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

Viviane Gonçalves Leite

DESENVOLVIMENTO E MORFOLOGIA DA FLOR EM ESPÉCIES DA TRIBO
DIPTERYGAE (LEGUMINOSAE, PAPILIONOIDEAE)

RIBEIRÃO PRETO
2012

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

**DESENVOLVIMENTO E MORFOLOGIA DA FLOR EM ESPÉCIES DA TRIBO
DIPTERYGEAE (LEGUMINOSAE, PAPILIONOIDEAE)**

Viviane Gonçalves Leite

Orientadora: Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira

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

RIBEIRÃO PRETO

2012

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

FICHA CATALOGRÁFICA

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

Leite, Viviane Gonçalves

Desenvolvimento e morfologia da flor de espécies da tribo Dipterygeae (Papilionoideae – Leguminosae) Ribeirão Preto, 2012. 62p.

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

Orientadora: Simone de Pádua Teixeira

1. anatomia, 2. cálice, 3. Dipterygeae, 4. Leguminosae, 5. Papilionoideae, 6. ontogenia floral, 7. análise de superfície.

FOLHA DE APROVAÇÃO

Viviane Gonçalves Leite

Desenvolvimento e morfologia da
flor de espécies da tribo
Dipterygeae. (Leguminosae,
Papilionoideae).

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

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

Prof. Dr. _____

Instituição _____ Assinatura _____

DEDICATÓRIA

À minha família, pelo incentivo e apoio ao longo do período de elaboração deste trabalho.

Meus pais, Valdir (*in memoriam*) e Valentina

Minhas irmãs, Valéria e Vanessa

Meu filho, Pedro Henrique.

AGRADECIMENTOS

A Deus por conceder-me a vida e oportunidade de evoluir e pelas pessoas enviadas a me auxiliarem nesta trajetória.

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

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

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

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP processo no 2009/05976-0) pelo auxílio concedido.

À minha orientadora Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira, pela orientação, incentivo, paciência, conselhos e exemplo de entusiasmo pelo trabalho.

Ao pesquisador Vidal de Freitas Mansano pelas sugestões e incentivo.

Aos membros da Banca de qualificação (Milton Groppo, Cláudia Inês da Silva e Rejane Barbosa de Oliveira) pelas valiosas críticas e sugestões.

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 Campos, pelo auxílio durante os experimentos.

Aos técnicos Maria Dolores Seabra, José Augusto Maulin e Paulo Frighetto 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.

Aos meus primos Antonio Abelardo Leite e Darck Leite pela hospitalidade e auxílio em Santarém PA.

Ao meu tio Arnaldo Santana e minha mãe Valentina pelo auxílio na coleta da espécie *Pterodon pubescens* no município de Sacramento –MG.

A Ana Sophia S. Holanda e J.C.Freitas por realizarem a coleta da espécie *Taralea oppositifolia* em Roraima e Pará respectivamente, muito obrigada pela ajuda e empenho.

Aos professores Alberto Vicentini e Michael John Gilbert Hopkins (INPA) pela disponibilidade em ajudar com a espécie amazônica e a Carolyne Curty pela hospitalidade em Manaus.

A Juliana Villela Paulino pela disposição em ajudar-me no transcorrer deste trabalho.

A Cristina Marinho pela assistência nos testes histoquímicos.

Aos meus pais, Valdir Leite (pelo seu apoio espiritual) e Valentina Gonçalves Leite, pelo incentivo, pelas renúncias e sua indiscutível amizade e companheirismo.

A minhas irmãs Valéria e Vanessa pelo incentivo e apoio.

Ao meu filho (Pedro Henrique), pela oportunidade de estar mãe, e mesmo tão pequeno entender minhas ausências.

Aos amigos do laboratório de Botânica da Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto, onde desenvolvi este trabalho de pesquisa (Ana Paula, Camila, Cristina, Giseli, João Paulo, Juliana, Liana, Marina, Priscila, Raquel e Thaís) pelo companheirismo e pelos momentos de descontração.

E a todos que participaram direta ou indiretamente deste trabalho.

"Se não desperdiçar os minutos, você terá sempre as horas
de que necessita para desempenhar todos seus deveres."

André Luiz

RESUMO

Leite, V.G. Desenvolvimento e morfologia da flor de espécies da tribo Dipterygeae (Papilionoideae - Leguminosae). 2012. Dissertação - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto - SP.

Espécies da tribo Dipterygeae apresentam morfologia floral interessante, em especial o cálice, bem diferente dos demais membros de Papilionoideae. Representantes desta tribo exibem cálice assimétrico, constituído por duas sépalas adaxiais muito grandes e livres, e três sépalas unidas na base, com lobos abaxiais em forma de pequenos dentes. Assim, este trabalho visa a elucidar a origem deste tipo de cálice, por meio do estudo do desenvolvimento floral dos três gêneros da tribo, representados pelas espécies *Dipteryx alata* Vogel, *Pterodon pubescens* (Benth.) Benth. e *Taralea oppositifolia* Aubl.. Pretende-se também fornecer dados de desenvolvimento floral com valores taxonômico e evolutivo potenciais para o grupo. Botões florais e flores foram dissecados e preparados para análises de superfície em microscopia eletrônica de varredura e anatômica em microscopia de luz. As flores das espécies estão organizadas em inflorescências racemosas indeterminadas, são perfeitas e zigomorfas. A sequência de surgimento dos verticilos florais é semelhante nas três espécies: bractéolas, sépalas, pétalas, carpelo + primeiros primórdios de estames antessépalos, e estames antepétalos. Dois primórdios de bractéolas são iniciados assincronicamente em *D. alata* e simultaneamente em *P. pubescens* e *T. oppositifolia*; estas bractéolas recobrem o meristema floral; a iniciação dos cinco primórdios de sépalas é unidirecional modificada em *D. alata*, helicoidal em *P. pubescens* e sequencial/sequencial modificada em *T. oppositifolia*; a iniciação dos cinco primórdios de pétalas é simultânea; o primórdio carpelar surge concomitante à iniciação dos primeiros primórdios de estames antessépalos; a iniciação dos estames antessépalos é em ordem unidirecional tendendo para verticilada; os cinco estames antepétalos surgem por último. A fenda carpelar surge do lado adaxial, sendo orientada para a direita ou para a esquerda, no lado oposto ao de iniciação do estame antepétalo adaxial. O androceu é assimétrico. Os filetes fundem-se devido ao meristema intercalar, mas não completamente, formando uma bainha aberta ao redor do carpelo. O carpelo é central com estigma truncado em *D. alata*, capitado em

P. pubescens e puntiforme em *T. oppositifolia*. O tipo de cálice é elucidado nos estádios intermediários do desenvolvimento floral: a sépala abaxial e as laterais não se alongam, fundem-se, resultando em três lobos diminutos; já as adaxiais se alargam muito e alongam, permanecendo livres. O crescimento avantajado das sépalas adaxiais decorre do aumento do número de camadas e volume das células epidérmicas e subepidérmicas marginais. As flores possuem um apêndice em suas bractéolas, sépalas abaxiais e laterais, pétalas e anteras, onde se localiza um canal secretor. Em *T. oppositifolia* estes apêndices não ocorrem nas bractéolas e anteras. Além de canais, cavidades secretoras estão presentes no mesofilo das bractéolas, nas margens das sépalas e no apêndice das anteras. As alas exibem esculturas do tipo lamelado em *D. alata* e *T. oppositifolia* e lunado em *P. pubescens*. A presença de um canal secretor no apêndice dos órgãos florais constitui uma provável sinapomorfia para Dipterygeae. Caracteres com valor diagnóstico para as espécies são: (1) iniciação dos primórdios de bractéolas, (2) iniciação dos primórdios de sépalas, (3) proeminência do apêndice da antera, (4) tipo de escultura presente nas alas, (5) formato do estigma, (6) comprimento do estipe, (7) pilosidade do ovário, (8) curvatura do estilete, (9) posição da nervura central e (10) tipo de fruto.

Palavras-chave: anatomia floral, cálice, Dipterygeae, Leguminosae, Papilionoideae, ontogenia floral, análise de superfície.

ABSTRACT

Leite, V.G. Floral development and morphology in species of Dipterygeae (Papilionoideae - Leguminosae). 2012 Dissertation - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, Universidade de São Paulo. Ribeirão Preto – SP

Representatives of the tribe Dipterygeae exhibit interesting floral features, in special considering the calyx, which is quite different from that exhibited by other papilionoids. The calyx is asymmetric, constituted by two adaxial very large free sepals, and three abaxial unite sepals with teeth-like lobes. Thus, this work aims to elucidate the developmental ways of this type of calyx, by studying the floral development and morphology of three genera of the tribe, represented by *Dipteryx alata* Vogel, *Pterodon pubescens* (Benth.) Benth. and *Taralea oppositifolia* Aubl. Also, we intend to provide other data on floral development with taxonomic and evolutionary values. Buds and flowers were dissected and prepared for surface and anatomical analyses, under scanning electron and light microscopy, respectively. The flowers of all species are arranged in indeterminate racemes, are zygomorphic and perfect. The initiation of floral whorls is similar in the three species: bracteoles, sepals, petals, carpel + antesepalous stamens, and antepetalous stamens. The floral apex initiates two bracteoles asynchronously in *D. alata* and simultaneously in *P. pubescens* and *T. oppositifolia*; these bracteoles cover the floral apex; the order of initiation of five sepal is modified unidirectional in *D. alata*, helical in *P. pubescens* and sequential or modified sequential in *T. oppositifolia*; the five petals initiate in a simultaneous order; the initiation of the carpel is concomitant to that of the antesepalous abaxial stamens; antesepalous stamens initiates in tendencies towards whorled order, and the five antepetalous stamens arise later. A central carpel with truncate stigma occurs in *D. alata*, capitate stigma in *P. pubescens* and punctiform stigma in *T. oppositifolia*. The carpel cleft of all species arises in the adaxial side and is positioned to the right or the left opposite to the antepetalous adaxial stamen primordium. The androecium is asymmetric. The filaments fuse due to intercalary meristematic activity, but not completely, forming an open sheath around the carpel. The different type of calyx is elucidate by observing the intermediary stages of floral development: the abaxial and lateral sepals do not elongate, fuse, resulting in a

united structure with three lower lobes, while the adaxial sepals enlarge and elongate, remaining free. The great growth of adaxial sepals results of the increasing in the number of layers and volume of marginal epidermal and subepidermal cells. Bracteoles, abaxial and lateral sepals, petals and anthers are appendiculate. In *T. oppositifolia* these appendices do not occur in bracteoles and anthers. One secretory canal is observed within each appendix. Besides secretory canals, secretory cavities are found in the mesophyll of bracteoles, in the sepal margins and in the anther appendices. The wings show sculptures of lamellate type in *D. alata* and *T. oppositifolia* and of lunate type in *P. pubescens*. The presence of secretory canal in the floral appendices can be considered a synapomorphy for the tribe Dipterygeae. Diagnostic characters for the species are: (1) order of bracteole initiation, (2) order of sepal initiation, (3) anther appendix salience, (4) pattern of wing sculpture, (5) stigma shape, (6) stipe length, (7) ovary hairiness, (8) style bend, (6) position of the central rib, and (7) type of fruit.

