



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MATO GROSSO DO SUL - UFMS
Campus de CAMPO GRANDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
MESTRADO



JOÃO PEDRO SILVÉRIO PENA BENTO

Papilionada Versus Não Papilionada: Ontogenia floral de
Discolobium pulchellum e *Riedeliella graciliflora* (Leguminosae:
Papilionoideae: Dalbergieae)

Campo Grande – MS
Abril – 2020

JOÃO PEDRO SILVÉRIO PENA BENTO

Papilionada Versus Não Papilionada: Ontogenia floral de
Discolobium pulchellum e *Riedeliella graciliflora* (Leguminosae:
Papilionoideae: Dalbergieae)

Dissertação apresentada ao programa de Pós-Graduação
em Biologia Vegetal (PPGBV) da Universidade Federal
de Mato Grosso do Sul, como requisito para a obtenção
de grau de mestre em Biologia Vegetal

Orientadora: Ângela Lúcia Bagnatori Sartori

Campo Grande – MS
Abril – 2020

Ficha Catalográfica

Bento, João Pedro Silvério Pena

Papilionada Versus Não Papilionada: Ontogenia floral de *Discolobium pulchellum* e *Riedeliella graciliflora* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae).

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

1. Anatomia floral, 2. Clado Pterocarpus, 3. Desenvolvimento floral,
4. Estruturas secretoras, 5. Simetria floral

Universidade Federal de Mato Grosso do Sul
Instituto de Biociências

Agradecimentos

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoa de Nível Superior (Capes) pela concessão de bolsa de estudo.

À minha orientadora Profª. Drª. Ângela Lúcia Bagnatori Sartori, que aceitou a me acompanhar nessa etapa. Agradeço pelas suas correções, por me ensinar como conduzir as pesquisas, por sempre me receber em sua sala mesmo estando ocupada e por seu respeito e carinho de orientadora.

À Drª. Elidiene Priscila Seleme Rocha, Drª. Flavia Maria Leme, Profª. Drª. Juliana Villela Paulino, Profª. Drª. Rosani do Carmo de Oliveira Arruda e a Profª. Drª. Viviane Gonçalves Leite, por aceitar compor a minha banca de avaliação final de dissertação.

Aos professores que me avaliaram em bancas anteriores e contribuíram para melhorias do projeto. Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade de Mato Grosso do Sul, por ter profissionais tão qualificados e sempre dispostos a ajudar.

Ao Fabio Junior Kochanovski, por me ensinar as técnicas de ontogenia floral, pelas conversas construtivas e por suas sugestões no trabalho.

À minha família, por mesmo sem entender o que faço, sempre deram apoio, por ser a minha base nas horas difíceis. Principalmente a minha mãe Silvana e aos meus avós Maria Rosa e João, que nos momentos difíceis sempre me acalmaram e por não me deixar achar que estava no caminho errado.

À todos meus amigos, colegas e técnicos de laboratório, pelas conversas maravilhosas aleatórias e do trabalho, pela companhia incrível, por terem “aguentado a minha personalidade” (rsrsrs) e por toda ajuda que recebi.

À minha turma de pós-graduação, por serem como são, pelas conversas boas e pela força recíproca para enfrentar os nossos desafios compartilhados.

À Ana Paula Sales, Carina Araujo e a Gisele Catian pela ajuda nas coletas das plantas da minha pesquisa.

À Aline Zanardi, Brenna Graziella, Carina Araujo, Fernando Santiago, Marcus Paulo, Raquel Carvalho e Victor Hugo, por serem meus amigos e confidentes, por nunca me deixarem mesmo eu estando irritado e por deixar minha mente e alma mais leve. Ao Bruno Henrique, Carina Araujo, Debora Maidana, Dianny Quadrado, Jane Rodrigues, Jean Varilla, João Fabri, Suziele Galdino e aos demais amigos que também são muito importantes, que sempre aceitaram ou me convidaram para uma cerveja bem gelada, pelas conversas sem descrições e todo suporte recebido. Ao Alexandre Ferraro, por sua amizade e pelo suporte recebido quando precisei estar em Piracicaba. Obrigado, vocês foram muito importantes!

Uma alma saudável,
habita uma mente saudável
e um corpo saudável (Soul Eater)

SUMÁRIO

Introdução Geral	1
Objetivos Gerais	6
Objetivos Específicos	6
Referências Bibliográficas	7
Papilionada Versus não Papilionada: Ontogenia floral de <i>Discolobium pulchellum</i> e <i>Riedeliella graciliflora</i> (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae)	11
Resumo	11
Introdução	12
Material e Métodos	14
Resultados – <i>Discolobium pulchellum</i>	15
<i>Riedeliella graciliflora</i>	17
<i>Estruturas secretoras</i>	19
Discussão	20
<i>Papilionada versus não papilionada</i>	25
<i>Estruturas secretoras</i>	26
<i>Variação na iniciação bidirecional</i>	28
Referências Bibliográficas	31
Anexo das legendas	38
Anexo das tabelas	41
Anexo das figuras	43

INTRODUÇÃO GERAL

Considerada uma família cosmopolita, Leguminosae Juss. possui representantes em várias formações vegetacionais (Lewis et al., 2005), liderando em riqueza e diversidade de espécies, em florestas tropicais úmidas na América do Sul, África e Ásia (Yahara et al., 2013) e também em florestas secas (Banda et al., 2016). Devido à ampla distribuição e à diversidade morfológica de seus representantes, Leguminosae constitui um bom modelo de estudo em diversas áreas científicas como as de cunho sistemático, ecológico, biogeográfico, genético, dentre outros.

Em um contexto geral de produção de alimentos, Leguminosae é a segunda mais importante para a agricultura, após Poaceae Barnhart. Na agricultura, destaca-se na produção de proteína vegetal devido aos grãos como feijão, soja, ervilha, tremoço e grão de bico. A família possui também alguns de seus representantes utilizados no mercado de madeira, na extração de substâncias como taninos, óleos, resinas e corantes empregados na fabricação de medicamentos, vernizes e tintas, para usos medicinais e ornamentais (Lewis et al., 2005). Outros representantes são manuseados como forrageiras e outros como adubo verde, pois incrementam o aporte de nitrogênio no solo devido a simbiose com bactérias nitrificantes (LPWG, 2017).

Leguminosae agrupa 770 gêneros e cerca de 19500 espécies (Lewis & al., 2005, 2013; LPWG, 2013a, 2017) representando uma das maiores famílias de Angiospermas, superada apenas em número de espécies pelas famílias Orchidaceae Juss. e Asteraceae Bercht. & J. Presl. A família é monofilética e segundo a hipótese filogenética mais recente (LPWG, 2017), é possível o reconhecimento de seis subfamílias: Cercidoideae LPWG (12 gêneros/ 335 espécies), Detarioideae Burmeist., Handb. Naturgesch (84 gêneros/ 760 espécies), Dialioideae LPWG (17 gêneros/ 85 espécies), Duparquetioideae LPWG (1 gênero/ 1 espécie), Caesalpinoideae DC (12 gêneros/ 335 espécies) e Papilioideae DC (503 gêneros/ 14000 espécies).

Papilioideae DC, a maior dentre as seis subfamílias pertencentes a Leguminosae, agrupa 503 gêneros, cerca de 14000 espécies e possui representantes em quase todo o globo (LPWG, 2017). A circunscrição de Papilioideae foi mantida nas últimas análises filogenéticas voltadas à família Leguminosae (LPWG, 2013, 2017). Papilioideae inclui representantes destinados a distintos fins, como espécies forrageiras, ornamentais, espécies usadas na indústria de corante, da construção civil, de verniz e para o uso medicinal (Lewis et al., 2005; Cardoso et al., 2013; LPWG, 2013).

Embora a monofilia de Papilioideae encontre-se bem suportada, os representantes das tribos antes denominadas basais (com flores actinomorfas) estão dispersos em vários pontos da árvore filogenética (Pennington et al., 2001; Cardoso et al., 2012a, 2012b). Este aspecto tem

motivado estudos morfológicos de grupos específicos que possuem representantes não papilionados (Lavin et al., 2001; Cardoso et al., 2012a, 2012b, 2013).

Dentre as subfamílias de Leguminosae, Papilioideae é a mais diversa cujas principais características são flores geralmente pentámeras, com simetria bilateral e corola principalmente papilionada, com a pétala maior correspondendo ao estandarte, duas pétalas laterais denominadas de alas e outras duas mais internas designadas de pétalas da quilha (Cardoso et al., 2013; LPWG, 2017). Entretanto, a subfamília tem representantes com flores pentámeras e radiais, providas de pétalas pequenas ou indiferenciadas e raramente flores com apenas uma, duas pétalas ou ausência total deste verticilo (LPWG, 2017). Condição de flores não papilionadas são verificadas em 37 gêneros: *Acosmium*, *Aldina*, *Alexa*, *Amburana*, *Amorpha*, *Amphimas*, *Angylocalyx*, *Apoplanesia*, *Ateleia*, *Bobgunnia*, *Bocoa*, *Cadia*, *Camoensia*, *Candolleodendron*, *Castanospermum*, *Cordyla*, *Cyathostegia*, *Dicraeopetalum*, *Etaballia*, *Exostyles*, *Eysenhardtia*, *Guianodendron*, *Harleyodendron*, *Holocalyx*, *Inocarpus*, *Lecointea*, *Leptolobium*, *Mildbraediodendron*, *Myrocarpus*, *Myroxylon*, *Parryella*, *Pictetia*, *Pterocarpus*, *Riedeliella*, *Swartzia*, *Xanthocercis*, *Zollernia*, (Beyra Matos & Lavin, 1999; Pennington et al., 2000; Cardoso et al., 2012b; Klitgaard et al., 2013). Em estudos anteriores, os representantes da família que apresentavam um maior número de flores com simetria actinomorfa foram alocados em Swartzieae, Sophoreae e Dalbergieae, tribos consideradas geralmente como basais, “primitivas” ou menos especializadas (Polhill, 1981).

Uma importante tribo de Papilioideae é Dalbergieae, cujo conceito taxonômico ampliado agrupa representantes lenhosos (*sensu* Polhill, 1981a) e herbáceos (Lavin et al., 2001). Reconhecida como uma das tribos dos ramos com diversificação antiga de Papilioideae, juntamente com Swartzieae, Sophoreae e Dipterygeae, Dalbergieae (*sensu* Polhill, 1981a) é polifilética, com gêneros distribuídos em clados monofiléticos (Pennington et al., 2001).

Dalbergieae é uma tribo (*sensu* Polhill, 1981b) com representantes, principalmente, nos Neotrópicos e na África subsaariana (Lavin et al., 2001), agregando 49 gêneros e cerca de 1300 espécies (Cardoso et al., 2013). Em termos econômicos, suas espécies são importantes no fornecimento de madeira (*Dalbergia* L. f., *Pterocarpus* Jacq.), forragem (*Stylosanthes* Sw.) e grãos (*Arachis* L.). Os representantes desta tribo em tratamento taxonômico prévio (Polhill, 1981a) encontram-se posicionados nas tribos Aeschynomeneae (Rudd, 1981), Dalbergieae (Polhill, 1981b) e subtribo Bryinae, de Desmodieae (Ohashi et al., 1981). Dalbergieae apresenta como sinapomorfia, além de caracteres moleculares, os nódulos radiculares aeschynomeneóides e é composta por três clados: Adesmia, Dalbergia e Pterocarpus (Lavin et al., 2001; Klitgaard et al., 2005; Cardoso et al., 2013).

O clado *Pterocarpus* possui representantes não papilionados, condição também verificada no clado *Dalbergia*. No clado *Pterocarpus* incluem-se os gêneros *Acosmium*, *Etaballia*, *Inocarpus*, *Riedeliella* e no clado *Dalbergia* algumas espécies de *Pictetia* DC. Os representantes que possuem flores não papilionadas correspondem a 18% dos gêneros e 12% das espécies do clado *Pterocarpus*. Deste modo, táxons com flores não papilionadas e papilionadas estão distribuídos em clados distintos na mesma tribo (Lavin et al., 2001; Cardoso et al., 2012a, 2013).

Discolobium Benth., também posicionado no clado *Pterocarpus*, figura como grupo-irmão de *Riedeliella* Harms. Em *Discolobium* Benth., no entanto, as flores são papilionadas e zígomorfas e em *Riedeliella* Harms as flores são não papilionadas e actinomorfas. *Discolobium* agrupa seis espécies (Sartori et al., 2017) distribuídas no Brasil, Paraguai e Argentina (Rudd, 1981; Klitgaard et al., 2005; Sartori et al., 2017) e *Riedeliella* Harms possui três espécies distribuídas no Brasil e Paraguai (De Lima et al., 1984). Ambos os gêneros (*Discolobium* e *Riedeliella*) compartilham o fruto em forma de disco (Lavin et al., 2001; Klitgaard et al., 2005) e o mesmo número de peças florais (Sartori et al., 2017; De Lima et al., 1984). Os dois gêneros são exclusivamente sul americanos.

Avaliações morfológicas detalhadas têm contribuído para apoiar as relações sistemáticas de distintos grupos de Leguminosae em diferentes níveis taxonômicos. Adicionalmente, estudos de morfologia floral são relevantes, sobretudo em grupos que emergiram recentemente à luz de análises filogenéticas (Leite et al., 2014; Prenner, 2015).

Estudos ontogenéticos têm fornecido caracteres para delimitação de espécies (Tucker et al., 1985; Tucker & Kantz, 1997; Mansano et al., 2002; Teixeira et al., 2009; Sampaio et al., 2013), de gêneros (Tucker, 1996), apoiado delimitações de tribos (Prenner, 2013; Sampaio et al., 2013; Leite et al., 2014) e indicado caracteres unificadores de grandes grupos (Prenner, 2004b). Informações obtidas a partir da ontogênese floral são valiosas para análises filogenéticas, favorecendo uma melhor compreensão das relações entre os táxons (Tucker, 1994; Mansano et al., 2002; Prenner, 2013; Sampaio et al., 2013; Barros et al., 2017), do desenvolvimento estrutural (Prenner, 2004a, 2004b; McMahon & Hufford, 2005) e indicado novas possíveis sinapomorfias (Tucker, 2000; Leite et al., 2014).

Pesquisas relacionadas aos caracteres morfológicos florais de Leguminosae, como a ocorrência de policarpelia (Paulino et al., 2014), o desenvolvimento de flores estaminadas e flores hermafroditas (Pedersoli & Teixeira, 2016), o desenvolvimento de flores pistiladas e flores estaminadas (Tucker, 1990), o reconhecimento de sinapomorfia morfológica (Tucker, 1991) e o estabelecimento de diferenças no desenvolvimento de flores de simetria actinomorfa e zígomorfa

(Tucker, 2000a, 2000b) têm sido valiosas na elucidação de questões evolutivas em distintos grupos da família.

Nos estudos de ontogenia floral, não somente são fornecidos caracteres com valor taxonômico ou que fornecem suporte a filogenia dos grupos, mas também a possibilidade de se estabelecer o entendimento de como se desenvolvem os verticilos de diferentes táxons e a diversidade morfológica verificada em Leguminosae. Muitos estudos têm sido realizados em táxons anteriormente considerados basais em Caesalpinoideae, como do desenvolvimento de flores consideradas pouco especializadas dos gêneros *Schotia* Jacq. e *Cynometra* L. (Tucker, 2001), do desenvolvimento das flores de *Haematoxylum* L. (Tucker & Kantz, 1997) e do gênero *Gleditsia* J. Cleyton. (Tucker, 1991).

Distintos estudos relacionados aos táxons das tribos consideradas basais de Papilioideae também podem ser registrados. Em Sophoreae, por exemplo, ocorre a ausência de componentes dos verticilos florais de *Ateleia* (DC.) Benth., o que sugere que o gênero possui um desenvolvimento atípico ao nível de subfamília, no caso Papilioideae e também de tribos (Tucker, 1990). Estudos do desenvolvimento floral dos gêneros *Myroxylon* L. f. (clado Amburaneae *sensu* Cardoso et al., 2013), *Castanospermum* A. Cunn. ex Mudie (clado Angylocalyceae *sensu* Cardoso et al., 2013) e *Sophora* L. (clado Sophoreae *sensu* Cardoso et al., 2013) (Tucker, 1993, 1994) reforçam a premissa de que Sophoreae é uma tribo não monofilética. Para a tribo Swartzieae se destacam estudos de ontogenia para flores dos gêneros *Lecointea* Ducke, *Zollernia* Wied-Neuw. & Nees, *Exostyles* Schott e *Harleyodendron* R.S. Cowan (Mansano et al., 2002). Este estudo reforça a premissa de que os gêneros avaliados são geneticamente mais próximos de Sophoreae e que não possuem as características comuns dos demais integrantes de Swartzieae (Mansano et al., 2002). Outra importante contribuição dos estudos ontogenéticos, segundo Tucker (2003), se refere à distribuição e função do anel meristemático, que suscitou a autora concluir que Swartzieae não seria a tribo ancestral das demais Papilioideae.

Investigações da anatomia floral são escassas em Papilioideae, apesar de relevantes para elucidar questões evolutivas dos grupos investigados. Mansano & Teixeira (2008) no clado *Lecointea*, de Swartzieae, verificam não somente caracteres incomuns em Leguminosae, como a presença ou ausência de órgãos florais, dois carpelos ou a presença de apenas duas pétalas, mas também a ocorrência de possíveis sinapomorfias relacionadas às estruturas secretoras florais (coléteres), às células subepidérmicas em diferentes verticilos florais com compostos fenólicos e tricomas unisseriados em verticilos florais.

