



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



SARAH BARBOSA REIS

**ESTRUTURA FLORAL DE ESPÉCIES DA TRIBO COCOSEAE E
ALIADOS (ARECACEAE)**

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

Área de Concentração Morfologia Vegetal

BELO HORIZONTE – MG

2012



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



SARAH BARBOSA REIS

**ESTRUTURA FLORAL DE ESPÉCIES DA TRIBO COCOSEAE E
ALIADOS (ARECACEAE)**

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

Área de Concentração Morfologia Vegetal

**Orientadora: Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira
Universidade Federal de Minas Gerais**

**Coorientador: Prof. Dr. Orlando Cavalari de-Paula
Universidade Federal do Paraná**

BELO HORIZONTE – MG

2012

Reis, Sarah Barbosa.

Estrutura floral de espécies da tribo Cocoseae e aliados (Arecaceae).
[manuscrito] / Sarah Barbosa Reis. – 2012.

52 f. : il. ; 29,5 cm.

Orientadora: Denise Maria Trombert de Oliveira. Coorientador: Orlando Cavalari de-Paula.

Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Minas Gerais,
Departamento de Botânica.

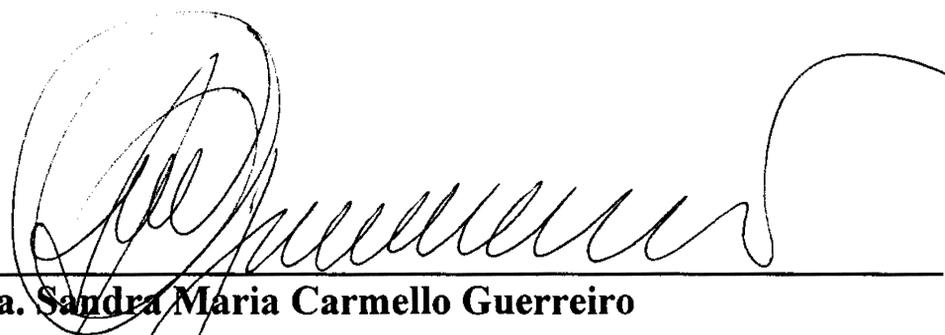
1. Anatomia vegetal – Teses. 2. Morfologia vegetal. 3. Flores – Trópicos – Teses. 3. Botânica – Teses. 4. Reinhardtieae. 5. Roystoneae. 6. Carpelos. I. Oliveira, Denise Maria Trombert de. II. De-Paula, Orlando Cavalari. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Departamento de Botânica. IV. Título.

CDU: 581.4

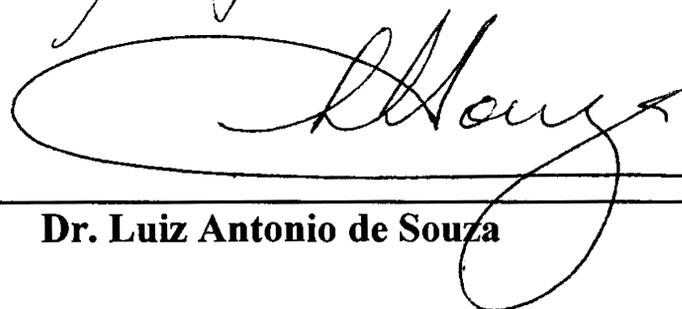
**Dissertação defendida e aprovada, em 16 de fevereiro de 2012, pela banca
examinadora constituída pelos professores:**



Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira - Orientadora



Dra. Sandra Maria Carmello Guerreiro



Dr. Luiz Antonio de Souza

AGRADECIMENTOS

À CAPES, pela bolsa de mestrado.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal da UFMG, em nome de todos os professores e funcionários.

À Profa. Denise Maria Trombert de Oliveira e ao Prof. Orlando Cavalari De-Paula, por me orientarem na realização deste trabalho, me dando incentivo e estímulo e mostrando o quanto são maravilhosas as estruturas reprodutivas das plantas.

Aos colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal, por compartilharem experiências de trabalho, me ajudando a desenvolver a técnica que utilizei neste projeto. Aos funcionários e amigos do Departamento de Botânica e do ICB, especialmente Ana Paula Martins Oliveira, por ser um exemplo de dedicação e amor ao trabalho. Aos professores da UFMG, especialmente os que ministraram disciplinas que cursei, as quais foram muito importantes para minha formação e para a concepção deste projeto.

Às pessoas que me ajudaram na localização e coleta do material estudado, especialmente ao Fernando Augusto de Oliveira e Silveira, Vanessa Azevedo e Charles Barbosa Silva; ao Lukas Daneu, Diogo Rocha e Thiago Araújo, por ajudarem a localizar, coletar e montar exsicata de *Bactris gasipaes* no Centro de Estudos e Pesquisas da Lavoura Cacaueira; ao Jardim Botânico Inhotim, na pessoa do Prof. Eduardo Gomes Gonçalves, atualmente docente da UFMG, por permitir a coleta de material botânico, e a José André Verneck Monteiro e Pedro Lage Viana, por viabilizarem a coleta.

À Profa. Sandra Maria Carnelo-Guerreiro e ao Prof. Luiz Antônio de Souza, pela participação na banca avaliadora deste trabalho e pelas suas valiosas sugestões. E ao Prof. Fernando Henrique Aguiar Vale, suplente da banca, que contribuiu positivamente para a melhoria deste trabalho, com críticas e sugestões.

Aos meus familiares que me receberam em Belo Horizonte, aos muitos amigos que fiz aqui; estas pessoas ajudaram na minha adaptação a esta cidade. À minha família, por me ensinar que realizar as coisas da vida com amor e empenho significa dar o melhor de mim mesma. A Deus, que me faz acreditar que todas as coisas da vida têm o princípio do bem.

SUMÁRIO

	Página
Resumo.....	1
<i>Abstract</i>	2
Introdução.....	3
Objetivos.....	7
Materiais e métodos.....	8
Resultados.....	10
Morfologia da inflorescência.....	10
Flor estaminada.....	10
Flor pistilada.....	14
Discussão.....	17
Referências bibliográficas.....	23
Tabelas.....	27
Figuras.....	37

Sumário de tabelas e figuras

	Página
Tabela 1. Morfologia da inflorescência.....	28
Tabela 2. Vascularização das flores estaminadas.....	29
Tabela 3. Anatomia do perianto das flores estaminadas.....	30
Tabela 4. Anatomia das anteras.....	31
Tabela 5. Anatomia dos pistilódios.....	32
Tabela 6. Vascularização das flores pistiladas.....	33
Tabela 7. Anatomia do perianto das flores pistiladas.....	34
Tabela 8. Anatomia dos ovários.....	35
Tabela 9. Anatomia dos estaminódios.....	36
Figura 1. Posicionamento de Cocoseae em estudos filogenéticos mais relevantes.....	38
Figura 2. Análises isoladas e combinadas de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae.....	39
Figura 3. Morfologia de inflorescências.....	40
Figura 4. Diagramas das flores estaminadas de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae.....	41
Figura 5. Vascularização do botão da flor estaminada de <i>Roystonea oleracea</i>	42
Figura 6. Vascularização do botão da flor estaminada de <i>Acrocomia aculeata</i>	43
Figura 7. Vascularização do botão da flor estaminada de <i>Reinhardtia gracilis</i>	44
Figura 8. Secções transversais das sépalas e pétalas das flores estaminadas de espécies de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae.....	45
Figura 9. Secções transversais de anteras e pistilódios da flor estaminada espécies de Cocoseae e Roystoneae.....	46
Figura 10. Diagramas das flores pistiladas de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae.....	47
Figura 11. Vascularização do botão da flor pistilada de <i>Aiphanes horrida</i>	48
Figura 12. Vascularização do botão da flor pistilada de <i>Bactris gasipaes</i>	49
Figura 13. Vascularização do botão da flor pistilada de <i>Allagoptera campestris</i>	50
Figura 14. Pétalas e sépalas de flores pistiladas de Cocoseae e Roystoneae.....	51

Figura 15. Carpelos e estaminódios da flor pistilada de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae.....	52
--	----

REIS, S.B. 2012. **Estrutura floral de espécies da tribo Cocoseae e aliados (Arecaceae)**. Dissertação (Mestrado) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. 52p.

RESUMO

A família Arecaceae tem espécies distribuídas principalmente nos trópicos; uma das regiões mais ricas em diversidade é a América do Sul, onde muitas espécies da subfamília Arecoideae estão presentes. Cocoseae é uma tribo diversa, pertencente a esta subfamília, cujos gêneros passaram por recorrentes classificações filogenéticas e o clado RRC (Reinhardtieae, Roystoneae e Cocoseae) foi recentemente proposto. Este trabalho tem como objetivo principal avaliar morfoanatomicamente flores de *Roystonea oleracea* (tribo Roystoneae), *Reinhardtia gracilis* (tribo Reinhardtieae, recentemente inserida em Cocoseae) e as seguintes espécies de Cocoseae: *Acrocomia aculeata*, *Aiphanes horrida*, *Bactris gasipaes* (subtribo Bactridinae), *Allagoptera campestris*, *Butia archeri* e *Syagrus glaucescens* (tribo Attaleinae), procurando características que possam auxiliar na delimitação deste grupo. O material foi coletado em ambiente natural e em Jardim Botânico, sendo submetido a metodologia usual em anatomia vegetal. As espécies estudadas apresentam características morfoanatômicas coerentes com as encontradas em espécies de Arecaceae. A compreensão da vascularização dos verticilos foi importante para caracterizar as estruturas residuais, uma vez que as flores do clado RRC são diclinas. A avaliação da vascularização também apontou estruturas que estão passando por processo de redução, como foi notado em sépalas avascularizadas em *R. oleracea* e em espécies da subtribo Bactridinae e vascularizadas e ricas em fenólicos nas espécies de Attaleinae e em *R. gracilis*. O carpelo das espécies de Attaleinae e de *R. gracilis* é caracterizado pela fusão pós-genital, enquanto os carpelos são completamente fundidos em *R. oleracea* e nas espécies de Bactridinae. A vascularização dos carpelos e óvulos é complexa e variável dentro do clado RRC. As características que agrupam o clado RRC são a presença de androceu com anteras dorsifixas, bitecas e introrsas. As características comuns às espécies de Cocoseae e Reinhardtieae são a presença de ovário trilobular, com um óvulo por lóculo, anátropo, bitegumentado, com presença de fenólicos no tegumento interno. A caracterização morfoanatômica da flor de espécies do clado RRC apresenta maior potencial taxonômico para a identificação das subtribos.

Palavras-chave: Reinhardtieae, Roystoneae, fusão pós-genital de carpelos, anatomia floral.

REIS, S.B. 2012. **Floral structure of species of the tribe Cocoseae and allies (Arecaceae)**. M.Sc. Thesis – Biological Sciences Institute, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte. 52p.

ABSTRACT

The family Arecaceae occurs mainly in the tropics, with richest diversity in South America, where many species of the subfamily Arecoideae are present. Cocoseae belongs to the Arecoideae whose genera have undergone recurrent phylogenetic classification and the clade RRC (Reinhardtieae, Roystoneae, and Cocoseae) was recently proposed. This study aims assessing the structure of the flowers of *Roystonea oleracea* (tribe Roystoneae), *Reinhardtia gracilis* (tribe Reinhardtieae), and some species of Cocoseae: *Acrocomia aculeata*, *Aiphanes horrida*, *Bactris gasipaes* (subtribe Bactridinae), *Allagoptera campestris*, *Butia archeri*, and *Syagrus glaucescens* (Attaleinae tribe), looking for features that can assist in the circumscription of this group. The material was collected from the natural environment and collections of the Botanical Garden, submitted to usual methodology in plant anatomy. The species have features previously described for Arecaceae. The trimerous condition is present in all species, although *R. gracilis* to be polyandrous. Vasculature of the whorls was important to identify residual structures, since flowers of the RRC clade are diclinous. Vasculature also pointed structures that are reducing; in sepals of *R. oleracea* and subtribe Bactridinae are unvascularized, and Attaleinae and *R. gracilis* has vascularized sepals. Attaleinae and *R. gracilis* has post-genital fusion of the carpels, and *R. oleracea* and Bactridinae has carpels completely fused. The vasculature of carpels and ovule is complex and variable within the clade RRC. The common features of RRC clade are dorsifixed, introrse, and dithecae anthers. Cocoseae and Reinhardtieae has trilobular ovary, with one ovule per locule; anatropous and bitegmic ovule, with phenolic inner integument. The structure of flowers of the RRC clade has taxonomic potential for distinguish subtribes.

Key words: Reinhardtieae, Roystoneae, post-genital fusion of carpels, floral anatomy.

INTRODUÇÃO

Arecaceae Schultz tem cerca de 2.400 espécies de distribuição pantropical, com centros de diversidade localizados na América do Sul e na região da Malásia (Eiserhardt et al., 2011), o que tem sido correlacionado com elevados níveis de umidade (Salm et al., 2007; Eiserhardt et al., 2011). As palmeiras são facilmente distinguidas na vegetação devido à presença de folhas pinadas ou palmadas, agrupadas em uma coroa terminal (Dransfield et al., 2008). No entanto, as espécies de Arecaceae possuem significativa variabilidade morfológica em seus órgãos vegetativos e reprodutivos, que as permitem ocupar os mais diversos *habitats* (Dransfield et al., 2008). Muitas espécies possuem importância econômica, como a produção de fibras de *Aphandra natalia* (Balslev & A.J. Hend.) Barfod e *Lepidocaryum tenue* (Mart.), e os frutos e as sementes de *Cocos nucifera* L., *Phoenix dactylifera* L. e *Elaeis guineensis* Jacq.. Além desses usos, o cultivo de palmeiras com fins ornamentais também é muito comum (Dransfield et al., 2008).

Estudos filogenéticos recentes, conduzidos por Dransfield et al. (2005) e por Asmussen et al. (2006), reorganizaram Arecaceae, dividindo-a em cinco subfamílias, denominadas Calamoideae Beilschm (21 gêneros), Nypoideae Griff. (um gênero), Coryphoideae Burnett (45 gêneros), Ceroxyloideae Drude (oito gêneros) e Arecoideae Burnett (112 gêneros).

Cocoseae Mart. é uma tribo pertencente a Arecoideae e alguns de seus gêneros são amplamente distribuídos na América do Sul (Dransfield et al., 2008). Na classificação proposta por Dransfield et al. (2005), Cocoseae foi subdivida em três tribos: Attaleinae Drude (11 gêneros), Bactridinae Drude (quatro gêneros) e Elaeidinae Drude (dois gêneros). Na Figura 1, observa-se o histórico da classificação filogenética de Cocoseae; notar que os gêneros *Reinhardtia* e *Roystonea* relacionam-se com esta tribo de diversas formas, dependendo do material genético utilizado. No entanto, Baker et al. (2011), combinando dados de RPK e RPB2, agruparam Reinhardtieae, Roystoneae e Cocoseae no clado RRC (Figura 2).

As inflorescências em Arecaceae podem ser do tipo *hapaxanthy*, surgindo a partir do meristema apical em uma única ocasião, após um longo período vegetativo, levando o indivíduo à morte após esta fase; ou do tipo pleonântico, em que as inflorescências são produzidas diversas vezes, a partir de meristemas interfoliares (Moore & Uhl, 1982). Este é o tipo mais comum entre as espécies (Saunders, 1939) e todos os gêneros de Cocoseae são pleonânticos (Dransfield et al., 2008).

Do ponto de vista morfológico, as inflorescências podem ser ramificadas ou em espiga, com variações nas brácteas, bractéolas e profilos (Moore & Uhl, 1982; Dransfield et al., 2008). As flores em Arecaceae são diclinas ou monoclinas (Saunders, 1939; Moore & Uhl, 1982; Dransfield et al., 2008) e, segundo Moore & Uhl (1982), as flores tendem à diclinia e os indivíduos tendem à dioicia. Dessa forma, flores em diversos estágios de diclinia podem ser encontradas, tanto em indivíduos dioicos quanto monoicos, assim como diferentes padrões de organização das flores nas raques e raquilas (Dransfield et al., 2008).

A organização das flores diclinas em tríades, em que uma flor pistilada central associa-se a duas flores estaminadas laterais, é considerada uma possível sinapomorfia para a subfamília Arecoideae (Dransfield et al., 2008). A tribo Chamaedoreae, foi recentemente inserida na subfamília Arecoideae (Dransfield et al., 2005), porém alguns gêneros dessa tribo, tais como *Gaussia*, *Hyophorbe* e *Synecanthus*, não se organizam em tríades e sim em um complexo denominado *acervulus*. Neste tipo de organização, estão presentes de dois a 13 ápices florais, com uma ou duas flores pistiladas, próximas à bráctea, e de uma até 12 flores estaminadas, posicionadas distalmente (Uhl, 1978; Dransfield et al., 2008; Ortega-Chávez & Stauffer, 2011).

A diclinia em algumas flores é dada pelo aborto de estames ou pistilos, levando a flor à unissexualidade (Mitchell & Diggle, 2005). Em *Phoenix dactylifera*, foi relatada a presença de algumas flores hermafroditas (DeMason & Tisserat, 1980) e estudos do desenvolvimento floral de flores diclinas revelaram que esta condição é ocasionada pela interrupção das divisões celulares nas regiões produtoras dos estames e carpelos (Daher et al., 2010). Como foi observado que não ocorre morte celular nesses órgãos, Masmoudi-Allouche et al. (2009) aplicaram reguladores de crescimento em flores pistiladas de *Phoenix dactylifera*, em fase anterior à diferenciação celular do estaminódio, induzindo o desenvolvimento de estames férteis, inclusive com produção de grãos de pólen viáveis.

