



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



Victor Bonifácio Leite e Santos

DESENVOLVIMENTO DE ANTERAS EM ESPÉCIES DE CLADOS BASAIS
DE MALPIGHIACEAE

Belo Horizonte
2022

Victor Bonifácio Leite e Santos

**DESENVOLVIMENTO DE ANTERAS EM ESPÉCIES DE CLADOS BASAIS
DE MALPIGHIACEAE**

Versão final

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de Concentração: Morfologia, Sistemática e Diversidade Vegetal.

Orientador: Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira

Belo Horizonte
2022

043

Santos, Victor Bonifácio Leite e.

Desenvolvimento de anteras em espécies de clados basais de Malpighiaceae [manuscrito] / Victor Bonifácio Leite e Santos. – 2022.
51 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientador: Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas. Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal.

1. Fenômenos Fisiológicos Vegetais. 2. Malpighiales. 3. Gametogênese Vegetal. 4. Ontogenia. I. Oliveira, Denise Maria Trombert de. II. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. III. Título.

CDU: 581



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS - PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL

FOLHA DE APROVAÇÃO

VICTOR BONIFÁCIO LEITE E SANTOS

MATRÍCULA 2020668461

DATA DA DEFESA: 29/08/2022

Título de Dissertação: "Desenvolvimento de anteras em espécies de cladós basais de Malpighiaceae"

Comissão Examinadora

Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira- orientadora (UFMG)

Dra. Leticia Silva Souto (UFSCar)

Dr. Orlando Cavallari de Paula (UFU)

Belo Horizonte, 29 de agosto de 2022



Documento assinado eletronicamente por **Denise Maria Trombert de Oliveira, Professora do Magistério Superior**, em 29/08/2022, às 16:49, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Orlando Cavallari de Paula, Usuário Externo**, em 29/08/2022, às 17:18, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Leticia Silva Souto, Usuário Externo**, em 30/08/2022, às 07:37, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



Documento assinado eletronicamente por **Danilo Rafael Mesquita Neves, Coordenador(a) de curso de pós-graduação**, em 05/09/2022, às 14:10, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 5º do [Decreto nº 10.543, de 13 de novembro de 2020](#).



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site https://sei.ufmg.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_externo=0, informando o código verificador **1670699** e o código CRC **FB7BA78A**.

Aos meus pais, Márcia e Jefferson, Ruth e Vilson, por todo amor e por serem o começo de tudo. Ao meu avô, Ataíde, por, mesmo em memória, ser a minha maior inspiração. Aos meus irmãos, Rodrigo, Raquel, Rúbia e Rafael, por todo carinho e amizade. À minha companheira, Bianca, por todo acolhimento e ensinamento.

AGRADECIMENTOS

Às instituições de fomento, Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES), Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) e Fundação de Amparo à Pesquisa de Minas Gerais (FAPEMIG) pelo apoio financeiro.

À Universidade Federal Minas Gerais e ao Instituto de Ciências Biológicas, por terem sido minha casa durante os últimos 7 anos.

Ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, ao Herbário BHCB, e aos funcionários do Departamento de Botânica por possibilitarem a execução deste trabalho.

À Profa. Denise Maria Trombert de Oliveira por ser meu exemplo de comprometimento, ética, e humildade. Agradeço pela amizade, acolhimento, carinho, dedicação e partilha de conhecimento.

Ao Prof. Élder Antônio Sousa e Paiva, por ter me dado a oportunidade de fazer a minha primeira iniciação científica. Obrigado pelo exemplo de trabalho árduo, pela amizade, e por me colocar para pensar tantas e tantas vezes.

Aos amigos do PlantSeR, Adriano, Andrea, Camila, Mariana, pelo convívio e apoio diário. Agradeço especialmente à Carol, a minha madrinha acadêmica, por todo ensinamento e exemplo de dedicação; ao Igor, pela solicitude; à Stéphanie, por todo carinho e auxílio; ao Gabriel, por toda contribuição neste trabalho.

Aos meus amigos do ensino médio, André, Biel, Cláudio, Douglas, Gabriel, Guilherme, Iago, Leonardo, Lucas, Pedro Adam, Pedro Passos, Renato, Thiago, Túlio e Wagner, por todo apoio pela amizade tão duradoura.

Aos meus amigos de graduação, Bruna, Daniella, David, Dennys, Fernanda, Fred, Gabriel, Gabriela, Laura, Luiz, por todos os momentos felizes, e por terem feito parte da melhor fase da minha vida até agora.

Aos amigos, Dante, Emídio, Eric, Hélder, Júlia, Kívia, Letícia, Peroba, Toffani, por terem passado pelo mestrado junto comigo. Agradeço a todos pelo acolhimento, pela amizade, e pelos momentos de descontração.

À Bianca, minha companheira, que esteve comigo nos momentos difíceis, e tornou os momentos alegres ainda mais felizes. Agradeço por sua paciência, amor e carinho.

Às pessoas que me possibilitaram chegar até aqui, meus pais, Márcia e Jefferson, Ruth e Vilson; meus irmãos, Rodrigo, Raquel, Rúbia e Rafael; meu avô Ataíde. Agradeço pelo amor incondicional e incontestável, por sempre me apoiarem, e me ensinarem tanto.

If I have seen further, it is by standing on the shoulders of giants. (Isaac Newton)

RESUMO

Malpighiaceae compreende cerca de 1.300 espécies tropicais, distribuídas em 78 gêneros. A família é comprovadamente monofilética, no entanto muitas de suas relações intrafamiliares não foram elucidadas até o momento, de modo que suas linhagens são tratadas como clados informais. Dados embriológicos, especialmente sobre o desenvolvimento das anteras na família, estão disponíveis na literatura para apenas seis espécies. Destas, apenas *Stigmaphyllon bonariense* (Hook. & Arn.) C.E. Anderson e *S. jatrophifolium* A.Juss. têm descrições detalhadas acerca do desenvolvimento das anteras, mas ambas pertencem a linhagens derivadas de Malpighiaceae. Dados embriológicos são promissores taxonomicamente quando examinados sob a perspectiva filogenética, e poderiam, por exemplo, auxiliar na circunscrição de gêneros e subfamílias em Malpighiaceae. Nesse contexto, o objetivo foi descrever o desenvolvimento das anteras, bem como a microsporogênese e microgametogênese de espécies de linhagens basais de Malpighiaceae e, ao compará-los aos dados disponíveis na literatura para Malpighiaceae e outras famílias próximas filogeneticamente, levantar possíveis caracteres embriológicos plesiomórficos para a família. Para tal, selecionamos botões florais em diferentes fases de desenvolvimento de *Galphimia gracilis* Bartl. e *Verrucularia glaucophylla* Juss. (clado galphimioide), *Byrsonima dealbata* Griseb. e *Byrsonima intermedia* A.Juss. (clado byrsonimoide) e *Pterandra pyroidea* A.Juss. (clado acmantheroide). As amostras foram processadas para microscopia de luz e testes histoquímicos foram realizados. As anteras das cinco espécies apresentaram padrões de desenvolvimento muito similares, enquadrando-se no tipo básico de desenvolvimento. No entanto, o número de camadas médias foi variável, observando-se três em *P. pyroidea* e duas nas demais espécies. As cinco espécies compartilham: o tapete do tipo secretor, com células binucleadas; a citocinese simultânea dos microsporocitos; as tétrades tetraédricas de microsporos; os grãos de pólen dispersos na forma bicelular. Em espécies de linhagens derivadas, também se observa o tipo básico de desenvolvimento das anteras. Contudo, em *Stigmaphyllon*, as células do tapete são multinucleadas e o tecido pode ser do tipo secretor em *S. jatrophifolium*, invasivo não sincicial em *S. bonariense* e invasivo sincicial em *S. periplocaefolium* f. *intermedium* Nied. As anteras das espécies analisadas neste trabalho ainda compartilham, com outras famílias de Malpighiales, o tipo básico de desenvolvimento, o tapete secretor com células binucleadas e os grãos de pólen bicelulares no momento da dispersão. Baseado neste conjunto de dados, é possível inferir que o tipo básico de desenvolvimento das anteras, o tapete do tipo secretor com células

binucleadas e os grãos dispersos com duas células são estados plesiomórficos em Malpighiaceae. No entanto, o conhecimento sobre o desenvolvimento das anteras de Malpighiaceae deve ser ampliado e mais espécies devem ser estudadas para permitir corroborar as tendências observadas.

Palavras-chave: Malpighiales, microgametogênese, microsporogênese, ontogênese.

ABSTRACT

Malpighiaceae comprises about 1,300 tropical species, distributed in 78 genera. The family is proven monophyletic. However, many of its intrafamilial relationships have not been elucidated, so its lineages are treated as informal clades. Embryological data, especially on the development of anthers in the family, are available in the literature for only six species. Of these, only *Stigmaphyllon bonariense* (Hook. & Arn.) C.E. Anderson and *S. jatrophifolium* A. Juss. have detailed descriptions of anther development, but both belong to derived lineages of Malpighiaceae. Embryological data are taxonomically promising when examined from a phylogenetic perspective and could, for example, assist in circumscribing genera and subfamilies in Malpighiaceae. In this context, the objective was to describe the development of anthers, as well as the microsporogenesis and microgametogenesis of species of basal lineages of Malpighiaceae and, by comparing them to the data available in the literature for Malpighiaceae and other phylogenetically close families, to raise possible plesiomorphic embryological characters for the family. For this, we selected floral buds at different stages of the development of *Galphimia gracilis* Bartl. and *Verrucularia glaucophylla* Juss. (galphimioid clade), *Byrsonima dealbata* Griseb. and *Byrsonima intermedia* A.Juss. (byrsonimoid clade) and *Pterandra pyroidea* A.Juss. (acmantheroid clade). The samples were usually processed for light microscopy, and histochemical tests were performed. The anthers of the five species showed very similar developmental patterns, fitting into the basic type of development. However, the number of medium layers was variable: three in *P. pyroidea* and two in the other species. The five species share the secretory tapetum with binucleated cells, the simultaneous cytokinesis of microsporocytes; microspore tetrahedral tetrads; pollen grains dispersed in bicellular form. In species of derived lineages, the basic type of anther development is also observed. However, in *Stigmaphyllon*, the tapetum cells are multinucleated, and the tissue can be secretory type in *S. jatrophifolium*, non-syncytial invasive in *S. bonariense* and syncytial invasive in *S. periplocaefolium* f. *intermediate* Nied. The anthers of the species analyzed in this work still share, with other families of Malpighiales, the basic type of development, the secretory tapetum with binucleated cells, and the bicellular pollen grains at the time of dispersal. Based on this data, it is possible to infer that the basic anther developmental type, the secretory tapetum with binucleated cells, and the dispersed grains with two cells are plesiomorphic states in Malpighiaceae. However, knowledge about the development of Malpighiaceae anthers should be expanded, and more species should be studied to corroborate the observed trends.

Key words: Malpighiales, microgametogenesis, microsporogenesis, ontogenesis

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	13
2. OBJETIVO GERAL.....	18
2.1. Objetivos específicos.....	18
3. MATERIAL E MÉTODOS.....	19
3.1. Material botânico.....	19
3.2. Microscopia de luz.....	20
4. RESULTADOS.....	22
4.1. Desenvolvimento das anteras de <i>Pterandra pyroidea</i> (clado <i>acmantheroide</i>).....	22
4.2. Desenvolvimento das anteras de <i>Byrsonima dealbata</i> e <i>Byrsonima</i> <i>intermedia</i> (clado <i>byrsonimoide</i>).....	24
4.3. Desenvolvimento das anteras de <i>Galphimia gracilis</i> e <i>Verrucularia</i> <i>glaucohylla</i> (clado <i>galphimioide</i>).....	25
5. DISCUSSÃO.....	28
6. CONCLUSÃO.....	35
7. REFERÊNCIAS.....	36
LEGENDAS DAS FIGURAS.....	41
FIGURAS.....	44
TABELA.....	49

1. INTRODUÇÃO

Malpighiaceae é uma família tropical de Angiospermas, que compreendia, à época da última filogenia molecular, 1.300 espécies, distribuídas por 77 gêneros (Davis & Anderson 2010). Recentemente, o gênero *Andersoniella* C.Davis & Amorim foi renomeado para *Andersoniodoxa* C.Davis & Amorim (Davis *et al.* 2020) e o gênero *Glicophyllum* R.F.Almeida foi descrito (de Almeida & van der Berg 2021), de modo que hoje são reconhecidos 78 gêneros em Malpighiaceae. A maior parte dessa diversidade está no neotrópico, que abriga cerca de 90% das espécies (Davis & Anderson 2010). Nessa região, a família apresenta flores morfologicamente conservadas quanto à arquitetura floral (Anderson 1979). De modo geral, essas flores são caracterizadas por possuírem cinco sépalas, com um par de elaióforos na face abaxial de cada uma delas ou apenas das sépalas laterais; pela presença de corola zigomorfa, composta por cinco pétalas unguiculadas e livres; pelo androceu com dez estames; e pelo gineceu tricarpelar (Judd *et al.* 2009). Tal conservantismo morfológico é mantido pela pressão de seleção criada pelas abelhas coletoras de óleo das tribos Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapediini, que coletam óleo dos elaióforos sepalares e utilizam desse recurso para provisão larval e manutenção do ninho (Vogel 1990; Alves-dos-Santos *et al.* 2007). Uma vez que estas abelhas coletoras de óleo não ocorrem no paleotrópico, não há pressão de seleção que promovesse a estabilização da morfologia floral das Malpighiaceae, de modo que o conservantismo floral não é registrado nas espécies que lá ocorrem (Davis *et al.* 2014).