Estudos mais abrangentes em relação às tribos de Papilioideae têm sido realizados com o intuito de se estabelecerem novos aspectos em relação ao desenvolvimento floral. Prenner

(2004b) analisou 30 táxons distribuídos em 15 tribos, entre elas as tribos de linhagem de ramificação precoce, para determinar o desenvolvimento das bractéolas e sépalas. No mesmo ano, Prenner (2004c) analisou 91 espécies de 27 tribos, entre elas tribos de linhagem de ramificação precoce, para avaliar a assimetria do androceu dentro da subfamília. Esses dois estudos são os únicos que avaliam o desenvolvimento de partes florais de forma mais ampla dentro de Papilionoideae. O estudo de Prenner (2004c) utilizou dados de herbário e literatura para aumentar o número de táxons analisados e ampliar o entendimento dentro de Papilionoideae.

Reduzido número de pesquisas de ontogênese floral tem sido realizado em clados basais de Papilionoideae, a partir das classificações pautadas em estudos filogenéticos moleculares (Mansano & Teixeira, 2008; Leite et al., 2014, 2015; Sinjushin, 2018). A ontogenia floral de Dipterygeae, por exemplo, sugere que o desenvolvimento ontogenético do cálice associado à presença de estruturas secretoras nas sépalas e pétalas são possíveis sinapomorfias (Leite et al., 2014). Estes resultados têm sido evidenciados devido à associação de estudos de ontogenia com anatomia floral. Um estudo recente do desenvolvimento floral de *Amburana cearensis* A. C. Smith, evidencia um padrão de desenvolvimento distinto das linhagens mais derivadas de Papilionoideae (Leite et al., 2015). Este aspecto reforça a necessidade de estudos de ontogenia e anatomia floral, voltados aos táxons dos clados basais da subfamília.

No estudo morfológico de Klitgaard (1999), estão incluídas quatro espécies de flores papilionadas, sendo que *Platymiscium floribundum* Vogel e *Pterocarpus rotundifolius* (Sond.) Druce estão alocados no clado Pterocarpus e *Dalbergia brasiliensis* Vogel e *Machaerium villosum* Vogel, no clado Dalbergia (Cardoso et al., 2013). Não foram observados caracteres que dessem suporte à monofilia de Dalbergieae, porém foram observados caracteres que diferiram do esperado para flores papilionadas. A iniciação helicoidal modificada das sépalas em *Dalbergia brasiliensis* e a iniciação dos estames antipétalos em *Pterocarpus rotundifolius*, é à ordem de iniciação unidirecional reverso, diferem dos demais táxons analisados (Klitgaard, 1999). Nada se sabe sobre o desenvolvimento e anatomia floral dos táxons que apresentam flores não papilionadas de Dalbergieae.

Dalbergieae, desse modo, carece de estudos que avaliem o desenvolvimento e anatomia floral dos táxons que apresentam flores não papilionadas, a exemplo de *Etaballia*, *Inocarpus* e *Riedeliella*. A escassez de trabalhos envolvendo táxons com flores não papilionadas é evidente, pois apenas os trabalhos de Klitgaard (1999), Moço & Mariath (2009) e Sampaio et al. (2013) avaliaram táxons de Dalbergieae. Todos, no entanto, com flores papilionadas. Klitgaard (1999) destaca claramente a importância de estudos que incluam táxons com flores não papilionadas, a

fim de se investigar características que podem ou não representar sinapomorfias de grupos e/ou novos padrões de desenvolvimento.

Tendo em vista que estudos relacionados à ontogenia e anatomia floral de Leguminosae agregam dados para a compreensão da evolução de Dalbergieae, será analisado o desenvolvimento e a anatomia das flores de *Riedeliella graciliflora*, representante de flores não papilionadas de simetria actinomorfa, e *Discolobium pulchellum*, que apresenta flores papilionadas e simetria zigomorfa.

OBJETIVOS GERAIS

Este trabalho visa contribuir para o entendimento do desenvolvimento floral e identificar as estruturas secretoras florais em representantes de Leguminosae, a fim de determinar o padrão floral e encontrar caracteres unificadores entre táxons, considerados grupos-irmãos em representantes de Dalbergieae.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Este estudo visa descrever as etapas do desenvolvimento floral e identificar as estruturas secretoras nos verticilos florais e na inflorescência de *Discolobium pulchellum* Benth., e *Riedeliella graciliflora* Harms, caracterizar a natureza histoquímica dos compostos secretados e estabelecer as principais diferenças do desenvolvimento floral, que resultam em flores de simetria distintas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Banda, K., A. Delgado-Salinas, K. G. Dexter, R. Linares-Palomino, A. Oliveira-Filho, D. Prado, et al. 2016. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. *Science* 353: 1383–1387.
- Barros, T. C., G. D Pedersoli, J. V. Paulino, and S. P. Teixeira. 2017. In the interface of caesalpinioids and mimosoids: Comparative floral development elucidates shared characters in *Dimorphandra mollis* and *Pentaclethra macroloba* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 104: 218–232.
- Beyra Matos, A., and M. T. Lavin. 1999. Monograph of *Pictetia* (Leguminosae-Papilionoideae) and review of the Aeschynomeneae. *Systematic Botany Monographs* 56: 1–93.
- Cardoso, D., L. P. De Queiroz, R. T. Pennington, H. C. De Lima, E. Fonty, M. F. Wojciechowski, and M. Lavin. 2012. Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: New insights from comprehensively sampled early-branching lineages. *American Journal of Botany* 99: 1991–2013.
- Cardoso, D., H. C. De Lima, R. S. Rodrigues, L. P. De Queiroz, R. T. Pennington, and M. Lavin. 2012. The realignment of *Acosmum* sensu stricto with the Dalbergioid clade (Leguminosae: Papilionoideae) reveals a proneness for independent evolution of radial floral symmetry among early-branching papilionoid legumes. *Taxon* 61: 1057–1073.
- Cardoso, D., R. T. Pennington, L. P. De Queiroz, J. S. Boatwright, B. E. Van Wyk, M. F. Wojciechowski, and M. Lavin. 2013. Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89: 58–75.
- De Lima, H. C., A. M. Studart, and F. Vaz. 1984. Revisão Taxonômica do gênero *Riedeliella* Harms. *Rodriguésia* 36: 9–16.
- 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.
- Klitgaard, B. B., and M. Lavin. 2005. Dalbergieae sl. In G.P. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder and M. Lock, [eds.], *Legumes the World*. Royal Botanic Gardens, Kew, 307–335.
- Klitgaard, B. B., F. Forest, T. J. Booth, and C. H. Saslis-Lagoudakis. 2013. A detailed investigation of the *Pterocarpus* clade (Leguminosae: Dalbergieae): *Etaballia* with radially symmetrical flowers is nested within the papilionoid-flowered *Pterocarpus*. *South African Journal of Botany* 89: 128–142.
- Lavin, M., R. T. Pennington, B. B. Klitgaard, J. I. Sprent, H. C. De Lima, and P. E. Gasson. 2001. The dalbergioid legumes (fabaceae): Delimitation of a pantropical monophyletic

clade. *American Journal of Botany* 88: 503–533.

Leite, V. G., V. F. Mansano, and S. P. Teixeira. 2014. Floral ontogeny in Dipterygeae (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 174: 529–550.

Leite, V. G., S. P. Teixeira, V. F. Mansano, and G. Prenner. 2015. Floral Development of the Early-Branching Papilionoid Legume *Amburana cearensis* (Leguminosae) Reveals Rare and Novel Characters. *International Journal of Plant Sciences* 176: 94–106.

Lewis, G., B. Schrire, B. Mackinder, and M. Lock. 2005. Legumes the World. 1^a ed., Royal Botanic Gardens, Kew.

LPWG. 2013. Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. *Taxon* 62: 217–248.

LPWG. 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66: 44–77

Mansano, V. F., S. C. Tucker, and A. M. G. A. Tozzi. 2002. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles*, and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae s.l.). *American Journal of Botany* 89: 1553–1569.

Mansano, V. F., and S. P. Teixeira. 2008. Floral anatomy of the Lecointea clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae sensu lato). *Plant Systematics and Evolution* 273: 201–209.

Mcmahon, M., and L. Hufford. 2005. Evolution and development in the amorphoid clade (Amorpheae: Papilionoideae: Leguminosae): Petal loss and dedifferentiation. *International Journal of Plant Sciences* 166: 383–396.

Moço, M. C. M., and J. E. A. Mariath. 2009. Comparative floral ontogeny in *Adesmia* (Leguminosae: papilionoideae: Dalbergieae). *Australian Journal of Botany* 57: 65–75.

Ohashi, H., R. M. Polhill, and B. G. Schubert. 1981. Desmodieae (Benth.) Hutch. (1964). In R. M. Polhill [ed], Advances in legume systematics Part 1, 233–342. Royal Botanic Gardens, Kew, Englad.

Paulino, J. V., G. Prenner, V. F. Mansano, and S. P. Teixeira. 2014. Comparative development of rare cases of a polycarpellate gynoecium in an otherwise monocarpellate family, Leguminosae. *American Journal of Botany* 101: 572–586.

Pedersoli, G. D., and S. P. Teixeira. 2016. Floral Development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, Two Andromonoecious Mimosoid Trees (Leguminosae). *International Journal of Plant Sciences* 177: 60–75.

Pennington, R. T., B. B. Klitgaard, H. E. L. E. N. Ireland, and M. Lavin. 2000. New

insights into floral evolution of basal Papilioideae from molecular phylogenies. *In* P.S. Herendeen and A. Bruneau [eds.]. Advances in Legume Systematics 9, 233–248. Royal Botanic Gardens, Kew.

Pennington, R. T., M. Lavin, H. Ireland, B. B. Klitgaard, J. Preston, and J. M. Hu. 2001. Phylogenetic relationships of basal Papilionoid legumes based upon sequences of the chloroplast *trnL* intron. *Systematic Botany* 26: 537–556.

Polhill, R. M. 1981. Advances in Legume Systematics Parts 1 & 2. Royal Botanic Gardens, Kew.

Polhill, R. M. 1981. *Dalbergieae* Brøn ex DC. (1825). *In* R. M. Polhill [ed], Advances in legume systematics Part 1, 233–342. Royal Botanic Gardens, Kew, Englad.

Prenner, G. 2004. Floral ontogeny in *Lespedeza thunbergii* (Leguminosae: Papilioideae: Desmodieae): Variations from the unidirectional mode of organ formation. *Journal of Plant Research* 117: 297–302.

Prenner, G. 2004. New aspects in floral development of Papilioideae: Initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals. *Annals of Botany* 93: 537–545.

Prenner, G. 2004. The Asymmetric Androecium in Papilioideae (Leguminosae): Definition, Occurrence, and Possible Systematic Value. *International Journal of Plant Sciences* 165: 499–510.

Prenner, G. 2013. Flower development in *Abrus precatorius* (Leguminosae: Papilioideae: Abreae) and a review of androecial characters in Papilioideae. *South African Journal of Botany* 89: 210–218.

Prenner, G., D. Cardoso, C. E. Zartman, and L. P. Queiroz. 2015. Flowers of the early-branching papilionoid legume *Petaladenium urceoliferum* display unique morphological and ontogenetic features. *American Journal of Botany* 102: 1780–1793.

Rudd, V. E. 1981. *Aeschynomeneae* (Benth.) Hutch. (1964). *In* R. M. Polhill [ed], Advances in legume systematics Part 1, 233–342. Royal Botanic Gardens, Kew, Englad.

Sampaio, D. S., M. C. De Chiara Moço, and J. E. A. Mariath. 2013. Floral ontogeny of *Aeschynomene falcata* and *A. sensitiva* (Leguminosae: Papilioideae) supports molecular phylogenetic data. *Plant Systematics and Evolution* 299: 499–513.

Sartori, Â. L. B., I. M. Neves, E. P. Seleme, V. F. Mansano. 2017. A taxonomic revision of the south american genus *Discolobium* (Leguminosae, papilioideae). *Phytotaxa* 308: 1–19.

Sinjushin, A. A. 2018. Floral ontogeny in *Cordyla pinnata* (A. rich.) Milne-Redh.(Leguminosae, papilioideae): Away from stability. *Flora* 241: 8–15.

Teixeira, S. P., N. T. Ranga, and S. C. Tucker. 2009. Inflorescence and floral development

of *Dahlstedtia* species (Leguminosae: Papilionoideae: Millettieae). *Flora* 204: 769–781.

Tucker, S. C., O. L. Stein, and K. S. Derstine. 1985. Floral Development in *Caesalpinia* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 78: 361–369.

Tucker, S. C. 1990. Loss of Floral Organs in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). *American Journal of Botany* 77: 750–761.

Tucker, S. C. 1991. Helical Floral Organogenesis in *Gleditsia*, a Primitive Caesalpinioid Legume. *American Journal of Botany* 78: 1130–1149.

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: 1576–1581.

Tucker, S. C. 1996. Trends in evolution of floral ontogeny in *Cassia* sensu stricto, and *Chamaecrista* (Leguminosae: Caesalpinoideae: Cassieae: Cassiinae); A study in convergence. *American Journal of Botany* 83: 687–711.

Tucker, S. C., and K. Kantz. 1997. Comparative floral development and evolution in Tribe Caesalpiniae (Leguminosae: Caesalpinoideae). *Haematoxylum*. *American Journal of Botany* 84: 1047–1063.

Tucker, S. C. 2000. Evolutionary Loss of Sepals and/or Petals in Detarioid Legume Taxa Aphanocalyx, Brachystegia, and Monopetalanthus (Leguminosae : Caesalpinoideae). *American Journal of Botany* 87: 608–624.

Tucker, S. C. 2000. Floral Development in Tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinoideae): *Amherstia*, *Brownea* and *Tamarindus*. *American Journal of Botany* 87: 1385–1407.

Tucker, S. C. 2001. Floral development in *Schotia* and *Cynometra* (Leguminosae: Caesalpinoideae: Detarieae). *American Journal of Botany* 88: 1164–1180.

Tucker, S. C. 2003. Floral ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): Distribution and role of the ring meristem. *American Journal of Botany* 90: 1271–1292.

Yahara, T., F. Javadi, Y. Onoda, L. P. De Queiroz, D. P. Faith, D. E. Prado, M. Akasaka, et al. 2013. Global legume diversity assessment: Concepts , key indicators , and strategies. *Taxon* 62: 249–266.

O artigo abaixo segue as especificações da revista American Journal of Botany. AJB Autor Guidelines: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/15372197/homepage/forauthors>

Abordando flor papilionada versus não papilionada: Ontogenia floral de *Discolobium pulchellum* e *Riedeliella graciliflora* do clado Pterocarpus
(Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae)
João Pedro S. P. Bento^{1,3} and Ângela L. B. Sartori^{2,3}

1 Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Instituto de Biociências, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Avenida Costa e Silva, s/nº, Campo Grande, Mato Grosso do Sul, 79070-900, Brazil

2 Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Instituto de Biociências, Laboratório de Sistemática Vegetal, Avenida Costa e Silva, s/nº Campo Grande, Mato Grosso do Sul, 79070-900, Brazil

3 Autor para correspondência (e-mail: joao.pedrospb@hotmail.com; albsartori@gmail.com)

Manuscrito recebido _____; revisão aceita _____.

Desenvolvimento floral de *Discolobium* e *Riedeliella*

PREMISSE DO ESTUDO: Os processos ontogenéticos voltados às flores não papilionadas na subfamília são alvo de estudos, devido ao padrão que foge da maioria dos seus representantes. Flores não papilionadas e de simetria actinomorfa têm surgido de modo independente, várias vezes, em Papilionoideae e contam com poucos estudos de ontogenia. Este estudo visa elucidar os processos ontogenéticos que resultam em flores papilionadas e não papilionadas de simetrias distintas dentro do clado Pterocarpus.

MÉTODOS: Inflorescências, botões florais e flores foram dissecados e preparados para análises em microscopia eletrônica de varredura e microscopia de luz.

PRINCIPAIS RESULTADOS: A ordem de iniciação das sépalas, o surgimento do carpelo e da simetria floral, são distintas em ambas as espécies. A ordem de iniciação das pétalas é simultânea, a iniciação dos estames antepétalos é bidirecional, o androceu é simétrico e o surgimento do carpelo é precoce, em ambas as espécies. Hipanto e nectário floral são verificados apenas em *D. pulchellum* e coléteres em *R. graciliflora*. Tricomas glandulares e idioblastos são presentes em ambas as espécies.

CONCLUSÕES: Semelhanças no desenvolvimento floral são verificadas entre as espécies estudadas, assim como com os demais representantes de Dalbergieae. A simetria floral é efetivada em momentos distintos do desenvolvimento. O desenvolvimento da corola actinomorfa de *R. graciliflora* não possui semelhança no desenvolvimento floral com os demais representantes de simetria actinomorfa em Papilionoideae. A presença de estruturas secretoras possivelmente tem

relação com a defesa à herbivoria, pois exsudatos de natureza histoquímica distintos estão presentes nas estruturas reprodutivas. O termo bidirecional reverso é proposto para a ordem de iniciação dos estames antepétalos de *D. pulchellum* e *R. graciliflora*, até o momento não adotado em Papilionoideae.

