>et al.</i> s.n. (MBM145830)	MG, Brasil	Rio
	Thomas, W. W. <i>et al.</i> 14440 (MBM)	BA, Brasil	Em fendas de rochas, acima do nível do rio
<i>E. dombeyana</i> Kunth	Asplund, E. 7165 (MBM)	Equador	Borda de lago. Anfíbia
	Guaglianone, L. D. <i>et al.</i> 1410 (MBM)	Argentina	——
	Pedersen, T. M. 11781 (MBM)	Argentina	Lagoa em margem de rio
<i>E. dunensis</i> Kük.	Carnevali, R. 2316 (MBM)	Argentina	Campo úmido
	Pedersen, T. M. 15872 (MBM)	Uruguai	Solo lodoso

Espécie	Voucher	Procedência	Observação do local
<i>E. elegans</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Balslev, H. & Madsen, E. 10442 (MBM)	Equador	Orla do rio
	Barbosa, E. & Silva, J. M. 1587 (MBM)	MS, Brasil	Terreno alagado (pantanal)
	Pedersen, T. M. 9663 (MBM)	Argentina	Orla inundada ao longo de canal
<i>E. emarginata</i> (Nees) Klotzsch ex Boeckeler	Hatschbach, G. & Callejas, R. 47241 (MBM)	MS, Brasil	Campo com solo úmido
<i>E. engelmannii</i> Steud.	Ahles, H. E. 85429 (UPCB)	Estados Unidos	Terreno baixo inundável
	Kral, R. 39241 (MBM)	Estados Unidos	Campo arenoso baixo
<i>E. equisetoides</i> Torr.	Kral, R. 43089 (MBM)	Estados Unidos	—
<i>E. erythropoda</i> Steud.	Morency, M. 917 (MBM)	Canadá	Orla inundada ao longo de canal
<i>E. exigua</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Bona, C. & Costa, D. 355 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de lagoa. Emergente
	Bona, C. 263 (UPCB)	PR, Brasil	Pântano. Emergente
	Hatschbach, G. <i>et al.</i> 76498 (MBM)	MS, Brasil	Orla de rio
	Keller, H. 1465 (MBM)	Argentina	Borda marginal de floresta em sedimentos lodoso
<i>E. filiculmis</i> Kunth	Davidse, G. 3774 (MBM)	Venezuela	Solo lodoso
	Irwin, H. S. 31610 (MBM)	BA, Brasil	Solo arenoso úmido
	Pedersen, T. M. 9499 (MBM)	Paraguai	Pântano
<i>E. flavescens</i> (Poir.) Urb.	Bona, C. & Costa, D. R. 340 (UPCB)	PR, Brasil	Terreno alagado. Emergente
	Hatschbach, G. <i>et al.</i> 74110 (MBM)	MS, Brasil	—
	Whitehouse, E. 17624 (MBM)	Estados Unidos	—
<i>E. geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	Berghen, C. V. 6346	Senegal	—
	Bona, C. <i>et al.</i> 495	PR, Brasil	—
	Pedersen, T. M. 6949	Argentina	Solo argiloso úmido
<i>E. intermedia</i> Schult.	Brainerd, E. s.n. (MBM80830)	Estados Unidos	Solo arenoso de rio
<i>E. interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Pedersen, T. M. 14842 (MBM)	Argentina	Terreno baixo inundável
	Kuniyoshi, Y. S. & Ziller, S. R. 5351 (MBM)	PR, Brasil	Solo hidromórfico, sub-bosque
<i>E. kleinii</i> Barros	Bona, C. & Costa, D. R. 339 (UPCB)	PR, Brasil	Terreno alagado. Emergente
	Bona, C. & Costa, D. R. 369 (UPCB)	PR, Brasil	Lagoa temporária
<i>E. kuroguwai</i> Ohwi	Tsuchiya, K. & Matsui, K. 3025 (MBM)	Japão	Margem de reservatório subterrâneo
<i>E. loefgreniana</i> Boeckeler	Hatschbach, G. <i>et al.</i> 28241 (MBM)	PR, Brasil	Pântano
<i>E. macrostachya</i> Britton	Howell, J. T. 49671 (MBM)	Estados Unidos	Campo
	Seijo, G. 1308 (MBM)	Argentina	Pântano
<i>E. maculosa</i> (Vahl) Roem. & Schult	González, A. & Liesner, R. 10223 (MBM)	Venezuela	Margem da represa, solo arenoso
	Irwin, H. S. <i>et al.</i> 31024 (MBM)	BR, Brasil	Orla do rio, solo periodicamente inundado
<i>E. mamillata</i> (H. Lindb.) H. Lindb.	Tsuchiya, K. 2390 (MBM)	Japão	Pântano
<i>E. minima</i> Kunth	Asplund, E. 5739 (MBM)	Equador	Solo encharcado
	Pedersen, T. M. 13838 (MBM)	RS, Brasil	Solo úmido
<i>E. montana</i> Nelmes	Bona, C. 361 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de represa. Emergente
	Bona, C. <i>et al.</i> 589 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de reservatório

Espécie	Voucher	Procedência	Observação do local
<i>E. montevidensis</i> Kunth	Pedersen, T. M. 10771 (MBM)	Argentina	Vala à beira da estrada
	Reitz, R. 808 (MBM)	SC, Brasil	Zona úmida das dunas
	Whitehouse, E. 15276 (MBM)	Estados Unidos	Orla de rio
<i>E. mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Pabst, G. 7346 (MBM)	RJ, Brasil	Margem de lagoa, solo arenoso
	Reinert, B. L. & Bornschein, M. R. 65 (MBM)	PR, Brasil	Banhado, ~ 50 cm de profundidade
	Rigueira, D. 67938 (MBM)	BA, Brasil	Restinga
<i>E. nana</i> Kunth	Spironelo, W. R. <i>et al.</i> 22356 (MBM)	SP, Brasil	Mata de restinga
<i>E. nudipes</i> (Kunth) Palla	Delascio, F. <i>et al.</i> 11433 (MBM)	Venezuela	—
	Dombrowski, L. T. 9767 (MBM)	PR, Brasil	—
<i>E. obtusa</i> (Willd.) Schult.	Morency, M. 901 (MBM)	Canadá	—
	Whitehouse, E. 16515 (MBM)	Estados Unidos	Orla de rio, solo argiloso úmido
	Wofford, B. E. 80-102 (MBM)	Estados Unidos	Orla e ilhas do rio
<i>E. obtusetrigona</i> (Lindl. & Nees) Steud.	Bona, C. <i>et al.</i> 368 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de represa
	Pedersen, T. M. 13389 (MBM)	Argentina	Emergente
	Bona, C. <i>et al.</i> 162 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de lagoa
<i>E. ovata</i> (Roth) Roem. & Schult.	Fernald, M. L. 160 (MBM)	Estados Unidos	—
	Harz, K. E. s.n. (MBM82186)	Alemanha	—
	Leute, G. G. 12441a (MBM)	Austrália	—
<i>E. pachycarpa</i> É. Desv.	Pedersen, T. M. 14312 (MBM)	Chile	Depressões úmidas atrás das dunas
	Davidse, G. 4297 (MBM)	Venezuela	Pântano
<i>E. pallens</i> S. T. Blake	Constable, E. F. 4450 (UPCB)	Austrália	Água corrente
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	Coode, D. 34249 (UPCB)	Turquia	Lagoa
	Lampinen, R. 5099 (MBM)	Finlândia	Margem de lagoa
	Makings, E. & Casillas, A. 2975 (MBM)	Estados Unidos	Pantanal arbustivo
	Iltes, H. H. 606 (MBM)	Estados Unidos	Margem de lagoa
<i>E. parishii</i> Britton	Howell, J. T. <i>et al.</i> 43833 (MBM)	Estados Unidos	Várzea de rio
<i>E. parodii</i> Barros	Pedersen, T. M. 15683 (MBM)	Uruguai	Solo úmido
	Pedersen, T. M. 12533 (MBM)	Argentina	Vala úmida
<i>E. plicarhachis</i> (Griseb.) Svenson	Lindeman, J. C. & Haas, J. H. 868 (MBM)	PR, Brasil	—
	Lindeman, J. C. & Haas, J. H. 886 (MBM)	PR, Brasil	—
<i>E. rabenii</i> Boeckeler	Andrade, P. R. P. s.n. (MBM296881)	PR, Brasil	—
<i>E. retroflexa</i> (Poir.) Urb.	Holm-Nielsen, L. <i>et al.</i> 2885 (MBM)	Equador	Solo encharcado em encostas expostas da floresta tropical
<i>E. rostellata</i> (Torr.) Torr.	Nicora, E. G. <i>et al.</i> 8135 (MBM)	Argentina	Orla de rio, solos de água salobra
<i>E. schaffneri</i> Boeckeler	Koczicki, C. 511 (MBM)	SE, Brasil	Depressão brejosa, restinga
<i>E. sellowiana</i> Kunth	Bona, C. 370 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de represa.
	Bona, C. <i>et al.</i> 156 (UPCB)	PR, Brasil	Anfíbia
	Krapovickas, A. <i>et al.</i> 23798 (MBM)	Argentina	Margem de lagoa
	Stehmam, J. R. & Perdigão, G. s.n. (MBM145828)	MG, Brasil	Pântano
			Emergente

Espécie	Voucher	Procedência	Observação do local
<i>E. squamigera</i> Svenson	Cordeiro, J. <i>et al.</i> 1741 (MBM)	SC, Brasil	—
	Kozera, C. & Kozera, O. P. 2660 (MBM)	PR, Brasil	—
	Hatschbach, G. 14832 (MBM)	PR, Brasil	—
<i>E. subarticulata</i> (Nees) Boeckeler	Abreu, L. C. 344 (MBM)	SP, Brasil	Pântano
	Bona, C. <i>et al.</i> 345 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de lagoa. Emergente
<i>E. tuberculosa</i> (Michx.) Roem. & Schult.	Bona, C. <i>et al.</i> 362 (UPCB)	PR, Brasil	Pântano. Emergente
	Hansen, B. & Roginson, G. 10142 (MBM)	Estados Unidos	Vala à beira da estrada
	Orzell, S. L. & Bridges, E. L. 13896 (MBM)	Estados Unidos	—
<i>E. viridans</i> Kük. ex Osten	Pedersen, T. M. 9307 (MBM)	Paraguai	Solo úmido
	Pedersen, T. M. 10031 (MBM)	Argentina	Terreno baixo do rio, solo arenoso

MATERIAL COMPLEMENTAR

Figura A: Árvore filogenética de consenso de maioria do gênero *Eleocharis*, reconstruída a partir de análises Bayesianas realizadas com o programa MrBayes (versão 3.2.6), com exclusão de 25% de burn-in.

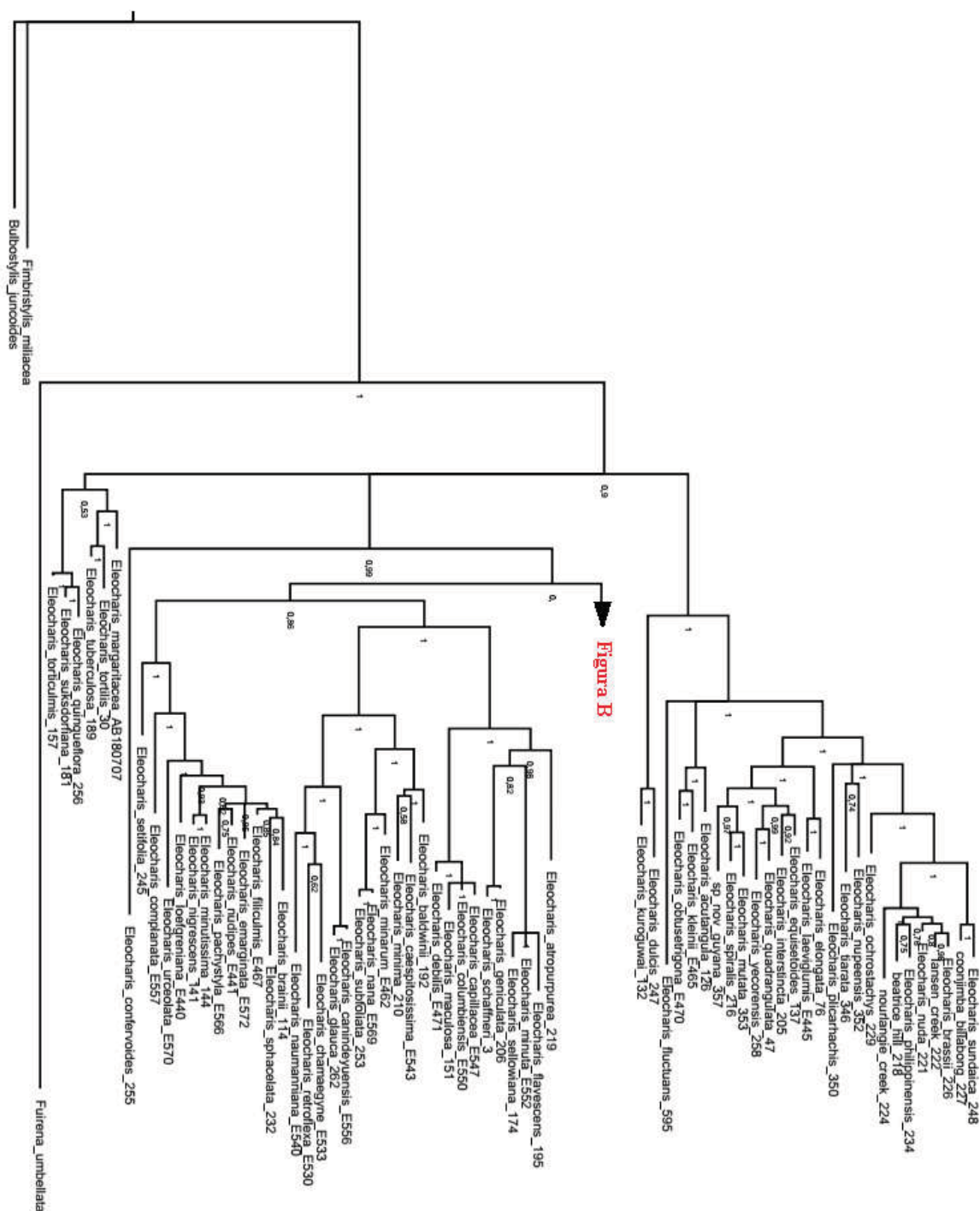
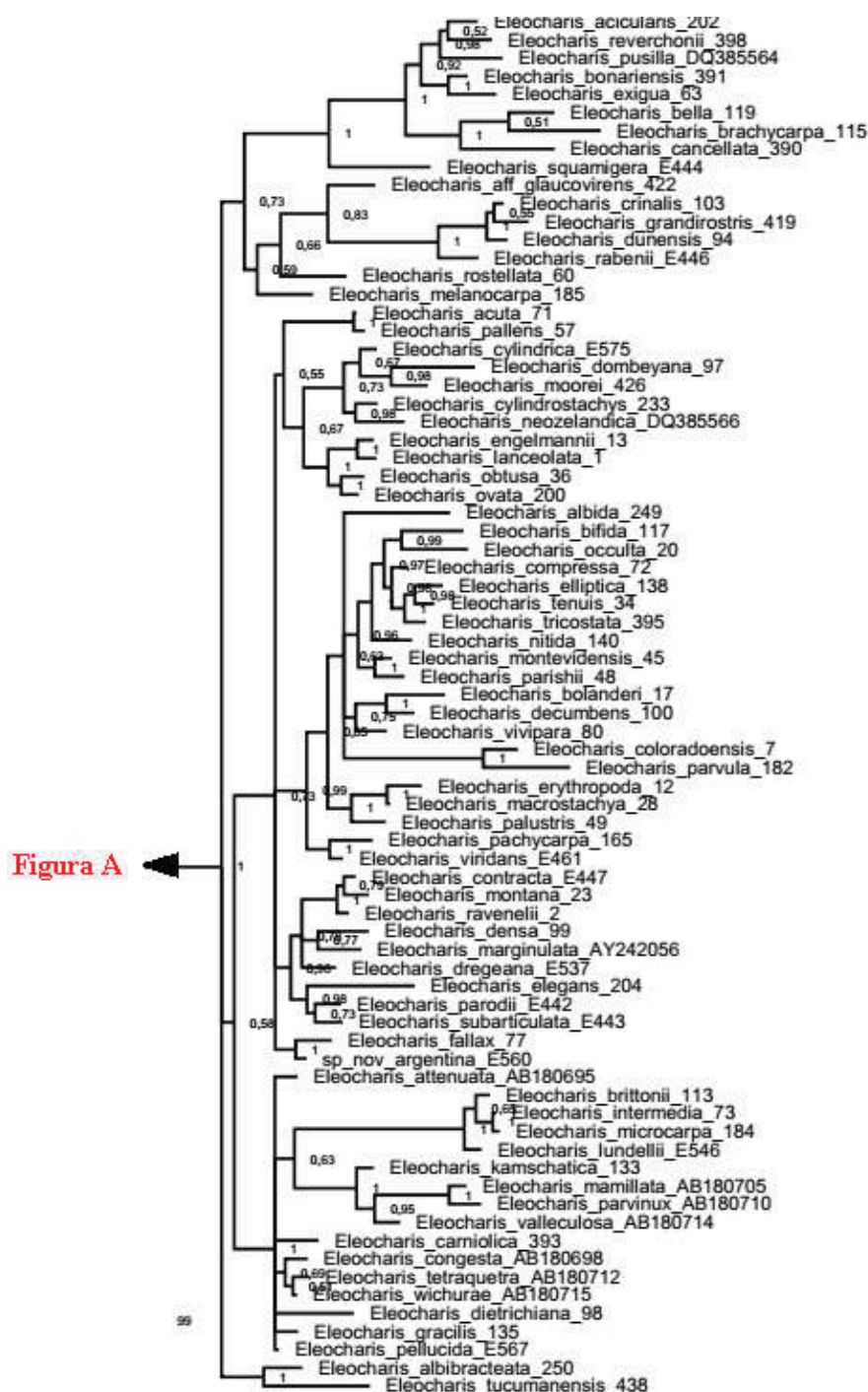


Figura B: Continuação da árvore filogenética de consenso de maioria do gênero *Eleocharis*, reconstruída a partir de análises Bayesianas realizadas com o programa MrBayes (versão 3.2.6), com exclusão de 25% de burn-in.



4 CAPÍTULO II

Diversidade e distribuição dos padrões morfoanatômicos do escapo em *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae)

Eleocharis R. Br. (Cyperaceae) inclui mais de 300 espécies de ervas perenes ou anuais, que habitam solos mal drenados. Devido às estruturas reduzidas e grau de variação morfológica, particularmente no escapo, a determinação das espécies é complexa. Com base no estudo da arquitetura do aerênquima do escapo no subgênero *Limnochloa*, sabe-se que este é um caráter diverso e de evolução complexa. Análises que extrapolam essa diversidade para todo o gênero, e explorem as variações presentes nos padrões de aerênquima e sua relação com caracteres morfológicos, ainda não foram realizadas. No entanto, estas informações se mostram essenciais para futuros trabalhos evolutivos e ecológicos no grupo. Com isso, este trabalho tem o objetivo de averiguar se há relação entre a morfologia do escapo e os padrões de aerênquima em *Eleocharis*, verificar a diversidade e distribuição desses padrões no gênero e seu possível valor diagnóstico. Para isso, o escapo de 68 espécies provenientes de herbários e coletas a campo foi analisado. As análises anatômicas foram feitas por microscopia de luz e eletrônica de varredura; e a filogenética, pela reconstrução de estado ancestral com base na filogenia do grupo. O formato em secção transversal do escapo é diverso (circular, elíptico, trigono, quadrangular, quinquangular ou com mais de seis ângulos) e apresenta dimorfismo em algumas espécies. O escapo em *Eleocharis* apresenta arquitetura esponjosa amplamente distribuída no gênero ou septada, mais restrita. O aerênquima pode ser classificado em quatro padrões: esponjoso simples, esponjoso misto, septado e septado com feixe vascular central. Dos caracteres levantados a arquitetura do escapo, porte das espécies e o padrão de aerênquima foram os que se mostraram invariáveis e relevantes para o auxílio na identificação das espécies.

Palavras chave: Aerênquima • Anatomia • Planta aquática • Reconstrução de estado ancestral

4.1 INTRODUÇÃO

O gênero *Eleocharis* R. Br. pertence à família Cyperaceae, subfamília Cyperoideae e tribo Eleocharideae (Goetghebeur 1998). Inclui mais de 300 espécies de ervas de porte pequeno a médio, perenes ou anuais (Svenson 1929; Goetghebeur 1998; Govaerts et al. 2017). O gênero é encontrado nas regiões tropicais e subtropicais do globo, com uma maior concentração nas Américas (Goetghebeur 1998). Devido às estruturas reduzidas e grau de variação morfológica no gênero, a determinação das espécies é complexa (Roalson et al. 2010). O que levou diferentes autores a agruparem as espécies de maneiras distintas (Svenson 1939; Kukkonen 1990; Roalson e Friar 2000; González-Elizondo e Peterson 1997).

Devido às espécies de *Eleocharis* habitarem solos temporariamente submersos ou inundados (Svenson 1929; Goetghebeur 1998) são classificadas como hidrófitas vasculares (Sculthorpe 1967) e frequentemente, de acordo com o grau de associação aos corpos d'água, as espécies são denominadas de anfíbias ou emergentes.

Plantas que habitam tal ambiente são dependentes de transporte de oxigênio da parte aérea, para suprir a baixa concentração de oxigênio das áreas submersas (Justin e Armstrong 1987). Esse transporte de O_2 ocorre pelo aerênquima, cavidades de ar que se mostram contínuas entre os órgãos aéreos e a rizosfera, o que garante o arejamento de toda planta, pelo aumento da difusão de oxigênio (Sculthorpe 1967; Drew et al. 2000; Shimamura et al. 2010).

Em Cyperaceae a maior porcentagem do caule é composta pelas cavidades de ar que formam o aerênquima. Essas cavidades podem apresentar distribuição regular ou irregular, variar em tamanho, frequência e serem septadas por diafragmas de células braciformes (estreladas). O aerênquima presente na família foi dividido em dois tipos: (I) organizado em uma série de cavidades de ar periféricas junto ao tecido clorofiliano, ou (II) com uma grande cavidade de ar na região central (Metcalf 1971).

