

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta dissertação será disponibilizado somente a partir de 10/02/2027.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro
Seção Técnica de Pós-Graduação



PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL (INTERUNIDADES)

Ontogenia floral de *Mucuna* Adans. (Leguminosae- Papilionoideae) como subsídio para a sistemática do gênero

BEATRIZ CASSIANO RADOVICH

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL
(INTERUNIDADES)**

**Ontogenia floral de *Mucuna* Adans. (Leguminosae-
Papilionoideae) como subsídio para a sistemática do gênero**

BEATRIZ CASSIANO RADOVICH

ORIENTADORA: PROF.^a DR.^a ANA PAULA FORTUNA-PEREZ

COORIENTADORA: PROF.^a DR.^a TÂNIA MARIA DE MOURA

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Mestre no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

**BOTUCATU – SP
2025**

R131o	Radovich, Beatriz Cassiano Ontogenia floral de <i>Mucuna</i> Adans. (Leguminosae-Papilionoideae) como subsídio para a sistemática do gênero / Beatriz Cassiano Radovich. -- Botucatu, 2025 46 p. : fotos Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu Orientadora: Ana Paula Fortuna Perez Coorientador: Tânia Maria de Moura 1. Taxonomia. 2. Fabaceae. 3. Microscopia Eletrônica de Varredura. 4. Micromorfologia. 5. Papilionoideae. I. Título.
-------	---

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Dados fornecidos pelo autor(a).

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE BEATRIZ CASSIANO RADOVICH, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL, DO INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS - CÂMPUS DE BOTUCATU.

Aos 10 dias do mês de fevereiro do ano de 2025, às 14h, por meio de Videoconferência, realizou-se a defesa de DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de BEATRIZ CASSIANO RADOVICH, intitulada **Ontogenia floral de Mucuna Adans. (Leguminosae-Papilionoideae) como subsídio para a sistemática do gênero**. A Comissão Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Profa. Dra. ANA PAULA FORTUNA PEREZ (Orientador(a) - Participação Virtual) do(a) Departamento de Biodiversidade e Bioestatística / Instituto de Biociências de Botucatu UNESP, Profa. Dra. WANDERLÉIA DE VARGAS ARAÚJO (Participação Virtual) do(a) Departamento de Botânica / Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Prof. Dr. RUBENS TEIXEIRA DE QUEIROZ (Participação Virtual) do(a) Departamento de Sistemática e Ecologia / Universidade Federal da Paraíba. Após a exposição pela mestrandia e arguição pelos membros da Comissão Examinadora que participaram do ato, de forma presencial e/ou virtual, a discente recebeu o conceito final: **APROVADO**. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelo(a) Presidente(a) da Comissão Examinadora.

Profa. Dra. ANA PAULA FORTUNA PEREZ

AGRADECIMENTOS

Ao CNPq (Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico), pela bolsa concedida;

À minha orientadora, Prof.^a Dr.^a Ana Paula Fortuna Perez, que me acompanhou desde a minha graduação e me mostrou com tanta empolgação o lindo estudo da sistemática e da taxonomia, pela oportunidade, pelos ensinamentos e pela paciência;

À minha coorientadora, Prof.^a Dr.^a Tânia Maria de Moura, por todo auxílio e orientação durante meu trabalho com esse grupo tão diverso e bonito;

Aos meus queridos amigos e colegas de laboratório por tanto carinho, por todas as risadas, acolhimento, paciência e disposição em também me orientar quando necessário; Thiago Cobra, Renan Pavan, Gildean Macedo, Laís Zeferino, Beatriz Barcelos, Luísa Bezerra, Annelise Frazão; Ricardo Pires e Matheus Ossamu;

Aos técnicos do Herbário BOTU, Hildebrando e Henrique Dias, por todo o auxílio sempre e pela companhia;

Ao meu namorado André, por quem tenho grande admiração, que tanto me apoiou durante essa jornada sempre com muita paciência e carinho;

Aos curadores dos herbários RB, SP e SPF pelos materiais fornecidos por doações e por empréstimos;

Ao Centro de Microscopia Eletrônica do Instituto de Biociências de Botucatu, UNESP, pela preparação das amostras e auxílio no uso dos equipamentos e produção das imagens deste trabalho;

Ao meu amigo e colega Thiago Cobra e Monteiro por me ensinar as técnicas em ontogenia floral e na produção das imagens em MEV;

Aos Drs. Wanderleia Vargas, Rubens Queiroz e Juliana Santos Silva, por comporem minha banca de qualificação e pelos excelentes apontamentos e orientações;

Aos meus pais, por sempre acreditarem em mim, por todo amor, carinho e suporte ao longo da minha trajetória;

Aos meus demais familiares por todo carinho e incentivo;

Aos meus amigos, de próximo e de longe, que percorreram essa caminhada ao meu lado me apoiando, me ouvindo e me incentivando sempre; Alessandra, Giovana, Elian, Dalila, Marcella, Mariana, Mirella, Fernanda, Ellen, Gabrielly, Tatiane, Daliane, Maria e tantos outros que estiveram presentes.

