



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

INSTITUTO DE BIOLOGIA

JOÃO PAULO BASSO ALVES

**“MORFOLOGIA COMPARADA DA FLOR DE
MELASTOMATACEAE JUSS.”**

CAMPINAS

2016

JOÃO PAULO BASSO ALVES

**“MORFOLOGIA COMPARADA DA FLOR DE
MELASTOMATACEAE JUSS.”**

Tese apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Estadual
de Campinas como parte dos
requisitos para a obtenção do Título
de Doutor em Biologia Vegetal.

ESTE ARQUIVO DIGITAL CORRESPONDE A
VERSÃO FINAL DA TESE DEFENDIDA PELO
ALUNO JOÃO PAULO BASSO ALVES E
ORIENTADA PELA SIMONE DE PÁDUA
TEIXEIRA.

Orientadora: Prof. Dra. SIMONE DE PÁDUA TEIXEIRA

Coorientador: Prof. Dr. RENATO GOLDENBERG

CAMPINAS

2016

Agência(s) de fomento e nº(s) de processo(s): FAPESP, 2011/02701-0; CAPES

Ficha catalográfica
Universidade Estadual de Campinas
Biblioteca do Instituto de Biologia
Mara Janaina de Oliveira - CRB 8/6972

B295m Basso-Alves, João Paulo, 1985-
Morfologia comparada da flor de Melastomataceae Juss. / João Paulo Basso Alves. – Campinas, SP : [s.n.], 2016.

Orientador: Simone de Pádua Teixeira.
Coorientador: Renato Goldenberg.
Tese (doutorado) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.

1. Estames. 2. Hipanto. 3. Flores – Morfologia. 4. Flores – Anatomia. 5. Plantas – Ontogenia. 6. Myrtales. I. Teixeira, Simone de Pádua. II. Goldenberg, Renato. III. Universidade Estadual de Campinas. Instituto de Biologia. IV. Título.

Informações para Biblioteca Digital

Título em outro idioma: Comparative floral morphology of Melastomataceae Juss.

Palavras-chave em inglês:

Stamens
Hypanthium
Flowers – Morphology
Flowers - Anatomy
Plants – Ontogeny
Myrtales

Área de concentração: Biologia Vegetal

Titulação: Doutor em Biologia Vegetal

Banca examinadora:

Simone de Pádua Teixeira [Orientador]
Rosana Romero
Priscila Andressa Cortez
Maria das Graças Sajo
Aline Orianí

Data de defesa: 29-06-2016

Programa de Pós-Graduação: Biologia Vegetal

Campinas, 29 de junho de 2016.

COMISSÃO EXAMINADORA

Profa. Dra. Simone de Pádua Teixeira (Orientadora)

Profa. Dra. Rosana Romero

Profa. Dra. Priscila Andressa Cortez

Profa. Dra. Maria das Graças Sajo

Dra. Aline Oriani

Os membros da Comissão Examinadora acima assinaram a Ata de Defesa, que se encontra no processo de vida acadêmica do aluno.

Dedico a presente tese aos meus pais, Elza e João.

*“Vivendo, se aprende; mas o que se aprende, mais,
é só a fazer maiores perguntas.”*

Guimarães Rosa; Grande Sertão: Veredas

Agradecimentos

À CAPES e a FAPESP (processo 2011/02701-0) pelo apoio financeiro a este trabalho.
Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Unicamp. À Faculdade de Ciências Farmacêuticas de Ribeirão Preto por conceder a infraestrutura necessária à realização do trabalho.

À Simone de Pádua Teixeira, pelo incentivo, inspiração e paciência. Muito Obrigado por esses dez anos de orientação e amizade!

Ao Renato Goldenberg, pela disposição e confiança em coorientar o trabalho.

À Ana Paula de Souza Caetano & Priscila Andressa Cortez, que tanto incentivaram e contribuíram com o projeto, do início ao fim. Muito Obrigado por me apresentarem às Melastomataceae!

A todos que, de uma forma ou outra, contribuíram para as coletas realizadas durante meu doutorado: João Batista Alves, Ana Paula Caetano, Juliana Milani, Priscila Cortez, Renato Goldenberg, André Fontana, Marcelo Monge, Paola Ferreira, Eduardo Almeida, Juliana Paulino, Sidnei Mateus, Túlio Nunes, Lucas & Melina Torati, Fernanda Vergamini.

À Adriane Cristina Sarti Sprogis e Stella Maris Fick de Ferraz (IB/Unicamp), Edimárcio da Silva Campos (FCFRP/USP), José Augusto Maulin (FMRP-USP) e Rodrigo Ferreira Silva (DQ-FFCLRP/USP) pelo apoio técnico e solicitude.

À Maria Roseli de Melo, pela ajuda tranquilizadora com os trâmites institucionais da Unicamp.

Ao Renato Goldenberg e ao Fabián Michelangeli, por compartilharem seu conhecimento e entusiasmo sobre Melastomataceae, além de sua vasta bibliografia. Aos amigos melastomatólogos, participantes da disciplina oferecida em Campinas (2012/2015), pela colaboração constante.

Ao Eduardo Almeida, pela generosidade em discutir os meandros da Biologia Comparada, em disciplinas e cafés. Ao Juca pelas sugestões sobre análise histológica. À Thais pela parceria durante o doutoramento.

À Juliana Lischka Sampaio Mayer, Letícia Silva Souto e Rosana Romero, membros da banca de qualificação; e Aline Oriani, Ana Paula de Souza Caetano e Maria do Carmo Estanislau do Amaral, membros da pré-banca; pelas críticas e sugestões.

Aos membros titulares e suplentes da banca examinadora, pela disponibilidade e disposição em contribuir com o trabalho.

Aos amigos do Laboratório de Botânica, Aline Rejane, Ana Paula Caetano, Camila Devicaro, Cristina Marinho, Edimárcio Campos, Flávia Leme, Giseli Pedersoli, Isabel Nascimento, Juca San Martin, Juliana Milani, Juliana Paulino, Liana Capucho, Marina Costa, Priscila Cortez, Thais de-Barros e Viviane Leite, pelo auxílio e companheirismo ao longo desses anos de trabalho.

Aos amigos da Unicamp, em especial André Scatigna, Gustavo Shimizu e Marcelo Monge pela prontidão e hospitalidade.

Aos amigos, de perto e de longe, Fernanda, Gisele P, Lucas J, Melina, Marina, Pedro, Sarah, Sibila, Sidnei, Thiago, por estarem sempre presentes.

Aos meus “irmãos”, Tati e Sandro, pelo apoio incondicional e por me ensinarem a *ser* no mundo.

Aos meus pais, Elza e João Batista, por seu amor e amparo. Muito Obrigado por estarem ao meu lado. Faço um agradecimento especial à minha mãe, que tanto me ajudou ao final desse processo.

Resumo

Melastomataceae é o maior grupo de Myrtales, com cerca de 5000 espécies, distribuídas principalmente no Neotrópico. Apesar da família ser monofilética, seus membros exibem grande heterogeneidade morfológica, o que dificulta o estabelecimento de sinapomorfias, especialmente em termos de caracteres florais. O objetivo geral da presente tese foi comparar a morfologia da flor em desenvolvimento em algumas espécies de Melastomataceae, a fim de elucidar aspectos estruturais importantes para o grupo, como o merisma floral, posição do ovário e morfologia estaminal. Para tal, botões em diversos estádios de desenvolvimento de *Henriettea saldanhae*, *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra*, *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina grandiflora* foram coletados, fixados em solução de Karnovsky ou FGAA e preparados para observações de superfície em microscopia eletrônica de varredura, histológicas em microscopia de luz e diafanizadas. Os resultados obtidos são apresentados em quatro capítulos que atendem objetivos específicos: (1) Compara a estrutura e vascularização floral das espécies mencionadas, acrescidas de *Pleiochiton ebracteatum* e *Rupestrea johnwurdackiana*; (2) Analisa as bases ontogenéticas para a variação da posição do ovário em Melastomataceae (que pode variar de súpero, semi-ífero ou ífero); (3) Estuda a diversidade estaminal em Melastomataceae a partir de um enfoque ontogenético; e (4) Elucida a estrutura do cálice em *Leandra melastomoides*, condição frequentemente chamada de “cálice duplo” por apresentar duas partes distintas e opostas. Os dados obtidos em cada capítulo são discutidos em um contexto filogenético, que podem ser extrapolados para outras espécies de Melastomataceae e Myrtales. Espera-se com isso contribuir com a sistematização de questões em Morfologia floral para novos estudos em Melastomataceae.

Palavras-chave: anatomia vascular, hipanto, merisma, morfologia estaminal, Myrtales, ontogenia floral, posição do ovário, *Vorläuferspitze*.

Abstract

Melastomataceae is the largest group of Myrtales, with about 5000 species, mainly distributed in the Neotropics. Although the family is monophyletic, its members exhibit great morphological heterogeneity, which hinders the establishment of synapomorphies, especially in terms of floral characters. The overall objective of this thesis was to compare the flower anatomy and development in some species of Melastomataceae in order to elucidate important structural aspects for the group. For this, flowers and buds of several developmental stages of *Henriettea saldanhae*, *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra*, *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* and *Tibouchina grandiflora* were collected, fixed in Karnovsky solution or FGAA and prepared for observations under light and scanning microscopy. The results are presented in four chapters that with objectives: (1) To compare the floral structure and vasculature of the species mentioned, plus *Pleiochiton ebracteatum* and *Rupestrea johnwurdackiana*; (2) To analyze the ontogenetic basis for the variation of the ovary position in Melastomataceae (in which the ovary varies from superior, semi-inferior or inferior); (3) To study the stamen morphology diversity in Melastomataceae from an ontogenetic approach; and (4) To elucidate the “double calyx” in *Leandra melastomoides*, which displays two distinct opposite parts. The data obtained for each chapter are discussed in a phylogenetic framework, which can be extrapolated to other Melastomataceae and Myrtales species. The results will contribute to the systematization of issues in floral morphology for further studies in Melastomataceae.

Key words: vascular anatomy, hypanthium, stamen morphology, Myrtales, floral ontogeny, ovary position, *Vorläuferspitze*.

Sumário

Introdução Geral.....	14
Sobre Morfologia Floral.....	20
Objetivos Gerais.....	23
Estrutura da Tese.....	23
Apêndice: Considerações sobre uma Terminologia para Melastomataceae.....	25
Bibliografia:.....	28
Capítulo 1. Estrutura floral comparada de Melastomataceae.....	40
1.1. Resumo.....	40
1.2. Introdução.....	41
1.3. Objetivos.....	43
1.4. Materiais & métodos.....	44
1.5. Resultados.....	47
1.5.1. <i>Henriettea saldanhae</i> Cogn. (Henrietteae).....	49
1.5.2. <i>Leandra melastomoides</i> Raddi (Miconieae).....	53
1.5.3. <i>Miconia dodecandra</i> Cogn. (Miconieae).....	56
1.5.4. <i>Microlicia euphorbioides</i> Mart. (Microlicieae).....	59
1.5.5. <i>Pleiochiton ebracteatum</i> Triana (Miconieae).....	62
1.5.6. <i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC. (Microlicieae).....	65
1.5.7. <i>Rupestrea johnwurdackiana</i> (Baumgratz & D'El Rei Souza) Michelang., Almeda & R. Goldenb. ('incertae sedis').....	68
1.5.8. <i>Tibouchina clinopodifolia</i> (DC.) Cogn. (Melastomeae).....	71
1.6. Discussão.....	101
1.6.1. Organização floral em Melastomataceae.....	101

1.6.2.	Padrões de vascularização floral	106
1.6.3.	Considerações sobre a Anatomia floral.....	109
1.6.4.	Perspectivas	111
1.7.	Bibliografia.....	112
Capítulo 2. As bases ontogenéticas para a variação da posição do ovário em		
	Melastomataceae	125
2.1.	Resumo	125
2.2.	Introdução.....	126
2.3.	Objetivos.....	128
2.4.	Materiais & métodos.....	129
2.4.1.	Espécies estudadas	129
2.4.2.	Desenvolvimento floral	129
2.4.3.	“Princípio das Proporções Variáveis” aplicado ao gineceu.	131
2.5.	Resultados	133
2.6.	Discussão.....	141
2.7.	Bibliografia.....	146
Capítulo 3. Origem da diversidade morfológica estaminal em Melastomataceae. ...		
3.1.	Resumo	154
3.2.	Introdução.....	155
3.3.	Objetivos.....	157
3.4.	Materiais & métodos.....	158
3.4.1.	Espécies estudadas	158
3.4.2.	Desenvolvimento e anatomia floral	158
3.5.	Resultados.....	159

3.6. Discussão.....	168
3.6.1. Padrões de desenvolvimento	168
3.6.2. Implicações taxonômicas	171
3.6.3. Aspectos funcionais.....	175
3.6.4. Perspectivas	177
3.7. Bibliografia:.....	178
Capítulo 4. Ontogenia elucidada o cálice “duplo” de <i>Leandra melastomoides</i> (Miconieae, Melastomataceae).....	187
4.1. Resumo	187
4.2. Introdução	188
4.3. Objetivos.....	190
4.4. Materiais & métodos.....	190
4.5. Resultados	192
4.6. Discussão.....	199
4.6.1. Morfologia do cálice em <i>Leandra melastomoides</i>	199
4.6.2. Considerações para uma terminologia em Melastomataceae.....	201
4.6.3. Ocorrência em Melastomataceae	203
4.6.4. Perspectivas	206
4.7. Bibliografia.....	207
Considerações Finais.....	215

Introdução Geral

Melastomataceae Juss. é uma família cosmopolita com cerca de 5 mil espécies incluídas em 170 gêneros (Renner 1993; Goldenberg *et al.* 2015). Está distribuída em regiões tropicais e subtropicais, sendo a maior parte das espécies pertencente ao Neotrópico. No Brasil há registros de 1370 espécies distribuídas em 66 gêneros (Baumgratz *et al.* 2016). A característica estrutural que melhor distingue a família das demais angiospermas é a venação foliar acródroma (*sensu* Hickey 1973), embora haja algumas exceções (Morley 1976; Michelangeli *et al.* 2011). Em relação às estruturas reprodutivas, a família exibe uma grande variação (Mendoza and Ramírez 2006), como merisma floral (Wanntorp *et al.* 2011), a forma dos estames (Triana 1871; Wilson 1950; Jacques-Félix 1994; Goldenberg *et al.* 2008), a posição do ovário (Soltis *et al.* 2003), o tipo de fruto (Baumgratz 1985; Clausen *et al.* 2000), e a forma das sementes (Whiffin & Tomb 1972; Baumgratz 1985; Groenendijk *et al.* 1996; Ocampo & Almeda 2013). Todas essas características foram extensivamente utilizadas durante a elaboração de agrupamentos taxonômicos para a família (p.ex. Naudin 1850; Triana 1871; Cogniaux 1891; Renner 1993; Clausen & Renner 2001).

Com o advento da sistemática filogenética na segunda metade do século XX (Hamilton 2014; Rouhan & Gaudeul 2014), surgiu o interesse em verificar se os táxons reconhecidos tradicionalmente são grupos monofiléticos (Dahlgren & Thorne 1984; Johnson & Briggs 1984; Renner 1993). Melastomataceae está incluída em Myrtales (Dahlgren & Thorne 1984; Kubitzki 2007), que é monofilética e próxima a Geraniales (Conti *et al.* 1996; Berger *et al.* 2016). Myrtales, como um grupo monofilético, é circunscrita atualmente com nove famílias (*sensu* APG IV 2016): Alzateaceae, Combretaceae, Crypteroniaceae, Lythraceae, Melastomataceae (incluindo Memecylaceae), Myrtaceae (incluindo Heteropyxidaceae e Psiloxylaceae), Onagraceae, Penaeaceae (incluindo Oliniaceae e Rhynchocalycaceae) e Vochysiaceae. Melastomataceae é grupo-irmão do clado formado por Alzateaceae, Crypteroniaceae e Peneaceae, enquanto Myrtaceae é grupo-irmão de Vochysiaceae (Fig. I).

Combretaceae é a linhagem de divergência mais antiga da ordem (Berger *et al.* 2016), seguida de outra formada por Lythraceae + Onagraceae.

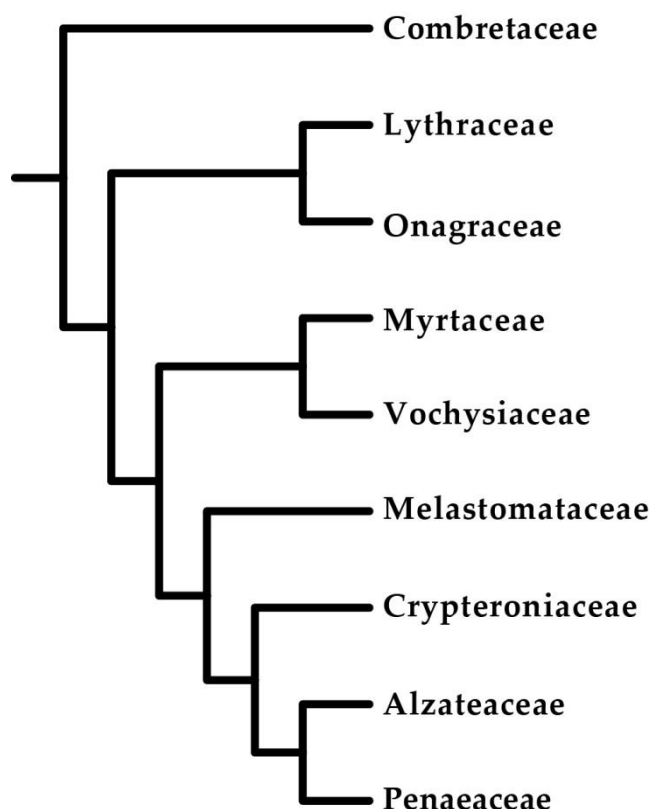


Figura I. Filogenia de Myrtales: relação entre as nove famílias reconhecidas segundo APG IV (2016), conforme hipótese de Berger *et al.* (2016).

O monofiletismo de Melastomataceae permanece inquestionável (Renner 1993; Clausing & Renner 2001; Renner *et al.* 2001; Michelangeli *et al.* 2004; Berger *et al.* 2016). A controvérsia reside em Memecylaceae, que constitui um grupo monofilético grupo-irmão de Melastomataceae *s.str.*, se tratada como uma família distinta (Renner 1993; Clausing & Renner 2001) ou ser abarcada como parte da família (Stone 2006, APG IV 2016). Além disso, o avanço recente nos estudos filogenéticos de Melastomataceae tem proporcionado mudanças substanciais para sua taxonomia (ver Goldenberg *et al.* 2012a). O tratamento taxonômico mais recente a incluir todos os gêneros e espécies conhecidos da família foi o trabalho de Cogniaux (1891), que dividiu Melastomataceae em treze tribos. As análises filogenéticas das últimas décadas têm revelado que vários grupos, tribos e gêneros, não são monofiléticos

segundo sua circunscrição tradicional (Triana 1871; Cogniaux 1891), o que tem levado à redefinição e proposição de novas tribos. As tribos que passaram por mudanças em sua delimitação são Blakeeae (Morales-Puentes & Penneys 2010; Penneys & Judd 2011, 2013), Merianieae (Goldenberg *et al.* 2012b), Miconieae (Michelangeli *et al.* 2004; Martin *et al.* 2008; Goldenberg *et al.* 2008; Amorim *et al.* 2009) e Microlicieae (Fritsch *et al.* 2004; Rocha *et al.* 2016a). Como exemplo de novos grupos apontados pela análise cladística tem-se a segregação de Cyphostyleae (Michelangeli *et al.* 2011, 2014) e Henrietteae (Penneys *et al.* 2010) de Miconieae; além de grupos informais como clado *Cambessedesia* de Merianieae (Goldenberg *et al.* 2012b; Goldenberg *et al.* 2015), clado *Marcetia* de Melastomeae (Michelangeli *et al.* 2013; Rocha *et al.* 2016b) e clado *Triolena* de Bertolonieae (Goldenberg *et al.* 2012b; Goldenberg *et al.* 2015). Dessa forma, a divisão infrafamiliar de Melastomataceae (*sensu* Cogniaux 1891) precisa ser revista (Penneys *et al.* 2013; Goldenberg *et al.* 2015).

O estudo de Clausen & Renner (2001) apresenta a última proposta para o relacionamento entre as tribos de Melastomataceae. Apesar das mudanças na circunscrição de vários grupos, a relação dos clados internos em Melastomataceae pode ser resumida na Fig. II. Seguindo a recomendação de APG IV (2016), consideramos o grupo designado por Olisbeoideae, tratado como sinônimo de Memecyloideae, Memecyleae ou Memecylaceae de acordo com Stone (2006), como subordinado a Melastomataceae. Olisbeoideae representa a primeira linhagem a divergir dentro da família, seguida de Kibessieae, composta por apenas um gênero (*Pternandra*) do sudeste asiático (Maxwell 1981). As demais espécies de Melastomataceae são incluídas no grupo chamado Melastomoideae, embora o termo não tenha uso amplo. Deste clado, a primeira linhagem divergente é composta por Astronieae (paleotropical) + Henrietteae (neotropical) (Penneys 2013). Em seguida, ocorre uma dicotomia entre os dois maiores clados de Melastomataceae: um deles composto por Merianieae e Miconieae, ambos restritos ao Neotrópico (Clausen & Renner 2001; Amorim *et al.* 2009), enquanto o outro clado inclui as tribos restantes. Para comparação, apenas Miconieae compreende mais de 1800 espécies, sendo a

maior tribo da família (Michelangeli *et al.* 2008). Uma mudança importante na circunscrição de Miconieae foi a inclusão de *Eriocnema* (gênero monotípico removido de Microlicieae; Fritsch *et al.* 2004) e *Physeterostemon* (gênero recém-descrito com cinco espécies; Goldenberg & Amorim 2006; Amorim *et al.* 2014; Goldenberg *et al.* 2016) na base de sua filogenia (Amorim *et al.* 2009; Goldenberg *et al.* 2015). Ambos os gêneros possuem características distintas das Miconieae remanescentes, como frutos capsulares e hábito herbáceo, o que suscita propostas de segregação em uma tribo à parte, grupo-irmão de Miconieae *s.str.* (Goldenberg *et al.* 2015). O segundo grupo tem na sua base Bertolonieae *s.str.* (Goldenberg *et al.* 2012b), seguida de uma politomia com três clados. Um deles é formado pela união de Blakeeae (neotropical; Penneys & Judd 2011) ao complexo Dissochaeteae/Sonerileae (paleotropical; Clausen & Renner 2001). O outro é composto pelo clado *Triolena* + Chyphostyleae, sendo este grupo-irmão do clado *Cambessedesia* (Goldenberg *et al.* 2012b, 2015). Por fim, há o grupo que compreende Microlicieae + Rhexieae grupo-irmão do clado *Marcetia* + Melastomeae (Michelangeli *et al.* 2013). O gênero recém-descrito *Rupestrea* (Goldenberg *et al.* 2015) conta com apenas duas espécies e parece relacionado a esse último clado, ocupando uma posição basal. O relacionamento de *Lithobium*, um gênero monotípico já considerado parte de Microlicieae (Fritsch *et al.* 2004), permanece indefinido na filogenia de Melastomataceae (Penneys *et al.* 2013)

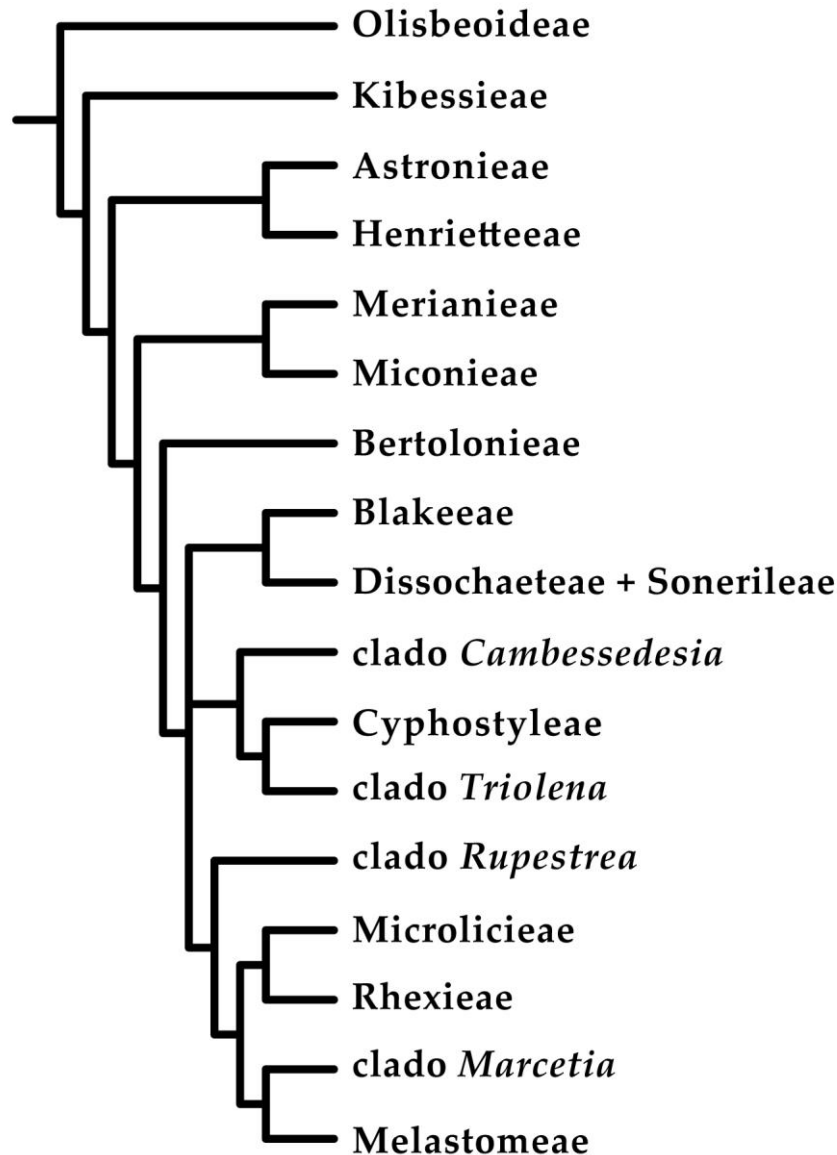


Figura II. Filogenia de Melastomataceae: relações entre os grupos principais da família, a partir de Clausen & Renner (2001), Goldenberg *et al.* (2012b, 2015) e Michelangeli *et al.* (2013). Os grupos informais nomeados segundo Goldenberg *et al.* (2015).

A partir desse contexto emergem duas questões fundamentais sobre a morfologia floral em Melastomataceae. A primeira delas diz respeito ao seu papel no reconhecimento de grupos taxonômicos. A maior parte das análises cladísticas mencionadas, responsável pelas mudanças na delimitação e relação dos grupos internos de Melastomataceae, foi conduzida a partir de dados macromoleculares, um paradigma da taxonomia vegetal contemporânea (ver Rouhan & Gaudéul 2014). Os dados morfológicos tiveram um papel pioneiro na elaboração dos sistemas de classificação; no entanto, perderam seu protagonismo para os dados moleculares

enquanto fonte para inferência filogenética no começo do séc. XXI (ver Giribet 2015). Assim, o estudo morfológico tem sua importância alterada e passa a buscar elementos que caracterizem os novos clados apontados pela análise filogenética molecular (Richter & Wirkner 2014; Giribet 2015). Como exemplos, tem-se que a caracterização de cristais no lenho de algumas Melastomataceae (ter Welle & Koek-Noorman 1981; van Vliet 1981) forneceu subsídios para o reconhecimento de megaestilóides (cristais de oxalato de cálcio maiores que 200µm; ter Welle & Mennega 1977) como uma sinapomorfia do clado que compreende Astronieae e Henrietteae (Penneys *et al.* 2010; Penneys 2013); a presença de estames em igual número ao perianto (isostemonia) em *Allomaieta*, *Alloneuron*, *Cyphostyla*, *Quipuanthus* e *Wurdastom* contribui para reuni-los sob Cyphostyleae (Michelangeli *et al.* 2011, 2014) e a vascularização dos estames (Wilson 1950), que parece um descritor útil para Melastomeae (Michelangeli *et al.* 2013). Por fim, a presença de três camadas celulares no tegumento externo dos óvulos do clado *Marcetia* (Caetano 2014), ao invés de duas, pode ser uma sinapomorfia que a segregue do *core* Melastomeae (Michelangeli *et al.* 2013; Rocha *et al.* 2016b).

A segunda questão está relacionada à própria variação morfológica dentro de Melastomataceae. Os táxons tradicionalmente reconhecidos na família foram definidos a partir de descritores estruturais. Uma vez que parte desses táxons tem se revelado não monofilética, a história desses caracteres utilizados para agrupá-los também não é compartilhada. O estabelecimento de *Merianthera* e Merianieae *s.str.* em linhagens não relacionadas (Goldenberg *et al.* 2012b) implica ao menos duas origens distintas para o apêndice dorsal conspicuo em seus estames. Da mesma maneira, os frutos bacáceos de Henrietteae e Miconieae (Penneys *et al.* 2010) não compartilham a mesma história evolutiva. Assim, é importante compreender como se dá a similaridade fenotípica aparente entre grupos pouco relacionados.

Sobre Morfologia Floral

Posto isso, fica clara a necessidade de aprofundar a compreensão morfológica em Melastomataceae. Para essa família, e angiospermas em geral (Endress 1990, 2002; Endress & Matthews 2012), a estrutura mais relevante a ser investigada do ponto de vista taxonômico são as flores. Tais estruturas podem ser entendidas como ramos modificados, de crescimento determinado, que portam esporofilos e outros órgãos foliares modificados (Leins & Erbar 2010; Claßen-Bockhoff 2016). As flores participam na reprodução sexuada das angiospermas e apresentam adaptações ao tipo de polinização (p.ex. abiótica ou biótica) (Endress 1994; Leins & Erbar 2010). No entanto, a gama de variações que as flores exibem não é ilimitada (Endress 2011), estando sujeita a diversos tipos de restrições (*constraints*) (Gould 1989; Willmore 2012), que canalizam/limitam a produção dessa variação. Existe, assim, um balanço entre a plasticidade e a contingência sobre um fenótipo (West-Eberhard 2003; Wagner 2014), que ao longo da história de uma linhagem define a “condição morfológica” que observamos. Ao levarmos estes pontos em consideração, somos capazes de estabelecer um estudo evolutivo (Richter & Wirkner 2014) da morfologia floral para Melastomataceae.

O estudo da Morfologia requer a análise de três aspectos (Amundson 2005; Richter & Wirkner 2014): (1) a descrição (e documentação) de parte de um organismo, (2) o desenvolvimento (ou ontogenia) dessa parte e (3) a relação dessa estrutura com outras partes (do mesmo organismo ou organismos diferentes). Todos esses quesitos são importantes para a delimitação de um conceito morfológico no sentido evolutivo (Richter & Wirkner 2014), que pode assim ter utilidade para a taxonomia (Kaplan 1984; Hufford 1996; Rutishauser & Moline 2005; Endress 2011). Dentro dessa abordagem é possível reconhecer as unidades evolutivamente homólogas (ou estados de caráter, na terminologia cladística) e ordená-las em uma série de transformação (ou caracteres) (Richter & Wirkner 2014; Wagner 2014). No caso da morfologia floral, vários caracteres podem ser reconhecidos, tais como

merisma (Ronse De Craene 2015; Kümpers *et al.* 2016), organização da flor (Igersheim *et al.* 1994; Simpson 1998; Gustafsson & Albert 1999; Kuzoff *et al.* 2001; Soltis & Hufford 2002), identidade dos verticilos/elementos (Ronse De Craene 2003; Sajo *et al.* 2010; Ronse De Craene & Brockington 2013; Claßen-Bockhoff & Meyer 2016) e composição dos órgãos (Drinnan & Ladiges 1988; Claßen-Bockhoff *et al.* 2004).

A parte da morfologia floral que mais tem proporcionado progresso nessa área é a ontogenia ou desenvolvimento floral (Endress 1990, 2002; Tucker 1997). O desenvolvimento de uma dada estrutura pode ser entendido como a formação de suas partes, em uma sequência ordenada e contínua, que resulta em uma combinação específica para sua linhagem (Schlichting & Pigliucci 1998; Müller 2003). Assim, cada estado de caráter floral tem uma trajetória ontogenética. A análise do desenvolvimento permite tanto uma descrição e interpretação mais acurada de um dado componente fenotípico (p.ex. Endress 2005; Pedersoli *et al.* 2010), como a comparação do desenvolvimento entre grupos relacionados, revelando diferenças que são resultantes de mudanças nas vias ontogenéticas (Müller 2008; Richter & Wirkner 2014). A detecção de tais diferenças durante o desenvolvimento floral pode ser encontrada em vários grupos de angiospermas, como Annonaceae (Saunders 2010), Araceae (Buzgo 2001), Asteraceae (Harris 1995), Cyperaceae (Vrijdaghs *et al.* 2011), Ericales (Schönenberger *et al.* 2010), *Euphorbia* (Prenner & Rudall 2007), Fabaceae (Tucker 2003), Magnoliaceae (Xu & Rudall 2006), Myrtaceae (Drinnan & Carrucan 2005), Nymphaeales (Schneider *et al.* 2003), Orchidaceae (Rudall *et al.* 2013) e Proteaceae (Douglas 1997). Já Melastomataceae, a despeito de sua diversidade floral, foi pouco estudada do ponto de vista ontogenético (Wanntorp *et al.* 2011). Os relatos disponíveis versam sobre alguns aspectos da ontogenia floral (Payer 1857), como merisma (Wanntorp *et al.* 2011), morfologia estaminal (Ziegler 1925; Leinfellner 1958) e estrutura do gineceu (van Heel 1958). A caracterização da estrutura floral dispõe de um número maior de trabalhos, com destaque para a anatomia vascular (van Tieghem 1875; Wilson 1950; Morley 1953; Eyde & Teeri 1967; Subramanyam & Narayana 1969; Devi *et al.* 1991; Baumgratz 1997) e as estruturas secretoras (Stein &

Tobe 1989; Tobe *et al.* 1989; Vogel 1997; Varassin *et al.* 2008; Kriebel 2014; Robil & Tolentino 2015; Kriebel *et al.* 2015).

A ampliação dos estudos de morfologia floral em Melastomataceae, em síntese, é importante por duas razões. A caracterização de unidades morfológicas dentro de clados, uma vez estabelecida, nos possibilita determinar séries de transformação para os estados de caráter após a análise comparativa sob um panorama filogenético (Kirchoff *et al.* 2009). Tal afirmação tem peso maior quanto remete a descrições de desenvolvimento floral. Desse modo, as transformações atribuídas a qualquer condição ao longo da filogenia adquirem significado explicativo quando acompanhadas das transformações ontogenéticas daquela condição (Richter & Wirkner 2014). De maneira complementar, há grande interesse em investigar os padrões ontogenéticos entre espécies pouco relacionadas com componentes florais similares em antese (Tucker 1997). Com isso, é possível elucidar os mecanismos envolvidos na recorrência estrutural e em que nível esta se expressa entre os grupos (Scotland 2011; Richter & Wirkner 2014; Ochoa & Rasskin-Gutman 2015). Além de ser uma questão relevante para a morfologia vegetal (Kaplan 2001; Claßen-Bockhoff 2001), estes estudos auxiliam no esclarecimento da disjunção observada no cladograma de uma característica aparentemente homóloga (West-Eberhard 2003; Wagner 2014).

Objetivos Gerais

Tendo em vista que (i) diferenças morfológicas da flor entre grupos relacionados são resultantes de mudanças ao longo do seu desenvolvimento e (ii) tais alterações são observáveis por meio de comparação, o objetivo geral desse trabalho é elucidar aspectos estruturais importantes em Melastomataceae, comparando o desenvolvimento floral em seis espécies do grupo.

Estrutura da Tese

Dentro dessa perspectiva, foram formulados objetivos específicos, tratados nos quatro capítulos subsequentes, conforme a seguinte divisão:

❖ **Capítulo 1.** Consiste na caracterização comparativa da estrutura floral, com detalhes sobre vascularização, de oito espécies (as seis do objetivo geral acrescidas de duas), distribuídas em cinco tribos/clados de Melastomataceae. Com essa comparação esperamos fornecer subsídios para a caracterização de alguns grupos recentemente circunscritos na família. Elaboramos algumas considerações sobre merisma, organização floral e padrões de vascularização para clados e subclados dentro de Melastomataceae.

❖ **Capítulo 2.** Consiste na investigação das bases ontogenéticas para a variação da posição do ovário em Melastomataceae. Foram analisadas seis espécies com flores epíginas ou períginas, nas quais o ovário pode ser súpero, semi-ínfero ou ínfero. O enfoque desse trabalho foi sobre a histogênese do ápice floral, onde buscamos identificar os padrões compartilhados e exclusivos de cada tipo de desenvolvimento. Nossos dados ilustram a importância do papel dos meristemas disruptivos no desenvolvimento floral na família e discutimos as implicações desse modelo ontogenético para o entendimento da evolução da posição do ovário em Melastomataceae.

❖ **Capítulo 3.** Trata-se da origem e diversidade estaminal em seis espécies de Melastomataceae. Nesse estudo, buscamos definir em quais etapas surgem as diferenças entre tamanho estaminal, forma do conectivo e seus apêndices sob enfoque comparativo. Identificamos padrões ontogenéticos na família e em grupos infrafamiliares. Discutimos suas implicações para a taxonomia e biologia floral.

❖ **Capítulo 4.** Este estudo elucida a constituição do cálice em *Leandra melastomoides* (Miconieae). Essa espécie foi escolhida como modelo por ser o tipo do segundo maior gênero de sua tribo, por apresentar uma condição frequente na tribo, que é a presença de dois elementos calicinais distintos e opostos. A disposição concêntrica dessas partes aparenta dois verticilos, sendo denominado às vezes como “cálice duplo”. Observamos vários estádios do desenvolvimento calicinal nessa espécie a fim de averiguar se ocorrem, de fato, um ou dois verticilos. Além de elucidar a constituição do cálice em *L. melastomoides*, discutimos possíveis relações dessa condição dentro de Melastomataceae a sua abrangência na família. Apresentamos também recomendações para uma terminologia desses casos.

Apêndice: Considerações sobre uma Terminologia para Melastomataceae

Adotamos algumas convenções para as descrições apresentadas no presente trabalho. Utilizamos eixos de referência conforme empregados em outros órgãos filomáticos (Cronk 2009) para as partes florais. A polaridade dos elementos florais é referida segundo (Fig. III): (1) a relação de proximidade com o eixo caulinar, ou próximo-distal; (2) as faces da lâmina, se dorsal (=abaxial) ou ventral (=adaxial); e (3) lateralização da lâmina, em referência à região mediana ou lateral (direito/esquerdo).

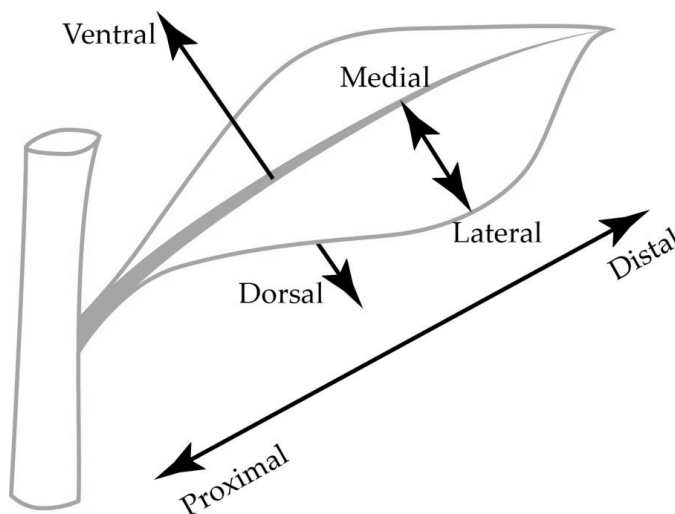


Figura III. Eixos de polaridade de uma folha. Modificado de Cronk (2009).

Os termos empregados aqui para se referir ao hipanto e estame de Melastomataceae são topográficos, não correspondendo a hipóteses morfológicas ou implicações evolutivas. Em relação ao hipanto, seguimos as recomendações de Leins *et al.* (1972) que fazem a distinção entre *hipanto ginecial* (quando associado ao gineceu) e *hipanto perígino* (quando não está associado ao gineceu)¹ (Fig. IV). O termo “*toro*” é adotado aqui segundo seu uso corrente na taxonomia de Melastomataceae, empregado para designar a região distal dilatada do hipanto perígino, onde estão inseridos os órgãos do androceu e perianto.

¹ Os termos correspondem à tradução livre de “*gynoeceial hypanthium*” e “*perigynous hypanthium*”, respectivamente. Leins *et al.* (1972) propõe ainda a denominação de “*hypantyhal ovary*” para ovários ínferos, que não é seguida aqui

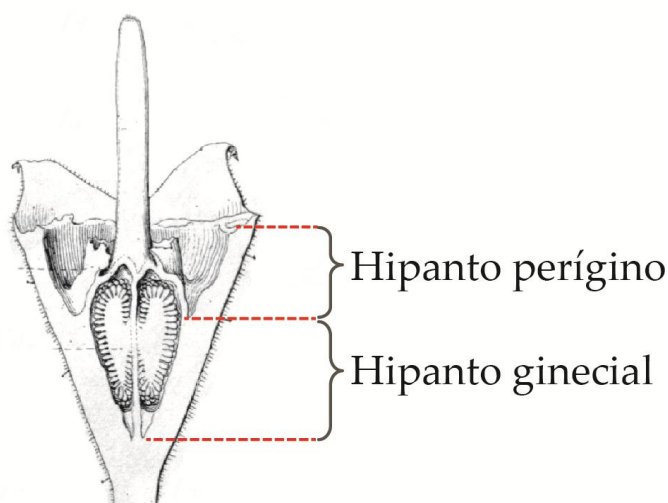


Figura IV. Terminologia do hipanto. Ilustração modificada de Blume (1851)².

Quanto aos estames, adotamos a descrição de Jacques-Félix (1994). As anteras são unidas ao filete por meio de um conectivo. Prolongamentos desse conectivo são chamados pedoconectivos. Projeções sobre o conectivo são chamadas apêndices, que podem ser ventrais ou dorsais (Fig. V).

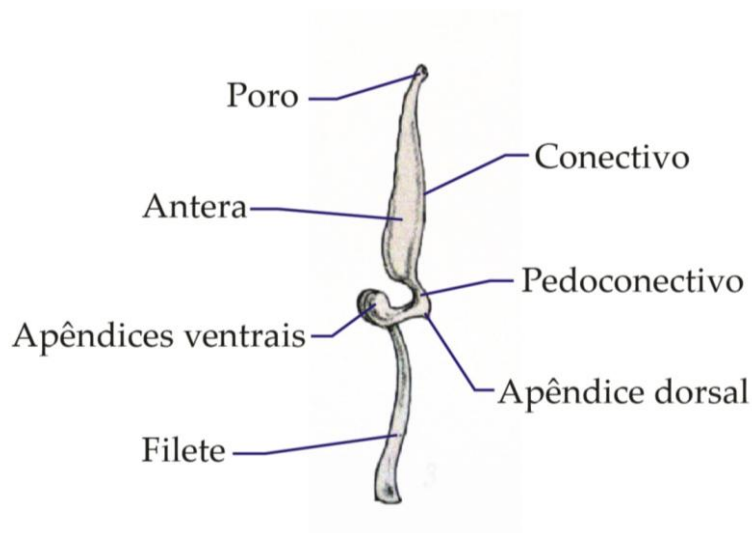


Figura V. Estame de Melastomataceae. Ilustração modificada de Grant *et al.* (1875)³.

² Seção longitudinal do ovário de *Bredia hirsuta* Blume (Sonerileae), in **Blume CL. 1851.** *Museum botanicum Lugduno-Batavum*, vol. 1: t. 5 pl. IV.

(http://plantgenera.org/illustration.php?id_illustration=83132)

³ Estame antepétalo de *Dissotis rotundifolia* (Sm.) Triana ["*Dissotis prostata*"] (Melastomeae) in **Grant et al. 1875.** *Transactions of the Linnean Society of London*, vol. 29: The botany of the Speke and Grant expedition from Zanzibar to Egypt, t. 39 (1875) [W.H. Fitch]

(http://plantillustrations.org/illustration.php?id_illustration=35904)

Os demais termos utilizados nas descrições seguem nomenclatura de Weberling (1989) e Beentje (2010). O indumento é descrito segundo Milanez & Machado (2011).

Bibliografia:

- Amorim AM, Goldenberg R, Michelangeli FA. 2009.** A new species of *Physeterostemon* (Melastomataceae) from Bahia, Brazil, with notes on the phylogeny of the genus. *Systematic Botany* **34**: 324–329.
- Amorim AM, Jardim JG, Goldenberg R. 2014.** *Physeterostemon gomesii* (Melastomataceae): the fourth species of this endemic genus in Bahia, Brazil. *Phytotaxa* **175**: 45–50.
- Amundson R. 2005.** *The Changing Role of the Embryo in Evolutionary Thought*. Cambridge: Cambridge University Press.
- APG IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* **181**: 1–20.
- Baumgratz JFA. 1985.** Morfologia dos frutos e sementes de Melastomataceas brasileiras. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* **27**: 113–155.
- Baumgratz JFA. 1997.** Revisão taxonômica do gênero *Huberia* DC. (Melastomataceae). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- Baumgratz JFA, Caddah MK, Chiavegatto B, Goldenberg R, Guimarães PJF, Koschnitzke C, Kriebel R, Lima LFG de, Martins AB, Michelangeli FA, Reginato M, Rocha MJR, Bernardo KFR, Romero R, Rosa P, Silva-Gonçalves KC, Souza MLDR, Woodgyer EM. 2016.** Melastomataceae. *Lista de Espécies da Flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://reflora.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB161>
- Beentje HJ. 2010.** *The Kew Plant Glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Kew.
- Berger BA, Kriebel R, Spalink D, Sytsma KJ. 2016.** Divergence times, historical biogeography, and shifts in speciation rates of Myrtales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **95**: 116–136.
- Buzgo M. 2001.** Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **136**: 393–425.
- Caetano APS. 2014.** Contribuição da embriologia na sistemática e na elucidação da apomixia em Melastomataceae Juss. Tese de doutorado. Universidade Estadual de

Campinas.

- Claßen-Bockhoff R. 2001.** Plant morphology: the historic concepts of Wilhelm Troll, Walter Zimmermann and Agnes Arber. *Annals of Botany* **88**: 1153–1172.
- Claßen-Bockhoff R. 2016.** The shoot concept of the flower: still up to date? *Flora* **221**: 46–53.
- Claßen-Bockhoff R, Crone M, Baikova E. 2004.** Stamen development in *Salvia* L.: homology reinvestigated. *International Journal of Plant Sciences* **165**: 475–498.
- Claßen-Bockhoff R, Meyer C. 2016.** Space matters: meristem expansion triggers corona formation in *Passiflora*. *Annals of Botany* **117**: 277–290.
- Clausing G, Meyer K, Renner SS. 2000.** Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within Melastomataceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **133**: 303–326.
- Clausing G, Renner SS. 2001.** Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* **88**: 486–498.
- Cogniaux A. 1891.** Melastomaceae. In: De Candolle ALPP, De Candolle C, eds. *Monographiae Phanerogamarum*. Paris: Masson, 1–1256.
- Conti E, Litt A, Sytsma KJ. 1996.** Circumscription of Myrtales and their relationships to other rosids: evidence from *rbcL* sequence data. *American Journal of Botany* **83**: 221–233.
- Cronk QCB. 2009.** *The Molecular Organography of Plants*. New York: Oxford University Press.
- Dahlgren R, Thorne RF. 1984.** The order Myrtales: circumscription, variation, and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71**: 633–699.
- Devi DR, Satyavathi DVL, Narayana L. 1991.** Floral anatomy of some Melastomataceae. *Feddes Repertorium* **102**: 595–599.
- Douglas AW. 1997.** The developmental basis of morphological diversification and synorganization in flowers of Conospermeae (*Stirlingia* and Conosperminae: Proteaceae). *International Journal of Plant Sciences* **158**: S13–S48.

- Drinnan AN, Ladiges PY. 1988.** Perianth development in *Angophora* and the bloodwood Eucalypts (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution* **160**: 219–239.
- Drinnan AN, Carrucan AE. 2005.** The ontogenetic basis for floral diversity in *Agonis*, *Leptospermum* and *Kunzea* (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution* **251**: 71–88.
- Endress PK. 1990.** Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society* **39**: 153–175.
- Endress PK. 1994.** *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Endress PK. 2002.** Morphology and angiosperm systematics in the molecular era. *The Botanical Review* **68**: 545–570.
- Endress PK. 2005.** Carpels in *Brasenia* (Cabombaceae) are completely ascidiate despite a long stigmatic crest. *Annals of Botany* **96**: 209–215.
- Endress PK. 2011.** Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany* **98**: 370–396.
- Endress PK, Matthews ML. 2012.** Progress and problems in the assessment of flower morphology in higher-level systematics. *Plant Systematics and Evolution* **298**: 257–276.
- Eyde RH, Teeri JA. 1967.** Floral anatomy of *Rhexia virginica* (Melastomataceae). *Rhodora* **69**: 163–178.
- Fritsch PW, Almeda F, Renner SS, Martins AB, Cruz BC. 2004.** Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *American Journal of Botany* **91**: 1105–1114.
- Giribet G. 2015.** Morphology should not be forgotten in the era of genomics—a phylogenetic perspective. *Zoologischer Anzeiger - A Journal of Comparative Zoology* **256**: 96–103.
- Goldenberg R, Amorim AM. 2006.** *Physeterostemon* (Melastomataceae): a new genus and two new species from the Bahian Atlantic Forest, Brazil. *Taxon* **55**: 965–972.
- Goldenberg R, Penneys DS, Almeda F, Judd WS, Michelangeli FA. 2008.** Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a

- megadiverse neotropical genus. *International Journal of Plant Sciences* **169**: 963–979.
- Goldenberg R, Baumgratz JFA, Souza MLDR. 2012a.** Taxonomia de Melastomataceae no Brasil: retrospectiva, perspectivas e chave de identificação para os gêneros. *Rodriguésia* **63**: 145–161.
- Goldenberg R, Fraga CN de, Fontana AP, Nicolas AN. 2012b.** Taxonomy and phylogeny of Merianthera (Melastomataceae). *Taxon* **61**: 1040–1056.
- Goldenberg R, Almeda F, Sosa K, Ribeiro RC, Michelangeli FA. 2015.** *Rupestrea*: a new Brazilian genus of Melastomataceae, with anomalous seeds and dry indehiscent fruits. *Systematic Botany* **40**: 561–571.
- Goldenberg R, Michelangeli FA, Aona LYS, Amorim AM. 2016.** Angiosperms and the Linnean shortfall: three new species from three lineages of Melastomataceae at one spot at the Atlantic Forest. *PeerJ* **4**: e1824.
- Gould SJ. 1989.** A developmental constraint in *Cerion*, with comments of the definition and interpretation of constraint in evolution. *Evolution* **43**: 516–539.
- Groenendijk JP, Bouman F, Cleef AM. 1996.** An exploratory study on seed morphology of *Miconia* Ruiz & Pavón (Melastomataceae), with taxonomic and ecological implications. *Acta Botanica Neerlandica* **45**: 323–344.
- Gustafsson MHG, Albert VA. 1999.** Inferior ovaries and angiosperm diversification. In: Hollingsworth PM, Bateman RM, Gornall RJ, eds. *Molecular Systematics and Plant Evolution*. London: Taylor & Francis, 403–431.
- Hamilton A. 2014.** *The Evolution of Phylogenetic Systematics*. Los Angeles: University of California Press.
- Harris EM. 1995.** Inflorescence and floral ontogeny in Asteraceae: a synthesis of historical and current concepts. *The Botanical Review* **61**: 93–278.
- van Heel WA. 1958.** The pistil of *Bertolonia marmorata* Naud. (Melastomataceae). *Blumea* **4S**: 144–148.
- Hickey LJ. 1973.** Classification of the architecture of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany* **60**: 17–33.
- Hufford L. 1996.** The morphology and evolution of male reproductive structures of

- Gnetales. *International Journal of Plant Sciences* **157**: S95–S112.
- Igersheim A, Puff C, Leins P, Erbar C. 1994.** Gynoecial development of *Gaertnera* Lam. and of presumably allied taxa of the Psychotrieae (Rubiaceae): secondarily “superior” vs. inferior ovaries. *Botanische Jahrbücher* **116**: 401–414.
- Jacques-Félix H. 1994.** Histoire des Melastomataceae d’Afrique. *Bulletin du Muséum national d’histoire naturelle. Section B, Adansonia* **16**: 235–311.
- Johnson LAS, Briggs BG. 1984.** Myrtales and Myrtaceae - a phylogenetic analysis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71**: 700–756.
- Kaplan DR. 1984.** The concept of homology and its central role in the elucidation of plant systematic relationships. In: Duncan T, Stuessy TF, eds. *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. New York: Columbia University Press, 51–70.
- Kaplan DR. 2001.** The science of plant morphology: definition, history, and role in modern biology. *American Journal of Botany* **88**: 1711–1741.
- Kirchoff BK, Lagomarsino LP, Newman WH, Bartlett ME, Specht CD. 2009.** Early floral development of *Heliconia latispatha* (Heliconiaceae), a key taxon for understanding the evolution of flower development in the Zingiberales. *American Journal of Botany* **96**: 580–593.
- Kriebel R. 2014.** Notes on floral morphology and anatomy of *Tessmannianthus carinatus* (Melastomataceae). *Caldasia* **36**: 17–22.
- Kriebel R, Michelangeli FA, Kelly LM. 2015.** Discovery of unusual anatomical and continuous characters in the evolutionary history of *Conostegia* (Miconieae: Melastomataceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **82**: 289–313.
- Kubitzki K. 2007.** Introduction to the groups treated in this volume. In: Kubitzki K, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants. Eudicots*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1–20.
- Kümpers BMC, Richardson JE, Anderberg AA, Wilkie P, Ronse De Craene LP. 2016.** The significance of meristic changes in the flowers of Sapotaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **180**: 161–192.

- Kuzoff RK, Hufford L, Soltis DE. 2001.** Structural homology and developmental transformations associated with ovary diversification in *Lithophragma* (Saxifragaceae). *American Journal of Botany* **88**: 196–205.
- Leinfellner W. 1958.** Zur Morphologie des Melastomaceen-Staubblattes. *Österreichische Botanische Zeitschrift* **105**: 44–70.
- Leins P, Erbar C. 2010.** *Flower and Fruit: morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart.
- Leins P, Merxmüller H, Sattler R. 1972.** Zur terminologie interkalärer Becherbildungen in Blüten. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **85**: 294.
- Martin C V, Little DP, Goldenberg R, Michelangeli FA. 2008.** A phylogenetic evaluation of *Leandra* (Miconieae, Melastomataceae): a polyphyletic genus where the seeds tell the story, not the petals. *Cladistics* **24**: 315–327.
- Maxwell JF. 1981.** A revision of the genus *Pternandra* (Melastomataceae). *Gardens' Bulletin Singapore* **34**: 1–90.
- Mendoza H, Ramírez B. 2006.** *Guía ilustrada de géneros de Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Univerisad del Cauca.
- Michelangeli FA, Penneys DS, Giza J, Soltis DE, Hils MH, Skean JD. 2004.** A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on *nrITS* sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* **53**: 279–290.
- Michelangeli FA, Judd WS, Penneys DS, Skean JD, Bécquer-Granados ER, Goldenberg R, Martin C V. 2008.** Multiple events of dispersal and radiation of the tribe Miconieae (Melastomataceae) in the Caribbean. *The Botanical Review* **74**: 53–77.
- Michelangeli FA, Nicolas AN, Morales-Puentes ME, David H. 2011.** Phylogenetic relationships of *Allomaieta*, *Alloneuron*, *Cyphostyla*, and *Wurdastom* (Melastomataceae) and the resurrection of the tribe Cyphostyleae. *International Journal of Plant Sciences* **172**: 1165–1178.
- Michelangeli FA, Guimarães PJF, Penneys DS, Almeda F, Kriebel R. 2013.**

- Phylogenetic relationships and distribution of New World Melastomeae (Melastomataceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**: 38–60.
- Michelangeli FA, Ulloa Ulloa C, Sosa K. 2014.** *Quipuanthus*, a new genus of Melastomataceae from the Foothills of the Andes in Ecuador and Peru. *Systematic Botany* **39**: 533–540.
- Milanez CRD, Machado SR. 2011.** SEM studies on the leaf indumentum of six Melastomataceae species from Brazilian Cerrado. *Rodriguésia* **62**: 203–212.
- Morales-Puentes ME, Penneys DS. 2010.** New species of *Chalybea* and *Huillaea* (Melastomataceae). *Brittonia* **62**: 26–34.
- Morley T. 1953.** The genus *Mouriri* (Melastomataceae). A sectional revision based on anatomy and morphology. *University of California Publications in Botany* **26**: 223–312.
- Morley T. 1976.** Memecyleae (Melastomataceae). *Flora Neotropica*. New York: New York Botanical Garden Press, 1–295.
- Müller GB. 2003.** Homology: the evolution of morphological organization. In: Müller GB, Newman SA, eds. *Origination of Organismal Form: Beyond the Gene in Developmental and Evolutionary Theory*. Boston: The MIT Press, 51–69.
- Müller GB. 2008.** Evo-devo as a discipline. In: Minelli A, Fusco G, eds. *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 3–29.
- Naudin CV. 1852.** Melastomacearum monographicae descriptionis. *Annales des Sciences Naturelles. Botanique. ser. 3* **18**: 257–294.
- Ocampo G, Almeda F. 2013.** Seed diversity in the Miconieae (Melastomataceae): morphological characterization and phenetic relationships. *Phytotaxa* **80**: 1–129.
- Ochoa C, Rasskin-Gutman D. 2015.** Evo-devo mechanisms underlying the continuum between homology and homoplasy. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution* **324**: 91–103.
- Payer J-B. 1857.** *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris: Masson.
- Pedersoli GD, Paulino JV, Leite VG, Teixeira SP. 2010.** Elucidating enigmatic floral

- issues in *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *International Journal of Plant Sciences* **171**: 834–846.
- Penneys DS. 2013.** Preliminary phylogeny of the Astronieae (Melastomataceae) based on nuclear and plastid DNA sequence data , with comments on the philippine endemic genus, *Astrocalyx*. *Philippine Journal of Science* **142**: 159–168.
- Penneys DS, Michelangeli FA, Judd WS, Almeda F. 2010.** Henrietteae (Melastomataceae): a new neotropical berry-fruited tribe. *Systematic Botany* **35**: 783–800.
- Penneys DS, Judd WS. 2011.** Phylogenetics and morphology in the Blakeeae (Melastomataceae). *International Journal of Plant Sciences* **172**: 78–106.
- Penneys DS, Judd WS. 2013.** A revised circumscription for the Blakeeae (Melastomataceae) with associated nomenclatural adjustments. *PhytoKeys* **32**: 17–32.
- Penneys DS, Almeda F, Michelangeli FA, Fritsch PW. 2013.** A survey of remarkable evolutionary trends in the Melastomataceae. *Botany 2013*. New Orleans: Botanical Society of America, 39001.
- Prenner G, Rudall PJ. 2007.** Comparative ontogeny of the cyathium in *Euphorbia* (Euphorbiaceae) and its allies: exploring the organ flower inflorescence boundary. *American Journal of Botany* **94**: 1612–1629.
- Renner SS. 1993.** Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* **13**: 519–540.
- Renner SS, Clausen G, Meyer K. 2001.** Historical biogeography of Melastomataceae: the roles of tertiary migration and long-distance dispersal. *American Journal of Botany* **88**: 1290–1300.
- Richter S, Wirkner CS. 2014.** A research program for evolutionary morphology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **52**: 338–350.
- Robil JLM, Tolentino VS. 2015.** Histological localization of tannins at different developmental stages of vegetative and reproductive organs in *Medinilla magnifica* (Melastomataceae). *Flora* **217**: 82–89.