Key words: floral anatomy, calyx, Dipterygeae, Leguminosae, floral ontogeny, Papilionoideae.

SUMÁRIO

1 - INTRODUÇÃO	13
2 - MATERIAIS E MÉTODOS	16
3 - RESULTADOS	18
3.1 – Morfologia floral	18
3.2 – Estruturas secretoras florais	20
3.3 – Organogenia	21
3.4 – Estádios intermediários e finais do desenvolvimento	22
4 - DISCUSSÃO	24
5 - ILUSTRAÇÕES	33
6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51

1 – INTRODUÇÃO

Leguminosae é a família de Angiospermae que apresenta maior número de trabalhos de desenvolvimento floral (Hufford & Diggle 1997), provavelmente devido a sua riqueza em espécies, e à interessante morfologia de suas flores. Compreende 727 gêneros e mais de 19.000 espécies, incluídos em três subfamílias, Caesalpinoideae, Mimosoideae e Papilionoideae (Lewis et al. 2005). Papilionoideae e Mimosoideae são consideradas monofiléticas, e Caesalpinoideae, parafilética (Wojciechowski et al. 2004). Papilionoideae é considerada a subfamília com divergência mais recente (Tucker 2003a; Wojciechowski et al. 2004).

A maioria dos representantes de Papilionoideae apresenta flor com cinco sépalas, geralmente unidas em sua maior extensão, o que resulta em um cálice gamossépalo com cinco lobos (Polhill 1981). Tal fusão, nas espécies estudadas até o momento, ocorre nas margens das sépalas nos estádios intermediários do desenvolvimento floral (Paulino et al. 2011; Teixeira et al. 2009). Condição diferente desta raramente ocorre em Papilionoideae. Dentre estes raros registros, pode-se citar o cálice modificado em duas sépalas adaxiais alargadas e livres, e três sépalas unidas, com lobos abaxiais em forma de pequenos dentes na tribo Dipterygeae, e o cálice bilabiado, sendo o lábio superior maior cobrindo todo o botão floral, em *Monopteryx*, da tribo Sophoreae (Lewis et al. 2005; Barroso et al. 1999).

Dipterygeae é monofilética (Francisco 2010; Lewis et al. 2005; Wojciechowski et al. 2004; Pennington et al. 2001) e tem como grupo irmão um clado formado pelos gêneros *Amburana*, *Mildbraediodendron*, *Cordyla*, *Aldina* (*Swartziae sensu lato*), *Angylocalyx*, *Dussia*, *Myroxylon*, *Myropermum* e *Myrocarpus* (*Sophoreae sensu lato*) (Wojciechowski et al. 2004; Pennington et al. 2001). Compreende 22 espécies distribuídas em três gêneros: *Dipteryx*, *Pterodon* e *Taralea*, sendo *Taralea*

considerado grupo irmão do clado *Pterodon* + *Dipteryx* (ver fig.1). Seus representantes estão distribuídos nas Américas Central e do Sul (Polhill 1981), sendo polinizados por abelhas (Oliveira & Sigrist 2008; Afonso 1997). Apresentam folhas compostas, pseudoparipinadas com apêndice terminal, folíolos opostos ou alternos, sem estipelas, pulvinos envolvidos com o movimento foliar, peciólulos glabros a glabrescentes ou indumentados (Francisco 2010). Uma característica interessante na tribo é a ausência de associação simbiótica com bactérias noduladoras (Sprent 2001; Moreira et al. 1992; Faria et al. 1989; Sylvester-Bradley et al. 1980). Representantes dos gêneros *Myroxylon*, *Myrocarpus*, *Dussia* (Sophoreae *sensu lato*) e *Aldina*, *Cordyla*, *Amburana* (Swartziae *sensu lato*) também não nodulam (Sprent 2001).

Dipteryx Vogel é o gênero mais rico em espécies, sendo constituído por 12 distribuídas na região amazônica, Panamá, Honduras e em áreas secas do Brasil Central (Lewis et al. 2005). *Dipteryx alata* Vogel. é conhecida como Baru ou Cumbaru, e utilizada como alimentícia, forrageira, ornamental, madeireira, melífera, oleaginosa e taninífera (Almeida et al. 1998). O óleo é empregado como anti-reumático (Barros 1982), os frutos são comestíveis (Togashi & Sgarbieri 1995; Lorenzi 1992) e a semente tem alto teor de proteína (Cruz et al. 2011).

Pterodon Vogel é o gênero com menor número de espécies, cerca de três, distribuídas em áreas mais secas do leste do Brasil Central e leste da Bolívia (Lewis et al. 2005). É um grupo com vários problemas de delimitação infragenérica (Rocha 2006; Lewis 1987). Dentre os três gêneros, é o único que apresenta trabalhos de estruturas secretoras (Rodrigues et al. 2011; Paiva et al. 2001), de anatomia do fruto (Paiva et al. 2008), da semente (Oliveira & Paiva 2005), do pulvino, do pecíolo, da raque (Rodrigues & Machado 2004; Machado & Rodrigues 2004) e da madeira

(Paula & Cardoso 1995). *Pterodon pubescens* (Benth.) Benth. é conhecida popularmente como Sucupira Branca. O óleo extraído de seus frutos tem sido usado tradicionalmente contra artrite (Coelho et al. 2001), reumatismo (Correa 1984), esquistossomose (Katz et al. 1993; Santos-Filho et al. 1987), inflamações (Carvalho et al. 1999; Nunan et al. 1982), como antinoceptivo (Duarte et al. 1996; Coelho et al. 2005) e cicatrizante (Dutra et al. 2009).

Taralea Abul. compreende cerca de sete espécies distribuídas na região Amazônica das Guianas, Brasil, Colômbia e Peru. Sua madeira é utilizada para construção e lenha. *Taralea oppositifolia* Aubl. é conhecida popularmente como Cumaru-da-praia e contém óleo sem perfume, usado para fins industriais (Lewis et al. 2005).

A morfologia do fruto provê características diagnósticas para os membros de Dipterygeae. Em *Dipteryx* ocorrem drupas, em *Pterodon* criptossâmara e em *Taralea* legumes (Barroso et al. 1999). O embrião ocupa toda a cavidade da semente devido ao consumo total do endosperma durante a embriogênese; o eixo hipocótilo radícula é reto, central aos cotilédones, os quais variam de circulares a ovados ou elípticos, exibem consistência crassa, com as faces externas levemente convexas e textura lisa ou rugosa. A plúmula é descrita como bem desenvolvida em *Dipteryx* e *Pterodon* e rudimentar em *Taralea* (Francisco 2010).

Os estádios de desenvolvimento dos órgãos que constituem a flor de *Dipteryx*, *Pterodon* e *Taralea* são desconhecidos. Assim, não se sabe como e em quais estádios do desenvolvimento ocorreram modificações nos primórdios de sépalas para formar o cálice modificado. Considerando a monofilia de Dipterygeae, a elucidação da origem do cálice pode confirmar se sua via ontogenética é homóloga no grupo, refletindo sua monofilia, e como ocorreu a evolução deste caráter.

Assim, o objetivo deste trabalho é estudar comparativamente o desenvolvimento e a morfologia da flor em espécies dos três gêneros que constituem Dipterygeae, representados pelas espécies *Dipteryx alata*, *Pterodon pubescens* e *Taralea oppositifolia*, com ênfase no cálice, de forma a responder à seguinte questão: como e em que momento do desenvolvimento floral surgem modificações que resultam na condição cálice com duas sépalas superiores alargadas e três inferiores unidas, com lobos em forma de pequenos dentes na tribo Dipterygeae? Outros dados levantados com o estudo do desenvolvimento e da morfologia da flor poderão contribuir para o estabelecimento de caracteres diagnósticos e sinapomorfias para a tribo, como já registrado em estudos do desenvolvimento floral para outros grupos de Leguminosae (ver Paulino et al. 2011; Mansano & Teixeira 2008; Prenner 2004a; Tucker 2003a; Mansano et al. 2002; Tucker 1997; 1993).

2 - MATERIAIS E MÉTODOS

Informações de coleta das três espécies estudadas estão incluídas na tabela

1.

Tabela 1. Informações sobre as espécies estudadas de Dipterygeae.

Espécie	Período de coleta	Local de coleta	Material testemunha
<i>Dipteryx alata</i>	outubro 2009, novembro 2010	Ribeirão Preto, SP	S.P. Teixeira 39, V.G. Leite & E. Campos (SPFR)
<i>Pterodon pubescens</i>	setembro 2009, outubro 2010	Sacramento, MG	S.P. Teixeira 37, V.G. Leite & V.G. Leite (SPFR); S.P. Teixeira 38, V.G. Leite & V.G. Leite (SPFR)
<i>Taralea oppositifolia</i>	setembro 2011, outubro 2011	Caracará, RR; Belém, PA	A.S.S. Holanda 480 & P.A. Pereira (INPA); J.C. Freitas 233 (IAN)

Botões florais em vários estádios de desenvolvimento e flores foram coletados de pelo menos dois indivíduos por espécie. Os materiais foram dissecados com o

auxílio de lupa estereoscópica, fixados em FAA 50 (Johansen 1940) e preparados para observações de superfície (microscopia eletrônica de varredura - MEV) e anatômicas (microscopia de luz – ML). Materiais de *D. alata* e *P. pubescens* também foram fixados em solução de Karnovsky (Karnovsky 1965). Para a delimitação e definição dos estádios de desenvolvimento floral, parte dos materiais fixados foi desidratada até o álcool 70% e observada em lupa estereoscópica.