RESUMO

Mucuna (Leguminosae-Papilionoideae) com ca. 113 espécies apresenta distribuição Pantrópica, tendo sua classificação infra-genérica atualmente aceita baseada em caracteres morfológicos e moleculares, sendo dividido em três subgêneros: *M. subg. Mucuna*, *M. subg. Styzolobium* e *M. subg. Macrocarpa*. O gênero destaca-se por sua ampla variação morfológica e o presente trabalho focou nas inflorescências e flores de espécies com síndromes de polinização diversas, acarretando diferentes pressões seletivas que podem ter influenciado no padrão de desenvolvimento floral do gênero. Nas espécies ornitófilas as inflorescências possuem raque e pedúnculo mais curtos, com flores geralmente amarelas e ressupinadas. Enquanto nas espécies polinizadas por morcegos, as inflorescências possuem raque e pedúnculo mais alongados (até 2,5m compr.) e com flores podendo apresentar estandarte reflexo, corola branca ou alva. Além disso, variações na morfologia das ramificações das inflorescências e a diversidade na forma, tamanho e níveis de fusão das peças da corola são também encontrados nas diferentes espécies de *Mucuna*, o que evidencia a importância de estudos de ontogenia floral para a compreensão de como esta variabilidade morfológica se origina para o entendimento da evolução e adaptação dos táxons deste grupo. O presente trabalho propôs investigar as inflorescências de espécies de dois desses subgêneros ocorrentes na região neotropical: *M. urens* e *M. pruriens*, polinizadas por diferentes grupos de vertebrados, por meio de um estudo de suas séries ontogenéticas. Diferenças no padrão ontogenético foram observadas para os subgêneros. A iniciação dos órgãos segue o padrão unidirecional de Papilionoideae e a iniciação conjunta dos primórdios petalares também. Ambas as espécies apresentam dominância da pétala adaxial em estágios iniciais de desenvolvimento, uma característica plesiomórfica para o gênero. Aborto na formação das bractéolas é descrito para *M. urens* enquanto brácteas e bractéolas se mantêm até estágios avançados em *M. pruriens*, além de características de zigomorfia observadas em diferentes estágios de desenvolvimento para as duas espécies. Além disso, a morfologia dos nectários florais apresenta potenciais como caracteres diagnósticos. As novidades descritas se apresentam como potenciais sinapomorfias e autapomorfias para o gênero e alguns de seus subgêneros, além de gerar novos dados sobre a ontogenia de *Mucuna* e em Leguminosae como um todo, comparando-se os diferentes padrões encontrados com aqueles já descritos em grupos próximos de Papilionoideae.

Palavras-chave: Fabaceae; Microscopia Eletrônica de Varredura; Micromorfologia; Papilionoideae; Phaseolineae; Taxonomia.

ABSTRACT

Mucuna (Leguminosae–Papilionoideae), with approximately 113 species, has a pantropical distribution. Its currently accepted infrageneric classification is based on morphological and molecular characters, and it is divided into three subgenera: *M. subg. Mucuna*, *M. subg. Stizolobium*, and *M. subg. Macrocarpa*. The genus stands out for its wide morphological variation, and the present study focused on the inflorescences and flowers of species with different pollination syndromes, which result in varying selective pressures that may have influenced the floral developmental patterns within the genus. In ornithophilous species, the inflorescences have shorter rachises and peduncles, with generally yellow, resupinate flowers. In contrast, in bat-pollinated species, the inflorescences exhibit longer rachises and peduncles (up to 2.5 m long), and the flowers may present a reflexed standard petal and a white or pale corolla. Additionally, variation in the morphology of inflorescence branching and the diversity in shape, size, and fusion levels of the corolla parts are also found among different *Mucuna* species, highlighting the importance of floral ontogeny studies for understanding how this morphological variability arises, and thus aiding in the comprehension of the evolution and adaptation of taxa in this group. This study aimed to investigate the inflorescences of species from two of these subgenera occurring in the Neotropical region: *M. urens* and *M. pruriens*, pollinated by different vertebrate groups, through an analysis of their ontogenetic series. Ontogenetic differences were observed between the subgenera. Organ initiation follows the typical Papilionoideae unidirectional order pattern, as does the simultaneous initiation of petal primordia. Both species exhibit dominance of the adaxial petal in early developmental stages, a plesiomorphic trait for the genus. Bracteole abortion is described for *M. urens*, while both bracts and bracteoles are retained until late stages in *M. pruriens*. Zygomorphy traits were observed at different developmental stages in both species. Furthermore, the morphology of floral nectaries shows potential as diagnostic characters. The newly described features present potential synapomorphies and autapomorphies for the genus and some of its subgenera, while also contributing new data on *Mucuna* ontogeny and on Leguminosae as a whole, by comparing the different observed patterns with those already described in closely related Papilionoideae groups.

Keywords: Fabaceae; Scanning Electron Microscopy; Micromorphology; Papilionoideae; Phaseolineae; Taxonomy.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Inflorescências e hábito de *Mucuna urens*. **(a)** Inflorescência mostrando raque em forma de “zigue-zague” e o desenvolvimento dos botões florais nos nós; **(b)** Flor em antese mostrando posicionamento do estandarte (V), alas (As) e pétalas da quilha (Cr) recobrando a coluna estaminal e carpelo; **(c)** Hábito..... 18

Figura 2 - Inflorescências de *Mucuna urens*. **(a-b)** Ápices de inflorescência com brácteas recobrando os botões florais em desenvolvimento e se sobrepondo à medida em que se aproximam do ápice; **(c)** Remoção de parte da bráctea (B) para exposição dos botões; **(d)** Bráctea isolada. 19

Figura 3 - *Mucuna urens*. **(a-f)** Desenvolvimento dos nódulos de inflorescência; brácteas removidas para visualização, exceto em 3a, mostrando desenvolvimento em sentido horário dos botões florais, com o botão central apresentando desenvolvimento mais lento em relação aos botões laterais. **(a)** Ápice de inflorescência com formação de bráctea; **(b)** Iniciação dos botões florais (F); **(c)** Iniciação das bractéolas (b) e da primeira sépala (S1); **(d)** Desenvolvimento do cálice (S1, S2 e S3); **(e)** Iniciação dos demais verticilos, sépalas removidas; **(f)** Desenvolvimento do androceu e do carpelo (A - estames antessépalos; a – estames antepétalos; P – pétalas; * - estágio inicial do carpelo; C – carpelo após a formação da fenda carpelar). .. 22

