UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**Desenvolvimento floral de *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron
adstringens*, espécies andromonoicas de Leguminosae
(Mimosoideae)**

Giseli Donizete Pedersoli

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão
Preto da USP, como parte das exigências
para obtenção de título de Mestre em
Ciências, Área: Biologia Comparada.

RIBEIRÃO PRETO - SP

2013

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

Giseli Donizete Pedersoli

Orientadora: Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira

**Desenvolvimento floral de *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron
adstringens*, espécies andromonoicas de Leguminosae
(Mimosoideae)**

**RIBEIRÃO PRETO - SP
2013**

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E/OU DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

FICHA CATALOGRÁFICA

Catálogo na Publicação
Serviço de Documentação
Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto

Pedersoli, Giseli Donizete

Desenvolvimento floral de *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron adstringens*, espécies andromonoicas de Leguminosae (Mimosoideae). Ribeirão Preto, 2013. 56p.

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, Área: Biologia Comparada.

Orientadora: Simone de Pádua Teixeira

1. aborto carpelar, 2. anatomia floral, 3. exame de superfície, 4. flor estaminada, 5. flor hermafrodita, 6. Mimosoideae.

FOLHA DE APROVAÇÃO

Giseli Donizete Pedersoli
Desenvolvimento floral de
Parkia multijuga e
Stryphnodendron adstringens,
espécies andromonoicas de
Leguminosae (Mimosoideae)

Dissertação apresentada à Faculdade de
Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
da USP, como parte das exigências para
obtenção de título de Mestre em Ciências,
Área: Biologia Comparada.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

DEDICATÓRIA

À minha família, principalmente à minha querida avó Palmyra Rossato Ramos, pelo imenso apoio e carinho; aos amigos e à minha orientadora por acreditarem e incentivarem este sonho.

AGRADECIMENTOS

A Deus, por conceder-me a vida, a oportunidade de crescimento e pelas pessoas colocadas em meu caminho para me ajudarem durante esta trajetória.

Ao Programa de Biologia Comparada pela oportunidade de realizar o desenvolvimento desta dissertação. Às secretárias do programa Renata Aparecida de Andrade Cavallari e Vera Cassia de Lucca pelo auxílio das questões burocráticas.

À Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, pelo espaço físico concedido para a realização deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa concedida.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP processos 2008/57487-0 e 2011/13708-6) pelo auxílio concedido.

À minha orientadora Dra. Simone de Pádua Teixeira, pela orientação impecável, pela amizade e atenção a mim dedicadas e por ter acreditado e confiado em meu trabalho, um exemplo a ser seguido.

Aos membros da Banca de qualificação (Milton Groppo, Cláudia Inês da Silva e Ludmila Mickeliunas Pansarin) pelas valiosas críticas e sugestões.

Aos membros da banca examinadora, pela disponibilidade, tempo e dedicação conferidos a avaliação deste trabalho.

Aos Professores e funcionários do Departamento de Biologia, Programa de Biologia Comparada, pela contribuição à minha formação científica.

Ao técnico do laboratório de botânica da Faculdade de Ciências Farmacêuticas, Edimárcio da Silva Campos, pelo auxílio durante os experimentos.

Aos técnicos Maria Dolores Seabra e José Augusto Maulin da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto, Rodrigo Ferreira Silva da Faculdade de Química de Ribeirão Preto, pela competência e auxílio durante a fase de experimentos.

*A Thais Cury de Barros pelo auxílio na coleta da espécie *Stryphnodendron adstringens* no município de Analândia - SP.*

*A Mike John Gilbert Hopkins pela atenção, apoio e coleta da espécie *Parkia multijuga* no município de Manaus – AM.*

A João Paulo Basso Alves pela ajuda na confecção de uma figura esquemática das inflorescências estudadas, auxiliando nas ilustrações da dissertação.

A Juliana Villela Paulino pela disposição em ajudar-me no transcorrer deste trabalho, pela leitura e pelas importantes sugestões para o aperfeiçoamento deste trabalho.

Aos meus pais, José Pedersoli e Fátima Aparecida Ramos Pedersoli (in memoriam) e a toda minha família pelo apoio e incentivo.

Em especial a minha avó Palmyra Rossato Ramos a quem devo todas as oportunidades que tive em minha vida, agradeço por todos os sacrifícios que fez por mim e sua indiscutível amizade e companheirismo.

Aos meus queridos amigos do laboratório de botânica da Faculdade de Ciências Farmacêuticas, onde desenvolvi este trabalho de pesquisa, (Ana Paula, Camila, Cristina, João Paulo, Juliana Paulino, Juliana Milani, Liana, Marina, Priscila, Raquel, Thaís e

Viviane) pela amizade, pelo excelente convívio, pelo companheirismo e espírito de equipe e pelos momentos de descontração.

E a todos que participaram direta ou indiretamente deste trabalho.

“O sucesso nasce do querer, da determinação e persistência em se chegar a um objetivo. Mesmo não atingindo o alvo, quem busca e vence obstáculos, no mínimo fará coisas admiráveis.”

José de Alencar

RESUMO

Pedersoli, G.D. Desenvolvimento floral de *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron adstringens*, espécies andromonoicas de Leguminosae (Mimosoideae). 2013. Dissertação - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto - SP.

Flores díclinas originam-se da ausência funcional/estrutural de um dos verticilos envolvidos na reprodução, seja desde o início ou no decorrer do desenvolvimento dos primórdios. Este trabalho visa ao estudo do desenvolvimento floral de *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron adstringens*, leguminosas andromonoicas, a fim de verificar se as flores estaminadas se formam por ausência do carpelo desde o início do desenvolvimento ou por seu aborto no decorrer do desenvolvimento. Botões florais de vários tamanhos e flores foram coletados e processados para observações em microscopia eletrônica de varredura (MEV) e microscopia de luz (ML). O desenvolvimento dos órgãos florais inicia-se com o surgimento de cinco primórdios de sépalas no meristema floral, a partir do lado abaxial em *P. multijuga* e adaxial em *S. adstringens*: em alguns botões, um sexto primórdio de sépala inicia-se tardiamente; cinco primórdios de pétalas simultaneamente em *P. multijuga* e bidirecionalmente em *S. adstringens*; um primórdio de carpelo concomitante aos cinco primórdios de estames antessépalos em *P. multijuga*, e após a formação das pétalas em *S. adstringens*; e cinco primórdios de estames antepétalos. As etapas finais do desenvolvimento são similares entre as espécies. Os estames iniciados em dois verticilos, um mais externo (antessépalo) e outro mais interno (antepétalo), encontram-se arranjados em um único verticilo. Entretanto, os estames antessépalos, que se iniciaram primeiro, apresentam-se um pouco mais alongados que os antepétalos. Em *P. multijuga* os filetes unem-se na base durante seu alongamento, formando um tubo que, posteriormente, torna-se adnato às pétalas. Nas flores hermafroditas de ambas as espécies, o primórdio carpelar inicia-se, alonga-se, a fenda carpelar se fecha e, logo após, começa a diferenciação do estilete. Já nas flores estaminadas, o primórdio carpelar inicia-se e alonga-se, mas sua fenda não se fecha e o carpelo não termina seu desenvolvimento. Na fase final, as flores hermafroditas apresentam estigmas completamente diferenciados, enquanto que nas flores estaminadas, o primórdio

carpelar permanece como um rudimento na base do botão floral. Não há iniciação de óvulos neste caso. Conclui-se que as flores estaminadas em ambas as espécies surgem por aborto do carpelo e não por sua ausência desde o início, semelhante a outros membros de Mimosoideae.

Palavras-chave: aborto carpelar, anatomia floral, andromonoiccia, exame de superfície, flor estaminada, flor hermafrodita, Mimosoideae.