Como as folhas de *Eleocharis* são reduzidas à bainha, o escapo é o maior órgão fotossintetizante. Este apresenta um elevado grau de variação na arquitetura, e pode variar drasticamente no diâmetro e geometria (Metcalf 1971; Hinchliff e Roalson 2009). A arquitetura do escapo foi dividida em três tipos principais: (1) esponjoso, (2) septado transversalmente e (3) septado transversalmente com um feixe vascular central (Hinchliff e Roalson 2009). As análises das relações filogenéticas e padrões de evolução da arquitetura do escapo em *Eleocharis* subgênero *Limnochloa* constataram que os padrões de diversificação arquitetural do órgão são dinâmicos e complexos e precisam ser estudados.

Embora Hinchliff e Roalson (2009) sugerem que os estudos futuros devam ser direcionados aos papéis adaptativos da estrutura caulinar, as variações morfoanatômicas em *Eleocharis* demonstram ser base para a compreensão dos processos adaptativos no grupo e ainda precisam ser conhecidas. Gueye (2012) confirma que estas variações estão ligadas ao ambiente dinâmico aos quais as espécies de *Eleocharis* estão expostas. Assim, o conhecimento das características anatômicas e sua distribuição no gênero são fundamentais para auxiliar, e servir de ponto de partida, para futuros trabalhos adaptativos e taxonômicos. Este trabalho tem o objetivo de averiguar se há indícios de correlação entre a morfologia do escapo (forma da secção transversal e porte) e os padrões de aerênquima em *Eleocharis*, verificar a diversidade e distribuição desses padrões no gênero e investigar se os caracteres morfoanatomicos do aerênquima e do escapo podem ter valor diagnóstico para as espécies do gênero.

4.2 MATERIAL E MÉTODOS

4.2.1 Espécies estudadas

Foram analisados escapos de 68 espécies de *Eleocharis*, provenientes de material fixado e herborizado. As exsicatas das espécies analisadas encontram-se depositadas nos herbários FLOR, MBM e UPCB (acrônimos segundo Thiers 2017). Para verificar possíveis diferenças anatômicas geradas pelo gradiente ecológico, sempre que disponível, cada espécie foi representada por três amostras de localidades e ambientes distintos (Material complementar).

4.2.2 Microscopia de luz

O material fresco foi fixado em FAA₇₀ (Johansen 1940) e o herborizado reidratado com hidróxido de amônia 30% por três horas (Toscano de Brito 1996), ao final, ambos foram armazenados em etanol 70%. Para todas as espécies foram feitas secções transversais e longitudinais na região mediana e basal do órgão. Lâminas permanentes foram preparadas a partir do material processado e incluído em Historesina Leica®, seguindo as orientações do fabricante. Os blocos foram seccionados em micrótomo de rotação com 7 µm de espessura e as lâminas coradas com Azul de Toluidina (O'Brien et al. 1964). As análises foram feitas em

microscópio Olympus modelo BX41TF com câmara acoplada (Olympus SC30) para captura de imagem.

4.2.3 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

As amostras de escapo foram fixadas ou hidratadas conforme a técnica de microscopia de luz, desidratadas em série etílica até álcool absoluto e submetidas ao método do ponto crítico com CO₂ (BAL- TEC CPD030 Critical Point Dryer); após, foram aderidas em suporte metálico com fita de cobre adesiva e metalizadas com ouro (BALZERS SCD030). As análises foram feitas no Microscópio Eletrônico de Varredura (JEOL JSM -6360LV Scanning Electron Microscope) no Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR (CME).

4.2.4 Levantamento dos caracteres

Os caracteres anatômicos levantados e suas codificações (Tab. 1) foram estabelecidos a partir das observações feitas em microscopia de luz e eletrônica de varredura. Para estabelecer as variações no formato transversal do escapo e porte das espécies foram usadas as espécies coletadas a campo e em herbário e as literaturas de Svenson (1929, 1932, 1937, 1939); Blake et al. (1939); Gil e Bove (2007); Lunkai e Strong (2010); Smith (2001) e Trevisan (2009). Para investigar possíveis correlações entre os caracteres, foram analisadas as árvores de reconstrução ancestral espelhadas geradas pelo programa Mesquite v. 3.03 (Maddison e Maddison 2015).

Por não termos avaliado a ontogênese do órgão, o aerênquima aqui analisado não foi identificado de acordo com a classificação proposta por Jung et al. (2008) e/ou Seago et al. (2005), pois acreditamos que para uma identificação correta é necessário o conhecimento das etapas de formação do aerênquima. Estudos futuros são importantes para definir as etapas envolvidas na formação dos padrões de aerênquima em *Eleocharis* e verificar a melhor nomenclatura.

4.2.5 Análise filogenética comparativa

As análises foram feitas com base nas sequências de ITS1, 5.8S e ITS2 do DNA nuclear, e *trnC-ycf6* e *ycf6-psbM* do DNA do cloroplasto. As sequências moleculares de 59 espécies de *Eleocharis* foram obtidas a partir dos resultados originais da análise filogenética do gênero (Roalson et al. 2010). Como representantes do grupo externo foram incluídas as espécies *Bulbostylis juncoides* (Vahl) Kük. ex Osten, *Fimbristylis miliacea* (L.) Vahl e *Fuirena umbellata* Rottb, obtidas pelo banco de dados GenBank®. O alinhamento global das sequências foi feito pela ferramenta Muscle no programa MEGA versão 6.06 (Tamura et al. 2013) e ajustados manualmente. As matrizes foram unidas pelo programa Sequence Matrix versão 1.7.9 (Vaidya et al. 2010). As análises foram feitas por parcimônia no TNT versão 1.1 (Goloboff et al. 2008), utilizando o algoritmo TBR, com todos os personagens com igual peso e considerados não ordenados (parcimônia de Fitch; Fitch 1971). Dados faltantes não foram codificados. Pesquisas heurísticas foram realizadas usando 10.000 repetições de adição aleatória. Uma árvore de consenso estrito foi obtida com todas as árvores encontradas durante as buscas, após, o apoio de ramo foi avaliado por bootstrap, através de 1000 réplicas parcimoniosas. Os índices de consistência (IC) e o de retenção (IH) foram calculados através do script “stats”.

Os clados foram considerados como tendo apoio de ramo forte quando $\geq 90\%$; apoio moderado $\geq 75\%$ a $<90\%$ e baixo apoio $\leq 74\%$. Os valores de bootstrap abaixo de 50% não foram reportados aqui.

Para avaliar a evolução dos caracteres levantados da arquitetura do aerênquima do escape, foram realizadas análises da reconstrução dos estados ancestrais por parcimônia, a partir da árvore de consenso estrito gerada, otimizada pelo ACCTRANA, utilizando o programa Mesquite v. 3.03 (Maddison e Maddison 2015). Apenas as espécies de *Eleocharis* foram usadas na análise. Os caracteres foram codificados como discretos e seus estados de caráter estão presentes na tabela um.

4.3 RESULTADOS

A análise dos dados moleculares das 59 espécies de *Eleocharis* com 2.106 caracteres produziu seis árvores mais parcimoniosas de 1654 passos, com índice de consistência (IC) de 0,55 e índice de retenção (RI) de 0,71. Com base nos clados proposto por Roalson et al. (2010) e resgatados aqui, os clados um (90% bootstrap), quatro (100% bootstrap), cinco (93% bootstrap) e seis (97% bootstrap) apresentaram suporte de ramos forte, enquanto o clado dois e o sete tiveram fraco suporte ($>50\%$ bootstrap). As relações internas do clado sete

apresentam suporte de ramo fraco, moderados e fortes. Como este representa o clado com o maior número de espécies do gênero, mesmo quando as relações entre as espécies apresentaram ramos de suporte forte, não foram relatadas nesse trabalho para possíveis estados sinapomorficos, para evitar possíveis divergências futuras ao incluir um número maior de espécies.

Em *Eleocharis*, o escapo em secção transversal pode ser circular, elíptico, trigono, quadrangular, quinquangular e com mais de seis ângulos. Apesar da grande diversidade no formato do escapo este caráter agrupa algumas espécies, como é o caso do estado circular que é uma sinapomorfia para a linhagem de *E. sellowiana*, *E. flavescens*, *E. schaffneri* e *E. geniculata* com suporte de 83% bootstrap (Fig. 1).

Foi possível agrupar as espécies de *Eleocharis* em indivíduos com porte abaixo, médio e alto. Apenas o clado um e cinco apresentam este caráter como uniforme (Fig. 2). No clado um, todos os indivíduos apresentam porte alto, enquanto no clado cinco, as espécies são de baixo porte. Os demais clados apresentam um mosaico desse caráter.

As espécies analisadas apresentam o aerênquima como o tecido mais desenvolvido no escapo, e como consequência, este em geral ocupa a maior porcentagem do órgão (Fig. 3–8). De acordo com a distribuição das lacunas, distinguem-se dois tipos de arquitetura, a esponjosa (Fig. 9A1) e a septada (Fig. 9A2).

O escapo esponjoso apresenta várias colunas de ar na região central do órgão, interceptadas transversalmente por diafragmas, que delimitam as lacunas (Fig. 3–4, 9A1). Em secção longitudinal, essas lacunas são alongadas no sentido axial e delimitadas por células parenquimáticas em geral alongadas no mesmo sentido (Fig. 4). O tamanho das lacunas em ambos os eixos varia entre as espécies, e até mesmo entre espécimes. As lacunas de ar podem ser preenchidas por células parenquimáticas braciiformes que ligam internamente as paredes da lacuna, essas células possuem paredes finas, aspecto distendido e são distribuídas irregularmente (Fig. 5). Lacunas preenchidas por células braciiformes foi registrada apenas em *E. uniglumis* e *E. riograndensis* (Tab. 1).

O escapo septado apresenta uma coluna de ar central, a qual ocupa a maior parte do órgão, e várias colunas de ar de tamanho menor e uniformes no córtex, entre as células clorofiladas e/ou parenquimáticas e os feixes vasculares (Fig. 6–7, 9A2). Assim como a coluna central, cada coluna de ar lateral é interceptada por diafragmas (Fig. 8). A distância entre os diafragmas é menor nas cavidades laterais em relação as da cavidade central. A cavidade central é delimitada lateralmente por células parenquimáticas alongadas no sentido axial, enquanto as cavidades laterais podem ser delimitadas por células clorofiladas, células

da bainha dos feixes vasculares e/ou as células parenquimáticas que delimitam a coluna central (Fig. 7–8).

A grande maioria das espécies do gênero apresenta escapo com arquitetura esponjosa. Das 68 espécies analisadas apenas *E. endounifaceis*, *E. equisetoides*, *E. montana*, *E. interstincta*, *E. kuroguwai* e *E. elegans* apresentam escapo septado (Fig. 9B, Tab. 01).

Com base na distribuição das lacunas e dos feixes vasculares foram identificados quatro padrões distintos de aerênquima em *Eleocharis*:

Esponjoso Simplex: com feixes vasculares restritos a região periférica do escapo, subjacente ao parênquima clorofiliano e lacunas distribuídas na região central do escapo (Fig. 10A1-10A4, 11–14). Esse padrão de aerênquima pode apresentar: (a) lacunas centrais similares, distribuídas radialmente (Fig. 10A1, 11); (b) lacunas centrais de tamanho muito desigual (Fig. 10A2, 12); (c) lacunas menores corticais entre a epiderme e cada feixe vascular (Fig. 10A3, 13), e (d) lacunas de ar menores circundando as cavidades centrais e feixes vasculares (Fig. 10A4, 14). As características c e d apresentam-se variáveis, pois dentro da mesma espécie elas podem ou não estarem presentes. Entre as espécies que possuem o padrão esponjoso simples, pode-se citar *E. albibracteata*, *E. subarticulata* e *E. mamillata*.

Esponjoso Misto: com feixes vasculares presentes na periferia e na região central entre as lacunas de ar, e com lacunas distribuídas aleatoriamente na região central do escapo (Fig. 10B1, 15). Entre as espécies que possuem esse padrão pode-se citar *E. kleinii*, *E. plicahachis* e *E. mutata*.

Septado: feixes vasculares restritos a região do córtex, com uma grande lacuna central e várias lacunas menores de tamanho uniforme na periferia. As lacunas laterais ocorrem em meio às células clorofiladas e/ou parenquimáticas alternadas com os feixes vasculares (Fig. 10C1–10C2, 16). A bainha do feixe vascular desse padrão pode apresentar algumas de suas células bem desenvolvidas, que se projetam para o interior da lacuna central, como em *E. kuroguwai* (Fig. 10C2, 17). *E. equisetoides*, *E. montana* e *E. elegans*, entre outras, são exemplos de espécies que possuem esse padrão.

Septado com feixe vascular central: feixes vasculares estão presentes na região cortical e apenas um no centro, que atravessa as lacunas. O aerênquima é formado por uma grande lacuna central e várias lacunas menores de tamanho uniforme no córtex. Os feixes vasculares ocorrem alternados com as lacunas laterais, e o feixe central atravessa os diafragmas. Entre as espécies analisadas *E. endounifaceis* foi a única que apresentou esse padrão (Fig. 10D1; 18–19).

O clado um, juntamente com o sete foram os únicos a apresentarem três dos quadro padrões existentes. O padrão esponjoso simples é o mais frequente nas espécies de *Eleocharis* e o único que está presente em todos os clados. Este se mostra o principal e/ou único padrão presente nos clados dois, quatro, cinco e seis (Fig. 20). Não foi possível analisar a distribuição do padrão septado com feixe vascular central no grupo, pois a única espécie na qual este padrão foi relatado neste trabalho, não está presente na filogenia.

4.4 DISCUSSÃO

Nosso estudo expandiu para os demais clados de *Eleocharis* a diversidade evidenciada no formato transversal do escapo registrado para o subgênero *Limnochloa* (Hinchliff e Roalson 2009). O formato da secção transversal não tem indícios de correlação com os tipos de padrões de aerênquima ou com o porte das espécies. No entanto, a maioria das espécies que possuem o escapo trigono apresenta o padrão esponjoso misto no aerênquima e grande porte (Tab. 1). Apesar do escapo septado apresentar apenas o formato em secção transversal circular, este não é exclusivo dessas espécies, e está presente também nas de escapo esponjoso.

O estado quadrangular está relacionado com o número de lacunas e de feixes vasculares do aerênquima, onde sempre existem quatro feixes vasculares periféricos, um em cada extremidade, e quatro lacunas centrais intercaladas a estes. Apenas *E. minima* e *E. aciculares* apresentaram dimorfismo de estado, apresentando o formato quadrangular e trigono. A mudança no formato nas espécies é acompanhada pela redução de um feixe vascular e de uma lacuna central, o que lhe confere um formato triangular. Essa mudança foi constatada por Martins e Scatena (2015) em *E. minima*, cujos escapos emersos são quadrangulares e os submersos trígono, com redução de feixe vascular. Dessa forma concordamos com Martins e Scatena (2015) que esta redução de feixes é uma resposta adaptativa à forma de vida anfíbia das espécies. Trabalhos ecológicos demonstram que o tamanho e diâmetro do escapo, a quantidade de diafragma e redução das lacunas de ar (Santos e Esteves 2004) estão relacionados ao fato do órgão estar submerso ou não. Quando o escapo de uma planta anfíbia ou emergente é submetido a uma condição de alagamento, o organismo gasta sua energia para alongar o órgão responsável pelas trocas gasosas, e diminui o tecido de sustentação (Santos e Esteves 2004).

Apesar do formato transversal do escapo delimitar pequenas linhagens infragenéricas no grupo, este caráter não é seguro para uso taxonômico, pois, apresenta diversas transições

de estado, caracterizando um caráter homoplástico. Ainda, este demonstra variar com as condições ambientais em algumas espécies, como visto em *E. minima* e *E. aciculares*. Contudo, uma vez que se estabelece os possíveis formatos que uma dada espécie pode adquirir, este pode indicar informações sobre o ambiente que tal planta habitava.

O estado do caráter porte das espécies apresenta uma sinapomorfia para os clados um e cinco, e se mostra constante entre os espécimes. Com isso, pode ser utilizado como característica diagnóstica, auxiliando na identificação e descrição de espécies, assim como na taxonomia infragenérica das espécies dos clados um e cinco. Porte alto, também está presente em todas as espécies que possuem o escapo do tipo septado. Já nas espécies com escapo esponjoso podem apresentar porte baixo, médio e alto (Fig. 2).

Com base no aerênquima, *Eleocharis* apresenta as duas categorias estruturais de caule presentes em Cyperaceae e citado para o gênero (Metcalf 1971), escapo septado e esponjoso. O escapo esponjoso é a condição ancestral do gênero, e o septado o estado derivado. A estrutura septada apareceu pelo menos três vezes independentemente no grupo, e não há sinal de reversão de caráter. O tipo do escapo se mostra confiável para uso na identificação das espécies, pois é uniforme.

A disposição dos feixes vasculares em relação às lacunas de ar se manteve constantes na arquitetura do escapo, independentemente das variações morfológicas ou do ambiente. Essa característica proporcionou agrupar o aerênquima em quatro padrões, um a mais do proposto por Hinchliff e Roalson (2009). Optamos por dividir o padrão esponjoso, descrito por estes autores, em dois tipos (esponjoso simples e esponjoso misto), para incluir a diferença encontrada na distribuição dos feixes vasculares das espécies.

Em *Eleocharis* observa-se que nos quatro padrões de aerênquima, cada coluna de ar está associada à pelo menos um feixe vascular, e em geral o número de lacunas de ar coincide com o número de feixes vasculares, principalmente nos padrões esponjosos. Kaul (1971) ao descrever o aerênquima do caule de *Scirpus validus* (Cyperaceae) registrou um padrão na distribuição dos feixes vasculares semelhantes ao esponjoso misto, aqui registrado para *Eleocharis*, diferindo, no entanto, pela presença de feixes vasculares nos diafragmas.

Os clados com maiores diversidades no padrão de aerênquima são o um, como visto por Hinchliff e Roalson (2009) e o clado sete. No entanto, a maioria das espécies deste clado apresenta o padrão esponjo simples. Para uma conclusão mais precisa são necessários estudos mais amplos, envolvendo maior número de espécies em cada clado, principalmente o clado sete.

Os padrões encontrados no escapo de *Eleocharis*, assim como, sua arquitetura, formato da secção transversal e porte das espécies não demonstraram ter correlação com os dois padrões de aerênquima descritos para a raiz do gênero, o lisígeno tangencial e o expansolisígeno bractiforme (Marcondes et al., dados não publicados) (Fig. 21-24). Apesar da raiz com o padrão lisígeno tangencial não ser exclusiva das espécies que possuem escapo de arquitetura septada e padrão septado, este está presente em todas as espécies analisadas com tais caracteres (Fig. 21-22). Com exceção do escapo com mais de seis ângulos, o qual só teve um representante no estudo, *E. palustris*, as demais espécies que possuem o mesmo formato de secção transversal do escapo, podem apresentar ou o padrão lisígeno tangencial ou o expansolisígeno bractiforme na raiz (Fig. 23). A grande maioria das espécies que possuem porte alto apresenta o padrão lisígeno tangencial na raiz e a maioria das que possuem porte baixo apresentam o padrão expansolisígeno bractiforme. As espécies de porte médio não apresentam um padrão predominante, estando os dois distribuídos de forma similar entre as espécies (Fig. 24).

Acreditamos que as variações morfoanatômicas encontradas no formato da secção transversal, porte das espécies, arquitetura do escapo e padrões morfológicos do aerênquima do escapo em *Eleocharis* refletem as adaptações necessárias ao sucesso das espécies em seu habitat dinâmico. Concluímos que o escapo de *Eleocharis* apresenta quatro padrões distintos de aerênquima, e que apesar de constantes, apresentam variações anatômicas. A grande maioria das espécies apresenta apenas um tipo de padrão de aerênquima, e os demais padrões estão distribuídos de forma pontual pela história evolutiva do grupo. A morfologia do escapo (forma da secção transversal e porte) não apresenta indícios de correlação com os padrões de aerênquima encontrados no gênero. Dos caracteres analisados apenas o formato da secção transversal se mostrou variável entre os espécimes, os demais, apesar de diversos são uniformes. O que possibilita o seu uso na identificação e caracterização das espécies do gênero.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Blake ST (1939) A monograph of the genus *Eleocharis* in Australia and New Zealand. Royal Society of Queensland 12:88-132
- Drew MC, He CJ, Morgan PW (2000) Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. Plant science 5:123-127
- Fitch WM (1971) Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. Systematic Zoology, Oxford, v. 20, pp 406-416
- Gil ASB, Bove CP (2007) *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Estado do Rio de Janeiro. Biota Neotropica 7:163-193. eb.
<http://www.biotaneotropica.org.br/v7n1/pt/abstract?Taxonomicreview+bn0050701200>
 7. Acesso 01 Março 2016
- Goetghebeur P (1998) Cyperaceae. In: Kubitzki K, Huber H, Rudall PJ, Stevens PS, Stutzel T (eds.) The families and genera of vascular plant. Flowering Plants - Monocotyledons. Springer-Verlag, Berlin, pp 141-190
- Goloboff PA, Farris JS, Nixon KC (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. Cladistic 24:774-786
- González-Elizondo MS, Peterson PM (1997) A classification of and key to the supraspecific taxa in *Eleocharis* (Cyperaceae). Taxon 46:433-449
- Govaerts R, Jimenez-Mejias P, Koopman J, Simpson D, Goetghebeur P, Wilson K, Egorova T, Bruhl J (2017) World Checklist of Cyperaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew eb. <http://apps.kew.org/wcsp/>. Acessado em 05 Janeiro 2017
- Gueye MBYB (2012) Comparação morfoanatômica dos escapos de *Eleocharis mutata* e *E. interstincta* (Cyperaceae) como descritores ambientais das lagoas costeiras do sul do Brasil. Monografia, Universidade Federal de Santa Catarina

- Hinchliff CE, Roalson EH (2009) Stem architecture in *Eleocharis* Subgenus *Limnochloa* (Cyperaceae): evidence of dynamic morphological evolution in a group of pantropical sedges. *American Journal of Botany* 96:1487-1499
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. New York, McGraw-Hill
- Jung J, Lee SC, Choi HK (2008) Anatomical Patterns of Aerenchyma in Aquatic and Wetland Plants. *Journal of Plant Biology* 51:428-439
- Justin SHFW, Armstrong W (1987) The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist* 106:465-495
- Kaul RB (1971) Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. *American Journal of Botany* 58:808-816
- Kukkonen I (1990) On the genus *Eleocharis* (Cyperaceae) in the Flora Iranica area, with revised infrageneric classification and nomenclature. *Annales Botanici Fennici* 27:109-117
- Lunkai D, Strong MT (2010) 11. *Eleocharis* R. Brown, Prodr. 224. *Flora of China* 23:188-200
- Maddison WP, Maddison DR (2015). Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.03 <http://mesquiteproject.org>.
- Martins S, Scatena VL (2015) Anatomical variations in scapes of *Eleocharis minima* Kunth (Cyperaceae, Poales) - amphibian and kranz species. *Rodriguésia* 66(2):627-631
- Metcalf CR (1971) *Anatomy of the monocotyledons: V Cyperaceae*. Oxford
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME (1964) Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma* 59:368-373