Figura 4 - *Mucuna urens*. **(a-b)** Desenvolvimento dos estames e fechamento do carpelo (C), estames antessépalos com anteras (An) em diferenciação. **(c-f)** Iniciação das peças florais: **(c)** Meristema floral (F) com a iniciação das bractéolas (b); **(d)** Iniciação da primeira sépala (S1); **(e)** Iniciação das demais sépalas (S2 e S3); **(f)** formação do cálice com aparecimento da fusão das duas sépalas adaxiais. 23

Figura 5 - *Mucuna urens*. **(a-d)** Desenvolvimento do cálice; **(d-f)** Iniciação e desenvolvimento de pétalas, estames e carpelo. **(a)** Visão polar do desenvolvimento das sépalas (S1, S2 e S3) e início da fusão das duas sépalas abaxiais (S3); **(b-c)** Visão polar do desenvolvimento das sépalas; **(d)** Sépalas em estágio intermediário de desenvolvimento, surgimento dos primórdios de pétalas (P) e primeiro estame antessépalo (A), sépala S1 removida para visualização; **(e)** iniciação do desenvolvimento das pétalas (P), carpelo (C) e estames antessépalos (A); **(f)** Pétalas em estágio intermediário de desenvolvimento, estames antessépalos iniciados, início da formação dos estames antepétalos (a). (* - primórdio do carpelo) 24

Figura 6 - *Mucuna urens*. **(a-f)** Desenvolvimento de órgãos florais. **(a)** Desenvolvimento dos estames antepétalos (a) e início da formação da fenda carpelar (*); **(b)** Início da diferenciação dos estames antessépalos (A) em anteras, iniciação do último estame antepétalo (a) junto à fenda carpelar (*); **(c)** Visão polar de flor em estágio intermediário de desenvolvimento com início da diferenciação dos estames antessépalos em anteras e filetes; **(d)** Fechamento da fenda carpelar (*); **(e)** Anteras dos estames antessépalos em estágio intermediário de diferenciação e fechamento da fenda carpelar (*); **(f)** Estames antessépalos diferenciados em filetes e anteras, início da diferenciação dos estames antepétalos em anteras e filetes. (P – pétalas; C – carpelo). 25

Figura 7 - *Mucuna urens*. (a) Estames antepétalos e antessépalos diferenciados, sem fusão, carpelo em estágio avançado de desenvolvimento; (b) Inserção dos filetes nas anteras, diferenças nas morfologias de anteras dos estames antessépalos e antepétalos, alternados, fusão de filetes e início da formação do feixe estaminal, densa formação de tricomas nas anteras; (c) Desenvolvimento da coluna estaminal; densa formação de tricomas nas anteras em estágio avançado de desenvolvimento; (d) Antera aberta para exposição dos grãos de pólen. (C – carpelo)..... 26

Figura 8 - *Mucuna urens*. (a-f) Estames; (g-i) Estigma. (a) Estame antepétalo com filete (fi) e antera (an) diferenciadas; (b) Estames antessépalos (A) e antepétalos (a) visão dorsal, intercalados, com início do desenvolvimento dos tricomas; (c) Vista frontal do posicionamento dos estames, tricomas das anteras em desenvolvimento; (d) Vista frontal do posicionamento dos estames desenvolvidos, adensamento da pubescência das anteras; (e) Vista da parte dorsal das anteras com o aparecimento de estômatos; (f) Estômatos aproximados (st); (g) Estigma em desenvolvimento; (h) Estigma, desenvolvimento dos tricomas laterais ao estigma; (i) tricomas laterais do estigma desenvolvidos..... 27

Figura 9 - *Mucuna urens*. (a-c) Nectário floral. (a) Visão polar do disco, lobos desenvolvidos e recobertos por tricomas mais concentrados nas margens e face interior do disco; (b) Visão polar dos detalhes dos lobos abaxiais da lateral esquerda, grande concentração de estômatos (st) distribuídos por toda superfície dos lobos; (c) Visão polar dos lobos laterais da direita..... 28

Figura 10 - *Mucuna urens*. (a-b) Grãos de pólen de *Mucuna urens*, detalhes do formato dos grãos de pólen tricolporados; (c) Superfície interna do cálice com diferentes organizações dos tricomas na região da base e na região dos lobos; (d) Detalhes dos tricomas da superfície interna da base do cálice; (e-f) Detalhes dos tricomas da superfície interna dos lobos do cálice..... 29

Figura 11 - Inflorescências de *Mucuna pruriens* com alguma feixes estaminais expostos pela interação com polinizadores e demais flores ainda com órgãos reprodutivos englobados pelas pétalas da quilha..... 31

Figura 12 - Inflorescências de *Mucuna pruriens*. (a-d) Inflorescências jovens vistas através de esteromicroscópio. (a) Eixo de inflorescência com presença de séries ontogenéticas de dois botões florais (F) e séries de três botões e remoção de brácteas para visualização das bractéolas (b); (b) Inflorescência em menor aumento; (c) Inflorescência com brácteas (B) mantidas para visualização e bractéolas (b); (d) Ápice de inflorescência. 32