O gineceu das espécies de Arecaceae é, normalmente, constituído por três carpelos (Saunders, 1939; Dransfield et al., 2008), porém algumas espécies podem formar até dez unidades (Uhl & Moore, 1971). A vascularização carpelar é bastante variada; na maioria das espécies de que se têm estudos, podem-se distinguir feixes ventrais, dorsais e laterais, porém, em algumas, os feixes ventrais não se diferenciam (Uhl & Moore, 1971). Os carpelos de algumas espécies de *Hyophorbe* recebem uma vascularização complexa, que se divide em feixes dorsais e ventrais (Uhl, 1978). Óvulos podem ser supridos por um ou até 15 feixes vasculares, que podem ter origem ventral, dorsal, lateral ou ser oriundos do estelo do carpelo (Uhl &

Moore, 1971).

A poliandria é um fenômeno comum em Arecaceae e ocorre em diversos grupos (Dransfield et al., 2008). Segundo estudos de Uhl & Dransfield (1984), mecanismos não homólogos podem levar a essa condição em grupos diferentes, o que reafirma a importância de estudos do desenvolvimento de estruturas reprodutivas que agregam valor taxonômico. Os 120 (ou mais de 900) estames presentes no androceu de espécies dos gêneros *Phytelephas*, *Palandra* e *Ammandra* diferenciam-se centrifugamente (Uhl & Moore, 1977a), assim como em *Aphandra* (Barfod & Uhl, 2001), que possui de 400 a 650 estames (Barfod e Uhl 2001). Em espécies de *Ptychosperma*, o androceu também é poliândrico, mas com menor número de estames; esta variação se dá pelo surgimento de novos primórdios antepétalos, que apresentam organização claramente trímera (Uhl, 1976). Existem também casos de redução de estames, como ocorre em algumas espécies de *Dypsis* que apresentam apenas três estames (Dransfield et al., 2008). Rudall et al. (2003) consideraram que a redução dos estames em *Dypsis* pode ter ocorrido múltiplas vezes, devido à grande variação entre as espécies com três estames.

Em Cocoseae, há espécies dioicas e monoicas, com inflorescências ramificadas ou em espiga, e as flores são diclinas, organizadas em tríades, exceto nos indivíduos dioicos (Dransfield et al., 2008). São consideradas sinapomorfias de Cocoseae a presença de estaminódios marcantes que se fundem e formam um anel ao redor do ovário, formação de bráctea diferenciada e lenhosa, que envolve toda a inflorescência, e de estaminódio marcante, que se funde e forma um anel ao redor do ovário (Dransfield et al., 2008; Baker et al., 2011).

Os mecanismos de polinização de Cocoseae são os mais estudados em Arecaceae e, em algumas espécies, foram revelados mecanismos de termogênese, que, dentre outras implicações, contribui para a formação de tubo polínico e difusão do perfume floral (Barfod et al., 2011). Importantes estudos do desenvolvimento de inflorescência e flores foram realizados em Cocoseae, com *Cocos nucifera* (Perera et al., 2010) e *Elaeis guineensis* (Adam et al., 2005). Nestes trabalhos, foi demonstrado que o tempo para a diferenciação da inflorescência é longo, podendo levar de dois a três anos, apesar da morfogênese floral levar cerca de um ano e a determinação sexual menos de um mês. Em *Elaeis guineensis*, uma espécie dioica, Adam et al. (2005) observaram o desenvolvimento de tríades nos indivíduos femininos, porém as flores estaminadas tornam-se estéreis ao fim do desenvolvimento. Uhl & Moore (1971), estudando o gineceu de algumas espécies de Cocoseae, encontrou carpelos e óvulos com vascularização complexa; em

algumas espécies, os feixes ventrais são indistintos ou o carpelo pode apresentar uma linha de cordões ventrais meristemáticos.

Em Arecaceae, as características florais possuem grande valor taxonômico, pois ajudam a delimitar grupos monofiléticos, como foi observado no gênero *Chamaedorea*, que possui grande número de espécies (Askgaard et al., 2008), e no gênero *Raphis* (Giddey et al., 2009), em que dois grupos podem ser distinguidos por meio de características do filete. Uhl & Dransfield (1984) destacaram que a compreensão da estrutura morfológica das flores em Arecaceae é importante para evitar que falsas homologias sejam determinadas, o que pode ocasionar a interpretação de relações filogenéticas equivocadas. Além disso, o estudo da vascularização floral, com destaque para o número, disposição e comportamento dos feixes vasculares, pode ajudar a resolver problemas morfológicos (Puri, 1951).

Neste sentido, a compreensão da estrutura floral de espécies de Cocoseae e aliados pode auxiliar na compreensão das relações filogenéticas desse clado.

OBJETIVOS

Este trabalho tem como objetivo principal compreender a morfologia e anatomia floral de algumas espécies do clado RRC (Reinhardtieae, Roystoneae e Cocoseae), tendo em vista que esta estrutura tem importância na classificação filogenética para a subfamília Arecoideae.

Especificamente, este trabalho pretende caracterizar estruturalmente, por meio de avaliações morfoanatômicas, as inflorescências e flores de *Allagoptera campestris* (Mart.) Kuntze, *Butia archeri* (Glassman) Glassman e *Syagrus glaucescens* A. Glaziov ex Becc. (espécies pertencentes à subtribo Attaleinae), *Bactris gasipaes* Kunth., *Acrocomia aculeata* (Jacq.) Lodd. ex Mart. e *Aiphanes horrida* (Jacq.) Burret. (espécies pertencentes à subtribo Bactridinae), todas pertencentes a Cocoseae; de *Reinhardtia gracilis* (H. Wendl.) Drude ex Dammer (posição discutível, Reinhardtieae, possivelmente inserindo-se em Cocoseae) e *Roystonea oleracea* (Jacq.) O.F. Cook (Roystoneae, próxima a Cocoseae), buscando caracteres padrão para o clado. Pretende-se, ainda, verificar a presença de estruturas florais reduzidas nas flores estaminadas e pistiladas, discutindo sua distribuição no clado RRC e caracterizando-as morfoanatomicamente quando presentes.

MATERIAL E MÉTODOS

Ramos férteis de espécies de Cocoseae e aliados foram coletados segundo o apresentado na Tabela 1. Parte do material foi depositada no Herbário BHCb e parte foi processada para o estudo estrutural.

Tabela 1. Taxa de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae estudados e seus respectivos dados de coleta.

Tribo	Subtribo	Espécie	Nº de herbário	Local de coletas
Cocoseae Mart.				
	Attaleinae Drude			
		<i>Allagoptera campestris</i> (Mart.) Kuntze	BHCb 144.287	PN da Serra do Cipó, Santana do Riacho e Montes Claros (MG)
		<i>Butia archeri</i> (Glassman) Glassman	BHCb 144.288	Jardim Botânico Inhotim, Brumadinho (MG)
		<i>Syagrus glaucescens</i> A. Glaziou ex Becc.	BHCb 144.286	PN da Serra do Cipó, Santana do Riacho e Jardim Botânico Inhotim, Brumadinho (MG)
Bactridinae Drude				
		<i>Acrocomia aculeata</i> (Jacq.) Lodd. ex Mart.	BHCb 149.985	PN Nacional da Serra do Cipó, Santana do Riacho e Montes Claros (MG)
		<i>Aiphanes horrida</i> (Jacq.) Burret	BHCb 144.285	Jardim Botânico Inhotim, Brumadinho (MG)
		<i>Bactris gasipaes</i> Kunth.	CEPEC 128.304	CEPLAC, Itabuna (BA)
Reinhardtieae J. Dransf., N.W. Uhl, Asmussen, W.J. Baker, M.M. Harley & C.E. Lewis				
		<i>Reinhardtia gracilis</i> (H. Wendl.) Drude ex Dammer	BHCb 154.095	Jardim Botânico Inhotim, Brumadinho (MG)
Roystoneae J. Dransf., N.W. Uhl, Asmussen, W.J. Baker, M.M. Harley & C.E. Lewis				
		<i>Roystonea oleracea</i> (Jacq.) O.F. Cook	JB1 2029	Jardim Botânico Inhotim, Brumadinho (MG)

Botões florais e flores em antese foram fixados em FAA 50 (Johansen, 1940) durante 48 horas, passando-se a vácuo. Outras amostras de material similar foram fixadas na solução de Karnovsky (Karnovsky, 1965), durante 24 horas. Todas as amostras foram armazenadas em etanol 50% com glicerina (9:1), após lenta desidratação até este teor etílico no caso do último fixador.

As amostras foram desidratadas em série etílica, infiltradas e incluídas em 2(hidroxietyl)-metacrilato (Leica[®]) segundo as recomendações de Paiva et al. (2011). Séries de secções transversais e longitudinais foram obtidas em micrótomo rotativo Zeiss Hyrax M40 e Jung Biocut 2035, coradas com azul de toluidina 0,05% em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien et al., 1964, modificado) e contrastadas com solução aquosa diluída de vermelho de rutênio (E.A.S. Paiva, comunicação pessoal), sendo montadas em resina sintética.

Foram realizados os seguintes testes histoquímicos: detecção de fenólicos totais com cloreto de ferro III (Johansen, 1940) e detecção de lignina com floroglucinol em meio ácido (Johansen, 1940).

O laminário obtido foi analisado e os pontos mais importantes foram registrados em fotomicrografias obtidas em fotomicroscópio Zeiss Primo Star e em fotoestereomicroscópio Zeiss Stemi 2000-C, ambos com câmera digital Canon Power Shot A650 acoplada. Os diagramas foram elaborados com utilização de programas de ilustração vetorial (Corel Draw X4[®]), ilustrando-se sobre fotomicrografias.

A descrição morfológica do perianto foi realizada de acordo com Webberling (1989).

RESULTADOS

Morfologia da inflorescência

As inflorescências das espécies estudadas são pleonânticas, interfolares e envolvidas por uma bráctea modificada, espadiciforme, lenhosa e persistente (Fig. 3A e F); nas inflorescências de *Reinhardtia gracilis*, a bráctea lenhosa é ausente (Fig. 3B). A bráctea que protege a inflorescência possui apenas estrias longitudinais em *Roystonea oleracea*, *Butia archeri*, *Syagrus glaucescens* e *Allagoptera campestris* (Fig. 3C), exibindo pequenas projeções pontiagudas recobrimdo toda a superfície e espinhos dispersos em *Acrocomia aculeata*, *Aiphanes horrida* (Fig. 3D) e *Bactris gasipaes*. As inflorescências possuem uma raque principal, de onde partem inúmeras raquillas (Fig. 3A-B, E-F), exceto em *A. campestris*, cuja inflorescência não é ramificada (Fig. 3G-H).

Na base da raque de *Allagoptera campestris* e das raquillas das demais espécies exceto *Bactris gasipaes*, estão presentes tríades (Fig. 3B, E e H) e, no ápice da raque e das raquillas, numerosas flores estaminadas estão isoladas (Fig. 3E-G). Em *B. gasipaes*, flores pistiladas distribuem-se irregularmente ao longo de toda raquila, assim como as flores estaminadas, que são mais numerosas, porém não formando tríades (Fig. 3F). Em *Aiphanes horrida*, além das tríades, observam-se também díades, em que uma flor pistilada está associada a uma única flor estaminada (Fig. 3I).

O resumo dos resultados da morfologia das inflorescências encontra-se na Tabela 1.

Flor estaminada

Os botões florais estaminados apresentam formato alongado, de ápice agudo e coloração variando de amarelo a verde claro. Nas espécies estudadas, as flores estaminadas compartilham as seguintes características morfológicas: flores heteroclamídeas, de perianto trímero e verticilos alternos, sem adnações (Fig. 4A-E).

As flores estaminadas são sésseis (Fig. 5A, 6A) ou subsésseis (Fig. 7A), com receptáculo possuindo de três a oito traços vasculares (Fig. 5B, 6B, 7B).

O cálice de todas as espécies é trímero, com sépalas imbricadas do tipo contorcida para a direita em *Roystonea oleracea* (Fig. 4A) e *Butia archeri* (Fig. 4E) e contorcida para a esquerda em *Acrocomia aculeata* e *Aiphanes horrida* (Fig. 4B). As sépalas de *Bactris gasipaes* (Fig. 4C) e *Syagrus glaucescens* (Fig. 4F) são valvares na base e livres no ápice. Em *Reinhardtia gracilis* (Fig. 4D), e *Allagoptera*

campestris (Fig. E) as sépalas são cocleadas descendentes. As pétalas também são trímeras e valvares em todas as espécies (Fig. 4A-G).

Em todas as espécies, são emitidos três traços para cada sépala (Fig. 5C, 6B, 7C). É frequente a ramificação desses traços ainda no receptáculo (Fig. 7C), embora as sépalas de *R. oleracea* (Fig. 5C-D), *A. horrida* e *Bactris gasipaes* não sejam vascularizadas.

A corola é trímera, dialipétala, valvar (Fig. 4A-E). Um traço é emitido para cada pétala (Fig. 5D, 6C, 7D), o qual se ramifica no receptáculo (Fig. 5E, 6D, 7E) como ocorre nas sépalas. Após a individualização das pétalas, e ao longo de seu comprimento, o número de feixes vasculares pode ainda aumentar, diminuindo apenas na porção distal.

Na maioria das espécies estudadas, o androceu é constituído por seis estames, dispostos em dois verticilos de três estames cada (Fig. 4A-B, D), o primeiro oposto às sépalas e o segundo oposto às pétalas. Esta condição pode ser confirmada pela análise da vascularização, quando se verifica que o androceu forma dois verticilos de três traços cada, os mais externos opostos às sépalas e os mais internos opostos às pétalas (Fig. 5E-F, 6E-F). Em *Reinhardtia gracilis*, ocorrem 15 estames, organizados em quatro verticilos; no segundo verticilo são observados seis estames e, nos demais, ocorrem apenas três unidades por verticilo (Fig. 4C). A análise dos traços vasculares confirma que o segundo verticilo é duplicado, recebendo seis traços vasculares, enquanto cada um dos demais recebe apenas três (Fig. 7E). Em *Allagoptera campestris*, ocorrem de cinco a sete estames, dispostos em dois verticilos (Fig. 4E). O feixe vascular é observado no filete até a região do conectivo (Fig. 5H, 6H, 7F-G).

Todas as flores estaminadas apresentam pistilódio (Fig. 4A-B, 5F-G, 6F-G), exceto *Bactris gasipaes* (Fig. 4D) e *Reinhardtia gracilis* (Fig. 4C, 7E-G); em *Allagoptera campestris*, o pistilódio pode ou não estar presente (Fig. 4E). Os pistilódios são globosos na base e trilobados no ápice (Fig. 6G), exceto em *Roystonea oleracea* que não possui lobos (Fig. 5G). Nas espécies que apresentam pistilódio foi observada a emissão de três (*Aiphanes horrida*, *Butia archeri* e *Syagrus glaucescens*) ou nove (*R. oleracea*, Fig. 5E, e *Acrocomia aculeata*, Fig. 6E) traços vasculares, que se restringem à base e não vascularizam ao longo da estrutura (Fig. 5G, 6G). Nas espécies que não possuem pistilódio, não foram observados traços vasculares residuais, que seriam destinados aos carpelos (Fig. 7E-F).

Anatomicamente, as variações observadas permitem reconhecer e caracterizar as várias espécies. A epiderme das sépalas é uniestratificada,

composta por células poliédricas e vacuoladas, com conteúdo fenólico em *Reinhardtia gracilis* (Fig. 8E). Estômatos foram observados na maioria das espécies exceto em *Acrocomia aculeata*, *Aiphanes horrida* e *Bactris gasipaes*. Os bordos das sépalas *Butia archeri* e *Allagoptera campestris* estão conectados por meio de grandes idioblastos contendo ráfides (*capillinection*) (Fig. 8H) e nas demais espécies as células epidérmicas da região de conexão não se diferem das demais células epidérmicas. O mesofilo de *Roystonea oleracea* (Fig. 8A), *A. horrida* (Fig. 8C) e *Bactris gasipaes* (Fig. 8D) é exclusivamente parenquimático e não possui vascularização. Nas demais espécies, o mesofilo da sépala possui feixes vasculares colaterais (Fig. 8E). Células com fenólicos estão presentes no mesofilo de todas as espécies, exceto em *R. oleracea* (Fig. 8A) e *B. gasipaes* (Fig. 8D). Em *A. aculeata* (Fig. 8B), *B. archeri* (Fig. 8F), *Syagrus glaucescens* (Fig. 8G) e *A. campestris* (Fig. 8H), os idioblastos fenólicos estão dispersos pelo mesofilo. Os estratos celulares que constituem o mesofilo delgado das sépalas de *R. oleracea* (Fig. 8A), *A. horrida* (Fig. 8C) e *B. gasipaes* (Fig. 8D), são contínuos assim como em *R. gracilis* (Fig. 8E), cujo mesofilo têm espessura intermediária. Nas demais espécies o mesofilo da sépala é caracterizado pela região dorsal que possui mais camadas celulares e pela região do bordo que possui um número reduzido de camadas celulares (Fig. 8B, F-H).

A epiderme das pétalas é uniestratificada, constituída por células de paredes delgadas e planas (Fig. 8I, K-P), exceto em *Acrocomia aculeata*, em que as paredes periclinais externas são convexas (Fig. 8J). Estômatos não foram observados em *Reinhardtia gracilis* e *Roystonea oleracea*, e caracterizou as demais espécies (Fig. 8L). Em *Butia archeri* (Fig. 8N) e *Allagoptera campestris* a conexão entre as pétalas também é do tipo *capillinection*, caracterizada por tricomas contendo ráfides presentes; nas demais espécies a conexão entre pétalas é do tipo *dentonection*, caracterizado por células epidérmicas papilosas, com a parede periclinal externa levemente projetada (Fig. 8I).