ABSTRACT

Pedersoli, G.D. Floral development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, andromonoecious legumes (Leguminosae, Mimosoideae). 2013. Dissertation - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto – SP

Diclinous flowers originate by functional/structural absence of one of the reproductive whorls, from the inception or by abortion in the development. This study aims to compare the floral development of two andromonoecious legumes, *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, in order to verify which process acts in the staminate flower formation (carpel absence from inception or by abortion). Flowers and flower buds of various sizes were collected and processed for observations in scanning electron microscopy (SEM) and light microscopy (LM). The development of floral organs begins with the emergence of five sepal primordia in the floral meristem from the abaxial side (*P. multijuga*) and from the adaxial side (*S. adstringens*) in which in some buds, a sixth primordia arises late; five petal primordia simultaneously in *P. multijuga* and bidirectionally in *S. adstringens*, a carpel primordium emergence concomitantly to five antesealous stamens primordia in *P. multijuga*, and after the petal formation in *S. adstringens*, and five antepetalous stamen primordium. In the final stages of the development, the stamens initiated in two whorls, one outer (antesealous) and the other innermost (antepetalous), are arranged in a single whorl. However, the antesealous stamens, which emerged first, are a little more elongated than the antepetalous ones. In *P. multijuga* the fillets join in the base while its elongation, forming a tube, which thereafter becomes adnate to the petals. In hermaphrodite flowers, in both species, the carpel primordium emerges, stretches, the carpel cleft closes and, soon after, the style begins its differentiation. In staminate flowers, the carpel primordium begins and stretches, but the carpel cleft does not close and the carpel does not end its development. In the mature stage, the hermaphrodite flowers present fully differentiated stigmas, while in the staminate flowers, the carpel primordium remains as a rudiment at the base of the bud. In this case, there is no initiation of any ovule. We conclude that staminate flowers in both species arise by carpel abortion and not from inception, alike the other members of Mimosoideae.

Keywords: andromonoecy, carpel abortion, floral anatomy, hermaphrodite flower, Mimosoideae, staminate flower, surface analysis.

SUMÁRIO

1 - INTRODUÇÃO	14
2 - MATERIAIS E MÉTODOS	19
3 - RESULTADOS.....	21
3.1 – Morfologia e desenvolvimento da flor.....	21
3.2 – Estruturas secretoras florais	25
4 - DISCUSSÃO	27
5 - ILUSTRAÇÕES.....	33
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	47

1 – INTRODUÇÃO

O estudo do desenvolvimento nos vegetais, de uma forma mais abrangente, é conceituado como o processo de formação de uma planta ou de um dos órgãos, tecidos ou células componentes (Foster & Gifford 1974). Os estádios que resultam na formação dos órgãos florais podem ser divididos em (a) iniciais ou organogenéticos – determinação da localização de órgãos, do número de órgãos de cada tipo e da coordenação de sua iniciação; (b) intermediários ou de formação – diferenciação de formas, ou seja, durante este período os órgãos florais começam a expressar as suas formas, todos os órgãos já se encontram formados; e (c) finais ou de diferenciação – diferenciação de células e especializações (Tucker 1987, 1990, 1993, 1994).

O conhecimento dos estádios que precedem a flor pode elucidar a origem de condições consideradas enigmáticas, como a ausência de certos verticilos na flor, bem como a presença de verticilos supranumerários ou infranumerários, de acordo com o já estabelecido para o grupo. O desenvolvimento floral de *Copaifera langsdorffii* (Pedersoli et al. 2010) e *Brachystegia boehmii* (Tucker 2000a), espécies que exemplificam a condição flor monoclamídea em Leguminosae, mostrou que a corola está ausente devido ao aborto dos primórdios de pétalas no decorrer do desenvolvimento floral. Já a redução no número de órgãos em Leguminosae, ilustrada pelo cálice tetrâmero em espécies da tribo Detarieae, é resultado da união de dois primórdios de sépalas nos estádios iniciais do desenvolvimento (Pedersoli et al. 2010; Tucker 2000b; Tucker 2000c). Da mesma forma, a proliferação de órgãos, estudada em espécies de *Inga* e *Swartzia* com estames e carpelos supranumerários, ocorre devido à atividade de um meristema em anel, produzindo séries de

primórdios estaminais nos estádios iniciais do desenvolvimento (Paulino 2012; Paulino et al. no prelo; Teixeira et al. 2009; Tucker 2003) e à ampliação no centro do meristema floral que leva à policarpelia (Paulino 2012, Paulino et al. no prelo).

A dioícia nas plantas é uma condição bastante instigante, embora tenha sido raramente estudada do ponto de vista ontogenético. Flores díclinas (= unissexuais) são aquelas que deixam de produzir gametófitos femininos ou masculinos, em termos estruturais ou funcionais, resultado da ausência de carpelos ou estames por causas diversas, entre elas, anomalias durante a esporogênese ou gametogênese, dificuldades na fecundação (Dellaporta & Calderón-Urrea 1993; Matsunaga & Kawano 2001). Assim, um dos verticilos florais envolvidos na reprodução sexual deixa de desempenhar sua função, fazendo com que a flor contribua apenas com o componente feminino (oosfera, célula média) ou masculino (células espermáticas).

São descritas na literatura duas classificações para o processo de formação de flores díclinas: tipo I ou por aborto no decorrer do desenvolvimento e tipo II ou por ausência do verticilo reprodutivo desde o início do desenvolvimento (Mitchell & Diggle 2005). O tipo I (mais frequente) é caracterizado pela iniciação de ambos os verticilos esporogênicos na flor, com apenas um deles atingindo a maturidade funcional como consequência do aborto do verticilo não funcional. Esse fenômeno foi relatado em *Asparagus officinalis* L. (Asparagaceae; Caporali et al. 1994), *Cannabis sativa* L. (Cannabaceae; Moliterni et al. 2004), *Ceratonia siliqua* L. (Leguminosae; Tucker 1992), *Rhus hirta* Harv. ex Engl. (Anacardiaceae; Gallant et al. 1998), *Silene latifolia* L. (Caryophyllaceae; Grant et al. 1994) e *Zea mays* L. (Poaceae; Cheng et al. 1983). No tipo II, as flores são díclinas desde o início do desenvolvimento e o meristema inicia a formação apenas de carpelos ou apenas de estames, sem que haja vestígio ou rudimento do outro verticilo. Esse tipo de

desenvolvimento foi descrito em *Mercurialis annua* L. (Euphorbiaceae; Durand & Durand 1991), *Spinacia oleracea* L. (Amaranthaceae; Sherry et al. 1993) e *Thalictrum dioicum* L. (Ranunculaceae; Di Stilio et al. 2005), além de *Acacia caven* (Baranelli et al. 1995) e *Apuleia leiocarpa* (Zimmerman et al. 2013), espécies de Leguminosae. Existem também casos nos quais ambos os tipos de desenvolvimento co-existem em uma mesma espécie, como em *Carica papaya* L. (Caricaceae; Ronse-Decrane & Smets 1999), *Ficus carica* (Moraceae; Beck & Lord 1988) e *F. hispida* (Moraceae; Basso-Alves et al. 2013).

As análises filogenéticas ainda são incertas quanto à ancestralidade da diclinia para as angiospermas (Endress & Doyle 2009; Specht & Bartlett 2009), mas sabe-se que pouco mais de 20% das angiospermas produzem flores díclinas (Richards 1997), e que a diclinia pode ter surgido mais de 100 vezes dentre as cerca de 160 famílias em que ocorre (Charlesworth & Guttman 1999). Dado o consenso de que o hermafroditismo é ancestral nas angiospermas, as mutações que levaram ao desenvolvimento das flores unissexuais/díclinas se deram por espécies com flores hermafroditas (Diggle et al. 2011).

A diclinia em Leguminosae é considerada um estado de caráter raro. Embora seja uma das famílias de Angiospermas mais ricas em número de espécies (cerca de 19 mil) (Lewis et al. 2005), com ampla distribuição geográfica, hábitos variados e organização floral diversa (Lewis et al. 2005), flores díclinas estão presentes em poucos representantes desta família. A andromonoiccia, conceituada como a ocorrência de flores hermafroditas e estaminadas no mesmo indivíduo (Richards 1997), é o sistema sexual mais comumente encontrado em Mimosoideae (Arroyo 1981). Dentre as três subfamílias de Leguminosae, Mimosoideae é a que apresenta

maior número de representantes andromonoicos, cerca de 50% dos gêneros (Arroyo 1981).

Mimosoideae é constituída por quatro tribos, 78 gêneros e aproximadamente 3200 espécies (Lewis et. al. 2005). Na tribo Mimoseae encontra-se o clado Piptadenia, que compreende nove gêneros: *Anadenanthera*, *Adenopodia*, *Microlobius*, *Mimosa*, *Parapiptadenia*, *Parkia*, *Piptadenia*, *Pseudopiptadenia* e *Stryphnodendron* (Lewis et. al. 2005). Os representantes deste grupo são tropicais e caracterizados pela presença de várias características pouco usuais na família, como grãos de pólen agrupados em políades (Barroso 1991); arranjo das flores em racemos, espigas ou capítulos; grande diversidade de morfotipos florais (flores estaminadas, pistiladas, hermafroditas e neutras), de sistemas sexuais (monoico, andromonoico) e de polinizadores bióticos (abelhas, pássaros e morcegos) (Polhill & Raven 1981). Dentre os nove gêneros incluídos no grupo Piptadenia, apenas *Parkia* e *Stryphnodendron* possuem representantes com flores díclinas, uma condição pouco explorada sob o aspecto ontogenético, em especial em Leguminosae.