- Rocha MJR, Guimarães PJF, Michelangeli FA, Romero R. 2016a.** Phylogenetic placement and a new circumscription of *Poteranthera* (Microlicieae; Melastomataceae). *Phytotaxa* **263**: 219–232.
- Rocha MJR, Batista JAN, Guimarães PJF, Michelangeli FA. 2016b.** Phylogenetic relationships in the *Marcetia* alliance (Melastomeae, Melastomataceae) and implications for generic circumscription. *Botanical Journal of the Linnean Society* **181**: 585–609.
- Ronse De Craene LP. 2003.** The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S225–S235.
- Ronse De Craene LP. 2016.** Meristic changes in flowering plants: how flowers play with numbers. *Flora* **221**: 22–37.
- Ronse De Craene LP, Brockington SF. 2013.** Origin and evolution of petals in angiosperms. *Plant Ecology and Evolution* **146**: 5–25.
- Rouhan G, Gaudeul M. 2014.** Plant taxonomy: a historical perspective, current challenges, and perspectives. In: Besse P, ed. *Molecular Plant Taxonomy: Methods & Protocols, Methods in Molecular Biology*. vol 1115. New York: Springer Science+Business Media, 1–37.
- Rudall PJ, Perl CD, Bateman RM. 2013.** Organ homologies in orchid flowers re-interpreted using the Musk Orchid as a model. *PeerJ* **1**: e26.
- Rutishauser R, Moline P. 2005.** Evo-devo and the search for homology (“sameness”) in biological systems. *Theory in Biosciences* **124**: 213–241.
- Sajo MG, Mello-Silva R, Rudall PJ. 2010.** Homologies of floral structures in Velloziaceae with particular reference to the corona. *International Journal of Plant Sciences* **171**: 595–606.
- Saunders RMK. 2010.** Floral evolution in the Annonaceae: hypotheses of homeotic mutations and functional convergence. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* **85**: 571–91.
- Schlichting CD, Pigliucci M. 1998.** *Phenotypic Evolution: A Reaction Norm Perspective*. Sunderland: Sinauer Associates.

- Schneider EL, Tucker SC, Williamson PS. 2003.** Floral development in the Nymphaeales. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S279–S292.
- Schönenberger J, von Balthazar M, Sytsma KJ. 2010.** Diversity and evolution of floral structure among early diverging lineages in the Ericales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**: 437–448.
- Scotland RW. 2011.** What is parallelism? *Evolution & Development* **13**: 214–227.
- Simpson MG. 1998.** Reversal in ovary position from inferior to superior in the Haemodoraceae: evidence from floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences* **159**: 466–479.
- Soltis DE, Hufford L. 2002.** Ovary position diversity in Saxifragaceae: clarifying the homology of epigyny. *International Journal of Plant Sciences* **163**: 277–293.
- Soltis DE, Fishbein M, Kuzoff RK. 2003.** Reevaluating the evolution of epigyny: data from phylogenetics and floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S251–S264.
- Stein BA, Tobe H. 1989.** Floral nectaries in Melastomataceae and their systematic and evolutionary implications. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **76**: 519–531.
- Stevens PF. 2001.** Myrtales. *Angiosperm phylogeny website*: Page last updated: 05/12/2015.
- Stone RD. 2006.** Phylogeny of major lineages in Melastomataceae, subfamily Olisbeoideae: utility of nuclear glyceraldehyde 3-Phosphate Dehydrogenase (GapC) gene sequences. *Systematic Botany* **31**: 107–121.
- Subramanyam K, Narayana L. 1969.** A contribution to the floral anatomy of some members of Melastomataceae. *Journal of Japanese Botany* **44**: 6–16.
- van Tieghem PEL. 1875.** Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *Memoires Presentes par Divers Savants a l'Academie des Sciences de l'Institut Imperial de France. Série 2* **2I**: 1–261 & 16 planches.
- Tobe H, Hakki MI, Langhammer L. 1989.** Floral nectary in *Medinilla magnifica*, an Old World Melastomataceae. *Botanische Jahrbücher* **111**: 57–62.
- Triana JJ. 1871.** Les Mélastomacées. *Transactions of the Linnean Society of London*.

- Botany* **28**: 1–188.
- Tucker SC. 1997.** Floral evolution, development, and convergence: the hierarchical-significance hypothesis. *International Journal of Plant Sciences* **158**: S143–S161.
- Tucker SC. 2003.** Floral development in legumes. *Plant Physiology* **131**: 911–926.
- Varassin IG, Penneys DS, Michelangeli FA. 2008.** Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. *Annals of Botany* **102**: 899–909.
- van Vliet GJMC. 1981.** Wood anatomy of the palaeotropical Melastomataceae. *Blumea* **27**: 395–462.
- Vogel S. 1997.** Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives I. substitutive nectaries. *Flora* **192**: 305–333.
- Vrijdaghs A, Reynders M, Muasya AM, Larridon I, Goetghebeur P, Smets EF. 2011.** Morphology and development of spikelets and flowers in *Cyperus* and *Pycneus* (Cyperaceae). *Plant Ecology and Evolution* **144**: 44–63.
- Wagner GP. 2014.** *Homology, genes, and evolutionary innovation*. Princeton: Princeton University Press.
- Wanntorp L, Puglisi C, Penneys DS, Ronse De Craene LP. 2011.** Multiplications of floral organs in flowers - a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales). In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP, eds. *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special Volume Series*. Cambridge: Cambridge University Press, 218–235.
- Weberling F. 1989.** *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ter Welle BJH, Koek-Noorman J. 1981.** Wood anatomy of the neotropical Melastomataceae. *Blumea* **27**: 335–394.
- ter Welle BJH, Mennega A. 1977.** On the presence of large styloids in the secondary xylem of the genus *Henriettea* (Melastomataceae). *IAWA Bulletin* **2**: 31–35.
- West-Eberhard MJ. 2003.** *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.
- Whiffin T, Tomb AS. 1972.** The systematic significance of seed morphology in the neotropical capsular-fruited Melastomataceae. *American Journal of Botany* **59**: 411–

422.

Willmore KE. 2012. The body plan concept and its centrality in evo-devo. *Evolution: Education and Outreach* **5**: 219–230.

Wilson CL. 1950. Vasculature of the stamen in the Melastomaceae, with some phyletic implications. *American Journal of Botany* **37**: 431–444.

Xu F-X, Rudall PJ. 2006. Comparative floral anatomy and ontogeny in Magnoliaceae. *Plant Systematics and Evolution* **258**: 1–15.

Ziegler A. 1925. Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. *Botanisches Archiv: Zeitschrift für die gesamte Botanik* **9**: 398–467.

Capítulo 1. Estrutura floral comparada de Melastomataceae

1.1. Resumo

As flores de Melastomataceae apresentam variação no merisma, número de verticilos, número de órgãos dentro do verticilo, e posição relativa entre eles. Essa família tem passado por importantes mudanças taxonômicas, o que demanda estudos comparativos a fim de verificar a validade dos novos relacionamentos propostos, bem como caracterizar os grupos recém-circunscritos. O presente trabalho tem por objetivo descrever e comparar a anatomia floral de espécies de Melastomataceae pertencentes a linhagens distintas. Ênfase foi dada à vascularização floral. Foram analisadas flores em pré-antese de oito espécies pertencentes a grupos distantemente relacionados por meio de microscopia de luz e eletrônica de varredura. A vascularização do hipanto é conservada entre as espécies e consiste de feixes verticais (em igual número ao de estames) que se unem horizontalmente em anel na extremidade distal do hipanto. Este anel está envolvido no suprimento de todos os órgãos do perianto. Os estames são vascularizados por apenas um traço que se separa do feixe hipantial pouco antes de formar o anel vascular. A organização do sistema vascular do gineceu parece independente da posição que o ovário ocupa na flor. As variações principais da anatomia vascular dizem respeito à presença ou não de ramificação do traço estaminal, a origem dos traços carpelares dorsais e o suprimento vascular do estilete. O número de carpelos tende a ser menor do que os demais órgãos, sendo independente do merisma floral, como reflexo da organização vascular distinta. Por outro lado, o número de elementos do perianto e androceu parece atrelado ao número de traços do hipanto, não sendo suscetível a variação em relação ao merisma floral. O hipanto perígino possui um tecido colenquimático ou esclerenquimático na sua região periférica, o que pode conferir sustentação mecânica. Todas as espécies estudadas apresentam células fenólicas e com drusas em seus órgãos florais. O indumento é variável, consistindo de emergências glandulares e não glandulares, além de tricomas glandulares e tectores. A relevância dos dados obtidos é avaliada para a taxonomia de Melastomataceae num contexto filogenético.

Palavras-chave: anatomia vascular, androceu, gineceu, hipanto, merisma, morfologia floral, Myrtales.

1.2. Introdução

O avanço recente nos estudos filogenéticos tem promovido mudanças para a taxonomia vegetal no século XXI (Godfray & Knapp 2004; Rouhan & Gaudeul 2014) em quase todos os níveis hierárquicos (Soltis *et al.* 2005). Alguns grupos reconhecidos tradicionalmente se mostraram não monofiléticos (p.ex. “Dicotiledôneas”, que abrangia linhagens basais de angiospermas e Eudicotiledôneas; Soltis *et al.* 2005); enquanto outros grupos considerados próximos atualmente nunca haviam sido tratados como relacionados (p.ex. Euphorbiaceae e Rafflesiaceae; Davis *et al.* 2007; Endress *et al.* 2013). A maior parte dessas relações de parentesco inesperadas foi revelada por análises (macro)moleculares (ver Soltis *et al.* 2005), que se tornaram a fonte principal de informação para a inferência cladística desde as últimas décadas (Rouhan & Gaudeul 2014). O surgimento de grupos taxonômicos “inusitados” representa uma oportunidade para estudos morfológicos (Richter & Wirkner 2014; Giribet 2015), uma vez que há necessidade de reconhecer quais caracteres estruturais fornecem sinapomorfias para tais clados emergentes (Endress 2002; Endress & Matthews 2012). Além disso, a recircunscrição de táxons demanda a redefinição da sua proposta de agrupamento (dentro de uma perspectiva “intencional”; Franz *et al.* 2008), o que pode ser obtido com a elucidação de suas características morfológicas (Giribet 2015).

Melastomataceae e grande parte das Rosídeas certamente estão incluídas neste panorama (Endress & Matthews 2006; Schönenberger & von Balthazar 2006). Melastomataceae é uma das nove famílias de Myrtales (Dahlgren & Thorne 1984; APG IV 2016; Berger *et al.* 2016), tem distribuição cosmopolita e compreende mais de cinco mil espécies em 170 gêneros (Renner 1993; Goldenberg *et al.* 2015). A circunscrição tradicional de Melastomataceae reconhece treze tribos (p.ex. Cogniaux 1891). No entanto, estudos da última década tem alterado essa proposta (Clausing & Renner 2001b; Michelangeli *et al.* 2004, 2013; Goldenberg *et al.* 2012, 2015), o que pode mudar o número de tribos na família (Penneys *et al.* 2013) (Fig. 1.1). Mudanças

importantes também têm ocorrido na delimitação de gêneros (Fritsch *et al.* 2004; Goldenberg *et al.* 2008; Penneys & Judd 2013).

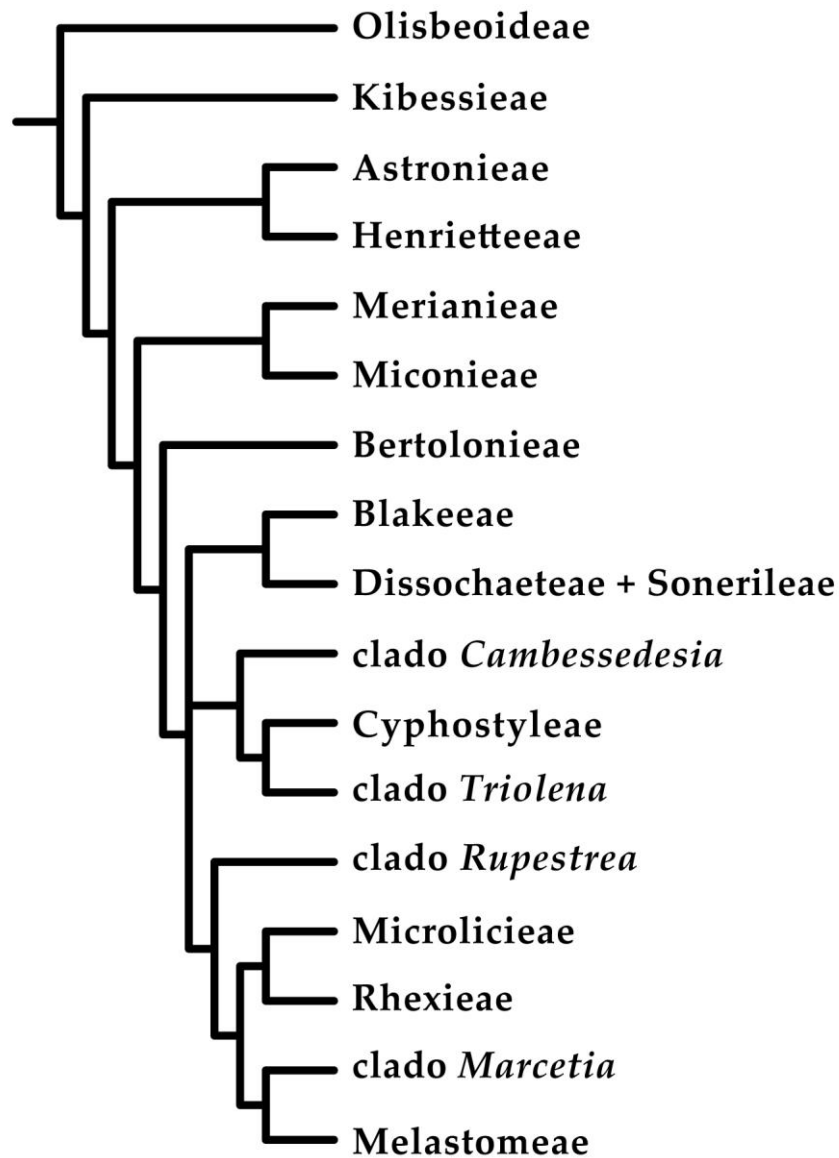


Figura 1.1. Filogenia de Melastomataceae. Relações entre os grupos principais da família, a partir de Clausen & Renner (2001b), Goldenberg *et al.* (2012, 2015) e Michelangeli *et al.* (2013). Os grupos informais seguem Goldenberg *et al.* (2015).

A caracterização da morfologia da flor tem sido muito utilizada para o reconhecimento dos novos grupos apontados pelas análises cladísticas baseadas em caracteres moleculares (Endress 2002; Endress & Matthews 2012), em especial, sob abordagem comparativa, em níveis hierárquicos superiores (Matthews & Endress 2006; Schönenberger *et al.* 2010; Sajo & Rudall 2012; Endress *et al.* 2013) e inferiores (Stauffer *et al.* 2004; Löfstrand & Schönenberger 2015; Tobe 2015). Estudos desse tipo ainda são escassos em Melastomataceae, apesar da importância dos caracteres florais para a delimitação de tribos e gêneros reconhecida por muitos autores (p.ex. Naudin 1852; Triana 1871; Cogniaux 1891; Renner 1993). Nesse sentido, os descritores florais que apresentam maior variação (e potencial taxonômico) são merisma (Renner 1993; Wanntorp *et al.* 2011), forma dos estames (Triana 1871; Wilson 1950; Jacques-Félix 1994; Goldenberg *et al.* 2008) e posição do ovário (Soltis *et al.* 2003).

1.3. Objetivos

O objetivo do presente capítulo é descrever e comparar a estrutura floral em espécies de linhagens distintas de Melastomataceae, com ênfase na vascularização. Pretende-se avaliar em quais níveis taxonômicos ocorre variação dos caracteres florais na família.

1.4. Materiais & métodos

Sete espécies de quatro tribos e uma espécie do clado *Rupestrea* (Goldenberg *et al.* 2015) que possui apenas um gênero e não está subordinada a nenhuma tribo formal (*'incertae sedis'*) foram analisadas (Tabela 1.1).

Tabela 1.1. Lista de espécies de Melastomataceae estudadas.

Espécie	Tribo	Local/data de coleta	Número do coletor	Voucher
<i>Henriettea saldanhae</i> Cogn.	Henrietteae	Ubatuba - SP 19/out/2011	J.P. Basso- Alves <i>et al.</i> 10	UPCB 56300
<i>Leandra melastomoides</i> Raddi	Miconieae	Jundiaí - SP 28/mar/2014	A.P.S. Caetano <i>et al.</i> 50	UEC 183554
<i>Miconia dodecandra</i> Cogn.	Miconieae	Ubatuba - SP 19/nov/2011	A.P.S. Caetano <i>et al.</i> 28	UEC 178711
<i>Microlicia euphorbioides</i> Mart.	Microlicieae	Pedregulho - SP 17/dez/2012	J.P. Basso- Alves <i>et al.</i> 25	SP 370229
<i>Pleiochiton ebracteatum</i> Triana	Miconieae	Ubatuba - SP 20/out/2011	A.P.S. Caetano <i>et al.</i> 22	UEC 178718
<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.	Microlicieae	Uberlândia-MG 07/abr/2011	J.P. Basso- Alves <i>et al.</i> 41	HUFU 56564
<i>Rupestrea johnwurdackiana</i> (Baumgratz & D'El Rei Souza) Michelang., Almeda & R.Goldenb	clado <i>Rupestrea</i>	Mucugê - BA 24/abr/2014	R.Goldenberg 1813	UPCB 82455
<i>Tibouchina clinopodifolia</i> (DC.) Cogn	Melastomeae	Ubatuba - MG 31/out/2012	A.P.S. Caetano <i>et al.</i> 31	UEC 178713

Para cada espécie foram coletados flores e botões florais em pré-antese, fixados com solução de Karnovsky (glutaraldeído a 1% em tampão fosfato 0,1M e pH=7,2; paraformaldeído a 4%; modificado de McDowell & Trump 1976) ou FGAA (solução etanol a 43,1%, ácido acético a 4,55%, paraformaldeído a 8,8% e glutaraldeído a 2,22%; Lersten & Curtis 1988) e estocados em etanol 70%. Posteriormente esses materiais foram desidratados em série etanólica e incluídos em resina plástica (*historesin*) Leica. Cortes transversais e longitudinais foram feitos em micrótomo rotativo Leica RM 2245 (5-8 μ m de espessura) com navalha de aço e

aderidos em lâminas de vidro. Os cortes foram corados com Azul de Toluidina (Feder & O'Brien 1968) [C.I. 52040] 0,05% em tampão fosfato (pH=6,8) por 5 minutos e montados em lâmina histológica com água destilada e lamínula de vidro no momento da observação. As observações e fotografias digitais foram obtidas com câmera digital Leica DFC 320 acoplada em microscópio de luz Leica DM 4500 B.

Para o exame de superfície em microscopia eletrônica de varredura (MEV), os materiais foram desidratados em série etanólica, submetidos ao ponto crítico em um aparelho Balzers CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita adesiva de carbono ou colóide grafite e, então, cobertos com ouro por 200 segundos em um metalizador Balzers SCD 050. As observações foram efetuadas no Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biologia/UNICAMP, em um microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-5200; e no Departamento de Biologia Celular e Molecular e Bioagentes Patogênicos da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP, em um microscópio eletrônico de varredura JSM-6610LV. As imagens foram obtidas em 10kV ou 25kV.

A vascularização floral foi avaliada por meio de diafanização de peças inteiras. Para tal, botões e partes florais foram reidratados, tratados com NaOH (20%) por 2 horas, lavados em água deionizada e clarificados em solução hipoclorito (30%), de 7 a 30 dias, em estufa a 60°C. Posteriormente, tais materiais foram desidratados e corados com Safranina 1% em meio alcoólico por 30 minutos. Para observação, as peças foram montadas em glicerina, entre lamina e lamínula, e observadas em microscópio de luz ou microscópio estereoscópico Leica M205C.

As imagens obtidas serviram de base para a elaboração dos diagramas longitudinais e transversais feitos com Adobe Illustrator (Redwood City, California, USA). A elaboração dos diagramas florais segue as recomendações de Ronse De Craene (2010). Os nomes dos táxons específicos seguem a grafia da lista de *Melastomataceae.net* (<http://www.melastomataceae.net/MELnames/>).

Terminologia utilizada:

Algumas convenções terminológicas foram adotadas na descrição dos resultados, conforme segue (Fig. 1.2).

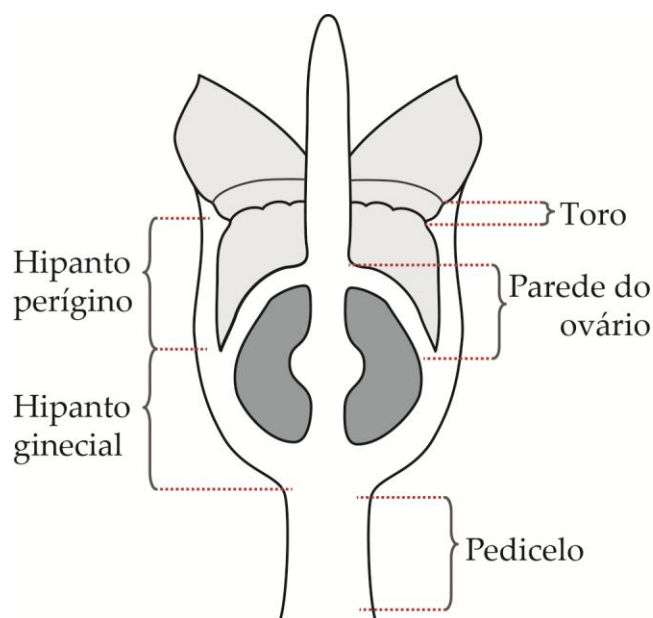


Figura 1.2. Flor esquemática de uma Melastomataceae.

Hipanto ginécial: designa a região do hipanto associada ao ovário (Leins *et al.* 1972). Seu desenvolvimento é conjugado aos carpelos, o que torna essa estrutura complexa no envoltório dos óvulos (Leins 1972; Sattler 1974).

Hipanto perígino: designa a região do hipanto que não está associada ao ovário (Leins *et al.* 1972). Seu desenvolvimento não envolve a base dos primórdios carpelares, estando restrito aos primórdios dos órgãos do perianto e androceu (Leins 1972).

Parede do ovário: utilizado aqui somente para a parte do gineceu que envolve os óvulos e não está associada ao hipanto ginécial.

Pedicelo floral: porção proximal do eixo caulinar da qual surgem todos os órgãos florais.

Toro: designa a porção distal do hipanto que sustenta os órgãos do perianto e androceu. Seu uso aqui segue a acepção corrente na literatura sobre Melastomataceae (p.ex. Gleason 1932; Wurdack 1953; Penneys & Judd 2005).

Demais termos empregados seguem nomenclatura de Weberling (1989) e Beentje (2010). O indumento é descrito segundo Milanez & Machado (2011).

1.5. Resultados

Os resultados são apresentados para cada espécie, iniciando com a organografia floral, vascularização e comentários a respeito da anatomia. O diagrama floral das espécies estudadas é mostrado na Fig. 1.3. Por conveniência, o tecido transmissor é descrito junto com o estilete na seção “organografia”. A descrição anatômica tem ênfase sobre o *hipanto perígino*, visto que essa estrutura tem grande importância para a organização floral em Melastomataceae (ver Cap. 2 e 3).

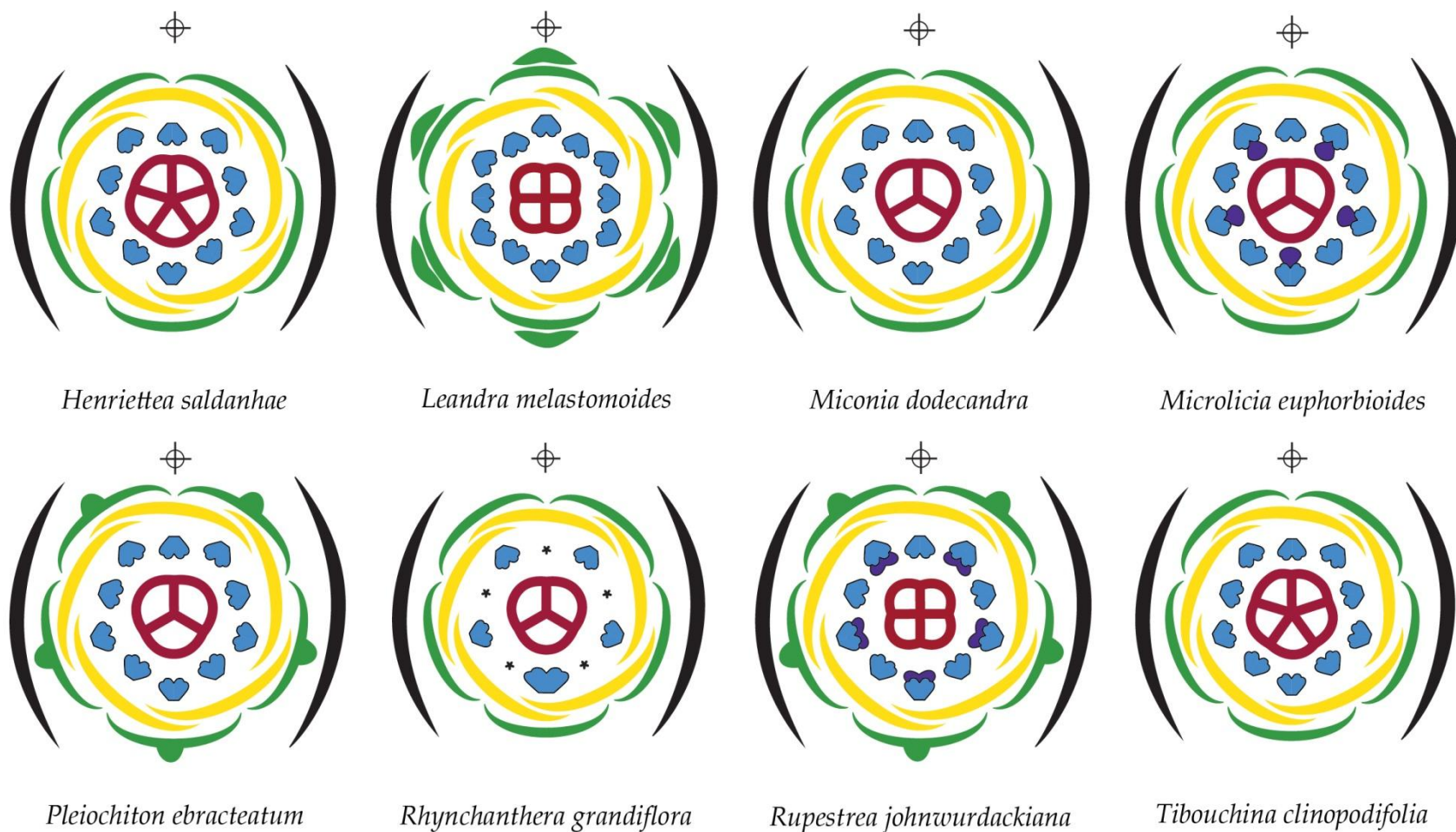


Figura 1.3. Diagramas florais de Melastomataceae. As cores indicam as bractéolas em preto, sépalas em verde, pétalas em amarelo, estames em azul (apêndices do conectivo em azul escuro) e carpelos em vermelho. Acima das flores está indicada a posição do eixo da inflorescência ou caule onde a flor está inserida.

1.5.1. *Henriettea saldanhae* Cogn. (Henrietteae)

Organografia. As flores são monóclinas, pentâmeras (com ocorrência rara de flores tetrâmeras) e diplostêmones. A disposição de todos os elementos florais é alterna entre cada verticilo (Fig. 1.3). O cálice é formado por sépalas amplas, triangulares, de prefloração valvar, unidas na base e contínuas ao hipanto. As margens das sépalas se separam próximo da antese floral. O ápice da sépala apresenta uma projeção subapical externa curta e ereta (Fig. 1.4). A corola é composta de pétalas de prefloração contorta, longas, e assimétricas: a margem interna é fina e franjada, enquanto a margem externa é inteira. A base da pétala é mais estreita que a sua porção mediana e porta uma projeção subapical dorsal. O androceu forma dois verticilos de cinco estames cada, semelhantes entre si. As anteras são linear-oblongas, bitecas e tetrasporangiadas. A base da antera é bilobada e seu ápice é subulado-rostrado com apenas um poro. O gineceu é sincárpico e o ovário é ínfero com cinco lóculos (Fig. 1.3, 1.4). Os septos do ovário são delgados. A placentação é axilar e os óvulos são numerosos. A base do estilete ocupa a maior parte do ápice do ovário. O estilete é longo e glabro. O tecido transmissor reveste o canal estilar, sendo formado por cinco cordões de células secretoras, e o lúmen do canal preenchido por exudato (Fig. 1.12C). O estigma é truncado e revestido por células papilosas (Fig. 1.12A,B).

Vascularização (Fig. 1.4). O hipanto é vascularizado por dez feixes vasculares principais, que emergem do cilindro vascular e o percorrem em toda sua extensão. Na porção distal do hipanto, estes traços se unem transversalmente em anel (denominado cinturão vascular) de onde emergem todos os traços vasculares do perianto. Cada sépala é suprida por um traço mediano principal; além de dois traços laterais, oriundos do cinturão vascular, que se encontram no ápice da sépala. O traço mediano sepalar se ramifica na região apical da sépala, suprimindo a projeção dorsal e o ápice do limbo sepalar. O mesmo ocorre nas pétalas. A vascularização do estame é feita por um traço que diverge ventralmente do feixe hipantial, pouco antes desse atingir o cinturão vascular. Após percorrer o filete, o feixe estaminal penetra a antera em sua região dorsal e a percorre em toda sua extensão, com uma ramificação dorsal descendente curta.

Após a divergência dos traços do hipanto, na região distal do pedicelo floral, os feixes remanescentes do cilindro vascular se agrupam em um círculo central que dará origem ao suprimento vascular do gineceu. Desses, cinco feixes divergem em direção à periferia e constituem os traços carpelares dorsais. O tecido vascular remanescente se divide originando traços carpelares ventrais (que aparecem unidos) e laterais. Ocorre um plexo pouco definido de traços transversais no septo do lóculo ovariano e na interface com o hipanto ginecial. Os feixes carpelares ventrais penetram o lóculo do ovário pela placenta e suprem todos os óvulos. Os feixes carpelares dorsais interrompem seu percurso no ápice do ovário. Apenas os feixes carpelares laterais penetram o estilete, o qual apresenta cinco feixes vasculares e tecido transmissor ao centro.

Anatomia. A epiderme interna do hipanto perígino é composta por células pequenas e isodiamétricas. A região subepidérmica é preenchida por várias camadas de tecido colenquimático. O tecido colenquimático, que preenche metade da largura do hipanto (Fig. 1.14A), é interrompido quando ocorrem os traços vasculares do hipanto, que estão circundados por células parenquimáticas. A constituição do hipanto ginecial é similar a do hipanto perígino, com exceção do revestimento

interno ocupado pela epiderme do ovário, e o tecido colenquimático, que possui número menor camadas. A face externa do hipanto (ginécio e perígino) é revestida por emergências não glandulares conspícuas, cônicas, curvas e longas (Fig. 1.16A), com células fenólicas e ápice formado por células esclerenquimáticas alongadas (Fig. 1.16B). Tais emergências recobrem também o pedicelo floral e a face dorsal das sépalas. Outras emergências não glandulares, menores, ocorrem no pedicelo, hipanto externo e sépalas (ambas as faces). Drusas ocorrem em todos os órgãos florais. Megaestilóides são encontrados no hipanto (Fig. 1.14A), sépalas, ovário e estilete; próximo aos traços vasculares e difusos no parênquima de preenchimento. Tecido fenólico ocorre em todos os órgãos florais (epiderme externa e camadas subepidérmicas do hipanto e sépala; epiderme das pétalas, estames, estilete, estigma).

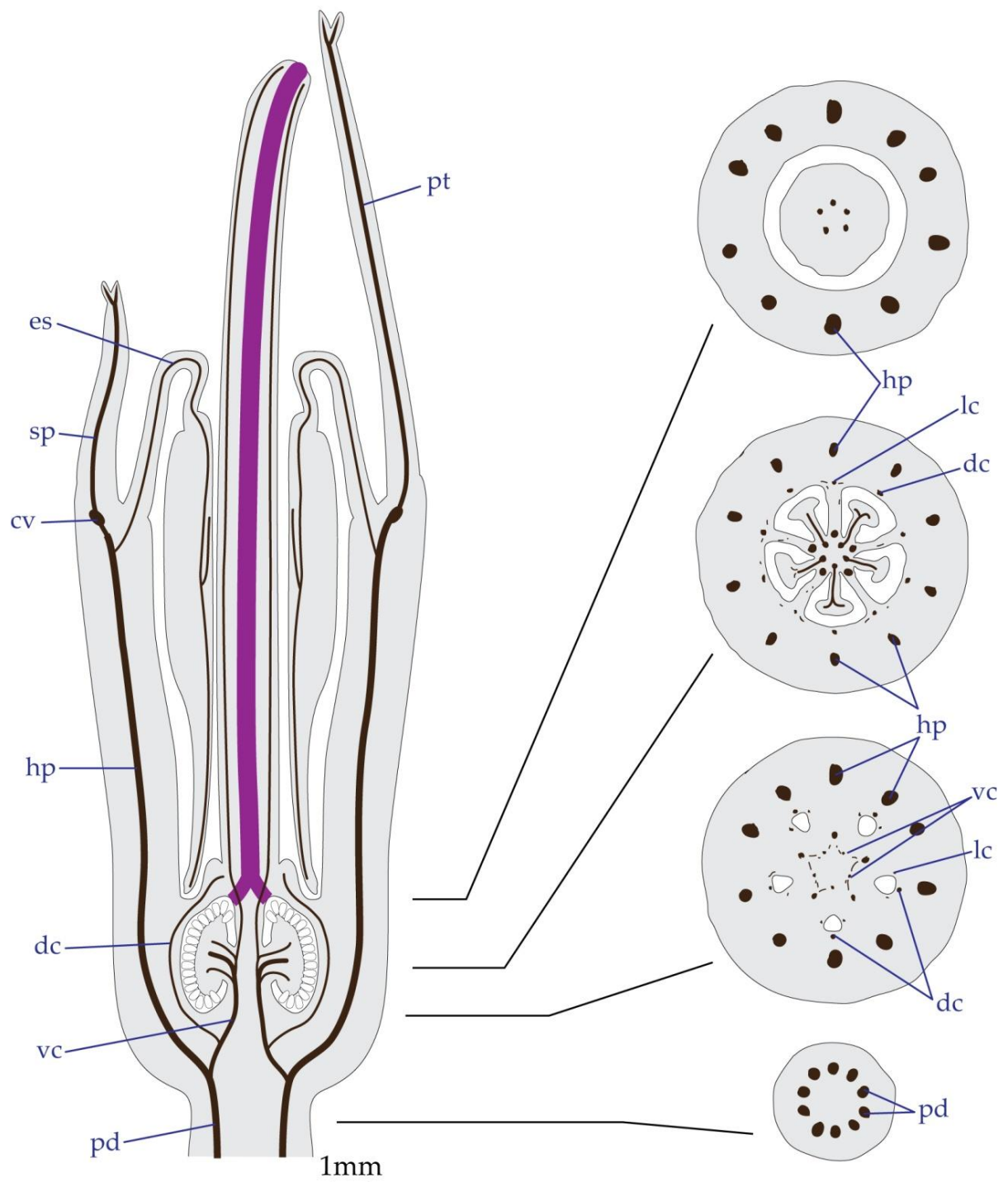


Figura 1.4. Diagrama da flor em pré-antese de *Henriettea saldanhae*. Seção longitudinal (esquerda) e seções transversais (direita). As seções transversais indicam o ápice do pedicelo floral, a base do ovário, a região mediana do ovário, e ápice do ovário (ou base do estilete). Abreviações. cv = cinturão vascular, dc = feixe carpelar dorsal, es = feixe estaminal, hp = feixe hipantial, lc = feixe carpelar lateral, pd = feixe do pedicelo floral, pt = feixe petalar, sp = feixe sepalar, vc = feixe carpelar ventral.

1.5.2. *Leandra melastomoides* Raddi (Miconieae)

Organografia. As flores são monóclinas, hexâmeras e diplostêmones. Cada verticilo é alterno ao seguinte (Fig. 1.3). O hipanto perígino é tubuloso, delgado, com a porção distal dilatada. Cada elemento do cálice é composto por duas partes opostas: uma projeção dorsal longa, cônica e rígida; e uma lâmina ventral curta, triangular e membranácea. O cálice forma um tubo gamossépalo curto acima da união com o hipanto. A corola é composta de pétalas longas, estreitas, lanceoladas e glabras. O ápice da pétala apresenta uma pequena projeção dorsal subapical. O androceu é formado por dois verticilos de seis estames cada, similares morfológicamente. As anteras são bitecas, tetrasporangiadas, falciformes, com conectivo pouco prolongado na base, e um poro terminal-ventral. O gineceu é sincárpico e constituído de um ovário 2/3-ífero com quatro lóculos. A placentação é axilar e os óvulos numerosos. A região apical do ovário possui várias projeções longas, que envolvem a base do estilete. O estigma é puntiforme e possui papilas unicelulares secretoras (Fig. 1.12D,E). O tecido transmissor forma um aglomerado de células secretoras ao redor do canal sólido e estrito do estilete (Fig. 1.12F).

Vascularização (Fig. 1.5). O pedicelo floral possui um cilindro vascular descontínuo. Doze traços vasculares divergem desse conjunto em direção à periferia da base floral, constituindo os traços do hipanto. Estes traços ascendem e formam um anel transversal contínuo que percorre o ápice do hipanto. A partir desse cinturão vascular emergem todos os traços vasculares do perianto. Os traços principais de cada elemento do perianto estão em continuidade com cada traço do hipanto. Apenas um traço supre cada sépala, divergindo para cada uma de suas partes (projeção dorsal e lâmina ventral). O traço externo tem calibre maior e supre o dente dorsal, sem ramificação alguma, até seu ápice. Já o traço interno passa por ramificações tangenciais, formando três traços principais, e estes ascendem para o ápice da lâmina do lóbulo ventral. A pétala é suprida por um traço que se ramifica em outros, de igual calibre, que percorrem toda lâmina. A vascularização dos

estames deriva ventralmente dos traços do hipanto, antes que estes atinjam o cinturão vascular, sendo a separação dos traços estaminais antessépalos distal em relação aos antepétalos (Fig. 1.5). Apenas um traço vascular entra em cada estame. O feixe estaminal percorre o filete até o ápice da antera. Entretanto, no primeiro quarto da sua extensão longitudinal, o feixe da antera diverge em um ramo descendente simples que percorre a porção dorsal dilatada da antera.

Após a divergência dos traços do hipanto na base floral, permanecem ao centro traços de calibre menor (oriundos do cilindro vascular) que correspondem aos traços carpelares ventrais. Ocorre um plexo externo ao lóculo do ovário, relacionado à vascularização do hipanto e derivado deste. Os traços carpelares dorsais são oriundos de tecido vascular divergente dos feixes do hipanto, na altura mediana da placenta. Os septos que separam os lóculos são destituídos de traços transversais. Ocorrem conexões transversais formando anéis descontínuos que percorrem a região externa ao lóculo do ovário. Os feixes ventrais formam um plexo central que supre a placenta e os óvulos. Os feixes dorsais percorrem a parede do ovário e ascendem ao estilete. As projeções no ápice do ovário são supridas por feixes de menor calibre que divergem dos feixes carpelares dorsais. Os quatro feixes carpelares dorsais percorrem o estilete e terminam pouco antes do estigma.

Anatomia. O hipanto perígino é constituído de uma camada subepidérmica de células colenquimáticas (Fig. 1.14B), associadas a uma grande quantidade de células com drusas. A epiderme interna uniestratificada do hipanto perígino possui células alongadas longitudinalmente enquanto as da epiderme externa são alongadas transversalmente. Células com drusas são abundantes na região subepidérmica do hipanto, sépalas, filete, parede do ovário e estilete; ocorrendo também no mesofilo das pétalas e parede da antera. Tecido fenólico é encontrado na epiderme do hipanto, sépalas, filete, estilete e estigma. Emergências não glandulares longas e delgadas revestem o hipanto externo e a projeção dorsal da sépala, sendo restritos à margem da lâmina ventral sepal.

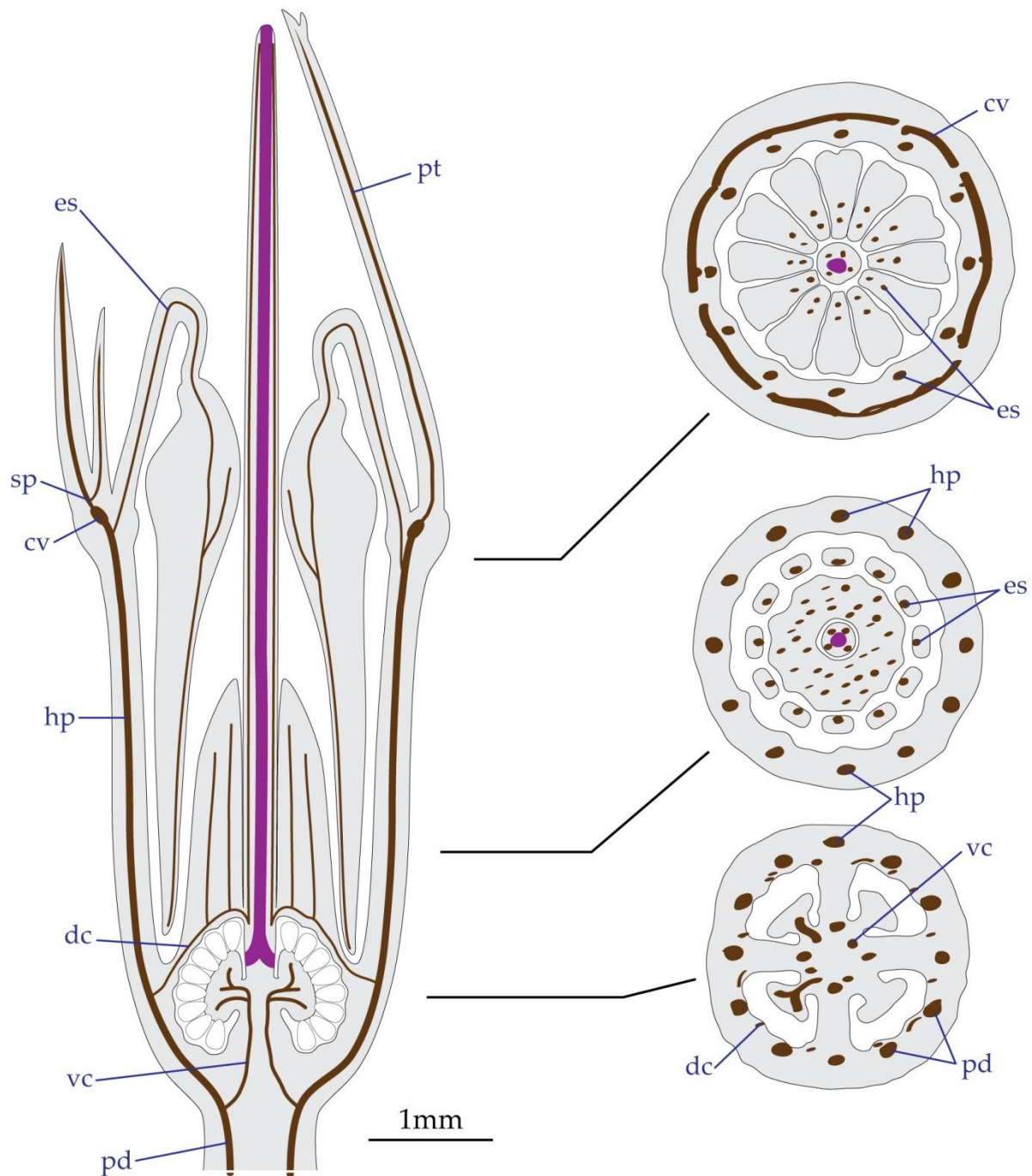


Figura 1.5. Diagrama da flor em pré-antese de *Leandra melastomoides*. Seção longitudinal (esquerda) e seções transversais (direita). As seções transversais indicam a região mediana do ovário, porção inferior e superior do hipanto perigino. Abreviações. cv = cinturão vascular, dc = feixe carpelar dorsal, es = feixe estaminal, hp = feixe hipantial, pd = feixe do pedicelo floral, pt = feixe petalar, sp = feixe sepalar, vc = feixe carpelar ventral.

1.5.3. *Miconia dodecandra* Cogn. (Miconieae)

Organografia. As flores são monoclinas, pentâmeras e diplostêmones. Todos os verticilos são alternos entre si (Fig. 1.3). O hipanto é tubuloso e espesso. O cálice tem sépalas de prefloração valvar, curtas e unidas na base. Não ocorrem projeções dorsais em suas sépalas. A corola é composta por pétalas livres, contortas, oblongas e longas. Os dez estames estão dispostos em dois verticilos, similares entre si. As anteras são uniporosas, o conectivo é corcovado, espessado no primeiro 1/3 da teca, com duas aurículas ventrais. O gineceu é sincárpico e constituído de ovário 1/2-ínfero com três lóculos, ápice dilatado (envolvendo a base do estilete); estilete longo e alargado no ápice, estigma capitado e papiloso (Fig. 1.12G,H). O tecido transmissor é composto por um aglomerado sólido de células secretoras que preenchem o centro do estilete (Fig. 1.12I). A placentação é axilar e cada lóculo contém vários óvulos.

Vascularização (Fig. 1.6). O cilindro vascular do pedicelo floral é constituído por vários feixes dispostos em um círculo coeso. Deste sistema vascular, divergem cinco traços em direção à periferia da base da flor, seguidos por outros cinco traços alternos aos primeiros principais, responsáveis pela vascularização do hipanto. Os feixes do hipanto percorrem toda sua extensão e formam um anel transversal na extremidade distal, criando um cinturão vascular. O suprimento vascular dos elementos do perianto emerge deste cinturão. Pouco antes de atingir o anel transversal, cada traço do hipanto bifurca ventralmente em um traço estaminal. A divergência dos traços estaminais antepétalos é anterior a dos antessépalos. Apenas um traço entra em cada filete e percorre toda a antera. Esse feixe passa por uma bifurcação, na região do espessamento dorsal do conectivo, seguida de outra divisão que culmina em um ramo ascendente curto e outro descendente longo, ambos correndo em paralelo com o feixe estaminal principal.

A vascularização do gineceu é formada por dois conjuntos de traços vasculares. Após a separação dos traços hipantiais para a periferia da base floral, os traços centrais (remanescentes do estelo) formam o plexo ventral de traços

carpelares. O outro conjunto de traços carpelares diverge dos feixes do hipanto, percorrendo um trajeto paralelo a eles, por uma distância curta em seu curso ascendente. A separação dos traços carpelares dorsais e laterais a partir dos traços hipantiais ocorre pouco abaixo dos lóculos do ovário. Ocorrem feixes transversais na região do hipanto ginécial e nos septos do ovário. Aproximadamente na metade da extensão longitudinal do lóculo ovariano, os feixes ventrais se anastomosam em direção ao lóculo formando a vascularização da placenta. Feixes ventrais remanescentes persistem no caminho ascendente. Tanto feixes carpelares dorsais como ventrais atingem a base do estilete e o percorrem até o estigma, alternos ao tecido transmissor central.

Anatomia. O hipanto perígino é composto por epiderme interna uniestratificada, uma camada de células colenquimáticas, uma camada de células com drusas, parênquima fundamental (intercalado aos feixes vasculares do hipanto) e epiderme externa uniestratificada (Fig. 1.14C). A epiderme externa do hipanto perígino possui células maiores que a epiderme interna. O tecido de preenchimento no hipanto perígino contém esclereides dispersas ou em grupos, principalmente na região externa aos traços vasculares. Células com drusas ocorrem em todos os órgãos florais, chegando a formar uma camada contínua de células abaixo da epiderme interna do hipanto perígino, ápice do ovário e na face ventral de sépalas e pétalas. Células fenólicas são abundantes, em particular na epiderme externa do hipanto, na epiderme do conectivo e da região dorsal da antera. Emergências não glandulares dendríticas (Fig. 1.16C), formadas por um pedicelo curto que sustenta várias células que se ramificam de maneira uniforme (Fig. 1.16D), revestem as faces externa do hipanto e dorsal das sépalas, e o ápice do ovário.

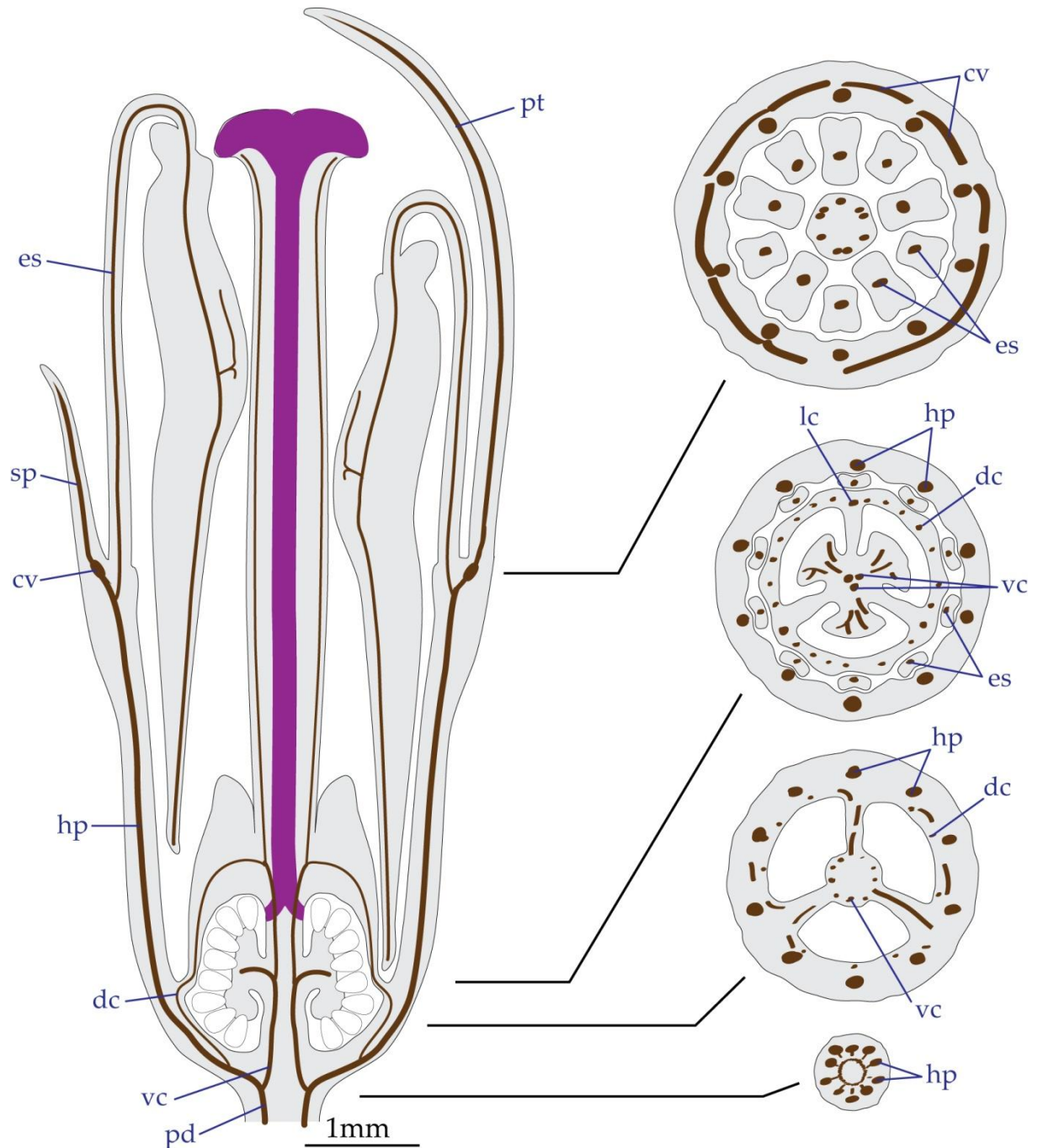


Figura 1.6. Diagrama da flor em pré-antese de *Miconia dodecandra*. Seção longitudinal (esquerda) e seções transversais (direita). As seções transversais indicam o pedicelo floral, a região basal e mediana do ovário e a porção superior do hipanto perígino. Abreviações. cv = cinturão vascular, dc = feixe carpelar dorsal, es = feixe estaminal, hp = feixe hipantial, lc = feixe carpelar lateral, pd = feixe do pedicelo floral, pt = feixe petalar, sp = feixe sepalar, vc = feixe carpelar ventral.

1.5.4. *Microlicia euphorbioides* Mart. (Microlicieae)

Organografia. As flores são monóclinas, pentâmeras e diplostêmones. Todos os verticilos florais são alternos entre si (Fig. 1.3). O hipanto perígino é delgado. O cálice tem prefloração valvar, as sépalas são triangulares, curtas e unidas pela base. A corola é composta por pétalas obovadas de prefloração contorta. O androceu forma dois verticilos com cinco estames cada. O conectivo é prolongado abaixo da antera (i.e., pedoconectivo) e se estende além da inserção com o filete, formando um apêndice ventral. As anteras são bitecas, poliesporangiadas, rostradas e exibem um poro apical. O pedoconectivo e seu apêndice são maiores nos estames antessépalos quando comparados aos antepétalos, o que torna os verticilos dimórficos. O gineceu é sincárpico com ovário súpero e trilocular. O ovário é ovoide, com dois lóbulos externos na porção superior de cada lóculo. A placentação é axilar e os óvulos são numerosos. O estilete é longo e glabro. O estigma é puntiforme e revestido por células papilosas (Fig. 1.12J,K). O tecido transmissor é composto por várias células secretoras que revestem o canal do estilete formando um lúmen (Fig. 1.12L).

Vascularização (Fig. 1.7). O cilindro vascular é formado por um círculo coeso de feixes vasculares que penetram o pedicelo floral. Logo na base da flor, cinco traços vasculares divergem do cilindro vascular em ângulo quase perpendicular, seguidos de outros cinco traços. Esse conjunto divergente é responsável pela vascularização do hipanto. Próximo da extremidade apical do hipanto perígino esses traços se unem transversalmente em um cinturão vascular. O suprimento vascular das sépalas é feito por um traço principal, derivado do cinturão vascular, em continuidade com os feixes do hipanto, e outros dois laterais, também oriundos do cinturão vascular, em continuidade com os feixes hipantiais alternos ao primeiro. A vascularização das pétalas também emerge do cinturão vascular. Os traços estaminais divergem dos feixes do hipanto, na região abaixo da união desses feixes em anel. Cada feixe estaminal passa pelo filete, entra no pedoconectivo, onde muda perpendicularmente

seu percurso e continua a ascender até a antera. O apêndice não é vascularizado e não ocorre nenhuma ramificação do traço estaminal no conectivo.

O tecido vascular central, remanescente do cilindro vascular, após a separação dos traços do hipanto, origina toda a vascularização do gineceu. Os traços vasculares periféricos formam os traços carpelares dorsais e laterais, que apresentam pouca diferença em calibre. Os traços ventrais de carpelos adjacentes são unidos e de grande calibre na base do ovário. Este plexo ventral ascende o ovário e diverge transversalmente à medida que percorre a placenta, suprindo os óvulos. A maior parte do tecido vascular do centro do ovário é desviada para a placenta. Na altura mediana do ovário ocorrem feixes transversais no septo que separam os lóculos. Não ocorrem conexões transversais na parede externa do ovário. Os feixes dorsais percorrem todo o ovário e penetram o estilete, alternos aos remanescentes dos feixes ventrais (de menor calibre que os dorsais).

Anatomia. O hipanto perígino exhibe epiderme interna com células cuboides, uma camada subepidérmica descontínua de células com drusas, parênquima lacunoso intercalado por feixes vasculares envolvidos por uma bainha parenquimática seguida de uma camada de esclereides e epiderme externa com células maiores que a interna (Fig. 1.14D). O hipanto é delgado nas regiões onde não é vascularizado. Nestes pontos o preenchimento é feito apenas por parênquima com espaços intercelulares numerosos e amplos. Não ocorrem tecidos fenólicos nos órgãos florais. Células com drusas são observadas em todos os órgãos florais, principalmente placenta, parede da antera, e região subepidérmica do hipanto. As esclereides, além de formarem uma camada subepidérmica contínua da face externa do hipanto perígino, compõem um tecido subepidérmico no ápice do ovário (na região dos lóbulos). Ocorrem tricomas glandulares de pedicelo curto (Fig. 1.16E,F) na epiderme externa do hipanto (Fig. 1.14D), na face dorsal das sépalas e margem das pétalas (Fig. 1.16E).

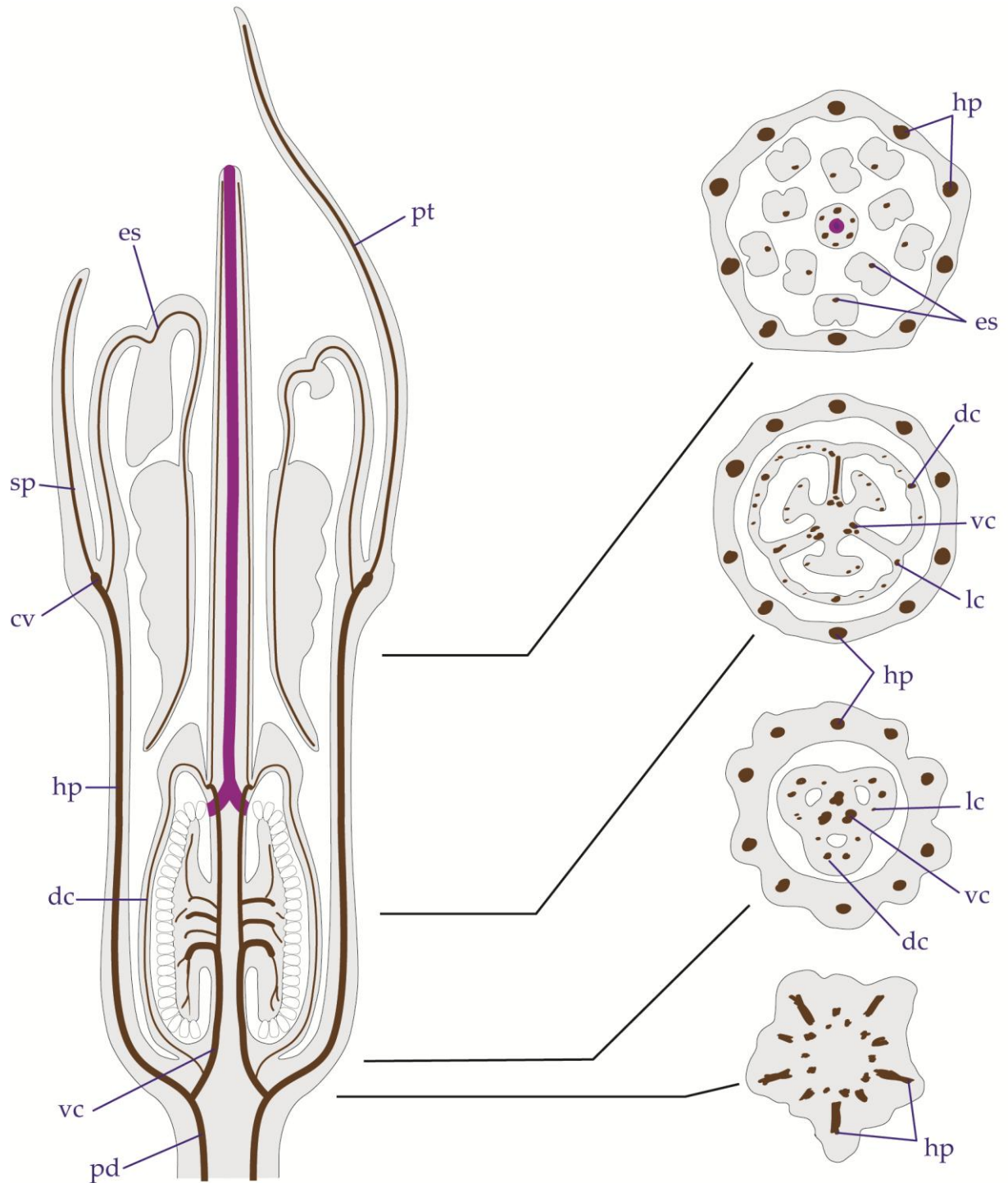


Figura 1.7. Diagrama da flor em pré-antese de *Microlicia euphorbioides*. Seção longitudinal (esquerda) e seções transversais (direita). As seções transversais indicam o pedicelo floral, a região basal e mediana do ovário e a porção superior do hipanto perígino. Abreviações. cv = *cinturão vascular*, dc = *feixe carpelar dorsal*, es = *feixe estaminal*, hp = *feixe hipantial*, lc = *feixe carpelar lateral*, pd = *feixe do pedicelo floral*, pt = *feixe petalar*, sp = *feixe sepalar*, vc = *feixe carpelar ventral*.