O mesofilo é delgado em *Roystonea oleracea* (Fig. 8I), *Acrocomia aculeata* (Fig. 8J), *Aiphanes horrida* (Fig. 8K), *Butia archeri* (Fig. 8N) e *Allagoptera campestris* (Fig. 8P); em *Bactris gasipaes*, o mesofilo é espesso (Fig. 8L) e intermediário em *Reinhardtia gracilis* (Fig. 8M) e *Syagrus glaucescens* (Fig. 8O). Feixes vasculares estão presentes na pétala de todas as espécies, localizando-se próximos à face abaxial da epiderme em *A. campestris* (Fig. 8P) e centralmente no mesofilo nas demais espécies. Em *R. oleracea*, *A. aculeata* (Fig. 8J), *A. horrida*, *B. gasipaes* e *S. glaucescens* (Fig. 8O), blocos de fibras isolados estão presentes, alternos aos feixes vasculares. Nas demais espécies, as fibras estão associadas

aos feixes vasculares. Idioblastos fenólicos estão dispersos no mesofilo da maioria das espécies, porém ausentes em *B. gasipaes* (Fig. 8L); em *A. campestris*, formam uma faixa junto à face adaxial (Fig. 8P).

Os filetes possuem epiderme uniestratificada, composta por células pequenas e cubóides (Fig. 9A). Estômatos e tricomas são ausentes. Idioblastos fenólicos distribuem-se próximos ao feixe vascular do tipo colateral (Fig. 9A) e são ausentes em *Bactris gasipaes* e em *Acrocomia aculeata*. As anteras são longas, dorsifixas, bitecas (Fig. 9B), introrsas (Fig. 5H, 6H, 7G) e de deiscência longitudinal, com idioblastos fenólicos encontrados adjacentes ao feixe vascular no conectivo (Fig. 9B). As anteras possuem parede composta por epiderme persistente, com paredes periclinais externas levemente convexas, endotécio caracterizado por células com ornamentações filiformes na parede, exceto em *Roystonea oleracea* e *Reinhardtia gracilis*, o número de camadas médias variou entre três (*Aiphanes horrida* e *Allagoptera campestris*), duas (*Roystonea oleracea*, *Acrocomia aculeata*, *Aiphanes horrida* e *Butia archeri*) e uma (*Bactris gasipaes* e *Reinhardtia gracilis*) sendo o tapete do tipo glandular (Fig. 9C). A região do estômio é caracterizada por células pequenas e achatadas. Em *Acrocomia aculeata* (Fig. 9D), *Aiphanes horrida* e *Bactris gasipaes*, idioblastos contendo ráfides estão presentes entre os microsporângios de cada teca.

Os pistilódios possuem epiderme externa uniestratificada com células cubóides (Fig. 9E-I). Na porção apical do pistilódio de *Aiphanes horrida*, a epiderme no contato entre os carpelos tem células alongadas radialmente (Fig. 9E). Estômatos e tricomas são ausentes. A região fundamental do pistilódio é parenquimática (Fig. 9E-I) e idioblastos fenólicos são comuns (Fig. 9E-F, H), exceto em *Acrocomia aculeata* (Fig. 9G). Os pistilódios apresentam lóculo somente em *Roystonea oleracea* (Fig. 9F) e *Butia archeri* (Fig. 9H). Em *R. oleracea* a epiderme interna apresenta células arredondadas no plano transversal e alongadas no sentido longitudinal (Fig. 9F), enquanto as células de *B. Archeri* são isodiamétricas (Fig. 9H). Apenas em *R. oleracea* idioblastos contendo ráfides estão presentes no mesofilo da porção apical do pistilódio (Fig. 9I). Somente *B. archeri* apresenta óvulo rudimentar, composto por massa homogênea de células (Fig. 9H).

O resumo dos resultados referentes às flores estaminadas encontram-se nas Tabelas 2-5.

Flor pistilada

As flores pistiladas apresentam formato arredondado e coloração variando de amarelo a verde claro. São trímeras, heteroclamídeas, com verticilos alternos (Fig. 10A-F). O gineceu de todas as espécies é tricarpelar, sincárpico (Fig. 10A-G), de ovário súpero. As flores pistiladas são sésseis (Fig. 11A, 12A, 13A) ou subsésseis.

Na raquila, duas regiões são distintas: uma onde estão presentes feixes vasculares de maior calibre e outra em que estão presentes feixes vasculares menores (Fig. 11B, 12B, 13B). Esta porção é o receptáculo das flores pistiladas das espécies estudadas, imerso na raquila.

O cálice e corola são trímeros. As sépalas são conatas em *Bactris gasipaes* (Fig. 10D), valvares na base e livres no ápice em *Acrocomia aculeata* (Fig. 10B). As sépalas são imbricadas do tipo contorcida para a esquerda em *Aiphanes horrida* (Fig. 10C) e para a direita em *Allagoptera campestris* (Fig. 10G); em *Roystonea oleracea* (Fig. 10A), *Reinhardtia gracilis* (Fig. 10E), *Butia archeri* e *Syagrus glaucescens* (Fig. 10F) as sépalas são imbricadas do tipo cocleado descendente. As pétalas são conatas em *Bactris gasipaes* (Fig. 10D), valvares em *Roystonea oleracea* (Fig. 10A), *Aiphanes horrida* (Fig. 10C) e *Reinhardtia gracilis* (Fig. 10E). Nas demais espécies as pétalas são imbricadas do tipo contorcido para a esquerda em *Butia archeri* e *Syagrus glaucescens* (Fig. 10F) e para a direita em *Allagoptera campestris* (Fig. 10G) e imbricadas do tipo cocleado descendente em *Acrocomia aculeata* (Fig. 10B).

Três traços são emitidos para cada sépala (Fig. 11B, 12B, 13B), no entanto não chegam a vascularizar o cálice em *Roystonea oleracea* e *Aiphanes horrida* (Fig. 11C-F). Nas demais espécies, estes traços se ramificam e vascularizam as sépalas (Fig. 12C-D, 13C-G). Em *R. oleracea*, *Acrocomia aculeata*, *Reinhardtia gracilis*, *Butia archeri*, *Syagrus glaucescens* e *Allagoptera campestris*, as pétalas são espiraladas (Fig. 10A-B, E-F), sendo valvares em *A. horrida* (Fig. 10C E 11H); em *Bactris gasipaes*, as pétalas são conatas em grande extensão (Fig. 12E-G), valvares no ápice (Fig. 10D). Um traço vascular é emitido para cada pétala, o qual se ramifica intensamente no receptáculo (Fig. 11D, 12C, 13C).

Os estaminódios fundem-se na base e formam um anel que envolve os carpelos (Fig. 11E), exceto em *Bactris gasipaes* (Fig. 12D-G) e *Allagoptera campestris* (Fig. 13D-G), que não possuem anel estaminoidal. Em *Reinhardtia gracilis*, os estaminódios são livres e o verticilo oposto à pétala é duplicado como nas flores estaminadas. Em *Butia archeri* há grande variação, pois o estaminódio pode formar um anel ou se diferenciar em estames com anteras. Três traços

vasculares opostos às sépalas e três às pétalas são emitidos aos estaminódios (Fig. 11G); em *R. gracilis*, são emitidos três traços opostos às sépalas e seis traços opostos às pétalas.

O gineceu possui três óvulos, um por carpelo (Fig. 10B-F), exceto em *Roystonea oleracea*, que possui apenas um óvulo em um dos carpelos (Fig. 10A, 11F). O pistilo tem estilete apical e o estigma possui a região adaxial receptiva.

São emitidos vários traços carpelares, não sendo possível distinguir dorsais, ventrais e laterais (Fig. 11E, 12D-G, 13C-D).

Nas sépalas e pétalas das flores pistiladas, a epiderme é uniestratificada, composta por células poliédricas (Fig. 14A-G). Estômatos foram observados na maioria das espécies (Fig. 12 A), exceto nas sépalas de *Aiphanes horrida*, *Bactris gasipaes* e *Reinhardtia gracilis* e pétalas de *R. gracilis* e *Roystonea oleracea*. Tricomas contendo ráfides são encontrados no bordo das sépalas e pétalas de *Butia archeri* (Fig. 12B) e *Allagoptera campestris*. O mesofilo das sépalas e pétalas varia como nas flores estaminadas (Fig. 14A-G). Sépalas e pétalas têm diferentes graus de vascularização e esclerificação; as sépalas são vascularizadas, exceto em *R. oleracea* (Fig. 14G) e *A. horrida* (Fig. 14D), assim como as pétalas, exceto em *R. oleracea*. Blocos de fibras estão intercalados aos feixes vasculares nas pétalas de *B. gasipaes* e *Acrocomia aculeata* (Fig. 14F). Idioblastos contendo ráfides são observados nas sépalas de *R. oleracea* (Fig. 14G) e pétalas de *A. aculeata* (Fig. 14F), *A. horrida* e *R. gracilis*.

Em *Roystonea oleracea* (Fig. 15A), *Acrocomia aculeata*, *Aiphanes horrida* e *Bactris gasipaes*, os três carpelos são completamente fundidos. Em *Reinhardtia gracilis*, *Butia archeri* (Fig. 15B-C), *Syagrus glaucescens* e *Allagoptera campestris*, os carpelos têm fusão pós-genital. Resquícios epidérmicos de cada um dos carpelos podem ser notados próximos à inserção dos óvulos (Fig. 15B-C).

A epiderme externa do ovário é uniestratificada com células poliédricas (Fig. 15A-B); em *Acrocomia aculeata*, estão presentes tricomas tectores multicelulares (Fig. 15E). Idioblastos com ráfides estão dispersos no ovário de *Roystonea oleracea* (Fig. 15D) e *Aiphanes horrida* (Fig. 15F). Os feixes vasculares são colaterais em todas as espécies. Idioblastos fenólicos estão presentes acima da inserção dos óvulos (Fig. 15F-H), exceto em *Bactris gasipaes* e *A. aculeata*. Os óvulos têm placentação axial, são anátropos, bitegumentados e crassinucelados (Fig. 15H-I). Idioblastos contendo compostos fenólicos estão presentes no tegumento interno do óvulo (Fig. 15H-I).

O estilete das espécies estudadas é curto e, em *Aiphanes horrida* (Fig. 15F), *Reinhardtia gracilis*, *Butia archeri* (Fig. 15G) e *Allagoptera campestris*, o

parênquima fundamental é fenólico e delimita o estigma, cujas células são papilosas em *B. archeri* (Fig. 15G) e *A. campestris*.

A epiderme dos estaminódios é uniestratificada e o parênquima é semelhante ao das pétalas, estando presentes raros idioblastos fenólicos e rafídicos (Fig. 15J-K). Diferentes graus de diferenciação do estaminódio são encontrados em *Butia archeri*; em algumas flores, há seis estaminódios, constituídos por filetes e anteras com microsporângios rudimentares (Fig. 15K).

O resumo dos resultados referentes às flores pistiladas encontram-se nas Tabelas 6-9.

DISCUSSÃO

As inflorescências das espécies estudadas têm crescimento do tipo pleonântico o que é padrão para Cocoseae (Dransfield et al., 2008), desenvolvendo-se a partir de meristemas inter ou intrafoliares. Os demais gêneros de Cocoseae possuem crescimento de inflorescência semelhante (Adam et al., 2005, Dransfield et al., 2005, Perera et al., 2010). As inflorescências das espécies estudadas são paniculadas ou em espiga, como ocorre com as demais espécies de Cocoseae (Dransfield et al., 2008). Segundo Moore & Uhl (1982), as inflorescências em espiga, em que as raques possuem menor número de ramificações, parece ocorrer com maior frequência em espécies derivadas em Arecaceae. Em Cocoseae, este tipo de inflorescência está presente em espécies da subtribo Attaleinae, em *Aiphanes simplex*, em algumas espécies de *Syagrus*, no gênero *Allagoptera*, raramente em *Cocos nucifera* e em algumas espécies de *Bactris*, pertencente à subtribo Bactridinae (Moore & Uhl, 1982).

As inflorescências das espécies estudadas possuem a bráctea lenhosa, diferenciada que envolve toda a inflorescência, considerada uma sinapomorfia para Cocoseae (Dransfield et al., 2008). Em *Reinhardtia*, a bráctea peduncular é imperceptível e segundo Dransfield et al., (2008) a bráctea peduncular deste gênero é papirácea e não é possível observá-la após o alongamento e desenvolvimento da raque e raquilas. Em Arecaceae, as brácteas e o perfil são diferentes entres os grupos e, segundo Moore & Uhl (1982), podem ter se desenvolvido para a proteção das inflorescências e parece haver uma tendência de redução dessas estruturas.

As tríades florais encontradas na maioria das espécies estudadas é uma característica esperada para espécies de Arecoideae (Dransfield et al., 2008). *Bactris gasipaes* não apresenta uma organização em tríade evidente, devido às flores estaminadas ocuparem toda a raquila. Em *Bactris major*, as flores se organizam de maneira semelhante e segundo Uhl & Moore (1977b) tríades podem ser notadas, mesmo com as flores estaminadas adicionais, embora não tenham sido discutidos os argumentos que fundamentem esta opinião.

Observou-se variação na diclinia das espécies estudadas, com presença de pistilódios e estaminódios em diferentes graus de redução. Em *Elaeis guineensis* (subtribo Elaeidinae) (Adam et al., 2005) e *Astrocaryum aculeatum* (subtribo Bactridinae) (Bacelar-Lima et al., 2006), as flores são diclinas e possuem estaminódios e pistilódios e em *Cocos nucifera* (subtribo Attaleinae), as flores estaminadas possuem pistilódios (Guevara & Jáuregui, 2008). Segundo Moore & Uhl (1982), as flores em Arecaceae tendem à diclinia e em todas as subfamílias

pode-se encontrar espécies diclinas e monoclinas (Dransfield et al., 2008), exceto em Nypoideae, cujas flores de *Nypa fruticans* são completamente diclinas (Uhl, 1972). Entre as flores pistiladas e estaminadas é comum observar tanto pistilódios quanto estaminódios (Mitchell & Diggle, 2005) e tal característica é relatada em diversas espécies de Arecaceae (Dransfield et al., 2008).

O cálice e corola trímeros, encontrados nas flores estaminadas e pistiladas de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae, são características esperadas para monocotiledôneas (Remizowa et al., 2010). Segundo Dransfield et al. (2008) e Remizowa et al. (2010), as espécies de palmeiras possuem cálice e corola distintos, mas tépalas são frequentemente encontradas em monocotiledôneas (Remizowa et al., 2010). Em *Aiphanes horrida* e *Bactris gasipaes* (Bactridinae) e em *Roystonea oleracea* (Roystoneae), o cálice é curto e avascularizado, em *Acrocomia aculeata* (Bactridinae), *Allagoptera campestris*, *Butia archeri*, *Syagrus glaucescens* (Attaleinae) e *Reinhardtia gracilis* (Reinhardtieae), o cálice é vascularizado. Em outras espécies de Cocoseae, como *Elaeis guineensis* (Elaeidinae) (Adam et al. 2005) e, em *Cocos nucifera* (Attaleinae), as sépalas também são vascularizadas (Guevara & Jáuregui, 2008, Perera et al., 2010). Considerando que *R. oleracea*, *A. aculeata* e *A. horrida* pertencem a grupos distintos e basais dentro do clado RRC, os dados sugerem que a perda de vascularização calicinal tenha acontecido pelo menos duas vezes na evolução deste grupo. Além disso, a presença de tépalas nas flores pistiladas e pétalas vascularizadas nas flores estaminadas das espécies pertencentes ao grupo que derivou tardiamente em Cocoseae (Attaleinae e Reinhardtieae), também reafirma essa hipótese, apesar de análises com outros gêneros desta tribo serem necessárias para melhor compreensão da evolução do cálice em Cocoseae.

Nas espécies estudadas de Cocoseae e Roystoneae, as flores são diplostêmones, com estames dispostos em dois verticilos. Em *Reinhardtia gracilis*, as flores são polistêmones, com cerca de 15 estames dispostos em quatro verticilos, um novo padrão de organização floral em Arecaceae, em que há uma duplicação do segundo verticilo de estames e a continuação do meristema floral diferenciando mais dois verticilos alternados com três estames, como no primeiro. O primeiro, o terceiro e o quarto possuem três estames e o segundo verticilo possui seis estames. Androceu poliândrico ocorre em grupos diferentes de Arecaceae (Dransfield et al., 2008). Uhl (1976) estudou o desenvolvimento do androceu de *Ptychosperma mooreanum*, em que ocorre o surgimento de um meristema marginal que desenvolve de nove a 32 estames. Em *Phytelephas*, *Ammandra* e *Palandra*, os novos estames surgem a partir da expansão centrífuga do ápice floral, que insere

de 120 até 900 novos estames. Devido a presença de androceu poliândrico em espécies de grupos distintos em Arecaceae, Uhl & Dransfield (1984) ressaltaram a importância da compreensão dos mecanismos que levam a esta condição, para que não sejam propostas relações filogenéticas equivocadas, que se baseiam apenas em função do aumento do número de estames. Em *Reinhardtia gracilis*, o processo que levou ao aumento do número de estames foi a duplicação do segundo verticilo de estames e a continuação do meristema floral produzindo mais dois verticilos.