A andromonoicia em *Parkia multijuga* Benth. (fig. 1A) e *Stryphnodendron Adstringens* (Mart.) Coville (fig. 1B) é uma condição compartilhada com alguns membros da subfamília Caesalpinoideae sensu lato, como *Bauhinia* (Heithaus et al. 1974; Arroyo 1981; Ramirez et al. 1984; Tucker 1988a; Beavon & Chapman 2011), *Caesalpinia* (Lewis & Gibbs 1998; Gibbs et al. 1999), *Ceratonia siliqua* (Tucker 1992), além de táxons da subfamília Mimosoideae inseridos na tribo Mimoseae, *Neptunia pubescens* (Tucker 1988b), *Calliandropsis* (Hernández & Guinet 1990), na tribo Acacieae, *Acacia caven* (Baranelli et al. 1995), *A. berlandieri* (Gómez-Acevedo et al. 2007) e na tribo Ingeae, *Calliandra angustifolia* (Prenner 2004), *C. longipedicellata* (Hernández-Conrique et al. 2007).

Parkia compreende cerca de 34 espécies arbóreas, divididas em três seções taxonômicas: *Parkia*, *Platyparkia* e *Sphaeroparkia*; sendo 18 relatadas para a Amazônia, quatro para a África e Madagascar, e 12 para a região Indo-Pacífica (Hopkins 1984; Hopkins 1986; Lewis et al. 2005). Na seção *Sphaeroparkia*, a qual pertence *Parkia multijuga*, os capítulos são compostos por flores férteis podendo ser hermafroditas ou funcionalmente estaminadas, ou uma mistura de ambos os tipos, sendo estas comumente encontradas na maioria das espécies. Não existem flores especializadas em secreção de néctar. As flores são tubulares e pentâmeras, as bases dos filetes são adnatos à corola. A distribuição de flores hermafroditas e estaminadas não é estritamente definida. A polinização é parcial ou totalmente entomófila (Hopkins 1986).

O gênero *Stryphnodendron* reúne 36 espécies, das quais cerca de 89% ocorrem no Brasil e aproximadamente 50% são exclusivas do território brasileiro, ocorrendo em diversos tipos de vegetação, principalmente em Cerrados e na Floresta Amazônica (Scalon 2007). *S. adstringens* é conhecida popularmente por barbatimão, tem ampla distribuição geográfica, ocorrendo desde o Pará, passando pelo Planalto Central, até Minas Gerais e São Paulo, em formações de cerrado (Corrêa 1984; Lorenzi 1992). Apresenta inflorescências racemosas com cerca de 330 flores pequenas de cor marrom, hermafroditas e estaminadas, sendo as hermafroditas mais comumente observadas no centro (Ortiz et al. 2003). As flores exibem longevidade de apenas um dia, produzem pequenas quantidades de néctar, o que atrai insetos como abelhas e moscas (Oliveira 1991). A espécie é bastante conhecida e valorizada por suas propriedades medicinais e tanantes (Borges Filho & Felfiti 2003).

Parkia multijuga e *Stryphnodendron adstringens*, estão inseridas na tribo *Mimosae*, uma das mais ricas em gêneros (40) e espécies (cerca de 870 sp.) da família (Lewis *et al.* 2005), conhecida pela presença de glândulas localizadas no ápice das anteras da maioria dos seus representantes (Chaudry & Vijayaraghavan, 1992; Luckow & Grimes, 1997). Tais glândulas são consideradas extensões do conectivo que possui função secretora (Chaudry & Vijayaraghavan, 1992) e ocupam posição de destaque na taxonomia da subfamília (Luckow & Grimes 1997).

Este trabalho tem por objetivo estudar o desenvolvimento floral de *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron adstringens*, a fim de verificar se a andromonoiccia em linhagens próximas é originada pelo mesmo processo (ausência ou aborto), já que em *Leguminosae* ocorrem os dois processos. O desenvolvimento das flores hermafroditas e estaminadas é comparado em cada espécie e também entre as espécies, a fim de verificar a existência de padrões ontogênicos para a diclinia no grupo. A origem das glândulas da antera será ressaltada.

2 - MATERIAIS E MÉTODOS

Botões florais de vários tamanhos e flores foram coletados de um indivíduo de *Parkia multijuga* e de dois indivíduos de *Stryphnodendron adstringens*. Material de *P. multijuga* foi coletado na Reserva Ducke, Manaus, AM, em junho de 2011; o material testemunha está depositado no herbário do INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia), sob o registro: M. J. G. Hopkins nº 2270. Material de *S. adstringens* foi coletado nos arredores de Botucatu, SP e Analândia, SP nos meses de maio e setembro de 2009 e 2010; o material testemunha foi depositado no herbário SPFR,

da FFCLRP-USP, sob os seguintes registros: S. P. Teixeira nº 68, G. D. Pedersoli & T. C. Barros e S. P. Teixeira nº 42, T. C. Barros.

Os materiais foram fixados em FAA 50 (Johansen 1940) e então dissecados com o auxílio de microscópio estereoscópico, e preparados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz).

Para a delimitação e definição dos estádios analisados, parte dos materiais fixados foi desidratada até o álcool 70% e observada em microscópio estereoscópico.

Para o exame de superfície (MEV), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica (Tucker 1993), submetidos ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita adesiva de Carbono e, então, cobertos com Ouro em um metalizador Bal Tec SCD 050. As observações e as ilustrações foram efetuadas no Departamento de Química da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP, em um microscópio eletrônico de Varredura Zeiss EVO-50 em 15kv.

Para o exame anatômico (microscopia de luz), os materiais foram submetidos à desidratação em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo Leica RM 2245 (1 a 3 μ m de espessura). As seções seriadas foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% em tampão fosfato (pH = 4,4) (O'Brien et al. 1964), montadas em resina sintética e observadas em microscópio de luz. As fotomicrografias foram obtidas em fotomicroscópio Leica DM 4500 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 320 com as escalas nas mesmas condições ópticas.

3 – RESULTADOS

A morfologia e os estádios de desenvolvimento da flor foram descritos separadamente para cada espécie.

3.1 – Morfologia e desenvolvimento da flor

Parkia multijuga

Organografia – A inflorescência é do tipo capítulo tendo quatro brácteas em sua base, sendo estas envolvidas por uma bráctea maior de primeira ordem. As flores hermafroditas estão restritas ao ápice e apresentam-se em menor número (fig. 2B); as demais são estaminadas. Uma bractéola é observada por flor. As flores são pentâmeras, apresentam simetria radial e possuem cerca de 2 cm de comprimento (do pedicelo ao estigma). O cálice é pentâmero e gamossépalo, com lacínios livres medindo aproximadamente 0,8 cm de comprimento. A corola é pentâmera e gamopétala, com os lacínios livres medindo aproximadamente 1,8 cm de comprimento. O androceu contém é diplostêmone arranjos intercaladamente em dois grupos de tamanhos diferentes; os antessépalos com cerca de 1,9 cm e os menores com cerca de 1,8 cm; os filetes são adnatos com as pétalas na região mediana. As anteras apresentam deiscência longitudinal, são dorsifixas, apresentam apêndice glandular no ápice e alojam grãos de pólen agregados em políades. O ovário é súpero, unilocular, com cerca de dezoito óvulos. O estigma das flores hermafroditas é crateriforme; o estilete não possui variação de tamanho, medindo aproximadamente 2 cm de comprimento. Nas flores estaminadas, o carpelo é diminuto, medindo cerca de 1 mm de comprimento.

Organogenia – A iniciação dos meristemas florais na inflorescência é sincrônica. O meristema floral é oval e está localizado na base de uma bractéola (fig. 3A). Os verticilos florais surgem na seguinte sequência: cálice, corola, gineceu + primeiro verticilo do androceu com estames antessépalos, segundo verticilo do androceu com estames antepétalos. Em cada meristema floral, os primeiros primórdios de sépala iniciam-se a partir do lado abaxial (fig. 3B), em ordem bidirecional: inicialmente surgem dois primórdios de sépalas adaxiais, seguidos pelo primórdio abaxial e, por último, pelos dois primórdios laterais (figs. 3C-E). A iniciação e o alongamento dos órgãos nos meristemas florais são sincrônicos na inflorescência (fig. 3D). Os cinco primórdios de pétalas surgem em ordem simultânea, após a iniciação de todas as sépalas (figs. 3C, F, G-H). Logo após surge o primórdio carpelar, como uma protuberância no centro do meristema floral, concomitante à iniciação dos cinco primórdios de estames antessépalos (figs. 3H e 3I). Em seguida surgem os primórdios de estames antepétalos (fig. 4A). A fenda carpelar longitudinal é formada adaxialmente, após a iniciação dos estames antepétalos (figs. 4A, C).

