UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

FFCLRP - DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA COMPARADA

**“Morfologia, desenvolvimento e aspectos da flor em espécies
de Urticaceae Juss.”**

GISELI DONIZETE PEDERSOLI

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

RIBEIRÃO PRETO - SP

2017

GISELI DONIZETE PEDERSOLI

**“Morfologia, desenvolvimento e aspectos da flor em espécies
de Urticaceae Juss.”**

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

Orientadora: Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira

RIBEIRÃO PRETO - SP

2017

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.

Catálogo na Publicação

Serviço de Documentação

Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto

Pedersoli, Giseli Donizete

**Morfologia, desenvolvimento e aspectos da flor em espécies de Urticaceae Juss.
Ribeirão Preto, 2017. 168p.**

**Tese de Doutorado, apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto da USP. Área de concentração: Biologia Comparada.**

Orientadora: Simone de Pádua Teixeira.

1. anemofilia, 2. diclinia, 3. pistilódio, 4. ontogenia floral, 5. pseudomonomeria.

Pedersoli, G. D. Morfologia, desenvolvimento e aspectos da flor em espécies de Urticaceae Juss. Tese apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP, para obtenção do título de Doutor em Ciências - Área de Concentração: Biologia Comparada

Aprovado em:

Ribeirão Preto, _____ de 2017.

Banca Examinadora:

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

*À minha orientadora Simone, por sua
capacidade de acreditar em mim ... seu
cuidado e dedicação foi que deram, em
alguns momentos a esperança e a força
para seguir em frente.*

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.

À minha orientadora Dra. Simone de Pádua Teixeira, pela orientação impecável, pelos ensinamentos, pela amizade e atenção a mim dedicadas e por ter acreditado e confiado em meu trabalho, um exemplo a ser seguido. Pessoa pelo qual tenho imenso carinho e admiração.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Comparada pela oportunidade de realizar o desenvolvimento desta tese. À secretária do programa 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 Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP processos 2013/19459-3 e 2014/0745-3) pelo auxílio concedido.

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 e pela amizade.

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.

Ao Dr. André Luiz Gaglioti pela ajuda na identificação e coleta de algumas espécies.

À Dra. Juliana Villela Paulino pela correção dos relatórios e pelas valiosas críticas e sugestões para o aperfeiçoamento deste trabalho.

À Maria Alice Rezende pelas ilustrações das flores das espécies estudadas.

Ao Dr. Yannick Staedler por me receber na Universidade de Vienna e pelos ensinamentos das técnicas para o uso micro-CT.

Às técnicas da Universidade de Vienna, Susanne Pamperl e Sussane Sontag pela competência e auxílio durante a fase de experimentos e processamento de imagem com o programa Amira 5.1.

Aos meus pais, José Pedersoli (in memoriam) 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 pela oportunidade de me tornar uma pessoa melhor.

Aos meus queridos amigos do laboratório de botânica da Faculdade de Ciências Farmacêuticas, onde desenvolvi este trabalho de pesquisa (Aline Gualberto, Ana Paula Caetano, Camila Devicaro, Cristina Marinho, Flávia Leme, João Paulo Basso Alves, Juca San Martin, Juliana Paulino, Marina Costa, Priscila Cortez, Thaís Barros e Viviane Leite) 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.

*“Não sabendo que era impossível, ele
foi lá e fez”.
(Jean Cocteau)*

Resumo

Pedersoli, G. D. **Morfologia, desenvolvimento e aspectos da flor em espécies de Urticaceae Juss.** 2017. Tese (Doutorado) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo.

A maioria dos representantes de Urticaceae, a família da urtiga, exibe flores díclinas, muito pequenas e discretas, que variam em número de peças florais, principalmente em relação ao perianto e androceu (perda ou união de órgãos). Gineceu pseudomonômero, ou seja, iniciação de dois ou raramente três carpelos no meristema floral, mas com apenas um carpelo contendo óvulo, é descrito para a família. Outra característica interessante com registro para a família é a presença de pistilódio nas flores estaminadas. O objetivo deste trabalho é estudar comparativamente a morfologia da flor em desenvolvimento de espécies de diferentes tribos de Urticaceae, a fim de compreender: (1) as vias que levam à grande redução floral exibida pelo grupo, (2) se o desenvolvimento pode explicar a formação do gineceu com ovário unilocular, uniovulado, provavelmente pseudomonômero, e (3) a estrutura do pistilódio nas flores estaminadas e sua função na anemofilia. Para tal, foram selecionadas 10 espécies pertencentes a cinco tribos da família Urticaceae, com exceção da tribo Forsskaoleae. Ainda, para o estudo comparativo do pistilódio foram amostradas duas espécies de Cannabaceae (*Celtis iguanaea* e *Trema micrantha*) e uma de Moraceae (*Morus nigra*). Botões florais e flores foram coletados de pelo menos dois indivíduos de cada espécie e processados para exames de superfície, anatômico e de vascularização em micro-CT. Em todas as espécies estudadas, com exceção da flor pistilada de *Phenax sonneratii*, há a iniciação de órgãos de apenas um verticilo do perianto; a variação na meria do perianto (2-5) resulta de ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento. A diclinia decorre de ausência de estames desde o início do desenvolvimento na flor pistilada, com exceção de *Pilea cadierei* (aborto de estames), e de aborto do pistilo nos estádios intermediários do desenvolvimento na flor estaminada, com exceção de *Cecropia pachystachya* e *Coussapoa microcarpa*. O gineceu pseudomonômero é

atestado pela iniciação de um primórdio carpelar que se divide em dois em *Cecropia pachystachya*, *Coussapoa microcarpa*, *Laportea aestuans*, *Myriocarpa stipitata*, *Pourouma cecropiifolia*, *Urera baccifera* e *Urtica dioica*; em *Boehmeria cylindrica*, *Phenax sonneratii* e *Pilea cadierei* não ocorre essa divisão do primórdio carpelar. Os estudos de vascularização revelaram que em todas as espécies apenas um traço vascular entra no gineceu, ramifica-se em dois logo na porção basal, sendo que um entra no óvulo e o outro segue para o estilete e estigma; exceção a isso ocorre em *Myriocarpa stipitata* e *Urtica dioica*, em que entram dois traços vasculares, um se ramifica em dois, sendo que um entra no óvulo e o outro segue para o estilete e estigma, e o outro segue direto para o estilete e estigma. Essa segunda condição seria o esperado para gineceu pseudomonômero. Pistilódios estão presentes nas flores estaminadas de *Boehmeria cylindrica*, *Myriocarpa stipitata*, *Laportea aestuans*, *Urera baccifera* e *Urtica dioica* (Urticaceae), *Celtis iguanaea* e *Trema micrantha* (Cannabaceae), e *Morus nigra* (Moraceae), e rudimentos carpelares nas de *Phenax sonneratii* e *Pilea cadierei* (Urticaceae);. O pistilódio, juntamente com as sépalas e os estames, formam um aparato que atua no mecanismo de liberação explosiva de pólen a ser transportado pelo vento. Este aparato é considerado aqui como uma sinorganização floral, sem que haja união verdadeira de tecidos, que deve otimizar a anemofilia, de modo que o pólen alcance distâncias maiores, evitando autopolinização e garantindo maior variabilidade genética para essas espécies.

Palavras-chaves: anatomia, anemofilia, diclinia, estame rudimentar, morfologia, ontogenia floral, pistilódio, pistilo rudimentar, perianto, pseudomonomeria.

Abstract

Pedersoli, G. D. **Morphology, development and aspects of the flower in Urticaceae Juss. species.** 2017. Tese (Doutorado) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo.

Most species of Urticaceae, the nettle family, exhibit very small and inconspicuous diclinous flowers, which vary in number of organs, mainly in relation to the perianth and androecium (loss or union of organs). Pseudomonomerous gynoecium, that is, initiation of two or rarely three carpels in the floral meristem, but with only one carpel containing ovule, is described for the family. Another noteworthy characteristic reported for the family is the presence of a pistillodium in staminate flowers. The objective of this work was to study the morphology of the developing flower of different species of Urticaceae in order to better understand: (1) the ways that lead to a great floral reduction exhibited by the group, (2) if the development may explain the formation of a pseudomonomerous gynoecium, and (3) the pistillodium structure in staminate flowers and its function in the anemophily. For this, 10 species belonging to five tribes of the family were selected, except the Forsskaoleae tribe. In addition, flowers of two Cannabaceae species (*Celtis iguanaea* and *Trema micrantha*) and one Moraceae species (*Morus nigra*) were sampled. Buds and flowers were collected and prepared for examination under scanning electron microscopy and light microscopy. Vascularization was also studied by means of a micro-CT. In all studied species, except for the pistillate flower of *Phenax sonneratii*, organs of only one whorl of the perianth initiate; the variation in the merosity of the perianth (2-5) results from absence of organs from the beginning of development. The dicliny results of the absence of stamens from the beginning of development in pistillate flower, except for *Pilea cadierei* (stamen abortion), and pistil abortion occurs in the intermediate stages of development in the staminate flower, with the exception of *Cecropia pachystachya* and *Coussapoa microcarpa*. The pseudomonomerous gynoecium is characterized by the initiation of a carpel primordium that divided into two in *Cecropia*

pachystachya, *Coussapoa microcarpa*, *Laportea aestuans*, *Myriocarpa stipitata*, *Pourouma cecropiifolia*, *Urera baccifera* and *Urtica dioica*; in *Boehmeria cylindrica*, *Phenax sonneratii* and *Pilea cadierei* apparently does not occur a division of the carpel primordium. Vascularization studies showed that in all species a vascular bundle enters the gynoecium, branching in two soon in the basal portion, one goes to the ovule and the other goes to the style and stigma; exceptions are *Myriocarpa stipitata* and *Urtica dioica*, in which two vascular bundles enter the pistil: one branches in two, one enters the ovule and the other goes to the style and stigma, and the other goes straight to the style and stigma. This second condition would be expected for a pseudomonomerous gynoecium. Pistillodium are present in the staminate flowers of *Boehmeria cylindrica*, *Myriocarpa stipitata*, *Laportea aestuans*, *Urera baccifera* and *Urtica dioica* (Urticaceae), *Celtis iguanaea* and *Trema micrantha* (Cannabaceae); and *Morus nigra* (Moraceae). rudimentary carpels were observed in *Phenax sonneratii* and *Pilea cadierei* (Urticaceae); The pistillodium, together with the sepals and stamens, forms an apparatus that acts on the mechanism of explosive release of pollen to be carried by the wind. This apparatus is here considered as a floral synorganization, without a true union between tissues, that should optimize the anemophily, so that the pollen can reach greater distances, avoiding self-pollination and guaranteeing greater genetic variability for these species.

Keywords: anatomy, anemophily, dicliny, rudimentary stamen, morphology, floral ontogeny, pistillodium, rudimentary pistil, perianth, pseudomonomery.

Sumário

Introdução Geral.....	16
Referências Bibliográficas.....	18
Parte I:	21
Resumo	21
Introdução.....	23
Materiais e métodos	25
Resultados.....	28
<i>Boehmeria cylindrica</i> (monoica, inflorescência bissexuada)	28
<i>Myriocarpa stipitata</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	35
<i>Phenax sonneratii</i> (monoica, inflorescência bissexuada)	40
<i>Pilea cadierei</i> (monoica, inflorescência bissexuada)	46
Discussão	53
Referências Bibliográficas.....	63
Parte II:	69
Resumo	69
Introdução.....	71
Materiais e métodos	73
Resultados.....	75
<i>Laportea aestuans</i> (monoica, inflorescência bissexuada).....	75
<i>Urera baccifera</i> (dioica, inflorescência unissexuada).....	81
<i>Urtica dioica</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	87

Discussão	95
Referências Bibliográficas	101
Parte III:	107
Resumo	107
Introdução.....	108
Materiais e métodos	110
Resultados.....	112
<i>Cecropia pachystachya</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	112
<i>Coussapoa microcarpa</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	120
<i>Pourouma cecropiifolia</i> (dioica, inflorescência unissexuada)	125
Discussão	128
Referências Bibliográficas.....	132
Parte IV:	138
Resumo	139
Introdução.....	140
Materiais e métodos	142
Resultados.....	145
<i>Celtis iguanaea</i>	148
<i>Trema micrantha</i>	149
<i>Morus nigra</i>	150
<i>Boehmeria cylindrica</i>	151
<i>Laportea aestuans</i>	152

<i>Myriocarpa stipitata</i>	153
<i>Urera baccifera</i>	154
<i>Urtica dioica</i>	155
Discussão.....	157
Referências Bibliográficas	161
Considerações finais	167

INTRODUÇÃO GERAL

Urticaceae, a popularmente conhecida família das urtigas, é composta por seis tribos, 54 gêneros (Conn & Hadiah 2009) e mais de 2.000 espécies (Wu et al. 2013) concentradas em regiões tropicais e subtropicais (Conn & Hadiah 2009). No Brasil ocorrem 13 gêneros e 101 espécies (Romaniuc-Neto & Gaglioti 2014).

A circunscrição de Urticaceae foi recentemente ampliada com a inclusão dos gêneros tradicionalmente reconhecidos em Cecropiaceae (*sensu* Berg), mudança embasada a partir de dados moleculares de estudos filogenéticos (Sytsma et al. 2002, APG IV 2016), e apoiada por características morfológicas compartilhadas entre os dois grupos, entre elas: óvulos ortótropos basais ou sub-basais, estigma único e laticíferos diminutos (Berg 1977, 1978). Urticaceae, juntamente com Moraceae, Canabaceae e Ulmaceae formam o clado Urticoide, sendo todas as famílias monofiléticas (Sytsma et al. 2002, Zhang et al. 2011).

As flores dos representantes de Urticaceae são muito pequenas e discretas, geralmente díclinas (= pistiladas e estaminadas), raro hermafroditas (Weddell 1856, Bechtel 1921, Friis 1993, Romaniuc-Neto & Gaglioti 2009). As flores estaminadas apresentam perianto com 4-5 órgãos, androceu com 4-5 estames epissépalos com anteras rimosas, basifixas e com deiscência explosiva; um pistilódio está presente em quase todos os gêneros (Berg 1989, Friis 1993), exceto naqueles pertencentes à tribo Forsskaoleae (Friis 1993). As flores pistiladas apresentam perianto com 4-5 órgãos, gineceu bicarpelar, sendo um carpelo frequentemente abortado, ovário súpero e unilocular, com apenas um óvulo basal (Bechtel 1921, Rivières 1956, Stern 1973, Berg 1977), estilete indiviso e estigma de formas diversas: capitado, filiforme, ligulado, penicilado ou semilunar (Friis 1993).

Estudos sugerem que as flores de membros de Rosales são derivadas de flores com dois verticilos no perianto, pelo menos dois verticilos de estames e gineceu sincárpico,

formado originalmente por três carpelos, sendo o ovário bilocular com vários óvulos (Berg 1989). A grande variação no número de peças florais, dentro de gêneros e, até mesmo, em uma mesma espécie, está provavelmente relacionada a eventos de redução, seja por aborto ou união de órgãos (Bechtel 1921).

Na maioria dos gêneros, os estames são inflexos no botão floral e a liberação do grão de pólen ocorre por deiscência explosiva da antera (Berg 1989, Friis 1993, Leins e Erbar 2010, Yu-Shin & Hu 2014), o que é considerado uma adaptação para polinização (Berg 1990). O pistilódio, descrito para as flores estaminadas de algumas espécies da família, em alguns casos, parece fazer parte de um mecanismo bastante elaborado da estrutura floral, indicando uma importante adaptação na dispersão do grão de pólen pelo vento, comum na família (Berg 1989, 1990; Friis 1993; Gaglioti & Romaniuc-Neto 2014). Espécies anemófilas compartilham algumas características que permitem a otimização da dispersão dos grãos de pólen pelo vento, como flores díclinas e inconspícuas, arrançadas em inflorescências densas, filetes longos, grande quantidade de grãos de pólen pequenos, estigmas com uma ampla superfície e pequeno número de óvulos (Culley et al. 2002; Friedman & Barrett 2008, 2009; Leins & Erbar 2010), sem atrativos visuais (Berg 1990).

Além da ausência estrutural ou funcional de um dos verticilos envolvidos na reprodução, representantes de Urticaceae apresentam muitas outras características florais diferentes e atípicas quando comparadas a outras rosídeas, tais como ausência de hipanto, número menor de peças no perianto e gineceu com carpelo tubular no decorrer do desenvolvimento (Payer 1857, Eckardt 1937).

O objetivo deste trabalho foi estudar comparativamente a morfologia da flor em desenvolvimento em 10 espécies de Urticaceae (*Boehmeria cylindrica*, *Cecropia pachystachya*, *Coussapoa microcarpa*, *Laportea aestuans*, *Myriocarpa stipitata*, *Phenax sonneratii*, *Pilea cadierei*, *Pourouma cecropiifolia*, *Urera baccifera* e *Urtica dioica*), pertencentes a cinco tribos.

Duas espécies de Cannabaceae (*Celtis iguanaea*, *Trema micrantha*) e uma de Moraceae (*Morus nigra*) também foram selecionadas. Pretendeu-se: (1) elucidar as vias do desenvolvimento que resultam na extrema redução floral, como as principais alterações no número de peças florais observadas no perianto, no androceu, no gineceu, considerado pseudomonômero (Eckardt 1937, Bechtel 1921, Sytsma et al. 2002), e (2) estudar a estrutura do pistilódio e sua função na anemofilia. Estes temas foram abordados em quatro partes intituladas:

- (1) “Desenvolvimento floral comparado em espécies da tribo Boehmerieae e Elatostemateae (Urticaceae)”;
- (2) “Desenvolvimento floral de espécies da tribo Urticeae (Urticaceae)”;
- (3) “Desenvolvimento floral da tribo Cecropieae Gaudich. (Urticaceae)”;
- (4) “Sinorganização floral e suas implicações no mecanismo de liberação explosiva do pólen em Urticaceae e espécies afins do clado Urticoide”.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG (Angiosperm Phylogeny Group) IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. Botanical Journal of the Linnean Society 181:1-20.
- Bechtel, A.R. 1921.** The floral anatomy of the Urticales. American Journal of Botany 8:386-410.
- Berg, C.C. 1977.** Urticales, their differentiation and systematic position. Plant Systematics and Evolution 1:349-374.
- Berg, C.C. 1978.** Cecropiaceae a new family of the Urticales. Taxon 27:39-44.
- Berg, C.C. 1989.** Systematics and phylogeny of Urticales. In: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.). Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae. “Higher” Hamamelidae. v. 2. Clarendon Press, Oxford, London 40B:193-200.
- Berg, C.C. 1990.** Differentiation of flowers and inflorescences of Urticales in relation to their protection against breeding insects and to pollination. Sonnerfeltia 11:13-34.
- Conn, B.J. & Hadiah, J.T. 2009.** Nomenclature of tribes within the Urticaceae. Kew Bulletin 64:349-352.

- Culley, T.M.; Weller, S.G. & Sakai, A.K. 2002.** The evolution of wind pollination in angiosperms. *Trends in Ecology & Evolution* 17:361-369.
- Eckardt, T. 1937.** Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina* 8-34.
- Friedman, J. & Barrett, S.C. 2008.** A phylogenetic analysis of the evolution of wind pollination in the angiosperms. *Interntional Journal of Plant Science* 169:49-58.
- Friedman, J. & Barrett, S.C. 2009.** Wind of change: new insights on the ecology and evolution of pollination and mating in wind-pollinated plants. *Annals of Botany* 103:1515-1527.
- Friis, I. 1993.** Urticaceae. In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The families and genera of vascular plants – II. Flowering plants - Dicotyledons, Magnoliid, Hammelid and Caryophyllid families. Springer Verlag, Berlin 2:612-630.
- Gaglioti, A.L. & Romaniuc-Neto, S. 2014.** Urticaceae no Estado de São Paulo, Brasil. Diversidade e Conservação das urtigas de São Paulo. OmniScriptum GmbH & Co. KG & Novas Edições Acadêmicas, Saarbrücken.
- Leins, E. & Erbar, C. 2010.** Flower and Fruit Morphology, Ontogeny, Phylogeny, Function and Ecology. Schweizerbart Science Publishers.
- Lersten, N.R. 2004.** Flowering Plant Embryology. Iowa, Blackvell Publishing.
- Payer, J.B. 1857.** Éléments de Botanique. Vol. I: Organographie. Langfois et Leclerq, Paris.
- Rivières, R. 1956.** Fleurs et inflorescence de quelques Urticacées. *Naturalia Monspeliensia*, Montpellier 3: 189-204.
- Romaniuc Neto, S. & Gaglioti, A.L. 2009.** Urticaceae. In: J.R. Stehmann, R.C. Forzza, A. Salino, M. Sobral, D.P. Costa & L.H.Y. Kamino (eds.). Plantas da Floresta Atlântica. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 489-490.
- Romaniuc Neto, S. & Gaglioti, A.L. 2014.** Urticaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <http://reflora.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB243>
- Stern, W L. 1973.** Development of the Amentiferous concept. *Brittona* 25:316-333.
- Sytsma, K.J., Morawetz, J., Pires, J.C., Nepokroeff, M., Conti, E., Zjhra, M., Hall, J.C. & Chase, M.W. 2002.** Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcl*, *trnLF*, and *ndhF* sequences. *American Journal of Botany* 89:1531-1546.

- Weddell, H.A.** 1856. Monographie de la famille des Urticacees. Archives du Museum d'Histoire Naturelle, Paris 9: 1-591.
- Wu, Z.Y, Monro, A., Milne, R. I., Wang, H., Yi, T. S., Liu, J. and Li D. Z.** 2013. Molecular phylogeny of the nettle family (Urticaceae) inferred from multiple loci of three genomes and extensive generic sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69:814–827.
- Zhang, S., Soltis, D.E., Yang, Y., Li, D. & Yi, T.** 2011. Multi-gene analysis provides a well-supported phylogeny of Rosales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60:21-28.
- Yu-Hsin, T. & Hu, J. M.** 2014. A new hybrid from Taiwan, *Elatostema* × *hybrida* (Urticaceae), is the first confirmed natural hybrid for Urticaceae. *Phytotaxa* 161:043-060.

Parte I: DESENVOLVIMENTO FLORAL COMPARADO EM ESPÉCIES DA TRIBO BOEHMERIEAE E ELATOSTEMATEAE (URTICACEAE)

RESUMO

Boehmerieae Gaudich. é uma das tribos de Urticaceae com mais polêmicas em termos de circunscrição, sendo considerada parafilética pela maioria dos autores, possivelmente por incluir *Myriocarpa* Benth., gênero mais relacionado à tribo Elatostemeae Gaudich. Na tribo Elatostemateae o gênero *Pilea* compreende cerca de 30 % das espécies circunscritas em Urticaceae, sendo considerado um dos gêneros mais ricos. A flor merece destaque por seu tamanho e número de verticilos e de órgãos por verticilo tão reduzidos, em especial, quando comparada a outras rosídeas. Este trabalho visa a comparar a morfologia da flor em desenvolvimento de espécies de Boehmerieae (*Boehmeria cylindrica* (L.) Sw., *Myriocarpa stipitata* Benth. e *Phenax sonneratii* (Poir.) Wedd.) e Elatostemateae (*Pilea cadierei* Gagnep. & Guillaumin), a fim de prover dados que possam auxiliar a circunscrição das tribos, assim como compreender as vias que levam à redução floral nestes grupos. Para isso, botões florais de vários tamanhos e flores foram coletados de pelo menos dois indivíduos por espécie, e processados para exame de superfície em microscopia eletrônica de varredura e para exame histológico em microscopia fotônica; estudos de vascularização do gineceu também foram realizados via microtomografia computacional de raios-X (micro-CT), fornecendo reconstruções 3D da estrutura floral. As quatro espécies estudadas apresentam variação no número de peças florais: na flor estaminada, o perianto e androceu de *Boehmeria cylindrica* e *Myriocarpa stipitata* é composto por quatro peças e um único pistilódio, *Phenax sonneratii* apresenta quatro ou cinco peças e um rudimento carpelar, já *Pilea cadierei* apresenta quatro peças e um rudimento carpelar; nas flores pistiladas o perianto é formado por quatro peças e um pistilo com um óvulo basal em *Boehmeria cylindrica*, duas peças no perianto e um pistilo com um óvulo basal em *Myriocarpa stipitata* e apenas um pistilo com um óvulo basal em *Phenax sonneratii*, já *Pilea cadierei* apresenta perianto formado por quatro peças, quatro

estaminódios e um pistilo com um óvulo basal. Um único verticilo do perianto é iniciado nas espécies estudadas (com exceção da flor estaminada de *Phenax sonneratii* - aclamídea), e a redução no número de peças florais observada ocorre por ausência do primórdio desde o início do desenvolvimento. Nas flores pistiladas ocorre ausência de primórdios estaminais desde o início do desenvolvimento na tribo Boehmerieae e, em *Pilea cadierei* (Elatostemateae), ocorre aborto. Gineceu pseudomonômero ocorre apenas em *Myriocarpa stipitata*, na qual é caracterizado pela iniciação de um primórdio carpelar que se divide em dois, alongam-se e um óvulo é iniciado na região de união entre os dois carpelos; apenas um dos carpelos iniciados contribui com a formação do estilete e estigma. Já em *Boehmeria cylindrica*, *Phenax sonneratii* e *Pilea cadierei* apenas um primórdio carpelar surge no meristema floral, não se divide, alonga-se e diferencia-se em ovário com um óvulo basal, estilete curto e estigma tricomatoso. Ressalta-se como condição exclusiva da espécie *Pilea cadierei* a especialização apical (“capuz”) das sépalas das flores estaminadas, que maximiza o encaixe das anteras, compondo o mecanismo de liberação explosiva dos grãos de pólen, comum na família. Nossos dados não apoiam as análises moleculares que sugerem uma relação mais próxima de *Myriocarpa stipitata* com a tribo Elatostemeae, pois as espécies estudadas da tribo Boehmerieae são muito parecidas quanto ao desenvolvimento floral, sendo mais semelhantes entre si do que quando comparadas a *Pilea cadierei* (tribo Elatostemateae).

Palavras-chaves: anatomia, diclinia, estame rudimentar, morfologia, ontogenia floral, perianto, pistilo, pistilo rudimentar.

INTRODUÇÃO

Urticaceae Juss. é uma família monofilética (Sytsma et al. 2002, Wu et al. 2013), com cerca de 2 mil espécies (Wu et al. 2013) e muito conhecida, em especial pela presença de tricomas urticantes que ocorrem em alguns dos seus representantes (Friis 1993). Tais tricomas produzem um exsudato que causa reação alérgica e dor a animais que entram em contato com a planta (Gangadhara & Inamdar 1977, Judd et al. 2007). A família também é conhecida pelo grande interesse econômico do Rami (*Boehmeria nivea* (L.) Gaudich. e outras espécies de *Boehmeria*, muito usados na fabricação de cordas e fibras têxteis (Woodland 1989).

As espécies de Urticaceae estão organizadas em 54 gêneros e seis tribos (Conn & Hadiah 2009), distribuídas em regiões tropicais e subtropicais (Friis 1993, Conn & Hadiah 2009). Boehmerieae Gaudich. é uma das tribos mais polêmicas em termos de circunscrição, sendo considerada parafilética pela maioria dos autores (Hadiah et al. 2008, Wu et al. 2013, 2015), possivelmente por incluir *Myriocarpa* Benth., gênero considerado mais próximo à tribo Elatostemeae Gaudich. (Hadiah et al. 2008). Dentre os 22 gêneros de Boehmerieae (Wilmot-Deer & Friis 2013), três foram abordados neste trabalho, sendo *Boehmeria* Jacq. o mais numeroso da tribo, com ca. de 50 espécies ; *Myriocarpa* e *Phenax* Wedd. são gêneros menores, com ca. de 12 espécies cada um (Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014).

Elatostemateae Gaudich. compreende cinco gêneros (Conn & Hadiah 2009), sendo *Pilea* monofilético (Monro 2006) e o mais numeroso, com cerca de 30 % das espécies circunscritas em Urticaceae (Wu et al. 2015). São cerca de 715 espécies (Monro 2006) distribuídas ao longo dos trópicos, subtrópicos e regiões temperadas quentes (com exceção da Austrália, Nova Zelândia e Europa) (Monro 2006, 2009), com destaque para os neotrópicos, que abriga mais de 300 espécies (Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014).

Os representantes de ambas as tribos Boehmerieae e Elatostemateae podem ser monoicos ou dioicos, herbáceos ou arbustivos, embora em *Myriocarpa* e *Boehmeria* alguns

sejam arvoretas (Friis 1993, Wilmot-Dear & Friis 2013, Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014), e apresentam polinização anemófila (Berg 1989, 1990; Friis 1993; Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014).

Suas flores, diferente da maioria das rosídeas (ver APG IV 2016), são díclinas, muito pequenas, discretas, monoclamídeas, tetrâmeras ou pentâmeras (Weddell 1856, Bechtel 1921, Friis 1993, Romaniuc Neto & Gaglioti 2009). Como em outros membros da família Urticaceae (Bechtel 1921; Berg 1989, 1990), suas flores são extremamente reduzidas, tanto em tamanho, quanto em número de verticilos (monoclamídeas e díclinas) e de órgãos florais (tetrâmeras, isostêmones, uniovuladas) (Bechtel 1921; Rivières 1956; Stern 1973; Berg 1977; 1989; Friis 1993; Romaniuc Neto & Gaglioti 2009). O baixo número de peças florais e a ausência de um dos verticilos florais estão provavelmente relacionados a eventos de redução, seja por aborto ou união de órgãos (Bechtel 1921). As flores pistiladas detêm maior número de informações morfológicas, sendo caracterizadas pela presença de estilete indiviso e estigma filiforme; perianto tubular, persistente e que se une parcialmente com o fruto, tornando-se carnudo e avermelhado, atuando na atração de animais dispersores (Boehmerieae) (Friis 1993); perianto tripartido, estigma em forma de escova e permanência de estaminódios que ejetam ativamente o aquênio (Elatostemateae) (Friis 1993). O gineceu é bicarpelar, sendo um carpelo frequentemente abortado, conhecido na literatura como pseudomonômero (Ronse De Craene 2010). Em Urticaceae relatos detalhados de gineceu pseudomonômero são raros, exemplificados em *Urtica*, *Laportea*, *Parietaria* (espécies não identificadas pelo autor), *Boehmeria bilobata* e *Girardinia zeylanica* (Eckardt 1937). As vias de desenvolvimento do gineceu pseudomonômero são completamente desconhecidas para a família até o momento.

Neste contexto, as famílias do clado Urticoide, ordem Rosales (Judd et al. 2007; Sytsma et al. 2002; Zhang et al. 2011, APG IV 2016), como Urticaceae, constituem modelos interessantes para estudos dos processos que resultam em uma flor estruturalmente muito

reduzida quando comparada à de grupos proximamente relacionados, como por exemplo Rosaceae.