Figura 13 - *Mucuna pruriens*. (a-h) Organogênese. (a) Pétalas (P) e estames antessépalos (A), iniciação dos últimos estames antessépalos adaxiais, foco na formação de um grande espaço entre o estandarte em desenvolvimento e o carpelo (C), não observado em *M. urens*, que se mantém ao longo da iniciação dos órgãos; (b) Estames antessépalos adaxiais em formação e iniciação dos estames antepétalos; (c) estames antessépalos com formato uniforme aos demais estames e pétalas; iniciação dos estames antepétalos (a) e formação da fenda carpelar (*); (d-e) Estame antepétalo adaxial em desenvolvimento e iniciação dos estames antepétalos adaxiais laterais; (f) Desenvolvimento da fenda carpelar; (g) Pétalas e estames em estágio intermediário de desenvolvimento e aprofundamento da fenda carpelar; (h) Fenda carpelar e estames antepétalos em desenvolvimento. 34

Figura 14 - *Mucuna pruriens*. Desenvolvimento dos nódulos de inflorescência; brácteas e bractéolas removidas para visualização mostrando desenvolvimento dos botões florais em sentido horário, com o botão central apresentando desenvolvimento mais lento em relação aos

botões laterais. **(a)** Botões central e lateral esquerdo com pétalas e formação do primeiro verticilo de estames (A); **(b)** Botões florais com primeiro verticilo de estames formados e início do segundo verticilo de estames (a); **(c)** Desenvolvimento de carpelo e formação da fenda carpelar (*); **(d)** Remoção das pétalas e do primeiro verticilo de estames para a visualização do segundo verticilo de estames (a) juntamente com o dobramento da fenda carpelar (*); **(e)** Início da diferenciação dos estames antessépalos (A); **(f)** Desenvolvimento dos estames antepétalos (a) e do carpelo (C). 35

Figura 15 - *Mucuna pruriens*. (a-i) Nectário floral. (a) Vista frontal do nectário floral com os lobos, estômatos (st) concentrados nas margens dos lobos; **(b-f)** Lobos do disco, com presença de tricomas esparsos e pouco visíveis sob estereomicroscópio na face interna do disco; **(g-i)** Estômatos concentrados apenas nas margens dos lobos do disco e tricomas esparsos, diferenciando-se de *M. urens* em ambas as características. 36

Sumário

RESUMO	4
ABSTRACT	5
LISTA DE FIGURAS	6
INTRODUÇÃO	10
OBJETIVOS	14
2.1 Objetivo geral.....	14
2.2 Objetivos específicos	14
MATERIAL E MÉTODOS	15
3.1. Estudo morfológico baseado em exsiccatas e coletas.....	15
3.2. Estudo da Ontogenia Floral.....	15
RESULTADOS.....	16
DISCUSSÃO	37
REFERÊNCIAS	42

INTRODUÇÃO

Leguminosae Juss. é a terceira maior família de angiospermas (LEWIS et al., 2005) contendo 796 gêneros e 22.450 espécies (LPWG, 2017; legumedata.org 2024), sendo superada apenas pelas famílias Orchidaceae Juss. e Asteraceae Bercht. & J. Presl em número de espécies (LPWG, 2017). O monofiletismo da família é sustentado por inúmeros estudos, incluindo aquele no qual também foi proposta uma nova classificação, dividindo a família em seis subfamílias: Caesalpinioideae DC. emend. LPWG, Cercidoideae LPWG, Detarioideae Burmeist., Dialioideae LPWG, Duparquetioideae LPWG e Papilionoideae DC (LPWG, 2017).

Leguminosae é cosmopolita, ocorre em diversas formações vegetacionais (LEWIS et al., 2005), com maior riqueza e diversidade de espécies em florestas secas e florestas tropicais úmidas da América do Sul, África e Ásia (DRYFLOR et al., 2016; YAHARA et al., 2013). A ampla diversidade morfológica, de métodos de defesa, sistemas de polinização, distribuição e, sobretudo, pela capacidade de associação com rizobactérias fixadoras de nitrogênio fazem com que a família seja um modelo para estudos em diversas áreas, como a biogeográfica, a sistemática, a ecológica, a genética, entre outras (LEWIS et al., 2005; LPWG, 2013, 2017; CHOI et al., 2022).

Dentre as subfamílias de Leguminosae, Papilionoideae se destaca por abrigar mais de 70% das espécies, sendo a maior da família, e seu monofiletismo é sustentado por vários trabalhos de filogenia (LPWG, 2017; CARDOSO et al., 2012; CHOI et al., 2022). Compreende 28 tribos, cerca de 500 gêneros e 14.000 espécies (LEWIS et al., 2005; legumedata.org) com distribuição pantropical, sendo a região neotropical a de maior riqueza de espécies. Diversas características de Papilionoideae contribuíram com seu sucesso evolutivo e ecológico, dentre elas, as adaptações florais para a polinização por diferentes agentes polinizadores, vertebrados e invertebrados, as flores do tipo papilionáceas (que são divididas em 5 pétalas, uma maior chamada de estandarte, duas laterais chamadas de alas e duas basais que encobrem o androceu e gineceu, chamadas de pétalas da quilha), e o fenômeno de nodulação e fixação de nitrogênio através da interação simbiótica com rizobactérias (AGOSTINI, 2004).