De acordo com Davis & Anderson (2010), a família é dividida em 14 clados informais: byrsonimoide, acmantheroide, galphimioide, acridocarpoide, mcvaughioide, *Barnebya*, ptilochaetoide, tristellateoide, hiraeoide, tetrapteroide, stigmaphylloide, *Ectopopterys*, *Amorimia* e malpighioide (Davis & Anderson 2010). Embora esses clados tenham bom suporte estatístico nas análises filogenéticas, para muitos deles ainda não são reconhecidas sinapomorfias morfológicas que os sustentem, dificultando seu

reconhecimento. Além disso na família ainda há gêneros polifiléticos e subfamílias não estão delimitadas (Davis & Anderson 2010).

A primeira linhagem a divergir em Malpighiaceae, há cerca de 70 Ma, deu origem aos três clados basais da família, galphimioide, acmantheroide e byrsonimoide (Davis *et al.* 2014). As análises filogenéticas recuperaram byrsonimoide e acmantheroide como irmãos, e galphimioide como irmão desses dois (Orlando sugere uma figura de filogenia simplificada) . O clado galphimioide inclui os gêneros *Lophanthera* A.Juss., *Spachea* A.Juss., *Andersoniodoxa* C.Davis & Amorim, *Galphimia* Cav. e *Verrucularia* A.Juss. Já o clado byrsonimoide inclui os gêneros *Byrsonima* Rich. ex Kunth., *Blepharandra* Griseb. e *Diacidia* Griseb. No clado acmantheroide, incluem-se *Coleostachys* A.Juss., *Acmanthera* (A.Juss.) Griseb. e *Pterandra* A.Juss. (Davis & Anderson 2010; Davis *et al.* 2014).

Recentemente, embora tenha havido aumento no número de trabalhos dedicados à anatomia de órgãos reprodutivos de Malpighiaceae (Souto 2011; Souto & Oliveira 2013; Mello 2017; Arévalo-Rodrigues *et al.* 2020; Bonifácio *et al.* 2021; Bonifácio 2021; Mello 2022), dados estruturais e de desenvolvimento das anteras ainda estão limitados a poucas espécies da família. Na literatura, esses dados constam para as seguintes espécies: *Galphimia glauca* Cav. (Singh 1959; Johri *et al.* 1992), *Malpighia glabra* L. (Miyashita *et al.* 1964; Johri *et al.* 1992), *M. coccigera* L. (Siddiqui 1968), *Stigmaphyllon periplocaefolium* f. *intermedium* Nied. (Munshi & Farooq 1969; Johri *et al.* 1992), *S. bonariense* (Hook. & Arn.) C.E. Anderson e *S. jatrophifolium* A. Juss (Avalos *et al.* 2020). Ainda, tais dados foram citados em livros que abordam a embriologia das angiospermas, como a obra *Systematic Embryology of the Angiosperm* de Davis (1966), e *Comparative embriology of Angiosperm* de Johri *et al.* (1992). Davis (1966) descreve o desenvolvimento das anteras, a microsporogênese e a microgametogênese de Malpighiaceae, no entanto, sem referir nenhuma espécie. Já Johri *et al.* (1992) identificam

um padrão de desenvolvimento nas anteras na família Malpighiaceae não especificam quais espécies foram utilizadas para tal. Além disso, coincidentemente, a maior parte dos dados da literatura remetem às espécies que compõem clados derivados de Malpighiaceae segundo a filogenia de Davis & Anderson (2010), com exceção de *G. glauca* que é de clado basal.

As espécies de Malpighiaceae citadas na literatura compartilham o tipo básico de desenvolvimento da parede das anteras, o qual é caracterizado pelas duas camadas parietais secundárias passarem por divisões periclinais durante a morfogênese das anteras (Davis 1966). Nessas espécies, as paredes das anteras são compostas por cinco camadas parietais: epiderme, endotécio, duas camadas médias e tapete. Em todas as espécies, nas anteras, a epiderme é persistente, a parede das células do endotécio tem espessamento secundário e lignificado, e tanto as camadas médias quanto o tapete degeneram ao longo do desenvolvimento. Em relação à microsporogênese e a microgametogênese, as espécies de Malpighiaceae citadas na literatura compartilham a citocinese simultânea, o formato predominantemente tetraédrico das tétrades, e o grão de pólen bicelular no momento da dispersão.

Entre as espécies, a principal diferença registrada na literatura está no tapete, que pode ser secretor (também conhecido como parietal) ou invasivo (ameboide), este tanto sincicial (as células do tapete formam um sincício pela dissolução das paredes celulares do tapete e fusão de suas membranas, enquanto o tecido invade o microsporângio) ou não sincicial (sem dissolução de parede enquanto o tapete invade o microsporângio); maiores detalhes podem ser vistos em Pacini *et al.* (1985) e Lersten (2004). Enquanto o tapete de *G. glauca*, *M. glabra*, *M. coccigera* e *S. jatrophiifolium* é do tipo secretor, em *S. bonariense* é do tipo invasivo (ameboide) não sincicial, e o tapete de *S. periplocaefolium* é invasivo (ameboide) sincicial (Singh 1959; Miyashita *et al.* 1964; Siddiqui 1968; Munshi & Farooq 1969; Johri *et al.* 1992; Avalos *et al.* 2020).

Ampliando as análises para Malpighiales, dados sobre o desenvolvimento das anteras, microsporogênese e microgametogênese são citados para espécies das seguintes famílias: Caryocaraceae (Godoi 2019), Chrysobalanaceae (Tobe & Raven 1984), Elatinaceae (Kajale 1939; Raghavan & Srinivasan 1940), Euphorbiaceae (Kapil & Bhatnagar 1994, Furness 2011), Euphroniaceae (Furness 2011), Hypericaceae (Furness 2011), Irvingiaceae (Tobe & Raven 2011), Ochnaceae (Furness 2013), Passifloraceae (Furness 2011), Peraceae (Franca & De-Paula 2017), Putranjivaceae (Tokuoka & Tobe 1999) e Linaceae, Salicaceae e Violaceae (Furness 2011). Além destas, de maneira mais generalista, outras famílias de Malpighiales são referenciadas em obras que abordam a embriologia das angiospermas como um todo, como a de Davis (1966) e Johri *et al.* (1992). Furness (2011, 2013) é a principal autora a discutir o desenvolvimento das anteras de Malpighiales sob contexto filogenético. Caracteres compartilhados pelas famílias da ordem incluem: o tapete do tipo secretor, a citocinese simultânea dos microsporocitos e os grãos de pólen dispersos com dois núcleos.

Malpighiales é uma ordem complexa, com cerca de 42 famílias, incluindo Malpighiaceae (Xi *et al.* 2012). Na primeira filogenia da ordem (Wurdack & Davis 2009), Malpighiaceae foi recuperada como grupo-irmão de Elatinaceae e, na filogenia mais recente de Malpighiales (Xi *et al.* 2012), a linhagem Malpighiaceae + Elatinaceae foi recuperada como irmã de Centroplocaceae. Por sua vez, a linhagem que deu origem a estas três famílias foi recuperada como proximamente relacionada a Caryocaraceae, Lophopyxidaceae e Putranjivaceae (Xi *et al.* 2012).

Independente do grupo taxonômico, dados de desenvolvimento das anteras são promissores taxonomicamente, especialmente quando analisados sob a ótica filogenética, nos níveis infra-familiar (Franca & De-Paula 2017; Bonifácio *et al.* 2019) e supra-familiar, inclusive em Malpighiales (Godoi 2019; Furness 2011; Tobe & Raven 2011). Na literatura, não foram encontrados trabalhos que avaliem o desenvolvimento das anteras,

a microsporogênese e a microgametogênese de espécies de Malpighiaceae sob perspectiva filogenética. Tomando como base a filogenia de Davis & Anderson (2010), observa-se que as espécies para as quais há informação a respeito do desenvolvimento das anteras fazem parte de clados derivados e filogeneticamente distantes entre si, de forma que não é possível recuperar os estados ancestrais do desenvolvimento das anteras e nem do microgametofito de Malpighiaceae.

2. OBJETIVO GERAL

Analisar o desenvolvimento das anteras de espécies de linhagens basais de Malpighiaceae.

2.1. *Objetivos específicos*

- Descrever o desenvolvimento das anteras, a microsporogênese e microgametogênese de *Pterandra pyroidea* A.Juss. (clado acmantheroide), *Byrsonima dealbata* Griseb. e *Byrsonima intermedia* A.Juss (clado byrsonimoide), *Galphimia gracilis* Bartl. e *Verrucularia glaucophylla* Juss. (clado galphimioide)
- Comparar os dados referentes ao desenvolvimento das anteras dos cladogramas basais de Malpighiaceae com aqueles disponíveis na literatura para outras espécies de Malpighiaceae, e para as famílias mais próximas filogeneticamente, circunscritas em Malpighiales;
- Inferir dados embriológicos que constituem plesiomorfias para Malpighiaceae.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Material botânico

A fim de amostrar o desenvolvimento das anteras nos três clados basais de Malpighiaceae, escolhemos espécies representantes de cada um destes clados, seguindo a filogenia mais recente da família (Davis & Anderson 2010). *Pterandra pyroidea* A.Juss. foi a representante do clado acmantheroide, enquanto *Byrsonima dealbata* Griseb. e *Byrsonima intermedia* A.Juss. representaram o clado byrsonimoide e *Galphimia gracilis* Bartl. e *Verrucularia glaucophylla* Juss., por sua vez, o clado galphimioide.

A espécie *P. pyroidea* foi escolhida para representar o clado acmantheroide por possuir ampla distribuição no cerrado da região sudeste do Brasil, incluindo regiões próximas à Universidade Federal de Minas Gerais (Anderson 1997).

Em vista da grande representatividade de *Byrsonima* entre as espécies de byrsonimoide, foram amostradas duas espécies do gênero. Além disso, *Byrsonima* possui cerca de 135 espécies, sendo o segundo maior gênero de Malpighiaceae. Especificamente, *B. dealbata* e *B. intermedia* foram escolhidas por serem abundantes no Brasil, sendo encontradas em diversas regiões.

Por se tratar de uma espécie ornamental, *Galphimia gracilis* foi escolhida devido a sua grande disponibilidade. Embora ocorra no nordeste do Brasil, o que impossibilitaria a coleta do material, *Verrucularia glaucophylla* foi escolhida por ter sido previamente coletada pelo nosso grupo de estudo, havendo, portanto, possibilidade de trabalhar com a espécie (Anderson 1981).

De cada espécie, foram amostrados botões florais e flores de três indivíduos de uma mesma população, com exceção de *G. gracilis*. Por se tratar de uma espécie ornamental, foram amostrados três indivíduos de *G. gracilis*, um em cada localidade. Para facilitar a relação entre as fases de desenvolvimento das anteras e o comprimento dos botões florais, os mesmos foram medidos (da base do receptáculo até o ápice do botão floral), e analisados sequencialmente. A fim de se evitar a amostragem duplicada dos indivíduos das demais espécies, garantiu-se que, em campo, entre cada um deles, houvesse distância de pelo menos 10 metros. Os botões florais de *B. dealbata* e *P. pyroidea* foram coletados no Parque Nacional da Serra do Cipó (Santana do Riacho, MG); os de *B. intermedia* foram coletados na Serra da Calçada (Nova Lima, MG); os de *V.*

glaucophylla em Lençóis (BA); os de *G. gracilis* foram coletadas em jardins da UFMG e de residências particulares.

A maior parte do material testemunho foi incorporado ao Herbário da Universidade Federal de Minas Gerais (BHCB) sob os números de registro: BHCB208637, BHCB208638, BHCB208639 (*B. dealbata*); BHCB208642, BHCB208643, BHCB208644 (*B. intermedia*); BHCB208640, BHCB208641 (*P. pyroidea*). O material testemunho de *G. gracilis* ainda será depositado no BHCB. O material testemunho de *V. glaucophylla* foi incorporado ao acervo do Herbário do Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC) sob os números de coletor: Amorim *et al.* 10944, Amorim *et al.* 10947, Amorim *et al.* 10948.

3.2. Microscopia de luz

Botões florais em diferentes estágios de desenvolvimento e flores em antese foram coletados em campo, fixados em FAA 50 (formaldeído: ácido acético: álcool etílico 50%, 1:1:18 v/v) por 48h e, então, conservados em álcool etílico 70% (Johansen 1940). Para a confecção das lâminas, as amostras seguiram a desidratação em série etílica e posteriormente foram incluídas em 2-hidroxietil-metacrilato, seguindo Paiva *et al.* (2011). Para facilitar a desidratação e a infiltração da resina, retiraram-se as peças do perianto dos botões florais, e nas flores coletadas em antese, foram isolados os estames. Botões florais foram colocados imersos em resina sob vácuo, a fim de melhorar a infiltração. Foram feitas secções transversais e longitudinais com 5 a 8µm de espessura utilizando-se micrótomo rotativo, as quais foram coradas com azul de toluidina 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien *et al.* 1964 modificado), e algumas contracoradas com solução aquosa de vermelho de rutênio 0,002% (Gonçalves-Souza *et al.* 2018), e montadas.