1.5.5. *Pleiochiton ebracteatum* Triana (Miconieae)

Organografia. As flores são monóclinas, pentâmeras e diplostêmones (Fig. 1.3). O hipanto é campanulado e termina numa região distal espessa. O cálice é composto por sépalas que possuem partes distintas entre si: uma porção interna laminar, deltoide e curta; e outra dorsal, cônica, longa (de comprimento igual ao do hipanto). As sépalas têm prefloração valvar e sua porção basal é unida. A corola é composta por pétalas contortas, ovais-oblongas e ápice curto acuminado. O androceu é composto por dois verticilos de cinco estames cada, os antessépalos externos aos antepétalos. As anteras são curvadas, introrsas, tetrasporangidas, com o conectivo espesso no terço proximal. A base da antera é inapendiculada e o ápice uniporado. O gineceu é composto por ovário 1/4-ífero, com três lóculos, placentação axilar e muitos óvulos. O ápice do ovário forma uma projeção em forma de colar que envolve a base do estilete. O estilete é longo, glabro e culmina no estigma puntiforme e papiloso (Fig. 1.13A,B). As papilas estigmáticas são unicelulares e papilosas (Fig. 1.13B). O tecido transmissor forma três cordões principais de células secretoras que circundam um lúmen no canal estilar, que é preenchido por exudato (Fig. 1.13C).

Vascularização (Fig. 1.8). O pedicelo floral possui um cilindro coeso de feixes vasculares. Ao atingir a base da flor, emergem desse conjunto dez traços vasculares em direção à periferia, que formam os traços do hipanto. Estes feixes percorrem o hipanto em sentido acrópeto até sua extremidade distal. Pouco antes de atingirem essa região, os feixes passam por uma bifurcação radial, onde os ventrais tem menor calibre e dão origem aos traços estaminais, enquanto os maiores continuam seu percurso ascendente. Os traços do hipanto, então, ramificam-se tangencialmente formando ligações laterais entre si, na região distal espessa do hipanto. Cada traço remanescente do hipanto constitui agora o traço principal de um elemento do perianto: cinco traços sepalaes e cinco traços petalares. Outros traços de menor calibre emergentes do plexo lateral do hipanto contribuem com a vascularização do perianto. O traço principal da sépala percorre a projeção dorsal sepalar em toda sua

extensão. A região ventral da projeção dorsal apresenta outro traço vascular que atravessa seu ápice em direção à base até a margem da lâmina ventral. Os traços dos estames antessépalos e antepétalos divergem do traço do hipanto aproximadamente na mesma altura. Cada um dos dez traços estaminais penetra o filete e percorre a antera até a região próxima ao poro. Ocorre uma ramificação na região dorsal do conectivo, aproximadamente no seu primeiro 1/5, e o ramo do traço vascular segue em sentido descendente até a base da antera.

O conjunto de feixes vasculares remanescentes do cilindro vascular, que não divergiram para o hipanto, origina uma parte do sistema vascular do gineceu. Estes traços vasculares convergem para o centro e formam o plexo ventral de traços carpelares. Pouco antes do surgimento dos três lóculos do ovário, surgem três traços vasculares que constituem os carpelares dorsais a partir dos traços hipantiais. Divergem do plexo ventral séries sucessivas de traços vasculares em direção à placenta, que se ramificam até os óvulos. Tecido vascular remanescente desse conjunto ventral se agrupa em três feixes, contínuos ao septo do ovário, e penetram o estilete até a região próxima ao estigma. Os feixes dorsais parecem cessar seu percurso na expansão do ápice do ovário que envolve a base do estilete.

Anatomia. O hipanto perígino é composto por epiderme interna uniestratificada, parênquima lacunoso intercalado aos traços vasculares, células parenquimáticas e epiderme externa uniestratificada, com células maiores que a interna (Fig. 1.15A). O hipanto é delgado nas regiões onde não é vascularizado. Tecido fenólico é encontrado em todos os órgãos florais, em especial na epiderme dorsal da antera/conectivo (Fig. 1.16H), epiderme do estilete, epiderme interna do hipanto. Células fenólicas ocorrem também nas camadas epidérmicas e subepidérmicas do hipanto, sépalas, pétalas, filetes e parede do ovário (epidermes e mesofilo carpelar). Células com drusas são encontradas no endotécio e mesofilo das sépalas, pétalas e carpelos. Ocorrem emergências não glandulares cônicas escassas na face externa do hipanto e dorso da sépala.

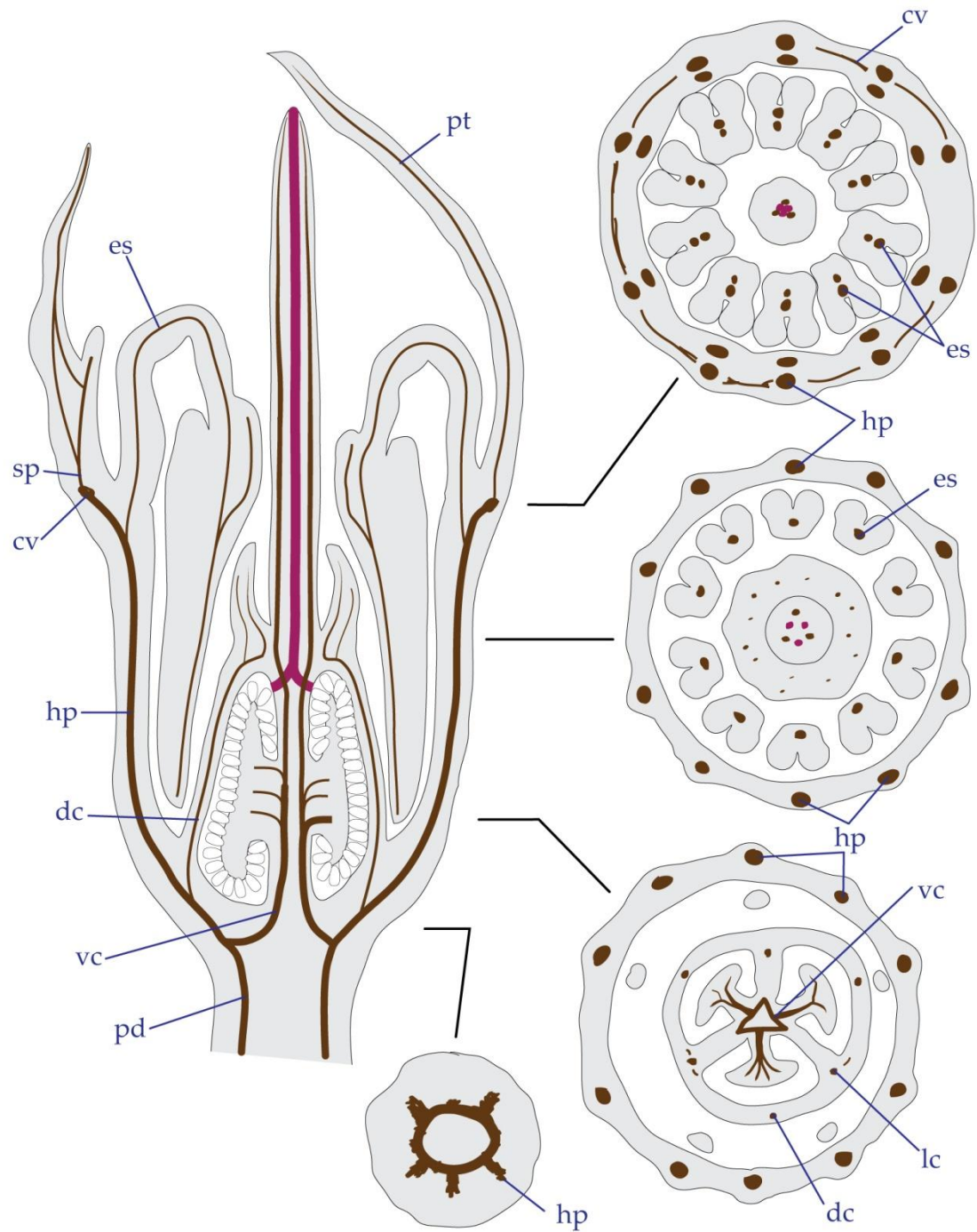


Figura 1.8. Diagrama da flor em pré-antese de *Pleiochiton ebracteatum*. Seção longitudinal (esquerda) e seções transversais (direita). As seções transversais indicam o pedicelo floral, a região basal e ápice do ovário, e a porção superior do hipanto perígino. Abreviações. cv = *cinturão vascular*, dc = *feixe carpelar dorsal*, es = *feixe estaminal*, hp = *feixe hipantial*, lc = *feixe carpelar lateral*, pd = *feixe do pedicelo floral*, pt = *feixe petalar*, sp = *feixe sepalar*, vc = *feixe carpelar ventral*.

1.5.6. *Rhynchanthera grandiflora* (Aubl.) DC. (Microlicieae)

Organografia. As flores são monoclinas, pentâmeras e isostêmones. Cada verticilo floral é alterno ao seguinte (Fig. 1.3). O hipanto é tubuloso e delgado. A corola é composta por sépalas de prefloração valvar, longas, robustas, triangulares e unidas pela base. A corola tem pétalas contortas, livres e obovais. O ápice da pétala possui uma pequena projeção apical em forma de garra. O androceu possui cinco estames antessépalos, sendo o mediano maior que os demais, além de cinco estaminódios antepétalos. Os estames férteis são bitecados e tetrasporangiados, com rostro longo que termina na abertura poricida. O conectivo se prolonga abaixo da base da antera (pedoconectivo), formando uma geniculação com o filete. Os estaminódios são cilíndricos e delgados. O gineceu sincárpico possui ovário súpero com três ou quatro lóculos. A placentação é axilar e os óvulos numerosos. O estilete é longo, cilíndrico e tem base ampla. O estigma é puntiforme, papiloso e secretor (Fig. 1.13D,E). O tecido transmissor é composto por um aglomerado de células secretoras que preenchem o centro do estilete (Fig. 1.13F).

Vascularização (Fig. 1.9). O cilindro vascular do pedicelo floral é contínuo e coeso. Na base da flor dez traços vasculares hipantiais se separam perpendicularmente para a periferia enquanto os traços carpelares mantêm o curso ascendente do estelo. Os traços do hipanto passam por uma separação tangencial, que culmina na formação de um anel transversal na região distal do hipanto. O suprimento vascular do perianto emerge desse cinturão vascular. A divergência dos traços estaminais ocorre ventralmente a partir dos traços do hipanto, anterior à sua união em anel. Os estames possuem apenas um feixe vascular, que percorre o órgão todo sem ramificações, até o rostro da antera. O feixe dos estames antessépalos passa por uma acentuada curvatura na geniculação entre o filete e o pedoconectivo. Os estaminódios também possuem um traço vascular indiviso.

Do conjunto interno dos feixes vasculares remanescentes do cilindro vascular resultam os traços carpelares dorsais e laterais, externos aos traços ventrais. Os feixes

laterais convergem para o feixe dorsal no ápice do ovário. A vascularização da placenta é oriunda do plexo dos feixes ventrais, que se anastomosam suprindo cada óvulo. O estilete recebe feixes carpelares dorsais e ventrais.

Anatomia. O hipanto perígino é composto por epiderme interna uniestratificada de células cuboides, parênquima lacunoso, intercalado aos traços vasculares do hipanto, algumas camadas de tecido colenquimático e epiderme externa uniestratificada (Fig. 1.15B). O tecido colenquimático tem espessura variável, de duas (na porção inferior do hipanto perígino) a cinco camadas (na região do toro, logo abaixo da inserção dos órgãos do perianto). A epiderme externa do hipanto contém células maiores que a interna. Células com drusas (Fig. 1.16G) ocorrem em todos os órgãos florais (mas não na epiderme ou associado ao tecido vascular), e formam uma ou duas camadas subepidérmicas na face interna do hipanto. Células fenólicas parecem restritas a epiderme das sépalas (Fig. 1.16G) e camadas subepidérmicas do dorso da antera. Emergências glandulares revestem a epiderme externa do hipanto, face ventral das sépalas e margem das pétalas. Tais emergências podem conter esclereides no pedúnculo (Fig. 1.16G). Tricomas glandulares (com pedúnculo unisseriado e cabeça multicelular) ocorrem na região do torus, no ápice do ovário e base do estilete.

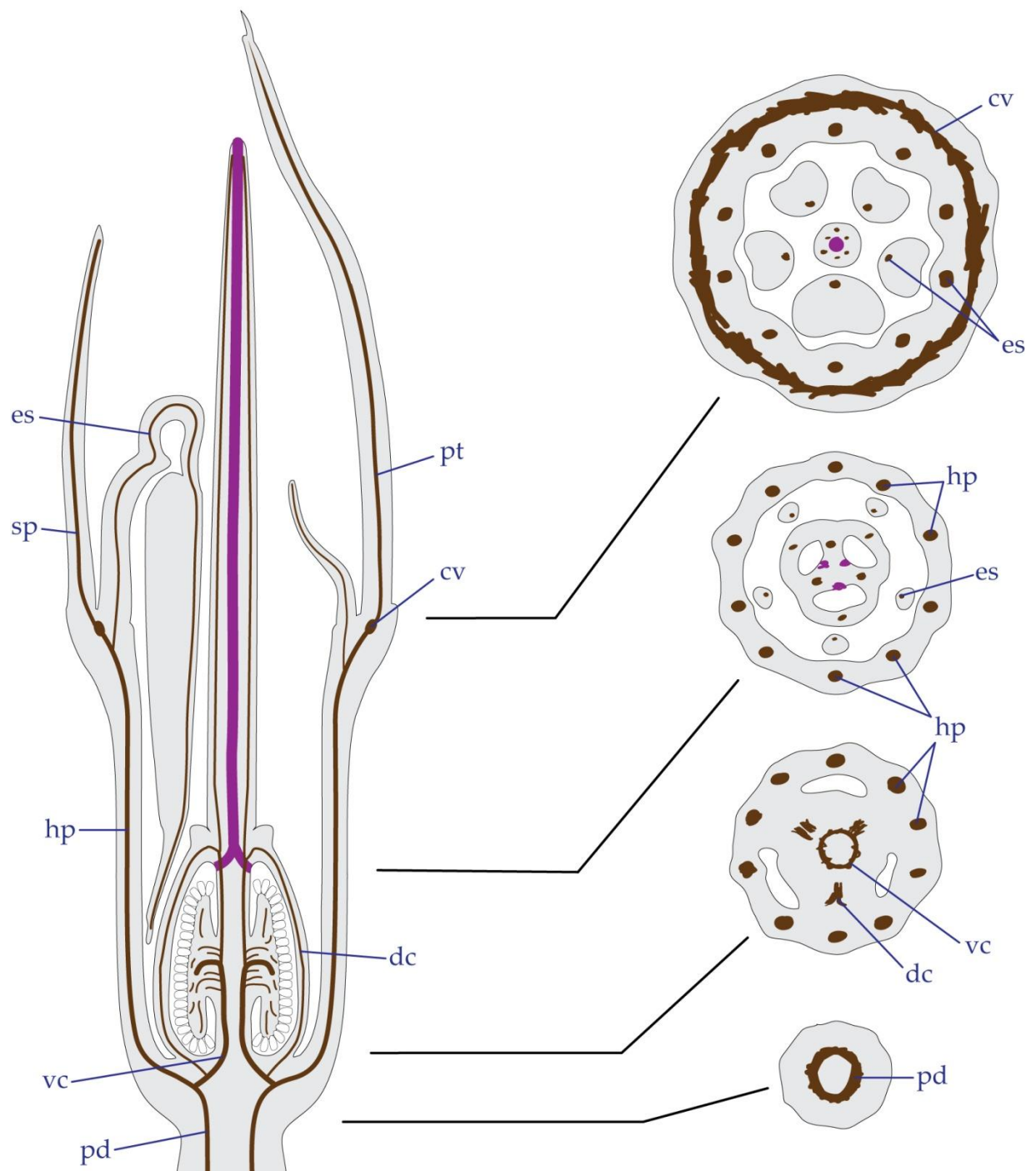


Figura 1.9. Diagrama da flor em pré-antese de *Rhynchanthera grandiflora*. Seções longitudinal (esquerda) e transversais (direita). As seções transversais indicam o pedicelo floral, a região basal e apical do ovário e a porção superior do hipanto perígino. Abreviações. cv = *cinturão vascular*, dc = *feixe carpelar dorsal*, es = *feixe estaminal*, hp = *feixe hipantial*, lc = *feixe carpelar lateral*, pd = *feixe do pedicelo floral*, pt = *feixe petalar*, sp = *feixe sepalar*, vc = *feixe carpelar ventral*.

**1.5.7. *Rupestrea johnwurdackiana* (Baumgratz & D'El Rei Souza) Michelang.,
Almeda & R. Goldenb. ('*incertae sedis*')**

Organografia. As flores são monóclinas, pentâmeras e diplostêmones (Fig. 1.3). O hipanto é campanulado e espesso. O cálice tem prefloração valvar, sépalas triangulares com uma projeção dorsal longa e achatada lateralmente. A corola tem prefloração contorta. O androceu é composto por dois verticilos dimórficos de cinco estames. A região basal da antera exibe um par de apêndices ventrais do conectivo, sendo estes maiores nos estames antessépalos que nos antepétalos. As anteras são bitecas, tetrasporangiadas com deiscência poricida apical. O gineceu é sincárpico com ovário 1/2-ífero e quatro lóculos. A placentação é axilar. Ocorrem dois óvulos por lóculo, dispostos no mesmo plano longitudinal. O ápice do ovário forma uma projeção espessa ao redor da base do estilete. O estilete é longo e glabro. O estigma é puntiforme e revestido com células papilosas (Fig. 1.13G,H) . O tecido transmissor reveste um canal oco no estilete (Fig. 1.13I).

Vascularização (Fig. 1.10). O cilindro vascular do pedicelo floral é composto por dez feixes vasculares discretos dispostos em círculo. Deste conjunto divergem dez traços vasculares em direção à periferia da base floral onde formam os traços do hipanto. Na região mediana do hipanto perígino os feixes hipantiais passam por uma divergência ventral que dá origem aos traços estaminais. Os feixes do estame penetram o filete e atravessam a antera sem qualquer ramificação. Os traços hipantiais, ao atingirem a região distal do hipanto, passam por ramificações tangenciais que formam ligações laterais. Os traços do perianto são formados a partir desse plexo vascular. Cinco traços principais, contínuos ao traço do hipanto, penetram cada sépala, em direção ao ápice da lâmina ventral. Dois traços se ramificam sucessivamente desse traço principal rumo ao ápice da projeção dorsal. A vascularização da pétala é formada por cinco traços principais, contínuos aos do hipanto – alternos aos traços sepalares.

A vascularização do gineceu é formada por feixes remanescentes do cilindro vascular. Um conjunto converge para o centro compondo os traços ventrais dos carpelos. Antes do surgimento dos quatro lóculos do ovário, outro conjunto diverge para a periferia da base floral que consiste nos traços dorsais e laterais. Os feixes dorsais são opostos aos traços do hipanto na região do hipanto ginencial e percorrem a porção superior do ovário semi-íntero. Os traços ventrais ascendem o ovário e se ramificam em direção à placenta, suprindo cada um dos dois óvulos por lóculo. A vascularização do estilete é composta por traços dorsais e ventrais. Pouco antes de atingir a base do estilete, os feixes dorsais divergem em ramos ascendentes no ápice do ovário.

Anatomia. O hipanto perígino possui epiderme interna uniestratificada, parênquima lacunoso associado a uma grande quantidade de células com drusas, traços vasculares e epiderme externa multiestratificada (Fig. 1.15C). Essa epiderme externa do hipanto perígino confere aspecto irregular, devido à presença de células papilosas, tricomas tectores e glandulares unisseriados, e emergências não glandulares. Células com drusas também ocorrem no mesofilo da sépala, na região subepidérmica da antera e ovário. Células fenólicas são encontradas na epiderme interna do hipanto perígino, epiderme da antera, associadas ao traço vascular na antera, na epiderme do estilete, estigma e lóculo do ovário. As emergências não glandulares que ocorrem no pedicelo, face externa do hipanto e sépalas possuem pedúnculo com esclereides.

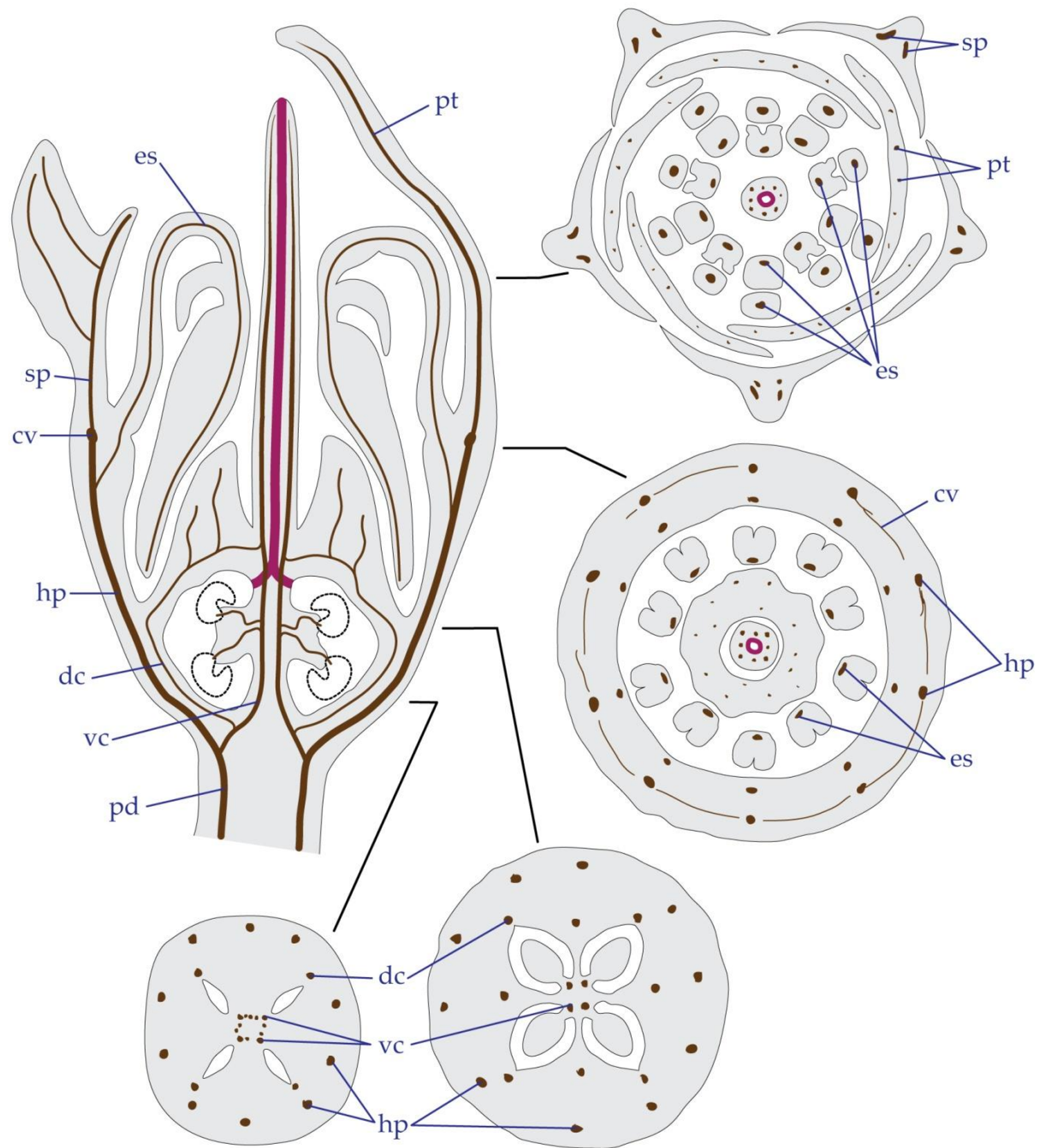


Figura 1.10. Diagrama da flor em pré-antese de *Rupestrea johnwurdackiana*. Seção longitudinal (esquerda) e seções transversais (direita). As seções transversais indicam a região basal e mediana do ovário, e a porção superior e distal do hipanto perigino. Abreviações. cv = cinturão vascular, dc = feixe carpelar dorsal, es = feixe estaminal, hp = feixe hipantial, lc = feixe carpelar lateral, pd = feixe do pedicelo floral, pt = feixe petalar, sp = feixe sepalar, vc = feixe carpelar ventral.

1.5.8. *Tibouchina clinopodifolia* (DC.) Cogn. (Melastomeae)

Organografia. As flores são monoclinas, pentâmeras e diplostêmones. Cada verticilo floral é alterno ao seguinte (Fig. 1.3). O hipanto é urceolado e tem a porção distal dilatada. O cálice consiste de cinco sépalas de prefloração valvar, triangulares, constrictas na sua porção mediana, com margem serrilhada e ápice agudo. A corola é dialipétala, contorta, composta por cinco pétalas obovadas, de ápice obtuso. O androceu é composto por dois verticilos concêntricos, em que os estames antessépalos são pouco maiores que os antepétalos. As anteras são bitecas, tetrasporangiadas, de ápice truncado, com poro terminal-ventral amplo. O conectivo se estende abaixo da antera (pedoconectivo) e possui dois apêndices ventrais pequenos e globosos, na extremidade em contato com o filete. O pedoconectivo tem extensão similar ao comprimento das tecas. O gineceu sincárpico tem cinco lóculos no ovário, placentação axilar e muitos óvulos por lóculo. A posição do ovário é ambígua. O hipanto e o ovário estão conectados por septos até a metade da altura do ovário. Tais septos delimitam cavidades onde os estames curvados em pré-antese estão alojados. Apesar da separação entre hipanto perígino e ovário ser extensa nos lóculos em que os estames permanecem curvados, os septos longitudinais alternos aos estames permitem considerar o ovário como 1/2-ínfero. O estilete é longo, cilíndrico e tem seu interior preenchido por tecido transmissor composto por um aglomerado de células secretoras (Fig. 1.15L). O estigma é ligeiramente capitado e revestido por células papilosas (Fig. 1.15J,K).

Vascularização (Fig. 1.11) O cilindro vascular percorre o pedicelo floral, em direção à flor, como um cilindro coeso de traços vasculares. Dez traços vasculares principais se dirigem à periferia da base floral, em dois conjuntos sucessivos de cinco traços, enquanto diversos traços remanescentes partem para ao centro. Pouco após a separação do estelo, esses traços periféricos se dispõem em um círculo como os traços do hipanto. O percurso ascendente é interrompido por ramificações tangenciais, que formam um anel transversal que percorre todo o ápice do hipanto. São formados

novos traços vasculares ascendentes, em continuidade com os feixes do hipanto, que compõem os traços principais de cada elemento do perianto. Outros traços contribuem para a vascularização de sépalas e pétalas, e todo esse tecido vascular emerge do anel vascular. Os traços estaminais são resultantes de divergências ventrais dos feixes hipantiais antes que estes formem o cinturão vascular. Após penetrar o filete, o feixe vascular percorre todo o estame, até o ápice da antera, sem ramificação.

A vascularização do gineceu é formada tanto por feixes oriundos do conjunto central (remanescente do cilindro vascular) como do círculo de traços do hipanto. O traço dorsal carpelar é oriundo da separação (radial) de tecido vascular do primeiro conjunto divergente de traços hipantiais. Do segundo conjunto de traços do hipanto divergem dois traços (de calibre menor) em lados opostos que originam os traços carpelares laterais. Ao centro, o plexo central vascular organiza-se em torno de cinco traços principais, formado pela união dos traços carpelares ventrais de dois carpelos adjacentes. Os lóculos do ovário são formados entre o traço dorsal e os traços ventrais, flanqueados por dois traços laterais (cada um resultante de um traço hipantial distinto). Todos os traços carpelares ascendem em direção à extremidade distal do ovário. Aproximadamente na metade deste percurso, os traços ventrais de dois carpelos conjugados unem-se transversalmente e seguem perpendiculares em direção ao centro do lóculo do ovário, criando o suprimento vascular da placenta. Este traço transversal se anastomosa para suprir cada óvulo. Pouco acima dessa altura, o traço carpelar dorsal desaparece e dá lugar a uma linha de deiscência, observada no terço superior do ovário. Depois de divergir para suprir a placenta, os traços ventrais retomam sua posição alterna aos lóculos do ovário e penetram o estilete. Aparentemente nenhum traço lateral ou dorsal alcança o ápice do ovário. Os traços vasculares no estilete terminam pouco antes do estigma. Embora haja septos entre o hipanto e a metade proximal do ovário, eles compartilham apenas tecido de preenchimento, sem conexão vascular.

Anatomia. O hipanto perígino é constituído por epiderme interna uniestratificada, tecido vascular dos traços hipantiais, parênquima lacunoso, uma camada de células colenquimáticas e epiderme externa uniestratificada (Fig. 1.15D). O hipanto é espesso na região dos traços vasculares. A epiderme externa do hipanto possui células maiores que a interna, com aspecto bulbiforme. Tecido fenólico ocorre principalmente no estame (epiderme da antera e associado ao traço vascular). Células com drusas ocorrem em todos os órgãos florais, sendo abundantes no hipanto (associados às células colenquimáticas), estames (próximos aos sacos polínicos) e ovário (internos ao plexo vascular ventral). Emergências glandulares com pedúnculo longo ocorrem sobre a superfície externa do hipanto e na margem de sépalas e pétalas.

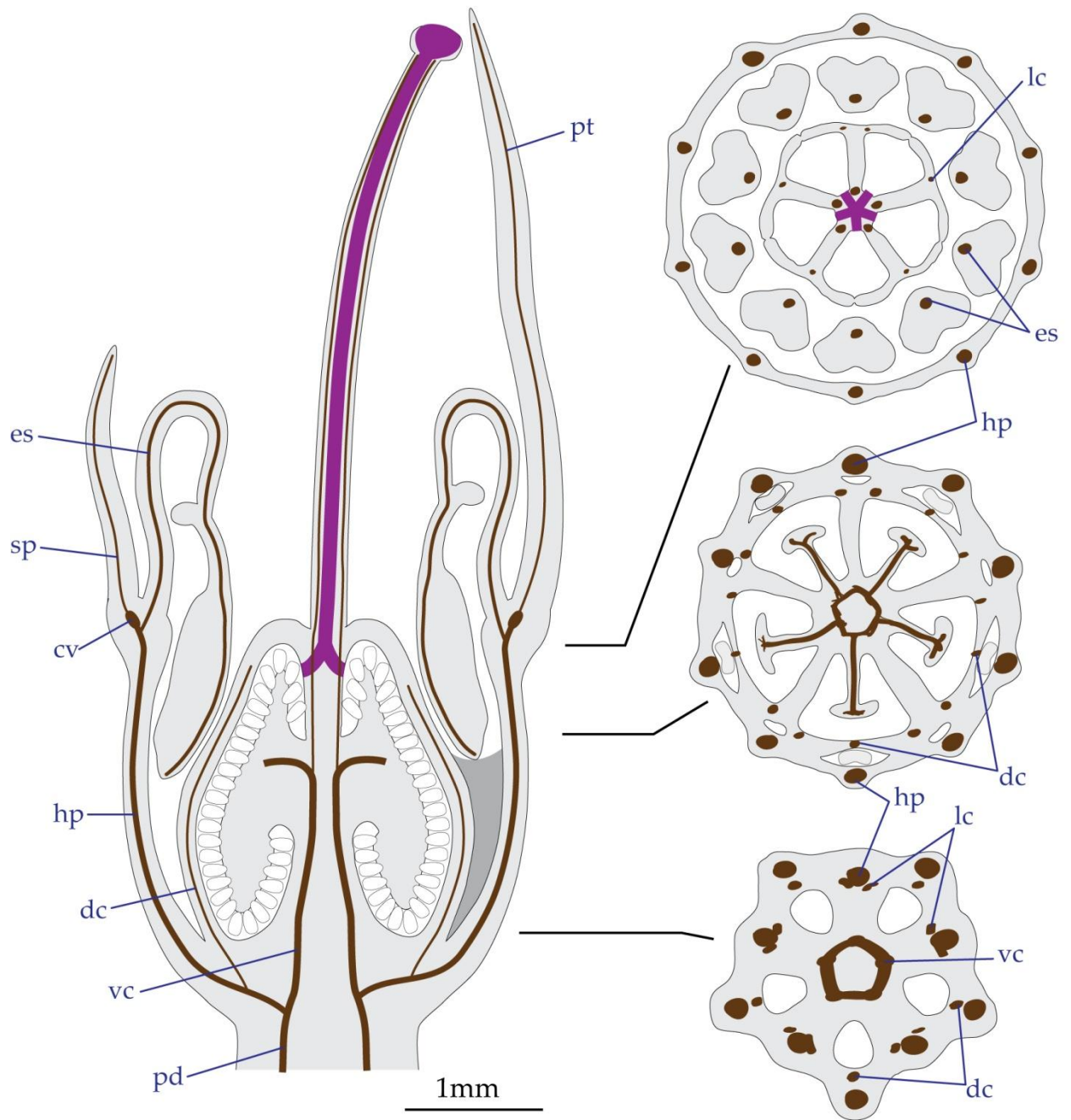


Figura 1.11. Diagrama da flor em pré-antese de *Tibouchina clinopodifolia*. Seções longitudinal (esquerda) e transversais (direita). O septo entre o hipanto e ovário está indicado em cinza escuro (diagrama da esquerda). As seções transversais indicam a região basal, mediana e apical do ovário. Abreviações. cv = *cinturão vascular*, dc = *feixe carpelar dorsal*, es = *feixe estaminal*, hp = *feixe hipantial*, lc = *feixe carpelar lateral*, pd = *feixe do pedicelo floral*, pt = *feixe petalar*, sp = *feixe sepalal*, vc = *feixe carpelar ventral*.

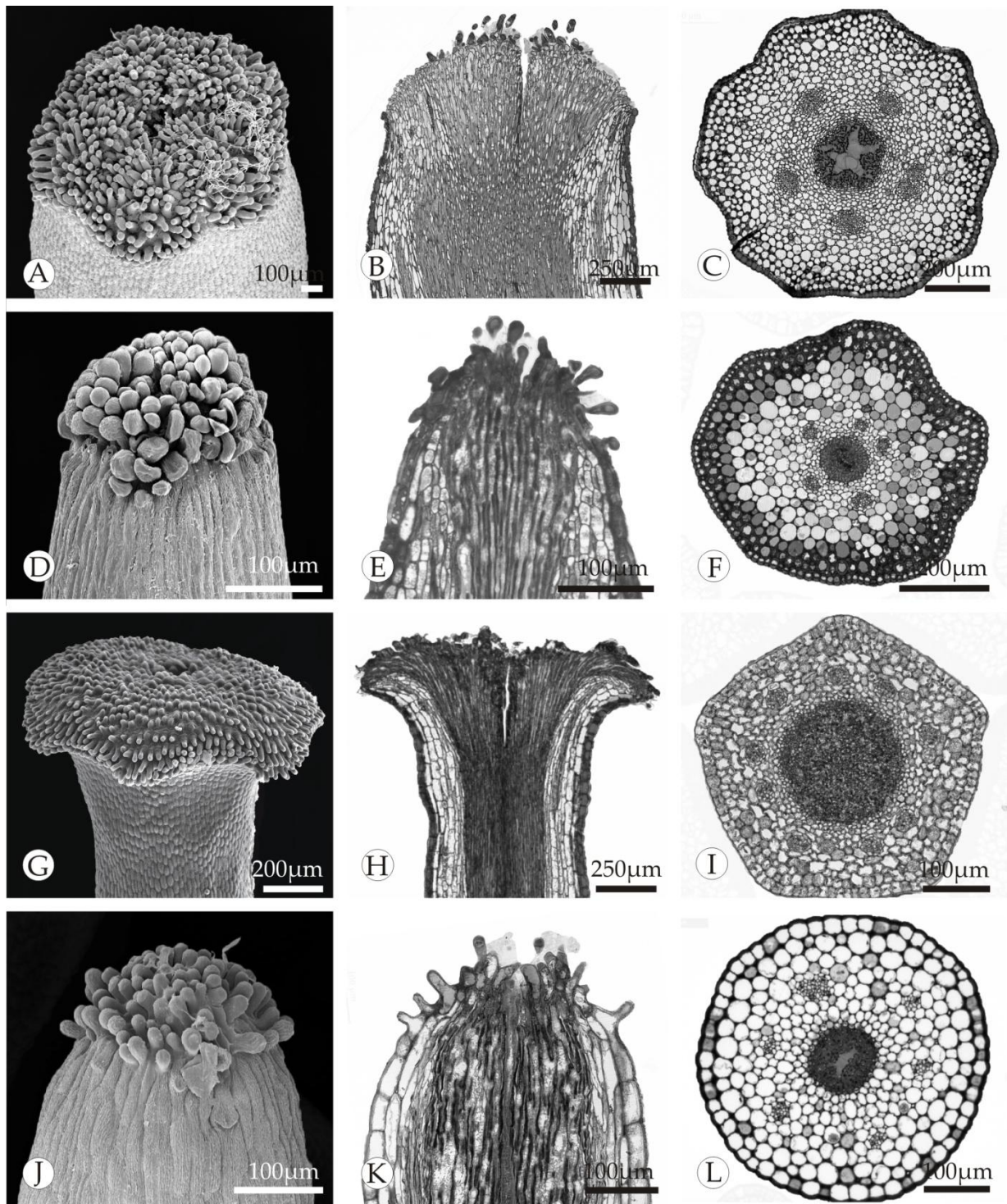


Figura 1.12. Estigma e estilete de Melastomataceae. A: estigma de *Henriettea saldanhae*. B: seção longitudinal do estigma de *H. saldanhae*. C: seção transversal do estilete de *H. saldanhae*. D: estigma de *Leandra melastomoides*. E: seção longitudinal do estigma de *L. melastomoides*. F: seção transversal do estilete de *L. melastomoides*. G: estigma de *Miconia dodecandra*. H: seção longitudinal do estigma de *Miconia dodecandra*. I: seção transversal do estilete de *Miconia dodecandra*. J: estigma de *Microlicia euphorbioides*. K: seção longitudinal do estigma de *Microlicia euphorbioides*. L: seção transversal do estilete de *Microlicia euphorbioides*.

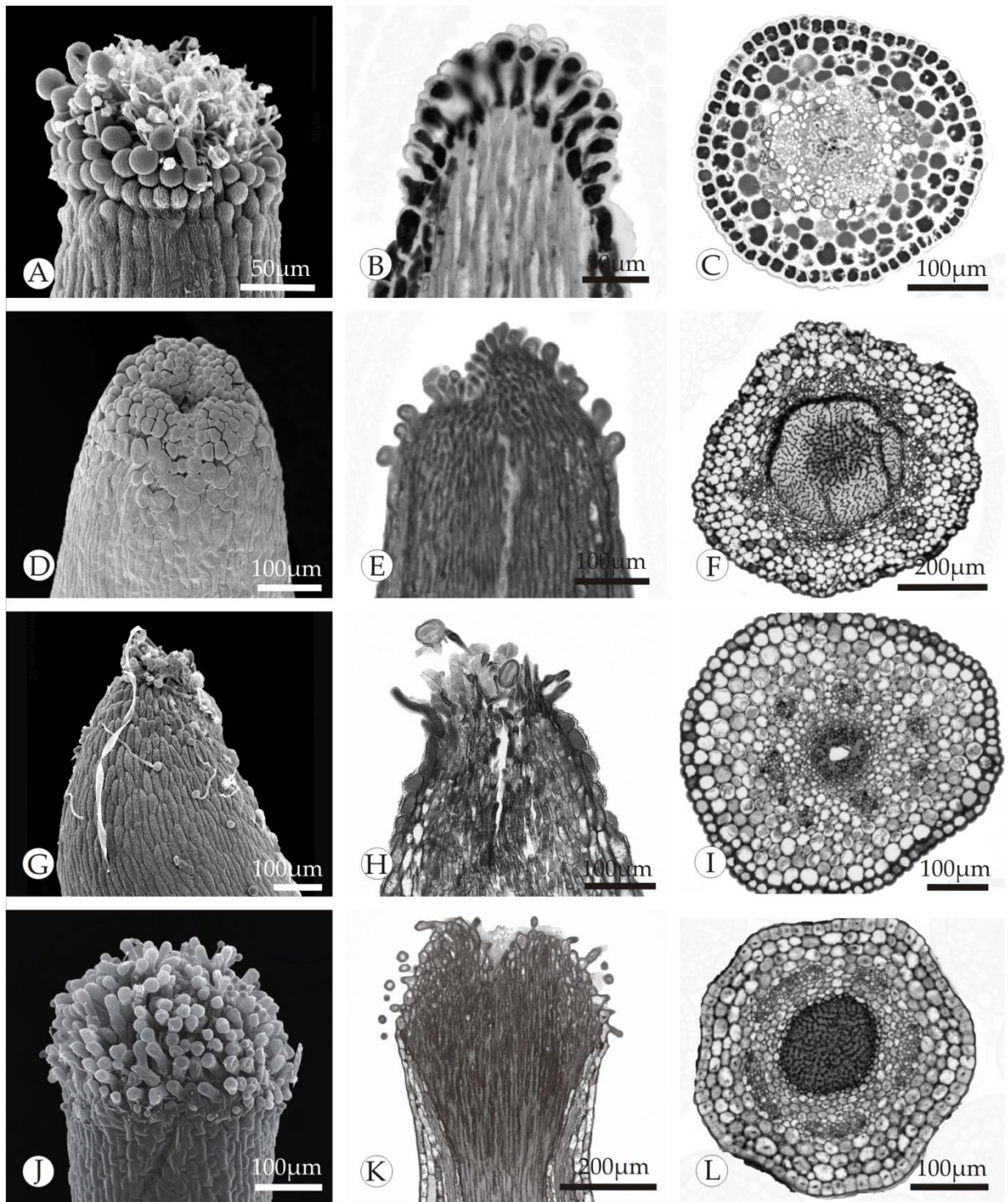


Figura 1.13. Estigma e estilete de Melastomataceae. A: estigma de *Pleiochiton ebracteatum*. B: seção longitudinal do estigma de *P. ebracteatum*. C: seção transversal do estilete de *P. ebracteatum*. D: estigma de *Rhynchanthera grandiflora*. E: seção longitudinal do estigma de *Rhynchanthera grandiflora*. F: seção transversal do estilete de *Rhynchanthera grandiflora*. G: estigma de *Rupestrea johnwurdackiana*. H: seção longitudinal do estigma de *Rupestrea johnwurdackiana*. I: seção transversal do estilete de *Rupestrea johnwurdackiana*. J: estigma de *Tibouchina clinopodifolia*. K: seção longitudinal do estigma de *T. clinopodifolia*. L: seção transversal do estilete de *T. clinopodifolia*.

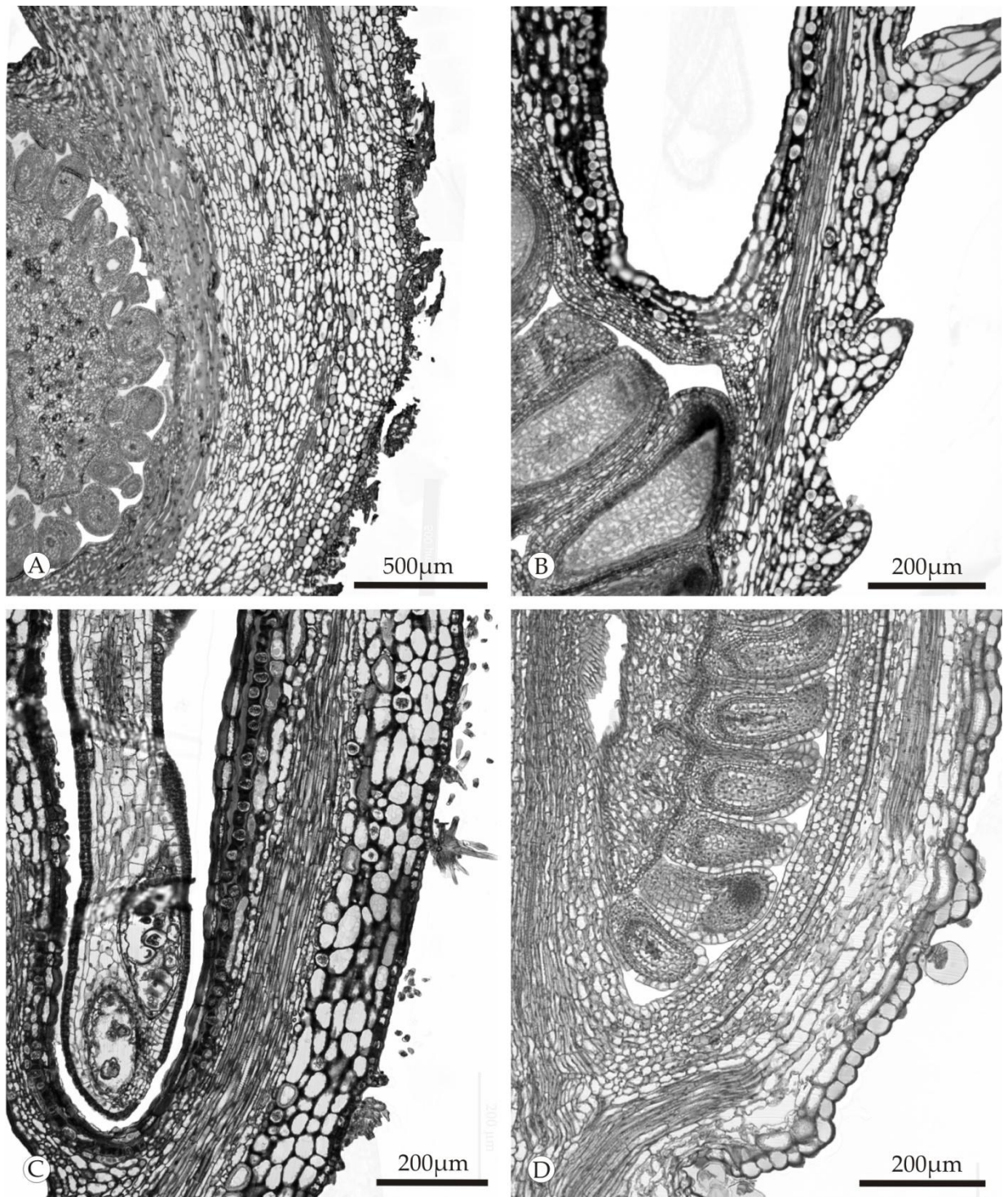


Figura 1.14. Hipanto ginécial e perígino em Melastomataceae (seções longitudinais). A: *Henriettea saldanhae*. **B:** *Leandra melastomoides*. **C:** *Miconia dodecandra*. **D:** *Microlicia euphorbioides*.

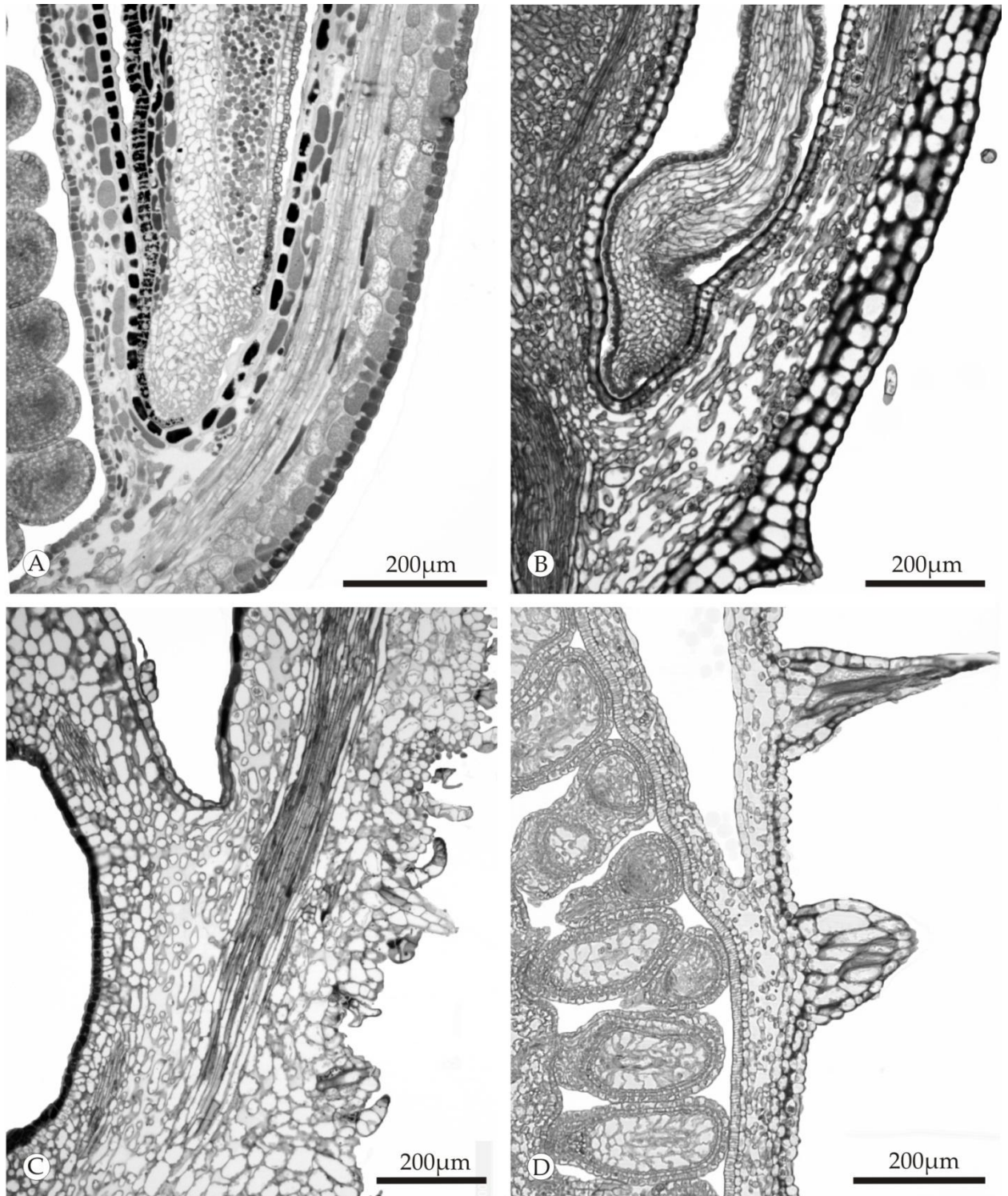


Figura 1.15. Hipanto ginecial e perígino em Melastomataceae (seções longitudinais). A: *Pleiochiton ebracteatum*. B: *Rhynchanthera grandiflora*. C: *Rupestrea johnwurdackiana*. D: *Tibouchina clinopodifolia*.

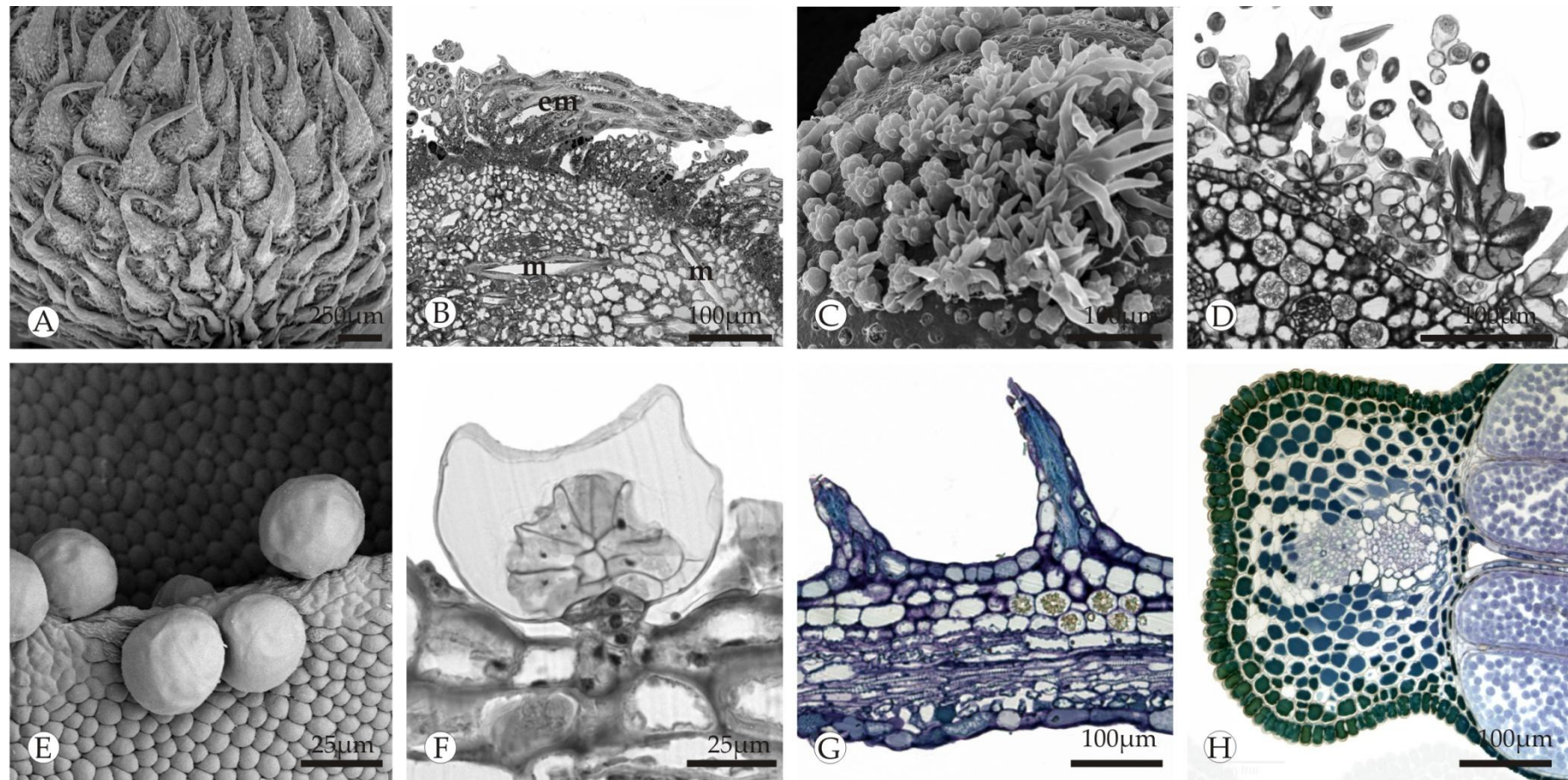


Figura 1.16. A: indumento formado por emergências não glandulares cônicas do hipanto ginecial em *Henrietteae saldanhae*. B: emergência não glandular (em) e megaestilódio (m) no hipanto perígino de *H. saldanhae*. C: formação de emergências não glandulares no hipanto perígino de *Miconia dodecandra*. D: seção longitudinal de emergência não glandular dendrítica de *Miconia dodecandra*. E: tricomas glandulares na margem da pétala de *Microlicia euphorbioides*. F: seção longitudinal de tricoma glandular de pedunculo curto em *Microlicia euphorbioides*. G: porção basal de duas emergências glandulares com esclereides e drusas no limbo sepalar de *Rhynchanthera grandiflora*. H: epiderme e parênquima de preenchimento com células fenólicas do estame em seção transversal de *Pleiochiton ebracteatum*.

Os dados de merisma floral observados aqui são reunidos aos de outras espécies da família na Tabela 1.2. Um sumário das observações para anatomia vascular é apresentado na Tabela 1.3.

Tabela 1.2. Dados sobre merisma em Melastomataceae. A listagem segue a apresentação das tribos ou clados, segundo a Fig. 1.1, e dentro de cada grupo as espécies aparecem em ordem alfabética.

* Nomes entre aspas indicam a grafia da espécie conforme mencionada na fonte bibliográfica, a despeito de sua validade.

** Estimativas do número de espécies são indicadas por “c.” das seguintes bases de dados: ^M=MelNet (<http://www.melastomataceae.net>) e ^P=Plant List (<http://www.theplantlist.org/>).

Para Fórmula Floral, **K** indica *cálice*, **C** indica *corola*, **A** indica *androceu* e **G** indica *gineceu*.; (x) números entre parênteses indicam merismas pouco frequentes.

Para Posição do ovário: **1**=ovário súpero, **1/2**=ovário semi-ínfero e **1/1**=ovário ínfero.

Para Posição dos carpelos: **AtSep**= antessépalos; **AtPet**= antepétalos; “-” indica não aplicável; e “?” que há dúvida na codificação.