Para o exame de superfície, os materiais dissecados foram desidratados em série etanólica (Tucker 1993), submetidos ao ponto crítico em um aparelho Bal Tec CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita adesiva de Carbono e, então, cobertos com Ouro em um metalizador Bal Tec SCD 050. As observações foram efetuadas nos microscópios eletrônicos de Varredura JEOL JSM 5200, Zeiss IVO 50 e Zeiss IVO 40, e as eletromicrografias obtidas em câmeras digitais acopladas.

Para o exame anatômico, os materiais foram submetidos à desidratação em série etanólica, incluídos em resina histológica (Gerrits 1991) e seccionados transversal e longitudinalmente em micrótomo rotativo Leica RM 2245 (2 a 3 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. Testes para detecção de substâncias também foram aplicados às seções histológicas: Sudan Black B para lipídios (Jensen 1962), Xilidine Ponceau para proteínas (Vidal 1970) e Reagente de PAS para carboidratos (O'Brien & McCully 1981). 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.

Para a confirmação do tipo de estrutura secretora encontrado nos órgãos florais, foi empregada a técnica de diafanização de peças inteiras (Handro 1964 modificado) e dupla coloração com Azul de Astra e Safranina (Gerlach 1969) e montagem em gelatina glicerinada.

A terminologia adotada para descrever o desenvolvimento floral seguiu Tucker (1987, 1997), Klitgaard (1999), e Prenner (2004b). O lado adaxial da flor é o superior, próximo ao eixo da inflorescência. O lado abaxial é o inferior, oposto ao eixo da inflorescência, mais próximo à bráctea (Tucker 1984). Os estádios ontogenéticos foram divididos em: iniciais ou organogenéticos – determinação da localização de órgãos, do número de órgãos de cada verticilo e da coordenação de sua iniciação; intermediários ou de formação – diferenciação de formas; e finais ou de diferenciação – diferenciação de células e especializações. A determinação do tipo de inflorescência adotada neste trabalho seguiu Prenner et al. (2009) e Endress (2010), e o tipo de óvulo, Prakash (1997).

3 – RESULTADOS

A morfologia (figs. 2-11) e os estádios de desenvolvimento da flor (figs. 12-17) são apresentados de forma comparativa para *Dipteryx alata*, *Pterodon pubescens* e *Taralea oppositifolia*. Apenas as diferenças entre as espécies são ressaltadas (tabela 2).

3.1 - Morfologia floral

As flores das três espécies estão dispostas em inflorescências racemosas do tipo “botryum” (figs. 2A-C), sendo racemo triplo em *D. alata* (fig. 3A) e racemo duplo

em *P. pubescens* e *T. oppositifolia* (figs. 3B). São hermafroditas, zigomorfas, pequenas e possuem guias de recursos coloridos (figs. 4A-C). Brácteas e bractéolas são caducas.

O cálice é esverdeado em *D. alata* (fig. 4A), rosado e verde na base em *P. pubescens* (fig. 4B) e arroxeadado em *T. oppositifolia* (fig. 4C); possui duas sépalas superiores maiores e livres, e três sépalas inferiores unidas, com lobos menores, diminutos, em forma de dentes. Todos os lobos abaxiais são apendiculados.

A corola é formada pelo estandarte, duas alas e duas quilhas; exibe coloração rosada a esbranquiçada em *D. alata* (fig. 4A), rosada em *P. pubescens* (fig. 4B) e arroxeadada em *T. oppositifolia* (fig. 4C). Todas as pétalas são apendiculadas. Na face abaxial da ala, próximo à margem, notam-se esculturas constituídas por reentrâncias epidérmicas (figs. 5A-F); os sulcos são mais profundos em *D. alata* (figs. 5A-B) e *T. oppositifolia* (figs. 5E-F), caracterizando o tipo lamelado; já em *P. pubescens* o tipo é lunado (figs. 5C-D). A epiderme das pétalas é uniestratificada, papilosa, com citoplasma densamente corado e coberta por cutícula estriada. O mesofilo apresenta espaços subepidérmicos amplos na área das esculturas (fig. 5D) e é constituído por aerênquima (fig. 5F).

O androceu é heterodínamo e monadelfo, constituído por 10 estames; as anteras são dorsifixas, com deiscência longitudinal. Apêndices ocorrem apenas em *D. alata* e *P. pubescens*.

O gineceu é unicarpelar, uniovulado, sendo o óvulo caracterizado como hemítropo (figs. 6A-C). Há um hipanto curto (figs. 7A-C), com cerca de 1 mm em *P. pubescens* e 2 mm em *D. alata* e *T. oppositifolia*. É formado pela união dos tecidos do receptáculo com a base das sépalas e dos filetes (figs. 7A-C); a unguícula das pétalas está inserida nas margens do hipanto. O ovário é glabro em *D. alata* e *P.*

pubescens e coberto por tricomas tectores em *T. oppositifolia*. O estigma é terminal (figs. 8A-C), truncado em *D. alata* (fig. 8A), capitado em *P. pubescens* (fig. 8B) e puntiforme em *T. oppositifolia* (fig. 8C); exibe cutícula (figs. 8J, 8k e 8L) que reveste células papilosas em todas as espécies (figs. 8E, 8H e 8K). Em *T. oppositifolia* a cutícula apresenta poros (fig. 8C). Em *D. alata* as papilas estigmáticas secretam polissacarídeos (fig. 8D), proteínas (fig. 8G) e óleos (fig. 8J); em *P. pubescens* não há exsudato (figs. 8E, 8H e 8K); em *T. oppositifolia* as papilas estigmáticas secretam apenas óleo (figs. 8F, 8J e 8L). O estilete é oco (figs. 8M-O), exibe epiderme e camadas subepidérmicas com células de conteúdo denso, rico em proteínas (fig. 8M) e polissacarídeos (figs. 8N-O).

3.2 - Estruturas secretoras florais

As flores das três espécies exibem nectário, cavidades e canais secretores.

O nectário está localizado na face interna do hipanto (figs. 9A-C), sendo caracterizado como não-estruturado. É constituído por epiderme uniestratificada que exibe estômatos modificados (figs. 9D-F), e parênquima nectarífero com seis camadas de células, cujo conteúdo é rico em polissacarídeos e proteínas (figs. 9G-I).

No apêndice das bractéolas (*D. alata* e *P. pubescens*), pétalas, sépalas abaxial e laterais (*D. alata*, *P. pubescens* e *T. oppositifolia*) encontram-se canais secretores constituídos por lúmen alongado delimitado por uma camada de células epiteliais secretoras e por 2-3 camadas de células parenquimáticas (figs. 10A-K). Cavidades secretoras, constituídas por lúmen isodiamétrico delimitado por epitélio unisseriado secretor, estão presentes no mesofilo das bractéolas, nas margens das sépalas adaxiais de *D. alata*, *P. pubescens* e *T. oppositifolia* (figs. 10A-B e 10D), e no

apêndice das anteras de *D. alata* e *P. pubescens* (figs. 11A-D). O conteúdo de canais e cavidades é constituído de polissacarídeos (figs. 10H). O apêndice das anteras em fase esporogênica (figs. 11B e 11D) já apresenta cavidades secretoras com conteúdo armazenado no lúmen. Já nas bractéolas, sépalas e pétalas, cavidades e canais secretoras com conteúdo armazenado no lúmen foram observados apenas em botões em estágio imediatamente anterior à antese, embora tais estruturas secretoras nas sépalas já se encontrem totalmente formadas nos estádios intermediários de desenvolvimento.

3.3 - Organogenia

O meristema floral, antes da iniciação dos primórdios, tem formato elíptico nas três espécies (figs. 12A-C). A iniciação dos órgãos florais, em nível vertical, também é semelhante: bractéolas, sépalas, pétalas, carpelo + primeiros primórdios de estames antessépalos e estames antepétalos.

Dois primórdios de bractéolas são iniciados assincronicamente em *D. alata* (fig. 12D) e simultaneamente em *P. pubescens* (fig. 12E) e *T. oppositifolia* (fig. 12F); estas bractéolas recobrem o meristema floral (figs. 12G-I).

A iniciação dos cinco primórdios de sépalas é unidirecional modificada em *D. alata* (figs. 13A-D): o primórdio de sépala abaxial é o primeiro a se formar, seguido dos dois primórdios laterais e, então, dos primórdios adaxiais em momentos diferentes. Em *P. pubescens*, a iniciação dos cinco primórdios de sépalas é helicoidal (figs. 13E-H): o primórdio de sépala abaxial é o primeiro a se formar, seguido dos primórdios de sépalas adaxiais e, então, dos primórdios laterais. Em *T. oppositifolia*, a iniciação dos cinco primórdios de sépalas é sequencial/sequencial modificada (figs. 13I-K): o primórdio de sépala abaxial é o primeiro a se formar, seguido dos

primórdios de sépalas laterais em momentos diferentes e, então, dos primórdios adaxiais em momentos diferentes. Este padrão pode desviar-se, sendo os primórdios de sépalas adaxiais iniciados em sequência invertida.

A iniciação dos cinco primórdios de pétalas é simultânea (figs. 13D, 13H e 13L) e ocorre após o alongamento das sépalas.

O primórdio carpelar surge como uma protuberância central, após a iniciação das pétalas e concomitante à iniciação dos primeiros primórdios de estames antessépalos (figs. 14A, 14E e 14I).

A ordem de iniciação dos primórdios de estames antessépalos é unidirecional tendendo para verticilada (figs. 14B, 14F e 14J): os primórdios de estames abaxiais surgem primeiro, seguido dos dois primórdios de estames adaxiais.

Os cinco primórdios de estames antepétalos são os últimos a surgirem, iniciando primeiramente os abaxiais (figs. 14C, 14G e 14K); o estame adaxial antepétalo não é formado no plano médio, mas deslocado para a esquerda ou direita (figs. 14D, 14H e 14L), caracterizando o androceu assimétrico.

3.4 - Estádios intermediários e finais do desenvolvimento

A fenda carpelar surge do lado adaxial quando todos os órgãos estão formados e está orientada ligeiramente para a direita ou esquerda dependendo da posição do estame antepétalo adaxial (figs. 15A-F). A iniciação de óvulos ocorre após o fechamento da fenda carpelar.

Os primórdios de sépalas adaxiais se alargam e alongam, enquanto os primórdios de sépalas abaxial e laterais permanecem diminutos (figs. 16A-E). Durante o fechamento da fenda carpelar ocorre espessamento da margem das sépalas adaxiais, devido ao aumento do número de camadas e volume de células

fenólicas, localizadas na epiderme e camadas subepidérmicas (figs.16D-F). Após o alongamento e alargamento das sépalas adaxiais, os outros órgãos iniciam seu alongamento. Na corola, o estandarte alonga-se primeiro, tornando-se mais evidente que as outras pétalas. Durante o alongamento, as margens das quilhas se fundem. Os apêndices das pétalas já são visíveis nos estádios intermediários de desenvolvimento, enquanto que o esculturamento das alas torna-se evidente nos estádios finais.