Assim, este estudo tem como objetivo comparar a ontogenia floral de três espécies pertencentes a três gêneros da tribo Boehmerieae: *Boehmeria cylindrica* (L.) Sw., *Myriocarpa stipitata* Benth. e *Phenax sonneratii* (Poir.) Wedd., a uma espécie da tribo Elastotemateae, *Pilea cadierei* Gagnep. & Guillaumin. A partir da comparação dos dados aqui obtidos, pretende-se dar subsídios para estudos sobre o posicionamento taxonômico dos gêneros em Boehmerieae e Elastotemateae, além de contribuir para o entendimento da construção floral no grupo.

Para cumprir o objetivo, as seguintes questões foram formuladas: (1) As espécies compartilham características de ontogenia floral? Se não, há características exclusivas para cada tribo? (2) Os dados obtidos apoiam a exclusão de *Myriocarpa* de Boehmerieae e sua inclusão em Elastotemateae (ver Hadiah et al. 2008)?

MATERIAIS E MÉTODOS

O material botânico utilizado inclui botões florais em vários estádios de desenvolvimento, coletados de dois (ou três) indivíduos por espécie (ver tabela 1).

Os materiais foram fixados em formalina neutra tamponada (Lillie 1948 apud Clark 1981) ou em solução de Karnovsky - modificado (Karnovsky 1965), dissecados com o auxílio de uma lupa estereoscópica e preparados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz - ML).

Para o exame de superfície (MEV), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica, 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 foram efetuadas em um microscópio

eletrônico de Varredura Jeol JSM-6610LV (FMRP-USP) em 25 kV e as eletromicrografias obtidas em uma câmera digital acoplada.

Para o exame anatômico (microscopia de luz), os materiais foram submetidos à desidratação em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits & Horobin 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (1 a 5 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 5000 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 295 e as escalas nas mesmas condições ópticas.

Tabela 1. Informações sobre as espécies estudadas de Boehmerieae.

Tribo	Espécie	Porte	Tipo de inflorescências	Sistema sexual	Local de coleta	Material testemunha
Boehmerieae	<i>Boehmeria cylindrica</i>	arbustivo, raro herbáceo	glomérulo	monoico	Jardim Botânico - RJ	coleção em álcool da FCFRP/USP
	<i>Myriocarpa stipitata</i>	arbustivo	amento pendente	dioico	Jardim Botânico - RJ	S. Profice s/n (RB 293023)
	<i>Phenax sonneratii</i>	subarbustivo	glomérulo	monoico	Estação ecológica de Ribeirão Preto (Mata de Santa Tereza)	S.P. Teixeira 90 & G.D. Pedersoli (SPFR)
Elatostemateae	<i>Pilea cadierei</i>	herbáceo	glomérulo	monoico	Instituto de Botânica-SP, Brodowki-SP, Ribeirão Preto-SP	S.P. Teixeira 91 & G.D. Pedersoli (SPFR)

A vascularização floral foi avaliada via microtomografia computacional de raios-X (micro-CT). Para tal, botões e partes florais previamente fixados foram infiltrados com 1% de ácido fosfotúngstico (PTA) em etanol a 70% durante 30 dias; a solução contrastante foi alterada diariamente (Staedler et al. 2013). As amostras foram desidratadas em série etanólica, submetidas ao ponto crítico em um aparelho Autosamdri – 850, montadas em hastes de alumínio e colocadas sobre cola (UHU PLUSH, UHU GmbH & Co). As varreduras foram realizadas em um MicroXCT-200, sistema de imagem (Xradia, Pleasanton, CA, EUA) com um L9421-02 90kV de raios-X de microfoco (MFX) fonte (Hamamatsu Fotônica, Iwata City, Japão). As seguintes configurações foram utilizadas: tensão de aceleração - 20, 22, 23, 23 kV; fonte atual 100 μ A; tempo de exposição - 20, 16, 25, 15; imagens por amostra 1000, 758, 758, 758; camera binning - 2; ampliação óptica, 20 x, com tamanhos de pixel de 0,9404 μ m, 1,0754 μ m, 1,1811 μ m e 1,0954 μ m, respectivamente. O tempo total de exposição foi de aproximadamente de 8 a 10 horas para cada amostra.

RESULTADOS

Tribo Boehmerieae

Boehmeria cylindrica (monoica, inflorescência bissexuada)

Organografia

As flores estão reunidas em glomérulos (fig. 1A), são pediceladas, tetrâmeras, monoclamídeas e diminutas (cerca de 2 a 3 mm de comprimento) (figs. 1B-D). Possuem quatro sépalas conadas na base, ápices livres, com numerosos tricomas na região abaxial (figs. 1B-E). Brácteas interflorais não foram observadas. As flores estaminadas (figs. 1B, C) apresentam quatro sépalas, androceu com quatro estames inflexos, cujas anteras, rimosas e dorsifixas, encaixam-se nas sépalas, e um pistilódio no centro. As flores pistiladas (figs. 1D, E) contém um pistilo com um único óvulo.

Figura 1: *Boehmeria cylindrica*. A. Inflorescência bissexuada. B. Aspecto geral da flor estaminada. C. Diagrama da flor estaminada monoclamídea e tetrâmera. D. Aspecto geral da flor pistilada. E. Diagrama da flor pistilada monoclamídea e tetrâmera. Sépalas em verde, anteras em amarelo, pistilódio em roxo, ovário em rosa e óvulo em laranja. Escalas: figura A = 1 cm, B = 1mm e D = 0,5mm. Desenhos: B e D - Maria Alice de Rezende. Crédito da imagem da figura A: André L. Gaglioti.

Desenvolvimento floral

O meristema das flores estaminada e pistilada é arredondado e convexo (fig. 2A). Os primeiros órgãos a se iniciarem são dois primórdios de sépalas laterais (figs. 2B-C). Após o alongamento destes dois primórdios, as outras margens do meristema floral se espessam (fig. 2D) dando origem a mais dois primórdios laterais (fig. 2D), totalizando quatro primórdios (figs. 2E-F).

Figura 2: Desenvolvimento do perianto de *Boehmeria cylindrica* (MEV e ML). A. Meristema floral com formato arredondado antes da iniciação de primórdios (MEV). B. Seção anatômica longitudinal do meristema floral, mostrando as sépalas iniciadas (ML). C-D. Sépalas em alongamento. Note na figura D, o espessando lateral que originará os outros dois primórdios de sépalas (cabeça de seta) (MEV). E-F. Surgimento de mais dois primórdios, totalizando quatro ao final (MEV). Símbolos: fm = meristema floral, s = sépalas. Escalas: A = 10 μ m, B = 20 μ m, C = 10 μ m, D = 20 μ m, E = 10 μ m, F = 20 μ m.

Na flor estaminada, após o alongamento das sépalas, surge um primórdio de carpelo central seguido de quatro primórdios de estames (fig. 3A). Os primórdios de estames e carpelo se alongam durante os estádios intermediários (fig. 3B). O primórdio de carpelo torna-se inflado, originando um pistilódio no centro do botão floral, enquanto os primórdios de estames diferenciam o filete e a antera, mas permanecem menores que o pistilódio em altura (fig. 3C). Na região apical do pistilódio é possível observar apenas um orifício (fig. 3D) e não há iniciação de óvulos. Os estames, desenvolvidos mais tardiamente, ultrapassam o pistilódio em altura e se tornam inflexos (fig. 3E). Por se encontrarem inflexos, os estames ficam na mesma altura que o pistilódio (figs. 3E-F).

Figura 3: Desenvolvimento da flor estaminada de *Boehmeria cylindrica* (MEV e ML). A. Após a iniciação das sépalas, ocorre o surgimento de um primórdio carpelar no centro e quatro primórdios estaminais ao redor (MEV). B. Primórdios estaminais e carpelar em alongamento (MEV). C. Carpelo inflado (pistilódio) e diferenciação dos estames em filete e antera. Note o filete ainda curto e o pistilódio central maior que os estames (MEV). D. Pistilódio apresenta um orifício na região apical (cabeça de seta) (MEV). E. Estames e pistilódio posicionados na mesma altura ao final do desenvolvimento (cabeça de seta) (MEV). F. Seção anatômica transversal do botão foral. Note o pistilódio inflado pressionando as anteras (ML). Símbolos: a = antera, f = filete, p = pistilódio, st = estames. Escalas: A = 20 µm, B = 50 µm, C-D= 100 µm, E = 200 µm, F= 100 µm.

Na flor pistilada, após a iniciação das sépalas, surge um primórdio de carpelo central. Posteriormente, este carpelo se alonga e, com a fenda ainda aberta, um óvulo se desenvolve na região basal (figs. 4A-B). A fenda carpelar se fecha e o estilete começa a se desenvolver (fig. 4C). A flor pistilada apresenta o perianto completamente unido ao redor do pistilo formando um tubo com tricomas (figs. 4D-F). O estigma se diferencia e o óvulo completa seu desenvolvimento (fig. 4G). Na fase final do desenvolvimento, o estigma diferenciado apresenta alguns tricomas (figs. 4H-I). A flor pistilada ao final do desenvolvimento apresenta apenas um feixe vascular que se ramifica em dois sendo que um entra em direção ao óvulo e o outro segue em direção ao estilete e estigma (fig. 4J). Não há iniciação de estames.

Figura 4: Desenvolvimento da flor pistilada de *Boehmeria cylindrica* (MEV e ML). A. Carpel em desenvolvimento com um único óvulo (cabeça de seta) (MEV). B-C. Seção anatômica longitudinal do carpelo (ML). B. Óvulo único e basal (cabeça de seta). C. Formação do estilete (cabeça de seta). D-F. Perianto tubular. D. Seção anatômica transversal evidenciando o tubo formado já no início do desenvolvimento (cabeça de seta) (MEV). E. Em uma fase mais posterior é possível observar vários tricomas na face abaxial do perianto tubular (cabeça de seta) (MEV). F. Seção anatômica transversal do perianto tubular ao redor do pistilo em uma fase mais desenvolvida (cabeça de seta) (ML). G. Seção anatômica longitudinal do pistilo, evidenciando o estigma (seta) e o óvulo (cabeça de seta) em desenvolvimento (ML). H. Estigma e perianto tubular com muitos tricomas (MEV). I. Seção anatômica longitudinal detalhando a flor pistilada ao final do desenvolvimento (MEV). J. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando os feixes vasculares do carpelo em verde, um traço em direção ao óvulo e o outro em direção ao estilete e estigma (cabeças de seta). Símbolos: c = carpelo. Escalas: A = 10 μ m, B = 20 μ m, C = 25 μ m, D = 50 μ m, E = 200 μ m. F-G= 50 μ m. H = 100 μ m. I-J= 100 μ m.

Myriocarpa stipitata (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia

As flores estão reunidas em amentos pendentes (figs. 5A, D), são pediceladas, monoclâmídeas e muito pequenas (cerca de 2 a 3 mm de comprimento). As flores estaminadas (figs. 5B, C) possuem quatro sépalas conadas na base, com o ápice livre e alguns tricomas na região abaxial, quatro estames inflexos, com anteras rimosas e dorsifixas, encaixadas nas sépalas, e um pistilódio central. Brácteas interflorais não foram observadas. As flores pistiladas (figs. 5E, F) são sésseis, muito pequenas (cerca de 2 a 3 mm de comprimento), com ovário unilocular e uniovular.

Figura 5: *Myriocarpa stipitata*. A. Inflorescência com flores estaminadas. B. Aspecto geral da flor estaminada. C. Diagrama da flor estaminada monoclâmídea. D. Inflorescência com flores pistiladas. E. Aspecto geral da flor pistilada. F. Diagrama da flor pistilada monoclâmídea. Sépalas em verde, anteras em amarelo, pistilódio em roxo, ovário em rosa e óvulo em laranja. Escala: A e D = 1 cm, B = 1 mm e E = 0,5 mm. Desenhos: B e E: Maria Alice de Rezende.

Desenvolvimento floral

O meristema da flor estaminada é arredondado e convexo antes da iniciação de órgãos (fig. 6A). Os primeiros primórdios a surgirem são quatro sepalaes (figs. 6B-C). Concomitante ao alongamento das sépalas (fig. 6C) surgem quatro primórdios de estames e um primórdio carpelar ao centro (fig. 6D). As sépalas alongam-se e recobrem os órgãos florais internos (figs. 6D). Os primórdios de estames e carpelo se alongam (figs. 6E-G) e iniciam sua diferenciação. O primórdio carpelar se alonga bastante durante a fase intermediária e torna-se inflado (figs. 6H-J), maior que os estames em altura, não inicia óvulos permanecendo maciço, originando o pistilódio (fig. 6H). Nas fases finais do desenvolvimento os estames se diferenciam em anteras e filetes (fig. 6J) e tornam-se inflexos, e por isso, assumem a mesma altura do pistilódio (fig. 6K). Algumas células da epiderme das sépalas tornam-se mucilaginosas (figs. 6H, L).

Figura 6: Desenvolvimento da flor estaminada de *Myriocarpa stipitata* (MEV e ML). A. Meristema floral arredondado (MEV). B-C. Iniciação e alongamento assíncronos de quatro primórdios de sépalas (MEV). D. Iniciação dos primórdios de estames e de carpelo (centro). Note que as sépalas se alongam e recobrem o botão floral (MEV). E-F. Seção anatômica longitudinal mostrando a posição dos primórdios florais (ML). G. Primórdios de estames e carpelos mais alongados (MEV). H. Seção anatômica longitudinal mostrando que o pistilódio maciço e vascularizado é mais longo que os estames nesta fase do desenvolvimento (ML). I-J. Diferenciação dos estames em anteras e filete. Primórdio carpelar torna-se inflado, originando um pistilódio (MEV). K. Botões florais ao final do desenvolvimento, com as anteras e o

pistilódio completamente diferenciados e as sépalas encerrando o botão floral (MEV). L. Seção anatômica transversal detalhando a figura H. Note nas figuras H e L, as sépalas com algumas células epidérmicas mucilaginosas (cabeças de seta) (ML). Símbolos: a = antera, c = carpelo, f = filete, fm = meristema floral, p = pistilódio, s = sépalas, st = estames. Escalas: A-C = 10 μ m, D = 20 μ m, E-F = 50 μ m, G = 20 μ m, H = 50 μ m, I-J = 100 μ m, K = 200 μ m. L = 100 μ m.

O meristema da flor pistilada é convexo e apresenta forma variável antes da iniciação de primórdios (fig. 7A). Os meristemas florais iniciam dois primórdios de sépalas e um primórdio carpelar na região central (fig. 7B). As sépalas se alongam e o primórdio carpelar sofre uma discreta divisão no centro (fig. 7C). Os primórdios carpelares se alongam de forma desigual durante o desenvolvimento e permanecem unidos pela base (figs. 7D-G). Apenas um óvulo é iniciado na porção basal entre os dois carpelos (figs. 7D-G). O óvulo se desenvolve no interior dos carpelos (figs. 7H-I). Aparentemente apenas um dos carpelos, o mais alongado (c1), contribui para a formação do estilete e estigma. O pistilo se diferencia em ovário, estilete e estigma e apresenta tricomas tectores conspícuos em suas margens (fig. 7J). Ao final do desenvolvimento floral, as sépalas permanecem bastante diminutas na base do ovário (fig. 7K). O óvulo se desenvolve por completo (fig. 7L) e o pistilo apresenta várias células mucilaginosas nas margens (fig. 7M). A vascularização do carpelo é feita por dois feixes vasculares, que seguem para o estilete e estigma (fig. 7N). Não há iniciação de estames.

Figura 7: Desenvolvimento da flor pistilada de *Myriocarpa stipitata* (MEV e ML). A. Meristema floral convexo (MEV). B-C. Seção anatômica longitudinal do botão floral em fase inicial evidenciando a iniciação de duas sépalas e um carpelo central. Note que na imagem C, o carpelo sofre uma divisão, dando origem a dois primórdios (setas) (ML). D-G. Alongamento

desigual dos carpelos com um único óvulo basal entre os carpelos (MEV). H-I. Seção anatômica transversal detalhando o óvulo em desenvolvimento no ovário. Note que o ovário está rodeado por duas sépalas (ML). J. Gineceu completamente desenvolvido com muitos tricomas tectores nas suas margens (MEV). K. Detalhe das sépalas diminutas na base da flor (MEV). L. Óvulo desenvolvido (ML). M. Seção anatômica longitudinal da flor com células mucilaginosas nas margens (cabeças de seta) (ML). N. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando os feixes vasculares do carpelo em laranja escuro (cabeças de seta). Símbolos: c, c1 e c2 = carpelo, fm = meristema floral, o = óvulo. Escalas: A-B = 20 μ m, C = 50 μ m, D-F = 20 μ m, G = 25 μ m, H-I = 50 μ m, J = 500 μ m, K = 200 μ m. L = 100 μ m. M = 200 μ m. N = 100 μ m.

Phenax sonneratii (monoica, inflorescência bissexuada)

Organografia

As flores estaminadas e pistiladas co-ocorrem em glomérulos (fig. 8A). Brácteas interflorais estão presentes. As flores estaminadas (figs. 8B, C) são pediceladas, tetrâmeras ou pentâmeras, monoclamídeas, muito pequenas (cerca de 2 a 3 mm de comprimento), com as sépalas unidas apenas pela base (figs. 8B, C) e face abaxial coberta por tricomas, estames inflexos, cujas anteras são rimosas e dorsifixas, e um pistilo rudimentar na base do botão floral. As flores pistiladas (figs. 8D, E) são sésseis, aclamídeas, muito pequenas (cerca de 2 a 3 mm de comprimento), com ovário unilocular e uniovular.

Figura 8. *Phenax sonneratii*. A. Ramos com inflorescências bissexuadas. B. Aspecto geral da flor estaminada. C. Diagrama da flor estaminada monoclamídea. D. Aspecto geral da flor pistilada. E. Diagrama da flor pistilada aclamídea. Sépalas em verde, anteras em amarelo, pistilódio em roxo, ovário em rosa e óvulo em laranja. Escala: A e D = 1 cm, B = 1 mm e E = 0,5 mm. Desenhos: B e E: Maria Alice de Rezende.

Desenvolvimento floral

Vários meristemas florais iniciam-se assincronicamente na inflorescência (fig. 9A). O meristema floral é convexo (fig. 9B) e coberto por várias brácteas interflorais durante todo o desenvolvimento. Dois primórdios de sépalas são iniciados lateralmente (figs. 9C-D), seguidos por mais três primórdios sepalaes (fig. 9E). As sépalas se alongam (fig. 9F) e encerram completamente o botão floral (fig. 9G). Muitos tricomas são observados na face abaxial das sépalas desenvolvidas (fig. 9H). As flores ainda são protegidas por muitas brácteas interflorais ao final do desenvolvimento (fig. 9I).

Figura 9: Desenvolvimento do perianto de *Phenax sonneratii* (MEV e ML). A. Vários meristemas florais surgem assincronicamente na inflorescência (cabeças de seta) (MEV). B. Meristema floral convexo (MEV). C. Surgimento assíncrono de dois primórdios de sépalas laterais (MEV). D. Seção anatômica longitudinal detalhando a figura C (ML). E-G. Alongamento das sépalas cobrindo completamente os outros órgãos florais (MEV). H. Tricomas tectores na face abaxial das sépalas (MEV). I. Brácteas involucrais da inflorescência (MEV). Símbolos: br = bráctea, fm = meristema floral, s = sépalas. Escalas: A = 50 µm, B-C = 10 µm, D = 20 µm, E = 10 µm, F-G = 20 µm, H = 200 µm, I = 500 µm.

Na flor estaminada, após o alongamento das sépalas (fig. 10A), surgem um primórdio de carpelo central e primórdios de estames (figs. 10A-B). Os estames se diferenciam em filetes e anteras (fig. 10C) e se tornam inflexos no botão floral (figs. 10D-F). Em alguns meristemas florais iniciam-se quatro sépalas e quatro estames (figs. 10D-E, G) enquanto que em outros,

cinco sépalas e cinco estames (figs. 10C, 10H). O carpelo não se alonga e permanece como um rudimento na base do botão floral (figs. 10G-H), sendo coberto por muitos tricomas filamentosos (figs. 10C-E e 10G-H), o que dificulta sua observação na região mediana do botão floral (fig. 10I). Não há iniciação de óvulo.

Figura 10: Desenvolvimento da flor estaminada de *Phenax sonneratii* (MEV e ML). A-B. Seção anatômica longitudinal mostrando dois primórdios de estames e o primórdio carpelar (ML). C. Estames diferenciados em antera e filete (MEV). D. Estames inflexos (MEV). E. Alongamento dos filetes. Note, ao centro, um carpelo rudimentar coberto por tricomas filamentosos (MEV). F. Detalhe de um estame inflexo (MEV). G. Botão floral com uma antera removida para indicar a posição do rudimento carpelar coberto por tricomas (cabeça de seta) (MEV). H. Seção anatômica transversal mostrando as sépalas imbricadas na altura das anteras e o rudimento carpelar ao centro (seta) (ML). I. Sépalas valvares ao final do desenvolvimento. Note que não é

possível observar o rudimento carpelar na região mediana do botão floral (ML). Símbolos: a = antera, c = carpelo, f = filete, s = sépala, st = estame. Escalas: A-B = 20 μm , C-D = 100 μm , E = 50 μm , F = 100, G-H = 100 μm , I = 200 μm .

O meristema da flor pistilada inicia apenas um primórdio carpelar, que é rodeado por várias brácteas. Não há iniciação de sépalas, pétalas ou estames. O carpelo se alonga e forma a fenda carpelar (fig. 11A). Um óvulo é iniciado na posição basal do ovário (figs. 11B-C). A fenda se fecha (fig. 11D) e o óvulo continua a se desenvolver no ovário (fig. 11E). O estilete e o estigma diferenciam-se (figs. 11F-G). Ao final do desenvolvimento, o estilete e o estigma apresentam uma grande quantidade de tricomas unisseriados e multicelulares (figs. 11H-J) e o óvulo encontra-se desenvolvido no interior do ovário (fig. 11K). Um feixe vascular ventral percorre o carpelo (fig. 11L).

Figura 11: Desenvolvimento da flor pistilada de *Phenax sonneratii* (MEV e ML). A. Seção anatômica transversal do primórdio carpelar envolto por brácteas. Note que a fenda começa a se formar (ML). B. Óvulo em desenvolvimento com a fenda carpelar aberta (MEV). C. Seção anatômica transversal com detalhe do óvulo (ML). D. Alongamento do pistilo e diferenciação do estigma (cabeça de seta) (MEV). E. Seção anatômica longitudinal do pistilo com o óvulo em desenvolvimento na região basal do ovário (cabeça de seta) (ML). F. Alongamento do estilete (seta) (MEV). G-I. Seção anatômica longitudinal detalhando o estilete (cabeça de seta) e o estigma. Note os tricomas presentes no estigma em I (ML). J. Estádios finais do desenvolvimento da flor pistilada envolta por duas brácteas (MEV). K. Seção anatômica transversal do óvulo desenvolvido no ovário. Note que a flor é rodeada por uma bráctea (ML). L. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando o feixe vascular do carpelo em verde (cabeças de seta). Símbolos: br = bráctea, c = carpelo. Escalas: A = 100 μ m, B-C = 20 μ m, D = 50 μ m, E-F = 20 μ m, G = 50 μ m, H = 100 μ m, I = 20 μ m, J = 100 μ m, K = 50 μ m, L = 100 μ m.

Tribo Elatostemateae

Pilea cadierei (monoica, inflorescência bissexuada)

Nesta espécie em uma floração a planta produz flores estaminadas e na próxima flores pistiladas.

Organografia

As flores estão reunidas em glomérulos (fig. 12A), são pediceladas, monoclâmídeas e muito pequenas (cerca de 2 a 3 mm de comprimento) (figs. 12B, D). As flores estaminadas (figs. 12 B, C) são de coloração creme-amareladas, possuem quatro sépalas unidas pela base, quatro estames inflexos, cujas anteras são rimosas e dorsifixas, a região apical das sépalas é diferenciada em um apêndice subapical que se encaixa completamente nas anteras, e um pistilo diminuto na base do botão floral. As flores pistiladas (figs. 12D, E) são marrom claras, possuem três sépalas unidas pela base, gineceu com ovário unilocular e uniovular e quatro estames diminutos na base do botão floral. Tanto as flores estaminadas quanto as pistiladas são rodeadas por brácteas interflorais na inflorescência.

Figura 12: *Pilea cadierei*. A. Ramo com inflorescências de flores estaminadas. B. Aspecto geral da flor estaminada monoclamídea. C. Diagrama da flor estaminada. D. Aspecto geral da flor pistilada monoclamídea. E. Diagrama da flor pistilada. Sépalas em verde, anteras em amarelo, pistilódio em roxo, ovário em rosa, óvulo em laranja e estames rudimentares em azul. Escala: A e D = 1 cm, B = 1mm e E = 0,5mm. Desenhos: B e E: Maria Alice de Rezende.

Desenvolvimento floral

O meristema das flores estaminadas é arredondado e convexo antes da iniciação dos órgãos (fig. 13A). Os primeiros primórdios a se iniciarem são de duas sépalas (figs. 13B-C), seguidas de mais duas (fig. 13D). As sépalas se alongam (fig. 13E) e cobrem completamente o botão floral (fig. 13F). Nos estádios intermediários do desenvolvimento, o ápice de cada sépala torna-se protuberante (fig. 13G), alonga-se (fig. 13H) e dobra-se para o interior do botão floral (fig. 13I), adquirindo uma forma de capuz ao final do desenvolvimento (figs. 13J-K). O capuz formado no ápice das sépalas é vascularizado, constituído de epiderme, parênquima homogêneo e alguns idioblastos fenólicos (fig. 13L).

Figura 13: Desenvolvimento do perianto da flor estaminada de *Pilea cadierei* (MEV e ML). A. Seção anatômica longitudinal do meristema floral arredondado e convexo (ML). B. Início de dois primórdios sepalares laterais (MEV). C. Seção anatômica longitudinal dos primórdios de sépalas e carpelo iniciado, envolto por brácteas (ML). D. Vista frontal do meristema floral com quatro primórdios de sépalas em alongamento (MEV). E-F. Sépalas alongadas cobrindo os verticilos internos (MEV). G-I. Diferenciação do ápice das sépalas em uma protuberância (cabecinhas de seta) (MEV). J. Ápice da sépala curvado para o interior do botão floral formando um “capuz” (MEV). K. Detalhe do ápice sepalare em seção anatômica longitudinal (ML). L. Ápice sepalare (“capuz”) vascularizado, constituído de epiderme, parênquima homogêneo e alguns

idioblastos fenólicos (cabeças de seta) (ML). Símbolos: br = bráctea, c = carpelo, fm = meristema floral, s = sépala. Escalas: A-B = 25 μm , C = 20 μm , D = 50 μm , E = 20 μm , F = 25 μm , G = 200 μm , H-I = 500 μm , J-K = 500 μm , L = 200 μm .

Na flor estaminada, após o surgimento das sépalas, quatro primórdios de estames e um primórdio carpelar central são observados no meristema floral (figs. 14A-B). Os primórdios de estames alongam-se (figs. 14C-D) e diferenciam-se em filetes e anteras (figs. 14E-F). O primórdio carpelar não se desenvolve e permanece como um rudimento na base do botão floral (figs. 14G-H). Não há iniciação de óvulo. Vários estômatos estão presentes no carpelo rudimentar (setas) (fig. 14H).

Figura 14: Desenvolvimento da flor estaminada de *Pilea cadierei* (MEV e ML). A. Meristema floral com quatro primórdios de estames e um de carpelo (MEV). B. Detalhe dos órgãos em seção anatômica transversal. Note a união das sépalas pela base (ML). C. Diferenciação das anteras. Note que o carpelo não acompanha o desenvolvimento dos estames (MEV). D. Seção

anatômica longitudinal mostrando em detalhe a figura C (ML). E. Diferenciação das anteras. Note o carpelo rudimentar (cabeça de seta) (MEV). F. Seção anatômica transversal mostrando a posição e o arranjo dos órgãos no botão floral nas fases finais do desenvolvimento (cabeça de seta) (ML). Observe as anteras encaixadas nas sépalas. G. Anteras encaixadas nas sépalas e carpelo rudimentar central (cabeça de seta) (MEV). H. Detalhe do carpelo rudimentar com vários estômatos (cabeças de seta) (MEV). Símbolos: a = antera, c = carpelo, s = sépala, st = estame. Escalas: A-B = 50 μ m, C= 100 μ m, D = 50 μ m, E = 200 μ m, F = 100 μ m, G = 500 μ m, H = 200 μ m.

Na flor pistilada, como na estaminada, o meristema floral é arredondado. Primórdios de sépalas são iniciados (fig. 15A), seguidos por um primórdio carpelar central (fig. 15B). No total, quatro primórdios de sépalas são iniciados (fig. 15C). Posteriormente, surgem quatro primórdios de estames (fig. 15D). O primórdio carpelar se alonga (fig. 15E) e inicia a formação de um óvulo basal (figs. 15F-G). Os primórdios de estames não continuam seu desenvolvimento (figs. 15E-F), permanecendo rudimentares na base do botão floral (figs. 15H-J). Não há diferenciação em antera e filete (fig. 15K), nem formação de tecido esporogênico (figs. 15I-J) nos estames rudimentares. São formados por epiderme e parênquima de preenchimento e não vascularizados (figs. 15I-J). O ovário (fig. 15L) e estigma (fig. 15M) diferenciam-se, sendo o estilete de tamanho reduzido (figs. 15K-L). O estigma torna-se peltado (fig. 15M). Um traço vascular penetra no pistilo e se ramifica logo na porção basal, um segue para o óvulo enquanto o outro segue para o estilete e estigma (fig. 15N).

Figura 15: Desenvolvimento da flor pistilada de *Pilea cadierei* (MEV e ML). A-B. Seção anatômica longitudinal do meristema floral. A. Primórdios de sépalos iniciados (ML). B. primórdio carpelar iniciado ao centro (ML). C. Sépalos alongadas cobrindo os verticilos internos (MEV). D. Seção anatômica longitudinal mostrando primórdios de estames (ML). E. Alongamento do carpelo com visualização de sua fenda (cabeças de seta) (MEV). Note que os

estames não se alongam. F-G. Seção anatômica longitudinal (F) e transversal (G) mostrando um óvulo em desenvolvimento (cabeça de seta) (ML). H. Estames permanecem rudimentares na base do ovário. Note que não há diferenciação em antera e filete (MEV). I-J. Seção anatômica longitudinal (I) mostrando os estames rudimentares, não vascularizados; e transversal (J) evidenciando que não há formação de tecido esporogênico (cabeças de seta) (ML). K. Pistilo diferenciado em ovário, estilete curto e estigma tricomatoso. Note os estames rudimentares (cabeça de seta) na base do ovário e a superfície estigmática coberta por tricomas (seta) (MEV). L. Seção anatômica longitudinal da flor pistilada desenvolvida (ML). M. Seção anatômica transversal mostrando o estigma peltado em detalhe (ML). N. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando o feixe vascular do carpelo em verde, um traço segue para o óvulo enquanto o outro segue para o estilete e estigma (cabeças de seta). Símbolos: c = carpelo, er = estame rudimentar, s = sépalas. Escalas: A-D = 50 μ m, E = 50 μ m, F = 50 μ m, G = 100 μ m, H = 100 μ m, I = 50 μ m, J = 100 μ m, K-L = 200 μ m, M = 100 μ m, N = 200 μ m.