- Roalson EH, Friar EA (2000) Infrageneric classification of *Eleocharis* (Cyperaceae) revisited: evidence from the internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA. *Systematic Botany* 25:323-336
- Roalson EH, Hinchliff CE, Trevisan R, Silva CRM (2010) Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and patterns of diversification in the spikerushes. *Systematic Botany* 35:257-271
- Santos AM, Esteves FS (2004) Influence of Water Level Fluctuation on the Mortality and Aboveground Biomass of the Aquatic Macrophyte *Eleocharis interstincta* (VAHL) Roemer et Schults. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 47(2):281-290
- Sculthorpe CD (1967) The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London
- Seago JLJ, Marsh LC, Stevens KJ, Soukup A, Votrubova O, Enstone EA (2005) Re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. *Annals of Botany* 96:565-579
- Shimamura S, Yamamoto R, Nakamura T, Shimada S, Komatsu S (2010) Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. *Annals of Botany* 106:277-284
- Smith SG (2001) Taxonomic Innovations in North American *Eleocharis* (Cyperaceae). *Novon* 11:241-257
- Svenson HK (1929) Monographic studies in the Genus *Eleocharis* I. *Rhodora* 31:121-135, 152-163, 167-191, 199-219, 224-242
- Svenson HK (1932) Monographic studies in the Genus *Eleocharis* II. *Rhodora* 34:193-203, 215-227
- Svenson HK (1937) Monographic studies in the Genus *Eleocharis* IV. *Rhodora* 39:210-231, 236-273

- Svenson HK (1939) Monographic studies in the Genus *Eleocharis* V. *Rhodora* 41:1-19, 43-77, 90-110
- Tamura k, Stecher G, Peterson D, Filipski A, Kumar S (2013) MEGA 6: Molecular evolutionary genetics analysis version 6.0. *Molecular Biology and Evolution* 30(12):2725-2729
- Thiers B (2017) Index Herbariorum. New York Botanical Garden eb. <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Acesso 16 fevereiro 2017
- Toscano de Brito ALV (1996) The use of concentrated ammonia as an excellent medium for the restoration of orchid pollinaria - An example from the Ornithocephalinae. *Lindleyana* 11:205-210
- Trevisan R (2009) *Eleocharis* (Cyperaceae) na região sul do Brasil. Tese, Universidade Federal do Rio Grande do Sul
- Vaidya G, Lohman DJ, Meier R (2010) Sequence Matrix: concatenation software for the fast assembly of multigene datasets with character set and codon information. *Cladistics* eb. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00329.x>. Acesso 12 agosto 2016

APÊNDICE

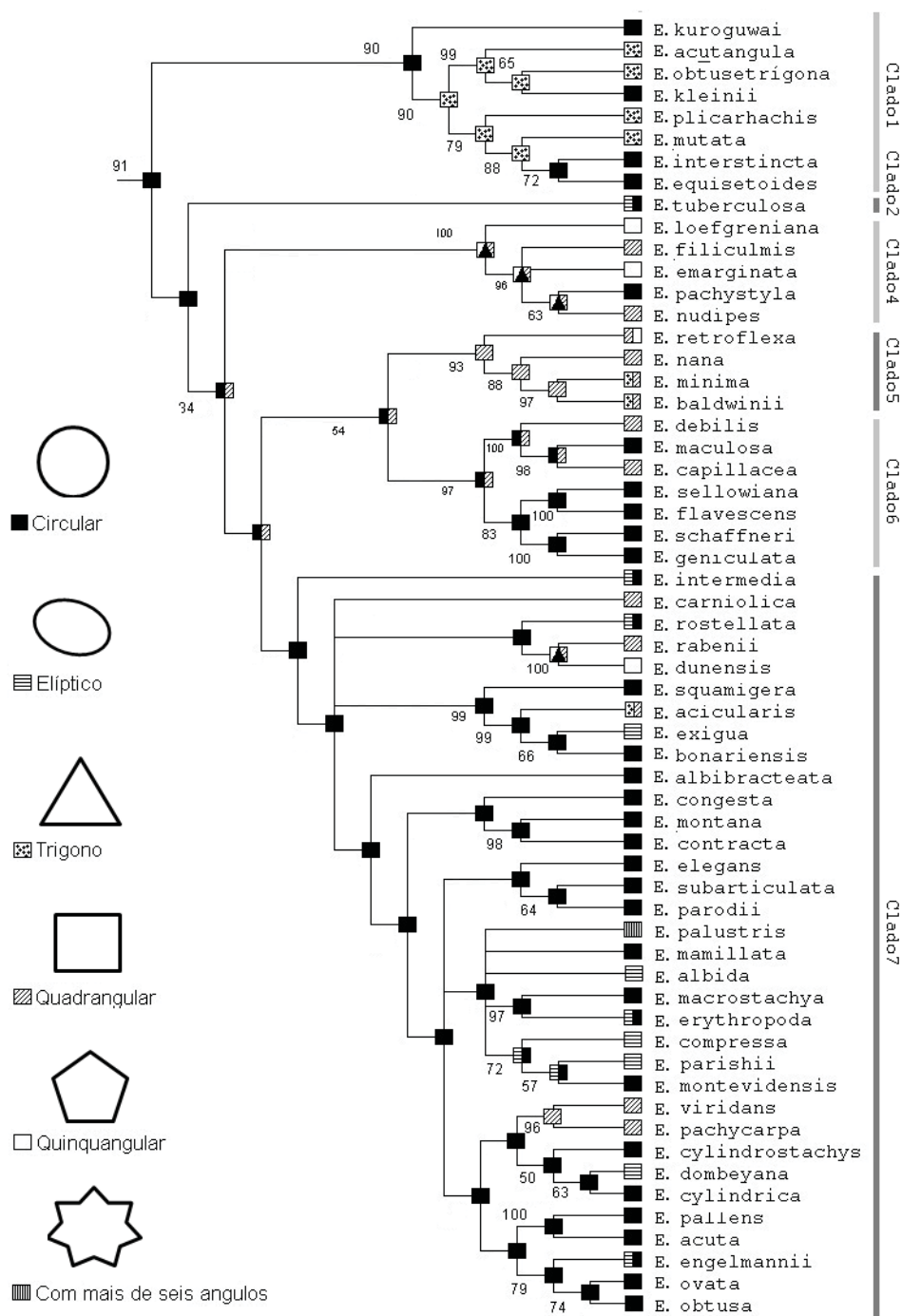


Fig. 1. Reconstrução do estado ancestral do formato da secção transversal do escapo de *Eleocharis* R. Br. pelo método de parcimônia (Mesquite v. 3.03), baseado na árvore de consenso estrito obtida pelo programa TNT (v.1.1). Os clados indicados foram previamente definidos com base na filogenia do grupo (Roalson et al. 2010). Os valores abaixo dos ramos representam o bootstrap.

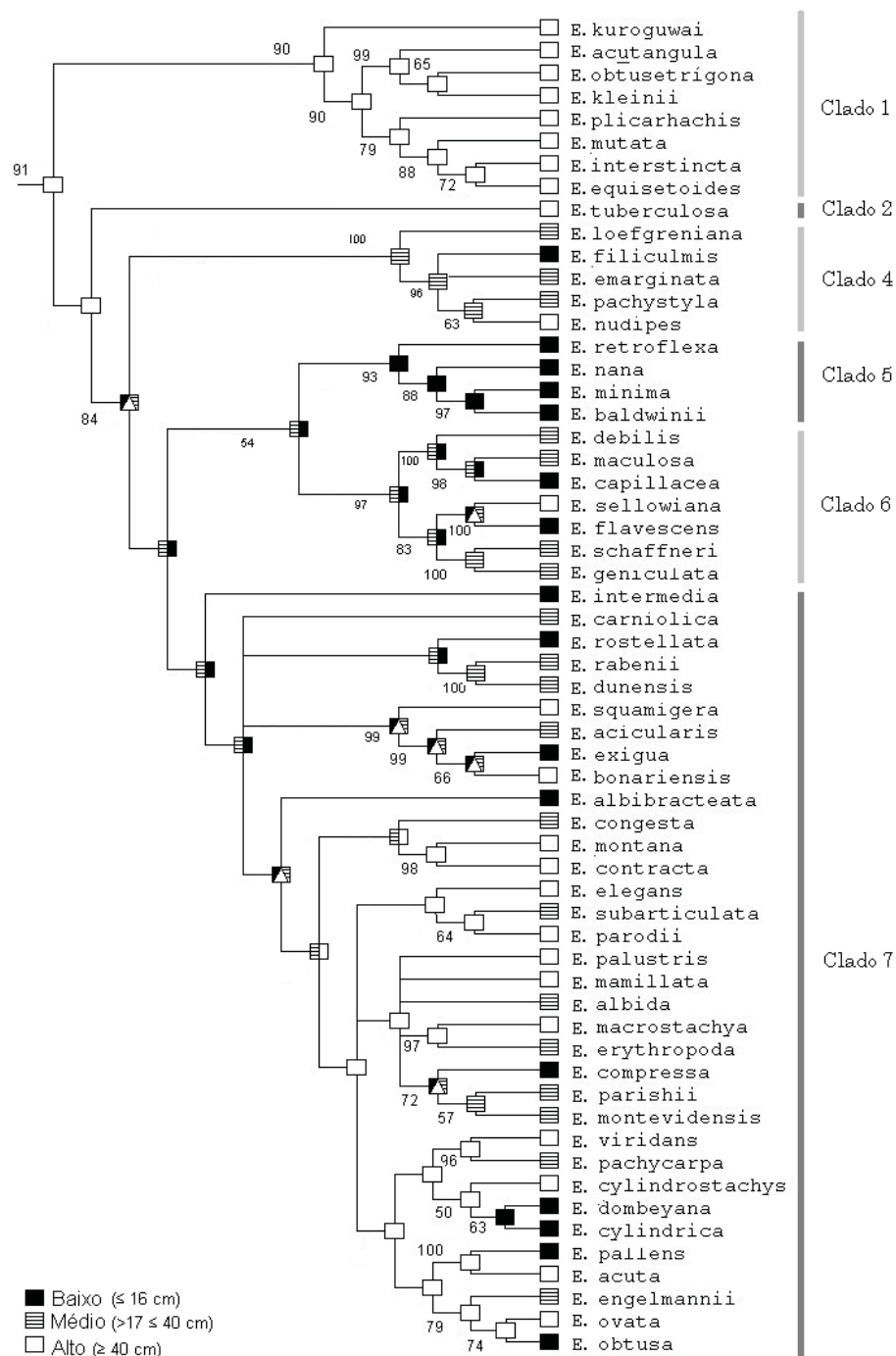
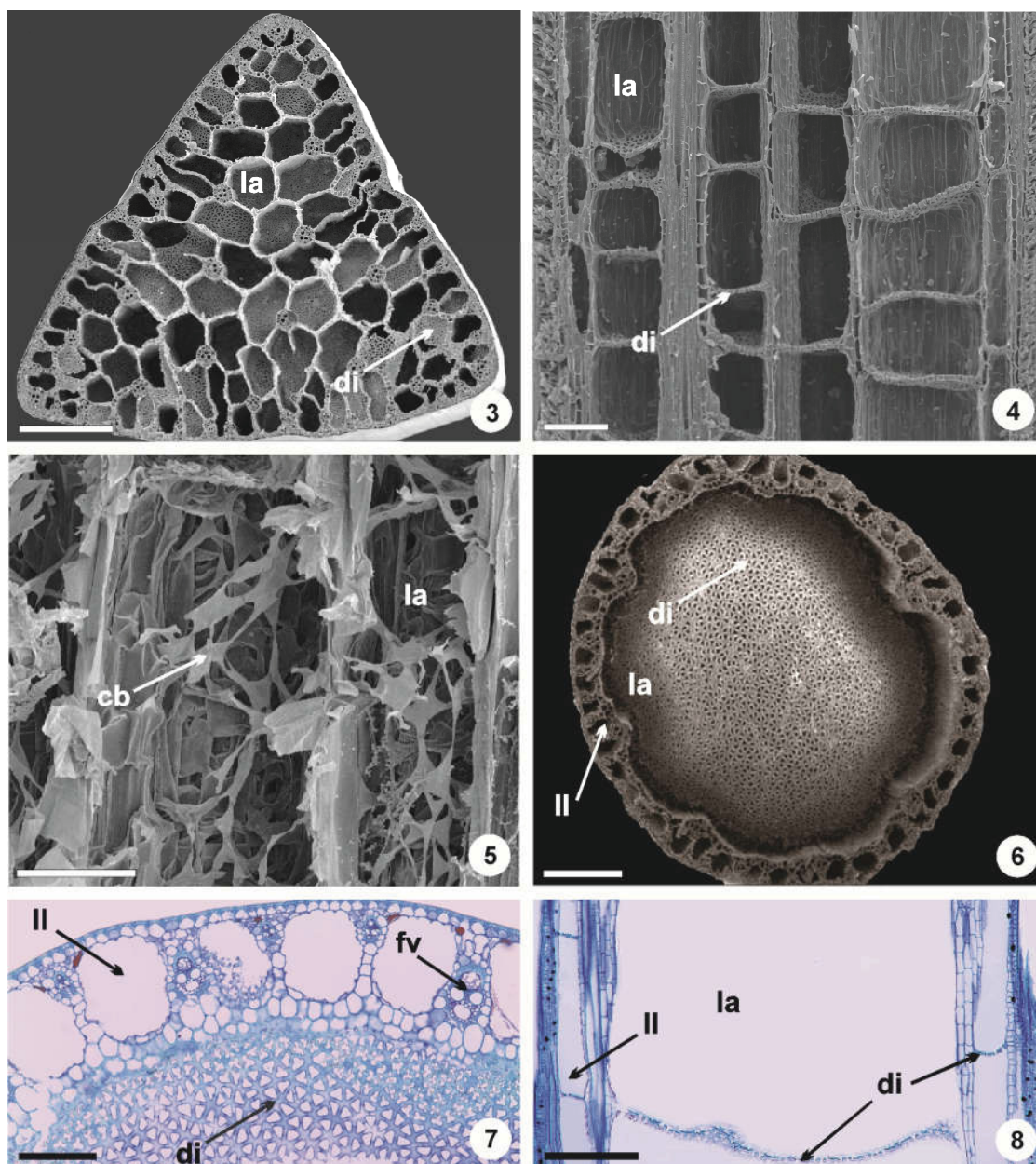


Fig. 2. Reconstrução do estado ancestral do porte de *Eleocharis* R. Br. pelo método de parcimônia (Mesquite v. 3.03), baseado na árvore de consenso estrito obtida pelo programa TNT (v.1.1). Os clados indicados foram previamente definidos com base na filogenia do grupo (Roalson et al. 2010). Os valores abaixo dos ramos representam o bootstrap.



Figs. 3–8. Aspectos gerais da morfologia do aerênquima no escapo de *Eleocharis*. Secções transversais (3, 6–7) e longitudinais (4–5, 8). 3–5 Escapo esponjoso. 3 Padrão esponjoso misto, *E. acutangula*. 4 Detalhe dos diafragmas delimitando as lacunas no padrão esponjoso misto, *E. mutata*. 5 Detalhe das células braciformes preenchendo as lacunas de ar, *E. uniglumis*. 6 Vista geral do padrão septado, *E. interstincta*. 7 Lacunas laterais do padrão septado, alternadas com feixes vasculares, *E. endounifaceis*. 8 Detalhe das lacunas e diafragmas laterais e central, *E. interstincta*. *Legenda:* *cb* célula braciforme de preenchimento, *di* diafragma, *fv* feixe vascular, *la* lacuna central, *ll* lacuna lateral. Barras: 100 μ m (5), 200 μ m (4, 8), 500 μ m (3, 6, 7).

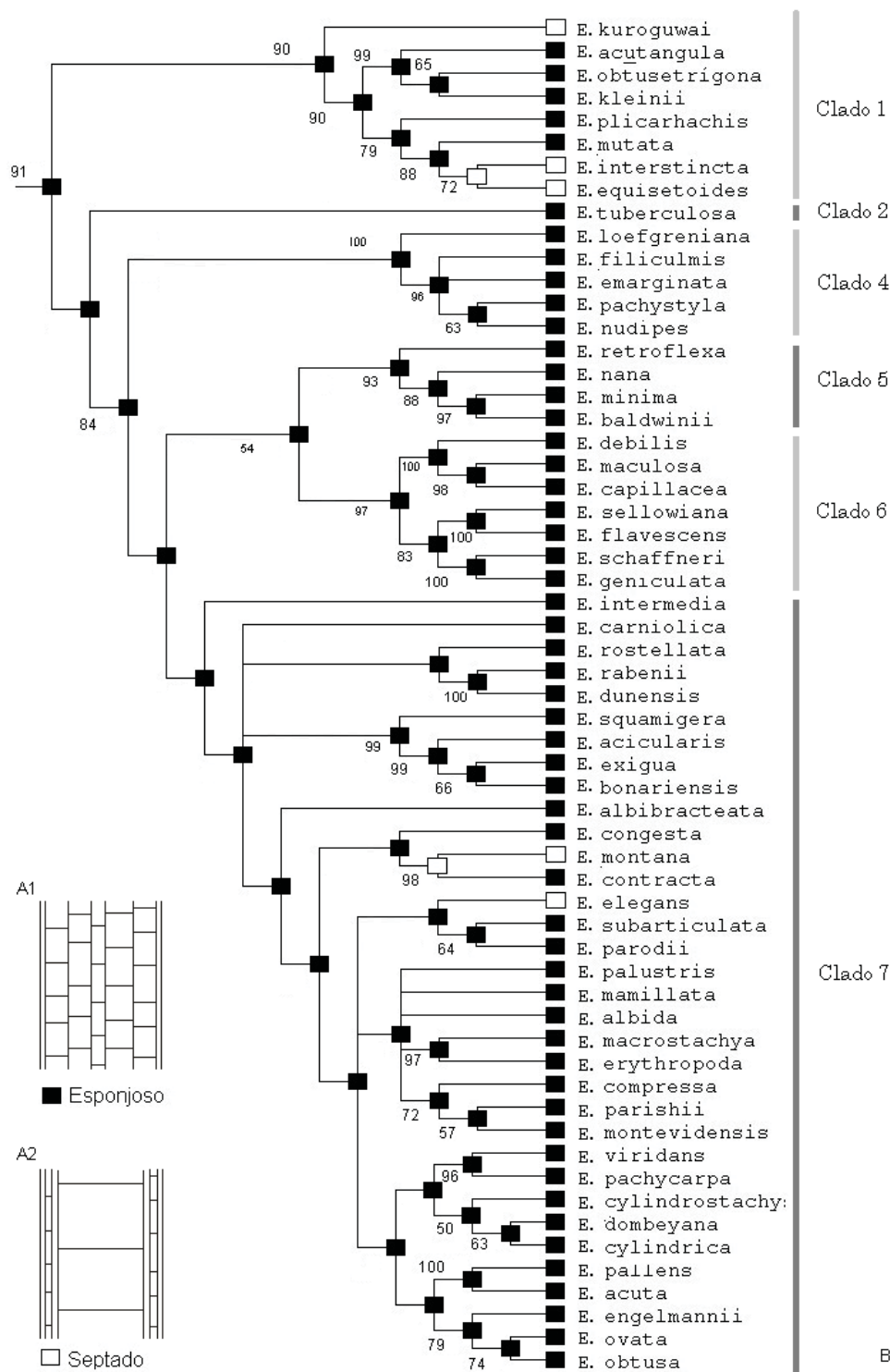


Fig. 9. A1–A2 Esquema da arquitetura do escapo de *Eleocharis* R. Br. **B** Reconstrução do estado ancestral da arquitetura do escapo no gênero pelo método de parcimônia (Mesquite v. 3.03), baseado na árvore de consenso estrito obtida pelo programa TNT (v. 1.1). Os clados indicados foram previamente definidos com base na filogenia do grupo (Roalson et al. 2010). Os valores abaixo dos ramos representam o bootstrap.