Estádios intermediários e finais – As duas sépalas adaxiais que se iniciaram primeiro permanecem maiores durante todo o desenvolvimento floral e adquirem uma aparência mais robusta (figs. 3C-E). As pétalas se fundem na porção basal formando uma corola gamopétala, e apresentam tricomas tectores na porção apical (fig. 5A). Concomitantemente, as anteras iniciam sua diferenciação e em suas regiões apicais surgem protuberâncias arredondadas (fig. 4B) que se diferenciam em apêndices glandulares (fig. 4D). Tanto nas flores hermafroditas como nas estaminadas, os estames, dispostos em dois verticilos (fig. 4A), alongam-se atingindo dois tamanhos distintos, posicionados intercaladamente, sendo os

antessépalos (externos) maiores e os antepétalos (internos) menores (fig. 4C); ao final do desenvolvimento organizam-se em um único verticilo. Os filetes fundem-se na base durante seu alongamento, formando um tubo que, posteriormente, tornam-se adnato às pétalas (fig. 6A-D). Em botão, as porções livres dos filetes encontram-se dobradas (fig. 4F); já na antese, todos os filetes apresentam-se eretos, com as anteras e seus apêndices glandulares totalmente diferenciados (fig. 4F). Nas flores hermafroditas ocorre a diferenciação do estilete (figs. 4D, F), enquanto nas estaminadas, o primórdio carpelar não se alonga (figs. 5A-D). O fechamento da fenda carpelar nas flores hermafroditas ocorre após todos os órgãos estarem formados (fig. 4F), mas seu fechamento é mais tardio, quando as anteras estão se diferenciando, após o aparecimento dos apêndices glandulares. Nos estádios finais do desenvolvimento o estigma se diferencia (figs. 10A, B) e os óvulos completam seu desenvolvimento (fig. 4E). Nas flores estaminadas, o primórdio de carpelo, que interrompeu seu crescimento, apresenta-se como um rudimento (figs. 5A-D) e não há formação de estilete, estigma e óvulos (fig. 11A).

Stryphnodendron adstringens

Organografia - A inflorescência é do tipo espiga. As flores estaminadas e hermafroditas estão dispostas por toda a espiga, sendo as hermafroditas em menor número (fig. 2A). Uma bráctea é observada por flor. A flor apresenta simetria radial. O cálice é formado por cinco ou seis sépalas unidas na base, com lacínios livres. A corola é pentâmera, com as pétalas unidas na base e lacínios livres. O androceu contém oito ou 10 estames arranjados intercaladamente, com dois tamanhos diferentes, os maiores com cerca de 7 mm, e os menores com cerca de 6 mm; os filetes são completamente livres. As anteras apresentam deiscência longitudinal, são

dorsifixas, apresentam apêndice glandular e alojam grãos de pólen agregados em políades. O ovário é súpero, unilocular, com cerca de dezesseis óvulos. O estigma das flores hermafroditas é puntiforme; o estilete possui variação de tamanho medindo aproximadamente 4 a 6 mm de comprimento. Nas flores estaminadas, o carpelo é diminuto, variando de 0,5 a 1 mm de comprimento.

Organogenia - O meristema floral é arredondado, inserido na axila de uma bráctea (fig. 7A). Os verticilos florais surgem na seguinte sequência: cálice, corola, gineceu + primeiro verticilo do androceu com estames antessépalos, segundo verticilo do androceu com estames antepétalos. Em cada meristema floral, o primeiro primórdio de sépala inicia-se no lado adaxial (fig. 7B), em ordem helicoidal modificada. Após a iniciação de todos os primórdios de sépalas, surgem os cinco primórdios de pétalas (fig. 7C) em ordem unidirecional. O surgimento do primórdio carpelar é precoce; inicia-se como uma protuberância no centro do meristema floral após a formação dos cinco primórdios de pétalas (fig. 7F). Em seguida, surgem os cinco primórdios de estames antessépalos (fig. 7G) e depois os cinco primórdios de estames antepétalos (figs. 7H e I). Em todos os meristemas forais de uma inflorescência há sincronia na iniciação dos primórdios de órgãos (fig. 7D).

Estádios intermediários e finais - Após a iniciação de todos os órgãos florais, as sépalas se alongam e cobrem completamente o botão floral e, em alguns botões, um sexto primórdio inicia-se tardiamente (fig. 7E). As pétalas começam a se alongar e, aparentemente, não apresentam nenhum tipo de especialização; ao final do desenvolvimento ocorre união na porção basal formando uma corola gamopétala. Tanto nas flores hermafroditas como nas estaminadas as anteras e seus apêndices apicais iniciam a diferenciação; os apêndices surgem como protuberâncias arredondadas glandulares (fig. 8A), concomitante ao início do alongamento do

carpelo (fig. 8A). Os estames estão dispostos em dois verticilos (figs. 7H e I) e possuem dois tamanhos distintos, os antessépalos são externos e maiores e os antepétalos internos e menores (fig. 8D). No final do desenvolvimento os estames permanecem com dois tamanhos distintos, intercalados, posicionados em um único verticilo (figs. 8H e 9E). Os filetes encontram-se dobrados em pré-antese (fig. 8I); já na antese, encontram-se todos eretos. Na flor hermafrodita, o carpelo se alonga e a fenda carpelar longitudinal torna-se evidente (fig. 7I), ocupando posição adaxial (figs. 8A e B); seu fechamento ocorre no momento em que os outros órgãos florais estão se alongando (figs. 8C e D). O estilete (figs. 8E-I) e o estigma (figs. 10C, D) iniciam sua diferenciação. Já nas flores estaminadas, o primórdio de carpelo não se alonga (figs. 9A, B e F), não ocorre fechamento da fenda (fig. 9C) e não há a formação de óvulos (fig. 11B), permanecendo apenas um rudimento (figs. 9C e D). As anteras já apresentam os apêndices glandulares totalmente diferenciados (fig. 8A). Ao final, todas as flores se encontram no mesmo estágio de desenvolvimento na inflorescência.

3.2 - Estruturas secretoras florais

Flores hermafroditas e estaminadas das duas espécies estudadas apresentam anteras com apêndices glandulares situados em sua na porção apical. Estes apêndices são formados por um pedúnculo e uma cabeça secretora. A cabeça é constituída por células isodiamétricas (figs. 12G e 13I) delimitadas por uma camada de células epidérmicas (figs. 12F e 13H). O conteúdo produzido é armazenado na cabeça (figs. 14A, B, E e F) e, durante a antese (figs. 14C, D, G e

H), é liberado para o ambiente através do rompimento da cutícula das células epidérmicas (figs. 12F e G, 13H e I).

O desenvolvimento das glândulas é concomitante ao desenvolvimento das anteras (figs. 12A-F e 13A-I), com origem a partir da protoderme e do meristema fundamental, surgindo logo após o alongamento dos primórdios de estames (figs. 12A e 13A). As glândulas dos estames antessépalos se desenvolvem antes das encontradas nos estames antepétalos.

Alguns testes histoquímicos foram realizados, mas não foi possível revelar quais as classes de compostos que compõe o conteúdo produzido pelas glândulas devido as dificuldades na fixação do material, entretanto, há um trabalho sendo desenvolvido em nosso grupo de pesquisa que possibilitará a revelação de tal conteúdo.

Alguns caracteres provenientes da organografia do desenvolvimento floral permitem distinguir *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron adstringens* (tabela 1).

Tabela 1: Caracteres diagnósticos da morfologia floral para *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron adstringens*.