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de loculos	Posição dos carpelos	Referência
Olisbeoideae	<i>Memecylon capitellatum</i> L.	c. 316 ^M /106 ^P	K4C4A4+4G?	4	4	4	8	1/1	1	-	Devi <i>et al.</i> 1991
Olisbeoideae	<i>Memecylon edule</i> Roxb	c. 316 ^M /106 ^P	K4C4A4+4G?	4	4	4	8	1/1	1	-	Devi <i>et al.</i> 1991
Olisbeoideae	<i>Memecylon sylvaticum</i> Thwaites	c. 316 ^M /106 ^P	K4C4A4+4G?	4	4	4	8	1/1	1	-	Subramanyam & Narayana 1969
Olisbeoideae	<i>Mouriri acutiflora</i> Naudin	c. 87 ^M /82 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/1	3	-	Cogniaux 1886
Olisbeoideae	<i>Mouriri brevipes</i> Hook.	c. 87 ^M /82 ^P	K5C5A5+5G2	4-5	5	5	10	1/1	2	-	Cogniaux 1886
Olisbeoideae	<i>Mouriri chamissoana</i> Cogn.	c. 87 ^M /82 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/1	2-3	-	Cogniaux 1886
Olisbeoideae	<i>Mouriri trunciflora</i> Ducke	c. 87 ^M /82 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/1	5	AtPet	Morley 1953
Olisbeoideae	<i>Spathandra blakeoides</i> (G. Don) Jacq.-Fél. [“ <i>Spathandra caerulea</i> ”]	c. 1 ^M /1 ^P	K4C4A4+4G?	4	4	4	8	1/1	1	-	Guillemin <i>et al.</i> 1833
Olisbeoideae	<i>Votomita orbinaxia</i> Morley	c. 10 ^M /7 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1/1	4	?	Morley 1976
Olisbeoideae	<i>Warneckea guineensis</i> (Keay) Jacq.-Fél. [“ <i>Memecylon guinensis</i> ”]	c. 44 ^M /35 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/1	1	-	Devi <i>et al.</i> 1991

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Kibessieae	<i>Pternandra coerulescens</i> Jack	c. 15 ^M /3 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1/1	4	?	Maxwell 1981
Astronieae	<i>Astronia brunnea</i> J.F.Maxwell	c. 60 ^M	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	?	3	-	Maxwell & Veldkamp 1990a
Astronieae	<i>Astronia sericea</i> J.F.Maxwell	c. 60 ^M	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	?	0-3	-	Maxwell & Veldkamp 1990a
Astronieae	<i>Astronidium circumscissum</i> J.F.Maxwell	c. 67 ^M	K6C6A6+6G6	6-7	5	5	12-14	?	6-7	?	Maxwell & Veldkamp 1990b
Astronieae	<i>Astronidium pseudoparviflorum</i> J.F.Maxwell	c. 67 ^M	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	?	4	?	Maxwell & Veldkamp 1990a
Astronieae	<i>Tessmannianthus cereifolius</i> Almeda	7	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1	5	AtSep	Almeda 1990
Astronieae	<i>Tessmannianthus gordonii</i> Almeda	7	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Almeda 1989

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Henrietteae	<i>Bellucia arborescens</i> (Aubl.) Baill. [<i>"Loreya acutifolia"</i>]	c. 22 ^M /17 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/1	5	?	Cogniaux 1886
Henrietteae	<i>Bellucia grossularioides</i> (L.) Triana [<i>"Bellucia multiflora"</i>]	c. 22 ^M /17 ^P	K6?C6A6+6G12	6	-	6	12	1/1	12	-	Karsten 1861
Henrietteae	<i>Bellucia ovata</i> (O. Berg. ex Triana) Penneys, Michelangeli, Judd & Almeda [<i>"Loreya ovata"</i>]	c. 22 ^M /17 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/1	5	?	Cogniaux 1886
Henrietteae	<i>Bellucia pentamera</i> Naudin [<i>"Axinanthera macrophylla"</i>]	c. 22 ^M /17 ^P	K6C6?A6+6G12	6	6	6	12	1/1	12	-	Karsten 1861
Henrietteae	<i>Henriettea saldanhae</i> Cogn.	c. 68 ^M /63 ^P	K5C5A5+5G5	(4)- 5	5	5	10	1/1	5	AtSepl	Presente estudo

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Merianieae	<i>Adelobotrys rotundifolia</i> Triana	c. 33 ^M /28 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1	5	?	Cogniaux 1886
Merianieae	<i>Adelobotrys spruceana</i> Cogn.	c. 33 ^M /28 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1	5	?	Cogniaux 1886
Merianieae	<i>Graffenrieda miconioides</i> Naudin [“ <i>Graffenrieda floribunda</i> ”]	c. 67 ^M /54 ^P	K4C4A4+4G3	4	4	4	8	1	3-(4)	?	Cogniaux 1886
Merianieae	<i>Meriania nobilis</i> Triana	c. 78 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/5	5	AtSep	Ramírez 2011
Merianieae	<i>Meriania glabra</i> (DC.) Triana	c. 78 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1	5	?	Cogniaux 1886
Merianieae	<i>Meriania clausenii</i> (Naudin) Triana	c. 78 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1	5	?	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Eriocnema fulva</i> Naudin	1	K5C5A5+5G3	4-5	5	5	8-10	1	3	-	Cogniaux 1883

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Miconieae	<i>Physeterostemon aonae</i> Amorim, Michelangeli & R. Goldenb.	5	K6C6A6+6G4	5-6	6	6	10-12	2/3	4	-	Goldenberg <i>et al.</i> 2016
Miconieae	<i>Physeterostemon fiaschii</i> R.Goldenb. & Amorim	5	K6C6A6+6G4	6	6	6	12	4/5	4	-	Goldenberg & Amorim 2006
Miconieae	<i>Physeterostemon gomesii</i> Amorim & R.Goldenb.	5	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Amorim <i>et al.</i> 2014
Miconieae	<i>Physeterostemon jardimii</i> R.Goldenb. & Amorim	5	K6C6A6+6G4	6	6	6	12	4/5	4	-	Goldenberg & Amorim 2006
Miconieae	<i>Physeterostemon thomasi</i> Amorim, Michelangeli & R. Goldenb.	5	K6C6A6+6G4	6	6	6	12	1/2	4	-	Amorim <i>et al.</i> 2009
Miconieae	<i>Clidemia bullosa</i> DC.	c. 173 ^P	K5C5A20?G5	5	5	5	15-21	8/9	5	?	Wurdack 1993
Miconieae	<i>Clidemia capitata</i> Benth.	c. 173 ^P	K4C4A4+4G3	4	4	5	8	8/9	3-4	?	Wurdack 1993
Miconieae	<i>Clidemia capitellata</i> (Bonpl.) D.Don	c. 173 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	4/5	3	-	Cogniaux 1886

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Miconieae	<i>Clidemia conglomerata</i> DC.	c. 173 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	4/5	5	?	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Clidemia heptamera</i> Wurdack	c. 173 ^P	K7C7A7+7G3	6-7	7	7	14	3/4	3	-	Wurdack 1993
Miconieae	<i>Clidemia japurensis</i> DC.	c. 173 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/1	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Conostegia</i> aff. <i>montana</i> (Sw.) D.Don ex DC.	77	K5C5A5+5G5	5	5	5	10-14	1/1	5-6	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia</i> cf. <i>centronioides</i> var. <i>lancifolia</i> Markgr. [*]	77	K5C5A6+6G5	7-9	5	4-6	12-15	1/1	5	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia icosandra</i> (Sw. ex Wikstr.) Urb.	77	K4C4A4+12G11	6-9	4	4-6	19-26	1/1	8-15	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia macrantha</i> O.Berg ex Triana	77	K?C8A8+24G20	7-10	-	8-9	28-45	1/1	18-25	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia montealegreana</i> Cogn.	77	K?C5A5+8G8	5	-	5	11-14	1/1	7-9	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Miconieae	<i>Conostegia oerstediana</i> O.Berg ex Triana	77	K?C6A6+18G14	6-10	-	6-9	24-26	1/1	14-20	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia pittieri</i> Cogn. ex T.Durand	77	K?C7A7+14G7	6-8	-	6-8	14-23	1/1	7-12	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia rhodopetala</i> Donn. Sm.	77	K?C6A6+6G6	6	-	6-7	12-13	1/1	6	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia setosa</i> Triana	77	K?C5A5+5G5	5	-	5	10-13	1/1	5-6	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia subcrustulata</i> (Beurl.) Triana	77	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/1	5	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a
Miconieae	<i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D.Don ex DC	77	K5C5A5+5G5	5	5	5-6	10-12	1/1	5-6	?	Wanntorp <i>et al.</i> 2011; Kriebel 2014a

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Miconieae	<i>Leandra cancellata</i> Cogn.	c. 219 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/1	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Leandra balansae</i> Cogn.	c. 219 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/1	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Leandra humilis</i> (Cogn.) Wurdack [“ <i>Ossaea humilis</i> ”]	c. 219 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Leandra lacunosa</i> Cogn.	c. 219 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Leandra limbata</i> Cogn.	c. 219 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/1	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Leandra longisetosa</i> Cogn.	c. 219 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/1	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Leandra rigida</i> Cogn.	c. 219 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/1	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Leandra melastomoides</i> Raddi	c. 219 ^P	K6C6A6+6G4	6	6	6	12	1/2	4	-	Presente estudo
Miconieae	<i>Leandra solenifera</i> Cogn.	c. 219 ^P	K6C6A6+6G5	6	6	6	12	?	6	AtPet	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Leandra xanthostachya</i> Cogn.	c. 219 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/8	3	-	Cogniaux 1886

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Miconieae	<i>Miconia aliquantula</i> Wurdack	1057	K4C4A4+4G3	4	4	4	8	1/2	3	-	Wurdack 1993
Miconieae	<i>Miconia amacurensis</i> Wurdack	1057	K6C6A6+6G6	6	6	6	12	1/5	4	-	Wurdack 1993
Miconieae	<i>Miconia bailloniana</i> J.F.Macbr.	1057	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/1	5	AtSep	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia benthamiana</i> Triana [“ <i>Clidemia polyandra</i> ”]	1057	K8C8A32G8	7-9	8	8	32	1/1	8	?	Bentham 1844; Wurdack 1980
Miconieae	<i>Miconia cinerea</i> Cogn.	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/3	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia compressa</i> Naudin	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/3	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia crassinervia</i> Cogn.	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia dodecandra</i> Cogn.	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/3	3	-	Presente estudo
Miconieae	<i>Miconia eugenioides</i> Triana	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	?	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia francavillana</i> Cogn.	1057	K6C6A6+6G4	6	6	6	12	1/2	4	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia fragilis</i> Naudin	1057	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1/2	3	-	Wurdack 1993

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Miconieae	<i>Miconia glazioviana</i> Cogn.	1057	K5C5A5+15?G5	5	5	5	20	1/3	3?-5	?	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia heliotropoides</i> Triana	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia macrodon</i> (Naudin) Wurdack [“ <i>Heterotrichum macrodon</i> ”]	1057	K8C5A8+8G8	8	8	8	16	1/3	8	?	Hooker 1825
Miconieae	<i>Miconia michelangeliana</i> R. Goldenb. & L. Kollman	1057	K6C6A6+12?G8	6	6	6	18-24	1/2	6	?	Goldenberg & Kollmann 2010
Miconieae	<i>Miconia notabilis</i> Triana	1057	K8C8A8+8G8	8	8	8	15-17	1/3	6	-	Ramírez 2011
Miconieae	<i>Miconia paucidens</i> DC. [“ <i>Miconia langsдорffii</i> ”]	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/8 ?	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia radulaefolia</i> (Benth.) Naudin [“ <i>Miconia scrobiculata</i> ”]	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Miconia squamulosa</i> (Sm.) Triana	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	½?	3	-	Ramírez 2011
Miconieae	<i>Miconia subcordata</i> Cogn.	1057	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/8	3	-	Cogniaux 1886

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de loculos	Posição dos carpelos	Referência
Miconieae	<i>Miconia trimera</i> Wurdack	1057	K3C3A3+3G3	3	3	3	6	1/2	2-3	?	Wurdack 1993
Miconieae	<i>Miconia warmingiana</i> Cogn.	1057	K5C5A5+5G3	4?5	4	4	8	?	2-3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Ossaea capillaris</i> (D.Don) Cogn.	c. 83 ^M /45 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	8/9	5	?	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Ossaea cinnamomifolia</i> (Cham. ex Naudin) Triana	c. 83 ^M /45 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/8	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Ossaea sanguinea</i> Cogn	c. 83 ^M /45 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	5	AtSep	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Pleiochiton ebracteatum</i> Triana	12	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/4	3	-	Presente estudo
Miconieae	<i>Tococa guianensis</i> Aubl. [" <i>Tococa cardiophylla</i> "; " <i>Tococa subglabrata</i> "]	79	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	?	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Tococa macrophysca</i> Spruce ex Triana	79	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/8	3	-	Cogniaux 1886
Miconieae	<i>Tococa subciliata</i> (DC.) Triana [" <i>Tococa lasiostyla</i> "]	79	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/1	(2)3	-	Cogniaux 1886

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Bertolonieae	<i>Bertolonia maculata</i> DC.	c. 17 ^M / 9 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	?	3	-	Cogniaux 1886
Bertolonieae	<i>Bertolonia sanguinea</i> Saldanha [?]	c. 17 ^M / 9 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1	3	-	Baumgratz 1989
Bertolonieae	<i>Monolena primuliflora</i> Hook. f.	c. 16 ^M / 8 ^P	K6C6A6+6G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Hooker 1870
Blakeeae	<i>Blakea granatensis</i> Naudin	150*/ 81 ^P	K6C6A6+6G6	6	6	6	12	1/1	6	AtSep	Ramírez 2011
Blakeeae	<i>Blakea guatemalensis</i> Donn. Sm.	150*/ 81 ^P	K6C6A6+6G4	6	6	6	12	1/1	6	AtSep	Donnell Smith 1889
Blakeeae (?)	<i>"Blakea guianensis"</i> Baillon	150*/ 81 ^P	K6C6A6+6G6	6	6	6	12	?	6	AtSep	Baillon 1881
Dissochaeteae	<i>Dissochaeta intermedia</i> Blume	c. 25 ^M	K4C4A4+4 ⁰ G4	4	4	4	4	1/2	4	AtSep	Blume 1851
Dissochaeteae	<i>Medinilla magnifica</i> Lindl.	c. 183 ^M /85 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	?	5	AtPet	Ronse De Craene 2010
Dissochaeteae	<i>Plethiandra hookeri</i> Stapf	c. 8 ^M	K6C6A6+18G6	6	6	6	24	1/1	6	?	Hooker & Hooker 1896; Kadereit 2005

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Sonerileae	<i>Anerincleistus purpureus</i> (Stapf) J.F.Maxwell [“ <i>Creaghiella purpurea</i> ”]	c. 32 ^M	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	2/3 ?	4	AtSep	Hooker & Hooker 1896
Sonerileae	<i>Bredia hirsuta</i> Blume	c. 14 ^M /12 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1/1	4	AtSep	Blume 1851
Sonerileae	<i>Oxyspora paniculata</i> (D. Don) DC.	c. 25 ^M /6 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	2/3	4	AtSep	Subramanyam & Narayana 1969
Sonerileae	<i>Phyllagathis rotundifolia</i> (Jack) Blume	c. 60 ^M /25 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1	4	AtPet	Korthals 1839
Sonerileae	<i>Sonerila pulneyensis</i> Gamble [?]	c. 57 ^M	K3C3A3+0G3	3	3	3	3	½?	3	AtSep	Subramanyam & Narayana 1969
Sonerileae	<i>Sonerila rotundifolia</i> Bedd. [?]	c. 57 ^M	K3C3A3+0G3	3	3	3	3	1/1	3	AtSep	Subramanyam & Narayana 1969
Sonerileae	<i>Sonerila</i> sp. [“ <i>Cassebeeria</i> sp.”]	c. 57 ^M	K3C3A3+0G3	3	3	3	3	?	3	AtSep	Krasser 1893
Sonerileae	<i>Sonerila wallichii</i> Benn. [?]	c. 57 ^M	K3C3A3+0G3	3	3	3	3	½?	3	AtSep	Subramanyam & Narayana 1969

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
clado <i>Cambessedesia</i>	<i>Huberia ovalifolia</i> DC.	c. 16 ^M /15 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1/2	4	AtPet	Baumgratz 1997
clado <i>Cambessedesia</i>	<i>Huberia semiserrata</i> DC.	c. 16 ^M /15 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1/2	4	AtPet	Baumgratz 1997
Cyphostyleae	<i>Allomaieta hirsuta</i> (Gleason) Lozano	c. 5 ^M /7 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	5 ?	1/1	5	AtPet	Ramírez 2011
Cyphostyleae	<i>Allomaieta zenufanasana</i> Lozano	c. 5 ^M /7 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	5 ?	1/1	5	AtPet	Ramírez 2011
clado <i>Rupestrea</i>	<i>Rupestrea carvalhoana</i> (Baumgratz&D'ElRei Souza) Almeda, Michelang. & R.Goldenb.	2	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1/2	3	-	Goldenberg <i>et al.</i> 2015
clado <i>Rupestrea</i>	<i>Rupestrea johnwurdackiana</i> (Baumgratz & D'El Rei Souza) Michelang., Almeda & R.Goldenb.	2	K5C5A5+5G4	5	5	5	10	2/3	4	-	Presente estudo

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Microlicieae	<i>Microlicia euphorbioides</i> Mart.	c. 106 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	1	3	-	Presente estudo
Microlicieae	<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.	c. 7 ^M /19 ^P	K5C5A5+5 ⁰ G3	5	5	5	5	1	3-4	-	Presente estudo
Rhexieae	<i>Pachyloma coriaceum</i> DC. [“ <i>Heteronoma pachyloma</i> ” Mart.]	c. 4 ^M /4 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1	4	AtSep	Martius 1832
Rhexieae	<i>Rhexia mariana</i> L. [“ <i>Rhexia marina</i> ”]	c. 11 ^M /16 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1/1	4	?	Devi <i>et al.</i> 1991
Rhexieae	<i>Rhexia virginica</i> L.	c. 11 ^M /16 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	1/1 ?	4	AtPet	Krasser 1893; Eyde & Teeri 1967
clado <i>Marcetia</i>	<i>Aciotis purpurascens</i> (Aubl.) Triana [“ <i>Aciotis fragilis</i> ”]	c. 13 ^M /16 ^P	K4C4A4+4G2?	4	4	4	8	1?	2	-	Morley 1953; Wurdack 1980

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de loculos	Posição dos carpelos	Referência
Melastomeae	<i>Centradenia floribunda</i> Planch.	c. 4 ^M /4 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	?	4	AtSep	Saunders 1936
Melastomeae	<i>Centradenia grandifolia</i> (Schltdl.) Endl. ex Walp	c. 4 ^M /4 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	½?	4	AtSep	van Tieghem 1875
Melastomeae	<i>Chaetolepis lindeniana</i> (Naudin) Triana [“ <i>Trimeranthus alpestris</i> ”]	c. 11 ^M /13 ^P	K3C3A3+3G3	3-4	3	3	6	1	3-4	?	Naudin 1850a; Karsten 1861
Melastomeae	<i>Melastoma malabathricum</i> L.	c. 40 ^M /9 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	?	5	AtSep	Baillon 1881
Melastomeae	<i>Melastoma moluccanum</i> Blume [“ <i>Otanthera moluccana</i> ”]	c. 40 ^M /9 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	?	5	AtSep	Blume 1851
Melastomeae	<i>Monochaetum humboldtianum</i> (Kunth & Boché) Kunth ex Walp [“ <i>Monochaetum umbellatum</i> ”]	c. 46 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	?	4	?	Delessert & De Candolle 1846
Melastomeae	<i>Osbeckia stellata</i> Buch.-Ham. ex Ker Gawl. [“ <i>Osbeckia crinita</i> ”]	c. 32 ^M /11 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	½?	4	AtSep	Subramanyam & Narayana 1969

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Melastomeae	<i>Pleroma oleifolia</i> (DC) R.Romero & Versiane [" <i>Microlepis mosenii</i> "]	c. 7 ^M / 2 ^P	K5C5A5+5G4	5	5	5	10	1?	4	?	Cogniaux 1883
Melastomeae	<i>Pterogastra divaricata</i> (Bonpl.) Naudin	c. 2 ^M /2 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	½?	5	AtSep	Cogniaux 1883
Melastomeae	<i>Rousseauxia chrysophylla</i> (Desr.) DC.	c. 14 ^M /13 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	?	4	AtSep	Baillon 1881
Melastomeae	<i>Schwackaea cupheoides</i> (Benth.) Cogn.	c. 1 ^M /1 ^P	K4C4A4+4G4	4	4	4	8	?	4	?	Bentham 1844; Renner 1994
Melastomeae	<i>Tibouchina canescens</i> (D.Don) Cogn.	c. 234 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	?	5	AtSep	Cogniaux 1883
Melastomeae	<i>Tibouchina clinopodifolia</i> (DC.) Cong.	c. 234 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/2	5	AtSep	Presente estudo
Melastomeae	<i>Tibouchina formosa</i> Cogn.	c. 234 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	?	5	AtSep	Cogniaux 1883

Tribo /clado	Espécie*	Número de espécies no gênero**	Fórmula Floral	Merisma	Número de sépalas	Número de pétalas	Número de estames	Posição ovário	Número de lóculos	Posição dos carpelos	Referência
Melastomeae	<i>Tibouchina mollis</i> (Bonpl.) Cogn.	c. 234 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1	5	AtSep	Ramírez 2011
Melastomeae	<i>Tibouchina semidecandra</i> (Mart. & Schrank ex DC.) Cogn.	c. 234 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/1	5	AtSep	Devi <i>et al.</i> 1991
Melastomeae	<i>Tibouchina urvilleana</i> (DC.) Cogn.	c. 234 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	1/2	5	AtSep	Ramírez 2011
Melastomeae	<i>Tibouchina</i> sp.	c. 234 ^P	K5C5A5+5G5	5	5	5	10	?	5	AtSep	Krasser 1893
Melastomeae	<i>Tristemma mauritianum</i> J.F.Gmel	c. 2 ^M /11 ^P	K5C5A5+5G3	5	5	5	10	2/3	5	AtSep	Naudin 1850b
??	<i>Lithobium cordatum</i> Bong.	1	K3C3A3+3G3	3	3	3	6	3/4	3	?	Silva & Romero 2008

Tabela 1.3. Dados sobre vascularização floral de Melastomataceae.

A listagem segue a apresentação das tribos ou clados, segundo a Fig. 1.1, e dentro de cada grupo as espécies aparecem em ordem alfabética.

* Nomes entre aspas indicam a grafia da espécie conforme mencionada na fonte bibliográfica, a despeito de sua validade.

Codificação: + = presença; - = ausência; 0 = informação não disponível.

^a H= feixes vasculares do hipanto; V= traço [ou plexo] vascular central dos carpelos. H* indicam que traços dorsais & ventrais são oriundos do feixe do hipanto.

^b D= traços carpelares dorsais; L= traços carpelares laterais; V=traços carpelares ventrais.

Tribo/clado	Espécie*	Cinturão vascular	Ramificação do feixe estaminal	Número traços principais carpelares	Origem dos traços carpelares dorsais ^a	Número de feixes no estilete	Origem traços estilete ^b	Referência
Olisbeoideae	<i>Memecylon sylvaticum</i> Thwaites	0	+	0	0	4	D	Subramanyam & Narayana 1969
	<i>Mouriri trunciflora</i> Ducke	-	+	0	H*	5 (?)	D	Morley 1953
Henrieteae	<i>Henriettea saldanhae</i> Cogn.	+	+	5	V	5	V	Presente estudo
Merianeae	<i>Meriania nobilis</i> Triana	+	0	5	V (?)	10	D+L+V	Ramírez 2011
Miconieae	<i>Leandra melastomoides</i> Raddi	+	+	7	H	4	D	Presente estudo
	<i>Miconia dodecandra</i> Cogn.	+	+	7	H	9	D+V	Presente estudo
	<i>Miconia mirabilis</i> (Aubl.) L.O. Williams [" <i>Miconia guianensis</i> "]	+	0	0	H	0	D	Morley 1953
	<i>Miconia notabilis</i> Triana	+	0	7	V (?)	12	D+L+V	Ramírez 2011
	<i>Miconia squamulosa</i> Triana	+	0	0	H*	6	D+L+V	Ramírez 2011
	<i>Pleiochiton ebracteatum</i> Triana	+	+	5	H	3	V	Presente estudo
Bertolonieae	<i>Bertolonia sanguinea</i> Saldanha	0	+	9	H (?)	3	V	Baumgratz 1989
Blakeae	<i>Blakea granatensis</i> Naudin	0	0	5	H	12	D	Ramírez 2011
Sonerileae	<i>Oxyspora paniculata</i> (D. Don) DC.	+	-	5 ?	V	4	V	Subramanyam & Narayana 1969
	<i>Sonerila pulneyensis</i> Gamble	?	-	3	H	3	V	Subramanyam & Narayana 1969
	<i>Sonerila rotundifolia</i> Bedd.	+	-	3	H	3	V (?)	Subramanyam & Narayana 1969
	<i>Sonerila wallichii</i> Benn.	+	-	3	H	3	V	Subramanyam & Narayana 1969

Tribo/clado	Espécie*	Cinturão vascular	Ramificação do feixe estaminal	Número traços principais carpelares	Origem dos traços carpelares dorsais ^a	Número de feixes no estilete	Origem traços estilete ^b	Referência
clado <i>Cambessedesia</i>	<i>Huberia ovalifolia</i> DC.	+	+	9	V	8	V	Baumgratz 1997
	<i>Huberia semiserrata</i> DC.	+	+	5	H	8	V	Baumgratz 1997
Cyphostyleae	<i>Allomaieta hirsuta</i> (Gleason) Lozano	0	0	0	H (L)	10	D+V	Ramírez 2011
	<i>Allomaieta zenufanasana</i> Lozano	0	0	5	H	10	D+V	Ramírez 2011
clado <i>Rupestrea</i>	<i>Rupestrea johnwurdackiana</i> (Baumgratz & D'El Rei Souza) Michelang., Almeda & R. Goldenb.	+	-	5	V	8	D+V	Presente estudo
Microlicieae	<i>Microlicia euphorbioides</i> Mart.	+	-	5	V	6	D+V	Presente estudo
	<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.	+	-	5	V	9	D+L+V	Presente estudo
Rhexieae	<i>Rhexia virginica</i> L.	+	+	?	V	0	V	Eyde & Teeri 1967
clado <i>Marcetia</i>	<i>Aciotis purpurascens</i> (Aubl.) Triana [" <i>Aciotis fragilis</i> "]	+	0	0	V	0	D	Morley 1953
Melastomeae	<i>Centradenia grandifolia</i> (Schltdl.) Endl.	0	0	3	V	0	0	van Tieghem 1875
	<i>Osbeckia crinita</i> Benth. ex C.B. Clarke	+	+	5	H	4	V+L(?)	Subramanyam & Narayana 1969
	<i>Tibouchina clinopodifolia</i> (DC.) Cogn.	+	-	5	H	5	V	Presente estudo
	<i>Tibouchina mollis</i> (Bonpl.) Cogn.	+	0	5	H	5 (?)	D+L+V	Ramírez 2011
	<i>Tibouchina semidecandra</i> (Mart. & Schrank ex DC.) Cogn.	0	+	0	H	4	L	Devi <i>et al.</i> 1991
	<i>Tibouchina urvilleana</i> (DC.) Cogn.	+	0	7	H	5	D+L+V	Ramírez 2011

1.6. Discussão

A comparação entre as espécies estudadas revela padrões na organização e vascularização floral entre as flores de Melastomataceae. As variações em merisma afetam a flor como um todo (mudanças isômeras) ou apenas alguns verticilos (mudanças anisômeras), sendo as modificações isômeras mais comuns que as anisômeras em Melastomataceae (Tabela 1.2). O arranjo vascular do hipanto parece um caráter homogêneo para toda a família, ao contrário do gineceu, que apresenta variação (Tabela 1.3). Do ponto de vista anatômico, o hipanto perígino sempre apresenta células com drusas e de sustentação, tais como células colenquimáticas e esclereides. No entanto, a localização desses tipos celulares e sua abundância relativa são variáveis entre as espécies estudadas. Todos estes aspectos serão abordados a seguir.

1.6.1. Organização floral em Melastomataceae

As espécies estudadas de Melastomataceae (presente estudo; Subramanyam & Narayana 1969; Baumgratz 1989, 1997; Clausen & Renner 2001b; Ramírez 2011; Wanntorp *et al.* 2011; Goldenberg *et al.* 2012, 2015) compartilham várias características florais. A presença de um hipanto perígino, em maior ou menor extensão, foi observada em todas as espécies. A organização dessa estrutura e o número de órgão associados a ela (do perianto e androceu) parece pouco propícia à modificação. Já o número e posição dos carpelos são caracteres variáveis na família.

As flores de todas as espécies de Melastomataceae observadas apresentam todos os verticilos de uma flor completa. A diclinia é rara na família, encontrada em *Miconia* (cerca de 30 espécies), principalmente da seção *Cremanium* (Almeda & Dorr 2006; Burke & Michelangeli 2013) e algumas Astronieae (Maxwell & Veldkamp 1990a; Penneys 2013). O merisma floral mais frequente é o pentâmero (Tabela 1.2), padrão recorrente entre Eudicotiledôneas e, particularmente, nas Rosídeas (Ronse De Craene 2010, 2016). Aumento ou redução no merisma geralmente está associado a alterações durante o desenvolvimento floral (Ronse De Craene & Smets 1994; Ronse

De Craene 2010, 2016). Em Melastomataceae, casos extremos de aumento do merisma floral são encontrados entre Henrietteae (p.ex. *Bellucia*; Renner 1989) e Miconieae (p.ex. *Clidemia* (Wurdack 1993), *Conostegia* (Wanntorp *et al.* 2011; Kriebel 2014a) e algumas *Miconia* sect. *Discolor* (Caddah 2013)). Já a hexameria é comum em *Anaectocalyx* (Miconieae, Goldenberg *et al.* 2008), *Blakea* (Blakeae, Almeda 2000; Penneys & Judd 2011), *Dolichoura* (clado *Cambessedesia*, Goldenberg & Tavares 2007), *Lavoisiera* (Microlicieae, Almeda & Martins 2001), *Leandra s.str.* (Miconieae, Reginato 2014), *Physeterostemon* (Miconieae, Goldenberg & Amorim 2006; Amorim *et al.* 2009), *Plethiandra* (Dissochaeteae, Kadereit 2005) e algumas *Behuria* (clado *Cambessedesia*, Tavares 2005). O aumento isômero do merisma floral pode ser causado pelo aumento do ápice floral ou diminuição em tamanho dos primórdios dos órgãos florais (Nuraliev *et al.* 2014; Ronse De Craene 2016). Merismas florais menores que o pentâmero também ocorrem na família, sendo as flores trímeras os casos mais drásticos, como observado em *Lithobium* (Silva & Romero 2008), *Miconia trimera* (Wurdack 1980) e *Sonerila* (Cellinese 1999). A tetrameria também pode ser frequente (Tabela 1.2), definindo tribos como o clado *Marcetia* e *Rhexiaee* (Michelangeli *et al.* 2013), ou gêneros como *Centradenia*, *Heterocentron*, *Monochaetum* e *Pilocosta* (Melastomeae, Michelangeli *et al.* 2013); *Calycogonium* e *Mecranium* (Miconieae, Skean 1993; Goldenberg *et al.* 2008); e *Catanthera*, *Kendrickia* e *Medinilla* (Dissochaeteae, Clausen & Renner 2001a). A redução isômera do merisma floral pode ter origem na perda de algum primórdio externo, seguida da compressão do espaço ocupado pelo primórdio perdido, o que altera o arranjo floral para iniciação dos órgãos subsequentes (Ronse De Craene & Smets 1994; Ronse De Craene 2016). Os processos que levam ao aumento ou redução do merisma floral em Melastomataceae carecem de comparação.

Diferenças entre o merisma de um verticilo em relação aos demais foi encontrado em algumas espécies, e parecem restritas aos verticilos esporogênicos (Tabela 1.2). A presença de apenas um verticilo de estames funcionais, vista em *Rhynchanthera grandiflora*, se enquadra nessa categoria, uma vez que a diplostemonia

é o merisma padrão do androceu em Melastomataceae. A ocorrência de apenas um verticilo estaminal é relatada em *Acisanthera*, *Poteranthera*, *Siphanthera* (clado *Marcetia*, Renner 1993; Michelangeli *et al.* 2013), *Blakea* (Blakeeae, Penneys & Judd 2011), *Dissochaeta* (Dissochaeteae, Maxwell 1983), *Huberia staminodia* (clado *Cambessedesia*, Baumgratz 1997), *Monochaetum* e *Tibouchina* (Melastomeae, Renner 1993), *Sonerila* (Sonerileae, Lundin 1983), outras *Rhynchanthera* (Microlicieae, Renner 1990) e todas as Cyphostyleae (Michelangeli *et al.* 2011, 2014). Na maior parte dos casos de isostemonia estão presentes apenas os estames antessépalos, como *R. grandiflora*, sendo exceção *Monochaetum* que apresenta os estames antepétalos (Gleason 1929; Pacheco 2010). Já a polistemonia está presente em *Astrocalyx* (Astronieae, Penneys 2013), *Clidemia* (Miconieae, Wurdack 1993; Mendoza & Ramírez 2006), *Conostegia* (Miconieae, Kriebel 2014a), *Miconia* (Miconieae; Mendoza & Ramírez 2006; Goldenberg & Kollmann 2010) e *Plethiandra* (Dissochaeteae, Kadereit 2005).

O gineceu em Melastomataceae apresenta variação quanto ao número, disposição radial e vertical de carpelos (Tabela 1.2). Em alguns casos o número de carpelos é igual ao do merisma floral (gineceu isômero; p.ex. *Henriettea saldanhae* e *Tibouchina clinopodifolia*), enquanto nas demais espécies estudadas houve redução desse número (Tabela 1.2). Por ocupar a posição mais interna dentro da flor, o gineceu é o verticilo mais sujeito a restrição espacial e, conseqüentemente, diminuição em número de órgãos (Ronse De Craene & Smets 1998; Ronse De Craene 2016). A redução do número de carpelos em relação ao merisma global não é um fenômeno raro entre as angiospermas, sendo encontrado em Caryophyllaceae e na maioria das asterídeas (Ronse De Craene 2010, 2016). Nestes casos é frequente encontrar flores pentâmeras com apenas três carpelos (Ronse De Craene & Smets 1998), conforme observado em *Miconia dodecandra*, *Microlicia euphorbioides*, *Pleiochiton ebracteatum* e *Rhynchanthera grandiflora* (ver Fig. 1.3). Chama atenção que o aumento do número de carpelos em Melastomataceae é encontrado apenas em *Conostegia* (Miconieae, Wanntorp *et al.* 2011). A redução do perianto (em tamanho e/ou número) pode acarretar em um aumento do número de órgãos internos devido à perda de

estabilidade do merisma (Ronse De Craene 2016). Tal condição é comum quando o perianto é modificado em caliptra (Nuraliev *et al.* 2014), como é o caso de *Conostegia* (Wanntorp *et al.* 2011).

Já em relação ao gineceu isômero, a disposição radial dos carpelos é assunto controverso. Eichler (1878: 481) reconhecia a presença de carpelos antessépalos e Ronse De Craene (2010: 215) admite que estes sejam somente antepétalos em Melastomataceae. Ambas as condições estão presentes na família (ver Tabela 1.2), o que é pouco usual (Ronse De Craene & Smets 1998; Ronse De Craene 2010; Endress 2011). Carpelos antessépalos predominam em Melastomataceae (Saunders 1936; Renner 1993; Michelangeli *et al.* 2013; Tabela 1.2), sendo encontrados em Blakeeae [*Blakea* (Baillon 1881; Donnell Smith 1889; Ramírez 2011)], Melastomeae [*Centradenia* (Payer 1857; van Tieghem 1875; Saunders 1936), *Melastoma* (Baillon 1881), *Rousseauxia* (Baillon 1881), *Osbeckia* (Subramanyam & Narayana 1969), *Tibouchina* (Cogniaux 1883; Krasser 1893; Devi *et al.* 1991; Ramírez 2011)], Merianieae [*Meriania* (Ramírez 2011)], Miconieae [*Conostegia* (Wanntorp *et al.* 2011)] e Sonerileae [*Oxyspora* (Subramanyam & Narayana 1969), *Sonerila* (Krasser 1893; Subramanyam & Narayana 1969)]. Já carpelos antepétalos parecem característicos do clado *Cambessedesia* (*Huberia*; Baumgratz 1997), Cyphostyleae (*Allomaieta*; Ramírez 2011), Dissochaeteae (*Medinilla*; Ronse De Craene 2010), Kibessieae (*Pternandra*; Renner 1993), Olisbeoideae (*Mouriri*; Morley 1953) e Rhexieae (*Rhexia*, Eyde & Teeri 1967; Devi *et al.* 1991). A posição que o carpelo ocupa em relação aos demais órgãos florais parece associada à iniciação dos estames (van Heel 1966; Ronse De Craene & Smets 1998; Ronse De Craene 2010). Em flores obdiplostêmones (onde o verticilo estaminal antepétalo é externo ao antessépalo) é comum os carpelos serem antepétalos, o que representa uma otimização de espaço (Ronse De Craene & Smets 1998). O mesmo tipo de restrição espacial pode explicar a posição antessépala dos carpelos nas demais flores diplostêmones. A variação posicional encontrada em Melastomataceae pode ser uma flexibilização na determinação exercida pelo desenvolvimento estaminal. Talvez a formação do hipanto perígino (ver Cap. 2) e o atraso da iniciação estaminal em

relação aos carpelos (ver Cap. 3) atenuem a influencia dos estames na definição da posição dos carpelos, o que justificaria a ocorrência de ambas as condições no mesmo grupo.

O ovário em Melastomataceae também varia de súpero a ínfero (Tabela 1.2), de acordo com a existência e extensão de um hipanto ginécial (Fig. IV, ver Cap. 2). Ovários ínferos são frequentes em Astronieae (Penneys 2013), Bertolonieae (Baumgratz 1989), Blakeeae (Penneys & Judd 2011), Cyphostyleae (Michelangeli *et al.* 2011, 2014), clado *Cambessedesia* (exceto *Cambessedesia*, Goldenberg *et al.* 2012), Dissochaeteae (Clausing & Renner 2001a), Henrietteae (Penneys *et al.* 2010), Kibessieae (Maxwell 1983), Olisbeioideae (Morley 1953, 1976), Rhexieae (Eyde & Teeri 1967) e clado *Triolena* (Mendoza & Ramírez 2006). Ovários semi-ínferos são encontrados em *Lithobium* (Silva & Romero 2008), *Physeterostemon* (Goldenberg & Amorim 2006, Amorim *et al.* 2009), *Rupestrea* (Goldenberg *et al.* 2015), várias Dissochaeteae (Maxwell 1983), Miconieae (Mendoza & Ramírez 2006), Sonerileae (Cellinese 1999). Ovários súperos ocorrem em Melastomeae (Michelangeli *et al.* 2013), Merianieae (Michelangeli *et al.* 2015), Microlicieae (exceto *Lavoisiera*; Almeda & Martins 2001; Fritsch *et al.* 2004) e clado *Marcetia* (Michelangeli *et al.* 2013).

No entanto, a interpretação da posição do ovário pode gerar dúvidas, como no exemplo de *Tibouchina clinopodifolia* (ver Fig. 1.11). A existência de septos entre o hipanto perígino e a parede do ovário levanta questões sobre sua origem (a mesma de hipantos ginéciais?) e posição (atua como ovário ínfero ou súpero?). Os lóculos formados do lado externo do ovário envolvem os estames jovens durante seu desenvolvimento, o que justifica a denominação de “bolsa de estames” (Kadereit 2005) ou “câmara extra-ovariana” (Maxwell 1983; Clausing & Renner 2001a). Tal configuração é encontrada em algumas *Tibouchina* (Cogniaux 1883), além de outros gêneros de Melastomeae (Baillon 1881), como *Melastoma* (Meyer 2001), *Monochaetum* (Ziegler 1925), *Osbeckia* (Corner 1976), *Pleroma* (Cogniaux 1883; Romero & Versiane 2014) e *Pterogastra* (Cogniaux 1883). Ocorre ainda em Bertolonieae (Baumgratz 1989) e entre gêneros de Dissochaeteae, como *Catanthera* e *Medinilla* sect. *Heteroblema*

(Clausing & Renner 2001a), *Macrolenes* (Renner 1993), mas ausente em *Plethiandra*, *Pachycentria*, *Diplectria* (Kadereit 2005) e *Kendrickia* (Clausing & Renner 2001a). Os aspectos ontogenéticos e funcionais dessa convergência permanecem em aberto.

1.6.2. Padrões de vascularização floral

A análise do sistema vascular das flores de Melastomataceae revela parâmetros variáveis e outros constantes. Dentre os constantes, a vascularização do hipanto perígino parece o mais estável dentro da família. Sua organização consiste em um número de traços vasculares igual ao dobro do merisma floral, independente de qual for (ver Tabela 1.3), conforme demonstrado em estudos anteriores (van Tieghem 1875; Saunders 1936; Subramanyam 1951; Eyde & Teeri 1967; Subramanyam & Narayana 1969; Baumgratz 1989, 1997; Devi *et al.* 1991; Ramírez 2011). A correlação parece pertinente, uma vez que é de cada um dos traços hipantiais que derivam os traços estaminais, sendo o androceu diplostêmone na maior parte das espécies (Tabela 1.2). Apesar da mudança de merisma encontrada dentro de Melastomataceae, a organização do tecido vascular do hipanto perígino (com seus verticilos associados) não está sujeita a modificação.

O “cinturão vascular” é outra característica compartilhada na organização vascular entre as Melastomataceae estudadas. O termo foi utilizado por Saunders (1939 *apud* Sporne 1976) para se referir a “conexões horizontais, dentro do receptáculo floral, entre os traços que suprem as pétalas e sépalas” (Sporne 1980: 421). O uso deste termo parece apropriado para designar o anel vascular formado na dilatação distal do hipanto (ou “toro”) de onde emergem os traços sepalares e petalares. Embora “receptáculo” (*receptaculum*: local que sustenta ou recebe algo; Rickett 1954; Font Quer 2000) não seja justaposto a “toro” (*torus*: “almofada” ou “inchaço” que porta os verticilos florais; Douglas 1944; Rickett 1954; Font Quer 2000), alguns autores (p.ex. Gleason 1932, 1939; Wurdack 1953) limitam a utilização de “toro” para designar a presença de um plexo vascular. A complexidade do arranjo vascular que supre os elementos do perianto pode variar dentro de um mesmo

gênero (Baumgratz 1989, 1997). Embora o cinturão vascular seja encontrado em todas as espécies aqui observadas, ele não ocorre em Olisbeoideae (Morley 1953). É possível que a presença de um cinturão vascular seja uma sinapomorfia das demais Melastomataceae, com exceção de Olisbeoideae. Cabe ressaltar que essa condição não é exclusiva de Melastomataceae, ocorrendo em mais de 20 famílias de Eudicotiledôneas (Sporne 1977, 1980), nas quais se destacam Combretaceae, Lythraceae, Myrtaceae e Onagraceae entre as Myrtales.

A vascularização do estame tem fornecido caracteres de utilidade taxonômica (ver Wilson 1950). A principal fonte de variação diz respeito a ramificações do traço estaminal na região dorsal da antera e do conectivo. Dentre as espécies observadas, *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora*, *Rupestrea johnwurdackiana* e *Tibouchina clinopodifolia* apresentaram traço estaminal indiviso. A ausência de ramificações dorsais no pedoconectivo tem sido apontada como sinapomorfia de Microlicieae (Wilson 1950; Michelangeli *et al.* 2013). Entretanto, apesar da presença de um ramo do traço dorsal no pedoconectivo de Melastomeae ter status sinapomórfico (Wilson 1950; Michelangeli *et al.* 2013), esta ramificação não foi observado em *T. clinopodifolia*. A ramificação dorsal curta do traço estaminal de *Henriettea saldanhae* apresenta similaridades com outras Henrietteae, como *Bellucia* (Wilson 1950), embora discussões sobre sua importância taxonômica para a tribo ainda sejam escassas (Penneys *et al.* 2010). Este mesmo estado de caráter foi observado em *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra* e *Pleiochiton ebracteatum*, pertencente à Miconieae; grupo que aparentemente não exibe um padrão claro de vascularização, como ocorre em outras tribos (Wilson 1950). O espessamento do traço estaminal tem sido associado à secreção de néctar em algumas espécies (Stein & Tobe 1989; Vogel 1997; Varassin *et al.* 2008), porém não existem registros para a presença de nectário nas flores de Melastomataceae aqui estudadas.

O sistema vascular do gineceu não é homogêneo entre as Melastomataceae (Tabela 1.3). As variações principais são: a origem dos traços carpelares, o número de traços e a origem dos traços que suprem o estilete. Quanto à origem dos traços

carpelaes dorsais, é possível identificar dois grupos: (1) aquele em que os traços dorsais divergem dos traços hipantiais, não tendo relação com os traços ventrais; e (2) outro em que os traços dorsais têm origem comum com os traços ventrais, sendo ambos remanescentes do estelo do pedicelo floral. O primeiro conjunto é composto pela maior parte das espécies estudadas (Tabela 1.3), aqui notado em *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra*, *Pleiochiton ebracteatum* e *Tibouchina clinopodifolia*. Já o segundo conjunto parece característico do grupo formado por *Rupestrea* (*R. johnwurdackiana*; presente estudo), *Microlicieae* (*Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora*; presente estudo), clado *Marcetia* (*Aciotis*; Morley 1953) e *Rhexieae* (*Rhexia*; Eyde & Teeri 1967), que parecem ser relacionados (Michelangeli *et al.* 2013; Goldenberg *et al.* 2015). No entanto, esse padrão vascular parece ter sido perdido ou modificado em *Melastomeae*, visto que algumas espécies exibem o traço dorsal oriundo do plexo do hipanto (Subramanyam & Narayana 1969; Ramírez 2011) como *T. clinopodifolia*. O caso de *Olisbeoideae* (Morley 1953, 1976) parece uma modificação do segundo conjunto, uma vez que ao invés da separação entre o traço dorsal e ventral do carpelo ocorrer abaixo do lóculo (p.ex. *Microlicia euphorbioides* e *Rupestrea johnwurdackiana*), ela é lateral (p.ex. *Mouriri trunciflora*; Morley 1953) ou mesmo superior ao lóculo (p.ex. *Mouriri chamissoana*; Morley 1953). Ovários íferos com traços carpelaes dorsais mais relacionados aos traços ventrais do que os hipantiais de *Olisbeoideae* também foram observados em *Henriettea saldanhae* (*Henrietteae*).

O estilete de *Melastomataceae* pode receber traços carpelaes de origens distintas de acordo com a espécie. Basicamente são encontrados três padrões: (1) vascularizado por traços dorsais (*Leandra melastomoides*), (2) por traços ventrais (*Pleiochiton ebracteatum*, *Tibouchina clinopodifolia*), (3) por traços dorsais e ventrais (*Henriettea saldanhae*, *Miconia dodecandra*, *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Rupestrea johnwurdackiana*). O primeiro caso parece comum entre *Olisbeoideae* (*Coryphadenia*, *Mouriri* e *Votomita*; Morley 1953); além do clado *Marcetia* (*Aciotis*; Morley 1953). O segundo padrão é frequente em *Sonerileae* (Subramanyam

& Narayana 1969), Rhexieae (Eyde & Teeri 1967), e clado *Cambessedesia* (Baumgratz 1997), grupos aparentemente pouco relacionados. O último padrão é relatado em Merianieae e Miconieae (Ramírez 2011). Eventualmente o estilete é suprido por um plexo vascular complexo e contínuo, como em *Blakea granatensis* (Ramírez 2011) e *Conostegia str.s.* (Kriebel 2014a), o que pode obscurecer sua codificação.

A forma do estigma nas espécies estudadas também apresenta variações (Kriebel 2014a), embora seja sempre revestido por papilas (Ciampolini *et al.* 1995) e úmido (Dahlgren & Thorne 1984; Ciampolini *et al.* 1995; Kriebel *et al.* 2015). A organização do tecido transmissor também é variável, caracterizado como sólido (p.ex. *Leanda melastomoides*, *Miconia dodecandra*, *Tibouchina clinopodifolia*), mais frequente entre as Eudicotiledôneas (van Went & Willemse 1984), ou oco, delimitando um canal preenchido por exudato (p.ex. *Henriettea saldanhae*, *Pleiochiton ebracteatum*, *Rupestrea johnwurdackiana*). No entanto, mesmo nas espécies em que o tecido transmissor é sólido, as células centrais mostram uma organização pouco coesa (Ciampolini *et al.* 1995). Conclui-se que a dicotomia entre estas duas condições pode não ser um bom indicador taxonômico.

A placentação é axilar em todas as espécies analisadas, como ocorre na maioria das Melastomataceae (Renner 1993; Clausen *et al.* 2000). Exceções são algumas Olibeioidae que exibem placentação basal (Morley 1953, 1976) e Kibessieae com placentação parietal (Maxwell 1981). O tipo de placentação é uma característica de importante valor taxonômico, especialmente para táxons superiores (Puri 1952; Endress & Matthews 2012; Endress *et al.* 2013; Ickert-Bond *et al.* 2014). Entretanto, parece haver pouca modificação ao longo de Myrtales (Ickert-Bond *et al.* 2014), com predomínio da condição axilar (Dahlgren & Thorne 1984).

1.6.3. Considerações sobre a Anatomia floral

A organização interna da flor de Melastomataceae apresenta variação entre as espécies, entre os órgãos da mesma flor, e entre partes desses órgãos.

A composição tecidual do hipanto perígino varia em tipos celulares e número de camadas. Entretanto, a organização parece constante entre as Melastomataceae observadas, em que há uma epiderme interna destituída de indumento, tecido parenquimático entre os traços hipantiais, células de sustentação mecânica e epiderme externa com indumento. O tecido de sustentação pode ser constituído de células colenquimáticas (p.ex. *Tibouchina clinopodifolia*) ou esclereides (p.ex. *Miconia dodecandra* e *Microlicia euphorbioides*). A presença de uma camada contínua de células com drusas na face externa ou interna do hipanto é recorrente para outras Melastomataceae (Kriebel 2015). A ocorrência de diferentes tipos de tricomas e emergências (glandulares e não glandulares para ambos) atestam a [grande] variação do indumento relatada para a família nesse quesito (Wurdack 1986; Milanez & Machado 2011).

A presença de megaestilóides (ter Welle & Mennega 1977) nos órgãos florais de *Henriettea saldanhae* reforça a inferência de que estes depósitos sejam disseminados na planta como um todo, além dos órgãos vegetativos (ter Welle & Mennega 1977; Baas 1981). Este dado fornece subsídio para o estabelecimento da presença de megaestilóides como uma sinapomorfia de Astronieae e Henrietteae (Penneys *et al.* 2010; Penneys 2013; Kriebel 2014b). Outros depósitos de cristais, na forma de drusas, ocorrem em todas as espécies estudadas, em vários órgãos florais. A ocorrência de drusas na parede da antera parece um caráter útil no reconhecimento de alguns clados em Miconieae (Caetano 2014).

Células fenólicas foram reportadas para todas as espécies estudadas. Embora Melastomataceae seja conhecida pela diversidade de compostos fenólicos (Serna & Martínez 2015), a maior parte dos seus registros é para tecido vegetativo (Metcalf & Chalk 1957). Células com compostos fenólicos desempenham papel na defesa do tecido vegetal contra ação de herbívoros (Coley & Barone 1996; Barbehenn & Peter Constabel 2011). Registros prévios indicam sua presença no estigma de *Tibouchina* (Ciampolini *et al.* 1995), ovário de *Miconia albicans* (Cortez & Carmello-Guerreiro 2008), estames de *Blakea* e *Chalybea* (Stein & Tobe 1989) e na flor de *Medinilla* (Robil &

Tolentino 2015). A presença de células fenólicas parece diminuir à medida que a flor atinge a antese (Robil & Tolentino 2015), sendo os tecidos associados ao fruto os últimos a perderem essas células (Cortez & Carmello-Guerreiro 2008; Robil & Tolentino 2015).

1.6.4. *Perspectivas*

O presente trabalho representa um esforço em suprir a carência de estudos sobre caracteres florais, pouco explorados do ponto de vista comparativo. Tais informações, quando disponíveis, estão fragmentadas em revisões taxonômicas ou levantamentos florísticos para a família. Nesse sentido, é necessário expandir os estudos em duas frentes complementares: (1) na caracterização de estruturas e (2) na caracterização de grupos. A primeira abordagem pretende elucidar questões da construção floral; aqui ilustradas pelo merisma, hipanto perígino e vascularização. Estudos futuros poderiam abranger uma variação estrutural maior, como flores que apresentem merismas “extremos” (p.ex. trímeras e heptâmeras) ou em espessura do hipanto perígino. A segunda abordagem tem como intuito preencher lacunas na amostragem taxonômica, que permitam reconhecer padrões florais em clados e subclados da família. Dessa forma, a integração de ambas as frentes de pesquisa contribuiriam para uma compreensão profunda da flor em Melastomataceae, fornecendo subsídios para inferência filogenética e evolução floral.

1.7. Bibliografia

- Almeda F. 1989.** *Tessmannianthus*, an arborescent genus of Melastomataceae new to Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **76**: 1–6.
- Almeda F. 1990.** A third species of *Tessmannianthus* (Melastomataceae: Merianieae) from Panama. *Brittonia* **42**: 7–11.
- Almeda F. 2000.** The hexandrous species of *Topobea* (Melastomataceae). *Proceedings of the California Academy of Science* **52**: 97–100.
- Almeda F, Martins AB. 2001.** New combinations and new names in some Brazilian Microlicieae (Melastomataceae), with notes on the delimitation of *Lavoisiera*, *Microlicia*, and *Trembleya*. *Novon* **11**: 1–7.
- Almeda F, Dorr LJ. 2006.** *Miconia amilcariana* (Melastomataceae: Miconieae), a new species from the Venezuelan Andes with notes on the distribution and origin of dioecy in the. *Proceedings of the California Academy of Sciences* **57**: 549–555.
- Amorim AM, Goldenberg R, Michelangeli FA. 2009.** A new species of *Physeterostemon* (Melastomataceae) from Bahia, Brazil, with notes on the phylogeny of the genus. *Systematic Botany* **34**: 324–329.
- Amorim AM, Jardim JG, Goldenberg R. 2014.** *Physeterostemon gomesii* (Melastomataceae): the fourth species of this endemic genus in Bahia, Brazil. *Phytotaxa* **175**: 45–50.
- APG IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* **181**: 1–20.
- Baas P. 1981.** A note on stomatal types and crystals in the leaves of Melastomataceae. *Blumea* **27**: 475–479.
- Baillon HE. 1881.** Melastomateceae. The Natural History of Plants. *The Natural History of Plants. Vol. VII*. London: L. Reeve & Company, 1–65.
- Barbehenn R V, Peter Constabel C. 2011.** Tannins in plant–herbivore interactions. *Phytochemistry* **72**: 1551–1565.

- Baumgratz JFA. 1989.** O gênero *Bertolonia* Raddi (Melastomataceae): revisão taxonômica e considerações anatômicas. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* **30**: 69–213.
- Baumgratz JFA. 1997.** Revisão taxonômica do gênero *Huberia* DC. (Melastomataceae). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- Beentje HJ. 2010.** *The Kew Plant Glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Kew.
- Bentham G. 1844.** *The botany of the voyage of H. M. S. Sulphur, under the command of Captain Sir Edward Belcher, during the years 1836-42*. London: Smith, Elder & Co.
- Berger BA, Kriebel R, Spalink D, Sytsma KJ. 2016.** Divergence times, historical biogeography, and shifts in speciation rates of Myrtales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **95**: 116–136.
- Blume KL. 1851.** *Museum botanicum Lugduno-Batavum [...] Tom. I. Lugduni-Batavorum*: E.J. Brill.
- Burke JM, Michelangeli FA. 2013.** *Miconia galeiformis* and *Miconia neei* (Miconieae: Melastomataceae), two new species from Bolivia. *Brittonia* **65**: 171–180.
- Caddah MK. 2013.** Estudos taxonômicos e filogenéticos em *Miconia* sect. *Discolor* (Melastomataceae, Miconieae). Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Caetano APS. 2014.** Contribuição da embriologia na sistemática e na elucidação da apomixia em Melastomataceae Juss. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Cellinese N. 1999.** Systematics of the Asian Sonerileae (Melastomataceae). Tese Doutorado. University of Reading.
- Ciampolini F, Faleri C, Cresti M. 1995.** Structural and cytochemical analysis of the stigma and style in *Tibouchina semidecandra* Cogn. (Melastomataceae). *Annals of Botany* **76**: 421–427.
- Clausing G, Meyer K, Renner SS. 2000.** Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within Melastomataceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **133**: 303–326.

- Clausing G, Renner SS. 2001a.** Evolution of growth form in epiphytic Dissochaeteae (Melastomataceae). *Organisms Diversity & Evolution* **1**: 45–60.
- Clausing G, Renner SS. 2001b.** Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* **88**: 486–498.
- Cogniaux A. 1883.** Melastomaceae (Microlicieae & Tibouchineae). In: Martius CFP, Eichler AG, Urban I, eds. *Flora Brasiliensis*. Lipsiae: Frid. Fleischer, 1–510.
- Cogniaux A. 1886.** Melastomaceae (Rhexieae, Merianieae, Bertolonieae, Miconieae, Blakeae, Memecyleae). In: Martius CFP, Eichler AG, Urban I, eds. *Flora Brasiliensis*. Lipsiae: Frid. Fleischer, 1–656.
- Cogniaux A. 1891.** Melastomaceae. In: De Candolle ALPP, De Candolle CP, eds. *Monographiae Phanerogamarum*. Paris: Masson, 1–1256.
- Coley PD, Barone JA. 1996.** Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* **27**: 305–335.
- Corner EJH. 1976.** *The Seeds of Dicotyledons vol. 1&2*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Cortez PA, Carmello-Guerreiro SM. 2008.** Ontogeny and structure of the pericarp and the seed coat of *Miconia albicans* (Sw.) Triana (Melastomataceae) from “cerrado”, Brazil. *Revista Brasileira de Botânica* **31**: 71–79.
- Dahlgren R, Thorne RF. 1984.** The order Myrtales: circumscription, variation, and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71**: 633–699.
- Davis CC, Latvis M, Nickrent DL, Wurdack KJ, Baum DA. 2007.** Floral gigantism in Rafflesiaceae. *Science* **315**: 1812.
- Delessert B, De Candolle AP. 1846.** *Icones selectae plantarum [...] vol. 5*. Paris.
- Devi DR, Satyavathi DVL, Narayana L. 1991.** Floral anatomy of some Melastomataceae. *Feddes Repertorium* **102**: 595–599.
- Donnell Smith J. 1889.** *Enumeratio plantarum Guatemalensium*. Oquawkae.
- Douglas GE. 1944.** The inferior ovary. *Botanical Review* **10**: 125–186.
- Eichler AW. 1878.** *Bluthendiagramme vol. II*. Leipzig: Wilhelm Engelmann.

- Endress PK. 2002.** Morphology and angiosperm systematics in the molecular era. *The Botanical Review* **68**: 545–570.
- Endress PK. 2011.** Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany* **98**: 370–396.
- Endress PK, Matthews ML. 2006.** First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Systematics and Evolution* **260**: 223–251.
- Endress PK, Matthews ML. 2012.** Progress and problems in the assessment of flower morphology in higher-level systematics. *Plant Systematics and Evolution* **298**: 257–276.
- Endress PK, Davis CC, Matthews ML. 2013.** Advances in the floral structural characterization of the major subclades of Malpighiales, one of the largest orders of flowering plants. *Annals of Botany* **111**: 969–985.
- Eyde RH, Teeri JA. 1967.** Floral anatomy of *Rhexia virginica* (Melastomataceae). *Rhodora* **69**: 163–178.
- Feder N, O'Brien TP. 1968.** Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* **55**: 123–142.
- Font Quer P. 2000.** *Diccionario de Botánica*. Barcelona: Edicions Península.
- Franz NM, Peet RK, Weakley AS. 2008.** On the use of taxonomic concepts in support of biodiversity research and taxonomy. In: Wheeler QD, ed. *The New Taxonomy*. CRC Press, 63–86.
- Fritsch PW, Almeda F, Renner SS, Martins AB, Cruz BC. 2004.** Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *American Journal of Botany* **91**: 1105–1114.
- Giribet G. 2015.** Morphology should not be forgotten in the era of genomics – a phylogenetic perspective. *Zoologischer Anzeiger* **256**: 96–103.
- Gleason HA. 1929.** The genus *Monochaetum* in South America. *American Journal of Botany* **16**: 502–522.
- Gleason HA. 1932.** A synopsis of the Melastomataceae of British Guiana. *Brittonia* **1**:

127–184.

Gleason HA. 1939. The genus *Clidemia* in Mexico and Central America. *Brittonia* **3**: 97–140.

Godfray HCJ, Knapp S. 2004. Introduction. Taxonomy for the twenty-first century. *Philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences* **359**: 559–569.

Goldenberg R, Amorim AM. 2006. *Physeterostemon* (Melastomataceae): a new genus and two new species from the Bahian Atlantic Forest, Brazil. *Taxon* **55**: 965–972.

Goldenberg R, Tavares RAM. 2007. A new species of *Dolichoura* (Melastomataceae) and broadened circumscription of the genus. *Brittonia* **59**: 226–232.