As características da antera, compartilhadas por Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae, são anteras dorsifixas, introrsas, bitecas de deiscência longitudinal, epiderme persistente, com paredes periclinais externas levemente convexas e tapete do tipo glandular. Apenas *Reinhardtia gracilis* e *Roystonea oleracea* não possuem ornamentação filiforme na parede do endotécio, o que caracterizou todas as espécies pertencentes à Cocoseae. O número de camadas médias também é variável não sendo possível encontrar um padrão. Essas características são encontradas em outras espécies de Cocoseae, como em *Cocos nucifera* (Guevara & Jáuregui, 2008) e em *Elaeis guineensis* (Adam et al., 2005) e em outras Arecaceae, como no gênero *Dypsis* (Rudall et al., 2003), em *Nypa fruticans* (Uhl, 1972) e em *Sommieria* (Stauffer et al., 2004). Idioblastos rafídicos, na região do estômio, separam Bactridinae dos demais representantes do clado RRC (Attaleinae, Reinhardtieae e Roystoneae), mas esse caráter não é exclusivo deste grupo, ocorrendo em espécies de *Dypsis* (tribo Dypsidinae) (Rudall et al., 2003).

Segundo Baker (2011), o anel estaminoidal é tido como uma possível sinapomorfia, que aproxima Reinhardtieae de Cocoseae; os dados obtidos neste trabalho não respaldam esse tipo de generalização, visto que *Allagoptera campestris* e *Bactris gasipaes* (Cocoseae) não possuem anel estaminoidal. *Bactris major*, segundo Uhl & Moore (1977a), possui estaminódio, com características anatômicas semelhantes à pétala desta mesma espécie. O estaminódio em *Butia archeri* variou entre os indivíduos, com filetes e anteras diferenciadas em algumas flores, o que reforça que o caráter estaminódio deve ser visto com cuidado neste grupo.

Há uma grande variação na morfologia do estaminódio de outras espécies de Arecaceae, como foi notado no gênero *Chamaedorea*, o qual somente uma espécie possui um proeminente estaminódio (Askgaard et al., 2008). Em algumas espécies de *Dypsis*, os estames opostos à sépala são reduzidos a estaminódios e são adnatos ao pistilódio, formando um complexo (Rudall et al., 2003); em *Hyophorbe*, dois verticilos alternos de estaminódios estão presentes e somente o verticilo oposto à corola é adnato a esta estrutura (Uhl, 1978); na tribo Geomeae,

todos os gêneros possuem estaminódios unidos, que formam um tubo e possuem origem comum com corola e ovário (Stauffer & Endress, 2003); em *Rhapis*, estão presentes dois verticilos de estaminódios alternos aos carpelos com filetes comprimidos e anteras que não produzem grãos de pólen (Giddey et al., 2009).

Reinhardtieae e Cocoseae apresentam um pistilo composto de três carpelos com um óvulo cada, de placentação basal, anátropos e bitegmentados. Essas características são esperadas para espécies de Arecaceae (Saunders, 1939), porém podem ocorrer até dez carpelos, como em *Orbignya speciosa* (Uhl & Moore, 1971). Gineceu pseudomonômero, em que apenas um dos três óvulos se desenvolve completamente, foi observado em *Roystonea oleracea* e também ocorre em *Geonoma* (Stauffer et al., 2002, Stauffer & Endress, 2003, Dransfield et al., 2008).

A fusão dos carpelos é o ponto mais importante do trabalho. Carpelos completamente fundidos são encontrados em Bactridinae, Roystoneae e Elaeidinae. Em Attaleinae e Reinhardtieae, os carpelos são fundidos parcialmente, sendo possível observar resquícios epidérmicos dos carpelos, próximo à inserção dos óvulos. Em *Cocos nucifera* (Attaleinae), os carpelos são livres (Guevara & Jáuregui, 2008, Perera et al., 2010) e, em *Elaeis guineensis* (Elaeidinae), são completamente fundidos (Uhl & Moore, 1971, Adam et al., 2005). Os diferentes graus de fusão de carpelos observados nas espécies de Cocoseae e aliados concordam com a filogenia proposta por Baker et al. (2011), onde Roystoneae é grupo irmão de Cocoseae e Reinhardtieae. Dentro do clado que agrupa Cocoseae e Reinhardtieae, Bactridinae e Elaeidinae estão no mesmo ramo, com Reinhardtieae e Attaleinae em outro. Sendo assim, os carpelos estariam completamente fundidos nos grupos que divergiram primeiro e essa característica teria sido perdida nos grupos que derivaram tardiamente dentro de RRC.

Carpelos livres ou com fusão parcial estão presentes em diversas espécies de Arecaceae (Uhl, 1972, DeMason & Tisserat, 1980, Stauffer et al., 2002, Rudall et al., 2003, Giddey et al., 2009, Stauffer et al., 2009) e, segundo Remizowa et al., (2010), é uma condição ancestral que caracteriza muitas espécies de monocotiledôneas. Carpelos fundidos caracterizam as espécies de *Hyophorbe* (Uhl, 1978), de *Chamaedorea* (Askgaard et al., 2008) e *Pelagodoxa* e *Sommieira* (Stauffer et al., 2004).

Os feixes carpelares das espécies estudadas são difíceis de se distinguir, pois muitos traços são emitidos no receptáculo. Em *Nypa fruticans*, são observados cerca de 150 traços região receptacular (Uhl, 1972) e, em *Pelagodoxa*, mais de 60 traços vasculares são emitidos para o gineceu. Segundo Uhl & Moore (1971), a

dificuldade de distinção da vascularização é maior nas espécies sincárpicas, devido à completa fusão entre os carpelos. Contudo, há espécies em que se podem distinguir a vascularização do carpelo como em *Hyophorbe* (Uhl, 1978), em *Sommieria* (Stauffer et al., 2004) e em *Liculala peltata* (Stauffer et al., 2009).

Nas espécies estudadas, a vascularização emitida para óvulos é variável, não se podendo precisar quais os traços carpelares que os irrigaram. O óvulo de *Nypa fruticans* recebe de sete a oito traços que se ramificam no tegumento externo (Uhl, 1972); em *Geonoma interrupta* os óvulos são supridos pelo traço ventral mediano (Stauffer et al., 2002); em *Liculala peltata* um feixe vascular grande penetra até a região da calaza e se ramifica em três feixes menores (Stauffer et al., 2009); os óvulos de *Chamaedorea* são supridos por um feixe lateral e diversos feixes ventrais (Askgaard et al., 2008). Segundo Puri (1951), espera-se que os óvulos das angiospermas recebem traços ventrais, normalmente dois, porém se o próprio carpelo de Arecaceae é intensamente vascularizado, os óvulos também podem receber traços além destes, uma vez que os próprios traços ventrais extrapolam esta quantidade.

Idioblastos contendo fenólicos e ráfides estão presentes em quase todas as espécies de Arecaceae e são encontrados próximo à inserção do óvulo, na região estigmática e próximo à epiderme externa do ovário (Uhl, 1978, DeMason & Tisserat, 1980, Stauffer et al., 2002, Rudall et al., 2003, Stauffer & Endress, 2003); com variação em sua distribuição, as espécies estudadas apresentaram compostos fenólicos e/ou ráfides. Devido ao posicionamento dessas estruturas, alguns autores interpretam que elas protegem o próprio carpelo, mas os dados deste trabalho não corroboram esta afirmativa.

Os pistilódios das espécies estudadas são globosos na base e trilobados no ápice e, em *Roystonea oleracea*, não há lóbulos no ápice. Guiddey et al. (2009), estudando a morfologia floral do gênero *Rhapis*, mostrou que a estrutura dos pistilódios é variável no gênero, ocorrendo desde de três pequenas estruturas isoladas, a pistilódios não individualizados ou, raramente, são ausentes. Já no gênero *Hyophorbe*, a maioria das espécies estudadas por Uhl (1978) possuem pistilódios trilobados. Em *Roystonea oleracea*, o pistilódio têm possui lóculo e sua vascularização é semelhante à de um pistilo normal. Em *Acrocomia aculeata* e *Roystonea oleracea*, são emitidos nove traços para os pistilódios, que se restringem à região basal. Em *Ptychosperma mooreanum*, Uhl (1976) observou que o pistilódio recebe de quatro a cinco traços vasculares, sendo que três vascularizam um carpelo maior e cada carpelo menor recebe um traço. Em *Chamaedorea*, os pistilódios são supridos por um único traço vascular (Askgaard et al., 2008).

Phoenix dactylifera possui o pistilódio estruturalmente semelhante ao carpelo normal, mas não produz óvulos (DeMason & Tisserat, 1980) e algumas espécies de *Rhapis* estão presentes óvulos estéreis (Giddey et al., 2009).

Células especializadas em secreção têm sido relatadas em pistilódios de *Arecaceae*; em algumas espécies de *Rhapis*, o estigma estéril é, possivelmente, secretor (Giddey et al., 2009), assim como em *Pelagodoxa* (Stauffer et al., 2004). Em *Hyophorbe*, o pistilódio é constituído por três carpelos inférteis que possuem um nectário septal que se abre no ápice (Uhl & Moore, 1978). Nas espécies estudadas, a epiderme dos carpelos que apresentam fusão pós-genital (*Butia archeri*, *Syagrus glaucescens* e *Allagoptera campestris* da subtribo Attaleinae e em *Reinhardtia gracilis*), não apresentam aspecto secretor, porém, em *Cocos nucifera*, espécie desta mesma subtribo, Guevara e Jáuregui (2008) encontraram áreas secretoras nesta região, denominado nectário septal.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Adam H, Jouannic S, Escoute J, Duval Y, Verdeil L, Tregear JW. 2005.** Reproductive development complexity in the African oil palm (*Elaeis guineensis*, Arecaceae). *American Journal of Botany* **92**: 1836–1852.
- Askgaard A, Stauffer FW, Hodel DR, Barfod AS. 2008.** Floral structure in the neotropical palm genus *Chamaedorea* (Arecoideae, Arecaceae). *Anales del Jardín Botánico de Madrid* **65**: 197–210.
- Asmussen CB, Dransfield J, Deickmann V, Barford AS, Pintaud J-C, Backer WJA. 2006.** New subfamily classification of the palm family (Arecaceae): evidence from plastid DNA phylogeny. *Botanical Journal of Linnean Society* **151**: 15–38.
- Bacelar-Lima CG, Medonça MS, Barbosa TSTC. 2006.** Morfologia floral de uma população de tucumã, *Astrocaryum aculeatum* G. Mey. (Arecaceae) na amazônia central. *Acta Amazonica* **36**: 407–412.
- Baker WJ, Norup MV, Clarkson JJ, Couvreur TLP, Dowe JL, Lewis CE, Pintaud J-C, Savolainen V, Wilmot T, Chase MW. 2011.** Phylogenetic relationships among arecoid palms (Arecaceae: Arecoideae). *Annals of Botany* **108**: 1391–1416.
- Barfod AS, Hagen M, Borchsenius F. 2011.** Twenty-five years of progress in understanding pollination mechanisms in palms (Arecaceae). *Annals of Botany* **108**: 1503–1516.
- Barfod AS, Uhl NW. 2001.** Floral development in *Aphandra* (Arecaceae). *American Journal of Botany* **88**: 185–195.
- Daher A, Adam H, Charbrillange N, Collin M, Mohamed N, Tregear JW, Aberlenc-Bertossi F. 2010.** Cell cycle arrest characterizes the transition from a bisexual floral bud to a unisexual flower in *Phoenix dactylifera*. *Annals of Botany* **106**: 255–266.
- DeMason DA, Tisserat B. 1980.** The occurrence and structure of apparently bisexual flowers in the date palm, *Phoenix dactylifera* L. (Arecaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* **81**: 283–292.
- Dransfield J, Uhl NW, Asmussen CB, Baker WJ, Harley MM, Lewis CE. 2005.** A new phylogenetic classification of the palm family, Arecaceae. *Kew Bulletin* **60**: 559–569.
- Dransfield J, Uhl NW, Asmussen CB, Baker WJ, Harley MM, Lewis CE. 2008.** *Genera palmarum – The evolution and classification of palms*. Richmond:

Royal Botanical Gardens, Kew.

- Eiserhardt WL, Svenning J-C, Kissling WD, Balslev H. 2011.** Geographical ecology of the palms (Arecaceae): determinants of diversity and distribution across spatial scales. *Annals of Botany* **108**: 1391–1416.
- Giddey A, Spichiger RE, Stauffer FW. 2009.** Comparative floral structure and systematic in the Asian palm genus *Raphis* (Arecaceae, Coryphoideae). *Flora* **204**: 347–357.
- Guevara L, Jáuregui D. 2008.** Anatomía floral de *Cocos nucifera* L. (Arecaceae, Arecoideae). *Acta Botanica Venezuelica* **31**: 35–48.
- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book.
- Karnovsky MJ. 1965.** A formaldehyde-glutaraldehyde fixative of high osmolality for use in electron microscopy. *Journal of Cell Biology* **27A**: 137–138.
- Masmoudi-Allouche F, Châari-Rkhis A, Kriaâ W, Gargouri-Bouزيد R, Jain SM, Drira N. 2009.** *In vitro* hermaphroditism induction in date palm female flower. *Plant Cell Reports* **28**: 1–10.
- Mitchell CH, Diggle PK. 2005.** The evolution of unisexual flowers: morphological and functional convergence results from diverse developmental transitions. *American Journal of Botany* **97**: 1068–1076.
- Moore HE, Uhl NW. 1982.** Major trends of evolution in palms. *The Botanical Review* **48**: 1–69.
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* **59**: 368–373.
- Ortega-Chávez N, Stauffer FW. 2011.** Ontogeny and structure of the acervulate partial inflorescence in *Hyophorbe lagenicaulis* (Arecaceae; Arecoideae). *Annals of Botany* **108**: 1517–1527.
- 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, 37–49.
- Perera PIP, Hoche V, Weerakoon LK, Yakandawala DMD, Fernando SC, Verdeil JL. 2010.** Early inflorescence and floral development in *Cocos nucifera* L. (Arecaceae: Arecoideae). *South African Journal of Botany* **76**: 482–492.
- Puri V. 1951.** The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *The Botanical Review* **17**: 471–553.
- Remizowa MV, Sokoloff DD, Rudall PJ. 2010.** Evolutionary history of the monocot flower. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **97**: 617–645.
- Rudall PJ, Abranson K, Dransfield J, Baker W. 2003.** Floral anatomy in *Dypsis*

- (Arecaceae-Areaceae): a case of complex synorganization and stamen reduction. *Botanical Journal of the Linnean Society* **143**: 115–133.
- Salm R, Salles NV, Alonso WJ, Schuck-Paim C. 2007.** Cross-scale determinants of palm species distribution. *Acta Amazonica* **37**: 17–26.
- Saunders ER. 1939.** *Floral Morphology – A new outlook with special reference to the interpretation of the gynoecium.* Cambridge: W. Heffer & Sons.
- 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.
- Stauffer FW, Barfod A, Endress PK. 2009.** Floral structure in *Licuala peltata* (Arecaceae: Coryphoideae) with special reference to the architecture of unusual labyrinthine nectar. *Botanical Journal of the Linnean Society* **161**: 66–77.
- Stauffer FW, Endress PK. 2003.** Comparative morphology of female flowers and systematic in Geonomeae (Arecaceae). *Plant Systematic and Evolution* **242**: 171–203.
- Stauffer FW, Rutishauser R, Endress PK. 2002.** Morphology and development of the female flowers in *Geonoma interrupta* (Arecaceae). *American Journal of Botany* **89**: 220–229.
- Webberling F. 1989.** *Morphology of flowers and inflorescences.* Cambridge: Cambridge University Press.
- Uhl NW. 1972.** Inflorescence and flower structure in *Nypa fruticans* (Palmae). *American Journal of Botany* **59**: 729–743.
- Uhl NW. 1976.** Developmental studies in *Ptychosperma* (Palmae). II. The staminate and pistillate flowers. *American Journal of Botany* **63**: 97–109.
- Uhl NW. 1978.** Floral anatomy of the five species of *Hyophorbe* (Palmae). *Gentes Herbarium* **2**: 246–267.
- Uhl NW, Dransfield J. 1984.** Development of the inflorescence, androecium and gynoecium with reference to palms. In: White RA, Dickson WC, eds. *Contemporary Problems in Plant Anatomy.* Orlando: Academic Press, 397–449.
- Uhl NW, Moore HE. 1971.** The palm gynoecium. *American Journal of Botany* **58**: 945–992.
- Uhl NW, Moore HE. 1977a.** Centrifugal stamen initiation in phytelaphantoid palms. *American Journal of Botany* **64**: 1152–1161.
- Uhl NW, Moore HE. 1977b.** Correlations of inflorescence, flower structure and floral anatomy with pollination in some palms. *Biotropica* **9**: 170–190.

Uhl NW, Moore HE. 1978. The structure of the acervulus, the flower cluster of chamaedoreoid palms. *American Journal of Botany* **65**: 197–204.

TABELAS

Tabela 1. Morfologia da inflorescência.

Tribo	Espécie	Bráctea			Inflorescência			
		Lenhosa persistente	Fendas	Pilosa	Pleonântica interfoliar	Ramificada	Flores diclinas	Tríades
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	+	+	—	+	+	+	+
	<i>Acrocomia aculeata</i>	+	—	+	+	+	+	+
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	+	—	+	+	+	+	+
	<i>Bactris gasipaes</i>	+	—	+	+	+	+	—
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	—	—	—	+	—	+	+
	<i>Butia archeri</i>	+	+	—	+	+	+	+
Attaleinae	<i>Syagrus glaucescens</i>	+	+	—	+	+	+	+
	<i>Allagoptera campestris</i>	+	+	—	+	+	+	+

Tabela 2. Vascularização das flores estaminadas.