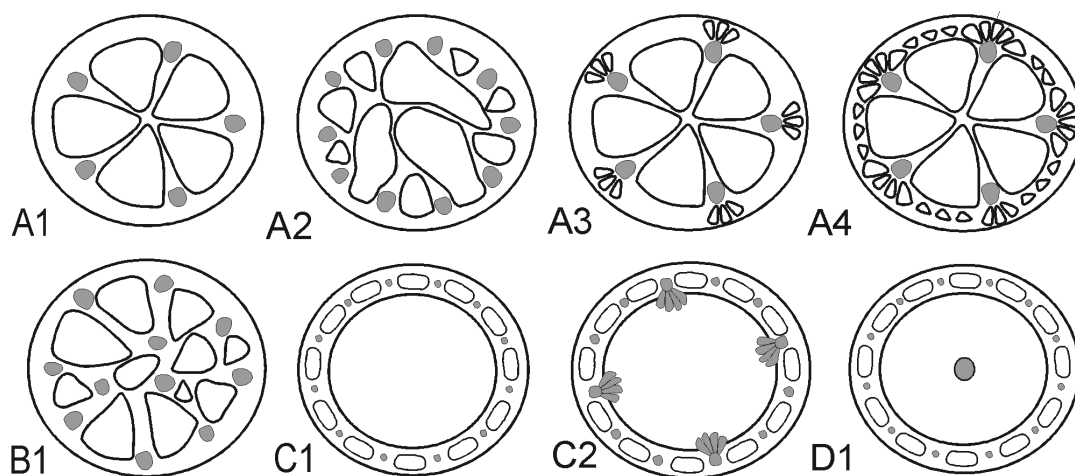
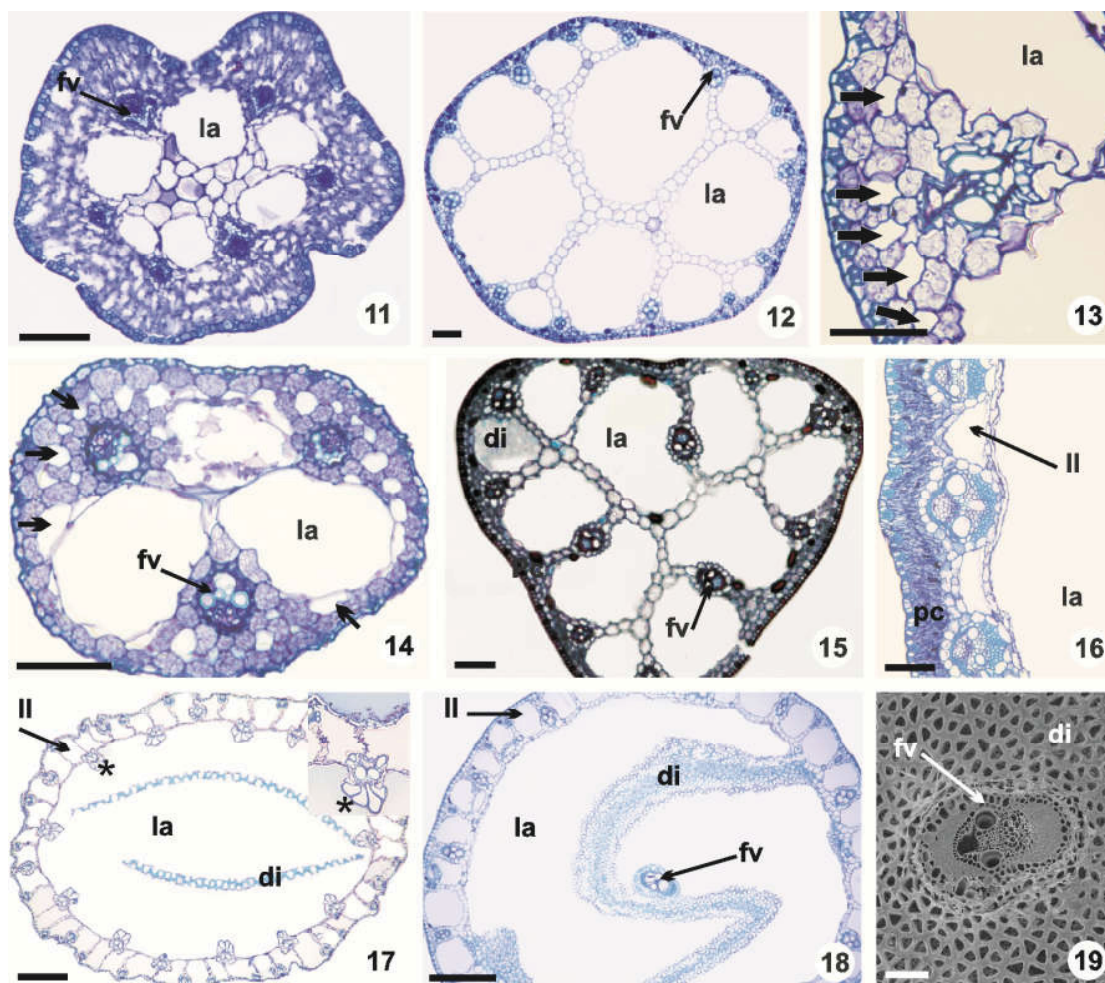


Fig. 10. Esquema dos padrões de aerênquima do escapo de *Eleocharis* R. Br., **A1–A4** Morfologias do padrão esponjoso simples. **B1** Morfologia do padrão esponjoso misto. **C1–C2** Morfologias do padrão septado. **D1** Morfologia do padrão septado com feixe central. Feixes vasculares (cinza) e lacunas de ar (diferentes formas geométricas com preenchimento branco).



Figs. 11–19. Morfologia dos Padrões de aerênquima do escapo em *Eleocharis* R. Br. **11–14** Padrão esponjoso simples. **11** Aerênquima com lacunas radiadas, *E. albibracteata*. **12** Aerênquima com lacunas de tamanho desiguais, *E. subarticulata*. **13** Aerênquima com lacunas entre a epiderme e feixes vasculares (seta), *E. mamillata*. **14** Aerênquima com lacunas de ar menores circundando as cavidades centrais (seta) e feixes vasculares, *E. acicularis*. **15** Padrão esponjoso misto, *E. plicahachis*. **16–17** Padrão septado. **16** Lacunas laterais intercaladas com os feixes vasculares, *E. elegans*. **17** Detalhe das células da bainha que se projetam para o interior da lacuna central (*), *E. kuroguwai*. **18–19** Padrão septado com feixe vascular central, *E. endounifacis*. **19** Detalhe do feixe vascular central atravessando o diafragma. *Legenda:* di diafragma, fv feixe vascular, la lacuna central, ll lacuna lateral, pc parênquima clorofiliano. *Barras:* 20 μm (**11**) 50 μm (**12–13**), 100 μm (**10**, **14–15**, **18**), 500 μm (**16–17**).

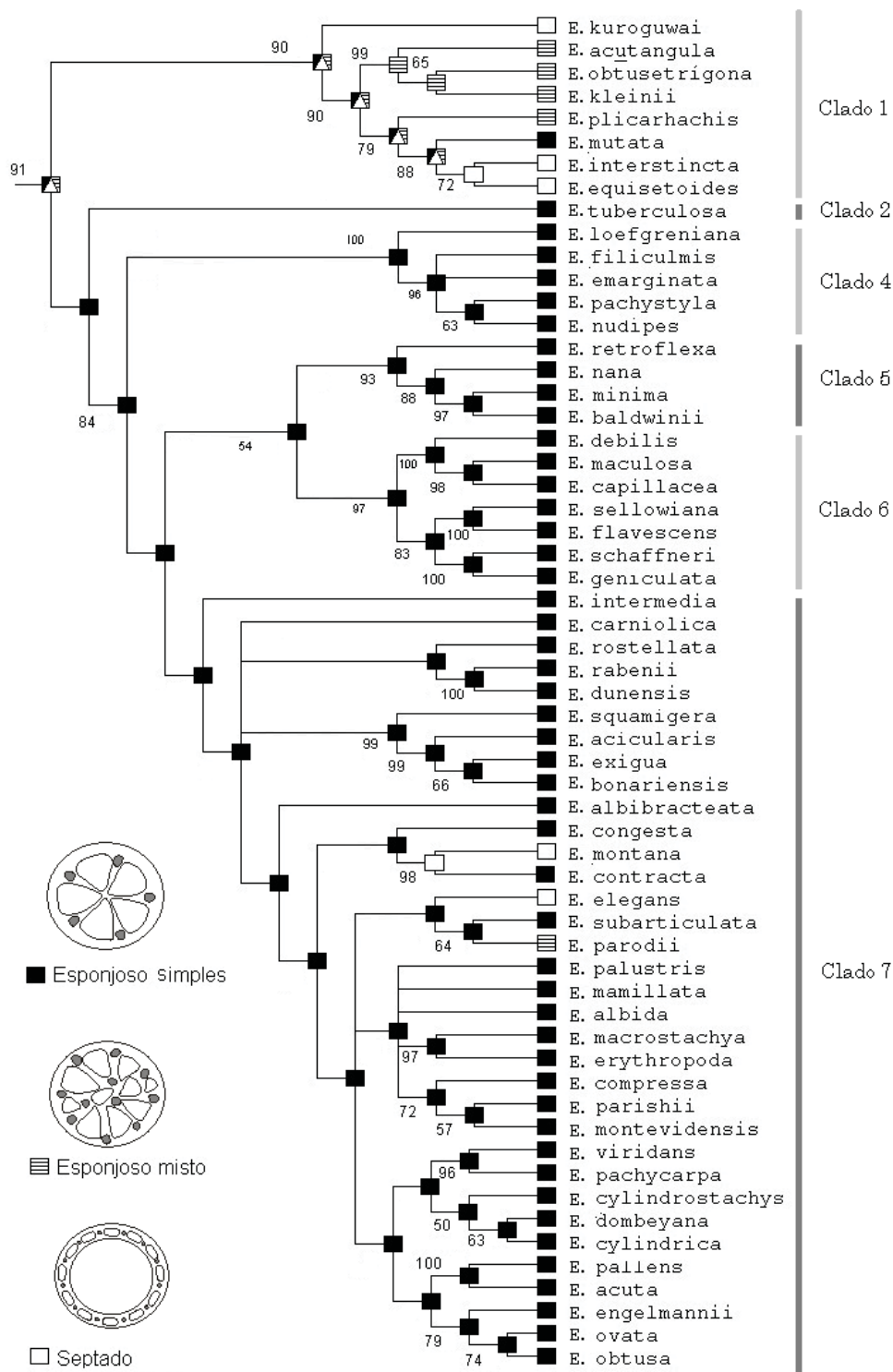
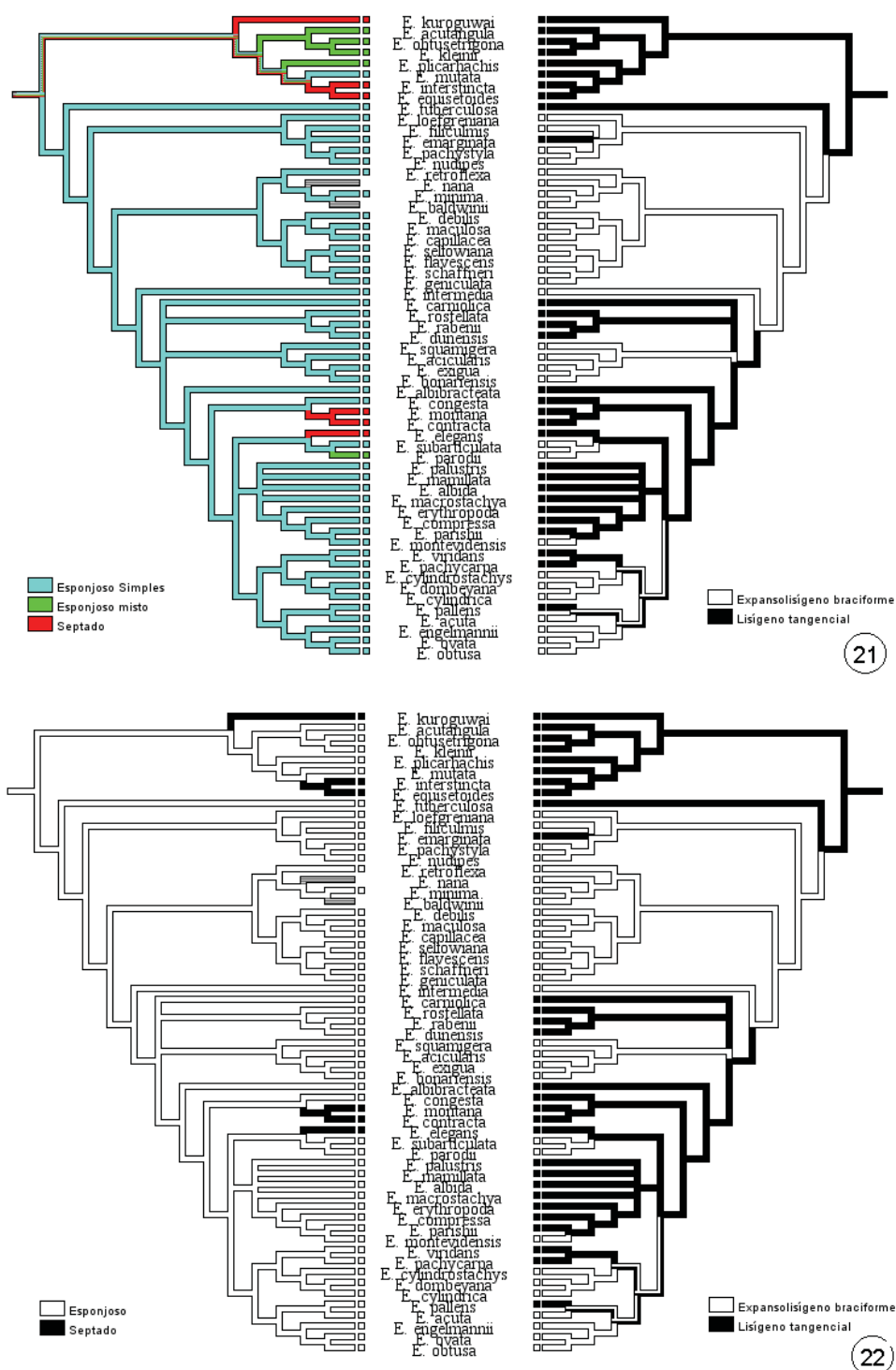
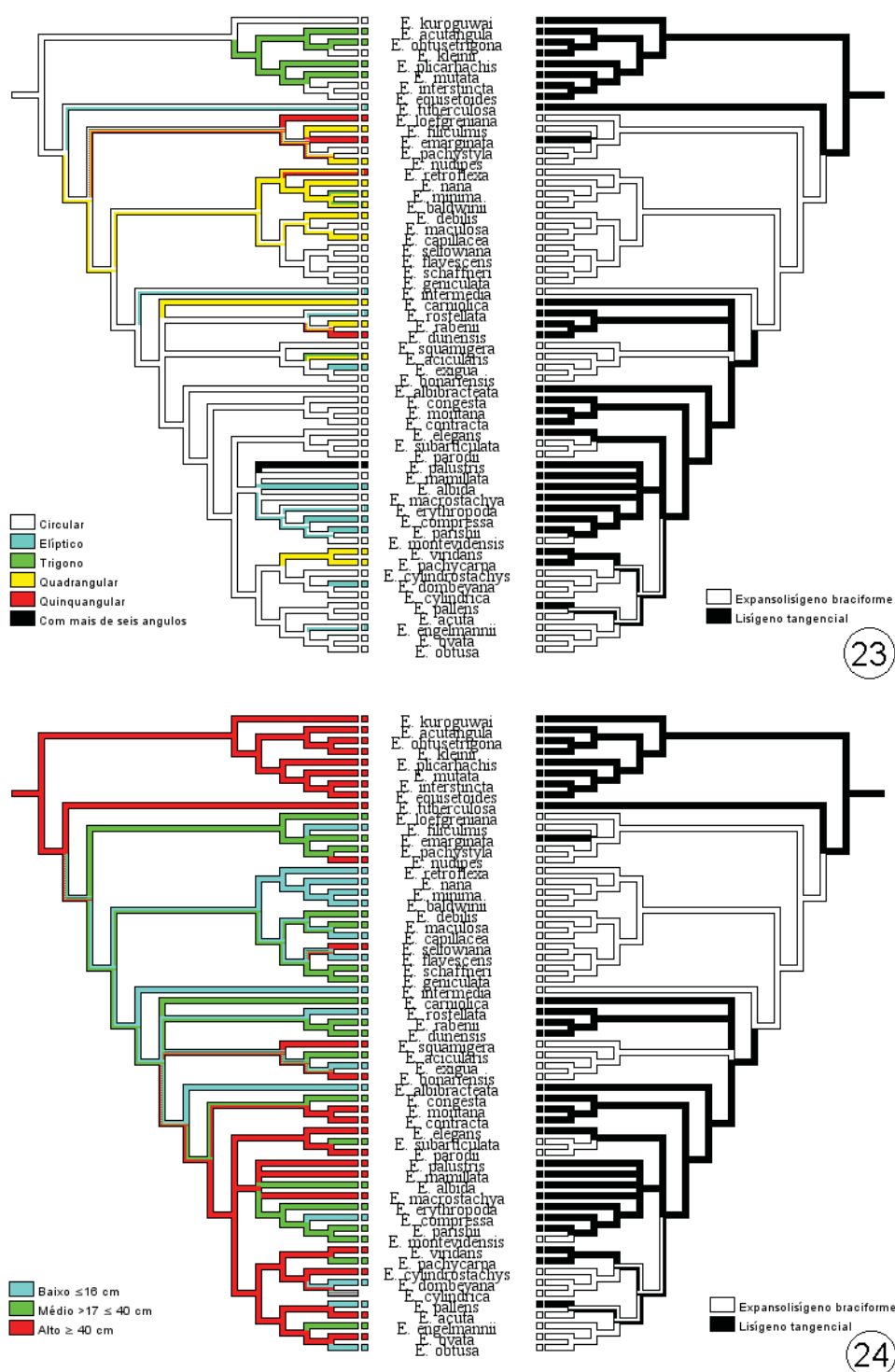


Fig. 20. Reconstrução do estado ancestral do padrão de aerênquima do escapo de *Eleocharis* R. Br. pelo método de parcimônia (Mesquite v. 3.03), baseado na árvore de consenso estrito pelo programa TNT (v. 1.1). Os clados indicados foram previamente definidos com base na filogenia do grupo (Roalson et al. 2010). Os valores abaixo dos ramos representam o bootstrap.



Figs. 21–22. Árvores espelhadas de reconstrução do estado ancestral em *Eleocharis* R. Br., pelo método de parcimônia (Mesquite v. 3.03), baseado na árvore de consenso estrito pelo programa TNT (v. 1.1), o padrão de aerênquima da raiz está de acordo com Marcondes et al. (dados não publicados-Cap. I). **21** Padrão de aerênquima do escapo X padrão de aerênquima da raiz. **22** Arquitetura do escapo X padrão de aerênquima da raiz.



Figs. 23–24. Árvores espelhadas de reconstrução do estado ancestral em *Eleocharis* R. Br., pelo método de parcimônia (Mesquite v. 3.03), baseado na árvore de consenso estrito pelo programa TNT (v. 1.1), o padrão de aerênquima da raiz está de acordo com Marcondes et al. (dados não publicados-Cap. I) . **23** Formato da secção transversal do escape X padrão de aerênquima da raiz. **24** Porte do escape X padrão de aerênquima da raiz.

Tabela 1: Relação dos caracteres e respectivos estados do aerênquima e da morfologia externa do escapo das espécies de *Eleocharis* (Cyperaceae).

1. Formato da secção transversal: (0) circular; (1) elíptico; (2); trigono; (3) quadrangular; (4) quinquangular; (5) com mais de seis ângulos; 2. Padrão do aerênquima: (0) esponjoso simples; (1) esponjoso misto; (2) septado; (3) septado com feixe vascular central; 3. Porte da espécie: (0) baixo (≤ 16 cm); (1) médio ($>17 \leq 40$ cm); (2) alto (≥ 40 cm); 4. Arquitetura do escapo: (0) esponjoso; (1) septado; 5. Presença de células brachiformes preenchendo as lacunas: (0) ausente; (1) presente											
Espécie/estado	1	2	3	4	5	Espécie/estado	1	2	3	4	5
<i>E. acicularis</i>	2,3	0	1	0	0	<i>E. loefgreniana</i>	4	0	1	0	0
<i>E. acuta</i>	0	0	2	0	0	<i>E. macrostachya</i>	0	0	2	0	0
<i>E. acutangula</i>	2	1	2	0	0	<i>E. maculosa</i>	0	0	1	0	0
<i>E. albibracteata</i>	0	0	0	0	0	<i>E. mamillata</i>	0	0	2	0	0
<i>E. albida</i>	1	0	1	0	0	<i>E. minima</i>	2,3	0	0	0	0
<i>E. baldwinii</i>	2,3	0	0	0	0	<i>E. montana</i>	0	2	2	1	0
<i>E. bonariensis</i>	0	0	2	0	0	<i>E. montevidensis</i>	0	0	1	0	0
<i>E. capillacea</i>	3	0	0	0	0	<i>E. multicaulis</i>	0,1	0	1	0	0
<i>E. carniolica</i>	3	0	1	0	0	<i>E. mutata</i>	2	0	2	0	0
<i>E. compressa</i>	1	0	0	0	0	<i>E. niederleinii</i>	3	0	1	0	0
<i>E. congesta</i>	0	0	1	0	0	<i>E. nana</i>	3	0	0	0	?
<i>E. contracta</i>	0	0	2	1	0	<i>E. nudipes</i>	3	0	2	0	?
<i>E. cylindrica</i>	0	0	0	0	0	<i>E. obtusa</i>	0	0	0	0	0
<i>E. cylindrostachys</i>	0	0	2	0	0	<i>E. obtusetrigona</i>	2	1	2	0	0
<i>E. debilis</i>	3	0	1	0	?	<i>E. ovata</i>	0	0	2	0	0
<i>E. densicaespitosa</i>	3, 4	0	1	0	0	<i>E. pachycarpa</i>	3	0	1	0	0
<i>E. dombeyana</i>	1	0	0	0	0	<i>E. pachystyla</i>	0	0	1	0	0
<i>E. dunensis</i>	4	0	1	0	?	<i>E. pallens</i>	0	0	0	0	0
<i>E. elegans</i>	0	2	2	1	0	<i>E. palustris</i>	5	0	2	0	0
<i>E. emarginata</i>	4	0	1	0	0	<i>E. parishii</i>	1	0	1	0	0
<i>E. endounifascis</i>	0	3	?	1	0	<i>E. parodii</i>	0	1	2	0	0
<i>E. engelmannii</i>	0,1	0	1	0	0	<i>E. plicarhachis</i>	2	1	2	0	0
<i>E. equisetoides</i>	0	2	2	1	0	<i>E. rabenii</i>	3	0	1	0	0
<i>E. erythropoda</i>	0,1	0	1	0	0	<i>E. ramboana</i>	3	0	0	0	0
<i>E. exigua</i>	1	0	0	0	0	<i>E. retroflexa</i>	3,4	0	0	0	?
<i>E. filiculmis</i>	3	0	0	0	?	<i>E. riograndensis</i>	?	0	1	0	1
<i>E. flavescens</i>	0	0	0	0	0	<i>E. rostellata</i>	0,1	0	0	0	0
<i>E. fuscopurpurea</i>	?	0	0	0	0	<i>E. schaffneri</i>	0	0	1	0	0
<i>E. geniculata</i>	0	0	1	0	0	<i>E. sellowiana</i>	0	0	2	0	0
<i>E. hatschbachii</i>	4	0	?	0	0	<i>E. squamigera</i>	0	0	2	0	0
<i>E. intermedia</i>	0,1	0	0	0	0	<i>E. subarticulata</i>	0	0	1	0	0
<i>E. interstincta</i>	0	2	2	1	0	<i>E. tuberculosa</i>	0,1	0	2	0	0
<i>E. kleinii</i>	0	1	2	0	0	<i>E. uniglumis</i>	0	0	0	0	1
<i>E. kuroguwai</i>	0	2	2	1	0	<i>E. viridans</i>	3	0	2	0	0

MATERIAL COMPLEMENTAR

Lista das espécies utilizadas para a análise do aerênquima e da morfologia externa do escapo em *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae).