DISCUSSÃO

As espécies estudadas de Boehmerieae (*Boehmeria cylindrica*, *Myriocarpa stipitata* e *Phenax sonneratii*) compartilham várias características de desenvolvimento floral, tais como: ocorrência de brácteas, presença de apenas um verticilo protetor, sem que haja iniciação de órgãos de um segundo verticilo; meria do perianto estabelecida pela iniciação de um número fixo de primórdios, sem que haja divisões ou aborto; diclinia decorrente de aborto carpelar nas flores estaminadas e de ausência de primórdios estaminais na flor pistilada (ver tabela 2). *Pilea cadierei* (Elatostemateae) apresenta características bastante semelhantes às descritas acima, mas as flores pistiladas apresentam estames rudimentares, ou seja, a diclinia nessa espécie se dá por aborto tanto nas flores pistiladas quanto nas estaminadas. A ordem vertical de iniciação dos órgãos também é compartilhada pelos integrantes de Boehmerieae e Elatostemateae, sendo: sépalas, estames + pistilódio (flor estaminada - *Boehmeria cylindrica* e *Myriocarpa stipitata*), sépalas + pistilo rudimentar (flor estaminada - *Phenax sonneratii* e *Pilea cadierei*), sépalas + pistilo (flor pistilada - *B. cylindrica* e *M. stipitata*) e sépalas + pistilo + estames rudimentares (flor pistilada - *P. cadierei*).

A ordem vertical de iniciação de verticilos florais encontrada nas espécies estudadas parece comum em Urticaceae, com registros em *Laportea aestuans*, *Urera baccifera*, *Urtica dioica*, *Cecropia pachystachya*, *Coussapoa microcarpa*, *Pourouma cecropiifolia*, *Parietaria*

debilis (comunicação pessoal) e também para espécies de Moraceae, como *Ficus citrifolia*, *F. religiosa*, *F. racemosa* e *F. hispida* (Basso-Alves et al. 2014), *Maclura tinctoria* e *Morus nigra* (Leite 2016), Cannabaceae, como *Cannabis sativa*, *Celtis iguanaea* e *Trema micrantha* e Ulmaceae, como *Ampelocera glabra* (F. M. Leme - comunicação pessoal).

A semelhança das três espécies estudadas de Boehmerieae quanto ao desenvolvimento floral não apoia os dados moleculares que sugerem uma relação mais próxima de *Myriocarpa stipitata* com a tribo Elatostemeae. A estrutura final e ontogenia das flores pistiladas e estaminadas de *M. stipitata* são mais semelhantes à de *Boehmeria cylindrica*, espécie cujo gênero é o tipo na tribo Boehmerieae, do que à de *Pilea cadierei*, espécie da tribo Elatostemeae. A diferença quanto à estrutura do pistilo abortado é marcante: *P. cadierei* exibe flores pistiladas com estames rudimentares e flores estaminadas com pistilo rudimentar desde o início do desenvolvimento enquanto *M. stipitata* exibe flores pistiladas sem estames/estames rudimentares e flores estaminadas com pistilódio inflado.

Apenas um verticilo do perianto é iniciado nas quatro espécies estudadas, com exceção das flores pistiladas aclamídeas de *Phenax sonneratii*. Evidências morfológicas de que este verticilo se trata de cálice são: iniciação assincrônica, alongamento rápido, epiderme com células não papilosas, união pela base permanecendo os ápices livres, persistência após a polinização, e robustez (mesofilo espesso, com células parenquimáticas justapostas) provavelmente atuando como atrativos para animais dispersores (Friis 1993, Endress 1994, Soltis et al. 2005, Ronse De Craene 2010). Nossos dados confirmam a proposta de Ronse De Craene (2003), de que há perda de pétalas para Urticaceae.

O número de traços vasculares que entram na sépala poderia ser mais um caráter morfológico a ser testado nas espécies aqui estudadas. No entanto, ao contrário dos três traços vasculares esperados, o estudo da vascularização floral mostrou que apenas um traço vascular penetra e percorre o órgão todo sem se ramificar nas três espécies estudadas.

Diferença na vascularização das sépalas já foi encontrada em *Cecropia pachystachya* (Urticaceae, comunicação pessoal), e em espécies de Moraceae (Puri 1951), família próxima à Urticaceae, na qual as sépalas das flores pistiladas apresentam três feixes vasculares enquanto as das flores estaminadas apenas um feixe. Tais dados indicam que o perianto das flores estaminadas e pistiladas não são homólogos em estrutura.

Flor aclamídea, com ausência completa de órgãos do perianto desde o início do desenvolvimento, é condição exclusiva de *Phenax sonneratii* na tribo Boehmerieae até o momento. A proteção destas flores é atribuída às brácteas involucrais que constituem um envoltório para a flor em desenvolvimento. Esta ausência de perianto também foi descrita para espécies de Moraceae, como *Brosimum alicastrum*, *B. guianense* (Ribeiro 2007), *B. gaudichaudii* (Jacomasi et al. 2010, Leite 2016), *Helianthostylis sprucei* e *Trymatococcus amazonicus* (Ribeiro 2007).

Sinorganização no verticilo protetor é condição comum em Urticaceae e nas espécies estudadas, e resulta de união parcial ou total das sépalas nas fases intermediárias do desenvolvimento. A sinorganização, seja por conação ou adnação de órgãos, forma um aparato floral funcional que, na maioria das vezes, está associado diretamente aos mecanismos de polinização zoófila (Endress 1994). Considerando que as espécies aqui estudadas são anemófilas, é provável que esta sinorganização esteja mais relacionada à proteção dos verticilos mais internos (ver Berg 1990). De fato, o cálice e o androceu nas espécies estudadas mantêm relações estrutural e funcional bastante estreitas. O número de sépalas iniciadas nas flores estaminadas, por exemplo, segue o de estames, provavelmente pelo cálice atuar na proteção do androceu nos estádios iniciais do desenvolvimento floral e no mecanismo de liberação explosiva do pólen na antese (ver relatos de estames urticáceos em Rohwer 1993). Outra ilustração para esta função pode ser encontrada nas flores pistiladas de *Boehmeria cylindrica*, nas quais o perianto é totalmente unido, formando um tubo ao redor do pistilo. Além da função de proteção no decorrer do desenvolvimento floral, esse perianto

tubular, também relatado em *Cecropia pachystachya* (Urticaceae), pode atuar na defesa do fruto/semente em formação (Berg 1990).

As vias de desenvolvimento que levam à diclinia nas espécies estudadas são semelhantes nas flores estaminadas (aborto do pistilo), mas diferente nas flores pistiladas (ausência de estames desde o início do desenvolvimento em *Phenax sonnereratti*, *Boehmeria cylindrica* e *Myriocarpa stipitata* (Boehmerieae) vs. aborto de estames em *Pilea cadierei* (Elatostemeteae). Esta variação é comumente encontrada em outras espécies de Urticaceae e nas demais famílias do clado Urticoide. Ausência de estame na flor pistilada ocorre em *Urtica cannabiana* (Payer 1857) e *Laportea canadensis* (Sattler 1973, MacDonald 1974), espécies de Urticaceae, em algumas espécies de Moraceae (Baillon 1861, Bechtel 1921, Condit 1932, Johri and Konar 1956, Galil et al. 1970, Moncur 1985, Verkerke 1987, 1988, Beck and Lord 1988, Maier et al. 1997, Basso-Alves et al. 2014, Leite 2016), e de Cannabaceae (Payer 1857, Martins 2009, F. M. Leme - comunicação pessoal). Aborto em ambos os morfos florais já foi relatado em *Urtica membranaceae* (Payer 1857) e *Laportea canadensis* (Sattler 1973), espécies de Urticaceae, em Moraceae (Condit 1932, Galil et al. 1970, Granville 1971, Verkerke 1987, Beck and Lord 1988, Basso-Alves et al. 2014), Cannabaceae (Martins 2009, F. M. Leme - comunicação pessoal), e Ulmaceae (Todzia 1992). Estas condições podem ser estendidas até para espécies com diferentes expressões sexuais, já que as vias do desenvolvimento floral que levam à formação das flores estaminadas e pistiladas são similares entre as espécies monoicas (*P. sonnereratti*, *B. cylindrica* e *Pilea cadierei*) e dioicas (*Myriocarpa stipitata*) (ver comparações entre espécies nas tabelas 2 e 3).

Aborto de estames como relatado para *Pilea cadierei* é uma condição incomum em Urticaceae, família em que a ausência de verticilos florais desde o início do desenvolvimento é mais comumente encontrada. Os estames e pistilos rudimentares encontrados em *Pilea cadierei* aparentemente não apresentam nenhum significado biológico, já que não formam antera ou óvulo, são constituídos por tecido fundamental (parenquimático) e não são

vascularizados. Sua única especialização é a presença de células fenólicas, provavelmente, atuando na defesa da flor contra herbivoria. Em outras Urticaceae (*Elatostema*, *Lecanthus* e *Pilea*) cujas flores pistiladas exibem estaminódios, os filetes são inflexos e, por permanecerem no fruto maduro, atuam na sua ejeção (Berg 1989, Friis 1993). Órgãos reduzidos em tamanho, isto é, mais curtos e/ou mais estreitos, e que perderam sua função original, podem se tornar instáveis em número e forma, porque as restrições impostas à forma pelas funções não existem (Endress 2008). No entanto, os estames e carpelo rudimentares de *P. cadierei* podem alterar a arquitetura floral, como por exemplo, a simetria (ver Tucker 1997, Endress 2012) e, mesmo, ocupar o espaço de outros órgãos florais (Endress 2008). De fato, a flor pistilada de *P. cadierei* exibe muitos tricomas na base do pistilo rudimentar, que podem ser interpretados como elementos preenchedores de espaços irregulares no botão floral (Endress 2008). A presença destes tricomas concentrados em certas regiões das flores também é associada à proteção contra herbívoros e fatores físicos (Endress 2008). Em Moraceae, família próxima a Urticaceae, é comum a ocorrência de tricomas de proteção nos órgãos florais (Berg 1990).

A questão da pseudomonomeria em Urticaceae é antiga (ver Bechtel 1921) e ainda bastante polêmica. Os relatos apontam que, pela morfologia externa e comparação a famílias proximamente relacionadas, ocorre um segundo carpelo (Eckardt 1937). A iniciação de um primórdio carpelar e sua divisão em dois primórdios nas espécies aqui estudadas de Boehmerieae, assim como a vascularização do gineceu (entrada de um traço dorsal que se divide em dois ou entrada de dois traços vasculares dorsais) apoia a proposta de Eckardt (1937). No entanto, as vias que levam à formação deste tipo de gineceu nas espécies estudadas são distintas.

Em *Myriocarpa stipitata*, há a iniciação de um primórdio carpelar, esse primórdio sofre uma pequena divisão originando dois, os dois primórdios de carpelos resultantes se alongam, mesmo que de maneira desigual, sendo que ambos contribuem com a constituição do ovário e apenas um com a do estilete e do estigma. Casos semelhantes ao de *M. stipitata* ocorrem em

espécies de Moraceae, como em: *Castilla elastica*, *Brosimum gaudichaudii*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra* (Leite 2016).

Em *Boehmeria cylindrica*, *Phenax sonneratii* (Boehmerieae) e *Pilea cadierei* (Elatostemateae), as evidências ontogênicas mostram que o gineceu é monômero, pois apenas um primórdio carpelar surge no meristema floral, não se divide e alonga-se. Se considerarmos a proposta de Bechtel (1921), que relata feixes vasculares abortivos em algumas espécies de Urticaceae (*Urtica gracilis* e *Laportea canadensis*), o que seria um indicador de um segundo carpelo (Bechtel 1921, Eckardt 1937, Ronse De Craene 2010), ainda assim, confirmamos a presença de gineceu monômero em *Boehmeria cylindrica*, *Phenax sonneratii* e *Pilea cadierei*, pois nenhum feixe vascular abortivo foi observado na flor destas espécies.

Relatos de pseudomonomeria para famílias próximas a Urticaceae foram encontrados em Cannabaceae (Payer 1857, Eckardt 1937, Cronquist 1981), Moraceae (Eckardt 1937, Cronquist 1981) e Ulmaceae (Eckardt 1937, Okamoto et al. 1992, Omori & Terabayashi 1993), ou seja, para todas as outras famílias do clado Urticoide (Sytsma et. al 2002), sendo uma sinapomorfia potencial deste grupo. É preciso considerar que a condição gineceu pseudomonômero é variável no clado (Leite 2016), tanto quanto à ontogenia quanto à vascularização. Neste caso, Urticaceae parece apresentar características apomórficas no grupo, exemplificadas pela redução de um dos carpelos e a posição basal do óvulo ortótropo (Bechtel 1921, Endress 2011).

Phenax sonneratii e *Pilea cadierei* apresentam tricomas tectores concentrados na região basal dos carpelos rudimentares da flor estaminada, onde nas outras espécies estudadas há a presença de um pistilódio inflado ocupando toda a região central do botão floral. A presença desses tricomas ocupando essa região indica que eles podem atuar como material de preenchimento na proteção contra herbívoros e fatores abióticos que poderiam provocar dessecação, por exemplo (Endress 2006).

Pilea cadierei é uma espécie de Urticaceae com características florais interessantes e aparentemente exclusivas. As sépalas das flores estaminadas apresentam uma especialização apical (“capuz”) que surge já durante os estádios intermediários do desenvolvimento. Esta especialização permite o encaixe das anteras nas sépalas, condição associada ao mecanismo de liberação explosiva dos grãos de pólen. O “capuz”, sendo, constituído de tecido parenquimático e um grande espaço central, deve ser leve o bastante para se desprender das anteras, impulsionando-as para liberação explosiva de pólen na antese. Esse encaixe é bastante discutido por Endress (2008), que relata que a arquitetura floral pode ser influenciada pelos órgãos próximos durante o desenvolvimento. As flores pistiladas não apresentam essa especialização sepalal.

Destacamos também, que nessa espécie, parece ocorrer sazonalidade nos tipos de flores produzidas em cada floração, ou seja, em uma floração o indivíduo origina flores estaminadas e na próxima origina flores pistiladas. Esta labilidade no sistema sexual em *Pilea cadierei* deve ocorrer sob comando de fitorreguladores, relatados em outras espécies, como *Cannabis sativa* e *Humulus lupulus* (Cannabaceae - Chailakhyan & Khrianin, 1987). Para *Urtica dioica*, é descrito que os indivíduos monoicos produzem flores estaminadas e a possibilidade de alternância de morfos florais ocorre de acordo com as circunstâncias ambientais (temperatura, umidade, tipo de solo) (Glawe & Jong 2005).

Concluindo, apesar da circunscrição de Boehmerieae ser polêmica, sendo a tribo considerada parafilética por alguns autores (Hadijah et al. 2008, Wu et al. 2013, 2015), por incluir *Myriocarpa* Benth. (Hadijah et al. 2008), o desenvolvimento floral não apoia a proximidade de *M. stipitata* a *Pilea cadierei*, da tribo Elatostemeae. Pelo contrário, *M. stipitata* compartilha muitas características de desenvolvimento floral com as duas espécies estudadas da mesma tribo, e *Pilea cadierei* é a espécie com maior número de características exclusivas.

Tabela 2. Comparação de caracteres de morfologia floral nas espécies estudadas de Boehmerieae e Elatostemateae. Células vazias indicam ausência de informações. Símbolos: D = dioica e M = monoica.

Tribo	Espécie	Morfo floral	Número de sépalas	Número de estame/ estame rudimentar	Presença de pistilo/ pistilódio/pistilo rudimentar	Grau de união das sépalas	Ordem vertical de iniciação dos órgãos
Boehmerieae	<i>Boehmeria cylindrica</i>	estaminado	4	4 (estames)	pistilódio	base	sépalas, pistilódio e estames
		pistilado	4		pistilo	livres	sépalas e pistilo
	<i>Myriocarpa stipitata</i>	estaminado	4	4 (estames)	pistilódio	base	sépalas, pistilódio + estames
		pistilado	2		pistilo	livres	sépalas rudimentares e pistilo
	<i>Phenax sonnereratti</i>	estaminado	4	4 (estames)	pistilo rudimentar	base	sépalas, pistilo rudimentar + estames
		pistilado			pistilo		pistilo
Elatostemateae	<i>Pilea cadierei</i>	estaminado	4	4 (estames)	pistilo rudimentar	base	sépalas, pistilo rudimentar + estames
		pistilado	4	4 (rudimentares)	pistilo	base	sépalas, pistilo + estames rudimentares

Tabela 3. Relatos de ausência de carpelo/estame desde o início do desenvolvimento floral (I) ou de aborto (A) em espécies do clado Urticoide, classificadas de acordo com a expressão sexual (A=andromonoicia, D=dioicia, M=monoicia). Células vazias significam ausência de dados disponíveis.

Família	Espécie	Sistema sexual	Flor estaminada	Flor pistilada	Referências
Urticaceae	<i>Boehmeria cylindrica</i> (L.) Sw.	M	A	I	Presente estudo
	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul	D	I	I	Presente estudo
	<i>Laportea aestuans</i> (L.) Chew	M	A	I	Presente estudo
	<i>Laportea canadensis</i> (L.) Gaudich.		A	I	Sattler 1973
	<i>Myroiocharpa stipitata</i> Benth.	D	A	I	Presente estudo
	<i>Phenax sonnereratti</i> (Poir.) Wedd.	M	A	I	Presente estudo
	<i>Pilea cadieri</i> Gagnep. & Guillaumin		A	A	Presente estudo
	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	D	A	I	Presente estudo
	<i>Urtica cannabina</i> L.			I	Payer 1857
Moraceae	<i>Artocarpus heterophyllus</i> Lam.	M	I	I	Moncur 1985
	<i>Broussonetia papyrifera</i> (L.) L'Hér. ex Vent.	D		I	Baillon 1861
	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	M	I	I	Leite 2016
	<i>Castilla elastica</i> Sessé	A	I	A	Leite 2016
	<i>Clarisia ilicifolia</i> (Spreng.) Lanj. & Rossberg	D	I	I	Leite 2016
	<i>Dorstenia astyanactis</i> Aké Assi	M	A		Granville 1971
	<i>Dorstenia contrajerva</i> L.	M	A		Granville 1971
	<i>Dorstenia embergeri</i> Mangenoti	M	A		Granville 1971
	<i>Dorstenia volkensii</i> Engl.	M	A		Granville 1971
	<i>Ficus asperifolia</i> Miq.	G	A	I	Verkerke 1987
	<i>Ficus carica</i> L.	G	A	I	Condit 1932; Beck and Lord 1988
	<i>Ficus citrifolia</i> Mill.	M	I	I	Basso-Alves et al. 2014
	<i>Ficus hispida</i> L.	G	A	I	Basso-Alves et al. 2014

	<i>Ficus racemosa</i> L.	M	I	I	Basso-Alves et al. 2014
	<i>Ficus religiosa</i> L.	M	I	I	Johri and Konar 1956, Basso-Alves et al. 2014
	<i>Ficus sur</i> Forssk.	M	I	I	Verkerke 1988
	<i>Ficus sycomorus</i> L.	M	A	I	Galil et al. 1970
	<i>Maclura pomifera</i> (Raf.) C.K. Schneid.	D	I	I	Bechtel 1921, Maier et al. 1997
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D.Don	D	A	I	Leite 2016
	<i>Morus alba</i> L.	D	A	I	Bechtel 1921
	<i>Morus nigra</i> L.	D	A	I	Baillon 1861, Leite 2016
	<i>Morus rubra</i> L.	D	A	I	Maier et al. 1997
	<i>Cannabis sativa</i> L.	D	I	I	Payer 1857
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	A	A		F. M. Leme - comunicação pessoal
	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	D	A	I	Martins 2009
	<i>Ampelocera glabra</i> Kuhl.	M	A		Todzia 1989
Ulmaceae	<i>Phyllostylon brasiliense</i> Capan. ex Benth. & Hook. f.	A	A		Todzia 1992

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG (Angiosperm Phylogeny Group) IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181:1-20.
- Baillon, H., 1861.** Mémoire sur le développement du fruit des Morées. *Adansonia* 1:214 e 231.
- Basso-Alves, J.P., Pereira, R.A.S., Peng, Y.Q & Teixeira, S.P. 2014.** Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). *Acta Oecologica* 57:5-16.
- Bechtel, A.R. 1921.** The floral anatomy of the Urticales. *American Journal of Botany* 8:386-410.
- 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.
- Berg, C.C. 1977.** Urticales, their differentiation and systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 1:349-374.
- Berg, C.C. 1989.** Systematics and phylogeny of Urticales. *In*: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.). *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae. "Higher" Hamamelidae.* v. 2. Claredon Press, Oxford, London 408:193-200.
- Berg, C.C. 1990.** Differentiation of flowers and inflorescences of Urticales in relation to their protection against breeding insects and to pollination. *Sonunerfeltia* 11:13-34.
- Chailakhyan, M.K. & Khrianin, V.N. 1987.** Sexuality in plants and its hormonal regulation. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Clark, G. 1981.** Staining procedures. 4^a ed. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Condit, I.J. 1932.** The structure and development of flowers in *Ficus carica* L. *Hilgardia* 6:443-481.
- Conn, B.J. & Hadiah, J.T. 2009.** Nomenclature of tribes within the Urticaceae. *Kew Bulletin* 64:349-352.
- Cronquist, A. 1981.** An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Eckardt, T. 1937.** Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomen Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina* 8-34.

- Endress, P.K. 1994.** Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press.
- Endress, P.K. 2006.** Angiosperm Floral Evolution: Morphological Development Framework. In Advances In Botanical Research Incorporating Advances in Plant Pathology. Vol. 44, (eds) Soltis, D.E.; Leebens-Mack, J.H.; Soltis, P.S.; Callow, J.A., Elsevier, United States of America, pp. 2-46.
- Endress, P.K. 2008.** The whole and the parts: relationships between floral architecture and floral organ shape, and their repercussions on the interpretation of fragmentary floral fossils. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 95: 101-120.
- Endress, P.K. 2011.** Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. *Annals of Botany* 107:1465-1489.
- Endress, P.K. 2012.** The immense diversity of floral monosymmetry and asymmetry across angiosperms. *Botanical Review* 78:345-397.
- Friis, I. 1993.** Urticaceae. In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The families and genera of vascular plants – II. Flowering plants - Dicotyledons, Magnoliid, Hammelid and Caryophyllid families. Springer Verlag, Berlin 2:612-630.
- Gaglioti, A.L. & Romaniuc-Neto, S. 2012.** Urticaceae Juss. In: Wanderley, M.G.L.; Shepherd, G.J.; Melhem, T.S.; Giulietti, A.M. & Martins, S.E. (eds.). *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo*. Imprensa oficial, São Paulo, v. 7., pp. 331-361.
- Gaglioti, A.L. & Romaniuc-Neto, S. 2014.** Urticaceae no Estado de São Paulo, Brasil. *Diversidade e Conservação das urtigas de São Paulo*. OmniScriptum GmbH & Co. KG & Novas Edições Acadêmicas, Saarbrücken.
- Galil, J., Dulberger, R. & Rosen, D. 1970.** The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the syconia in *Ficus sycomours* L. *New Phytologist* 69:103-111.
- Gangadhara, M. & Inamdar, J.A. 1977.** Trichomes and Stomata, and Their Taxonomic Significance in the Urticales. *Plant Systematics Evolution* 127:121-137.
- Gerrits, P.O. & Horobin, R. W. 1991.** The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands.

- Glawe, G. A. & Jong, T. J. 2005.** Environmental conditions affect sex expression in monoecious, but not in male and female plants of *Urtica dioica*. *Sexual Plant Reproduction* 17:253-260.
- Granville, J.J. 1971.** Notes sur la biologie florale de quelques espèces du genre *Dorstenia* (Moracées). Cah. ORSTOM, Sér. Biol. 15. **Geltman, D.V. 1992.** *Urtica galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz (Urticaceae) in Wicken Fen (E. England). *Watsonia* 19:127-129.
- Hadiah, J.T., Conn, B.J. & Quinn, C.J. 2008.** Infra-familial phylogeny of Urticaceae, using chloroplast sequence data. *Australian Systematic Botany* 21: 375–385.
- Jacomassi, E., Moscheta, I.S. & Machado, S.R. 2010.** Morfoanatomia e histoquímica de órgãos reprodutivos de *Brosimum gaudichaudii* (Moraceae). *Revista Brasileira Botânica* 33:115-129.
- Johri, B.M & Konar, R.N. 1956.** The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. *Phytomorphology* 6:97-111.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2007.** Plant systematics: a phylogenetic approach. 3 ed. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Karnovsky, M.J. 1965.** A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* 27:137-138.
- Leite V. G. 2016.** Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de Moraceae. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, 1-135.
- Lillie, R.D. 1954.** Histopathology technic and practical histochemistry, McGraw-Hill Book Co, New York.
- MacDonald, D. 1974.** Theoretical problems of interpreting floral organogenesis of *Laportea canadensis*. *Canadian Journal of Botany* 52:639-644.
- Maier, C.G.A., Chapman, K.D. & Smith, D.W. 1997.** Phytoestrogens and floral development in dioecious *Maclura pomifera* (Raf.) Schneid. and *Morus rubra* L. (Moraceae). *Plant Science* 130:27–40.
- Martins, E.G.A. & Pirani, J.R. 2009.** Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Cannabaceae. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 27:247-251.
- Moncur, M.W. 1985.** Floral Ontogeny of the Jackfruit, *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae). *Australian Journal of Botany* 33:585-593.

- Monro, A.K. 2006.** The revision of species-rich genera: a phylogenetic framework for the strategic revision of *Pilea* (Urticaceae) based on cpDNA, nrDNA and morphology. *American Journal of Botany* 93: 426- 441.
- Monro, A.K. 2009.** A new species of *Pilea* (Urticaceae) from the Talamanca Mountains, Costa Rica. *Phytotaxa* 2: 24-28.
- O'Brien, T.P.; Feder, N. & Mccull, Y M.E. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. *Protoplasma* 59:368-373.
- Okamoto, M., Kosuge, K. & Fukuoka, N. 1992.** Pistil development and parietal placentation in the pseudomomorous ovary of *Zelkova serrata* (Ulmaceae). *American Journal Botany* 79:921-927.
- Omori Y. & Terabayashi S. 1993.** Gynoecial vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). *Journal of Plant Research* 106:249-258.
- Payer, J.B. 1857.** *Éléments de Botanique*. Vol. I: Organographie. Langfois et Leclerq, Paris.
- Puri, V. 1951.** The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *The Botanical Review* 17:471-553.
- Ribeiro, J.E.L.S. 2007.** Estudos sobre a filogenia, taxonomia e evolução de caracteres reprodutivos em Moraceae Gaudich. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. 1-122.
- Rivières, R. 1956.** Fleurs et inflorescence de quelques Urticacées. *Naturalia Monspeliensia*, Montpellier 3:189-204.
- Rohwer, J.G. 1993. Moraceae.** In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The families and genera of vascular plants – II. Flowering plants - Dicotyledons, Magnoliid, Hammelid and Caryophyllid families. Springer Verlag, Berlin 2:438-453.
- Romaniuc Neto, S. & Gaglioti, A.L. 2009.** Urticaceae. In: J.R. Stehmann, R.C. Forzza, A. Salino, M. Sobral, D.P. Costa & L.H.Y. Kamino (eds.). *Plantas da Floresta Atlântica*. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 489-490.
- Ronse De Craene, L.P. 2003.** The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *International Journal Plant Science* 164:225-235.
- Ronse De Craene, L.P. 2010.** Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Royal Botanic Garden, Edinburgh.

- Sattler, R. 1973.** Organogenesis of flowers: a photographic text-atlas. University of Toronto Press, Toronto.
- Staedler, Y.M, Masson, D & Shönenberger, J. 2013.** Plant Tissues in 3D via X-Ray Tomography: Simple Contrasting Methods Allow High Resolution Imaging. *PLoS ONE* 8, e75295.
- Stern, W L. 1973.** Development of the Amentiferous concept. *Brittonia* 25:316-333.
- Soltis, D.E., Soltis P.S., Endress P.K., & Chase M.W. 2005.** Phylogeny and Evolution of Angiosperms. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Sytsma, K.J., Morawetz, J., Pires, J.C., Nepokroeff, M., Conti, E., Zjhra, M., Hall, J.C. & Chase, M.W. 2002.** Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcl*, *trnLF*, and *ndhF* sequences. *American Journal of Botany* 89:1531-1546. *Garden* 76:1087-1102.
- Todzia, C.A. 1989.** A revision of Ampelocera (Ulmaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76:1087-1102.
- Todzia, C.A. 1992.** A reevaluation of the genus *Phyllostylon* (Ulmaceae). *Sida* 15:263-270.
- Tucker, S.C. 1997.** Floral evolution, development, and convergence: the hierarchical-significance hypothesis. *International Journal of Plant Sciences* 156:143-161.
- Verkerke, W. 1987.** Syconial anatomy of *Ficus asperifolia* (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C.* 90: 461-492.
- Verkerke, W. 1988.** Flower development in *Ficus sur* Forsskål (Moraceae). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Serie C* 91: 175-195.
- Weddell, H.A. 1856.** Monographie de la famille des Urticacées. *Archives du Museum d'Histoire Naturelle, Paris* 9:1-591.
- Wilmot-Dear, C.M. & Friis, I. 2013.** The Old World species of *Boehmeria* (Urticaceae, tribus *Boehmerieae*). A taxonomic revision. *Blumea* 58:85-216.
- Woodland, D.W. 1989.** Biology of temperate Urticaceae (nettle) family. In: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.). *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae, "Higher" Hamamelidae.* v. 2. Clarendon Press, Oxford, London, v. 40B, pp. 309-318.
- Wu, Z.Y., Monro, A., Milne, R. I., Wang, H., Yi, T. S., Liu, J. and Li D. Z. 2013.** Molecular phylogeny of the nettle family (Urticaceae) inferred from multiple loci of three

genomes and extensive generic sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69:814-827.

Wu, Z.Y., Milne, R.I., Chen, C-J., Liu, J., Wang, H. and Li D-Z. 2015. Ancestral State Reconstruction Reveals Rampant Homoplasy of Diagnostic Morphological Characters in Urticaceae, Conflicting with Current Classification Schemes. *Plos One* DOI:10.1371/journal.pone.0141821.

Zhang, S., Soltis, D.E., Yang, Y., LI,D. & YI,T. 2011. Multi-gene analysis provides a well-supported phylogeny of Rosales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60:21-28.