Uma das maiores e economicamente mais importantes tribos de Papilionoideae é Phaseoleae (LACKEY, 1981), com representantes amplamente utilizados na alimentação, tanto humana quanto animal, como os feijões (*Vigna* spp., *Phaseollus* spp., *Cajanus cajan* (L.) Huth), a soja (*Glycine max* (L.) Merr.) e a ervilha (*Pisum sativum* L.). É caracterizada, principalmente, pelo hábito herbáceo volúvel e folhas trifolioladas com a base dos folíolos laterais assimétrica. As inflorescências em pseudorracemo, presença de estipelas e pólen com uma espessa camada

de endexina também são observados na tribo (BRUNEAU et al., 1995). As flores apresentam grande variedade quanto a morfologia do perianto, com indivíduos de estandarte maior que as demais pétalas ou muito reduzido; androceu com estames predominantemente diadelfos, geralmente dispostos em um arranjo de (9) + 1, um nectário floral localizado entre o androceu e o gineceu, além de estigma e estilete com grande variedade morfológica (LACKEY, 1981).

Em sua atual circunscrição, Phaseoleae engloba cerca de 89 gêneros e 1.567 espécies. A tribo já foi tradicionalmente subdividida em oito subtribos: Phaseolinae, Diocleinae, Cajaninae, Ophrestiinae, Clitoriinae, Kennediinae, Glycininae e Erythrinae (LACKEY, 1981). Recentemente, Diocleinae foi elevada ao nível de tribo, sendo atualmente tribo Diocleae (DE QUEIROZ et al., 2015).

Phaseoleae, entretanto, é objeto de muitas divergências. Seu monofilismo não é sustentando, sendo considerada para ou polifilética por análises filogenéticas de diferentes marcadores moleculares e de DNA (CHOI et al., 2022; DA SILVA et al., 2024). As relações entre os gêneros que a compõem se encontram ainda mal resolvidas, como, por exemplo, a maior proximidade de alguns de seus gêneros com a tribo Millettieae que com as demais Phaseoleae (KAJITA et al. 2001, WOJCIECHOWSKI et al. 2004, STEFANOVIC et al. 2009, CARDOSO et al., 2013; CHOI et al., 2022), além de clados fracamente sustentados.

As subtribos Erythrinae, Diocleinae (= agora Diocleae) e Clitorinae não são sustentadas dentro de Phaseoleae (LEWIS et al. 2005; CARDOSO, 2013). Estudos estão sendo desenvolvidos para uma classificação em nível tribal dentro de Papilionoideae, em especial às subtribos pertencentes à Phaseoleae (FORTUNA-PEREZ, com. pess.).

O gênero *Mucuna* Adans., um dos mais representativos em Phaseoleae *sensu lato*, tradicionalmente foi posicionado na subtribo Erythrinae, juntamente com os gêneros *Apios* Fabr., *Butea* Roxb. ex Willd., *Cochlianthus* Benth., *Erythrina* L., *Neorudolphia* Britton e *Strongylodon* Vogel (BENTHAM, 1865; LACKEY, 1981), com os quais divide grandes semelhanças morfológicas. Entretanto, não existem trabalhos filogenéticos robustos em relação ao seu posicionamento supragenérico (WOJCIECHOWSKI; LAVIN; SANDERSON, 2004; MOURA et al., 2016a), não tendo suas relações com demais gêneros bem esclarecidas, aparecendo isolado como grupo irmão da tribo Desmodieae (CARDOSO et al., 2013; DA SILVA et al., 2024). Maiores esforços são importantes e estão sendo desenvolvidos para alocar o gênero *Mucuna*, bem como outros gêneros de Phaseoleae, em uma nova classificação tribal (FORTUNA-PEREZ, com. pess.).

Mucuna é um gênero formado por aproximadamente 113 espécies distribuídas nas regiões tropical e subtropical do globo, mas especialmente no Velho Mundo (“Legume Data Portal |

Mucuna Adans.”, 2025; “*Mucuna* Adans. | Plants of the World Online | Kew Science”, 2025), com 24 destas espécies ocorrendo região neotropical, sendo que oito são distribuídas no Brasil (“*Mucuna* Adans. | Flora e Funga do Brasil”, 2020). Seus representantes apresentam hábito lianescente, com exceção de *Mucuna stans* Welw. ex Baker (espécie africana arbustiva); ramos finos e longos recobertos por tricomas simples, tipicamente apresentando crescimento secundário e habilidade de escalar em hospedeiros; folhas compostas, trifolioladas e alternas, com pulvino conspicuo; folíolos laterais assimétricos; inflorescências pseudorracemosas ou umbeliformes, pendentes (exceto em *M. stanleyi* C.T.White, espécie endêmica da Nova Guiné que apresenta inflorescência ereta) por um pedúnculo que pode variar entre 6 centímetros a 2,5 metros de comprimento; cálice gamossépalo, campanulado, seríceo, geralmente recoberto por tricomas simples urticantes adpressos, com quatro lobos, um deles resultante da fusão de duas lacínias e variações de cor; corola papilionácea vistosa, branca, creme, esverdeada, amarela, laranja, avermelhada, roxa ou quase preta; ressupinada (exceto em *Mucuna sloanei* Fawc. & Rendle); com diferentes proporções entre o estandarte e demais pétalas; flores de 2,5 – 11 centímetros de comprimento; androceu diadelfo, com 10 estames organizados em padrão (9) + 1 e anteras heteromorfos. Alguns representantes apresentam frutos com tricomas simples, rígidos e extremamente irritantes, ornamentados ou não com lamelas, de tamanhos variados, formando de 5 a 18 sementes orbiculares ou reniformes. (MOURA et al., 2018; MOURA et al., 2024).