Foram conduzidos testes histoquímicos com intuito de prospectar a natureza do conteúdo protoplasmático de células com aspecto secretor. Desta maneira, os cortes foram corados unicamente com solução aquosa de vermelho de rutênio 0,002% para marcação de polissacarídeos e pectinas, e com solução aquosa de cloreto férrico 10% para marcação de compostos fenólicos (Johansen 1940). Além disso, compostos fenólicos foram marcados, também, utilizando-se azul de toluidina 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (Briggs *et al.* 2005).

As secções foram analisadas e fotografadas sob microscópio de luz com câmara digital acoplada. As imagens macroscópicas foram obtidas com auxílio de estereomicroscópio com câmara digital acoplada.

4. RESULTADOS

Entre as espécies estudadas, as fases de desenvolvimento que serão descritas a seguir não são sincronizadas. Isto significa que botões florais de mesmo tamanho, mas de espécies diferentes, podem apresentar fases de desenvolvimento diferentes. Em *Byrsonima intermedia*, por exemplo, as tétrades se separam nos microsporos em botões florais com cerca de 3mm de comprimento. Nas demais espécies, incluindo *Byrsonima dealbata*, as tétrades se separam nos microsporos em botões florais com mais de 4 mm de comprimento. Para comparação, em pré-antese, os botões florais das duas espécies de *Byrsonima* atingem cerca de 6 mm, portanto, o tamanho final dos botões florais não é um fator que influencia a velocidade de seu desenvolvimento. Por outro lado, há alta sincronicidade de desenvolvimento entre indivíduos de uma mesma espécie. As anteras das cinco espécies são introrsas, bitecas e tetrasporangiadas, de deiscência longitudinal (fig. 1). Observa-se a ocorrência de apêndices nas anteras de *Pterandra pyroidea* (fig. 1A-C) e de *Verrucularia glaucophylla* (fig. 1M-O), os quais são laterais na primeira e apicais na segunda espécie.

4.1. Desenvolvimento das anteras de *Pterandra pyroidea* (clado *acmantheroide*)

No início do desenvolvimento, os primórdios das anteras de *P. pyroidea* são constituídos por células meristemáticas, justapostas, com citoplasma denso e núcleo proeminente, que estão revestidas pela protoderme. Na região central dos primórdios das anteras são registradas células procambiais (fig. 2A). Após essa fase, a camada subjacente à protoderme diferencia-se na camada parietal primária (fig. 2B). Neste momento, as anteras já assumem formato bilobado e, mesmo sem delimitação clara, é possível distinguir os primórdios dos microsporângios. Concomitantemente, as células arquesporais começam a se diferenciar, compondo o tecido esporogênico (fig. 2B). Após passar por divisões periclinais, a camada parietal primária dá origem a duas camadas parietais secundárias (fig. 2B-C).

Nesta fase do desenvolvimento das anteras, parte da epiderme dos microsporângios laterais começa a diferenciar uma projeção que percorre os dois terços basais da antera, composta por células alongadas anticlinalmente, vacuoladas e fenólicas (fig. 2D). A camada parietal secundária interna divide-se periclinalmente, originando duas camadas: uma externa, que originará a uma camada média, e uma interna, que irá se diferenciar no tapete (fig. 2D). A camada parietal secundária externa também passa por

divisão periclinal, dando origem internamente a uma camada média e externamente a uma camada parietal terciária. Esta, por sua vez, passará por uma nova divisão periclinal e orginida ao endotécio, externamente, e à terceira camada média internamente (fig. 2E). Portanto, ao final de sua morfogênese, a parede da antera de *P. pyroidea* é composta por seis camadas de células: epiderme, endotécio, três camadas médias e o tapete; enquadrando-se no tipo básico de desenvolvimento. (fig. 2F-G). Quando todas as camadas parietais estão formadas, observa-se que o tapete é unisseriado, do tipo secretor, cujas células passam por uma cariocinese e se tornam binucleadas, com citoplasma denso (fig. 2H). Inicia-se, então, a microsporogênese, visto que as células arquesporiais diferenciam-se nos microsporocitos (fig. 2H). Estes são caracterizados por serem células justapostas, de citoplasma denso e núcleo volumoso (fig. 2H-I). Os microsporocitos dividem-se por meiose e a citocinese é simultânea, originando tétrades tetraédricas de microsporos (Fig. 2J) e marcando o final da microsporogênese.

Os micrósoros individualizam-se das tétrades e inicia-se a microgametogênese, com o aumento de volume e desenvolvimento do microgametofito endosporicamente, constituindo os grãos de pólen imaturos (fig. 2K); nota-se evidente aumento de espessura da parede polínica. Em conjunto com as camadas médias, o tapete começa a ser reabsorvido durante a maturação dos grãos de pólen (fig. 2K), tornando-se residual. Embora pouco frequentes, foram registradas drusas na camada média adjacente interna ao endotécio (fig. 2K). As células do endotécio diferenciam espessamentos fibrosos, impregnados por lignina, em suas faces anticlinais e periclinais interna e externa (fig. 2L).

No momento da deiscência da antera, os grãos de pólen são bicelulares (fig. 2M). A célula generativa tem formato lenticular e, inicialmente, ocupa porção periférica, mas é englobada pela célula vegetativa do microgametofito; esta célula preenche todo o grão de pólen, tem núcleo mais evidente e arredondado (fig. 2M). Na antese, as paredes das anteras são compostas pela epiderme persistente, pelo endotécio e por resquícios das camadas médias e tapete (fig. 2L, N).

Paralelamente ao desenvolvimento das camadas parietais, ocorre a diferenciação das alas dos dois microsporângios laterais, a partir do observado na fig. 2D. Tais estruturas têm origem dérmica e provêm de células que aumentam de volume anticlinalmente ao longo do desenvolvimento das anteras (fig. 2F, I, N). O protoplasto destas células tem aspecto vacuolado inicialmente (fig. 2F), passando a floculado (fig. 2I) e, finalmente, corando-se por completo pelo azul de toluidina (fig. 2N), indicando a presença de compostos fenólicos.

No decorrer do desenvolvimento não foram registradas divisões periclinais na epiderme da antera. No conectivo, as células epidérmicas abaxiais alongam-se anticlinalmente (fig. 2F) e acumulam compostos fenólicos. Durante a deiscência das anteras, estas células são bastante volumosas, quando comparadas às células epidérmicas que recobrem os microsporângios, e é neste momento onde há o acúmulo de compostos fenólicos mais conspícuo. (fig. 2N).

4.2. Desenvolvimento das anteras de *Byrsonima dealbata* e *B. intermedia* (clado *byrsonimoide*)

Byrsonima dealbata e *B. intermedia* mostraram grande similaridade no desenvolvimento de suas anteras, de modo que *B. dealbata* será descrita e, posteriormente, as diferenças entre as duas espécies serão detalhadas. No começo do desenvolvimento, as anteras de *B. dealbata* assumem formato bilobado concomitantemente ao início de diferenciação da epiderme. Em botões florais muito jovens, há a diferenciação da camada parietal primária e do tecido esporogênico, bem como a delimitação dos microsporângios (fig. 3A). As células da camada parietal primária se dividem periclinalmente, dando origem a duas camadas parietais secundárias (fig. 3B). Então, cada camada parietal secundária passa por outra divisão periclinal produzindo o endotécio, duas camadas médias e o tapete (fig. 3C-D). Durante a formação da parede da antera, nos microsporângios, os microsporocitos se multiplicam e aumentam de tamanho (fig. 3B-D). O desenvolvimento das anteras se enquadra no tipo básico e, ao final da maturação, a parede das anteras é formada por cinco camadas: a epiderme, endotécio, as duas camadas médias e o tapete (fig. 3E-G). Uma vez maduro, o tapete é unisseriado, com células de citoplasma denso e binucleadas (fig. 3E-K); apesar de raras, foram registradas células poliplóides em *B. dealbata* (fig. 3G).

Durante a microsporogênese, os microsporocitos passam por meiose (fig. 3E-F). A citocinese é simultânea (fig. 3H) e, ao final do processo reducional, os microsporocitos dão origem a tétrades tetraédricas de microsporos (fig. 3I-J). Ao se separarem as tétrades, inicia-se a deposição de exina nos microsporos (fig. 3K-L), e posteriormente, estes passarão por vacuolização, aumento de volume, e constituirão o microgametofito endosporicamente (fig. 3M). O tapete e as camadas médias são degradados e reabsorvidos durante o desenvolvimento dos grãos de pólen (fig. 3M). As células do endotécio produzem espessamento fibroso, lignificado (fig. 3M). Na antese, as paredes da antera

são compostas pela epiderme persistente, pelo endotécio e por resquícios de camadas médias e tapete (fig. 3M). Nesta fase final do desenvolvimento, foram registradas drusas na camada média externa e também no conectivo (fig. 3M-N). Mesmo nas anteras deiscetes, não foi notado nenhum sinal de mobilização de cálcio nestes cristais. Os grãos de pólen maduros são dispersos com duas células, uma vegetativa, de maior tamanho, que engloba uma generativa (fig. 3N)

As *Byrsonima* possuem acúmulo de compostos fenólicos na epiderme que recobre o conectivo e ao redor do feixe vascular (fig. 3D, L). Observando-se a morfologia da antera de *B. dealbata* (fig. 1E-F) e de *B. intermedia* (fig. 1H-I), nota-se a coloração escura em todo o conectivo, nitidamente distinta das demais espécies estudadas. As células com conteúdo fenólico na epiderme do conectivo se diferenciam precocemente no desenvolvimento das anteras, antes mesmo da camada parietal primária estar estabelecida (fig. 3A). Mais adiante no desenvolvimento, quando a morfogênese das anteras está completa, as células epidérmicas entre os microsporângios, na face adaxial do conectivo, também aumentam de volume e passam a acumular compostos fenólicos (fig. 3L). Uma característica de destaque nas anteras das espécies estudadas de *Byrsonima* é a diferenciação de uma fileira longitudinal de células volumosas com conteúdo de aspecto floculado e natureza fenólico na face abaxial dos microsporângios. Estas células começam a se diferenciar cedo, antes das camadas parietais secundárias completarem suas divisões periclinais (fig. 3B), e aumentam de tamanho concomitantemente ao desenvolvimento das anteras (fig. 3D, L, Q). O conteúdo destas células tem aspecto denso e floculado (fig. 3E, L, Q). Assim como em *B. dealbata*, testes histoquímicos não apontaram substâncias de natureza péctica além das paredes destas células (fig. 3O-P) e também comprovaram o conteúdo fenólico, igualmente presente nas células epidérmicas do conectivo e na bainha do feixe vascular em *B. intermedia* (fig. 3O, Q).

4.3. Desenvolvimento das anteras de *Galphimia gracilis* e *Verrucularia glaucophylla* (clado *galphimioide*)

Nessas espécies, os primórdios das anteras são caracterizados por células indiferenciadas, justapostas e densas, como mostrado em *G. gracilis* (fig. 4A). Internamente à protoderme, diferencia-se a camada parietal primária e os microsporângios com as células arquesporais (fig. 4B). Durante a morfogênese da parede da antera, as células arquesporais se multiplicam e aumentam de volume (fig. 4B-D). As

células da camada primária se dividem periclinalmente, originando duas camadas de células, as camadas parietais secundárias (fig. 4C). As células das camadas parietais secundárias, externa e interna, também se dividem periclinalmente, dando origem a quatro camadas de células (fig. 4D). A camada de células imediatamente subepidérmica se diferencia no endotécio, as duas camadas adjacentes internas em camadas médias e a camada mais interna, que margeia o tecido esporogênico, produz o tapete (fig. 4E). Assim, ao final da morfogênese da parede da antera, há cinco camadas parietais: epiderme, endotécio, duas camadas médias e tapete (fig. 4E). O desenvolvimento das anteras de *G. gracilis* e *V. glaucophylla* se enquadram ao tipo básico.

O tapete é a primeira camada a se diferenciar na parede da antera de *G. gracilis*, sendo composto por células que se tornam binucleadas, e de citoplasma denso (fig. 4F). Quando o tapete está diferenciado, os microsporocitos passam pela meiose, que é simultânea (fig. 4G), e dão origem a tétrades tetraédricas de microsporos, marcando o fim da microsporogênese (fig. 4H). Quando se desprendem da tétrade, a exina é depositada nas paredes dos microsporos, e estes passaram posteriormente por processo de vacuolização e aumento de volume (fig. 4J), formando o pólen imaturo. Tanto o tapete quanto as camadas médias colapsam e serão absorvidos (fig. 4J) durante a microgametogênese. No endotécio, as paredes celulares apresentam espessamento fibroso, lignificado (fig. 4J). O espessamento das células do endotécio de *G. gracilis* é menos conspícuo e o mais delgado dentre as espécies estudadas (fig. 4J). Contudo, ocorre o espessamento das paredes das células internas à epiderme por todo perímetro da antera (fig. 4K-L). Quando em deiscência, a parede da antera de *G. gracilis* é composta pela epiderme, que é persistente, pelo endotécio e por resquícios de camadas médias e do tapete (fig. 4J-K). Quando disperso, o pólen contém microgametofito com duas células, uma vegetativa e uma generativa (fig. 4M).