Palavras-Chaves: desenvolvimento floral, Fabaceae, morfologia floral, simetria floral, estruturas secretoras.

INTRODUÇÃO

A constituição das flores em Papilionoideae agrega uma considerável variação ao considerarmos o número de órgãos por verticilos e a diferenciação das peças da corola. Flores pentâmeras, papilionadas e com simetria bilateral são comuns e relevantes na caracterização dos membros de Papilionoideae, com registros em 465 gêneros e cerca de 13.600 espécies. No entanto, a condição de flores não papilionadas surgiu de forma independente várias vezes em Papilionoideae (Pennington et al., 2000; Cardoso et al., 2012a, 2012b; Klitgaard et al., 2013) e estão presentes em 36 gêneros e aproximadamente 360 espécies (Beyra Matos & Lavin, 1999; Pennington et al., 2000; Rodrigues & Tozzi, 2006, 2012).

Em termos morfológicos, as flores papilionadas de Papilionoideae se distinguem das demais flores por possuir uma pétala superior, o estandarte, localizado geralmente na posição adaxial, duas pétalas laterais, as alas e, na posição abaxial, duas pétalas da quilha, que envolvem o gineceu e o androceu (Endress, 1996). Entretanto, as variações verificadas nas flores em Papilionoideae, às vezes, dependendo do grupo, sugerem supressões, abortos, redução e/ou aquisição de peças florais (Tucker, 1990, 2003; Paulino et al., 2013; Leite et al., 2015; Sinjushin, 2018).

Flores com uma pétala diferenciada e quatro pétalas indiferenciadas são características de *Alexa*, *Angylocalyx*, *Apoplanesia*, *Camoensia*, *Castanospermum*, *Lecointea*, *Myroxylon*, *Xanthocercis* (Pennington et al., 2000) e *Pictetia* (Beyra Matos & Lavin, 1999), flores com cinco pétalas indiferenciadas ocorrem em *Acosmium*, *Aldina*, *Amphimas*, *Cadia*, *Dicraeopetalum*, *Etaballia*, *Exostyles*, *Eysenhardtia*, *Harleyodendron*, *Holocalyx*, *Inocarpus*, *Myrocarpus*, *Riedeliella*, *Zollernia* (Pennington et al., 2000) *Leptolobium* e *Guianodendron* (Rodrigues & Tozzi, 2006, 2012). Flores com apenas uma pétala estão presentes em *Amburana*, *Amorpha*, *Ateleia*, *Bobgunnia*, *Bocoa*, *Candolleodendron*, *Cyathostegia* e *Swartzia* (Pennington et al., 2000). Flores desprovidas de pétalas caracterizam *Cordyla*, *Mildbraediodendron* e *Parryella* (Pennington et al., 2000). Deste modo, flores com simetria radial, zigomorfas e assimétricas são verificadas em representantes de Papilionoideae, sobretudo em Swartzieae e Sophoreae, tribos basais, e em Dalbergieae (Polhill, 1981a, 1981b).

É relevante destacar que gêneros com flores papilionadas e não papilionadas estão dispersos em vários clados de Papilionoideae, sendo eles Amburaneae, Amorpheae, Angylocalyceae, Camoensieae, Dalbergieae, Exostyleae, Podalyrieae, Sophoreae e Swartzieae (Pennington et al., 2000; Cardoso et al., 2012a, 2013; Klitgaard et al., 2013), existindo uma lacuna expressiva de conhecimento dos processos ontogenéticos dos órgãos reprodutivos nos clados citados. Este aspecto tem motivado estudos de ontogenia floral de grupos específicos, que possuem

representantes não papilionados ou que emergiram à luz de análises filogenéticas (Leite et al., 2014; 2015; Prenner, 2015; Sinjushin, 2018). No entanto, as pesquisas de ontogenia floral são escassas quanto aos gêneros não papilionados, caracterizados por flores pentâmeras e pétalas indiferenciadas (Tucker, 1993, 2002; Mansano et al., 2002).

Flores pentâmeras, papilionadas e não papilionadas são comuns em Dalbergieae (Cardoso et al., 2013), que é um importante clado de Papilionoideae integrada pelos clados Adesmia, Dalbergia e Pterocarpus (Lavin et al., 2001; Klitgaard et al., 2005; Cardoso et al., 2013). Nesta tribo as flores papilionadas ocorrem nos clados Adesmia, Dalbergia e Pterocarpus e as não papilionadas estão presentes apenas nos clados Dalbergia e Pterocarpus. Por fim, no clado Pterocarpus, o gênero *Discolobium* com flores papilionadas é grupo-irmão do gênero *Riedeliella* com flores não papilionadas.

Deste modo, Dalbergieae requer estudos voltados aos representantes com flores não papilionadas. A tribo agrupa os gêneros *Acosmium*, *Etabalia*, *Inocarpus*, *Pictetia* e *Riedeliella* que possuem variações para as flores não papilionadas, o que sugere evolução independente no grupo (Pennington et al., 2000; Cardoso et al., 2012b). Embora estudos de ontogenia floral tenham sido realizados, todos incluíram representantes com flores papilionadas, pertencentes aos três clados que compõem Dalbergieae (Klitgaard, 1999; Moço & Mariath, 2009; Sampaio et al., 2013). Além do estudo de ontogenia floral envolvendo sete espécies de um gênero do clado Adesmia (Moço and Mariath, 2009), destaca-se o estudo de Klitgaard (1999), por avaliar quatro gêneros distintos de Dalbergieae, sendo dois representantes do clado Dalbergia e dois representantes do clado Pterocarpus, o último, agregando a maioria dos representantes não papilionados de Dalbergieae.

Discolobium e *Riedeliella* configuram como o grupo-irmão dos demais gêneros do clado Pterocarpus, ambos pertencentes a Dalbergieae (Cardoso et al., 2013; Klitgaard et al., 2013). *Discolobium* agrupa espécies subarbustivas com flores papilionadas e androceu tetradelfo. As seis espécies deste gênero estão distribuídas exclusivamente na América do Sul (Sartori et al., 2017). *Riedeliella* apresenta espécies arbustivas com flores radiais, pétalas indiferenciadas e androceu cujos estames se fundem na base formando um tubo diminuto. Este gênero agrupa três espécies, presentes na região sudeste da América do Sul, mais especificamente no Brasil e Paraguai (de Lima et al., 1986). Os dois gêneros têm em comum um peculiar fruto discóide.

Estudos de ontogenia floral associados a investigação anatômica de órgãos florais tem contribuído para a identificação de novas possíveis sinapomorfias em clados que emergiram à luz da filogenia, a exemplo do clado Dipterygeae (Leite et al., 2014). Além disso, estudos sobre estruturas secretoras florais em Leguminosae têm sido promissores e contribuído com a sistemática (Barros et al., 2017), sobretudo no entendimento das relações dentro dos grupos de Papilionoideae,

como no clado Lecointea (Mansano & Teixeira, 2008). Estruturas secretoras florais como tricomas secretores e nectário floral são relatados para *Discolobium pulchellum* (Sartori et al., 2017) e nenhum registro de ocorrência de tais estruturas são reportados a *Riedeliella graciliflora*.

Este estudo visa descrever as etapas do desenvolvimento floral e identificar as estruturas secretoras nos verticilos florais e na inflorescência de *Discolobium pulchellum* Benth., e *Riedeliella graciliflora* Harms, caracterizar a natureza histoquímica dos compostos secretados e estabelecer as principais diferenças do desenvolvimento floral, que resultam em flores de simetria distintas.

MATERIAL E MÉTODOS

Inflorescências e botões florais de diferentes estádios de desenvolvimento foram coletados, fixados e posteriormente preparados para observações de superfície (microscópio eletrônico de varredura – MEV) e anatômicas (microscopia de luz – ML). Material testemunho foram depositados em CGMS, seguindo os registros *Discolobium pulchellum* Benth.: J.P.S.P. Bento 84, Brasil, Mato Grosso do Sul, Corumbá, margem direita do Rio Miranda, na lagoa da entrada da região do Passo do Lontra; *Riedeliella graciliflora* Harms.: J.P.S.P. Bento 85, Brasil, Mato Grosso do Sul, Campo Grande, beira de estrada próximo à Cachoeira do Inferninho.

As amostras foram fixadas em 5 partes de formalina: 5 partes de ácido acético: 90 partes de etanol 50% (FAA 50) (Johansen, 1940) por 24 h, desidratadas gradualmente e armazenadas em etanol 70%. Para as observações de superfície, as amostras florais, em etanol, foram dissecadas sob um estereomicroscópio Leica. As amostras foram desidratadas até etanol absoluto e posteriormente a ponto crítico em um aparelho Quorum Technologies ou em um aparelho Leica EM CPD300. As amostras secas foram montadas em suportes metálicos de alumínio com carbono coloidal, revestidas com ouro no aparelho Denton Vacuum, Desk III ou em um aparelho Bal-Tec SCD 050. Os estudos foram realizados com um microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM-6380LV a 15Kv no Laboratório Multusuário de Analises de Materiais, do Instituto de Física, da Universidade Federal do Mato Grosso do Sul (MULTILAM) e no microscópio eletrônico de varredura Jeol JSM-IT300 a 15Kv no Laboratório de Microscopia Eletrônica, do Departamento de Fitopatologia e Nematologia, da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” Universidade de São Paulo.

Para as análises anatômicas pontas de inflorescências, botões florais e flores em pré antese, foram fixadas e armazenadas, posteriormente foram desidratadas gradualmente em série de etanol até a concentração de etanol 95%, incluídas em metacrilato (Meira & Martins, 2003) e

posteriormente confeccionados cortes longitudinais e transversais (3-5 µm de espessura) em um micrótomo rotativo Leica RM 2145. As secções foram coradas com 0,05% de Azul de Toluidina de pH 6,5 (O'Brien et al., 1964), montadas em resina sintética (Gerlach, 1969) e observadas sob microscópio Nikon Eclipse E200. Para a identificação de compostos não estruturais foram realizados testes histoquímicos utilizando: Sudan Black B para identificação de lipídios totais (Jensen, 1962), Xilidine Ponceau para proteínas (Vidal, 1970), 0,05% de Azul de Toluidina de pH 6,5 para mucilagem (O'Brien et al., 1964) e reagente de Schiff/ ácido periódico (PAS) para polissacarídeos (O'Brien & McCully, 1981). Materiais de controle para os testes de identificação de compostos não estruturais foram obtidos simultaneamente. As fotomicrografias foram realizadas em microscópio Nikon Eclipse Ci acoplado a uma câmera digital Moticam Pro 252B.

A terminologia adotada para descrever ordem de iniciação dos verticilos florais foi baseada em Prenner (2004b). O posicionamento filogenético e a circunscrição de Dalbergieae e do clado Pterocarpus foram pautados nos estudos de Cardoso et al. (2013).

RESULTADOS

***Discolobium pulchellum* – Organografia** – A inflorescência é em racemo axilar, com bractéolas lanceoladas, localizadas uma oposta a outra, com tricomas glandulares e tectores presentes na face abaxial. As flores são pediceladas, o pedicelo apresenta tricomas glandulares e tectores. O cálice é campanulado, verde, gamossépalo, bilabiado, com dois lobos menores no lado adaxial e três lobos maiores no lado abaxial, com tricomas glandulares e tectores esparsos. A corola é pentâmera, zigomorfa (Fig. 1A), papilionada, amarela, pétalas diferenciadas em um estandarte largo-oval, duas pétalas obovadas e duas pétalas da quilha falciformes (Fig. 1A, B). O androceu possui dez estames, onde o tubo dos filetes é tetradelfo com arranjo 1+4+1+4, as anteras são dorsifixas, em duas alturas distintas. O gineceu é composto por um carpelo, o ovário possui duas dobras e três óvulos e o estigma terminal é papiloso. Apresenta um curto hipanto com um nectário floral em forma de disco na base do carpelo.

Organogenia – Apresenta inflorescência com desenvolvimento acrópeto (Fig. 2A). Os primórdios florais são formados nas axilas de cada bráctea (Fig. 2B–D). O meristema floral possui a forma elíptica antes do surgimento das bractéolas (Fig. 2B). As duas bractéolas são formadas simultaneamente, uma oposta a outra, com o meristema em forma circular, ao centro (Fig. 2C).

As sépalas surgem de forma unidirecional (Fig. 2D–F). O primeiro primórdio de sépala inicia-se como uma protuberância na região mediana abaxial (Fig. 2D), em seguida surgem

simultaneamente os dois primórdios laterais (Fig. 2E) e, posteriormente, os dois primórdios de sépalas adaxiais (Fig. 2F).

Os cinco primórdios de pétalas são iniciados simultaneamente, alternos às sépalas (Fig. 2F), logo após o surgimento das sépalas adaxiais e continuam a se desenvolver até o início do surgimento do carpelo precoce (Fig. 2G). Os estames surgem em dois verticilos florais, de modo que os antessépalos surgem de forma unidirecional, onde o primeiro primórdio de estame é iniciado entre os primórdios de pétalas na região abaxial (Fig. 2H), em seguida os primórdios surgem, simultaneamente, ao lado dos primórdios das pétalas laterais (Fig. 2I) e posteriormente os dois primórdios de estames antessépalos são formados entre as pétalas adaxiais (Fig. 2J). Os estames antepétalos surgem em ordem bidirecional, em que dois primórdios de estames são iniciados de forma simultânea na região abaxial após a iniciação de todos os estames antessépalos (Fig. 2K), seguido de um primórdio de estame antepétalo que surge oposto à pétala adaxial (Fig. 2L), resultando em um androceu simétrico. Posteriormente dois primórdios são iniciados por último, simultâneos, à frente dos primórdios de pétalas laterais (Fig. 3A).

O carpelo é iniciado precocemente. Surge como uma protuberância central, após o início das pétalas e antes da iniciação dos estames antessépalos (Fig. 2G). A fenda carpelar se forma, concomitantemente, primeiro primórdio de estame antessépalo (Fig. 2H).

Estádios intermediário e final – As bractéolas se desenvolvem em direção ao centro do botão floral, protegendo os demais verticilos (Fig. 2 C–E). Tricomas tectores aumentam em número na face adaxial das bractéolas no decorrer do desenvolvimento (Fig. 3B), estas estão recobrindo todo o meristema floral.

Os primórdios de sépalas se desenvolvem de forma desigual (Fig. 2 F, G), onde a primeira sépala é abaxial, relativamente maior que as sépalas laterais (Fig. 2F) e, por fim, as sépalas adaxiais, todas com os ápices voltados em direção ao centro do meristema floral (Fig. 2G). Após as sépalas cobrirem o ápice floral é iniciado o tubo do cálice pelo crescimento do meristema zonal (Fig. 3B), na porção basal dos primórdios. Devido ao desenvolvimento desigual dos primórdios das sépalas e o crescimento do meristema zonal, a extensão da fusão entre os lobos adaxiais (Fig. 3C) é maior no cálice.

O início da diferenciação do estandarte ocorre no final da iniciação dos estames antepétalos (Fig. 3A), quando se observa o aumento do primórdio adaxial em largura. O início de angulação central no primórdio que corresponde a pétala do estandarte (Fig. 3A, D), marca o início da diferenciação da corola zigomorfa. A quilha é formada na região abaxial pela união das pétalas (Fig. 3E, G) e as alas desenvolvem-se livremente nas laterais (Fig. 3E). As alas, após alterações

sutis, adquirem a forma espatulada (Fig. 3E). Em um arranjo vexilar, o estandarte que corresponde a pétala adaxial envolve as demais pétalas (Fig. 3F) e as alas recobrem as pétalas da quilha.

O desenvolvimento dos estames ocorre relativamente atrasado em relação ao carpelo, mas logo superado (Fig. 3H), e se desenvolve mais rapidamente que as pétalas (Fig. 3E, F). O aumento na parte apical dos estames antessépalos indica a formação da antera (Fig. 3E). As anteras são passíveis de serem observadas quando os estames se igualam ao carpelo em comprimento (Fig. 3D). Os filetes dos estames antepétalos permanecem curtos por um período mais longo (Fig. 3H). A fusão na base dos filetes ocorre pelo crescimento de um meristema intercalar em dois segmentos, envolvendo os estames antepétalos laterais e os abaxiais, e os estames antessépalos laterais e os adaxiais (Fig. 3I–K), deixando individualizado o estame antessépalo abaxial (Fig. 3K) e o antepétalo adaxial, o que caracteriza posteriormente o androceu tetradelfo, em flores maduras (Fig. 3 J, K). Ao final do desenvolvimento do androceu os filetes fundidos apresentam linhas longitudinais discretas (Figs. 3L, 4A) com os estames em alturas distintas (Fig. 3L).