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.	Ahles, H. E. 84582 (UPCB)	Estados Unidos	_____
	Wallnöfer, B. 13753 (MBM)	Áustria	Borda de represa em solo de assoreamento
	Lampinen, R. 17611 (MBM)	Finlândia	Orla do rio, solo arenoso. Anfíbia
<i>E. acuta</i> R. Br.	Lepschi, B. J. 1553 (MBM)	Austrália	Borda da represa, solo arenoso. Emergente
<i>E. acutangula</i> (Roxb.) Schult.	La Yela s.n. (MBM127313)	Argentina	Terreno periodicamente inundável
	Matthew, K. M. s.n. (MBM69447)	Índia	_____
	Stehmann, J. R. & Perdigo, G. 1705 (MBM)	MG, Brasil	Emergente
<i>E. albibracteata</i> Nees & Meyenex Kunth	Vanni, R. et al. 4400 (MBM)	Argentina	Orla do rio
<i>E. albida</i> Torr.	Brumbach, W. C. 9031 (MBM)	Estados Unidos	Borda da lagoa
<i>E. baldwinii</i> (Torr.) Chapm.	Cappel, E. D & Godfrey, R. K. 173 (MBM)	Estados Unidos	Solo alagado em canal de drenagem
<i>E. bonariensis</i> Nees	Pedersen, T. M. 10034 (MBM)	Argentina	Bancos de areia em rio
	Hatschbach, G. et al. 78115 (MBM)	SC, Brasil	Orla do rio
<i>E. capillacea</i> Kunth	Pedersen, T. M. 10097 (MBM)	Paraguai	Pântano
	Shepherd, G. J. et al. 3757 (MBM)	GO, Brasil	Pântano
	Ponciano 906 (MBM)	Paraguai	Pântano
<i>E. carniolica</i> W. D. J. Koch	Camoletto, R. 395 (MBM)	Itália	Solo argiloso úmido
<i>E. compressa</i> Sull.	Isaac, J. A. 9766 (MBM)	Estados Unidos	Orla do rio
	Whitehouse, E. 15302A	Estados Unidos	Solo argiloso úmido
<i>E. congesta</i> D. Don	Bai-Zhong X. 4018 (MBM)	China	_____
	Bai-Zhong X. 3753 (MBM)	China	_____
<i>E. contracta</i> Maury ex Micheli	Pedersen, T. M. 10027 (MBM)	Argentina	Solo úmido, em terreno baixo
	Schinini, A. 5263 (MBM)	Argentina	Orla de rio (campo aberto)
	Alvarez, D. et al. 10261 (MBM)	México	Várzea
<i>E. cylindrica</i> Buckley	Pedersen, T. M. 9093 (MBM)	Argentina	Solo argiloso úmido
	Pedersen, T. M. 9194 (MBM)	Argentina	Solo alagável com a chuva
<i>E. cylindrostachys</i> Boeckeler	Lepschi, B. J. 1435 (MBM)	Austrália	Leito raso de rio (lodo). Emergente
<i>E. debilis</i> Kunth	Carvalho, et al. s.n. (MBM145830)	MG, Brasil	Rio
	Thomas, W. W. et al. 14440 (MBM)	BA, Brasil	Em fendas de rochas, acima do nível do rio

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. densicaespitosa</i> R. Trevis. & Boldrini	Bertels, A. 1043 (UPCB)	RS, Brasil	_____
	Krapovickas, A. & Cristobal, C. L. 20832 (MBM)	Argentina	Em rochas no córrego
	Valduga, E. 161 (MBM)	RS, Brasil	_____
<i>E. dombeyana</i> Kunth	Guaglianone, L. D. et al. 1410 (MBM)	Argentina	_____
	Pedersen, T. M. 11781 (MBM)	Argentina	Lagoa em margem de rio
	Asplund, E. 7165 (MBM)	Equador	Borda de lago. Anfibia
<i>E. dunensis</i> Kük.	Pedersen, T. M. 15872 (MBM)	Uruguai	Solo lodoso
	Carnevali, R. 2316 (MBM)	Argentina	Campo úmido
<i>E. elegans</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Barbosa, E. & Silva, J. M. 1587 (MBM)	MS, Brasil	Terreno alagado (pantanal)
	Balslev, H. & Madsen, E. 10442 (MBM)	Equador	Orla do rio
	Pedersen, T. M. 9663 (MBM)	Argentina	Orla inundada ao longo de canal
<i>E. emarginata</i> (Nees) Klotzsch ex Boeckeler	Hatschbach, G. & Callejas, R. 47241 (MBM)	MS, Brasil	Campo, solo úmido
<i>E. endounifascis</i> Hinchliff & Roalson	Marinho, A. M. 77 (MBM)	RN, Brasil	_____
<i>E. engelmannii</i> Steud.	Ahles, H. E. 85429 (UPCB)	Estados Unidos	Depressão baixa
	Kral, R. 39241 (MBM)	Estados Unidos	Campo arenoso baixo
<i>E. equisetoides</i> (Elliott) Torr.	Kral, R. 43089 (MBM)	Estados Unidos	_____
<i>E. erythropoda</i> Steud.	Morency, M. 917 (MBM)	Canadá	Orla inundada ao longo de canal
<i>E. filiculmis</i> Kunth	Pedersen, T. M. 9499 (MBM)	Paraguai	Pântano
	Davidse, G. 3774 (MBM)	Venezuela	Solo lodoso
	Irwin, H. S. 31610 (MBM)	BA, Brasil	Solo arenoso úmido
<i>E. flavescentes</i> (Poir.) Urb.	Whitehouse, E. 17624 (MBM)	Estados Unidos	_____
	Hatschbach, G. et al. 74110 (MBM)	MS, Brasil	_____
	Bona, C. & Costa, D. R. 340 (UPCB)	PR, Brasil	Terreno alagado, emergente
<i>E. fuscopurpurea</i> (Steud.) H. Pfeiff.	Cristóbal, C. L. et al. 1041 (MBM)	Argentina	_____
<i>E. geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	Berghen, C. V. 6346 (MBM)	Senegal	_____
	Bona, C. et al. 495 (UPCB)	PR, Brasil	_____
	Pedersen, T. M. 6949 (MBM)	Argentina	Solo argiloso úmido
<i>E. hatschbachii</i> R. Trevis.	Krapovickas, A. et al. 29519 (MBM)	Argentina	_____
	Gibbs, P. E. et al. 5381 (MBM)	MT, Brasil	Orla do pantanal
	Hatschbach, G. et al. 73128B (MBM)	MS, Brasil	Solo arenoso, orla do rio
<i>E. intermedia</i> Schult.	Brainerd, E. s.n. (MBM80830)	Estados Unidos	Solo arenoso de rio
<i>E. interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Pedersen, T. M. 14842 (MBM)	Argentina	Terreno baixo inundável
	Kuniyoshi, Y. S. & Ziller, S. R. 5351 (MBM)	PR, Brasil	Solo hidromórfico, sub-bosque

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. kleinii</i> Barros	Bona, C. & Costa, D. R. 369 (UPCB)	PR, Brasil	Lagoa temporária
	Bona, C. & Costa, D. R. 339 (UPCB)	PR, Brasil	Terreno alagado, emergente
<i>E. kuroguwai</i> Ohwi	Tsuchiya, K. & Matsui, K. 3025 (MBM)	Japão	Margem de reservatório subterrâneo
<i>E. loefgreniana</i> Boeckeler	Hatschbach, G. et al. 28241 (MBM)	PR, Brasil	Pântano
<i>E. macrostachya</i> Britton	Howell, J. T. 49671 (MBM)	Estados Unidos	Campo
	Seijo, G. 1308 (MBM)	Argentina	Pântano
<i>E. maculosa</i> (Vahl) Roem. & Schult.	González, A. & Liesner, R. 10223 (MBM)	Venezuela	Margem da represa, solo arenoso
	Irwin, H. S. et al. 31024 (MBM)	BA, Brasil	Orla do rio, solo periodicamente inundado
<i>E. mamillata</i> (H. Lindb.) H. Lindb.	Tsuchiya, K. 2390 (MBM)	Japão	Pântano
<i>E. minima</i> Kunth	Pedersen, T. M. 13838 (MBM)	RS, Brasil	Solo úmido
	Asplund, E. 5739 (MBM)	Equador	Solo encharcado
	Hatschbach, G. 14734 (MBM)	PR, Brasil	Campo de inundação
<i>E. montana</i> Nelmes	Bona, C. 361 (UPCB)	PR Brasil	Margem de represa, emergente
	Bona, C. et al. 589 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de reservatório
<i>E. montevidensis</i> Kunth	Pedersen, T. M. 10771 (MBM)	Argentina	Vala à beira da estrada
	Reitz, R. 808 (MBM)	SC, Brasil	Zona úmida das dunas
	Whitehouse, E. 15276 (MBM)	Estados Unidos	Orla de rio
<i>E. multicaulis</i> (Sm.) Desv.	Spichger, R. 15277 (MBM)	França	Prado molhado na borda da lagoa
	Pedersen, T. M. 14188 (MBM)	Dinamarca	—
<i>E. mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Pabst, G. 7346 (MBM)	RJ, Brasil	Margem de lagoa, solo arenoso
	Reinert, B. L. & Bornschein, M. R. 65 (MBM)	PR, Brasil	Banhado, ~ 50 cm de profundidade
	Rigueira, D. 67938 (MBM)	BA, Brasil	Restinga
<i>E. niederleinii</i> Boeckeler	Bona, C. 341 (UPCB)	PR, Brasil	Emersa
	Cervi, A. C. 8867 (UPCB)	PR, Brasil	—
	Bona, C. et al. 157 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de lagoa
<i>E. nudipes</i> (Kunth) Palla	Dombrowski, L. T. 9767 (MBM)	PR, Brasil	—
	Delascio, F. et al. 11433 (MBM)	Venezuela	—
<i>E. obtusa</i> (Willd.) Schult.	Wofford, B. E. 80-102 (MBM)	Estados Unidos	Orla e ilhas do rio
	Morency, M. 901 (MBM)	Canadá	—
	Whitehouse, E. 16515 (MBM)	Estados Unidos	Orla de rio, solo argiloso úmido
<i>E. obtusetrigona</i> (Lindl. & Nees) Steud.	Bona, C. et al. 368 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de represa
	Pedersen, T. M. 13389 (MBM)	Argentina	Emergente
	Bona, C. et al. 162 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de lagoa

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. ovata</i> (Roth) Roem. & Schult.	Fernald, M. L. 160 (MBM)	Estados Unidos	—
	Harz, K. E.s.n. (MBM82186)	Alemanha	—
	Leute, G. G. 12441a (MBM)	Austrália	—
<i>E. pachycarpa</i> É. Desv.	Pedersen, T. M. 14312 (MBM)	Chile	Depressões úmidas atrás das dunas
<i>E. pachystyla</i> (C.Wright) C. B. Clarke	Davidse, G. 4297 (MBM)	Venezuela	Pântano
<i>E. pallens</i> S. T. Blake	Constable, E. F. 4450 (UPCB)	Austrália	Água corrente
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	Iltes, H. H. 606 (MBM)	Estados Unidos	Solo argiloso
	Morency, M. 207 (MBM)	Canadá	—
	Lampinen, R. 5099 (MBM)	Finlândia	Margem de lagoa
<i>E. parishii</i> Britton	Howell, J. T. et al. 43833 (MBM)	Estados Unidos	—
<i>E. parodii</i> Barros	Pedersen, T. M. 12533 (MBM)	Argentina	Vala úmida
	Pedersen, T. M. 15683 (MBM)	Uruguai	Solo úmido
<i>E. plicarhachis</i> (Griseb.) Svenson	Lindeman, J. C. & Haas, J. H. 868 (MBM)	PR, Brasil	—
	Lindeman, J. C. & Haas, J. H. 886 (MBM)	PR, Brasil	—
<i>E. rabenii</i> Boeckeler	Andrade, P. R. P. s.n (MBM).	PR, Brasil	—
	R. Trevisan 1165 (FLOR)	SC, Brasil	—
<i>E. exiguas</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Bona, C. & Costa, D. 355 (UPCB)	PR, Brasil	—
	Hatschbach, G. et al. 76498 (MBM)	MS, Brasil	—
	Bona, C. 263 (UPCB)	PR, Brasil	—
<i>E. retroflexa</i> (Poir.) Urb.	Holm-Nielsen, L. et al. 2885 (MBM)	Equador	—
<i>E. riograndensis</i> R. Trevis. & Boldrini	Bona, C. et al. 288 (UPCB)	PR, Brasil	—
<i>E. ramboana</i> R. Trevis. & Boldrini	Kropovickas, C. L. et al. 23800 (MBM)	Argentina	—
<i>E. rostellata</i> (Torr.) Torr.	Nicora, E. G. et al. 8135 (MBM)	Argentina	Orla de rio, solos de água salobra
<i>E. rugosa</i> D. A. Simpson	Thomas, W. W. et al. 14470 (MBM)	BA, Brasil	—
<i>E. schaffneri</i> Boeckeler	Koczicki, C. 511 (MBM)	SE, Brasil	—
<i>E. sellowiana</i> Kunth	Stehmam, J. R. & Perdigo, G. s.n. (MBM145828)	MG, Brasil	Emergente
	Bona, C. 370 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de represa, anfíbio
	Bona, C. et al. 156 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de lagoa
<i>E. squamigera</i> Svenson	Kozera, C. & Kozera, O. P. 2660 (MBM)	PR, Brasil	—
	Cordeiro, J. et al. 1741 (MBM)	SC, Brasil	—
	Hatschbach, G. 14832 (MBM)	PR, Brasil	—
<i>E. subarticulata</i> (Nees) Boeckeler	Bona, C. et al. 362 (UPCB)	PR, Brasil	Pântano, emergente
	Abreu, L. C. 344 (MBM)	SP, Brasil	Pântano
<i>E. tuberculosa</i> (Michx.) Roem. & Schult.	Hansen, B. & Roginson, G. 10142 (MBM)	Estados Unidos	—
	Orzell, S. L. & Bridges, E. L. 13896 (MBM)	Estados Unidos	—

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. uniglumis</i> (Link) Schult.	Kukkonen, I. 10179 (MBM)	Finlândia	—
<i>E. viridans</i> Kük. ex Osten	Pedersen, T. M. 9307 (MBM)	Paraguai	—
	Pedersen, T. M. 10031 (MBM)	Argentina	—

5 CAPÍTULO III

Diversidade do diafragma no escapo em *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae)

Diafragmas são estruturas perfuradas que podem estar presentes nas colunas de ar do aerênquima, delimitando transversalmente as lacunas. São responsáveis por diferentes funções nos órgãos, como transporte e armazenamento de gases, estabilização mecânica e proteção. A falta do conhecimento da diversidade desta estrutura no gênero *Eleocharis*, representa uma lacuna no banco de dados para os estudos ecológicos e filogenéticos do grupo. Este trabalho tem a finalidade de descrever a micromorfologia e anatomia do diafragma presente no aerênquima do escapo em *Eleocharis* e investigar a evolução de alguns caracteres levantados no grupo. Para isso o diafragma do escapo de 53 espécies de *Eleocharis* provenientes de coletas a campo e de herbário foram analisados. Análises de microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura foram feitas através de secções transversais e longitudinais na região mediana e basal do escapo. A análise da evolução dos caracteres foi feita pela reconstrução de estado ancestral com base na filogenia do grupo. Os diafragmas de *Eleocharis* variam principalmente em número de camadas, formato das células e espessura da parede celular. O diafragma típico do gênero é o composto por células brachiforme lobada, com presença de microprojeções nas paredes celulares, de três a quatro camadas e com presença de células secretoras.

Palavras chave: Anatomia, Aerênquima, Macrófitas, Micromorfologia.

5.1 INTRODUÇÃO

Na subfamília Cyperoideae (Cyperaceae), o gênero cosmopolita *Eleocharis* R. Br pertence a tribo Eleocharideae (Goetghebeur 1998). O gênero inclui mais de 300 espécies de ervas de porte pequeno a médio, que habitam solos mal drenados (Svenson 1929, Goetghebeur 1998, Govaerts *et al.* 2017). As espécies de *Eleocharis* são reconhecidas por possuir uma única espiguetas, folhas basais reduzidas a bainhas tubulares, e base do estilete persistente (González-Elizondo & Peterson 1997). Os estudos filogenéticos de *Eleocharis* mostram que a classificação atual de Gonzalez-Elizondo e Peterson (1999) não refletem as relações filogenéticas no grupo (Roalson & Frei 2000; Yano *et al.* 2004; Roalson *et al.* 2010). Apesar de estar agrupado em sete clados, a maioria com alto suporte, algumas espécies de *Eleocharis* apresentaram variações em sua posição nas análises, principalmente as de distribuição generalista, o que sugere a existência de subespécies (Roalson *et al.* 2010). Como as espécies de *Eleocharis* possuem estruturas reduzidas frequentemente são confundidas, o que dificulta seu reconhecimento, com isso, estudos exploratórios detalhados da micromorfologia e anatômicos de suas estruturas podem auxiliar os trabalhos futuros a delimitar as fronteiras entre as espécies do grupo.

Como outras macrófitas que vivem em solos temporariamente submersos ou inundados, *Eleocharis* desenvolve aerênquima para suprir a falta de oxigênio nas regiões alagadas (Justin & Armstrong 1987). O escapo de *Eleocharis* é o principal órgão aéreo responsável pela captação e distribuição de O₂ para as áreas submersas. O aerênquima do escapo é composto por cavidades de ar, que frequentemente são septadas por diafragmas (Metcalf 1971). De acordo com a distribuição das lacunas, distinguem-se dois tipos de arquitetura: esponjosa e septada (Metcalf 1971, Marcondes *et al.*, dados não publicados). O escapo esponjoso apresenta várias colunas de ar na região central do órgão, interceptadas

transversalmente por diafragmas, que delimitam as lacunas. Enquanto o escapo septado apresenta uma coluna de ar central, a qual ocupa a maior parte do órgão, e várias colunas de ar menores no córtex. Tanto a coluna central, como as laterais são interceptada por diafragmas, sendo a distância entre os diafragmas menores nas cavidades laterais em relação as da cavidade central (Marcondes *et al.* dados não publicados).

Os diafragmas presentes no aerênquima são denominados como estruturas perfuradas, as quais delimitam as lacunas de ar, e são essenciais para as plantas aquáticas que as possuem (Snow 1914). São responsáveis pelo transporte dos gases da região emersa à submersa; proporcionam resistência e estabilização mecânica do órgão, impedem o colapso das câmaras de ar; restringem a entrada da água quando ocorre perfuração, por impedir que a água adentre para a próxima lacuna; fornecem uma via de transporte lateral através do córtex, e armazenamento de substâncias como tanino e amido (Snow 1914; Sculthorpe 1967; Dickison 2000; Kaul 1971, 1972). Armstrong (1979) relata que as características de espessura da parede e porosidade (espaços intercelulares), juntamente com a distribuição do diafragma no escapo influenciam na impedância dos gases. O que ressalta a relevância do conhecimento desses caracteres para a compreensão dos processos ecológicos das espécies do gênero.

Apesar da importância do diafragma nas espécies macrófitas como *Eleocharis*, até o momento não existem trabalhos que descrevam a diversidade dessa estrutura no gênero. O que representa uma lacuna para os estudos ecológicos e filogenéticos. Assim, este trabalho tem a finalidade de descrever a micromorfologia e anatomia do diafragma presente no aerênquima do escapo em *Eleocharis* e investigar a evolução de alguns dos caracteres levantados no grupo.

5.2 MATERIAL E MÉTODOS

5.2.1 Amostragem

Foi analisado o diafragma do escapo de 53 espécies de *Eleocharis* (Tab. 01), sempre que disponível cada espécie foi representada por três amostras de localidades e ambientes distintos, para avaliar as possíveis diferenças anatômicas do ambiente. As amostras são procedentes de material fixado e herborizado. As exsiccatas das espécies analisadas encontram-se depositadas nos herbários FLOR, MBM e UPCB (acrônimos segundo Thiers, 2017).

5.2.2 Microscopia de luz

As análises anatômicas do aerênquima foram realizadas com material fixado em FAA₇₀ (Johansen 1940) e material herborizado reidratado com hidróxido de amônia 30% por três horas (Toscano de Brito 1996). Ao final, ambos foram armazenados em etanol 70%. Para todas as espécies foram feitas secções transversais e longitudinais na região mediana e basal do órgão. Lâminas permanentes foram preparadas a partir do material processado e incluído em Histoiresina Leica®, seguindo as orientações do fabricante. Os blocos foram seccionados em micrótomo de rotação com 7 µm de espessura e as lâminas coradas com Azul de Toluidina (O'Brien *et al.* 1964). As análises foram feitas em microscópio Olympus modelo BX41TF com câmara acoplada (Olympus SC30) para captura de imagem.

5.2.3 Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

As amostras de escapo foram desidratadas em série etílica e submetidas ao método do ponto crítico com CO₂ (BAL- TEC CPD030 Critical Point Dryer), aderidas em suporte metálico com fita de cobre adesiva e metalizadas com ouro (BALZERS SCD030). As análises foram feitas no Microscópio Eletrônico de Varredura (JEOL JSM -6360LV Scanning Electron Microscope) no Centro de Microscopia Eletrônica da UFPR (CME).

5.2.4 Levantamento de caracteres e nomenclatura utilizada

Os caracteres morfoanatômicos e suas variações (Tab. 2) foram levantados pelas observações feitas em microscopia de luz e eletrônica de varredura. O porte das espécies analisadas foi dividido em baixo ≤ 16 , médio $>17 \leq 40$, e alto >40 (Marcondes *et al.*, dados não publicados- Cap. II).

5.2.5 Análise filogenética comparativa

Para avaliar a evolução da morfologia das células do aerênquima e presença de microprojeções na parede das células foram realizadas análises da reconstrução dos estados ancestrais por parcimônia. Feita a partir da árvore consenso estrito usada na análise dos padrões de aerênquima do escapo de *Eleocharis* por Marcondes *et al.* (dados não publicados- Cap. II), árvore gerada no TNT com as sequências de ITS1, 5.8S e ITS2 do DNA nuclear, e *trnC-ycf6* e *ycf6-psbM* do DNA do cloroplasto. A reconstrução dos estados ancestrais foi obtida por parcimônia, no programa Mesquite v. 3.03 (Maddison e Maddison 2015). Os caracteres foram codificados como discretos e seus estados de caráter para a morfologia das células do diafragma foram: (0) célula braciiforme lobada; (1) célula braciiforme; (2) célula não braciiforme e para a presença de microprojeções os estados foram: (0) ausente; (1) presente.

5.3 RESULTADOS

Os diafragmas variam em organização de camadas, formato das células, espessura da parede, presença de microprojeções, presença de célula secretora e tamanho dos espaços intercelular.

