

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL – MESTRADO

**Anatomia comparada das inflorescências de Parianinae (Poaceae: Bambusoideae:  
Olyreae)**

Ruan Lucas Morigi

Uberlândia, Minas Gerais  
2021

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA  
INSTITUTO DE BIOLOGIA  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL – MESTRADO

**Anatomia comparada das inflorescências de Parianinae (Poaceae: Bambusoideae:  
Olyreae)**

Ruan Lucas Morigi

Orientador: Prof. Dr. Orlando Cavalari De-  
Paula

Coorientador: Dr. Fabrício Moreira Ferreira

Dissertação de mestrado apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Uberlândia como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de mestre em Ciências Biológicas, área de Botânica.

Uberlândia, Minas Gerais  
2021

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU  
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

M856 Morigi, Ruan Lucas, 1993-  
2021 Anatomia comparada das inflorescências de Parianinae  
(Poaceae: Bambusoideae: Olyreae) [recurso eletrônico] /  
Ruan Lucas Morigi. - 2021.

Orientador: Orlando Cavallari De-Paula.  
Coorientador: Fabrício Moreira Ferreira.  
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de  
Uberlândia, Pós-graduação em Biologia Vegetal.  
Modo de acesso: Internet.  
Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2021.460>  
Inclui bibliografia.  
Inclui ilustrações.

1. Botânica. I. De-Paula, Orlando Cavallari, 1980-,  
(Orient.). II. Ferreira, Fabrício Moreira, 1979-,  
(Coorient.). III. Universidade Federal de Uberlândia.  
Pós-graduação em Biologia Vegetal. IV. Título.

CDU: 581

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:

Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA**  
 Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal  
 Rua Ceará s/n, Bloco 2D, Sala 19A - Bairro Umuarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320  
 Telefone: (34) 3225-8640 - www.ppgbv.ib.ufu.br - bioveg@inbio.ufu.br



## ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO

Programa de Pós-Graduação em:	Biologia Vegetal				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico nº 78 / PPGBV				
Data:	Trinta e um de agosto de dois mil e vinte e um	Hora de início:	09:00	Hora de encerramento:	12:41
Matrícula do Discente:	11912BVE008				
Nome do Discente:	RUAN LUCAS MORIGI				
Título do Trabalho:	Anatomia comparada das inflorescências de Parianinae (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae)				
Área de concentração:	Biologia Vegetal				
Linha de pesquisa:	Padrões em Biologia Vegetal				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Filogenia molecular de Parianinae (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae) com ênfase em Pariana, anatomia foliar, revisão do gênero e ontogenia das estruturas reprodutivas de Olyreae				

Reuniu-se por web conferência em sala da Microsoft Teams no link disponibilizado, a Banca Examinadora, designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, assim composta: Professores Doutores: Denise Maria Trombert de Oliveira (UFMG); Cassiano Aimberê Dorneles Welker (INBIO/UFU) e Orlando Cavallari de Paula (INBIO/UFU), orientador do candidato.

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr. Orlando Cavallari de Paula, apresentou a Comissão Examinadora e o candidato, agradeceu a presença do público, e concedeu ao Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Orlando Cavaleri de Paula, Professor(a) do Magistério Superior**, em 31/08/2021, às 16:03, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Denise Maria Trombert de Oliveira, Usuário Externo**, em 31/08/2021, às 18:11, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



Documento assinado eletronicamente por **Cassiano Aimberé Dorneles Welker, Professor(a) do Magistério Superior**, em 01/09/2021, às 08:56, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://www.sei.ufu.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **3007936** e o código CRC **C06323F3**.

## AGRADECIMENTOS

Primeiramente agradeço à Deus, pela fé que sempre me manteve firme, por todas as graças alcançadas e por sua bondade infinita e, à Nossa Senhora Aparecida, pela fiel intercessão e por passar a frente abrindo todos caminhos ao longo de minha vida.

À minha avó Pascoalina, minha base e exemplo de vida, mulher batalhadora e companheira desde o início de meus estudos, agradeço pelo apoio recebido em todas as necessidades no decorrer da minha caminhada e, principalmente por ter me ensinado os valores que um bom ser humano deve ter.

À minha mãe Mariza, agradeço pelo apoio incondicional com meus estudos, por sempre ser compreensiva, por todos os conselhos e por estar ao meu lado em todos os momentos, sendo um exemplo de dedicação e amor maternos. Aos meus irmãos, Rayane e Matheus (in memoriam), por todos os aprendizados e momentos vividos e, agradeço a todos os demais familiares, que sempre torceram pelo meu progresso.

À minha noiva Marina, agradeço por ser a principal companheira desde o início da minha formação no ensino superior, por ser meu porto seguro nas horas difíceis e, por tudo que aprendemos e construímos juntos até aqui.

À todos os meus amigos que sempre se mostraram felizes pelo meu crescimento acadêmico, em especial ao Lucas, agradeço por ter sido o principal incentivador para continuação de meus estudos após a conclusão do ensino médio, compartilhando inúmeros momentos de aprendizado e crescimento intelectual ao meu lado, dividindo uma amizade repleta de histórias felizes e, ao Marco Thulio, por ter sido meu companheiro de laboratório e ter compartilhado experiências, dúvidas, aprendizados e por ter dividido tantos momentos alegres e singelos.

Ao meu orientador Prof. Dr. Orlando Cavalari de Paula, um exemplo de profissional que desejo seguir, agradeço por ser um ótimo professor e orientador, por tudo que aprendi ao longo de sua orientação desde a graduação e, por ter acrescentado tanto para o meu crescimento intelectual e pessoal.

Ao meu coorientador Dr. Fabrício Moreira Ferreira, agradeço por ter contribuído imensamente com seu conhecimento e experiência em bambus, pelas coletas botânicas que permitiram o desenvolvimento do presente estudo e por todo aprendizado no decorrer de sua coorientação.

À Prof. Dr. Juliana Marzinek, agradeço por ser uma ótima professora e ter ajudado imensamente em todas as dificuldades e dúvidas ao longo da minha formação acadêmica, por

ter sido atenciosa e solícita em todos os momentos e, até mesmo uma conselheira em situações de indecisão.

A todos os professores que tive aulas ao longo da graduação e pós-graduação, agradeço por todo o aprendizado, vocês são os principais responsáveis pelo meu crescimento/evolução intelectual e também minha maior motivação para me tornar um professor que ama o que faz, lecionar.

A todos os colegas do LAMOVl, agradeço por todos os momentos vividos, e por tudo que me acrescentaram ao longo de minha formação.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

**SUMÁRIO**

RESUMO .....	1
ABSTRACT .....	3
INTRODUÇÃO .....	5
OBJETIVOS.....	8
Geral.....	8
Específicos .....	8
MATERIAL E MÉTODOS.....	8
RESULTADOS.....	10
Morfologia das inflorescências de Parianinae e Taquara.....	10
Vascularização da base dos ginecandros e da ramificação da inflorescência de Taquara....	13
Ramificações do ginecandro de Parianinae .....	14
Estruturas laminares associadas às espiguetas estaminadas .....	15
Vascularização dos antécios estaminados.....	15
Espiguetas pistiladas .....	17
DISCUSSÃO.....	19
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	30
FIGURAS .....	35



## RESUMO

A subtribo Parianinae representa uma das três linhagens monofiléticas de bambus herbáceos que constituem a tribo Olyreae (Poaceae, Bambusoideae). É formada por cerca de 45 espécies distribuídas em três gêneros: *Parianella* (2), *Pariana* (27) e *Eremitis* (16). Uma das principais sinapomorfias de Parianinae são os conjuntos de espiguetas denominados ginecandros, compostos por cinco a sete espiguetas estaminadas circundando uma única espiguetas pistilada. A origem do ginecandro ainda não é conhecida e a singularidade das estruturas reprodutivas em relação às demais Olyreae, somada à presença de glumas nas espiguetas estaminadas de Parianinae, tornam mais difícil sua interpretação. Além disso, outras partes florais de Parianinae permanecem pouco conhecidas, e o estudo anatômico das inflorescências pode contribuir para um entendimento mais aprofundado das relações entre as subtribos de Olyreae e entre os gêneros de Parianinae. As inflorescências de três espécies de Parianinae (*Parianella carvalhoi*, *Pariana intermedia* e *Eremitis paucifolia*) e uma espécie de Olyrinae (*Taquara micrantha*) foram coletadas e fixadas em FAA 50 por 48 horas e conservadas em etanol 50%. Partes específicas das inflorescências foram separadas, desidratadas e incluídas em resina histológica para produção de secções em série no plano transversal com 6 a 10 µm. As lâminas foram coradas com azul de toluidina e montadas utilizando resina sintética. Para a reconstrução em três dimensões foi usado o programa de computador free-D. As inflorescências de Parianinae são compostas (sinflorescências) e em maior parte compreende conjuntos de espiguetas (ginecandros). Em *Taquara* as inflorescências também são compostas, mas as espiguetas estão dispostas em eixos secundários de forma alternada. A base dos ginecandros de Parianinae apresentam espiguetas unidas com o eixo primário da inflorescência evidenciando uma vascularização similar. *Taquara* não apresenta fusão de partes da inflorescência. Nas espiguetas estaminadas de Parianinae, duas glumas laterais laminares com dois a três feixes vasculares cada são observadas. O antécio estaminado compreende um lema, uma pálea, três lodículas e o

androceu com um número variável de estames. *Eremitis paucifolia* é a única espécie estudada que não apresenta lodículas no antécio estaminado. Todas as estruturas citadas são vascularizadas por traços vasculares com número que pode variar. As espiguetas pistiladas apresentam duas glumas (inferior e superior) e o antécio pistilado. O antécio compreende um lema, uma pálea, três lodículas, um número variável de estaminódios e o gineceu bicarpelar. Todas as estruturas citadas também são vascularizadas por traços vasculares com número que pode variar. Nossos resultados mostraram que as inflorescências de Parianinae são parcialmente dísticas e verticiladas enquanto as de *Taquara* são essencialmente dísticas. Com base no padrão morfológico das inflorescências de Olyreae, a fusão de eixos secundários com o eixo principal da inflorescência e a mudança na formação de antécios pistilados para estaminados podem ter conferido a origem do ginecandro de Parianinae. Em geral, as espiguetas estaminadas de todas as espécies estudadas apresentam uma morfologia semelhante, com exceção das glumas laterais presentes apenas em Parianinae (semelhantes às glumas de outras gramíneas) e a variação no número de estames. As espiguetas pistiladas também apresentam uma morfologia similar, mas em *Taquara* elas são pediceladas e inseridas individualmente nos eixos secundários.

**Palavras-chaves:** Anatomia vascular, inflorescência, espiguetas pistiladas, espiguetas estaminadas.

## ABSTRACT

Parianinae is a monophyletic subtribe among the three herbaceous bamboo lineages of the tribe Olyreae (Poaceae, Bambusoideae). It contains about 45 species circumscribed in three genera, *Parianella* (2), *Pariana* (27), and *Eremitis* (16). The subtribe can be recognized by gynecandrous, clusters of staminate spikelets surrounding a single pistillate spikelet. The origin of the gynecandrous is unknown, and the uniqueness of the reproductive structures to the other Olyreae, added to the glumes in the staminate spikelets of Parianinae, make its interpretation more complex. Furthermore, Parianinae inflorescence remains poorly known, and an anatomical study can improve the knowledge about Olyreae and Parianinae relationships. The four species in the study were collected and fixed in FAA 50 for 48 hours and preserved in 50% ethanol. The inflorescences were dissected, dehydrated, and embedded in histological resin to produce serial cross-section 6 to 10  $\mu\text{m}$  thick. Slides were stained with toluidine blue and mounted using synthetic resin. The images were organized and illustrated in graphics editing software, including some 3D reconstruction. The inflorescences of Parianinae are composed (synflorescences) and mainly constituted by gynecandrous. *Taquara* also has synflorescences, but spikelets are arranged in secondary axes. The gynecandrous base has spikelets fused with the inflorescence primary axis, showing by vascularization. On the other hand, *Taquara* does not show a fusion of parts of the inflorescence. Parianinae staminate spikelets have two lateral laminar structures with two to three vascular bundles. The staminate antheridium possesses lemma, palea, three lodicules, and the androecium with a variable number of stamens, except *Eremitis*, where the lodicules are absent. All structures have a wide variation in the number of vascular bundles. Pistillate spikelets possess two glumes, lemma, palea, three lodicules, a variable number of staminodes, and the bicarpellate gynoecium. *Eremitis* have no lodicules and staminodes. All structures have a wide variation in the number of vascular bundles. Our results showed that the inflorescences of Parianinae are alternate, rarely whorled, as well as

in *Taquara*. Based on the morphological pattern of the Olyreae inflorescences, two events that added up over time may have conferred the origin of the Parianinae gynecandrous. In general, the staminate spikelets of all species have similar morphology, except for the glumes present only in Parianinae and the variation in the number of stamens. Pistillate spikelets also have similar morphology, but in *Taquara*, they are pediceled and inserted individually on the secondary axes.

**Keywords:** Vascular anatomy, inflorescence, pistillate spikelet, staminate spikelet.

## INTRODUÇÃO

Bambusoideae (Poaceae) é composta por três tribos, duas com bambus lenhosos (Bambuseae e Arundinarieae) e uma com bambus herbáceos (Olyreae) (Kelchner e BPG 2013). A subtribo Parianinae representa uma das três linhagens monofiléticas que constituem a tribo Olyreae (Clark et al. 2015; Soreng et al. 2017). Além de Parianinae, Olyreae engloba as subtribos Olyrinae e Buergersiochloinae, que é irmã do clado composto por Parianinae-Olyrinae (Kelchner e BPG 2013; Clack e Oliveira 2018; Ferreira et al. 2019). Atualmente, Parianinae é formada por três gêneros que, de acordo com dados moleculares, macro e micro morfológicos e biogeográficos, representam três linhagens naturais (Ferreira et al. 2019). *Pariana* Aubl. com 27 espécies, apresenta distribuição ao longo da bacia Amazônica chegando à América Central (Vorontsova et al. 2016; Soreng et al. 2017). *Eremitis* Döll (16 espécies) e *Parianella* Hollowell, F.M. Ferreira e R.P. Oliveira (duas espécies) apresentam distribuição restrita à costa leste do Brasil, na Mata Atlântica (Ferreira et al. 2013a, b, 2016, 2019, 2020a, b, c, d, 2021).

Parianinae pode ser definida por quatro sinapomorfias morfológicas: inflorescências compostas espiciformes com eixo articulado, espiguetas organizadas em verticilos e espiguetas estaminadas com glumas (Ferreira et al. 2019). Os típicos conjuntos de espiguetas são denominados ginecandro, compreendendo cinco ou mais espiguetas estaminadas (externas) circundando uma única espiguetas pistilada (interna) (Ferreira et al. 2019). Soderstrom e Calderón (1974) descrevem a morfologia da inflorescência dos representantes de Parianinae (tratada como Parianeae) compreendendo repetidos verticilos de espiguetas, mas sem nenhuma referência ao termo. Radford et al. (1976) menciona o termo ginecandro para designar uma inflorescência com flores estaminadas posicionadas externamente ou abaixo das flores pistiladas, posicionadas internamente ou acima, nas espigas de algumas espécies de *Carex* L. (Cyperaceae). Hollowell (1987) aplicou pela primeira vez o termo ginecandro para

designar os verticilos de espiguetas em Parianinae. Posteriormente o termo foi utilizado formalmente por Hollowell (1997) para designar esse arranjo peculiar das espiguetas de Parianinae, sendo adotado em trabalhos posteriores (e.g. Judziewicz et al. 1999; Sajo et al. 2015; Ferreira et al. 2019). No entanto, ainda não é clara a origem dos ginecandros em Parianinae, e a anatomia vascular da base dessas estruturas pode ajudar a elucidar essa questão.

Segundo Ferreira et al. (2019), as três linhagens que compõem Parianinae apresentam sinapomorfias morfológicas que, somadas aos dados moleculares, sustentam seu monofiletismo. Espiguetas estaminadas com pedicelos alongados e laminares em toda a inflorescência representa a sinapomorfia de *Parianella* (Ferreira et al. 2019). *Pariana* pode ser definida pelas espiguetas estaminadas com pedicelos menores ou iguais em tamanho ao lema da espiguetas pistilada, um grande número de estames (seis a 40) e estigmas plumosos (Ferreira et al. 2019). Já *Eremitis* é marcado por cinco sinapomorfias morfológicas: colmos verdadeiramente subterrâneos, inflorescências simpodiais nos colmos férteis, verticilos de ginecandros e exclusivamente estaminados na mesma inflorescência, espiguetas estaminadas com pedicelos alongados e laminares somente nos verticilos terminais (ginecandros) e estilete pubescente (Ferreira et al. 2019).