Em *G. gracilis*, há acúmulo de compostos fenólicos nas células epidérmicas (fig. 1J; fig. 4J-K). As células epidérmicas na face abaxial das anteras aumentam de volume durante o desenvolvimento, alcançando o volume máximo pouco antes da deiscência das anteras (fig. 4K-L). Ainda, observou-se o desenvolvimento de um conjunto de células com conteúdo fenólico no conectivo, que formam uma fileira paralela à epiderme (fig. 4B, C, K). A sua diferenciação se inicia junto à diferenciação da camada parietal primária (fig. 4B).

O desenvolvimento das anteras de *V. glaucophylla* é semelhante ao das anteras de *G. gracilis*. No entanto, nos microsporângios laterais de *V. glaucophylla*, observam-se

emergências apicais com volume maior que o dos microsporângios em cada teca (fig. 1M-O). O desenvolvimento das emergências se inicia paralelamente à diferenciação da camada parietal primária nos microsporângios (fig. 5A). À medida em que ocorre a multiplicação das camadas parietais das anteras, as células epidérmicas da porção distal das emergências aumentam consideravelmente de volume (fig. 5B-C). Ao final da morfogênese, a parede da antera é constituída por cinco camadas (fig. 5D). A camada mais externa se diferencia na epiderme, a camada adjacente interna produz o endotécio, as duas camadas intermediárias formam camadas médias e a camada mais interna constitui o tapete. Nos microsporângios, sincronicamente à formação da parede da antera, as células arquesporais se multiplicam e aumentam de volume (fig. 5A-C). Das células arquesporais, diferenciam-se os microsporocitos (fig. 5D), e estes, após passarem por meiose, na qual a citocinese é simultânea (fig. 5E), geram tétrades tetraédricas de microsporos (fig. 5F)

Concomitante ao aumento de tamanho das células dérmicas das emergências, o tecido fundamental subepidérmico prolifera, distanciando as emergências dos microsporângios (fig. 5F). Assim, estas estruturas conectam-se às anteras por uma “faixa” estreita de tecido fundamental e epiderme (Fig. 5F). Nas emergências, o protoplasto das células epidérmicas possui aspecto floculado, com presença de compostos fenólicos e vacuoma muito desenvolvido (fig. 5D, F).

O tapete de *V. glaucophylla* é do tipo secretor, com células binucleadas (fig. 5G), e bem como às camadas médias, é reabsorvido na maturidade das anteras (fig. 5H). Na maturidade, a parede da antera é composta por epiderme persistente, endotécio e resquícios de camadas médias e tapete (fig. 5H). As células do endotécio nos microsporângios medianos são volumosas e apresentam espessamento fibroso, lignificado na parede celular. O espessamento secundário nas células do endotécio nos microsporângios laterais é menos conspícuo e essas células são menores e não aumentam de volume (Fig. 5H). Além disso, na região mais interna, as células do conectivo adjacentes à epiderme também apresentam espessamento secundário (Fig. 5H). Os grãos de pólen são dispersos na forma bicelular (Fig. 5I).

5. DISCUSSÃO

Embora a literatura registre dados sobre o desenvolvimento das anteras de poucas espécies, os dados levantados neste trabalho indicam que há conservantismo no desenvolvimento das anteras nas linhagens basais de Malpighiaceae. Dentre os estados de caráter conservados durante o desenvolvimento, destacam-se principalmente o tipo básico de desenvolvimento das anteras, o tapete secretor com células binucleadas e o grão de pólen disperso com duas células (Miyashita 1964; Davis 1966; Siddiqui 1968, Johri *et al.* 1992; Avalos *et al.* 2020). Para favorecer a compreensão, a Tabela 1 compila os dados disponíveis na literatura sobre esses caracteres em Malpighiaceae, e nas famílias de Malpighiales filogeneticamente próximas a Malpighiaceae.

Em sua obra *Comparative Embryology of Angiosperm*, Johri *et al.* (1992) descreveu a parede das anteras de Malpighiaceae ao final de sua morfogênese sendo compostas por epiderme persistente, endotécio com células espessadas, duas camadas médias efêmeras, tapete secretor bisseriado, com células bi- ou tetranucleadas. No entanto, nas ilustrações das espécies, o autor registra que a parede das anteras de *Malpighia glabra* e *Galphimia glauca* apresentam cinco camadas de células (em nossa interpretação, epiderme, endotécio, duas camadas médias e tapete), sendo que, na última espécie, a camada adjacente ao microsporângio é composta por células binucleadas. Davis (1966) generalizou que as paredes das anteras de Malpighiaceae são compostas por epiderme persistente, endotécio com espessamento fibroso, duas camadas médias efêmeras e tapete glandular com células multinucleadas. Miyashita (1964) e Siddiqui (1968), descreveram, respectivamente, a formação da parede da antera de *M. glabra* e *M. coccigera* L. e ambos também relataram cinco camadas parietais. Em concordância, Avalos *et al.* (2020) descreveram a parede da antera de *Stigmaphyllon bonariense* (Hook. & Arn.) C.E. Anderson e *S. jatrophifolium* A.Juss. sendo compostas por epiderme persistente, endotécio com espessamento fibroso, duas camadas médias efêmeras e tapete, invasivo (ameboide) não sincicial em *S. bonariense* e secretor em *S. jatrophifolium*. As espécies analisadas neste trabalho compartilham com as espécies da literatura as cinco camadas parietais compondo as anteras, com exceção de *P. pyroidea* a qual possui três camadas médias, e portanto seis camadas parietais. Salvo *G. glauca*, todas as espécies registradas da literatura fazem parte de linhagens derivadas de Malpighiaceae (*sensu* Davis & Anderson 2010).

Estudando *Bergia ammanioides* Roxb. e *B. capensis* Linn., espécies de Elatinaceae, grupo irmão de Malpighiaceae, Kajale (1939) e Raghavan & Srinivasan

(1940), respectivamente, descreveram cinco camadas parietais nas anteras ao final de sua morfogênese. Em suas obras, Davis (1966) e Johri *et al.* (1992) também descreveram cinco camadas parietais compondo a parede das anteras de Elatinaceae. Neste sentido, uma vez que as espécies citadas da literatura estão em concordância com as espécies de linhagens basais de Malpighiaceae estudadas neste trabalho em relação ao número das camadas que compõe a parede da antera, é provável que este seja um estado de caráter plesiomórfico em Malpighiaceae. Esses dados sugerem que o ancestral comum de Malpighiaceae e Elatinaceae, possivelmente também possuía cinco camadas parietais constituindo a parede da antera, ou seja, epiderme persistente, endotécio com espessamento fibroso, duas camadas médias efêmeras e tapete.

No clássico trabalho de 1966, Davis propôs que o desenvolvimento das paredes das anteras pode ser enquadrado em quatro tipos: básico, dicotiledôneo, monocotiledôneo e reduzido. Estes se distinguem uns dos outros em relação à origem ontogenética das camadas parietais nas anteras maduras, baseado no processo de divisão celular e diferenciação das camadas parietais secundárias nas anteras jovens. Davis (1966) acredita que o tipo de desenvolvimento das anteras não é um caráter com alta variação a nível intrafamiliar. Embora poucas espécies tenham sido amostradas em Malpighiaceae, nossos dados corroboram esta hipótese, já que o tipo básico de desenvolvimento foi registrado nas espécies basais da família e em outras espécies registradas na literatura (Miyashita 1964; Davis 1966; Siddiqui 1968; Avalos *et al.* 2020; ver Tabela 1).

Em relação ao tapete, as espécies basais de Malpighiaceae e algumas espécies de linhagens derivadas, como *M. coccigera* (Siddiqui 1968) e *S. jatrophifolium* (Avalos *et al.* 2020), compartilham o tapete do tipo secretor com espécies de Elatinaceae (Kajale (1939; Raghavan & Srinivasan 1940; Johri *et al.* 1992). Furness (2011) propôs que o tapete do tipo secretor é plesiomórfico em Malpighiales e, provavelmente, como os nossos dados indicam, é também em Malpighiaceae. Além de Malpighiaceae, este tipo de tapete também foi registrado em outras famílias de Malpighiales, como Caryocaraceae (Godoi 2019 e referências citadas nele), Chrysobalanaceae (Furness 2013), Euphorbiaceae (Kapil & Bhatnagar 1994), Ochnaceae (Furness 2013), Peraceae (Franca & De-Paula 2017), Putranjivaceae (Tokuoka & Tobe 1999), Salicaceae (Furness 2011), Violaceae (Furness 2011). A hipótese de Furness (2011) vem recebendo suporte de diversos trabalhos, no entanto, é necessário que outras famílias de Malpighiales sejam amostradas para tal confirmação.

Avalos *et al.* (2020) encontraram tapete do tipo secretor em *S. jatrohifolium* e tapete invasivo (ameboide) não sincicial (*sensu* Pacini *et al.* 1985) em *S. bonariense*. Munshi & Farooq (1969) citam que, em *Stigmaphyllon periplocaefolium* f. *intermedium* Nied., o tapete forma um periplasmódio (sinônimo de tapete ameboide sincicial). *Stigmaphyllon* é parte do clado stigmaphylloide, uma linhagem derivada de Malpighiaceae (Davis & Anderson 2010). Uma vez que os três tipos de tapete foram registrados em *Stigmaphyllon* e que o tapete do tipo secretor é também registrado em espécies de linhagens basais de Malpighiaceae, e portanto, provavelmente, é o estado plesiomórfico do tapete na família, é possível que o tapete em algumas linhagens de *Stigmaphyllon* esteja passando por um processo de transformação de estado de caráter. Neste cenário, o tapete invasivo não sincicial pode ser considerado um estado transicional entre o tapete do tipo secretor e o tapete do tipo ameboide (invasivo sincicial). Corroborando esta hipótese e evidenciando esta possível transição de caráter, Furness (2011) registrou tapete plasmodial em Passifloraceae (Malpighiales) e atestou que este caráter pode significar uma apomorfia dessa família, já que na ordem o tapete secretor é considerado plesiomórfico (Furness 2011).

De acordo com Johri *et al.* (1992), as células do tapete em Malpighiaceae podem ser bi- ou tetranucleadas. Davis (1966) relata que o tapete de Malpighiaceae é composto por células que se tornam multinucleadas. O tapete das espécies basais de Malpighiaceae é composto por células que se tornam binucleadas. Neste. Em *G. glauca*, espécie de galphimioide, Johri *et al.* (1992) ilustraram o tapete sendo composto por células binucleadas no momento da formação das tétrades de microsporos. Nas espécies de linhagens derivadas de Malpighiaceae, *S. bonariense* e *S. jatrohifolium*, Avalos *et al.* (2020) observaram que, no momento em que as tétrades de microsporos são formadas, as células do tapete deixam de ser binucleadas e se tornam multinucleadas. No tapete de *M. coccigera*, Siddiqui (1968) também registrou células binucleadas que, ocasionalmente se tornam tetranucleadas. Em Elatinaceae, família irmã de Malpighiaceae, vários autores relataram células binucleadas no tapete (Kajale 1939; Raghavan & Srinivasan 1940; Davis 1966; Johri *et al.* 1992). Todos esses dados corroboram que o tapete com células binucleadas seja o estado plesiomórfico em Malpighiaceae. Em linhagens derivadas, o tapete permanece em um estado binucleado antes de se tornar multinucleado, ou seja, o estado plesiomórfico é uma parte transitória do desenvolvimento. Além disso, há grande conservantismo do estado binucleado entre as espécies das linhagens basais de

Malpighiaceae e de Elatinaceae. Em todas as espécies relatadas, tanto tapete quanto camadas médias são efêmeros.

Considerando a microsporogênese, a citocinese simultânea foi registrada em todas as espécies de linhagens basais estudadas neste trabalho. Neste tipo de citocinese, só há formação de parede celular após os dois eventos de divisão nuclear (Maheshwari 1950), ou seja, as duas fases da meiose ocorrerem. Em congruência, este caráter também foi registrado nas espécies de linhagens derivadas de Malpighiaceae *M. coccigera* (Siddiqui 1968), *S. bonariense* e *S. jatrophifolium* (Avalos *et al.* 2020). Ainda, a citocinese simultânea foi observada em outras famílias de Malpighiales, como Caryocaraceae (Godoi 2019 e referências citadas nele), Chrysobalanaceae (Furness 2013), Ochnaceae (Furness 2013), Peraceae (Franca & De-Paula 2017), Putranjivaceae (Tokuoka & Tobe 1999), Salicaceae (Furness 2011), e Violaceae (Furness 2011). Baseado no conservantismo deste caráter, Furness (2011) considerou que a citocinese simultânea é, provavelmente, o estado plesiomórfico em Malpighiales. Nossos dados sugerem que esse estado seja plesiomórfico também em Malpighiaceae.