PARTE II: DESENVOLVIMENTO FLORAL DE ESPÉCIES DA TRIBO URTICEAE (URTICACEAE)

RESUMO

Urticeae é uma tribo circunscrita na família Urticaceae, cujos membros são popularmente conhecidos pela presença de tricomas urticantes que atuam na defesa da planta contra ataque de herbívoros. Exemplos são *Laportea aestuans* (L.) Chew, *Urera baccifera* (L.) Gaudich. Ex Wedd. e *Urtica dioica* L., três espécies urticantes que apresentam flores muito pequenas e inconspícuas, díclinas e monoclamídeas. O número de peças florais do perianto e androceu é bastante variável até mesmo em uma mesma espécie. Além disto, há dúvidas em relação à presença de um gineceu pseudomonômero (= gineceu sincárpico formado por um carpelo portador de óvulo e outros não iniciados ou não desenvolvidos). Sendo assim, este trabalho visa a estudar comparativamente a morfologia da flor em desenvolvimento destas três espécies a fim de compreender as vias que levam à extrema redução floral. Para tal, botões florais de vários tamanhos e flores foram coletados de pelo menos três indivíduos por espécie, e processados para exame de superfície em microscopia eletrônica de varredura e para exame histológico em microscopia fotônica; estudos de vascularização do gineceu também foram realizados via microtomografia computacional de raios-X (micro-CT), fornecendo reconstruções 3D da estrutura floral. *Laportea aestuans*, *Urera baccifera* e *Urtica dioica* apresentam variação no número de peças florais: na flor estaminada, o perianto e o androceu podem conter quatro ou cinco peças, e um único pistilódio, com início de formação de óvulo em *Urtica dioica*; nas flores pistiladas o perianto é formado por quatro peças e um pistilo com um óvulo; a redução no número de peças florais observada ocorre por ausência do primórdio desde o início do desenvolvimento. Apenas um verticilo do perianto é iniciado nas espécies estudadas, com ausência total de primórdios do outro verticilo. Nas flores estaminadas um pistilódio está presente, e nas flores pistiladas não há estaminódios ou estames vestigiais. O gineceu das três espécies é pseudomonômero, caracterizado pela

iniciação de um primórdio carpelar que se divide em dois; destes apenas um se desenvolve e inicia um óvulo em *Laportea aestuans* e *Urera baccifera*; e os dois se desenvolvem em *Urtica dioica*. Os dados de desenvolvimento floral obtidos, somados aos relatos da literatura, sugerem um padrão de ontogenia floral para a tribo Urticeae.

Palavras-chaves: anatomia, diclinia, morfologia floral, ontogenia floral, perianto, pseudomonomeria.

INTRODUÇÃO

Urticeae é uma tribo monofilética (com a exclusão do gênero *Gyrotaenia*) (Kim et al. 2015), circunscrita na família Urticaceae (Friis 1993, Conn & Hadiah 2009). Apresenta 12 gêneros e c. de 220 espécies (Friis 1993, Hadiah et al. 2008, Deng et al. 2013, Kim et al. 2015), popularmente conhecidas como urtigas. Seus representantes são caracterizados pela presença de tricomas urticantes que parecem ser uma inovação-chave para a tribo (Friis 1993), promovendo diversificação das espécies. De fato, estudos evolutivos revelaram que os tricomas urticantes são uma sinapomorfia para Urticeae (Kim et al. 2015).

São ervas anuais ou perenes, subarbustos, arbustos, árvores (*Dendrocnide*, *Gyrotaenia*, *Obetia* e *Urera*) ou trepadeiras (*Poikilospermum* e *Urera*) (Friis 1993, Chen et al. 2003). Estão amplamente distribuídas em todas as regiões tropicais e temperadas do hemisfério Norte e Sul (Friis 1993, Wu et al. 2013), encontradas frequentemente em habitat úmido sob dosséis florestais ou em margens de florestas (Friis 1993, Hadiah et al. 2008, Deng et al. 2013).

É um grupo de grande interesse econômico (Woodland 1989, Friis 1993), utilizado na fabricação de fibras (*Urtica dioica* L.), especialmente de papel, cordas e tecidos grossos (Standley & Steyermark 1952). As urtigas também possuem uma grande importância farmacológica, sendo empregadas como antirreumáticas, anti-inflamatórias, antioxidantes, anti-hiperplásicas e diuréticas (Johnson et al. 2013, Chrubasik et al. 2007, Souza & Lorenzi 2005, Gulçin et al. 2004, Kissmann & Groth 2000, Riehemann et al. 1999).

Dentre os 12 gêneros de Urticeae, *Laportea*, *Urera* e *Urtica* se destacam pelo grande número de espécies (28, 35 e 45 respectivamente) e pela ampla distribuição geográfica (Chew 1969, Boufford 1992, Friis 1993, Chen et al. 2003). *Laportea aestuans* (L.) Chew, *Urera baccifera* (L.) Gaudich. Ex Wedd. e *Urtica dioica* L. ocorrem naturalmente no Brasil e, como outros representantes de Urticaceae, apresentam flores muito pequenas e discretas, geralmente díclinas (= pistiladas e estaminadas), raro hermafroditas (Weddell 1856, Bechtel

1921, Friis 1993, Romaniuc-Neto & Gaglioti 2009). As flores estaminadas apresentam perianto com 4-5 órgãos, androceu com 4-5 estames com anteras rimosas, basifixas e com deiscência explosiva; um pistilódio está presente (Berg 1989, Friis 1993). As flores pistiladas apresentam perianto com quatro órgãos, gineceu bicarpelar, sendo um carpelo frequentemente abortado (pseudomonômero), ovário súpero e unilocular, com apenas um óvulo basal (Bechtel 1921, Rivières 1956, Stern 1973, Berg 1977, Judd 2007), estilete indiviso e estigma filiforme ou penicilado (Friis 1993). Embora a semelhança na morfologia floral, *L. aestuans*, *U. baccifera* e *U. dioica* diferem quanto ao hábito (herbáceo vs. arbustivo), sistema sexual (monoico vs. dioico) e ao tipo de inflorescência (panícula vs. glomérulo) (Berg 1977, 1989; Friis 1993; Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014).

Mesmo que a estrutura floral em Urticeae seja muito diferente e atípica quando comparada à de outras rosídeas (Eyde 1975, Fahn 1990, Endress 1994, Lersten 2004), estudos de desenvolvimento floral são escassos, ressaltando-se o de Sattler (1973) e MacDonald (1974). *Laportea canadensis* é a única espécie estudada neste aspecto na família (Sattler 1973, MacDonald 1974), embora as ilustrações sejam provenientes de estereomicroscopia; *Urtica cannabina* e *U. membranaceae* também são espécies com algumas fases do desenvolvimento floral ilustradas no trabalho do Payer (1857).

Assim, o presente estudo tem como objetivo estudar comparativamente a morfologia da flor estaminada e pistilada em desenvolvimento de *Laportea aestuans*, *Urtica baccifera* e *Urtica dioica*, três representantes tropicais da tribo Urticeae, com expressões sexuais diferentes (monoica vs. dioica). Pretende-se comparar esses dados aos disponíveis na literatura para *Laportea canadensis* (Sattler 1973, MacDonald 1974), *Urtica cannabina* e *U. membranaceae* (Payer 1857) a fim de se verificar a existência de um padrão na construção floral para a tribo.

MATERIAIS E MÉTODOS

O material botânico utilizado consiste de botões florais em vários estádios de desenvolvimento e flores, coletados de três indivíduos por espécie (ver tabela 1).

Tabela 1. Informações sobre as espécies estudadas de Urticeae.

Espécie	Porte	Tipo de inflorescências	Sistema sexual	Local de coleta	Material testemunha
<i>Laportea aestuans</i>	herbáceo	panícula	monoico	Bairro Jardim Recreio e no Campus da USP de Ribeirão Preto, SP	S.P. Teixeira 89 & G.D. Pedersoli (SPFR)
<i>Urera baccifera</i>	arbustivo	glomérulo	dioico	Estação Ecológica de Ribeirão Preto (Mata de Santa Tereza), SP	S.P. Teixeira 92 & G.D. Pedersoli (indivíduo estaminado) (SPFR); S.P. Teixeira 93 & G.D. Pedersoli (indivíduo pistilado) (SPFR)
<i>Urtica dioica</i>	herbáceo	panícula	dioico	Rue de La Porte d'en Bas, Pérourges, França	coleção em álcool da FCFRP/USP

Os materiais foram fixados em formalina neutra tamponada (Lillie 1948 apud Clark 1981) ou em solução de Karnovsky (Karnovsky 1965 - modificado), dissecados com o auxílio de uma lupa estereoscópica e preparados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz - ML).

Para o exame de superfície (MEV), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica, 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 foram efetuadas em um microscópio eletrônico de Varredura Jeol JSM-6610LV (FMRP-USP) em 25 kV e as eletromicrografias obtidas em uma câmera digital acoplada.

Para o exame anatômico (ML), os materiais foram submetidos à desidratação em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits & Horobin 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (1 a 4 μm 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 5000 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 295 e as escalas nas mesmas condições ópticas.

A vascularização floral foi avaliada via microtomografia computacional de raios-X (micro-CT). Para tal, botões e partes florais previamente fixados foram infiltrados com 1% de ácido fosfotúngstico (PTA) em etanol a 70% durante 30 dias; a solução contrastante foi alterada diariamente (Staedler et al. 2013). As amostras foram desidratadas em série etanólica, submetidas ao ponto crítico em um aparelho Autosamdri – 850, montadas em hastes de alumínio e colocadas sobre cola (UHU PLUSH, UHU GmbH & Co). As varreduras foram realizadas em um MicroXCT-200, sistema de imagem (Xradia, Pleasanton, CA, EUA) com um L9421-02 90kV de raios-X de microfoco (MFX) fonte (Hamamatsu Fotônica, Iwata City, Japão). As varreduras foram realizadas usando as seguintes configurações: tensão de aceleração - 20, 23, 21 kV; fonte atual 100 μA ; tempo de exposição - 16, 25, 20; imagens por amostra 758; câmera binning - 2; ampliação óptica, 20 x, com tamanhos de pixel de 0,9400 μm , 1,1755 μm e 0,8732 μm , respectivamente. O tempo total de exposição foi de aproximadamente 8 a 10 horas para cada amostra.

RESULTADOS

Laportea aestuans (monoica, inflorescência bissexuada)

Organografia

As flores estão reunidas em panículas (fig. 1A), são pediceladas, monoclamídeas (figs. 1B-D). As brácteas interflorais são caducas. As flores estaminadas (figs. 1B, C) são diminutas (cerca de 3 a 4 mm de comprimento), apresentam perianto com quatro ou cinco sépalas conatas na base, sendo o ápice livre; numerosos tricomas ocorrem na região abaxial, o androceu exibe quatro ou cinco estames inflexos, cujas anteras são rimosas e dorsifixas, que se encaixam nas sépalas, e há um pistilódio no centro. As flores pistiladas (figs. 1D, E) são diminutas (cerca de 1 a 2 mm de comprimento), apresentam perianto com quatro sépalas, gineceu com um ovário súpero, unilocular e uniovular.

Figura 1: *Laportea aestuans*. A. Inflorescência bissexuada. B. Aspecto geral da flor estaminada monoclamídea e pentâmera. C. Diagrama da flor estaminada. D. Aspecto geral da flor pistilada monoclamídea e tetrâmera. E. Diagrama da flor pistilada. Sépalas em verde, anteras em amarelo, pistilódio em roxo, ovário em rosa e óvulo em laranja. Escala: figura A = 1 cm, B = 1 mm e D = 0,5 mm. Desenhos: B e D - Maria Alice de Rezende.

Desenvolvimento Floral

O meristema das flores estaminadas e pistiladas é arredondado e convexo (fig. 2A), recoberto por várias brácteas. Dois primórdios de sépalas são iniciados na lateral do meristema floral (figs. 2B-C), seguidos por mais dois primórdios em posição oposta (fig. 2D). Em seguida, as sépalas se alongam (fig. 2E) e cobrem completamente o botão floral (fig. 2F).

No meristema da flor estaminada, após o alongamento das sépalas, surgem um primórdio de carpelo central e primórdios de estames laterais (fig. 3A). Estes primórdios iniciam seu crescimento vertical (fig. 3B) e horizontal (fig. 3C). Em alguns meristemas florais, iniciam-se cinco sépalas e cinco estames (figs. 3D-F, H, J-L) e em outros quatro sépalas e quatro estames (fig. 3I). As sépalas unem-se pela base, mantendo-se livres no ápice; na face abaxial surgem expansões apiculares (fig. 3D). Nas fases intermediárias do desenvolvimento é possível observar que cinco estames possuem suas anteras encaixadas nas cinco sépalas, com o carpelo ao centro (figs. 3D-F). O carpelo torna-se inflado originando um pistilódio (fig. 3G). As anteras já se encontram diferenciadas, mas o filete ainda é curto (fig. 3H). Os estames alongam-se mais que o pistilódio ultrapassando-o em altura e tornam-se inflexos (fig. 3I). O número de estames que compõe a flor sempre acompanha o número de sépalas (fig. 3J). O pistilódio, depois de inflado, cessa seu crescimento servindo de apoio para as anteras na pré-floração (fig. 3K), não inicia óvulo e apresenta muitas células mucilaginosas distribuídas em todos os seus tecidos (fig. 3L).

Figura 2: Desenvolvimento do perianto de *Laportea aestuans* (MEV e ML). A. Meristema floral arredondado antes da iniciação dos órgãos florais (MEV). B. Iniciação de dois primórdios de sépalas na região lateral (MEV). C. Seção anatômica longitudinal, evidenciando os primórdios de sépalas laterais e as brácteas interflorais com idioblastos mucilaginosos (seta) distribuídos pela epiderme (seta) (ML). D. Surgimento de um primórdio adicional em posição oposta aos dois primeiros iniciados (MEV). E-F. Alongamento das sépalas (MEV). Símbolos: fm = meristema floral, s = sépalas. Escalas: A = 10 μ m, B = 20 μ m, C = 50 μ m, D = 10 μ m, E-F = 20 μ m.

Figura 3: Desenvolvimento da flor estaminada de *Laportea aestuans* (MEV e ML). A-C. Seções anatômicas longitudinais mostrando o meristema floral com primórdios de sépalas, estames e carpelo em processo de alongamento (ML). D. Sépalas das flores estaminadas com expansões apiculares medianas na face abaxial (MEV). E. Diferenciação de estames e pistilódio nas fases intermediárias do desenvolvimento (MEV). F. Detalhe em seção anatômica transversal do botão descrito em E (ML). G. Pistilódio inflado e estames menores em altura. H. Estame com antera diferenciada e filete ainda curto (MEV). I. Flor tetrâmera com os estames parcialmente eretos ultrapassando o pistilódio em altura. Note que nesta fase é possível observar um

pequeno orifício na região central do pistilódio (cabeça de seta) (MEV). J. Sépalas encaixadas com as anteras. Note que o número de estames é sempre igual ao de sépalas (MEV). K. Estames com comprimento maior que o pistilódio (ao centro) na fase final do desenvolvimento (MEV). L. Seção anatômica transversal do botão floral em fase final. Não há formação de óvulo no pistilódio. Note as células mucilaginosas distribuídas por todo o pistilódio (ML). Símbolos: a = antera, br = brácteas, c = carpelo, p = pistilódio, s = sépalas, st = estames. Escalas: A = 20 μm , B-C = 50 μm , D = 200 μm , E = 20 μm , F = 50 μm , G = 50 μm , H = 100 μm , I = 500 μm , J = 250 μm , K = 200 μm , L = 200 μm .

No meristema da flor pistilada, semelhante ao da estaminada, surge um primórdio de carpelo central após a iniciação das sépalas (figs. 4A-B). Não há iniciação de estames. O primórdio carpelar se divide em dois (fig. 4C). Não foi possível observar se os dois carpelos se unem, mas aparentemente, apenas um se desenvolve e forma uma fenda (fig. 4D). Um único óvulo se desenvolve na base de um dos carpelos (fig. 4E). O óvulo continua seu desenvolvimento no interior do ovário (fig. 4F). Ao final do desenvolvimento, o pistilo é quase completamente envolto pelas sépalas, exceto pelo estigma, que fica exposto (fig. 4G). As sépalas apresentam tamanhos distintos, sendo duas maiores mais internas e duas menores mais externas (fig. 4H). O estigma é linear e sua superfície é composta de uma grande quantidade de tricomas; a margem das sépalas também exhibe tricomas secretores (fig. 4H). Um feixe vascular ventral percorre um dos carpelos (cabeça de seta) (fig. 4I).

Figura 4: Desenvolvimento da flor pistilada de *Laportea aestuans* (MEV e ML). A. Meristema floral em vista lateral mostrando sépalas e carpelo iniciados (MEV). B. Seção anatômica longitudinal do botão floral em fase semelhante a A (ML). C. Seção anatômica longitudinal mostrando a divisão do primórdio carpelar em dois primórdios (setas) (ML). D. Seção anatômica transversal evidenciando que apenas um dos primórdios carpelares se desenvolve (cabeças de seta) (ML). E. Iniciação de um óvulo antes do fechamento da fenda carpelar (MEV). F. Seção anatômica longitudinal detalhando a figura descrita em D (ML). G. Estigma diferenciado envolto pelas sépalas (MEV). H. Flor pistilada ao final do desenvolvimento. Note os tricomas secretores nas margens das sépalas e do estigma tricomatoso (cabeça de seta) (MEV). I. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando os feixes vasculares, o do carpelo em verde (cabeças de seta) e o do óvulo em laranja (seta). Símbolos: br = bráctea, c = carpelo, s = sépala. Escalas: A = 100, B-D = 50 μ m, E-F = 20 μ m, G = 50 μ m, H-I = 50 μ m.

Urera baccifera (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia

As flores estaminadas se reúnem em cimeiras escorpióides (fig. 5A) e as flores pistiladas em cimeiras dicotômicas (fig. 5D). Ambos os morfos florais são pedicelados, monoclâmídeos e muito pequenos (cerca de 3 a 4 mm de comprimento). As flores estaminadas (figs. 5B, C) possuem quatro ou cinco sépalas unidas na base, mas com o ápice livre e muitos tricomas na região abaxial; quatro ou cinco estames inflexos, cujas anteras são rimosas e dorsifixas, e um pistilódio central. As flores pistiladas (figs. 5E-F) possuem quatro sépalas livres, apresentam gineceu unilocular e uniovular. Brácteas interflorais são caducas.

Figura 5. *Urera baccifera*. A. Inflorescência com flores estaminadas. B. Aspecto geral da flor estaminada monoclamídea. C. Diagrama da flor estaminada. D. Inflorescência com flores pistiladas. E. Aspecto geral da flor pistilada monoclamídea. F. Diagrama da flor pistilada. Sépalas em verde, anteras em amarelo, pistilódio em roxo, ovário em rosa e óvulo em laranja. Escala: A e D = 1 cm, B = 1 mm e E = 0,5 mm. Desenhos: B e E: Maria Alice de Rezende.

Desenvolvimento floral

O meristema floral é arredondado (fig. 6A) e coberto por várias brácteas. Os primeiros órgãos a se iniciarem são dois primórdios de sépalas laterais (fig. 6B), seguidos por outros dois alternos aos primeiros (figs. 6C-D). Os dois primeiros primórdios alongam-se antes (fig. 6E), cobrindo completamente o meristema floral (figs. 6F-H). Podem ocorrer também botões florais com cinco sépalas. Em estádios posteriores, as sépalas são livres e imbricadas (fig. 6I), sendo observados muitos tricomas secretores na face abaxial (fig. 6I). Ao final do desenvolvimento, as sépalas, antes imbricadas e livres, tornam-se valvares e unidas pela base, permanecendo com o ápice livre.

Figura 6: Desenvolvimento do perianto da flor estaminada de *Ureia baccifera* (MEV). A. Meristema floral mostrando a iniciação de dois primórdios de sépalos. B-C. Meristema floral com três primórdios de sépalos. D. Meristema floral com quatro primórdios de sépalos e mais um se iniciando. E-H. Alongamento das sépalas cobrindo o meristema floral. I. Botão floral com as sépalas imbricadas e livres e com vários tricomas na face abaxial. Símbolos: fm = meristema floral, s = sépalos. Escalas: A-E = 20 µm, F = 50 µm, G = 20 µm, H-I = 50 µm.

No meristema da flor estaminada, após a iniciação das sépalas, surgem um primórdio de carpelo central e dois primórdios de estames (fig. 7A). Posteriormente, mais três primórdios de estames são iniciados (fig. 7B). Estes primórdios alongam-se e diferenciam-se (figs. 7C-D). O primórdio de carpelo se alonga bastante durante a fase intermediária, e torna-se inflado, originando um pistilódio (fig. 7E), mas não inicia óvulo, apenas um orifício na região apical (fig.

7F). Os estames alongam-se mais tardiamente e tornam-se inflexos (fig. 7F), o que os deixa na mesma altura do pistilódio.

Figura 7: Desenvolvimento da flor estaminada de *Ureia baccifera* (MEV e ML). A. Meristema floral com dois primórdios de estames, um primórdio carpelar central e dois primórdios sepalares externos (MEV). B. Iniciação posterior de outros três primórdios de estames, totalizando cinco (MEV). C. Alongamento e desenvolvimento dos estames e do pistilódio inflado (MEV). D. Seção anatômica transversal mostrando a posição e o arranjo dos órgãos no botão floral (ML). E. Pistilódio inflado. Note o desenvolvimento tardio dos estames em relação ao do pistilódio (MEV). F. Estames completamente diferenciados e inflexos com o pistilódio ao centro. Note o orifício na região apical do pistilódio (cabeça de seta) (MEV). Símbolos: a = antera, c = carpelo, p = pistilódio, s = sépalas, st = estames. Escalas: A-B = 25µm, C = 50 µm, D-E = 100 µm, F = 250 µm.

No meristema da flor pistilada dois primórdios de sépalas são iniciados em posição lateral (fig. 8A), seguidos por outros dois em posição oposta (fig. 8B). Após o surgimento das sépalas, um primórdio carpelar central é iniciado (fig. 8C). As sépalas se alongam (figs. 8C-D) e cobrem completamente o botão floral (figs. 8E-F).

Figura 8: Estádios iniciais do desenvolvimento da flor pistilada de *Urea baccifera* (MEV e ML). A. Meristema floral com duas sépalas iniciadas (MEV). B. Logo após, mais duas sépalas são iniciadas (MEV). C-E. As sépalas se alongam e cobrem o botão floral (MEV). F. Detalhe das sépalas em seção anatômica longitudinal (ML). Note em C e D o surgimento do primórdio carpelar ao centro. Símbolos: br = bráctea, c = carpelo, s = sépalas. Escalas: A-D = 20 μm, E-F = 50 μm.

O primórdio carpelar se divide em dois (fig. 9A), sendo que apenas um dos primórdios resultantes alonga-se e forma uma fenda (fig. 9B). Um óvulo basal é iniciado com a fenda carpelar ainda aberta (fig. 9C). Após a iniciação do óvulo, o estilete e estigma se diferenciam (figs. 9D-E) e a fenda se fecha (fig. 9F). O óvulo continua a se desenvolver no interior do ovário (fig. 9G) e o estigma se diferencia (figs. 9G-H). Ao final do desenvolvimento, o estigma é penicilado e sua superfície é constituída por numerosos tricomas (figs. 9H-I). Um feixe vascular ventral percorre o carpelo (fig. 9J). As sépalas apresentam tamanhos distintos, sendo duas maiores mais externas e duas menores mais internas (fig. 9F). Não há iniciação de estames.

Figura 9: Estádios intermediários e finais do desenvolvimento da flor pistilada de *Ureia baccifera* (MEV e ML). A. Seção anatômica longitudinal do botão floral em fase inicial do desenvolvimento. Note que o primórdio carpelar divide-se, dando origem a dois primórdios

(cabeças de seta) (ML). B. Formação da fenda de um dos carpelos (MEV). C. Alongamento de um dos carpelos e formação do óvulo na porção basal antes do fechamento da fenda (cabeça de seta) (MEV). D. Seção anatômica longitudinal evidenciando o desenvolvimento do óvulo. Note a presença do feixe carpelar ventral (cabeças de seta) (ML). E. Fechamento da fenda e formação do estigma (cabeças de seta) (MEV). F. Sépalas envolvendo o pistilo nas fases finais do desenvolvimento. Note a fenda carpelar fechada (cabeça de seta) (MEV). G. Seção anatômica longitudinal mostrando os tricomas que constituem os estigmas (cabeça de seta) (ML). H. Fase final do desenvolvimento da flor pistilada (MEV). I. Detalhe do estigma em seção anatômica transversal (vista frontal) (ML). J. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando o feixe vascular do carpelo em verde. Símbolo: s = sépala. Escalas: A = 20 μ m, B-C = 20 μ m, D-F = 50 μ m, G-J = 100 μ m.

Urtica dioica (dioica, inflorescência unissexuada)

Organografia

As flores estaminadas e pistiladas se reúnem em panículas (figs. 10B, E). Ambos os morfos florais são pedicelados, monoclâmídeos e muito pequenos (cerca de 1 a 2 mm de comprimento). Brácteas interflorais são caducas. As flores estaminadas (figs. 10B, C) possuem quatro sépalas unidas na base, mas com o ápice livre e muitos tricomas na região abaxial; quatro estames inflexos, cujas anteras são rimosas e dorsifixas, e um pistilódio central (figs. 10A-C). As flores pistiladas (figs. 10E, F) possuem quatro sépalas livres, apresentam gineceu unilocular e uniovular.

Figura 10. *Urtica dioica*. A. Inflorescência com flores estaminadas. B. Aspecto geral da flor estaminada monoclamídea. C. Diagrama da flor estaminada. D. Inflorescência com flores pistiladas. E. Aspecto geral da flor pistilada monoclamídea. F. Diagrama da flor pistilada. Sépalas em verde, anteras em amarelo, pistilódio em roxo com óvulo rudimentar em azul, ovário em rosa e óvulo em laranja. Escala: A e D = 1 cm, B = 1 mm e E = 0,5 mm. Desenhos: B e E: Maria Alice de Rezende.

Desenvolvimento floral

O meristema da flor estaminada é arredondado, convexo (fig. 11A) e coberto por várias brácteas. O primeiro órgão a se iniciar é um primórdio de sépala lateral (fig. 11B), seguido por outro lateral oposto ao primeiro (fig. 11C). Posteriormente, mais dois primórdios alternos aos outros são iniciados (figs. 11D-F). Concomitante ao surgimento e alongamento das sépalas, surge um primórdio carpelar ao centro (figs. 11E-F). As sépalas alongam-se e cobrem os órgãos florais internos (figs. 11G-I).

Figura 11: Estádios iniciais do desenvolvimento da flor estaminada de *Urtica dioica* (MEV e ML). A. Meristema floral arredondado (MEV). B. Iniciação do primeiro primórdio de sépala (MEV). C. Surgimento do segundo primórdio de sépala oposto ao primeiro (MEV). D-F. Iniciação de mais dois primórdios de sépalas alternos aos outros iniciados, totalizando quatro primórdios, e surgimento do primórdio carpelar ao centro (MEV). G. Detalhe dos primórdios de sépalas e carpelo em seção anatômica longitudinal (ML). H-I. Alongamento das sépalas (MEV). Símbolos: c = carpelo, fm = meristema floral, s = sépalas. Escalas: A-F = 20 µm, G = 50 µm. H = 20 µm. I = 50 µm.

Posteriormente, quatro primórdios de estames são iniciados no meristema floral (figs. 12A-C). O primórdio carpelar e os estaminais começam a se diferenciar (figs. 12 D-F) e no carpelo um óvulo é iniciado no ovário (figs. 12E-H). O primórdio de carpelo se alonga bastante durante a fase intermediária, e torna-se inflado, originando um pistilódio (figs. 12I-K), e o óvulo

não completa seu desenvolvimento (fig. 12L). Os estames, iniciados mais tardiamente, tornam-se inflexos e permanecem na mesma altura do pistilódio (figs. 12I-J).

Figura 12: Desenvolvimento da flor estaminada de *Urtica dioica* (MEV e ML). A. Seção anatômica longitudinal do meristema floral mostrando dois primórdios de estames, um carpelar central e dois sepalaes externos (ML). B. Quatro primórdios de estames iniciados. (MEV). C. Botão floral em seção anatômica transversal mostrando a disposição dos órgãos florais (ML). D-F. Seção anatômica longitudinal dos estames e pistilódio em processo alongamento. Note em E (cabeça de seta) e F o surgimento de um óvulo no pistilódio (seta) (ML). G. Vista frontal dos órgãos em diferenciação, note o pistilódio inflado (MEV). H. Óvulo cessa seu desenvolvimento no pistilódio (ML). I. Estames inflexos e pistilódio ao centro (MEV). J. Detalhe dos órgãos ao final do desenvolvimento em seção anatômica transversal (ML). K. Detalhe do orifício apical formado no pistilódio (MEV). L. Seção anatômica transversal do pistilódio evidenciando o óvulo rudimentar e as células mucilaginosas nos tecidos que compõem o pistilódio (ML). Símbolos: c = carpelo, s = sépalas, st = estames, o = óvulo. Escalas: A = 20 μ m, B-H = 50 μ m, I-J = 100 μ m, K-L = 50 μ m.

O meristema da flor pistilada é arredondado e convexo (fig. 13A). Ele inicia dois primórdios de sépalas laterais (fig. 13B-C). Concomitante ao alongamento das sépalas laterais (figs. 13D-E), surgem mais dois primórdios de sépalas (fig. 13D) e um primórdio carpelar ao centro (figs. 13D-E). As sépalas se alongam desigualmente e cobrem o carpelo (fig. 13F).

Figura 13: Estádios iniciais do desenvolvimento da flor pistilada de *Urtica dioica* (MEV e ML). A. Meristema floral arredondado (MEV). B. Seção anatômica longitudinal mostrando dois primórdios de sépalas (ML). C. Alongamento dos dois primeiros primórdios de sépalas iniciados (MEV). D. Surgimento de mais dois primórdios de sépalas alternos aos primeiros juntamente com um primórdio carpelar ao centro (MEV). E. Detalhe em seção anatômica longitudinal das sépalas e carpelo em alongamento (ML). F. Sépalas começam a cobrir o carpelo (MEV). Símbolos: c = carpelo, fm = meristema floral, s = sépalas. Escalas: A = 10 μ m, B-F = 20 μ m.

O primórdio carpelar divide-se parcialmente em dois primórdios (fig. 14A), que se alongam de forma desigual e permanecem unidos pela base (figs. 14B-D). Apenas um óvulo é iniciado na porção basal do ovário, na região de união entre os dois carpelos (figs. 14B-C). O gineceu termina sua diferenciação e apresenta muitos tricomas tectores em suas margens (figs. 14E-F). Concomitantemente, o óvulo se diferencia e completa seu desenvolvimento no ovário (figs. 14E-G). Ao longo de toda a extensão da flor, do ovário (fig. 14H) até o estigma (fig. 14I), células mucilaginosas volumosas são observadas nas sépalas. Ao final do desenvolvimento, o estigma e as sépalas apresentam muitos tricomas (figs. 14J-K). Dois feixes vasculares percorrem o carpelo (fig. 14L). As sépalas apresentam tamanhos distintos, sendo duas maiores mais externas e duas menores mais internas (fig. 14H). Não há iniciação de estames.