As células dos diafragmas das espécies de *Eleocharis* podem ser braciiformes ou não braciiforme. Célula braciiforme é a morfologia mais frequente nas espécies. Em geral estas células apresentam seis ou oito prolongamentos cada. Os espaços intercelulares são geralmente delimitados pelos prolongamentos de três células vizinhas, formando um espaço de aspecto triangular (Fig. 1a). Conforme o tamanho dos prolongamentos os espaços intercelulares variam de conspícuos a não conspícuos e o formato triangular fica distorcido e pouco distinto (Fig. 1b). As células braciiformes presentes em *Eleocharis* podem ser divididas em dois tipos de acordo com o formato dos prolongamentos:

I- Célula braciiforme lobada. Nesta morfologia, a região distal dos prolongamentos da célula é dilatada no local de conexão com a célula vizinha (Fig. 1a-f). A dilatação é variável em cada espécime, podendo ser discreta, ou mais acentuada (Fig. 1a, b). Em diafragmas de células com prolongamento com alto grau de dilatação, os espaços intercelulares são reduzidos, pois, estão preenchidos por estas. A dilatação pode se ramificar e originar formatos diversos (Fig. 1a-e). Na maioria das espécies estas células apresentam microprojeções nas paredes dos prolongamentos, principalmente na região das conexões (Fig. 1b, c). Essas microprojeções podem ou não estar ligadas com as dilatações das células vizinhas. A presença de microprojeções nas células braciiformes está presente ao longo de toda história evolutiva do gênero. O ancestral mais antigo do grupo tem o caráter presença das microprojeções nas células braciiformes como ambíguo, porém, as

linhagens mais distais da raiz da árvore possuem a presença das microprojeções como estado ancestral de forma inequívoca. Nossos resultados demonstram que pelo menos cinco vezes o estado de ausência de microprojeções surgiu independentemente na história do grupo (Fig. 2a).

Células braciiformes com prolongamentos curtos e dilatados foram registradas apenas no diafragma das espécies *E. elegans*, *E. motana* (Fig. 1f) e *E. sellowiana*. Nas demais espécies os prolongamentos braciiformes são bem desenvolvidos, como em *E. aciculares* (Fig. 1a), *E. acutangula*, *E. subarticulata*, entre outras.

II- Célula braciiforme. Nesta morfologia os prolongamentos braciiformes da célula, não possuem dilatações, e em geral estão ausentes as microprojeções (Fig. 3a, b). Estas células foram registradas no diafragma de *E. filiculmis*, *E. geniculata*, *E. kuroguwai*, *E. maculosa*, *E. minima*, *E. montana* (lacuna central) e *E. sellowiana*. Em *E. kuroguwai* as células braciiformes apresentam o corpo da célula pouco delimitado dos seus prolongamentos e possui espaços intercelulares de formato circular (Fig. 3b).

As **células não braciiformes** possuem formato irregular no eixo transversal, achatado no eixo longitudinal e ausência de braços e microprojeções (Fig. 3c, d). Essas células estão organizadas de forma justaposta, o que resulta em espaços intercelulares não evidentes. Células não braciiformes foram encontradas apenas em diafragmas de espécies de pequeno porte (*E. exígua*, *E. dunensis*, *E. niederleinii*, *E. rabenii* e *E. riograndensis*).

A grande maioria das espécies apresenta célula braciiforme lobada (Fig. 2b). Esta morfologia de célula aparece como o estado plesiomórfico do gênero, enquanto célula braciiforme e célula não braciiforme são estados apomórficos. Células não braciiforme surgiu pelo menos duas vezes na história evolutiva do grupo de forma independente, enquanto célula braciiforme apareceu pelo menos dez vezes, por homoplasia paralela.

O número de camadas de células do diafragma varia entre as espécies. Podendo ser finas, com até duas camadas (Fig. 3c, d; 4a); espessura média, com três a quatro camadas (Fig. 4b, c) e diafragmas espessos, com mais de quatro camadas (Fig. 4d, e), *E. endounifacis* foi a espécie que mais apresentou camadas no diafragma, cerca de 30. Apesar do número de camadas do diafragma ser em geral pouco variado dentro do escapo, em alguns espécimes ocorreram diafragmas espessos dispersos aleatoriamente entre os mais delgados. As células que formam essas camadas podem ter paredes desde finas a muito espessa (Fig. 4a-e). Nos diafragmas que possuem células com paredes espessas ou muito espessas, essas se encontram no centro da camada revestida por células de paredes finas de aparência esticadas (Fig. 1a, b; 4b, c, e). No diafragma em que as células espessas são braciforme lobada, as células finas podem ou não apresentar microprojeções. Diafragmas com células de paredes espessas estão presentes na maioria das espécies, porém diafragmas com células de paredes finas em geral ocorrem nas espécies menores. As células das camadas do diafragma possuem disposição sobreposta, o que permite que os espaços intercelulares sejam contínuos entre as camadas.

A maioria das espécies analisadas apresentou células secretoras distribuídas aleatoriamente no tecido fundamental, incluindo os diafragmas (Fig. 3c). A presença de reserva de amido foi registrada apenas em *E. tuberculosa*, *E. sellowiana*, *E. maculosa*, *E. minima*, *E. retroflexa*, *E. bonariensis*, *E. erythropoda*, *E. pachycarpa* e *E. congesta*.

5.4 DISCUSSÃO

Os diafragmas em *Eleocharis* são compostos de uma a várias camadas de células parenquimáticas, corroborando Metcalfe (1971). A célula braciforme lobada é a morfologia mais frequente e antiga na história evolutiva do gênero (estado plesiomórfico). Os primeiros registros desta morfologia no grupo ocorreram nas espécies *E. acutangula*, *E. geniculata*, *E.*

intermedia, *E. kleinii*, *E. montana*, *E. mutata*, *E. palustris* e *E. subarticulata* (Metcalf 1971; Bona *et al.* dados não publicados). A maioria das espécies possui apenas um tipo de morfologia nas células dos diafragmas, porém, algumas apresentam diferentes tipos morfológicos no mesmo indivíduo ou entre espécimes. Como é o caso de *E. montana* e *E. elegans* que apresentam escape de arquitetura septada (Marcondes *et al.* dados não publicados), onde a morfologia das células do diafragma lateral (presente nas lacunas periféricas) diferentes das do diafragma da lacuna central.

Os espaços intercelulares do diafragma das espécies do gênero são triangulares, como relatado por Govindarajalu (1975), circular, ou ainda podem não ser visíveis. Diafragmas com espaços intercelulares maiores são mais comuns nas espécies de grande porte. A explicação para esse acontecimento é dada por Schwendener (1874) e Snow (1914), que relacionam o tamanho dos prolongamentos bracíformes com a disparidade na velocidade de crescimento entre as células. Onde as células bracíformes (células estreladas) assumem essa morfologia devido à tensão que sofrem durante seu crescimento, pelo tecido circundante, o qual se desenvolve mais rápido. Como o crescimento das células do diafragma não consegue acompanhar o ritmo das células externas, elas são distendidas, formando os “braços” ou prolongamentos.

As espécies de médio e alto porte demonstram uma variedade anatômica maior no diafragma, possuem um maior número de camadas e maior espessura das paredes. O que é esperado, uma vez que uma das funções do diafragma é proporcionar resistência e estabilização mecânica ao órgão (Snow 1914; Sculthorpe 1967; Dickison 2000; Kaul 1971, 1972). Assim, os escapes mais robustos apresentam diafragmas mais desenvolvidos e de paredes mais espessas. Apesar de Metcalfe (1971) não ter registrado diafragmas de paredes delgadas, eles estão presentes, principalmente nas espécies que tem células não bracíformes, e

revestindo as camadas de células com paredes espessas. Em geral o diafragma varia de uma a 12 camadas de células, porém pode chegar a cerca de 30 camadas, como em *E. endounifacis*.

As variações morfológicas encontradas no formato das células do diafragma em *Eleocharis* foram descritas de forma semelhante em outras espécies (i.e., Snow 1914; Govindarajalu 1975; Bona e Alquini 1995a; Bona e Alquini 1995b). O que demonstra que os diafragmas, apesar de terem características comuns entre as espécies como a presença de célula braciiforme, podem ter peculiaridades individuais, ou em grupos de espécies (i.e. a forma de ramificação dos braços). O formato distinto encontrado *E. kuroguwai*, que origina espaços intercelulares de formato circular é um exemplo de morfologia que só foi registrado nesta espécie e em *Eleocharis sphacelata* R. Br. (Sorrell 1997). Diafragmas sem células braciiformes, como relatadas aqui e por Metcalfe (1971), também delimitam um pequeno grupo de espécies entre as analisadas no gênero (*E. exigua*, *E. dunensis*, *E. niederleinii*, *E. rabenii* e *E. riograndensis*). Diferente do diafragma de algumas espécies que apresentam feixes vasculares (Kaul 1971), todas as espécies de *Eleocharis* tem em comum a ausência destes.

A presença de microprojeções nas células do aerênquima ainda não foi explorada em trabalhos acadêmicos. Porém, estruturas semelhantes estão presentes em esclereides nos diafragmas do mesófilo da folha em *Rhynchospora corymbosa* (L.) Britton (Cyperaceae) (Farias 2005). Para uma compreensão do seu desenvolvimento e função, estudos de ontogênese são necessários. O que podemos afirmar é que para *Eleocharis*, estas estruturas estão associadas à célula braciiforme lobada; frequentemente estão unidas com as microprojeções das células vizinhas, diferente das esclereides de *R. corymbosa*; e o estado de ausência de microprojeções nas células braciiformes do diafragma é o provável estado apomórfico do gênero.

As células secretoras presentes nos diafragmas do escapo de *Eleocharis* podem indicar a presença de taninos, como relatado por Govindarajalu (1975) no escapo de algumas espécies do gênero. Porém testes histoquímicos são necessários para confirmar tal hipótese. Além de tanino, frequentemente os diafragmas armazenam cloroplastos, laticíferos e amido (Snow 1914), porém estes, com exceção do amido não foram registrados em *Eleocharis*.

Podemos concluir que o diafragma característico de *Eleocharis* é o formado por célula brachiforme lobada, com presença de microprojeções nas paredes celulares, de três a quatro camadas de células e com presença de células secretoras. A morfologia mais frequente de célula no diafragma (célula brachiforme lobada) é o estado morfológico mais antigo em *Eleocharis*, enquanto as demais morfologias estão distribuídas pontualmente no gênero. A ausência de microprojeções nestas células provavelmente é uma característica recente e está presente em poucas espécies. Estudos futuros são necessários para correlacionar os fatores ambientais aos caracteres morfológicos aqui encontrados.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Armstrong, A.C. 1979. Aeration in higher plants. *Advances in botanical research*, 7, 225-332.
- Bona, C. & Alquini, Y. 1995a. Anatomia foliar de *Hydrocleis nymphoides* (Humb. & Bomp. Ex Willd) Buchenau (Limnocharitaceae). *Arquivos de biologia e tecnologia* 38 (3): 869-877.
- Bona, C. & Alquini, Y. 1995b. Alguns aspectos estruturais da folha de *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bomp. Ex Willd) Heine (Hydrocharitaceae). *Arquivos de biologia e tecnologia* 38 (4): 1045-1052.
- Dickison, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. ed Academic Press. California, USA: 355p.
- Faria, L.H.M. 2005. Efeitos do solo contaminado por petróleo nas folhas e raízes de *Rhynchospora corymbosa* (L.) Britt. (Cyperaceae). Dissertação (Pós-Graduação em Botânica), Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná.
- Goetghebeur, P. 1998. Cyperaceae. In: Kubitzki K, Huber H, Rudall PJ, Stevens PS, Stutzel T (eds.). *The families and genera of vascular plant. Flowering Plants - Monocotyledons*. Berlin: Springer-Verlag, p. 141-190.
- González-Elizondo, M.S. & Peterson, P.M. 1997. A classification of and key to the supraspecific taxa in *Eleocharis* (Cyperaceae). *Taxon* 46: 433-449.
- Govaerts, R.; Jimenez-Mejias, P.; Koopman, J.; Simpson, D.; Goetghebeur, P.; Wilson, K.; Egorova, T. & Bruhl, J. 2017. Checklist World of Cyperaceae. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://apps.kew.org/wcsp/> Retrieved 2017-01-05.
- Govindarajalu, E. 1975. The systematic anatomy of south Indians Cyperaceae: *Eleocharis* R. Br., *Rhynchospora* Vahl and *Scleria* Bergius. *Adansonia*, v. 14, n. 4, p. 581-632.
- Johansen, D.A. 1940. *Plant microtechnique*. New York, McGraw-Hill, Book Co. Inc. 523p.

- Justin, S.H.F.W. & Armstrong, W. 1987. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. *New Phytologist* 106: 465-495.
- Kaul, R.B. 1971. Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. *American Journal of Botany* 58: 808-816.
- Kaul, R.B. 1972. Adaptive leaf architecture in emergent and floating sparganium. *American Journal of Botany* 59(3): 270-278.
- Maddison, W.P. & Maddison, D.R. 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.03 <http://mesquiteproject.org>.
- Metcalf, C.R. 1971. *Anatomy of the monocotyledons: V Cyperaceae*. Ed. Oxford. 596p.
- O'Brien, T.P.; Feder, N. & McCully, M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma* 59: 368-373.
- Roalson, E.H. & Friar, E.A. 2000. Infrageneric classification of *Eleocharis* (Cyperaceae) revisited: evidence from the internal transcribed spacer (ITS) region of nuclear ribosomal DNA. *Systematic Botany* 25: 323-336.
- Roalson, E.H.; Hinchliff, C.E.; Trevisan, R. & Silva, C.R.M. 2010. Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and patterns of diversification in the spikerushes. *Systematic Botany* 35: 257-271.
- Schwendener, S. 1874. *Das Mechanische Principium anatomischen Bau der Monokotyledonen*. Leipzig. pp. 89-92.
- Sculthorpe, C.D. 1967. *The biology of aquatic vascular plants*. Edward Arnold, London. 610p.
- Snow, L.M. 1914. Contributions to the knowledge of the diaphragms of water plants I. *Scirpus validus*. *Botanical Gazette* 58: 495-517.
- Sorrell, B.k.; Hans, B. & Philip, T.O. 1997. *Eleocharis sphacelata*: internal gas transport pathways and modelling of aeration by pressurized flow and diffusion. *New Phytol* 136: 433-442.

- Svenson, H.K. 1929. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* I. *Rhodora* 31: 121-135, 152-163, 167-191, 199-219, 224-242.
- Thiers, B. Index Herbariorum. New York Botanical Garden. Disponível em <<http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>>. Acesso em 16 fevereiro 2017.
- Toscano de Brito, A.L.V. 1996. The use of concentrated ammonia as an excellent medium for the restoration of orchid pollinaria - An example from the Ornithocephalinae. *Lindleyana* 11: 205-210.
- Yano, O.; Katsuyama, T.; Tsubota, H. & Hoshino, T. 2004. Molecular phylogeny of Japanese *Eleocharis* (Cyperaceae) based on ITS sequence data, and chromosomal evolution. *Journal of Plant Research* 117: 409-419.

APÊNDICES

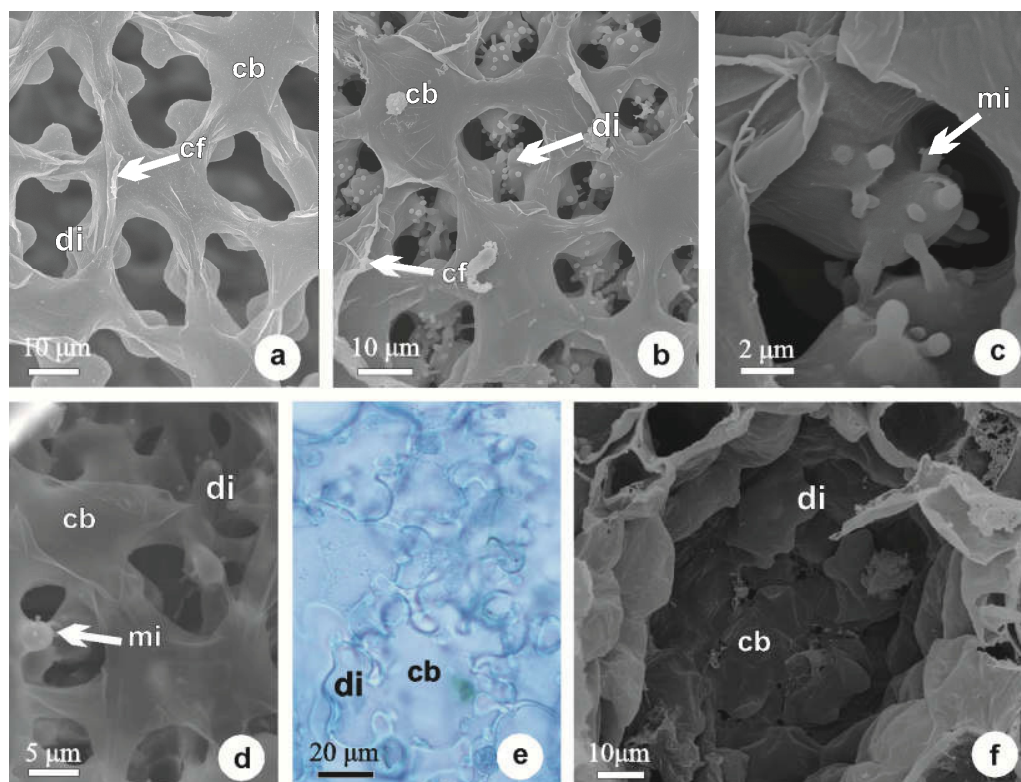


Figura 1 - Variação morfológica das células braciformes lobadas; a. Células braciforme com espaço intercelular livre, *E. acicularis*; b. Célula braciforme com espaço intercelular parcialmente obstruídos pelas dilatações, *E. subarticulata*; c. Detalhe das conexões nas regiões dilatadas, *E. subarticulata*; d-e Célula com expansão ramificada, *E. niederleinii*; f. Detalhe dos prolongamentos curtos e dilatados das células braciformes. Cb= célula braciforme, cf= células de paredes finas, di= expansão dos prolongamentos (dilatações), mi= microprojeção.

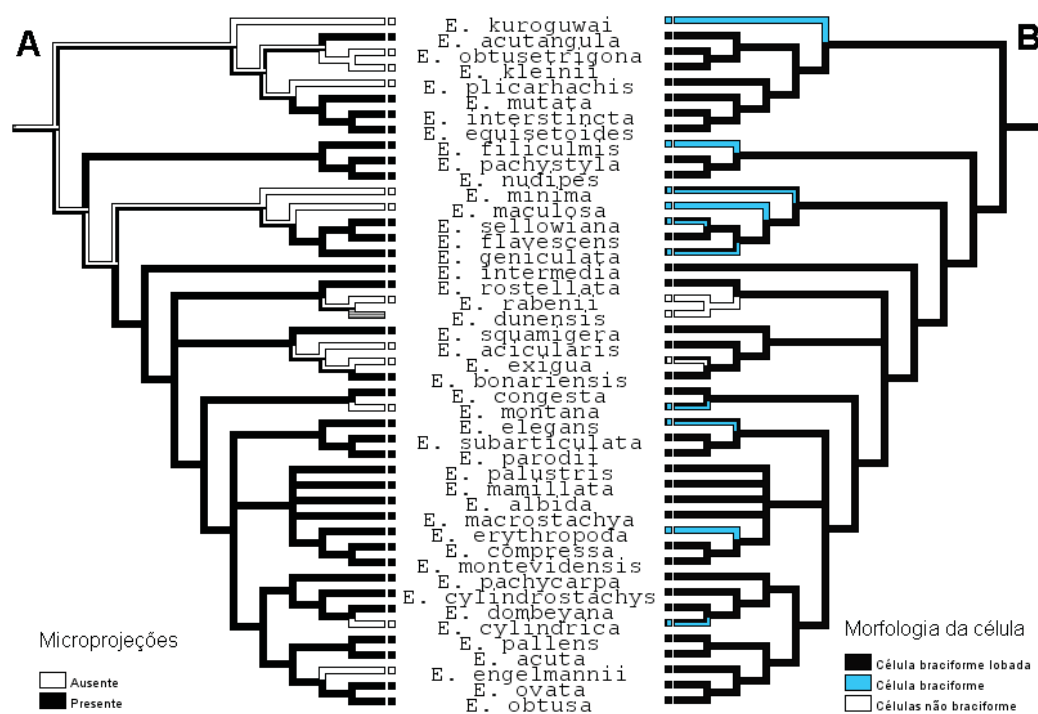


Figura 2 - Reconstrução do estado ancestral em *Eleocharis* R. Br., pelo método de parcimônia (Mesquite v. 3.03), baseado na árvore de consenso estrito pelo programa TNT (v. 1.1) (Marcondes *et al.* dados não publicados-Cap. II); a. Presença de microprojeções na parede das células do diafragma do escapo, branco= ausente e preto= presente; b. Morfologia das células do diafragma do escapo, preto= célula braciiforme lobada, azul= célula braciiforme e branco= célula não braciiforme.