Caracteres	<i>Parkia multijuga</i>	<i>Stryphnodendron adstringens</i>
Tipo de inflorescência	capítulo	espiga
Posição das flores hermafroditas	restrita ao ápice do capítulo	ao longo da espiga
Formato do meristema floral	oval	arredondado
Sequência de surgimento dos verticilos	cálice + corola + carpelo e estames antessépalos + estames antepétalos	cálice + corola + carpelo + estames antessépalos + estames antepétalos
Iniciação de sépalos	bidirecional, a partir do lado abaxial	helicoidal, a partir do lado adaxial
Iniciação de pétalas	simultânea	unidirecional
União de órgãos	União de filetes entre si e com as pétalas	
Variação no merisma floral		cálice

4 – DISCUSSÃO

Parkia multijuga e *Stryphnodendron adstringens* apresentam flores hermafroditas e estaminadas na mesma inflorescência, o que as caracterizam como espécies andromonoicas, segundo Richards (1997). Nas flores hermafroditas de ambas as espécies o carpelo se desenvolve totalmente, tornando-se funcional,

enquanto que nas estaminadas, o carpelo é suprimido nos estádios intermediários do desenvolvimento floral, permanecendo como um rudimento na flor e perdendo sua função, já que não ocorre sequer o fechamento da fenda carpelar e a iniciação de óvulos. Este processo é classificado no tipo I de Mitchell & Diggle (2005) e estágio 1 de Diggle et al. (2011), e é predominante em Leguminosae. Foi registrado em outras espécies de Mimosoideae, como *Acacia berlandieri* (Gómez-Acevedo et al. 2007), *Calliandra angustifolia* (Prenner 2004), *Calliandropsis* (Hernández & Guinet 1990) e *Neptunia pubescens* (Tucker 1988b) e, mesmo em membros de Caesalpinioideae, como *Anthonotha noldeae* (Beavon & Chapman 2011), *Caesalpinia calycina* (Gibbs et al. 1999; Lewis & Gibbs 1998), *Ceratonia siliqua* (Tucker 1992), *Bauhinia malabarica* (Tucker 1988a), *B. unguolata* (Ramirez et al. 1984), *B. pauletia* (Heithaus et al. 1974), *Gleditsia triacanthos* e *G. Sinensis* (Arroyo 1981). Exceções são *Acacia caven* (Baranelli et al. 1995) e *Apuleia leiocarpa* (Zimmerman et al. 2013), em que ocorre ausência do carpelo desde o início do desenvolvimento (tipo II). É provável que o aborto de órgãos seja uma condição plesiomórfica em Leguminosae, já que também é encontrado em grupos de diversificação mais antiga na família, como em *Ceratonia siliqua* (Tucker 1992), *Bauhinia malabarica* (Tucker 1988a), *B. unguolata* (Ramirez et al. 1984), *B. pauletia* (Heithaus et al. 1974). A supressão precoce do carpelo, já nos estádios intermediários do desenvolvimento floral de *P. multijuga* e *S. adstringens*, contradiz a teoria de que flores estaminadas e hermafroditas de espécies zoófilas devem manter semelhanças suficientes entre si para atrair os mesmos polinizadores (Renner & Feil 1993). A supressão, segundo estes autores, manteria estruturas reprodutivas não funcionais na flor para atração e/ou recompensa de polinizadores. As espécies do estudo apresentam outras características para atração de polinizadores, como

inflorescências bastante congestionadas, o que produz uma uniformidade visual para os animais, além da secreção produzida pelos apêndices glandulares das anteras na antese floral.

O dimorfismo floral em *Stryphnodendron adstringens* parece envolver não apenas o aborto do carpelo na flor estaminada (presente trabalho), mas também diferenças no tamanho entre estas flores (menores) e as hermafroditas (maiores) (Ortiz et al. 2003). Segundo Ortiz et al. (2003), *S. adstringens* pode exibir flores com carpelos cujos estiletes apresentam três tamanhos diferentes, o que não foi observado no presente trabalho. O que se observou foram estiletes variando entre 4 a 6 mm de comprimento e várias flores com carpelos diminutos, o que parece insuficiente para caracterização desta espécie como heterostílica, segundo conceito de Richards (1997).

Parkia multijuga, *Stryphnodendron adstringens* e outros membros de Leguminosae compartilham vários caracteres do desenvolvimento floral, confirmando trabalhos da literatura nos quais a formação da flor nesta família segue um padrão bem estabelecido. Exemplos são a iniciação das pétalas, simultânea em *Parkia multijuga* (presente trabalho), *Acacia berlandieri*, *A. pennatula*, *A. saligna* (Gómez-Acevedo et al. 2007), *Afzelia quanzensis* (Tucker 2002a), *Cadia purpurea* (Tucker 2002b), *Calliandra angustifolia* (Prenner 2004), *Cynometra* sp. (Tucker 2001), *Daviesia cordata* (Prenner 2004), *Dipteryx alata* (Leite 2012), *Labichea lanceolata* (Tucker 1998), *Mimosa strigillosa* (Ramírez-Domenech & Tucker 1989), *Neptunia pubescens* (Tucker 1988b), *Petalostylis labicheoides* (Tucker 1998), *Pterodon pubescens* (Leite 2012), *Taralea oppositifolia* (Leite 2012) e *Zollernia ilicifolia* (Mansano et al. 2002); ou unidirecional em *Stryphnodendron adstringens* (presente trabalho), *Amherstia nobilis* (Tucker 2000c), *Bauhinia divaricata*, *B.*

fassoglensis (Tucker 1988a), *Dahlstedtia pentaphylla*, *D. pinnata* (Teixeira 2001), *Dalbergia brasiliensis* (Klitgaard 1999), *Hymenostegia klainii* (Tucker 2002a), *Machaerium villosum* (Klitgaard 1999), *Microberlinia brazzavillensis*, *M. bisulcata* (Tucker 2002a), *Neochevalierodendron stephanii* (Tucker 2002b), *Platymiscium floribundum* (Klitgaard 1999), *Schotia brachypetala* e *S. latifolia* (Tucker 2001) e *Tamarindus indica* (Tucker 2000c); e a disposição distinta dos verticilos de estames ao início (dois verticilos) e final do desenvolvimento (um verticilo) (presente trabalho; Pedersoli et al. 2010; Tucker 1998, 2003).

Vale a pena ressaltar as variações no merisma do cálice de *Stryphnodendron adstringens* e a adnação de pétalas e estames em *Parkia multijuga*.

As flores de *Stryphnodendron adstringens* são descritas como pentâmeras, como outros membros de Mimosoideae (Tucker 2003); porém, alguns meristemas florais iniciaram um primórdio de sépala a mais, tardio, após a iniciação dos outros cinco. Variações no merisma do cálice entre cinco e seis sépalas já foram descritas para *Ceratonia siliqua* (Tucker 1992), *Inga congesta*, *I. grandis*, *I. hispida* (Paulino 2012), e variação entre quatro a seis sépalas para *Lecointea hatschbachii* (Mansano et al. 2002). Porém, nestes casos, os primórdios não são tardios, eles surgem todos juntos, ou seja, a variação no número de primórdios é determinada no início do desenvolvimento floral.

A adnação entre a região mediana das pétalas com os filetes em *Parkia multijuga* não segue o padrão da subfamília, na qual predominam fusões temporária ou permanente entre órgãos, comumente envolvendo o cálice e a corola (Tucker 2003). Por outro lado, este tipo de união é comum em representantes da seção *Sphaeroparkia*, a qual *P. multijuga* está subordinada. Em Papilionoideae, uniões similares ocorrem em *Psoralea leucantha*, em que a corola e o tubo estaminal são

fundidos na base (Grimes 1990). União entre estames e pétalas é destaque em Asterides, especialmente em algumas Ericales, Gentianales, Lamiales, Solanales, Boraginaceae e Asterales (Endress 2011).

Parkia multijuga e *Stryphnodendron adstringens* pertencem à tribo Mimoseae, uma das mais ricas em gêneros (40) e espécies (cerca de 870) da família (Lewis et al. 2005), conhecida pela presença de glândulas localizadas no ápice das anteras da maioria dos seus representantes (Chaudry & Vijayaraghavan 1992; Luckow & Grimes 1997). Glândulas nas anteras de Mimosoideae são extensões do conectivo que possui função secretora (Chaudry & Vijayaraghavan 1992) e ocupam posição de destaque na taxonomia da subfamília (Luckow & Grimes 1997). *P. multijuga* e *S. adstringens* exibem glândulas semelhantes, incluídas no tipo Piptadenia de Luckow & Grimes (1997), caracterizado por uma cabeça secretora esférica ou elipsoide, geralmente estipitada (pedunculada), não vascularizada.

Os relatos de glândulas em anteras são frequentes em Leguminosae, em especial na subfamília Mimosoideae (Luckow & Grimes 1997; Tucker 1988b; Chaudry & Vijayaraghavan 1992) e em outras famílias, como Violaceae (Fahn 1979), Myrtaceae (Beardsell et al. 1989; Ladd et. al. 1999; Ciccarelli et. al. 2008), Solanaceae (Sazima et al. 1993) e Clusiaceae (Dunthorn 2004).