Goldenberg R, Kollmann LJC. 2010. A new species of *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae) from Espírito Santo, Brazil. *Blumea* **55**: 139–142.

Goldenberg R, Penneys DS, Almeda F, Judd WS, Michelangeli FA. 2008. Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *International Journal of Plant Sciences* **169**: 963–979.

Goldenberg R, Fraga CN, Fontana AP, Nicolas AN. 2012. Taxonomy and phylogeny of *Merianthera* (Melastomataceae). *Taxon* **61**: 1040–1056.

Goldenberg R, Almeda F, Sosa K, Ribeiro RC, Michelangeli FA. 2015. *Rupestrea*: a new Brazilian genus of Melastomataceae, with anomalous seeds and dry indehiscent fruits. *Systematic Botany* **40**: 561–571.

Goldenberg R, Michelangeli FA, Aona LYS, Amorim AM. 2016. Angiosperms and the Linnean shortfall: three new species from three lineages of Melastomataceae at one spot at the Atlantic Forest. *PeerJ* **4**: e1824

Guillemin JA, Perrottet GS, Richard A. 1833. *Florae Senegambiae tentamen*. Paris: Treuttel et Wurtz.

van Heel WA. 1966. Morphology of the androecium in Malvales. *Blumea* **13**: 177–394.

Hooker WJ. 1825. *Heterotrichum macrodon*. *Curtis's Botanical Magazine* **75**: 4421.

Hooker WJ. 1870. *Monolena primuliflora*. *Curtis's Botanical Magazine* **96**: 5818.

Hooker JD, Hooker WJ. 1896. *Hooker's Icones Plantarum* (D Oliver, Ed.). London:

Dulau.

- Ickert-Bond SM, Gerrath J, Wen J. 2014.** Gynoecial structure of Vitales and implications for the evolution of placentation in the Rosids. *International Journal of Plant Sciences* **175**: 998–1032.
- Jacques-Félix H. 1994.** Histoire des Melastomataceae d’Afrique. *Bulletin du Muséum national d’histoire naturelle. Section B, Adansonia* **16**: 235–311.
- Kadereit G. 2005.** Revision of *Plethiandra* Hook.F.: a polystaminate, East Asian genus of Melastomataceae. *Edinburgh Journal of Botany* **62**: 127–144.
- Karsten H. 1861.** *Florae Columbiae*. Berlin: Apud Ferdinandi Duemmleri Successores,.
- Korthals PW. 1839.** *Verhandelingen over de natuurlijke geschiedenis der Nederlandsche overzeesche bezittingen*. Leiden, Netherlands: Kruidkunde.
- Krasser F. 1893.** Melastomataceae. In: Engler HGA, Prantl KAE, eds. *Die natürlichen Pflanzenfamilien III*, 7. Leipzig: W. Engelmann, 130–199.
- Kriebel R. 2014a.** Phylogeny, taxonomy and morphological evolution in *Conostegia* (Melastomataceae: Miconieae). Tese de Doutorado. The City University of New York.
- Kriebel R. 2014b.** Notes on floral morphology and anatomy of *Tessmannianthus carinatus* (Melastomataceae). *Caldasia* **36**: 17–22.
- Kriebel R. 2015.** New insights into anatomical and morphological adaptations to high elevations in the Melastomataceae: evidence from *Chaetolepis cufodontisii* and *Monochaetum amabile*. *Flora* **213**: 12–19.
- Kriebel R, Michelangeli FA, Kelly LM. 2015.** Discovery of unusual anatomical and continuous characters in the evolutionary history of *Conostegia* (Miconieae: Melastomataceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* **82**: 289–313.
- Leins P. 1972.** Das Karpell im ober- und unterständigen Gynoeceum. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **85**: 291–294.
- Leins P, Merxmüller H, Sattler R. 1972.** Zur terminologie interkalärer Becherbildungen in Blüten. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **85**: 294.
- Lersten NR, Curtis JD. 1988.** Secretory reservoirs (ducts) of two kinds in giant

- ragweed (*Ambrosia trifida*; Asteraceae). *American Journal of Botany* **75**: 1313–1323.
- Löfstrand SD, Schönenberger J. 2015.** Comparative floral structure and systematics in the sarracenoid clade (Actinidiaceae, Roridulaceae and Sarraceniaceae) of Ericales. *Botanical Journal of the Linnean Society* **178**: 1–46.
- Lundin R. 1983.** Taxonomy of *Sonerila* (Melastomataceae) in Ceylon. *Nordic Journal of Botany* **3**: 633–656.
- Martius CFP. 1832.** *Heteronoma. Nova genera et species plantarum Brasiliensium* **3**: t. 273.
- Matthews ML, Endress PK. 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.
- Maxwell JF. 1981.** A revision of the genus *Pternandra* (Melastomataceae). *Gardens' Bulletin Singapore* **34**: 1–90.
- Maxwell JF. 1983.** Taxonomic studies of the Melastomataceae (Part 1). A revision of subtribes Diplectriinae Maxw. and Dissochaetinae (Naud.) Triana (Genera *Diplectria* (Bl.)[sic], *Dissochaeta* Bl., *Macrolenes* Naud., *Creochiton* Bl., and *Pseudodissochaeta* Nayar.). *Federation Museums Journal* **29**: 45–117.
- Maxwell JF, Veldkamp JF. 1990a.** Notes on the Astronieae (Melastomataceae) - I. *Astrocalyx, Astronia. Blumea* **35**: 71–114.
- Maxwell JF, Veldkamp JF. 1990b.** Notes on the Astronieae (Melastomataceae) - II. *Astronidium, Beccarianthus. Blumea* **35**: 115–165.
- McDowell EM, Trump BF. 1976.** Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. *Archives of Pathology & Laboratory Medicine* **100**: 405–414.
- Mendoza H, Ramírez B. 2006.** *Guía ilustrada de géneros de Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Univerisad del Cauca.
- Metcalf CR, Chalk L. 1957.** *Anatomy of the Dicotyledons*. Oxford, UK: Clarendon Press.
- Meyer K. 2001.** Revision of the Southeast Asian genus *Melastoma* (Melastomataceae). *Blumea* **46**: 351–398.

- Michelangeli FA, Penneys DS, Giza J, Soltis DE, Hils MH, Skean JD. 2004.** A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on nrITS sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* **53**: 279–290.
- Michelangeli FA, Nicolas AN, Morales-Puentes ME, David H. 2011.** Phylogenetic relationships of *Allomaieta*, *Alloneuron*, *Cyphostyla*, and *Wurdastom* (Melastomataceae) and the resurrection of the tribe Cyphostyleae. *International Journal of Plant Sciences* **172**: 1165–1178.
- Michelangeli FA, Guimarães PJF, Penneys DS, Almeda F, Kriebel R. 2013.** Phylogenetic relationships and distribution of New World Melastomeae (Melastomataceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**: 38–60.
- Michelangeli FA, Ulloa Ulloa C, Sosa K. 2014.** *Quipuanthus*, a new genus of Melastomataceae from the Foothills of the Andes in Ecuador and Peru. *Systematic Botany* **39**: 533–540.
- Michelangeli FA, Carmenate Reyes W, Sosa K. 2015.** A revision of *Meriania* (Melastomataceae) in the Greater Antilles with emphasis on the status of the Cuban species. *Brittonia* **67**: 118–137.
- Milanez CRD, Machado SR. 2011.** SEM studies on the leaf indumentum of six Melastomataceae species from Brazilian Cerrado. *Rodriguésia* **62**: 203–212.
- Morley T. 1953.** The genus *Mouriri* (Melastomataceae). A sectional revision based on anatomy and morphology. *University of California Publications in Botany* **26**: 223–312.
- Morley T. 1976.** Memecyleae (Melastomataceae). *Flora Neotropica*. New York: New York Botanical Garden Press, 1–295.
- Naudin CV. 1850a.** Melastomacearum monographicae descriptionis. *Annales des Sciences Naturelles. Botanique. ser. 3* **14**: 118–165.
- Naudin CV. 1850b.** Melastomacearum monographicae descriptionis. *Annales des Sciences Naturelles. Botanique. ser. 3* **13**: 273–303.
- Naudin CV. 1852.** Melastomacearum monographicae descriptionis. *Annales des Sciences Naturelles. Botanique. ser. 3* **18**: 257–294.

- Nuraliev MS, Degtjareva G V, Sokoloff DD, Oskolski AA, Samigullin TH, Valiejo-Roman CM. 2014.** Flower morphology and relationships of *Schefflera subintegra* (Araliaceae, Apiales): an evolutionary step towards extreme floral polymery. *Botanical Journal of the Linnean Society* **175**: 553–597.
- Pacheco DMA. 2010.** Systematics of the genus *Monochaetum* (Melastomataceae) in Colombia. Dissertação de Mestrado. San Francisco State University.
- Payer J-B. 1857.** *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris: Masson.
- Penneys DS. 2013.** Preliminary phylogeny of the Astronieae (Melastomataceae) based on nuclear and plastid DNA sequence data, with comments on the philippine endemic genus, *Astrocalyx*. *Philippine Journal of Science* **142**: 159–168.
- Penneys DS, Judd WS. 2005.** A systematic revision and cladistic analysis of *Charianthus* (Melastomataceae) using morphological and molecular characters. *Systematic Botany* **30**: 559–584.
- Penneys DS, Michelangeli FA, Judd WS, Almeda F. 2010.** Henrietteae (Melastomataceae): a new neotropical berry-fruited tribe. *Systematic Botany* **35**: 783–800.
- Penneys DS, Judd WS. 2011.** Phylogenetics and morphology in the Blakeeae (Melastomataceae). *International Journal of Plant Sciences* **172**: 78–106.
- Penneys DS, Judd WS. 2013.** A revised circumscription for the Blakeeae (Melastomataceae) with associated nomenclatural adjustments. *PhytoKeys* **32**: 17–32.
- Penneys DS, Almeda F, Michelangeli FA, Fritsch PW. 2013.** A survey of remarkable evolutionary trends in the Melastomataceae. *Botany 2013*. New Orleans: Botanical Society of America, 39001.
- Puri V. 1952.** Placentation in angiosperms. *The Botanical Review* **18**: 603–651.
- Ramírez TIDS. 2011.** Anatomía y morfología comparada del desarrollo del ovario y fruto en la tribu Cyphostyleae (Melastomataceae), y su interpretación en un contexto filogenético. Dissertação Mestrado. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

- Reginato M. 2014.** Systematics and evolution of *Leandra s.str.* (Miconieae, Melastomataceae). Tese de Doutorado. The City University of New York.
- Renner SS. 1989.** Systematic studies in the Melastomataceae: *Bellucia*, *Loreya*, and *Macairea*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **50**: 1–112.
- Renner SS. 1990.** A revision of *Rhynchanthera* (Melastomataceae). *Nordic Journal of Botany* **9**: 601–630.
- Renner SS. 1993.** Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* **13**: 519–540.
- Renner SS. 1994.** Revisions of *Pterogastra* and *Schwackaea* (Melastomataceae: Melastomeae). *Nordic Journal of Botany* **14**: 65–71.
- Richter S, Wirkner CS. 2014.** A research program for evolutionary morphology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **52**: 338–350.
- Rickett H. 1954.** Materials for a dictionary of botanical terms - II. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **81**: 188–198.
- Robil JLM, Tolentino VS. 2015.** Histological localization of tannins at different developmental stages of vegetative and reproductive organs in *Medinilla magnifica* (Melastomataceae). *Flora* **217**: 82–89.
- Romero R, Versiane AFA. 2014.** A new species of *Microlicia* and a checklist of Melastomataceae from the mountains of Capitólio municipality, Minas Gerais, Brazil. *Phytotaxa* **170**: 118–124.
- Ronse De Craene LP. 2010.** *Floral Diagrams: an Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Ronse De Craene LP. 2016.** Meristic changes in flowering plants: how flowers play with numbers. *Flora*: **221**: 22–37.
- Ronse De Craene LP, Smets EF. 1994.** Merosity in flowers: definition, origin, and taxonomic significance. *Plant Systematics and Evolution* **191**: 83–104.
- Ronse De Craene LP, Smets EF. 1998.** Meristic changes in gynoecium morphology, exemplified by floral ontogeny and anatomy. In: Owens SJ, Rudall PJ, eds. *Reproductive Biology*. Kew: Royal Botanic Gardens, 85–112.

- Rouhan G, Gaudeul M. 2014.** Plant taxonomy: a historical perspective, current challenges, and perspectives. In: Besse P, ed. *Molecular Plant Taxonomy: Methods & Protocols, Methods in Molecular Biology. vol 1115*. New York: Springer Science+Business Media, 1–37.
- Sajo MG, Rudall PJ. 2012.** Morphological evolution in the graminid clade: comparative floral anatomy of the grass relatives Flagellariaceae and Joinvilleaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **170**: 393–404.
- Sattler R. 1974.** A new approach to gynoecial morphology. *Phytomorphology* **24**: 22–34.
- Saunders ER. 1936.** On rhythmic development and radial organisation in the flower. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* **50**: 291–322.
- Schönenberger J, von Balthazar M. 2006.** Reproductive structures and phylogenetic framework of the rosids - progress and prospects. *Plant Systematics and Evolution* **260**: 87–106.
- Schönenberger J, von Balthazar M, Sytsma KJ. 2010.** Diversity and evolution of floral structure among early diverging lineages in the Ericales. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**: 437–448.
- Serna DMO, Martínez JHI. 2015.** Phenolics and polyphenolics from Melastomataceae species. *Molecules* **20**: 17818–17847.
- Silva MAO, Romero R. 2008.** Melastomataceae das serras do município de Delfinópolis, Minas Gerais, Brasil. *Rodriguésia* **59**: 609–647.
- Skean JD. 1993.** Monograph of *Mecranium* (Melastomataceae - Miconieae). *Systematic Botany Monographs* **39**: 1–116.
- Soltis DE, Fishbein M, Kuzoff RK. 2003.** Reevaluating the evolution of epigyny: data from phylogenetics and floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S251–S264.
- Soltis DE, Soltis PS, Endress PK, Chase MW. 2005.** *Phylogeny and Evolution of Angiosperms*. Sunderland: Sinauer Associates.
- Sporne KR. 1977.** Girdling vascular bundles in dicotyledon flowers. *The Gardens'*

- Bulletin, Singapore* **29**: 165–173.
- Sporne KR. 1980.** A re-investigation of character correlations among Dicotyledons. *New Phytologist* **85**: 419–449.
- Stauffer FW, Baker WJ, Dransfield J, Endress PK. 2004.** Comparative floral structure and systematics of *Pelagodoxa* and *Sommieria* (Arecaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **146**: 27–39.
- Stein BA, Tobe H. 1989.** Floral nectaries in Melastomataceae and their systematic and evolutionary implications. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **76**: 519–531.
- Subramanyam K. 1951.** Embryology of *Oxyspora paniculata* DC. *Phytomorphology* **1**: 205–212.
- Subramanyam K, Narayana L. 1969.** A contribution to the floral anatomy of some members of Melastomataceae. *Journal of Japanese Botany* **44**: 6–16.
- Tavares RAM. 2005.** Revisão taxonômica do gênero *Behuria* Cham. (Melastomataceae; Merianieae). Dissertação de Mestrado. Museu Nacional do Rio de Janeiro.
- van Tieghem PEL. 1875.** Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *Memoires Presentes par Divers Savants a l'Academie des Sciences de l'Institut Imperial de France. Série 2* **2I**: 1–261 & 16 planchas.
- Tobe H. 2015.** Floral morphology and structure of *Emblingia calceoliflora* (Emblingiaceae, Brassicales): questions and answers. *Journal of Plant Research* **128**: 481–495.
- Triana JJ. 1871.** Les Mélastomacées. *Transactions of the Linnean Society of London. Botany* **28**: 1–188.
- Varassin IG, Penneys DS, Michelangeli FA. 2008.** Comparative anatomy and morphology of nectar-producing Melastomataceae. *Annals of Botany* **102**: 899–909.
- Vogel S. 1997.** Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives I. substitutive nectaries. *Flora* **192**: 305–333.
- Wanntorp L, Puglisi C, Penneys DS, Ronse De Craene LP. 2011.** Multiplications of floral organs in flowers - a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales).

- In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP, eds. *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special Volume Series*. Cambridge: Cambridge University Press, 218–235.
- Weberling F. 1989.** *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- ter Welle BJH, Mennega A. 1977.** On the presence of large styloids in the secondary xylem of the genus *Henriettea* (Melastomataceae). *IAWA Bulletin* **2**: 31–35.
- van Went JL, Willemse MTM. 1984.** Fertilization. In: Johri BM, ed. *Embryology of Angiosperms*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 273–317.
- Wilson CL. 1950.** Vasculature of the stamen in the Melastomaceae, with some phyletic implications. *American Journal of Botany* **37**: 431–444.
- Wurdack JJ. 1953.** A revision of the genus *Brachyotum* (Tibouchineae-Melastomaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* **8**: 343–407.
- Wurdack JJ. 1980.** Melastomataceae. In: Harling G, Sparre B, eds. *Flora of Ecuador*. Göteborg: Instituto Botánico, 1–819.
- Wurdack JJ. 1986.** Atlas of Hairs for Neotropical Melastomataceae. *Smithsonian Contributions to Botany*: 1–80.
- Wurdack JJ. 1993.** Melastomatoideae. In: Gorts-van Rijn ARA, ed. *Flora of the Guianas*. Koeltz Scientific Books, 3–300.
- Ziegler A. 1925.** Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. *Botanisches Archiv: Zeitschrift für die gesamte Botanik* **9**: 398–467

Capítulo 2. As bases ontogenéticas para a variação da posição do ovário em Melastomataceae

2.1. Resumo

A posição do ovário é um caráter geralmente estável dentro das angiospermas. Entretanto, Melastomataceae apresenta flores períginas a epíginas, cujo ovário varia de súpero a ínfero. Compreender quais mudanças ontogenéticas estão envolvidas na formação de estruturas florais diferentes em um mesmo grupo é de grande interesse. Assim, o objetivo do presente capítulo é elucidar os processos ontogenéticos envolvidos na variação da posição do ovário em Melastomataceae. Para tal, seis espécies da família (*Henriettea saldanhae*, *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra*, *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina clinopodifolia*) foram escolhidas como modelo para o estudo comparativo do desenvolvimento do gineceu. Botões florais e flores em vários estádios de desenvolvimento foram processados para análises de superfície em microscopia eletrônica de varredura e histológica em microscopia de luz. Os resultados demonstram que, durante os estádios iniciais, o desenvolvimento floral é similar entre todas as espécies. O ápice floral passa por modificações que incluem a organização do tecido meristemático, passando de convexo para côncavo, resultando em um hipanto perígino. Esse hipanto tem origem a partir de divisões celulares na região marginal do ápice floral, que elevam a base dos primórdios dos órgãos florais de quase todos os verticilos. O crescimento conjunto da base dos carpelos com o hipanto ginencial origina ovários semi-ínferos (em menor extensão) em *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra* e *Tibouchina clinopodifolia*; e ínfero (em maior extensão) em *Henriettea saldanhae*. Em *Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora*, os carpelos não são modificados por este crescimento hipantial, culminando em flores de ovário súpero. Desse modo, notamos que alterações na construção floral são decorrentes da atuação disruptiva de células meristemáticas, o que configura um dos mecanismos principais para o surgimento de inovações morfológicas entre as plantas.

Palavras-chave: ápice floral, desenvolvimento floral, hipanto, meristema, posição do ovário.

2.2. Introdução

Melastomataceae é uma família pantropical de Myrtales (Dahlgren & Thorne 1984; Conti *et al.* 1996; Stevens 2001), que apresenta flores períginas a epíginas, cujo ovário varia de súpero a ínfero (Clausing *et al.* 2000). O ovário é a parte do gineceu nas angiospermas que encerra os óvulos (angio-ovulia) (Tomlinson 2012) e que conterá as sementes (angiospermia) após a fecundação (Leins & Erbar 2010). Em geral, enquanto a parede do ovário súpero é constituída por tecido de origem carpelar (Sattler 1974), a parede do ovário ínfero é associada a um hipanto, ou hipanto ginencial (*sensu* Leins *et al.* 1972). Quando um hipanto não está associado ao ovário, o hipanto apenas conecta os verticilos extra-carpelares à base floral, ele é chamado de hipanto perígino (*sensu* Leins *et al.* 1972). A complexidade dessa organização suscita questões sobre a origem ontogenética tanto do hipanto como do ovário ínfero (Kaplan 1967; Sattler 1974; Igersheim *et al.* 1994).

A busca por diferenças nos processos ontogenéticos que culminam na variação da posição do ovário observada nas angiospermas tem revelado informações importantes para a compreensão do desenvolvimento floral (Kaplan 1967; Weberling 1989; Gustafsson & Albert 1999; Kuzoff *et al.* 2001; Soltis *et al.* 2003; Leins & Erbar 2010). Uma sugestão frequente na literatura é que haja correlação entre a posição do ovário e a forma do ápice floral em desenvolvimento (ver Kuzoff *et al.* 2001; Soltis & Hufford 2002; Soltis *et al.* 2003). De acordo com essa perspectiva, durante a organogenia, os ápices florais convexos estariam envolvidos na formação de ovários súperos (como nas flores hipóginas), e os ápices florais côncavos na formação de ovários ínferos (Soltis *et al.* 2003).

O ápice floral durante o início do seu desenvolvimento exibe constituição similar ao ápice caulinar vegetativo (Sussex 1989). Em ambos os casos o ápice é composto, em geral, por camadas de células de revestimento que passam somente por divisões anticlinais, denominada túnica, e por uma massa central de células que se dividem em todos os planos, denominada corpo (Newman 1965; Steeves & Sussex

1989). O formato convexo do ápice caulinar é reflexo da disposição distal das células iniciais, uma vez que elas produzem novas células meristemáticas (protoderme, meristema fundamental e procâmbio) em direção à base e ao entorno do ápice (Fahn 1990; Evert 2006). A forma do ápice floral convexo, então, seria a retenção da organização estrutural do ápice caulinar vegetativo (Kwiatkowska 2008). Nesse sentido, o formato côncavo é uma modificação ontogenética do ápice floral convexo (Kaplan 1967).

A mudança na capacidade de crescimento é uma das principais alterações que ocorrem durante a transformação do ápice caulinar (vegetativo) em ápice floral (reprodutivo). A indução floral envolve a supressão de um programa ontogenético indeterminado e aquisição de um programa determinado, em que todo o tecido meristemático será consumido na construção dos órgãos florais (Blázquez *et al.* 2006; Kwiatkowska 2008). Dessa forma, a organização em túnica e corpo tende a desaparecer assim que os primeiros órgãos florais são iniciados (Huala & Sussex 1993; Ormenese *et al.* 2002), sendo substituída por um ‘manto meristemático’ que recobre um ‘grupo central’ (Kwiatkowska 2008). Por outro lado, a perda do crescimento apical é compensada funcionalmente pela nova competência do ápice reprodutivo para expandir devido à atividade do meristema intercalar (Claßen-Bockhoff 2016). Esse tecido proliferativo pode ter origem residual (a partir de tecidos meristemáticos anteriores) ou por desdiferenciação (Krishnamurthy *et al.* 2015).

Do ponto de vista comparativo, as diferenças observadas entre estruturas maduras em grupos relacionados resultam de mudanças no seu desenvolvimento (Müller 2008; Richter & Wirkner 2014). O desenvolvimento de qualquer estrutura, por sua vez, pode ser descrito de acordo com sua posição (localização espacial), identidade (‘natureza’) e polaridade (atributo ao longo de um eixo) (Cronk 2009). Outros atributos ontogenéticos seriam crescimento (que define o tamanho), crescimento relativo (que define o formato) e tempo de duração (Webster & Zelditch 2005). Assim, entende-se que a diversidade floral entre grupos relacionados seja reflexo de mudanças em processos ontogenéticos (Sattler 1974; Endress 1990, 2006),

em particular, daquelas que ocorrem no meristema floral entre grupos relacionados (Sattler 1978; Running & Hake 2001; Chandler 2014; Claßen-Bockhoff 2016). Mudanças ontogenéticas podem ocorrer por processos distintos e muitas vezes concomitantes (Donoghue & Baum 2002; Cronk 2009). Segundo Webster & Zelditch (2005), entre as modificações que podem ocorrer sobre esses processos, os mais importantes ao longo da evolução são: homeose (mudança de identidade) (Sattler 1988; Ronse De Craene 2003), heterotopia (mudança de posição) (Donoghue & Baum 2002), heterocronia (mudança de duração) e heterometria (=alometria, mudança de tamanho; Gould 1966; Webster & Zelditch 2005).

Diante do exposto acima, a análise ontogenética da variação da posição do ovário em Melastomataceae é interessante por diversas razões: (1) variações desse tipo são pouco usuais dentro de uma mesma família, uma vez que esse caráter é relativamente estável entre as angiospermas (Endress 2010, 2011); (2) o status monofilético de Melastomataceae (Clausing & Renner 2001) permite comparações entre estruturas que compartilham a mesma história evolutiva; e (3) em grupo com tais variações é também um modelo para testar a validade das predições de correlação entre a morfologia do ápice floral em desenvolvimento e a posição do ovário na flor em antese (*sensu* Soltis *et al.* 2003).

2.3. Objetivos

O objetivo do presente capítulo é elucidar os processos ontogenéticos envolvidos na variação da posição do ovário em Melastomataceae. Pretende-se avaliar quais mudanças do meristema floral explicam a variação na posição do ovário nas flores períginas a epíginas.

2.4. Materiais & métodos

2.4.1. Espécies estudadas

Foram analisadas seis espécies de Melastomataceae, que abrangem a variação na posição do ovário encontrada na família (Tabela 2.1).

Tabela 2.1. Espécies de Melastomataceae usadas nesse estudo.

Espécie	Tribo	Posição do ovário	Número do coletor	Voucher
<i>Henriettea saldanhae</i> Cogn.	Henrietteae	Ínfero	J.P. Basso-Alves et al. 10	UPCB 56300
<i>Leandra melastomoides</i> Raddi	Miconieae	Semi-ínfero	A.P.S. Caetano et al. 50	UEC 183554
<i>Miconia dodecandra</i> Cogn.	Miconieae	Semi-ínfero	A.P.S. Caetano et al. 28	UEC 178711
<i>Microlicia euphorbioides</i> Mart.	Microlicieae	Súpero	J.P. Basso-Alves et al. 25	SP 370229
<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.	Microlicieae	Súpero	J.P. Basso-Alves et al. 41	HUFU 56564
<i>Tibouchina clinopodifolia</i> (DC.) Cogn	Melastomeae	Semi-ínfero	A.P.S. Caetano et al. 31	UEC 178713

2.4.2. Desenvolvimento floral

Flores e botões florais em diversas fases do desenvolvimento foram coletados, fixados com solução de Karnovsky (glutaraldeído a 1% em tampão fosfato 0,1M e pH=7,2; paraformaldeído a 4% — modificado de McDowell & Trump 1976) ou FGAA (solução etanol a 43,1%, ácido acético a 4,55%, paraformaldeído a 8,8% e glutaraldeído a 2,22%; Lersten & Curtis 1988) e estocados em etanol 70%. Os materiais fixados foram dissecados em microscópio estereoscópico e preparados para observações em microscopia de luz e eletrônica de varredura.

Para o exame de superfície (microscopia eletrônica de varredura – MEV), os materiais foram desidratados em série etanólica, submetidos ao ponto crítico em um aparelho Balzers CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita

adesiva de carbono ou colóide grafite e então cobertos com ouro em um metalizador Balzers SCD 050. O tempo médio de metalização foi de 200 segundos. As observações foram efetuadas no Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biologia/UNICAMP, em um microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-5200; e no Departamento de Biologia Celular e Molecular e Bioagentes Patogênicos da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP, em um microscópio eletrônico de varredura JSM-6610LV. As imagens foram obtidas em 10kV ou 25kV.

As amostras foram desidratadas em série etanólica e incluídas em resina plástica (*historesin*) Leica. Cortes transversais foram feitos em micrótomo rotativo Leica RM 2245 (3-5 μm de espessura) com navalha de vidro ou de aço e aderidos em lâminas de vidro. Para os botões em estádios iniciais, as lâminas foram coradas seguindo a combinação de ácido periódico-Reativo de Schiff (PAS) (Feder & O'Brien 1968) e Fucsina Básica [C.I. 42500] e, então, Azul de Toluidina (Feder & O'Brien 1968) [C.I. 52040] 0,05% em tampão fosfato (pH=6,8). Para os demais estádios foi utilizado apenas o Azul de Toluidina.

Para o exame histológico (microscopia de luz), os materiais foram desidratados em série etanólica e incluídos em resina plástica (*historesin*) Leica. Cortes transversais e longitudinais das estruturas investigadas foram feitos em micrótomo rotativo Leica RM 2245 (3-5 μm de espessura) com navalha de vidro ou aço e aderidos em lâminas de vidro. Para os botões em estádios iniciais, as lâminas foram coradas seguindo a combinação de ácido periódico-Reativo de Schiff (PAS) (Feder & O'Brien 1968) e Fucsina Básica [C.I. 42500] e, então, corados com Azul de Toluidina (Feder & O'Brien 1968) [C.I. 52040] 0,05% em tampão fosfato (pH=6,8). Para os demais estádios foi utilizado apenas o Azul de Toluidina. As lâminas histológicas foram montadas com água destilada e lamínula de vidro no momento da observação. As observações e fotografias digitais foram obtidas com câmera digital Leica DFC 320 acoplada em microscópio de luz Leica DM 4500 B.

As imagens obtidas foram editadas e coloridas artificialmente usando software Corel Draw X3 (Corel Corporation, Ottawa, Canadá), também utilizado

para confecção das pranchas. Os diagramas foram feitos com Adobe Illustrator (Redwood City, Califórnia, EUA). As seguintes cores foram utilizadas (tanto para órgãos em antese como durante seu desenvolvimento): laranja para as brácteas, verde para as sépalas, amarelo para as pétalas, azul para os estames e vermelho para os carpelos. A distinção histológica entre os carpelos e o hipanto ginecial apontado pelas cores é arbitrária (ver Sattler 1974). Para a descrição do hipanto, seguimos a recomendação de Leins *et al.* (1972) que fazem a distinção entre *hipanto ginecial* (quando associado ao gineceu) e *hipanto perígino* (quando não está associado ao gineceu) (Fig. 2.1).

2.4.3. “Princípio das Proporções Variáveis” aplicado ao gineceu.

Conforme proposto por Igersheim *et al.* (1994), a variação entre as proporções (e conseqüentemente a origem de ovários íferos e súperos) pode ser elucidada com o auxílio de um conjunto de linhas conectadas, seguindo suas mudanças posicionais (ou a distância entre elas), seu comprimento e ângulo durante o curso do desenvolvimento. Tal abordagem é particularmente útil ao discernir a contribuição do hipanto perígino e do hipanto ginecial na construção floral. As linhas são definidas como se segue (Fig. 2.1):

Linha “a”: perpendicular ao eixo mediano longitudinal do ovário, ancorada no ponto de inserção externa do primórdio carpelar (ou ovário) até o eixo mediano longitudinal. Indica o ponto mais proximal a partir do qual o ovário pode ser separado de outras estruturas.

Linha “b”: perpendicular ao eixo mediano como “a”, mas fixado no ponto de inserção interna (excluindo placenta). Delimita o ponto mais inferior do lóculo do ovário.

Linha “c”: conecta os pontos de inserção externo e interno.

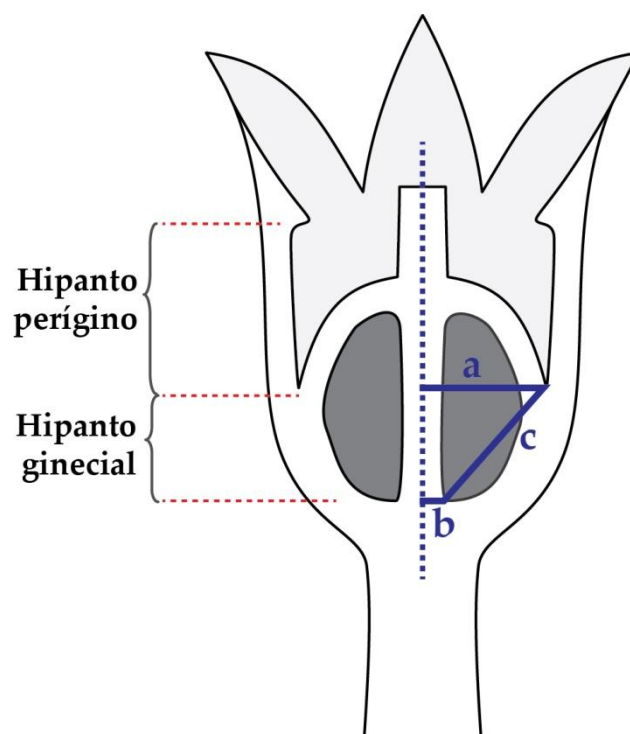


Figura 2.1. Flor esquemática com hipanto. Diagramas com as linhas usadas para análise das proporções entre as partes florais, com ênfase no ovário.

No ovário súpero, a linha “b” está acima da linha “a”. Em um ovário ínfero, a situação é inversa: linha “a” está acima da linha “b”. A inclinação serve como um indicador da ‘intensidade’ da diferença entre ovários ínferos e súperos. No caso de um ápice floral completamente plano, as linhas “a”, “b” e “c” podem se sobrepor (“a”=“b”+“c”).

2.5. Resultados

O ápice floral em todas as espécies estudadas de Melastomataceae surge como uma protuberância convexa que é flanqueada por duas bractéolas laterais (Fig. 2.2A-C). Durante esse estágio, o primórdio floral é composto por duas camadas de células (túnica) que delimitam uma massa de células interna (corpo) (Fig. 2.2D). A mudança de perfil do ápice floral começa com a iniciação das sépalas, tornando-o cilíndrico (Fig. 2.2E-H). Os primórdios das sépalas têm origem nas divisões celulares periclinais na região marginal do ápice floral, acompanhadas por divisões anticlinais da camada externa (Fig. 2.2G). Desse modo o ápice floral torna-se côncavo com a formação das sépalas jovens (Fig. 2.2H-J). Em seguida ocorrem outras divisões periclinais e anticlinais na margem, que formam as células iniciais do hipanto perígino, elevando a base dos primórdios sepalares (Fig. 2.2J). A partir dessa fase não é mais possível reconhecer a organização em túnica-corpo (Fig. 2J,K). O surgimento do hipanto e o alongamento das sépalas jovens consolidam a construção côncava do ápice floral (Fig. 2.2K-N).

As pétalas e os carpelos são os próximos órgãos florais iniciados. Enquanto os primórdios de pétalas surgem sobre a superfície verticalizada do hipanto perígino em formação (Fig. 2.2N, 2.3A-D), os carpelos são iniciados sobre uma superfície horizontal no centro do ápice floral (Fig. 2.3A-C). Os primórdios carpelares aparecem como protuberâncias pouco evidentes (Fig. 2.3A-B), dispostos em círculo, e logo se unem lateralmente (Fig. 2.3D-F). Pouco depois surgem os primórdios dos estames (Fig. 2.3F,H). Os carpelos surgem paralelos ao eixo floral, ao contrário das pétalas e estames, que surgem perpendicularmente, devido à verticalização do hipanto perígino (Fig. 2.3).

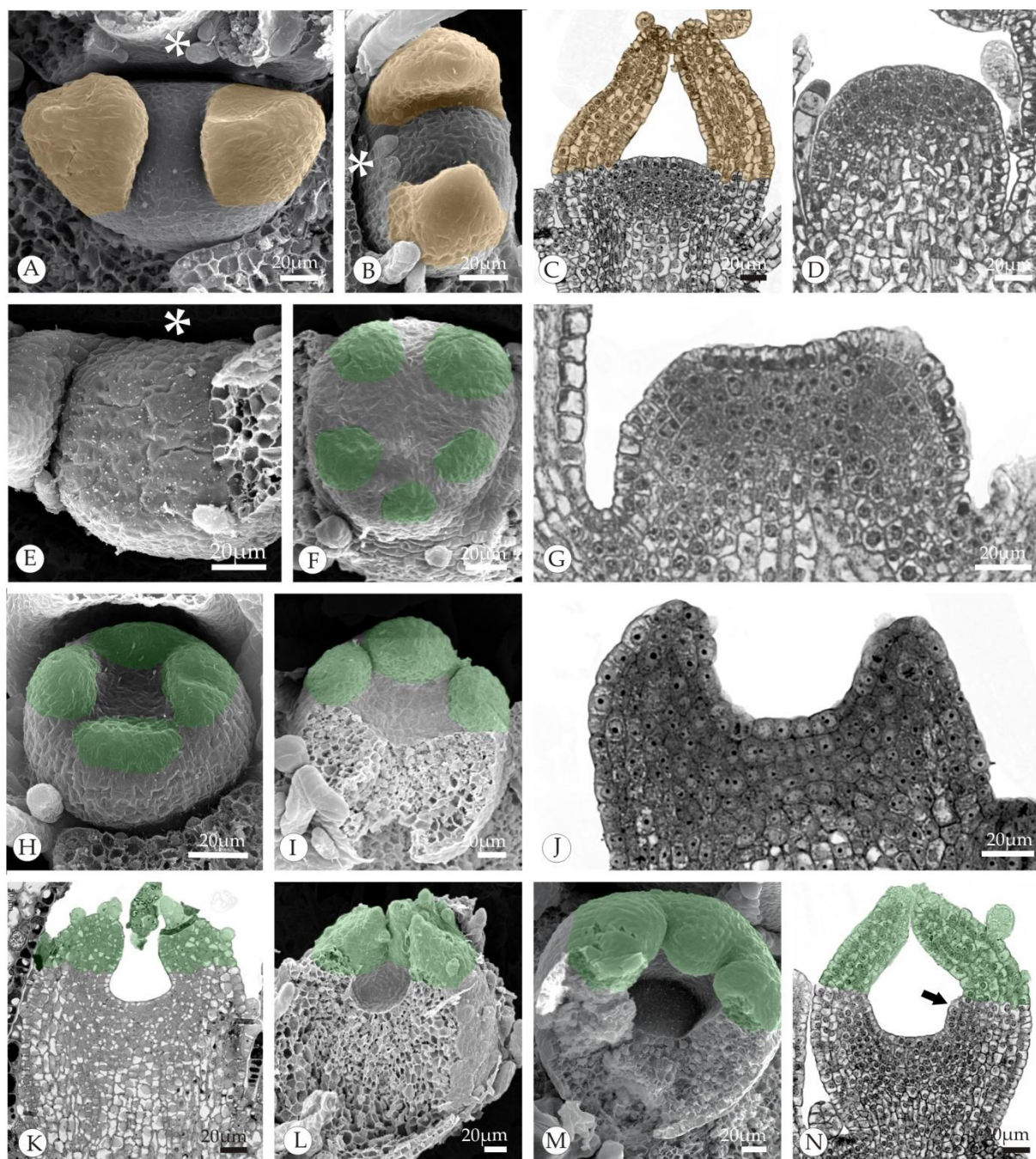


Figura 2.2 Estádios iniciais do desenvolvimento floral em espécies de Melastomataceae. A: ápice floral pouco convexo com duas bractéolas laterais (*Miconia dodecandra*). B: ápice floral convexo flanqueado por duas bractéolas (*Tibouchina clinopodifolia*). C: seção longitudinal através do ápice floral (*Microlicia euphorbioides*). D: meristema floral organizado em túnica-corpo (*Rhynchanthera grandiflora*). E: ápice floral cilíndrico (*Leandra melastomoides*). F: ápice floral durante iniciação das sépalas (*M. euphorbioides*). G: divisões periclinais e anticlinais na região marginal interna do ápice floral compõem o primórdio sepalar (*M. euphorbioides*). H: ápice floral côncavo após a iniciação das sépalas (*T. clinopodifolia*). I: interior do ápice floral côncavo parcialmente dissecado (*R. grandiflora*). J: formação das células iniciais do hipanto na região marginal do ápice floral (*L. melastomoides*). K: base das sépalas jovens elevada pela formação do hipanto (*Henriettea saldanhae*). L: ápice floral côncavo (*H. saldanhae*). M: o centro do ápice floral permanece plano após o surgimento do hipanto (*M. dodecandra*). N: iniciação de uma pétala sobre o hipanto perígino (seta) (*M. euphorbioides*). Cores: laranja para as bractéolas e verde para as sépalas. (*) indica a posição do eixo da inflorescência.

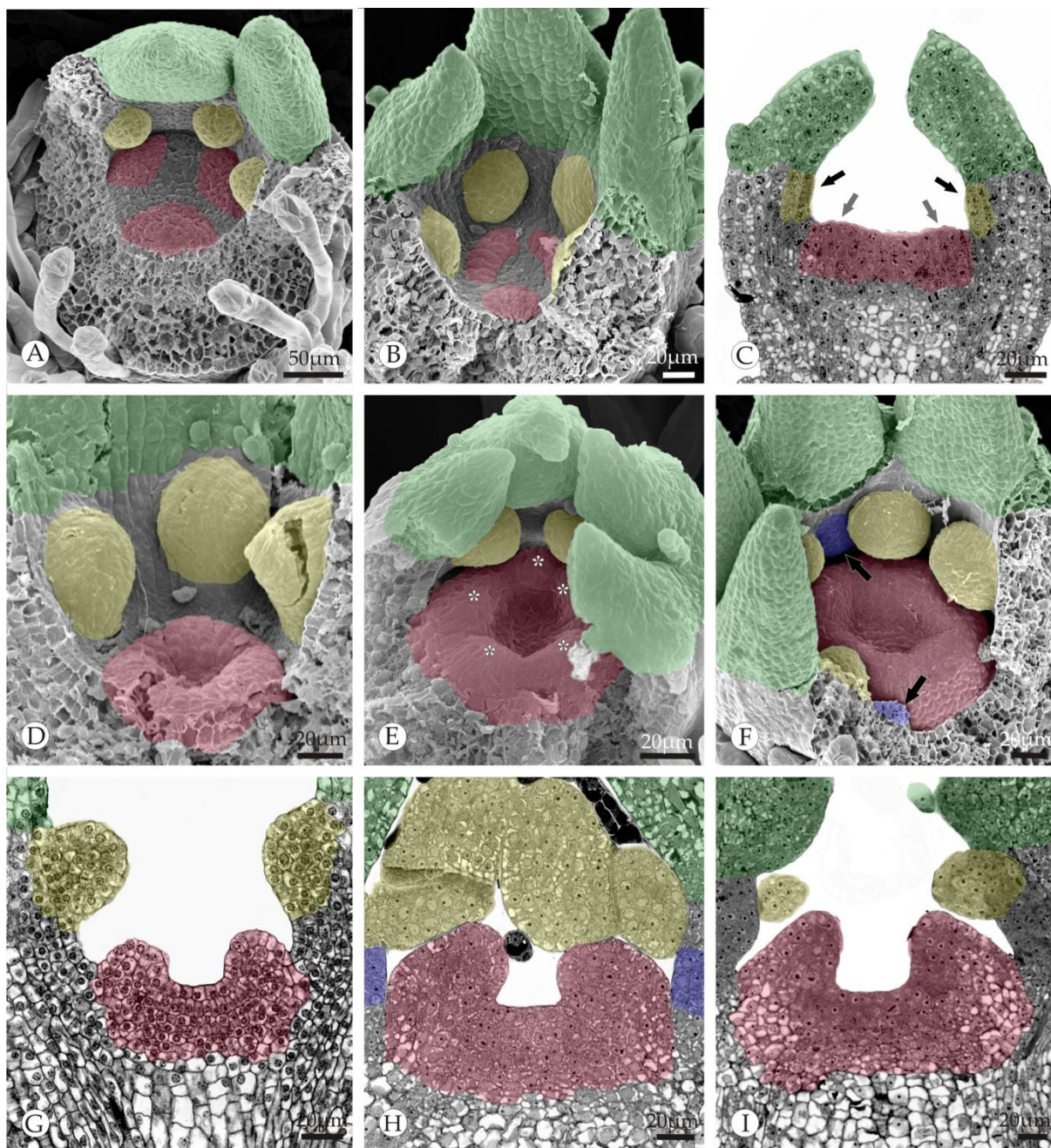


Figura 2.3. Estádios iniciais do desenvolvimento floral em espécies de Melastomataceae. **A:** iniciação de três primórdios carpelares (*Rhynchanthera grandiflora*). **B:** três primórdios carpelares em círculo (*Microlícia euphorbioides*). **C:** seção longitudinal do botão floral durante iniciação dos primórdios de pétalas (sobre o hipanto perígino, setas pretas) e dos carpelos (não associados ao hipanto, setas cinzas) (*Tibouchina clinopodifolia*). **D:** união lateral dos carpelos jovens (*M. euphorbioides*). **E:** cinco carpelos (*) unidos (*T. clinopodifolia*). **F:** alongamento dos carpelos unidos e iniciação dos estames (setas) (*R. grandiflora*). **G-I:** botões jovens em seção longitudinal. **G:** primórdios petalares perpendiculares e carpelares paralelos ao eixo floral (*M. euphorbioides*). **H:** alongamento dos carpelos (*Henriettea saldanhae*). **I:** porção basal dos carpelos unida entre si (*Leandra melastomoides*). Cores: verde para sépalas, amarelo para pétalas, azul para estames e vermelho para carpelos.

Os carpelos formam uma estrutura sincárpico onde o crescimento carpelar longitudinal é mais acentuado que o crescimento transversal (Fig. 2.4A-B). O crescimento carpelar longitudinal é mais acentuado que o crescimento transversal. A fenda carpelar aparece durante esse estágio, e seu fechamento é gradual e acrópeto (Fig. 2.4A-D). A porção proximal dos carpelos origina o ovário, reconhecido por lóculos, enquanto a porção distal formará estilete e estigma (Fig. 2.4). É possível reconhecer o surgimento de um hipanto ginécial pouco antes desse estágio (Fig. 2.4D,E), onde a base do ovário em formação passa a crescer em continuidade ao hipanto perígino. As margens do carpelo em desenvolvimento crescem em direção ao interior do lóculo, onde dão origem à placenta (Fig. 2.4A-B,D,I).

A construção da parede do ovário difere entre as espécies (Fig. 2.5). Em *Microlicia euphorbioides* (Fig. 2.4G, 2.5A) e *Rhynchanthera grandiflora* (Fig. 2.4F, 2.5B) o ovário é completamente livre do hipanto. Já a porção proximal/basal do ovário incipiente em *Leandra melastomoides* (Fig. 2.4E, 2.5D), *Miconia dodecandra* (Fig. 2.4D) e *Tibouchina clinopodifolia* (Fig. 2.4I, 2.5E) se expande associada ao hipanto ginécial (Fig. 2.4D,E,I, 2.5D,E). Em *Tibouchina clinopodifolia* a união entre carpelo e hipanto não é completa, uma vez que são observados septos longitudinais (Fig. 2.4I), formando lóculos onde os estames em desenvolvimento ficam alojados. O crescimento conjunto do carpelo com hipanto ginécial é mais acentuado em *Henriettea saldanhae*, formando um ovário completamente ínfero (Fig. 2.5C). Não foi possível identificar nenhum marcador histológico na parede do ovário que permita distinguir um limite entre a porção carpelar e aquela oriunda do hipanto ginécial. O crescimento conjugado do tecido carpelar com o hipanto ginécial é causado tanto por proliferação como aumento no volume celular.

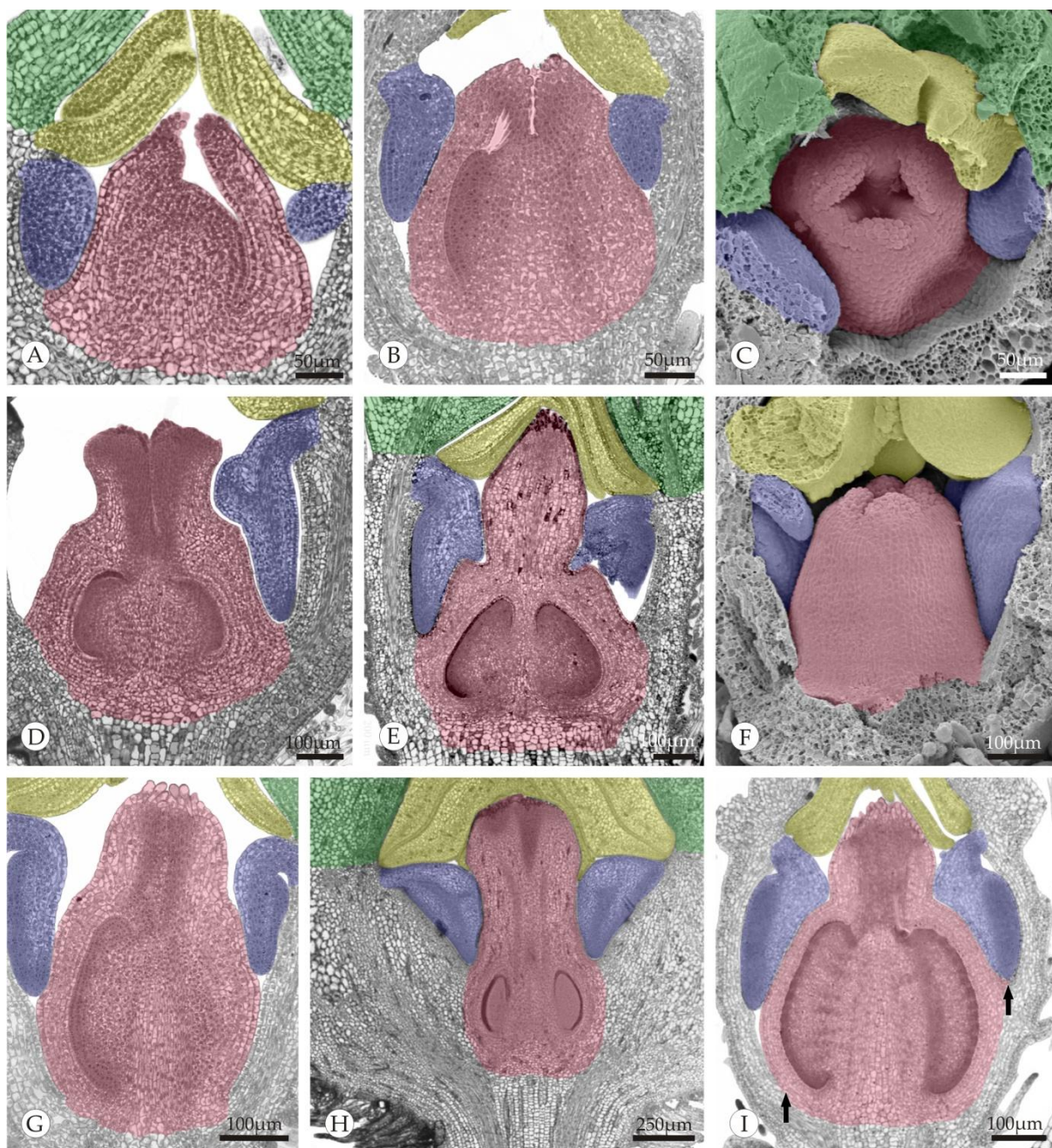


Figura 2.4. Estádios intermediários do desenvolvimento do gineceu em espécies de Melastomataceae. A: crescimento das margens do carpelo, anterior ao fechamento da fenda carpelar (*Rhynchanthera grandiflora*). B: diferenciação do carpelo em ovário, estilete e estigma (*Tibouchina clinopodifolia*). C: fechamento acrópeto da fenda carpelar (*R. grandiflora*). D: formação da placenta dentro do ovário incipiente e oclusão da fenda carpelar (*Miconia dodecandra*). E: delimitação do lóculo do ovário com uma porção distal livre e porção basal conjugada ao hipanto ginecial (*Leandra melastomoides*). F-G: carpelos unidos entre si e livres do hipanto. F: *R. grandiflora*. G: *Microlicia euphorbioides*. H: parede do ovário composta pelo hipanto ginecial (*Henriettea saldanhae*). I: ovário semi-ínfero em desenvolvimento (*T. clinopodifolia*). As setas indicam o limite inferior (esquerda) e superior (direita, septo longitudinal) entre a união do carpelo e hipanto ginecial. Cores: verde para sépalas, amarelo para pétalas, azul para estames e vermelho para carpelos.

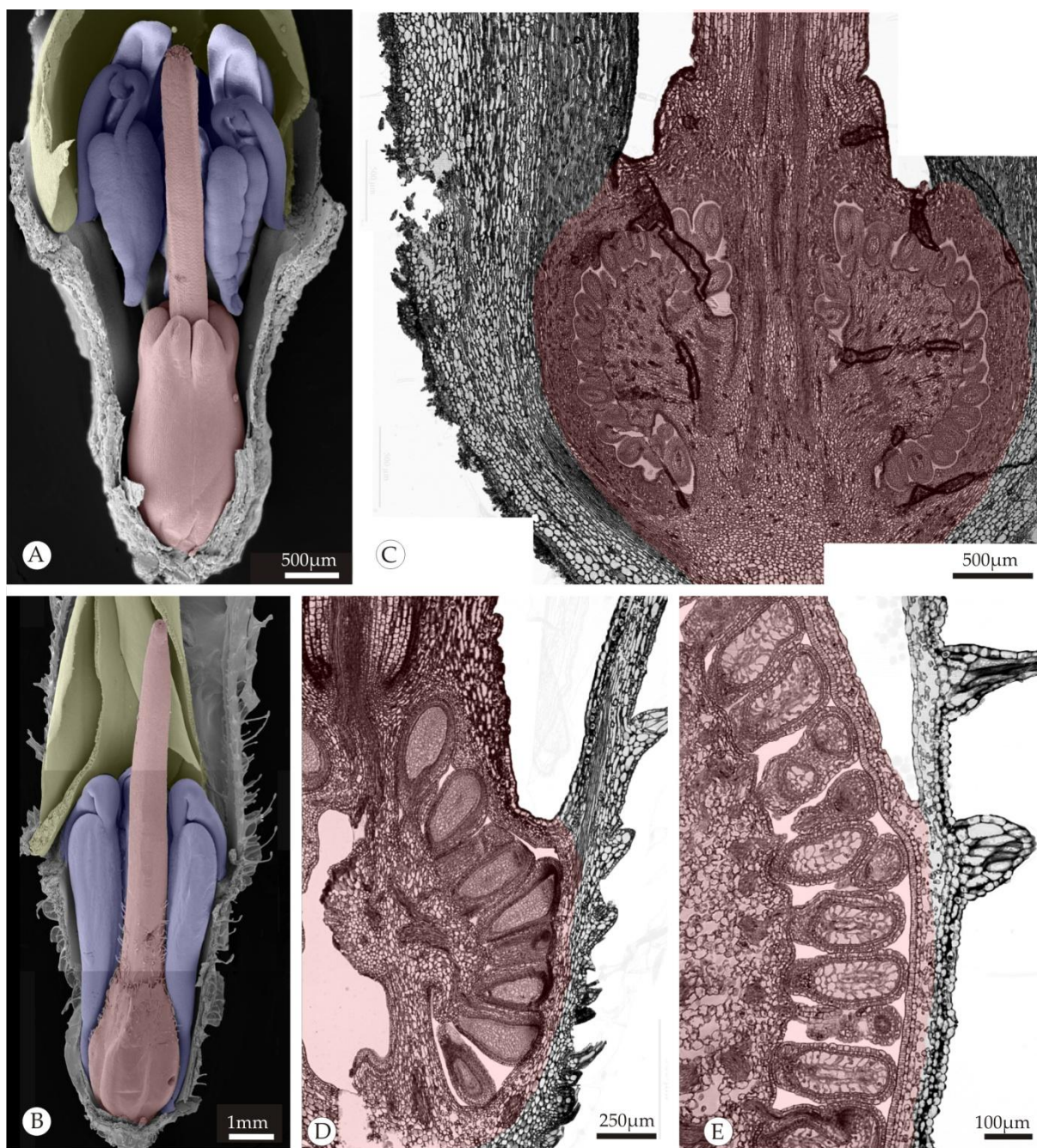


Figura 2.5. Gineceu na flor em antese de espécies de Melastomataceae. A: ovário súpero (*Microlicia euphorbioides*). B: ovário súpero (*Rhynchanthera grandiflora*). C: ovário ínfero (*Henriettea saldanhae*). D: ovário semi-ínfero (*Leandra melastomoides*). E: ovário semi-ínfero (*Tibouchina clinopodifolia*).

A análise comparativa entre os parâmetros geométricos pré-definidos revela que a variação na posição do ovário detectada nas espécies estudadas resulta de mudanças alométricas ao longo do desenvolvimento do gineceu (Fig. 2.6). A distância entre as linhas “a” e “b” é curta nos estádios iniciais do desenvolvimento para todas as espécies. No decorrer do desenvolvimento, essa distância aumenta consideravelmente em *Henriettea saldanhae* e *Leandra melastomoides*, e em menor grau em *Miconia dodecandra* e *Tibouchina clinopodifolia*. A relação entre as linhas “a” e “b” em *Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora* exhibe padrão descrito como ovário súpero (inversão entre “a” e “b”).

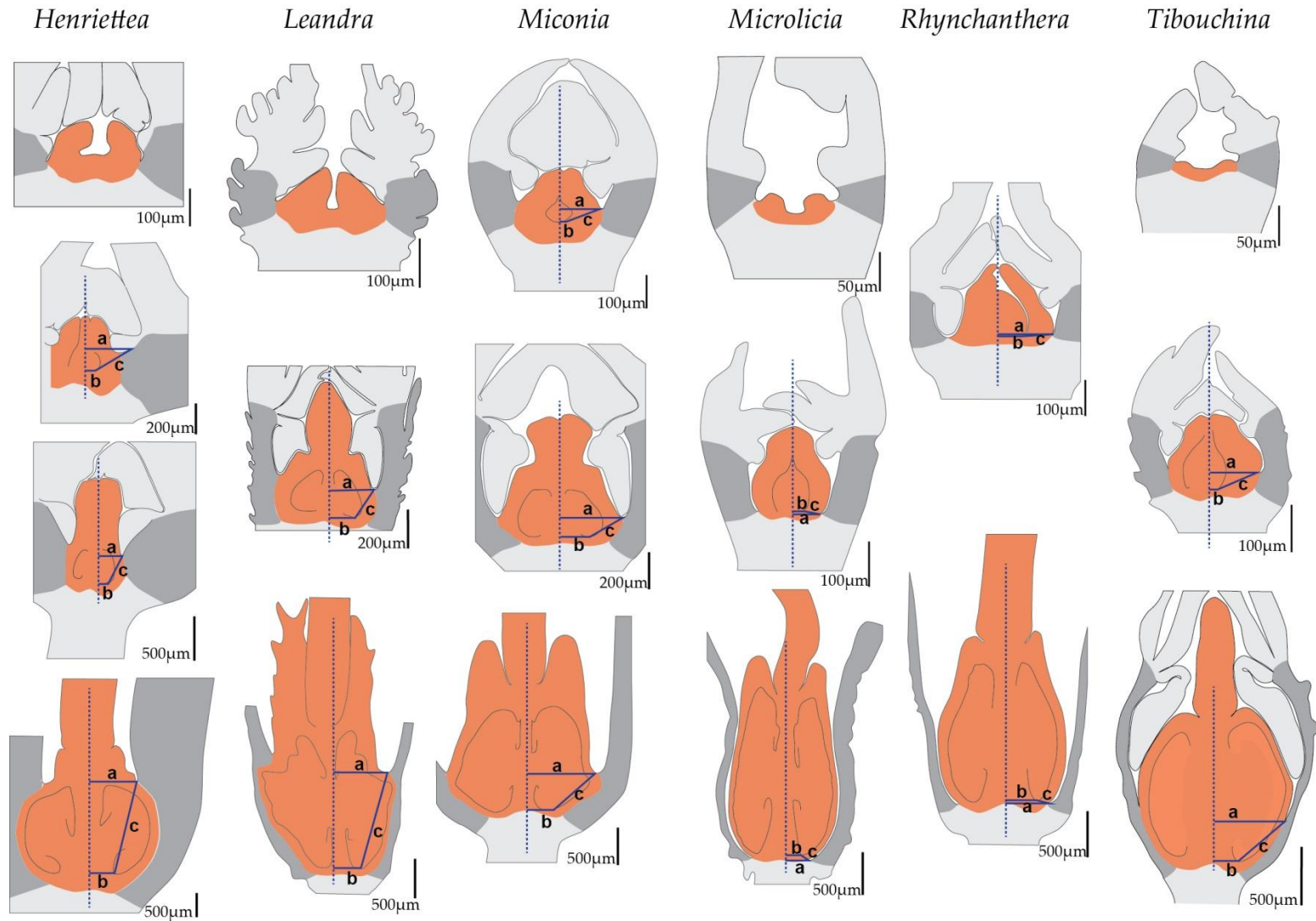


Figura 2.6. Desenhos esquemáticos da posição do ovário em espécies de Melastomataceae. As colunas indicam diagramas de seções longitudinais do desenvolvimento do gineceu de cada espécie amostrada (*Henriettea sadanahae*, *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra*, *Microlícia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina clinopodifolia*), dispostos em estádios sucessivos do desenvolvimento, dos iniciais (acima) culminando no ovário em antese (abaixo). A delimitação do tecido carpelar (em vermelho) na região basal durante o desenvolvimento do gineceu é arbitrária, bem como na região de interface com o hipanto (perígino e ginecial, em cinza) (ver Sattler 1974).