É sabido que o arranjo das tétrades de microsporos guarda relação com o tipo de citocinese, devido à orientação dos fusos acromáticos durante a divisão celular. Assim, o arranjo tetraédrico é o mais comum após a citocinese simultânea (Furness *et al.* 2002). Davis (1966) declarou que tétrades tetraédricas, isobilaterais e decussadas podem ser encontradas em Malpighiaceae, enquanto Siddiqui (1968) observou tétrades romboidais, decussadas, isobilaterais e tetraédricas em *M. coccigera*. Como também observado nas espécies estudadas no presente trabalho, Avalos *et al.* (2020) registraram tétrades tetraédricas em espécies de *Stigmaphyllon*. Já em Elatinaceae, ocorrem tétrades isobilaterais e tetraédricas em *Bergia ammanioides* (Kajale 1939), e tetraédricas em *B. capensis* (Raghavan & Srinivasan 1940). Embora, o arranjo das tétrades de microsporos não pareça ser um sinal filogenético entre linhagens de Angiospermas (Furness *et al.* 2002), as espécies basais de Malpighiaceae apresentaram grande conservantismo no arranjo tetraédrico de suas tétrades. Contudo, é provável que isso esteja mais relacionado à forte relação entre a citocinese simultânea e a formação de tétrades tetraédricas, do que ao conservantismo do formato tetraédrico em si.

Em todas as espécies analisadas neste trabalho, os grãos de pólen são dispersos na forma binucleada. Este estado de caráter é compartilhado com outras espécies de Malpighiaceae, de linhagens basais e derivadas (Davis 1966; Siddiqui 1968; Johri *et al.* 1992; Avalos *et al.* 2020; conferir na Tabela 1). Sabe-se, ainda, que este caráter é

compartilhado com espécies de Elatinaceae (Kajale 1939; Raghavan & Srinivasan 1940) e de outras famílias de Malpighiales (Tokuoka & Tobe 1999; Furness 2011; 2013; Tobe & Raven 2011; Franca & De-Paula 2017; Godoi 2019). Furness (2011) destacou que, possivelmente, a dispersão dos grãos de pólen na forma binucleada seja uma condição plesiomórfica em Malpighiales. Os dados deste trabalho indicam que é possível que este caráter seja também plesiomórfico em Malpighiaceae.

Durante as coletas de *Byrsonima*, notamos intensa predação de botões florais jovens (com cerca de um milímetro de comprimento) por insetos. Estes herbívoros furam o botão e consomem as peças florais internas às sépalas, principalmente anteras e carpelos, de forma que não há como diferenciar os botões florais predados dos não predados olhando externamente. Neste cenário, poderíamos especular que as drusas produzidas nos tecidos das anteras de *Byrsonima* e *P. pyroidea* atuariam na defesa contra a predação. No entanto, como muito bem apontado por Paiva (2021), isso não faz sentido, uma vez que insetos herbívoros possuem adaptações no aparelho intestinal que permitem o consumo de material vegetal com cristais de oxalato de cálcio sem danos. É possível que as drusas, sobretudo aquelas que se encontram nas camadas médias, estejam relacionadas ao fornecimento de cálcio para o desenvolvimento do tapete e grãos de pólen, como proposto por Gębura & Winiarczyk (2016) em Commelinaceae.

Durante o desenvolvimento, as anteras de todas as espécies analisadas apresentaram abundância de compostos fenólicos. Em *G. gracilis*, o acúmulo de compostos fenólicos se deu principalmente na epiderme, por toda extensão das anteras maduras, e em algumas células parenquimáticas do conectivo, associadas ou não ao feixe vascular. Em *V. glaucophylla*, os compostos fenólicos se acumulam, principalmente, nas emergências das anteras, e nas células parenquimáticas adjacentes à epiderme na face abaxial. Já *P. pyroidea* apresenta intenso acúmulo de compostos fenólicos nas alas presentes nas anteras, na porção de epiderme que recobre o conectivo e no parênquima ao redor do feixe vascular. As duas espécies de *Byrsonima* foram as que acumularam mais compostos fenólicos, que são reconhecidos inclusive macroscopicamente, pela coloração escura observada no conectivo. De fato, nas anteras maduras, é possível registrar a presença de compostos fenólicos na epiderme que recobre o conectivo, inclusive adaxialmente, entre as tecas, e em células fundamentais do conectivo, destacando-se aquelas que constituem a bainha do feixe vascular. Ainda, em *Byrsonima* há intenso acúmulo de compostos fenólicos nas células que se diferenciam na porção abaxial dos microsporângios. Testes histoquímicos evidenciaram a deposição de compostos fenólicos

em todas as espécies, e em todos locais citados. Chama atenção que as regiões fenólicas assumiram diferentes tonalidades indicativas de sua presença durante os testes histoquímicos realizados neste trabalho, indicando variedade de compostos fenólicos totais associados às anteras de todas as espécies. O acúmulo de compostos fenólicos pode estar associado à diminuição da palatabilidade das anteras para insetos florívoros (Swain 1979).

A presença de alas nos microsporângios laterais das anteras de *P. pyroidea* é outra característica que a distingue das demais espécies analisadas. *Pterandra* e seu gênero irmão, *Acmanthera* (Anderson 1997), compartilham alas em suas anteras com os gêneros não proximalmente relacionados *Andersoniodoxa* (Davis *et al.* 2020) e *Lophanthera* Adr. Juss. (Anderson 1981), ambos representantes do clado galphimioide. É possível que as alas presentes nas anteras de *Pterandra* e *Acmanthera* sejam homólogas, no entanto, é provável que tais estruturas não tenham relação filogenética com as alas das anteras de *Andersoniodoxa* e *Lophanthera*. O presente trabalho foi o primeiro a descrever a ontogênese das alas das anteras de *Pterandra*, evidenciando a origem exclusivamente epidérmica dessas estruturas.

As emergências que ocorrem no ápice das anteras de *V. glaucophylla* é exclusiva da espécie (Anderson 1981), e este foi o primeiro trabalho a descrever a ontogênese dessas estruturas. A espécie compartilha apêndices nas anteras com outros gêneros no clado galphimioide, como *Andersoniodoxa* (Davis *et al.* 2020) e *Lophanthera* Adr. Juss. (Anderson 1981). No entanto, em *Andersoniodoxa* e *Lophanthera* esses apêndices possuem formato de alas (Davis *et al.* 2020; Anderson 1981), enquanto em *Verrucularia*, esses são observados como um agrupamento de vesículas, que podem ser apicais como em *V. glaucophylla*, ou ocuparem toda a extensão vertical das anteras como em *V. piresii* Anderson (Anderson 1981). É improvável que as emergências de *Verrucularia* sejam homólogas às alas de *Andersoniodoxa* e *Lophanthera*, já que, embora esses gêneros estejam incluídos no mesmo clado, *Verrucularia* não é proximalmente relacionada aos outros dois (Davis *et al.* 2020).

As células epidérmicas na face abaxial do conectivo de Malpighiaceae nos chamaram atenção por terem grande volume e serem distintas das demais células epidérmicas. Gates (1982) referiu a possibilidade destas células serem secretoras, mas, na literatura, poucos são os trabalhos que testam esta hipótese (Possobom *et al.* 2015; Arévalo-Rodrigues *et al.* 2020). Possobom *et al.* (2015) caracterizaram a secreção das glândulas do conectivo de *Diplopterys pubipetala* (A. Juss.) W.R. Anderson & C. Davis

(clado *stigmaphylloide*) como mista, contendo lipídeos, terpenos, polissacarídeos e proteínas. Arévalo-Rodrigues *et al.* (2020) realizaram diversos testes histoquímicos em espécies do clado *stigmaphylloide*, a fim de verificar a possível função secretora nestas células. Embora os testes histoquímicos não tenham sido positivos para a maior parte das espécies, os autores concluíram, a partir do aspecto das células, que elas constituem osmóforos e/ou elaióforos. Gates (1982) propôs que a secreção das glândulas do conectivo de *Malpighiaceae* poderia aumentar a adesão dos grãos de pólen ao ventre dos polinizadores e, por consequência, favorecer a polinização. Até o momento em que o presente trabalho foi escrito, contudo, não há publicações na literatura que testem esta hipótese. É evidente que as células epidérmicas na porção dorsal do conectivo são diferentes das demais células epidérmicas, nossos dados corroboram isto. Quanto à função delas, análises mais minuciosas e experimentais devem ser conduzidas e o número de espécies amostradas precisa ser ampliado para que se possa chegar a uma conclusão.

6. CONCLUSÃO

Entre as espécies basais de Malpighiaceae e as famílias próximas filogeneticamente, há grande conservantismo de estados de caracteres relativos ao desenvolvimento das anteras, sendo estes possíveis estados plesiomórficos na família. Dentre tais caracteres, pode-se citar o tipo de desenvolvimento das anteras, o tipo de tapete, o número de núcleos das células de tapete, o tipo de citocinese dos microsporocitos, o formato das tétrades de microsporos e o número de células presentes no grão de pólen no momento de sua dispersão.

A principal diferença encontrada nas espécies analisadas neste trabalho foi a terceira camada média de *P. pyroidea*, uma camada adicional em relação às demais espécies de Malpighiaceae com dados de desenvolvimento disponíveis na literatura. Já em relação ao desenvolvimento das anteras de espécies de linhagens derivadas já publicadas, a maior diferença está no tapete, no qual as células podem se tornar multinucleadas. Além disso, há o registro de tapete ameboide, indicando uma possível mudança de estado neste caráter, de secretor para ameboide, nas linhagens derivadas de Malpighiaceae. Somando-se as espécies analisadas neste trabalho às espécies disponíveis na literatura, tem-se que apenas 0,84% das espécies de Malpighiaceae têm o desenvolvimento de suas anteras, microsporogênese e microgametogênese descritos. É fundamental ampliar o número de espécies e clados amostrados em Malpighiaceae.

7. REFERÊNCIAS

- Alves-dos-Santos I, Machado IC, Gaglianone MC. 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis* 11: 544-557.
- Anderson C. 1997. Revision of *Pterandra* (Malpighiaceae). *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 21: 1-27.
- Anderson WR, Anderson C, Davis CC. 2006. Malpighiaceae. <https://webapps.lsa.umich.edu/herbarium/malpigh/>. 02 Ago 2022.
- Anderson WR. 1979. Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223.
- Anderson WR. 1981. Malpighiaceae. In *The botany of the Guayana Highland - Part XI. Memoirs of the New York Botanical Garden* 32: 21-305.
- Anderson WR. 1995. Notes on Neotropical Malpighiaceae - V. *Contributions from the University of Michigan Herbarium* 20: 15-36.
- Arévalo-Rodrigues G, Almeida RF, Cardoso-Gustavson P. 2020. Anatomy of staminal glands in the Stigmaphylloid clade sheds light into new morphotypes of elaiophores and osmophores in Malpighiaceae. *Plant Systematics and Evolution* 306: 1-9.
- Åstrand J, Knight C, Robson J, Talle B, Wilson ZA. 2021. Evolution and diversity of the angiosperm anther: trends in function and development. *Plant Reproduction* 34: 307-319.
- Avalos AA, Pablo TJ, Lattar EC, Ferrucci MS. 2020. Structure and development of anthers and connective glands in two species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae): are heteromorphic anthers related to division of labour? *Protoplasma* 257: 1165-1181.
- Bonifácio SKV. 2021. Evolução das glândulas calicinais de Malpighiaceae: prospecções da anatomia floral no contexto da ordem Malpighiales. Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. Disponível em: <http://hdl.handle.net/1843/40646>.
- Bonifácio SKV, de Almeida RF, Amorim AMA, Oliveira DMT. 2021. Floral synorganization in acmantheroid clade suggests hypotheses to explain elaiophore suppression in Malpighiaceae. *Flora* 281: 151870 doi: 10.1016/j.flora.2021.151870.
- Bonifácio SKV, Moura LL, Marzinek J, De-Paula OC. 2019. Comparative embryology of *Stiffia* and *Wunderlichia* and implications for its evolution in Asteraceae Botanical. *Journal of the Linnean Society* 189: 169-185.

- Briggs CL, Morris EC, Ashford, AE. 2005. Investigations into seed dormancy in *Grevillea linearifolia*, *G. buxifolia* and *G. sericea*: anatomy and histochemistry of the seed coat. *Annals of Botany* 96: 965-980.
- Coulter J., Chamberlain CJ. 1903. *Morphology of Angiosperms*. New York, D. Appleton and Co.
- Davis CC, Anderson WR. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* 97: 2031-2048.
- Davis CC, Schaefer H, Xi Z, Baum DA, Donoghue MJ Harmon LJ. 2014. Long-term morphological stasis maintained by a plant-pollinator mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111: 5914-5919.
- Davis CC, Marinho LC, Amorim AM. 2020. *Andersoniodoxa*, a replacement name for *Andersoniella* (Malpighiaceae). *Phytotaxa* 470: 121-122.
- Davis G. 1966. *Systematic embryology of the angiosperms*. New York, Wiley.
- de Almeida RF, van den Berg C. 2021. Molecular phylogeny and character mapping support generic adjustments in the Tetrapteroid clade (Malpighiaceae). *Nordic Journal of Botany* 39.
- Franca RO, De-Paula OC. 2017. Embryology of *Pera* (Peraceae, Malpighiales): systematics and evolutionary implications. *Journal of Plant Research* 130: 709-721.
- Furness CA, Rudall PJ, Sampson FB. 2002. Evolution of microsporogenesis in angiosperms International. *Journal of Plant Sciences* 163: 235-260.
- Furness CA. 2011. Comparative structure and development of pollen and tapetum in Malpighiales, with a focus on the parietal clade International. *Journal of Plant Sciences* 172: 980-1011.
- Furness CA. 2013. Evolution of pollen and tapetal characters in Ochnaceae (Malpighiales). *International Journal of Plant Sciences* 174: 1134-1152.
- Gates B. 1982. *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae) *Flora Neotropica* 30: 1-237.
- Gębura J, Winiarczyk K. 2016. A study on calcium oxalate crystals in *Tinantia anomala* (Commelinaceae) with special reference to ultrastructural changes during anther development. *Journal of Plant Research* 129: 685–695
- Godoi MVSD. 2019. Desenvolvimento da antera de *Caryocar brasiliense* e sua importância na sistemática e evolução de Malpighiales. Trabalho de Conclusão de Curso – Ciências Biológicas (Graduação), Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. Disponível em: <https://repositorio.ufu.br/handle/123456789/27727>.