A primeira classificação infragenérica proposta para *Mucuna* combinava o gênero *Stizolobium* (P. Browne) DC. como uma seção de *Mucuna*, sendo este elevado ao nível de subgênero juntamente com a proposição de mais três subgêneros por Baker (1989) posteriormente. Em revisões subsequentes, Wilmot-Dear (1984) reconheceu apenas dois subgêneros, que eram distinguidos primariamente pela morfologia das sementes, sendo eles: *M.* subg. *Mucuna* composto pelas espécies de sementes orbiculares com hilo circundando mais de 50% da circunferência das sementes e *M.* subg. *Stizolobium* (P. Browne) Baker composto pelas espécies de sementes reniformes com hilo circundando menos de 20% da circunferência da semente (MOURA et al., 2018).

Contudo, em trabalhos posteriores de filogenia de Moura et al. (2016a; b) em que foram amostrados 47 táxons de *Mucuna*, uma nova classificação com três subgêneros foi proposta: *M.* subg. *Mucuna*, ao qual pertencem 34 das espécies amostradas e 23 das espécies ocorrentes nos neotrópicos; *M.* subg. *Stizolobium*, ao qual pertencem 8 das espécies amostradas e com um único representante nos neotrópicos (*M. pruriens* (L.) DC.); e *M.* subg. *Macrocarpa* T. M. Moura, Wilmot-Dear, M. Vatanparast, A.M.G. Azevedo & G.P. Lewis, com 6 espécies no total,

distribuídas apenas entre o leste do Himalaia, sul da China, norte da Tailândia e Indochina, não ocorrendo nos neotrópicos. Em análises de datação molecular (MOURA et al. 2016b) a estimativa indicada para a origem do gênero *Mucuna* é de cerca de 30 Ma, enquanto os subgêneros *M. subg. Stizolobium* e *M. subg. Macrocarpa* são datados em cerca de 20 Ma.

Segundo a nova classificação proposta, o subgênero *M. subg. Macrocarpa* compreende as espécies com frutos de pericarpo lenhoso, de 30 a 60 cm de comprimento, com 10 a 18 sementes; *M. subg. Mucuna* apresenta frutos do tipo folículo, epicarpo coriáceo ou carnosos, de 10 a 30 cm e até 7 sementes orbiculares com hilo circundando até 50% de sua circunferência e, por fim, *M. subg. Stizolobium*, apresenta legume típico, epicarpo coriáceo ou carnosos, com até 10 cm e no máximo 5 sementes reniformes com hilo circundando não mais que 20% da circunferência da semente. (MOURA, 2013; MOURA et al., 2016 a e b).

De acordo com este estudo, *Mucuna* aparece mais proximamente relacionado com gêneros paleotropicals, reforçando a hipótese de seu centro de origem no continente Asiático, passando por múltiplos eventos de colonização nas Américas e África que levaram a formação de, pelo menos, três clados: um formado na dispersão para a América Central (compreendendo *M. sloanei* Fawc. & Rendle, *M. mutisiana* (Kunth) DC. e *M. argyrophylla* Standl.); um formado pela dispersão para a América do Sul (compreendendo *M. urens* (L.) Medik., *M. mollis* (Kunth) DC., *M. rostrata* Benth. e *M. japira* A.M.G.Azevedo, K.Agostini & Sazima) e um para a Oceania (formado por *M. novoguineensis* Scheff., *M. bennettii* F.Muell., e *M. molissima* Teijsm. & Binn. ex Kurz) (MOURA et al., 2016b). Para a África, são inferidos que um único evento pode ter originado as espécies africanas do subgênero *Stizolobium* e mais três eventos distintos a partir da Ásia originando as espécies do subgênero *Mucuna* (MOURA et al., 2016b).

Duas principais síndromes de polinização são descritas para o gênero, por morcegos e por aves, e supõe-se também mais outras ocasionadas por mamíferos capazes de acionar o mecanismo de polinização explosiva das flores (macacos da espécie *Macaca fuscata*; esquilos *Callosciurus erythraeus*, *Tamias maritimus*; “martens” *Martes melampus*; “masked palm civets” *Paguma larvata*) que interagem com flores de *M. macrocarpa* e *M. championii* (AGOSTINI, 2004; KOBAYASHI et al., 2018, 2021). As diferentes interações provocadas por vertebrados ao longo da história evolutiva de *Mucuna* possivelmente implicaram em diferentes pressões seletivas sobre a morfologia floral apresentada pelas espécies do gênero.

Essa diversidade pode indicar também diferentes padrões no desenvolvimento das flores e inflorescências. Apesar de variações significativas serem incomuns ao nível infragenérico, há relatos da presença dessa diferenciação mesmo em espécies polinizadas pelos mesmos grupos de animais (KLITGAARD, 1999 - para táxons de Dalbergiaceae). Além de que, variações na

morfologia de flores em antese dentro da subfamília Papilionoideae são frequentemente provocadas por diferentes padrões organogenéticos (TUCKER, 1990, 2003 a e b; PAULINO et al. 2013; LEITE et al., 2015; SINJUSHIN, 2018).

Para gêneros que tradicionalmente compunham Phaseoleae s.l., não há estudos a respeito da ontogenia floral em seus representantes. Portanto, em grupos tradicionalmente circunscritos nesta tribo, como o gênero *Mucuna*, a análise pode auxiliar no esclarecimento dos processos de formação das diferentes morfologias florais das espécies ao longo de sua história evolutiva, esclarecendo se táxons com características florais diversas dividem caminhos ontogenéticos semelhantes na formação de suas flores. Os resultados serão importantes não só em nível tribal, mas para toda a subfamília Papilionoideae. Além do mais, obter possíveis novos caracteres diagnósticos (e/ou potenciais sinapomorfias) e dados que permitam uma delimitação mais precisa de táxons em diferentes níveis corroborando com uma classificação mais estável (BENTO; KOCHANOVSKI; SARTORI, 2021; KLITGAARD, 1999; MANSANO; TUCKER; TOZZI, 2002; TUCKER, 2003b).