Tribo	Espécie	Receptáculo	Perianto		Androceu	Gineceu
			Traços sépala	Traços pétalas	Traços estames	Traços pistilódio
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	8	3	1	1	9
	<i>Acrocomia aculeata</i>	8	3	1	1	9
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	3	3	1	1	3
	<i>Bactris gasipaes</i>	3	3	1	1	—
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	8	3	1	1	—
	<i>Butia archeri</i>	5	3	1	1	3
Attaleinae	<i>Syagrus glaucescens</i>	3	3	1	1	3–4
	<i>Allagoptera campestris</i>	4	3	1	1	—

Tabela 3. Anatomia do perianto das flores estaminadas.

Tribo	Espécie	Epiderme				Mesofilo		
		Uniestra- ficada	Estômatos	Tricomas	Espessura	Vascula- rização	Fibras	Idioblastos c/ fenólicos
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	+	+ sépala - pétala	—	Sépala delgada Pétala delgada	- sépala + pétala	- sépala + pétala	—
	<i>Acrocomia aculeata</i>	+	- sépala + pétala	—	Sépala variável Pétala delgada	+	- sépala + pétala	+
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	+	- sépala + pétala	—	Sépala delgada Pétala delgada	- sépala + pétala	- sépala + pétala	+
	<i>Bactris gasipaes</i>	+	- sépala + pétala	—	Sépala delgada Pétala espessa	- sépala + pétala	- sépala + pétala	—
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	+	+ sépala - pétala	—	Sépala intermediária Pétala intermediária	+	—	+
	<i>Butia archeri</i>	+	+	+	Sépala variável Pétala delgada	+	—	+
Attaleinae	<i>Syagrus glaucescens</i>	+	+	—	Sépala variável Pétala intermediária	+	- sépala + pétala	+
	<i>Allagoptera campestris</i>	+	+	+	Sépala variável Pétala delgada	+	—	+

Tabela 4. Anatomia das anteras.

Tribo	Espécie	Filete			Antera				
		Epiderme uniestraficada	Tricomas e estômatos	Idioblastos c/ fenólicos	Longa dorsifixa biteca	Introrsa/deiscência longitudinal	Feixe	Idioblastos c/ fenólicos	Ráfides
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	+	—	+	+	+	1	+	—
	<i>Acrocomia aculeata</i>	+	—	—	+	+	1	+	+
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	+	—	+	+	+	1	+	+
	<i>Bactris gasipaes</i>	+	—	—	+	+	1	—	+
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	+	—	+	+	+	1	+	—
	<i>Butia archeri</i>	+	—	+	+	+	1	+	—
Attaleinae	<i>Syagrus glaucescens</i>	+	—	+	+	+	1	+	—
	<i>Allagoptera campestris</i>	+	—	+	+	+	1	+	—

Tabela 5. Anatomia dos pistilódios.

Tribo	Espécie	Forma	Epiderme		Mesofilo			
			Uniestratificada	Tricomas/ estômatos	Vascularização	Lóculos	Idioblastos c/ fenólicos	Ráfides
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	globoso	+	—	+	+	+	+
	<i>Acrocomia aculeata</i>	trilobado	+	—	+	—	—	—
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	trilobado	+	—	+	—	+	—
	<i>Bactris gasipaes</i>	—	—	—	—	—	—	—
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	—	—	—	—	—	—	—
	<i>Butia archeri</i>	trilobado	+	—	+	+	+	—
Attaleinae	<i>Syagrus glaucescens</i>	trilobado	+	—	—	—	+	—
	<i>Allagoptera campestris</i>	— / trilobado	+	—	+	—	—	—

Tabela 6. Vascularização das flores pistiladas.

Tribo	Espécie	Receptáculo c/ muitos feixes	Perianto		Gineceu	Androceu
			Traços sépala	Traços pétala	Traços carpelaes	Traços estaminódio
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	+	3	1	indistinguíveis	6
	<i>Acrocomia aculeata</i>	+	3	1	Indistinguíveis	6
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	+	3	1	Indistinguíveis	6
	<i>Bactris gasipaes</i>	+	3	1	Indistinguíveis	—
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	+	3	1	Indistinguíveis	9
	<i>Butia archeri</i>	+	3	1	indistinguíveis	6
Attaleinae	<i>Syagrus glaucescens</i>	+	3	1	Indistinguíveis	6
	<i>Allagoptera campestris</i>	+	3	1	indistinguíveis	—

Tabela 7. Anatomia do perianto das flores pistiladas.

Tribo	Espécie	Epiderme				Mesofilo			
		Uniestra- ficada	Estômatos	Tricomas	Espessura	Vascula -rização	Fibras	Ráfides	Idioblastos c/ fenólicos
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	+	+ sépala - pétala	—	delgadas	—	—	- sépala + pétala	—
	<i>Acrocomia aculeata</i>	+	+	—	Sépala delgada Pétala espessa	+	- sépala +pétala	- sépala +pétala	+
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	+	- sépala +pétala	—	Sépala delgada Pétala intermediária	- sépala + pétala	—	—	+
	<i>Bactris gasipaes</i>	+	- sépala +pétala	—	Sépala delgada Pétala espessa	+	- sépala +pétala	- sépala +pétala	—
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	+	—	—	intermediárias	+	—	—	+
	<i>Butia archeri</i>	+	+	+	intermediárias	+	—	—	+
Attaleinae	<i>Syagrus glaucescens</i>	+	+	—	espessas	+	+	—	+
	<i>Allagoptera campestris</i>	+	+	+	intermediárias	+	—	—	+

Tabela 8. Anatomia dos ovários.

Tribo	Espécie	Fusão de carpelos	Epiderme		Mesofilo			Óvulo	
			Uniestra- ficada	Estô- matos	Traços carpelares	Fenólicos	Ráfides	Bitegu- mentados	Placentação axial
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	total	+	—	indistinguíveis	+	+	+	+
	<i>Acrocomia aculeata</i>	total	+	—	indistinguíveis	+	+	+	+
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	total	+	—	indistinguíveis	+	+	+	+
	<i>Bactris gasipaes</i>	total	+	—	indistinguíveis	—	+	+	+
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	parcial	+	—	indistinguíveis	+	+	+	+
	<i>Butia archeri</i>	parcial	+	—	indistinguíveis	+	—	+	+
Attaleinae	<i>Syagrus glaucescens</i>	parcial	+	—	indistinguíveis	+	—	+	+
	<i>Allagoptera campestris</i>	parcial	+	—	indistinguíveis	+	—	+	+

Tabela 9. Anatomia dos estaminódios.

Tribo	Espécie	Formato	Epiderme		Mesofilo		
			Uniestra- ficada	Estô- matos	Feixes vasculares	Fenólicos	Ráfides
Roystoneae	<i>Roystonea oleracea</i>	Anel com ápice lobado	+	—	6	+	—
	<i>Acrocomia aculeata</i>	Anel com ápice lobado	+	—	6	+	+
Bactridinae	<i>Aiphanes horrida</i>	Anel com ápice lobado	+	—	6	+	+
	<i>Bactris gasipaes</i>	—	—	—	—	—	—
Reinhardtineae	<i>Reinhardtia gracilis</i>	Anel com ápice lobado	+	—	9	+	+
Attaleinae	<i>Butia archeri</i>	Anel/ Anel com ápice lobado/ Estames	+	—	6	+	—
	<i>Syagrus glaucescens</i>	Anel com ápice lobado	+	—	6	+	—
	<i>Allagoptera campestris</i>	—	—	—	—	—	—

FIGURAS

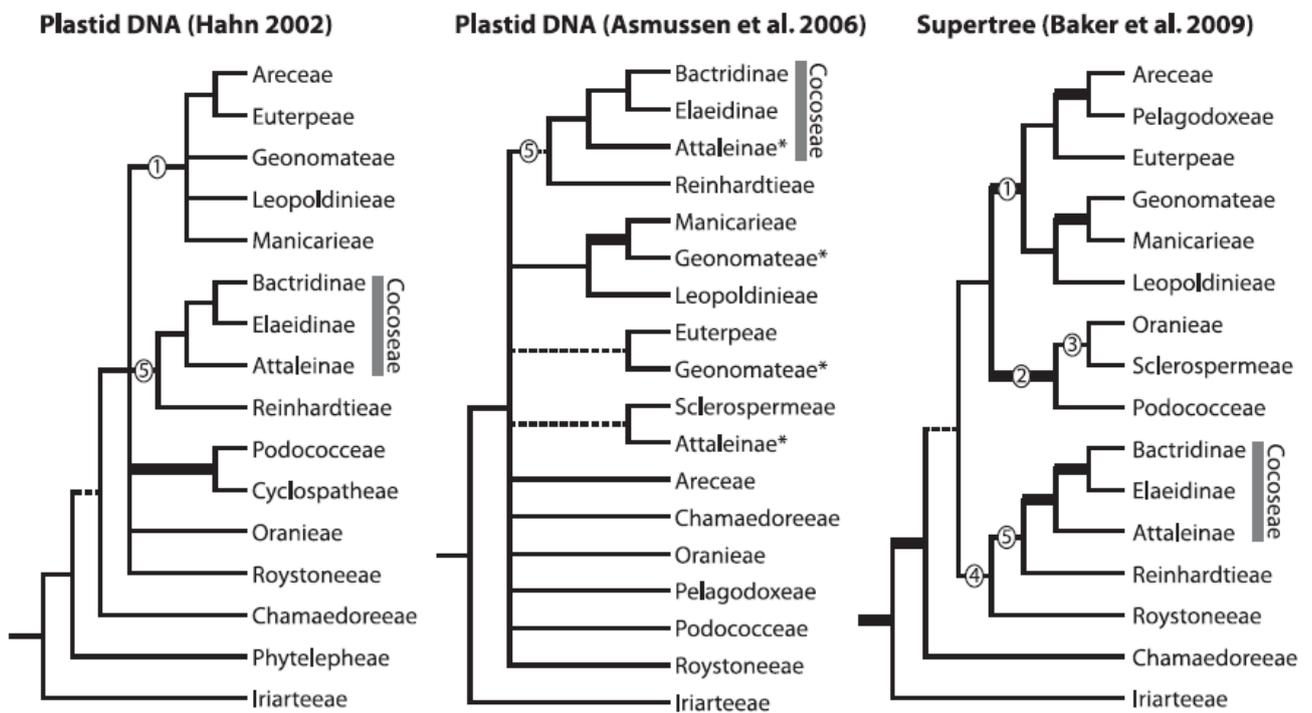


Figura 1: Posicionamento de Cocoseae em estudos filogenéticos mais relevantes (Baker *et al.*, 2011).

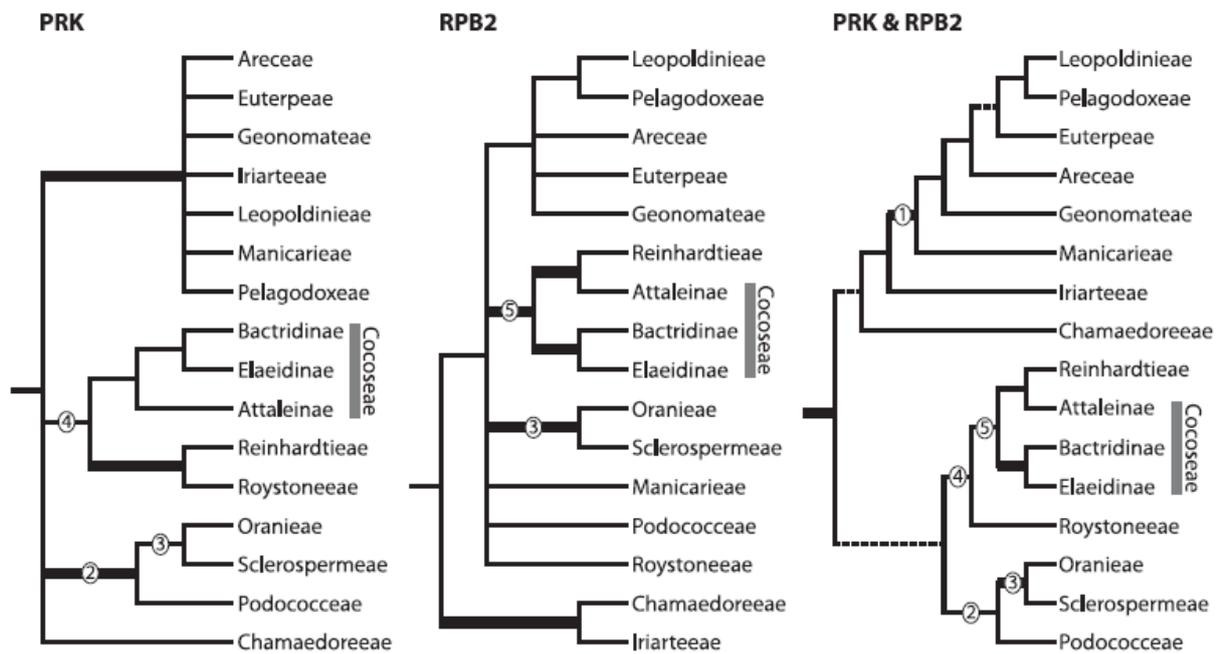


Figura 2: Análises isoladas e combinadas de Cocoseae, proposta por Baker *et al.*, 2011.



Figura 3. Morfologia de inflorescências. A. Inflorescência interfoliar, com bráctea lenhosa (seta), espadiciforme e persistente em *Butia archeri*. B. Inflorescência ramificada sem bráctea persistente em *Reinhardtia gracilis*, evidenciando tríades. C. Bráctea com fendas e sem espinhos em *Allagoptera campestris*. D. Bráctea e pedúnculo com projeções pontiagudas em *Aiphanes horrida*. E. Raquillas da inflorescência ramificada de *Acrocomia aculeata* evidenciando tríades e flores estaminadas agrupadas na região distal da raquila. F. Inflorescência ramificada com flores estaminadas e pistiladas dispostas aleatoriamente ao longo de toda raquila em *Bactris gasipaes*. G. inflorescência em forma de espiga de *Allagoptera campestris*, evidenciando flores estaminadas isoladas no ápice e tríades na base da raque em H. I. Raquila de *Aiphanes horrida* evidenciando díades. pp: projeções pontiagudas; re: reentrâncias; ♀: flor pistilada; ♂: flor estaminada.

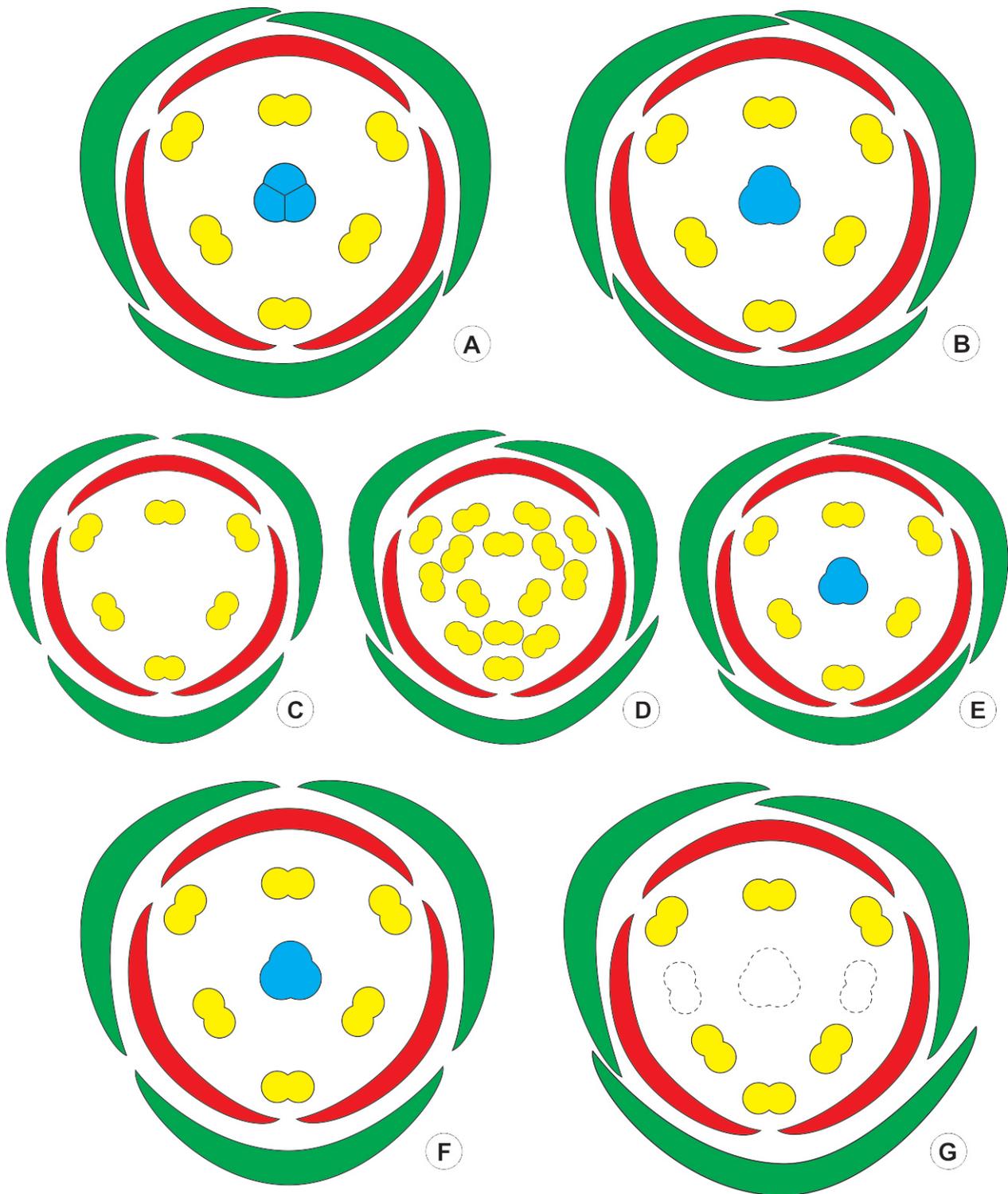


Figura 4. Diagramas das flores estaminadas de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae (sépalas em verde, pétalas em vermelho, estames em amarelo e pistilódio em azul; estrutura tracejada pode ou não ocorrer). A. *Roystonea oleracea*. B. *Acrocomia aculeata* e *Aiphanes horrida*. C. *Bactris gasipaes*. D. *Reinhardtia gracilis*. E. *Butia archeri*. F. *Syagrus glaucescens*. G. *Allagoptera campestris*.