- Gonçalves-Souza P, Schlindwein C, Paiva EAS. 2018. Floral resins of *Philodendron adamantinum* (Araceae): secretion, release and synchrony with pollination. *Acta Botanica Brasilica* 32: 392-401.
- Johansen DA. 1940. *Plant microtechnique*. New York, McGraw-Hill Books.
- Johri BM, Ambegaokar KB, Srivastava PS. 1992. *Comparative embryology of angiosperms*. Berlin, Springer-Verlag.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF. 2009. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. 3rd. ed. Sunderland, Sinauer Associates.
- Kajale LB. 1939. A contribution to the life-history of *Bergia ammanioides* Roxb. *Journal of the Indian Botanical Society* 18: 157-167.
- Kapil RN, Bhatnagar AK. 1994. The contribution of embryology to the systematics of the Euphorbiaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 145-159.
- Lersten NR. 2004. *Flowering plant embryology*. Ames, Blackwell Publishing.
- Maheshwari P. 1950. *An introduction to the embryology of angiosperms*. London, McGraw-Hill Book Company.
- Mello ACMP 2017. Anatomia foliar e floral de *Amorimia* (Malpighiaceae) e suas aplicações filogenéticas. Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. Disponível em: <http://hdl.handle.net/1843/35301>.
- Mello ACMP. 2022. Estrutura de flores e frutos em Malpighiaceae com ênfase no clado tetrapteróide. Tese de doutorado, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. Disponível em: <http://hdl.handle.net/1843/43368>.
- Miyashita RK, Nakasone HY, Lamoureux CH. 1964. Reproductive morphology of acerola (*Malpighia glabra* L.). *Technical bulletin / Hawaii Agricultural Experiment Station* 63: 1-31.
- Munshi M, Farooq M. 1969 The embryology of *Stigmaphyllon periplacaefolium* A. Juss. (Abstr). Johri BM, Kapil RN, Rashid A. (eds.) SEM morphology, anatomy and embryology of land plants. New Delhi, University of Delhi. p. 73- 74. *apud* Johri BM, Ambegaokar KB, Srivastava PS. 1992. *Comparative embryology of angiosperms*. Berlin, Springer-Verlag. p. 447.
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368-373.
- Pacini E, Franchi, GG, Hesse M. 1985. The tapetum: Its form, function, and possible phylogeny in Embryophyta. *Plant Systematics and Evolution* 149: 155-185.
- Paiva EAS. 2021. Do calcium oxalate crystals protect against herbivory? *The Science of Nature* 108: 1-7.

- Paiva EAS, Pinho SZ, Oliveira DMT. 2011. Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: Chiarini-Garcia H, Melo RCN. (eds.) Light microscopy: methods and protocols. New York, Springer/Humana Press. p. 37-49.
- Possobom CC, Guimarães E, Machado SR. 2015. Structure and secretion mechanisms of floral glands in *Diplopterys pubipetala* (Malpighiaceae), a neotropical species. *Flora* 211: 26-39.
- Raghavan TS, Srinivasan VK. 1940. A contribution to the life-history of *Bergia capensis* Linn. *Journal of the Indian Botanical Society* 283-291.
- Siddiqui SA. 1968. The microsporangium and the male gametophyte in *Malpighia coccigera* Linn. *Beiträge zur Biologie der Pflanzen* 44: 361-364.
- Singh B. 1959. Studies in the family Malpighiaceae. 1. The morphology of *Thryallis glauca* Kuntze. *Horticultural Advanced* 3: 1-19.
- Souto LS. 2011. Morfoanatomia de órgãos reprodutivos de cinco espécies de Malpighiaceae. Tese de doutorado, Universidade Estadual Paulista, Botucatu. Disponível em <http://hdl.handle.net/11449/104008>.
- Souto LS, Oliveira DMT. 2013. Evaluation of the floral vasculature of the *Janusia*, *Mascagnia* and *Tetrapteryx* species as a tool to explain the decrease of floral organs in Malpighiaceae. *Flora* 208: 351-359.
- Swain T. 1979. Tannins and lignins. In Rosenthal GA, Janzen DH. (eds.) *Herbivores: their interaction with secondary plant metabolites*. New York, Academic Press.
- Tobe H, Raven PH. 1984. An embryological contribution to systematics of the Chrysobalanaceae I. Tribe Chrysobalaneae. *The botanical magazine= Shokubutsugaku-zasshi* 97: 397-411.
- Tobe H, Raven PH. 2011. Embryology of the Irvingiaceae, a family with uncertain relationships among the Malpighiales. *Journal of Plant Research* 124: 577-591.
- Tokuoka T, Tobe H. 1999. Embryology of tribe Drypeteae, an enigmatic taxon of Euphorbiaceae. *Plant Systematics and Evolution* 215: 189-208.
- Vogel S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 55: 130-142.
- Wurdack KJ, Davis CC. 2009. Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life. *American Journal of Botany* 96: 1551-1570.
- Xi Z, Ruhfel BR, Schaefer H, Amorim AM, Sugumaram M, Wurdack KJ, Davis CC. 2012. Phylogenomics and a posteriori data partitioning resolve the Cretaceous

angiosperm radiation Malpighiales. *Proceedings of the National Academy of Sciences*
109: 17519-17524.

LEGENDAS DAS FIGURAS

Figura 1. Aspectos gerais das anteras das espécies de Malpighiaceae estudadas. (A-C) *Pterandra pyroidea*. (A) Secção transversal da antera na pré-antese. (B-C) Morfologia da antera em vista adaxial e abaxial, respectivamente. (D-F) *Byrsonima dealbata*. (D) Secção transversal da antera na pré-antese. (E-F) Morfologia da antera em vista adaxial e abaxial, respectivamente. (G-I) *Byrsonima intermedia*. (G) Secção transversal da antera na pré-antese. (H-I) Morfologia da antera em vista adaxial e abaxial, respectivamente. (J-L) *Galphimia gracilis*. (J) Secção transversal da antera na pré-antese. (K-L) Morfologia da antera em vista adaxial e abaxial, respectivamente. (M-O) *Verrucularia glaucophylla*. (M) Secção transversal da antera na pré-antese. (N-O) Morfologia da antera em vista adaxial e abaxial respectivamente. Barras de escala: A, D, G, J, M: 100µm; B-C, E-F, H-I, K-L, N-O: 1mm.

Figura 2. Antera de *Pterandra pyroidea* em secções transversais. (A) Primórdio da antera. (B) Antera jovem, já com formato bilobado e quatro regiões esporogênicas em formação, duas deles visíveis; notar a protoderme e a camada parietal primária em diferenciação. (C) Teca de uma antera jovem, no começo da diferenciação das camadas parietais secundárias externa e interna; observar diversas células em mitose. (D) Microsporângio durante as divisões celulares das camadas parietais secundárias. (E) Microsporângio em divisão celular na camada parietal terciária; notar aumento do número de camadas parietais em relação à figura anterior. (F-G) Antera ao final da morfogênese da parede dos microsporângios e do conectivo. (F) Vista geral. (G) Microsporângio com as seis camadas parietais formadas. (H) Microsporângio e seu tapete secretor; observar divisão nuclear e a presença de célula binucleada. (I) Vista geral da antera com tapete diferenciado; no conectivo, notar que o feixe vascular já apresenta elementos de vaso diferenciados; observar, ainda, a expansão anticlinal de parte das células epidérmicas do microsporângio lateral, formando a protuberância látero-basal. (J) Microsporângio com tétrades tetraédricas de microsporos. (K) Detalhe a parede da antera durante a maturação dos grãos de pólen; notar os espessamentos nas paredes das células do endotécio e as células do tapete e das camadas médias em degeneração. (L) Células do endotécio com espessamento fibroso e lignificado, em suas paredes. (M) Detalhe do grão de pólen bicelular. (N) Vista geral da antera durante a deiscência. Asterisco, ala da antera; ponta de seta: mitose; elipse tracejada, célula binucleada no tapete; seta, drusas; ar, célula arquesporial; en, endotécio; ep, epiderme; es, estômio; gc, célula generativa; ip, grão de pólen imaturo; ml, camadas médias; mm, microsporocito; pc, procâmbio; pd, protoderme; pp, camada parietal primária; sp, camada parietal secundária; ta, tapete; tt, tétrade; vb, feixe vascular; vc, célula vegetativa. Barras de escala: A-E, K: 20 µm; G-H, J, L-M: 10 µm; I: 50µm; F, N: 100µm.

Figura 3. Anteras de *Byrsonima dealbata* (A-L, N) e *Byrsonima intermedia* (M, O-Q) em secções transversais (A-N) e longitudinais (O-Q). (A) Antera jovem, com epiderme e camada parietal primária em diferenciação; notar que as células epidérmicas abaxiais já acumulam compostos fenólicos. (B) Teca de antera jovem com suas camadas parietais secundárias em diferenciação. (C) Teca da antera ao final da morfogênese da parede dos microsporângios, com cinco camadas de células. (D) Vista geral da antera ao final da morfogênese; no conectivo, notar a epiderme com células fenólicas evidentes, tanto abaxial quanto adaxialmente, e a presença de idioblastos fenólicos volumosos, dispostos abaxialmente aos microsporângios. (E) Pormenor do microsporângio ao final da morfogênese da antera. (F) Microsporângio com a parede diferenciada, evidenciando as cinco camadas que a compõem e o tapete com células densas. (G) Detalhe do tapete

secretor; notar célula poliplóide (círculo tracejado). (H) Microsporângio durante a meiose dos microsporocitos; notar que não há formação de parede entre os núcleos, caracterizando citocinese simultânea. (I-J) Microsporângio após a meiose e formação das tétrades tetraédricas de microsporos; em (J), observar detalhe do tapete. (K) Microsporângio com grãos de pólen imaturos; notar as camadas médias comprimidas. (L) Vista geral da antera com pólen imaturo; notar a epiderme fenólica na face abaxial e adaxial do conectivo e na bainha do feixe vascular. (M) Microsporângio durante a deiscência; na parede da antera, notar a epiderme persistente e as células do endotécio com espessamento secundário lignificado e a presença de algumas drusas. (N) Detalhe do pólen maduro, que é bicelular. (O-Q) Testes histoquímicos na antera em deiscência. (O) Secção controle, observada em água. (P) Coloração com vermelho de rutênio, evidenciando que apenas as paredes celulares reagiram. (Q) Reação ao cloreto férrico, mais intensa na bainha do feixe vascular, e no protoplasto dos idioblastos. Ponta de seta vazada, idioblastos com conteúdo fenólico na face abaxial dos microsporângios; seta, drusas; ar, célula arquesporial; en, endotécio; ep, epiderme; gc, célula generativa; ml, camadas médias; mm, microsporocitos; pp, camada parietal primária; sp, camada parietal secundária; ta, tapete; tt, tétrade; vb, feixe vascular; vc, célula vegetativa. Barras de escala: A-C, E, M: 20 μ m; D, O-P: 50 μ m; F-K, N: 10 μ m; L, Q: 100 μ m.

Figura 4. Antera de *Galphimia gracilis* em secções transversais. (A) Primórdio da antera. (B) Antera jovem com a camada primária em diferenciação. (C) Antera jovem com as duas camadas parietais secundárias em diferenciação. (D) Microsporângio durante a formação das camadas parietais (ponta de seta indica mitose); notar as células arquesporais. (E) Microsporângio ao final da morfogênese da parede da antera, com as cinco camadas de células formadas. (F) Detalhe do tapete secretor; notar células binucleadas (elipse tracejada) e células volumosas na região fundamental abaxial do conectivo (ponta de seta vazada). (G) Microsporângio durante a meiose dos microsporocitos; notar a ausência de parede celular entre os núcleos, caracterizando a meiose simultânea. (H) Microsporângio contendo as tétrades tetraédricas de microsporos. (I) Microsporângio durante a maturação dos grãos de pólen. (J) Detalhe de microsporângio de antera em deiscência; notar a epiderme persistente com conteúdo fenólico e o espessamento fibroso e muito delgado nas células do endotécio. (K) Vista geral da antera durante a antese; notar que a epiderme é fenólica, com células abaxiais maiores e mais conspícuas que as adaxiais, e que as células adjacentes à epiderme também têm espessamento secundário lignificado; notar, ainda, a presença de grandes idioblastos fenólicos, que formam uma faixa imersa na região fundamental, abaxialmente ao feixe, enquanto idioblastos adaxiais ao feixe são menores e dispostos irregularmente. (L) Detalhe do endotécio diferenciado no conectivo. (M) Detalhe do grão de pólen maduro. Ponta de seta vazada, idioblastos fenólicos do conectivo no início da diferenciação; ar, célula arquesporial; en, endotécio; ep, epiderme; es, estômio; gc, célula generativa; ip, grão de pólen imaturo; ml, camadas médias; mm, microsporocito; pd, protoderme; pp, camada parietal primária; sp, camada parietal secundária; ta, tapete; tt, tétrade; vc, célula vegetativa. Barras de escala: A, D-E, G-H, J, L: 20 μ m; B-C, F, I: 50 μ m; K: 100 μ m; M: 10 μ m.