São atribuídas várias funções às glândulas das anteras, principalmente relacionadas à polinização (Beardsell 1989; Luckow & Grimes 1997). Na tentativa de esclarecer tais funções algumas hipóteses foram formuladas: segundo Chaudhry e Vijayaraghavan (1992), a maioria das glândulas age como recurso de atração alimentar para os polinizadores, ou seja, o inseto poliniza a flor ao se alimentar do conteúdo das glândulas; já Luckow & Grimes (1997) sugerem atuação na proteção contra a ação de insetos predadores durante o desenvolvimento de anteras e

ovários; finalmente, Fahn (2002) propõe que tecidos secretores atuem tanto na proteção contra herbívoros e patógenos como na atração de polinizadores. Nossos dados sugerem que as glândulas nas anteras de *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron adstringens* podem atuar apenas com elementos de atração, já que as espécies são nectaríferas, oferecendo recompensa aos polinizadores, já que o conteúdo das glândulas é liberado somente na antese floral.

Concluindo, este trabalho mostra a importância de estudos de desenvolvimento floral para elucidar a ausência de certos órgãos florais nas plantas, revelando que ocorre aborto e não ausência do carpelo feminino nas flores estaminadas de *Parkia multijuga* e *Stryphnodendron adstringens*, fenômeno comum em outras espécies andromonoicas da família. Este estado de caráter parece ter surgido independentemente dentro de cada subfamília, indicando paralelismo.

5 – ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Representação esquemática da posição das flores hermafroditas e estaminadas na espiga de *Stryphnodendron adstringens* (A) e no capítulo de *Parkia multijuga* (B). Flores na cor laranja = hermafroditas e na cor verde = estaminadas. Escalas: 1 cm.

Figura 2. Flores e inflorescências de *Parkia multijuga* (A) e *Stryphnodendron adstringens* (B). Crédito da imagem da figura A: Mauricio Mercadante. Escalas: 1 cm.

Figura 3. Estádios iniciais do desenvolvimento floral de *Parkia multijuga* (MEV). A. Meristemas florais ovais antes da iniciação dos órgãos. B. Iniciação dos dois primeiros primórdios de sépala a partir do lado abaxial. C-D e E. Iniciação dos outros três primórdios de sépalas. Os dois primórdios sepalares que surgiram primeiro permanecem maiores durante todo o desenvolvimento, com alongamento desigual. F-G. Iniciação dos cinco primórdios de pétalas em ordem simultânea. H. Iniciação do primórdio carpelar no centro do meristema floral, concomitante à dos cinco primórdios de estames antessépalos. I. Surgimento dos estames antepétalos; o androceu encontra-se com os estames dispostos em dois verticilos. Símbolos: ab = abaxial, ad = adaxial, br = bractéola, c = carpelo, ep = estame antepétalo, es = estame antessépalo, mf = meristema floral, p = pétala, s = sépala. Escalas: A = 100 μ m. B-C = 20 μ m. D = 50 μ m. E = 100 μ m. F = 10 μ m. G = 20 μ m. H = 30 μ m. I = 20 μ m.

Figura 4. Estádios intermediários e finais do desenvolvimento das flores hermafroditas de *Parkia multijuga* (MEV). A. Estames antepétalos e antessépalos intercalados no botão floral em dois verticilos. B. Apêndice glandular em diferenciação (cabeça de seta). C. Fenda carpelar longitudinal adaxial (asterisco). D. Início da formação do estilete. E. Desenvolvimento do estilete e óvulos já formados (seta). F. Anteras diferenciadas e gineceu completamente desenvolvido. Símbolos: an = antera, ep = estame antepétalo, es = estame antessépalo, est = estilete, f = filete, g = gineceu, gl = glândula. Escalas: A-B = 100 μ m. C = 20 μ m. D = 100 μ m. E-F = 200 μ m.

Figura 5. Estádios intermediários e finais do desenvolvimento das flores estaminadas de *Parkia multijuga* (MEV). A. Aborto do carpelo, enquanto os estames continuam a se alongar. B-C e D. Rudimento carpelar na base do botão floral (cabeça de seta). Símbolos: an = antera, c = carpelo, f = filete. Escalas: A = 500 μm . B = 100 μm . C = 200 μm . D = 100 μm .

Figura 6. União entre pétalas e estames em *Parkia multijuga*. A. Microscopia eletrônica de varredura. B. Seção anatômica transversal da região basal do botão floral. Feixes vasculares das pétalas (mais externo) e estames (mais internos) (cabeça de seta). Símbolos: fve = feixe vascular estame, fvp = feixe vascular pétala. Escalas: A = 200 μ m. B = 50 μ m.

Figura 7. Estádios iniciais do desenvolvimento das flores hermafroditas de *Stryphnodendron adstringens* (MEV). A. Meristema floral na axila de uma bráctea. B. Iniciação do primeiro primórdio de sépala a partir do lado abaxial. C. Primórdios de sépalas iniciados em ordem helicoidal modificada e pétalas iniciadas em ordem unidirecional. D. Sincronia no desenvolvimento floral na inflorescência. E. Alongamento das sépalas, cobrindo completamente o botão floral; note que um sexto primórdio começa a se iniciar (cabeça de seta). F. Desenvolvimento dos primórdios de pétalas. G. Iniciação do primórdio carpelar no centro do meristema floral, concomitante com cinco primórdios de estames antessépalos. H. Androceu com estames dispostos em dois verticilos, um mais interno (antepétalos), e outro mais externo (antessépalos). I. Início da formação da fenda carpelar (asterisco). Símbolos: ab = abaxial, ad = adaxial, br = bráctea, c = carpelo, ep = estame antepétalo, es = estame antessépalo, mf = meristema floral, p = pétala, s = sépala. Escalas: A-C = 50 µm. D = 100 µm. E = 200 µm. F = 20 µm. G-H = 200 µm. I = 50 µm.

Figura 8. Estádios intermediários e finais do desenvolvimento das flores hermafroditas de *Stryphnodendron adstringens* (MEV). A. Diferenciação das anteras e de seus apêndices glandulares (cabeça de seta). B. Apêndice glandular diferenciado. C-D. Fenda carpelar longitudinal adaxial (asterisco). E-F. Fechamento carpelar com o início da formação do estilete. G-H. Alongamento do estilete. I. Estigma completamente diferenciado. Símbolos: c = carpelo, e-est = estilete, ep = estame antepétalo, es = estame antessépalo, fe = formação do estilete, g = glândula. Escalas: A = 50 µm. B-G = 100 µm. H-I. 500 µm.

Figura 9. Estádios intermediários e finais do desenvolvimento das flores estaminadas de *Stryphnodendron adstringens* (MEV). A. Carpel cessa seu desenvolvimento, enquanto os estames continuam a se alongar. B. Rudimento carpelar na base do botão floral. C. Observe que não ocorre fechamento da fenda carpelar (cabeça de seta). D. Seção anatômica longitudinal do botão evidenciando o alongamento dos estames e o aborto do carpelo, que permanece como um rudimento no centro do botão floral. E. Estames com apêndices glandulares nas anteras. F. Rudimento carpelar (seta) na base da flor. Símbolos: c = carpelo, ep = estame antepétalo, es = estame antessépalo. Escalas: A-D = 100 μ m. E = 500 μ m. F = 100 μ m.

Figura 10. Estigma de *Parkia multijuga* (A e B) e *Stryphnodendron adstringens* (C e D). A. Superfície do estigma classificado como crateriforme (MEV). B. Seção anatômica longitudinal do estigma crateriforme. C. Superfície do estigma classificado como puntiforme (MEV). D. Seção anatômica longitudinal do estigma puntiforme. Escalas: A = 100 μm , B-C e D = 20 μm .

Figura 11. Seção anatômica longitudinal dos carpelos diminutos sem formação de óvulos. A. *Parkia multijuga*. B. *Stryphnodendron adstringens*. Escalas: A = 100 μm , B = 50 μm .

Figura 12. Estádios do desenvolvimento das glândulas na antera de *Parkia multijuga*. A. Diferenciação das anteras e de seus apêndices glandulares (cabeça de seta) (MEV). B-E. Seção anatômica longitudinal de botões florais destacando o início da diferenciação dos apêndices glandulares. Note que o estágio final da formação das glândulas ocorre simultaneamente ao da políade (setas). F-G. Anatomia do apêndice glandular mostrando a epiderme papilosa cobrindo toda a glândula, a cabeça secretora maciça e o pedúnculo multisseriado. Escalas: A = 20 μ m, B-F = 50 μ m, G = 20 μ m.