Os 10 estames assumem dois comprimentos diferentes, os maiores são os antessépalos e os menores são os antepétalos, arranjados intercaladamente (figs. 17A-G). Os estames encontram-se livres; posteriormente, quando a região estigmática começa a se diferenciar, inicia o alargamento da base dos filetes (figs. 17A-B, 17D e 17F), que se fundem formando um tubo, permanecendo as anteras e a região apical dos filetes livres; na região basal, lado adaxial do tubo, encontra-se uma bainha com abertura direcionada para o nectário (figs 17C, 17E e 17G). O alargamento da base dos filetes ocorre por atividade de um meristema intercalar, originado da diferenciação de células parenquimáticas, que se dividem periclinamente (fig. 17H). Algumas destas células exibem conteúdo fenólico (fig.17I).

O carpelo é elevado pelo estipe, que é mais curto em *T. oppositifolia* em relação às outras duas espécies. O alongamento do carpelo é concomitante ao alongamento e à fusão dos estames (figs. 17B, 17D e 17F). O estilete curva-se em direção à face adaxial em *D. alata* e *P. pubescens* (figs. 17C e 17E) e permanece ereto em *T. oppositifolia* (fig. 17G); o estigma termina sua diferenciação em botões em pré-antese.

Tabela 2. Caracteres diagnósticos provenientes de órgãos reprodutivos e vegetativos em *Dipteryx alata*, *Pterodon pubescens* e *Taralea oppositifolia*.

Estrutura	Caracteres	<i>Dipteryx alata</i>	<i>Pterodon pubescens</i>	<i>Taralea oppositifolia</i>	Referência
Flor	Iniciação bractéolas	assincrônica	simultânea	simultânea	Presente estudo
	Iniciação sépalas	unidirecional modificada	helicoidal	sequencial/ sequencial modificada	Presente estudo
	Esculturas das alas	lamelado	lunado	lamelado profundo	Presente estudo; Oliveira e Sigrist 2008
	Forma do estigma	truncado	capitado	puntiforme	Presente estudo
	Curvatura do estilete	curvo	curvo	ereto	Presente estudo; Francisco 2010
	Comprimento do estipe	longo	longo	curto	Presente estudo; Francisco 2010
	Superfície do ovário	glabra	glabra	pilosa	Presente estudo; Francisco 2010
	Apêndice na antera	presente (discreto)	presente (conspícuo)	ausente	Presente estudo
	Apêndice na brácteola	presente	presente	ausente	Presente estudo
Fruto	Tipo de fruto	drupa	criptossâmara	legume	Francisco 2010; Kirkbride et al. 2003; Barroso et al. 1999; Polhill 1981
Semente	Forma da semente	elíptica a oblonga ou linear, levemente comprimida	elíptica a oblonga, levemente comprimida	circular a ovada, comprimida	Francisco 2010; Kirkbride et al. 2003;
	plúmula	conspícua	conspícua	inconspícua	Francisco 2010; Oliveira e Paiva 2005
Folha	Forma raque foliar	alada	marginada	alada	Francisco 2010
	Posição da nervura central	excêntrica	central	central	Francisco 2010
	Forma do ápice dos folíolos	cuspidado a obtuso	retuso a marginado	cuspidado a agudo	Francisco 2010

4 - DISCUSSÃO

O cálice modificado dos representantes dos três gêneros de Dipterygeae resulta do crescimento diferencial dos primórdios de sépalas, em que o abaxial e os laterais permanecem diminutos no decorrer do desenvolvimento floral, em comparação aos adaxiais que se alargam e alongam. Tal relato é inédito para

Leguminosae. Esta via similar e exclusiva de desenvolvimento do cálice para representantes de Dipterygeae pode se constituir em uma sinapomorfia para o grupo, assim como a presença de canais secretores nos apêndices de sépalos laterais e abaxial, e pétalas. Até o momento não foram encontradas na literatura sinapomorfias para a tribo.

A presença de uma bainha parenquimática delimitando o epitélio secretor nas cavidades e nos canais secretores não foi descrita em outros grupos filogeneticamente próximos a Dipterygeae, sendo citadas cavidades secretoras (= reservatórios, segundo as autoras) nas folhas em duas espécies de *Myrocarpus*, duas de *Myroxylon* e uma de *Myrospermum* (Sartori & Tozzi 2002). Deve estar associada à renovação das células do epitélio para a manutenção da atividade secretora, como já descrito para as cavidades secretoras no caule de *P. pubescens* (Rodrigues et al. 2011). A presença de estruturas secretoras em flores pode estar relacionada à defesa contra herbivoria ou à atração de polinizadores (Palo & Robbins 1991; Fahn 1979). Considerando que já há atividade secretora no momento em que se inicia o desenvolvimento do pólen nas anteras dos representantes de Dipterygeae, é possível que a função das cavidades esteja associada à defesa. Entretanto, a análise do conteúdo produzido auxiliaria na confirmação da função destas estruturas secretoras para as flores.

A monofilia da tribo Dipterygeae (Wojciechowski et al. 2004; Pennington et al. 2001) pode ser apoiada também por outros dados de desenvolvimento floral aqui obtidos: (1) iniciação simultânea das pétalas, (2) iniciação do primórdio carpelar concomitante à iniciação dos primeiros primórdios de estames antessépalos, (3) iniciação dos estames antessépalos com ordem unidirecional tendendo para

verticilada, (4) espessamento das sépalas adaxiais, (5) androceu assimétrico, (6) tubo estaminal com uma bainha aberta, e (7) nectário não-estruturado.

Caracteres florais que permitem diagnosticar *D. alata*, *P. pubescens* e *T. oppositifolia* são encontrados em todos os estádios do desenvolvimento (ver tabela 2). Nos estádios iniciais pode-se citar a ordem de iniciação dos primórdios de bractéolas e de sépalas; nos estádios intermediários de desenvolvimento, a fusão de órgãos, o tubo estaminal com bainha aberta, sendo estes caracteres diagnósticos também para Papilionoideae, (Tucker 1997); nos estádios finais, a escultura das alas, a forma do estigma, a curvatura do estilete, a pilosidade do ovário, o comprimento do estipe, a proeminência do apêndice das anteras e a pigmentação de células epidérmicas, o que corrobora a hipótese da teoria hierárquica proposta por Tucker (1997), em que caracteres dos últimos estádios são mais variáveis, sendo utilizados para delimitar táxons infra-genéricos.

Caracteres diagnósticos para cada gênero de Dipterygeae têm sido bastante procurados por vários autores (ver Francisco 2010; Oliveira e Paiva 2005; Kirkbride et al. 2003; Barroso et al. 1999; Polhill 1981). Segundo estes autores, representantes de *Dipteryx* caracterizam-se por apresentar lâmina foliar assimétrica devido à nervura primária excêntrica (Francisco 2010), fruto do tipo drupa (Francisco 2010; Barroso et al. 1999), semente com testa coriácea, hilo em posição subapical ou lateral e embrião enrugado com plúmula conspícua (Francisco 2010; Kirkbride et al. 2003). Já os de *Pterodon* não exibem raque foliar alada (Francisco 2010), o fruto é do tipo criptossâmara com glândulas oleíferas no epicarpo (Francisco 2010; Barroso et al. 1999; Polhill 1981), a semente possui testa lisa e rafe aparentes, com o hilo em posição lateral coberto por arilo e embrião liso (Francisco 2010; Oliveira e Paiva 2005; Kirkbride et al. 2003). *Taralea* compreende

representantes com peciólulos enegrecidos e rugosos, ovário elíptico, piloso (Francisco 2010), fruto tipo legume (deiscência elástica) (Francisco 2010; Barroso et al. 1999; Polhill 1981), semente circular a oval, comprimidas, hilo em posição basal, embrião com uma fenda abaixo do eixo hipocótilo-radícula e plúmula pouco evidente (Francisco 2010; Kirkbride et al. 2003; Barroso et al. 1999) (ver tabela 2).

Os gêneros que constituem grupo irmão de Dipterygeae apresentam raros relatos de iniciação de órgãos florais, sendo citada apenas a ordem de iniciação sequencial de sépalas para *Dussia discolor* (Penner 2004b), unidirecional e a iniciação precoce do carpelo para *Myroxylon balsamum* (Tucker 1993). Para outros gêneros, não considerados no grupo irmão de Dipterygeae, mas pertencentes a outras tribos basais na família como Sophoreae, Swartzieae e Dalbergiae, existem relatos de iniciação precoce do carpelo (concomitante à iniciação dos primeiros primórdios de estames antessépalos abaxiais) em *Sophora japonica* (Tucker 1994) e *Machaerium villosum* (Klitgaard 1999), de ordem variável de iniciação das sépalas: unidirecional modificada, unidirecional, helicoidal, helicoidal modificada, sequencial e sequencial modificada (Paulino 2012; Prenner 2004b; Tucker 2003b; Mansano et al. 2002; Tucker 2002a; Klitgaard 1999; Tucker 1994; Tucker 1993; Tucker 1990) e androceu assimétrico (Prenner 2004a; Tucker 2002a; Klitgaard 1999; Tucker 1994;1987) (ver tabela 3). A ordem helicoidal de iniciação das sépalas relatada aqui para *Pterodon pubescens* é raramente encontrada em Papilionoideae, com registros apenas para *Dalbergia brasiliensis* (Klitgaard 1999) e *Psoralea pinnata* (Tucker & Stirton 1991). Esta condição é mais comumente encontrada em espécies de Caesalpinioideae, nas tribos Detarieae (Pedersoli et al. 2010; Tucker 2003a; Tucker 2003c; Tucker 2002c; Tucker 2000b; Tucker 2000c), Caesalpinieae (Prenner 2004a;

Tucker 2003a), Cassieae (Tucker 2003a) e Cercideae (Tucker 2003a; Tucker 1984). Na família Polygalaceae há um relatado para *Polygala myrtifolia* (Prenner 2004c).

Por outro lado, características como bainha aberta no androceu monadelfo, presença de um hipanto curto e alas esculturadas são compartilhadas pelas espécies de Dipterygeae e outras Papilionoideae.