2.6. Discussão

Os resultados obtidos ilustram a importância dos ‘meristemas disruptivos’ na promoção de crescimento diferencial entre as partes florais. Como exposto em Melastomataceae, a extensão e o grau de intensidade da proliferação celular são componentes fundamentais na geração de estruturas novas (hipanto) e modificações em estruturas prévias (ovário que se torna ínfero).

O ápice floral em Melastomataceae durante o início do desenvolvimento é similar ao relatado para ápices caulinares vegetativos em termos de organização histológica (Sussex 1989). Porém, assim como em outras angiospermas, ocorrem duas mudanças importantes em relação a um meristema apical caulinar: a perda da capacidade indeterminada, uma vez que o tecido meristemático é completamente utilizado na construção da flor; e o desaparecimento do arranjo túnica-corpo (Kwiatkowska 2008). A produção e manutenção de um tecido proliferativo na região marginal do que seria reconhecido anteriormente como o corpo é um evento marcante da fase inicial do desenvolvimento. Esse tecido continua a acrescentar células no próprio ápice floral após a iniciação dos órgãos florais na região basal dos primórdios. Parece não haver consenso na literatura sobre a classificação desse tecido, referido como ‘meristema intercalar’ (Leins 1972; Leins & Erbar 2010), ‘meristema residual’ (Weberling 1989; Krishnamurthy *et al.* 2015), ou ‘quasi-meristema’ (Girin *et al.* 2009). De qualquer maneira, ocorre um ‘crescimento intercalar’ (Leins 1972; Roth 1977; Leins & Erbar 2010; Claßen-Bockhoff 2016), ‘crescimento toral’ (Robertson & Tucker 1979) ou ‘crescimento zonal’ (Sattler 1974) na base dos primórdios que modifica a morfologia floral (Corner 1958; Carlquist & Raven 1966; Sattler 1978) e é responsável pela formação de uma nova estrutura, i.e., o hipanto (Leins 1972; Bohte & Drinnan 2005).

As mudanças impostas por esse tipo de crescimento marginal no ápice floral são drásticas para a construção floral (Corner 1958; Sattler 1978; Claßen-Bockhoff 2016). A transformação da forma do ápice floral (de convexo para côncavo) altera a

posição e orientação dos órgãos florais em desenvolvimento (Kaplan 1967; Kuzoff *et al.* 2001; Soltis *et al.* 2003), tanto que órgãos usualmente paralelos ao eixo floral passam a crescer perpendiculares a ele (Roth 1977; Weberling 1989; Leins & Erbar 2010). Entretanto, essa reorientação interfere de maneira desigual nos verticilos florais (Leins 1972; Leins & Erbar 2010). A orientação das sépalas não é alterada, visto que já se encontram em crescimento durante o surgimento do hipanto. Já os primórdios de pétalas e estames mudam de posição, tornando-se perpendiculares ao eixo floral (Wanntorp *et al.* 2011). Durante um primeiro momento, os carpelos não são afetados por este crescimento intercalar, uma vez que são iniciados sobre uma superfície plana em todas as espécies estudadas de Melastomataceae (Ziegler 1925; van Heel 1958).

A formação de um hipanto perígino em Melastomataceae parece ser um processo conservado entre as espécies observadas. Em todos os casos ele é resultante da proliferação celular na região basal dos primórdios dos verticilos do perianto e androceu. O mesmo processo ocorre em outras Myrtales, como Lythraceae (Cheung & Sattler 1967; Ronse De Craene & Smets 1991), Myrtaceae (Drinnan & Ladiges 1988; Orlovich *et al.* 1999; Bohte & Drinnan 2005), e Onagraceae (Carlquist & Raven 1966; Roth 1977). A formação do hipanto perígino tem impacto direto sobre o desenvolvimento de outros órgãos florais (Ronse De Craene & Smets 1991), especialmente os estames, tanto pelo número de estames que podem ser formados (Bohte & Drinnan 2005; Wanntorp *et al.* 2011) quanto pela disposição flexionada. Há muita controvérsia na literatura sobre a identidade do hipanto (ver Puri 1951): se poderia ser considerado um órgão floral especial (Drinnan & Ladiges 1988; Orlovich *et al.* 1999; Bohte & Drinnan 2005) ou um produto da combinação indistinta (Rutishauser & Sattler 1985; Rutishauser 1999) de componentes florais, sem identidade definida (Meyen 1987; Sattler & Rutishauser 1997). No entanto, o que podemos constatar é que essa estrutura tem origem a partir de um meristema disruptivo no ápice floral (Leins 1972) e que durante a antese preserva características similares aos órgãos ao redor, como por exemplo, o mesmo indumento das sépalas.

O desenvolvimento do gineceu revela que as flores epíginas e períginas em Melastomataceae exibem a mesma origem ontogenética. Apesar do formato côncavo do ápice floral em desenvolvimento, os primórdios carpelares surgem sempre sobre uma superfície plana central, com orientação paralela ao eixo floral (p.ex. Ziegler 1925; van Heel 1958). Esta condição é incomum por dois aspectos. Na maioria das angiospermas os ovários ínferos, e semi-ínferos em menor extensão, são iniciados como primórdios perpendiculares ao eixo floral (Payer 1857; Weberling 1989; Leins & Erbar 2010). Desse modo, estádios iniciais do desenvolvimento do gineceu como aqueles encontrados em *Henriettea saldanhae*, *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra* e *Tibouchina clinopodifolia* não são usuais. Já a formação de ovários súperos envolve a iniciação de primórdios paralelos ao eixo floral, e tal arranjo é frequente quando o ápice floral tem formato convexo (Kuzoff *et al.* 2001; Leins & Erbar 2010). O formato côncavo do ápice floral em *Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora*, incomum às espécies de ovário súpero, é consequência da formação de um hipanto perígino, ou seja, não associado ao desenvolvimento do gineceu. A ausência de correlação entre o formato do ápice e a posição que o ovário ocupa na flor é observada em outros casos de periginia, como em algumas Rosaceae (Evans & Dickinson 1999a; b), Penaeaceae (Schönenberger & Conti 2003) e Vochysiaceae (Litt & Stevenson 2003).

A variação na construção do ovário de Melastomataceae, se constituído de uma maior proporção súpera ou ínfera, é resultado de diferenças na taxa de crescimento relativo entre cada parte (Fig. 2.6; Igersheim *et al.* 1994; Costello & Motley 2004). Embora seja difícil detectar a atividade meristemática em nível histológico durante o desenvolvimento do gineceu (Girin *et al.* 2009), a variação na taxa de crescimento pode ser atribuída à multiplicação e expansão celular nessa região (Endress 1994; Leins & Erbar 2010). A ausência de um limite claro entre carpelo e hipanto ginecial (Sattler 1974), aliada a diferenciação celular em curso durante o amadurecimento da parede do ovário ínfero, dificultam a delimitação das regiões com multiplicação celular nos estádios tardios do desenvolvimento. Cabe

ressaltar que a extensão desse tecido proliferativo, que promove o crescimento conjugado do carpelo jovem com o hipanto ginecial, é variável na família, acarretando na variação da posição do ovário observada.

A origem do hipanto (perígino e ginecial) em Melastomataceae poderia ser atribuída a mudanças nos mecanismos ontogenéticos no decorrer do desenvolvimento floral. A aquisição da capacidade proliferativa pelas células marginais do ápice floral pode ser resultante da expressão heterotópica de um programa ontogenético típico de células meristemáticas. Estas células poderiam adquirir uma atividade meristemática parcial (os ‘quasi-meristemas’ *sensu* Girin *et al.* 2009) através da expressão de fatores de transcrição similares a *WUS* (ver Ikeda & Ohme-Takagi 2014; Gaillochet *et al.* 2015). A manutenção da capacidade proliferativa desse tecido poderia ser ocasionada tanto pelo aumento da taxa de divisão celular (crescimento relativo) como prolongamento temporal dessa expressão (heterocronia), que atrasaria a diferenciação celular, mantendo a capacidade de divisão dessas células (ver Geuten & Coenen 2013). Em relação à posição do ovário em Melastomataceae, a alteração principal envolvida é a mudança alométrica. O prolongamento tardio da atividade proliferativa se estende pela base dos carpelos (Endress 1994), resultando em ovários semi-ínteros (em menor extensão) e ínteros (em maior extensão).

O panorama ontogenético deve ser levado em consideração no momento de estabelecer séries de transformação para os estados de caráter, após a análise filogenética, para estas transformações tenham significado explicativo (Richter & Wirkner 2014). Embora as hipóteses evolutivas sobre a posição do ovário em Melastomataceae sejam escassas (ver Soltis *et al.* 2003), o modelo ontogenético aqui exposto para origem e variação do hipanto ginecial fornece subsídios para explicar a existência de condições díspares, mesmo entre grupos próximos. Como exemplo, podemos citar a predominância de ovários súperos em Merianieae (Michelangeli *et al.* 2015) e Microlicieae (exceto *Lavoisiera*; Almeda & Martins 2001; Fritsch *et al.* 2004).

que são grupos-irmãos de clados em que predominam ovários íferos, Miconieae e Rhexieae (Eyde & Teeri 1967), respectivamente.

Ao contrário do que foi comumente aceito no passado, a reconstrução do estado ancestral da posição do ovário apresenta um quadro bastante dinâmico entre as angiospermas, tanto pelo aspecto filogenético quanto ontogenético (Gustafsson & Albert 1999, Endress 2011). Os dados aqui apresentados sobre desenvolvimento floral inserem Melastomataceae entre as famílias que exibem características ontogenéticas lábeis o suficiente para sustentar eventos múltiplos de transformação do caráter posição do ovário. Entre tais famílias destacam-se aquelas que apresentam táxons que exibem ovário súpero derivados de táxons com ovário ífero (Soltis *et al.* 2003; Endress 2011), como Araliaceae (Eyde & Tseng 1969; Costello & Motley 2004), Begoniaceae (Charpentier *et al.* 1989), Bromeliaceae (Sajo *et al.* 2004), Campanulaceae (Kaplan 1967), Haemodoraceae (Simpson 1998), Rubiaceae (Igersheim *et al.* 1994; Groeninckx *et al.* 2007), Saxifragaceae (Kuzoff *et al.* 2001; Soltis & Hufford 2002) e Vochysiaceae (Litt & Stevenson 2003).

Por fim, a observação do desenvolvimento do gineceu em Melastomataceae contribui para refutar a correlação preditiva apontada entre o formato do ápice floral em desenvolvimento e a posição que o ovário ocupará na flor (Soltis *et al.* 2003). Segundo esse modelo, ápices florais convexos culminam em ovários súperos e ápices côncavos em ovários íferos, enquanto ovários súperos oriundos de ápices côncavos seriam modificações evolutivas a partir de um ancestral com ovário ífero (Kuzoff *et al.* 2001; Soltis *et al.* 2003). Nesse contexto, flores períginas parecem constituir exceção. Além disso, reiteramos a importância dos meristemas disjuntos na reconfiguração de estruturas prévias ou mesmo na geração de novidades estruturais (Corner 1958; Sattler 1978).

2.7. Bibliografia

- Almeda F, Martins AB. 2001.** New combinations and new names in some Brazilian Microlicieae (Melastomataceae), with notes on the delimitation of *Lavoisiera*, *Microlicia*, and *Trembleya*. *Novon* **11**: 1–7.
- Berger BA, Kriebel R, Spalink D, Sytsma KJ. 2016.** Divergence times, historical biogeography, and shifts in speciation rates of Myrtales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **95**: 116–136.
- Blázquez MA, Ferrándiz C, Madueño F, Parcy F. 2006.** How floral meristems are built. *Plant Molecular Biology* **60**: 855–870.
- Bohte A, Drinnan AN. 2005.** Floral development and systematic position of *Arillastrum*, *Allosyncarpia*, *Stockwellia* and *Eucalyptopsis* (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution* **251**: 53–70.
- Carlquist S, Raven PH. 1966.** The systematics and anatomy of *Gongylocarpus* (Onagraceae). *American Journal of Botany* **53**: 378–390.
- Chandler JW. 2014.** Patterns and polarity in floral meristem and floral organ initiation. *Critical Reviews in Plant Sciences* **33**: 457–469.
- Charpentier A, Brouillet L, Barabé D. 1989.** Organogénèse de la fleur pistillée du *Begonia dregei* et de l' *Hillebrandia sandwicensis* (Begoniaceae). *Canadian Journal of Botany* **67**: 3625–3639.
- Cheung M, Sattler R. 1967.** Early floral development of *Lythrum salicaria*. *Canadian Journal of Botany* **45**: 1609–1618.
- Claßen-Bockhoff R. 2016.** The shoot concept of the flower: still up to date? *Flora* **221**: 46–53.
- Clausing G, Meyer K, Renner SS. 2000.** Correlations among fruit traits and evolution of different fruits within Melastomataceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* **133**: 303–326.
- Clausing G, Renner SS. 2001.** Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany*

88: 486–498.

Conti E, Litt A, Sytsma KJ. 1996. Circumscription of Myrtales and their relationships to other rosids: evidence from *rbcL* sequence data. *American Journal of Botany* **83**: 221–233.

Corner EJH. 1958. Transference of function. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* **44**: 33–40.

Costello A, Motley TJ. 2004. The development of the superior ovary in *Tetraplasandra* (Araliaceae). *American Journal of Botany* **91**: 644–655.

Cronk QCB. 2009. *The Molecular Organography of Plants*. New York: Oxford University Press.

Dahlgren R, Thorne R. 1984. The order Myrtales: circumscription, variation, and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71**: 633–699.

Donoghue M, Baum D. 2002. Transference of function, heterotopy and the evolution of plant development. In: Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA, eds. *Developmental Genetics and Plant Evolution*. London: Taylor & Francis, 52–69.

Drinnan AN, Ladiges PY. 1988. Perianth development in *Angophora* and the bloodwood Eucalypts (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution* **160**: 219–239.

Endress PK. 1990. Patterns of floral construction in ontogeny and phylogeny. *Biological Journal of the Linnean Society* **39**: 153–175.

Endress PK. 1994. *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge: Cambridge University Press.

Endress PK. 2006. Angiosperm floral evolution: morphological developmental framework. In: Soltis DE, Leebens-Mack JH, Soltis PS, eds. *Advances in Botanical Research*. Academic Press, 1–61.

Endress PK. 2010. Flower structure and trends of evolution in eudicots and their major subclades. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **97**: 541–583.

Endress PK. 2011. Changing views of flower evolution and new questions. In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP, eds. *Flowers on the Tree of Life*. Cambridge: Cambridge University Press, 120–141.

- Evans RC, Dickinson TA. 1999a.** Floral ontogeny and morphology in subfamily Amygdaloideae T. & G. (Rosaceae). *International Journal of Plant Sciences* **160**: 955–979.
- Evans RC, Dickinson TA. 1999b.** Floral ontogeny and morphology in subfamily Spiraeoideae Endl. (Rosaceae). *International Journal of Plant Sciences* **160**: 981–1012.
- Evert RF. 2006.** *Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*. Hoboken, NJ, USA: John Wiley & Sons, Inc.
- Eyde RH, Teeri JA. 1967.** Floral anatomy of *Rhexia virginica* (Melastomataceae). *Rhodora* **69**: 163–178.
- Eyde RH, Tseng CC. 1969.** Flower of *Tetraplasandra gymnocarpa* hypogyny with epigynous ancestry. *Science* **166**: 506–508.
- Fahn A. 1990.** *Plant Anatomy*. Pergamon Press.
- Feder N, O'Brien TP. 1968.** Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* **55**: 123–142.
- Flores-Olvera H, Smets EF, Vrijdaghs A. 2008.** Floral and inflorescence morphology and ontogeny in *Beta vulgaris*, with special emphasis on the ovary position. *Annals of Botany* **102**: 643–651.
- Fritsch PW, Almeda F, Renner SS, Martins AB, Cruz BC. 2004.** Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *American Journal of Botany* **91**: 1105–1114.
- Gaillochet C, Daum G, Lohmann JU. 2015.** O Cell, where art thou? the mechanisms of shoot meristem patterning. *Current Opinion in Plant Biology* **23**: 91–97.
- Geuten K, Coenen H. 2013.** Heterochronic genes in plant evolution and development. *Frontiers in Plant Science* **4**: 381.
- Girin T, Sorefan K, Østergaard L. 2009.** Meristematic sculpting in fruit development. *Journal of Experimental Botany* **60**: 1493–1502.
- Gould SJ. 1966.** Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews* **41**: 587–640.
- Groeninckx I, Vrijdaghs A, Huysmans S, Smets EF, Dessein S. 2007.** Floral

- ontogeny of the Afro-Madagascan genus *Mitrasacmopsis* with comments on the development of superior ovaries in Rubiaceae. *Annals of Botany* 100: 41–49.
- Gustafsson MHG, Albert VA. 1999.** Inferior ovaries and angiosperm diversification. In: Hollingsworth PM, Bateman RM, Gornall RJ, eds. *Molecular Systematics and Plant Evolution*. London: Taylor & Francis, 403–431.
- van Heel WA. 1958.** The pistil of *Bertolonia marmorata* Naud. (Melastomataceae). *Blumea* 4S: 144–148.
- Holt AL, van Haperen JM, Groot EP, Laux T. 2014.** Signaling in shoot and flower meristems of *Arabidopsis thaliana*. *Current Opinion in Plant Biology* 17: 96–102.
- Huala E, Sussex IM. 1993.** Determination and cell interactions in reproductive meristems. *The Plant cell* 5: 1157–1165.
- Igersheim A, Puff C, Leins P, Erbar C. 1994.** Gynoecial development of *Gaertnera* Lam. and of presumably allied taxa of the Psychotrieae (Rubiaceae): secondarily “superior” vs. inferior ovaries. *Botanische Jahrbücher* 116: 401–414.
- Ikedo M, Ohme-Takagi M. 2014.** TCPs, WUSs, and WINDs: families of transcription factors that regulate shoot meristem formation, stem cell maintenance, and somatic cell differentiation. *Frontiers in Plant Science* 5: 427.
- Kaplan DR. 1967.** Floral morphology, organogenesis and interpretation of the inferior ovary in *Downingia bacigalupii*. *American Journal of Botany* 54: 1274–1290.
- Krishnamurthy K V, Bahadur B, Adams SJ, Venkatasubramanian P. 2015.** Meristems and their role in primary and secondary organization of the plant body. In: Bahadur B, Rajam MV, Sahijram L, Krishnamurthy KV, eds. *Plant Biology and Biotechnology: Plant Diversity, Organization, Function and Improvement*. New Delhi: Springer India, 113–151.
- Kuzoff RK, Hufford L, Soltis DE. 2001.** Structural homology and developmental transformations associated with ovary diversification in *Lithophragma* (Saxifragaceae). *American Journal of Botany* 88: 196–205.
- Kwiatkowska D. 2008.** Flowering and apical meristem growth dynamics. *Journal of Experimental Botany* 59: 187–201.

- Leins P. 1972.** Das Karpell im ober- und unterständigen Gynoeceum. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **85**: 291–294.
- Leins P, Erbar C. 2010.** *Flower and Fruit: morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart.
- Leins P, Merxmüller H, Sattler R. 1972.** Zur terminologie interkalärer Becherbildungen in Blüten. *Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft* **85**: 294.
- Lersten NR, Curtis JD. 1988.** Secretory reservoirs (ducts) of two kinds in giant ragweed (*Ambrosia trifida*; Asteraceae). *American Journal of Botany* **75**: 1313–1323.
- Litt A, Stevenson DW. 2003.** Floral development and morphology of Vochysiaceae. I. The structure of the gynoecium. *American Journal of Botany* **90**: 1533–1547.
- Liu C, Thong Z, Yu H. 2009.** Coming into bloom: the specification of floral meristems. *Development* **136**: 3379–3391.
- McDowell EM, Trump BF. 1976.** Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. *Archives of Pathology & Laboratory Medicine* **100**: 405–414.
- Meyen SV. 1987.** Palaeobotany and plant morphology. *Fundamentals of Palaeobotany*. London: Chapman & Hall, 372–382.
- Michelangeli FA, Carmenate Reyes W, Sosa K. 2015.** A revision of *Meriania* (Melastomataceae) in the Greater Antilles with emphasis on the status of the Cuban species. *Brittonia* **67**: 118–137.
- Müller GB. 2008.** Evo-devo as a discipline. In: Minelli A, Fusco G, eds. *Evolving Pathways: Key Themes in Evolutionary Developmental Biology*. Cambridge: Cambridge University Press, 3–29.
- Newman IV. 1965.** Pattern in the meristems of vascular plants III. Pursuing the patterns in the apical meristem where no cell is a permanent cell. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* **59**: 185–214.
- Orlovich DA, Drinnan AN, Ladiges PY. 1999.** Floral development in *Melaleuca* and *Callistemon* (Myrtaceae). *Australian Systematic Botany* **11**: 689–710.
- Ormenese S, Havelange A, Bernier G, van der Schoot C. 2002.** The shoot apical meristem of *Sinapis alba* L. expands its central symplasmic field during the floral

- transition. *Planta* **215**: 67–78.
- Payer J-B. 1857.** *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris: Masson.
- Puri V. 1951.** The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *The Botanical Review* **17**: 471–553.
- Richter S, Wirkner CS. 2014.** A research program for evolutionary morphology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **52**: 338–350.
- Robertson RE, Tucker SC. 1979.** Floral ontogeny of *Illicium floridanum*, with emphasis on stamen and carpel development. *American Journal of Botany* **66**: 605–617.
- Ronse De Craene LP. 2003.** The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S225–S235.
- Ronse De Craene LP, Smets EF. 1991.** The impact of receptacular growth on polyandry in the Myrtales. *Botanical Journal of the Linnean Society* **105**: 257–269.
- Roth I. 1977.** Fruits of Angiosperms. *Handbuch der Pflanzenanatomie* **10**: 675.
- Running MP, Hake S. 2001.** The role of floral meristems in patterning. *Current Opinion in Plant Biology* **4**: 69–74.
- Rutishauser R. 1999.** Polymerous leaf whorls in vascular plants: developmental morphology and fuzziness of organ identities. *International Journal of Plant Sciences* **160**: S81–S103.
- Rutishauser R, Sattler R. 1985.** Complementarity and heuristic value of contrasting models in structural botany. I. General considerations. *Botanische Jahrbücher für Systematik und Pflanzengeographie* **107**: 415–455.
- Sajo MG, Rudall PJ, Prychid CJ. 2004.** Floral anatomy of Bromeliaceae, with particular reference to the evolution of epigyny and septal nectaries in commelinid monocots. *Plant Systematics and Evolution* **247**: 215–231.
- Sattler R. 1974.** A new approach to gynoecial morphology. *Phytomorphology* **24**: 22–34.
- Sattler R. 1978.** “Fusion” and “continuity” in floral morphology. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh* **36**: 397 – 405.

- Sattler R. 1988.** Homeosis in plants. *American Journal of Botany* **75**: 1606–1617.
- Sattler R, Rutishauser R. 1997.** The fundamental relevance of morphology and morphogenesis to plant research. *Annals of Botany* **80**: 571–582.
- Schönenberger J, Conti E. 2003.** Molecular phylogeny and floral evolution of Penaeaceae, Oliniaceae, Rhynchocalycaceae, and Alzateaceae (Myrtales). *American Journal of Botany* **90**: 293–309.
- Simpson MG. 1998.** Reversal in ovary position from inferior to superior in the Haemodoraceae: evidence from floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences* **159**: 466–479.
- Soltis DE, Fishbein M, Kuzoff RK. 2003.** Reevaluating the evolution of epigyny: data from phylogenetics and floral ontogeny. *International Journal of Plant Sciences* **164**: S251–S264.
- Steeves TA, Sussex IM. 1989.** *Patterns in plant development*. New York: Cambridge University Press.
- Stevens PF. 2001.** Myrtales. *Angiosperm phylogeny website*: Page last updated: 05/12/2015
- Sussex IM. 1989.** Developmental programming of the shoot meristem. *Cell* **56**: 225–229.
- Tomlinson PB. 2012.** Rescuing Robert Brown — The origins of angio-ovuly in seed cones of conifers. *The Botanical Review* **78**: 310–334.
- Wanntorp L, Puglisi C, Penneys DS, Ronse De Craene LP. 2011.** Multiplications of floral organs in flowers - a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales). In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP, eds. *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special Volume Series*. Cambridge: Cambridge University Press, 218–235.
- Weberling F. 1989.** *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Webster M, Zelditch ML. 2005.** Evolutionary modifications of ontogeny: heterochrony and beyond. *Paleobiology* **31**: 354–372.

Ziegler A. 1925. Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. *Botanisches Archiv: Zeitschrift für die gesamte Botanik* 9: 398–467.

Capítulo 3. Origem da diversidade morfológica estaminal em Melastomataceae.

3.1. Resumo

O estame de Melastomataceae provê os caracteres morfológicos mais variáveis dentro da família e tem embasado os principais tratamentos taxonômicos do grupo. Apesar disso, as bases ontogenéticas para tal diversidade morfológica permanecem pouco exploradas. O objetivo desse capítulo é comparar o desenvolvimento estaminal em seis espécies de Melastomataceae (*Henriettea saldanhae*, *Leandra melastomoides*, *Miconia dodecandra*, *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina clinopodifolia*), selecionadas por exibir dimorfismo estaminal e variações no conectivo e seus apêndices. Para tal, flores e botões foram coletados, fixados e analisados em microscopia de luz e eletrônica de varredura. O início do desenvolvimento estaminal é similar para todas as espécies. Os estames surgem como primórdios esféricos após a iniciação dos primórdios carpelares e, subsequentemente, assumem formato cônico. A partir desse momento os estames crescem curvados em direção ao interior do botão floral e tal disposição se mantém até a antese. Em *Rhynchanthera grandiflora* os primórdios antepétalos culminam em estaminódios. Durante os estádios intermediários do desenvolvimento estaminal observa-se a diferenciação da antera e do filete, seguida da formação do conectivo e seus apêndices. Em *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina clinopodifolia* o conectivo torna-se mais alongado que nas demais espécies. O tamanho dos apêndices ventrais varia, tanto entre as espécies, como entre os estames de algumas flores. Os estádios iniciais do desenvolvimento estaminal, similares para todas as espécies, sugerem padrões ontogenéticos para Melastomataceae. O atraso na iniciação dos estames pode ter relação com o espaço disponível ainda no botão floral para seu crescimento. A estrutura observada nos estames de Melastomataceae pode ser relacionada à aspectos funcionais, como deiscência poricida e androceu monossimétrico, respostas adaptativas à polinização por abelhas.

Palavras-chave: androceu, desenvolvimento floral, desenvolvimento do estame, Melastomataceae, morfologia estaminal, pedoconectivo.

3.2. Introdução

Melastomataceae é uma das famílias com maior variação na estrutura estaminal entre as angiospermas (Endress 1994; Mendoza & Ramírez 2006). Os estames na família podem apresentar modificações em tamanho, formato e número por verticilo, na presença ou ausência de apêndices no conectivo, no tamanho e na forma dos apêndices do conectivo, formato da antera e no número, no tamanho e na posição dos poros da antera (Jacques-Félix 1994; Cotton *et al.* 2014). Todas estas diferenças têm sido fonte de caracteres para delimitação de tribos e muitos de seus gêneros nos principais tratamentos taxonômicos do grupo (Triana 1871; Cogniaux 1891). Melastomeae e Microlicieae, por exemplo, são tribos segregadas das demais com frutos capsulares devido ao conectivo alongado abaixo da teca (=pedoconectivo, *sensu* Jacques-Félix 1981); já apêndices dorsais conspicuos são diagnósticos de Merianieae (Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2010) e parte do clado *Cambessedesia* (Goldenberg *et al.* 2012b).

Os caracteres estaminais mais importantes para taxonomia em Melastomataceae são dimorfismo, modificações do conectivo e apêndices associados (Jacques-Félix 1981, 1994). Tais elementos combinados geram morfologias estaminais muito diversas (Fig. 3.1). Os estames são curvos no botão floral, com o ápice voltado para o interior do botão (Leinfellner 1958; Jacques-Félix 1994; Wanntorp *et al.* 2011), condição comum em Myrtales (Dahlgren & Thorne 1984), ordem na qual Melastomataceae está incluída (APG IV 2016; Berger *et al.* 2016). A formação dos apêndices ventrais tem sido atribuída à curvatura do estame em desenvolvimento (Leinfellner 1958; Jacques-Félix 1994), por “promover anomalias de crescimento sobre os pontos de flexão” (Jacques-Félix 1994: 253), embora tais processos ontogenéticos careçam de comparação filogenética (Clausing & Renner 2001).

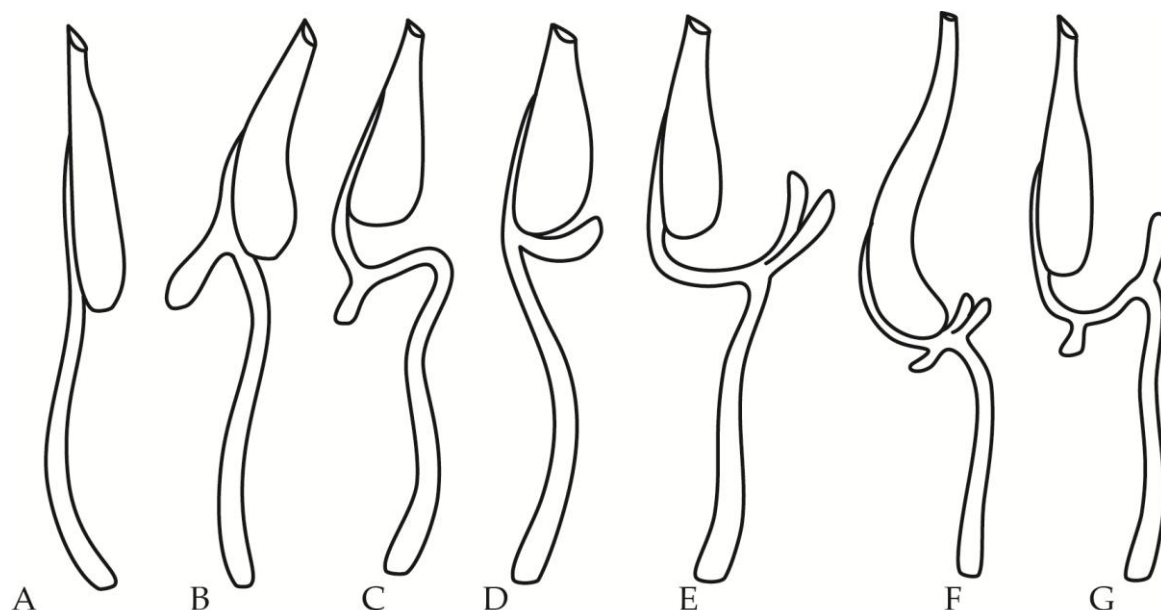


Figura 3.1. Exemplos de apêndices e prolongamentos do conectivo em Melastomataceae.

A: estame com conectivo não prolongado e sem apêndice. **B:** conectivo não prolongado e com um apêndice dorsal. **C:** conectivo prolongado com apêndice dorsal. **D:** conectivo não prolongado com um apêndice ventral. **E:** conectivo prolongado e com apêndices ventrais. **F:** conectivo não prolongado e com apêndices ventrais e dorsais. **G:** conectivo prolongado com apêndices ventrais e dorsais. Modificado de Mendoza & Ramírez (2006).

O avanço recente no estudo filogenético de Melastomataceae (Renner 1993; Clausen & Renner 2001; Penneys *et al.* 2013) tem proporcionado mudanças substanciais para sua taxonomia (ver Goldenberg *et al.* 2012a). A principal delas é que vários grupos, como tribos e gêneros, não se revelaram monofiléticos, segundo sua circunscrição tradicional (Michelangeli *et al.* 2004; Fritsch *et al.* 2004; Goldenberg *et al.* 2008, 2012b). Dessa forma, a validade da morfologia estaminal para taxonomia de Melastomataceae mais recente vem sendo tratada com cautela, dado seu alto grau de homoplasias (Goldenberg *et al.* 2008; Penneys & Judd 2013), já que a utilização de um único caráter para reconhecimento de grupos apresenta limitações (Jacques-Félix 1994). Isso implica em reavaliar a utilidade dos caracteres estaminais para a descrição de clados apontados pela análise filogenética molecular (Penneys *et al.* 2010; Michelangeli *et al.* 2013). Nesse sentido, é importante esclarecer também qual a origem da similaridade de estados de caráter estaminais em grupos pouco relacionados, que os reuniram em táxons não monofiléticos no passado. O estudo dos padrões ontogenéticos pode auxiliar na elucidação de ambos os pontos (Tucker

1997; Claßen-Bockhoff *et al.* 2004). Ao esclarecer quais mecanismos e estádios são compartilhados, e qual sua extensão, é possível apontar estados de caráter estaminais que sejam sinapomórficos para a família (Wanntorp *et al.* 2011). Além disso, estes estudos auxiliam no esclarecimento da disjunção de uma característica aparentemente homóloga (West-Eberhard 2003; Wagner 2014). Ainda, o reconhecimento de padrões morfológicos pode contribuir para a compreensão de aspectos funcionais e, no caso de estames, qual a relação de sua estrutura com a polinização (Reith *et al.* 2007). Afinal, a forma do estame é diretamente implicada no modo de liberação do pólen e na interação com o vetor de polinização (Endress 1994). Desse quadro, os pontos mais importantes são o tipo de deiscência da antera e, no caso de polinização biótica, estratégias de sinalização para polinizadores (Endress 1994; Schiestl & Johnson 2013). Todas as partes estaminais podem desempenhar um papel nessa última função, em maior ou menor grau (Zhang *et al.* 2011)

3.3. Objetivos

O objetivo desse capítulo é comparar a morfologia do androceu em desenvolvimento em seis espécies de Melastomataceae que podem exibir dimorfismo estaminal e variações no conectivo e seus apêndices. Pretende-se inferir a origem ontogenética da morfologia singular dos estames desta família dentre as angiospermas.

3.4. Materiais & métodos

3.4.1. Espécies estudadas

Foram analisadas seis espécies, pertencentes a quatro tribos (Tabela 3.1).

Tabela 3.1. Espécies de Melastomataceae utilizadas nesse estudo.

¹S=estames antessépalos, P=estames antepétalos. ²D=estames dimórficos, I=estames isomórficos.

Espécie	Tribo	Número & posição dos estames ¹	Dimorfismo ²	Número do coletor	Voucher
<i>Henriettea saldanhae</i> Cogn.	Henrietteae	5S+5P	I	J.P. Basso-Alves et al.10	UPCB 56300
<i>Leandra melastomoides</i> Raddi	Miconieae	6S+6P	I	A.P.S. Caetano et al. 50	UEC 183554
<i>Miconia dodecandra</i> Cogn.	Miconieae	5S+5P	I	A.P.S. Caetano et al. 28	UEC 178711
<i>Microlicia euphorbioides</i> Mart.	Microlicieae	5S+5P	D	J.P. Basso-Alves et al. 25	SP 370229
<i>Rhynchanthera grandiflora</i> (Aubl.) DC.	Microlicieae	5S	D	J.P. Basso-Alves et al.41	HUFU 56564
<i>Tibouchina clinopodifolia</i> (DC.) Cogn	Melastomeae	5S+5P	I	A.P.S. Caetano et al. 31	UEC 178713

3.4.2. Desenvolvimento e anatomia floral

Flores e botões florais em diversas fases do desenvolvimento foram coletados, fixados com solução de Karnovsky (glutaraldeído a 1% em tampão fosfato 0,1M e pH=7,2; paraformaldeído a 4%) (modificado de McDowell & Trump 1976) ou FGAA (solução etanol a 43,1%, ácido acético a 4,55%, paraformaldeído a 8,8% e glutaraldeído a 2,22%) (Lersten & Curtis 1988) e estocados em etanol 70%. Os materiais fixados foram dissecados em microscópio estereoscópico e preparados para observações em microscopia de luz e eletrônica de varredura.

Para o exame de superfície em microscopia eletrônica de varredura (MEV), os materiais foram desidratados em série etanólica, submetidos ao ponto crítico em um aparelho Balzers CPD 030, montados em suportes metálicos, colocados sobre fita adesiva de carbono ou coloide grafite e, então, cobertos com ouro por 200 segundos

em um metalizador Balzers SCD 050. As observações foram efetuadas no Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biologia/UNICAMP, em um microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-5200; e no Departamento de Biologia Celular e Molecular e Bioagentes Patogênicos da Faculdade de Medicina de Ribeirão Preto/USP, em um microscópio eletrônico de varredura JSM-6610LV. As imagens foram obtidas em 10kV ou 25kV.

Para o exame histológico em microscopia de luz, os materiais foram desidratados em série etanólica e incluídos em resina plástica (*historesin*) Leica. Cortes transversais e longitudinais foram feitos em micrótomo rotativo Leica RM 2245 (3-5 µm de espessura) com navalha de aço e aderidos em lâminas de vidro. Os cortes foram corados com Azul de Toluidina (Feder & O'Brien 1968) [C.I. 52040] 0,05% em tampão fosfato (pH=6,8) por 5 minutos e montados em lâmina histológica com água destilada e lamínula de vidro no momento da observação. As observações e fotografias digitais foram obtidas com câmera digital Leica DFC 320 acoplada em microscópio de luz Leica DM 4500 B.

As imagens obtidas foram editadas e coloridas artificialmente usando Adobe Photoshop (Redwood City, Califórnia, EUA). Para confecção das pranchas foi utilizado software Corel Draw X3 (Corel Corporation, Ottawa, Canadá).

3.5. Resultados

Os primórdios estaminais surgem sobre a superfície do hipanto perígino em desenvolvimento. Com isso, os primórdios possuem orientação perpendicular ao eixo floral, com o ápice voltado para o centro da flor (Fig. 3.2A-C). A iniciação dos primórdios estaminais ocorre após o surgimento dos primórdios carpelares, sendo, então, os últimos órgãos florais iniciados, começando com os antessépalos seguidos dos antepétalos (Fig. 3.2A-C). Na maioria das espécies observadas são formados cinco primórdios estaminais em cada verticilo (antessépalo e antepétalo), com exceção de *Leandra melastomoides* que apresenta seis primórdios por verticilo. O

intervalo entre a iniciação dos primórdios estaminais antessépalos e antepétalos geralmente é curto. Logo após a iniciação, o crescimento longitudinal dos estames jovens é acentuado, acarretando um aspecto cônico.

O alongamento dos estames jovens é restringido também pelo gineceu em desenvolvimento (ao centro), e eles curvam-se em direção ao fundo do hipanto perígino (Fig. 3.2, 3.3A). Assim, o alongamento do estame passa a ser paralelo ao eixo floral e dependente do espaço proporcionado pelo crescimento do hipanto perígino (Fig. 3.2E,I, 3.3B). A reorientação dos estames em desenvolvimento causa a impressão deles estarem invertidos (ou extrorsos) quando observado em seção transversal, uma vez que a face dorsal está voltada para o interior do botão floral (Fig. 3.3C).

Em *Rhynchanthera grandiflora*, os estames antepétalos jovens diminuem seu ritmo de crescimento, formando apenas uma estrutura filamentosa (Fig. 3.3D). Nos demais estames jovens a porção distal diferencia-se em antera, enquanto a proximal diferencia-se em filete. Nessa fase o tecido esporogênico é iniciado nas anteras jovens (Fig. 3.3C) como cordões longitudinais contínuos, exceto em *Microlicia euphorbioides*, na qual essa diferenciação é restrita a alguns sítios disjuntos, observados como porções onduladas na face ventral da antera (Fig. 3.3E). Os cordões procambiais dos estames em desenvolvimento também são formados durante essa fase (Fig. 3.3B,C,F,G), sendo conectados ao sistema vascular hipantial em formação, partindo da base do filete até o ápice da antera (Fig. 3.3F,G).

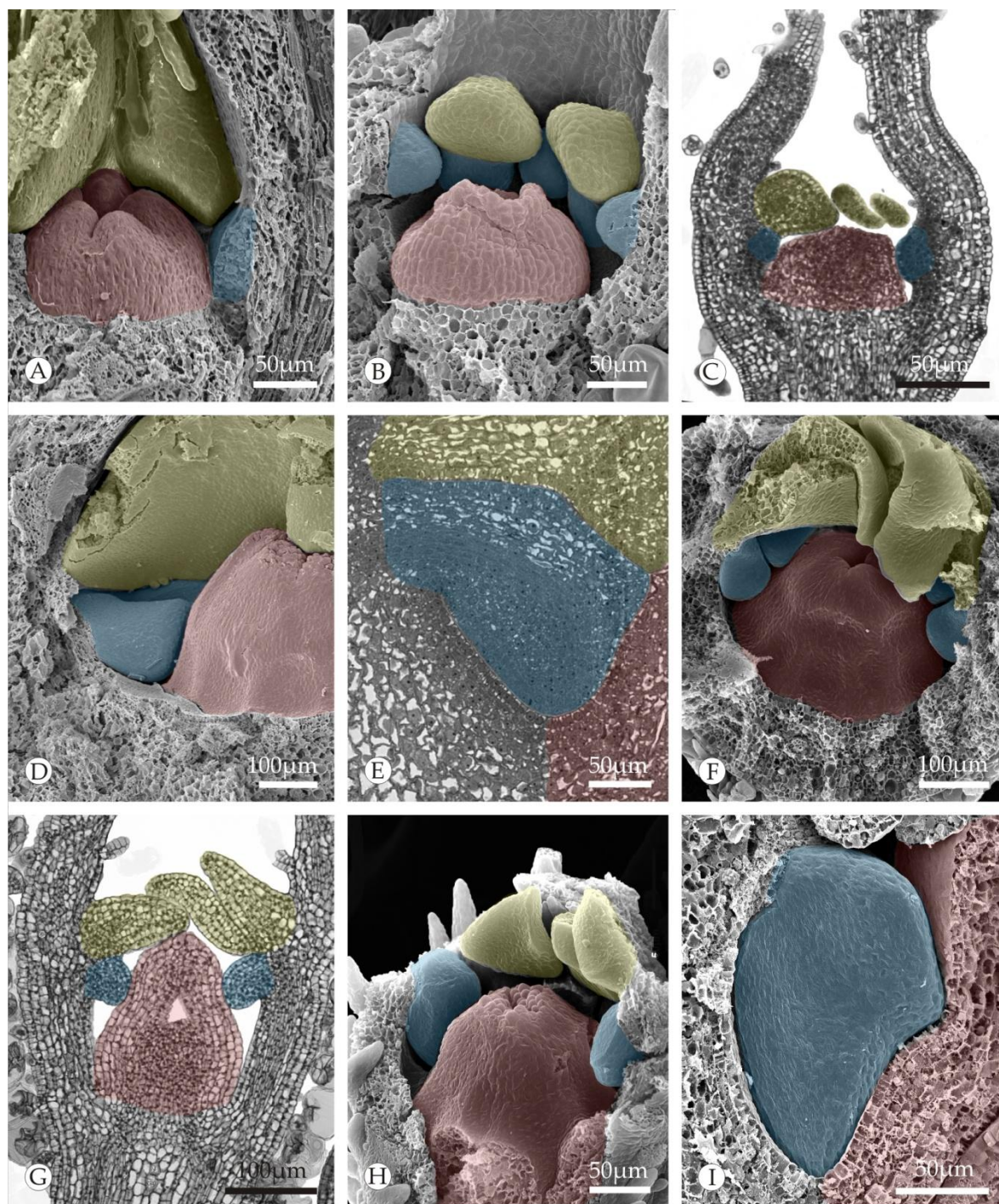


Figura 3.2. Estádios iniciais do desenvolvimento dos estames em Melastomataceae. A: iniciação do primórdio estaminal (*Henriettea saldanhae*). B: primórdios antepétalos (menores) tardios em relação aos antessépalos (maiores) (*Microlicia euphorbioides*). C: primórdios estaminais antepétalo (esquerda) e antessépalo (direita) (*Rhynchanthera grandiflora*). D: estame jovem em contato com os carpelos (*H. saldanhae*). E: alongamento do estame jovem e início da sua curvatura sobre hipanto (*H. saldanhae*). F: início da curvatura dos estames jovens (*Miconia dodecandra*). G: alongamento dos estames jovens em contato com os carpelos (*Microlicia euphorbioides*). H: curvatura dos estames jovens (*Tibouchina clinopodifolia*). I: estame jovem curvado (*Leandra melastomoides*). Cores utilizadas: amarelo para pétalas, azul para estames e vermelho para carpelos.

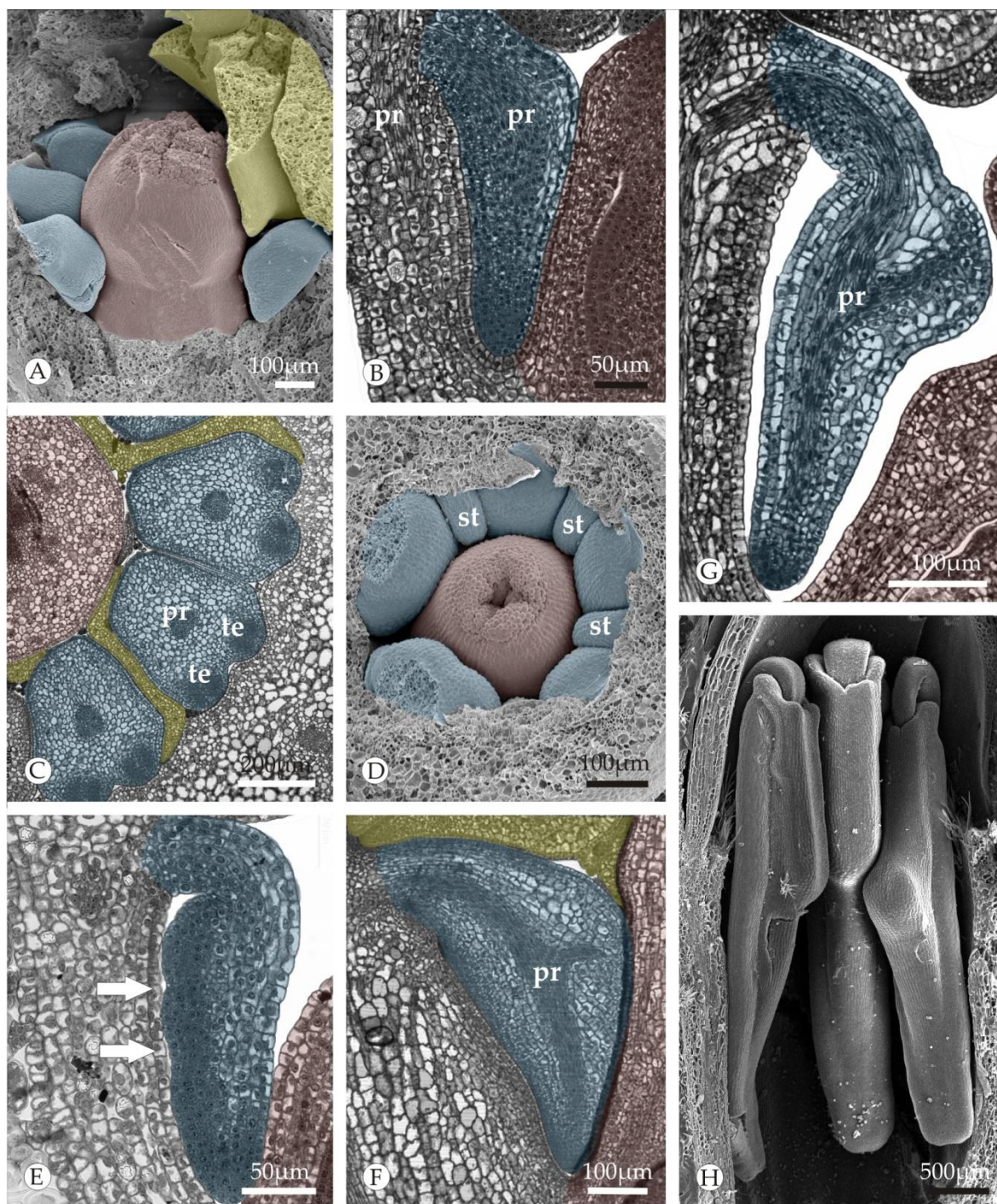


Figura 3.3. Estádios intermediários do desenvolvimento dos estames em Melastomataceae. A: estame jovem cônico e curvado (*Henriettea saldanhae*). B: estame jovem curvado durante diferenciação dos cordões procambiais (pr) (*Rhynchanthera grandiflora*). C: seção transversal dos estames jovens, durante desenvolvimento do tecido esporogênico (te), com gineceu central (esquerda) e hipanto perígino (direita) (*Henriettea saldanhae*). D: vista apical de estames jovens curvados no botão de *R. grandiflora*, em que os antepétalos formam estaminódios (st). E: estame jovem durante desenvolvimento do tecido esporogênico, que é descontínuo (setas brancas indicam onde não é formado) (*Microlicia euphorbioides*). F-G: estame jovem curvado durante diferenciação dos cordões procambiais (pr). F: *Henriettea saldanhae*. G: *Miconia dodecandra*. H: delimitação entre anteras e filetes. A porção dorsal do conectivo passa por um espessamento (*Miconia dodecandra*). Cores utilizadas: amarelo para pétalas, azul para estames e vermelho para carpelos.

A partir desta fase as diferenças ao longo do desenvolvimento se acentuam entre as espécies. O conectivo na porção dorsal da antera passa por um espessamento radial em *Henriettea saldanhae* (Fig. 3.3F), *Leandra melastomoides* e *Miconia dodecandra* (Fig. 3.3G,H), e exibe uma ramificação dorsal descendente do cordão procambial do estame. A proliferação celular na extremidade distal do estame em desenvolvimento promove seu prolongamento longitudinal (Fig. 3.3B,G). O crescimento do ápice da antera em *Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora* forma uma extensão delgada que não envolve o tecido esporogênico (Fig. 3.4A). A região lateral da base da antera forma um prolongamento que flanqueia o filete em todas as espécies (Fig. 3.3H, 3.4B-D). Esse prolongamento se alonga e origina os apêndices ventrais do conectivo. Desse modo, é observada uma expansão da região abaixo daquela delimitada pelas tecas em todas as espécies analisadas. A porção ventral do conectivo em *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina clinopodifolia* passa por um alongamento que culmina na formação do pedoconectivo (Fig. 3.4E). Quando próximo à antese, os filetes terminam seu alongamento, formando uma alça entre hipanto e anteras. Esse efeito é acentuado em *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina clinopodifolia* devido ao conectivo ser prolongado (Fig. 3.4F,I). A distensão do pedoconectivo é simultânea à do filete, e a região limítrofe entre estes se torna geniculada. Assim, filete e pedoconectivo encontram-se perpendiculares um ao outro (Fig. 3.4F).

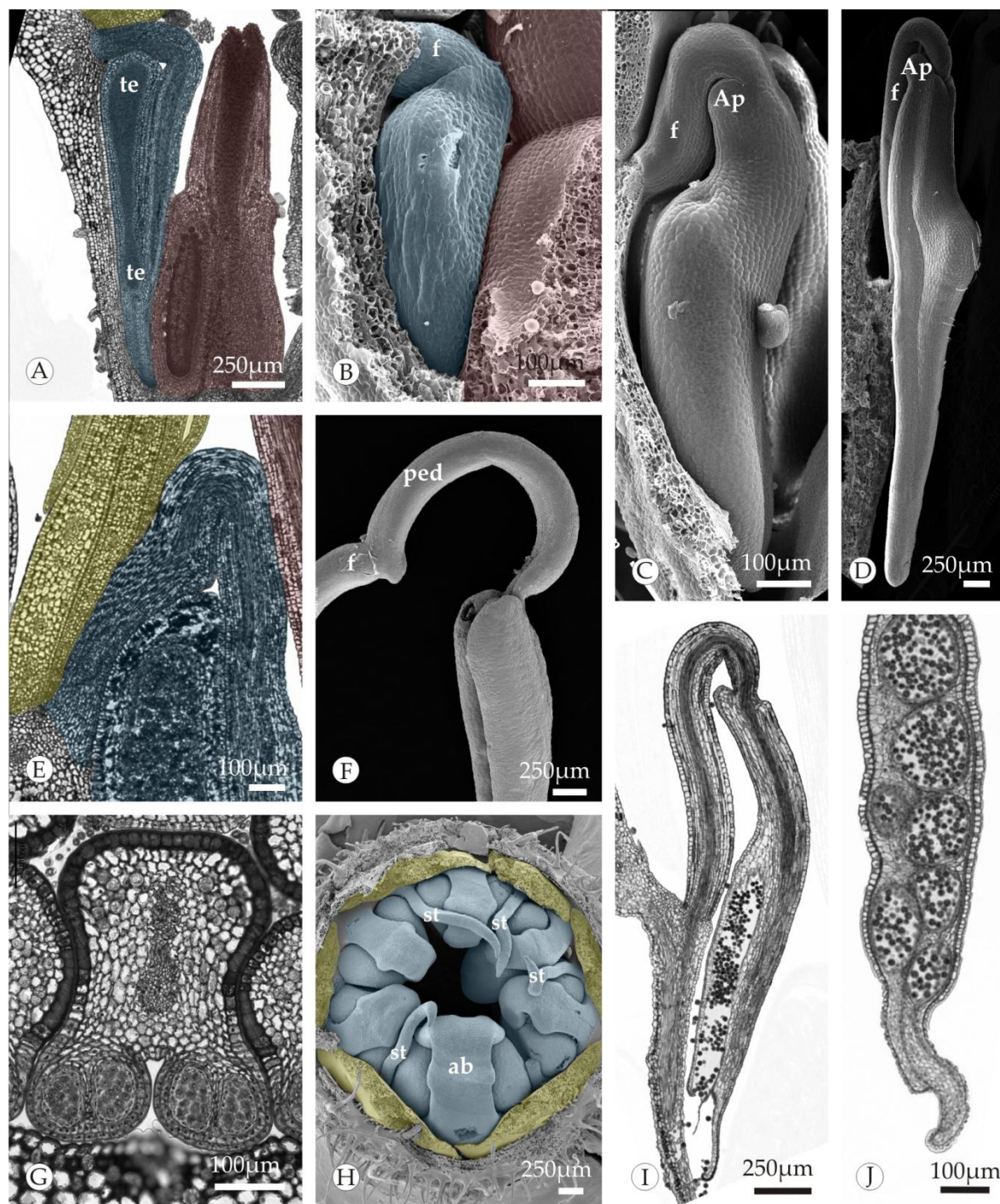


Figura 3.4. Estádios intermediários e finais do desenvolvimento dos estames em Melastomataceae. **A:** a formação do tecido esporogênico (te) não atinge o ápice do estame jovem (*Rhynchanthera grandiflora*). **B:** diferenciação de filete e antera (*Tibouchina clinopodifolia*). **C:** alongamento do conectivo e formação de seus apêndices ventrais (Ap) (*Tibouchina clinopodifolia*). **D:** espessamento dorsal do conectivo e formação de apêndices ventrais (Ap) (*Miconia dodecandra*). **E:** formação da região geniculada entre o conectivo e filete (*Rhynchanthera grandiflora*). **F:** pedoconectivo (ped) perpendicular ao filete (f) (*Rhynchanthera grandiflora*). **G:** estame jovem com quatro sacos polínicos em duas tecas (seção transversal) (*Miconia dodecandra*). **H:** estaminódios (st) antepétalos e estame antessépalo abaxial (ab) maior que os demais (*Rhynchanthera grandiflora*). **I:** estame curvado em pré-antese (*Tibouchina clinopodifolia*). **J:** ápice da antera rostrada e septos entre os sacos polínicos (*Microlicia euphorbioides*). Cores utilizadas: amarelo para pétalas, azul para estames e vermelho para carpelos.

As anteras são introrsas, apresentam quatro sacos polínicos (Fig. 3.4G) e deiscência poricida (Fig. 3.5). Em *Microlicia euphorbioides* ocorrem septos transversais entre os sacos polínicos, acarretando anteras poliesporangiadas (Fig. 3.4J, 3.5D). As anteras de *Microlicia euphorbioides* (Fig. 3.4J, 3.5D) e *Rhynchanthera grandiflora* (Fig. 3.5E) possuem ápice rostrado, proeminente na última espécie, sendo formado por um estreitamento tubular (Fig. 3.5E). Nas demais espécies, o ápice da antera é truncado (Fig. 3.5B,C,D). Com a distensão do filete, as anteras são desalojadas do interior do botão floral e tornam-se curvas em *Henriettea saldanhae*, *Leandra melastomoides* e *Miconia dodecandra* (Fig. 3.5B,C, 3.6).

Os estames em antese são isomórficos em todas as espécies observadas, com exceção de *Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora* (Fig. 3.4H, 3.5D, 3.6). No caso de *Rhynchanthera grandiflora*, além da presença de estaminódios antepétalos, ocorre dimorfismo entre os estames antessépalos devido ao tamanho maior do estame abaxial em relação aos demais (Fig. 3.4H, 3.6E). Apêndices ventrais ocorrem em todas as espécies, como projeções curtas ou longas, sendo maiores aqueles do estame antessépalo de *Microlicia euphorbioides* (Fig. 3.5D). O isomorfismo de estames antessépalos e antepétalos é observado no tamanho (Fig. 3.5B), na forma, na extensão do conectivo, na presença/ausência de apêndices e na coloração das anteras (roxas em *Henriettea saldanhae*, Fig. 3.6A; róseas em *Leandra melastomoides*, Fig. 3.6B; amarelas em *Miconia dodecandra*, Fig. 3.6C; e *Tibouchina clinopodifolia*, Fig. 3.6F).