Como ressaltado acima, a singularidade das estruturas reprodutivas de Parianinae em relação às demais Olyreae torna ainda mais difícil sua interpretação. Ao contrário do que é observado em Olyrinae, cujas espiguetas estaminadas não possuem glumas quando maduras, exceto *Diandrolyra* Stapf (Soderstrom e Zuloaga 1985), as espiguetas estaminadas de Parianinae possuem glumas livres ou unidas, persistentes, que desarticulam juntamente com parte do eixo da inflorescência (verticilo) (Ferreira et al. 2019). Outro fator importante é o posicionamento das glumas nas espiguetas estaminadas, laterais em Parianinae enquanto que, na maioria das Poaceae, incluindo *Diandrolyra* Stapf (Soderstrom e Zuloaga 1985), são opostas (Clifford 1987).

A posição incomum dessas estruturas em Parianinae se assemelha ao observado nas espiguetas de *Hordeum* L. (Pooideae), embora sua estrutura seja pouco conhecida. Além disso, a presença ou ausência das glumas nas espiguetas estaminadas da maioria das Olyrinae nunca foi devidamente investigada e não é claro se elas se desenvolvem e interrompem seu desenvolvimento precocemente ou nunca se formam. Em Buergersiochloinae, Watson e Dallwitz (1992) citam a presença de glumas de forma vestigial e, em Olyrinae, as glumas são totalmente ausentes, exceto em *Diandrolyra* Stapf (Calderón e Soderstrom 1980; Clayton e Renvoize 1986; Judziewicz et al. 1999; Soderstrom e Zuloaga 1985). Algumas hipóteses sobre a origem e evolução das glumas em Olyreae foram levantadas (veja Ferreira et al. 2019) e a análise anatômica proposta no presente estudo poderá ajudar a confirmar se tais estruturas em Parianinae são de fato glumas.

Outras partes florais de Parianinae permanecem pouco conhecidas (e.g. morfologia das lodículas, anteras e estigmas) pois o pouco que se sabe a respeito da morfologia e desenvolvimento de algumas estruturas associadas à flor, ainda está restrito a *Eremitis* (*E. afimbriata* F.M. Ferreira e R.P. Oliveira [FM 2169], *E. berbetii* F.M. Ferreira e R.P. Oliveira [FM 2212], *E. clarkae* F.M. Ferreira e R.P. Oliveira [FM 2213], *E. grandiflora* F.M. Ferreira e R.P. Oliveira [FM 2173], *E. vinacea* F.M. Ferreira e R.P. Oliveira [FM 2132]) em Sajo et al. 2015. Deste modo, o estudo anatômico das inflorescências de Parianinae é de suma importância, pois permite analisar vários aspectos morfológicos, que são extremamente úteis na análise de caracteres que podem contribuir para um melhor entendimento das relações entre os grupos de Bambusoideae estudados.

## OBJETIVOS

### Geral

Estudar a anatomia das inflorescências de três espécies de Parianinae [*Parianella carvalhoi* (R.P. Oliveira e Longhi-Wagner) F.M. Ferreira e R.P. Oliveira, *Pariana intermedia* Döll e *Eremitis paucifolia* F.M. Ferreira e R.P. Oliveira, sp. nov.] e uma espécie de Olyrinae (grupo externo) [*Taquara micrantha* (Kunth) I.L.C. Oliveira e R.P. Oliveira] e compará-las entre si e com as inflorescências de Bambusoideae.

### Específicos

Esclarecer os problemas morfológicos levantados nas inflorescências e estabelecer homologias das suas diferentes partes com o intuito de responder as seguintes questões:

- Há diferenças na poliandria de *Eremitis*, *Pariana* e *Parianella*?
- Qual é o grau de redução das lodículas em Parianinae?
- As lodículas de *Eremitis* seguem um padrão estrutural?
- *Pariana* e *Parianella* seguem o mesmo padrão estrutural do androceu de *Eremitis*?
- *Pariana* e *Parianella* seguem o mesmo padrão estrutural do gineceu de *Eremitis*?
- As estruturas laterais laminares nas espiguetas estaminadas são glumas?
- Qual a possível origem do ginecandro de Parianinae?

## MATERIAL E MÉTODOS

Inflorescências de três espécies de Parianinae [*Parianella carvalhoi*, coletor: F.M. Ferreira, nº coleta: 2279, localidade: Brasil, Bahia, Buerarema, 15km da BR 101, entre São José da Vitória e Una, data da coleta: 29.09.2019; *Pariana intermedia*, coletor: F.M. Ferreira, nº coleta: 2282, localidade: Brasil, Pará, Belém, Museu Paraense Emílio Goeldi, no canteiro em frente ao herbário, data da coleta: 03.03.2020; *Eremitis paucifolia* sp. nov., material da



população tipo, coletores: F.M. Ferreira, A.L. Côrtes, D. Couto e A.F.P. Machado, nº coleta: 2205, localidade: Brasil, Espírito Santo, Muqui, Retiro, Fazenda Sabiá (proprietário Sr. Antônio Constantino), área de plantação de “cabruca”, data da coleta: 05.10.2009] foram coletadas em diferentes estágios de desenvolvimento. Inflorescências de uma espécie de Olyrinae [*Taquara micrantha*, coletor: F.M. Moreira, nº coleta: 2256, localidade: Brasil, Minas Gerais, São Vicente de Minas, Mata dos Pêssegos, Fazenda Bom Jardim, data da coleta: 07.09.2018] também foram coletadas, caracterizando o grupo externo nas comparações.

As inflorescências foram fixadas em FAA 50 por 48 horas (Johansen 1940), e em seguida armazenadas em álcool 50% (Berlyn et al. 1976). Para o processo de inclusão em metacrilato (Leica®), amostras de ginecandros (conjuntos de espiguetas) de Parianinae foram separadas. Também foram separadas amostras de conjuntos basais estaminados de *Parianella carvalhoi* e *Eremitis paucifolia* e apicais das três espécies. Já para *Taquara micrantha*, foram separadas amostras de espiguetas estaminadas e pistiladas e frações de eixos da inflorescência. Todas as amostras separadas foram desidratadas em série etílica gradual até álcool 95%. As secções das amostras foram feitas utilizando o micrótomo rotativo (RM 2235, Leica), para obtenção de cortes transversais com espessura de 6 a 10 µm. Após os cortes, o laminário produzido, foi corado com azul de toluidina 0,05% e pH 4,7 (O’Brien et al. 1964 modificado).

As lâminas coradas foram montadas com uso de Entellan®, e analisadas em microscopia de luz. O registro das imagens foi feito no fotomicroscópio Olympus BX 51. As fotomicrografias foram estabelecidas a partir de escalas apropriadas e posteriormente organizadas com uso de programas de edição de imagem não vetorial (Adobe Photoshop®).

Para a reconstrução em três dimensões da vascularização da base da inflorescência, foi usado o programa de computador free-D, seguindo as recomendações de Andrey e Maurin (2005).

## RESULTADOS

### Morfologia das inflorescências de *Parianinae* e *Taquara*

As inflorescências de *Parianinae* são compostas (sinflorescências) com conjuntos de espiguetas circundando o eixo principal da inflorescência, dispostos mais ou menos em verticilos (Fig. 1a–c). Em *Taquara micrantha*, as inflorescências também são compostas, mas as espiguetas estão dispostas nos eixos secundários de forma alternada (Fig. 1d). *Parianella carvalhoi* apresenta comumente oito conjuntos de espiguetas. Os dois conjuntos mais basais apresentam somente espiguetas estaminadas, os cinco medianos apresentam espiguetas estaminadas circundando uma espiguetas pistilada (ginecandro) e o mais apical apresenta somente uma espiguetas pistilada (Fig. 1a). Em geral, *Pariana intermedia* possui 12 conjuntos, 11 ginecandros e um apical neutro (Fig. 1b). *Eremitis paucifolia*, por sua vez, apresenta dois conjuntos de espiguetas basais estaminadas, um ginecandro mediano e um conjunto apical neutro (Fig. 1c). A inflorescência de *Taquara micrantha* apresenta espiguetas estaminadas nos eixos secundários basais e pistiladas nos apicais (Fig. 1d). Entre os eixos secundários com espiguetas exclusivamente estaminadas e pistiladas, um ou dois desses eixos secundários apresentam uma ou duas espiguetas pistiladas na base e as demais estaminadas (Fig. 1d).

O conjunto basal de *Parianella carvalhoi* apresenta duas espiguetas estaminadas unidas pela base (Fig. 2a). Externamente, são encontradas três estruturas laminares ocupando a posição de glumas inferiores; duas laterais e uma entre as espiguetas (Fig. 2a). Cada espiguetas é composta por um lema, uma pálea, três lodículas e quatro estames (Fig. 2a). O lema é abaxial e oposto à pálea que é adaxial (Fig. 2a). Duas lodículas são opostas à pálea e uma oposta ao lema (Fig. 2a). O primeiro verticilo de estames é alterno às lodículas e o estame do verticilo interno é oposto à lodícula adaxial (Fig. 2a). Cada ginecandro é composto por cerca de cinco espiguetas estaminadas organizadas de forma similar ao conjunto basal circundando o eixo e a espiguetas pistilada central (Fig. 2b). As duas espiguetas estaminadas próximas ao eixo estão

unidas por um involúcro e as outras três por outro. Internamente, são encontrados o eixo primário e a espiguetas pistilada (Fig. 2b). A espiguetas pistilada é composta por duas glumas, um lema, uma pálea, três lodículas, três estaminódios e um gineceu bicarpelar (Fig. 2b). A gluma inferior é abaxial e oposta à gluma superior que é adaxial. O lema é oposto à gluma superior e a pálea é oposta à gluma inferior. Duas lodículas são opostas à pálea e uma oposta ao lema (Fig. 2b). Os estaminódios estão organizados em um verticilo e são alternos às lodículas (Fig. 2b). O gineceu é composto por dois carpelos unidos e opostos às lodículas abaxiais (Fig. 2b). O conjunto apical apresenta somente os dois involúcros e uma espiguetas pistilada central organizada de maneira semelhante a espiguetas pistilada dos ginecandros (Fig. 2c).

Os ginecandros de *Pariana intermedia* apresentam frequentemente sete espiguetas estaminadas circundando o eixo e a espiguetas pistilada central (Fig. 2d). As quatro espiguetas estaminadas próximas ao eixo estão unidas por um involúcro e as outras três por outro. Externamente, também são encontradas estruturas laminares ocupando a posição de glumas inferiores, mas cada espiguetas apresenta seu par e não há compartilhamento dessas entre as espiguetas (Fig. 2d). Cada espiguetas estaminada é composta por um lema, uma pálea, três lodículas e cerca de 19 estames (Fig. 2d). O lema, a pálea, as lodículas e o primeiro verticilo de estames têm organização similar a *Parianella carvalhoi* (Fig. 2d). O segundo verticilo de estames é duplicado e cada par alterna-se ao primeiro verticilo. O terceiro, quarto e quinto verticilo de estames não são duplicados e cada estame alterna-se ao verticilo subjacente (Fig. 2d). O sexto verticilo de estame é composto por um estame oposto à gluma adaxial (Fig. 2d). Internamente, são encontrados o eixo primário e a espiguetas pistilada (Fig. 2d). A espiguetas pistilada é composta por duas glumas, um lema, uma pálea, três lodículas, sete estaminódios e um gineceu bicarpelar (Fig. 2d). As glumas, o lema, a pálea, as lodículas e o primeiro verticilo de estaminódios têm organização similar a *P. carvalhoi* (Fig. 2d). O segundo verticilo é composto por quatro estaminódios, dois opostos à lodícula adaxial e dois opostos às lodículas

abaxiais (Fig. 2d). O gineceu tem organização similar a *P. carvalhoi* (Fig. 2d). O conjunto apical apresenta um involúcro, duas glumas, um lema, uma pálea e um ápice central neutro (Fig. 2e). Assim como em *P. carvalhoi*, as glumas são perpendiculares ao lema e à pálea e não opostas (Fig. 2e).

O conjunto basal de *Eremitis paucifolia* geralmente apresenta cinco espiguetas estaminadas unidas pela base (Fig. 2f). As estruturas laminares externas estão organizadas como em *Parianella carvalhoi* (Fig. 2f). As três espiguetas estaminadas próximas ao eixo estão unidas por um involúcro e as outras duas por outro. Cada espiguetas é composta por um lema, uma pálea e dois estames (Fig. 2f). O lema e a pálea estão organizados de maneira similar aos de *Parianella carvalhoi* e *Pariana intermedia* (Fig. 2f). As lodículas estão ausentes (Fig. 2f). Os estames estão dispostos em um verticilo, alternos ao lema e à pálea (Fig. 2f). Cada ginecandro é composto por cerca de cinco espiguetas estaminadas organizadas de forma similar ao conjunto basal circundando o eixo e a espiguetas pistilada central (Fig. 2g). A espiguetas pistilada apresenta apenas o gineceu (Fig. 2g). O conjunto apical tem organização similar ao ginecandro, mas não apresenta os antécios estaminados (pálea, lema e androceu) e o antécio pistilado (pálea, lema e gineceu) desenvolvidos, terminando em um ápice neutro (Fig. 2h).

Em *Taquara micrantha*, as espiguetas estaminadas são compostas por um lema, uma pálea, três lodículas e três estames (Fig. 2i). O lema, a pálea e as lodículas estão organizados como nas espiguetas de *Parianinae* (Fig. 2i). O androceu está disposto em um verticilo e os estames estão alternos às lodículas (Fig. 2i). As espiguetas pistiladas têm composição e organização similar às espiguetas pistiladas dos ginecandros de *Parianella carvalhoi* (Fig. 2j).

### **Vascularização da base dos ginecandros e da ramificação da inflorescência de *Taquara***

Todas as espécies de Parianinae estudadas apresentam espiguetas unidas com o eixo primário da inflorescência (Fig. 3a–l).

A base do ginecandro de *Parianella carvalhoi* é vascularizada por um atactostelo central e por uma série de feixes periféricos menos calibrosos (Fig. 3a). Numa região mais apical, ocorre a divergência de oito traços vasculares do atactostelo (Fig. 3b, c). Quatro desses traços divergem em linha para a região abaxial e quatro em semi-círculo para a região adaxial (Fig. 3b, c). Do semi-círculo, divergem três traços em direção à periferia da base do ginecandro, permanecendo três feixes na posição original (Fig. 3d). Tanto os quatro abaxiais como os três traços adaxiais, que divergiram do semi-círculo, alinham-se aos traços de menor diâmetro do seu hemisfério (Fig. 3d). Dos quatro traços abaxiais, três, juntamente com os traços de menor diâmetro, vascularizarão uma espiguetta estaminada e o outro traço com outros feixes de menor diâmetro vascularizarão outra espiguetta estaminada (Fig. 3d). Cada um dos três traços adaxiais, vascularizarão uma espiguetta estaminada (Fig. 3d). Os três traços que permaneceram na posição original, vascularizarão a espiguetta pistilada (Fig. 3d). O atactostelo remanescente vascularizará o ginecandro subsequente (Fig. 3d).

A base do ginecandro de *Pariana intermedia* tem vascularização similar à de *Parianella carvalhoi* (Fig. 3e–h). Na região mais basal, os feixes periféricos estão dispostos num círculo e o atactostelo central apresenta alguns feixes fundidos (Fig. 3e). Os quatro traços abaxiais também estão alinhados, mas têm suas bases unidas (Fig. 3f–g). Os adaxiais formam um semi-círculo mais evidente que *P. carvalhoi* (Fig. 3g). Em *P. intermedia*, também ocorre o alinhamento dos traços abaxiais, mas cada um dos quatro vascularizará, juntamente com os traços de menor calibre, uma espiguetta estaminada (Fig. 3h). A divergência e vascularização da região adaxial é semelhante à de *P. carvalhoi* (Fig. 3h).

Em *Eremitis paucifolia*, a base do ginecandro tem vascularização similar às de *Parianella carvalhoi* e *Pariana intermedia* (Fig. 3i). Numa região mais apical, os traços que divergem para as espiguetas estaminadas partem próximos à base, dois em direção na região abaxial e três em direção à região adaxial (Fig. 3j). Há uma ramificação dos feixes, aumentando o número de feixes do atactostelo central (Fig. 3k). Desses, dois divergem e vascularizarão o conjunto apical que é neutro (Fig. 3l). Os demais vascularizarão a espiguetas pistilada que ocupa uma posição mais central quando comparada com as demais espécies (Fig. 3l).

*Taquara micrantha* não apresenta fusão de partes da inflorescência. Do eixo central, partem eixos secundários dos quais partem as espiguetas (Fig. 3m–p). Para a espiguetas estaminadas, divergem dos eixos secundários um traço de maior calibre e quatro de menor calibre (Fig. 3n). E para a espiguetas pistiladas, divergem um traço de maior calibre e três de menor calibre (Fig. 3p).