A bainha aberta no androceu monadelfo é interpretada como uma janela de néctar (Klittgaard 1999), condição adaptativa encontrada em Papilionoideae (Tucker 1989). Diferente de Dalbergieae e de outras Papilionoideae, nas quais a fusão estaminal é comum e ocorre por crescimento intercalar (Tucker 1987), alguns representantes de Sophoreae e Swartzieae não exibem fusão estaminal, provavelmente devido a pressões seletivas exercidas por espécies diferentes de polinizadores (Tucker 2003b). Interessante notar que não há disco nectarífero em *D. alata*, *P. pubescens* e *T. oppositifolia* como comumente encontrado em Leguminosae, mas sim nectário não-estruturado. A posição do nectário não-estruturado, na face interna do hipanto, também é pouco usual, sendo que os estudos mostram que tais nectários em espécies com androceu monadelfo localizam-se na base do tubo formado pela união dos filetes (Bernadello 2007). Nectário não-estruturado é raramente descrito dentro de Papilionoideae, caracterizado pela presença de estômatos modificados, com um relato na tribo Vicieae (Prenner 2003b), em que estômatos nectaríferos são distribuídos simetricamente no lado abaxial do receptáculo floral; dois relatos para Dalbergieae (Klittgaard 1999), em que estômatos nectaríferos se localizam na parede do hipanto; um relato para Loteae (Prenner 2003a), em que estômatos nectaríferos localizam-se no lado abaxial do hipanto; e treze relatos para Genisteae (Vogel 1997), em que estômatos nectaríferos estão localizados na coluna do filamento. Estes tipos de

nectários são negligenciados, provavelmente por constituírem regiões pouco diferenciadas, embora capazes de secretar néctar (Bernadello 2007; Fahn 1979).

A presença de um hipanto curto, rara em flores de Leguminosae, é descrita em algumas outras tribos de Papilionoideae, como Amorpheae (McMahon & Hufford 2005; McMahon 2005), Loteae (Prenner 2003a), Dalbergieae (Filardi et al. 2007; Costa et al. 2007), Sophoreae (Filardi et al. 2007; Sartori & Tozzi 2004; Tucker 2002a; 1994; 1993), Swartzieae (Mansano et al. 2002) e Phaseoleae (Tucker 2006); e em Cercideae (Tucker 2002b) e Detarieae (Tucker 2003c; 2000a), tribos de Caesalpinioideae. Uma característica deste hipanto nas espécies de Dipterygeae analisadas é a sua constituição, na qual a unguícula das pétalas inserem-se diretamente na margem do hipanto, condição semelhante é relatada na tribo Amorpheae (McMahon e Hufford 2005; McMahon 2005; McMahon e Hufford 2002). Estudos anatômicos de vascularização seriam valiosos para confirmar como se forma o hipanto em Leguminosae.

Consta na literatura que as esculturas nas alas atuam como osmóforos em *D. alata*, por se localizarem na região de ponto de apoio para abelhas polinizadoras (Oliveira & Sigrist 2008). Porém, nossos dados mostram a presença de aerênquima e espaços intercelulares amplos formando estas esculturas, o que confere apenas leveza à pétala, sem qualquer indício de atividade secretora na espécie. É possível que a epiderme da pétala seja secretora e esteja envolvida com a atração dos polinizadores. Outras funções para a escultura nas pétalas encontradas na literatura são atuar como plataformas para pouso e retenção de visitantes florais (Stirton 1981), como descrito para *Dalbergia brasiliensis* e *Platymiscium floribundum* (Klitgaard 1999).

O desenvolvimento floral em *D. alata*, *P. pubescens* e *T. oppositifolia* permitiu reconhecer a inflorescência como racemo “botryum” (segundo Endress 2010). O acompanhamento do surgimento dos ápices florais inseridos na axila de cada bráctea caracterizou a inflorescência como. No padrão racemoso todos os ápices de segunda ordem são alongados e o eixo principal pode terminar em uma flor (inflorescência determinada-“botryoid”) ou não (inflorescência indeterminada-“botryum”) (Endress 2010). Esta caracterização difere da encontrada na literatura para *D. alata* (panícula terminal - Oliveira e Sigrist 2008) e *P. pubescens* (panícula indeterminada - Rocha 2006), pois no padrão de ramificação de panícula, não há limitação no número de ordem de ramificação nem no número de flores dentro de uma ordem de ramificação e cada ramo termina em uma flor (Endress 2010). A diferença no tipo de inflorescência encontrada na tribo reflete a repetição no padrão de ramificação, em *D. alata* este padrão se repete três vezes e em *P. pubescens* e *T. oppositifolia* duas vezes.

Da mesma forma, a assimetria do androceu nas espécies estudadas de Dipterygeae dificilmente seria percebida sem a realização de estudos de desenvolvimento floral, já que em muitas Papilionoideae tal fenômeno é obscurecido nos estádios finais (Prenner 2004a). A presença e definição do nectário não-estruturado e de cavidades e canais secretores também não seriam perceptíveis sem o estudo histológico. Nossos dados apóiam a proximidade filogenética dos gêneros em Dipterygeae. A ausência de apêndice na antera e bractéola em *T. oppositifolia*, e sua presença nas espécies do clado *Dipteryx* + *Pterodon*, do qual *Taralea* é grupo irmão, constitui sinapomorfia potencial para tal clado. Já os canais secretores nos apêndices de todas as espécies constitui sinapomorfia para a tribo. Sugere-se que a ausência de apêndice na antera e bractéola apenas em *T.*

oppositifolia indique que *D. alata* e *P. pubescens* adquiriram esta condição posteriormente, considerando a filogenia proposta por Pennington et al. 2001, em que *Taralea* teria divergência mais antiga. Porém, para confirmar tal hipótese, são necessários estudos de datação para a tribo.

Tabela 3. Caracteres do desenvolvimento floral disponíveis na literatura para espécies de tribos basais em Papilionoideae (segundo filogenia de Pennington et al. 2001). Símbolos: U = unidirecional, UM = unidirecional modificada, B = bidirecional, S = sequencial, SM = sequencial modificada, SI = simultânea, SU = sucessiva, H = helicoidal, HM = helicoidal modificada, A = androceu assimétrico, S = androceu simétrico e UV = unidirecional tendendo para verticilada. Células vazias significam que não há dados disponíveis.

Tribo	Espécie	Ordem de iniciação de sépalas	Ordem de iniciação de pétalas	Simetria do androceu	Tipo de androceu	Referências
Dalbergieae	<i>Dalbergia brasiliensis</i>	HM	U	A	Monadelfo (bainha)	Klitgaard 1999
	<i>Machaerium villosum</i>	U	U	A	Monadelfo (bainha)	Klitgaard 1999
	<i>Platymiscium floribundum</i>	U	U	A	Monadelfo (bainha)	Klitgaard 1999
	<i>Pterocarpus rotundifolius</i>	U		A	Monadelfo (bainha)	Klitgaard 1999
	<i>Machaerium arboreum</i>	S		A	Monadelfo (bainha)	Prenner 2004a
Dipterygeae	<i>Dipteryx alata</i>	UM	SI	A	Monadelfo (bainha aberta)	Presente estudo
	<i>Pterodon pubescens</i>	H	SI	A	Monadelfo (bainha aberta)	Presente estudo
	<i>Taralea oppositifolia</i>	S ou SM	SI	A	Monadelfo (bainha aberta)	Presente estudo
Sophoreae	<i>Sophora japonica</i>	U				Tucker 1994
	<i>Cadia purpurea</i>	U	U	A	Livre	Tucker 1987; Tucker 2002
	<i>Cladrastis tinctoria</i>			A	Fusão na base	Prenner 2004a
	<i>Cladrastis sinensis</i>			A	Fusão na base	Prenner 2004a
	<i>Castanospermum australe</i>	U	SI	S	Livre	Tucker 1993
	<i>Dussia discolor</i>	S		A/S	Livre	Prenner 2004a; Prenner 2004b
	<i>Maackia amurensis</i>			A	Livre	Prenner 2004a
	<i>Myroxylon balsamum</i>	U	SI	S	Livre	Tucker 1993

(Continuação Tabela 3)

Tribo	Espécie	Ordem de iniciação de sépalas	Ordem de iniciação de pétalas	Simetria do androceu	Tipo de androceu	Referências
Sophoreae	<i>Sophora alopecuroides</i>			S	Fusão na base	Prenner 2004a
	<i>Sophora davidii</i>	UM		A	Fusão na base	Prenner 2004a; Prenner 2004b
	<i>Sophora flavescens</i>	UM		A	Fusão na base	Tucker 1994; Prenner 2004a
	<i>Sophora pachycarpa</i>			A	Livre	Prenner 2004a
	<i>Sophora tomentosa</i>			A	Fusão na base	Tucker 1994
	<i>Styphnolobium japonicum</i>	SM		A/S	Fusão na base	Tucker 1994; Prenner 2004a
Swartzieae	<i>Ateleia herbert-smithii</i>	U	um primórdio adaxial	S	Livre	Tucker 1990
	<i>Exostyles venusta</i>	U	SI	S	Livre	Mansano et al. 2002
	<i>Harleyodendron unifoliolatum</i>	U	SI	S	Livre	Mansano et al. 2002
	<i>Lecointea hatschbachii</i>	U	SI	S	Livre	Mansano et al. 2002
	<i>Zollernia ilicifolia</i>	U	SI	S	Livre	Mansano et al. 2002
	<i>Ammodendron lehmannii</i>			A	Livre	Prenner 2004a
	<i>Baphia polyantha</i>			S	Livre	Prenner 2004a
	<i>Swartzia aureosericea</i>	B* (não confirmado)	um primórdio adaxial (anel de meristema)			Tucker 2003b
	<i>Swartzia laurifolia</i>	U	um primórdio adaxial mediano			Tucker 2003b
	<i>Swartzia dipetala</i>	U	um primórdio adaxial		Livre	Paulino 2012
	<i>Swartzia madascariensis</i>	SI ou SU	um primórdio adaxial			Tucker 2003b

5 – ILUSTRAÇÕES

Figura 1. Diagrama das relações filogenéticas na tribo Dipterygeae (modificado de Pennington et al. 2001).

Figura 2. Inflorescência racemosa do tipo “botryon” (MEV) de *Dipteryx alata* (A), *Pterodon pubescens* (B) e *Taralea oppositifolia*. (C). Símbolos: b= bráctea, mi= meristema floral. Escalas: 200 μ m.

Figura 3. Representação esquemática do racemo triplo em *Dipteryx alata* (A), e racemo duplo em *Pterodon pubescens* e *Taralea oppositifolia* (B).