Figura 14: Estádios intermediários e finais do desenvolvimento da flor pistilada de *Urtica dioica* (MEV e ML). A. Seção anatômica longitudinal do meristema floral durante a iniciação e alongamento dos primórdios. Note a divisão do primórdio carpelar, dando origem a dois primórdios (cabeças de seta) (ML). B. Os carpelos se alongam e um óvulo surge entre os dois primórdios (cabeças de seta) (MEV). C. Os carpelos se alongam e um óvulo surge entre os dois primórdios (cabeças de seta) (MEV). D. Seção anatômica longitudinal do meristema floral durante a iniciação e alongamento dos primórdios. Note a divisão do primórdio carpelar, dando origem a dois primórdios (cabeças de seta) (ML). E. Os carpelos se alongam e um óvulo surge entre os dois primórdios (cabeças de seta) (MEV). F. Seção anatômica longitudinal do meristema floral durante a iniciação e alongamento dos primórdios. Note a divisão do primórdio carpelar, dando origem a dois primórdios (cabeças de seta) (ML). G. Os carpelos se alongam e um óvulo surge entre os dois primórdios (cabeças de seta) (MEV). H. Seção anatômica longitudinal do meristema floral durante a iniciação e alongamento dos primórdios. Note a divisão do primórdio carpelar, dando origem a dois primórdios (cabeças de seta) (ML). I. Seção anatômica longitudinal do meristema floral durante a iniciação e alongamento dos primórdios. Note a divisão do primórdio carpelar, dando origem a dois primórdios (cabeças de seta) (ML). J. Os carpelos se alongam e um óvulo surge entre os dois primórdios (cabeças de seta) (MEV). K. Seção anatômica longitudinal do meristema floral durante a iniciação e alongamento dos primórdios. Note a divisão do primórdio carpelar, dando origem a dois primórdios (cabeças de seta) (ML). L. Os carpelos se alongam e um óvulo surge entre os dois primórdios (cabeças de seta) (MEV).

carpelos (MEV). C. Alongamento desigual dos carpelos com o óvulo basal ao centro (MEV). D. Seção anatômica longitudinal da flor pistilada evidenciando o óvulo em desenvolvimento (ML). E. Os carpelos começam a se fechar e diferenciar (MEV). F. Seção anatômica longitudinal mostrando o estigma em diferenciação. Note as células mucilaginosas nas sépalas (ML). G. Estigma completamente diferenciado (MEV). H-I. Detalhe do ovário e estigma ao final do desenvolvimento em seção anatômica transversal. Note as células mucilaginosas volumosas presentes nas sépalas (cabeças de seta) (ML). J. Flor pistilada completamente desenvolvida (MEV). K. Seção anatômica transversal da flor pistilada completamente desenvolvida (ML). L. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando os feixes vasculares do carpelo em verde (cabeça de seta). Símbolo: c1 = carpelo 1, c2 = carpelo 2, o = óvulo, s = sépala. Escalas: A-B= 50 µm, C = 20 µm, D-F= 50 µm, G = 100 µm. H = 50 µm. I = 20 µm. J-L = 100 µm.

DISCUSSÃO

Embora a tribo Urticeae compreenda c. de 220 espécies (Kim et al. 2015) e inclua representantes de grande interesse econômico em Urticaceae, apenas *Laportea aestuans* (presente estudo), *L. canadensis* (Sattler 1973 e MacDonald 1974), *Urera baccifera* (presente estudo), *Urtica dioica* (presente estudo), *U. cannabina* e *U. membranaceae* (Payer 1857) foram estudadas quanto a algum aspecto da ontogenia floral (tabela 2).

Estas espécies e as demais Urticaceae estudadas compartilham várias características de desenvolvimento floral, indicando a existência de um padrão na construção floral, podendo-se citar: ordem vertical de iniciação dos órgãos (sépalas, estames + pistilódio ou sépalas + pistilo), ausência completa de um segundo verticilo protetor, possivelmente a corola (ver Ronse De Craene 2010); meria do perianto estabelecida pela iniciação de um número fixo de primórdios, sem que haja divisões ou aborto; diclinia decorrente de aborto carpelar nas flores estaminadas e de ausência de primórdios estaminais na flor pistilada; iniciação precoce do óvulo (parte I, parte III). Por outro lado, ocorrência de brácteas interflorais, posição inflexa dos estames no botão floral, meria no perianto e androceu, e presença de pistilódio são características florais com valor diagnóstico para as espécies de Urticeae.

A iniciação precoce do óvulo, o que o torna visível e exposto nos estádios iniciais do desenvolvimento, é uma condição bastante encontrada quando o ovário abriga um único óvulo (Endress 2015). Tal condição é considerada como uma mudança heterocrônica no tempo

de iniciação do óvulo ou um atraso na fusão das margens carpelares (Tucker & Kantz 2001). A iniciação precoce do óvulo está amplamente distribuída no clado Urticoide, presente em: *Urtica membranacea*, *Urtica cannabiana*, *Parietaria officinalis* (Payer 1857), *Laportea canadensis* (Sattler 1993), *Girardinia zeylanica* (Eckardt 1937) *Boehmeria cylindrica*, *Myriocarpa stipitata*, *Phenax sonneratii*, espécies de Urticaceae; *Zelkova serrata* (Okamoto et al 1992) e *Ulmus montana* (Eckardt 1937), espécies de Ulmaceae; *Ficus carica* (Payer 1857), *Brosimum gaudichaudii*, *Castilla elastica*, *Clarisia ilicifolia*, *Ficus citrifolia*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra* (Leite 2016), espécies de Moraceae; e *Cannabis sativa* (Payer 1857) e *Celtis tournefortii* (Eckardt 1937), espécies de Cannabaceae.

O número de sépalas iniciadas nas flores estaminadas de *Laportea aestuans*, *Urera baccifera* e *Urtica dioica* segue o de estames. Embora as sépalas e os estames não tenham origem no mesmo primórdio, como em outros membros de Rosales, por exemplo, Rhamnaceae (Beille 1901, Bennek 1958) e Rosaceae (Ronse De Craene 2003, 2007), essa associação ocorre provavelmente pelo cálice atuar na proteção do androceu nos estádios iniciais do desenvolvimento floral e no mecanismo de liberação explosiva do pólen na antese (ver relatos de estames urticáceos em Rohwer, 1993).

Alterações no número de órgãos, como no caso das flores estaminadas de *Laportea aestuans* e *Urera baccifera*, podem afetar a simetria floral (Tucker 1999). A simetria floral é estabelecida pela iniciação ordenada de órgãos florais no início do desenvolvimento; já na flor completamente desenvolvida, a simetria é, em grande parte, independente da filotaxia (Tucker 1999), assim, é parcialmente independente da organização floral; é um aspecto da arquitetura floral (Endress 1999). Monossimetria causada por redução é relatada para a ordem Rosales, em membros de famílias como Barbeyaceae (Dickison & Sweitzer 1970), Moraceae (Rohwer 1993a), Urticaceae (Friis 1993) e Rosaceae (Murbeck 1941 apud Endress 2012).

O gineceu das espécies da família Urticaceae é considerado pseudomonômero (Eckardt 1937 e Bechtel 1921), fenômeno correlacionado a um baixo número de carpelos e

óvulos (Takhtajan 1991; Ronse de Craene & Smets 1998). Porém, em Urticaceae, a questão da pseudomonomeria ainda é bastante confusa, mas os relatos apontam que, pela morfologia externa (Eckardt 1937) e pelo número de traços vasculares que percorrem o gineceu (Bechtel 1921), ocorre um segundo carpelo. Nossos dados de ontogenia e vascularização das flores de *Laportea aestuans* e *Urera baccifera* apoiam a pseudomonomeria. Nestas duas espécies estudadas, há a iniciação de um primórdio carpelar central no meristema floral, seguida de divisão em dois primórdios, alongamento desigual dos carpelos, sendo que um deles porta um óvulo e participa de toda a estrutura do gineceu, enquanto o outro tem participação parcial. Em *Urtica dioica*, embora o início do desenvolvimento seja similar, com a iniciação de um primórdio carpelar seguida de sua divisão, os dois primórdios de carpelos se alongam de maneira desigual, e ambos contribuem com a constituição do ovário e apenas um com a do estilete e do estigma. Condição semelhante ao de *U. dioica* ocorre em *Myriocarpa stipitata*, uma espécie de Urticaceae e em espécies de Moraceae, como *Castilla elastica*, *Brosimum gaudichaudii*, *Maclura tinctoria* e *Morus nigra* (Leite 2016). Nossos dados não concordam com os de Payer (1857), Sattler (1973) e MacDonald (1974), cujos relatos para *Laportea canadensis*, *Urtica cannabina* e *U. membranaceae* não incluíam pseudomonomeria.

Os estudos de vascularização revelaram que dois feixes vasculares, um dorsal e um ventral, entram no gineceu, sendo que, um vai para o óvulo e o outro segue para o estilete e estigma. Sendo assim, podemos sugerir que ocorreu uma redução extrema do segundo carpelo, inclusive na vascularização, nas espécies estudadas e em Urticaceae como um todo (ver parte I, III e IV desse trabalho). No início do desenvolvimento surge apenas um primórdio carpelar que passa por uma divisão discreta, mas originará um pistilo com um único óvulo basal. Como relatado por Bechtel (1921), *Laportea canadensis* e *Urtica gracilis* apresentam feixes abortivos, já *Boehmeria cylindrica* (tribo Boehmerieae - Urticaceae) não há qualquer vestígio de feixe vascular, corroborando com os dados que indicam a redução no número de carpelos na família.

As técnicas utilizadas nesse trabalho para tentar solucionar a questão da pseudomonomeria em Urticaceae são discordantes. A anatomia (microscopia de luz) mostra que há divisão do primórdio carpelar logo no início do desenvolvimento (ver seções longitudinais mostrando células meristemáticas em figs. 9A, 14A), confirmando a pseudomonomeria; já os estudos de vascularização por micro-ct não mostram resquícios ou feixes vasculares extras no gineceu das flores pistiladas. Podemos concluir dessa forma, que a pseudomonomeria nas espécies estudadas é sutil e desaparece logo no início do desenvolvimento floral. Vale ressaltar a proposta de Ronse De Craene & Smets (1998) na qual um dos carpelos iniciados, mas não desenvolvidos, desaparece no tecido circundante. A questão da pseudomonomeria permanece difícil de ser compreendida em Urticaceae (ver Payer 1857, Sattler 1973, MacDonald 1974). Este é o primeiro relato evidenciando a marcação de feixes vasculares para Urticaceae via microtomografia computacional de raios-X (micro-CT), fornecendo reconstruções 3D da estrutura floral.

Interessante ressaltar que a pseudomonomeria do gineceu já foi descrita em famílias próximas a Urticaceae, como Cannabaceae (Payer 1857, Eckardt 1937, Cronquist 1981), Moraceae (Eckardt 1937, Cronquist 1981) e Ulmaceae (Eckardt 1937, Okamoto et al. 1992, Omori & Terabayashi 1993), que compõem o clado Urticoide (Sytsma et. al 2002), sendo uma sinapomorfia potencial deste grupo.

Características altamente variáveis em Urticaceae, como sistema sexual (monoico e dioico), hábito (herbáceo vs. arbustivo) e tipo de inflorescência (panícula vs. glomérulo), não influenciam a ontogenia e morfologia da flor (ver tabela 2), indicando que a construção floral parece ser bem conservada nas espécies estudadas da tribo Urticeae.

As três espécies estudadas apresentam tricomas secretores nas folhas, nos caules, nas flores e nas inflorescências. Dois tipos de tricomas foram encontrados, os capitados, compostos de uma cabeça unicelular ou pluricelular com um pedúnculo pluricelular ou do tipo digitiforme, compostos de cabeça e pedúnculo pluricelulares encontrados nas folhas e

inflorescências, porém ainda não há informações se esses tricomas são os descritos na literatura como urticantes (A. M. Mantoku - comunicação pessoal), já que sua morfologia não se enquadra nesta caracterização e análises de composição química do exsudato não foram realizadas. Os tricomas urticantes, quando em contato com a pele humana, liberam diversas substâncias tais como a histamina, acetilcolina e serotonina (Collier & Chesher 1956), que causam ardor, vermelhidão e sensação de queimadura (Judd et al. 2007, Taylor 2009, Kissmann & Groth 2000, Gangadhara et al. 1977). Esses tricomas devem desempenhar um papel importante na defesa da planta contra herbívoros (Geltman 1992, Tuberville & al. 1996, Kato et al. 2008). A presença de tricomas urticantes é uma condição notável e exclusiva de Urticeae (Friis 1993).

Outra estrutura secretora digna de nota é o idioblasto mucilaginoso presente principalmente nas sépalas das espécies estudadas, provavelmente atuando nos mecanismos de defesa da planta contra herbívoros, agentes patogênicos, luz UV e desidratação (Fahn 1979). A localização destas estruturas nas sépalas pode também estar relacionada à proteção dos órgãos florais em desenvolvimento, em especial de verticilos mais internos (ver Matthews & Endress 2006, presente estudo).

Os dados de desenvolvimento floral obtidos, somados aos relatos da literatura, sugerem um padrão para a construção floral de Urticeae, tribo de divergência mais recente em Urticaceae. As vias que levam a redução floral extrema nas espécies são estáveis, inclusive dentro do clado Urticoide (Payer 1857, Sattler 1973, MacDonald 1974, Basso-Alves 2014, Leite 2016, F. M. Leme - comunicação pessoal).

Tabela 2. Comparação de caracteres de morfologia floral nas espécies de Urticeae. Células vazias significam ausência de dados disponíveis.

Espécie	Tipo de morfo floral	Número de sépalas	Número de estame/estame rudimentar	Ocorrência de aborto no gineceu (Pistilódio/Pistilo rudimentar)	Grau de união do perianto	Ordem vertical de iniciação dos órgãos	Distribuição de tricomas glandulares	Referências
<i>Laportea aestuans</i>	estaminado	4 ou 5	4 ou 5	+ pistilódio	sépalas conatas na base	sépalas, pistilódio e estames	sépala (face abaxial)	Presente estudo
	pistilado				sépalas livres	sépalas e pistilo	sépala (margem)	
<i>Laportea canadensis</i>	estaminado	4 ou 5		+ pistilódio				Sattler (1973) e MacDonald (1974)
	pistilado							
<i>Urera baccifera</i>	estaminado	5	5	+ pistilódio	sépalas conatas na base	sépalas, pistilódio e estames	sépala (face abaxial)	Presente estudo
	pistilado	4		-	sépalas livres	sépalas e pistilo	sépala (face abaxial)	
<i>Urtica cannabina</i>	pistilado	4		-	sépalas conatas na base	sépalas e pistilo		Payer (1857)
<i>Urtica dioica</i>							sépala (face abaxial)	Presente estudo
<i>Urtica membranaceae</i>	estaminado		4	+ pistilo rudimentar	sépalas conatas na base	sépalas, pistilo e estames		Payer (1857)

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Basso-Alves, J.P., Pereira, R.A.S., Peng, Y.Q., Teixeira, S. P. 2014.** Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). *Acta Oecologica*, 57: 5-16.
- Bechtel, A.R. 1921.** The floral anatomy of the Urticales. *American Journal of Botany* 8:386-410.
- Beille, M.L. 1901.** Recherches sur le développement floral des Disciflores. *Actes de la Société Linnéenne de Bordeaux*, 56, ser. 6, t. 6:235-410.
- Bennek, C. 1958.** Die morphologische Beurteilung der Staub- und Blumenblätter der Rhamnaceen. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 77:423-457.
- Berg, C.C. 1977.** Urticales, their differentiation and systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 1:349-374.
- Berg, C.C. 1989.** Systematics and phylogeny of Urticales. *In*: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.). *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae. "Higher" Hamamelidae.* v. 2. Clarendon Press, Oxford, London 408:193-200.
- Boufford, D.E. 1992.** Urticaceae Nettle Family. *Journal of the Arizona-Nevada Academy of Science*, 26:42-49.
- Chen, C.J., Lin, Q., Friis, I., Wilmot-Dear, C.M. & Monro, A.K. 2003.** Urticaceae. Pp. 76–189 in: Wu, Z.Y. & Raven, P.H. (eds.), *Flora of China*, vol. 5. Beijing: Science Press; St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Chew, W.L. 1969.** A monograph of *Laportea* (Urticaceae). *Gardens' Bulletin Singapore* 25: 111-178.
- Chrubasik J.E., Roufogalis B.D., Chrubasik S.A. 2007.** A comprehensive review on nettle effect and efficacy profiles, Part I: Herba urticae, *Phytomedicine* 14:423-435.
- Clark, G. 1981.** Staining procedures. 4^a ed. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Collier, H.O.J. & Chesher, G.B. 1956.** Identification of 5-hydroxytryptamine in the sting of the nettle (*Urtica dioica*). *British Journal of Pharmacology Chemotherapy* 11:186-189.
- Conn, B.J. & Hadiah, J.T. 2009.** Nomenclature of tribes within the Urticaceae. *Kew Bulletin* 64:349-352.

- Cronquist, A. 1981.** An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York.
- Deng, T., Kim, C., Zhang, D.G., Zhang, J.W., Li, Z.M., Nie, Z.L. & Sun, H. 2013.** *Zhengyia shennongensis*: A new bulbiferous genus and species of the nettle family (Urticaceae) from central China exhibiting parallel evolution of the bulbil trait. *Taxon* 62: 89-99.
- Dickison, W.C. 1990.** The morphology and relationships of Medusagyne (Medusagynaceae). *Plant Systematics and Evolution* 171:27-55.
- Eckardt, T. 1937.** Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. *Nova Acta Leopoldina* 8-34.
- Endress, P.K. 1994.** Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press.
- Endress, P.K. 1999.** Symmetry in flowers: diversity and evolution. *International Journal of Plant Science* 160:3-23.
- Endress, P.K. 2012.** The immense diversity of floral monosymmetry and asymmetry across angiosperms. *Botanical Review* 78: 345-397.
- Endress, P.K. 2015.** Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 178:556-591.
- Eyde, R.H. 1975.** The foliar theory of the flower. *American Scientist* 63:430.
- Fahn, A. 1979.** Secretory tissues in plants. London, Academic Press.
- Fahn, A. 1990.** Plant Anatomy. 4th ed. Oxford, Pergamon Press.
- Friis, I. 1993.** Urticaceae. In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The families and genera of vascular plants – II. Flowering plants - Dicotyledons, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. Springer Verlag, Berlin 2:612-630.
- Gaglioti, A.L. & Romaniuc-Neto, S. 2012.** Urticaceae Juss. In: Wanderley, M.G.L.; Shepherd, G.J.; Melhem, T.S.; Giulietti, A.M. & Martins, S.E. (eds.). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Imprensa oficial, São Paulo, v. 7., pp. 331-361.
- Gaglioti, A.L. & Romaniuc-Neto, S. 2014.** Urticaceae no Estado de São Paulo, Brasil. Diversidade e Conservação das urtigas de São Paulo. OmniScriptum GmbH & Co. KG & Novas Edições Acadêmicas, Saarbrücken.

- Gangadhara, M. & Inamdar, J.A. 1977.** Trichomes and Stomata, and Their Taxonomic Significance in the Urticales. *Plant Systematics Evolution* 127:121-137.
- Geltman, D.V. 1992.** *Urtica galeopsifolia* Wierzb. ex Opiz (Urticaceae) in Wicken Fen (E. England). *Watsonia* 19: 127–129.
- Gerrits, P.O. & Horobin, R.W. 1991.** The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands.
- Gulçin I., Kufrevioglu O.I., Oktay M., Kufrevioglu M.E. 2004.** Antioxidant, antimicrobial, antiulcer and analgesic activities of nettle (*Urtica dioica* L.), *Journal of Ethnopharmacology* 90:205-2015.
- Hadijah, J.T., Conn, B.J. & Quinn, C.J. 2008.** Infra-familial phylogeny of Urticaceae, using chloroplast sequence data. *Australian Systematic Botany* 21: 375–385.
- Johnson T. A., Sohn J., Inman W., Bjeldanes L. F., Rayburn K. 2013.** Lipophilic stinging nettle extracts possess potent anti-inflammatory activity, are not cytotoxic and may be superior to traditional tinctures for treating inflammatory disorders, *Phytomedicine* 20:143-147.
- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F. & Donoghue, M.J. 2007.** *Plant systematics: a phylogenetic approach*. 3 ed. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Karnovsky, M.J. 1965.** A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* 27:137-138.
- Kato, T., Ishida, K. & Sato, H. 2008.** The evolution of nettle resistance to heavy deer browsing. *Ecological Research* 23:339-345.
- Kim, C., Deng, T., Chase, M., Zhang, Z.N. & Sun, H. 2015.** Generic phylogeny and character evolution in Urticeae (Urticaceae) inferred from nuclear and plastid DNA regions. *Taxon* 64:65-78.
- Kissmann K G. & Groth D. 2000.** *Plantas Infestantes e Nocivas*, BASF, 2 ed 645- 654.
- Leite, V.G. 2016.** Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de Moraceae. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, 1-135.
- Lersten, N.R. 2004.** *Flowering Plant Embryology*. Iowa, Blackwell Publishing.
- Lillie, R.D. 1954.** *Histopathology technic and practical histochemistry*, McGraw-Hill Book Co, New York.

- MacDonald, D. 1974.** Theoretical problems of interpreting floral organogenesis of *Laportea canadensis*. Canadian Journal of Botany 52:639-644.
- Matthews, M.L. & Endress, P.K. 2006.** Floral structure and systematics in four orders of rosids, including a broad survey of floral mucilage cells. Plant Systematics and Evolution 260: 199-222.
- Murbeck, S. 1912.** Untersuchungen über den Blütenbau der Papaveraceen. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 50:1-168.
- Naturelle, Paris 9:1-591.
- O'Brien, T.P.; Feder, N. & Mccull, Y M.E. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. Protoplasma 59:368-373.
- Okamoto, M., Kosuge, K. & Fukuoka, N. 1992.** Pistil development and parietal placentation in the pseudomomorous ovary of *Zelkova serrata* (Ulmaceae). American Journal of Botany 79:921-927.
- Omori Y. & Terabayashi S. 1993.** Gynoecial vascular anatomy and its systematic implications in Celtidaceae and Ulmaceae (Urticales). Journal of Plant Research 106:249-258.
- Payer, J.B. 1857.** Éléments de Botanique. Vol. I: Organographie. Langfois et Leclercq, Paris.
- Riehemann K., Behnke B., Osthoi-Schulze K. 1999.** Plant extracts from stinging nettle (*Urtica dioica*), an antirheumatic remedy, inhibit the proinflammatory transcription factor NF- κ B, FBES Letters 442:89-94.
- Rivières, R. 1956.** Fleurs et inflorescence de quelques Urticacées. Naturalia Monspelienis, Montpellier 3:189-204.
- Rohwer, J.G. 1993.** Moraceae. In: The Families and Genera of Vascular Plants. Vol. II: Flowering Plants. Dicotyledons- Magnoliid, Hamamelid and Acryophyllid families, eds. Kubitzki, K.; Rohwer, J. G.; Bittrich, V. Springer-Verlag, Berlin, pp. 438-453.
- Romaniuc-Neto, S. & Gaglioti, A.L. 2009.** Urticaceae. In: J.R. Stehmann, R.C. Forzza, A. Salino, M. Sobral, D.P. Costa & L.H.Y. Kamino (eds.). Plantas da Floresta Atlântica. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 489-490.
- Ronse De Craene, L.P. & Smets, E.F. 1998.** Meristic changes in gynoecium morphology, exemplified by floral ontogeny and anatomy. In Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany, ed. S. J. Owens and P. J. Rudall. Kew, UK: Royal Botanic Gardens, pp. 85–112.

- Ronse De Craene, L.P. 2003.** The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *International Journal Plant Science* 164: 225-235.
- Ronse De Craene, L.P. 2007.** Are petals sterile stamens or bracts? The origin and evolution of petals in the core eudicots. *Annals of Botany* 100: 621-630.
- Ronse De Craene, L.P. 2010.** Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Royal Botanic Garden, Edinburgh.
- Sattler, R. 1973.** Organogenesis of flowers: a photographic text-atlas. University of Toronto Press, Toronto.
- Souza V.C. & Lorenzi H. 2005.** Botânica Sistemática. Instituto Plantarum estudo da flora LTDA, p. 397-400.
- Standley, P.C. & Steyermark, J.A. 1952.** Urticaceae. *In*: P. C. Standley & J. A. Steyermark (eds.). Flora of Guatemala. Fieldiana, Botany 24: 396-430.
- Stern, W L. 1973.** Development of the Amentiferous concept. *Brittonia* 25:316-333.
- Sytsma, K.J., Morawetz, J., Pires, J.C., Nepokroeff, M., Conti, E., Zjhra, M., Hall, J.C. & Chase, M.W. 2002.** Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcl*, *trnLF*, and *ndhF* sequences. *American Journal of Botany* 89:1531-1546.
- Takhtajan, A.L. 1991.** Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Taylor K. 2009.** Biology Flora of the British Isles: (*Urtica dioica*). *Journal of Ecology*, 256: 1436-1458.
- Tuberville, T.D., Dudley, P.G. & Pollard, A.J. 1996.** Responses of invertebrate herbivores to stinging trichomes of *Urtica dioica* and *Laportea canadensis*. *Oikos* 75:83-88.
- Tucker, S.C. 1999.** Evolutionary lability of symmetry in early floral development. *International Journal of Plant Sciences* 160:25-39.
- Tucker, S.C. 2003.** Floral Development in Legumes. *Plant Physiology* 131:911-926.
- Weddell, H.A. 1856.** Monographie de la famille des Urticacées. Archives du Museum d'Histoire
- Woodland, D.W. 1989.** Biology of temperate Urticaceae (nettle) family. *In*: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.). Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae, "Higher" Hamamelidae. v. 2. Claredon Press, Oxford, London, v. 40B, pp. 309-318.

Wu, Z.Y., Monro, A., Milne, R.I., Wang, H., Yi, T.S., Liu, J. and Li D.Z. 2013. Molecular phylogeny of the nettle family (Urticaceae) inferred from multiple loci of three genomes and extensive generic sampling. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 69:814-827.

Parte III: DESENVOLVIMENTO FLORAL DA TRIBO CECROPIEAE GAUDICH. (URTICACEAE)

RESUMO

A tribo Cecropieae, hoje inserida em Urticaceae com apoio de dados moleculares, já foi circunscrita como a família Cecropiaceae. Esta tribo inclui cinco gêneros (*Cecropia* Loebl., *Coussapoa* Aubl., *Musanga*, *Myrianthus* e *Pourouma*) e aproximadamente 180 espécies. Quando comparadas às outras espécies de Urticaceae, em que as flores são reduzidas em número de verticilos e de órgãos florais por verticilo, membros de Cecropieae apresentam flores ainda mais reduzidas em número de peças (2-4). Sendo assim, este trabalho visa a estudar comparativamente a morfologia da flor em desenvolvimento de *Cecropia pachystachya*, *Coussapoa microcarpa* e *Pourouma cecropiifolia* a fim de compreender quais vias levam a essa extrema redução na estrutura floral. Pretende-se, ainda, prover dados que permitam apoiar ou não a nova circunscrição do grupo. Botões florais e flores foram coletados e processados para exames de superfície e anatômico; estudos de vascularização do gineceu foram realizados via microtomografia computacional de raios-X (micro-CT). Apenas um verticilo do perianto inicia-se em todas as espécies estudadas. A variação na meria do perianto (*Cecropia pachystachya* - duas peças, *Coussapoa* - duas ou três peças, *Pourouma cecropiifolia* - duas ou três peças) resulta de ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento. A união das sépalas ocorre logo nas fases iniciais do desenvolvimento, tornando o cálice completamente unido em *Cecropia pachystachya* e *Pourouma cecropiifolia* e parcialmente unido em *Coussapoa microcarpa*. A diclinia decorre de ausência de estames e carpelos desde o início do desenvolvimento na flor pistilada e estaminada, respectivamente. Os estames são eretos, com filetes totalmente unidos em *Coussapoa microcarpa* e parcialmente unidos em *Cecropia pachystachya*. O gineceu bicarpelar nos estádios iniciais do desenvolvimento, e o ovário com um único lóculo e óvulo atestam a condição conhecida como pseudomonomeria.

Nossos dados mostram que há um padrão na formação da flor nas espécies de Cecropieae analisadas. Tal padrão é também encontrado em outras espécies de Urticaceae.

Palavras-chaves: anatomia, diclinia, morfologia, perianto, pseudomonomeria.

INTRODUÇÃO

A tribo Cecropieae, hoje circunscrita em Urticaceae Juss., foi considerada por muito tempo (~20 anos) como uma família, Cecropiaceae C. C. Berg, proposta por Berg (1978). Características, em especial as florais, como posição ereta dos estames na flor, óvulo basal ou sub-basal e ortrótopo (Treiber et al. 2016), estilete inteiro, além do hábito arbóreo (Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014a) eram citadas como diagnósticas.

Interessante que, muito antes, Gaudichaud (1830) já incluía os membros de Cecropieae em suas "Urticées vraies" (verdadeiras Urticaceae), baseando-se também na posição ortótropa do óvulo, juntamente com as outras tribos da família, Boehmerieae Gaudich., Elatostemateae Gaudich., Forsskaoleae Gaudich., Parietarieae Gaudich., e Urereae Gaudich. (Treiber et al. 2016). Mais tarde, Romaniuc-Neto (1999) recomendou que todos os gêneros reconhecidos em Cecropiaceae, com exceção de *Poikilospermum*, fossem considerados como membros da família Moraceae Gaudich..

Este histórico taxonômico longo e complexo, com representantes de Cecropieae morfologicamente similares aos de Moraceae e Urticaceae (Treiber et al. 2016), tem promovido muitas divergências entre os taxonomistas (Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014a; Treiber et al. 2016).

Estudos filogenéticos recentes sobre o grupo, empregando dados moleculares, apoiam a inserção de Cecropieae (Conn & Hadiah, 2009) em Urticaceae (Sytsma et al. 2002; Datwyler e Weiblen 2004; Zerega et al. 2005; Monro 2006; Hadiah et al. 2008; Clement e Weiblen 2009; Judd et al. 2007; Wu et al. 2013, 2016; APG IV 2016). Esta família, juntamente com Moraceae,

Ulmaceae e Cannabaceae formam o clado Urticoide (Zavada & Kim 1996, Sytsma et al. 2002, Zhang et al. 2011, Yang et al. 2013) e pertencem à ordem Rosales (APG IV 2016).

Atualmente, Cecropieae inclui cinco gêneros (*Cecropia* Loebl., *Coussapoa* Aubl., *Musanga*, *Myrianthus* e *Pourouma*) (Treiber et al. 2016) e aproximadamente 180 espécies. Pode ser reconhecida como um grupo arbóreo ou hemiepifítico (*Coussapoa*), exclusivamente dioico (Berg 1978), geralmente com raízes adventícias, látex reduzido à casca, estames eretos no botão e óvulo ortótropo com placentação basal ou lateral (*Pourouma*) (Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014a).