### **Ramificações do ginecandro de Parianinae**

Em uma visão tridimensional, os traços abaxiais das espiguetas estaminadas de *Parianella carvalhoi* divergem diretamente do atactostelo central de maneira dística (Fig. 4a, b). O conjunto adaxial também é dístico, mas parte de uma ramificação do atactostelo central e termina nos traços da espiguetas pistilada (Fig. 4a, c).

Em *Pariana intermedia*, o conjunto de traços abaxiais partem do atactostelo central e têm ramificação dicotômica (Fig. 4d, e). Já o adaxial é semelhante ao de *Parianella carvalhoi* na posição correspondente (Fig. 4d, f).

Em *Eremitis paucifolia*, o conjunto de traços abaxiais partem diretamente do estelo com ramificação dística (Fig. 4g, h). O conjunto adaxial tem ramificação similar e não tem ligação com a espiguetas pistilada que ocupa posição central no ginecandro (Fig. 4g, i).

### **Estruturas laminares associadas às espiguetas estaminadas**

Cada conjunto de espiguetas estaminadas, abaxial ou adaxial, está ligado a base do ginecandro pelo involúcro. O involúcro ramifica-se e permanece laminar, portando uma espiguetas estaminada no ápice de cada ramificação em todas as espécies estudadas (Fig. 5a-l). Em uma porção mais basal do involúcro de *Parianella carvalhoi*, ocorre uma série de traços vasculares que irá suprir a espiguetas estaminada (Fig. 5a). Em porções mais apicais do involúcro, destaca-se duas projeções laminares nas margens do involúcro (Fig. 5b). Na base da espiguetas, tais projeções ainda permanecem fundidas ao pedicelo da espiguetas (Fig. 5c), e tornam-se livres em porções mais apicais, constituindo duas estruturas laminares vascularizadas por um a dois feixes vasculares cada (Fig. 5d). *Parianella carvalhoi* pode apresentar tais estruturas laminares compartilhadas entre duas espiguetas (vide Fig. 2a, b).

*Pariana intermedia* apresenta organização similar à *Parianella carvalhoi* (Fig. 5e-h), mas cada estrutura laminar apresenta dois ou três feixes vasculares (Fig. 5h). Em *P. intermedia*, as espiguetas estaminadas não compartilham estruturas laminares (vide Fig. 2d).

*Eremitis paucifolia* também apresenta o mesmo padrão de *Parianella carvalhoi* e *Pariana intermedia* (Fig. 5i-l), mas cada estrutura laminar possui três feixes vasculares (Fig. 5l). Em *E. paucifolia*, assim como em *P. carvalhoi*, as espiguetas estaminadas compartilham estruturas laminares (vide Fig. 2f, g).

### **Vascularização dos antécios estaminados**

O antécio de *Parianella carvalhoi* é sésstil e sua base não é vascularizada por um estelo. Neste ponto, já é possível observar a divergência dos traços vasculares para o lema, um em posição abaxial e dois laterais (Fig. 6a). Em porções mais apicais, partem quatro traços vasculares para a pálea, cada par, alternos aos traços laterais do lema (Fig. 6b). Cerca de 12 traços divergem em direção às lodículas, quatro para cada uma e cada conjunto também é

alterno aos traços do lema (Fig. 6c). Em uma porção mais apical, três traços vasculares divergem em direção ao primeiro verticilo de estames do androceu, alternos aos conjuntos de traços das lodículas (Fig. 6d). Nessa altura também é possível observar o traço mediano da pálea (Fig. 6d). No ápice do receptáculo, um traço mediano irá vascularizar o segundo verticilo do androceu composto por apenas um estame (Fig. 6e). Não há ramificação dos traços do lema e pálea e eles são vascularizados por três (Fig. 6c–f) e cinco feixes (Fig. 6e–h) respectivamente. Nas lodículas, um dos traços ramifica-se e cada uma é vascularizada por cinco feixes (Fig. 6d–g). Também não há ramificação dos traços vasculares do androceu, e cada estame é vascularizado por um feixe vascular que percorre o filete (Fig. 6g), chegando até a antera tetraesporangiada (Fig. 6h).

*Pariana intermedia* também é séssil e possui vascularização semelhante à *P. carvalhoi* (Fig. 7a–h) com variações nas lodículas e no androceu. No lema, há uma ramificação em um dos traços laterais e ele é vascularizado por quatro feixes vasculares (Fig. 7c–h). A vascularização da pálea é idêntica à de *Parianella carvalhoi*, inclusive com a emissão mais apical do traço mediano (Fig. 7c). As lodículas abaxiais apresentam uma série de traços que vão se ramificando (Fig. 7b) e cada uma delas é vascularizada por oito a nove feixes (Fig. 7d). A lodícula adaxial não recebe nenhum traço e não é vascularizada (Fig. 7d–g). A vascularização do primeiro verticilo do androceu é idêntica ao de *P. carvalhoi* (Fig. 7c). O segundo verticilo é duplicado e alterno ao primeiro (Fig. 7c, d). Os terceiros, quarto e quinto apresentam três traços cada, e também se alternam (Fig. 7d–e). O sexto é idêntico ao segundo verticilo do androceu de *P. carvalhoi* (Fig. 7f). Cada estame recebe apenas um traço vascular que não se ramifica e, cada um, é vascularizado por somente um feixe vascular que percorre o filete (Fig. 7d–h) suprindo a antera tetraesporangiada (Fig. 7h).

*Eremitis paucifolia* também é séssil e possui vascularização similar à *Parianella carvalhoi* e *Pariana intermedia*, mas com redução no número de traços quando comparado as



duas espécies (Fig. 8a–f). A base do antécio (Fig. 8a) e a vascularização do lema (Fig. 8b) é idêntica à *P. carvalhoi* e *P. intermedia*. Para a pálea, divergem dois traços em direção à região adaxial (Fig. 8c). Para o androceu partem dois traços, também, adaxiais (Fig. 8d). Nenhum dos traços ramifica-se e o lema e a pálea são vascularizados por três e dois feixes vasculares respectivamente (Fig. 8f). Os traços do androceu também não se ramificam e cada estame é vascularizado por um feixe vascular que percorre o filete (Fig. 8e, f) e vasculariza a antera tetraesporangiada (Fig. 8f).

*Taquara micrantha* tem antécio pedicelado e vascularizado por três feixes periféricos e um central (Fig. 9a). Na base do receptáculo, há uma mudança na organização dos feixes vasculares e a divergência de três traços vasculares, um abaxial e dois adaxiais, em direção ao lema (Fig. 9b). Um dos traços adaxiais ramifica-se (Fig. 9c). Em uma porção mais apical, dois traços divergem para a pálea (Fig. 9d). Na mesma altura, partem quatro traços em direção às lodículas abaxiais (Fig. 9d). Não há emissão de traços para a lodícula adaxial que não é vascularizada (Fig. 9d, e). Alternos às lodículas, divergem três traços para o único verticilo do androceu (Fig. 9e). Não há ramificação além da anteriormente descrita para o lema que é vascularizado por quatro feixes vasculares (Fig. 9e–g). A pálea é vascularizada por dois feixes vasculares (Fig. 9 e–g), as lodículas abaxiais por dois feixes cada (Fig. 9f) e os estames por um feixe cada (Fig. 9f, g), que ascende o filete e vasculariza a antera tetraesporangiada (Fig. 9g).

### **Espiguetas pistiladas**

A espiguetas de *Parianella carvalhoi* é sésil e sua base não é vascularizada por um estelo. Neste ponto é possível observar a divergência de cinco traços vasculares abaxiais para a gluma inferior (Fig. 10a). Em porções mais apicais, três traços opostos à gluma inferior divergem para a gluma superior (Fig. 10b). Em porções ainda mais apicais, cinco traços opostos

aos traços da gluma superior divergem em direção ao lema (Fig. 10c). Em porções mais apicais, são observados 11 traços divergindo em direção às lodículas, quatro para cada lodícula abaxial e três para a adaxial (Fig. 10d). Em porções ainda mais apicais, dois traços opostos ao lema partem em direção à pálea (Fig. 10e). Na base do antécio, são encontrados três estaminódios sem vascularização alguma (Fig. 10f). Ainda na mesma região, dois traços opostos às lodículas abaxiais partem em direção à região dorsal dos dois carpelos do gineceu, permanecendo um estelo central (Fig. 10f). O estelo vascularizará o óvulo no ovário (Fig. 10g). O estilete e estigma são vascularizados pelos feixes dorsais dos carpelos (Fig. 10h, i). Não há ramificação dos traços e cada órgão é vascularizado pelos feixes oriundos dos traços vasculares (Fig. 10a–i).

A espiguetta pistilada de *Pariana intermedia* tem vascularização similar à de *Parianella carvalhoi* (Fig. 11a–i) com variações no número de traços para a gluma inferior, lema, pálea e lodículas. *P. intermedia* também tem a espiguetta séssil (Fig. 11a) e em sua base já se observa três traços para cada gluma (Fig. 11b). Assim como para as glumas, divergem três traços vasculares para o lema e três para a pálea (Fig. 11c). Em porções mais apicais, nove traços divergem em direção às lodículas, dois adaxiais e sete abaxiais (Fig. 11d). Dos sete abaxiais, três divergem para uma lodícula e quatro para outra (Fig. 11d). São observados sete estaminódios, três alternos e quatro opostos às lodículas (Fig. 11e, f). O gineceu de *P. intermedia* tem vascularização idêntica à de *P. carvalhoi* (Fig. 11f–i). Não há ramificação dos traços e cada órgão é vascularizado pelos feixes oriundos dos traços vasculares (Fig. 11a–i).

A espiguetta pistilada de *Eremitis paucifolia* apresenta vascularização divergente de *Parianella carvalhoi* e *Pariana intermedia* (Fig. 12a–i) com semelhança somente no gineceu (Fig. 12e–i). Ela também é séssil e sua base não é vascularizada por um atactostelo com feixes fundidos (Fig. 12a). Já na base é possível observar a divergência de um traço vascular abaxial para a gluma inferior (Fig. 12a). Em porções superiores, também é possível observar um traço oposto ao traço da gluma inferior divergindo em direção à gluma superior (Fig. 12b). Em

porções ainda mais apicais, divergem cerca de 18 traços vasculares, opostos ao traço da gluma superior, em direção ao lema (Fig. 12c). Logo acima e oposto aos traços do lema, divergem cerca de 11 traços em direção à pálea (Fig. 12d). As lodículas e os estaminódios são ausentes e não há traços vestigiais (fig. 12d–e). O gineceu tem vascularização idêntica aos de *P. carvalhoi* e *P. intermedia* (Fig. 12e–i). Não há ramificação dos traços e cada órgão é vascularizado pelos feixes oriundos dos traços vasculares (Fig. 12a–i).

A espiguetta pistilada de *Taquara micrantha* tem pedicelo vascularizado por um atactostelo (Fig. 13a). Em porções mais apicais, há uma desorganização do atactostelo e a divergência de oito traços vasculares, cinco para a gluma inferior e três para a gluma superior (Fig. 13b). Em porções mais apicais, cerca de quatro traços, opostos à gluma superior, divergem em direção ao lema (Fig. 13d) e logo se ramificam (Fig. 13e). Na mesma altura e opostos aos traços do lema, divergem dois traços em direção à pálea (Fig. 13d–e). Alternos aos traços da pálea, divergem cerca de seis traços vasculares em direção às lodículas (Fig. 13e). Três em direção a uma lodícula abaxial, dois para a outra de mesma posição e um para a lodícula adaxial (Fig. 13e). Não há emissão de traços e os estaminódios não são vascularizados (Fig. 13f). O gineceu tem vascularização semelhante às espécies anteriores (Fig. 13f–i), mas o estigma é ramificado e não bífido (Fig. 13i). Há ramificação nos feixes das lodículas abaxiais que apresentam quatro feixes vasculares (Fig. 13f). Não há ramificação dos traços nas demais peças e cada uma delas é vascularizada pelos feixes oriundos dos traços vasculares (Fig. 13a–i).

## DISCUSSÃO

Nossos resultados mostraram semelhanças na organização das inflorescências de todas as espécies de Parianinae estudadas. As inflorescências compreendem conjuntos de espiguetas dispostos mais ou menos em verticilos que podem circundar o eixo principal. Estudos anteriores com representantes de *Eremitis* descreveram as inflorescências como

essencialmente verticiladas (Hollowell 1987; Judziewicz et al. 1999; Ferreira et al. 2013a). Entretanto, Sajo et al. (2015) revelaram que a inflorescência do gênero é na realidade parcialmente verticilada e dística, pois os ginecandros apicais ou primários são presumivelmente verticilados, mas apresentam dois conjuntos de espiguetas individualizados em um ângulo de 180° e, portanto, também apresentam uma filotaxia dística como nos conjuntos basais exclusivamente estaminados. Nossos resultados mostraram ainda que todas as espiguetas têm um padrão dístico de vascularização com exceção do conjunto de espiguetas abaxiais de *Pariana intermedia*.

As espécies de Parianinae examinadas apresentaram ginecandros compostos por dois conjuntos de espiguetas inseridos em pontos relativamente distintos no eixo da inflorescência. Esses conjuntos emergem em uma porção ligeiramente superior a base, compondo um ângulo de 180°, e como nas espécies de *Eremitis* apresentam o mesmo padrão dístico (Sajo et al. 2015). Os conjuntos abaxiais exclusivamente estaminados, anteriormente não descritos para *Parianella*, foram observados em *Parianella carvalhoi* e também são organizados disticamente no eixo principal da inflorescência, caracterizando uma semelhança morfológica com as demais espécies de *Eremitis* já estudadas e com *Eremitis paucifolia* do presente estudo (ver Ferreira et al. 2013a). Já em *Pariana intermedia*, todos os conjuntos que compõem a inflorescência são ginecandros e representam mais uma característica singular do gênero.

Nas gramíneas (Poaceae), o padrão de filotaxia das inflorescências pode seguir o mesmo padrão da filotaxia das folhas (Kellogg et al. 2013) e, em todos os representantes as folhas são produzidas seguindo um padrão dístico a partir do meristema vegetativo (Stevens, 2012). Entretanto, a filotaxia das inflorescências parece não apresentar importância taxonômica (Sajo et al. 2015), e pode variar em grupos intimamente relacionados (Kellogg et al. 2013). Em *Taquara micrantha* (Olyrinae), as inflorescências são estritamente dísticas, não apresentando

organização verticilada como nas espécies de *Parianinae*, indicando uma variação na filotaxia das inflorescências nesses dois grupos relacionados. Além do mais, as espiguetas de *Taquara micrantha* estão separadas espacialmente no eixo principal da inflorescência, com espiguetas estaminadas ocorrendo na região basal e as espiguetas pistiladas ocorrendo na região apical, sendo ambas inseridas em eixos secundários dísticos. Entre os conjuntos estaminados e pistilados, um ou dois eixos secundários apresentam espiguetas pistiladas na base e estaminadas no ápice.

As inflorescências de *Taquara micrantha* podem terminar com uma espiguetas pistilada apical, o mesmo observado para *Parianella carvalhoi*. Já em *Eremitis paucifolia* e *Pariana intermedia*, as inflorescências são tipicamente truncadas, ou seja, não terminam com uma espiguetas. Esta característica também foi observada em outras espécies de *Eremitis* (Sajo et al. 2015). Diferentemente de *P. carvalhoi* e *P. intermedia*, *E. paucifolia* apresenta apenas um ou dois ginocandros e, seu o ápice, termina em um conjunto neutro e diminuto que não apresenta nenhuma espiguetas desenvolvida; o maior número de ginocandros por inflorescência foi observado em *P. intermedia*, porém, mais de dois ginocandros por inflorescência também ocorrem *P. carvalhoi*.