Figura 4. Flores e inflorescências de *Dipteryx alata* (A), *Pterodon pubescens* (B) e *Taralea oppositifolia* (C). A. Vista frontal da flor. B e C = Vista da inflorescência. Escalas: 1 cm.

Figura 5. Esculturas da ala *Dipteryx alata* (A-B), *Pterodon pubescens* (C-D) e *Taralea oppositifolia* (E-F). A-B. Face abaxial da ala, caracterizando o tipo lamelado de escultura (MEV). C. Face abaxial da ala caracterizando o tipo lunado de escultura (MEV). D. Seção anatômica da ala, mostrando o espaço subepidérmico (asterisco) na pétala (ML). E. Face abaxial da ala caracterizando o tipo lamelado de escultura (MEV). F. Seção anatômica da ala abaxial, mostrando as reentrâncias na epiderme e o aerênquima (ML). Escalas: A e F = 100 μ m, B = 10 μ m, C = 300 μ m, D-E = 200 μ m.

Figura 6. Óvulo hemítropo de *Dipteryx alata* (A), *Pterodon pubescens* (B) e *Taralea oppositifolia* (C). Símbolos: c = calaza; f = funículo; mi = micrópila; se = saco embrionário. Escalas: 200 μ m.

Figura 7. Hipanto curto (MEV) de *Dipteryx alata* (A), *Pterodon pubescens* (B) e *Taralea oppositifolia* (C). Note a fusão entre bases das sépalas e filetes. Observe que a unguícula da pétala se insere na borda do hipanto. Símbolos: f = filete; s = sépala e p = pétala. Escalas: 200 μm.

Figura 8. Estigma e estilete de *Dipteryx alata* (A, D, G, J e M), *Pterodon pubescens* (B, E, H, K e N) e *Taralea oppositifolia* (C, F, I, L e O). A. Estigma truncado (MEV). B. Estigma capitado (MEV). C. Estigma puntiforme (MEV). D-F. Seções anatômicas do estigma mostrando as células papilosas e o exudato em D - (PAS-positivo). G-I. Seções anatômicas do estigma mostrando as células papilosas e a película protéica (reação positiva com Xilidine Ponceau). J-K. Seções anatômicas do estigma. Note o exudato oleoso (reação positiva com Sudan Black B) em J e L. M-O. Seções anatômicas do estilete oco. Note os idioblastos epidérmicos e subepidérmicos com conteúdo denso, rico em proteínas (M) e polissacarídeos (N-O). Escalas: A = 200 μ m, B-C = 100 μ m, D = 50 μ m, E = 100 μ m, F-G = 50 μ m, H = 100 μ m, I = 50 μ m, J = 100 μ m, K = 50 μ m e L = 100 μ m.

Figura 9. Nectário não-estruturado de *Dipteryx alata* (A, D e G), *Pterodon pubescens* (B, E e H) e *Taralea oppositifolia* (C, F e I). A-C. Região do hipanto (MEV). D-F. Estômatos nectaríferos (seta) no hipanto (MEV). G-I. Seções anatômicas do hipanto, mostrando sua constituição de células com conteúdo polissacarídico (G e I) e protéico (H). Símbolos: e = epiderme; pn = parênquima nectarífero; h = hipanto. Escalas: A = 200 µm, B-D = 100 µm, E = 20 µm, F-G = 100 µm, H = 20 µm e I = 100 µm.

Figura 10. Distribuição das cavidades e canais secretores nos órgãos florais de *Pterodon pubescens* (A, C, G, H e K), *Dipteryx alata* (B e E) e *Taralea oppositifolia* (D, F, I e J). A-B. Corte transversal do botão. Note detalhe da quilha, ala e sépala (MEV e ML) com canais e cavidades secretoras. C. Apêndices das sépalas laterais e abaxial (MEV). D. Seção anatômica da sépala adaxial mostrando cavidades secretoras na margem associadas a feixes vasculares. E. Apêndice da ala (MEV). F. Seção anatômica do apêndice da ala mostrando um canal secretor (ML). G. Apêndice do estandarte (MEV). H. Seção anatômica do apêndice do estandarte mostrando um canal secretor com conteúdo polissacarídico (PAS-positivo) armazenado no lúmen. I. Apêndice da quilha, revestido de tricomas tectores (MEV). J. Seção anatômica longitudinal do apêndice da quilha mostrando um canal secretor. K. Apêndice da quilha revestido por células epidérmicas papilosas (MEV). Símbolos: a- ala, es- estandarte, s- sépala, q- quilha, l- lúmen, ep- células epiteliais, sh- células da bainha, e- epiderme s1- sépala abaxial, s3- sépalas laterais. Escalas: A-C = 50 μ m, D = 50 μ m, E = 100 μ m, F-H = 50 μ m, e I-K = 50 μ m.

Figura 11. Antera de *Dipteryx alata* (A-B), *Pterodon pubescens* (C-D) e *Taralea oppositifolia* (E-F). A. Antera com apêndice pouco evidente (MEV). B. Seção anatômica da antera mostrando que o apêndice contém uma cavidade secretora, que se encontra em atividade no momento em que são observadas células esporogênicas (ML). C. Antera com apêndice conspícuo (MEV). D. Seção anatômica da antera mostrando que o apêndice contém uma cavidade secretora, que se encontra em atividade no momento em que são observadas células esporogênicas (ML). E. Antera sem apêndice glandular (MEV). F. Seção anatômica da antera. Note que não há apêndice e cavidade secretora. Escalas: A-B = 100 μ m, C = 50 μ m, D = 100 μ m, E = 200 μ m e F = 100 μ m.

Figura 12. Desenvolvimento floral. Iniciação e alongamento de bractéolas em *Dipteryx alata*, (A, D e G), *Pterodon pubescens* (B, E e H) e *Taralea oppositifolia*. (C, F e I) (MEV) A-C. Meristema floral. D, F. Iniciação assincrônica das duas bractéolas. E. Iniciação simultânea das duas bractéolas. G-I. Meristema floral recoberto por duas bractéolas. Símbolos: f – meristema floral, bl1 e bl2 primórdio de bractéola. Escalas: A-C = 20 μ m, D = 50 μ m, E-F = 20 μ m, G-H = 50 μ m e I = 20 μ m.

Figura 13. Desenvolvimento floral. Iniciação de sépalas e pétalas de *Dipteryx alata* (A-D), *Pterodon pubescens* (E-H) e *Taralea oppositifolia* (I-L) (MEV). A-C Iniciação unidirecional modificada dos primórdios de sépalas. D. Iniciação simultânea dos primórdios de pétalas. E-G. Iniciação helicoidal dos primórdios de sépalas. H. Iniciação simultânea de pétalas. I-K. Iniciação sequencial/sequencial modificada dos primórdios de sépalas. L. Iniciação simultânea de pétalas. Símbolos: s1 - primórdio de sépala abaxial, s2, s3, s4 e s5 - primórdio de sépala laterais/primórdios de sépalas adaxiais, p - primórdio de pétala, ab - lado abaxial, ad - lado adaxial. Escalas: A-D = 50 μ m, E = 20 μ m, F-H = 50 μ m e I-L = 20 μ m.

Figura 14. Desenvolvimento floral. Iniciação do carpelo e dos estames antessépalo e antepétalo em *Dipteryx alata* (A-D), *Pterodon pubescens* (E-H) e *Taralea oppositifolia* (I-L). (MEV). A. Iniciação simultânea do primórdio carpelar e dos primórdios dos primeiros estames antessépalos. B. Iniciação unidirecional tendendo para verticilada dos estames antessépalos. C. Iniciação dos primórdios dos estames antepétalo abaxiais. Observe que o primórdio do estame adaxial ainda não se formou. D. Posicionamento dos primórdios carpelar, petalares e de estames. E. Iniciação do primórdio carpelar concomitante à dos primórdios dos primeiros estames antessépalos. F. Iniciação unidirecional tendendo para verticilada dos estames antessépalos. G. Iniciação dos estames antepétalo abaxiais. Observe que o primórdio do estame adaxial ainda não se formou. H. Posicionamento dos primórdios carpelar, petalares e de estames. I. Iniciação simultânea do primórdio carpelar e dos primeiros primórdios de estames antessépalos. J. Iniciação unidirecional tendendo para verticilada dos estames antessépalos. K. Iniciação dos estames antepétalo abaxiais. Observe que o primórdio do estame adaxial ainda não se formou. L. Posicionamento dos primórdios carpelar, petalares e de estames. Símbolos: c - primórdio de carpelo, A1 - primórdio de estame antessépalo abaxial e lateral, A2 - primórdio de estame antessépalo adaxial, a - primórdio de estame antepétalo, ab - lado abaxial, ad - lado adaxial, p - primórdio de pétala. Escalas: A = 50 μ m, B-D = 20 μ m, E-F = 50 μ m, G = 20 μ m, H = 10 μ m e I-L = 20 μ m.

Figura 15. Desenvolvimento floral. Posição da fenda carpelar em *Dipteryx alata* (A-B), *Pterodon pubescens* (C-D) e *Taralea oppositifolia* (E-F). (MEV). A-B. Posicionamento da fenda carpelar deslocada para a esquerda. C-D Posicionamento da fenda carpelar deslocada para a direita e esquerda. E-F. Posicionamento da fenda carpelar deslocada para a esquerda e direita. Note (asterisco) que o deslocamento da fenda carpelar depende da posição do estame antepétalo adaxial. Símbolos: A1 - estame antessépalo abaxial e lateral, A2 – estame antessépalo adaxial, a - estame antepétalo, ad - lado adaxial, p - pétala. Escalas: 20 μ m.

Figura 16. Desenvolvimento floral. Estádios intermediários do desenvolvimento das sépalas em *Dipteryx alata* (A, D-F), *Pterodon pubescens* (B) e *Taralea oppositifolia* (C). A-D. Crescimento desigual dos primórdios de sépalas. Note que os primórdios adaxiais alargam-se e os primórdios abaxiais permanecem diminutos (MEV). E. Espessamento da margem das sépalas adaxiais (ML). F. Margem da sépala adaxial. Note o aumento no número de camadas e de volume das células fenólicas (ML). Símbolos: s1 - primórdio de sépala abaxial, s2, s3 e s4 - primórdios de sépala laterais e adaxiais, bl1 e bl2 - primórdios de bractéolas, ab - lado abaxial. Escalas: 50 µm.