O carpelo aumenta em tamanho sobrepondo os primórdios de pétala e estames, o que deixa mais evidente a fenda carpelar (Fig. 3D). À medida que se desenvolve, as margens da fenda carpelar unem-se, o que forma uma estrutura cilíndrica (Fig. 3D). O estilete surge após o fechamento da fenda carpelar, quando o carpelo e estames antessépalos se igualam em tamanho (Fig. 3H). O ovário demonstra o surgimento de protuberâncias em suas margens (Fig. 4B) e, à medida que se desenvolve surge dobras proximais e distais (fig. 4C). O carpelo se eleva por um estipe curto, envolvido por tecido nectarífero (Fig. 4D–F), onde podem ser observados estômatos na parede do nectário (Fig. 4E). Um curto hipanto é observado (Fig. 4F) onde estão inseridas peças da corola e androceu. Após a formação das anteras, o ápice do carpelo diferencia-se, alonga, dando origem ao estilete (Fig. 3H). Após alongar-se, o estilete apresenta um estigma no ápice (Fig. 3L).

***Riedeliella graciliflora* – Organografia** – Botões florais são encobertos por brácteas lanceoladas com tricomas tectores e glandulares. As flores são pediceladas, o pedicelo apresenta tricomas glandulares e tectores. Inflorescência é paniculiforme terminal e axilar. As bractéolas são lanceoladas, localizadas na base do pedicelo, uma oposta a outra e com tricomas tectores e glandulares na face abaxial. O cálice é campanulado, amarelo a castanho, gamossépalo, com cinco lobos uniformes, com tricomas glandulares e tectores. A corola é pentâmera, actinomorfa (Fig. 1C), branca, com pétalas espatuladas (Fig. 1D), fundidas na base com o tubo dos filetes. O androceu possui dez estames, monadelfo, filetes fundidos na base formando um curto tubo e com as extremidades livres, anteras dorsifixas, organizadas em duas alturas distintas. O gineceu é formado por um carpelo, com o ovário contendo de dois a três óvulos e o estigma é terminal.

Organogenia – Apresenta inflorescência com desenvolvimento acrópeto (Fig. 5A). Os primórdios florais são formados nas axilas de cada bráctea (Fig. 5B–E). O meristema floral possui forma elíptica antes do surgimento das bractéolas (Fig. 5B). As duas bractéolas são formadas simultaneamente, uma oposta a outra com o meristema floral quadrangular, ao centro (Fig. 5C).

As sépalas surgem de forma unidirecional modificada (Fig. 5D–G). O primórdio de sépala inicia-se como uma protuberância na região mediana abaxial (Fig. 5D), o segundo e terceiro primórdios surgem simultaneamente nas laterais do primórdio floral (Fig. 5E), o quarto e quinto primórdios de sépalas surgem na porção abaxial, de forma sucessiva (Fig. 5F, G). Os cinco primórdios de pétalas são iniciados simultaneamente, alternos às sépalas (Fig. 5H).

Os estames surgem em dois verticilos florais, de modo que os antessépalos surgem de forma unidirecional modificada, onde o primeiro primórdio de estame é iniciado entre os primórdios de pétalas na região abaxial (Fig. 5I), o segundo e terceiro primórdios surgem simultaneamente ao lado das pétalas laterais, concomitantemente com o primórdio do carpelo que é precoce (Fig. 5J), o quarto e quinto primórdios de estames antessépalos são formados sucessivamente nas laterais da pétala adaxial (Fig. 5K–L). Os estames antepétalos surgem em ordem bidirecional, em que os primórdios de estames são iniciados de forma simultânea na região abaxial, concomitantemente com o quinto primórdio de estames antessépalos (Fig. 5L). Posteriormente um primórdio de estame antepétalo surge na axila da pétala adaxial (Fig. 6A), resultando em um androceu simétrico. Por fim dois primórdios são iniciados simultaneamente, um à frente de cada pétala lateral (Fig. 6B).

O carpelo é iniciado precocemente. Surge como uma protuberância central concomitantemente ao início dos estames antessépalos laterais (Fig. 5J). A fenda carpelar se forma tardivamente, não sendo observada sua formação durante estádio inicial dos órgãos florais.

Estádios intermediário e final – Os primórdios de sépalas se desenvolvem de forma desigual (Figs. 5G, 6C), todos em direção ao centro do meristema floral, com tricomas presentes na sépala abaxial (Fig. 6C).

As pétalas possuem um desenvolvimento unidirecional (Figs. 5J, 6D), onde os órgãos abaxiais são aparentemente mais desenvolvidos que os adaxiais. As pétalas são obovadas quando possuem tamanhos distintos e as anteras se diferenciam dos filetes nos estames antessépalos (Fig. 6D). As pétalas adquirem o formato espatulado e se igualam em tamanho quando é observada uma quantidade maior de tricomas no carpelo (Fig. 6E), neste momento é estabelecida a simetria actinomorfa. No final do desenvolvimento, a base das pétalas é fundida com o tudo dos estames (Fig. 6I, J).

O androceu, assim como as pétalas, mostra uma tendência de desenvolvimento unidirecional, que se reflete nos tamanhos dos órgãos (Fig. 6A, F, K). O aumento na parte apical dos estames antessépalos indica a formação da antera, quando o carpelo se iguala aos estames em comprimento (Fig. 6D, F). A diferenciação das anteras dos estames antepétalos é observada quando o carpelo apresenta diferenciação do estilete (Fig. 6G). Os filetes dos estames antepétalos permanecem curtos por um período mais longo, em relação aos dos estames antessépalos (Fig. 6F, K). A fusão na base dos filetes ocorre pelo crescimento de um meristema intercalar em um segmento que envolve os dois verticilos de estames (Fig. 6H) e que posteriormente resulta no tubo curto de filetes, que caracteriza o androceu monadelfo, nas flores maduras (Fig. 6I). Ao final do desenvolvimento do androceu, os filetes se fundem com a base das pétalas (Fig. 6J).

O carpelo acompanha o tamanho dos primórdios de pétala, até o momento em que os estames antepétalos estejam formados (Figs. 5J–L, 6A, B). À medida que se desenvolve, as margens da fenda carpelar unem-se, o que forma uma estrutura cilíndrica (Fig. 6F, G). Após a formação das anteras, o ápice do carpelo diferencia-se, alonga-se, dando origem ao estilete (Fig. 6G, K). Após alongar-se, o estilete apresenta um estigma no ápice (Fig. 6K, L).

Estruturas secretoras – Tricomas secretores e idioblastos ocorrem em ambas as espécies. Tricomas de base bulbosa estão presentes em *D. puchellum*, caracterizado por uma célula terminal globosa, células subterminais alongadas e a estrutura da base secretora dilatada e arredondada composta por células grandes com citoplasma denso o qual reage positivamente para mucilagem (Fig. 7A). Os tricomas de base bulbosa estão presentes na haste da inflorescência, bráctea, bractéolas, cálice e carpelo. Os tricomas secretores unisseriados são compostos de quatro a cinco células justapostas, com três a quatro células retangulares de citoplasma denso e núcleo evidente no pedúnculo, e uma célula alongada terminal preenchida por composto fenólico (Fig. 7B). Estes tricomas estão presentes na haste da inflorescência, bráctea, bractéolas e sépalas de *R. graciliflora*.

Idioblastos de mucilagem estão presentes no cálice de *D. puchellum*, sendo mais evidentes na epiderme, e escassos no mesofilo dos lobos do cálice (Fig. 7C). Idioblastos de compostos fenólicos (Fig. 7D) ocorrem na epiderme e no parênquima da haste da inflorescência, nas sépalas e na base do estipe do carpelo de *R. graciliflora*.

Coléteres são registrados na axila das brácteas das flores de *R. graciliflora*, estes possuem duas regiões quando estão totalmente formados, uma região basal mais estreita e uma região apical mais dilatada com função secretora (Fig. 7E). Os coléteres se desenvolvem do ápice para a base da inflorescência. Nos coléteres não são observados poros, apenas uma cutícula que pode interromper-se para a liberação de secreção (Fig. 7F). A fase secretora dos coléteres é observada

principalmente por resíduo de mucilagem liberado entre a bráctea e o escapo floral (Fig. 7G) e ocorre quando as flores ainda estão em botão.

As flores de *D. pulchellum* possuem um nectário floral em forma de disco na base do estipe do carpelo (Fig. 4D, F). O nectário é composto por uma epiderme unisseriada, camadas de células de parênquima nectarífero e sub-nectarífero associado a elementos de floema (Fig. 7H). O nectário floral reage positivamente para polissacarídeos.

DISCUSSÃO

A ordem de iniciação da sépala é unidirecional em *D. pulchellum*, assim como em espécies dos gêneros *Pterocarpus* e *Platymicium* (Klitgaard, 1999). Iniciação das sépalas unidirecional modificada corresponde a um padrão distinto, conforme verificado em *R. graciliflora* e inédito para o clado *Pterocarpus*. Diferente da ordem unidirecional, os primórdios adaxiais das sépalas surgem sucessivamente na ordem unidirecional modificada (Prenner, 2004b), a alteração na ordem de surgimento do quarto e quinto primórdio das sépalas é uma novidade para *Dalbergieae* e para o clado *Pterocarpus*. No clado *Adesmia* a iniciação das sépalas é geralmente unidirecional reversa (Moço & Mariath, 2009), exceto em *Adesmia latifolia* (Spreng.) Vogel com a iniciação simultânea das peças do cálice. Distintos padrões de iniciação das sépalas têm sido reconhecidos no clado *Dalbergia* como o sequenciado, unidirecional, helicoidal modificado e com tendência a iniciação simultânea, registrados em espécies de *Machaerium* (Klitgaard, 1999; Prenner, 2004b), *Aeschynomene* (Sampaio et al., 2013) e *Dalbergia* (Klitgaard, 1999).

Registros de iniciação unidirecional das sépalas são os mais frequentes em *Papilionoideae* (Tucker, 1984, 1997, 2003a). No entanto, variação na ordem de iniciação das sépalas não é incomum, dentro de um mesmo clado e gênero, e está presente em outros grupos basais de *Papilionoideae*, como *Amburaneae*, que apresenta a ordem de iniciação bidirecional, sequencial, unidirecional ou unidirecional modificado (Tucker, 1993; Prenner, 2004b, Leite et al., 2015; Prenner, 2015; Sinjushin, 2018) e *Dipterygeae* com unidirecional modificado, helicoidal, sequencial ou sequencial modificado (Leite et al., 2014).

A ocorrência de iniciação das pétalas simultâneas é inédita para o clado *Pterocarpus*, uma vez que *Pterocarpus rotundifolius* e *Platymiscium floribundum* apresentam a iniciação unidirecional das pétalas (Klitgaard, 1999). Assim, a iniciação simultânea aqui confirmada para *D. pulchellum* e *R. graciliflora*, é um caractere compartilhado com o clado *Adesmia*, onde é o padrão prevalente. A iniciação das pétalas no clado *Dalbergia* é a mais variável, pois agrupa as

ordens de iniciação unidirecional, bidirecional e tendência à iniciação simultânea (Klitgaard, 1999; Sampaio et al., 2013).

A ordem simultânea na iniciação das pétalas está presente em oito dos 16 representantes estudados em Dalbergieae (Klitgaard, 1999; Moço & Mariath, 2009; Sampaio et al., 2013). Sendo que *D. pulchellum* e *R. graciliflora* estão mais relacionados a *Platymiscium*, por serem integrantes do clado Pterocarpus, em relação à *Adesmia*, que é integrante ao clado Adesmia (Lavin et al., 2001; Cardoso et al., 2013). A ordem de iniciação simultânea nas pétalas é registrada também em grupos considerados menos derivados em Papilionoideae (Tucker, 1993; Mansano et al., 2002; McMahon & Hufford, 2005; Leite et al., 2014; Prenner, 2015) e para grupos mais derivados (Teixeira et al., 2009; Naghiloo & Dadpour, 2010).

Baseados em análises filogenéticas (Pennington et al., 2000; Lavin et al., 2005; Cardoso et al., 2012; 2013; 2015), é possível inferir que flores pentâmeras representam uma condição ancestral em Papilionoideae (Paulino et al., 2013). As flores papilionadas de *D. pulchellum* apresentam uma constituição semelhante à maioria das flores de Papilionoideae, presente em aproximadamente 92% dos gêneros, o que torna este tipo floral relevante, inclusive, para o reconhecimento dos membros da subfamília. A flor papilionada formada por um estandarte (pétala geralmente adaxial), alas (pétalas laterais) e pétalas da quilha (pétalas adaxiais) de *Discolobium* deve ter favorecido seu posicionamento em Aeschynomeneae (Rudd, 1981), cujos representantes possuem, também, flores papilionadas, característica que motivou a alocação, posteriormente, para Dalbergieae (Lavin et al., 2001; Cardoso et al., 2012a, 2013).

No entanto, flores não papilionadas surgiram várias vezes em Papilionoideae (Pennington et al., 2000; Cardoso et al., 2012a; Klitgaard et al., 2013), sendo reconhecidos 37 gêneros com este padrão floral, inclusive *Riedelliella*. Muitos gêneros com flores não papilionadas tiveram posição taxonômica incerta e alterada durante décadas, a exemplo de *Eatabalia*, *Inocarpus* e *Riedelliella*, alocados em Dalbergieae (Polhill, 1981b), depois no grupo Myroxylon, de Sophoreae (Polhill, 1994), e posteriormente em Dalbergieae (Lavin et al., 2001; Cardoso et al., 2012, 2013). Outro exemplo é *Amburana*, descrito como um membro de Caesalpinoideae, posteriormente foi alocado em Sophoreae (Polhill, 1981a), Swartzieae (Ireland, 2005) e, mais recentemente em Amburaneae (Cardoso et al., 2012; 2013). O surgimento de flores não papilionadas esteve entre os temas mais intrigantes em Papilionoideae, o que resultou em estudos voltados a ontogenia floral (Tucker, 1990, 1993, 2002, 2003;; Mansano et al., 2002;;;; Klitgaard et al., 2013; Leite et al., 2015; Sinjushin, 2018), filogenéticos (Pennington et al., 2000; Cardoso et al., 2012) e genéticos (Citerne et al., 2006; Feng et al., 2006).

O desenvolvimento precoce do primôrdio que corresponde a pétala do estandarte em relação as demais pétalas nas flores papilionadas, é verificado em *Petaladenium urceoliferum* Ducke (Prenner, 2015) e em representantes de Dipterygeae (Leite et al., 2014). Nestes estudos relativos a grupos basais de Papilionoideae (Leite et al., 2014; Prenner, 2015) é possível reconhecer uma diferenciação precoce no primôrdio da pétala que corresponde ao estandarte, em relação aos demais primôrdios de pétalas, aspectos também confirmados aqui em *D. pulchellum*. Sendo que a zigomorfia pode ser expressa por um desenvolvimento acelerado ou lento de determinados primôrdios (Mair, 1977 apud Tucker, 1984). Entretanto, a diferenciação das pétalas pode ocorrer em estádio muito tardio do desenvolvimento floral, conforme verificado em *Abrus precatorius* L. (Prenner, 2013), com flores papilionadas, pertencentes ao clado Abreae (Schirire, 2005), que corresponde aos grupos não basais de Papilionoideae. Tamanho do primôrdio e formação da lâmina (expansões laterais) foi retratado como um indicativo na mudança morfológica do estandarte (Tucker, 1993), aspecto também observado em *D. pulchellum* com uma angulação central no primôrdio do estandarte.

Na ordem de iniciação simultânea das pétalas de *R. graciliflora* é verificada uma tendência de desenvolvimento da posição abaxial para a posição adaxial. Pétalas com desenvolvimento uniforme e posterior aumento em tamanho são relatados em *Cadia purpurea* Ait. (Tucker, 2002), *Exostyles venusta* Schott ex Spreng, *Lecointea hatschbachii* R. C. Barneby e *Zollernia ilicifolia* (Brongn.) Vogel (Mansano et al., 2002). A simetria actinomorfa é registrada no estádio final do desenvolvimento das flores de *R. graciliflora*, após as pétalas estarem niveladas em tamanho. Essa característica também difere com o que foi descrito para *C. purpurea* (Tucker, 2002), *E. venusta*, *Harleyodendron unifoliolatum* R. S. Cowan, *L. hatschbachii* e *Z. ilicifolia*, (Mansano et al., 2002) em que as pétalas adquirem simetria actinomorfa no estágio intermediário, aumentando em tamanho e mantendo a característica até o final do desenvolvimento. Deste modo, não é verificado um padrão para a formação de flores actinomorfas nos clados basais de Papilionoideae, devido sobretudo aos reduzidos estudos (Mansano et al., 2002; Tucker, 2002) disponíveis sobre o tema.

Iniciação unidirecional dos estames antessépalos prevalece em Dalbergieae, embora variações tenham sido registradas nos clados Dalbergia e Adesmia. O clado Pterocarpus possui a iniciação unidirecional (Klitgaard, 1999), evidenciado também em *D. pulchellum*. Em *R. graciliflora* a novidade para o clado Pterocarpus é a iniciação unidirecional modificada, que altera a iniciação do quarto e quinto primôrdio, em ordem sucessiva. A variação na ordem de iniciação, observada no clado Dalbergia, é unidirecional com tendência a iniciação simultânea (Klitgaard, 1999; Sampaio et al., 2013), e no clado Adesmia, com unidirecional, unidirecional reversa,

bidirecional, tendência a iniciação simultânea e unidirecional modificada (Moço & Mariath, 2009). Essa variação também é confirmada em Amburaneae, com iniciação unidirecional, unidirecional reverso, simultânea e tendência a iniciação simultânea (Tucker, 1993; Leite et al., 2015; Prenner, 2015; Sinjushin, 2018), em Swartzieae, com a iniciação unidirecional e bidirecional (Mansano et al., 2002).