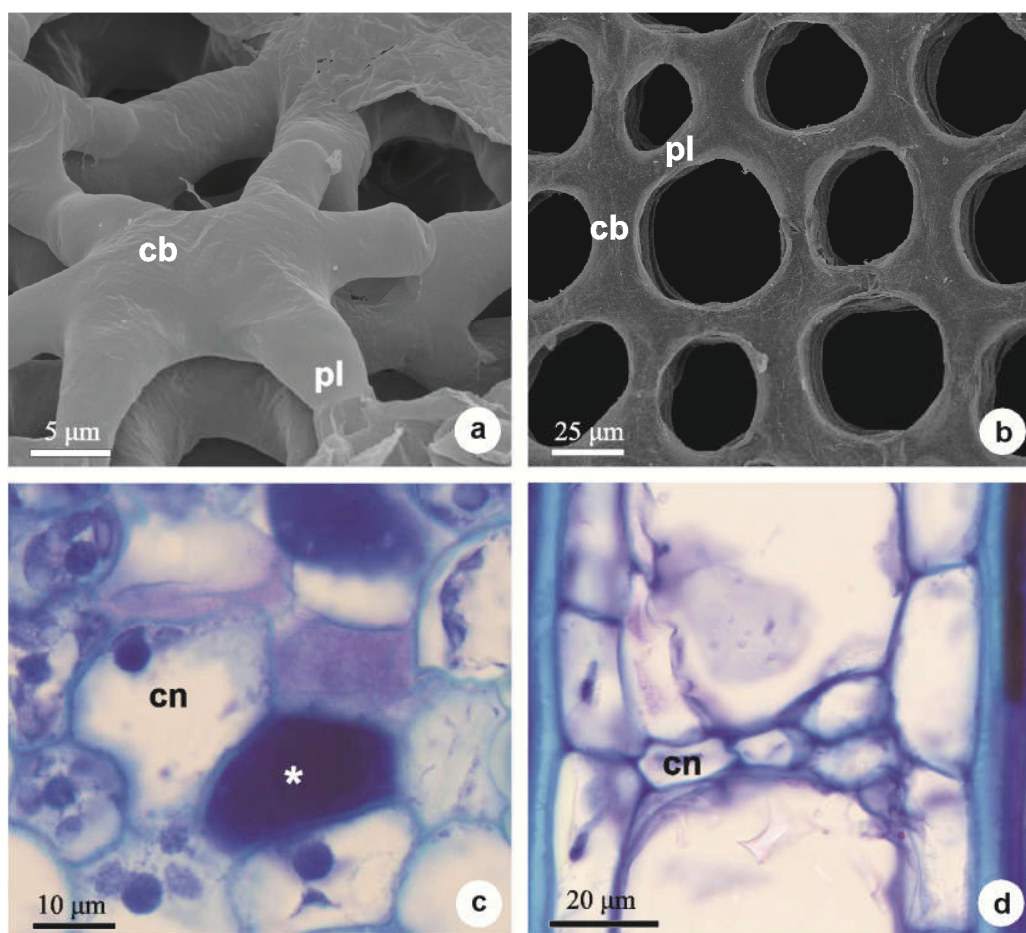


Figura 3 - Morfologia das células do diafragma; a–b Célula braciforme; a. Prolongamentos retos, *E. montana*; b. Célula com corpo e braços pouco distintos, *E. kuroguwai*; c–d Célula não braciforme; c. Diafragma em vista frontal evidenciando o formato das células ligeiramente irregular e justapostas, e idioblasto com conteúdo denso (*), *E. rabenii*.; d. Aspecto longitudinal do diafragma, *E. dunensis*. Cb= célula braciforme, cn= célula não braciforme, pl= prolongamento braciforme da célula.

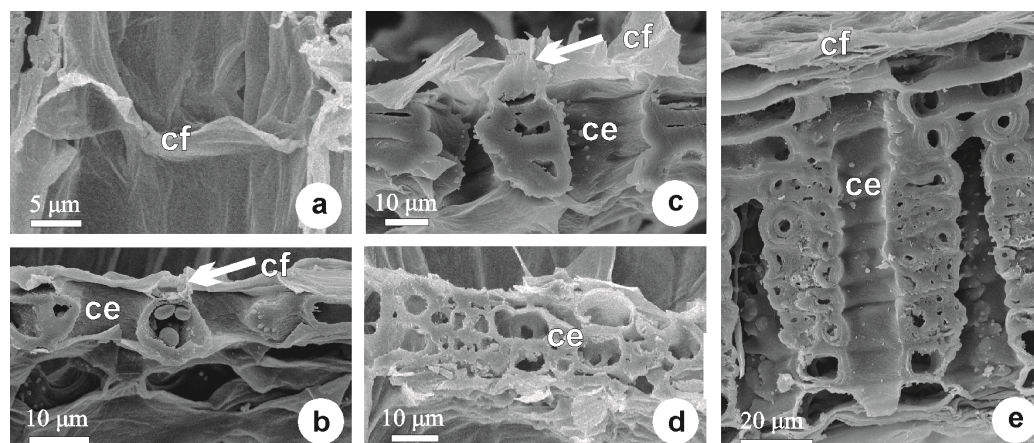


Figura 4 - Diversidade no número de camadas e espessura das células do diafragma em *Eleocharis*; a. Diafragma delgado, com uma camada de células de paredes finas, *E. riograndensis*; b–c Diafragmas de espessura média; b. Três camadas de células, sendo a central com paredes espessas e as periféricas com paredes delgadas, *E. mamillata*; c. Diafragma com quatro camadas, sendo as duas centrais espessas, *E. palustris*; d–e Diafragmas espessos, com número de camadas superior a cinco; d. Células de paredes pouco espessas, *E. rostellata*; e. Células de paredes muito espessas, *E. equisetoides*. Ce= células de paredes espessas, cf= célula de paredes finas.

Tabela 1: Espécies usadas na caracterização do diafragma do escapo em *Eleocharis* (Cyperaceae).

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. acicularis</i> (L.) Roem. & Schult.	Ahles, H. E. 84582 (UPCB)	Estados Unidos	_____
	Wallnöfer, B. 13753 (MBM)	Áustria	Borda de represa em solo de assoreamento
	Lampinen, R. 17611 (MBM)	Finlândia	Orla do rio, solo arenoso. Anfíbia
<i>E. acuta</i> R. Br.	Lepschi, B. J. 1553 (MBM)	Austrália	Borda da represa, solo arenoso. Emergente
<i>E. acutangula</i> (Roxb.) Schult.	La Yela s.n. (MBM127313)	Argentina	Terreno periodicamente inundável
	Matthew, K. M. s.n. (MBM69447)	Índia	_____
	Stehmann, J. R. & Perdigão, G. 1705 (MBM)	MG, Brasil	Emergente
<i>E. albida</i> Torr.	Brumbach, W. C. 9031 (MBM)	Estados Unidos	Borda da lagoa

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. bonariensis</i> Nees	Pedersen, T. M. 10034 (MBM)	Argentina	Bancos de areia em rio
	Hatschbach, G. <i>et al.</i> 78115 (MBM)	SC, Brasil	Orla do rio
<i>E. compressa</i> Sull.	Isaac, J. A. 9766 (MBM)	Estados Unidos	Orla do rio
	Whitehouse, E. 15302A	Estados Unidos	Solo argiloso úmido
<i>E. congesta</i> D. Don	Bai-Zhong X. 4018 (MBM)	China	_____
	Bai-Zhong X. 3753 (MBM)	China	_____
<i>E. contracta</i> Maury ex Micheli	Pedersen, T. M. 10027 (MBM)	Argentina	Solo úmido, em terreno baixo
	Schinini, A. 5263 (MBM)	Argentina	Orla de rio (campo aberto)
	Alvarez, D. <i>et al.</i> 10261 (MBM)	México	Várzea
<i>E. cylindrica</i> Buckley	Pedersen, T. M. 9093 (MBM)	Argentina	Solo argiloso úmido
	Pedersen, T. M. 9194 (MBM)	Argentina	Solo alagável com a chuva
<i>E. cylindrostachys</i> Boeckeler	Lepschi, B. J. 1435 (MBM)	Austrália	Leito raso de rio (lodo). Emergente
<i>E. densicaespitosa</i> R. Trevis. & Boldrini	Bertels, A. 1043 (UPCB)	RS, Brasil	_____
	Krapovickas, A. & Cristobal, C. L. 20832 (MBM)	Argentina	Em rochas no córrego
	Valduga, E. 161 (MBM)	RS, Brasil	_____
<i>E. dombeyana</i> Kunth	Guaglianone, L. D. <i>et al.</i> 1410 (MBM)	Argentina	_____
	Pedersen, T. M. 11781 (MBM)	Argentina	Lagoa em margem de rio
	Asplund, E. 7165 (MBM)	Equador	Borda de lago. Anfíbia
<i>E. dunensis</i> Kük.	Pedersen, T. M. 15872 (MBM)	Uruguai	Solo lodoso
	Carnevali, R. 2316 (MBM)	Argentina	Campo úmido
<i>E. elegans</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Barbosa, E. & Silva, J. M. 1587 (MBM)	MS, Brasil	Terreno alagado (pantanal)
	Balslev, H. & Madsen, E. 10442 (MBM)	Equador	Orla do rio
	Pedersen, T. M. 9663 (MBM)	Argentina	Orla inundada ao longo de canal
<i>E. endounifascis</i> Hinchliff & Roalson	Marinho, A. M. 77 (MBM)	RN, Brasil	_____
<i>E. engelmannii</i> Steud.	Ahles, H. E. 85429 (UPCB)	Estados Unidos	Depressão baixa
	Kral, R. 39241 (MBM)	Estados Unidos	Campo arenoso baixo
<i>E. equisetoides</i> (Elliott) Torr.	Kral, R. 43089 (MBM)	Estados Unidos	_____
<i>E. erythropoda</i> Steud.	Morency, M. 917 (MBM)	Canadá	Orla inundada ao longo de canal
<i>E. exiguas</i> (Kunth) Roem. & Schult.	Bona, C. & Costa, D. 355 (UPCB)	PR, Brasil	
	Hatschbach, G. <i>et al.</i> 76498 (MBM)	MS, Brasil	
	Bona, C. 263 (UPCB)	PR, Brasil	
<i>E. filiculmis</i> Kunth	Pedersen, T. M. 9499 (MBM)	Paraguai	Pântano
	Davidse, G. 3774 (MBM)	Venezuela	Solo lodoso
	Irwin, H. S. 31610 (MBM)	BA, Brasil	Solo arenoso úmido

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. flavesceus</i> (Poir.) Urb.	Whitehouse, E. 17624 (MBM)	Estados Unidos	_____
	Hatshbach, G. <i>et al.</i> 74110 (MBM)	MS, Brasil	_____
	Bona, C. & Costa, D. R. 340 (UPCB)	PR, Brasil	Terreno alagado. Emergente
<i>E. geniculata</i> (L.) Roem. & Schult.	Berghen, C. V. 6346 (MBM)	Senegal	_____
	Bona, C. <i>et al.</i> 495 (UPCB)	PR, Brasil	_____
	Pedersen, T. M. 6949 (MBM)	Argentina	Solo argiloso úmido
<i>E. hatschbachii</i> R. Trevis.	Krapovickas, A. <i>et al.</i> 29519 (MBM)	Argentina	_____
	Gibbs, P. E. <i>et al.</i> 5381 (MBM)	MT, Brasil	Orla do pantanal
	Hatschbach, G. <i>et al.</i> 73128B (MBM)	MS, Brasil	Solo arenoso, orla do rio
<i>E. intermedia</i> Schult.	Brainerd, E. s.n. (MBM80830)	Estados Unidos	Solo arenoso de rio
<i>E. interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Pedersen, T. M. 14842 (MBM)	Argentina	Terreno baixo inundável
	Kuniyoshi, Y. S. & Ziller, S. R. 5351 (MBM)	PR, Brasil	Solo hidromórfico, sub-bosque
<i>E. kleinii</i> Barros	Bona, C. & Costa, D. R. 369 (UPCB)	PR, Brasil	Lagoa temporária
	Bona, C. & Costa, D. R. 339 (UPCB)	PR, Brasil	Terreno alagado. Emergente
<i>E. kuroguwai</i> Ohwi	Tsuchiya, K. & Matsui, K. 3025 (MBM)	Japão	Margem de reservatório subterrâneo
<i>E. macrostachya</i> Britton	Howell, J. T. 49671 (MBM)	Estados Unidos	Campo
	Seijo, G. 1308 (MBM)	Argentina	Pântano
<i>E. maculosa</i> (Vahl) Roem. & Schult.	González, A. & Liesner, R. 10223 (MBM)	Venezuela	Margem da represa, solo arenoso
	Irwin, H. S. <i>et al.</i> 31024 (MBM)	BA, Brasil	Orla do rio
<i>E. mamillata</i> (H. Lindb.) H. Lindb.	Tsuchiya, K. 2390 (MBM)	Japão	Pântano
<i>E. minima</i> Kunth	Pedersen, T. M. 13838 (MBM)	RS, Brasil	Solo úmido
	Asplund, E. 5739 (MBM)	Equador	Solo encharcado
	Hatschbach, G. 14734 (MBM)	PR, Brasil	Campo de inundação
<i>E. montana</i> Nelmes	Bona, C. 361 (UPCB)	PR Brasil	Margem de represa. Emergente
	Bona, C. <i>et al.</i> 589 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de reservatório
<i>E. montevidensis</i> Kunth	Pedersen, T. M. 10771 (MBM)	Argentina	Vala à beira da estrada
	Reitz, R. 808 (MBM)	SC, Brasil	Zona úmida das dunas
<i>E. multicaulis</i> (Sm.) Desv.	Whitehouse, E. 15276 (MBM)	Estados Unidos	Orla de rio
	Spichger, R. 15277 (MBM)	França	Prado molhado na borda da lagoa
	Pedersen, T. M. 14188 (MBM)	Dinamarca	_____
<i>E. mutata</i> (L.) Roem. & Schult.	Pabst, G. 7346 (MBM)	RJ, Brasil	Margem de lagoa, solo arenoso
	Reinert, B. L. & Bornschein, M. R. 65 (MBM)	PR, Brasil	Banhado, ~ 50 cm de profundidade
	Rigueira, D. 67938 (MBM)	BA, Brasil	Restinga

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. niederleinii</i> Boeckeler	Bona, C. 341 (UPCB)	PR, Brasil	Emersa
	Cervi, A. C. 8867 (UPCB)	PR, Brasil	—
	Bona, C. <i>et al.</i> 157 (UPCB)	PR, Brasil	Margem do lago
<i>E. nudipes</i> (Kunth) Palla	Dombrowski, L. T. 9767 (MBM)	PR, Brasil	—
	Delascio, F. <i>et al.</i> 11433 (MBM)	Venezuela	—
<i>E. obtusa</i> (Willd.) Schult.	Wofford, B. E. 80-102 (MBM)	Estados Unidos	Orla e ilhas do rio
	Morency, M. 901 (MBM)	Canadá	—
	Whitehouse, E. 16515 (MBM)	Estados Unidos	Orla de rio, solo argiloso úmido
<i>E. obtusetrigona</i> (Lindl. & Nees) Steud.	Bona, C. <i>et al.</i> 368 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de represa
	Pedersen, T. M. 13389 (MBM)	Argentina	Emergente
	Bona, C. <i>et al.</i> 162 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de lagoa
<i>E. ovata</i> (Roth) Roem. & Schult.	Fernald, M. L. 160 (MBM)	Estados Unidos	—
	Harz, K. E.s.n. (MBM82186)	Alemanha	—
	Leute, G. G. 12441a (MBM)	Austrália	—
<i>E. pachycarpa</i> É. Desv.	Pedersen, T. M. 14312 (MBM)	Chile	Depressões úmidas atrás das dunas
<i>E. pachystyla</i> (C. Wright) C. B. Clarke	Davidse, G. 4297 (MBM)	Venezuela	Pântano
<i>E. pallens</i> S. T. Blake	Constable, E. F. 4450 (UPCB)	Austrália	Água corrente
<i>E. palustris</i> (L.) Roem. & Schult.	Iltes, H. H. 606 (MBM)	Estados Unidos	Solo argiloso
	Morency, M. 207 (MBM)	Canadá	—
	Lampinen, R. 5099 (MBM)	Finlândia	Margem de lagoa
<i>E. parodii</i> Barros	Pedersen, T. M. 12533 (MBM)	Argentina	Vala úmida
	Pedersen, T. M. 15683 (MBM)	Uruguai	Solo úmido
<i>E. plicarhachis</i> (Griseb.) Svenson	Lindeman, J. C. & Haas, J. H. 868 (MBM)	PR, Brasil	—
	Lindeman, J. C. & Haas, J. H. 886 (MBM)	PR, Brasil	—
<i>E. rabenii</i> Boeckeler	Andrade, P. R. P. s.n (MBM).	PR, Brasil	—
	R. Trevisan 1165 (FLOR)	SC, Brasil	—
<i>E. ramboana</i> R. Trevis. & Boldrini	Kropovickas, C. L. <i>et al.</i> 23800 (MBM)	Argentina	—
<i>E. riograndensis</i> R. Trevis. & Boldrini	Bona, C. <i>et al.</i> 288 (UPCB)	PR, Brasil	—
<i>E. rostellata</i> (Torr.) Torr.	Nicora, E. G. <i>et al.</i> 8135 (MBM)	Argentina	Orla de rio, solos de água salobra
<i>E. rugosa</i> D. A. Simpson	Thomas, W. W. <i>et al.</i> 14470 (MBM)	BA, Brasil	—
<i>E. sellowiana</i> Kunth	Stehmam, J. R. & Perdigão, G. s.n. (MBM145828)	MG, Brasil	Emergente
	Bona, C. 370 (UPCB)	PR, Brasil	Margem de represa.
	Bona, C. <i>et al.</i> 156 (UPCB)	PR, Brasil	Anfíbia
<i>E. squamigera</i> Svenson	Kozera, C. & Kozera, O. P. 2660 (MBM)	PR, Brasil	Margem de lagoa
	Cordeiro, J. <i>et al.</i> 1741 (MBM)	SC, Brasil	—
	Hatschbach, G. 14832 (MBM)	PR, Brasil	—

Espécie	Voucher	Procedência	Habitat
<i>E. subarticulata</i> (Nees)	Bona, C. <i>et al.</i> 362 (UPCB)	PR, Brasil	Pântano. Emergente
Boeckeler	Abreu, L. C. 344 (MBM)	SP, Brasil	Pântano
<i>E. uniglumis</i> (Link)	Kukkonen, I. 10179 (MBM)	Finlândia	—
Schult.			

Tabela 2: Relação dos caracteres do diafragma do escapo das espécies de *Eleocharis* (Cyperaceae), e seus respectivos estados.

Caracteres: estados													
1	Presença de células secretoras: (0) ausente; (1) presente;												
2	Morfologia das células do diafragma: (0) célula braciforme lobada; (1) célula braciforme; (2) célula não braciforme												
3	Presença de microprojeções na parede das células do diafragma: (0) ausente; (1) presente												
4	Número de camadas predominantes no diafragma: (0) ≤2; (1) 3 a 4; (2) >4												
5	Espessura das paredes das células do diafragma: (0) sem espessamento; (1) com espessamento												
6	Morfologia das células do diafragma das lacunas laterais: (0) célula braciforme lobada; (1) célula braciforme; (2) célula não braciforme												
Espécie/estado	1	2	3	4	5	6	Espécie/estado	1	2	3	4	5	6
<i>E. acicularis</i>	0	0	0	0	0	—	<i>E. maculosa</i>	1	1	0	0	0	—
<i>E. acuta</i>	1	0	1	1	1	—	<i>E. mamillata</i>	1	0	1	1	1	—
<i>E. acutangula</i>	1	0	1	0	1	—	<i>E. minima</i>	1	0,1	0	0	1	—
<i>E. albida</i>	1	0	1	1	0	—	<i>E. montana</i>	1	0,1	0	2	1	0,1
<i>E. bonariensis</i>	1	0	1	0,1	0	—	<i>E. montevidensis</i>	1	0	1	2	1	—
<i>E. compressa</i>	1	0	1	0	0	—	<i>E. multicaulis</i>	1	0	1	1	1	—
<i>E. congesta</i>	0	0	1	1	1	—	<i>E. mutata</i>	1	0	1	2	1	—
<i>E. cylindrica</i>	1	0,1	0	1	1	—	<i>E. niederleinii</i>	1	2	1	0	0	—
<i>E. cylindrostachys</i>	0	0	1	2	1	—	<i>E. nudipes</i>	1	0	1	1	1	—
<i>E. densicaespitosa</i>	1	0,1	1	0,1	0,1	—	<i>E. obtusa</i>	1	0	1	2	1	—
<i>E. dombeyana</i>	1	0	1	1	1	—	<i>E. obtusetrigona</i>	1	0	0	0	1	—
<i>E. dunensis</i>	1	2	?	0	1	—	<i>E. ovata</i>	1	0	1	1	1	—
<i>E. elegans</i>	1	0,1	1	2	1	1,2	<i>E. pachycarpa</i>	1	0	1	1	0	—
<i>E. endounifascis</i>	1	0,1	1	2	1	0,1	<i>E. pachystyla</i>	1	0	1	1	0	—
<i>E. engelmannii</i>	1	0	0	1	1	—	<i>E. pallens</i>	1	0	1	1	1	—
<i>E. equisetoides</i>	1	0	1	2	1	—	<i>E. palustris</i>	1	0	1	2	1	—
<i>E. erythropoda</i>	1	1	1	1	1	—	<i>E. parodii</i>	1	0	1	1	0	—
<i>E. exigua</i>	0	0,2	0	0	0	—	<i>E. plicarhachis</i>	1	0	0	1	1	—
<i>E. filiculmis</i>	1	1	1	1	1	—	<i>E. rabenii</i>	1	2	0	0	0	—
<i>E. flavescens</i>	1	0	1	1	1	—	<i>E. ramboana</i>	1	0,2	1	0	0	—
<i>E. geniculata</i>	1	0,1	1	1	1	—	<i>E. riograndensis</i>	1	2	0	0,1	0	—
<i>E. hatschbachii</i>	1	1	0	0	0	—	<i>E. rostellata</i>	1	0	1	1	1	—
<i>E. intermedia</i>	1	0	1	1	1	—	<i>E. sellowiana</i>	1	0,1	1	0	1	—
<i>E. interstincta</i>	1	0	1	1	1	0	<i>E. squamigera</i>	1	0	1	1	1	—
<i>E. kleinii</i>	1	0	0	?	?	—	<i>E. subarticulata</i>	1	0	1	1	0	—
<i>E. kuroguwai</i>	0	1	0	2	1	1	<i>E. uniglumis</i>	1	0	1	0	0	—
<i>E. macrostachya</i>	1	0	1	2	1								

6 CONCLUSÃO GERAL

O aerênquima é o tecido mais desenvolvido presente na raiz e no caule de *Eleocharis*. A raiz possui dois padrões de aerênquima, o lisígeno tangencial, típico da família e o expansolisígeno braciforme, novo para o grupo. O padrão lisígeno tangencial passa pelas etapas de formação de lise tangencial, lise radial e lise radial tardia. Enquanto o padrão expansolisígeno braciforme é formado pela expansão braciforme, lise radial, rompimento tangencial e lise radial tardia. O estabelecimento das fases de desenvolvimento do aerênquima se mostrou essencial para estabelecer parâmetros para a identificação dos padrões no gênero, isso porque ambos os padrões descritos convergem para uma mesma morfologia em secção transversal. A evolução dos padrões de aerênquima na raiz de *Eleocharis* pode ser um caso de heterotopia, onde o padrão lisígeno tangencial é a provável condição ancestral do grupo, e o padrão expansolisígeno braciforme é um estado derivado. Esta evolução é marcada pelo desenvolvimento de expansões celulares que caracterizam as células observadas no padrão expansolisígeno braciforme.