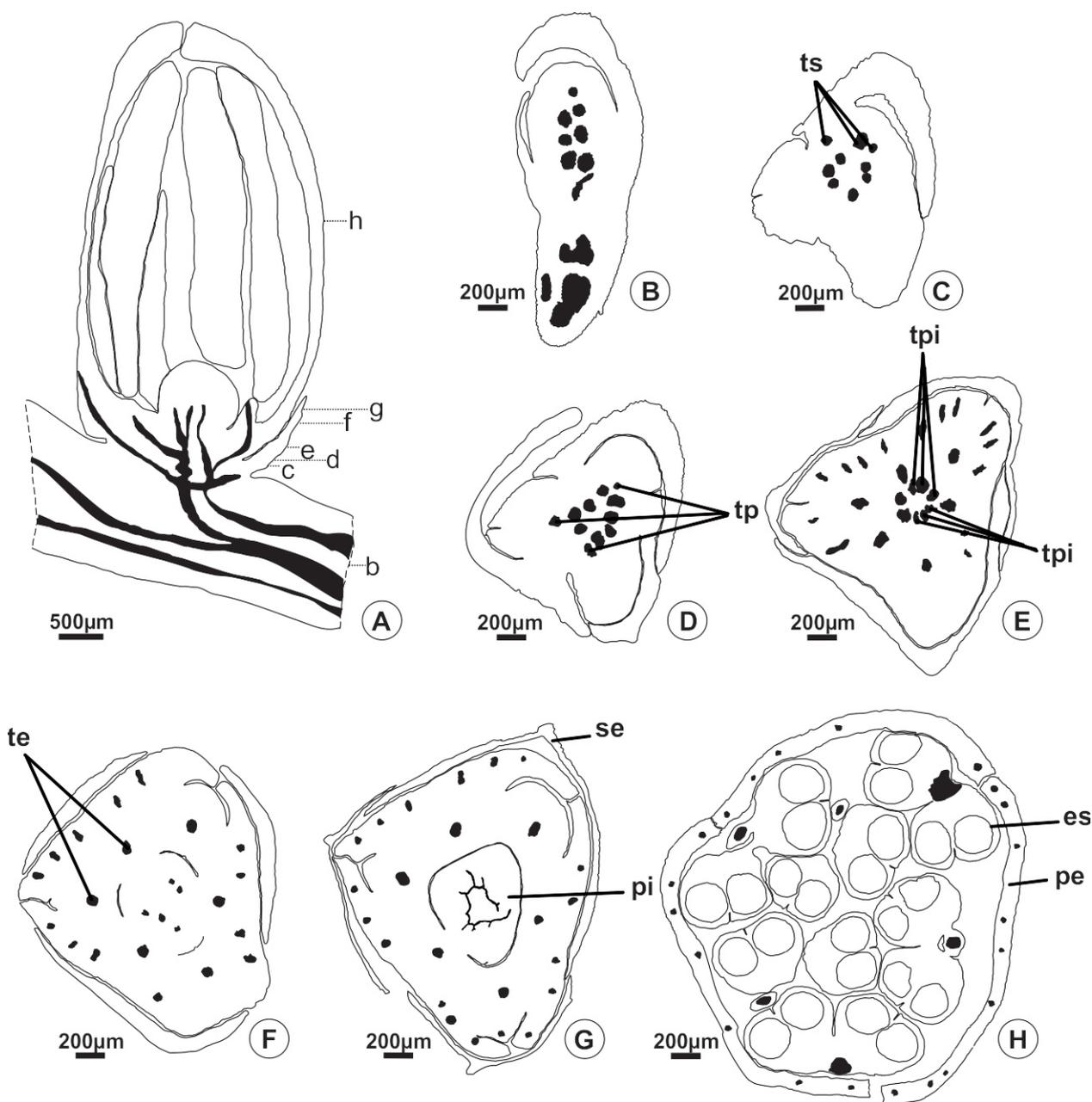


Figura 5. Vascularização do botão da flor estaminada de *Roystonea oleracea*. (A: secção longitudinal; B-H: secções transversais). A. Vista geral, mostrando formato alongado e a ausência de pedicelo. B. Região da raquila, mostrando individualização do pedicelo. C. Receptáculo, mostrando emissão de três traços de sépala. D. Receptáculo, mostrando sépalas avascularizadas se individualizando e a emissão de um traço para cada pétala. E. Receptáculo, mostrando sépalas individualizadas, traços de pétala se ramificando e a emissão de traços para o pistilódio. F. Receptáculo, mostrando emissão de três traços antessépalos e três traços antepétalos para os estames e início da individualização de pétalas e pistilódio. G. Receptáculo, mostrando sépalas individualizadas, pétalas, estames antessépalos e pistilódios se individualizando. H. Região mediana do botão floral, com estames e pétalas individualizados. es: estame; pe: pétala; pi: pistilódio; se: sépala; te: traço de estame; tp: traço de pétala; tpi: traço de pistilódio; ts: traço de sépala.

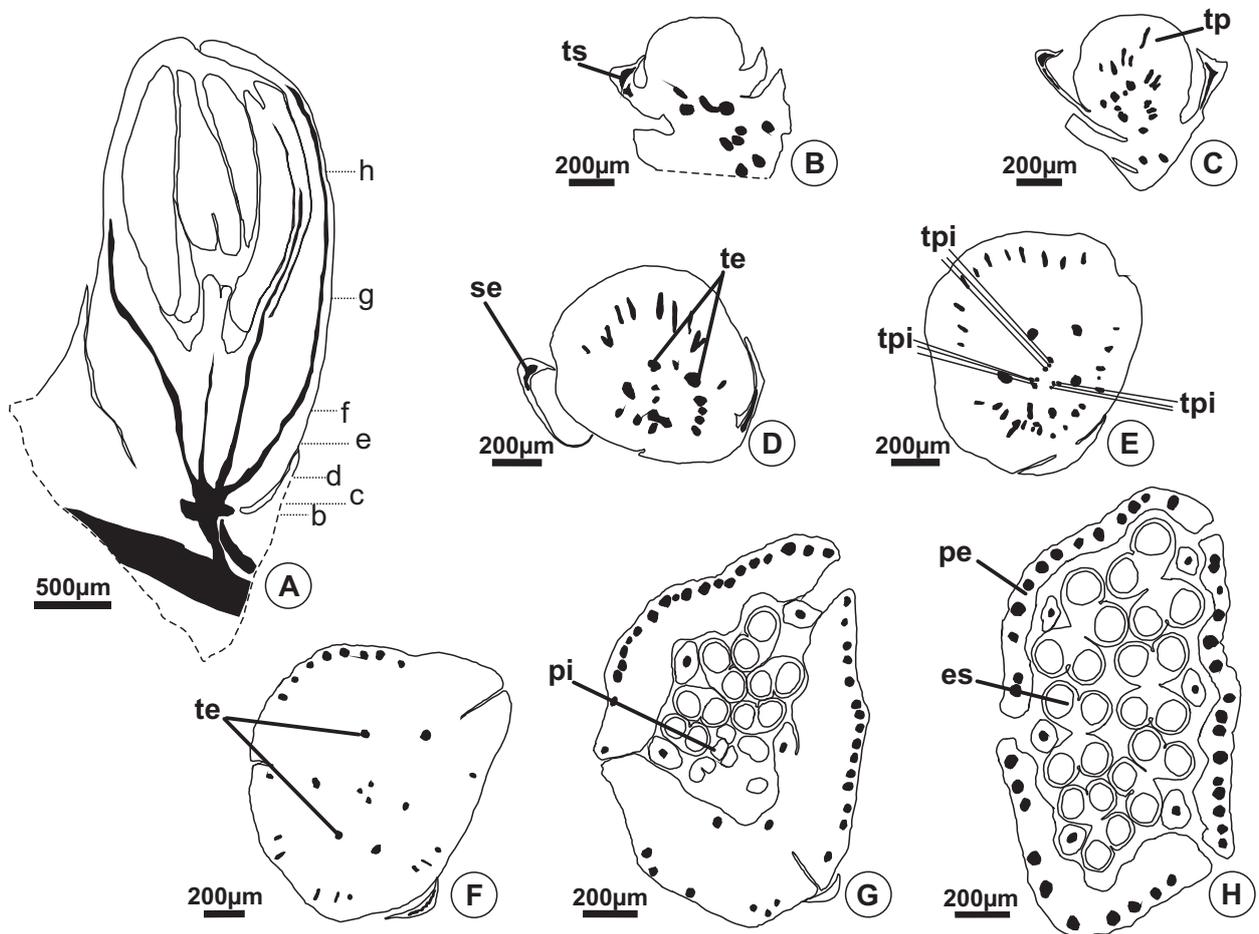


Figura 6. Vascularização do botão da flor estaminada de *Acrocomia aculeata*. (A: secção longitudinal; B-H: secções transversais.) A. Vista geral, mostrando o formato alongado e ausência de pedicelo. B. Receptáculo, mostrando emissão de traços para sépala. C. Receptáculo, mostrando ramificação dos traços da sépala e emissão de um traço para a pétala. D. Receptáculo, mostrando início da individualização das sépalas, ramificação dos traços da pétala e emissão de traços de estame. E. Receptáculo, mostrando emissão de traços para o pistilódio. F. Receptáculo, mostrando emissão de seis traços para o estame. G. Pétalas finalizando a individualização, pistilódio trilobado sem vascularização e início da individualização dos estames. H. Estames e pétalas completamente individualizados. es: estame; pe: pétala; pi: pistilódio; se: sépala; te: traço de estame; tp: traço de pétala; tpi: traço de pistilódio; ts: traço de sépala.

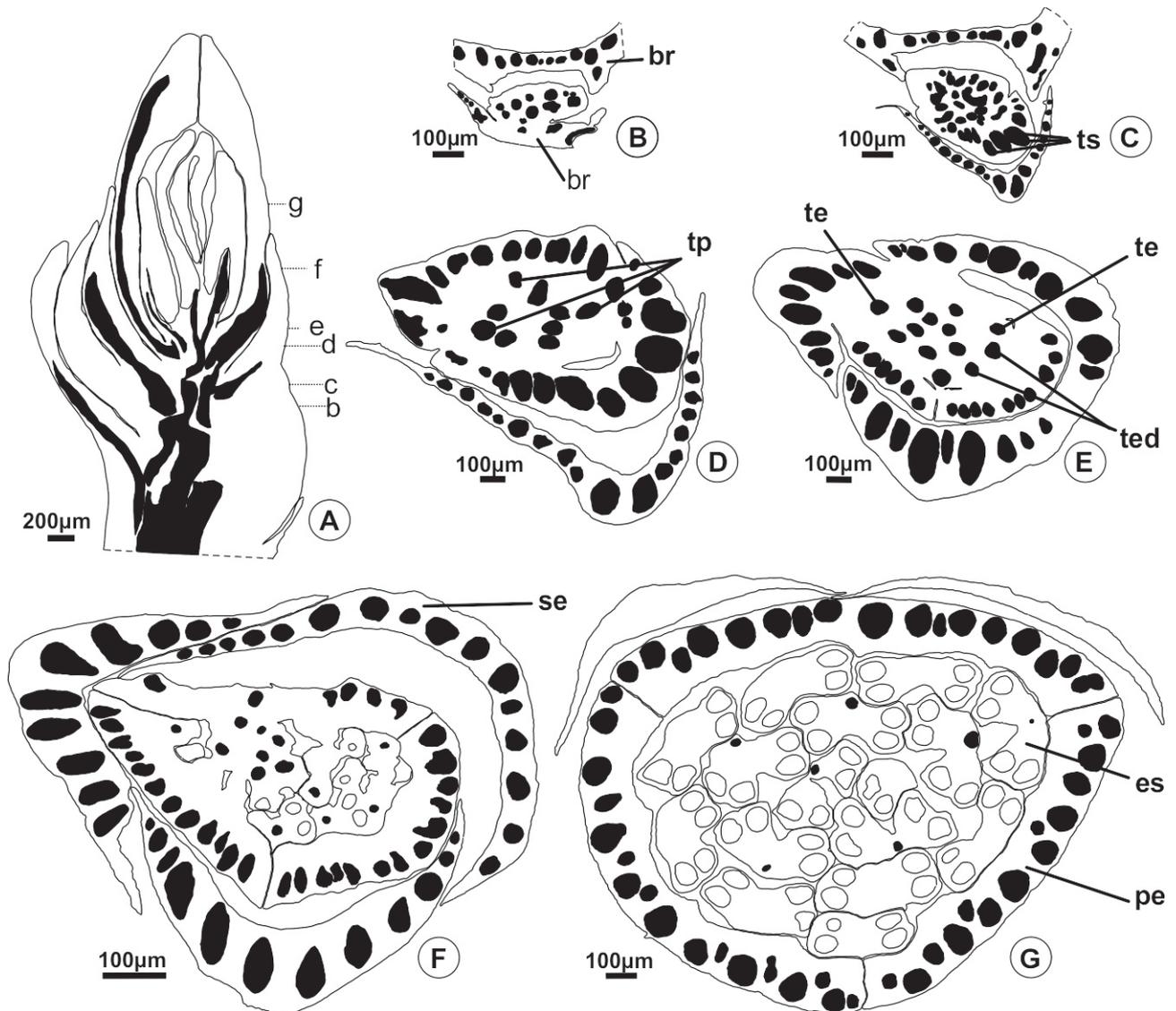


Figura 7. Vascularização do botão da flor estaminada de *Reinhardtia gracilis*. (A: secção longitudinal; B-H: secções transversais). A. Vista geral, mostrando formato alongado e pedicelo curto. B. Pedicelo, com oito feixes e bractéolas. C. Receptáculo, mostrando emissão de três traços vasculares para a sépala. D. Receptáculo, mostrando início da individualização das sépalas, traços de sépala se ramificando e a emissão de três traços para a pétala. E. Receptáculo, mostrando a emissão de três traços antessépalos e seis traços antepétalos para os estames. F. Receptáculo com sépalas individualizadas e pétalas e estames se individualizando. G. Região mediana do botão, mostrando sépalas, pétalas e estames individualizados. br: bráctea; es: estame; pe: pétala; te: traço de estame; ted: traço de estame duplicado; tp: traço de pétala; ts: traço de sépala; se: sépala.

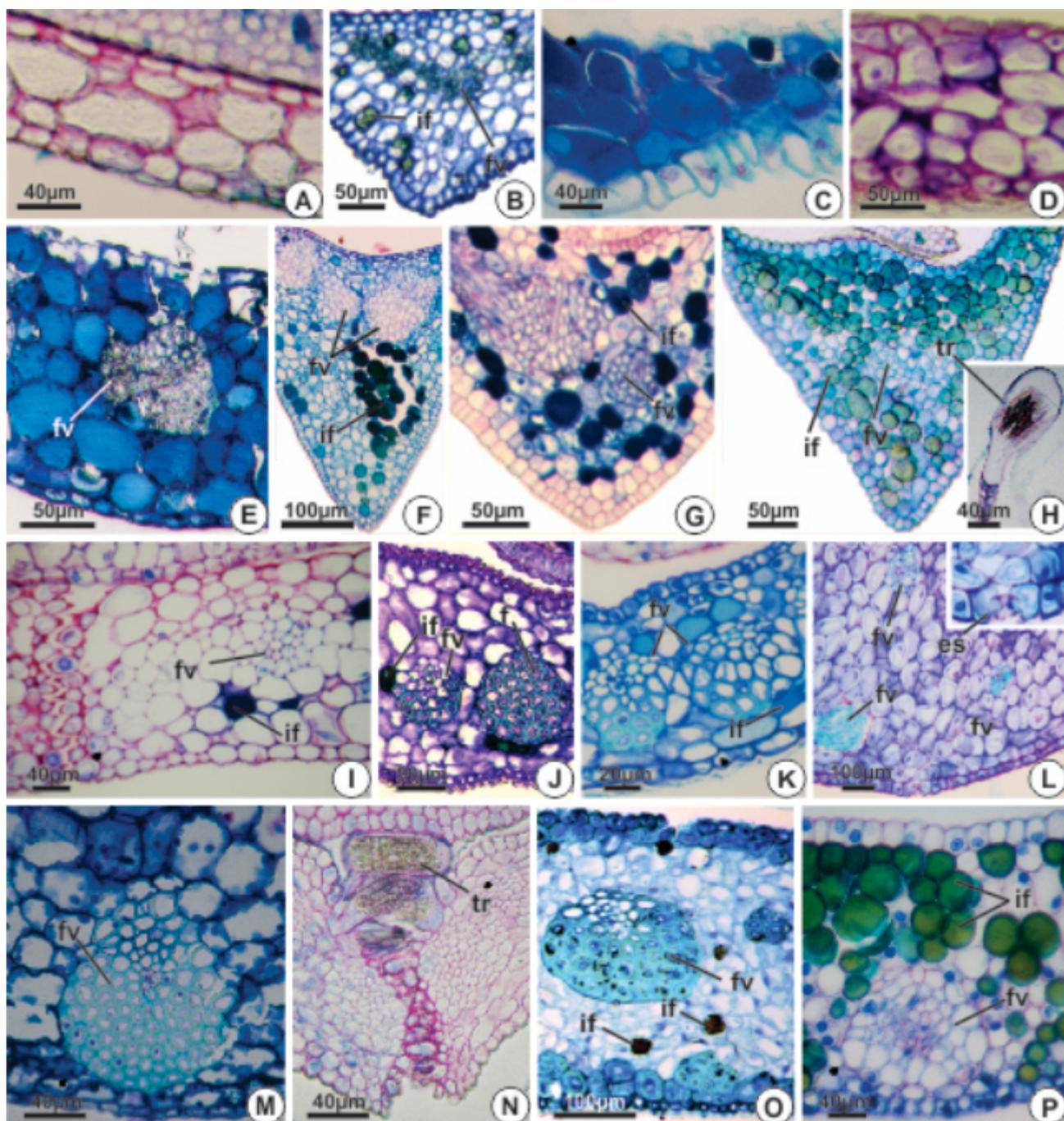


Figura 8. Secções transversais das sépalas e pétalas das flores estaminadas de espécies de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae e aliados. (A-H: sépalas; I-P: pétalas). A e I. *Roystonea oleracea*. B e J. *Acrocomia aculeata*. C e K. *Aiphanes horrida*. D e L. *Bactris gasipaes*. E e M. *Reinhardtia gracilis*. F e N. *Butia archeri*. G e O. *Syagrus glaucescens*. I e P. *Allagoptera campestris*. es: estômato; f: fibra; if: idioblasto contendo fenólico; fv: feixe vascular; tr: tricoma com ráfide.