### **Vascularização das inflorescências de *Parianinae* e *Taquara* (*Olyrinae*)**

Em *Parianinae*, a base dos ginocandros em todos os gêneros é vascularizada por um atactostelo central e uma série de traços vasculares mais periféricos de menor calibre. Dos traços centrais calibrosos divergem dois grupos de traços que ascendem e divergem vascularizando dois conjuntos de espiguetas opostos. Em contraste, *Taquara micrantha* apresenta uma série muito maior de traços calibrosos centrais e periféricos no eixo principal da inflorescência que ascendem e divergem vascularizando vários eixos secundários, evidenciando um número consideravelmente maior de eixos secundários que portam de uma a várias

espiguetas estaminadas e pistiladas, na base e ápice da inflorescência, respectivamente. Como observado em *T. micrantha*, acrescido ao fato de Buergersiochloinae apresentar inflorescências semelhantes às de Olyrinae, é plausível considerar que o ancestral de Parianinae apresentava eixos secundários livres (dispostos em pares) que se fundiram gradativamente ao eixo principal da inflorescência, pela fusão inicial das epidermes dos dois órgãos, seguida pelo tecido fundamental e por último pela fusão parcial do tecido vascular. Segundo essa perspectiva, a fusão dos dois eixos secundários com o eixo principal pode explicar a origem do conjunto compactado e composto que é o ginecandro. Já a redução para apenas uma espiguetas pistilada interna nos ginecandros de Parianinae suscita a possibilidade de o ancestral comum ter apresentado inflorescências compostas exclusivamente por espiguetas pistiladas, que se modificaram por fatores de expressão gênica dando origem a antécios estaminados ao invés de antécios pistilados. Ou seja, dois eventos somados ao longo da evolução podem ter conferido a Parianinae o surgimento do ginecandro, que representa uma das principais sinapomorfias morfológicas da subtribo.

Todos os eventos citados podem representar um ponto de partida para melhor entender como as mudanças na morfologia das inflorescências de Parianinae ocorreram ao longo do tempo, e também podem ser úteis em interpretações mais amplas das relações de Parianinae com as demais subtribos de Olyreae.

### **Espiguetas estaminadas**

Os três grupos que compõem a tribo Olyreae são bem distintos morfológicamente (Calderón e Soderstrom 1980; Clayton e Renvoize 1986). Uma das principais diferenças está na presença ou ausência de duas estruturas laminares abaxiais interpretadas como glumas, nas espiguetas estaminadas entre as três linhagens de Olyreae. Segundo Ferreira et al. (2019), as glumas estão presentes nas espiguetas estaminadas de Parianinae, e representam uma relevante

característica na identificação desta linhagem. Em Buergersiochloinae, as glumas nas espiguetas estaminadas são vestigiais ou ausentes (Watson e Dallwitz 1992) e em Olyrinae as espiguetas estaminadas não apresentam glumas (Calderón e Soderstrom 1980; Clayton e Renvoize 1986; Judziewicz et al. 1999). Nas gramíneas (Poaceae), as glumas geralmente desarticulam com a inflorescência e estão comumente dispostas de forma dística (Clayton e Renvoize 1986; Clifford 1987; Chapman 1996). As glumas nas espiguetas estaminadas dos representantes de Parianinae estão ligadas basalmente aos pedicelos (Hollowell 1987) e, tal ligação, distorce sua disposição em detrimento a outra espiguetas estaminada relacionada (Sajo et al. 2015), originando uma orientação não-dística para tais estruturas (Ferreira et al. 2019).

Desde o início do século passado, discussões sobre a real identidade e posição incomum dessas estruturas abaxiais em *Hordeum* e *Pariana* foram produzidas. Arber (1929) fez um apanhado das visões de Schenck (1907) e Schuster (1910) acerca de tal estrutura em *Pariana*. Schenck (1907) as interpretou como espiguetas estéreis e não glumas. Schuster (1910) interpretou a estrutura como metades da gluma inferior e a gluma superior sendo ausente. Arber (1929) afirma que não há razão para considerar nenhuma das duas interpretações, pois segundo ela, as glumas estão bem distantes em sua origem e seria pouco coerente supor que sejam estruturas de um mesmo órgão e que elas não apresentam características axiais (de espiguetas) em vez de foliares e concluiu que tais estruturas seriam glumas correspondentes às de outras Poaceae. Nossos resultados também mostraram que pode haver variação na posição das glumas nas espiguetas pistiladas, principalmente naquelas que não apresentam espiguetas estaminadas associadas como nos conjuntos apicais de *Parianella carvalhoi* e *Pariana intermedia*. Nessas, as glumas estão dispostas lateralmente ao antécio e não opostas ao lema e pálea como as demais. Assim, a presença de glumas laterais não é exclusiva das espiguetas estaminadas e pode ocorrer com pequenas modificações em sua composição.

Nas três espécies de Parianinae estudadas, cada espigueta estaminada possui um par de glumas laterais. Em *Parianella carvalhoi* e *Eremitis paucifolia*, duas espiguetas vizinhas podem ter suas glumas laterais unidas (conatas). Na tribo Bambuseae o número de glumas é variável e, quando presentes, as duas primeiras podem apresentar aristas (Judziewicz et al. 1999).

Pizzolato (1990) avaliou a vascularização dos antécios de uma espécie pertencente a Olyreae, *Raddia brasiliensis* Bertol., e assim como nesta espécie, podemos ver que as espiguetas estaminadas de *Taquara micrantha* não apresentam glumas. Em Parianinae, um a três traços divergem e vascularizam as glumas. Sajo et al. (2015) relataram um feixe vascular em cada gluma das espécies de *Eremitis* analisadas. Em *Actinocladum* Soderstrom, *Arthrostyloidium* Ruprecht e *Eremocaulon* Soderstrom e Londoño, todos pertencentes à tribo Bambuseae, as glumas comumente apresentam muitas nervuras (Judziewicz et al. 1999). A análise anatômica do tecido vascular das glumas de outros representantes de Bambusoideae, pode constituir mais uma informação taxonômica relevante na circunscrição dos grupos pertencentes à subfamília, e revelar como tal estrutura foi modificada ou perdida em muitas espécies de Olyreae.

Após a divergência dos traços vasculares das glumas nas espiguetas estaminadas de Parianinae, os traços seguintes a divergirem são os do lema e pálea, sucessivamente. Em *Parianella carvalhoi*, *Pariana intermedia* e *Eremitis paucifolia*, três traços divergem e vascularizam o lema. Em *Taquara micrantha* três traços também divergem e vascularizam o lema, sendo o mesmo observado em *Raddia brasiliensis* no trabalho de Pizzolato (1990). Já em algumas espécies de *Eremitis*, cinco ou seis feixes vasculares que suprem o lema foram relatados (Sajo et al. 2015). O número de traços que divergem e vascularizam a pálea varia em *Eremitis paucifolia* (2), enquanto na pálea de *Parianella carvalhoi* e *Pariana intermedia* cinco traços vasculares são observados; dois traços vasculares também foram observados para a pálea



de *T. micrantha*, assim como o descrito para a pálea de *R. brasiliensis*, em Pizzolato (1990). Sajo et al. (2015) relataram que dois feixes vascularizam a pálea nas espécies de *Eremitis* estudadas.

Além de incluir o lema e a pálea, o antécio estaminado das espécies analisadas, compreende as lodículas e o androceu central. *Eremitis paucifolia* é a única entre as espécies analisadas que não apresenta lodículas no antécio estaminado. As lodículas equiparam-se ao verticilo interno do perianto de outros representantes monocotiledôneos (Kellogg 2015); sua atuação na espiguetta ainda não é totalmente clara, no entanto, Soreng e Davis (1998) e Kellogg (2015) relatam em seus trabalhos que tais estruturas podem atuar na abertura floral. *Parianella carvalhoi* e *Pariana intermedia* apresentam três lodículas, duas abaxiais e uma adaxial. *Taquara micrantha* também apresenta três lodículas, o mesmo observado em *Radia brasiliensis* (Pizzolato 1990). Já em *E. paucifolia*, como citado anteriormente, o antécio estaminado não apresenta lodículas, o mesmo relatado para outras espécies de *Eremitis* (Sajo et al. 2015). Em geral, as lodículas apresentam vascularização, mas são avascularizadas em Pooideae com exceção do gênero *Brachyelytrum* (Jirásek e Jozifóva 1968; GPWG 2001). O número de traços que divergem e vascularizam as lodículas em Olyreae pode variar. Em *P. carvalhoi*, de três a quatro traços divergem e vascularizam as lodículas abaxiais e a lodícula adaxial e, em *P. intermedia* e *T. micrantha*, apenas as duas lodículas abaxiais são vascularizadas, sendo estas supridas por dois a três traços vasculares em *P. intermedia* e por dois traços vasculares em *T. micrantha*. Em *R. brasiliensis*, dois traços vascularizam as duas lodículas anteriores e um traço a lodícula posterior (Pizzolato 1990). A ausência de lodículas nas espiguetas estaminadas de *Eremitis paucifolia* representa o maior grau de redução de um verticilo dos antécios em Parianinae.

Nas linhagens inicialmente divergentes *Streptochaeta* e Pharoideae, e em alguns representantes de Bambusoideae, o número comum de seis estames pode ser observado, mas

na maior parte das gramíneas, três estames são comumente encontrados (Kellogg 2015). A principal diferença no antécio estaminado de todas as espécies analisadas neste trabalho, está na variação do número de estames que cada androceu apresenta; em *Parianella carvalhoi* o androceu é composto por quatro estames, em *Pariana intermedia* por cerca de dezenove estames (polistêmone), em *Eremitis paucifolia* por dois estames e em *Taquara micrantha* o androceu apresenta três estames, o mesmo relatado para *Radia brasiliensis* por Pizzolato (1990). Já em outras espécies de *Eremitis*, dois ou três estames compondo o androceu foram relatados (Sajo et al. 2015). O número distinto de estames observados entre as quatro espécies estudadas, evidencia que a poliandria entres os gêneros de Olyreae pode variar. O androceu polistêmone de *Pariana* é uma das características diagnósticas do gênero e um dos atributos utilizados na avaliação de possíveis novas espécies, e na delimitação genérica dos representantes de Parianinae.

O androceu de todas as espécies de Olyreae aqui analisadas é vascularizado por um grupo de traços centrais no antécio. Cada estame em todas as espécies recebe um único traço vascular, o mesmo relatado para *Radia brasiliensis* no trabalho de Pizzolato (1990). Sajo et al. (2015) descreveram um feixe vascular em cada estame nas espécies de *Eremitis* avaliadas. Como nas demais gramíneas (Kellogg 2015), as anteras de todas as espécies de Olyreae aqui estudadas compreendem duas tecas e quatro esporângios (tetraesporangiadas).

### **Espiguetas pistiladas**

As espiguetas pistiladas de Olyreae são caracteristicamente maiores que as espiguetas estaminadas (Judziewicz et al. 1999). Nas espécies de Parianinae aqui estudadas, uma única espigueta pistilada é encontrada em cada ginecandro, rodeada por cinco ou sete espiguetas estaminadas. Já em *Taquara micrantha*, o número de espiguetas pistiladas é consideravelmente maior, estando localizadas na porção mais apical da inflorescência. Tanto

as espiguetas pistiladas de Parianinae como as de *T. micrantha* apresentam duas glumas (inferior e posterior) e o antécio pistilado (lema, pálea, lodículas, estaminódios e gineceu).

Diferentemente das glumas não-dísticas nas espiguetas estaminadas de Parianinae (Ferreira et al. 2019), as glumas das espiguetas pistiladas estão inseridas de forma dística na base de cada ginecandro e podem envolver o lema e a pálea, em lados opostos. Em *Taquara micrantha*, as glumas nas espiguetas pistiladas apresentam estruturas afiladas apicais, denominadas aristas. Na maior parte das gramíneas as glumas não apresentam aristas, porém, quando estas estruturas são encontradas, podem ser maiores em comprimento que a espiguetas (Kellogg 2015).

Em Parianinae e *Taquara micrantha*, os traços que vascularizam as glumas nas espiguetas pistiladas são os primeiros a divergirem. Em *Parianella carvalhoi*, cinco traços divergem e vascularizam a gluma inferior e três a gluma superior. Em *Pariana intermedia*, ambas as glumas recebem três traços vasculares cada. Em *Eremitis paucifolia*, ambas as glumas recebem um traço vascular cada e em *T. micrantha*, cinco traços vascularizam a gluma inferior e três na gluma superior, como em *P. carvalhoi*. Sajo et al. (2015), relataram um feixe vascular para cada gluma em *Eremitis*. As estruturas seguintes a serem supridas por feixes vasculares são o lema e a pálea e, o número de traços, é bem variado entre as três espécies de Parianinae analisadas. Em *P. carvalhoi*, o lema é suprido por cinco traços vasculares e a pálea por dois traços. Em *P. intermedia*, tanto o lema como a pálea são supridos por três traços vasculares. Em *E. paucifolia*, cerca de dezoito traços vascularizam o lema e onze vascularizam a pálea. Um número maior de feixes vasculares foi relatado para o lema e pálea em outras espécies de *Eremitis*, cinco ou seis feixes vascularizam o lema e oito ou nove feixes a pálea (Sajo et al. 2015). O maior número de traços/feixes observados nestas estruturas de *Eremitis*, em especial na pálea, pode representar um aspecto vascular único para o grupo, uma vez que o número

máximo de traços e feixes encontrados na pálea de outro gênero da subtribo são três, em *Pariana*.

O antécio pistilado das espécies estudadas, compreende além do lema e a pálea, as lodículas, os estaminódios e o gineceu bicarpelar central, mas em *Eremitis* é composto somente pelo gineceu. Como citado anteriormente, as lodículas equiparam-se ao verticilo interno do perianto de outros representantes monocotiledôneos (Kellogg 2015) e, apesar do número comum de lodículas, o número de traços vasculares que estas estruturas recebem pode variar entre as espécies analisadas. Em *Parianella carvalhoi*, cada uma das três lodículas recebe de três a quatro traços vasculares. Em *Pariana intermedia*, as duas lodículas abaxiais recebem de três a quatro traços e a adaxial dois. Em *Taquara micrantha*, dois a três traços vascularizam as duas lodículas abaxiais e apenas um traço a adaxial. Pizzolato (1990) relata que, em *Radia brasiliensis*, três traços vascularizam as lodículas abaxiais e um traço a lodícula adaxial. Sajo et al. (2015), relatam que as lodículas nas espécies de *Eremitis* são avascularizadas. Diferentemente dos antécios estaminados que não apresentam pistilódios, os antécios pistilados de todas as espécies deste estudo apresentam estaminódios. Em *P. intermedia*, seu número é maior (7) e em *P. carvalhoi* e *T. micrantha* seu número é menor (3); já em relação à vascularização, todos os estaminódios de todas as espécies aqui analisadas são avascularizados. Tanto *R. brasiliensis* em Pizzolato (1990) quanto as espécies de *Eremitis* em Sajo et al. (2015), os estaminódios na flor pistilada também são avascularizados; essa semelhança entre diferentes espécies, sugere que as espiguetas pistiladas da tribo Olyreae ou pelo menos das subtribos Parianinae e Olyrinae, de fato, não apresentam estames férteis, embora ainda seja reduzido o número de estudos sobre a anatomia floral nas espiguetas pistiladas das subtribos.

O gineceu em todas as quatro espécies estudadas é bicarpelar e vascularizado por dois feixes dorsais e um estelo central; o estelo vasculariza o óvulo no ovário e os feixes dorsais ascendem e suprem o estilete e estigma. Um padrão vascular semelhante pode ser observado

no gineceu de *Radia brasiliensis* em Pizzolato (1990). Sajo et al. (2015) relatam que o gineceu das espécies de *Eremitis* estudadas apresenta dois feixes vasculares, e que estes feixes ascendem e suprem o estilete e dois estigmas. Apesar do número limitado de estudos sobre a anatomia vascular das espécies de Olyreae, é pertinente dizer que a análise vascular da divergência e ramificação dos traços/feixes contribui para um melhor entendimento de como algumas estruturas florais tiveram uma redução ou se modificaram.

Em resumo, a análise anatômica vascular é de suma importância, e pode esclarecer dúvidas acerca da origem das peças florais (Puri 1951), bem como, se a redução e/ou aumento de órgãos na flor estão relacionados com uma menor ou maior divergência (ou não divergência) de traços que vascularizam as regiões onde estas estruturas emergem ou poderiam emergir.

**REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS**

- ANDREY, PHILIPPE; MAURIN, YVES. Free-D: an integrated environment for three-dimensional reconstruction from serial sections. **Journal of neuroscience methods**, v. 145, n. 1-2, p. 233-244, 2005. DOI: 10.1016/j.jneumeth.2005.01.006
- ARBER, AGNES. Studies in the Gramineae. VII. On *Hordeum* and *Pariana*, with Notes on 'Nepaul Barley'. **Annals of Botany**, v. 43, n. 171, p. 507-533, 1929. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a090186
- BERLYN, GRAEME P. et al. **Botanical microtechnique and cytochemistry**. Iowa State University Press, 1976. DOI: 10.2307/2418781
- CALDERÓN, CLEOFÉ E.; SODERSTROM, THOMAS R. The Genera of Bambusoideae (Poaceae) of the American Continent: Keys and Comments. **Smithsonian Contributions to Botany**, 1980. DOI: 10.5962/bhl.title.131624
- CHAPMAN, GEOFFREY PETER et al. **The biology of grasses**. Cab International, 1996.
- CLARK, L. G.; OLIVEIRA, R. P. Diversity and evolution of the new world bamboos. In: Proceedings World Bamboo Congress, Mexico. 2018.
- CLARK, L. G.; LONDOÑO, X.; RUIZ-SANCHEZ, E. Bamboo taxonomy and habitat. In: **Bamboo**. Springer, Cham, 2015. p. 1-30. DOI: 10.1007/978-3-319-14133-6\_1
- CLAYTON, W. D.; RENVOIZE, S. A. Genera graminum. Grasses of the world. **Genera graminum. Grasses of the World.**, v. 13, 1986.
- CLIFFORD, H. T. Spikelets and floral morphology. **Grass systematics and evolution**, p. 21-30, 1987.
- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA et al. *Parianella* (Poaceae, Bambusoideae): morphological and biogeographical information reveals a new genus of herbaceous bamboos from Brazil. **Phytotaxa**, v. 77, n. 2, p. 27-32, 2013a. DOI: 10.11646/phytotaxa.77.2.2

- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA et al. *Eremitis afimbriata* and *E. magnifica* (Poaceae, Bambusoideae, Olyreae): two remarkable new species from Brazil and a first record of blue iridescence in bamboo leaves. **Phytotaxa**, v. 84, n. 1, p. 31-45, 2013b. DOI: 10.11646/phytotaxa.84.1.3
- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA et al. *Eremitis linearifolia* and *E. robusta* (Poaceae, Bambusoideae, Olyreae): two new species of herbaceous bamboos from Brazil first collected over 30 years ago. **Phytotaxa**, v. 280, n. 2, p. 179-189, 2016. DOI: 10.11646/phytotaxa.280.2.8
- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA et al. Phylogenetic relationships within Parianinae (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae) with emphasis on *Eremitis*: evidence from nuclear and plastid DNA sequences, macromorphology, and pollen ectexine patterns. **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 139, p. 106541, 2019. DOI: 10.1016/j.ympev.2019.106541
- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA et al. A new species of *Eremitis* (Poaceae, Bambusoideae) from Rio Doce State Park, Minas Gerais, Brazil, marks the furthest inland distribution of the genus. **Brittonia**, p. 1-8, 2020a. DOI: 10.1007/s12228-019-09603-x
- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA et al. *Eremitis limae* (Poaceae, Bambusoideae), a new species of herbaceous bamboo endemic to the Atlantic Forest of Bahia, Brazil. **Phytotaxa**, v. 454, n. 4, p. 277-284, 2020b. DOI: 10.11646/phytotaxa.454.4.5
- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA et al. *Eremitis berbertii* and *E. fluminensis* (Poaceae, Bambusoideae): New Species from the Brazilian Atlantic Forest and Updates on Leaf Microcharacters in the Genus. **Novon: A Journal for Botanical Nomenclature**, v. 28, n. 4, p. 240-252, 2020c. DOI: 10.3417/2020562

- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA et al. *Eremitis jardimii* (Poaceae, Bambusoideae), a new species from Bahia, Brazil. **Kew Bulletin**, v. 75, n. 4, p. 1-6, 2020d. DOI: 10.1007/s12225-020-09906-3
- FERREIRA, FABRÍCIO MOREIRA. et al. Reinterpretation of vegetative and reproductive characters validates three new species in the endangered herbaceous bamboo genus *Eremitis* (Poaceae, Bambusoideae, Olyreae) from the Atlantic Forest, Brazil. **Systematic Botany**, 2021. DOI: 10.1600/036364421X16231782047352
- GRASS PHYLOGENY WORKING GROUP et al. Phylogeny and subfamilial classification of the grasses (Poaceae). **Annals of the Missouri Botanical Garden**, p. 373-457, 2001. DOI: 10.2307/3298585
- HOLLOWELL, VICTORIA CATHERINE. **Systematics of the subtribe Parianinae (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae)**. 1987. Tese de Doutorado. University of South Carolina.
- HOLLOWELL, VICTORIA CATHERINE. Systematic relationships of Pariana and associated Neotropical taxa. In: **Linnean Society Symposium Series**. ACADEMIC PRESS LIMITED, 1997. p. 45-60.
- JIRÁSEK, V.; JOZÍVOFÁ, M. Morphology of lodicules, their variability and importance in the taxonomy of the Poaceae family. **Bol. Soc. Argent. Bot**, v. 12, p. 324-349, 1968.
- JOHANSEN, DONALD ALEXANDER. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company, Inc: London; 530p, 1940.
- JUDZIEWICZ, EMMET J. et al. **American bamboos**. Smithsonian Institution Press, 1999.
- KELCHNER, SCOT A.; GROUP, BAMBOO PHYLOGENY. Higher level phylogenetic relationships within the bamboos (Poaceae: Bambusoideae) based on five plastid markers. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 67, n. 2, p. 404-413, 2013. DOI: 10.1016/j.ympev.2013.02.005

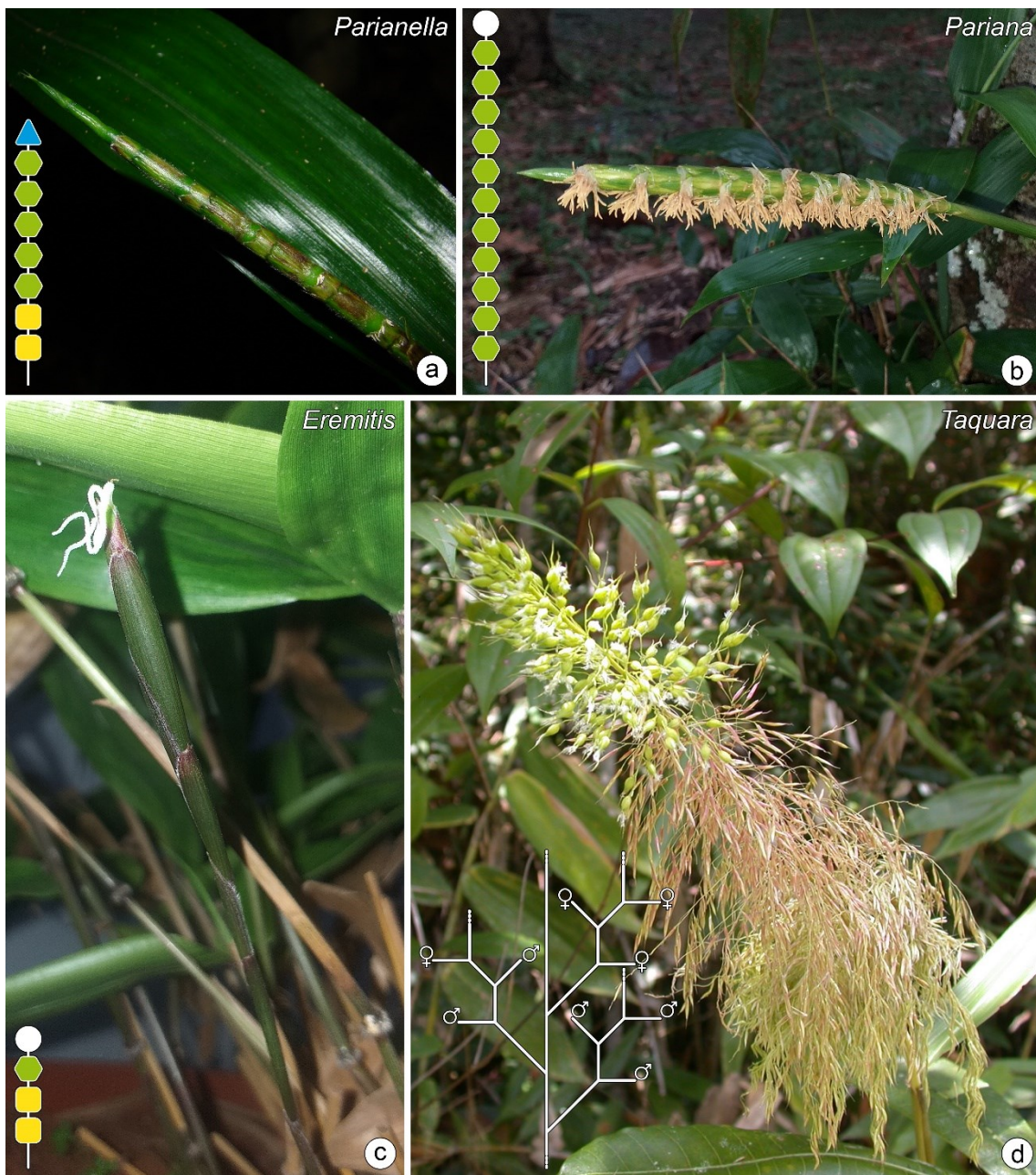


- KELLOGG, ELIZABETH A. et al. Early inflorescence development in the grasses (Poaceae). **Frontiers in Plant Science**, v. 4, p. 250, 2013. DOI: 10.3389/fpls.2013.00250
- KELLOGG, ELIZABETH A. Inflorescence Structure. In: **Flowering Plants. Monocots**. Springer, Cham, 2015. p. 25-38. DOI: 10.1007/978-3-319-15332-2\_2
- O'BRIEN, TrP; FEDER, N.; MCCULLY, Mi E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, v. 59, n. 2, p. 368-373, 1964. DOI: 10.1007/BF01248568
- PIZZOLATO, THOMPSON DEMETRIO. Vascular system of the male and female florets of *Raddia brasiliensis* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). **Smithsonian Contributions to Botany**, 1990. DOI: 10.5962/bhl.title.123232
- PURI, V. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *The Botanical Review*, v. 17, n. 7, p. 471, 1951. DOI: 10.1007/BF02882536
- RADFORD, A. E. et al. **Vascular Plant Systematics**, Chapter 6. 1976.
- SAJO, M. GRAÇA et al. Developmental morphology of a dimorphic grass inflorescence: the Brazilian bamboo *Eremitis* (Poaceae). **International Journal of Plant Sciences**, v. 176, n. 6, p. 544-553, 2015. DOI: 10.1086/681991
- SCHENCK, M. Ueber die sog. Hüllspelzen von *Hordeum* und *Elymus*. **Bot. Jahrb. Syst**, v. 40, p. 97-113, 1907.
- SCHUSTER, J. **Ueber die Morphologie der Gasblüte**. *Flora*, C: 213–266, 1910. DOI: 10.1016/S0367-1615(17)32785-4
- SODERSTROM, THOMAS R.; CALDERÓN, CLEOFÉ E. Primitive forest grasses and evolution of the Bambusoideae. **Biotropica**, p. 141-153, 1974. DOI: 10.2307/2989646

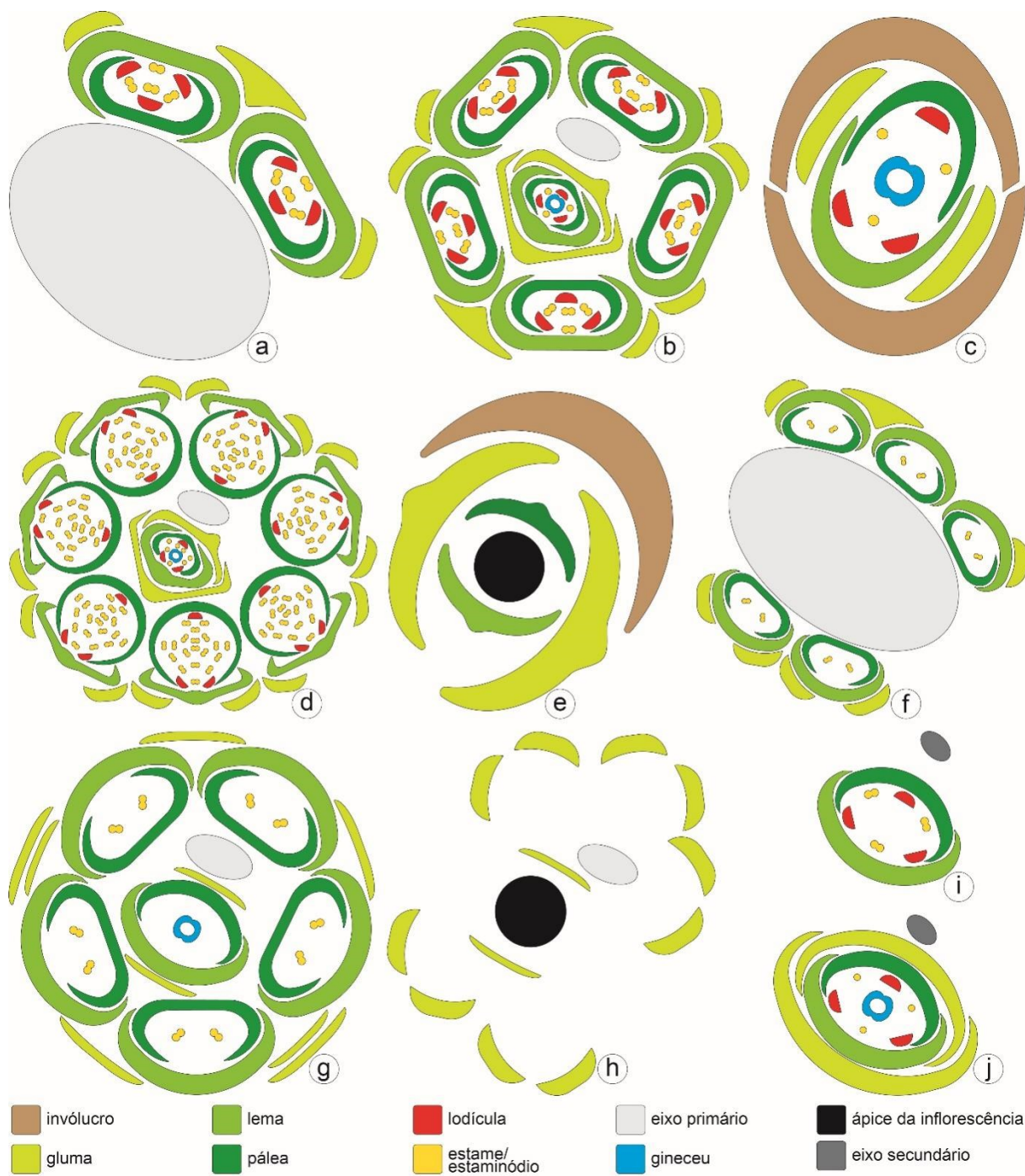
- SODERSTROM, THOMAS R.; ZULOAGA, FERNANDO O. New species of grasses in *Arberella*, *Cryptochloa*, and *Raddia* (Poaceae: Bambusoideae: Olyreae). **Brittonia**, v. 37, n. 1, p. 22-35, 1985. DOI: 10.2307/2806239
- SORENG, ROBERT J. et al. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. **Journal of Systematics and Evolution**, v. 55, n. 4, p. 259-290, 2017. DOI: 10.1111/jse.12262
- SORENG, ROBERT J.; DAVIS, JERROLD I. Phylogenetics and character evolution in the grass family (Poaceae): simultaneous analysis of morphological and chloroplast DNA restriction site character sets. **The Botanical Review**, v. 64, n. 1, p. 1-85, 1998. DOI: 10.1007/BF02868851
- STEVENS, P. F. (2012). **Angiosperm Phylogeny Website**. Version 12, July 2012 [and more or less continuously updated since]. 2001 onwards. Available online at: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>.
- VORONTSOVA, MARIA S. et al. **World Checklist of Bamboos and Rattans: In Celebration of INBAR's 20th Anniversary**. Beijing, 2016.
- WATSON, L.; DALLWITZ, M. J. The grass genera of the world: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval; including synonyms, morphology, anatomy, physiology, phytochemistry, cytology, classification, pathogens, world and local distribution, and references. <http://delta-intkey.com>, 1992.

**FIGURAS**

**Figura 1.** Aspectos gerais da morfologia das inflorescências de Parianinae e *Taquara* (Olyrinae). (a) *Parianella carvalhoi* em estágio reprodutivo e diagrama da inflorescência composta por dois conjuntos de espiguetas estaminadas basais (quadrado amarelo), cinco ginecandros medianos (hexágono verde) e um conjunto apical pistilado (triângulo azul). (b) *Pariana intermedia* em estágio reprodutivo e diagrama da inflorescência composta por onze ginecandros (hexágono verde) e um conjunto apical neutro (círculo branco). (c) *Eremitis paucifolia* em estágio reprodutivo e diagrama da inflorescência composta por dois conjuntos de espiguetas estaminadas basais (quadrado amarelo), um ginecandro mediano (hexágono verde) e um conjunto apical neutro (círculo branco). (d) *Taquara micrantha* em estágio reprodutivo e diagrama da inflorescência composta por espiguetas estaminadas na porção basal e pistiladas na região apical. Na região intermediária, um ou dois eixos secundários apresentam tanto espiguetas estaminadas quanto pistiladas. Note que todas as espiguetas estão dispostas de maneira dística nos eixos secundários.