A iniciação unidirecional também é frequente para os estames antepétalos dentro de Dalbergieae, sendo que variações são encontradas para todos os clados. O clado Pterocarpus apresenta para os estames antepétalos a organização unidirecional para *P. floribundum* e bidirecional para *Pterocarpus rotundifolius* (Sond.) Druce (Klitgaard, 1999), assim como para *D. pulchellum* e *R. graciliflora*. Sampaio et al. (2013) compararam a ordem de iniciação bidirecional como semelhante à ordem de tendência a iniciação simultânea (1º os primórdios da posição abaxial, em 2º os primórdios das posições lateral e adaxial), que ocorre no verticilo dos estames antepétalos de *Lotus corniculatus* L. (Prenner, 2003) e *Lespedeza thunbergii* (DC.) Nakai (1º os primórdios da posição abaxial, em 2º os primórdios das posições lateral e adaxial) (Prenner, 2004b). A ordem bidirecional é distinta da tendência à iniciação simultânea e ambas são consideradas raras em Papilionoideae. O clado Dalbergia apresentou variação na organização dos estames antepétalos, com a iniciação unidirecional para *Machaerium villosum* Vog. e *Dalbergia brasiliensis* Vog. (Klitgaard, 1999) e tendência a iniciação simultânea para *Aeschynomene falcata* (Poir.) DC. e *A. sensitiva* (Sampaio et al., 2013). O clado Adesmia também apresentou variação na iniciação dos estames antepétalos das sete espécies analisadas por Moço & Mariath (2009), com a iniciação unidirecional, unidirecional reversa e tendência à iniciação simultânea. Variações na ordem de iniciação dos estames foram evidenciadas em outros grupos dentro de Papilionoideae, como em Exostyleae (Mansano et al., 2002) com unidirecional e centrípeta, e Amburaneae (Tucker, 1993; Leite et al., 2015; Prenner, 2015) com iniciação unidirecional, unidirecional reverso, tendência a simultânea e simultânea, sendo que *Cordyla* possui mais de dois verticilos (antepétalo e antessépalo) de estames e são iniciados de forma centrípeta mais ou menos simultâneos que sugere a ordem de iniciação simultânea para o androceu (Sinjushin, 2018).

A ocorrência do primórdio abaxial do verticilo dos estames antepétalos no plano mediano junto com a fenda carpelar é relatada para as tribos Abreae, Bossiaeae, Carmichaeliae, Cicereae, Desmodieae, Galegeae, Genisteae, Hedysareae, Indigofereae, Loteae, Millettiae, Mirbeliae, Phaseoleae, Psoraleae, Robiniae, Sophoreae, Swartzieae, Trifolieae e Vicieae (Prenner, 2004c), aspecto também confirmado em ambas espécies deste estudo. No entanto, em *R. graciliflora* verificamos que o primórdio adaxial dos estames antepétalos surge antes da formação da fenda carpelar, o que dificulta a observação. O androceu assimétrico em Dalbergieae é relatado como

um caráter estável para o grupo (Prenner, 2004c), porém androceu simétrico é evidenciado em *D. pulchellum* e *R. graciliflora*, e no estudo de Moço & Mariath (2009) para sete espécies de *Adesmia*. Desta forma, a simetria do androceu não é um caráter estável para as Dalbergieae. Nossos dados corroboram com a classificação do tipo de desenvolvimento dos estames descritos em Papilioideae. No entanto, não foi possível a constatação de uma relação entre a iniciação dos estames com o tipo de fusão, pois o androceu é tetradelfo em *D. pulchellum* e monadelfo em *R. graciliflora*.

No clado Dalbergieae o carpelo pode ter iniciação simultânea às pétalas (Moço & Mariath, 2009; Sampaio et al., 2013; Klitgaard, 1999), sobrepondo a iniciação das pétalas e estames antessépalos (Klitgaard, 1999; Moço & Mariath, 2009) e sobrepondo os estames antessépalos (Moço & Mariath, 2009; Klitgaard, 1999), conforme evidenciado também em *R. graciliflora*. O carpelo é iniciado entre o surgimento das pétalas e estames antessépalos em *D. pulchellum*, o que configura uma novidade. A caracterização do momento em que surge o carpelo é altamente variável, não apenas em Dalbergia, mas também em Swartzieae (Mansano et al., 2002), Exostyleae (Cardoso et al., 2013) e Amburaneae (Tucker, 1993; Leite et al., 2015; Prenner, 2015; Sinjushin, 2018). O surgimento do carpelo concomitante aos estames antessépalos é constatado em táxons de Dipterygeae (Leite et al., 2014).

O gineceu surge como uma protuberância central rodeada pelos demais órgãos florais, se mantém ereto após a diferenciação das regiões do estipe, ovário, estilete e estigma. No ovário são evidenciadas duas dobras espiraladas transversalmente, com um óvulo cada, sendo a primeira dobra iniciada na região proximal e a segunda na região distal ao receptáculo, que formam posteriormente os frutos característicos de *Discolobium pulchellum*. De fato, o lomento de *Discolobium* é um fruto formado pela sobreposição de três artículos espiralados (Barroso et al., 2004; Sartori et al., 2017) que resulta no fruto com apenas uma semente no artigo central (Sartori et al., 2017). Provavelmente são abortados os óvulos acima e abaixo do óvulo central, o que resulta em artículos periféricos menores no fruto. Estudos adicionais da anatomia do fruto de *D. pulchellum* são relevantes para o entendimento do fruto do tipo lomento articulado, único em Papilioideae, em relação as sâmaras predominantes no clado Pterocarpus.

A presença de hipanto é evidenciada em outros grupos de Papilioideae em estudos de ontogenia como Amburaneae (Leite et al., 2015; Prenner et al., 2015; Sinjushin, 2018), Dipterygeae (Leite et al., 2014), Dalbergieae (Klitgaard, 1999), Galegeae (Naghiloo et al., 2012), Loteae (Prenner, 2003), Phaseoleae (Tucker, 2006), Sophoreae (Tucker, 1993, 1994, 2002). Em Dalbergieae a presença de hipanto é verificada em *Pterocarpus rotundifolius* e *Platymiscium floribundum* (Klitgaard, 1999), integrantes do clado Pterocarpus. Hipanto não ocorre em

representantes dos clados Adesmia (Moço & Mariath, 2009) e Dalbergia (Klitgaard, 1999; Sampaio et al., 2013). Deste modo, a presença do hipanto, aparentemente, está restrita aos integrantes de flores papilionadas do clado Pterocarpus, uma vez que está ausente em *Riedeliella*. O hipanto de *D. pulchellum* é semelhante ao encontrado em Dipterygeae (Leite et al., 2014) e Amorpheae (McMahon & Hufford, 2005), sendo assim o hipanto é formado pela fusão sépalas, pétalas e filetes, mais o nectário estrutural que está presente no caso de *D. pulchellum*.

Flor Papilionada versus não papilionada – A caracterização ontogenética da iniciação dos verticilos florais evidenciou similaridades entre *D. pulchellum* e *R. graciliflora*, especialmente quanto aos verticilos das pétalas e estames antepétalos (Tab. 1). Porém, nos estádios subsequentes quando ocorrem todo o desenvolvimento das pétalas verificamos a diferenciação entre a flor papilionada e não papilionada, presentes em *D. pulchellum* e *R. graciliflora*, respectivamente.

Durante o estádio intermediário do desenvolvimento das flores de *D. pulchellum*, as pétalas são menores que os estames antessépalos e o carpelo. Posteriormente, é verificada a mudança morfológica quando as pétalas aumentam em tamanho. Esse desenvolvimento é semelhante ao que foi evidenciado em táxons com flores papilionadas de simetria zigomorfa como em *P. floribundum* (Klitgaard, 1999), em três espécies de *Astragalus* (Movafeghi et al., 2010, 2011; Naghiloo et al., 2012) em duas espécies de *Aeschynomene* (Sampaio et al., 2013). Desenvolvimento também semelhante é evidenciada para flores não papilionadas e de simetria actinomorfa a exemplo de *E. venusta*, *L. hatschbachii*, *Z. ilicifolia* (Mansano et al., 2002) e *C. purpurea* (Tucker, 2002). No entanto, a diferença que ocorre entre estas espécies e *D. pulchellum* é que logo no início do alongamento das pétalas, após a iniciação dos estames, o estandarte apresenta um alargamento e uma angulação central, configurando o início da diferenciação da corola zigomorfa.

Em *R. graciliflora* o desenvolvimento das pétalas ocorre da posição abaxial para a posição adaxial, com os primórdios de pétalas maiores, iguais e menores em tamanho em relação aos estames antessépalos. A simetria actinomorfa é expressa após as pétalas espatuladas se nivelarem em tamanho, acima dos estames. Essa característica não foi encontrada para outros táxons de flores não papilionadas em Papilionoideae (Tucker, 1993, 2002; Mansano et al., 2002), até o momento.

As transformações na corola de *D. pulchellum*, em relação a tendência no desenvolvimento e o estádio onde é iniciada a diferenciação, se assemelha mais a descrição de *C. purpurea* (Tucker, 2002), do que a *R. graciliflora*. A relação evidenciada na proximidade das transformações da corola papilionada de *D. pulchellum* e não papilionada de *C. purpurea*, talvez seja pelo fato da segunda apresentar uma das pétalas semelhantes ao vexilo, aspecto muito

diferente de todas as pétalas espatuladas de *R. graciliflora*. Além disso, *E. venusta*, *L. hatschbachii* e *Z. ilicifolia* (Mansano et al., 2002) têm semelhanças quanto às transformações da corola em relação a *C. purpurea*, mas estes gêneros não possuem flores papilionadas propriamente ditas (Endress, 1996). Com base na diferença morfológica e no desenvolvimento, sugerimos que o processo que foi evidenciado nas pétalas de *R. graciliflora* são distintos daqueles verificados em *C. purpurea* (Citerne et al., 2006) e em *E. venusta*, *L. hatschbachii* e *Z. ilicifolia*.

Adicionalmente vale destacar que flor papilionada e não papilionada é uma condição também verificada nos gêneros que formam grupos-irmãos, como *Tipuana* e *Inocarpus* e *Pterocarpus* e *Etabalia*, todos membros do clado *Pterocarpus*. Estudos adicionais com flores não papilionadas, pentâmeras e de simetria actinomorfa são recomendados à luz da ontogenia floral e de genes que governam a expressão floral, com vistas a elucidar os processos que de fato contribuem com a expressiva diversidade de flores em Papilioideae.

Estruturas secretoras – Três tipos de estruturas secretoras foram registrados para *D. pulchellum*, sendo que, apenas duas destas haviam sido relatadas (Sartori et al., 2017). Para *Riedeliella* foram confirmados três tipos de estruturas secretoras, sendo que não há nenhum relato das estruturas secretoras florais no trabalho de revisão do gênero (Lima et al., 1984).

Tricomas glandulares foram registrados para ambas as espécies e possuem posição, morfologia e secreção distintas, esses caracteres podem possuir valor na sistemática desses grupos. Porém, estudos futuros poderiam averiguar a ocorrência e a variação destes caracteres nas demais espécies de ambos os gêneros. A presença de tricomas secretores nos órgãos reprodutivos de membros de Papilioideae são relatados *Erythrina speciosa* Andrews, *Mucuna urens* (L.) Medik. (Barros et al., 2017), *Indigofera* (Marquiafável et al., 2009) e *Glycine* (Healy et al., 2009). Os tricomas secretores unisseriados de compostos fenólicos de *R. graciliflora* podem ser facilmente confundidos com tricomas tectores, porém, os primeiros armazenam secreção na célula apical. Os tricomas confirmados para *R. graciliflora* possivelmente possuem a função de proteção contra herbivoria devido a presença de composto fenólico, conforme relatos disponíveis a respeito destes compostos na proteção das plantas (Beckman, 2000; Haslan, 2007; Barros et al., 2017). Os tricomas de *D. pulchellum* necessitam de estudos adicionais, pois podem exercer a função de coléter ou até mesmo de proteção contra herbivoria, devido à localização em órgãos mais protegidos e a mucilagem produzida.

Idioblastos mucilaginosos localizados na epiderme são mais relatados em folhas do que em órgãos florais (Matthews & Endress, 2006). Provavelmente idioblastos mucilaginosos em *D. pulchellum* estejam relacionados à proteção contra a herbivoria, pois a espécie deve servir de fonte

de alimento a fauna em períodos de escassez de recursos, pois geralmente habita ambientes úmidos e sazonalmente alagados (Sartori et al., 2017).

A localização mais periférica dos idioblastos de compostos fenólicos está relacionada a proteção contra herbívoros, patógenos e raios ultra-violetas prejudiciais (Beckman, 2000; Haslan, 2007; Barros et al., 2017). Os idioblastos associados aos feixes vasculares podem estar relacionados a proteção do sistema vascular contra patógenos (Beckman, 2000) e os idioblastos presentes nos órgãos florais devem conferir proteção e garantir que ocorra o desenvolvimento floral (Barros et al., 2017).

Relatos de coléteres florais são escassos em representantes de Papilionoideae, confirmados em *Holocalyx balansae*, *Zollernia ilicifolia* (Mansano & Teixeira, 2008), *Leptolobium elegans*, *Gliricidia sepium*, *Indigofera lespedezoides* e *Platycyamus regnellii* (Barros et al., 2017). A função dos coléteres é a de lubrificar e proteger o desenvolvimento dos meristemas (Fahn, 1979; Thomas, 1991), no caso, dos órgãos florais, conforme registros em *Holocalyx balansae* e *Zollernia ilicifolia* (Mansano & Teixeira, 2008). Estudos com os demais representantes de *Riedeliella* são importantes para averiguar se o coléter possui valor taxonômico para o gênero, conforme relatos para *Chamaecrista* (Coutinho et al., 2015) e o clado Lecointea (Mansano & Teixeira, 2008).

O nectário floral sugerido para *D. pulchellum* (Sartori et al., 2017) é semelhante a estrutura em forma de disco descrita para *Vicia* (Stpyczynska, 1995) e *Glycine* (Erickson & Garment, 1979; Horner et al., 2003), com estômatos modificados para a secreção de néctar conforme observado em *Vicia faba* L. (Davis & Gunning, 1992). Apesar das diferentes classificações disponíveis para o nectário floral, a estrutura está associada diretamente aos mecanismos que envolvem a polinização (Teixeira et al., 2014).

Variação na iniciação bidirecional – A ordem de iniciação bidirecional está presente em 16 táxons de Papilionoideae (Tab. 2) estudados até o momento. A iniciação bidirecional é definida pelo surgimento dos primórdios dos órgãos florais primeiramente na posição lateral, seguido do surgimento dos primórdios na posição abaxial e por último o surgimento dos primórdios na posição adaxial, os primórdios quando se apresentam aos pares são iniciados de forma simultânea (Prenner 2004b). No caso da iniciação bidirecional dos estames antepétalos de *Exostyles venusta*, dois primórdios em simultâneos são iniciados na posição lateral, seguidos de dois primórdios em simultâneos na posição adaxial, e por fim um primórdio na posição abaxial (Mansano et al., 2002). Em *E. venusta* a iniciação bidirecional ocorre pelos primórdios laterais, no entanto, as posições abaxial e adaxial, em que os primórdios são iniciados, são invertidas quanto à ordem de surgimento

dos primórdios dos órgãos, o que foi reportado como ordem bidirecional segundo Prenner (2004b), pois, não altera a orientação da iniciação bidirecional. Uma variação reconhecida por Prenner (2004b), é a iniciação bidirecional modificada apresentada para o cálice de *Galega officinalis*. A ordem de iniciação bidirecional modificada ocorre com o surgimento dos dois últimos primórdios em sucessivo (Prenner, 2004b). Esta ordem apresenta a mesma modificação que a ordem unidirecional modificada e ambas possuem o surgimento dos dois últimos primórdios, em sucessão.