OBJETIVOS

2.1 Objetivo geral

Realizar um estudo de ontogenia floral, descrevendo as séries ontogenéticas em representantes dos dois subgêneros de *Mucuna* ocorrentes na região neotropical (*M.* subg. *Mucuna* e *M.* subg. *Stizolobium*), a fim de encontrar potenciais características morfológicas para o gênero que possam fornecer subsídios que sustentem uma melhor delimitação dos subgêneros apontados em filogenias prévias e também ampliar o conhecimento morfológico no gênero.

2.2 Objetivos específicos

1. Descrever o desenvolvimento floral de flores de morfologias diversas apresentadas por táxons de dois dos subgêneros de *Mucuna*: *M. urens* e *M. pruriens*;
2. Investigar se a ontogenia floral poderá revelar caracteres diagnósticos para o gênero *Mucuna*, seus subgêneros e para demais gêneros proximamente relacionados a *Mucuna*;
3. Determinar quais os caminhos ontogenéticos que levaram a morfologias distintas entre as inflorescências de espécies diferentes de *Mucuna* e se morfologias similares em

REFERÊNCIAS

- AGOSTINI, K. **Ecologia da polinização de *Mucuna* sp. nov. (Fabaceae) no litoral norte de São Paulo, Brasil**. 2004. 97 f. Dissertação (Mestrado em Biologia) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, SP.
- AGOSTINI, K. **Ecologia da reprodução de duas espécies de *Mucuna* (Leguminosae, Faboideae, Phaseoleae): embriologia, citogenética e variabilidade genética – do litoral norte de São Paulo**. 2008. 171 f. Tese (Doutorado em Biologia) – Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, Campinas, SP.
- BAKER, J. G. Leguminosae. In: HOOKER, J. D. (ed.). **The flora of British India**. London: Lovell Reeve & Co., 1879. v. 2, p. 57–306.
- BENTHAM, G. Leguminosae. In: BENTHAM, G.; HOOKER, J. D. (ed.). **Genera plantarum**. London: Lovell Reeve & Co., 1865. v. 1.
- BENTO, J. P. S. P.; KOCHANOVSKI, F. J.; SARTORI, Â. L. B. Floral ontogeny and secretory structures of *Discolobium pulchellum* and *Riedeliella graciliflora* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae): two closely related genera with diverging floral morphology. **Plant Systematics and Evolution**, v. 307, n. 6, p. 67, dez. 2021.
- BRUNEAU, A.; DOYLE, J. J.; DOYLE, J. L. Phylogenetic relationships in Phaseoleae: evidence from chloroplast DNA restriction site characters. In: CRISP, M.; DOYLE, J. J. (ed.). **Advances in Legume Systematics**, part. 7: Phylogeny. Kew: Royal Botanic Gardens, 1995.
- CARDOSO, D. et al. Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: new insights from comprehensively sampled early-branching lineages. **American Journal of Botany**, v. 99, n. 12, p. 1991–2013, dez. 2012.
- CARDOSO, D. et al. Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. **South African Journal of Botany**, v. 89, p. 58–75, nov. 2013.
- CHOI, I.-S. et al. Highly resolved papilionoid legume phylogeny based on plastid phylogenomics. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, p. 823190, 23 fev. 2022.
- DA SILVA, F. G. et al. Plastid marker-based phylogeny reveals insights into relationships among Papilionoideae species. **Genetic Resources and Crop Evolution**, v. 71, n. 1, p. 439–

454, jan. 2024.

DE QUEIROZ, L. P. et al. A multilocus phylogenetic analysis reveals the monophyly of a recircumscribed papilionoid legume tribe Diocleae with well-supported generic relationships. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 90, p. 1–19, set. 2015.

DRYFLOR et al. Plant diversity patterns in neotropical dry forests and their conservation implications. **Science**, v. 353, n. 6306, p. 1383–1387, 23 set. 2016.

FIDALGO, O.; BONONI, V. L. R. **Técnica de coleta, preservação e herborização de material botânico**. São Paulo: Instituto de Botânica, 1989. 62 p. (Série Documentos).

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. New York: McGraw-Hill Book Company, 1940.

GENTRY, A. H. Coevolutionary patterns in central American Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 61, n. 3, p. 728–759, 1974.

KAJITA, T. et al. rbcL and legume phylogeny, with particular reference to Phaseoleae, Millettieae, and allies. **Systematic Botany**, v. 26, n. 3, p. 515–536, 2001.

KLITGAARD, B. B. Floral ontogeny in tribe Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae): *Dalbergia brasiliensis*, *Machaerium villosum* s. l., *Platymiscium floribundum*, and *Pterocarpus rotundifolius*. **Plant Systematics and Evolution**, v. 219, p. 1–25, 1999.

KOBAYASHI, S. et al. Regional differences in mammalian pollinators of *Mucuna macrocarpa* (Leguminosae): a review. **Tropical Natural History**, v. 18, n. 2, p. 135–145, 2018.

KOBAYASHI, S. et al. Rat- and bat-pollination of *Mucuna championii* (Fabaceae) in Hong Kong. **Plant Species Biology**, v. 36, n. 1, p. 84–93, jan. 2021.

LACKEY, J. A. **Phaseoleae**. In: POLHILL, R. M.; RAVEN, P. H. (ed.). *Advances in Legume Systematics*. Kew: Royal Botanic Gardens, 1981. p. 301–327.