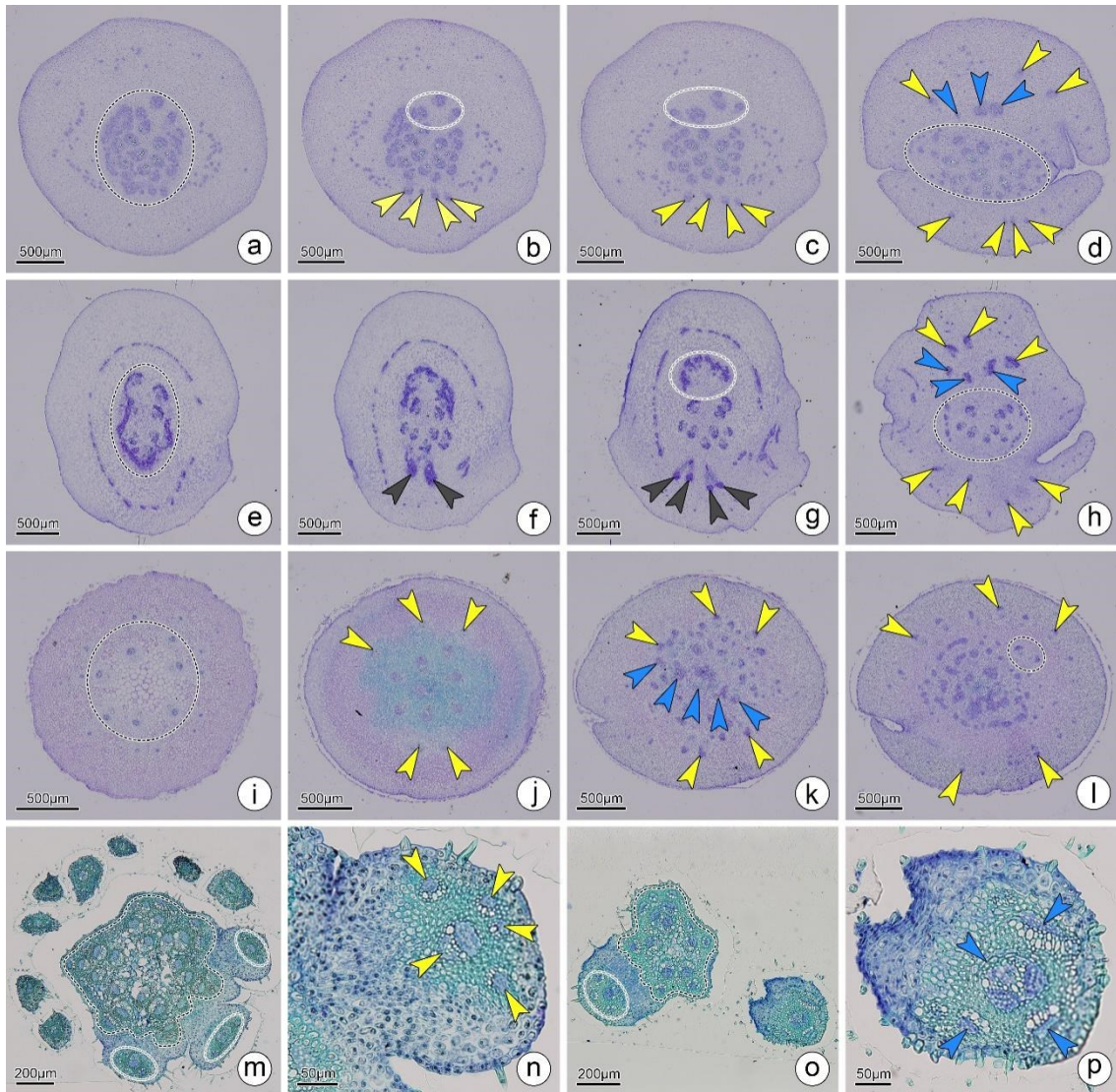


**Figura 2.** Diagramas das inflorescências de Parianinae e *Taquara* (Olyrinae). (a–c) *Parianella carvalhoi*. (a) Conjunto basal composto por duas espiguetas estaminadas inseridas no eixo primário da inflorescência. (b) Ginecandro com cinco espiguetas estaminadas circundando a espiguetas pistilada e o eixo da inflorescência. (c) Conjunto apical com dois involúcrulos circundando a espiguetas pistilada central. (d–e) *Pariana intermedia*. (d) Ginecandro com sete espiguetas estaminadas circundando a espiguetas pistilada e o eixo da inflorescência. (e) Conjunto apical composto por brácteas e o ápice abortado. (f–h) *Eremitis paucifolia*. (f) Conjunto basal composto por cinco espiguetas estaminadas ao redor do eixo da inflorescência. (g) Ginecandro composto por cinco espiguetas estaminadas circundando a espiguetas pistilada e o eixo da inflorescência. (h) Conjunto apical com organização semelhante ao ginecandro, mas sem os antécios estaminados e pistilados e com ápice abortado. (i–j) *Taquara micranta*. (i) Espiguetas estaminada. (j) Espiguetas pistilada.

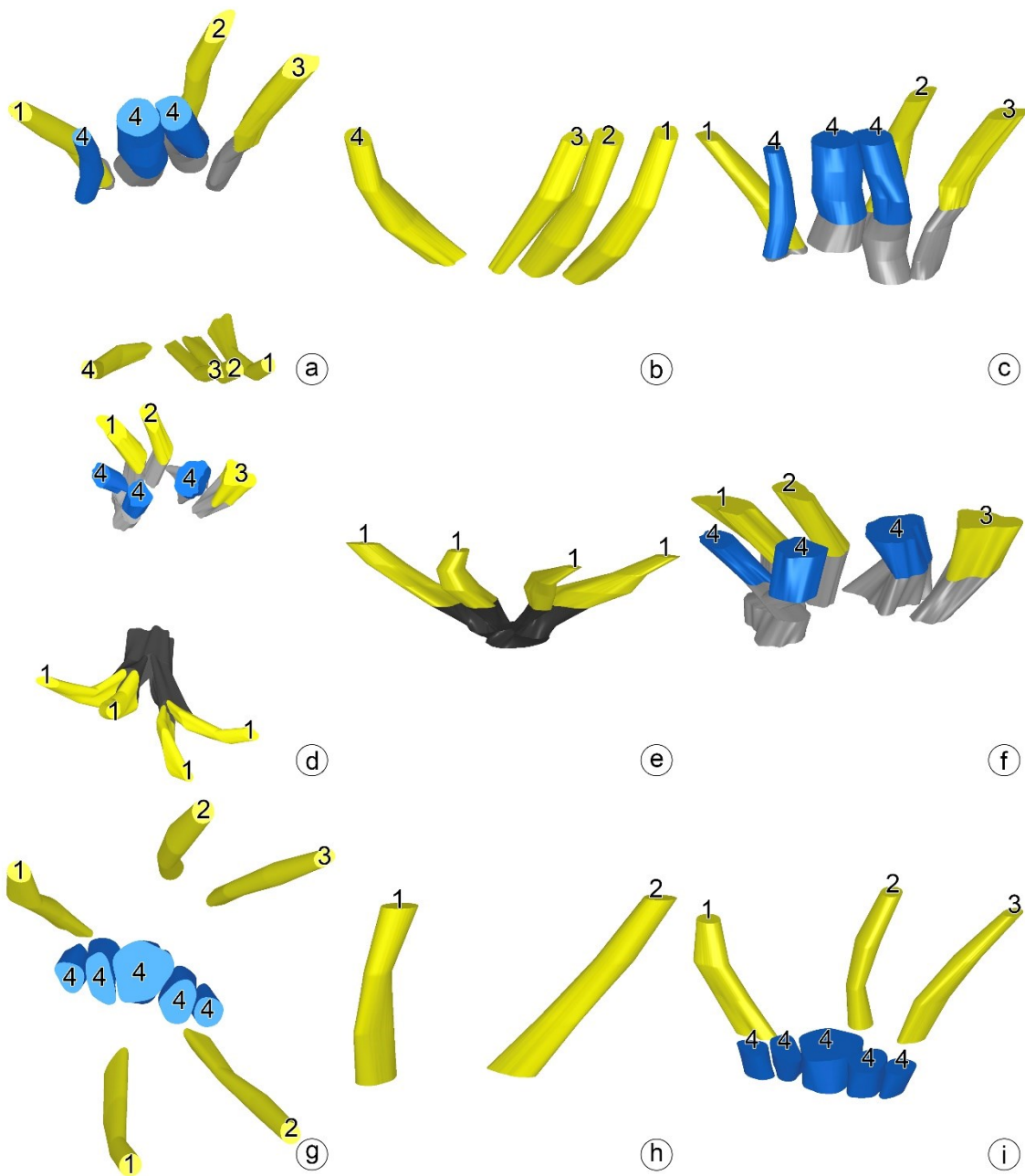


**Figura 3.** Secções transversais da base dos ginocandros de Parianinae e da ramificação da inflorescência de *Taquara*, mostrando sua vascularização. (a–d) *Parianella carvalhoi*. (a) Região basal, mostrando o atactostelo central e feixes vasculares de menor calibre. (b) Região mais apical, note a divergência de quatro traços abaxiais alinhados e de quatro adaxiais em semi-círculo. (c) Região mais apical, mostrando a divergência de traços do semi-círculo adaxial. (d) Região apical, mostrando os traços abaxiais que irão vascularizar as duas espiguetas estaminadas do conjunto abaxial. Os três traços que partiram do semi-círculo vascularizarão o conjunto de espiguetas estaminadas adaxial. Os traços remanescentes do semi-círculo vascularizarão a espiguetas pistilada e o atactostelo remanescente suprirá o eixo da inflorescência e por consequência o ginocandro subsequente. (e–h) *Pariana intermedia*. (e) Região basal, mostrando o atactostelo central com feixes fundidos, circundado por feixes vasculares de menor calibre. (f) Região mais apical, note a divergência de dois traços abaxiais. (g) Região mais apical, mostrando a ramificação dicotômica dos traços abaxiais e a divergência de um semi-círculo de traços adaxiais. (h) Região apical, mostrando os traços abaxiais que irão vascularizar as quatro espiguetas estaminadas do conjunto abaxial. Os três traços que partiram do semi-círculo vascularizarão o conjunto de espiguetas estaminadas adaxiais. Os traços remanescentes do semi-círculo vascularizarão a espiguetas pistilada e o atactostelo remanescente suprirá o eixo da inflorescência e por consequência o ginocandro subsequente. (i–l) *Eremitis paucifolia*. (i) Região basal, mostrando o atactostelo central, circundado por feixes vasculares de menor calibre. (j) Região mais apical, note a divergência de dois traços abaxiais e três adaxiais. (k) Região mais apical, mostrando a ampliação dos feixes do atactostelo central. Os traços abaxiais irão vascularizar o conjunto de espiguetas estaminadas abaxiais. O grupo de traços adaxiais irão vascularizar as espiguetas estaminadas adaxiais. A maior parte dos feixes do atactostelo irão vascularizar a espiguetas pistilada central. (l) Região apical, mostrando os dois traços que suprirá o eixo da inflorescência e por consequência o conjunto apical neutro. (m–p) *Taquara micrantha*. (m) Eixo principal basal e eixos secundários que portam espiguetas estaminadas. (n) Detalhe de um eixo secundário basal evidenciando os traços vasculares que irão suprir espiguetas estaminadas. (o) Eixo principal apical e eixos secundários que portam espiguetas pistiladas. (p) Detalhe de um eixo secundário apical evidenciando os traços vasculares que irão suprir espiguetas pistiladas. Pontilhado preto: atactostelo do eixo primário da inflorescência; pontilhado cinza: feixes do eixo secundário da inflorescência; seta amarela: traços para as espiguetas estaminadas; seta azul: traços para a espiguetas pistilada.