O surgimento do cálice de *Petaladenium urceoliferum*, iniciado pelo primôrdio abaxial, seguidos pelos dois primórdios adaxial e por fim os dois primórdios laterais (Prenner *et al.*, 2015), e o surgimento dos estames antepétalos de *D. pulchellum* e *R. graciliflora*, iniciados pelos dois primórdios abaxiais, seguidos pelo primôrdio adaxial e por fim os dois primórdios laterais (no presente estudo) são considerados como de iniciação bidirecional. Nas três espécies, os primórdios aos pares são iniciados de forma simultânea. Esta ordem de iniciação é diferente da ordem bidirecional descrita por Prenner (2004b), por ser iniciada pelos primórdios da posição abaxial, seguidos pelos primórdios da posição adaxial e os últimos primórdios a serem iniciados são os da posição lateral, assim, reverso ao descrito para a ordem bidirecional. Desta forma estamos propondo o uso do termo bidirecional reverso. A ordem de iniciação descrita para a corola de *Amburana cearensis*, como bidirecional (Leite *et al.*, 2015), também se enquadra na ordem de iniciação bidirecional reverso, contudo é iniciada pelo primôrdio adaxial, seguida pelos primórdios abaxiais e por fim os primórdios laterais. A ordem de iniciação da corola de *A. cearensis* sendo iniciada pelos primórdios adaxiais não altera a orientação da iniciação bidirecional reverso e é compreensível tal variação, semelhante ao que ocorre para a iniciação bidirecional dos estames antepétalos de *E. venusta* (Mansano *et al.*, 2002). A ordem de iniciação descrita para o cálice de *A. cearensis*, como bidirecional, é iniciada pelo primôrdio abaxial, seguido pelos dois primórdios adaxiais e por fim os dois primórdios laterais, neste caso quando os primórdios estão em pares são iniciados de forma sucessiva (Leite *et al.*, 2015), esta ordem se enquadra na ordem bidirecional reverso sucessivo, devido a todos os seus órgãos surgirem em sucessão, respeitando as posições em que são iniciados. No entanto, a ordem de iniciação bidirecional reverso sucessivo não poderia ser chamado de modificado, porque todos os órgãos são iniciados em sucessão, porém respeitando suas posições e não se trata de uma modificação nos dois últimos primórdios a serem iniciados de forma sucessiva.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Barros, T. C. D., C. R. Marinho, G. D. Pedersoli, J. V. Paulino, and S. P. Teixeira. 2017. Beyond pollination: diversity of secretory structures during flower development in different legume lineages. *Acta Botanica Brasilica* 31: 358–373.
- Barroso, G. M., Morim, M. P., Peixoto A. L., and Ichaso, C. L. F. 2004. Frutos e sementes: morfología aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brasil.
- Beckman, C. H. 2000. Phenolic-storing cells: keys to programmed cell death and periderm formation in wilt disease resistance and in general defence responses in plants?. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 57: 101–110.
- Beyra Matos, A., and M. T. Lavin. 1999. Monograph of *Pictetia* (Leguminosae-Papilionoideae) and review of the Aeschynomeneae. *Systematic Botany Monographs* 56: 1–93.
- Cardoso, D., L. P. De Queiroz, R. T. Pennington, H. C. De Lima, E. Fonty, M. F. Wojciechowski, and M. Lavin. 2012. Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: New insights from comprehensively sampled early-branching lineages. *American Journal of Botany* 99: 1991–2013.
- Cardoso, D., H. C. De Lima, R. S. Rodrigues, L. P. De Queiroz, R. T. Pennington, and M. Lavin. 2012. The realignment of *Acosmium* sensu stricto with the Dalbergioid clade (Leguminosae: Papilionoideae) reveals a proneness for independent evolution of radial floral symmetry among early-branching papilionoid legumes. *Taxon* 61: 1057–1073.
- Cardoso, D., R. T. Pennington, L. P. De Queiroz, J. S. Boatwright, B. E. Van Wyk, M. F. Wojciechowski, and M. Lavin. 2013. Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89: 58–75.
- Cardoso, D., W. M. São-Mateus, D. T. Da Cruz, C. E. Zartman, D. L. Komura, G. Kite, G. Prenner, J. J. Wieringa, A. Clark, G. Lewis, R. T. Pennington, and L. P. De Queiroz. 2015. Filling in the gaps of the papilionoid legume phylogeny: the enigmatic Amazonian genus *Petaladenium* is a new branch of the early-diverging Amburaneae clade. *Molecular phylogenetics and Evolution* 84: 112–124.
- Citerne, H. L., R. T. Pennington, and Q. C. Cronk. 2006. An apparent reversal in floral symmetry in the legume *Cadia* is a homeotic transformation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 12017–12020.
- Coutinho, Í. A. C., D. M. T. Francino, and R. M. S. A. Meira. 2015. New records of colleters in *Chamaecrista* (Leguminosae, Caesalpinoideae SL): structural diversity, secretion, functional role, and taxonomic importance. *International Journal of Plant Sciences* 176: 72–85.

- Davis, A. R., and B. E. S. Gunning. 1992. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. 1. Development, anatomy and ultrastructure. *Protoplasma* 166: 134–152.
- de Lima, H. C., A. M. Studart, and F. Vaz. 1984. Revisão Taxonômica do gênero *Riedeliella* Harms. *Rodriguésia* 36: 9–16.
- de Vargas, W., A. L. Sartori, and E. S. Dias. 2015. Novelties in secretory structures and anatomy of *Rhynchosia* (Fabaceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 87: 83–87.
- de Vargas, W., S. R. Machado, G. P. Lewis, E. S. Cândido, M. Vatanparast, and A. P. Fortuna-Perez. 2018. Revisiting the leaflet secretory structures in subtribe Cajaninae Benth. (Leguminosae, Phaseoleae). *International Journal of Plant Sciences* 179: 697–711.
- Duarte-Almeida, J. M., M. S. Clemente, R. C. Arruda, A. M. Vaz, and A. Salatino. 2015. Glands on the foliar surfaces of tribe Cercideae (Caesapiniodeae, Leguminosae): distribution and taxonomic significance. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* AHEAD: 00–00.
- Endress, P. K. 1996. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press.
- Erickson, E. H., and M. B. Garment. 1979. Soya-bean flowers: nectary ultrastructure, nectar guides, and orientation on the flower by foraging honeybees. *Journal of Apicultural Research* 18: 3–11.
- Fahn, A. 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press.
- Feng, X., Z. Zhao, Z. Tian, S. Xu, Y. Luo, Z. Cai, Y. Wang, et al. 2006. Control of petal shape and floral zygomorphy in *Lotus japonicus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 103: 4970–4975.
- Gerlach, D. 1969. A rapid safranin-crystal violet-light green staining sequence for paraffin sections of plant materials. *Biotechnic & Histochemistry* 44: 210–11.
- Gregory, M., and P. Baas. 1989. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons. *Israel Journal of Botany* 38: 125–174.
- Haslam, E. 2007. Vegetable tannins—Lessons of a phytochemical lifetime. *Phytochemistry* 68: 2713–2721.
- Healy, R. A., R. G. Palmer, and H. T. Horner. 2009. Multicellular secretory trichome development on soybean and related *Glycine* gynoecia. *International journal of plant sciences* 170: 444–456.
- Horner, H. T., R. A. Healy, T. Cervantes-Martinez, and R. G. Palmer. 2003. Floral nectary fine structure and development in *Glycine max* L. (Fabaceae). *International Journal of Plant Sciences* 164: 675–690.

Jensen, W. A. 1962. Botanical histochemistry, principles and practice. San Francisco, W. H. Freeman. 408.

Johansen, D. A. 1940. Plant Microtechnique. 1^a ed., McGraw-Hill Book Company, Inc., New York and London

Ireland, H. E. 2005. Tribe Swartzieae. In G. Lewis, Schrire, B. Mackinder, B. Lock, M. [Eds.], Legumes of the World, 215–225. Royal Botanic Gardens, Kew, England.

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.

Klitgaard, B. B., and M. Lavin. 2005. Dalbergieae sl. In G.P. Lewis, B. Schrire, B. Mackinder and M. Lock, [eds.], Legumes the World. Royal Botanic Gardens, Kew, 307–335.

Klitgaard. B. B., F. Forest, T. J. Booth, and C. H. Saslis-Lagoudakis. 2013. A detailed investigation of the *Pterocarpus* clade (Leguminosae: Dalbergieae): *Etaballia* with radially symmetrical flowers is nested within the papilionoid-flowered *Pterocarpus*. *South African journal of botany* 89: 128–142.

Lavin, M., R. T. Pennington, B. B. Klitgaard, J. I. Sprent, H. C. De Lima, and P. E. Gasson. 2001. The dalbergioid legumes (fabaceae): Delimitation of a pantropical monophyletic clade. *American Journal of Botany* 88: 503–533.

Leite, V. G., V. F. Mansano, and S. P. Teixeira SP. 2014. Floral ontogeny in Dipterygeae (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 174: 529–550.

Leite, V. G., S. P. Teixeira, V. F. Mansano, and G. Prenner. 2015. Floral Development of the Early-Branching Papilionoid Legume *Amburana cearensis* (Leguminosae) Reveals Rare and Novel Characters. *International Journal of Plant Sciences* 176: 94–106.

Mansano, V. F., S. C. Tucker, and A. M. G. A. Tozzi. 2002. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles*, and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae s.l.). *American Journal of Botany* 89: 1553–1569.

Mansano, V. F., and S. P. Teixeira. 2008. Floral anatomy of the Lecointea clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae sensu lato). *Plant systematics and evolution* 273: 201–209.

Marquiafável, F. S., M. D. S. Ferreira, and S. P. Teixeira. 2009. Novel reports of glands in Neotropical species of *Indigofera* L. (Leguminosae, Papilionoideae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 204: 189–197.

Matthews, M. L., and P. K. Endress. 2006. Floral structure and systematics in four orders

of rosids, including a broad survey of floral mucilage cells. *Plant Systematics and Evolution* 260: 199–221.

Metcalfe, C. R., and L. Chalk. 1950. Anatomy of the dicotyledons, Vols. 1 & 2. Anatomy of the dicotyledons Vols. 1 & 2.

Mcmahon, M., and L. Hufford. 2005. Evolution and development in the amorphoid clade (Amorpheae : Papilionoideae : Leguminosae): Petal loss and dedifferentiation. *International Journal of Plant Sciences* 166: 383–396.

Meira, R. M. S. A., and F. M. Martins. 2003. Inclusão de material herborizado em metacrilato para estudos de anatomia vegetal. *Revista Árvore* 27: 109–112.

Moço, M. C. M., and J. E. A. Mariath. 2009. Comparative floral ontogeny in *Adesmia* (Leguminosae: papilionoideae: Dalbergieae). *Australian Journal of Botany* 57: 65–75.

Movafeghi, A., M. R. Dadpour, S. Naghiloo, S. Farabi, and Y. Omidi. 2010. Floral development in *Astragalus caspicus* Bieb. (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae). *Flora* 205: 251–258.

Movafeghi, A., S. Naghiloo, and M. R. Dadpour. 2011. Inflorescence and floral development in *Astragalus lagopoides* Lam. (Leguminosae: papilionoideae: galegeae). *Flora* 206: 219–226.

Naghiloo, S., and M. R. Dadpour. 2010. Floral ontogeny in *Wisteria sinensis* (Fabaceae: Faboideae: Millettieae) and its systematic implications. *Australian systematic botany* 23: 393–400.

Naghiloo, S., M. R. Dadpour, and A. Movafeghi. 2012. Floral ontogeny in *Astragalus compactus* (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae): variable occurrence of bracteoles and variable patterns of sepal initiation. *Planta* 235: 793–805.

O'Brien, T. P., and M. E. McCully. 1981. The study of structure principles and selected methods. Melbourne, Termarcarphi Pty. LTD. 280.

O'Brien, T. P., N. Feder, and M. E. McCully. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368–373.

Paulino, J. V., V. F. Mansano, and S. P. Teixeira. 2013. Elucidating the unusual floral features of *Swartzia dipetala* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 173: 303–320.

Paulino, J. V., G. Prenner, V. F. Mansano, & S. P. Teixeira. 2014. Comparative development of rare cases of a polycarpellate gynoecium in an otherwise monocarpellate family, Leguminosae. *American journal of botany* 101: 572–586.

Pennington, R. T., B. B. Klitgaard, H. E. L. E. N. Ireland, and M. Lavin. 2000. New insights into floral evolution of basal Papilionoideae from molecular phylogenies. In P.S. Herendeen and A. Bruneau [eds.]. *Advances in Legume Systematics* 9, 233–248. Royal Botanic

Gardens, Kew.

Polhill, R. M. 1981. Advances in Legume Systematics Parts 1 & 2. Royal Botanic Gardens, Kew.

Polhill, R. M. 1981. *Dalbergieae* Brønn ex DC. (1825). In R. M. Polhill [ed], Advances in legume systematics Part 1, 233–342. Royal Botanic Gardens, Kew, Englal.

Polhill, R. M. 1994. Classification of the Leguminosae. Phytochemical dictionary of the Leguminosae, 1: XXXV–XLVIII.

Prenner, G. 2003. 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. 2004. 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. 2004. New aspects in floral development of Papilionoideae: Initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals. *Annals of Botany* 93: 537–545.

Prenner, G. 2004. The asymmetric androecium in Papilionoideae (Leguminosae): definition, occurrence, and possible systematic value. *International Journal of Plant Sciences* 165: 499–510.

Prenner, G. 2013. Flower development in *Abrus precatorius* (Leguminosae: Papilionoideae: Abreae) and a review of androecial characters in Papilionoideae. *South African Journal of Botany* 89: 210–218.

Prenner, G., D. Cardoso, C. E. Zartman, and L. P. Queiroz. 2015. Flowers of the early-branching papilionoid legume *Petaladenium urceoliferum* display unique morphological and ontogenetic features. *American journal of botany* 102: 1780–1793.

Rodrigues, R. S., and A. M. G. de Azevedo Tozzi. 2006. Guianodendron, a new genus of Leguminosae (Papilionoideae) from South America. *A Journal for Botanical Nomenclature* 16: 129–132.

Rodrigues, R. S., and A. M. G. de Azevedo Tozzi. 2012. Revisão taxonômica de *Leptolobium* (Papilionoideae, Leguminosae). *Acta Botanica Brasilica* 26: 146–164.

Rudd, V. E. 1981. *Aeschynomeneae* (Benth.) Hutch. (1964). In R. M. Polhill [ed], Advances in legume systematics Part 1, 233–342. Royal Botanic Gardens, Kew, Englal.

Sampaio, D. S., M. C. De Chiara Moço, and J. E. A. Mariath. 2013. Floral ontogeny of *Aeschynomene falcata* and *A. sensitiva* (Leguminosae: Papilionoideae) supports molecular phylogenetic data. *Plant Systematics and Evolution* 299: 499–513.

- Sartori, Â. L. B., I. M. Neves, E. P. Seleme, V. F. Mansano. 2017. A taxonomic revision of the south american genus *Discolobium* (Leguminosae, papilionoideae). *Phytotaxa* 308: 1–19.
- Schirire, B. D. 2005. Tribe Abreae. In G. Lewis, Schrire, B. Mackinder, B. Lock, M. [Eds.], Legumes of the World, 389–391. Royal Botanic Gardens, Kew, England.
- Sinjushin, A. A. 2018. Floral ontogeny in *Cordyla pinnata* (A. rich.) Milne-Redh. (Leguminosae, papilionoideae): Away from stability. *Flora* 241: 8–15.
- Stpiczyńska, M. 1995. The structure of floral nectaries of some species of *Vicia* L. (Papilionaceae). *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 64: 327–334.
- Teixeira, S. P., N. T. Ranga, and S. C. Tucker. 2009. Inflorescence and floral development of *Dahlstedtia* species (Leguminosae: Papilionoideae: Millettiae). *Flora* 204: 769–781.
- Teixeira, S. D. P., C. R. Marinho, and J. V. Paulino. 2014. A flor: aspectos morfofuncionais e evolutivos. Biologia da polinização p45–69.
- Thomas, V. 1991. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. *Annals of Botany* 68: 287–305.
- Tucker, S. C. 1984. Unidirectional organ initiation in leguminous flowers. *American Journal of Botany* 71: 1139–1148.
- 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: Sophoreae). *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: 1576–1581.
- Tucker, S. C. 1997. Floral evolution, development, and convergence: the hierarchical-significance hypothesis. *International Journal of Plant Sciences* 158: 143–161.
- Tucker, S. C. 2002. 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. 2003. Floral development in legumes. *Plant Physiology* 131: 911–926.
- Tucker, S. C. 2003. Floral ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): Distribution and role of the ring meristem. *American Journal of Botany* 90: 1271–1292.

Tucker, S. C. 2006. Floral ontogeny of *Hardenbergia violacea* (Fabaceae: Faboideae: Phaseoleae) and taxa of tribes Bossiaeae and Mirbelieae, with emphasis on presence of pseudoraceme inflorescences. *Australian Systematic Botany* 19: 193–210.

Vidal, C. B. 1970. Dichroism in collagen bundles stained with Xylidine-Ponceau 2R. In *Annales D'histochimie* 15: 289–296.

Anexo das legendas

Tabela 1. Dados do desenvolvimento floral das espécies do clado Dalbergieae.

Tabela 2. Relação da ocorrência e ordem de iniciação dos primórdios dos órgãos florais nas partes no meristema floral que abrange a variação do termo bidirecional.

Figura 1. Flores de *Discolobium* e *Riedeliella*. (A) Vista frontal da flor de *Discolobium pulchellum*. (B) Vista lateral da flor de *Discolobium pulchellum*. (C) Vista frontal da flor de *Riedeliella graciliflora*. (D) Vista lateral da flor de *Riedeliella graciliflora*.

Figura 2. Organogênese em *Discolobium pulchellum*. (A) Ordem de iniciação dos meristemas do tipo acrópeta. (B) Primórdios florais na axila da bráctea. (C) Bractéolas laterais. (D) Primeiro par de sépala iniciado na região abaxial. (E) Início das sépalas laterais. (F) Sépalas iniciadas e início do verticilo das pétalas (asterisco) em ordem simultânea. (G) Sépalas em fase intermediária com pétalas iniciadas e carpelo (asterisco) iniciado ao centro. (H) Início do desenvolvimento dos estames na ordem unidirecional e formação da fenda carpelar. (I) Início dos estames antessépalos laterais. (J) Estames antessépalos iniciados. (K) Início da formação dos estames antepétalos na ordem bidirecional. (L) Início do estame antepétalo adaxial. Símbolos: A, estame antessépalo; a, estame antepétalo; B, bráctea; b, bractéola; C, carpelo; F, meristema floral; f, fenda carpelar; p, pétala; S, sépala; nº, ordem de iniciação dos órgãos. Barra: 20 µm (B, C), 50 µm (D, E, F, G, H, I, J), 100 µm (A, K, L).