A partir da relação estabelecida no escapo entre a distribuição dos feixes vasculares e lacunas de ar foi possível distinguir quatro padrões de aerênquima presente no órgão, o esponjoso simples, esponjoso misto, septado e septado com feixe vascular central. Os padrões encontrados no escapo de *Eleocharis* podem apresentar variações no formato das lacunas centrais, localização e presença de lacunas periféricas, e dilatação nas células da bainha do feixe vascular. O padrão esponjoso simples é o mais frequente no gênero e o mais diverso em sua anatomia. A distribuição dos padrões de aerênquima do escapo em *Eleocharis* ocorre de forma aleatória entre as espécies, e seu estado ancestral é inserto e pode ser qualquer um dos padrões existentes no grupo. Os diafragmas presentes no escapo variam principalmente em número de camadas, formato das células e espessura da parede celular. O diafragma característico do escapo de *Eleocharis* é o formado pela morfologia celular plesiomórfica do gênero, célula braciforme lobada; pela presença de microprojeções nas paredes celulares (estado plesiomórfico); de três a quatro camadas de células e com presença de células secretoras.

O padrão de aerênquima da raiz de *Eleocharis* é mais conservado e apresenta uma história evolutiva mais clara que a do caule. Os padrões de ambos os órgãos mostraram ter valor diagnóstico em nível de espécies no gênero, pois, são invariáveis. Não foram encontrados indícios de correlação entre os padrões da raiz e do escapo, ou destes com os caracteres levantados de *Eleocharis*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANJOS, R. O.; PEIXOTO, L. G.; TREVISAN, R.; BONA, C.; MOÇO, M. C. C. Evolução da arquitetura do aerênquima de raiz em *Eleocharis* Robert Brown (Cyperaceae). **62º Congresso Nacional de Botânica: Botânica e Desenvolvimento Sustentável**, Fortaleza, Ceará, Brasil, 2011.
- ALVES, M. V.; ESTELITA, M. E. M.; WANDERLEY, M. G. L.; THOMAS, W. W. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar das espécies brasileiras de *Hypolytrum* Rich. (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 25, n.1, p. 1–9, 2002.
- ARMSTRONG, A. C. Aeration in higher plants. **Advances in botanical research**, v. 7, p. 225–332, 1979.
- ARRUDA, R. C. O.; NEVES, L. J. Anatomia foliar de *Trilepis lhotzkiana* Nees e *Trilepis ciliatifolia* T. Koyama (Cyperaceae) Juss. **Acta Botanica Brasilica**, v. 19, n. 4, p. 889–897, 2005.
- BARROS, M. Las Ciperáceas del Estado de Santa Catalina. **Sellowia**, v. 12, p. 181–448, 1960.
- BARTOLI, G.; FORINO, L. M. C.; DURANTE, M.; TAGLIASACCHI, A. M. A lysogenic programmed cell death-dependent process shapes schizogenously formed aerenchyma in the stems of the waterweed *Egeria densa*. **Annals of Botany**, v. 116, p. 91–99, 2015.
- BLAKE, S. T. A monograph of the genus *Eleocharis* in Australia and New Zealand. **Royal Society of Queensland**, v. 12, p. 88–132, 1939.
- BONA, C.; ALQUINI, Y. Anatomia foliar de *Hydrocleis nymphoides* (Humb. & Bomp. Ex Willd) Buchenau (Limnocharitaceae). **Arquivos de biologia e tecnologia**, v. 38, n. 3, p. 869–877, 1995a.
- BONA, C.; ALQUINI, Y. Alguns aspectos estruturais da folha de *Limnobium laevigatum* (Humb. & Bomp. Ex Willd) Heine (Hydrocharitaceae). **Arquivos de biologia e tecnologia**, v. 38, n. 4, p. 1045–1052, 1995b.
- CHAVAN, D. P.; SURVASE, S. A.; KUNJALWAR, S. J. Taxonomic study of genus *Eleocharis* R. Br. from Vidarbha region of Maharashtra. **Journal of Global Biosciences**, v. 3, n. 4, p. 744–748, 2014.
- DARRIBA, D.; TABOADA, G. L.; DOALLO, R.; POSADA, D. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. **Nature Methods**, v. 9, p. 772, 2012.
- DICKISON, W. C. Integrative Plant Anatomy. ed Academic Press. California, USA: 355p, 2000.
- DREW, M. C.; HE C. J.; MORGAN, P. W. Programmed cell death and aerenchyma formation in roots. **Plant science**, v. 5, p. 123–127, 2000.

DRUMMOND, A. J.; SUCHARD, M. A.; XIE, D.; RAMBAUT, A. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. **Molecular biology and evolution**, v. 29, p. 1969–1973, 2012.

EVANS, D. E. Aerenchyma formation. **New Phytologist**, v. 161, p. 35–49, 2003.

FARIA, A. D. **O gênero *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Estado de São Paulo**. São Paulo, 150 p. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal), Instituto de Biologia, Universidade Estadual de Campinas, São Paulo, 1998.

FARIA, L. H. M. **Efeitos do solo contaminado por petróleo nas folhas e raízes de *Rhynchospora corymbosa* (L.) Britt. (Cyperaceae)**. Dissertação (Pós-Graduação em Botânica), Universidade Federal do Paraná, Curitiba, Paraná, 2005.

FARGERSTDT, K. V. Development of aerenchyma in roots and rhizomes of *Carex rostrata* (Cyperaceae). **Nordic Journal of Botany**, v. 12, p.115–120, 1992.

FITCH, W. M. Toward defining the course of evolution: Minimum change for a specific tree topology. **Systematic Zoology**, v. 20, p 406–416, 1971.

GIL, A. S. B.; BOVE, C. P. *Eleocharis* R. Br. (Cyperaceae) no Estado do Rio de Janeiro. **Biota Neotropica**, v. 7, n. 1, p. 163–193, Jan/Abr. 2007. Disponível em:<<http://www.biotaneotropica.org.br/v7n1/pt/abstract?Taxonomicreview+bn0507012007>>. Acesso em: 01 Mar. 2016.

GOETGHEBEUR, P. Cyperaceae. In: Kubitzki K, Huber H, Rudall PJ, Stevens PS, Stutzel T (eds.). **The families and genera of vascular plant**. Flowering Plants - Monocotyledons. Berlin: Springer-Verlag, p. 141–190, 1998.

GOLOBOFF, P. A.; FARRIS, J. S.; NIXON, K. C. TNT, a free program for phylogenetic analysis. **Cladistic**, v. 24, p. 774–786, 2008.

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

GOVAERTS, R.; JIMENEZ-MEJIAS, P.; KOOPMAN, J.; SIMPSON, D.; GOETGHEBEUR, P.; WILSON, K.; EGOROVA, T.; BRUHL, J. 2017. **World Checklist of Cyperaceae**. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. Published on the Internet; <http://apps.kew.org/wcsp/> Retrieved 2017-01-05

GOVINDARAJALU, E. The systematic anatomy of south Indians Cyperaceae: *Eleocharis* R. Br., *Rhynchospora* Vahl and *Scleria* Bergius. **Adansonia**, v. 14, n. 4, p. 581–632, 1975.

GOVINDARAJALU, E. Cyperaceae Indiae Australis Precursores- A novelty in *Eleocharis* R. Br. and its vegetative anatomy. **Indian Academy of Sciences**, v. 100, n. 1, p. 71–75, 1990.

GUEYE M, B. Y. B. **Comparação morfoanatômica dos escapos de *Eleocharis mutata* e *E. interstincta* (Cyperaceae) como descritores ambientais das lagoas costeiras do sul do Brasil**. Santa Catarina, 61 p. Monografia (Bacharel em Ciências Biológicas), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina. 2012.

GUINDON, S.; GASCUEL, O. A simple, fast and accurate method to estimate large phylogenies by maximum-likelihood. **Systematic Biology**, v. 52, p. 696–704, 2003.

HE, C.; SAEDLER, H. Heterotopic expression of *MPF2* is the key to the evolution of the Chinese lantern of *Physalis* a morphological novelty in Solanaceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 102, n. 16, p. 5779–5784, 2005.

HEFLER, S. M.; LONGHI-WANGER, H. M. A contribuição da anatomia foliar a taxonomia das espécies de *Cyperus* L. subg. *Cyperus* (Cyperaceae) ocorrentes no Sul do Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, v. 24, n. 3, p. 708–717, 2010.

HEIMSCH, C.; SEAGO Jr, A. Organization of the root apical meristem in Angiosperms. **American Journal of Botany**, v. 95, p. 1–21, 2008.

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

HINCHLIFF, C. E. **Macroevolutionary patterns and processes of diversification in sedges (Cyperaceae), with emphasis on *Eleocharis***. Tese (Doutorado em filosofia), Washington State University, 2011.

HUELSENBECK, J. P.; RONQUIST, F. MRBAYES: Bayesian inference of phylogeny. **Bioinformatics**, v. 17, p. 754–755, 2001.

ILES, W. J. D.; SMITH, S. Y.; GANDOLFO, M. A.; GRAHAM, S. W. Monocot fossils suitable for molecular dating analyses. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 178, p. 346–374, 2015.

JACKSON, M. B.; ISHIZAWA, K.; ITO, O. Evolution and mechanisms of plant tolerance to flooding stress. **Annals of Botany**, v. 103, p. 137–142, 2009.

JOHANSEN, D. A. Plant microtechnique. New York, McGraw-Hill, Book Co. Inc. 523p. 1940.

JUNG, J.; LEE, S. C.; CHOI, H. K. Anatomical Patterns of Aerenchyma in Aquatic and Wetland Plants. **Journal of Plant Biology**, v. 51, p. 428–439, 2008.

JUSTIN, S. H. F. W.; ARMSTRONG, W. The anatomical characteristics of roots and plant response to soil flooding. **New Phytologist**, v. 106, p. 465–495, 1987.

KADEJ, F. Interpretation of the pattern of the cell arrangement in the root apical meristem of *Cyperus gracilis* L. var. *alternifolius*. **Acta Societatis Botanicorum Poloniae**, v. 32, p. 296–307, 1963.

KAISER, E. Verfahren zur Herstellung in Einer Tadellosen Glycerin-Gelatine. **Botanisches Zentralblatt**, v. 1880, p. 25–26, 1880.

KAUL, R. B. Adaptive leaf architecture in emergent and floating sparganium. **American Journal of Botany**, v. 59, n. 3, p. 270–278, 1972.

KAUL, R. B. Diaphragms and aerenchyma in *Scirpus validus*. **American Journal of Botany**, v. 58, p. 808–816, 1971.

KRAUS, J. E.; ARDUIN, M. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Ed. Seropédiaca: 198p, 1997.

KUKKONEN, I. On the genus *Eleocharis* (Cyperaceae) in the Flora Iranica area, with revised infrageneric classification and nomenclature. **Annales Botanici Fennici**, v. 27, p. 109–117, 1990.

LEITE, K. R. B.; FRANÇA, F.; SCATENA, V. L. Anatomia de espécies anfíbias de Cyperaceae de lagoas do semi-árido, BA, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 23, p. 786–796, 2009.

LUNKAI, D.; STRONG, M. T. 11. *Eleocharis* R. Brown, Prodr. 224. **Flora of China**, v. 23, n. 188–200, 2010.

MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.03. 2015. Disponível em: <<http://mesquiteproject.org>>. Acesso em 13 jul 2016.

MARQUES, A. M. M. S.; MOSCHETA, I. S. Anatomy of the root of eight species of emergent aquatic macrophytes from the upper Paranáríver, Paraná State, Brazil floodplain. **Acta Scientiarum Biological Sciences**, v. 32, p. 297–304, 2010.

MARTINS, S.; SCATENA, V. L. Anatomical variations in scapes of *Eleocharis minima* Kunth (Cyperaceae, Poales) - amphibian and kranz species. **Rodriguésia**, v. 66, n. 2, p. 627–631, 2015.

MARTIN, J. A. B. S.; FAGUNDES, N. F.; MARIATH, J. E. A. Ontogeny of the proliferous spikelet in *Eleocharis viridans* (Cyperaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 176, p. 524–539, 2014.

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

MCNAMARA, J. K. Changing Times, Changing Places: Heterochrony and Heterotopy. **Paleobiology**, v. 28, p. 551–558, 2002.

MCNAMARA, J. K. Heterochrony: the evolution of development. **Evolution Education and Outreach**, v. 5, p. 203–218, 2012.

METCALFE, C. R. **Anatomy of the monocotyledons: V Cyperaceae**. Ed. Oxford. 596p, 1971.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. **Protoplasma**, v. 59, p. 368–373, 1964.

OLSON, M. E.; ROSELL, J. A. Using heterochrony to detect modularity in the evolution of stem diversity in the plant family Moringaceae. **Evolution**, v. 60, p. 724–734, 2006.

PACE, M. R.; LOHMANN, L. G.; ANGYALOSSY, V. The rise evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). **Evolution & Development**, v. 11, p. 465–479, 2009.

PACE, M. R.; ALCANTA, S.; LOHMANN, L. G.; ANGYALOSSY, V. Secodary phloem diversity and evolution in Bignoniaceae (Bignoniaceae). **Annals of Botany**, v. 116, p. 333–358, 2015.

PEIXOTO, L. G.; BONA, C. Anatomia comparada de três espécies aquáticas de *Eleocharis* (Cyperaceae). **17º EVINC- Evento de Iniciação Científica**, Universidade Federal do Paraná, 2009.

PEIXOTO, L. G.; BONA, C. Adaptações anatômicas de três espécies de *Eleocharis* (Cyperaceae) ao ambiente aquático. **18º EVINC- Evento de Iniciação Científica**, Universidade Federal do Paraná, 2010.

PLOWMAN, A. B. P. The Comparative Anatomy and Phylogeny of the Cyperaceae. **Annals of Botany**, v. 10, n. 77, 1906.

PRATA, A. P.; MENEZES, N. L.; MAZZONI-VIVEIROS, S. C.; WANDERLEY, M. G. L.; THOMAS, W. W. Anatomia do escapo e rizoma de espécies brasileiras de *Bulbostylis* Kunth (Cyperaceae). **Revista Brasileira de Botânica**, v. 30, n. 2, p. 245–256, 2007.

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

ROALSON, E. H.; HINCHLIFF, C. E.; TREVISAN, R.; SILVA, C. R. M. Phylogenetic relationships in *Eleocharis* (Cyperaceae): C4 photosynthesis origins and patterns of diversification in the spikerushes. **Systematic Botany**, v. 35, n. 2, p. 257–271, 2010.

RODRIGUES, A. C.; ESTELITA, M. E. Anatomia da raiz de *Cyperus giganteus* Vahl (Cyperaceae) em desenvolvimento. **Revista Brasileira de Botânica**, v. 27, n. 4, p. 629–638, 2004.

RODRIGUES, A. C.; PEREIRA, R. A. Morfoanatômia do sistema subterrâneo de *Androtrigynum* (Cyperaceae). **Rodriguésia**, v. 63, n. 2, p. 305–319, 2012.

RONQUIST, F.; HUELSENBECK, J. P. MRBAYES 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. **Bioinformatics**, v. 19, p. 1572–1574, 2003.

ROYER, R. M. **Estudo ontogenético de *Eleocharis elongata* e *E. laeviglumis* (Cyperaceae), ocorrentes em ambientes contaminados e não contaminados por Drenagem Ácida de Mina (DAM)**. Santa Catarina, 79 p. Dissertação (Biologia de Fungos, Algas e Plantas), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina. 2016.

RUDALL, P. J.; BATEMAN, R. M. Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. **Biological Reviews**, v. 77, p. 403–441, 2002.

SANTOS, A. M.; ESTEVES, F. S. Influence of Water Level Fluctuation on the Mortality and Aboveground Biomass of the Aquatic Macrophyte *Eleocharis interstincta* (VAHL) Roemer et Schults. **Brazilian Archives of Biology and Technology**, v. 47, n. 2, p. 281–290, 2004.

SCHWENDENER, S. Das Mechanische Principium anatomischen Bau der Monokotyledonen. Leipzig. p. 89–92, 1874.

SCULTHORPE, C. D. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London. 610p. 1967.

SEAGO, J. L. J.; MARSH, L. C.; STEVENS, K. J.; SOUKUP, A.; VOTRUBOVA, O.; ENSTONE, E. A. Re-examination of the root cortex in wetland flowering plants with respect to aerenchyma. **Annals of Botany**, v. 96, p. 565–579, 2005.

SEAGO, J. L. J.; PETERSON, C. A.; KINSLEY, L. J.; BRODERICK, J. Development and structure of the root cortex in *Caltha palustris* L. and *Nymphaea odorata* Ait. **Annals of Botany**, v. 86, p. 631–640, 2000a.

SEAGO, J. L. J.; PETERSON, C. A.; ENSTONE, D. Cortical development in roots of the aquatic Plant *Pontederia cordata* (Pontederiaceae). **American Journal of Botany**, v. 87, p. 1116–1127, 2000b.

SEAGO, J. L. J.; MARSH, L. C. Adventitious root development in *Typha glauca*, with emphasis on the cortex. **American Journal of Botany**, v. 76, p. 909–923, 1989.

SCULTHORPE, C. D. The biology of aquatic vascular plants. Edward Arnold, London. 610p., 1967.

ŠEIRIENĖ, V.; KARABANOV, A.; RYLOVA, T.; BALTRŪNAS, V.; SAVCHENKO, I. The Pleistocene stratigraphy of the south-eastern sector of the Scandinavian glaciation (Belarus and Lithuania): a review. **Baltica**, v. 28, n. 51–60, 2015.

SHARMA, O. P.; MEHRA, P. N. Systematic anatomy of *Fimbristylis* Vahl (Cyperaceae). **Botanical Gazette**, v. 133, n. 2, p. 87–95, 1972.

SHIMAMURA, S.; YAMAMOTO, R.; NAKAMURA, T.; SHIMADA, S.; KOMATSU, S. Stem hypertrophic lenticels and secondary aerenchyma enable oxygen transport to roots of soybean in flooded soil. **Annals of Botany**, v. 106, p. 277–284, 2010.

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

SILVA, C. R. A. Efeitos da drenagem ácida de mina de carvão (DAM) sobre a morfoanatomia, ultraestrutura e ecofisiologia de *Eleocharis laeviglumis* (Cyperaceae).

Santa Catarina, 70 p. Dissertação (Biologia de Fungos, Algas e Plantas), Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Santa Catarina. 2015.

SMIRNOFF, N.; CRAWFORD, R. M. M. Variation in the structure and response to flooding of root aerenchyma in some wetland plants. **Annals of Botany**, v. 51, p. 237–249, 1983.

SMITH, S. G. Taxonomic Innovations in North American *Eleocharis* (Cyperaceae). **Novon**, v. 11, n. 241–257, 2001.

SNOW, L. M. Contributions to the knowledge of the diaphragms of water plants I. *Acirpus Validus*. **Botanical Gazette**, v. 58, n. 495–517, 1914.

SORRELL, B. K.; HANS, B.; PHILIP, T. O. *Eleocharis sphacelata*: internal gas transport pathways and modelling of aeration by pressurized flow and diffusion. **New Phytol**, v. 136, n. 433–442, 1997.

SVENSON, H. K. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* I. **Rhodora**, v. 31, n. 86, p. 121–135, 152–163, 167–191, 199–219, 224–242, 1929.

SVENSON, H. K. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* II. **Rhodora**, v. 34, n. 407, p. 193–203, 215–227, 1932.

SVENSON, H. K. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* IV. **Rhodora**, v. 39, n. 462, p. 210–231, 236–273, 1937.

SVENSON, H. K. Monographic studies in the Genus *Eleocharis* V. **Rhodora**, v. 41, n. 482, p. 1–19, 43–77, 90–110, 1939.

TAMURA, K.; STECHER, G.; PETERSON, D.; FILIPSKI, A.; KUMAR, S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis Version 6.0. **Molecular Biology and Evolution**, v. 30, n. 2725–2729, 2013.

THIERS, B. 2017. Index Herbariorum. **New York Botanical Garden**. Disponível em <[http://http://sweetgum.nybg.org/science/ih/](http://sweetgum.nybg.org/science/ih/)>. Acesso em 16 fevereiro 2017.

TOSCANO DE BRITO, A. L. V. The use of concentrated ammonia as an excellent medium for the restoration of orchid pollinaria - An example from the Ornithocephalinae. **Lindleyana**, v. 11, p. 205–210, 1996.

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

TREVISAN, R. ***Eleocharis* (Cyperaceae) na região sul do Brasil**. Tese (Doutorado em Ciências: Botânica). Rio Grande do Sul, 241 p. Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Rio Grande do Sul, 2009.

UENO, O.; TAKEDA, T.; SAMEJIMA, M.; KONDO, A. Photosynthetic characteristics of an amphibious C4 plant, *Eleocharis retroflexa* ssp. *chaetaria*. **Plant Production Science**, v. 1, n. 3, p. 165–173, 1998.

UENO, O. Environmental regulation of C3 and C4 Differentiation in the amphibious sedge *Eleocharis vivipara*. **Plant Physiology**, v. 127, p. 1524–1532, 2001.

UENO, O.; WAKAYAMA, M. Cellular expression of C3 and C4 photosynthetic enzymes in the amphibious sedge *Eleocharis retroflexa* ssp. *chaetaria*. **Journal of Plant Research**, v. 117, p. 433–441, 2004.

VAIDYA, G.; LOHMAN, D. J.; MEIER, R. Sequence Matrix: concatenation software for the fast assembly of multigene datasets with character set and codon information. **Cladistics**. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1111/j.1096-0031.2010.00329.x>>. Acesso 12 ago 2016, 2010.

VELICHKEVICH, F. Y.; ZASTAWNIAK, E. The Pliocene flora of Kholmech, south-eastern Belarus and its correlation with other Pliocene floras of Europe. **Acta Palaeobot**, v. 43, p. 137–259, 2003.

VISSER, E. J. W.; BOGEMANN, G. M.; VAN DE STEEG, H. M.; PIERIK, R.; BLOM, C. W. P. M. Flooding tolerance of *Carex* species in relation to field distribution and aerenchyma formation. **New Phytologist**, v. 148, p. 93–103, 2000.

ZANELLA, M. V.; BONA, C.; MOÇO, M. C. C. Ontogênese do aerênquima da raiz de *Eleocharis kleinii* Barros e *Eleocharis Subarticulata* (Nees) Boeck (Cyperaceae). **19º EVINC- Evento de Iniciação Científica**, Universidade Federal do Paraná, 2011.

YANO, O.; KATSUYAMA, T.; TSUBOTA, H.; HOSHINO, T. Molecular phylogeny of Japanese *Eleocharis* (Cyperaceae) based on ITS sequence data, and chromosomal evolution. **Journal of Plant Research**, v. 117, p. 409–419, 2004.