Figura 17. Desenvolvimento floral. Fusão estaminal em *Dipteryx alata* (A-C), *Pterodon pubescens* (D-E, H-I) e *Taralea oppositifolia* (F-G). A-B. Posicionamento dos estames antessépalos e antepétalos (MEV). Note o começo da fusão na base dos filetes (retângulo) e a região estigmática em diferenciação (seta). C. Região basal, adaxial do tubo, onde se encontra a bainha (MEV). Note o estilete curvo. D. Posicionamento dos estames antessépalos e antepétalos (MEV). Note o começo da fusão na base dos filetes (retângulo) e a região estigmática começando a se diferenciar (seta). E. Tubo estaminal formado com bainha aberta na região adaxial (MEV). Note o estilete curvo. F. Posicionamento dos estames antessépalos e antepétalos (MEV). Note o começo da fusão na base dos filetes (retângulo) e a região estigmática começando a se diferenciar (seta). G. Tubo estaminal formado com bainha estaminal aberta (MEV). Note tricomas tectores na superfície do ovário e o estilete ereto. H. Fusão (seta) entre os filetes do estame antessépalo e antepétalo. Note células fenólicas epidérmicas e subepidérmicas (ML). I. Região da fusão estaminal com divisões periclinais (ML). Símbolos: A2 – primórdio de estame antessépalo adaxial, a - primórdio de estame antepétalo. Escalas: A – B = 100 µm, C = 20 µm, D = 100 µm, E = 20 µm, F-G = 20 µm, H = 200 µm, I = 50 µm.

6 - REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AFONSO A.P.1997. **Biologia reprodutiva de *Pterodon pubescens* Benth. e *P. polygalaeflorus* Benth. (Fabaceae – Papilionoideae) em áreas de cerrado do Distrito Federal.** Dissertação de Mestrado. Universidade de Brasília, Brasília.
- ALMEIDA S.P., PROENÇA C.E.B., SANO, S.M. & RIBEIRO, J.F. 1998. **Cerrado: espécies vegetais úteis.** CPAC-Embrapa, Planaltina.
- BARROS M.A.G. 1982. **Flora medicinal do Distrito Federal Brasil Floresta,** Brasília-DF 12: 35-45.
- BARROSO G.M., MORIM M.P., PEIXOTO A.L. & ICHASSO C.L. 1999. **Frutos e sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas.** UFV, Viçosa. 443p.
- BERNARDELLO L. 2007. A systematic survey of floral nectaries. In: SUSAN W. NICOLSON S.W., MASSIMO N. & PACINI E. (Eds.) **Nectaries and Nectar.** Published by Springer, P.O. Box 17, 3300 AA Dordrecht, The Netherlands.
- CARVALHO J.C.T., SERTIE J.A.A., BARBOSA M.V.J., PATRÍCIO K.C.M., CAPUTO R.G., SARTI S.J., FERREIRA L.P. & BASTOS J.K. 1999. Anti-inflammatory activity of the crude extract from the fruits of *Pterodon emarginatus* Vog. **Journal of Ethnopharmacology.** 64: 127–133.
- COELHO M.G.P., MARQUES P.R., GAYER C.R.M., VAZ L.C.A., NOGUEIRA J.F.& SABINO K.C.C. 2001. Subacute toxicity evaluation of a hydroalcoholic extract of *Pterodon pubescens* seeds in mice with collagen-induced arthritis. **Journal of Ethnopharmacology.** 77: 159–164.
- COELHO L.P., REIS, P.A, CASTRO F.L., GAYER C.R.M., LOPES C.S., COSTA E SILVA M.C., SABINO K. C.C., TODESCHINI A.R. & COELHO M.G.P.2005.

- Antinociceptive properties of ethanolic extract and fractions of *Pterodon pubescens* Benth. seeds. *Journal of Ethnopharmacology*. 98: 109–116
- CORREA M.P.1984. **Dicionário de plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas**. Ministério da Agricultura, Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal, Rio de Janeiro.
- COSTA L.C., SARTORI A.L.B., POTT A. & SOUSA P.R. 2007. Morfologia floral de *Stylosanthes* SW. (Leguminosae Papilionoideae-Dalbergieae). **Revista Brasileira de Biociências**. 5: 255-257.
- CRUZ K.S., SILVA M.A., FREITAS O. & NEVES V.A. 2011. Partial characterization of proteins from baru (*Dipteryx alata* Vog) seeds. **Journal of the Science of Food and Agriculture**. 91: 2006-2012.
- DUARTE I.D., FERREIRA-ALVES D.L., VELOSO D.P. & NAKAMURA-CRAIG M. 1996. Evidence of the involvement of biogenic amines in the antinociceptive effect of vouacapan extracted from *Pterodon polygalaeflorus* Benth. **Journal of Ethnopharmacology**. 55: 13–18.
- DUTRA R.C., PITTELLA F., FERREIRA A.S., LARCHER P., FARIAS R.E. & BARBOSA N.R. 2009. Efeito Cicatrizante das Sementes de *Pterodon emarginatus* Vogel em Modelos de Úlceras Dérmicas Experimentais em Coelhos. **Latin American Journal of Pharmacy**. 28: 375-82
- ENDRESS P.K. 2010. Disentangling confusions in inflorescence morphology: patterns and diversity of reproductive shoot ramification in angiosperms. **Journal of Systematics and Evolution**. 48: 225–239.
- FAHN A. 1979. **Secretory Tissues in Plants**. Academic Press, New York.
- FARIA S.M., LEWIS G.P., SPRENT J.L. & SUTHERLAND J.M. 1989. Occurrence of nodulation in the Leguminosae. **New Phytologist**. 111: 607-619.

- FILARDI F.L.R., GARCIA F.C.P. & CARVALHO-OKANO R.M. 2007. Espécies lenhosas de Papilionoideae (Leguminosae) na estação ambiental de Volta Grande, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguésia**. 58: 363-378.
- FRANCISCO V.M.C.R. 2010. **Filogenia molecular e morfológica da tribo Dipterygeae (Papilionoideae, Leguminosae)**. Dissertação de mestrado. Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro/Escola Nacional de Botânica Tropical.
- GERLACH D. 1969. **Botanische mikrotechnik**. GeorgThieme, Stuttgart.
- GERRITS P.O.1991. **The application of glycol methacrylate in histotechnology; some fundamental principles**. Department of Anatomy and Embryology, State University Groningen, Netlherlands.
- HANDRO W. 1964. Contribuição ao estudo da venação e anatomia foliar das Amarantáceas dos cerrados. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 36: 479-499.
- HUFFORD L. & DIGGLE P.K. 1997.The morphology and evolution of flowers: a tribute to the work of Shirley Tucker: an Introduction. **International Journal of Plant Sciences**. 158: S1-S2.
- JENSEN W.A.1962. **Botanical histochemistry: principle and practice**. W. H. Freeman, San Francisco.
- JOHANSEN D.A. 1940. **Plant microtechnique**. McGraw-Hill Book Company Inc, New York.
- KATZ N., SANTOS FILHO D., SARTI S.J., MENDES N.M., ROCHA FILHO P.A. & ARAÚJO N.1993. Atividade quimioprolíptica na esquistossomose mansoni de sabonetes contendo óleo essencial de frutos de *Pterodon pubescens*. **Revista do Instituto de Medicina Tropical de São Paulo**. 35: 183–191.

- KARNOVSKY M.J. 1965. A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. **Journal of Cell Biology**. 27: 137–138.
- KIRKBRIDE J.H., GUNN C. R. & WEITZMAN A. L. 2003. Fruits and seeds of genera in the subfamily Faboideae (Fabaceae). **United States Department Agriculture Technical Bulletin**. 1890: 212.
- KLITGAARD B.B. 1999. Floral ontogeny in tribe Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae): *Dalbergia brasiliensis*, *Machaerium villosum* s.l., *Platymiscium floribundum* and *Pterocarpus rotundifolius*. **Plant Systematics and Evolution**. 219: 1–25.
- LEWIS G.P. 1987. **Legumes of Bahia**. Royal Botanic Gardens, Kew.
- LEWIS G., SCHRIRE B., MACKINDER B. & LOCK M. 2005. **Legumes of the World**. Royal Botanic Gardens, Kew.
- LORENZI H. 1992. **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil**. Plantarum, Nova Odessa.
- MCMAHON M. & HUFFORD L. 2002. Morphology and structural homology of corolla-androecium synorganization in the tribe Amorpheae (Fabaceae: Papilionoideae). **American Journal of Botany**. 89: 1884–1898.
- MCMAHON M. & HUFFORD L. 2005. Evolution and development in the Amorphoid clade (Amorpheae: Papilionoideae: Leguminosae): petal loss and dedifferentiation. **International Journal of Plant Sciences**. 166: 383–396.
- MCMAHON M. 2005. Phylogenetic relationships and floral evolution in the papilionoid legume clade Amorpheae. **Brittonia**. 57: 397–411.
- MACHADO S.R. & RODRIGUES T.M. 2004. Anatomia e ultra-estrutura do pulvino primário de *Pterodon pubescens* Benth. (Fabaceae – Faboideae) **Revista Brasileira de Botânica**. 27: 135-147.

- MANSANO V.F. & TEIXEIRA S.P. 2008. Floral anatomy of the *Lecointea* clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae *sensu lato*). **Plant Systematic and Evolution**. 273: 201-209.
- MANSANO V.F., TUCKER S.C. & TOZZI A.M.G. A. 2002. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles* and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae S.L.). **American Journal of Botany**. 89: 1553-1569.
- MOREIRA F.M.S., SILVA M.F. & FARIA S.M. 1992. Occurrence of nodulation in legume species in the Amazon region of Brazil. **New Phytologist**. 121: 563-570.
- NUNAN E.A., CARVALHO M.G., PILÓ-VELOSO D., TURCHETTI-MAIA R.M.M. & FERREIRA - ALVES D.L. 1982. Furane diterpenes with anti- and pro-inflammatory activity. **Brazilian Journal of Medical and Biological Research**. 15: 450.
- O'BRIEN T.P., FEDER N. & MCCULLY M.E. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by Toluidine Blue O. **Protoplasma** 59: 368-373.
- O'BRIEN T.P. & MCCULLY M.E. 1981. **The study of plant structure: principles and selected methods**. Melbourne: Termarcaphy PTY Ltda.
- OLIVEIRA D.M.T. & PAIVA E.A.S. 2005. Anatomy and ontogeny of *Pterodon emarginatus* (Fabaceae: Faboideae) seed. **Brazilian Journal of Biology**. 65: 483-494.
- OLIVEIRA M.I.B. & SIGRIST M.R. 2008. Fenologia reprodutiva, polinização e reprodução de *Dipteryx alata* Vogel (Leguminosae-Papilionoideae) em Mato Grosso do Sul, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**. 31: 195-207.