Figura 3. Final da organogênese e desenvolvimento dos órgãos em *Discolobium pulchellum*. (A) Início dos estames antepétalos laterais, início da fase intermediária da pétala do estandarte e formação das anteras. (B) Bractéolas desenvolvidas cobrindo as sépalas com tricomas. (C) Sépalas em início do estádio final. (D) Início da fase intermediária das pétalas da quilha e alas e fechamento da fenda carpelar. (E, F) Estádio intermediário com as pétalas mais evidente. (G) Detalhe da união (cabeça de seta) da pétala da quilha na pré-antese. (H) Anteras e filetes diferenciados. (I) Início da formação do tubo dos filetes tetradelfo, com estame antepétalo adaxial individualizado (cabeça de seta). (J) Fusão do filete lateral e adaxial antessépalos com o filete lateral e abaxial antepétalo. (K) Estame antessépalo abaxial individualizado (cabeça de seta). (L) Tubo de filetes desenvolvidos com ranhuras na parede (cabeça de seta). Símbolos: A, androceu antessépalo; a, androceu antepétalo; an, antera; As, pétala da alas; B, bráctea; b, bractéola; C, carpelo; Cr, pétala da quilha; f, fenda carpelar; fi, filete; P, pétala; S, sépala; Tf, tubo de filetes; V, pétala do vexilo; nº, ordem de iniciação dos órgãos. Barra: 100 µm (A, B, C, D, H), 200 µm (E, F, I), 500 µm (G, J, K, L).

Figura 4. Final do desenvolvimento dos órgãos em *Discolobium pulchellum*. (A) Base do tubo de estames com ranhuras (cabeça de seta) na parede. (B, C) Desenvolvimento das dobras (cabeça de seta) na região do ovário. (D) Corte longitudinal do receptáculo, evidenciando o nectário floral na base do carpelo. (E) Detalhe dos estômatos (cabeça de seta) do nectário floral. (F) Corte transversal na base da flor evidenciando hipanto. Símbolos: C, carpelo; ds, região distal; Hp, hipanto; nc, nectário floral; pr, região proximal; Tf, tubo de filetes; nº, ordem de iniciação dos órgãos. Barra: 20 µm (E), 200 µm (D), 500 µm (A, B, C, F).

Figura 5. Organogênese em *Riedeliella graciliflora*. (A) Ordem de iniciação dos meristemas do tipo acrópeta. (B) Primórdios florais na axila da bráctea. (C) Bractéolas laterais. (D) Primeiro par de sépala iniciado na região abaxial. (E) Início das sépalas laterais. (F) Início da primeira sépala adaxial. (G) Sépalas iniciadas. (H) Início do verticilo das pétalas em ordem simultâneo. (I) Início do verticilo de estames antessépalos na ordem unidirecional modificada. (J) Início dos estames antessépalos laterais e formação do carpelo. (K) Início do primeiro estame antessépalo adaxial. (L) Estames antessépalos iniciados e formação do par de estames antepétalos abaxial. Símbolos: A, estame antessépalo; a, estame antepétalo; B, bráctea; b, bractéola; C, carpelo; F, meristema floral; p, pétala; S, sépala; nº, ordem de iniciação dos órgãos. Barra: 50 µm (B, C, D, E, F, G, H, I, J, K, L), 100 µm (A).

Figura 6. Final da organogênese e desenvolvimento dos órgãos em *Riedeliella graciliflora*. (A) Início do estame antepétalo adaxial. (B) Início do par de estames antepétalos laterais. (C) Sépalas em início do estádio final com a presença de tricomas (cabeça de seta). (D) Início do estádio intermediário das pétalas. (E) Pétalas em estádio final. (F) Filetes e anteras diferenciados nos estames antessépalos. (G) Anteras diferenciadas nos estames antepétalos. (H) Início da formação do tubo de filetes (cabeça de seta). (I) Final do desenvolvimento do tubo de filetes. (J) Corte longitudinal da flor em pre-antese, pétalas fundidas na base com o tubo de filetes (cabeça de seta). (K) Estilete em desenvolvimento. (L) Carpelo no final do desenvolvimento. Símbolos: A, androceu antessépalo; a, androceu antepétalo; an, antera; B, bráctea; b, bractéola; C, carpelo; et, estilete; f, fenda carpelar; fi, filete; O, ovulo; ov, ovário; P, pétala; S sépala; Tf, tubo de filetes; nº, ordem de iniciação dos órgãos. Barra: 50 µm (A, B, C), 100 µm (D, E, F, G), 500 µm (H, I, J, K, L).

Figura 7. Cortes transversais das estruturas secretoras florais. (A, C, H) *Discolobium pulchellum*; (B, D, E-G) *Riedeliella graciliflora*. (A) Tricoma glandular multicelular de base bulbosa. (B) Tricoma glandular unisseriado, cabeça de seta evidenciando composto fenólico. (C) Idioblastos de mucilagem (asterisco) localizado na epiderme do cálice. (D) Idioblastos de compostos fenólicos

(cabeça de seta) na haste da inflorescência, no primórdio floral e bráctea. (E) Coléter na base interna da bráctea. (F) Detalhe da cutícula rompida do coléter e substância liberada. (G) Detalhe do resíduo da secreção do coléter, asterisco evidenciando células sem conteúdo após liberação. (H) Nectário floral estruturado localizado na base do carpelo, seta mostra epiderme unisseriada. Símbolos: B, bráctea; b, bractéola; Cl, coléter; Ep, epiderme; F, meristema floral; gp, parênquima glandular; gy, ginóforo; Hi, haste da inflorescência; P, pétalas; ph, linhas de floema; rp, parênquima receptacular; S, sépalas; sp, parênquima subglandular; t, tricoma tector; tg, tricoma glandular. Barra: 20 μm (B, F, G), 50 μm (A, C, E), 100 μm (D, H).

Anexo das Tabelas

Tab. 1

Tabela 1. Dados do desenvolvimento floral das espécies do clado Dalbergieae.

Espécies	Sistemática	Morfologia	Iniciação dos primórdios florais					Referências bibliográficas	
			Floral	Simetria	Androceu				
					Cálice	Corola	Antessépalos		
<i>Discolobium pulchellum</i>	clado Pterocarpus	papilionada	zig	uni	sim	Uni	bid	Presente estudo	
<i>Riedeliella graciliflora</i>	clado Pterocarpus	não papilionada	act	uni mod	sim	uni mod	bid	Presente estudo	
<i>Pterocarpus rotundifolius</i>	clado Pterocarpus	papilionada	zig	uni	uni	Uni	bid	Klitgaard 1999	
<i>Platymiscium floribundum</i>	clado Pterocarpus	papilionada	zig	uni	uni/sim	Uni	uni	Klitgaard 1999	
<i>Machaerium arboreum</i>	clado Dalbergia	papilionada	zig	seq	*	*	*	Prenner 2004	
<i>Machaerium villosum</i>	clado Dalbergia	papilionada	zig	uni	uni	Uni	uni	Klitgaard 1999	
<i>Dalbergia brasiliensis</i>	clado Dalbergia	papilionada	zig	hel mod	uni	Uni	uni	Klitgaard 1999	
<i>Aeschynomene sensitiva</i>	clado Dalbergia	papilionada	zig	tas	bid	Tas	tas	Sampaio <i>et al.</i> 2013	
<i>Aeschynomene falcata</i>	clado Dalbergia	papilionada	zig	uni	tas	Tas	tas	Sampaio <i>et al.</i> 2013	
<i>Adesmia securigerifolia</i>	clado Adesmia	papilionada	zig	uni rev	sim	uni rev	uni rev	Moço & Mariath 2009	
<i>Adesmia riograndensis</i>	clado Adesmia	papilionada	zig	uni rev	sim	Bid	uni rev	Moço & Mariath 2009	
<i>Adesmia tristis</i>	clado Adesmia	papilionada	zig	uni rev	sim	Uni	uni	Moço & Mariath 2009	
<i>Adesmia ciliata</i>	clado Adesmia	papilionada	zig	uni rev	sim	Tas	uni	Moço & Mariath 2009	
<i>Adesmia latifolia</i>	clado Adesmia	papilionada	zig	sim	sim	Uni	uni	Moço & Mariath 2009	
<i>Adesmia punctata</i>	clado Adesmia	papilionada	zig	uni rev	sim	uni mod	*	Moço & Mariath 2009	
<i>Adesmia muricata</i>	clado Adesmia	papilionada	zig	uni rev	bid	uni rev	tas	Moço & Mariath 2009	

act: actinomorfa; aus: ausente; bid: bidirecional; hel mod: helicoidal modificado; sim, simultânea; suc: sucessiva; tas: tendência a iniciação simultânea; uni: unidirecional; uni mod: unidirecional modificado; uni ver: unidirecional reverso; zig: zigomorfa; *: não observado ou não informado.

Tab. 2**Tabela 2.** Relação da ocorrência e ordem de iniciação dos primórdios dos órgãos florais nas partes no meristema floral que abrange a variação do termo bidirecional.

Referência	Espécie	Denominação	Posição de iniciação dos primórdios florais em relação a ordem			Verticilo
			Primeiro	Segundo	Terceiro	
Presente estudo	<i>Discolobium pulchellum</i>	Bidirecional reverso	2 Abaxial (si)	1 Adaxial	2 Lateral (si)	Androceu antepétalo
Presente estudo	<i>Riedeliella graciliflora</i>	Bidirecional reverso	2 Abaxial (si)	1 Adaxial	2 Lateral (si)	Androceu antepétalo
Prenner 2004b	<i>Ebenus cretica</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	1 Abaxial	2 Adaxial (si)	Cálice
Prenner 2004b	<i>Crotalaria pallida</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	1 Abaxial	2 Adaxial (si)	Cálice
Prenner 2004b	<i>Galega officinalis</i>	Bidirecional modificado	2 Lateral (si)	1 Abaxial	2 Adaxial (su)	Cálice
Klitgaard 1999	<i>Pterocarpus rotundifolius</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	2 Abaxial (si)	1 Adaxial	Androceu antepétalo
Sampaio <i>et al.</i> , 2013	<i>Aeschynomene sensitiva</i>	Bidirecional reverso	2 Abaxial (si)	1 Adaxial	2 Lateral (si)	Corola
Moço & Mariath 2009	<i>Adesmia riograndensis</i>	Bidirecional	Lateral (2, si)	2 Adaxial e 1 Abaxial (si)		Androceu antessépalo
Moço & Mariath 2009	<i>Adesmia muricata</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	2 Abaxial (si)	1 Adaxial	Corola
Prenner 2015	<i>Petaladenium urceoliferum</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	2 Adaxial e 1 Abaxial (si)		Cálice
Prenner 2015	<i>Petaladenium urceoliferum</i>	Bidirecional reverso	1 Adaxial e 2 Abaxial (si)	2 Lateral (si)		Corola
Mansano <i>et al.</i> , 2002	<i>Exostyles venusta</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	1 Abaxial	2 Adaxial (si)	Androceu antessépalo
Mansano <i>et al.</i> , 2002	<i>Lecointea hatschbachii</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	1 Abaxial	2 Adaxial (si)	Androceu antessépalo
Tucker 1990	<i>Ateleia herbertsmithii</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	1 Abaxial	2 Adaxial (si)	Androceu antessépalo
Prenner 2004a	<i>Lespedeza thunbergii</i>	Bidirecional reverso	2 Abaxial e 1 Adaxial (si)	2 Lateral (si)		Androceu antepétalo
Naghiloo and Dadpour 2010	<i>Wisteria sinensis</i>	Bidirecional	2 Lateral (si)	1 Abaxial	2 Adaxial (si)	Androceu antessépalo
Leite <i>et al.</i> , 2015	<i>Amburana cearensis</i>	Bidirecional reverso sucessivo	1 Abaxial	2 Adaxial (su)	2 Lateral (su)	Cálice
Leite <i>et al.</i> , 2015	<i>Amburana cearensis</i>	Bidirecional reverso	2 Abaxial (si)	1 Adaxial	2 Lateral (si)	Corola

Negrito: alterações realizadas pelo autor do presente estudo; nº, número de primórdios por posição; si, simultâneo; su, sucessivo.