Cecropia, *Coussapoa* e *Pourouma* são gêneros que apresentam distribuição nos neotrópicos (América do Sul e Central), com aproximadamente 80% das espécies ocorrendo na região amazônica (Treiber et al. 2016; Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014a). No Brasil, estes gêneros são representados por 61 espécies e 14 subespécies (Romaniuc-Neto & Gaglioti 2012, 2014a), com maior diversidade de espécies nas regiões úmidas da Amazônia e Mata Atlântica (Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014a). São gêneros ricos em espécies (61, 46, 43 respectivamente), sendo *Cecropia* o maior da tribo (Berg et al. 2005, Berg et al. 1990). Os representantes destes gêneros, como outros de Urticaceae, exibem flores pequenas e discretas (Weddell 1856, Bechtel 1921, Friis 1993, Romaniuc-Neto & Gaglioti 2009). Todas as espécies são dioicas (Berg 1978) e ocorre frequentemente zoocoria (pássaros, macacos, morcegos) (Berg 1990, Berg et al. 2005). Destacamos três espécies nestes gêneros: *Cecropia pachystachya* Trécul, *Coussapoa microcarpa* (Schott) Rizzini e *Pourouma cecropiifolia* Mart. *C. pachystachya* é muito conhecida por sua associação com formigas *Azteca* (Davidson & McKey, 1993). *C. microcarpa* é endêmica do Brasil, comum em vegetação de restinga e florestas úmidas; quando hemiepífita, apoia-se em diversas espécies arbóreas (Caiafa & Martins 2010, Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014a). *P. cecropiifolia* é conhecida como uva da Amazônia e seus frutos são apreciados em diversos países da América do Sul e utilizados na fabricação de um tipo de vinho doce (Gaglioti & Romaniuc-Neto 2012, 2014b).

Suas flores apresentam perianto geralmente tubular com 2-4 órgãos, o androceu tem 2-4 estames eretos com anteras rimosas e basifixas (Berg 1978, 1990, 2004; Berg et al. 2005; Kubitzki 1993), o gineceu exibe ovário súpero e unilocular, com apenas um óvulo basal (Bechtel 1921; Rivières 1956; Stern 1973; Berg 1977, 1978, 1990, 2004; Berg et al. 2005; Judd 2007), estilete indiviso e estigma capitado, peltado ou penicilado (Berg 1978, 1990; Kubitzki 1993).

Quando comparadas às outras espécies de Urticaceae (Bechtel 1921; Berg 1989, 1990), em que as flores são reduzidas em número de verticilos e de órgãos florais por verticilo (Bechtel 1921; Rivières 1956; Stern 1973; Berg 1977, 1989; Friis 1993; Romaniuc-Neto & Gaglioti 2009), os membros da tribo Cecropieae exibem flor com uma redução ainda mais drástica em termos de número de órgãos. Esse número baixo de peças florais e a ausência de um dos verticilos florais estão provavelmente relacionados a eventos de redução, seja por aborto ou união de órgãos, já descritos há muito tempo para a família (Bechtel 1921, Friis 1993).

Assim, o presente estudo tem como objetivo estudar comparativamente a morfologia da flor (estaminada e pistilada) em desenvolvimento de três representantes brasileiros da tribo Cecropieae: *Cecropia pachystachya*, *Coussapoa microcarpa* e *Pourouma cecropiifolia*. Pretende-se elucidar as vias do desenvolvimento que levam a esse número extremamente baixo de peças florais a fim de se verificar a existência de um padrão na construção floral para a tribo. Além disto, os dados serão comparados aos encontrados para espécies de outras tribos de Urticaceae, a fim de auxiliar no posicionamento taxonômico de Cecropieae.

MATERIAIS E MÉTODOS

O material botânico utilizado inclui botões florais em vários estádios de desenvolvimento e flores coletados de dois a três indivíduos por espécie (tabela 1).

Tabela 1. Informações sobre as espécies estudadas de Cecropieae.

Espécie	Porte	Tipo de inflorescência	Local de coleta	Material testemunha
<i>Cecropia pachystachya</i>	arbustivo	amento	Ribeirão Preto, SP (Bairro Jardim Recreio e Campus da USP)	S. P. Teixeira 87 & G. D. Pedersoli, S. P. Teixeira 88 & G. D. Pedersoli
<i>Coussapoa microcarpa</i>	arbóreo ou arbustivo	capítulos globosos	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ; Ubatuba, SP	coleção em álcool da FCFRP/USP
<i>Pourouma cecropiifolia</i>	subarbustivo	cimeiras	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ; Ubatuba, SP	coleção em álcool da FCFRP/USP

Os materiais foram fixados em formalina neutra tamponada (Lillie 1948 apud Clark 1981) ou em solução de Karnovsky (Karnovsky 1965 - modificado), dissecados com o auxílio de uma lupa estereoscópica e preparados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz - ML).

Para o exame de superfície (MEV), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica, 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 foram efetuadas em um microscópio eletrônico de Varredura Jeol JSM-6610LV (FMRP-USP) em 25 kV e as eletromicrografias obtidas em uma câmera digital acoplada.

Para o exame anatômico (microscopia de luz), os materiais foram submetidos à desidratação em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits & Horobin 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (1 a 4 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 5000 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 295 e as escalas nas mesmas condições ópticas.

A vascularização floral foi avaliada via microtomografia computacional de raios-X (micro-CT). Para tal, botões e partes florais previamente fixados foram infiltrados com 1% de ácido fosfotúngstico (PTA) em etanol a 70% durante 30 dias; a solução contrastante foi alterada diariamente (Staedler et al. 2013). As amostras foram desidratadas em série etanólica, submetidas ao ponto crítico em um aparelho Autosamdri – 850, montadas em hastes de alumínio e colocadas sobre cola (UHU PLUSH, UHU GmbH & Co). As varreduras foram realizadas em um MicroXCT-200, sistema de imagem (Xradia, Pleasanton, CA, EUA) com um L9421-02 90kV de raios-X de microfoco (MFX) fonte (Hamamatsu Fotônica, Iwata City, Japão), usando as seguintes configurações: tensão de aceleração: 20, 23, 30 kV; fonte atual: 100 μ A; tempo de exposição: 16, 25, 30; imagens por amostra: 758; camera binning: 2; ampliação óptica: 20x 20x 10x, com tamanhos de pixel de 0,9780 μ m, 1,1311 μ m e 2,4442 μ m, respectivamente. O tempo total de exposição foi de aproximadamente 8 a 10 h para cada amostra.

RESULTADOS

***Cecropia pachystachya* (inflorescência unissexuada)**

Organografia

As flores estaminadas e pistiladas estão reunidas em amentos protegidos por espatas esverdeadas (fig. 1). Não há brácteas interflorais. As flores são sésseis, dímeras, monoclamídeas, muito pequenas (cerca de 2 a 3 mm de comprimento) e pouco evidentes (fig. 1). Possuem duas sépalas conadas, com apenas uma linha de abertura no ápice floral. As estaminadas (figs. 1B, C) possuem dois estames, cujas anteras são rimosas e dorsifixas. As

pistiladas (figs. 1E, F) possuem sépalas com ápice piloso, gineceu com ovário súpero, com um único óvulo basal e estigma peltado.

Figura 1: *Cecropia pachystachya*. A. Inflorescência com flores estaminadas (setas). B. Aspecto geral da flor estaminada dímera. C. Diagrama da flor estaminada. D. Inflorescência com flores pistiladas (setas). E. Aspecto geral da flor pistilada dímera. F. Diagrama da flor pistilada. Note a disposição e o número de peças florais nos verticilos. No diagrama encontram-se: sépalas em verde, anteras em amarelo, ovário em rosa e óvulo em laranja. Escalas: A e D = 1 cm. B e E = 1 mm. Desenhos: B e E: Maria Alice de Rezende.

Desenvolvimento floral

O meristema da flor estaminada, antes da iniciação dos órgãos, é arredondado (fig. 2A). O início de sua atividade é marcado por um alargamento na região lateral (fig. 2B), seguido da diferenciação de um primórdio central (fig. 2C). A região lateral expandida começa a se alongar e diferenciar em duas sépalas (figs. 2D-F). Estas sépalas recobrem o meristema

floral (fig. 2I). O primórdio central se divide (figs. 2G-H) dando origem a dois estames (figs. 2G-H). Não há iniciação de carpelos. Os dois primórdios de sépalas permanecem parcialmente unidos durante todo o desenvolvimento floral (figs. 2J-M). Os estames iniciam seu alongamento (fig. 2K) e se diferenciam em filetes e anteras (figs. 2L-N); em alguns botões, não há diferenciação de anteras, apenas de filetes (fig. 3A). Os filetes, depois de diferenciados, são livres da região mediana até o ápice (figs. 3B-C), porém permanecem unidos na região basal (figs. 3B e 3D). No final do desenvolvimento, as sépalas compõem um tubo encerrando as anteras no botão floral (figs. 3E-F), com apenas uma linha de abertura no ápice (fig. 3G), de modo a expor as anteras (figs. 3H-I). Apenas um feixe vascular entra e percorre toda a sépala (fig. 3J).

Figura 2: Estádios iniciais do desenvolvimento da flor estaminada de *Cecropia pachystachya* (MEV e ML). A. Meristema floral arredondado antes da iniciação dos órgãos. B. Alargamento da região periférica do meristema (cabeças de seta). C. Iniciação de um primórdio estaminal no centro do meristema (cabeça de seta). D. Divisão do anel periférico em dois primórdios de sépalas (cabeças de seta). E. Sépalas em alongamento. F. Seção anatômica transversal do botão floral indicando as sépalas em alongamento. G. Primórdio estaminal central em divisão (cabeça de seta). H. Seção anatômica transversal do botão floral indicando a divisão do primórdio estaminal central em dois primórdios de estames (cabeças de seta). I. Sépalas unidas com apenas uma linha de abertura para a exposição das anteras. J. Tubo das sépalas em alongamento e estames ao centro. K-N. Seção anatômica botão floral. K. Sépalas e estames em alongamento. L. Diferenciação das anteras. M. Detalhe em corte transversal das anteras

em diferenciação. N. Corte transversal do cálice gamossépalo e das anteras diferenciadas. Note que a epiderme interna das sépalas apresenta compostos fenólicos. Símbolos: fm = meristema floral, s – sépalas, st = estames. Escalas: A = 10 μ m, B-F = 20 μ m, G = 50 μ m, H-I = 20 μ m, J-N = 50 μ m.

Figura 3: Estádios intermediários e finais do desenvolvimento da flor estaminada de *Cecropia pachystachya* (MEV e ML). A. Ápice dos estames mostrando a ausência de diferenciação em antera. B. União dos filetes na região basal. C-D. Seção anatômica transversal dos filetes livres na região mediana (C) e unidos na região basal (D) (cabeças de seta). E. Tubo formado pela união das sépalas, com uma linha de abertura para exposição das anteras (cabeça de seta). F. Seção anatômica longitudinal do cálice tubular. Note os idioblastos mucilaginosos no mesofilo. G. Seção anatômica transversal do cálice tubular na altura do ápice mostrando a linha de abertura (seta). H. Cálice tubular e as anteras expostas. I. Estames completamente desenvolvidos, mostrando as anteras deiscentes. J. Seção anatômica transversal do ápice do

botão mostrando a presença de apenas um feixe vascular na região apical de cada sépala (setas). Note que a epiderme interna das sépalas apresenta compostos fenólicos. Símbolos: a = antera, f = filete. Escalas: A-D = 100 μ m, E = 500 μ m, F = 100 μ m, G = 500 μ m, H-I = 200 μ m, J = 50 μ m.

Assim como na flor estaminada, o meristema da flor pistilada é arredondado antes da iniciação dos órgãos (fig. 4A). Sua atividade inicia-se com um alargamento na região periférica, formando um anel (fig. 4B) e iniciação de um primórdio carpelar central (fig. 4C). O anel periférico origina duas sépalas (figs. 4D-E). Não há iniciação de estames. O primórdio carpelar central desenvolve uma depressão apical (fig. 4F) que se expande e lateraliza (fig. 4G), formando a fenda carpelar em apenas em um dos lados expandidos (figs. 4H-I). O primórdio carpelar inicia seu alongamento (figs. 4J-K); neste momento, a fenda carpelar ainda está aberta (fig. 4L). Com o início da formação da fenda carpelar (fig. 5A), muitos tricomas tectores são observados nas sépalas e no carpelo em desenvolvimento. O carpelo inicia seu encerramento (fig. 5A), e um óvulo basal já se forma no ovário (figs. 5B-C). As sépalas unidas se alongam, formando um tubo, com a porção apical coberta por tricomas tectores filamentosos (fig. 5D); na região interna do tubo ocorrem espículas (fig. 5E). A fenda carpelar se fecha da base para o ápice, permanecendo aberta ainda na região apical, onde se diferenciará o estigma (figs. 5F-G). Nas fases finais, o estigma adquire o formato peltado (fig. 5I). O óvulo desenvolve um tegumento externo e funículo volumosos, que o eleva no interior do ovário (fig. 5H); ao final do desenvolvimento, o óvulo ocupa toda a cavidade ovariana (fig. 5H). O estigma torna-se peltado e coberto por numerosos tricomas unisseriados e multicelulares (figs. 5J-K). O pistilo é vascularizado por apenas um feixe que se ramifica, sendo que um vai em direção ao óvulo enquanto o outro segue para o estilete e estigma (fig. 5L).

Figura 4: Estádios iniciais do desenvolvimento da flor pistilada de *Cecropia pachystachya* (MEV e ML). A. Meristema floral antes da iniciação dos órgãos. B. Alargamento da região periférica do meristema formando um anel (cabeças de seta). C. Região central do meristema torna-se protuberante originando um primórdio carpelar (cabeça de seta). D. Iniciação de dois primórdios de sépalos (cabeças de seta) no anel periférico. E. Seção anatômica longitudinal do meristema floral mostrando as duas sépalos iniciadas. F. Surgimento de um orifício no ápice do primórdio carpelar (cabeça de seta). G. Seção anatômica longitudinal evidenciando a divisão a partir do orifício formando a fenda (cabeças de seta). H. Em um primórdio ocorre a formação da fenda carpelar, e no outro não (cabeça de seta). I. Início da fenda carpelar no carpelo que se expandiu. J-K. Início do fechamento da fenda carpelar. Note que as sépalos e os carpelos são cobertos por tricomas tectores neste estágio. L. Seção anatômica transversal do botão detalhando J e K. Note que o cálice é gamossépalo e forma um tubo longo (figuras K e L) (cabeça de seta). Símbolos: c = carpelo, fm = meristema floral, s = sépalos. Escalas: A-I = 20 μ m, J = 50 μ m, K = 20 μ m, L = 50 μ m.

Figura 5: Estádios intermediários e finais do desenvolvimento da flor pistilada de *Cecropia pachystachya* (MEV e ML). A. Fechamento da fenda e grande quantidade de tricomas tectores cobrindo as sépalas. B-C. Seções anatômicas longitudinal (B) e transversal (C) mostrando o

óvulo em início de desenvolvimento na região central (cabeça de seta). D. Tricomas tectores filamentosos no ápice do cálice tubular. E. Espículas no ápice do cálice tubular (seta). F. Seção anatômica transversal evidenciando o óvulo (cabeça de seta) e o estigma em desenvolvimento (seta). Note o cálice gamossépalo formando um tubo. G. Estilete (cabeça de seta) e estigma (seta) em diferenciação. H-I. Seção anatômica transversal do óvulo em diferentes estádios do desenvolvimento (cabeças de seta). Note o tegumento externo e o funículo espessos elevando o óvulo no ovário (H), e o estigma peltado (I). J. Seção anatômica longitudinal do estigma peltado constituído de tricomas unisseriados e multicelulares fenólicos. K. Vista lateral do estigma com dois grãos de pólen depositados. L. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando os feixes vasculares em laranja (cabeças de seta). Símbolos: o = óvulo, s = sépala. Escalas: A-C = 50 μ m, B = 200 μ m, D-E = 200 μ m, F = 50 μ m, G = 100 μ m, H = 50 μ m, I-J = 200 μ m, K = 50 μ m, L = 100 μ m.

Coussapoa microcarpa (inflorescência unissexuada)

Organografia

As flores estaminadas e pistiladas estão reunidas em capítulos globosos (figs. 6A, D). Não há brácteas interflorais. As flores são sésseis, dímeras ou trímeras, monoclâmídeas, muito pequenas (cerca de 1 a 2 mm de comprimento) e pouco evidentes (fig. 6). As estaminadas (figs. 6B, C) possuem duas ou três sépalas conadas na base com os lacínios livres, dois estames completamente unidos, cujas anteras são rimosas e dorsifixas. As pistiladas (figs. 6E, F) possuem duas ou três sépalas completamente unidas com apenas uma abertura para exposição do estigma no ápice floral, gineceu com ovário súpero, com um único óvulo basal e estigma peltado.

Figura 6: *Coussapoa microcarpa*. A. Inflorescência com flores estaminadas. B. Aspecto geral da flor estaminada dímera. C. Diagrama da flor estaminada. D. Inflorescência com flores pistiladas. E. Aspecto geral da flor pistilada dímera. F. Diagrama da flor pistilada. Note a disposição e o número de peças florais nos verticilos. No diagrama encontram-se: sépalas em verde, anteras em amarelo, ovário em rosa e óvulo em laranja. Escalas: A e D = 1 cm. B e E = 0,5 mm. Desenhos: B e E: Maria Alice de Rezende.

Desenvolvimento floral

O meristema da flor estaminada, antes da iniciação dos órgãos, é arredondado (fig. 7A). O início de sua atividade é marcado por um alargamento na região lateral (fig. 7B), seguido da iniciação de dois primórdios laterais (fig. 7C). Os primórdios laterais se alongam e diferenciam em duas sépalas (figs. 7D-E). Em alguns meristemas florais, a região lateral expandida do meristema floral pode dar origem a três sépalas (figs. 7F-G). As sépalas se alongam e cobrem o meristema floral (fig. 7H). Surge um primórdio central que se divide (fig. 7G-H) dando origem a dois primórdios de estames. Não há iniciação de carpelos. Os dois ou três primórdios de sépalas permanecem parcialmente unidos durante todo o desenvolvimento

floral, apenas os lacínios são livres (figs. 7I-K). Os estames iniciam seu alongamento (fig. 7I) e se diferenciam em filetes e anteras (figs. 7L-M). Os filetes são completamente unidos, e as anteras são unidas apenas na base pelas epidermes (figs. 7N-O). No final do desenvolvimento, as sépalas são conadas na base com apenas os lacínios livres (fig. 7P). Nos meristemas florais em que surgem três sépalas, ocorre união de duas das sépalas nos estádios intermediários do desenvolvimento, que se mantêm unidas na flor (figs. 7K e 7P).

Figura 7: Desenvolvimento da flor estaminada de *Coussapoa microcarpa* (MEV e ML). A. Meristema floral arredondado antes da iniciação dos órgãos. B. Alargamento da região periférica do meristema (cabeças de seta). C. Divisão do anel periférico em dois primórdios de sépalas, seguido da iniciação de um primórdio estaminal no centro (cabeça de seta). D. Seção anatômica longitudinal evidenciando dois primórdios de sépalas. E. Sépalas em alongamento.

F. Meristema floral com três primórdios de sépalas. G. Primórdio estaminal central em divisão (cabeças de seta). H. Seção anatômica longitudinal mostrando a divisão do primórdio estaminal (cabeça de seta). I. Estames em alongamento. J. Sépalas unidas com os lacínios livres. K. Seção anatômica transversal das sépalas. Note a célula mucilaginosa (cabeças de seta). L. Estame diferenciado em filete e antera. M. Seção anatômica longitudinal do estame e das sépalas. Note as células mucilagosas no mesofilo das sépalas. N. Seção anatômica transversal do botão floral evidenciando a união dos estames (cabeças de seta). Note o cálice unido nesta altura da flor. O. Vista frontal das anteras unidas. P. Flor completamente desenvolvida, mostrando as anteras deiscentes e as sépalas parcialmente unidas. Símbolos: fm = meristema floral, s – sépalas, st = estames. Escalas: A = 10 μ m, B-C= 20 μ m, D = 10 μ m, E-I = 20 μ m, J = 100 μ m, K = 50 μ m, L-M = 100 μ m, N = 50 μ m, O-P = 200 μ m.

O meristema da flor pistilada é arredondado antes da iniciação dos órgãos (fig. 8A). Sua atividade inicia-se com um alargamento na região periférica, formando um anel (fig. 8B) e a iniciação de um primórdio carpelar central (figs. 8C-E). O anel periférico origina três sépalas (figs. 8D-8F). Não há iniciação de estames. O primórdio carpelar central forma uma depressão apical (figs. 8G-I) que origina a fenda carpelar. O anel de sépalas se alonga e forma um tubo (figs. 8J-L). O primórdio carpelar inicia seu alongamento e a fenda carpelar se fecha da base para o ápice, permanecendo aberta ainda na região apical, onde se diferenciara o estigma (fig. 8M). Um óvulo se diferencia na porção basal do carpelo, antes do fechamento da fenda carpelar (figs. 8M-P). A epiderme externa do ovário é constituída por células volumosas mucilaginosas e células fenólicas em paliçada (fig. 8Q). Nas fases finais, o estigma adquire o formato penicilado (figs. 8R-S). As sépalas se tornam completamente unidas e só o estigma fica exposto ao ambiente (figs. 8R-S). O pistilo é vascularizado por apenas um feixe que se ramifica, sendo que um vai em direção ao óvulo enquanto o outro segue para o estilete e estigma (fig. 8T).

Figura 8: Desenvolvimento da flor pistilada de *Coussapoa microcarpa* (MEV e ML). A. Meristema floral antes da iniciação dos órgãos. B. Alargamento da região periférica do meristema formando um anel (cabeças de seta). C. Iniciação de um primórdio carpelar (cabeça de seta) na região central do meristema. D. Visualização de três primórdios de sépalas (cabeça de seta) no anel periférico. E. Seção anatômica longitudinal do meristema floral mostrando as sépalas e o carpelo iniciado (cabeça de seta). F. Sépalas em alongamento e primórdio carpelar mais evidente. G. Surgimento de uma depressão no ápice do primórdio carpelar (cabeças de seta). H-I. Seção anatômica longitudinal do primórdio carpelar em divisão formando dois. J-L. Seção anatômica longitudinal do primórdio carpelar em divisão formando dois. M-P. Seção anatômica longitudinal do primórdio carpelar em divisão formando dois. Q-R. Seção anatômica longitudinal do primórdio carpelar em divisão formando dois. S-T. Seção anatômica longitudinal do primórdio carpelar em divisão formando dois.

primórdios (cabeças de seta). J-L. Sépalas em alongamento cobrindo o carpelo. M. Início da fenda carpelar no carpelo em alongamento (cabeça de seta). N-O. Seção anatômica longitudinal evidenciando o início da formação do óvulo. P. Seção anatômica transversal do óvulo em desenvolvimento. Q. Seção anatômica transversal evidenciando a epiderme externa do ovário composta por células mucilaginosas (cabeça de seta) e fenólicas. R. Flor completamente desenvolvida, mostrando o cálice tubular e o estigma do tipo penicilado (cabeça de seta). S. Seção anatômica longitudinal da flor. T. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando os feixes vasculares em verde (cabeças de seta). Símbolos: fm = meristema floral, s = sépalas, o = óvulo. Escalas: A-E = 20 μ m, F = 50 μ m, G-K = 20 μ m, L-M = 50 μ m. N-P. 20 μ m. Q = 20 μ m. R = 200 μ m. S-T = 200 μ m.

***Pourouma cecropiifolia* (inflorescência unissexuada)**

Apenas a flor pistilada foi observada e descrita a seguir.

Organografia

As flores pistiladas estão reunidas em cimeiras (fig. 9A). Não há brácteas interflorais. As flores são pediceladas, dímeras ou trímeras, monoclâmídeas, pequenas (cerca de 6 mm de comprimento) e pouco evidentes (figs. 9A-C). Possuem duas ou três sépalas completamente unidas com apenas uma abertura para exposição do estigma no ápice floral (fig. 9B), gineceu com ovário súpero, com um único óvulo basal e estigma peltado.

Figura 9: *Pourouma cecropiifolia*. A. Inflorescência com flores pistiladas. B. Aspecto geral da flor pistilada. C. Diagrama da flor pistilada. Note a disposição e o número de peças florais nos verticilos. No diagrama encontram-se: sépalas em verde, anteras em amarelo, ovário em rosa

e óvulo em laranja. Escala: A = 1 cm. B = 1 mm. Desenho: B: Maria Alice de Rezende. Créditos da imagem A: Afonso Rabelo.

Desenvolvimento floral

O meristema da flor pistilada é arredondado antes da iniciação dos órgãos (fig. 10A). Sua atividade inicia-se com um alargamento das regiões periféricas, formando um anel (figs. 10B, C), e iniciação de um primórdio carpelar central (figs. 10C-F). No anel periférico são visualizadas três sépalas (figs. 10D-E). Não há iniciação de estames. As sépalas se alongam e cobrem o primórdio carpelar (figs. 10G-I). O primórdio carpelar central se alarga (fig. 10J), divide-se em dois (fig. 10K) e se alonga juntamente com o anel sepalar (fig. 10L); neste estágio, muitos tricomas tectores (fig. 10L) e células mucilaginosas (figs. 10M-N) são observados nas sépalas. A fenda carpelar se fecha (fig. 10N) e o estigma se diferencia (fig. 10O). Tricomas tectores são formados no estigma (fig. 10P). O óvulo se desenvolve e ao final do desenvolvimento, ocupa toda a cavidade ovariana (figs. 10Q). O estigma torna-se peltado (fig. 10R) e constituído por numerosos tricomas tectores (fig. 10R). Um feixe vascular ventral percorre o pistilo (fig. 10S).

Figura 10: Desenvolvimento da flor pistilada de *Pourouma cecropiifolia* (MEV e ML). A. Meristema floral antes da iniciação dos órgãos. B. Alargamento de uma das regiões periféricas do meristema (cabeça de seta). C. Seção anatômica longitudinal do meristema em expansão (cabeças de seta). D. Formação de um anel sepalar periférico e surgimento de um primórdio carpelar ao centro (cabeça de seta). E. Sépalas e primórdio carpelar em alongamento. F. Seção anatômica longitudinal das sépalas e do carpelo. G-H. Sépalas em alongamento. I-K. Seção anatômica longitudinal do primórdio carpelar (I) (cabeça de seta) que se achata (J) (cabeças de

seta) e se divide em dois primórdios (cabeça de seta). Formação da fenda carpelar, o carpelo se desenvolve juntamente com o tubo sepalar. M-N. Seção anatômica longitudinal (M) e transversal (N) evidenciando a presença de muitas células mucilaginosas no cálice tubular (cabeças de seta) e o fechamento da fenda carpelar no carpelo desenvolvido (N) (cabeça de seta). O. Diferenciação do estigma (cabeça de seta). P. Seção anatômica longitudinal evidenciando os tricomas tectores no estigma (cabeças de seta). Q. Seção anatômica transversal do óvulo desenvolvido com placentação lateral. R. Flor completamente desenvolvida com o óvulo e o estigma peltado (setas). S. Modelo virtual 3D gerado pelo micro-CT evidenciando o feixe vascular do pistilo em verde (cabeça de seta). Símbolos: c = carpelo, fm = meristema floral, s = sépalas. Escalas: A-C = 20 µm, D-E = 50 µm, F = 20 µm, G-H = 50 µm. I-K = 20 µm. L = 100 µm. M-O = 200 µm. P-Q = 100 µm. R-S = 200 µm.

DISCUSSÃO

Os dados de desenvolvimento floral obtidos para *Cecropia pachystachya*, *Coussapoa microcarpa* e *Pourouma cecropiifolia* indicam a existência de um padrão para a construção floral no grupo: presença de apenas um verticilo protetor, constituído de sépalas com união congênita, sem que haja iniciação de órgãos de um segundo verticilo; número reduzido de órgãos por verticilo decorrente de número pequeno de primórdios iniciados, e diclinia decorrente de ausência de carpelo e estames desde o início do desenvolvimento (tabela 2).

Condições como a ordem vertical de iniciação dos órgãos e iniciação precoce do óvulo, encontradas nas espécies estudadas de Cecropieae (sépalas + estames ou sépalas + pistilo), são comuns nas demais Urticaceae (Eckardt 1937, Satter 1973, MacDonald 1974, parte I, parte II), como *Boehmeria cylindrica*, *Laportea aestuans*, *Myriocarpa stipitata*, *Parietaria debilis*, *Phenax sonneratii*, *Pilea cadierei*, *Urera baccifera* e *Urtica dioica*. Já o processo que resulta em diclinia (ausência desde o início do desenvolvimento) é comum em Moraceae (Baillon 1861, Bechtel 1921, Condit 1932, Johri and Konar 1956, Galil et al. 1970, Moncur 1985, Verkerke 1987, 1988, Beck and Lord 1988, Maier et al. 1997, Basso-Alves et al. 2014, Leite 2016) e Cannabaceae (Payer 1857, Martins & Pirani 2009, F. M. Leme - comunicação pessoal), outras famílias que compõem o clado Urticoide.

A flor monoclamídea das espécies de Cecropieae estudadas é resultado da ausência de um dos verticilos do perianto, condição bastante comum nas famílias do clado Urticoide

(Bechtel 1921; Berg 1977, 1989; Sytsma et. al 2002). O único verticilo do perianto iniciado trata-se do cálice, pois exibe características consideradas na literatura como sepalaes (Friis 1993, Endress 1994, Soltis et al. 2005, Ronse De Craene 2010), como iniciação assincrônica dos primórdios, crescimento rápido, epiderme com células não papilosas, união pela base permanecendo os ápices livres, persistência após a polinização, e robustez (mesofilo espesso, com células parenquimáticas justapostas), provavelmente atuando como atrativos para animais dispersores.

Sinorganização no verticilo protetor é condição comum em Urticaceae, mas nas espécies aqui estudadas da tribo Cecropieae destaca-se por resultar de união total ou parcial e congênita das sépalas. Ressalta-se a formação de um tubo completamente unido, apenas com uma abertura apical para exposição de anteras e estigma em *Cecropia pachystachya*, exposição de estigma em *Pourouma cecropiifolia* e *Coussapoa microcarpa*. A flor estaminada de *Coussapoa microcarpa* também apresenta o cálice tubular, porém com os lacínios livres. Este cálice tubular provavelmente atua na proteção do fruto/semente em formação e, mesmo, das flores e inflorescências (Berg 1990), e deve compor, juntamente com os estames, um aparato funcional associado à polinização anemófila (ver Endress 1994).