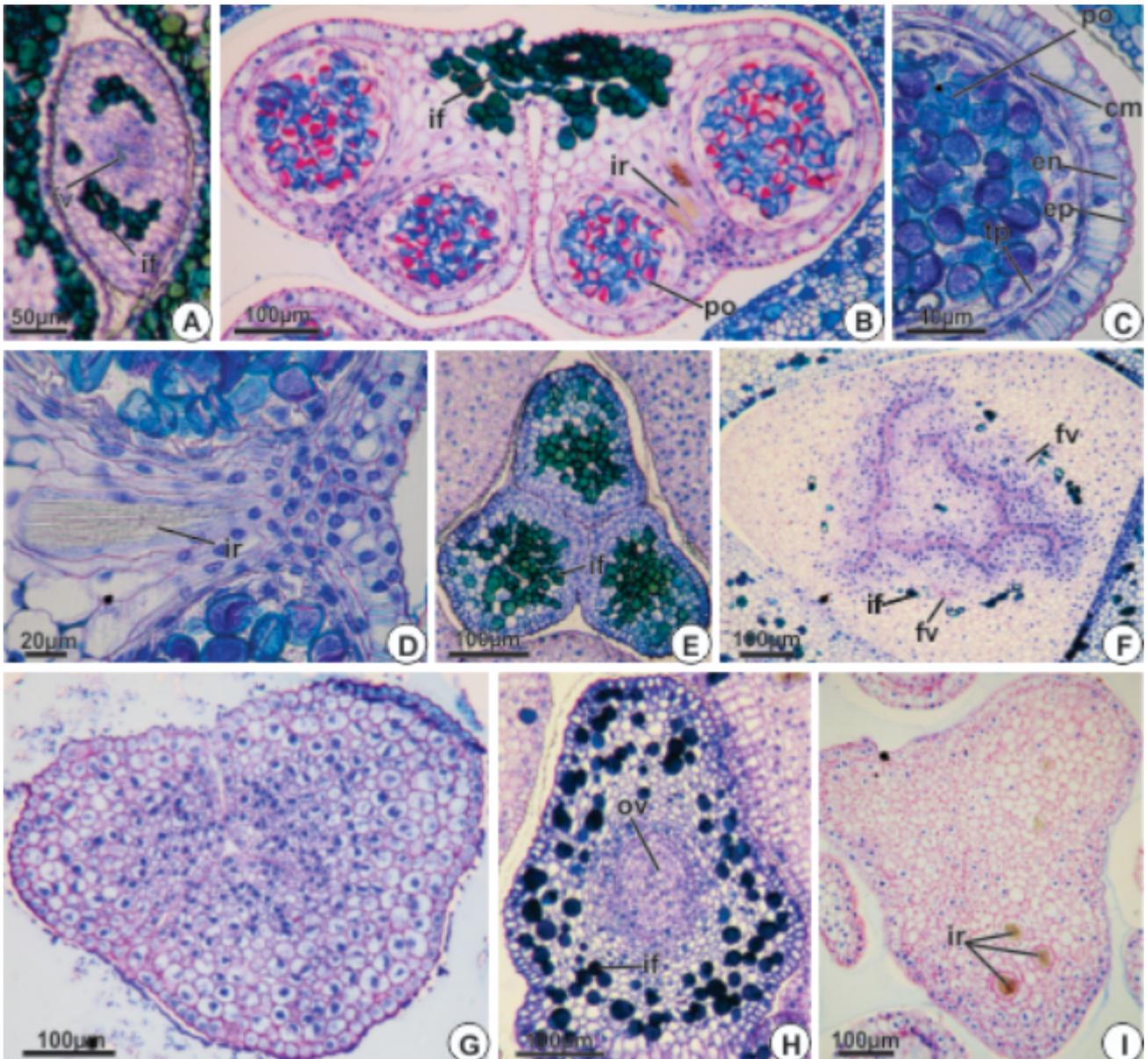


Figura 9. Secções transversais de anteras e pistilódios da flor estaminada espécies de Cocoseae e Roystoneae. A. Filete de *Allagoptera campestris*, evidenciando idioblastos contendo fenólicos e feixe vascular. B. Antera de *Aiphanes horrida*, evidenciando idioblastos contendo fenólicos, grãos de pólen, e idioblastos contendo ráfides entre os microesporângios, próximo aos estômio. C. Parede da antera, mostrando, epiderme uniestratificada, endotécio com espessamento de parede filiforme, três camadas médias, tapete glandular e grãos de pólen. D. Antera de *Acrocomia aculeata* mostrando idioblastos contendo ráfides entre os microesporângios. E. Ápice do pistilódio de *Aiphanes horrida* mostrando epiderme. F. Pistilódio de *Roystonea oleracea*, mostrando epiderme interna dos carpelos vestigiais, dois feixes vasculares e idioblastos fenólicos. G. Pistilódio de *Acrocomia aculeata* em início da individualização dos lobos. H. Pistilódio de *Butia archeri*, mostrando óvulo reduzido vestigial e idioblastos contendo fenólicos. I. Região apical do pistilódio de *Roystonea oleracea*, mostrando idioblastos contendo ráfides. cm: camadas médias de antera; en: endotécio; ep: epiderme de antera; fv: feixe vascular; if: idioblastos contendo fenólicos; ir: idioblastos contendo ráfides; ov: óvulo reduzido; po: grãos de pólen; tp: tapete glandular.

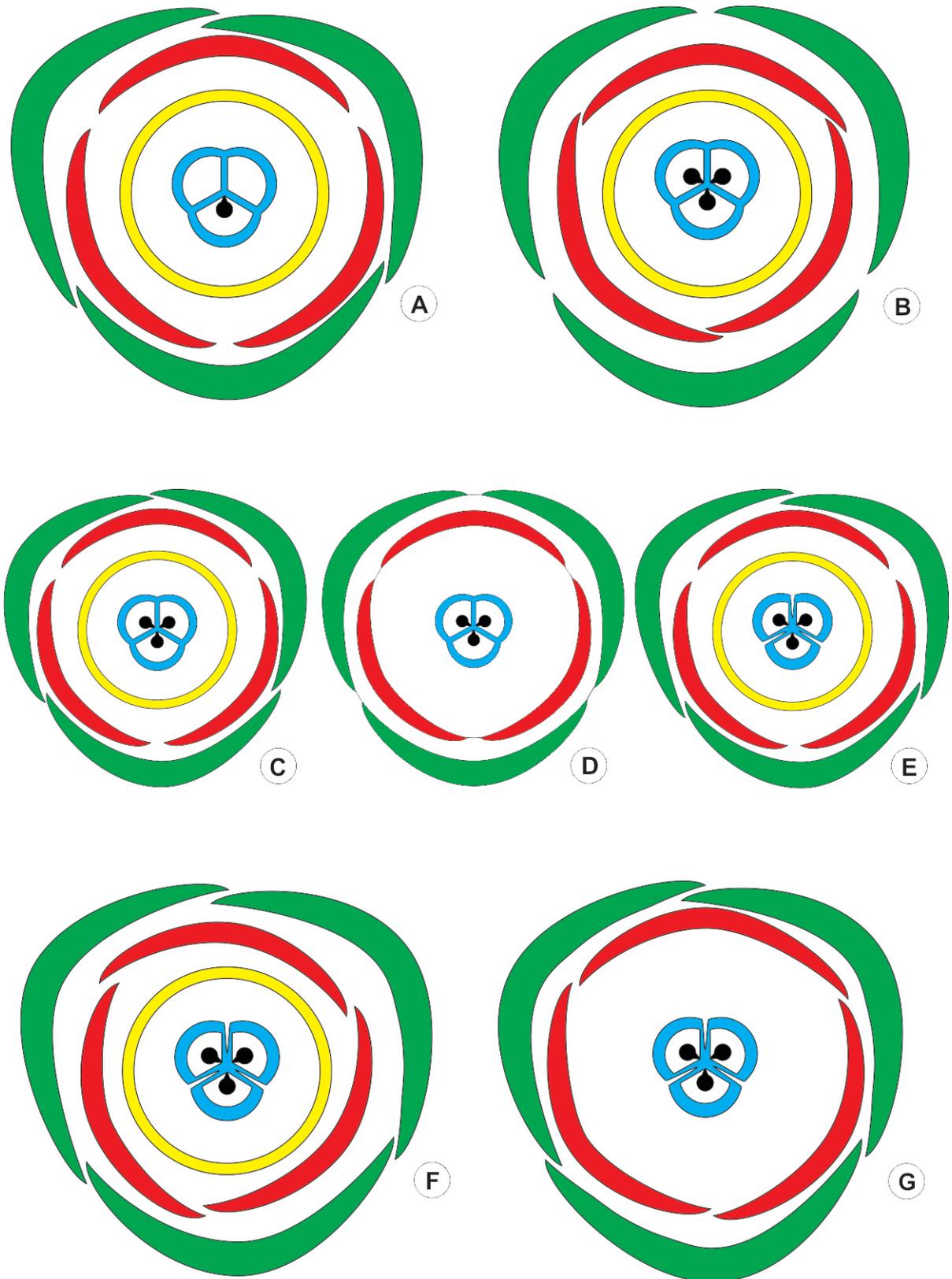


Figura 10. Diagramas das flores pistiladas de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneae (sépalas em verde, pétalas em vermelho, estaminódios em amarelo, carpelos em azul e óvulos em preto; fenda branca representa fusão parcial de carpelos). A. *Roystonea oleracea*. B. *Acrocomia aculeata*. C. *Aiphanes horrida*. D. *Bactris gasipaes*. E. *Reinhardtia gracilis*. F. *Butia archeri* e *Syagrus glaucescens*. G. *Allagoptera campestris*.

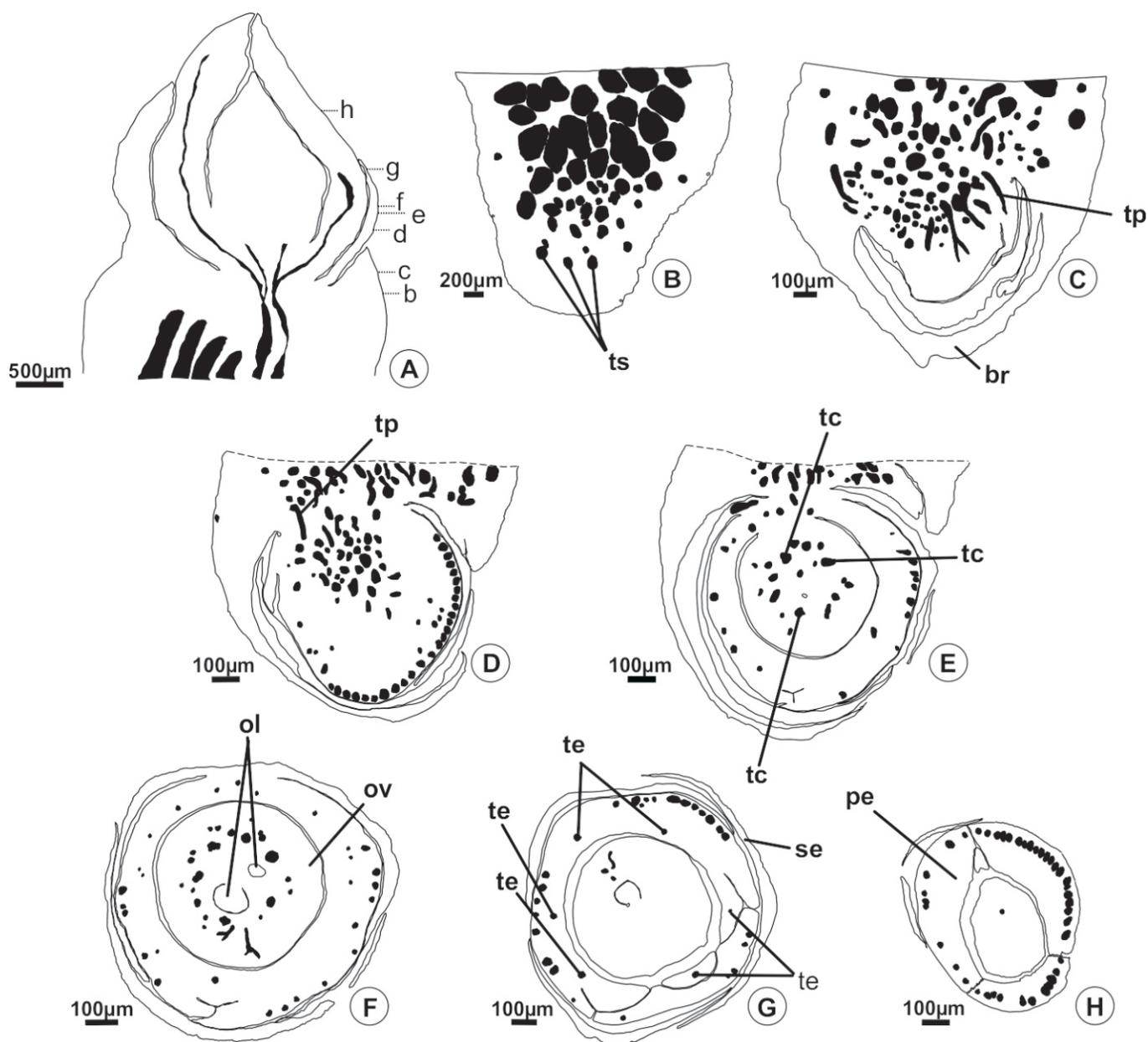


Figura 11. Vascularização do botão da flor pistilada de *Aiphanes horrida*. (A: esquema longitudinal; B-H: secções transversais). A. Vista geral, mostrando ausência de pedicelo e formato arredondado. B. Receptáculo, mostrando feixes vasculares maiores da raquila, feixes vasculares menores do botão floral e emissão de três traços para sépala. C. Receptáculo, mostrando bractéola, sépala avascularizada e emissão de traços para pétala. D. Receptáculo, mostrando sépalas se individualizando, traços de pétala se ramificando e emissão de um traço para outra pétala. E. Receptáculo, sépalas finalizando individualização, pétalas, estaminódios e ovário iniciando a individualização, com 19 traços carpelares (linhas apontam três principais). F. Carpelos individualizados com dois óvulos. G. Sépalas e ovário individualizados, seis traços para o estaminódio e um óvulo. H. Pétala individualizada, ápice de um estaminódio antessépalo e estilete. br: bractéola; ol: óvulo; ov: ovário; pe: pétala; se: sépala; tc: traço carpelar; te: traço de estaminódio; tp: traço de pétala; ts: traço de sépala.