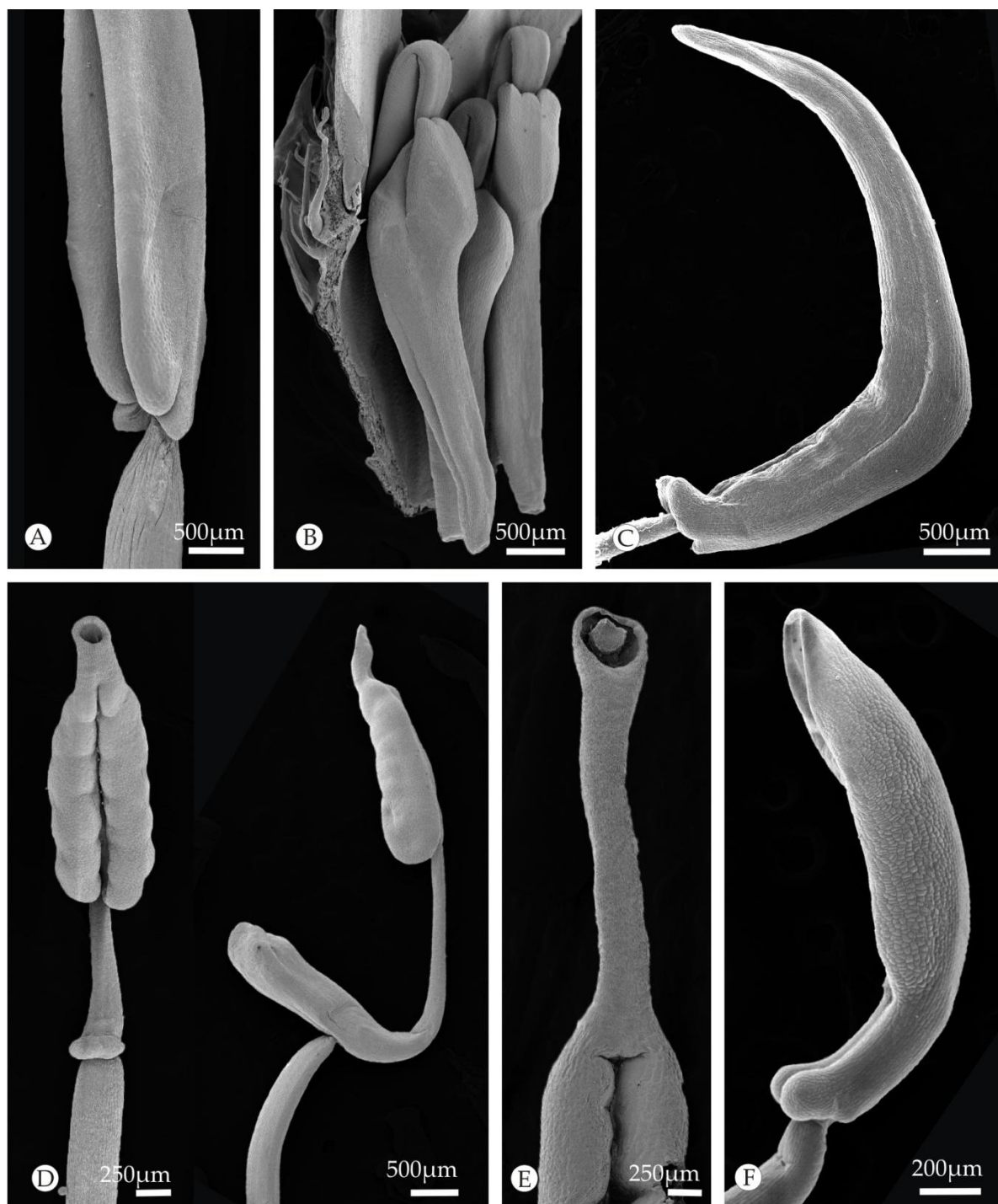


Figura 3.5. Estádios finais do desenvolvimento dos estames em Melastomataceae. **A:** detalhe da base da antera em ligação com o filete (*Henriettea saldanhae*). **B:** estames isomórficos curvados (*Leandra melastomoides*). **C:** estame com apêndices ventrais curtos (*Miconia dodecandra*). **D:** Estame antepétalo à esquerda e antessépalo à direita (*Microlicia euphorbioides*). **E:** ápice rostrado da antera poricida (*Rhynchanthera grandiflora*). **F:** estame com pedoconectivo e apêndices ventrais (*Tibouchina clinopodifolia*).



Figura 3.6. Flores em antese de Melastomataceae. **A:** *Henriettea saldanhae*. **B:** *Leandra melastomoides*. **C:** *Miconia dodecandra*. **D:** *Microlicia euphorbioides*. **E:** *Rhynchanthera grandiflora*. **F:** *Tibouchina clinopodifolia*. (Fotografias de Ana Paula S. Caetano).

Durante a antese os estames exibem formato sigmoide e assumem disposição paralela entre si (Fig. 3.6). O arranjo monossimétrico é acentuado em *Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora*, nas quais os estames formam dois conjuntos, um superior e outro inferior. Apesar dos filetes ocuparem posições similares nas flores de *Microlicia euphorbioides*, o comprimento maior do pedoconectivo dos estames antessépalos faz com que suas anteras fiquem separadas daquelas dos estames antepétalos. Assim, as anteras róseas dos estames antessépalos situam-se na porção inferior do plano de simetria, enquanto as anteras amarelas dos estames antepétalos ficam acima, junto dos apêndices ventrais amarelos conspícuos dos estames antessépalos. Já em *Rhynchanthera grandiflora*, o tamanho maior do estame abaxial faz com que este se destaque do conjunto dos estames antessépalos restantes. Com isso os estames menores formam um grupo superior ao estame maior inferior.

3.6. Discussão

O presente estudo demonstra padrões para o desenvolvimento estaminal em Melastomataceae, especialmente durante os estádios iniciais. A formação de conectivo prolongado e apêndices estaminais ocorrem a partir dos estádios intermediários, e tais processos respondem pela disparidade observada entre as espécies. A compreensão do desenvolvimento dos estames em Melastomataceae é um passo fundamental na inferência de hipóteses acerca da origem da grande diversidade estaminal da família. Além disso, são discutidas as implicações taxonômicas e funcionais para a variação estaminal encontrada.

3.6.1. *Padrões de desenvolvimento*

Os padrões na morfologia estaminal em Melastomataceae são revelados pelas partes do estame que estão suscetíveis à modificação, na magnitude e em quais estádios tais modificações ocorrem. Assim, são reconhecidas relações de homologia entre os estames das espécies estudadas e propostas causas da disparidade observada. Os critérios clássicos para inferência de homologia entre entidades morfológicas preconizam três instâncias (Kaplan 1984; Claßen-Bockhoff *et al.* 2004): (1) ocupar a mesma posição dentro do organismo, (2) concordar em qualidades especiais e (3) serem conectadas por formas intermediárias. Esses atributos serão avaliados para os estames de Melastomataceae e retomados ao fim da seção para explicar sua diversidade.

Uma característica marcante, observada em todas as espécies estudadas é a curvatura acentuada dos estames em desenvolvimento em direção ao interior do botão floral. A flexão dos órgãos do androceu é consequência da posição horizontal que estes adquirem no momento da sua iniciação devido à formação do hipanto perígino (ver Cap. 2). O mesmo processo atua sobre a corola, em sentido inverso, uma vez que as pétalas são curvadas para o exterior. Assim, o hipanto perígino promove tanto o arranjo contorcido da corola (Wanntorp *et al.* 2011) como os estames curvados, típicos de Myrtales (Dahlgren & Thorne 1984). Além disso, é possível que

o desenvolvimento precoce do gineceu (ver Cap. 2) restrinja o espaço disponível para os estames em desenvolvimento, intensificando sua curvatura.

A inversão temporal do desenvolvimento estaminal, em que seus primórdios são iniciados após os carpelares, parece característica de Melastomataceae (Wanntorp *et al.* 2011; presente estudo), embora atípica para angiospermas (Rudall 2011). Essa alteração é recorrente em representantes de Myrtales que possuem androceu polistêmone (Ronse De Craene & Smets 1991; Carrucan & Drinnan 2000; Drinnan & Carrucan 2005; Bohte & Drinnan 2005). Uma explicação para tais casos é a de que a iniciação de um número grande de primórdios estaminais requer disponibilidade de espaço e, conseqüentemente, um tempo maior para o crescimento do hipanto perígino, acarretando atraso na iniciação dos estames (Drinnan & Carrucan 2005). Tal conjectura parece válida para *Conostegia* (Miconieae, polistêmone; Wanntorp *et al.* 2011), mas não para a maioria das espécies de Melastomataceae, que possui androceu diplostêmone (ver Cap. 4). No entanto, ao assumirmos que o crescimento do hipanto perígino proporciona maior espaço para o desenvolvimento estaminal (Ronse De Craene & Smets 1991; Drinnan & Carrucan 2005), podemos extrapolar a teoria não somente para o número de órgãos iniciados, mas também sobre o tamanho destes órgãos. Os estames de Melastomataceae são os maiores dentre as Myrtales, considerando as anteras. Apesar de várias Myrtaceae possuírem estames longos (Wilson 2011), a maior parte destes é constituída por filetes longos (que tem crescimento tardio, principalmente próximo da antese; Leins & Erbar 2010) e não anteras longas. Além disso, o estame fértil robusto de Vochysiaceae é independente do “espaço hipantial” para se desenvolver (Litt & Stevenson 2003). Sendo assim, a flexão dos estames demanda um crescimento sinérgico com o hipanto perígino, e estames maiores demandam maior tempo de crescimento. Isso explicaria a demora na iniciação dos estames observada entre as Melastomataceae estudadas (Ziegler 1925; Wanntorp *et al.* 2011). Por sua vez, o desenvolvimento carpelar é independente das restrições relativas ao hipanto perígino e, assim, sujeito a outro tipo de controle temporal. Com isso, pode ter ocorrido uma dissociação temporal entre os programas

ontogenéticos de estames e carpelos, levando ao “adiantamento” do gineceu e/ou “atraso” do androceu em Melastomataceae.

O conectivo em desenvolvimento mostra diferenças na extensão, duração e localização do seu crescimento entre as espécies estudadas, à semelhança do que ocorre em *Salvia* (Lamiaceae; Claßen-Bockhoff *et al.* 2004). Cabe ressaltar que tais processos são posteriores à diferenciação da antera e do filete, sendo assim eventos *tardios* do desenvolvimento estaminal. Os estádios iniciais dos estames de Melastomataceae não diferem das demais angiospermas (Leinfellner 1958), no sentido da diferenciação da antera ser um processo precoce e demorado em relação ao filete, uma vez que envolve a formação do tecido esporogênico e o desenvolvimento da geração gametofítica masculina (Lersten 2004; Leins & Erbar 2010). O espessamento da região dorsal do conectivo (p.ex. *Henriettea saldanhae* e *Leandra melastomoides*) ou da região ventral (p.ex. *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina clinopodifolia*) são subsequentes à formação de um aumento basal do conectivo.

Os apêndices do conectivo, como os observados em *Miconia dodecandra* e *Microlicia euphorbioides*, constituem um caráter com condições variadas em Melastomataceae (Triana 1871; Jacques-Félix 1981, 1994; Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2010). Apesar de sua utilidade taxonômica, convém esclarecer sua condição estrutural. Os apêndices são formados ao mesmo tempo em que o conectivo aumenta de tamanho e exibem a mesma composição tecidual. Dessa forma, os dados aqui apresentados não fornecem subsídios para uma distinção estrutural clara entre “apêndice” e “conectivo”. A delimitação entre os conceitos parece ser exclusivamente topográfica (ver Jacques-Félix 1994), em que os apêndices designam “projeções” a partir de um “substrato” conferido pelo conectivo. De modo complementar, parece não haver critérios bem estabelecidos para reconhecer uma identidade do conectivo na literatura. Weberling (1989: 93) o descreve como “zona unificadora que aparece entre duas tecas”. Leins & Erbar (2010: 52) consideram conectivo como “a parte estéril da antera entre duas tecas”, enquanto Fahn (1990:

411) o descreve como “uma continuação do filete” que liga os sacos polínicos. A separação entre conectivo e filete pode ser observada em algumas espécies como uma constrição (p.ex. *Henriettea saldanhae*), especialmente onde a interface é geniculada (p.ex. *Rhynchanthera grandiflora*); já distinção entre o conectivo e a antera se dá pela delimitação da parede do saco polínico, embora possa ser dificultada devido à presença de apêndices.

Embora os atributos de “qualidade especial” não sejam facilmente aplicáveis aos estames, como a distinção entre “apêndices” e “conectivo”, o critério de posição confere apoio razoável para a atribuição de identidade dentro do estame. Nessa perspectiva, as modificações durante o desenvolvimento do conectivo parecem ser a causa principal da disparidade estaminal encontrada em Melastomataceae (Leinfellner 1958; Jacques-Félix 1994). Clausen & Renner (2001) sugerem que a presença de uma dilatação basal no conectivo seja ancestral em Melastomataceae, por ser compartilhada com linhagens próximas à família, como Alzateaceae, Crypteroniaceae e Penaeaceae. Evidência ontogenética disponível para Penaeaceae (Schönenberger & Conti 2003) corrobora essa interpretação. Nesse contexto, a formação de um conectivo massivo em tribos de Melastomataceae como Olibeoideae (que porta glândulas ou nectários; Morley 1976) e Kibessieae (Maxwell 1981) seriam modificações dessa condição (Clausen & Renner 2001). Já em *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* e *Tibouchina clinopodifolia* a formação dos pedoconectivos e apêndices ventrais conspícuos decorre do crescimento da porção ventral do conectivo, enquanto que em *M. euphorbioides* esse mesmo crescimento proporciona a diferença em tamanho entre os estames antessépalos e antepétalos.

3.6.2. Implicações taxonômicas

O fato de todas as espécies exibirem estádios iniciais do desenvolvimento estaminal similares sugere a existência de um padrão para a família, que poderia ser estendido como uma sinapomorfia para o grupo. Os dados aqui levantados, comparados aos disponíveis na literatura (Payer 1857; Ziegler 1925; Leinfellner 1958;

Jacques-Félix 1994; Wanntorp *et al.* 2011) apontam que a iniciação dos estames sobre uma superfície verticalizada e a sua dependência do espaço proporcionado pelo hipanto perígino são elementos que caracterizam as espécies de Melastomataceae. Uma consequência de tais condições iniciais de desenvolvimento é a presença de estames curvados no botão floral, um atributo frequente de Myrtales (Dahlgren & Thorne 1984; Conti *et al.* 1997). Entretanto, a curvatura dos estames não parece um estado de caráter comum a todos os membros da ordem, com exceções em Myrtaceae (Vasconcelos *et al.* 2015), Onagraceae (Dahlgren & Thorne 1984) e Vochysiaceae (Litt & Stevenson 2003). Embora a amplitude dos grupos amostrados em estudos de desenvolvimento floral seja pequena em Melastomataceae, dada sua riqueza de espécies, não foi encontrada até agora evidências que discordem desse padrão para o desenvolvimento estaminal na família (Ziegler 1925; Leinfellner 1958; Wanntorp *et al.* 2011). A curvatura pronunciada dos estames no botão floral em Melastomataceae continua como um descritor robusto. Estudos adicionais poderiam buscar os “limites” ou exceções para essa condição, tal qual espécies que exibem hipanto perígino muito curto (*Votomita*; Morley 1976) ou as anteras muito longas.

As vias de formação do conectivo parecem o caráter mais divergente nas espécies estudadas. A formação de um prolongamento abaixo da teca foi observado em todas as espécies, embora em menor extensão em *Henriettea saldanhae*, *Leandra melastomoides* e *Miconia dodecandra*. Essas mesmas espécies exibiram os apêndices ventrais menos proeminentes, como a base bilobada dos estames de *H. saldanhae* e *L. melastomoides*. Já a formação de um conectivo alongado abaixo da teca foi observada em *Microlicia euphorbioides*, *Rhynchanthera grandiflora* (ambas Microlicieae) e *Tibouchina clinopodifolia* (Melastomeae). Tal prolongamento, eventualmente chamado “pedoconectivo” (Jacques-Félix 1981, 1994), forma uma “dobradiça” entre o filete e os sacos polínicos (Clausing & Renner 2001). O termo original “*pédoconnectif*” foi cunhado por Henri Jacques-Félix (1953: 977) para designar o prolongamento basal do

conectivo. O prefixo pedo-⁴ (do grego, *pédon*= solo, terra) exprime a noção de solo ou substrato. Seu uso, inicialmente restrito aos grupos africanos tratados por Jacques-Félix, *i.e.* Dissochaeteae e Melastomeae (“Osbeckieae”), foi expandido para incluir outros grupos, p.ex. Microlicieae (Renner 1993; Clausen & Renner 2001). Ao aplicar o mesmo termo para designar o conectivo prolongado (e geniculado) de Melastomeae e Microlicieae, Clausen & Renner (2001) assumem estes como homólogos e seu compartilhamento como uma sinapomorfia para as tribos. O desenvolvimento similar do conectivo observado em *M. euphorbioides*, *R. grandiflora* e *T. clinopodifolia* corrobora essa proposição de homologia. No entanto, restam dúvidas se a ausência aparente dessa condição em Rhexieae (Renner 1993) se deve a alguma modificação secundária do padrão ontogenético verificado aqui; bem como se o ‘pedoconectivo’ em Dissochaeteae seria resultante de evolução convergente.

Variação na morfologia estaminal dentro de uma mesma flor foi encontrada em duas espécies: *Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora*. Apesar das anteras serem similares nos dois verticilos de *M. euphorbioides*, elas diferem em coloração e tamanho do pedoconectivo e apêndice ventral. Já em *Rhynchanthera grandiflora* o dimorfismo ocorre apenas entre os estames antessépalos, visto que o verticilo antepétalo contém estaminódios. O estame mediano/abaxial atinge até duas vezes o tamanho dos demais estames funcionais. A diferença em tamanho e disposição entre os órgãos do mesmo verticilo floral poderia ser resultante da atuação de genes CYC-like (Jabbour *et al.* 2009). Em *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae), genes suprimidos dessa classe promovem corola polissimétrica (Reardon *et al.* 2009), ao contrário da corola monossimétrica usual do grupo. Da mesma forma, mudanças na expressão desses genes explicam a origem da corola polissimétrica de *Cadia* (Fabaceae, Papilionoideae; Citerne *et al.* 2006). Como o papel de genes CYC-like parece associado à regulação da proliferação e expansão celular (Preston *et al.* 2011), é provável que algum gene ortólogo esteja relacionado a essa

⁴ “pedo-”, in Dicionário Priberam da Língua Portuguesa 2008-2013, <http://www.priberam.pt/dlpo/pedo-> [consultado em 22-01-2016].

condição em *R. grandiflora*, e em menor extensão em *Microlicia euphorbioides*. Estames heteromórficos são encontrados em várias Melastomataceae (Jacques-Félix 1994), como Melastomeae (Michelangeli *et al.* 2013), Microlicieae (Lima 2013) e clado *Cambessedesia* (*Merianthera*; Goldenberg *et al.* 2012b).

Atualmente *H. saldanhae* é reconhecida como parte de Henrietteae, uma tribo recém-circunscrita (Penneys *et al.* 2010) da qual seus membros já foram considerados como pertencentes à Miconieae (p.ex. Renner 1993; Michelangeli *et al.* 2004). A morfologia estaminal pouco modificada, como aqui observada em *H. saldanhae*, *L. melastomoides* e *M. dodecandra*, combinada a outras características (p.ex. frutos bacáceos, etc.) serviu para reunir essas espécies na mesma tribo no passado (Triana 1871; Cogniaux 1891; Renner 1993). Os dados de ontogenia obtidos não permitiram distinguir diferenças qualitativas no desenvolvimento estaminal entre as espécies de Henrietteae e Miconieae. A similaridade recai na formação de apêndices ventrais curtos, no espessamento dorsal da base do conectivo, na divergência de um cordão procambial dorsal e na abertura uniporada apical da antera. Uma vez que ambas as tribos não são relacionadas (Penneys *et al.* 2010; Goldenberg *et al.* 2015), as similaridades encontradas para tais espécies poderiam ser simplesiomorfias (*sensu* Hennig 1966). Neste caso teríamos a expressão de um “mesmo” programa ontogenético estaminal, característico de paralelismos (*sensu* Wake *et al.* 2011), ao invés de programas distintos com fenótipos similares, característico de convergências (Wake *et al.* 2011; Glover *et al.* 2015). A homogeneidade do desenvolvimento estaminal observado aqui fornece pouco subsídio para interpretar essa similaridade como resultado de processos ontogenéticos convergentes.

É provável que as únicas famílias de Eudicotiledôneas com elaborações estaminais equiparáveis à de Melastomataceae sejam Ericaceae (Hermann & Palser 2000; Stevens *et al.* 2004) e Violaceae (Ballard Jr. *et al.* 2014). Nessas famílias ocorrem estruturas na base da antera, frequentemente denominadas “esporas” e/ou “espinhos” (Stevens *et al.* 2004). A principal diferença é que nestes grupos tais estruturas não são derivadas do conectivo nem vascularizadas (Hermann & Palser

2000), como em Melastomataceae. Merece destaque ainda que as anteras em Ericaceae também sejam poricidas, embora usualmente com dois poros (Hermann & Palser 2000; Stevens *et al.* 2004).

3.6.3. Aspectos funcionais

As formas especiais do conectivo encontradas em Melastomataceae desempenham papel importante na polinização (Fracasso & Sazima 2004; Franco *et al.* 2011). O conectivo prolongado pode auxiliar na sinalização para o polinizador, fornecer um ponto de apoio para o pouso na flor (Laroca 1970; Larson & Barrett 1999a; Franco *et al.* 2011), ou tornar os estames flexíveis para a manipulação e remoção de pólen pelas abelhas (Larson & Barrett 1999a). Tais funções não estão restritas aos insetos, sendo observadas interações complexas com aves (Stiles *et al.* 1992), como a polinização em *Axinaea* (Merianieae; Dellinger *et al.* 2014) mediada em grande parte pelos conectivos e seus apêndices.

A deiscência apical poricida em Melastomataceae (Renner 1993), ao contrário de outras famílias com esse tipo de deiscência (p.ex. Ericaceae e Solanaceae; Endress 1994), não está associada a uma especialização tecidual na região do poro (Goldenberg *et al.* 2003; Cortez *et al.* 2014). Anteras poricidas são relacionadas à polinização por abelhas (Renner 1989a), particularmente *buzz-pollination* (ou polinização vibrátil), em que a vibração dos músculos torácicos das abelhas polinizadoras, em contato com as anteras, remove o pólen da antera (Harder & Barclay 1994). A liberação do pólen por um único poro desempenha um papel restritivo na sua oferta ao polinizador e, conseqüentemente, favorece um maior número de visitas e a probabilidade de polinização cruzada (Harder & Barclay 1994; Larson & Barrett 1999b). Além disso, o tamanho do poro é um fator importante relacionado ao tipo de polinização (Brito *et al.* 2016), uma vez que casos de polinização generalista são associados a uma antera com poro amplo (Kriebel & Zumbado 2014; Brito 2015).

Acreditava-se que a condição poliesporangiada, aqui observada em *Microlicia euphorbioides*, aumentaria a compartimentalização dos grãos de pólen (Baumgratz *et al.* 1996). Entretanto, novos estudos demonstram que durante a antese, os septos longitudinais e transversais degeneram, não constituindo obstáculo para a liberação de pólen (Lima 2013). Anteras poliesporangiadas foram descritas para algumas espécies de *Microlicia* (Baumgratz *et al.* 1996; Almeda & Martins 2001; Lima 2013); entretanto, sua ocorrência pode ser mais difusa, como em Merianieae (possivelmente em *Meriania boliviensis*, *M. vargasii* e *M. weberbaueri*; Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2010) e Miconieae (Caetano *et al.*, em prep.). Além de Melastomataceae, outras famílias possuem anteras poliesporangiadas (ver Endress & Stumpf 1990), como Annonaceae (Tsou & Johnson 2003) e Onagraceae (Tobe & Raven 1986). Nesses grupos, tal qual em *Microlicia* (Lima 2013), esse tipo de separação do tecido esporogênico parece ter surgido várias vezes (Tobe & Raven 1986).

As diferenças intraflorais dos estames em *Microlicia euphorbioides* e *Rhynchanthera grandiflora* são descritas como casos de heteranteria (Luo *et al.* 2009; Vallejo-Marín *et al.* 2010), onde os estames variam em forma, coloração e tamanho. Heteranteria, quando associada à grupos com *buzz-pollination*, pode levar a modificações estruturais e funcionais extremas dos estames (Luo *et al.* 2009; Vallejo-Marín *et al.* 2009, 2010). Os estames desempenham assim uma “divisão de trabalho” (Luo *et al.* 2008, 2009; Vallejo-Marín *et al.* 2009), em que alguns produzem pólen somente como um recurso para o polinizador enquanto os demais estames produzem pólen para fertilização. Tal divisão de trabalho é observada em *Melastoma malabatricum* (Melastomeae; Luo *et al.* 2008) e parece ser o caso também de *Microlicia euphorbioides*. Em ambas as espécies, os estames antepétalos apresentam anteras amarelas, que podem atrair abelhas (ver Muth *et al.* 2016); enquanto a coloração das anteras antessépalas é similar às pétalas, evitando o consumo de “pólen de fertilização” pelo polinizador devido ao efeito crípticos dessas anteras (Luo *et al.* 2009). Já a diferença em tamanho entre os estames funcionais em *R. grandiflora*, onde a disposição em dois grupos de estames (os menores adaxiais [atração?] e o maior

abaxial [polinização?]), sugere a ocorrência de divisão de trabalho nessa espécie também (Endress 1994). Algumas características frequentes em Melastomataceae, como ausência de néctar como recurso e *buzz-pollination* (Renner 1989a), são recorrentes nos casos de divisão de trabalho entre estames (Vallejo-Marín *et al.* 2010). Apesar de restrito a poucos grupos de angiospermas (Vallejo-Marín *et al.* 2010), a divisão de trabalho entre estames parece recorrente dentro dos grupos que exibem essa especialização funcional (p.ex. *Solanum*; Vallejo-Marín *et al.* 2014), sugerindo eventos convergentes múltiplos (De Luca & Vallejo-Marín 2013).

3.6.4. *Perspectivas*

O estudo do desenvolvimento estaminal é um campo promissor de pesquisa morfológica em Melastomataceae. Análises desse tipo tem potencial em reconhecer padrões ontogenéticos compartilhados em Melastomataceae, o que contribui para a inferência de sinapomorfias no grupo. Nesse sentido, é necessário aumentar o número de espécies amostradas, contemplando vários clados dentro da família. Além do viés taxonômico, é interessante abranger também a maior quantidade de formas discrepantes que ocorrem nos estames da família (p.ex. com apêndices dorsais – *Mouriri* (Morley 1976) – ou anteras com mais de um poro – *Tessmannianthus* (Kriebel 2014)), a fim de uma melhor compreensão sobre as causas dessa disparidade (Erwin 2007; Minelli 2016). Outra questão que permanece aberta a investigação é a recorrência de estames similares em grupos pouco relacionados. O panorama filogenético aponta para disjunção de caracteres estaminais aparentemente homólogos, como os estames isomórficos com anteras robustas de *Bellucia* (Henrietteae; Renner 1989b) e *Blakea* (Blakeae; Wurdack 1973) ou estames com apêndices dorsais conspicuos de *Meriania* (Meranieae; Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2010) e *Merianthera* (clado *Cambessedesia*; Goldenberg *et al.* 2012b), o que carece de elucidação ontogenética.

3.7. Bibliografia:

- Almeda F, Martins AB. 2001.** New combinations and new names in some Brazilian Microlicieae (Melastomataceae), with notes on the delimitation of *Lavoisiera*, *Microlicia*, and *Trembleya*. *Novon* **11**: 1–7.
- APG IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* **181**: 1–20.
- Ballard Jr. HE, Paula-Souza J, Wahlert GA. 2014.** Flowering Plants. Eudicots: Violaceae. In: Kubitzki K, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants vol 11*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 303–322.
- Baumgratz JFA, Souza MLDR, Woodgyer EM, Lughadha EMN. 1996.** Polysporangiate anthers: described for the first time in Melastomataceae. *Kew Bulletin* **51**: 133–144.
- Berger BA, Kriebel R, Spalink D, Sytsma KJ. 2016.** Divergence times, historical biogeography, and shifts in speciation rates of Myrtales. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **95**: 116–136.
- Bohte A, Drinnan AN. 2005.** Floral development and systematic position of *Arillastrum*, *Allosyncarpia*, *Stockwellia* and *Eucalyptopsis* (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution* **251**: 53–70.
- Brito VLG. 2015.** Reproductive strategies in Melastomataceae: study cases with different approaches. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Brito VLG, Fendrich TG, Smidt EC, Varassin IG, Goldenberg R. 2016.** Shifts from specialized to generalized pollination systems in Miconieae (Melastomataceae) and their relation with anther morphology and seed number. *Plant Biology* **18**: 585–593.
- Carrucan AE, Drinnan AN. 2000.** The ontogenetic basis for floral diversity in the *Baeckea* sub-group (Myrtaceae). *Kew Bulletin* **55**: 593–613.
- Citerne HL, Pennington RT, Cronk QCB. 2006.** An apparent reversal in floral

- symmetry in the legume *Cadia* is a homeotic transformation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **103**: 12017–12020.
- Claßen-Bockhoff R, Crone M, Baikova E. 2004.** Stamen development in *Salvia* L.: homology reinvestigated. *International Journal of Plant Sciences* **165**: 475–498.
- Clausing G, Renner SS. 2001.** Molecular phylogenetics of Melastomataceae and Memecylaceae: implications for character evolution. *American Journal of Botany* **88**: 486–498.
- Cogniaux A. 1891.** Melastomaceae. In: De Candolle ALPP, De Candolle CP, eds. *Monographiae Phanerogamarum*. Paris: Masson, 1–1256.
- Conti E, Litt A, Wilson PG, Graham SA, Briggs BG, Johnson LAS, Sytsma KJ. 1997.** Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. *Systematic Botany* **22**: 629–647.
- Cortez PA, Caetano APS, Carmello-Guerreiro SM, Teixeira SP. 2014.** Elucidating the mechanism of poricidal anther dehiscence in *Miconia* species (Melastomataceae). *Flora* **209**: 571–579.
- Cotton E, Borchsenius F, Balslev H. 2014.** A revision of *Axinaea* (Melastomataceae). *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Scientia Danica, Series B, Biologica* **4**: 1–120.
- Dahlgren R, Thorne RF. 1984.** The order Myrtales: circumscription, variation, and relationships. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **71**: 633–699.
- Dellinger AS, Penneys DS, Staedler YM, Fragner L, Weckwerth W, Schönenberger J. 2014.** A specialized bird pollination system with a bellows mechanism for pollen transfer and staminal food body rewards. *Current Biology* **24**: 1615–1619.
- Drinnan AN, Carrucan AE. 2005.** The ontogenetic basis for floral diversity in *Agonis*, *Leptospermum* and *Kunzea* (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution* **251**: 71–88.
- Endress PK. 1994.** *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Endress PK, Stumpf S. 1990.** Non-tetrasporangiate stamens in the angiosperms: structure, systematic distribution and evolutionary aspects. *Botanische Jahrbücher*

- für Systematik und Pflanzengeographie* **112**: 193–240.
- Erwin DH. 2007.** Disparity: morphological patterns and developmental context. *Palaeontology* **50**: 57–73.
- Fahn A. 1990.** *Plant Anatomy*. Pergamon Press.
- Fracasso CM, Sazima M. 2004.** Polinização de *Cambessedesia hilariana* (Kunth) DC. (Melastomataceae): sucesso reprodutivo versus diversidade, comportamento e frequência de visitas de abelhas. *Revista Brasileira de Botânica* **27**: 797–804.
- Franco AM, Goldenberg R, Varassin IG. 2011.** Pollinator guild organization and its consequences for reproduction in three synchronopatric species of *Tibouchina* (Melastomataceae). *Revista Brasileira de Entomologia* **55**: 381–388.
- Fritsch PW, Almeda F, Renner SS, Martins AB, Cruz BC. 2004.** Phylogeny and circumscription of the near-endemic Brazilian tribe Microlicieae (Melastomataceae). *American Journal of Botany* **91**: 1105–1114.
- Glover BJ, Airolidi CA, Brockington SF, Fernández-Mazuecos M, Martínez-Pérez C, Mellers G, Moyroud E, Taylor L. 2015.** How have advances in comparative floral development influenced our understanding of floral evolution? *International Journal of Plant Sciences* **176**: 307–323.
- Goldenberg R, Teixeira SP, Martins AB. 2003.** Anther dehiscence and circumscription of *Miconia* sect. *Hypoxanthus* (Melastomataceae). *Kew Bulletin* **58**: 195–203.
- Goldenberg R, Penneys DS, Almeda F, Judd WS, Michelangeli FA. 2008.** Phylogeny of *Miconia* (Melastomataceae): patterns of stamen diversification in a megadiverse neotropical genus. *International Journal of Plant Sciences* **169**: 963–979.
- Goldenberg R, Baumgratz JFA, Souza MLDR. 2012a.** Taxonomia de Melastomataceae no Brasil: retrospectiva, perspectivas e chave de identificação para os gêneros. *Rodriguésia* **63**: 145–161.
- Goldenberg R, Fraga CN de, Fontana AP, Nicolas AN. 2012b.** Taxonomy and phylogeny of *Merianthera* (Melastomataceae). *Taxon* **61**: 1040–1056.
- Goldenberg R, Almeda F, Sosa K, Ribeiro RC, Michelangeli FA. 2015.** *Rupestrea*: a

- new Brazilian genus of Melastomataceae, with anomalous seeds and dry indehiscent fruits. *Systematic Botany* **40**: 561–571.
- Harder LD, Barclay R. 1994.** The functional significance of poricidal anthers and buzz pollination: controlled pollen removal from Dodecatheon. *Functional Ecology* **8**: 509–517.
- Hennig W. 1966.** *Phylogenetic systematics*. Chicago: University of Illinois Press.
- Hermann PM, Palser BF. 2000.** Stamen development in the Ericaceae. I. anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages. *American Journal of Botany* **87**: 934–957.
- Jabbour F, Nadot S, Damerval C. 2009.** Evolution of floral symmetry: a state of the art. *Comptes Rendus Biologies* **332**: 219–231.
- Jacques-Félix H. 1953.** Sur quelques Mélastomacées d’Afrique. *Bulletin de l’ Institut Français d’ Afrique Noire* **15**: 972–1001.
- Jacques-Félix H. 1981.** Observations sur les caracteres staminaux et la classification des Osbeckieae (Melastomataceae) capsulaires africaines. *Adansonia* **20**: 405–429.
- Jacques-Félix H. 1994.** Histoire des Melastomataceae d’Afrique. *Bulletin du Muséum national d’histoire naturelle. Section B, Adansonia* **16**: 235–311.
- Kaplan DR. 1984.** The concept of homology and its central role in the elucidation of plant systematic relationships. In: Duncan T, Stuessy TF, eds. *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. New York: Columbia University Press, 51–70.
- Kriebel R. 2014.** Notes on floral morphology and anatomy of *Tessmannianthus carinatus* (Melastomataceae). *Caldasia* **36**: 17–22.
- Kriebel R, Zumbado MA. 2014.** New reports of generalist insect visitation to flowers of species of *Miconia* (Miconieae: Melastomataceae) and their evolutionary implications. *Brittonia* **66**: 396–404.
- Laroca S. 1970.** Contribuição para o conhecimento das relações entre abelha e flores: coleta de pólen das anteras tubulares de certas Melastomataceae. *Revista Floresta* **2**: 69–74.

- Larson BMH, Barrett SCH. 1999a.** The pollination ecology of buzz-pollinated *Rhexia virginica* (Melastomataceae). *American Journal of Botany* **86**: 502–511.
- Larson BMH, Barrett SCH. 1999b.** The ecology of pollen limitation in buzz-pollinated *Rhexia virginica* (Melastomataceae). *Journal of Ecology* **87**: 371–381.
- Leinfellner W. 1958.** Zur Morphologie des Melastomaceen-Staubblattes. *Österreichische Botanische Zeitschrift* **105**: 44–70.
- Leins P, Erbar C. 2010.** *Flower and Fruit: morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart.
- Lersten NR. 2004.** *Flowering Plant Embryology*. Iowa: Blackwell Publishing Ltd.
- Lersten NR, Curtis JD. 1988.** Secretory reservoirs (ducts) of two kinds in giant ragweed (*Ambrosia trifida*; Asteraceae). *American Journal of Botany* **75**: 1313–1323.
- Lima JF. 2013.** Padrões do desenvolvimento da antera em espécies de Microlicieae (Melastomataceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Uberlândia.
- Litt A, Stevenson DW. 2003.** Floral development and morphology of Vochysiaceae. II. The position of the single fertile stamen. *American Journal of Botany* **90**: 1548–1559.
- De Luca PA, Vallejo-Marín M. 2013.** What's the “buzz” about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current Opinion in Plant Biology* **16**: 429–435.
- Luo Z-L, Zhang D-X, Renner SS. 2008.** Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Functional Ecology* **22**: 794–800.
- Luo Z-L, Gu L, Zhang D-X. 2009.** Intrafloral differentiation of stamens in heterantherous flowers. *Journal of Systematics and Evolution* **47**: 43–56.
- Maxwell JF. 1981.** A revision of the genus *Pternandra* (Melastomataceae). *Gardens' Bulletin Singapore* **34**: 1–90.
- McDowell EM, Trump BF. 1976.** Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. *Archives of Pathology & Laboratory Medicine* **100**: 405–414.

- Mendoza H & Ramírez B, 2006.** *Guía ilustrada de géneros de Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Univerisad del Cauca.
- Mendoza-Cifuentes H, Fernández-Alonso JL. 2010.** Evaluación de caracteres del cáliz y de los estambres en la tribu Merianieae (Melastomataceae) y definición de homologías. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* **34**: 143–172.
- Michelangeli FA, Penneys DS, Giza J, Soltis DE, Hils MH, Skean JD. 2004.** A preliminary phylogeny of the tribe Miconieae (Melastomataceae) based on *nrITS* sequence data and its implications on inflorescence position. *Taxon* **53**: 279–290.
- Michelangeli FA, Guimarães PJF, Penneys DS, Almeda F, Kriebel R. 2013.** Phylogenetic relationships and distribution of New World Melastomeae (Melastomataceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **171**: 38–60.
- Minelli A. 2016.** Species diversity vs. morphological disparity in the light of evolutionary developmental biology. *Annals of Botany* **117**: 781–794.
- Morley T. 1976.** Memecyleae (Melastomataceae). *Flora Neotropica*. New York: New York Botanical Garden Press, 1–295.
- Muth F, Papaj DR, Leonard AS. 2016.** Bees remember flowers for more than one reason: pollen mediates associative learning. *Animal Behaviour* **111**: 93–100.
- Payer J-B. 1857.** *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris: Masson.
- Penneys DS, Judd WS. 2013.** A revised circumscription for the Blakeeae (Melastomataceae) with associated nomenclatural adjustments. *PhytoKeys* **32**: 17–32.
- Penneys DS, Michelangeli FA, Judd WS, Almeda F. 2010.** Henrietteae (Melastomataceae): a new neotropical berry-fruited tribe. *Systematic Botany* **35**: 783–800.
- Penneys DS, Almeda F, Michelangeli FA, Fritsch PW. 2013.** A survey of remarkable evolutionary trends in the Melastomataceae. *Botany 2013*. New Orleans: Botanical Society of America, 39001.

- Preston JC, Hileman LC, Cubas P. 2011.** Reduce, reuse, and recycle: developmental evolution of trait diversification. *American Journal of Botany* **98**: 397–403.
- Reardon W, Fitzpatrick DA, Fares MA, Nugent JM. 2009.** Evolution of flower shape in *Plantago lanceolata*. *Plant Molecular Biology* **71**: 241–250.
- Reith M, Baumann G, Claßen-Bockhoff R, Speck T. 2007.** New insights into the functional morphology of the lever mechanism of *Salvia pratensis* (Lamiaceae). *Annals of Botany* **100**: 393–400.
- Renner SS. 1989a.** A survey of reproductive biology in neotropical Melastomataceae and Memecylaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **76**: 496–518.
- Renner SS. 1989b.** Systematic studies in the Melastomataceae: *Bellucia*, *Loreya*, and *Macairea*. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **50**: 1–112.
- Renner SS. 1993.** Phylogeny and classification of the Melastomataceae and Memecylaceae. *Nordic Journal of Botany* **13**: 519–540.
- Ronse De Craene LP, Smets EF. 1991.** The impact of receptacular growth on polyandry in the Myrtales. *Botanical Journal of the Linnean Society* **105**: 257–269.
- Rudall PJ. 2011.** Centrifugal stamens in a modern phylogenetic context – was Corner right? In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP, eds. *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special Volume Series*. Cambridge: Cambridge University Press, 142–155.
- Schiestl FP, Johnson SD. 2013.** Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology and Evolution* **28**: 307–315.
- Schönenberger J, Conti E. 2003.** Molecular phylogeny and floral evolution of Penaeaceae, Oliniaceae, Rhynchocalycaceae, and Alzateaceae (Myrtales). *American Journal of Botany* **90**: 293–309.
- Stevens PF, Luteyn J, Oliver E, Bell T, Brown E, Crowden R, George A, Jordan G, Ladd PG, Lemson K, Mclean C, Menadue Y, Pate J, Stace H, Weiller C. 2004.** Flowering plants, Dicotyledons: Celastrales, Oxalidales, Rosales, Cornales, Ericales. Ericaceae. In: Kubitzki K, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants vol 6*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 145–194.

- Stiles FG, Ayala AV, Girón M. 1992.** Polinización de las flores de *Brachyotum* (Melastomataceae) por dos especies de *Diglossa* (Emberizidae). *Caldasia* **17**: 47–54.
- Tobe H, Raven PH. 1986.** Evolution of polysporangiate anthers in Onagraceae. *American Journal of Botany* **73**: 475–488.
- Triana JJ. 1871.** Les Mélastomacées. *Transactions of the Linnean Society of London. Botany* **28**: 1–188.
- Tsou C-H, Johnson DM. 2003.** Comparative development of aseptate and septate anthers of Annonaceae. *American Journal of Botany* **90**: 832–848.
- Tucker SC. 1997.** Floral evolution, development, and convergence: the hierarchical-significance hypothesis. *International Journal of Plant Sciences* **158**: S143–S161.
- Vallejo-Marín M, Manson JS, Thomson JD, Barrett SCH. 2009.** Division of labour within flowers: heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *Journal of Evolutionary Biology* **22**: 828–39.
- Vallejo-Marín M, Da Silva EM, Sargent RD, Barrett SCH. 2010.** Trait correlates and functional significance of heteranthery in flowering plants. *The New Phytologist* **188**: 418–25.
- Vallejo-Marín M, Walker C, Friston-Reilly P, Solís-Montero L, Igic B. 2014.** Recurrent modification of floral morphology in heterantherous *Solanum* reveals a parallel shift in reproductive strategy. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **369**: 20130256.
- Vasconcelos TNC, Prenner G, Bünger MO, De-Carvalho PS, Wingler A, Lucas EJ. 2015.** Systematic and evolutionary implications of stamen position in Myrteae (Myrtaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **179**: 388–402.
- Wagner GP. 2014.** *Homology, genes, and evolutionary innovation*. Princeton: Princeton University Press.
- Wake DB, Wake MH, Specht CD. 2011.** Homoplasy: from detecting pattern to determining process and mechanism of evolution. *Science* **331**: 1032–1035.
- Wanntorp L, Puglisi C, Penneys DS, Ronse De Craene LP. 2011.** Multiplications of floral organs in flowers - a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales).

In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP, eds. *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special Volume Series*. Cambridge: Cambridge University Press, 218–235.

West-Eberhard MJ. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.

Wilson PG. 2011. Flowering Plants. Eudicots. Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae: Myrtaceae. In: Kubitzki K, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants vol 10*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 212–271.

Wurdack JJ. 1973. Melastomataceae. In: Lasser T, ed. *Flora de Venezuela*. Caracas: Instituto Botánico, 1–819.

Zhang B, Claßen-Bockhoff R, Zhang Z-Q, Sun S, Luo Y-J, Li Q-J. 2011. Functional implications of the staminal lever mechanism in *Salvia cyclostegia* (Lamiaceae). *Annals of Botany* **107**: 621–628.

Ziegler A. 1925. Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. *Botanisches Archiv: Zeitschrift für die gesamte Botanik* **9**: 398–467.

Capítulo 4. Ontogenia elucidada o cálice “duplo” de *Leandra melastomoides* (Miconieae, Melastomataceae)

4.1. Resumo

A flor de *Leandra melastomoides* Raddi (Miconieae, Melastomataceae) exibe uma condição singular, que é a presença de duas partes distintas e opostas nas sépalas, constituindo o que se denomina “cálice duplo”. Nessa acepção, tais partes corresponderiam a sépalas individuais, o que justificaria o reconhecimento de dois verticilos calicinais nessa espécie. No entanto, não há na literatura estudos que confirmem esta condição. Assim, este trabalho analisou a ontogenia do cálice de *L. melastomoides* a fim de elucidar a natureza deste cálice singular. Para isso, flores e botões foram submetidos a exames de histologia, de superfície e de diafanização. Os elementos calicinais surgem na margem do ápice floral como seis primórdios esféricos em um único verticilo. O crescimento é unidirecional, até que surge uma protuberância basal na face ventral de cada primórdio. Com isso é possível distinguir duas partes no primórdio: uma superior e uma inferior. Posteriormente, a porção superior assume posição dorsal em relação ao restante do órgão. A porção inferior tem crescimento laminar, com iniciação de emergências não glandulares restritas à margem e vários traços vasculares. A porção dorsal torna-se cônica, completamente revestida por emergências não glandulares e suprida por um único traço vascular. A vascularização de cada parte tem origem comum a partir da divergência radial do mesmo traço que emerge do anel vascular do hipanto. Tanto o desenvolvimento a partir do mesmo primórdio, como a vascularização compartilhada, atestam que o cálice em *L. melastomoides* consiste de apenas um verticilo de sépalas discretas, embora cada sépala seja composta de partes distintas. A projeção dorsal é semelhante à descrita na literatura sob o termo *Vorläuferspitzze*. O entendimento de dois módulos ontogenéticos distintos para um mesmo órgão foliar nos permite estabelecer comparações entre outros órgãos e grupos taxonômicos. Tal hipótese oferece um programa de pesquisa para estudo estrutural do perianto em Miconieae e outras Melastomataceae, além de sugestões para a terminologia descritiva para o grupo.

Palavras-chave: desenvolvimento floral; Melastomataceae, morfologia comparativa; perianto, *Vorläuferspitzze*.

4.2. Introdução

O termo “cálice duplo” é frequente em descrições taxonômicas de espécies de Miconieae (p.ex. De Candolle 1828b; Triana 1871; Caddah 2013) e seu uso parece restrito à família Melastomataceae. Este termo é aplicado ao verticilo de sépalas, onde ocorrem elementos calicinais opostos, sendo o interno laminar e o externo cônico (Fig. 4.1), o que teria levado alguns autores a assumirem explicitamente a existência de dois verticilos calicinais (p.ex. Michelangeli 2000, 2005; Caddah 2013). Já outros autores reconhecem a porção interna equivalente a “sépalas verdadeiras”, enquanto as partes externas seriam apêndices associados (p.ex. Gleason 1939; Wurdack 1980). Ocorrem ainda outras descrições onde são encontrados termos “neutros” (p.ex. “dente externo”), que dificultam o reconhecimento da interpretação morfológica dos autores (Penneys & Judd 2005; Mendoza & Ramírez 2006; Judd 2007).

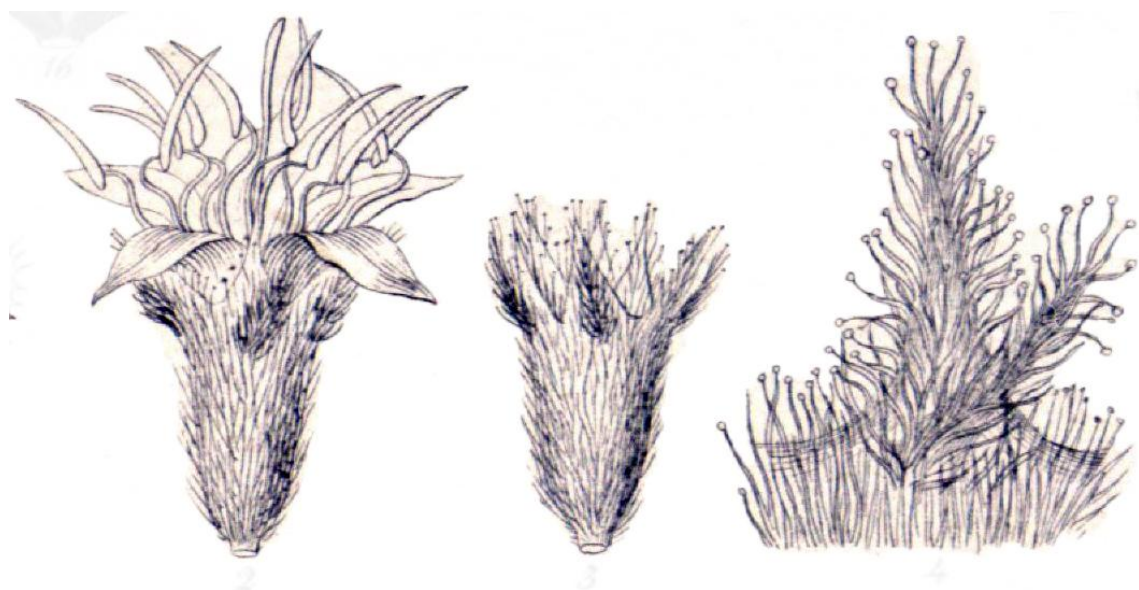


Figura 4.1. “Cálice duplo” em *Leandra involucrata* DC. Imagem modificada de Martius (1832). A legenda na obra original aponta: Flor (esquerda), cálice (centro) e “lacínio do cálice com apêndice” (direita).

As descrições e interpretações conflitantes sobre o “cálice duplo” podem levar a desentendimentos na codificação de estados de caráter e à consequente perda de acurácia durante a inferência filogenética (ver Kirchoff 2001; Vogt *et al.* 2010). Outra

difficuldade oriunda da incerteza sobre a natureza do “cálice duplo” em Melastomataceae é contextualizar essa condição dentro da diversidade estrutural observada na família. Uma vez que as flores em Melastomataceae são sempre dialipétalas, o cálice apresenta uma variação maior que a corola na família, devido ao seu grau de união (Mendoza & Ramírez 2006; Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2010). Em geral, os elementos calicinais são unidos pela base, podendo ocorrer gamossepalia (p.ex. *Tococa macrosperma*; Michelangeli 2005). Casos extremos de união são encontrados em cálices caliptrados (Puglisi 2007), que podem ser caducos ou rompentes (Mendoza & Ramírez 2006), presentes em alguns gêneros de Blackeeae, Henrietteae, Kibessieae, Merianieae e Miconieae (Schnell 1996; Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2010; Penneys *et al.* 2010). Mesmo em cálices caliptrados é relatada a presença de “dentes dorsais” (p.ex. Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2010), que carecem de comparação com aqueles do “cálice duplo”.

A interpretação de uma estrutura requer a compreensão da sua ontogenia (Richter & Wirkner 2014), o que possibilita estabelecer a origem e relação entre as partes (Wagner 2014), além da comparação entre estruturas equivalentes (homólogos) entre os táxons. Para o estudo de desenvolvimento floral, a atenção recai sobre os elementos filomáticos (Cronk 2009), que compõem as flores. A formação de qualquer filoma é entendida a partir da delimitação do primórdio em duas regiões: uma porção superior ou *Oberblatt* (alemão: *ober*= topo, *blatt*= folha; ou epifilo) e a porção inferior ou *Unterblatt* (alemão: *unter*= sob, abaixo, *blatt*= folha ou hipofilo) (Kaplan 1973, 1975; Franck 1976; Weberling 1989; Buzgo & Rudall 2002). No desenvolvimento foliar em eudicotiledôneas, a porção superior usualmente dá origem ao limbo e pecíolo foliar, enquanto a porção inferior à bainha e às estípulas (Kaplan 1973; Bell 2008). Por outro lado, nas monocotiledôneas, em geral, a maior parte da estrutura foliar tem origem a partir da porção inferior (Kaplan 1973; Tillich 1998; Buzgo & Rudall 2002). Nesse contexto, sugere-se que as diferenças no crescimento ou retenção entre as porções superior e inferior explicam a ampla

variedade de formas entre os filomas das plantas (Kaplan 1973, 1975). Tal abordagem também pode ser extrapolada para elementos/órgãos florais (Weberling 1989).

Para interpretar o “cálice duplo” de Miconieae, é necessário investigar seu desenvolvimento subjacente. *Leandra melastomoides* Raddi é a espécie tipo de seu gênero (Reginato 2016), o segundo maior de Miconieae (Judd 1986), na qual o “cálice duplo” é descrito para grande parte de seus membros (Reginato 2016). Desde a sua descrição original, feita por Giuseppe Raddi (1820), o cálice dessa espécie tem sido caracterizado e interpretado de diferentes formas (p.ex. De Candolle 1828a; Naudin 1852; Cogniaux 1891; Reginato 2016), o que demanda revisão para o significado e uso do termo “cálice duplo”.

4.3. Objetivos

O objetivo deste estudo é elucidar a natureza do “cálice duplo” de *Leandra melastomoides* pela análise da ontogenia dessa estrutura singular. Além disso, pretende-se comparar a ontogenia do cálice ao “plano básico foliar” em busca de relações de similaridade estrutural que permita inferir homologias.

4.4. Materiais & métodos

Flores e botões florais de vários tamanhos de *Leandra melastomoides* foram coletados, fixados em solução de Karnovsky (glutaraldeído a 1% em tampão fosfato 0,1M e pH=7,2; paraformaldeído a 4%; modificado de McDowell & Trump 1976) e estocados em etanol 70%. Voucher da coleta encontra-se no Herbário UEC [A.P.S. Caetano 50, UEC 183554]. Os materiais fixados foram dissecados em microscópio estereoscópico e preparados para observações em microscopia de luz e eletrônica de varredura.

O exame de superfície (microscopia eletrônica de varredura – MEV) consistiu em desidratar os materiais em série etanólica, submetê-los ao ponto crítico em um aparelho Balzers CPD 030, montá-los em suportes metálicos sobre fita adesiva de carbono ou colóide grafite e, então, recobri-los com ouro em um metalizador Balzers

SCD 050. O tempo médio de metalização foi de 200 segundos. As observações foram efetuadas no Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biologia/UNICAMP, em um microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-5200. As imagens foram obtidas em 10kV.

Para o exame histológico (microscopia de luz), selecionamos alguns estádios de desenvolvimento da flor. As amostras foram desidratadas em série etanólica e incluídas em resina plástica (*historesin*) Leica. Cortes transversais foram feitos em micrótomo rotativo Leica RM 2245 (3-5 μ m de espessura) com navalha de vidro ou de aço e aderidos em lâminas de vidro. Para os botões em estádios iniciais, as lâminas foram coradas seguindo a combinação de ácido periódico-Reativo de Schiff (PAS) (Feder & O'Brien 1968) e Fucsina Básica [C.I. 42500] e, então, Azul de Toluidina (Feder & O'Brien 1968) [C.I. 52040] 0,05% em tampão fosfato (pH=6,8). Para os demais estádios foi utilizado apenas o Azul de Toluidina. As lâminas foram montadas com água destilada e lamínula de vidro no momento da observação. As fotomicrografias foram obtidas com câmera digital Leica DFC 320 acoplada em microscópio de luz Leica DM 4500 B.

Para auxiliar na análise da vascularização do cálice foram realizadas técnicas de diafanização. Partes do perianto da flor em antese foram reidratadas, tratados com NaOH (20%) por 2 horas, lavadas em água deionizada e clarificadas em solução hipoclorito (30%) por 15 dias. Posteriormente, os materiais foram desidratados e corados com Safranina 1% em meio alcoólico por 30 minutos. As peças foram montadas em glicerina, entre lâmina e lamínula, e observadas em microscópio de luz ou microscópio estereoscópico Leica M205C.

As imagens obtidas foram editadas usando Corel Draw X3 (Corel Corporation, Ottawa, Canadá), também utilizado para confecção das pranchas. Os diagramas foram feitos com Adobe Illustrator (Redwood City, California, USA). A terminologia nas descrições morfológicas segue Beentje (2010) e a nomenclatura do indumento segue Milanez & Machado (2011).

4.5. Resultados

Os elementos calicinais são os primeiros órgãos iniciados sobre as margens do ápice floral (Fig. 4.2A,B). Surgem como seis primórdios esféricos, em sequencia helicoidal, dispostos em um único verticilo (Fig. 4.2B). Os primórdios são formados por divisões celulares anticlinais da protoderme e por divisões periclinais das camadas subjacentes (Fig. 4.2C). Crescem em sentido vertical e tornam-se cônicos (Fig. 4.2D). Surge então uma pequena protuberância (esférica) ventral, na porção basal do primórdio, que cresce em sentido radial (Fig. 4.2E). O alongamento do hipanto perígino também pode ser observado a partir desse estágio (Fig. 4.2F). A protuberância ventral é oriunda das células geradas por divisões anticlinais e periclinais da base do elemento calicinal (Fig. 4.2F). Seu surgimento ocorre pouco antes da iniciação dos primórdios de pétalas, que são alternos aos elementos do cálice em desenvolvimento (Fig. 4.2G). Com o surgimento dessa protuberância ventral é possível discernir uma região superior e outra inferior no elemento do cálice em desenvolvimento (Fig. 4.2E,F,H). A porção apical exibe crescimento mais intenso que aquele observado na porção basal (Fig. 4.2H). Nesse estágio, aparecem as primeiras emergências não glandulares na face dorsal dos elementos do cálice (Fig. 4.2I).

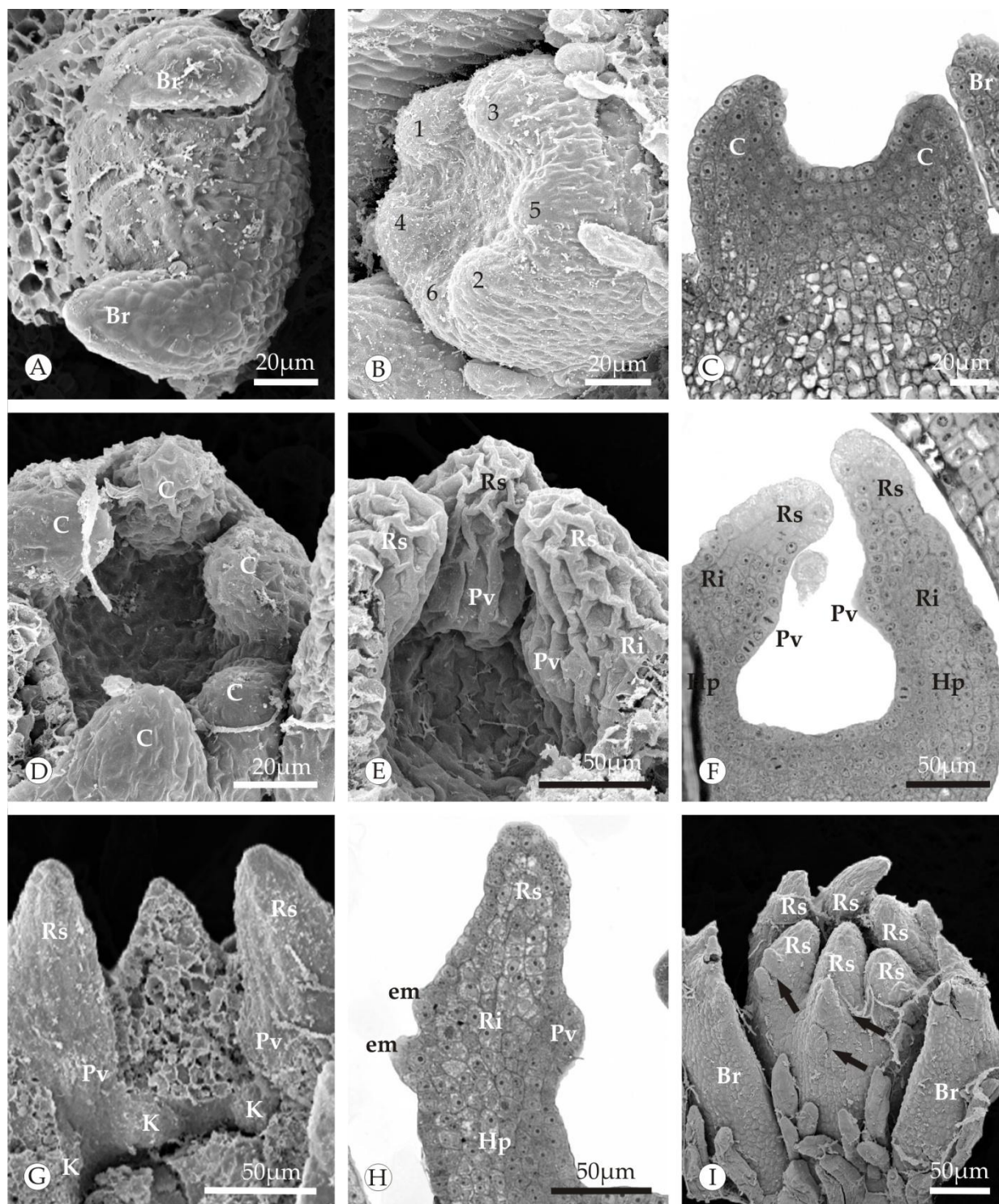


Figura 4.2. Estádios iniciais do desenvolvimento do cálice em *Leandra melastomoides*. **A:** ápice floral após iniciação das bractéolas (*Br*). **B:** iniciação dos elementos calicinais. Os números indicam a ordem helicoidal de surgimento. **C:** divisões celulares periclinais e anticlinais durante a formação do primórdio calicinal (*C*). **D:** primórdios dos elementos calicinais. **E:** surgimento de uma protuberância ventral (*Pv*) na base do elemento do cálice. **F:** divisões celulares periclinais e anticlinais na região inferior (*Ri*) do elemento do cálice sobre o hipanto perígino (*Hp*). **G:** iniciação dos primórdios de pétalas (*K*). Note que a protuberância ventral (*Pv*) do elemento calicinal é alterna aos primórdios petalares. **H:** Alongamento da região superior (*Rs*) e surgimento das emergências não glandulares (*em*). **I:** vista lateral do botão floral durante a formação das emergências não glandulares (setas) na face dorsal do elemento do cálice.