Legume Data Portal | **Mucuna Adans.** Disponível em: <https://www.legumedata.org/taxonomy/taxon/2373922>. Acesso em: 28 dez. 2024.

LEITE, V. G.; TEIXEIRA, S. P.; MANSANO, V. F.; PRENNER, G. Floral development of the early-branching papilionoid legume *Amburana cearensis* (Leguminosae) reveals rare and novel characters. **International Journal of Plant Sciences**, v. 176, p. 94–106, 2015.

LEWIS, G. P.; SCHRIRE, B. D.; MACKINDER, B. A.; LOCK, M. (ed.). **Legumes of the world**. Kew: Royal Botanic Gardens, 2005.

LPWG (LEGUME PHYLOGENY WORKING GROUP). Legume phylogeny and classification in the 21st century: progress, prospects and lessons for other species-rich clades. **Taxon**, v. 62, n. 2, p. 217–248, 2013.

LPWG (LEGUME PHYLOGENY WORKING GROUP). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. **Taxon**, v. 66, n. 1, p. 44–77, 2017.

MANSANO, V. D. F.; TUCKER, S. C.; TOZZI, A. M. G. D. A. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles*, and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae s.l.). **American Journal of Botany**, v. 89, n. 10, p. 1553–1569, out. 2002.

MOURA, T. M. **Filogenia de *Mucuna* Adans. (Leguminosae-Papilionoideae) e taxonomia das espécies ocorrentes no continente americano**. Campinas, SP: Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia, 11 abr. 2013. Tese (Doutorado em Biologia).

MOURA, T. M. et al. A molecular phylogeny and new infrageneric classification of *Mucuna* Adans. (Leguminosae-Papilionoideae) including insights from morphology and hypotheses about biogeography. **International Journal of Plant Sciences**, v. 177, n. 1, p. 76–89, jan. 2016a.

MOURA, T. M. et al. A new infrageneric classification of *Mucuna* (Leguminosae-Papilionoideae): supported by morphology, molecular phylogeny and biogeography. **Systematic Botany**, v. 41, n. 3, p. 606–616, set. 2016b.

MOURA, T. M. et al. A revision of the neotropical *Mucuna* species (Leguminosae—Papilionoideae). **Phytotaxa**, v. 337, n. 1, p. 1–65, 5 fev. 2018.

MOURA, T. M. et al. A taxonomic account of *Mucuna* (Leguminosae–Papilionoideae) in Africa, Madagascar, and the Indian Ocean islands, with comments on its biogeographic history. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 109, p. 321–352, out. 2024.

***Mucuna* Adans. | Flora e Funga do Brasil.** Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB23096>. Acesso em: 10 jan. 2025.

Mucuna Adans. | **Plants of the World Online** | **Kew Science**. Disponível em: <http://powo.science.kew.org/taxon/urn:lsid:ipni.org:names:331783-2>. Acesso em: 28 dez. 2024.

PAULINO, J. V.; MANSANO, V. F.; TEIXEIRA, S. P. Elucidating the unusual floral features of *Swartzia dipetala* (Leguminosae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 173, p. 303–320, 2013.

PRENNER, G. New aspects in floral development of Papilionoideae: initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals. **Annals of Botany**, v. 93, n. 5, p. 537–545, 22 mar. 2004.

SINJUSHIN, A. A. Floral ontogeny in *Cordyla pinnata* (A. Rich.) Milne-Redh. (Leguminosae, Papilionoideae): away from stability. **Flora**, v. 241, p. 8–15, 2018.

SINJUSHIN, A. A. Integrated morphological analysis of floral nectaries and androecia in the tribe Phaseoleae (Leguminosae, Papilionoideae). **Flora**, v. 317, p. 152566, ago. 2024.

STEFANOVIĆ, S.; PFEIL, B. E.; PALMER, J. D.; DOYLE, J. J. Relationship among phaseoloid legumes based on sequence from eight chloroplast regions. **Systematic Botany**, v. 34, n. 1, p. 115–128, 2009.

TUCKER, S. C. Pseudoracemes in papilionoid legumes: their nature, development, and variation. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 95, n. 3, p. 181–206, out. 1987a.

TUCKER, S. C. Floral initiation and development in legumes. **Advances in Legume Systematics**, v. 3, p. 83–239, 1987b.

TUCKER, S. C. Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). **American Journal of Botany**, v. 77, n. 6, p. 750–761, jun. 1990.

TUCKER, S. C. Floral development in legumes. **Plant Physiology**, v. 131, n. 3, p. 911–926, 1 mar. 2003a.

TUCKER, S. C. Floral ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): distribution and role of the ring meristem. **American Journal of Botany**, v. 90, n. 9, p. 1271–1292, set. 2003b.

WILMOT-DEAR, C. M. A revision of *Mucuna* (Leguminosae–Phaseoleae) in China and Japan. **Kew Bulletin**, v. 39, n. 1, p. 23–65, 1984.

WINTER, Y.; VON HELVERSEN, O. Bats as pollinators: foraging energetics and floral adaptations. In: CHITTKA, L.; THOMSON, J. D. (ed.). **Cognitive Ecology of Pollination**. Cambridge: Cambridge University Press, 2001. p. 148–170.

WOJCIECHOWSKI, M. F.; LAVIN, M.; SANDERSON, M. J. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matK gene resolves many well-supported subclades within the family. **American Journal of Botany**, v. 91, n. 11, p. 1846–1862, nov. 2004.

YAHARA, T. et al. Global legume diversity assessment: concepts, key indicators, and strategies. **Taxon**, v. 62, n. 2, p. 249–266, abr. 2013.