O androceu das espécies estudadas de Cecropieae é bastante diferente das demais Urticaceae, que geralmente apresentam estames inflexos no botão floral (Berg 1989, Friis 1993, Sytsma et al. 2002). Os estames, além de eretos, podem ser parcial (*Cecropia pachystachya*) ou totalmente unidos (*Coussapoa microcarpa*), ocorrendo, inclusive, união na região basal das anteras. A união dos filetes é congênita; já a das anteras ocorre pelos conectivos ou pela aproximação das epidermes das tecas e selamento por secreção.

A pseudomonomeria para Urticaceae ainda é uma questão bastante confusa na literatura e indica que, pela morfologia externa, há um segundo carpelo (Eckardt 1937), como em *Girardinia zeylanica*, na qual são observados dois ou raramente três ramos estigmáticos

(Eckardt 1937). Os dados obtidos de ontogenia floral para *Cecropia pachystachya*, *Coussapoa microcarpa* e *Pourouma cecropiifolia* há a iniciação de um primórdio carpelar central no meristema floral, seguida de divisão em dois primórdios, alongamento desigual dos carpelos, sendo que um deles porta um óvulo e participa de toda a estrutura do gineceu, enquanto o outro tem participação parcial. A vascularização revelou que dois feixes vasculares, um dorsal e um ventral, entram no gineceu, sendo que, um vai para o óvulo e o outro segue para o estilete e estigma. Sendo assim, podemos sugerir que ocorreu uma redução extrema do segundo carpelo, inclusive na vascularização (ver parte I, III e III desse trabalho).

Quando a redução do segundo carpelo é extrema como nas espécies acima, estudos de vascularização podem auxiliar na compreensão da estrutura, como por exemplo, indicando a presença de mais um traço vascular dorsal na base do gineceu (Bechtel 1921, Takhtajan 1991, Sokoloff 2016). No final do desenvolvimento da flor pistilada das espécies estudadas, apenas um feixe vascular dorsal foi detectado e nenhum vestígio do segundo carpelo foi identificado.

Cecropia pachystachya e *Coussapoa microcarpa* são espécies anemófilas (Berg 1989,1990; Friis 1993) enquanto *Pourouma cecropiifolia* é uma espécie entomófia (Falcão & Lleras 1980). Em plantas polinizadas pelo vento existe uma tendência de redução no número de órgãos florais, podendo resultar em monossimetria (Preston et al. 2011). Porém, para a ordem Rosales, não existe uma monossimetria floral elaborada, mas monossimetria por redução do androceu e gineceu a um único estame ou carpelo, respectivamente (Endress 2012). Como exemplos, pode-se citar: Barbeyaceae (por exemplo, *Barbeya oleoides*; Dickison & Sweitzer 1970), Moraceae (Rohwer 1993), Urticaceae (Friis 1993) e Rosaceae (por exemplo, *Prunus*, *Alchemilla*, *Aphanes*, *Margyricarpus*; Murbeck 1941 apud Endress 2012).

Nossos dados mostram que o desenvolvimento floral das espécies de Cecropieae é menos lábil que nas demais Urticaceae, indicando que, neste aspecto, trata-se de um grupo taxonômico bem delimitado.

Tabela 2. Comparação de caracteres de morfologia floral nas espécies estudadas da tribo Cecropieae.

Espécies	Amostra coletada	Sépala	Estame	Carpelo	Ordem vertical de iniciação dos órgãos	União do perianto	Posição e união dos estames
<i>Cecropia pachystachya</i>	flor estaminada	2	2	-	sépalas + estames	total	erectos e unidos na base dos filetes
	flor pistilada	2	-	2	sépalas + carpelos	total	-
<i>Coussapoa microcarpa</i>	flor estaminada	3	2	-	sépalas + estames	parcial	erectos e totalmente unidos
	flor pistilada	3	-	2	sépalas + carpelos	total	-
<i>Pourouma cecropiifolia</i>	flor pistilada	3	-	2	sépalas + carpelos	total	-

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG (Angiosperm Phylogeny Group) IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Basso-Alves, J. P., Pereira, R. A. S., Peng, Y-Q, Teixeira, S. P. 2014.** Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). *Acta Oecologica* 57: 5-16.
- Baillon, H. 1861.** Mémoire sur le développement du fruit des Morées. *Adansonia* 1: 214-231.
- Bechtel, A. R. 1921.** The floral anatomy of the Urticales. *American Journal of Botany* 8: 386-410.
- 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.
- Berg, C. C. 1977.** Urticales, their differentiation and systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 1: 349-374.
- Berg, C. C. 1978.** Cecropiaceae a New Family of the Urticales. *Taxon* 27: 39-44.
- Berg, C. C. 1990.** Differentiation of flowers and inflorescences of Urticales in relation to their protection against breeding insects and to pollination. *Sonunerfeltia* 11: 13-34.
- Berg, C. C., Akkermans, R. W. A. P. & Van Heusden, C. H. 1990.** Cecropiaceae: Coussapoa and Pourouma, with an Introduction to the Family. New York Botanical Garden Press on behalf of Organization for Flora Neotropica 11: 1-208.
- Berg, C. C. 2004.** Two new species of *Pourouma* (Cecropiaceae) from South America. *Brittonia*, 56: 255-259.
- Berg, C. C., Franco-Rosselli, P. & Davidson, D. W. 2005.** Cecropia. *Flora Neotropica*, Monograph 94. New York: The New York Botanical Garden.
- Caiafa, A. N. & Martins, F. R. 2010.** Forms of rarity tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodiversity and Conservation* 19: 2597-2618.
- Clark, G. 1981.** Staining procedures. 4ª ed. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Clement, W. L. & Weiblen, G. D. 2009.** Morphological evolution in the mulberry family (Moraceae). *Systematic Botany* 34: 530-552.
- Condit, I.J. 1932.** The structure and development of Flowers in *Ficus Carica* L. *Hilgardia* 6: 443-481.

- Conn, B. J. & Hadiah, J. T. 2009.** Nomenclature of tribes within the Urticaceae. Kew Bulletin 64: 349-352.
- Davidson, D. W. & McKey, D. 1993.** The evolutionary ecology of symbiotic ant-plant relationships. J. Hymenopt. Res. 2: 13-183.
- Datwyler, S. L. & Weiblen, G. D. 2004.** On the origin of the fig: Phylogenetic relationships of oraceae from ndhF sequences. American Journal of Botany 91: 767-777.
- Dickison, W.C. 1990.** The morphology and relationships of Medusagyne (Medusagynaceae). Plant Systematics and Evolution 171: 27-55.
- Eckardt, T. 1937.** Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomeren Gynoeceums. Nova Acta Leopoldina 8-34.
- Endress, P. K. 1994.** Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press.
- Endress, P. K. 2012.** The immense diversity of floral monosymmetry and asymmetry across angiosperms. Botanical Review 78: 345-397.
- Falcão, M. de Aguiar & Lleras, E. 1980.** Aspectos fenológicos, ecológicos e de produtividade de Mapati (*Pourouma cecropiifolia* Mart.). Acta amazônica, 10: 711-724.
- Friis, I. 1993.** Urticaceae. In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The families and genera of vascular plants – II. Flowering plants - Dicotyledons, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. Springer Verlag, Berlin 2: 612-630.
- Gaglioti, A. L. & Romaniuc-Neto, S. 2012.** Urticaceae Juss. In: Wanderley, M.G.L.; Shepherd, G.J.; Melhem, T.S.; Giulietti, A.M. & Martins, S.E. (eds.). Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Imprensa oficial, São Paulo vol. 7: 331-361.
- Gaglioti, A. L. & Romaniuc-Neto, S. 2014a.** Urticaceae no Estado de São Paulo, Brasil. Diversidade e Conservação das urtigas de São Paulo. OmniScriptum GmbH & Co. KG & Novas Edições Acadêmicas, Saarbrücken.
- Gaglioti, A. L. & Romaniuc-Neto, S. 2014b.** *Pourouma amacayacuensis* (Urticaceae), a New Species from Colombia. Systematic Botany 39: 902-905.
- Galil, J.; Dulberger, R.; Rosen, D. 1970.** The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the synconia in *Ficus sycomorus* L. New Phytologist 69: 103-111.

- Gaudichaud, C. 1830.** Urticaceae. In C. Gaudichaud (ed.) Voyage autour du Monde, entrepris par Ordre du Roi. Exécute sur les Corvettes de S.M. l'Uranie et la Physicienne... par M. Louis de Freycinet. Botanique. Paris, Chez Pillet Aîné, p. 491-514.
- Gerrits, P. O. & Horobin, R. W. 1991.** The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands.
- Hadijah, J. T., Conn, B. J. & Quinn, C. J. 2008.** Infra-familial phylogeny of Urticaceae, using chloroplast sequence data. Australian Systematic Botany 21: 375-385.
- Johri, B. M & Konar, R. N. 1956.** The floral morphology and embryology of *Ficus religiosa* Linn. Phytomorphology 6: 97-111.
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellogg, E. A., Stevens, P. F. & Donoghue, M. J. 2007.** Plant systematics: a phylogenetic approach. 3 ed. Sinauer Associates, Massachusetts.
- Karnovsky, M. J. 1965.** A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. Journal of Cell Biology 27: 137-138.
- Kubitzki, K. 1993.** Cecropiaceae. In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The families and genera of vascular plants – II. Flowering plants - Dicotyledons, Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. Springer Verlag, Berlin 2: 243-246.
- Leite, V. G. 2016.** Desenvolvimento da flor e da inflorescência em espécies de Moraceae. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, 1-135.
- Lillie, R. D. 1954.** Histopathology technic and practical histochemistry, McGraw-Hill Book Co, New York.
- Murbeck, S. 1912.** Untersuchungen über den Blütenbau der Papaveraceen. Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar 50: 1-168.
- MacDonald, D. 1974.** Theoretical problems of interpreting floral organogenesis of *Laportea canadensis*. Canadian Journal of Botany 52: 639-644.
- Maier, C. G-A; Chapman, K. D. & Smith, D. W. 1997.** Phytoestrogens and floral development in dioecious *Maclura pomifera* (Raf.) Schneid. and *Morus rubra* L. (Moraceae). *Plant Science* 130: 27-40.
- Martins, E. G. A. & Pirani, J. R. 2009.** Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Cannabaceae. Boletim Botânico Universidade São Paulo 27: 247-251.

- Moncur, M. W. 1985.** Floral Ontogeny of the Jackfruit, *Artocarpus heterophyllus* Lam. (Moraceae). Australian Journal of Botany 33: 585-593.
- Monro, A. K. 2006.** The revision of species-rich genera: A phylogenetic framework for the strategic revision of *Pilea* (Urticaceae) based on cpDNA, nrDNA, and morphology. American Journal of Botany 93: 426-441.
- O'Brien, T. P.; Feder, N. & Mccull, Y M. E. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. Protoplasma 59: 368-373.
- Payer, J. B. 1857.** Éléments de Botanique. Vol. I: Organographie. Langfois et Leclerq, Paris.
- Preston, J.C, Martinez, C.C. & Hileman, L.C.. 2011.** Gradual disintegration of the floral symmetry gene network is implicated in the evolution of a wind-pollination syndrome. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 108: 2343-2348.
- Rivières, R. 1956.** Fleurs et inflorescence de quelques Urticacées. Naturalia Monspeliensia, Montpellier 3: 189-204.
- Rohwer, J.G. 1993.** Moraceae. In: K. Kubitzki, J. G. Rohwer, & V. Bittrich (eds). The families and genera of vascular plants. Springer, Berlin 2: 438-453.
- Romaniuc-Neto, S. 1999.** Cecropioideae (C.C. Berg) Romaniuc Neto stat. nov. (Moraceae-Urticales). Albertoa, nova serie 4: 13-16.
- Romaniuc-Neto, S. & Gaglioti, A. L. 2009.** Urticaceae. In: J.R. Stehmann, R.C. Forzza, A. Salino, M. Sobral, D.P. Costa & L.H.Y. Kamino (eds.). Plantas da Floresta Atlântica. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro 489-490.
- Ronse De Craene, L. P. & Smets, E. F. 1998.** Meristic changes in gynoecium morphology, exemplified by floral ontogeny and anatomy. In Reproductive Biology in Systematics, Conservation and Economic Botany, ed. S. J. Owens and P. J. Rudall. Kew, UK: Royal Botanic Gardens, pp. 85-112.
- Sattler, R. 1973.** Organogenesis of flowers: a photographic text-atlas. University of Toronto Press, Toronto.
- Staedler, Y.M, Masson, D & Shönenberger, J. 2013.** Plant Tissues in 3D via X-Ray Tomography: Simple Contrasting Methods Allow High Resolution Imaging. *PLoS ONE* 8, e75295.
- Stern, W L. 1973.** Development of the Amentiferous concept. Brittona 25: 316-333.
- Sokoloff, D.D. 2016.** Correlations between gynoecium morphology and ovary position in Angiosperm Flowers: Roles of Developmental and Terminological Constraints. Biology

- Bulletin Reviews. 6: 84-95. Original Russian Text. Sokoloff, D. D. 2015, published in Zhurnal Obshchei Biologii, 76: 146-160.
- Soltis, D. E., Soltis, P. S., Endress, P. K., & Chase, M. W. 2005.** Phylogeny and Evolution of Angiosperms. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts.
- Sytsma, K. J., Morawetz, J., Pires, J.C., Nepokroeff, M., Conti, E., Zjhra, M., Hall, J. C. & Chase, M.W. 2002.** Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcl*, *trnLF*, and *ndhF* sequences. American Journal of Botany 89: 1531-1546.
- Takhtajan, A.L. 1991.** Evolutionary trends in flowering plants. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Treiber, E. L., Gaglioti, A. L., Romaniuc-Neto, S., Madriñán, S. & Weiblen, G. D. 2016.** Phylogeny of the Cecropieae (Urticaceae) and the Evolution of an Ant-Plant Mutualism. Systematic Botany 41: 56-66.
- Verkerke, W. 1987.** Syconial anatomy of *Ficus asperifolia* (Moraceae), a gynodioecious tropical fig. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen. Serie C. 90: 461-492.
- Verkerke, W. 1988.** Flower development in *Ficus* sur Forsskal (Moraceae). *Proceedings* 91: 175-195.
- Weddell, H. A. 1856.** Monographie de la famille des Urticacées. Archives du Museum d'Histoire Naturelle, Paris 9: 1-591.
- Wu, Z. Y., Monro, A., Milne, R. I., Wang, H., Yi, T. S., Liu, J. and Li D. Z. 2013.** Molecular phylogeny of the nettle family (Urticaceae) inferred from multiple loci of three genomes and extensive generic sampling. Molecular Phylogenetics and Evolution 69: 814-827.
- Wu, Z. Y., Milne, R. I., Chen, C-J., Liu, J., Wang, H. and Li D-Z. 2015.** Ancestral State Reconstruction Reveals Rampant Homoplasy of Diagnostic Morphological Characters in Urticaceae, Conflicting with Current Classification Schemes. Plos One DOI:10.1371/journal.pone.0141821.
- Yang, M. Q.; Velzen, R. Van; Bakker, F.T.; Sattarian, A.; Li, D. & Yi, T. 2013.** Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. Taxon. 62: 473-485.
- Zavada, M. S. & Kim, M. 1996.** Phylogenetic analysis of Ulmaceae. Plant Systematics and Evolution 200: 13-20.

- Zerega, N. J. C., Clement, W. L., Datwyler, S. L., & G. D. Weiblen. 2005.** Biogeography and divergence times in the mulberry family (Moraceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37: 402-416.
- Zhang, S.; Soltis, D. E.; Yang, Y.; Li, D. & Yi, T. 2011.** Multi-gene analysis provides a well-supported phylogeny of Rosales. *Molecular phylogenetics and evolution* 60: 21-28.

PARTE IV - SINORGANIZAÇÃO FLORAL E SUAS IMPLICAÇÕES NO MECANISMO DE LIBERAÇÃO EXPLOSIVA DO PÓLEN EM URTICACEAE E ESPÉCIES AFINS DO CLADO URTICOIDE

RESUMO

Mecanismo de liberação explosiva do pólen associado à distensão de estames inflexos encaixados em sépalas ocorre em espécies anemófilas do clado Urticoide, embora pouco detalhado e elucidado. O objetivo deste estudo foi investigar em detalhe a morfologia da flor estaminada em cinco espécies de Urticaceae (*Boehmeria cylindrica*, *Laportea aestuans*, *Myriocarpa stipitata*, *Urera baccifera* e *Urtica dioica*) e espécies afins de Cannabaceae (*Celtis iguanaea* e *Trema micrantha*), e Moraceae (*Morus nigra*). Pretende-se compreender a sinorganização incomum entre órgãos e entre verticilos e, conseqüentemente, o aparato floral que permite a liberação explosiva do pólen nestas espécies. Para isso, botões florais e flores foram coletados e processados para análises em microscopia de luz e microscopia eletrônica de varredura. A flor estaminada das espécies estudadas é tetrâmera ou pentâmera, monoclamídea, actinomorfa, com um pistilódio central evidente, posicionado na mesma altura dos estames. Nossos dados, adicionados aos da literatura, indicam que o pistilódio, juntamente com os estames inflexos e as sépalas, atuam no mecanismo de liberação explosiva do pólen a ser transportado pelo vento. O pistilódio, que se infla pelo acúmulo de ar no aerênquima, pressiona as anteras enquanto os filetes se distendem, movendo-se na direção oposta do centro da flor, liberando o pólen. Quando não há aerênquima, o pistilódio segura as anteras até que os filetes distendam-se. As anteras permanecem direcionadas para o centro da flor, apoiadas no pistilódio, e os filetes, unidos às sépalas pela grande quantidade de mucilagem produzida pelos órgãos florais (sépalas, conectivos e pistilódio). Assim, a presença do pistilódio representa uma adaptação importante na dispersão do grão de pólen, compondo um mecanismo em que também participam sépalas e estames. A sinorganização floral deve

otimizar a anemofilia, de modo que o pólen alcance distâncias maiores, evitando autopolinização e garantindo maior variabilidade genética para essas espécies.

Palavras-chaves: anatomia, anemofilia, Cannabaceae, Moraceae, pistilódio, Rosales, Urticaceae.

INTRODUÇÃO

Sinorganização é um termo comumente usado para descrever a união entre os órgãos florais de um mesmo verticilo ou de verticilos diferentes (Endress 1990, 2010, Rudhall & Batman 2002, Specht & Bartlett 2009, El Ottra et al., 2013), que pode ocorrer tanto no início quanto nas fases finais do desenvolvimento floral (Endress 1990, 1994, 2006, Tucker 2003). O aparato floral que resulta da sinorganização pode ter influência direta nos mecanismos de polinização (Endress 1990, 2010), o que pode ser observado em casos extremos de espécies de Apocynaceae e Orchidaceae (Greyson 1994, Endress 2015), em algumas espécies de Rutaceae (Hartl 1957, El Ottra et al. 2013) e Leguminosae (Gemmeke 1982, Ramírez-Domenech & Tucker 1989, Tucker 2003, Prenner 2004, Paulino et al., 2016, Pedersoli & Teixeira 2016).

A sinorganização sem uma união "verdadeira" entre tecidos é raramente encontrada (Endress 2015), tendo sido descrita para a flor de *Geranium robertianum* (Geraniaceae), na qual seis órgãos adjacentes de quatro verticilos unem-se formando cinco canais nectaríferos (Endress 2010). Outro grupo especial com relatos de sinorganização floral sem uma união "verdadeira" é o clado Urticoide, que compreende espécies bem conhecidas, como cânhamo, haxixe, lúpulo, amoreira, figueira, urtiga, olmo, pertencentes às famílias Cannabaceae, Moraceae, Ulmaceae e Urticaceae (Zavada & Kim 1996, Sytsma et al., 2002, Zhang et al., 2011, Yang et al. 2013), inseridas na ordem Rosales (APG IV 2016).

No clado Urticoide, há relatos de anemofilia (Berg 1989, 1990, Friis 1993, Rohwer 1993, Culley et al. 2002, Datwyler & Weiblen 2004, Gaglioti & Romaniuc 2014) associada a um mecanismo de liberação explosiva de pólen, que envolve sépalas que se encaixam nos estames inflexos (= urticáceos) (Smith 1788, Cuéllar 1967, Bawa & Crisp 1980, Berg 1989, 1990, Simons 1992, Friis 1993, Rohwer 1993, Maier et al., 1997, Taylor et al., 2006, Ribeiro, 2007). Parece que os filetes e as anteras se desidratam no período do dia em que a temperatura é maior e a umidade relativa é menor, de modo que os filetes se distendem e as anteras se abrem em um movimento rápido, liberando de forma explosiva grandes quantidades de pólen.

Esses grãos de pólen são, então, transportados pelas correntes de vento mais frequentes em áreas abertas da floresta. Tal mecanismo foi bem descrito para *Morus alba* (Moraceae) por Taylor et al. (2006).

As flores dos representantes de Urticaceae e demais espécies do clado Urticoide correspondem ao padrão esperado para a anemofilia, sendo pequenas e discretas, díclinas, monoclamídeas ou aclamídeas, com filetes inflexos, número reduzido de órgãos e verticilos (Bechtel 1921; Berg 1989, Clement & Weiblen 2009) e sem recurso especializado para atração de polinizadores (Berg 1989, 1990; Friss, 1993). Uma característica floral menos conhecida, mas intrigante, de algumas espécies neste grupo é a presença de um pistilódio nas flores estaminadas (Baillon 1861, Bechtel 1921, Condit 1932, Galil et al., 1970, Granville 1971, Verkerke 1987, Beck & Lord 1988, Todzia 1989 e 1992, Maier et al., 1997, Martins 2009, Basso-Alves et al., 2014). O pistilódio tem sido frequentemente descrito na literatura como um gineceu abortado e não funcional na flor madura (Ronse De Craene 2010, Diggle et al., 2011), mas, em *Morus alba* (Moraceae - Rohwer 1993, Taylor et al., 2006), parece desempenhar um papel na liberação explosiva do pólen pelo vento.

Estudos comparativos da anatomia das flores podem ajudar a compreender os mecanismos que atuam na dispersão do pólen pelo vento. Considerando a estreita associação entre sépalas, estames e pistilódio na flor da maioria das espécies de Urticaceae e em alguns representantes de Cannabaceae e Moraceae (Berg 1977, 1989), o objetivo deste estudo foi investigar em detalhe a morfologia da flor estaminada em cinco espécies de Urticaceae (*Boehmeria cylindrica* (L.) Sw., *Laportea aestuans* (L.) Chew, *Myriocarpa stipitata* Benth., *Urera baccifera* (L.) Gaudich. ex Wedd. e *Urtica dioica* L.), duas de Cannabaceae (*Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. e *Trema micrantha* (L.) Blume) e uma de Moraceae (*Morus nigra* L.). Pretende-se adicionar novos dados aos poucos existentes na literatura sobre esta questão para o clado Urticoide e até mesmo para a anemofilia.

MATERIAIS E MÉTODOS

Botões florais em estádios intermediários e finais do desenvolvimento e flores foram coletados de dois indivíduos no caso de espécies monoicas e de quatro indivíduos no caso de espécies dioicas (tabela 1, figs. 1 A-G). As plantas foram georreferenciadas e os materiais testemunha depositados nos herbários SPFR (FFCLRP-USP) e RB (Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ). Algumas amostras também estão armazenadas na coleção em álcool do Laboratório de Botânica da FCFRP-USP, Ribeirão Preto, Brasil.

Os materiais foram fixados em formalina neutra tamponada (Lillie 1948 apud Clark 1981) ou em solução de Karnovsky (Karnovsky 1965 - modificado), dissecados com o auxílio de uma lupa estereoscópica e preparados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz - ML).

Para o exame de superfície (MEV), os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica, 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 foram efetuadas em um microscópio eletrônico de Varredura Jeol JSM-6610LV (FMRP-USP) em 25 kV e as eletromicrografias obtidas em uma câmera digital acoplada.

Para o exame anatômico (microscopia de luz), os materiais foram submetidos à desidratação em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits & Horobin 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo (1 a 5 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 5000 B acoplado a uma câmera digital Leica DFC 295 e as escalas nas mesmas condições ópticas.

Tabela 1. Informações sobre as espécies estudadas do clado Urticoide.

Família	Espécies	Hábito	Tipo de inflorescência	Sistema sexual	Data da coleta	Local da coleção	Voucher
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	arbusto	dicásio	monoico	I/2016	USP campus, Ribeirão Preto, SP, Brasil	F. M. Leme nº 99 and 106 (SPFR)
	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	árvore	dicásio	dioico	II/2015	USP campus, Ribeirão Preto, SP, Brasil	F. M. Leme nº 94, 101 and 97 (SPFR)
Moraceae	<i>Morus nigra</i> L.	árvore	racemo	dioico	VII/2013	USP campus, Ribeirão Preto, SP, Brasil	V. G. Leite 03 & E. S. Campos (SPFR); V. G. Leite 05 & E. S. Campos (SPFR)
Urticaceae	<i>Boehmeria cylindrica</i> (L.) Sw.	arbusto, raramente erva	glomérulo	monoico	I/2015	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ, Brasil	Coleção em álcool (FCFRP/USP)
	<i>Laportea aestuans</i> (L.) Chew	erva ou subarbusto	panícula	monoico	II/2015	USP campus, Ribeirão Preto, SP, Brasil	S.P. Teixeira 89 & G.D. Pedersoli
	<i>Myriocarpa stipitata</i> Benth.	arbusto	amento pendente	dioico	VII/2014	Jardim Botânico do Rio de Janeiro, RJ, Brasil	S. Profice s/n (293023)(RB)
	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	arbusto ou árvore	glomérulo	dioico, raramente monoico	I/2015	USP campus, Ribeirão Preto, SP, Brasil	S.P. Teixeira 92 & G.D. Pedersoli; S.P. Teixeira 93 & G.D. Pedersoli
	<i>Urtica dioica</i> L.	erva	panícula	dioico	VIII/2016	USP campus, Ribeirão Preto, SP, Brasil	Coleção em álcool (FCFRP/USP)

Figure 1: Fotografias das inflorescências com flores estaminadas das espécies estudadas do clado Urticoide. A-B. Cannabaceae. A. *Celtis iguanaea*. B. *Trema micrantha*. C. Moraceae. *Morus nigra*. D-H. Urticaceae. D. *Boehmeria cylindrica*. E. *Laportea aestuans*. F. *Myriocarpa stipitata*. G. *Urera baccifera*. H. *Urtica dioica*. Escalas: 1 cm. Imagem C retirada do site: http://florafinder.com/Species/Boehmeria_cylindrica.php

RESULTADOS

As flores estaminadas de *Celtis iguanaea* (figs. 2A-C), *Trema micrantha* (figs. 3A-C) (Cannabaceae), *Morus nigra* (Moraceae, figs. 4 A-C), *Boehmeria cylindrica* (figs. 5A-E), *Laportea aestuans* (figs. 6A-C), *Myriocarpa stipitata* (figs. 7A e B), *Urera baccifera* (figs. 8A-C) e *Urtica dioica* (figs. 9A, B) são tetrâmeras ou pentâmeras (tabela 2) e monoclamídeas.

As sépalas são livres ou basalmente unidas (figs. 2B, C, 3A-C, 4A-C, 5B-E, 6B, C, 7B, 8A, B, 9B), exibem uma epiderme unisseriada, com ou sem papilas (no ápice) e tricomas (figs. 2B, 3C, 4C, 5D, E, 6C, D, 7B, C, 8C, D, 9B, C). Em *Trema micrantha*, as paredes periclinais internas das células epidérmicas são espessadas (figs. 3B e C). A camada adjacente à epiderme interna possui células com drusas em *Trema micrantha* (fig. 3C), *Boehmeria cylindrica* (figs. 5D e E) e *Urtica dioica* (figura 9B). O mesofilo consiste de três a várias camadas de parênquima (figs. 2B, C, 3C, 4C, 5D, E, 6C, 7B, 8B, C, 9B, C). Um a três feixes vasculares atravessam as sépalas, dependendo da espécie. Idioblastos que contêm mucilagem (coloração roxa com azul de toluidina), compostos fenólicos (coloração esverdeada com azul de toluidina) ou drusas estão imersos na epiderme ou no mesofilo (figs. 2B, C, 3C, 4C, D, 5D, F, 6C, D, 7B, C, 8C, D, 9B, C).

Os estames são livres (figs. 2A-C, 3A-C, 4A-C, 5A-E, 6A-C, 7A, B, 8A-C, 9A, B). Os filetes são inflexos no botão floral, exibem uma epiderme unisseriada, com células volumosas mucilaginosas ou com conteúdo fenólico; um córtex parenquimático e um feixe vascular central (figs. 2D, 3D, 4D, 5F, 6D, 7C, 8D, 9C). A camada adjacente à epiderme de *Trema micrantha* e *Morus nigra* é colênquimática (figs. 3D, 4D). Sulcos profundos são observados no lado ventral (adjacente à antera) em *Trema micrantha* (fig. 3D), *Morus nigra* e *Laportea aestuans* (figura 6D). As anteras são bitecas, latrorsas e cada uma se encaixa em uma sépala (figs. 2A-C; 3A-C; 4A-C; 5A-E; 6A-C, 7A, B, 8A-C, 9A, B). O processo de deiscência da antera começa antes da distensão dos filetes, ocasionado pela ruptura dos septos entre os esporângios (figs. 3F, 4C, 5E). A parede da antera é composta por epiderme com células retangulares e endotécio com espessamentos pouco evidentes (figs. 2B, C; 3C; 4C; 5D, E; 6C,

7B, 8C, 9B, C). O estômio caracteriza-se por uma fenda longitudinal entre os dois sacos polínicos de uma teca e é formado por células epidérmicas pequenas, alongadas (*Celtis iguanaea*, *Morus nigra*, *Boehmeria cylindrica* e *Myriocarpa stipitata*) ou retangulares (*Laportea aestuans*, *Trema micrantha*, *Urera baccifera* e *Urtica dioica*), com paredes finas e células do endotécio (figs. 2B; 3C; 4C; 5D, E; 6C, 7B, 8C, 9B, C). O septo entre os dois sacos polínicos de uma teca é extremamente fino. Os idioblastos contêm mucilagem, compostos fenólicos ou drusas e estão imersos na epiderme do filete e no parênquima e/ou na epiderme da parede da antera e no conectivo (figs. 2B; 3C; 4C, D; 5D, E; 6C, 7B, 8C, 9B, C).