- PAIVA E.A.S., MORAIS H.C., ISAIAS R.M.S., ROCHA D.M.S. & OLIVEIRA P.O. 2001. Occurrence and structure of extrafloral nectaries in *Pterodon pubescens* Benth. and *P. polygalaeflorus* Benth. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. 36: 219-224.
- PAIVA E.A.S., OLIVEIRA D.M.T. & MACHADO S.R. 2008. Anatomy and ontogeny of the pericarp of *Pterodon emarginatus* Vogel (Fabaceae, Faboideae), with emphasis on secretory ducts. **Anais da Academia Brasileira de Ciências**. 80: 455-465.
- PALO R.T & ROBBINS C.T.1991. **Plant defenses against mammalian herbivory**. Boca Raton. FL. CRC Press, Inc.
- PAULA J.E & CARDOSO E.N. 1995. Anatomia e dendrometria da madeira de *Pterodon polygalaeflorus* e *Pterodon pubescens*. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**. Brasília. 30: 15-29.
- PAULINO J.V., GROppo M. & TEIXEIRA S.P. 2011. Floral developmental morphology of three *Indigofera* species (Leguminosae) and its systematic significance within Papilionoideae. *Plant Systematics and Evolution*. 292: 165-176.
- PAULINO J.V. 2012. **Ontogenia e morfologia de flores pluricarpeladas de espécies de Leguminosae**. Tese de doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP
- PEDERSOLI G. D., PAULINO J.V., LEITE V.G. & TEIXEIRA S.P. 2010. Elucidating enigmatic floral issues in *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae) **International Journal of Plant Sciences**. 171: 834–846.

- PENNINGTON R.T., LAVIN M., IRELAND H., KLITGAARD B.B. & PRESTON J. 2001. Phylogenetic relationships of basal papilionoid legumes based upon sequences of chloroplast *trnL* intron. **Systematic Botany**. 26: 537-566.
- POLHILL R.M. 1981. Papilionoideae. *In* POLHILL R.M. & RAVEN P.H.(eds.). **Advances in Legume Systematics**. part 1, p. 191-409. Royal Botanic Gardens, Kew.
- PRAKASH N. 1997. **Sexual reproduction in seed plants an embryological approach**. 2nd revised edition. Department of Botany University of New England Armidale NSW 2351.
- PRENNER G. 2003a. A Developmental analysis of the inflorescence and the flower of *Lotus corniculatus* (Fabaceae-Loteae). **Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark**. 133: 99-107.
- PRENNER G. 2003b. Floral Ontogeny in *Lathyrus latifolius* (Fabaceae- Vicieae). **Phyton (Horn, Austria)**. 43: 392-400.
- PRENNER G. 2004a. The asymmetric androecium in Papilionoideae (Leguminosae): definition, occurrence, and possible systematic value. **International Journal of Plant Sciences**. 165: 499–510.
- PRENNER G. 2004b. New Aspects In Floral Development of Papilionoideae: Initiated but Suppressed Bracteoles and Variable Initiation of Sepals. **Annals of Botany**. 93: 537-545.
- PRENNER G. 2004c. Floral development in *Polygala myrtifolia* (Polygalaceae) and its similarities with Leguminosae. **Plant Systematics and Evolution**. 249: 67–76.

- PRENNER G. 2004d. Floral ontogeny in *Lespedeza thunbergii* (Leguminosae: Papilionoideae: Desmodieae): variations from the unidirectional mode of organ formation. **Journal of Plant Research**.117: 297–302.
- PRENNER G., VERGARA-SILVA F. & RUDALL P.J. 2009. The key role of morphology in modelling inflorescence architecture. **Trends in Plant Science**.14: 302-309.
- ROCHA D.M.C. 2006. **Aspectos taxonômicos e reprodutivos de *Pterodon pubescens* (Benth) Benth e *P. emarginatus* Vogel (Leguminosae, Dipterygeae)**. Tese de doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, SP.
- RODRIGUES T.M., SANTOS D.C. & MACHADO S.R. 2011. The role of the parenchyma sheath and PCD during the development of oil cavities in *Pterodon pubescens* (Leguminosae-Papilionoideae). **Comptes Rendus Biologies**. 334: 535–543.
- RODRIGUES T.M. & MACHADO S.R. 2004. Anatomia comparada do pulvino, pecíolo e raque de *Pterodon pubescens* Benth (Fabaceae-Faboideae). **Acta Botânica Brasilica**. 18: 381–390.
- SARTORI A.L. & TOZZI A.M.G.A. 2002. Comparative leaflet anatomy in *Myrocarpus* Allemão, *Myroxylon* L. f and *Myrospermum* Jacq. (Leguminosae–Papilionoideae–Sophoreae) species. **Botanical Journal of the Linnean Society**. 140: 249–259.
- SARTORI A.L.B. & TOZZI A.M.G.A. 2004. Revisão taxonômica de *Myrocarpus* Allemão (Leguminosae, Papilionoideae, Sophoreae). **Acta Botânica Brasilica**. 18: 521-535.

- SANTOS-FILHO D., SARTI S.J., KATZ N., ARAÚJO N., ROCHA-FILHO P.A., ABREU J.E. & BORTOLIN M.E. 1987. Atividade quimioprolática de sabonetes contendo óleo essencial de frutos de *Pterodon pubescens* na esquistossomose mansoni. **Memórias do Instituto. Oswaldo Cruz.** 82: 343-345.
- SYLVESTER-BRADLEY R., OLIVEIRA L.A., PODESTÁ-FILHO J.A. & JOHN T.V.S.T. 1980. Nodulation of legumes, nitrogenase activity of roots and occurrence of nitrogen fixing *Azospirillum* spp. in representative soils of central. **Amazônia Agroecossistemas.** 6: 249-266.
- SPRENT J.L. 2001. **Nodulation in Legumes.** Kew: Royal Botanic Gardens.
- STIRTON C.H.1981. **Petal sculpturing in papilionoid legumes.** In POLHIL R.M & RAVEN P.H (eds.). Advances in legume systematics. part 3, pp. 771–788. Royal Botanic Gardens, Kew.
- TOGASHI M. & SGARBIERI V.C. 1995. Avaliação nutricional da proteína e do óleo de semente de baru (*Dipteryx alata* Vog.). **Ciência e Tecnologia de Alimentos.** 15: 66-69.
- TEIXEIRA S.P., RANGA N.T. & TUCKER S.C. 2004. Inflorescence and floral development of *Dahlstedtia* species (Leguminosae: Papilionoideae:Millettieae). **Flora.** 204: 769–781.
- TUCKER S.C. 1984. Unidirectional organ initiation in leguminous flowers. **American Journal of Botany.** 71:1139-1148.
- TUCKER S.C. 1987. Floral initiation and development in legumes. In STIRTON C. H.(ed). **Advances in Legume Systematics.** part 3, pp 183–239. Royal Botanic Gardens, Kew.

- TUCKER S.C. 1989. Overlapping organ initiation and common primordia in flowers of *Pisum sativum* (Leguminosae: Papilionoideae). **American Journal of Botany**. 76: 714–729.
- TUCKER S.C. 1990. Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae, Papilionoideae). **American Journal of Botany**. 77: 750-761.
- TUCKER S.C. 1993. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae, Papilionoideae). I. *Myroxylon* (*Myroxylon* group) and *Castanospermum* (*Angylocalyx* group). **American Journal of Botany**. 80: 65-75.
- TUCKER S.C. 1994. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae, Papilionoideae).II. *Sophora* “sensu lato” (*Sophora* group). **American Journal of Botany**. 81: 368-380.
- TUCKER S.C.1997. Floral evolution, development, and convergence: The hierarchical-significance hypothesis. **International Journal of Plant Sciences**. 156: 143-161.
- TUCKER S.C. 2000a. Evolutionary loss of sepals and/or petals in Detarioid legume taxa *Aphanocalyx*, *Brachystegia*, and *Monopetalanthus* (LEGUMINOSAE: CAESALPINIOIDEAE). **American Journal of Botany**. 87: 608–624.
- TUCKER S.C. 2000b. Floral development and homeosis in *Saraca* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Detarieae). **International Journal of Plant Sciences**. 161:537–549.
- TUCKER S.C. 2000c Floral development in tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. **American Journal of Botany**. 87: 1385–1407.

- TUCKER S.C. 2002a. Floral Ontogeny In Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae).
III. Radial symmetry and random petal aestivation in *Cadia Purpurea*.
American Journal of Botany. 89: 748–757.
- TUCKER S.C. 2002b. Floral Ontogeny of *Cercis* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cercideae): Does It Show Convergence with Papilionoids? **International Journal of Plant Sciences**. 163: 75-87.
- TUCKER S.C. 2002c Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). I. Radially symmetrical taxa lacking organ suppression.
American Journal of Botany.89:875–887.
- TUCKER S.C. 2003a. Floral development in legumes. **Plant Physiology**. 131: 911-926.
- TUCKER S.C. 2003b. Floral Ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): Distribution and Role of the Ring Meristem. **American Journal of Botany**. 90: 1271-1292.
- TUCKER S.C. 2003c. Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). III. Adaxially initiated whorls in *Julbernardia* and *Sindora*.
International Journal of Plant Sciences. 164: 275–286.
- TUCKER S.C. 2006. Floral ontogeny of *Hardenbergia violacea* (Fabaceae: Faboideae: Phaseoleae) and taxa of tribes Bossiaeeae and Mirbelieae, with emphasis on presence of pseudoraceme inflorescences. **Australian Systematic Botany**.19: 193–210.
- TUCKER S.C. & STIRTON C.H. 1991. Development of the cymose inflorescence, cupulum and flower of *Psoralea pinnata* (Leguminosae: Papilionoideae: Psoraleeae). **Botanical Journal of the Linnean Society**. 106: 209±227.

- VIDAL B.C. 1970. Dichroism in collagen bundles stained with Xylidine Ponceau 2R. **Annales d'Histochimie**. 15: 289–296.
- VOGEL S. 1997. Remarkable nectarines: structure, ecology, organophyletic perspectives. I. Substitutive nectarines. **Flora**.192: 305-333.
- WOJCIECHOWSKI M.F., LAVIN M. & SANDERSON M.J. 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many well supported subclades within the family. **American Journal of Botany**. 91: 1845–1861.