Figura 5. Antera de *Verrucularia glaucophylla* em secções transversais. (A) Antera jovem, com epiderme e camada parietal primária já diferenciadas. (B) Microsporângio lateral com formação de projeção apical, inicialmente formada por células epidérmicas que se dividiram e aumentaram de volume. (C) Teca ao final da produção das camadas que delimitam o microsporângio. (D) Teca exibindo um microsporângio lateral, evidenciando o tecido fundamental da parede da antera que protrude em direção as células epidérmicas, compondo uma emergência; notar, na parede do microsporângio, todos os estratos formados enquanto a meiose ocorre a partir dos microsporocitos. (E) Detalhe de

microsporocitos durante a meiose, notar ausência de parede celular durante o processo de divisão, configurando a citocinese simultânea. (F) Detalhe da emergência de microsporângio lateral, imediatamente após a produção das tétrades tetraédricas de microsporos. (G) Detalhe do microsporângio durante a maturação do pólen, mostrando o tapete secretor, com célula binucleada (elipse tracejada) (H) Teca de antera próxima à deiscência; notar como o espessamento fibroso das células do endotécio é mais conspícuo nos microsporângios medianos que nos laterais; notar o espessamento fibroso, semelhante ao do endotécio, nas células do conectivo adjacentes à epiderme na face abaxial da antera (destaque na figura na posição marcada pelo quadrado tracejado); notar o aspecto floculado do conteúdo protoplasmático das células da emergência. (I) Detalhe do grão de pólen maduro no momento da deiscência. Asterisco, emergência apical da antera; ar, célula arquesporial; en, endotécio; ep, epiderme; gc, célula generativa; ip, grão de pólen imaturo; ml, camadas médias; mm, microsporocito; mp, grão de pólen maduro; pp, camada parietal primária; sp, camada parietal secundária; ta, tapete; tt, tétrade; vc, célula vegetativa. Barras de escala: A-B, E, G: 20 μ m; C-D, F: 50 μ m; I: 10 μ m; H: 100 μ m.