Um pistilódio ocorre no centro da flor (figs. 2A-C; 3A-C; 4A-C; 5A-E; 6A-C, 7A, B, 8A-C, 9A, B). Pode variar de 1,5 mm (*Morus nigra* e *Urtica dioica*) a 3 mm de comprimento (demais espécies). É mais curto do que os estames, mas ocupa a mesma altura que eles, porque os estames são inflexos no botão floral (figs. 2C; 3A, B; 4A; 5A-C; 6A, B, 7A, 8A, B, 9A, B). O pistilódio exibe diferentes formas, tamanhos e estruturas anatômicas nas espécies estudadas (tabela 2). Pode ser globoso ou alongado, inflado, com um orifício apical, com ou sem tricomas (figs. 2A, C; 3E, F; 4E; 5G; 6E, 7D, 8E, F, 9D). É altamente variável em tamanho e forma em *Celtis iguanaea*, o que significa que pode ser aparente ou não na flor (fig. 2A-C). A epiderme externa do pistilódio é composta por células retangulares e volumosas; o mesofilo é composto de parênquima ou de aerênquima, com variação no número de camadas; a epiderme interna possui células menores e menos alongadas (fig. 2C). Idioblastos com mucilagem, compostos fenólicos ou drusas estão imersos na epiderme ou no mesofilo (figs. 2C; 3G; 4F, G; 5H; 6F, G, 7E, F, 8G, 9E). A vascularização é restrita à base. Um óvulo é iniciado, mas abortado em *Celtis iguanaea*, *Morus nigra*, *Boehmeria cylindrica* e *Urtica dioica* (Figs. 4F, 9B); nas outras espécies, nenhum óvulo é formado.

Com base na morfologia externa e interna, encontramos quatro padrões de sinorganização floral:

1. sépalas mucilaginosas + estames inflexos + pistilódio aerênquimático mucilaginoso:

Laportea aestuans, Morus nigra, Urera baccifera.

2. sépalas mucilaginosas + estames inflexos + pistilódio parenquimático mucilaginoso:

Boehmeria cylindrica, Myriocarpa stipitata, Urtica dioica.

3. sépalas mucilaginosas + estames inflexos + pistilódio parenquimático não mucilaginoso: *Celtis iguanaea.*

4. sépalas robustas não mucilaginosas + estames inflexos + pistilódio parenquimático não mucilaginoso: *Trema micrantha.*

Figura 2: Flor estaminada de *Celtis iguanaea* (Cannabaceae). A. Vista lateral mostrando duas anteras e o pistilódio central (as duas outras anteras foram removidas). B-C. Seção anatômica transversal da flor madura (B) e em desenvolvimento (C). Compare o tamanho do pistilódio em B e C. Note a ruptura do septo entre os esporângios em B (setas), e o número de células mucilaginosas (cabeça de seta) no mesofilo da, além de um óvulo abortado no interior do pistilódio (seta) em C. D. Seção anatômica longitudinal mostrando os estames inflexos apoiando as anteras. Note os grãos de amido na epiderme e nas células adjacentes (cabeça de seta) e a ruptura dos septos entre os dois esporângios (seta). Escalas: A-D = 200 μm .

Figura 3: Flor estaminada de *Trema micrantha* (Cannabaceae). A-B. Flor em desenvolvimento em vista frontal (A) e lateral (B) mostrando a associação entre todos os órgãos florais: sépalas, estames e pistilódio. C. Seção anatômica transversal da flor em desenvolvimento mostrando a sinorganização. Note a epiderme papilosa e os idioblastos fenólicos nas sépalas. A parede periclinal interna e a epiderme interna da sépala são espessadas (seta). D. Seção anatômica longitudinal dos estames mostrando as particularidades do filete: sulcos profundos no lado ventral (cabeça de seta), células epidérmicas com grãos de amido e compostos fenólicos. E. Vista frontal do pistilódio inflado coberto por tricomas tectores. F-G. Seções longitudinal (F) e transversal (G) do pistilódio mostrando o espaço interno (cabeças de seta) e o mesofilo parenquimático. Escalas: A-B = 500 µm, C = 200 µm, D-F = 200 µm. G = 100 µm.

Figura 4: Flor estaminada de *Morus nigra* (Moraceae). A-B. Flor em desenvolvimento em vista frontal (A) e lateral (B) mostrando a associação entre todos os órgãos florais: sépalas, estames e pistilódio. C. Seção anatômica transversal da flor em desenvolvimento mostrando a sinorganização. Note a epiderme papilosa e os idioblastos mucilaginosos (cabeça de seta) nas sépalas, e a ruptura dos septos entre os esporângios (seta). D. Seção anatômica longitudinal de um estame inflexo. Note o filete dobrado (seta). E. Vista frontal do pistilódio inflado com uma fenda apical (cabeça de seta). F-G. Seções transversal (F) e longitudinal (G) do pistilódio mostrando o espaço interno (cabeça de seta), a epiderme com idioblastos mucilaginosos e o aerênquima. Note a iniciação de um óvulo no interior do pistilódio em F. Símbolos: o = óvulo. Escalas: A-B = 500 μ m, C-D = 200 μ m. E-F = 100 μ m, G = 200 μ m.

Figura 5: Flor estaminada de *Boehmeria cylindrica* (Urticaceae). A-C. Vista frontal (A, B) e lateral (C) da flor em desenvolvimento (dois estames foram removidos em B e C). D-E. Seção anatômica transversal da flor em desenvolvimento mostrando a sinorganização. Note os idioblastos mucilaginosos (cabeça de seta) nas sépalas e no pistilódio (seta). F. Seção anatômica longitudinal do estame inflexo (cabeça de seta). Note os idioblastos fenólicos nas sépalas, no filete e conectivo. G. Vista floral do pistilódio inflado com uma fenda apical (cabeça de seta). H. Seção anatômica longitudinal do pistilódio mostrando o espaço interno (cabeça de seta) e as células epidérmicas volumosas mucilaginosas. Escalas: A = 200 μ m, B = 200 μ m, C = 100 μ m, D-H = 100 μ m.

Figura 6: Flor estaminada de *Laportea aestuans* (Urticaceae). A-B. Vista frontal (A) e lateral (B) da flor em desenvolvimento (dois estames foram removidos em B). C. Seção anatômica transversal da flor em desenvolvimento mostrando a sinorganização. Note os idioblastos mucilaginosos (cabeças de seta) nas sépalas e no pistilódio, e a ruptura dos septos entre os esporângios. D. Seção anatômica longitudinal do filete mostrando os sulcos profundos no lado ventral (cabeça de seta). E. Vista frontal do pistilódio inflado com uma depressão apical. F-G. Seção anatômica longitudinal (F) e transversal (G) do pistilódio mostrando as células epidérmicas volumosas mucilaginosas e o aerênquima (cabeças de seta). Escalas: A-C = 200 μm . D = 200 μm . E = 100 μm . F = 200 μm . G = 100 μm .

Figura 7: Flor estaminada de *Myriocarpa stipitata* (Urticaceae). A. Vista frontal da flor em desenvolvimento mostrando os estames inflexos e o pistilódio central. B. Seção transversal da flor mostrando a sinorganização. Note os idioblastos mucilaginosos nas sépalas (cabeças de seta), no conectivo das anteras e no pistilódio. C. Seção longitudinal dos estames inflexos. Note os idioblastos fenólicos e mucilaginosos (cabeças de seta). D. Vista frontal do pistilódio inflado com um orifício apical (cabeça de seta). E-F. Seção transversal (F) e longitudinal (G) do pistilódio mostrando as células epidérmicas volumosas e mucilaginosas (cabeças de seta) e o mesofilo parenquimático. Escalas: A-B = 200 μ m, C-D = 100 μ m, E = 50 μ m. F = 100 μ m.

Figura 8: Flor estaminada de *Urera baccifera* (Urticaceae). A-B. Vista frontal (A) e lateral (B) da flor em desenvolvimento mostrando a sinorganização entre sépalas, estames e pistilódio (dois estames foram removidos em B). C. Seção transversal da flor em desenvolvimento mostrando os idioblastos mucilaginosos (cabeça de seta) no pistilódio. D. Seção anatômica longitudinal do estame inflexo mostrando os idioblastos mucilaginosos (cabeça de seta) no filete. E. Vista frontal do pistilódio inflado com um orifício apical (cabeça de seta). F-G. Seção longitudinal do pistilódio mostrando o espaço interno (cabeças de seta) e as células epidérmicas volumosas e mucilaginosas (seta) em G. Escalas: A = 500 µm, B-G = 200 µm.

Figura 9: Flor estaminada de *Urtica dioica* (Urticaceae). A. Vista frontal da flor em desenvolvimento. B. Seção transversal da flor em desenvolvimento mostrando a sinorganização entre sépalas, estames e pistilódio. C. Seção longitudinal do estame inflexo mostrando os idioblastos mucilaginosos (cabeça de seta) no filete. D. Vista lateral do pistilódio inflado com um orifício apical. E. Seção longitudinal do pistilódio mostrando o espaço interno e as células epidérmicas volumosas e mucilaginosas (cabeça de seta). Escalas: A = 200 μm , B-E = 100 μm .

Tabela 2. Dados florais comparativos sobre as espécies estudadas do clado Urticoide.

Família	Espécies	Sépala				Estame			Pistilódio		
		Merisma	sinorganização	epiderme papilosa (+ou-)	tipo de idioblasto	sulco s no filete (+ou-)	tipo de idioblasto	forma	tricoma (+ou-)	tipo de tecido do mesofilo	tipo de idioblasto
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i>	5	-	+	mucilaginoso, drusa		fenólico, drusa (antera)	globoso	+	parênquima (várias camadas)	fenólico, drusa
	<i>Trema micrantha</i>	5	-	+	fenólico, drusa	+	fenólico	alongado e menos inflado	+	parênquima (várias camadas)	fenólico, drusa
Moraceae	<i>Morus nigra</i>	4	união basal	+	mucilaginoso	+	mucilaginoso	globoso e inflado	-	aerênquima	mucilaginoso
Urticaceae	<i>Boehmeria cylindrica</i>	4	união basal	-	mucilaginoso, fenólico, drusa		fenólico, drusa	globoso e inflado	+	parenchyma (três camadas)	mucilaginoso
	<i>Laportea aestuans</i>	4 or 5	união basal	-	mucilaginoso, fenólico	+	mucilaginoso, fenólico	globoso e inflado	-	aerênquima	mucilaginoso
	<i>Myriocarpa stipitata</i>	4	-	-	mucilaginoso, fenólico, drusa		mucilaginoso (filete), fenólico, drusa (antera)	globoso e inflado	-	parênquima (várias camadas)	mucilaginoso, fenólico, drusa
	<i>Urera baccifera</i>	5	união basal	+	mucilaginoso		mucilaginoso (filete), fenólico	globoso e inflado	-	aerênquima	mucilaginoso, fenólico
	<i>Urtica dioica</i>	4	união basal	+	mucilaginoso, fenólico, drusa		mucilaginoso	globoso, menos alongado e inflado	-	parênquima (várias camadas)	mucilaginoso, fenólico

DISCUSSÃO

A sinorganização floral incomum que ocorre em espécies do clado Urticoide compreende uma associação estreita entre todos os órgãos/verticilos da flor estaminada, sem que tal união seja verdadeira. Sépalas, estames inflexos e um pistilódio robusto atuam juntos em um mecanismo de liberação explosiva de pólen a ser transportado pelo vento. Apresentamos a seguir uma proposta para este mecanismo baseada em dados anatômicos e outros encontrados na literatura.

O pistilódio, que é inflado pelo acúmulo de ar no aerênquima em algumas espécies (*Laportea aestuans*, *Morus nigra* e *Urera baccifera*), pode se estender e retrair como um fole (ver Martin et al. 2009 para *Ambrosia artemisiifolia*, Asteraceae), liberando o ar acumulado pelo orifício apical. Desta forma, o pistilódio pressiona a antera deiscente (o septo entre a área dos esporângios já está rompido nesse momento), enquanto o filete se distende e é solto da sépala, movendo-se na direção oposta ao centro da flor, desta forma liberando os grãos de pólen explosivamente. Quando não há aerênquima (*Boehmeria cylindrica*, *Celtis iguanaea*, *Myriocarpa stipitata*, *Trema micrantha* e *Urtica dioica*), o pistilódio robusto, às vezes, faz a contenção da antera até que os filetes se distendam. A elasticidade do estame pode ser atestada pelo filete longo que se estreita da base para o ápice, adicionado ao espessamento diferencial das paredes celulares do parênquima (espessas no lado ventral) e aos sulcos profundos no lado ventral (*Trema micrantha*, *Morus nigra*, *Laportea aestuans*). A distensão do filete pode ser resultado de várias características relacionadas à dessecação do tecido (Franchi et al., 2007), como a presença de drusas e compostos fenólicos presentes nos idioblastos imersos no parênquima e na epiderme (ver tabela 2). As anteras permanecem retorcidas e apoiadas no pistilódio, e os filetes unidos às sépalas pela grande quantidade de mucilagem produzida nos órgãos florais dessas espécies (ver tabela 2). A mucilagem possivelmente compõe o que Taylor et al. (2006) chamavam de "fine threads" em *Morus alba* (Moraceae), encontrados entre a antera e o pistilódio e na base dos filetes.

A estrutura de sépala, estame e pistilódio é bastante semelhante entre as espécies estudadas. Curiosamente, o merisma do cálice e do androceu é sempre o mesmo nessas espécies. É provável que o funcionamento deste mecanismo complexo dependa de algumas condições florais prévias, como a localização exata de órgãos e filotaxia verticilada (ver Endress 2015). As diferenças encontradas ocorrem especialmente em relação à forma e à estrutura interna (mesofilo) do pistilódio, tanto entre espécies de diferentes famílias quanto entre espécies da mesma família (ver tabela 2). Isso significa que as mesmas pressões de seleção, como o agente abiótico da polinização, foram exercidas sobre a estrutura e associação de órgãos florais de diferentes verticilos, compondo um tipo complexo de sinorganização sem uma união verdadeira de tecidos, mas de função.

Poucos registros de pistilódios são encontrados entre as plantas. Um exemplo é citado para Arecaceae, no qual o pistilo perdeu sua função original e diferenciou-se em nectário (Castaño et al., 2014). Na maioria dos casos, esses órgãos são vestigiais e aparentemente não funcionais (Wilson 1982), o que ocorre também com algumas espécies do clado Urticoide. Nossos dados mostram que, nas espécies estudadas, o pistilo abortado não é inconspícuo, mas se torna evidente, pois infla. Em ambos os casos, a formação do pistilódio ou pistilo rudimentar/vestigial ocorre após a iniciação da sépala ou da bractéola como uma protuberância central que pode se dividir em dois primórdios. O alongamento dos carpelos que formam um pistilódio é rápido, ultrapassando a altura dos estames durante os estádios intermediários do desenvolvimento das flores. Pelo contrário, aquele pistilo que se tornará vestigial cessará seu desenvolvimento cedo, permanecendo diminuto. Essas duas condições do pistilo podem ocorrer na mesma família (ver tabela 3). Mesmo assim, o pistilódio diminuto parece participar do mecanismo de liberação explosiva do pólen, apoiando ou contendo a antera até a distensão do filete, como observado nas imagens do fóssil de *Ekrixanthera* (Urticaceae, Poinar et al. 2016), em *Celtis iguanaea* (Cannabaceae - veja a variação de forma

de pistilódio entre flores desta espécie no presente estudo) e em *Maclura tinctoria* (Moraceae - observações pessoais).

Merecem atenção os idioblastos mucilaginosos encontrados na maioria dos órgãos da flor estaminada das espécies do clado Urticoide estudadas aqui, particularmente inseridos na epiderme. Nossa principal proposta é que a mucilagem exerça um papel essencial na manutenção da sinorganização floral, embora outras funções também sejam plausíveis e podem coocorrer, tais como: 1) evitar a ruptura do tecido nos órgãos que se movem muito rapidamente neste mecanismo complexo de liberação explosiva do pólen; (2) evitar a dessecação rápida do pólen liberado e, conseqüentemente, a perda de sua longevidade, uma vez que em algumas espécies de Urticaceae o grão de pólen é parcialmente hidratado (ver Franchi et al., 2007); (3) aglutinar o pólen liberado, garantindo que ele seja liberado em grandes quantidades e depositados sobre o estigma de uma flor pistilada (Sabban et al., 2012, Timerman et al., 2014), aumentando, assim, a competição entre os grãos. As duas últimas funções são apoiadas pelo fato de que o processo de deiscência da antera começa antes do filete, o que permitiria o contato dos grãos de pólen com os vários órgãos florais que produzem mucilagem.

Tabela 3. Distribuição de pistilo abortado no clado Urticoide, resultando em pistilo rudimentar ou em pistilódio.

Família	Espécies	Tipo de pistilo abortado
Cannabaceae	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.)	rudimentar/pistilódio
	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	pistilódio
Moraceae	<i>Brosimum gaudichaudii</i> Trécul	rudimentar
	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	rudimentar
	<i>Morus nigra</i> L.	pistilódio
Ulmaceae	<i>Ampelocera glabra</i> Kuhl.	rudimentar
Urticaceae	<i>Boehmeria cylindrica</i> (L.) Sw	pistilódio
	<i>Laportea aestuans</i> (L.) Chew	pistilódio
	<i>Myriocarpa stipitata</i> Benth.	pistilódio
	<i>Phenax sonneratii</i> (Poir.) Wedd.	rudimentar
	<i>Pilea cadierei</i> Gagnep. & Guillaumin	rudimentar
	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	pistilódio
	<i>Urtica dioica</i> L.	pistilódio

O fato do pólen ser liberado de forma explosiva pela distensão dos filetes (inflexos antes da antese) já havia sido relatado para algumas espécies de Cannabaceae (Cuéllar 1967), Urticaceae (Berg 1989, 1990, Friis, 1993) e Moraceae (Rohwer, 1993, Maier et al. 1997, Taylor et al. 2006, Ribeiro 2007). Nossos dados adicionam peças a este quebra-cabeça, com base em detalhes anatômicos, como a constituição do mesofilo do pistilódio e a presença de idioblastos mucilaginosos, estes últimos novidades para o clado Urticoide.

Nossos dados, adicionados aos encontrados na literatura (Berg 1989, 1990; Friis, 1993; Rohwer 1993; Culley et al., 2002; Datwyler & Weiblen 2004; Gaglioti & Romaniuc 2014) indicam que a presença de um pistilódio parece ser uma característica muito importante para o funcionamento deste mecanismo elaborado, indicando uma importante adaptação na dispersão do grão de pólen. Um mecanismo tão elaborado claramente otimiza a anemofilia, de

modo que o pólen possa alcançar distâncias maiores, evitando a autopolinização e garantindo uma maior variabilidade genética para essas espécies.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- APG (Angiosperm Phylogeny Group) IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181:1-20.
- Baillon, H., 1861.** Mémoire sur le développement du fruit des Morées. *Adansonia* 1:214, 231.
- Basso-Alves, J.P., Pereira R.A.S., Peng Y-Q, Teixeira S.P. 2014.** Different ontogenetic processes promote dicliny in *Ficus* L. (Moraceae). *Acta Oecologica* 57: 5-16.
- Bawa, K.S. & Crisp, J.E. 1980.** Wind-pollination in the under-storey of a rainforest in Costa-Rica. *Journal of Ecology* 68:871–876.
- Bechtel, A.R. 1921.** The Floral Anatomy of the Urticales. *American Journal of Botany* 8: 386–410.
- 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.
- Berg, C.C. 1977.** Urticales, their differentiation and systematic position. *Plant Systematics and Evolution* 1:349–374.
- Berg, C.C. 1989.** Systematics and phylogeny of Urticales. *In*: P.R. Crane & S. Blackmore (eds.). *Evolution, systematics, and fossil history of the Hamamelidae. "Higher" Hamamelidae.* v. 2. Claredon Press, Oxford, London 408:193-200.
- Berg, C.C. 1990.** Differentiation of flowers and inflorescences of Urticales in relation to their protection against breeding insects and to pollination. *Sonnerfeltia* 11:13-34.
- Castaño, F.; Stauffer, F.; Marquinez, X.; Cre`vecœur, M.; Collin, M.; Pintaud, J-C.; Tregear, J. 2014.** Floral structure and development in the monoecious palm *Gaussia attenuate* (Arecaceae; Arecoideae). *Annals of Botany* 114:1483–1495.
- Clark, G. 1981.** Staining procedures. 4ª ed. Baltimore, Williams & Wilkins.
- Clement, W.L. & Weiblen, G.D. 2009.** Morphological Evolution in the Mulberry Family (Moraceae). *Systematic Botany* 34: 530-552.

- Condit, I.J. 1932.** The structure and development of Flowers in *Ficus carica* L. Hilgardia 6: 443–481.
- Cuéllar, H.S. 1967.** Description of a pollen release mechanism in the flower of the Mexican hackberry tree, *Celtis laevigata* Southw. Naturalist 12: 471-474.
- Culley, T.M.; Weller, S.G. & Sakai, A.K. 2002.** The evolution of wind pollination in angiosperms. Trends in Ecology & Evolution 17:361-369.
- Datwyler, S.L.; Weiblen, G.D. 2004.** On the origin of the fig: Phylogenetic relationships of Moraceae form ndhF sequences. American Journal of Botany 91: 767-777.
- 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 27: 368-376.
- Endress, P.K. 1990.** Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny. Biological Journal of the Linnean Society 39: 153-175 .
- Endress, P.K. 1994.** Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers. Cambridge University Press.
- Endress, P.K. 2006.** Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework. Advances in Botanical Research 44: 1-61.
- Endress, P.K. 2010.** Synorganisation without organ fusion in the flowers of *Geranium robertianum* (Geraniaceae) and its not so trivial obdiplostemony. Annals of Botany 106: 687-695.
- Endress, P.K. 2015:** Development and evolution of extreme synorganization in angiosperm flowers and diversity: a comparison of Apocynaceae and Orchidaceae. Annals of Botany 117: 749-767.
- Franchi, G.G., Nepi, M., Matthews, M.L. and Pacini, E. 2007.** Anther opening, pollen biology and stigma receptivity in the long blooming species, *Parietaria judaica* L. (Urticaceae). Flora 202: 118-127.
- Friis, I. 1993.** Urticaceae. In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The families and genera of vascular plants – II. Flowering plants - Dicotyledons, Magnoliid, Hammelid and Caryophyllid families. Springer Verlag, Berlin 2:612-630.

- Gaglioti, A.L. & Romaniuc-Neto, S. 2014.** Urticaceae no Estado de São Paulo, Brasil. Diversidade e conservação das urtigas de São Paulo. 1a ed. Saarbrücken, Alemanha: OmniScriptum GmbH & Co. KG (Novas Edições Acadêmicas) 1:93.
- Galil, J.; Dulberger R.; Rosen D. 1970.** The effects of *Sycophaga sycomori* L. on the structure and development of the synconia in *Ficus sycomorus* L. New Phytologist 69: 103–111.
- Gemmeke, V. 1982.** Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Mimosaceen-Blüten. Botanische Jahrbücher für Systematik 103:185-210.
- Gerrits, P.O. & Horobin, R.W. 1991.** The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netherlands.
- Granville, J.J. 1971.** Notes sur la biologie florale de quelques espèces du genre *Dorstenia* (Moracées). Cahiers ORSTOM, Série Biologique 15.
- Greyson, R.I. 1994.** The development of flowers. Oxford University Press.
- Hartl, D. 1957.** Die Pseudosympetalie von *Correa speciosa* (Rutaceae) und *Oxalis tubiflora* (Oxalidaceae). Abhandlungen der Mathematisch- Naturwissenschaftlichen Klasse, Akademie der Wissenschaften und der Literatur Mainz 1957: 1–13.
- Karnovsky, M.J. 1965.** A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. Journal of Cell Biology 27:137-138.
- Lillie, R.D. 1954.** Histopathology technic and practical histochemistry, McGraw-Hill Book Co, New York.
- Maier, C.G-A; Chapman K.D. & Smith, D.W. 1997.** Phytoestrogens and floral development in dioecious *Maclura pomifera* (Raf.) Schneid. and *Morus rubra* L. (Moraceae). Plant Science 130: 27–40.
- Martins, E.G.A. & Pirani, J.R. 2009.** Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Cannabaceae. Boletim Botânico Universidade São Paulo 27: 247–251.
- Martin, M.D., Chamecki, M., Brush, G., Meneveau, C. and Parlange, M. 2009.** Pollen clumping and wind dispersal in an invasive Angiosperm. American Journal of Botany 96: 1703-1711.
- O'Brien, T.P.; Feder, N. & Mccull, Y M.E. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. Protoplasma 59: 368-373.

- El Ottra, J.H.L.E., Pirani, J.R. & Endress, P.K. 2013.** Fusion within and between whorls of floral organs in Galipeinae (Rutaceae): structural features and evolutionary implications. *Annals of Botany* 5: 821-837.
- Paulino, J.V.; Mansano, V.F., Prenner, G. & Teixeira, S.P. 2016.** High developmental lability in the perianth of *Inga* (Fabales, Fabaceae): a Neotropical woody rosid with gamopetalous corolla. *Botanical Journal of the Linnean Society* 183:146-161.
- Pedersoli, G.D., Teixeira S.P. 2016.** Floral development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, two andromonoecious mimosoid trees (Leguminosae). *International Journal of Plant Sciences* 177: 60-75.
- Poinar, G.Jr., Kevan, P.G. and Jackes, B. R. 2016.** Fossil species in Boehmerieae (Urticaceae) in Dominican and Mexican amber: a new genus (*Ekrixanthera*) and two new species with anemophilous pollination by explosive pollen release, and possible lepidopteran herbivory. *Botany* 94: 599-606.
- Prenner, G. 2004.** Floral ontogeny in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) and its systematic implications. *International Journal of Plant Sciences* 165: 417-426.
- Ramírez-Domenech, J.I. & Tucker, S.C. 1990.** Comparative Ontogeny of the Perianth in Mimosoid Legumes. *American Journal of Botany* 77: 624-635.
- Ribeiro, J.E.L.S. 2007.** Estudos sobre a filogenia, taxonomia e evolução de caracteres reprodutivos em Moraceae Gaudich. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, 1-122.
- Rohwer, J.G. 1993. Moraceae.** In: K. Kubitzki, J.G. Rohwer & V. Bittrich (eds.). The families and genera of vascular plants – II. Flowering plants - Dicotyledons, Magnoliid, Hammelid and Caryophyllid families. Springer Verlag, Berlin 2:438-453.
- Ronse De Craene, I. 2010.** Floral diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Royal Botanic Garden, Edinburgh.
- Rudall, P.J. & Bateman, R.M. 2002.** Roles of synorganisation, zygomorphy and heterotopy in floral evolution: the gynostemium and labellum of orchids and other lilioid monocots. *Biological Reviews* 77: 403-441.

- Sabban, L., Jacobson, N-L. and Hout, R. 2012.** Measurement of pollen clump release and breakup in the vicinity of ragweed (*A. confertiflora*) staminate flowers. *Ecosphere* volume (3)7, article 65.
- Simons, P. 1992.** The action plant. Blackwell, Oxford.
- Smith, J.E. 1788.** Some observations on the irritability of vegetables. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 78:158–165.
- Specht, C.D., Bartlett, M.E. 2009.** Flower Evolution: The Origin and Subsequent Diversification of the Angiosperm Flower. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 40:217-243.
- Sytsma, K.J.; Morawetz, J.; Pires, J.C.; Nepokroeff, M.; Conti, E.I.; Zjhra, M.; Hall, J.C. & Chase, M.W. 2002.** Urticalean Rosids: Circumscription, Rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcl*, *trnL-F*, and *ndhF* sequences. *Acta Oecologica* 89: 1531–1546.
- Taylor, P.E.; Card, G.; House, J.; Dickinson, M.H. & Flagan R.C. 2006.** High-speed pollen release in the white mulberry tree, *Morus alba* L. *Sexual Plant Reproduction* 19:19-24.
- Timerman, D., Greene, D.F., Ackerman, J.D., Kevam, P.G. and Nardone, E. 2014.** Pollen aggregation in relation to pollination vector. *International Journal of Plant Sciences*. 175:681–687.
- Todzia, C.A. 1989.** A revision of *Ampelocera* (Ulmaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden* 76: 1087-1102.
- Todzia, C.A. 1992.** A reevaluation of the genus *Phyllostylon* (Ulmaceae). *SIDA* 15: 263–270.
- Tucker, S.C. 2003.** Floral Development in Legumes. *Plant Physiology* 131: 911-926.
- Verkerke, W. 1988.** Flower development in *Ficus sur* Forsskal (Moraceae). *Proceedings* 91: 175–195.
- Wilson, C.L. 1982.** Vestigial Structures and the Flower. *American Journal of Botany* 69:1356-1365.
- Yang, M.Q.; Velzen, R. Van; Bakker, F.T.; Sattarian, A.; Li, D. & Yi, T. 2013.** Molecular phylogenetics and character evolution of Cannabaceae. *Taxon*. 62: 473–485.
- Zavada, M.S. & Kim, M. 1996.** Phylogenetic analysis of Ulmaceae. *Plant Systematics and Evolution* 200: 13–20.

Zhang, S.; Soltis, D.E.; Yang, Y.; Li, D. & Yi, T. 2011. Multi-gene analysis provides a well-supported phylogeny of Rosales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 60: 21–28.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Este trabalho relata o estudo comparativo do desenvolvimento floral em espécies de Urticaceae e a morfologia e função do pistilódio nas flores estaminadas em algumas espécies do clado Urticoide. As técnicas utilizadas como: microscopia eletrônica de varredura, microscopia de luz e microtomografia computacional de raios-X (micro-CT), nos permitiu elucidar condições enigmáticas como a ausência de um verticilo do perianto, a união de órgãos do cálice, do androceu, a estrutura do pistilódio e o gineceu pseudomonômero.

As flores discretas de Urticaceae são resultado de ausência de órgãos desde o início do desenvolvimento e/ou aborto que atuam na redução do número de verticilos e no número de órgãos em cada verticilo, permitindo dessa forma, uma arquitetura estável nestas flores inconspícuas.

Nossos dados não apoiam as análises moleculares que sugerem uma relação mais próxima de *Myriocarpa stipitata* com a tribo Elatostemeae, pois as espécies estudadas da tribo Boehmerieae são muito parecidas quanto ao desenvolvimento floral, sendo mais semelhantes entre si do que quando comparadas a *Pilea cadieri* (tribo Elatostemateae).

Os dados de desenvolvimento floral obtidos para *Laportea aestuans*, *Urara baccifera* e *Urtica dioica*, somados aos relatos da literatura, sugerem um padrão de ontogenia floral para a tribo Urticeae.

Cecropia pachystachya, *Coussapoa microcarpa* e *Pourouma cecropiifolia* exibem um desenvolvimento floral bastante similar e o número de órgão ainda mais reduzido do que as outras espécies estudadas de Urticaceae. No entanto, como o desenvolvimento floral é bastante conservado no clado Urticoide, a semelhança com Moraceae e Urticaceae neste aspecto permanece.

A presença e a estrutura anatômica do pistilódio em *Boehmeria cylindrica*, *Laportea aestuans*, *Myriocarpa stipitata*, *Urera baccifera*, *Urtica dioica*, *Celtis iguanae*, *Trema micrantha* e *Morus nigra* indica uma importante adaptação na dispersão do grão de pólen, no qual fazem parte, ainda, as sépalas e os estames. Este mecanismo floral deve otimizar a anemofilia, de forma que o pólen possa alcançar distâncias maiores, evitando a autopolinização e garantindo uma maior variabilidade genética para estas espécies.

Considerando a escassez de dados de desenvolvimento floral para Urticaceae, o presente estudo tem um caráter inédito para a família.