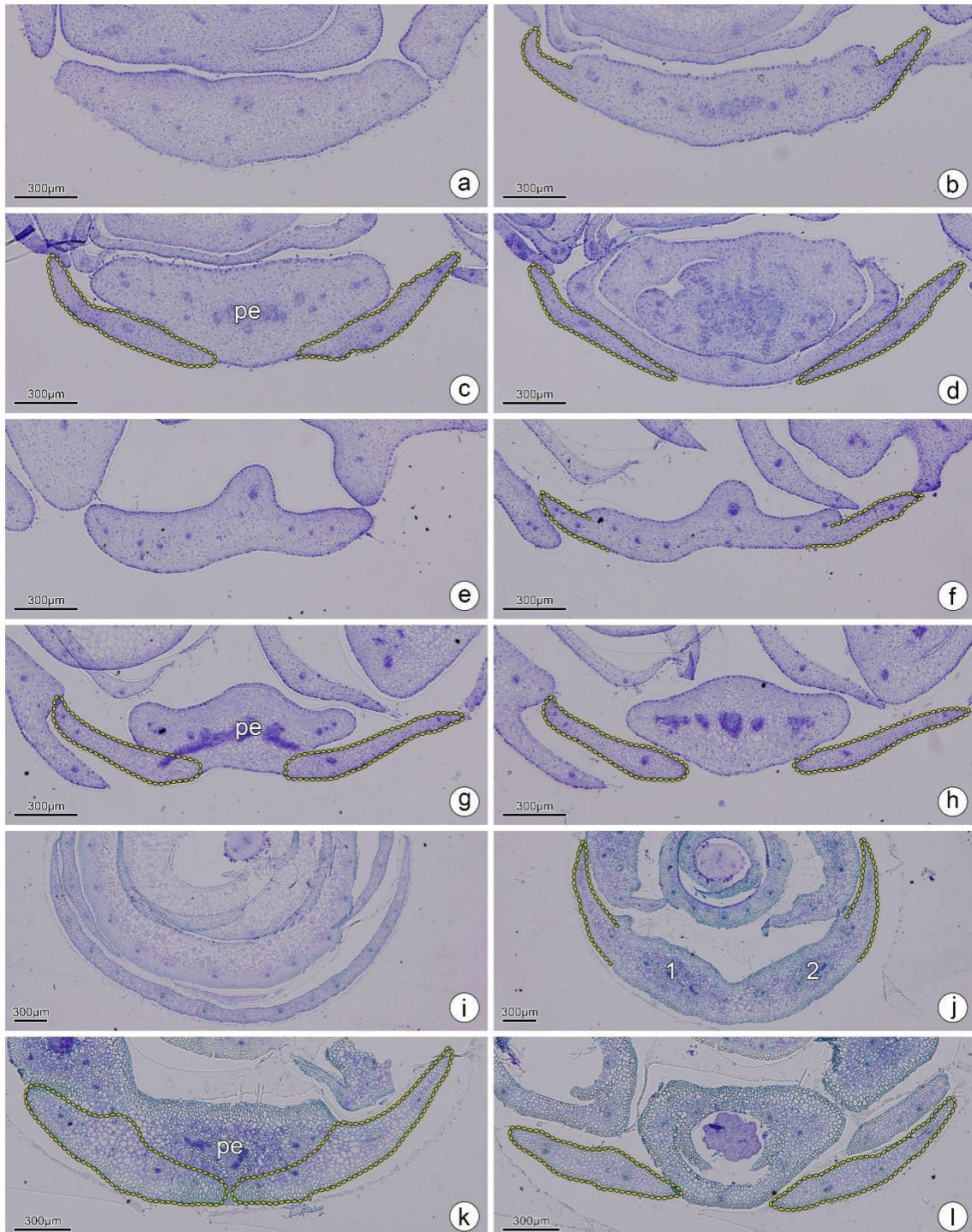




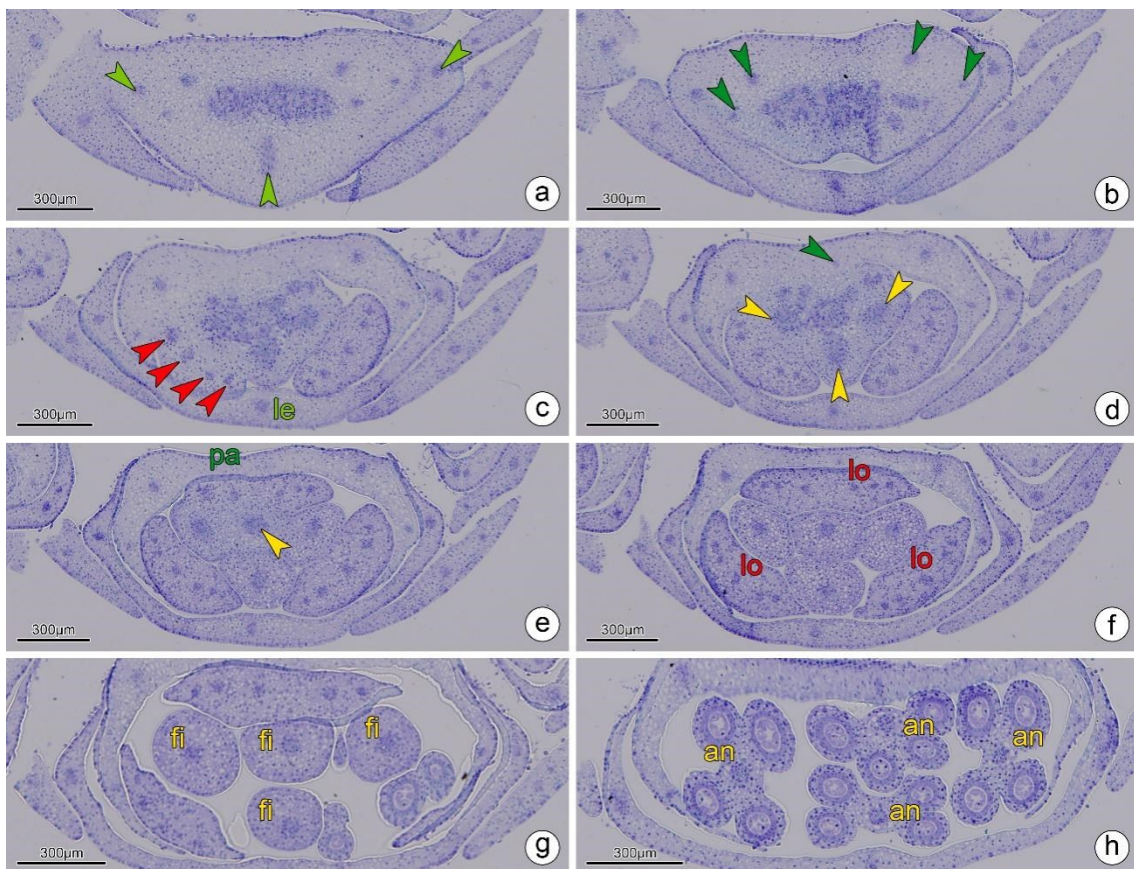
**Figura 4.** Ilustração 3D das ramificações e traços vasculares nos ginecandros de Parianinae. (a–c) *Parianella carvalhoi*. (a) Visão geral das duas ramificações e traços vasculares medianos das espiguetas. (b) Ramificação proximal compreendendo um conjunto de duas espiguetas estaminadas com quatro traços em amarelo. (c) Ramificação distal compreendendo um conjunto com uma espiguetas pistilada com três traços em azul e três estaminadas com três traços em amarelo. (d–f) *Pariana intermedia*. (d) Visão geral das duas ramificações e traços vasculares medianos das espiguetas. (e) Ramificação proximal compreendendo um conjunto de quatro espiguetas estaminadas com quatro traços dicotômicos em amarelo. (f) Eixo distal compreendendo um conjunto com uma espiguetas pistilada com três traços em azul e três estaminadas com três traços em amarelo. (g–i) *Eremitis paucifolia*. (g) Visão geral das duas ramificações e traços vasculares medianos das espiguetas. (h) Ramificação proximal compreendendo um conjunto de duas espiguetas estaminadas com dois traços em amarelo. (i) Eixo distal compreendendo um conjunto com uma espiguetas pistilada com cinco traços em azul e três estaminadas com três traços em amarelo. 1: primeiro traço a divergir; 2: segundo traço a divergir; 3: terceiro traço a divergir; 4: quarto traço a divergir; amarelo: traço para as espiguetas estaminadas; azul: traço para as espiguetas pistiladas; cinza claro: feixes do estelo; cinza escuro: feixes fundidos.



**Figura 5.** Secções transversais das espiguetas estaminadas de Parianinae, mostrando as estruturas laminares (pontilhado em verde claro) ocupando posição das glumas inferiores, mas disposta em pares. (a–d) *Parianella carvalhoi*. (a) Base do involúcro. (b) Região apical do involúcro, note a projeção laminar em cada margem do involúcro. (c) Base da espiguetas, mostrando o par de estruturas laminares fundido ao pedicelo da espiguetas. (d) Estruturas laminares individualizadas, vascularizadas por um ou dois feixes cada. (e–h) *Pariana intermedia*. (e) Base do involúcro. (f) Região apical do involúcro, note a projeção laminar em cada margem do involúcro. (g) Base da espiguetas, mostrando o par de estruturas laminares fundido ao pedicelo da espiguetas. (h) Estruturas laminares individualizadas, vascularizadas por dois ou três feixes cada. (i–l) *Eremitis paucifolia*. (i) Base do involúcro. (j) Região apical do involúcro, note a projeção laminar em cada margem do involúcro. (k) Base da espiguetas, mostrando o par de estruturas laminares fundido ao pedicelo da espiguetas. (l) Estruturas laminares individualizadas, vascularizadas por três feixes cada. Números: espiguetas; pe: pedicelo da espiguetas.

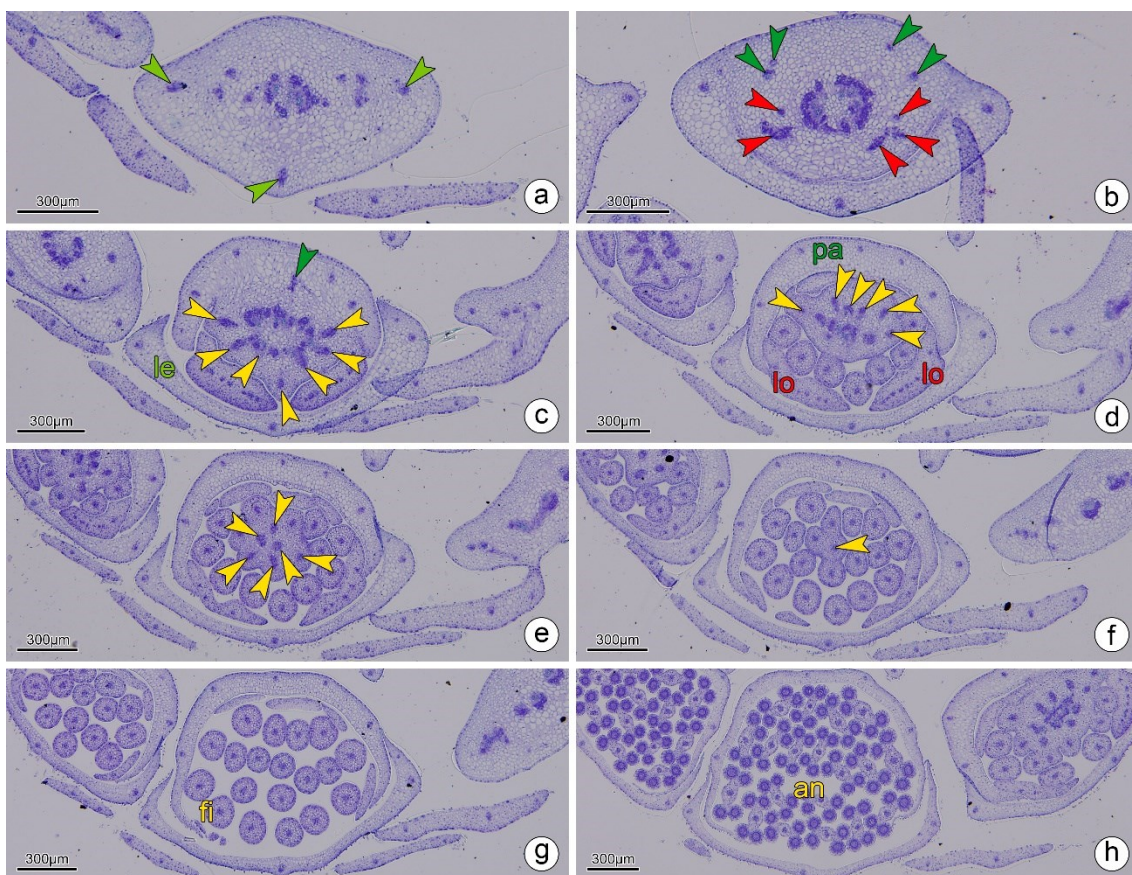


**Figura 6.** Secções transversais do antécio estaminado de *Parianella carvalhoi*, mostrando sua vascularização. (a) Porção mais basal do receptáculo, mostrando a divergência de três traços vasculares para o lema. (b–c) Porção mediana do receptáculo. (b) Note a divergência de quatro traços vasculares para pálea. (c) Mostrando a divergência de quatro traços vasculares para uma das lodículas abaxiais e o lema individualizado com três feixes vasculares. (d–e) Porção mais apical do receptáculo. (d) Mostrando a divergência de três traços vasculares para o primeiro verticilo do androceu e o quinto traço da pálea. (e) Note o traço vascular central para o único estame do segundo verticilo do androceu. (f) Região basal do androceu, mostrando as três lodículas individualizadas com cinco feixes vasculares cada. (g) Região mediana do androceu, note os quatro filetes individualizados, cada um com um feixe vascular. (h) Região apical do androceu, mostrando as quatro anteras tetraesporangiadas com um feixe vascular cada. Amarelo: estames; an: antera; fi: filete; le: lema; lo: lodícula; pa: pálea; ponta de seta: traços vasculares; verde: lema; verde escuro: pálea; vermelho: lodícula.

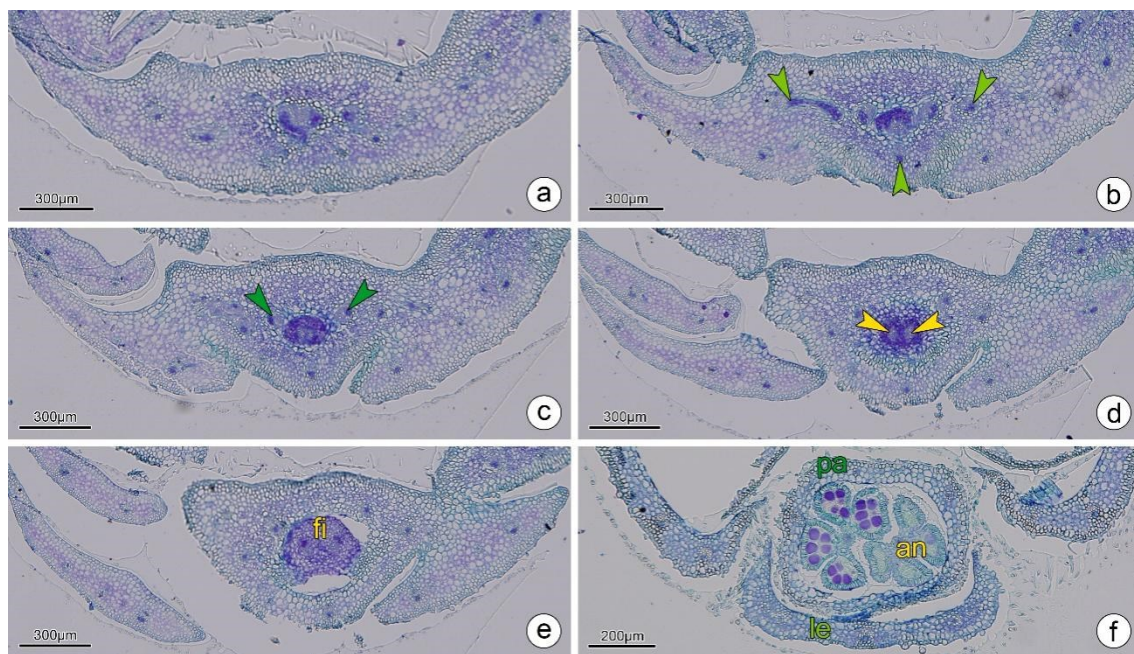


**Figura 7.** Secções transversais do antécio estaminado de *Pariana intermedia*, mostrando sua vascularização. (a–b) Porção mais basal do receptáculo. (a) Mostrando a divergência de três traços vasculares para o lema. (b) Note a divergência de quatro traços para a pálea e cinco traços vasculares para as lodículas abaxiais. (c–d) Porção mediana do receptáculo. (c) Note a divergência do traço vascular mediano para a pálea, os três traços vasculares do primeiro verticilo do androceu, quatro traços vasculares para os quatro estames abaxiais do segundo verticilo do androceu e o lema individualizado com quatro feixes vasculares. (d) Mostrando a divergência de dois traços vasculares para o segundo verticilo do androceu, dois para o terceiro, dois para o quarto, a pálea individualizada com cinco feixes vasculares e as lodículas abaxiais com oito feixes vasculares cada. (e–f) Porção mais apical do receptáculo. (e) Mostrando a divergência de um traço vascular para o primeiro verticilo do androceu, um para o quarto, três para o quinto. (f) Note o traço vascular central para o único estame do sexto verticilo do androceu. (g) Região mediana do androceu mostrando os filetes individualizados. (h) Região apical do androceu, mostrando as anteras tetraesporangiadas com um feixe vascular cada. Amarelo: estames; an: antera; fi: filete; le: lema; lo: lodícula; pa: pálea; ponta de seta: traços vasculares; verde: lema; verde escuro: pálea; vermelho: lodícula.