Anexo das figuras

Fig. 1

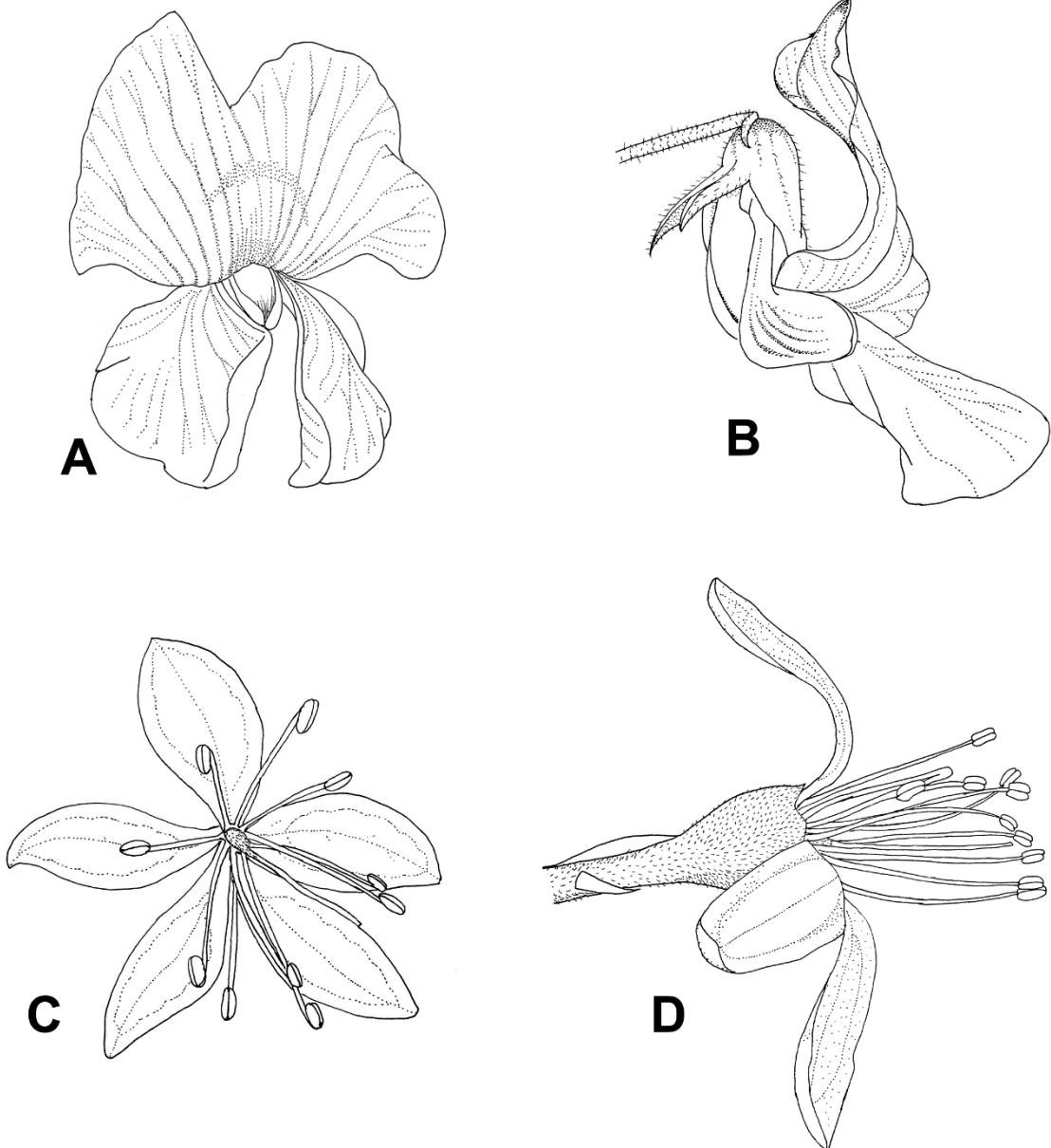


Fig. 2

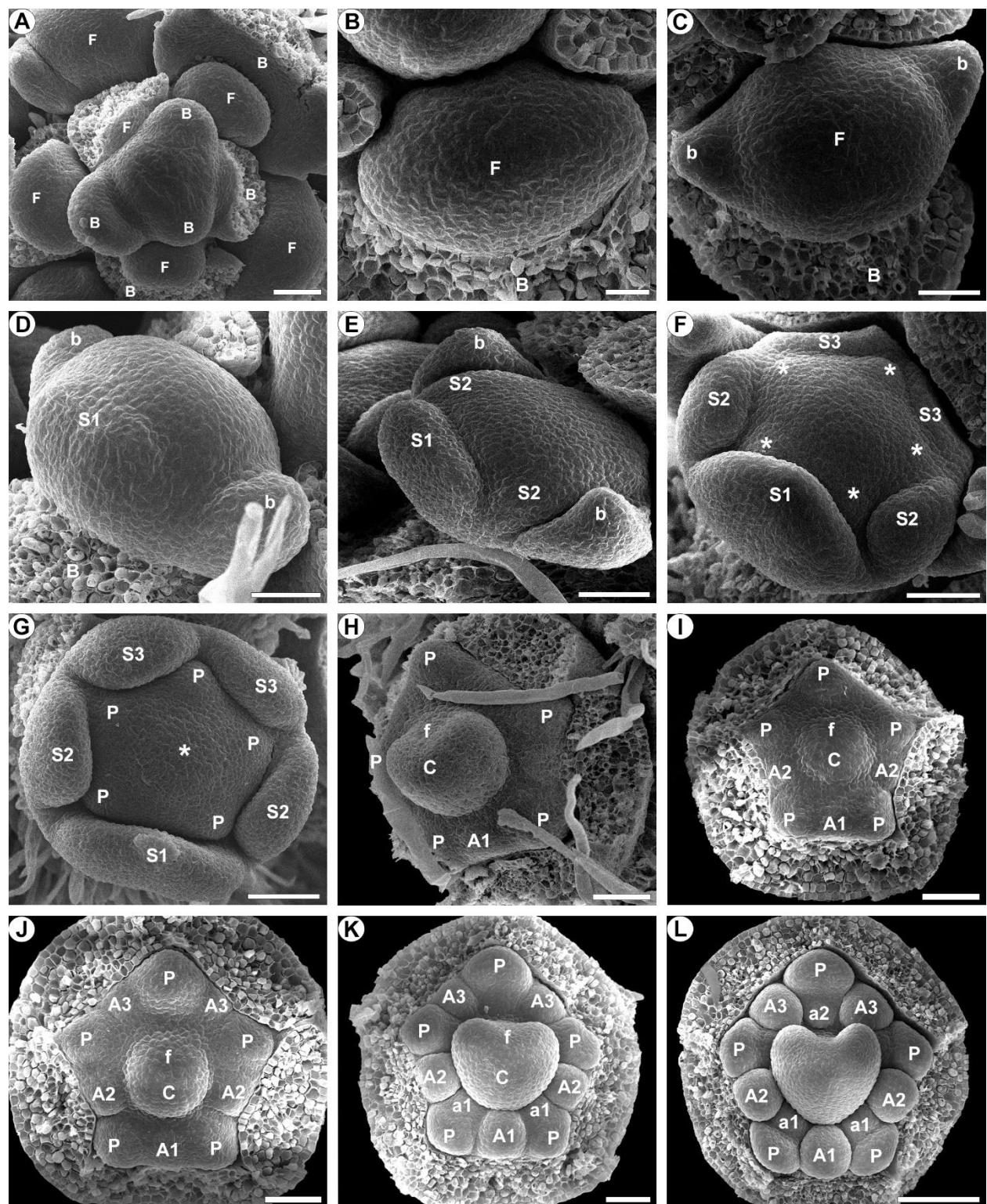


Fig. 3

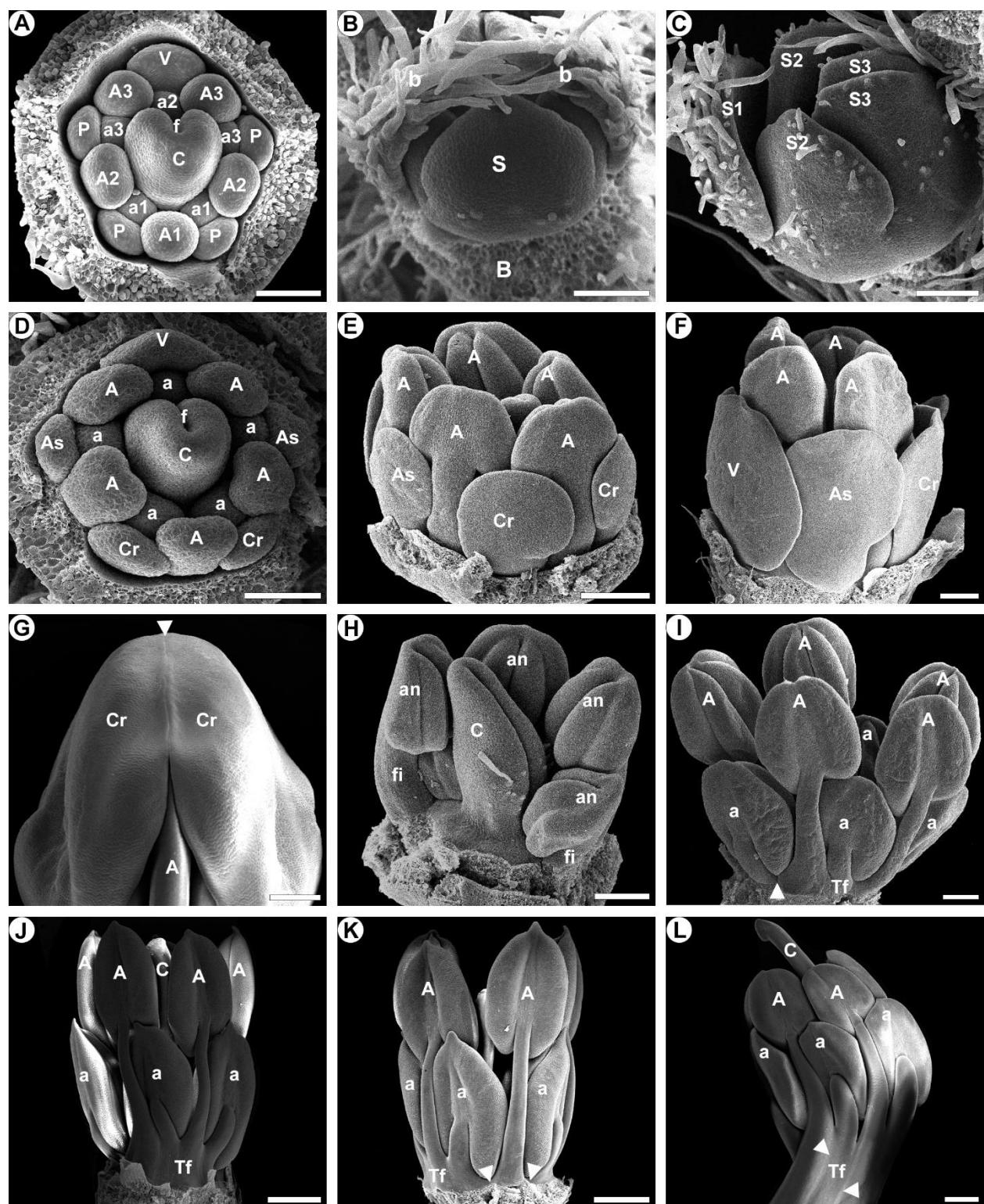


Fig. 4

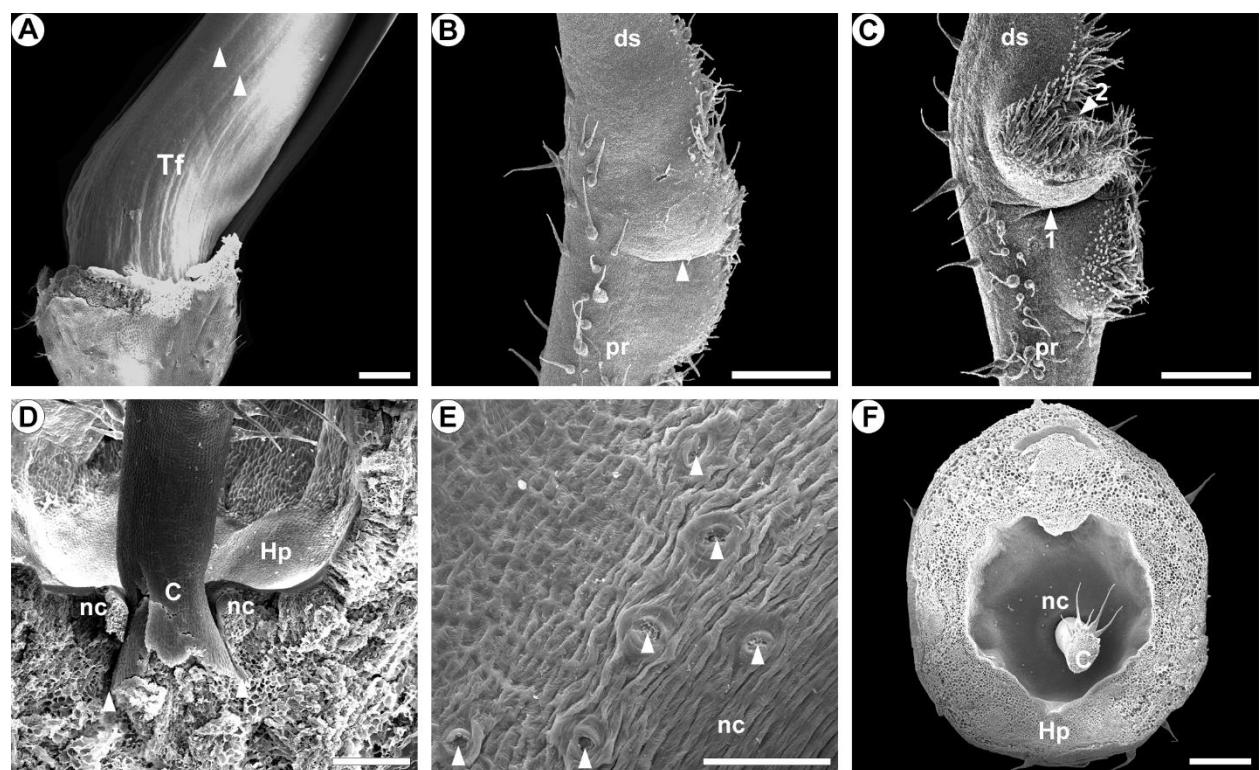


Fig. 5

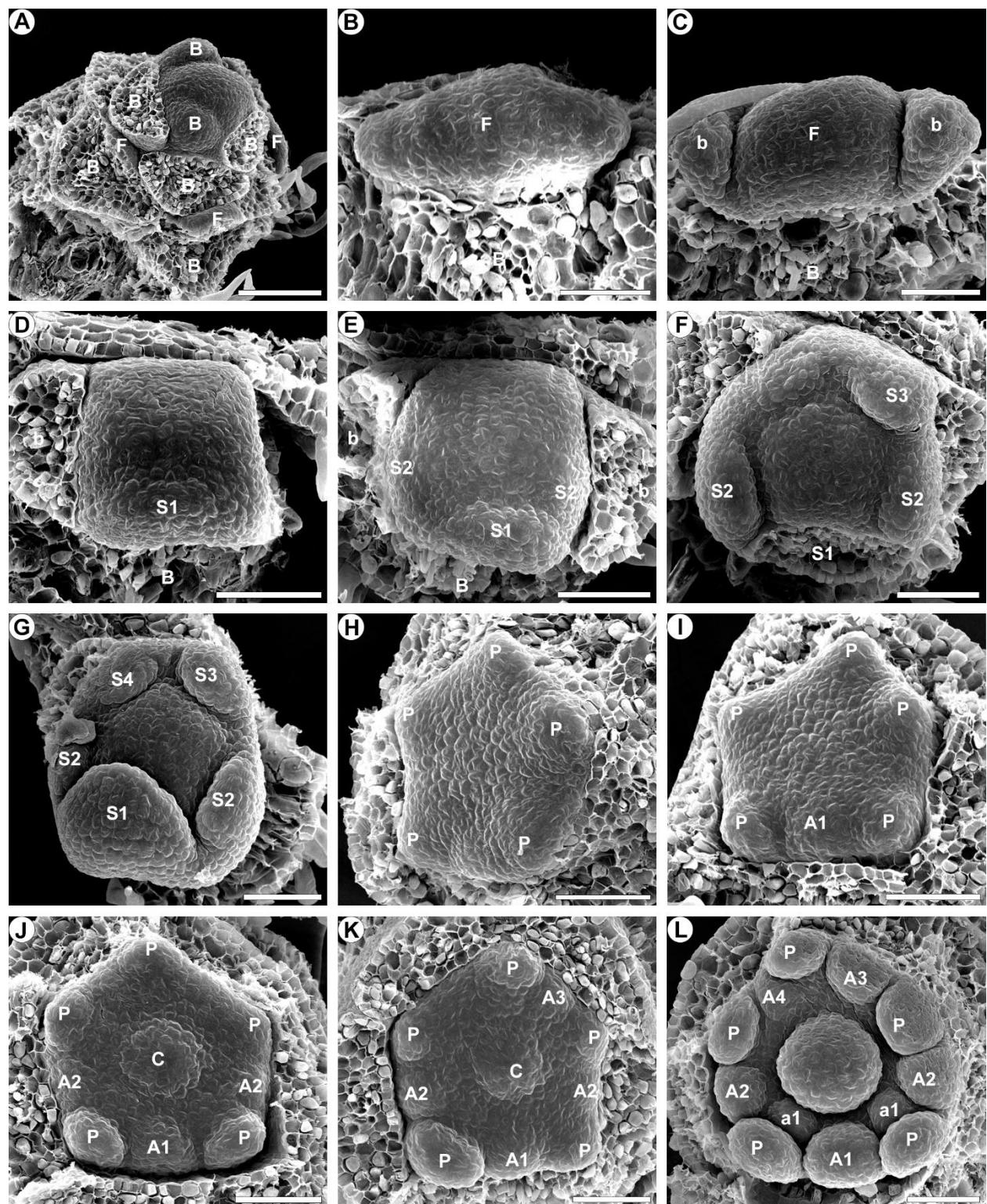


Fig. 6

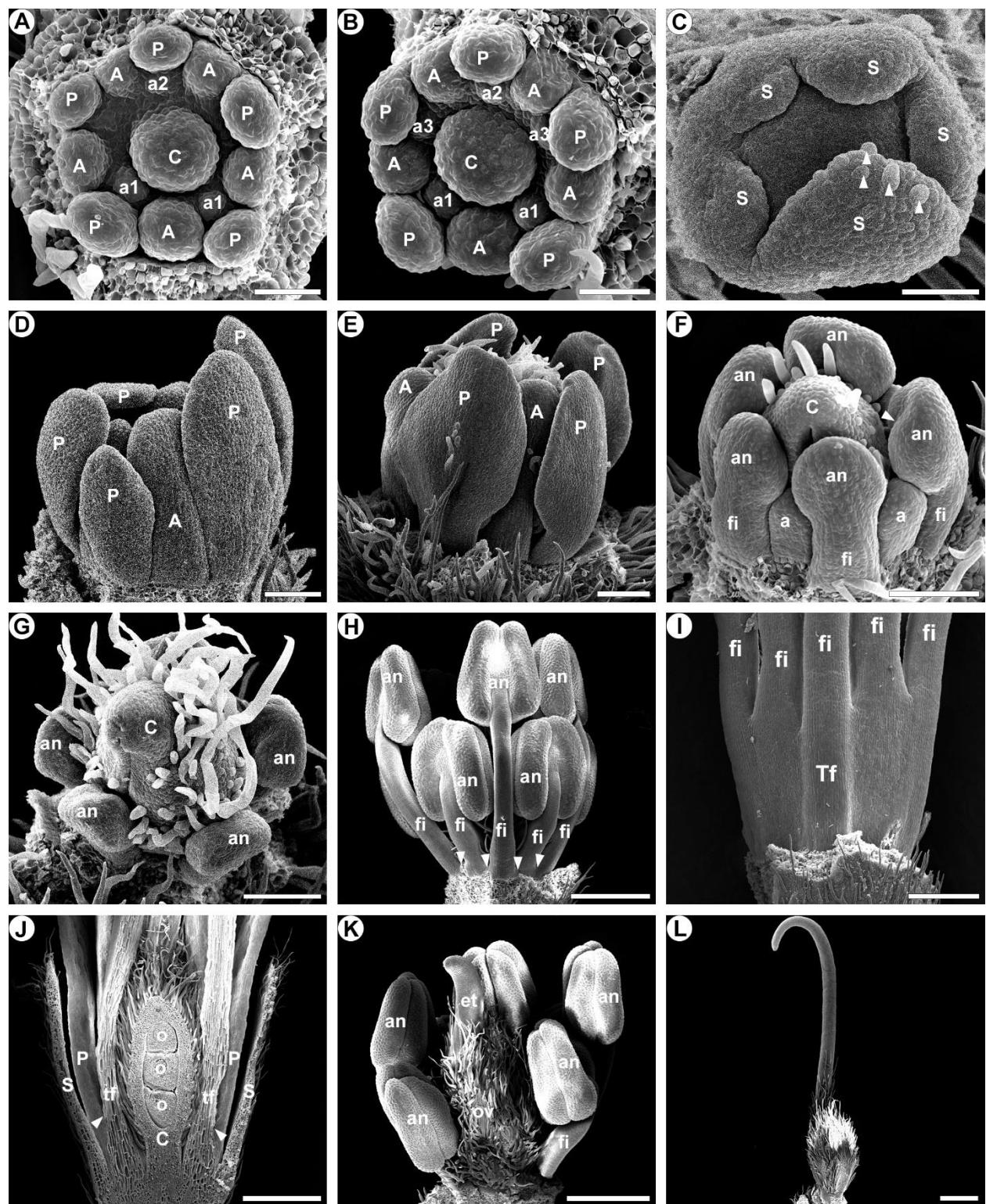


Fig. 7