Figura 13. Estádios do desenvolvimento das glândulas de *Stryphnodendron adstringens*. A. Diferenciação das anteras e de seus apêndices glandulares (cabeça de seta) (MEV). B-G. Seção anatômica longitudinal de botões florais destacando o início da diferenciação dos apêndices glandulares. H-I. Anatomia do apêndice glandular mostrando a epiderme papilhosa e a cabeça secretora maciça. Escalas: A = 100 μ m, B = 20 μ m. C-F = 50 μ m. G= 200 μ m, H-I = 50 μ m.

Figura 14. Apêndices glandulares apicais nas anteras de *Parkia multijuga* (A-D) e *Stryphnodendron adstringens* (E-H) (MEV). Vista frontal (A e E) e dorsal (B e F) de anteras com glândulas na pré-antese floral. Vista frontal (C e G) e dorsal (D e H) de anteras com glândulas na antese floral. Note que tanto em pré-antese quanto em antese, as glândulas estão volumosas. Escalas: A-H = 100 μ m.

6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ARROYO, K. M. T. 1981. **Breeding systems and pollination biology in Leguminosae.** In RM Polhill, PH Raven, eds, *Advances in Legume Systematics, Part 2.* Royal Botanic Gardens, Kew, UK, pp 723–769.
- BARANELLI, J. L.; COCUCCI, A. A. & ANTON, A. M. 1995. Reproductive biology in *Acacia caven* (Mol.) Mol. (Leguminosae) in the central region of Argentina. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 119: 65–76.
- BARRETT, S. C. H. 2002. The evolution of plant sexual diversity. **Nature Reviews Genetics**, 3: 274-84.
- BARROSO, G. M. 1991. **Sistemática de angiospermas do Brasil.** Vol. 2. Editora da Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- BASSO-ALVES, J. P.; PEREIRA, R. A. S.; PENG, Y-Q. & TEIXEIRA, S. P. 2013. Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). **Acta Oecologica**, <http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2013.02.012>
- BEARDSELL, D. V., WILLIAMS, E. G., KNOX, R. B. 1989. The structure and histochemistry of the nectary and anther secretory tissur of the flowers of *Tryptomene calycina* (Lindl.) Stapf (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, 37:65-80.
- BEAVON, M. A. & CHAPMAN, H. M. 2011. Andromonoecy and high fruit abortion in *Anthonotha noldeae* in a West African montane forest. **Plant Systematics and Evolution**, 296: 217-224.
- BECK, N. G. & LORD, E. M. 1988. Breeding system in *Ficus carica*, the common Fig. I. floral diversity. **American Journal of Botany**, 75: 1904–1912.

- BORGES FILHO, H. C. & FELFILI, J. M. 2003. Avaliação dos níveis de extrativismo da casca de barbatimão *Stryphnodendron adstringens* (Mart.) Coville no Distrito Federal, Brasil. **Revista Árvore**, Viçosa-MG, 27: 735-745.
- BUZGO, M.; SOLTIS, P. M. & SOLTIS, D. E. 2004. Floral Developmental Morphology of *Amborella trichopoda* (Amborellaceae). **International Journal of Plant Sciences**, 165: 925-947.
- CAPORALI, E., CARBONI, A., GALLI M. G., ROSSI G., SPADA and MARZIANI-LONGO G.P. 1994. Development of male and female flower in *Asparagus officinalis*. Search for point of transition from hermaphroditic to unisexual development pathway. **Sex Plant Reproduction**, 7: 239-249.
- CHARLESWORTH, D. & GUTTMAN, D. S. 1999. The evolution of dioecy and plant sex chromosome systems. In C. C. Ainsworth [ed.], Sex determination in plants, 25–49. **Bios Scientific**, Oxford, UK.
- CHAUDRY, B. & VIJAYARAGHAVAN, M. R. 1992. Structure and function of the anther gland in *Prosopis juliflora* (Leguminosae, Mimosoideae): a histochemical analysis. *Phyton Annales Rei Botanicae*, 32:1-7.
- CHENG, P. C., GREYSON, R. I. & WALDEN, D. B. 1983. Organ initiation and the development of unisexual flowers in the tassel and ear of *Zea mays*. **American Journal of Botany**, 70: 450-462.
- CICARELLI, D., GARBARI, F., PAGNI, A. M. 2008. The flower of *Myrtus communis* (Myrtaceae): Secretory structures, unicellular papillae, and their ecological role. *Flora*, 203:85-93.
- CORRÊA, M. P. 1984. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas**. v. 1. Imprensa Nacional, Rio de Janeiro.

- DELLAPORTA, S. & CALDERÓN-URREA, A. 1993. Sex determination in flowering plants. **The Plant Cell**, 5: 1241-1251.
- DIGGLE, P. K., DI STILIO, V. S., GSCHWEND, A. R., GOLENBERG, E. M., MOORE R. C., RUSSELL, J. R. N., & SINCLAIR, J. P. 2011. Multiple development processes underlie sex differentiation in angiosperms. **Trends in Genetics**, Vol. 27, No. 9.
- DI STILIO, V. S., KRAMER EM & BAUM D. A. 2005. Floral MADS box genes and homeotic gender dimorphism in *Thalictrum dioicum* (Ranunculaceae) - a new model for the study of dioecy. **The Plant Journal**, 41: 755-766.
- DURAND, B. & DURAND, R. 1991. Sex determination and reproductive organs differentiation in *Mercurialis*. **Plant Science**, 80: 49-65.
- DURTHORN, M. 2004. Cryptic dioecy in *Mammea* (Clusiaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 249:191-196.
- ENDRESS, P. K. & DOYLE, J. A. 2009. Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. **American Journal of Botany**, 96: 22-66.
- ENDRESS, P. K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in Angiosperms. **American Journal of Botany**, 98: 000-000.
- FAHN, A. 1979. **Secretory Tissues in Plants**. Academic Press, New York.
- FAHN, A. 2002. Functions and locations of secretory tissues in plants and their possible evolutionary trends. **Israel Journal of Plant Sciences**, 50: S59 - S64.
- FOSTER, A. S. & GIFFORD, E. M. Jr. 1974. **Comparative Morphology of Vascular Plants**. 2nd ed. W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- GALLANT, J. B., KEMP, J. R. & LACROIX, C. R. 1998. Floral development of dioecious staghorn sumac, *Rhus hirta* (Anacardiaceae). **International Journal of Plant Science**, 159: 539-549.

- GERRITS, P. O. 1991. **The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles.** Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands.
- GIBBS, P. E.; LEWIS, G. P. and LUGHADHA, E. N. 1999. Fruit-Set Induced Changes in the Sex of Flowers in *Caesalpinia calycina* (Leguminosae). **Plant Biology**, 1: 665-669.
- GÓMEZ-ACEVEDO, S. L.; MAGALLÓN, S.; RICO-ARCE, L. 2007. Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). **Australian Journal of Botany**, 55: 30-41.
- GRANT S., HUNKIRCHEN B. & SAEDLER H. 1994. Developmental differences between male and female flowers in the dioecious plant *Silene latifolia*. **The Plant Journal**, 6: 471-480.
- GRIMES, J. W. 1990. A revision of the New World species of Psoraleeae (Leguminosae: Papilionoideae). **Memories of the New World Botanical Garden**, 61: 1-113.
- HEITHAUS, E. R.; OPLER, P. A., BAKER, H. G. 1974. Bat Activity and Pollination of *Bauhinia pauletia*: Plant-Pollinator Coevolution. **Ecology**, 55: 412-419.
- HERNÁNDEZ, H. M. & GUINET, P. H. 1990. **Calliandropsis: a new genus of Leguminosae: Mimosoideae from Mexico.** Kew Bulletin, 45: 609-620.
- HERNÁNDEZ-CONRIQUE, D. & ORNELAS, J. F. 2007. Nectar production of *Calliandra longipedicellata* (Fabaceae: Mimosoideae), an endemic Mexican Shrub with multiple potential pollinators. **Biotropica**, 39: 459-467.
- HOPKINS, H. C. F. 1984. Floral biology and pollination ecology of the Neotropical species of *Parkia*. **Journal of Ecology**, 72: 1- 23.