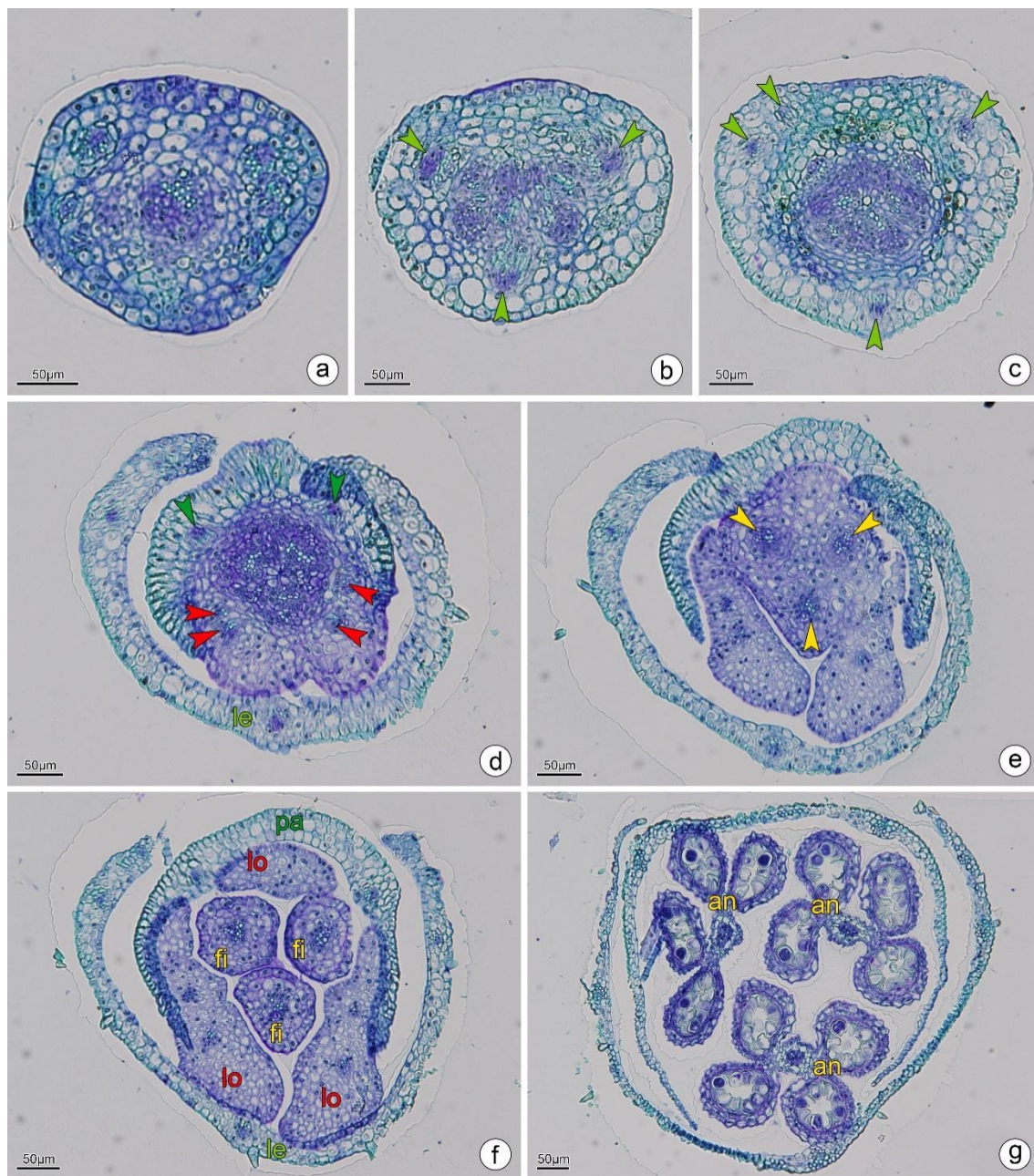




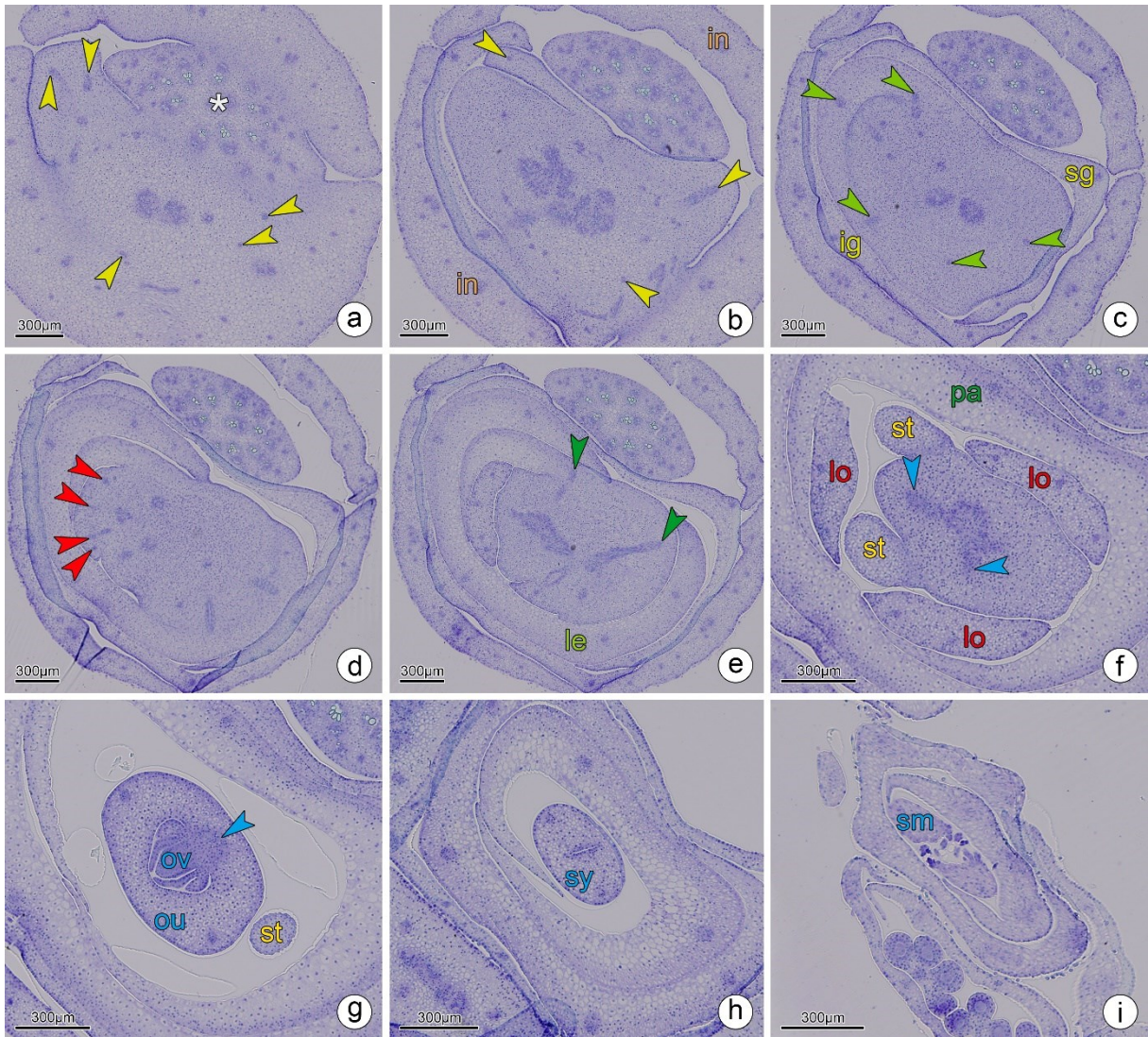
**Figura 8.** Secções transversais do antécio estaminado de *Eremitis paucifolia* mostrando sua vascularização. (a) Pedicelo. (b) Porção mais basal do receptáculo, mostrando a divergência de três traços vasculares para o lema. (c) Porção mediana do receptáculo, note a divergência de dois traços vasculares para a pálea. (d) Porção apical do receptáculo mostrando a divergência de dois traços para o androceu. (e) Região basal do androceu, mostrando os dois filetes unidos na base. (f) Região apical do androceu, mostrando as anteras tetraesporangiadas com um feixe vascular cada, o lema individualizado com três feixes vasculares e a pálea, também, individualizada com dois feixes vasculares. Amarelo: estames; an: antera; fi: filete; le: lema; pa: pálea; ponta de seta: traços vasculares; verde: lema; verde escuro: pálea.



**Figura 9.** Secções transversais do antécio estaminado de *Taquara micrantha*. (a) Pedicelo vascularizado por três feixes periféricos e um central. (b–c) Base do receptáculo, mostrando a divergência dos traços para o lema. (d) Porção mediana do receptáculo, note a divergência dos traços vasculares para a pálea e lodículas. (e) Porção apical do receptáculo, mostrando a divergência dos traços vasculares para o único verticilo de estames. (f) Região mediana do antécio, note que não há ramificação dos traços vasculares das lodículas abaxiais e que a adaxial não é vascularizada. (g) Porção apical do antécio, mostrando a vascularização das anteras tetraesporangiadas. Amarelo: estames; an: antera; fi: filete; le: lema; lo: lodícula; pa: pálea; ponta de seta: traços vasculares; verde: lema; verde escuro: pálea; vermelho: lodícula.

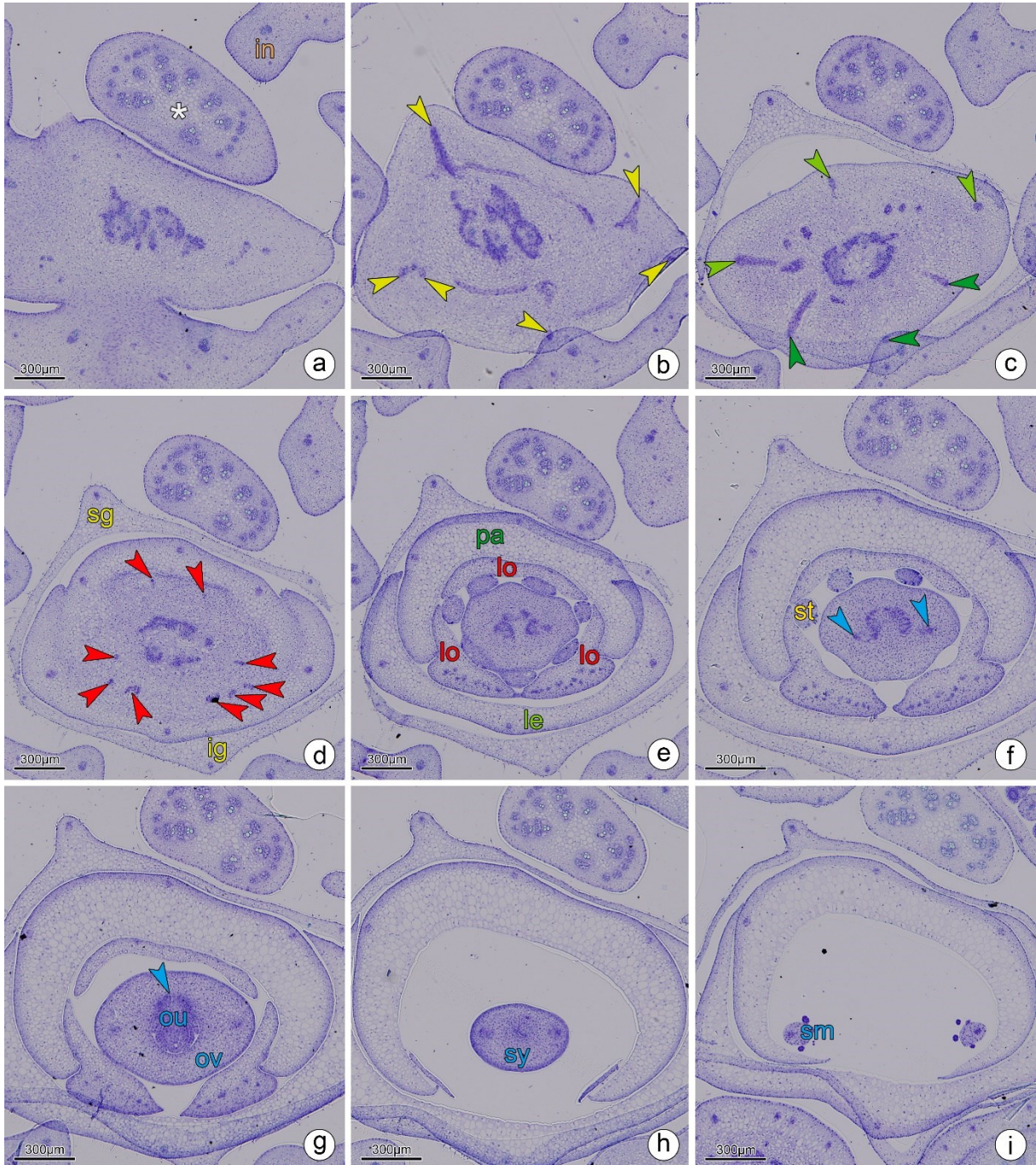


**Figura 10.** Secções transversais da espiguetta pistilada de *Parianella carvalhoi*, mostrando sua vascularização. (a–e) Base da espiguetta pistilada. (a) Traços para a gluma inferior. (b) Gluma superior. (c) Lema. (d) Lodícula. (e) Pálea. (f) Ápice do receptáculo, mostrando a divergência dos traços carpelares. (g–h) Região mediana. (g) ovário. (h) estilete. (i) Região apical, mostrando a vascularização do estigma. Amarelo: estaminódios; asterisco: eixo da inflorescência; azul: gineceu; cinza claro: eixo da inflorescência; in: involúcro; ig: gluma inferior, le: lema; lo: lodícula; marrom claro: involúcro; ou: ovúlo; ov: ovário; pa: pálea; ponta de seta: traços vasculares; sg: gluma superior; sm: estigma; st: estaminódio; sy: estilete; verde: lema; verde claro: glumas; verde escuro: pálea; vermelho: lodícula.

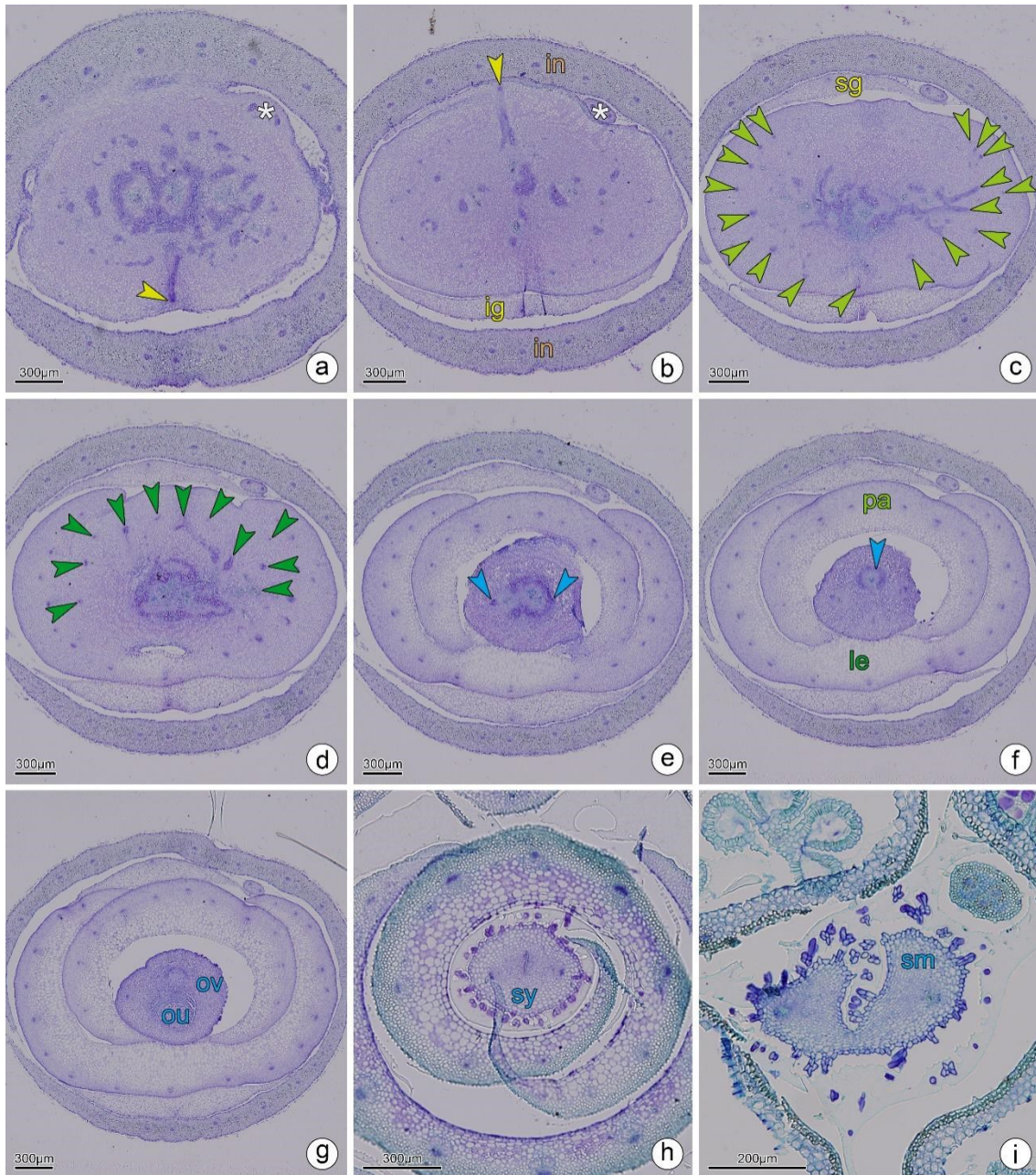


**Figura 11.** Secções transversais da espiguetta pistilada de *Pariana intermedia*, mostrando sua vascularização. (a–d) Base. (a) Atactostelo com feixes fundidos. (b). Glumas. (c) Lema e a pálea. (d) Lodículas. (e–h) Região mediana. (e) Estaminódios. (f) Base do gineceu. (g) Ovário. (h) Estilete. (i) Estigma. Amarelo: estaminódios; asterisco: eixo da inflorescência; azul: gineceu; cinza claro: eixo da inflorescência; in: involúcro; ig: gluma inferior; le: lema; lo: lodícula; marrom claro: involúcro; ou: ovúlo; ov: ovário; pa: pálea; ponta de seta: traços vasculares; sg: gluma superior; sm: estigma; st: estaminódio; sy: estilete; verde: lema; verde claro: glumas; verde escuro: pálea; vermelho: lodícula.





**Figura 12.** Secções transversais da espiguetta pistilada de *Eremitis paucifolia*, mostrando sua vascularização. (a–d) Base. (a) Atactostelo com feixes fundidos, note a divergência de um traço para a gluma inferior. (b). Gluma superior. (c) Lema. (d) Pálea. (e–h) Região mediana. (e–f) Gineceu. (g) Ovário. (h) Estilete. (i) Estigma. Asterisco: eixo da inflorescência; azul: gineceu; cinza claro: eixo da inflorescência; in: involúcro; ig: gluma inferior; le: lema; marrom claro: involúcro; ou: ovúlo; ov: ovário; pa: pálea; ponta de seta: traços vasculares; sg: gluma superior; sm: estigma; sy: estilete; verde: lema; verde claro: gluma; verde escuro: pálea.



**Figura 13.** Secções transversais da espiguetta pistilada de *Taquara micrantha*, mostrando sua vascularização. (a–e) Base. (a) Atactostelo com feixes fundidos. (b). Glumas. (c) Lema. (d) Pálea. (e) Lodículas. (f–h) Região mediana. (f) Estaminódios e base do gineceu. (g) Ovário. (h) Estilete. (i) Estigma. Amarelo: estaminódios; asterisco: eixo da inflorescência; azul: gineceu; cinza claro: eixo da inflorescência; ig: gluma inferior; le: lema; lo: lodícula; marrom claro: involúcro; ou: ovúlo; ov: ovário; pa: pálea; ponta de seta: traços vasculares; sg: gluma superior; sm: estigma; st: estaminódio; sy: estilete; verde: lema; verde claro: gluma; verde escuro: pálea; vermelho: lodícula.