FIGURAS

Figura 1

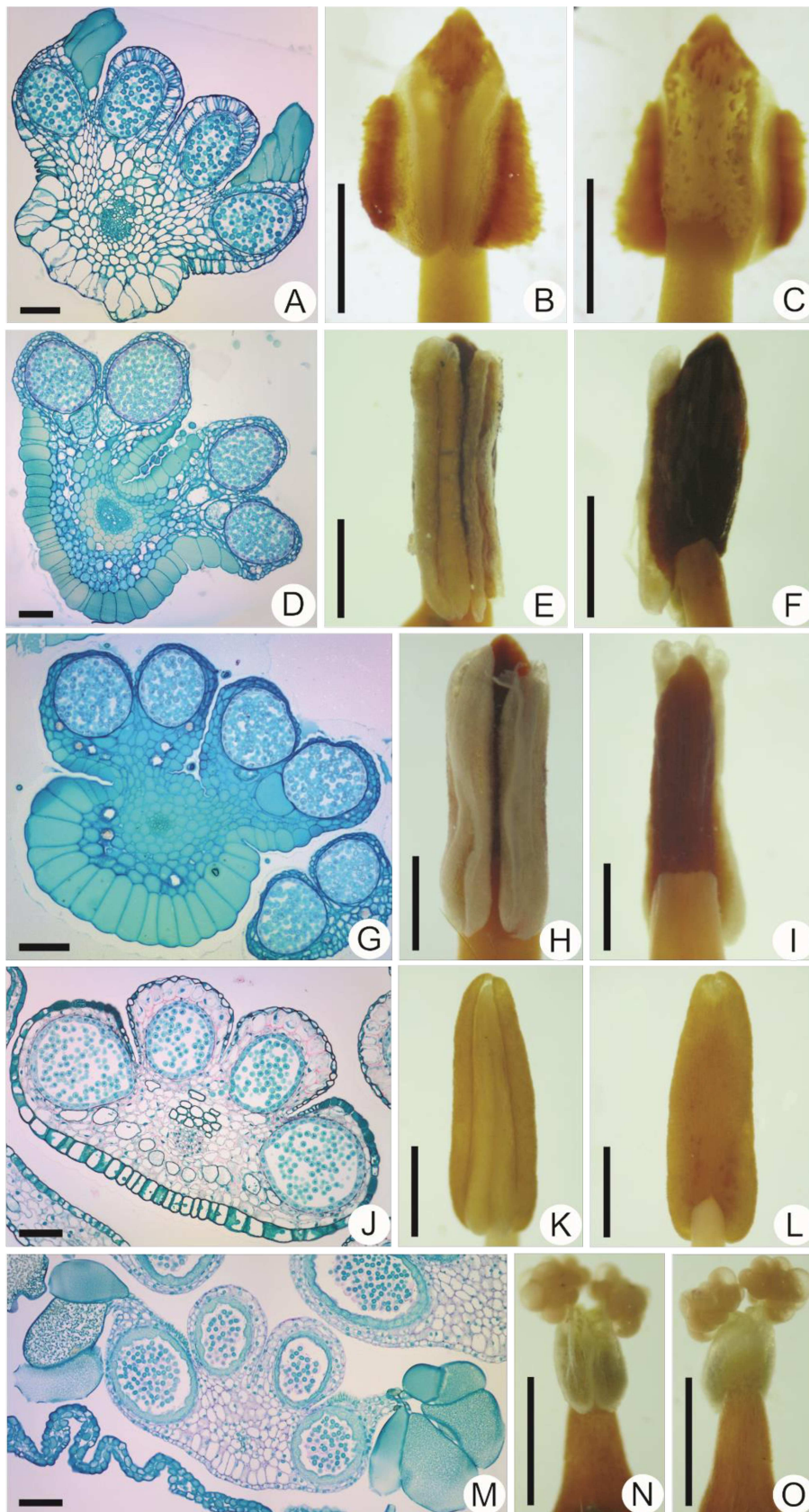


Figura 2

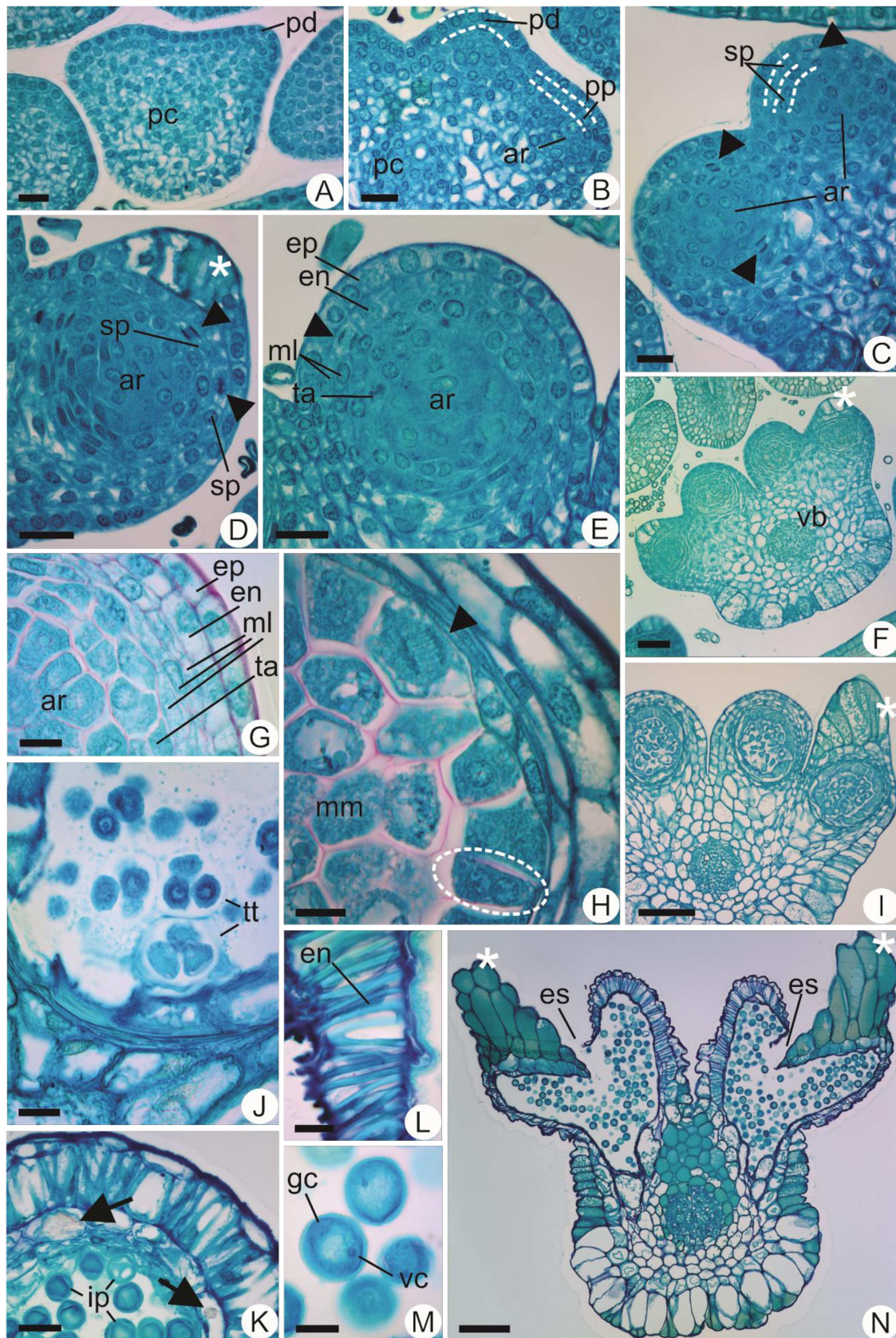


Figura 3

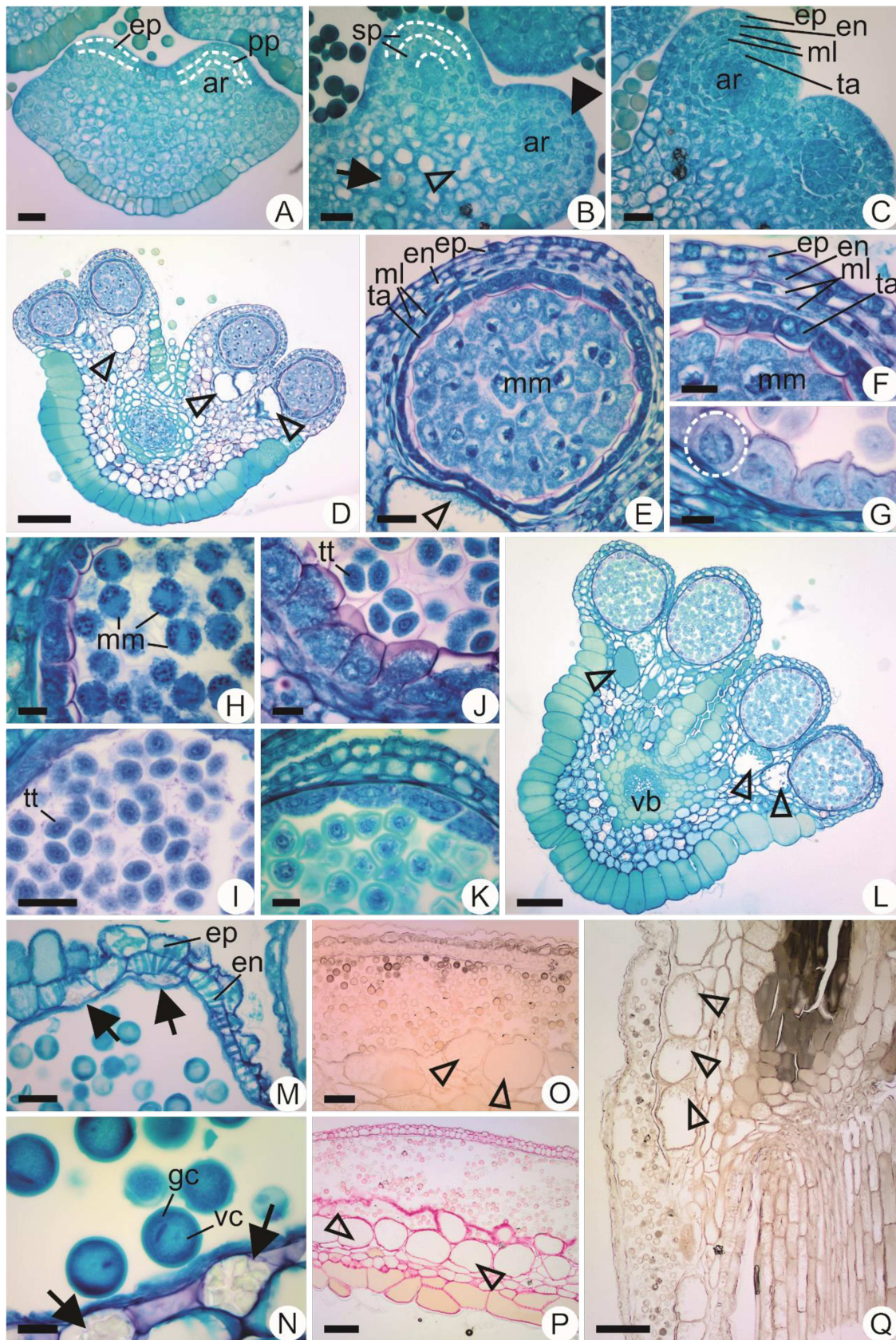


Figura 4

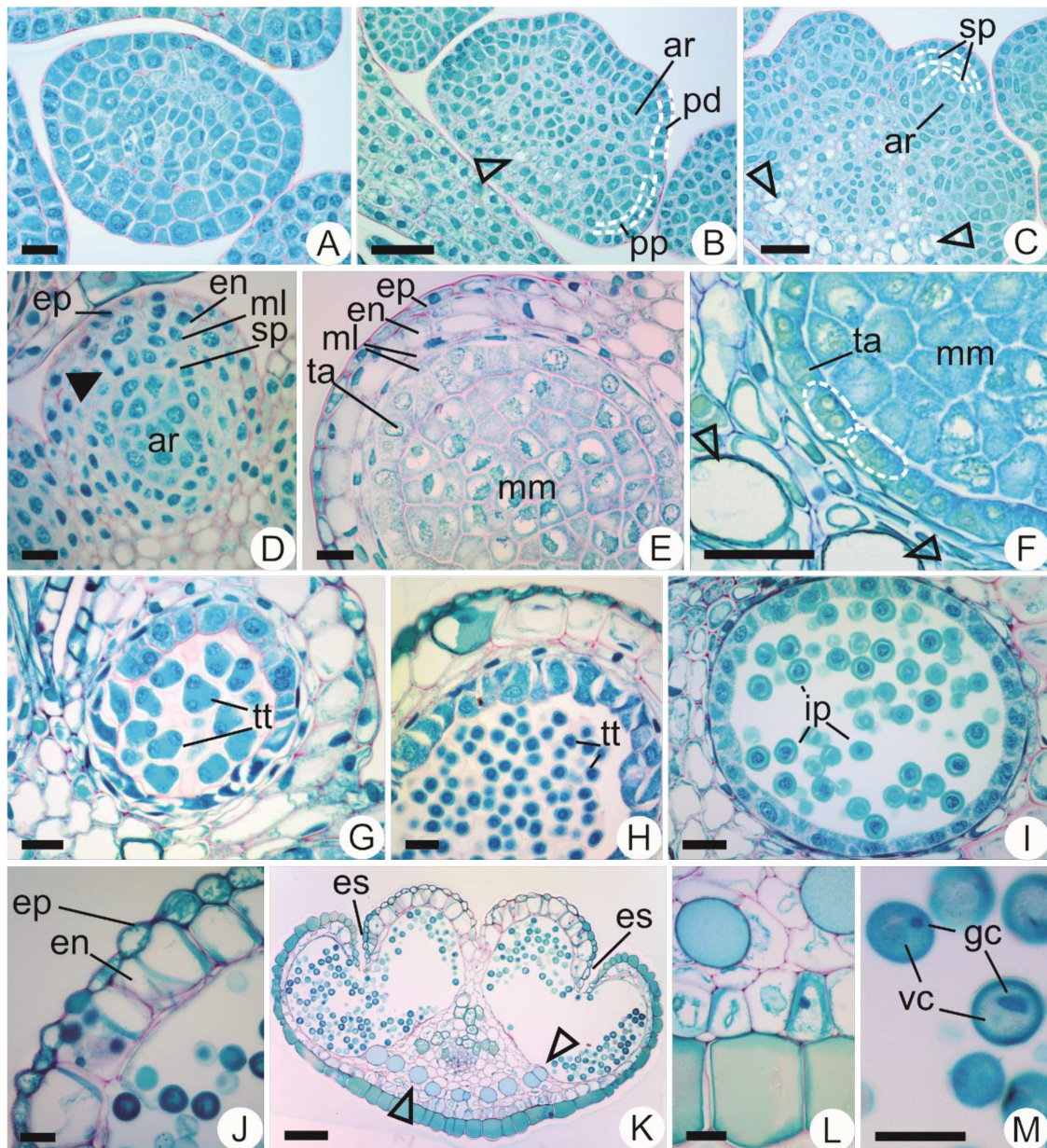


Figura 5

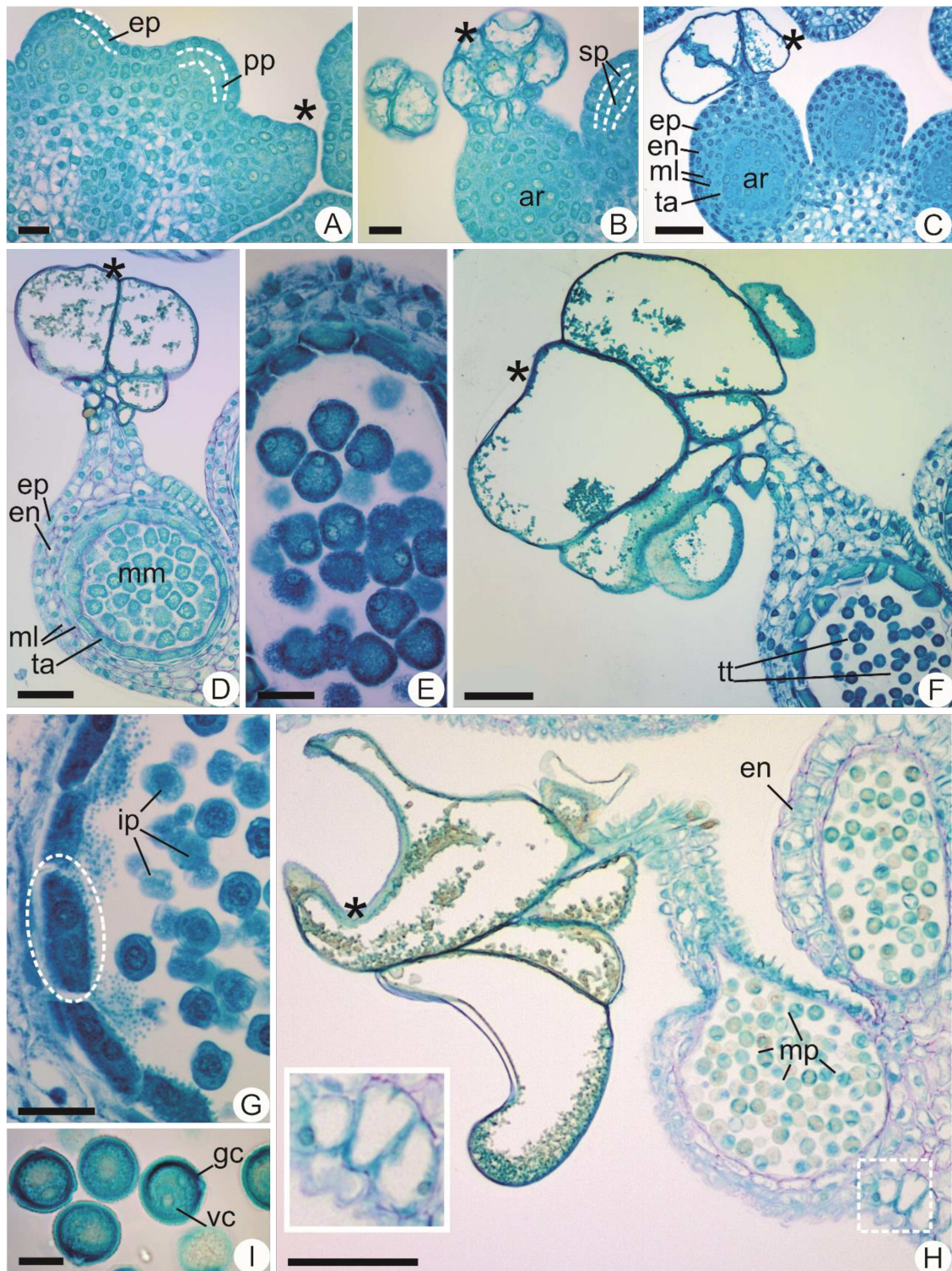


TABELA 1

Caracteres do desenvolvimento de anteras de Malpighiaceae e outras famílias de Malpighiales e seus estados (estados de caráter plesiomórficos, observados nas espécies de linhagens basais de Malpighiaceae, estão destacados com negrito).

	Número de camadas parietais	Tipo de desenvolvimento das anteras	Tipo de tapete	Número de núcleos no tapete	Tipo de citocinese	Formato da tétrade	Número de células no pólen
Malpighiaceae							
<i>Byrsonima dealbata</i> Griseb. ¹ (byrsonimoide)	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico	duas
<i>Byrsonima intermedia</i> A.Juss. ¹ (byrsonimoide)	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico	duas
<i>Galphima glauca</i> Cav. ² (galphimioide)	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	decussato e isobilateral	duas
<i>Galphimia gracilis</i> Bartl. ¹ (galphimioide)	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico	duas
<i>Pterandra pyroidea</i> A.Juss. ¹ (acmantheroide)	seis	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico	duas
<i>Verrucularia glaucophylla</i> Juss. ¹ (galphimioide)	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico	duas
<i>Malpighia coccigera</i> L. ³ (malpighioide)	cinco	Básico	secretor	dois, ocasionalmente multinucleado	simultânea	decussato, isobilateral, tetraédrico e romboidal	duas
<i>Malpighia glabra</i> L. ⁴ (malpighioide)	cinco	Básico	secretor	-	-	-	duas
<i>Stigmaphyllon bonariense</i> (Hook. & Arn.) C.E. Anderson ⁵ (stigmaphylloide)	cinco	Básico	ameboide não sincicial	multinucleado	simultânea	tetraédrico	duas
<i>Stigmaphyllon periplocaefolium</i> f. <i>intermedium</i> Nied. ⁶ (stigmaphylloide)	-	-	ameboide sincicial	-	-	-	-

<i>Stigmaphyllon jathrophifolium</i> A. Juss. ⁵ (stigmaphylloide)	cinco	Básico	secretor	multinucleado	simultânea	tetraédrico	duas
---	-------	--------	----------	---------------	------------	-------------	------

Caryocaraceae⁷

<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	quatro	Dicotiledôneo	secretor	um	simultânea	tetraédrico	duas
--------------------------------------	--------	---------------	----------	----	------------	-------------	------

Chrysobalanaceae⁸

<i>Chrysobalancus icaco</i> L.	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico, ocasionalmente decussato	duas
<i>Licania apetala</i> Fritsch	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico, ocasionalmente decussato	duas
<i>Licania michauxii</i> Prance	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico, ocasionalmente decussato	duas

Elatinaceae

<i>Bergia ammanioides</i> Roxb. ⁹	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	tetraédrico, bilateral em menor proporção	duas
<i>Bergia capensis</i> L. ¹⁰	cinco	Básico	secretor	dois	-	tetraédrico, bilateral em menor proporção	duas

Irvingiaceae¹¹

<i>Irvingia gabonensis</i> Baill. ex Lanen.	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	predominante tetraédrico	duas
<i>Irvingia smithii</i> Hook.f.	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	predominante tetraédrico	duas

Putranjivaceae¹²

<i>Drypetes integerrima</i> (Koidz.) Hosok.	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	predominante tetraédrico	duas
<i>Drypetes arguta</i> Hutch.	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	predominante tetraédrico	duas
<i>Drypetes gerrardnii</i> Hutch.	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	predominante tetraédrico	duas
<i>Drypetes gerrardinoides</i> Radcl.-Sm.	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	predominante tetraédrico	duas
<i>Putranjiva formosana</i> Kaneh. & Sasaki	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	predominante tetraédrico	duas
<i>Putranjiva matsumurae</i> Koidz.	cinco	Básico	secretor	dois	simultânea	predominante tetraédrico	duas

Os números na tabela indicam os trabalhos de onde estes dados foram retirados: 1- dados apresentados neste trabalho; 2- Singh 1959; 3- Siddiqui 1968; 4- Miyashita 1964; 5 - Avalos *et al.* 2020; 6 - Johri 1992; 7- Godoi 2019; 8- Tobe & Raven 1984; 9- Kajale 1939; 10- Raghavan & Srinivasan 1940; 11- Tobe & Raven 2011; 12 - Tokuoka & Tobe 1999. (-) dados não disponíveis.