- HOPKINS, H. C. F. 1986. Monograph 43 - ***Parkia* (Leguminosae:Mimosoideae)**. In: **Flora Neotropica**. The New York Botanical Garden, New York.
- JOHANSEN, D. A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company Inc, New York.
- KLITGAARD, B.B. 1999. Floral ontogeny in tribe Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae): *Dalbergia brasiliensis*, *Machaerium villosum* s. l., *Plastymiscium floribundum*, and *Pterocarpus rotundifolius*. **Plant Systematics and Evolution**, 219: 1-25.
- LADD, P. G., Parnell, J. A. N., THOMSON, G. 1999. Anther diversity and function in *Verticordia* DC. (Myrtaceae). **Plant Systematics and Evolution**, 219:79-97.
- LEITE, V. G. 2012. **Desenvolvimento e morfologia da flor em espécies da tribo Dipterygeae (Leguminosae, Papilionoideae)**. Dissertação de mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.
- LEWIS, G. and GIBBS, P. 1998. Reproductive biology of *Caesalpinia calycina* and *C. pluviosa* (Leguminosae) of the caatinga of north-eastern Brazil. **Plant Systematics and Evolution**, 217:43-53.
- LEWIS, G.; SCHRIRE B., MACKINDER B. & LOCK M. 2005. **Legumes of the World**. Royal Botanic Gardens, Kew.
- LORENZI, H. 1992. Árvores brasileiras. **Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Editora Plantarum, Nova Odessa.
- LUCKOW, M. & HOPKINS H. C. F. 1995. A Cladistic Analysis of *Parkia* (Leguminosae: Mimosoideae). **American Journal of Botany**, 82: 1300- 1320.
- LUCKOW M., & GRIMES J. 1997. A survey of anther glands in the Mimosoid legume tribes Parkieae and Mimoseae. **American Journal of Botany**, 84: 285–297.

- MANSANO, V. F.; TUCKER, S. C.; TOZZI, A. M. G. A. 2002. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles*, and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae s. l.). **American Journal of Botany**, 89: 1553–1569.
- MATSUNAGA, S. & KAWANO, S. 2001. Sex determination by sex chromosomes in dioecious plants. **Plant Biology**, 3: 481-488.
- MITCHELL, C. H. & DIGGLE, P. K. 2005. The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. **American Journal of Botany**, 92: 1068-1076.
- MOLITERNI, V. M. C., CATTIVELLI, L., RANALLI, P. & MANDOLINO, G. 2004. The sexual differentiation of *Cannabis sativa* L.: a morphological and molecular study. **Euphytica**, 140: 95-106.
- O'BRIEN, T. P.; FEDER, N. & MCCCULL, Y. M. E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. **Protoplasma**, 59: 368-373.
- OLIVEIRA, P.E. 1991. **The pollination and reproductive biology of a cerrado woody community in Brazil**. Ph.D. thesis, University of St. Andrews, St. Andrews.
- ORTIZ, P. L., ARISTA M., OLIVEIRA P. E. and TALAVERA S. 2003. Pattern of Flower and Fruit Production in *Stryphnodendron adstringens*, an Andromonoecious Legume Tree of Central Brazil. **Plant Biology**, 5: 592-599.
- PAULINO, J. V. 2012. **Ontogenia e morfologia florais de espécies pluricarpeladas de Leguminosae**. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, SP.

- PAULINO, J. V., MANSANO, V. F. and TEIXEIRA, S. P. In press. Elucidating the unusual floral features of *Swartzia dipetala* Willd ex. Vogel, a Neotropical legume tree. **Botanical Journal of the Linnean Society**.
- PEDERSOLI, G. D., PAULINO, J. V., LEITE, V. G. and TEIXEIRA, S. P. 2010. Elucidating enigmatic floral issues in *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). **International Journal of Plant Sciences**, 171: 834 – 846.
- PRENNER, G. 2004. Floral ontogeny in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) and its systematic implications. **International Journal of Plant Sciences**, 165: 417–426. 2004.
- POLHILL, R. M., RAVEN, P. H. 1981. **Advances in Legume Systematics**, Parts 1 and 2. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- RAMIREZ, N., SOBREVILA, C., ENRECH, N. X. and ZAPATA, T. R. 1984. Floral biology and breeding system of *Bauhinia benthamiana* Taub. (Leguminosae), a bat-pollinated tree in Venezuelan “Llanos”. **American Journal of Botany**, 71: 273-280.
- RAMIRÉZ-DOMENECH, J. I. & TUCKER, S. C. 1989. Phylogenetic Implications of Inflorescence and Floral Ontogeny of *Mimosa strigillosa*. **American Journal of Botany**, 76: 1583-1593.
- RENNER, S. S. & FEIL J. P. 1993. Pollinators of Tropical Dioecious Angiosperms. **American Journal of Botany**, 80: 1100-1107. 1993.
- RICHARDS, A. J. 1997. **Plant Breeding Systems**. 529p. 2nd ed. Chapman & Hall, London.
- RONSE-DECRANE, L. P. & SMETS, E. F. 1999. The floral development and anatomy of *Carica papaya* (Caricaceae). **Canadian Journal of Botany**, 77: 582-598.
- SAZIMA, M., S. VOGEL, A. COCUCCI, AND G. HAUSNER. 1993. The perfume

- flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. **Plant Systematics and Evolution**, 187: 51–88.
- SCALON, V. R. 2007. **Revisão Taxonômica do gênero *Stryphnodendron* Mart. (Leguminosae-Mimosoideae)**. Tese de Doutorado, São Paulo.
- SHERRY, R. A., ECKARD, K. J. & LORD, E. M. 1993. Flower development in dioecious *Spinacia oleracea* (Chenopodiaceae). **American Journal of Botany**, 80: 283-291.
- SPECHT, C. D. & BARTLETT, M. E. 2009. Flower evolution: the origin and subsequent diversification of the angiosperm flower. **Annual Review of Ecology and Systematic**, 40: 217-243.
- TEIXEIRA, S. P.; RANGA, N. T. & TUCKER, S. C. 2009. Inflorescence and floral development of *Dahlstedtia* species (Leguminosae: Papilionoideae: Millettieae). **Flora**, 204, 769-781.
- TUCKER, S. C. 1987. Floral initiation and development in legumes. In: C.H. Stirton (ed). **Advances in Legume Systematics**, v. 3, 183-239. Royal Botanic Gardens, Kew.
- TUCKER, S. C. 1988a. Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. **American Journal of Botany**, 75: 1584-1597.
- TUCKER, S. C. 1988b. Heteromorphic flower development in *Neptunia pubescens*, a mimosoid legume. **American Journal of Botany**, 75: 205-224.
- TUCKER, S. C. 1990. Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae, Papilionoideae). **American Journal of Botany**, 77: 750-761.

- TUCKER, S. C. 1992. The developmental basis for sexual expression in *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinoideae: Cassieae). **American Journal of Botany**, 79: 318-327.
- TUCKER, S. C. 1993. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae, Papilionoideae). I. *Myroxylon* (Myroxylon group) and *Castanospermum* (Angylocalyx group). **American Journal of Botany**, 80: 65-75.
- TUCKER, S. C. 1994. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae, Papilionoideae). II. *Sophora* "sensu lato" (*Sophora* group). **American Journal of Botany**, 81: 368-380.
- TUCKER, S. C. 1998. Floral ontogeny in legume genera *Petalostylis*, *Labichea*, and *Dialium* (Caesalpinoideae: Cassieae), a series in floral reduction. **American Journal of Botany**, 85: 184–208.
- TUCKER, S. C. 2000a. Evolutionary loss of sepals and/or petals in detarioid taxa *Aphanocalyx*, *Brachystegia*, and *Monopetalanthus* (Leguminosae: Caesalpinoideae). **American Journal of Botany**, 87: 608–624.
- TUCKER, S. C. 2000b. Floral development and homeosis in *Saraca* (Leguminosae: Caesalpinoideae: Detarieae). **International Journal of Plant Sciences**, 161: 537–549.
- TUCKER, S. C. 2000c. Floral desenvolvimento na tribo Detarieae (Leguminosae: Caesalpinoideae): *Amherstia*, *Brownea*, e *Tamarindus*. **American Journal of Botany**, 87: 1385-1407.
- TUCKER, S. C. 2001. Floral development in *Schotia* and *Cynometra* (Leguminosae: Caesalpinoideae: Detarieae). **American Journal of Botany**, 88: 1164-1180.

- TUCKER, S. C. 2002a. Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): II. Zygomorphic taxa showing organ suppression. **American Journal of Botany**, 89: 888-907.
- TUCKER, S. C. 2002b. Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): I. Radially symmetrical taxa lacking organ suppression. **American Journal of Botany**, 89: 875-887.
- TUCKER, S. C. 2003. Floral Development in Legumes. **Plant Physiology**, 131: 911–926.
- ZIMMERMAN, E., PRENNER, G. & BRUNEAU, A. 2013. Floral Morphology of *Apuleia leiocarpa* (Dialiinae: Leguminosae), an unusual andromonoecious legume. **International Journal of Plant Sciences**, 174:154-160.