A protuberância ventral também passa por crescimento lateral, o que a leva a adquirir um aspecto laminar, formando um lóbulo livre (Fig. 4.3A-C). Já a região superior continua a crescer como uma estrutura cônica e alongada (Fig. 4.3A-C). O crescimento da região inferior desloca a porção superior para o dorso do elemento do cálice e a lâmina para a face ventral (Fig. 4.3B,D). Cordões procambiais diferenciam-se em ambas as partes, na lâmina ventral e na projeção dorsal (Fig. 4.3D). Emergências não glandulares surgem nas margens da lâmina ventral (Fig. 4.3E). Os elementos do cálice em desenvolvimento encerram o botão floral (Fig. 4.3E,F,G). A expansão da lâmina ventral faz com que as margens de elementos adjacentes se toquem. Com isso, as margens envolvem a porção basal da projeção dorsal cônica, o que lhes confere um arranjo reduplicado (Fig. 4.3H).

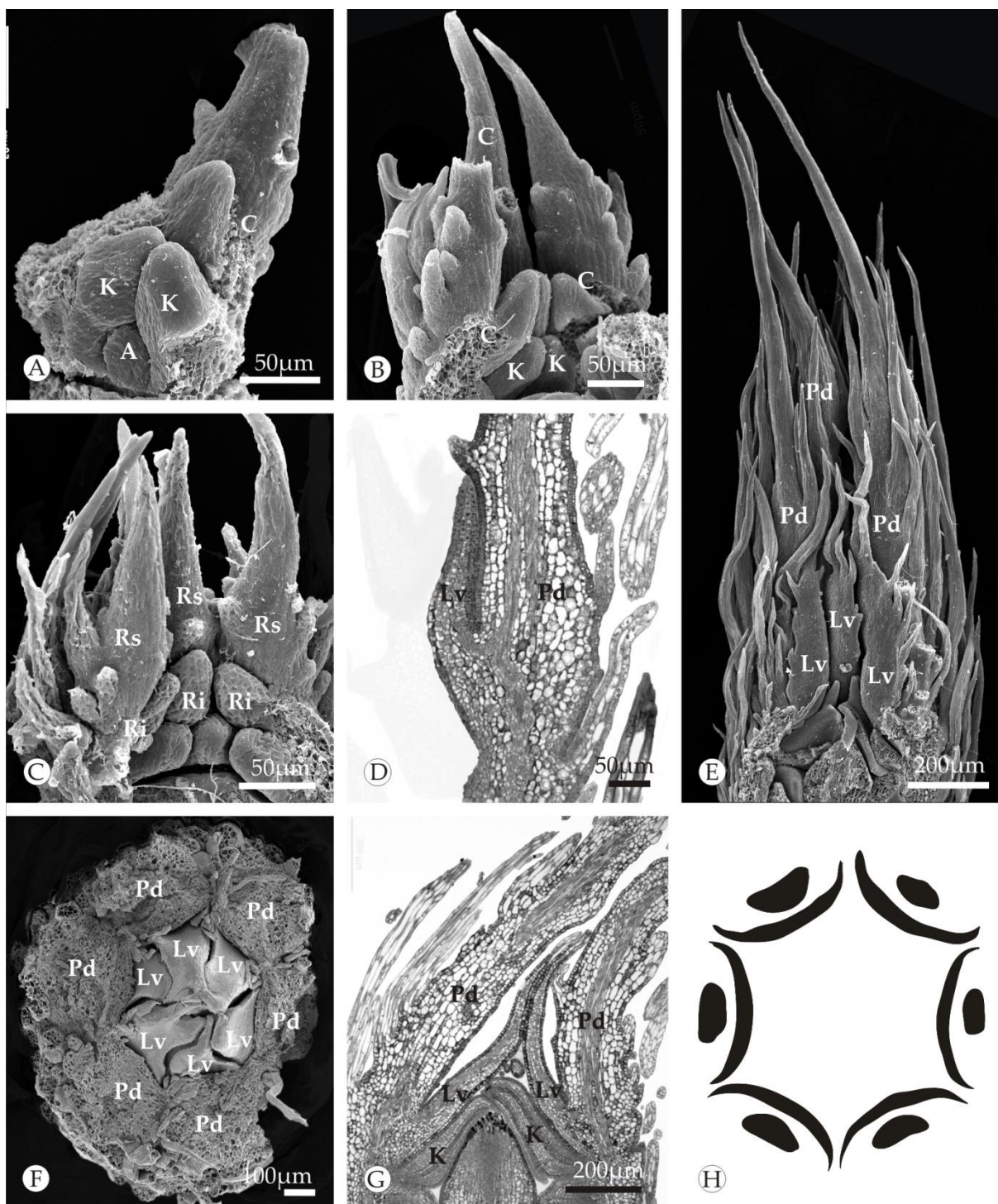


Figura 4.3. Estádios intermediários do desenvolvimento do cálice em *Leandra melastomoides*. A: elemento calicinal jovem (acima), dois primórdios de pétalas (K) e primórdio estaminal (A). B: vista lateral de um elemento calicinal jovem. C: região superior (Rs) cônica e região inferior (Ri) laminar do elemento do cálice. D: seção longitudinal mediana do elemento do cálice em desenvolvimento. E: a projeção dorsal (Pd) revestida por emergências não glandulares e lâmina ventral (Lv) com emergências não glandulares restritas à margem. F: vista apical do botão floral com as projeções dorsais removidas para mostrar o arranjo das lâminas ventrais (Lv). G: disposição dos elementos calicinais no botão em pré-antese. H: esquema da imbricação dos elementos do cálice. A região livre da lâmina ventral exhibe arranjo reduplicado, com as margens revolutas.

A região basal dos elementos calicinais cresce conjugada aos elementos adjacentes, formando um tubo do cálice curto (Fig. 4.4A). A face ventral do elemento calicinal é glabra, com exceção das margens da lâmina ventral (Fig. 4.4C); enquanto o indumento da face dorsal é conspícuo e contínuo ao do hipanto (Fig. 4.4B). Durante a antese floral, a lâmina ventral atinge 1/3 da altura da projeção dorsal (Fig. 4.4A).

Um traço vascular supre cada elemento do cálice em *Leandra melastomoides* (Fig. 4.4D). A região distal do hipanto é dilatada no sentido transversal, e abriga um cinturão vascular da qual emergem todos os traços vasculares do perianto. Apenas um traço vascular emerge para o elemento calicinal. Este ascende o tubo do cálice e diverge radialmente em dois traços. O traço externo tem calibre similar ao que divergiu do cinturão vascular e supre a porção dorsal do elemento calicinal, até seu ápice, sem passar por novas ramificações. Já o traço interno tem calibre menor e se ramifica na base da lâmina ventral. Resultam dessa divergência tangencial três ou quatro traços principais, que ascendem até a região marginal. O formato de cada parte do elemento calicinal é distinto em seção transversal (circular/cilíndrico para a projeção dorsal e achatado/linear para a lâmina ventral), porém a organização tecidual entre elas é similar. A separação só pode ser feita pela presença de emergências não glandulares dorsais na projeção e nas margens da lâmina.

Uma visão geral do desenvolvimento da sépala em *Leandra melastomoides* é esquematizada na Fig. 4.5.

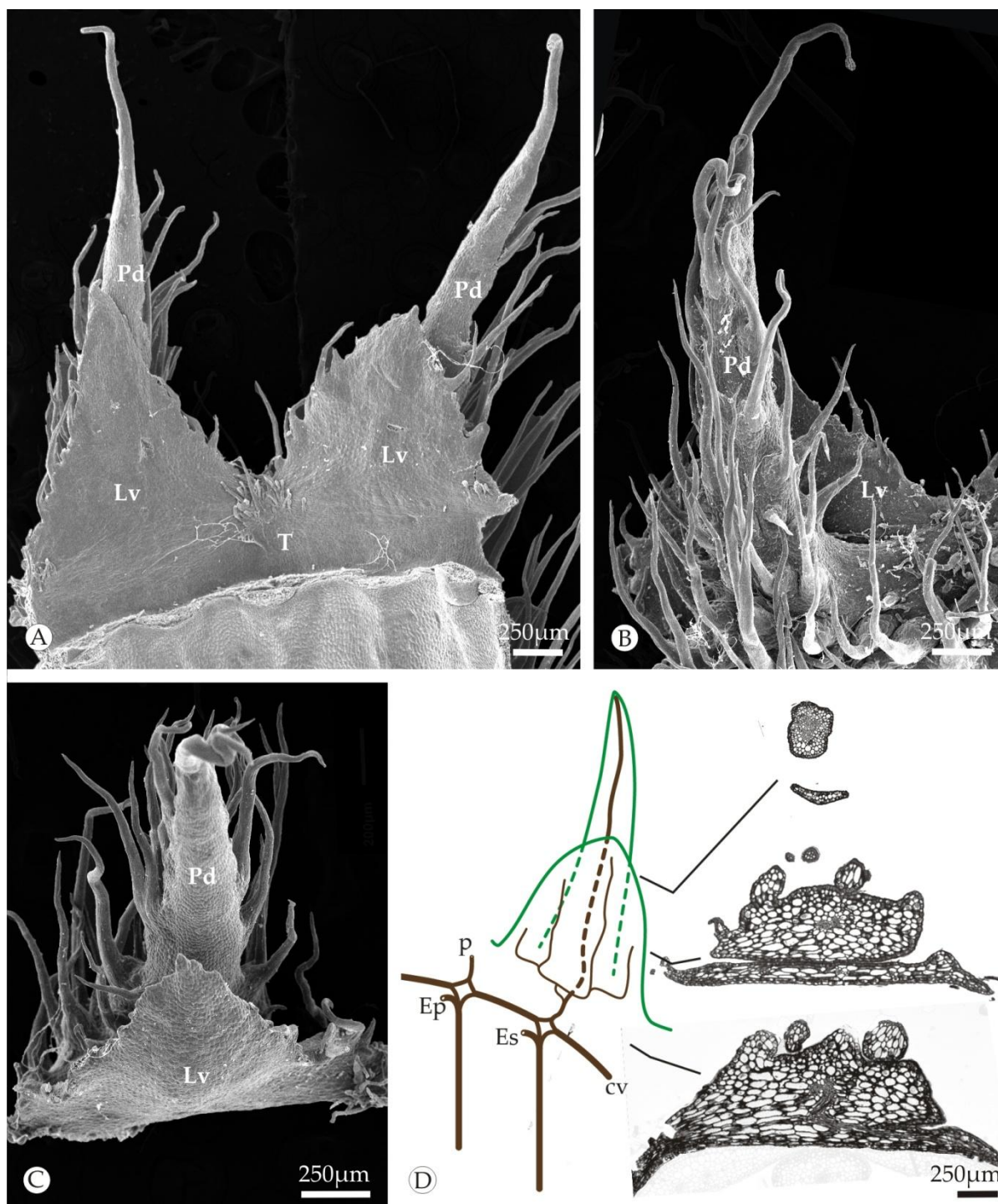


Figura 4.4. Cálice de *Leandra melastomoides* durante antese. **A:** vista ventral de dois elementos do cálice, com lâmina ventral (*Lv*) e projeção dorsal (*Pd*). Note o tubo curto (*T*) acima da região de separação com o hipanto perígino. **B:** vista dorsal do elemento do cálice. **C:** vista apical do elemento do cálice. **D:** vista ventral esquemática da vascularização do cálice. (esquerda) tecido vascular indicado em marrom. *cv*: cinturão vascular, *Ep*: traço do estame antepétalo, *Es*: traço do estame antessépalo, *p*: traço da pétala. Série de cortes transversais do elemento calicinal (direita). A projeção dorsal contém apenas um traço, enquanto a lâmina ventral possui mais traços, de menor calibre.

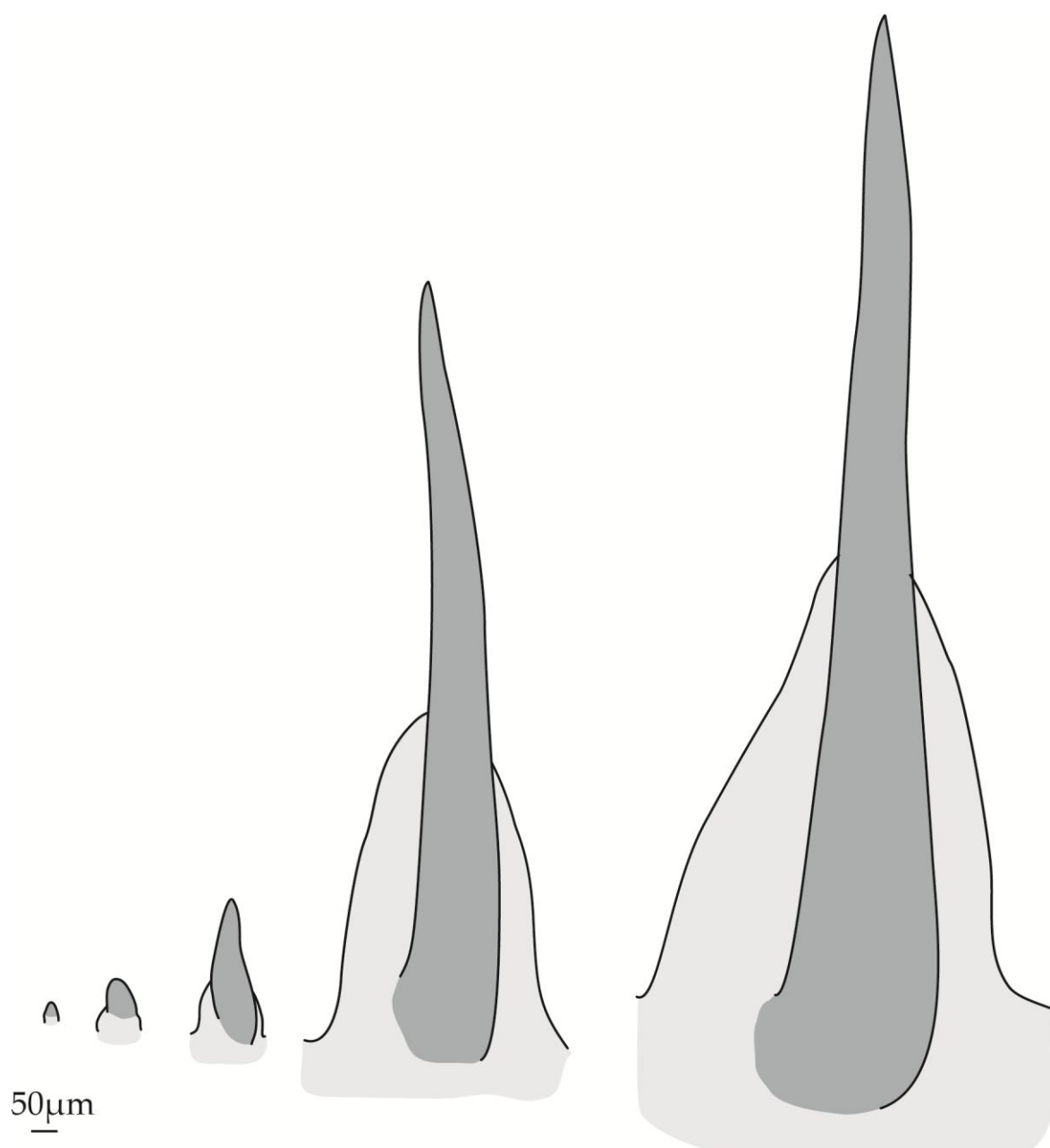


Figura 4.5. Representação esquemática do desenvolvimento da sépala em *Leandra melastomoides*. (vista dorsal). As partes indicadas em cinza claro são oriundas da porção inferior do primórdio sepalar; aquelas indicadas em cinza escuro têm origem na porção superior do primórdio da sépala.

4.6. Discussão

A estrutura e o desenvolvimento dos elementos calicinais de *Leandra melastomoides* atestam que eles podem ser comparados a sépalas individuais. Apesar de parecerem dois órgãos distintos, um dorsal e outro ventral, na verdade constituem um único órgão, com conexão estrutural e origem comum. Sendo assim, consideramos o cálice de *Leandra melastomoides* constituído por apenas um verticilo de sépalas. As implicações serão expostas a seguir.

4.6.1. Morfologia do cálice em *Leandra melastomoides*

O início do desenvolvimento da sépala de *Leandra melastomoides* é similar ao encontrado na literatura para algumas folhas, especialmente de monocotiledôneas (Kaplan 1973, 1975; Tillich 1998). A similaridade baseia-se no surgimento de um primórdio perpendicular ao ápice meristemático, ereto desde seu início, com um único eixo de crescimento, seguido pelo estabelecimento de uma zona ventral de crescimento tal qual uma formação secundária sobre a superfície ventral (ver Franck 1976; Buzgo & Rudall 2002). A protuberância ventral de crescimento posterior pode ter origem em um espessamento radial (*Querzone*, do alemão: zona transversal) ou meristema ventral (*Ventralmeristem*) (Kaplan 1973; Weberling 1989; Buzgo & Rudall 2002). Distinguir a origem desse tecido proliferativo, se formado pelo meristema ventral ou por uma extensão do meristema marginal, é uma questão que permanece controversa (Franck 1976). Já o tubo gamossépalo é produzido pela continuidade (*sensu* Sattler 1978) entre a porção inferior de sépalas adjacentes, durante seu desenvolvimento.

A formação da sépala em *Leandra melastomoides*, como duas partes distintas, pode ser percebida desde as fases iniciais do seu desenvolvimento, em que a projeção dorsal tem origem na porção superior da sépala jovem enquanto a lâmina ventral surge da porção inferior (Fig. 4.5). A delimitação de um primórdio com dois sítios ontogenéticos distintos remonta às teorias clássicas de desenvolvimento foliar (para revisão, ver Franck 1976; Buzgo & Rudall 2002). Quando a porção superior contribui

pouco para a estrutura do filoma, ela permanece como uma projeção subfacial, relatada na literatura com o nome de *Vorläuferspitz*e (do alemão: *spitze* = ponta *vorläufer*= precursor; ou *extremidade precoce*) (Kaplan 1973; Douglas & Tucker 1996). De modo geral, esse termo é aplicado para estruturas que aparentem uma ponta acessória unifacial (Baum 1950; Buzgo & Rudall 2002), na face dorsal do filoma, tal qual o caso de *Leandra melastomoides*. Sua origem pode estar relacionada à aceleração do crescimento da região superior do primórdio e/ou ao atraso da porção inferior (Kaplan 1973, 1975; Brockington *et al.* 2012). O aspecto unifacial do *Vorläuferspitz*e é devido à atuação de um espessamento adaxial (*Querzone/cross zone*), em contraposição à atividade meristemática marginal da porção inferior que o sustenta (Kaplan 1973; Weberling 1989).

Embora a maior parte dos registros para *Vorläuferspitz*e faça menção às folhas de monocotiledôneas (p.ex. Kaplan 1973, 1975), este pode ser encontrado em vários órgãos filomáticos. Em relação às estruturas reprodutivas, são encontradas em: brácteas florais, p.ex. Poaceae (Kellogg 2015) e Restionaceae (Ronse De Craene *et al.* 2002); tépalas, p.ex. Aizoaceae (Payer 1857; Brockington *et al.* 2012), Caryophyllaceae (Payer 1857; Brockington *et al.* 2012) e Proteaceae (Douglas & Tucker 1996); sépalas, p.ex. Passifloraceae (Payer 1857; Puri 1947; Weberling 1989) e pétalas, p.ex. Myrtaceae (Drinnan & Ladiges 1988) e Polygalaceae (Prenner 2004; Bello *et al.* 2010). O *Vorläuferspitz*e é relatado em flores de mais de 30 famílias, em geral como uma estrutura unifacial nos verticilos externos do perianto (Baum 1950, 1951). Existem relatos para o *Vorläuferspitz*e como uma estrutura bifacial em algumas sépalas (Weberling 1989). O que parece comum a todos estes casos é que o *Vorläuferspitz*e realmente ocorre como uma estrutura precoce e ligeiramente lateralizada pela expansão secundária da lâmina oriunda da porção inferior.

A estrutura da sépala em *Leandra melastomoides* suscita questões acerca da sua homologia. Autores no passado buscaram estabelecer a relação entre as partes de órgãos filomáticos, como o *Vorläuferspitz*e da sépala de *Passiflora* e o pecíolo foliar (Puri 1947). Entretanto, tais inferências não parecem adequadas (Tillich 1998; Buzgo

& Rudall 2002). Atualmente tem se admitido que as relações sejam mais bem estabelecidas entre origem ontogenética (p.ex. partes filomáticas oriundas da porção inferior ou superior) do que entre estruturas maduras (p.ex. limbo foliar nas eudicotiledôneas e bainha foliar nas monocotiledôneas). Nesse sentido, nossa abordagem é menos tipológica (Franck 1976; Buzgo & Rudall 2002) ao propor comparações das sépalas de *Leandra melastomoides* e considerar ‘produtos ontogenéticos’ de mesma origem. Embora o *Vorläuferspitzze* possa ser atribuído ao desenvolvimento da porção superior, o restante do órgão sepalar não pode ser automaticamente considerado como produzido somente pela porção inferior (ver Tillich 1998). Apenas a análise ontogenética cuidadosa pode esclarecer a contribuição de cada porção/parte na formação do órgão maduro (Kaplan 1973, Bloedel & Hirsch 1979).

Tal panorama é particularmente importante para o reconhecimento de fenômenos similares entre grupos taxonômicos e órgãos filomáticos distintos. Amostra disso é a confusão nomenclatural para descritores de casos semelhantes ao *Vorläuferspitzze*. Como exemplos, temos “cerda” (*awn*, Beentje 2010; Ronse De Craene 2010); “corniculação” (Weberling 1989; Beentje 2010); “espinho” (Douglas & Tucker 1996); “quilha dorsal” (Drinnan & Ladiges 1988); “ponta unifacial” (Endress 1994; Sajo & Rudall 1999); “processo unifacial” (Weberling 1989). Nesse sentido, são necessários estudos ontogenéticos adicionais para averiguar se a similaridade aparente e de posição entre tais estruturas é devida a padrões de desenvolvimento compartilhados pelas mesmas partes de um primórdio.

4.6.2. *Considerações para uma terminologia em Melastomataceae*

A demonstração de que sépalas discretas são reconhecíveis dentro do cálice em *Leandra melastomoides* tem implicações que podem ser extrapoladas para a descrição taxonômica corrente na família.

A primeira delas é que seja abandonado o receio (frequente) em atribuir uma “identidade sepalar” aos elementos calicinais em Melastomataceae. Isto talvez seja

uma influência de Alfred Cogniaux (p.ex. Cogniaux 1886, 1891), que designava o hipanto (como referido atualmente) sob “tubo do cálice” e as sépalas (como aqui reconhecido) por “lobos do cálice” (ver Gleason 1939).

A segunda diz respeito ao número de verticilos ou composição do cálice. Considerando que foi demonstrada a ocorrência de apenas um verticilo de sépalas em *Leandra melastomoides*, a descrição usual que essa espécie possui um “cálice duplo” (p.ex. Camargo & Goldenberg 2007; Meirelles & Goldenberg 2012) é inadequada, pois: (1) É pouco provável a ocorrência de dois verticilos florais contíguos com elementos opostos, e não alternos (Saunders 1936). (2) A vascularização e o desenvolvimento em comum atestam que se trata de um único órgão (ver Drinnan & Ladiges 1988). Além disto, sua ontogenia não ilustra um caso de *dédoublement*⁵ (duplicação ou bipartição de um mesmo primórdio, (Payer 1857; Ronse De Craene & Smets 1993; Ronse De Craene 2010), uma vez que a projeção dorsal não constitui um órgão floral distinto da lâmina ventral, que justificaria a existência de um verticilo floral extra. Pelo mesmo motivo, o aspecto bipartido do cálice de *L. melastomoides* tampouco apoia sua interpretação como um “epicálice”⁶ (Payer 1857; Weberling 1989), análogo ao encontrado em Lythraceae (Cheung & Sattler 1967). A recomendação para considerar um cálice “simples” nos parece válida para outras Miconieae, nos casos em que as descrições incluam um cálice “duplo” (p.ex. Michelangeli 2000, 2005; Caddah 2013).

A terceira implicação diz respeito à descrição das partes que compõem sépalas individuais. Assim como *Vorläuferspitze* é designado sob termos diversos no perianto de várias famílias, o mesmo acontece em Melastomataceae. Podemos citar como exemplo o “cálice bilobado” (Reginato 2016), o “dente do cálice” (Michelangeli 2005;

⁵ Quando uma estrutura se divide em duas partes iguais e cada seção representa a metade da estrutura original, este processo é descrito como “partição”. Já quando a estrutura se divide em duas partes iguais e cada estrutura é equivalente à estrutura original, este processo é denominado *dédoublement*. Este termo é usado geralmente para divisões durante o desenvolvimento estaminal (Ronse De Craene 2010). Para revisão sobre *dédoublement* ver Ronse De Craene & Smets (1993).

⁶ Segundo Beentje (2010:44) epicálice é “um grupo/verticilo de brácteas abaixo da flor que lembra um cálice extra”. O epicálice também pode ser resultante da formação de estípulas na base das sépalas, assumindo disposição alterna aos órgãos do cálice (Weberling 1989).

Caddah 2013; Reginato & Goldenberg 2013; Meirelles 2015), o “dente duplicado” (Naudin 1852), o “dente externo” (Triana 1871; Cogniaux 1891; Gleason 1939; Wurdack 1962, 1973, 1980; Michelangeli 2000; Judd 2007), os “lacínios bilobados” (Baumgratz 1989) e os “lacínios externos” (Raddi 1820; De Candolle 1828a; Martins *et al.* 2009). Sugerimos então que quando ocorrerem *Vorläuferspitz*e cônicos nas sépalas, de apicais (subapicais) à medianas, que estes sejam referidos como “**projeções dorsais**”, uma vez que sempre ocupam essa face da sépala. Já a parte interna da sépala poderia ser descritas como “**lâminas ventrais**”, dado sua posição e seu aspecto achatado.

Por fim, uma confusão que deve ser evitada é atribuir uma identidade separar a apenas uma parte da sépala, o que é ilustrado nas descrições seguintes: “*exterior teeth, which are almost always adnate to the true sepals*” (Gleason 1939: 98); “*lóbulos internos (verdaderos) del cáliz usualmente inconspicuos, los dientes externos a menudo bien desarrollados*” (Wurdack 1973: 688); “*The outer teeth are often adnate to the abaxial side of the inner calyx lobe*” (Michelangeli 2005: 6); “*The calyx teeth are well differentiated in the Octopleura clade (...), they are inserted at different levels on the calyx lobes abaxially and may or may not project beyond the calyx lobes*” (Gamba-Moreno & Almeda 2014: 19).

4.6.3. Ocorrência em Melastomataceae

Estruturas similares ao *Vorläuferspitz*e não são exclusivas do cálice de *Leandra melastomoides*. Como mencionado previamente, são frequentes os relatos em Miconieae, tais como *Calycogonium* (Judd *et al.* 2008), *Charianthus* (Penneys & Judd 2005), *Clidemia* (Gleason 1939), *Conostegia* (Kriebel 2014), *Leandra s.str.* (Reginato 2016), *Mecranium* (Skean 1993), *Miconia* sect. *Calycopteris* (Judd *et al.* 2014a), *Miconia* sect. *Chaenopleura* (Judd 2007), *Miconia* sect. *Sagraea* (Ionta *et al.* 2012), *Miconia* clado *Octopleura* (Gamba-Moreno & Almeda 2014), *Ossaea* (Souza 2002), *Pachyanthus* (Bécquer-Granados 2012), *Physeterostemon* (Goldenberg & Amorim 2006; Amorim *et al.* 2009, 2014), *Pleiochiton* (Reginato *et al.* 2013) e *Tetrazygia* (Judd & Ionta 2013). Contudo, algumas Miconieae são destituídas dessa estrutura, como *Miconia*

dodecandra (observação pessoal), e em outras parece inconspícua, como *Miconia* sect. *Cremanium* (Burke & Michelangeli 2013), *Miconia* sect. *Discolor* (Caddah 2013) e *Miconia* sect. *Miconiastrum* (Judd *et al.* 2014b). Cabe destacar que a ocorrência do *Vorläuferspitzte* não é restrita a Miconieae, visto os registros de projeções na extremidade dorsal do cálice para Blakeeae (Almeda 2000; Penneys & Judd 2011; Kriebel & Santamaría 2013), Bertolonieae (Baum 1951; Baumgratz 1989; Wurdack 1973), Cyphostyleae (Michelangeli *et al.* 2014), Henrietteae (Penneys *et al.* 2010), Merianeae (Triana 1871; Mendoza-Cifuentes & Fernández-Alonso 2010), clado *Cambessedesia* (Baumgratz 1997; Goldenberg *et al.* 2012), Rhexieae (Berry *et al.* 2001; obs. pess.) e clado *Rupestrea* (Goldenberg *et al.* 2015).

A vascularização da sépala de *Pleiochiton ebracteatum* e *Rupestrea johnwurdackiana* é similar à observada em *Leandra melastomoides* (ver Cap. 1). Assim, a projeção dorsal da sépala de *P. ebracteatum* e *R. johnwurdackiana* pode ser resultante de um *Vorläuferspitzte* tal qual em *L. melastomoides*. Do mesmo modo, a bifurcação radial do traço vascular na região subapical das pétalas e sépalas de *Henriettea saldanhae* é condição necessária, mas não suficiente, para supor a existência de módulos ontogenéticos (superior e inferior) dentro de seus primórdios do perianto.

A presença do *Vorläuferspitzte* já é utilizada na delimitação e reconhecimento de grupos taxonômicos desde longa data (De Candolle 1828a; Triana 1871; Cogniaux 1891; Judd 2007). Este parece um estado de caráter consistente na caracterização de *Leandra s.str.* (Reginato 2016), da qual *L. melastomoides* faz parte. Kriebel (2014) define a presença de “dentes no cálice” como um critério útil para separação do clado Geniculatea das espécies de *Conostegia s.str.* e clado Australis. A forma e o tamanho do *Vorläuferspitzte* ajudam a reconhecer clados em *Miconia* sect. *Chaenopleura* (Judd 2007), *Miconia* clado *Octopleura* (Gamba-Moreno & Almeda 2014), *Tococa* (Michelangeli 2005) e outros grupos dentro de Miconieae (Majure *et al.* 2015; F.Michelangeli & R.Goldenberg, com. pess.). Fora dessa tribo, Penneys *et al.* (2010) segregam *Bellucia* de *Henriettea* e *Kirkbridea* (dentro de Henrietteae) pela ausência de um “*apiculum apical*” na face abaxial, tanto das sépalas como pétalas.

A evolução dos caracteres de sépalas em Melastomataceae ainda é pouco compreendida. Os estudos dão ênfase ao aspecto cladístico, quando fazem a reconstrução de estados de caráter sobre hipóteses oriundas da análise molecular, ou, em menor escala, usam estes estados de caráter na inferência de clados. Entretanto, a compreensão de como estados de caráter mudam ao longo da filogenia só tem sentido se amparada por um contexto ontogenético que dê validade à transformação daquela condição (ver Richter & Wirkner 2014). Dessa forma, a ampliação de estudos ontogenéticos é crucial para a robustez da inferência filogenética. Um exemplo é a descontinuidade do *Vorläuferspitze* dentro de Miconieae, que torna difícil a proposição desse caráter como uma sinapomorfia para a tribo. Talvez essa percepção seja oriunda de uma variação gradual observada entre os membros da tribo, onde a projeção dorsal pode ser mais conspícua que a lâmina interna, e vice-versa (R. Goldenberg, com. pess.). Porém não podemos excluir a possibilidade do *Vorläuferspitze* constituir uma “tendência sinapomórfica” ou “homologia latente” (Cronk 2002) em Miconieae (algo que carece de uma abordagem ontogenética, além da comparativa). Evidência ontogenética disponível na literatura sugere que a porção inferior da sépala jovem produz uma expansão ventral e tardia em *Bertolonia*⁷ (Bertolonieae; Ziegler 1925; van Heel 1958), *Calvoa*⁸ (Sonerileae; Ziegler 1925) e *Clidemia*⁹ (Miconieae; Puglisi 2007).

⁷ *Bertolonia pubescens* (Ziegler 1925: Fig. 129 p. 435) e *Bertolonia marmorata* (van Heel 1958: Fig. 1 p.146)

⁸ *Calvoa orientalis* (Ziegler 1925: Fig. 122 p.433) e *Calvoa orientalis* (Ziegler 1925: Fig. 156 p.442).

⁹ “The sepals of *Clidemia octona* are provided with leafy-spiny appendages that resemble a calyptra and that grow earlier, faster and larger than the sepals themselves” (Puglisi 2007: 46).

4.6.4. *Perspectivas*

O desenvolvimento floral permanece pouco estudado em Melastomataceae (ver Wanntorp *et al.* 2011). Estudos ontogenéticos permitem determinar os padrões e mecanismos de variação estrutural dentro do cálice de Melastomataceae. Uma questão aberta à investigação é elucidar se a formação das caliptras seria uma modificação da estrutura laminar ventral, oriunda da porção inferior do primórdio sepalar. Uma vez que as caliptras têm origens independentes entre as Melastomataceae, há a possibilidade de que a participação das partes sepalares tenham contribuições diferentes/desiguais na sua elaboração. Outro exemplo é investigar a diferença ventral-dorsal dentro da sépala. Algumas *Tibouchina* sect. *Pleroma*¹⁰ (Guimarães & Martins 1997) apresentam o limbo ventral hialino e glabro, enquanto o dorso é verde e com indumento espesso. Diferenças desse tipo são encontradas nas tépalas de *Sesuvium* (Aizoaceae; Brockington *et al.* 2012) e são resultantes de trajetórias distintas entre a porção inferior e superior do primórdio tepalar. Processos análogos poderiam ser responsáveis por essa variação em Melastomataceae.

¹⁰ *Tibouchina martialis* Fig.4 p.14 & *Tibuochina serrana* Fig.8 p.16 (Guimarães & Martins 1997); *Tibouchina stenocarpa* (F. Michelangeli, com. pess.)

4.7. Bibliografia

- Almeda F. 2000.** A synopsis of the genus *Blakea* (Melastomataceae) in Mexico and Central America. *Novon* **10**: 299–319.
- Amorim AM, Goldenberg R, Michelangeli FA. 2009.** A new species of *Physeterostemon* (Melastomataceae) from Bahia, Brazil, with notes on the phylogeny of the genus. *Systematic Botany* **34**: 324–329.
- Amorim AM, Jardim JG, Goldenberg R. 2014.** *Physeterostemon gomesii* (Melastomataceae): the fourth species of this endemic genus in Bahia, Brazil. *Phytotaxa* **175**: 45–50.
- Baum H. 1950.** Unifaziale und subunifaziale Strukturen im Bereich der Blütenhülle und ihre Verwendbarkeit für die Homologisierung der Kelch- und Kronblätter. *Österreichische Botanische Zeitschrift* **97**: 1–43.
- Baum H. 1951.** Vorläuferspitzen im Blütenbereich. *Österreichische Botanische Zeitschrift* **98**: 280–291.
- Baumgratz JFA. 1989.** O gênero *Bertolonia* Raddi (Melastomataceae): revisão taxonômica e considerações anatômicas. *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* **30**: 69–213.
- Baumgratz JFA. 1997.** Revisão taxonômica do gênero *Huberia* DC. (Melastomataceae). Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo.
- Bécquer-Granados ER. 2012.** Taxonomía de *Pachyanthus* (Melastomataceae: Miconieae). *Brittonia* **64**: 179–207.
- Beentje HJ. 2010.** *The Kew Plant Glossary: an illustrated dictionary of plant terms*. Kew.
- Bell AD. 2008.** *Plant Form: An Illustrated Guide to Flowering Plant Morphology*. Portland: Timber Press.
- Bello MA, Hawkins JA, Rudall PJ. 2010.** Floral ontogeny in Polygalaceae and its bearing on the homologies of keeled flowers in Fabales. *International Journal of Plant Sciences* **171**: 482–498.
- Berry PE, Gröger A, Holst BK, Morley T, Michelangeli FA, Luckana NG, Almeda F, Renner SS, Freire-Fierro A, Robinson OR, Yatskievych K. 2001.**

- Melastomataceae. In: Berry PE, Holst BK, Yatskievych K, eds. *Flora of the Venezuelan Guayana*. Saint Louis: Missouri Botanical Garden Press.
- Brockington SF, Rudall PJ, Frohlich MW, Oppenheimer DG, Soltis PS, Soltis DE. 2012.** “Living stones” reveal alternative petal identity programs within the core eudicots. *The Plant Journal* **69**: 193–203.
- Burke JM, Michelangeli FA. 2013.** *Miconia galeiformis* and *Miconia neei* (Miconieae: Melastomataceae), two new species from Bolivia. *Brittonia* **65**: 171–180.
- Buzgo M, Rudall PJ. 2002.** Evolutionary history of the monocot leaf. In: Cronk QCB, Bateman RM, Hawkins JA, eds. *Developmental Genetics and Plant Evolution*. London: Systematics Association, Taylor & Francis, 431–458.
- Caddah MK. 2013.** Estudos taxonômicos e filogenéticos em *Miconia* sect. *Discolor* (Melastomataceae, Miconieae). Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Camargo EA, Goldenberg R. 2007.** *Leandra* seção *Leandraria* (Melastomataceae) no Estado do Paraná, Brasil. *Iheringia. Série Botânica* **62**: 103–111.
- De Candolle AP. 1828a.** Melastomataceae. In: De Candolle AP, ed. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*. Treuttel et Würtz, 99–202.
- De Candolle AP. 1828b.** *Mémoire sur la famille des Mélastomacées*. Treuttel et Würtz.
- Cheung M, Sattler R. 1967.** Early floral development of *Lythrum salicaria*. *Canadian Journal of Botany* **45**: 1609–1618.
- Cogniaux A. 1886.** Melastomaceae (Rhexieae, Merianieae, Bertolonieae, Miconieae, Blakeae, Memecyleae). In: Martius CFP, Eichler AG, Urban I, eds. *Flora Brasiliensis*. Lipsiae: Frid. Fleischer, 1–656.
- Cogniaux A. 1891.** Melastomaceae. In: De Candolle ALPP, De Candolle C, eds. *Monographiae Phanerogamarum*. Paris: Masson, 1–1256.
- Cronk QCB. 2002.** Perspectives and paradigms in plant evo-devo. In: Hawkins J, Cronk Q, Bateman R, eds. Systematics Association Special Volumes. *Developmental Genetics and Plant Evolution*. CRC Press, 1–14.
- Cronk QCB. 2009.** *The Molecular Organography of Plants*. New York: Oxford

University Press.

- Douglas AW, Tucker SC. 1996.** Comparative floral ontogenies among Persoonioideae including *Bellendenia* (Proteaceae). *American Journal of Botany* **83**: 1528–1555.
- Drinnan AN, Ladiges PY. 1988.** Perianth development in *Angophora* and the bloodwood Eucalypts (Myrtaceae). *Plant Systematics and Evolution* **160**: 219–239.
- Endress PK. 1994.** *Diversity and Evolutionary Biology of Tropical Flowers*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Endress PK. 2011.** Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *American Journal of Botany* **98**: 370–396.
- Feder N, O'Brien TP. 1968.** Plant microtechnique: some principles and new methods. *American Journal of Botany* **55**: 123–142.
- Franck DH. 1976.** The morphological interpretation of epiascidiate leaves - an historical perspective. *The Botanical Review* **42**: 345–388.
- Gamba-Moreno DL, Almeda F. 2014.** Systematics of the *Octopleura* clade of *Miconia* (Melastomataceae: Miconieae) in tropical America. *Phytotaxa* **179**: 1–174.
- Gleason HA. 1939.** The genus *Clidemia* in Mexico and Central America. *Brittonia* **3**: 97–140.
- Goldenberg R, Amorim AM. 2006.** *Physeterostemon* (Melastomataceae): a new genus and two new species from the Bahian Atlantic Forest, Brazil. *Taxon* **55**: 965–972.
- Goldenberg R, Fraga CN de, Fontana AP, Nicolas AN. 2012.** Taxonomy and phylogeny of *Merianthera* (Melastomataceae). *Taxon* **61**: 1040–1056.
- Goldenberg R, Almeda F, Sosa K, Ribeiro RC, Michelangeli FA. 2015.** *Rupestrea*: a new Brazilian genus of Melastomataceae, with anomalous seeds and dry indehiscent fruits. *Systematic Botany* **40**: 561–571.
- Guimarães PJF, Martins AB. 1997.** *Tibouchina* sect. *Pleroma* (D. Don) Cogn. (Melastomataceae) no estado de São Paulo. *Brazilian Journal of Botany* **20**: 11–33.
- van Heel WA. 1958.** The pistil of *Bertolonia marmorata* Naud. (Melastomataceae).

Blumea **4S**: 144–148.

Ionta GM, Judd WS, Skean JD, McMullen CK. 2012. Two new species of *Miconia* sect. *Sagraea* (Melastomataceae) from the Macaya Biosphere Reserve, Haiti, and twelve relevant new species combinations. *Brittonia* **64**: 61–72.

Judd WS. 1986. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). I. variation in inflorescence position. *Brittonia* **38**:150–161.

Judd WS. 2007. Revision of *Miconia* sect. *Chaenopleura* (Miconieae, Melastomataceae) in the Greater Antilles. *Systematic Botany Monographs* **81**: 1–235.

Judd WS, Skean JD, Clase T, Ionta GM. 2008. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). IX. *Calycogonium formonense*, a new species from the Massif de la Hotte, Haiti. *Brittonia* **60**: 265–270.

Judd WS, Ionta GM. 2013. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). X. Revision of the species of the *Miconia crotonifolia* complex. *Brittonia* **65**: 66–95.

Judd WS, Bécquer ER, Majure LC. 2014a. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). XI. A revision of *Miconia* sect. *Calycopteris* on Hispaniola. *Brittonia* **66**: 216–249.

Judd WS, Skean JD, Bécquer ER, Majure LC. 2014b. Taxonomic studies in the Miconieae (Melastomataceae). XII. Revision of *Miconia* sect. *Miconiastrum*, with emphasis on the *Miconia bicolor* complex. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* **8**: 457–491.

Kaplan DR. 1973. The problem of leaf morphology and evolution in the monocotyledons. *Quarterly Review of Biology* **48**: 437–457.

Kaplan DR. 1975. Comparative developmental evaluation of the morphology of unifacial leaves in the monocotyledons. *Botanische Jahrbücher für Systematic, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* **95**: 1–105.

Kellogg EA. 2015. Flowering Plants. Monocots. Poaceae. In: Kubitzki K, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants*. Springer International Publishing, 415.

Kirchoff BK. 2001. Character description in phylogenetic analysis: insights from Agnes Arber's concept of the plant. *Annals of Botany* **88**: 1203–1214.

- Kriebel R. 2014.** Phylogeny, taxonomy and morphological evolution in *Conostegia* (Melastomataceae: Miconieae). Tese de Doutorado. The City University of New York.
- Kriebel R, Santamaría D. 2013.** A new species of *Blakea* (Melastomataceae) from Panama with foliaceous sepal appendages and zygomorphic flowers. *Brittonia* **65**: 1–4.
- Majure LC, Neubig KM, Skean JD, Bécquer ER, Judd WS. 2015.** Evolution of the Sandpaper Clade (Miconieae, Melastomataceae). *International Journal of Plant Sciences* **176**: 607–626.
- Martins AB, Koschnitzke C, Oliveira CMS, Baumgratz JFA, Matsumoto K, Reginato M, Souza MLDR, Guimarães PJF, Goldenberg R, Romero R. 2009.** Melastomataceae. In: Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giulietti AM, Martins SE, eds. *Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo. Volume 6*. São Paulo: Instituto de Botânica/FAPESP, 1–167.
- Martius CFP. 1832.** *Leanda involucrata*. *Nova genera et species plantarum Brasiliensium* **3**: p. 175 & t. 273.
- McDowell EM, Trump BF. 1976.** Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. *Archives of Pathology & Laboratory Medicine* **100**: 405–414.
- Meirelles J. 2015.** Filogenia de *Miconia* seção *Miconia*, subseção seriatiflorae e revisão taxonômica do clado albicans (Melastomataceae, Miconieae). Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas.
- Meirelles J, Goldenberg R. 2012.** Melastomataceae do Parque Estadual do Forno Grande, Espírito Santo, Brasil. *Rodriguésia* **63**: 831–855.
- Mendoza H, Ramírez B. 2006.** *Guía ilustrada de géneros de Melastomataceae y Memecylaceae de Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt; Univerisad del Cauca.
- Mendoza-Cifuentes H, Fernández-Alonso JL. 2010.** Evaluación de caracteres del cáliz y de los estambres en la tribu Merianieae (Melastomataceae) y definición de homologías. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y*

Naturales **34**: 143–172.

Michelangeli FA. 2000. A cladistic analysis of the genus *Tococa* (Melastomataceae) based on morphological data. *Systematic Botany* **25**: 211–234.

Michelangeli FA. 2005. *Tococa* (Melastomataceae). *Flora Neotropica* **98**. New York: New York Botanical Garden Press, 1–114.

Michelangeli FA, Ulloa Ulloa C, Sosa K. 2014. *Quipuanthus*, a new genus of Melastomataceae from the Foothills of the Andes in Ecuador and Peru. *Systematic Botany* **39**: 533–540.

Milanez CRD, Machado SR. 2011. SEM studies on the leaf indumentum of six Melastomataceae species from Brazilian Cerrado. *Rodriguésia* **62**: 203–212.

Naudin CV. 1852. Melastomacearum monographicae descriptionis. *Annales des Sciences Naturelles. Botanique. ser. 3* **18**: 86–154.

Payer J-B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Paris: Masson.

Penneys DS, Judd WS. 2005. A systematic revision and cladistic analysis of *Charianthus* (Melastomataceae) using morphological and molecular characters. *Systematic Botany* **30**: 559–584.

Penneys DS, Michelangeli FA, Judd WS, Almeda F. 2010. Henrietteae (Melastomataceae): a new neotropical berry-fruited tribe. *Systematic Botany* **35**: 783–800.

Penneys DS, Judd WS. 2011. Phylogenetics and morphology in the Blakeeae (Melastomataceae). *International Journal of Plant Sciences* **172**: 78–106.

Prenner G. 2004. Floral development in *Polygala myrtifolia* (Polygalaceae) and its similarities with Leguminosae. *Plant Systematics and Evolution* **249**: 67–76.

Puglisi C. 2007. Multiplications of floral parts in the genus *Conostegia* (Melastomataceae). Dissertação Mestrado. Royal Botanic Garden Edinburgh.

Puri V. 1947. Studies in floral anatomy. IV. Vascular anatomy of the flower of certain species of the Passifloraceae. *American Journal of Botany* **34**: 562–573.

Raddi G. 1820. Quaranta piante nuove del Brasile raccolte e descritte. *Memoria di Matematica e di Fisica della Società Italiana delle Scienze Residente in Modena* **18**: 382–

414.

Reginato M. 2016. Taxonomic revision of *Leandra* sect. *Leandra* (Melastomataceae, Miconieae). *Phytotaxa* **262**: 1–97.

Reginato M, Baumgratz JFA, Goldenberg R. 2013. A taxonomic revision of *Pleiochiton* (Melastomataceae, Miconieae). *Brittonia* **65**: 16–41.

Reginato M, Goldenberg R. 2013. Two new species of *Leandra* s. str. (Melastomataceae) from the Atlantic Forest in Espírito Santo, Brazil. *Blumea* **57**: 210–214.

Richter S, Wirkner CS. 2014. A research program for evolutionary morphology. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* **52**: 338–350.

Ronse De Craene LP. 2010. *Floral Diagrams: an Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press.

Ronse De Craene LP, Smets EF. 1993. Dédoublement revisited: towards a renewed interpretation of the androecium of the Magnoliophytina. *Botanical Journal of the Linnean Society* **113**: 103–124.

Ronse De Craene LP, Linder HP, Smets EF. 2002. Ontogeny and evolution of the flowers of South African Restionaceae with special emphasis on the gynoecium. *Plant Systematics and Evolution* **231**: 225–258.

Sajo MG, Rudall PJ. 1999. Systematic vegetative anatomy and ensiform leaf development in *Xyris* (Xyridaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **130**: 171–182.

Sattler R. 1978. “Fusion” and “continuity” in floral morphology. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh* **36**: 397 – 405.

Saunders ER. 1936. On rhythmic development and radial organisation in the flower. *Journal of the Linnean Society of London, Botany* **50**: 291–322.

Schnell CE. 1996. The genus *Conostegia* (Melastomataceae). Tese Doutorado. Harvard University.

Skean JD. 1993. Monograph of *Mecranium* (Melastomataceae - Miconieae). *Systematic Botany Monographs* **39**: 1–116.

- Souza MLDR. 2002.** O gênero *Ossaea* DC. (Melastomataceae) no Brasil: circunscrição e notas taxonômicas. *Insula* **31**: 1–28.
- Tillich H-J. 1998.** Development and Organization. In: Kubitzki K, ed. *The Families and Genera of Vascular Plants. Flowering Plants. Monocotyledons Vol. 3*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1–19.
- Triana JJ. 1871.** Les Mélastomacées. *Transactions of the Linnean Society of London. Botany* **28**: 1–188.
- Vogt L, Bartolomaeus T, Giribet G. 2010.** The linguistic problem of morphology: structure versus homology and the standardization of morphological data. *Cladistics* **26**: 301–325.
- Wagner GP. 2014.** *Homology, genes, and evolutionary innovation*. Princeton: Princeton University Press.
- Wanntorp L, Puglisi C, Penneys DS, Ronse De Craene LP. 2011.** Multiplications of floral organs in flowers - a case study in *Conostegia* (Melastomataceae, Myrtales). In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP, eds. *Flowers on the Tree of Life. Systematics Association Special Volume Series*. Cambridge: Cambridge University Press, 218–235.
- Weberling F. 1989.** *Morphology of Flowers and Inflorescences*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Wurdack JJ. 1962.** Melastomataceae of Santa Catarina. *Sellowia* **14**: 109–218.
- Wurdack JJ. 1973.** Melastomataceae. In: Lasser T, ed. *Flora de Venezuela*. Caracas: Instituto Botánico, 1–819.
- Wurdack JJ. 1980.** Melastomataceae. In: Harling G, Sparre B, eds. *Flora of Ecuador*. Göteborg: Instituto Botánico, 1–819.
- Ziegler A. 1925.** Beiträge zur Kenntnis des Androeceums und der Samenentwicklung einiger Melastomaceen. *Botanisches Archiv: Zeitschrift für die gesamte Botanik* **9**: 398–467.

Considerações Finais

O presente estudo traz contribuições à compreensão da Morfologia Floral em Melastomataceae. Elencamos aqui questões que representam uma primeira prospecção em termos da disparidade floral observada na família. Os tópicos abordados representam, antes de tudo, uma tentativa de elucidar questões morfológicas ainda enigmáticas para Melastomataceae. Dentro dessa perspectiva, provemos dados inéditos sobre alguns aspectos negligenciados (p.ex. desenvolvimento do cálice), oferecemos uma sistematização do conhecimento atual e propomos perspectivas para a pesquisa futura.

A análise proporcionada no Cap. 1 representa um esforço inicial em estabelecer um panorama comparativo para a morfologia floral em Melastomataceae. A despeito da grande quantidade de informação disponível sobre as flores da família, em particular nos tratamentos taxonômicos, esses dados não estão padronizados, o que dificulta o estabelecimento de comparações entre os grupos. A carência em detalhes é outro obstáculo a ser superado, já que descrições pormenorizadas são menos suscetíveis a erros de interpretação, como os que ocorrem na organografia. O reconhecimento de padrões na organização do sistema vascular floral ajuda a explicar o tipo de variação encontrada no merisma. Verticilos associados ao hipanto perígino (perianto e androceu) estão menos sujeitos a modificação em número de órgãos do que o gineceu. Já a vascularização do gineceu apresenta variação maior, que pode estar associada à certa “independência” da organização vascular do hipanto, ou mesmo ao tipo de fruto que será formado. É necessário dar continuidade a estudos desse tipo, que ampliem a amostragem de grupos intra- e infrafamiliares e condições morfológicas, para a caracterização de clados revelados pela análise filogenética e a compreensão da evolução floral em Melastomataceae.

A variação da posição que o ovário ocupa na flor (súpero, ínfero e semi-ínfero) é uma das características mais importantes entre as Melastomataceae. Esse caráter

tem servido para o reconhecimento de tribos e gêneros dentro da família e parece ser uma condição relativamente estável dentro de clados. No entanto, as causas da reversibilidade entre os estados de caráter (súpero e ínfero, vice-versa) entre grupos próximos ainda não tinha sido objeto de investigação. Como demonstrado no Capítulo 2, a existência de meristemas disruptivos durante os estádios iniciais do desenvolvimento floral são os responsáveis por essa plasticidade na família. Tais meristemas estão envolvidos na formação de um hipanto perígino (que sustenta o perianto e androceu), que é característico da família, e de um hipanto ginencial (associado ao desenvolvimento carpelar). O grau de atuação desse meristema conjugado aos carpelos determina a posição do ovário na flor: ínfero quando muito influenciado, súpero quando não influenciado. Desse modo, o modelo proposto contempla as interconversões frequentes que devem ter ocorrido durante a evolução em Melastomataceae.

Os estames apresentam características de grande interesse para estudos evolutivos em Melastomataceae. Seus caracteres são fonte de variação para a delimitação taxonômica em diversos níveis hierárquicos na família. Exibem estruturas complexas, como as elaborações do conectivo, muitas vezes relacionadas ao tipo de interação com o polinizador. No entanto, pouco se sabe sobre as contingências que o desenvolvimento estaminal está condicionado, bem como a origem da disparidade observada entre grupos relacionados. O estudo apresentado no Cap. 3 contribui para esclarecer algumas dessas questões. Os estames são os últimos órgãos iniciados na flor, e seu desenvolvimento é, em grande parte, determinado pela disposição e crescimento do hipanto perígino. A formação do tecido esporogênico é um dos primeiros eventos da diferenciação da antera e parece pouco suscetível à modificação (com exceção das anteras poliesporangiadas observadas em *Microlicia euphorbioides*). A maior parte da variação encontrada durante o desenvolvimento estaminal se refere à formação do conectivo e seus apêndices. Tais eventos são tardios durante a ontogênese e podem ser interpretados como especializações “secundárias”. A proliferação celular na região ventral onde há

contato entre antera e filete nas espécies observadas é o promotor dessa variação do conectivo (pedoconectivo e seus apêndices). Entretanto, permanecem em aberto quais os padrões ontogenéticos envolvidos na geração de condições estaminais similares entre grupos pouco relacionados. A recorrência na morfologia estaminal pode ser devido à simplesiomorfias ou evolução convergente. Além do panorama filogenético, estudos de desenvolvimento são imprescindíveis para esclarecer essa questão.

O estudo ontogenético mostrou-se eficaz em elucidar a condição referida como “cálice duplo” em *Leandra melastomoides* (Miconieae) (Cap. 4). Além de refutar a interpretação de dois verticilos calicinais nessa espécie, nossa análise revelou aspectos do desenvolvimento da sépala que a tornam comparáveis a outros órgãos filomáticos, inclusive folhas [vegetativas]. A formação de dois módulos ontogenéticos durante a ontogenia sepalar (um inferior e outro superior, posteriormente lateralizados) abre perspectivas tanto para o estudo do desenvolvimento floral como para taxonomia em Melastomataceae. A formação de uma projeção dorsal remete à condição descrita na literatura como *Vorläuferspitzze*, frequente entre folhas de Monocotiledôneas, mas presente também em flores de várias famílias e gêneros das angiospermas. Esta pesquisa mostra um panorama explicativo para fenômenos considerados discrepantes em Melastomataceae. A origem de “cálices duplos” (p.ex. Miconieae), “dentes dorsais” (p.ex. Merianieae), cálices caliptrados, sépalas com polarização dorsal-ventral acentuada (p.ex. *Pleroma*; Melastomeae) etc., pode ser investigada sob a perspectiva aqui apresentada para *L. melastomoides*. Estudos futuros são esperados nesse sentido.



COORDENADORIA DE PÓS-GRADUAÇÃO
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Universidade Estadual de Campinas
Caixa Postal 6109, 13083-970, Campinas, SP, Brasil
Fone (19) 3521-6378. email: cpgib@unicamp.br



DECLARAÇÃO

Em observância ao **§5º do Artigo 1º da Informação CCPG-UNICAMP/001/15**, referente a Bioética e Biossegurança, declaro que o conteúdo de minha Tese de Doutorado, intitulada ***"Morfologia comparada da flor de Melastomataceae Juss."***, desenvolvida no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Instituto de Biologia da Unicamp, não versa sobre pesquisa envolvendo seres humanos, animais ou temas afetos a Biossegurança.

Assinatura: 
Nome do(a) aluno(a): João Paulo Basso Alves

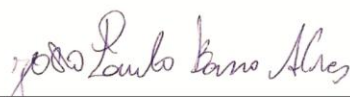
Assinatura: 
Nome do(a) orientador(a): Simone de Pádua Teixeira

Data: 18/05/2016

Profa. Dra. Rachel Meneguello
Presidente
Comissão Central de Pós-Graduação
Declaração

As cópias de artigos de minha autoria ou de minha co-autoria, já publicados ou submetidos para publicação em revistas científicas ou anais de congressos sujeitos a arbitragem, que constam da minha Dissertação/Tese de Mestrado/Doutorado, intitulada **Morfologia comparada da flor de Melastomataceae Juss.**, não infringem os dispositivos da Lei n.º 9.610/98, nem o direito autoral de qualquer editora.

Campinas, 18/05/2016

Assinatura : 
Nome do(a) autor(a): **João Paulo Basso Alves**
RG n.º MG-7.188.693

Assinatura : 
Nome do(a) orientador(a): **Simone de Pádua Teixeira**
RG n.º 20.267.105-7