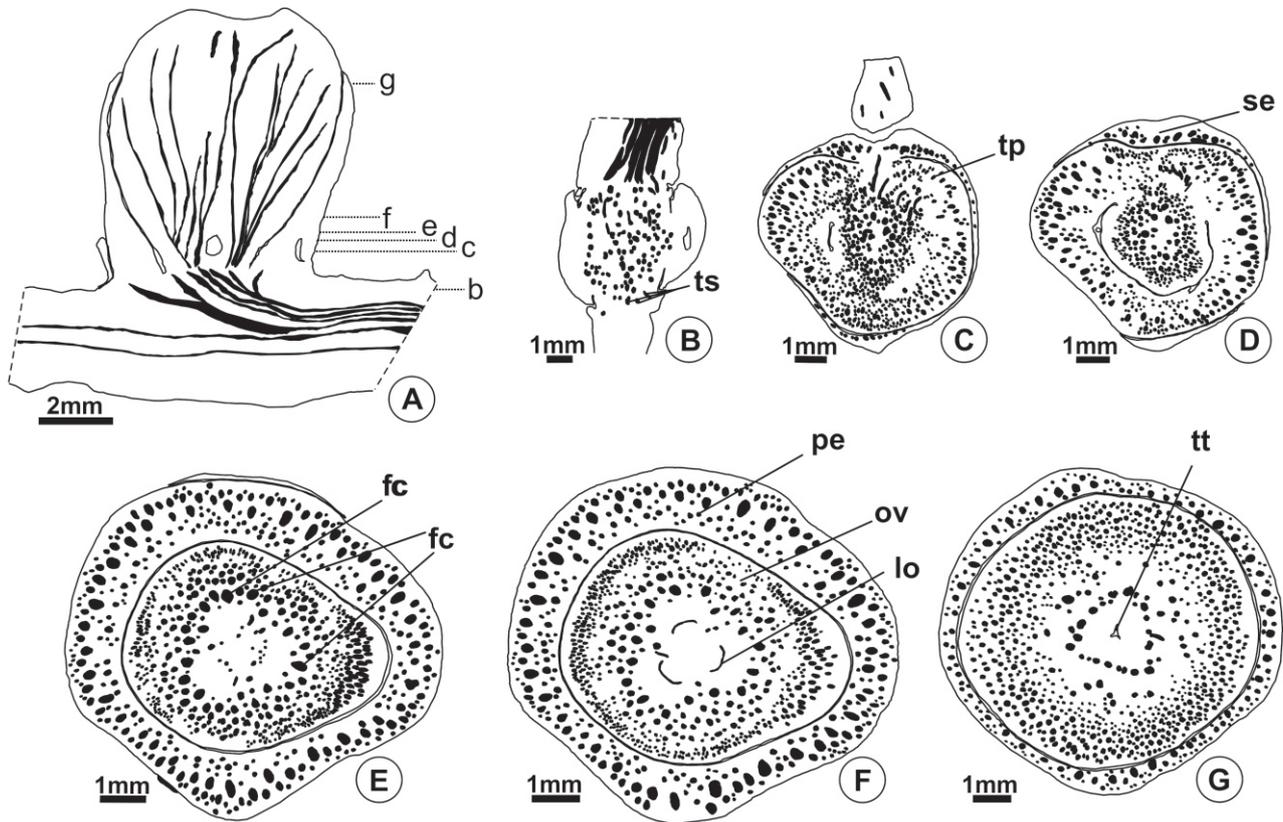


Figura 12. Vascularização do botão da flor pistilada de *Bactris gasipaes*. (A: esquema longitudinal; B-G: secções transversais). A. Vista geral, mostrando formato globoso e ausência de pedicelo. B. Receptáculo, mostrando emissão de três traços para sépala. C. Receptáculo, mostrando sépala e ovário em início de individualização e diversos traços emitidos para pétala. D. Sépala individualizada e ramificação de traços de pétala. E. Pétala e ovário individualizados e ovário com muitos traços carpelares. F. Três lóculos de óvulos no ovário. G. Ápice do ovário com muitos feixes vasculares e tecido transmissor. fc: feixe carpelar; lóculo; ov: ovário; pe: pétala; se: sépala; tp: traço de pétala; ts: traço de sépala; tt: tecido transmissor.

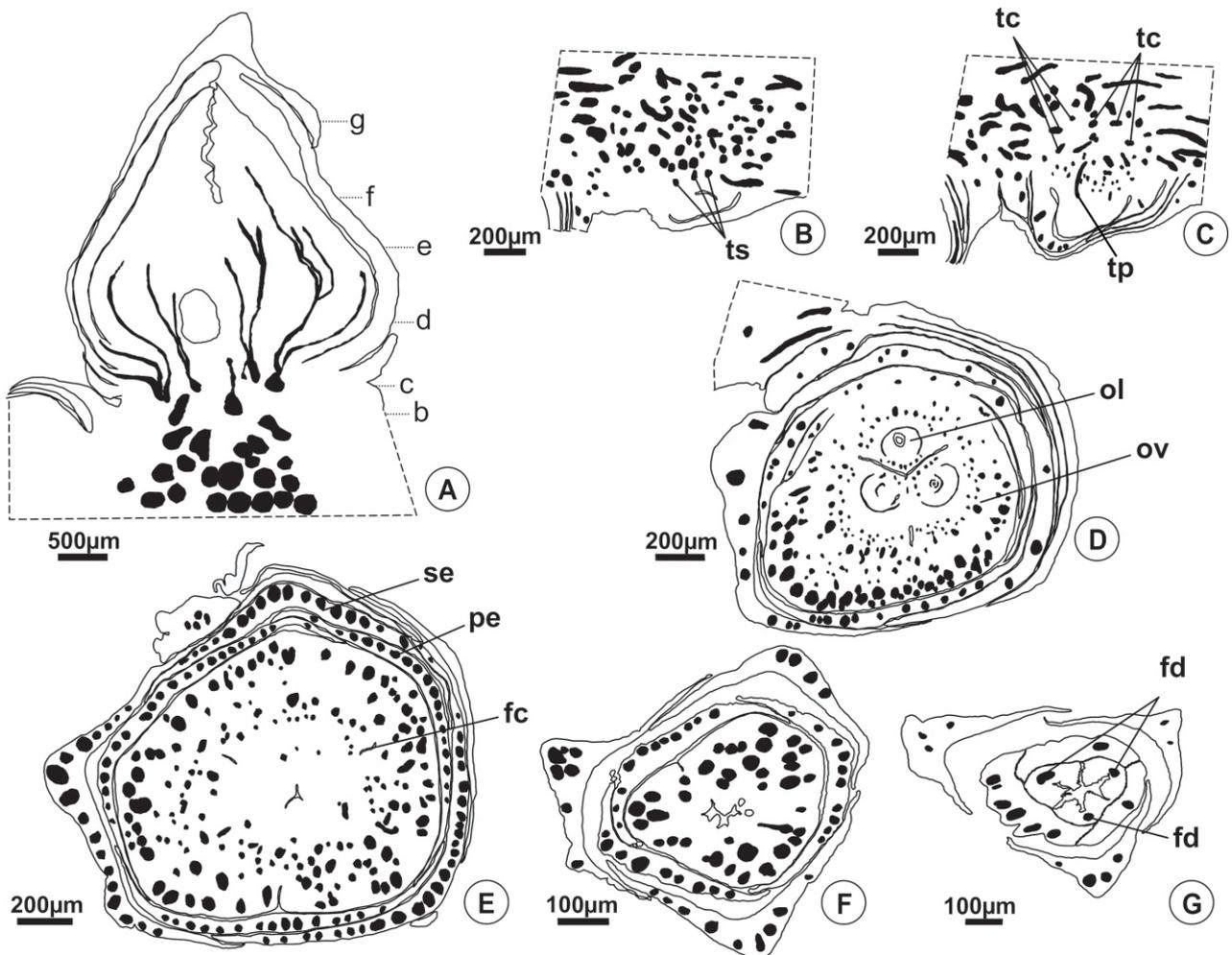


Figura 13. Vascularização do botão da flor pistilada de *Allagoptera campestris*. (A: esquema longitudinal; B-G: secções transversais). A. Vista geral, mostrando ausência de pedicelo. B. Receptáculo, mostrando emissão de três traços para sépala. C. Receptáculo, mostrando emissão de traços para pétala e traços carpelares. D. Receptáculo, mostrando a individualização de sépalas e pétalas e carpelos com três óvulos. E. Sépalas, pétalas e ovário individualizados. F. Estilete, com diversos feixes vasculares. G. Região apical do estilete, com um feixe dorsal em cada carpelo. fc: região de fusão de carpelos; fd: feixe dorsal; ol: óvulo; ov: ovário; pe: pétala; se: sépala; tc: traço carpelar; tp: traço de pétala; ts: traço de sépala.

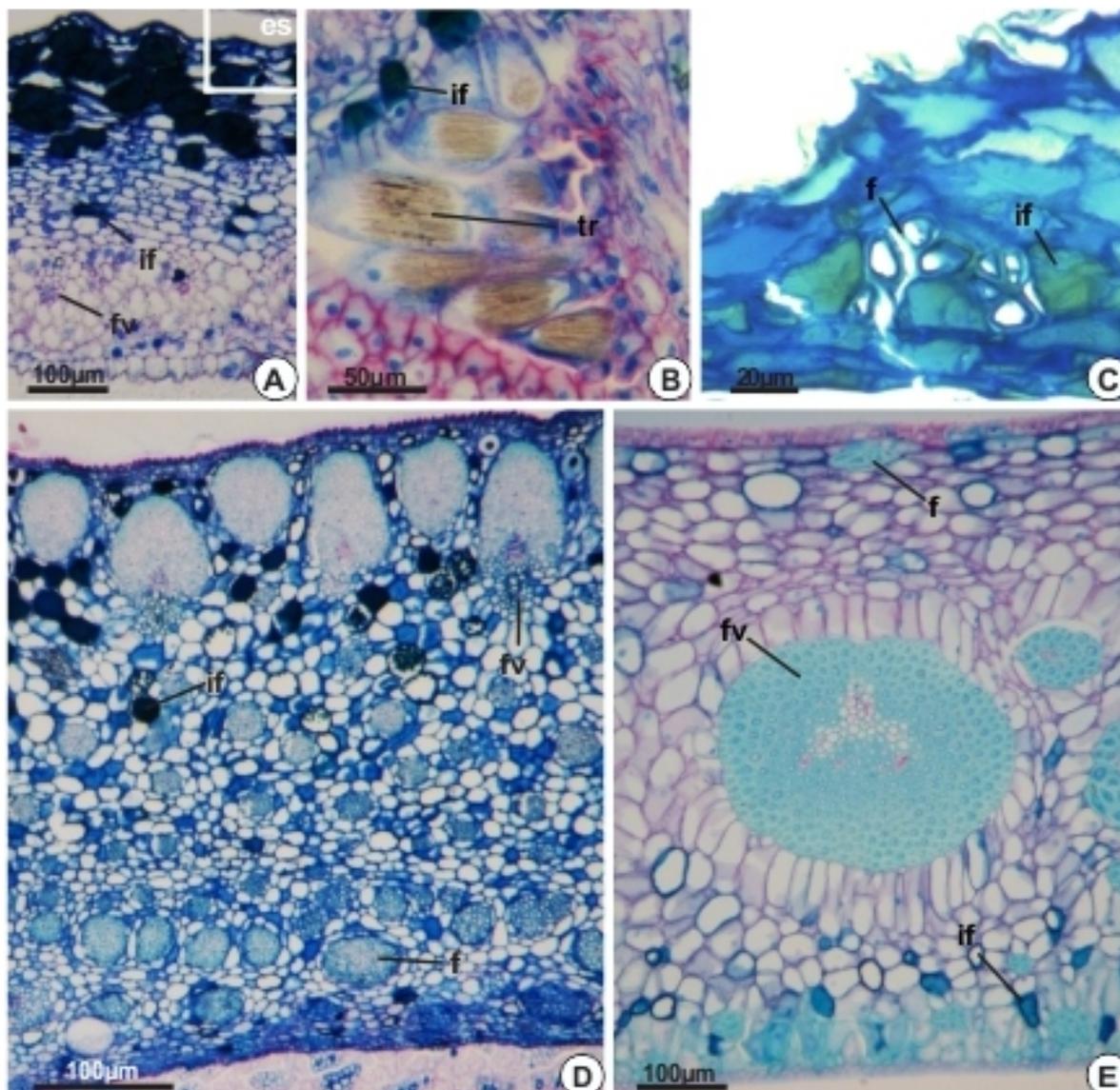


Figura 14. Pétalas e sépalas de flores pistiladas de Cocoseae e Roystoneae. (Secções transversais: A e C-E; secção longitudinal: B). A. Pétala de *Allagoptera campestris*, mostrando idioblastos contendo fenólicos concentrados próximos à face adaxial e feixes vasculares concentrados próximos à face abaxial (detalhe mostrando estômato). B. Bordo de pétala de *Butia archeri*, mostrando tricomas com ráfides e com compostos fenólicos. C. Sépala de *Aiphanes horrida*, composto de poucos estratos celulares e caracterizado por fibras e idioblastos contendo fenólicos. D. Pétala de *Acrocomia aculeata* constituída de vários estratos celulares e caracterizada por fibras, feixes vasculares e idioblastos contendo fenólicos. E. Pétala de *Syagrus glaucescens*, constituída de vários estratos celulares e caracterizada por feixes vasculares, fibras e idioblastos contendo fenólicos. es: estômato; f: fibra; fv: feixe vascular; if: idioblasto com composto fenólico; tr: tricoma com ráfide.

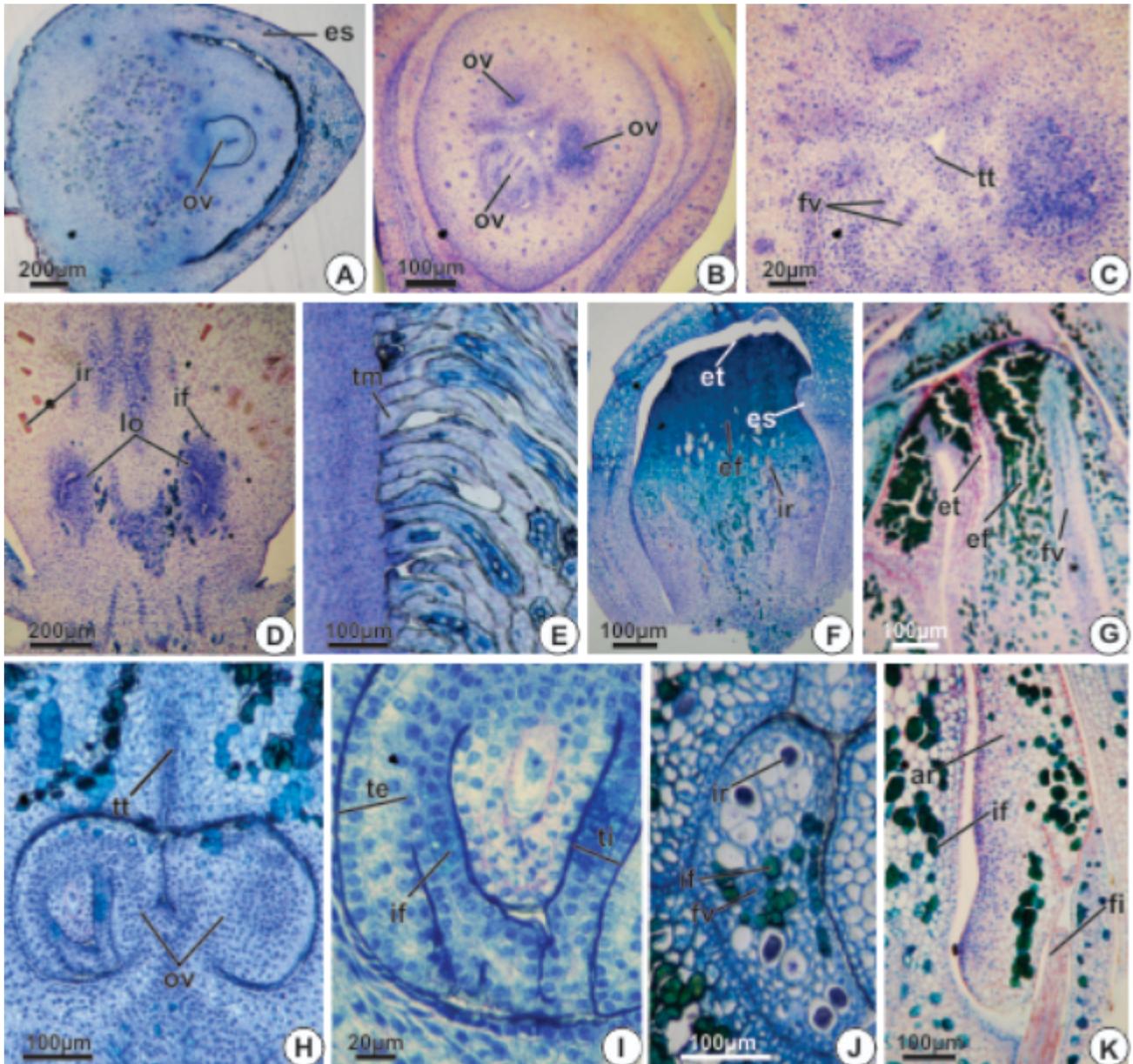


Figura 15: Carpelos e estaminódios da flor pistilada de Cocoseae, Reinhardtieae e Roystoneeae. (A-C, E e J: secções transversais; D, F-I e K: secções longitudinais). A. Ovário de *Roystonea oleracea*, com único óvulo e anel estaminoidal. B. Ovário de *Butia archeri* com três óvulos. C. Detalhe do ovário de *Butia archeri*, mostrando feixes ventrais e região de fusão de carpelo. D. Ovário de *Roystonea oleracea*, mostrando dois lóculos, idioblastos contendo fenólicos e idioblastos contendo ráfides. E. Tricomas multicelulares na epiderme externa do ovário de *Acrocomia aculeata*. F. Ovário de *Aiphanes horrida*, mostrando estaminódio, estilete fenólico e idioblastos contendo ráfides. G. Ovário de *Butia archeri*, mostrando estigma com epiderme de células papilosas, estilete com parênquima fenólico e feixe vascular. H. Ovário de *Reinhardtia gracilis*, mostrando óvulos anátropos, e região de tecido de transmissão. I. Óvulos bitegumentados, de *Reinhardtia gracilis*, com presença de idioblastos contendo fenólicos no tegumento interno. J. Estaminódio de *Reinhardtia gracilis*, mostrando feixe vascular e idioblastos contendo fenólicos e ráfides. K. Estaminódio de *Butia archeri* mostrando filete, antera reduzida e idioblastos contendo fenólicos. ar: antera reduzida; es: estaminódio; et: estigma; ef: estilete fenólico; fi: filete; fv: feixe vascular; if: idioblasto com fenólico; ir: idioblasto com ráfides; lo: lóculo; ov: óvulo; te: tegumento externo; ti: tegumento interno; tm: tricoma multicelular; tt: tecido de transmissão.