
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ÁREA DE BIOLOGIA VEGETAL)

Ontogenia e anatomia do gineceu de espécies de *Anthurium* Schott (Araceae, Alismatales)

LETÍCIA PERES POLI

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências do Campus
de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista, como parte dos
requisitos para obtenção do título
de Mestre em Ciências Biológicas
(Biologia Vegetal).

Fevereiro - 2013

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ÁREA DE BIOLOGIA VEGETAL)

Ontogenia e anatomia do gineceu de espécies de *Anthurium* Schott (Araceae, Alismatales)

LETÍCIA PERES POLI

Orientadora: Profa. Dra. Alessandra Ike Coan
Co-orientadora: Profa. Dra. Lívia Godinho Temponi

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Campus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Biologia Vegetal).

Fevereiro - 2013

580 Poli, Letícia Peres
P766o Ontogenia e anatomia do gineceu de espécies de
 Anthurium Schott (Araceae, Alismatales) / Letícia Peres Poli.
 - Rio Claro : [s.n.], 2013
 76 f. : il., figs., tabs.

 Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista,
 Instituto de Biociências de Rio Claro
 Orientador: Alessandra Ike Coan
 Co-Orientador: Livia Godinho Temponi

 1. Botânica. 2. Desenvolvimento floral. 3. Anatomia floral.
 4. Carpelo. 5. Estigma. 6. Monocotiledôneas. 7.
 Vascularização. I. Título.

CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

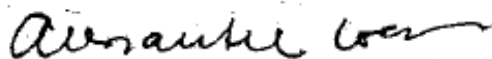
TÍTULO: Ontogenia e anatomia do gineceu de espécies de *Anthurium* Schott (Araceae, Alismatales)

AUTORA: LETÍCIA PERES POLI

ORIENTADORA: Profa. Dra. ALESSANDRA IKE COAN

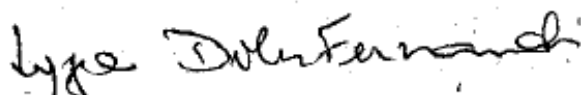
CO-ORIENTADORA: Profa. Dra. LÍVIA GODINHO TEMPONI

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de MESTRE EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGIA VEGETAL), pela Comissão Examinadora:



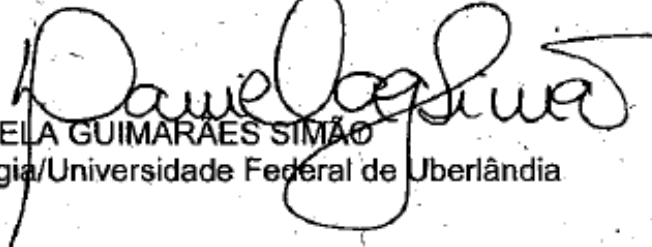
Profa. Dra. ALESSANDRA IKE COAN

Departamento de Botânica / Instituto de Biociências de Rio Claro/UNESP



Profa. Dra. LYGIA DOLORES RIBEIRO DE S. FERNANDES

Departamento de Botânica/ Universidade Federal do Rio de Janeiro



Profa. Dra. DANIELA GUIMARAES SIMÃO

Instituto de Biologia/Universidade Federal de Uberlândia

Data da realização: 25 de fevereiro de 2013.

AGRADECIMENTOS

À Deus, pela força nos momentos mais difíceis.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq, pela bolsa concedida nos primeiros meses do Mestrado (Processo: 135046/2011-4) e a Fundação de Apoio a Pesquisa do Estado de São Paulo-FAPESP (Processo: 2011/03358-8).

A Dra Alessandra Ike Coan, pela valiosa orientação nesses anos e acima de tudo por ser mais que uma orientadora, uma amiga e parceira. Agradeço pela paciência, incentivo, compreensão e amizade em todos os momentos. Sou grata também pelas oportunidades proporcionadas e pelos ensinamentos na morfologia vegetal que me instigaram a curiosidade e “devaneios” no presente estudo.

A Dra Livia Godinho Temponi (UNIOESTE), pela parceria e aprendizado contínuo.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas – Área de Biologia Vegetal e aos docentes e funcionários do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”-UNESP, Rio Claro, SP. Especialmente a Dra. Adelita Paolí, Dr. Carlos Bicudo, Dr. Júlio Lombardi, Dr. Marcos Assis e Dr. Pedro Moraes pelos ensinamentos durante as disciplinas. Aos funcionários Célia Hebling pela amizade e o técnico Ari Pesce pelo auxílio com as técnicas no laboratório de Morfologia Vegetal.

Aos funcionários do Laboratório de Microscopia Eletrônica da UNESP/Rio Claro, pela atenção e auxílio na preparação das amostras, em especial à Pablo Nunes e Mônica Lamonte.

Ao Núcleo de Apoio à Pesquisa em Microscopia Eletrônica Aplicada a Agricultura da ESALQ, pelo suporte no início da pesquisa.

Ao Dr. Thomas Stützel (Ruhr-Universität Bochum, Alemanha) pelas sugestões neste estudo e ensinamentos no Corel Draw.

As amigas-irmãs Danielle Reis (Danizinha) e Luciana Silva (Lú), pelo carinho, amizade, alegrias, por cada conquista e experiência compartilhada durante esses dois anos. Enfim, obrigada por fazerem parte da minha vida!

Ao Heliomar Cavati, pelos sábios conselhos.

A Daniela Dinato e Mariana Saka, pela amizade e companheirismo.

À Naiara Sousa, pela amizade e convivência .

A Ana Paula Cardoso e Polyhana Gomes pela ajuda nas coletas.

A todos os membros do Laboratório de Morfologia Vegetal, pela amizade e troca de experiências.

Aos meus pais Sandra e Diniz, e minha irmã Tamiris, pelo apoio, suporte, carinho incondicional, principalmente nesses últimos meses. Ao Rodrigo, pela ajuda no Corel Draw.

Enfim, a todos aqueles que contribuíram de forma direta ou indireta para o meu enriquecimento profissional e pessoal. Muito Obrigada!

"O mistério gera curiosidade e a
curiosidade é a base do desejo
humano para compreender."

(Neil Armstrong)

ÍNDICE

1. RESUMO.....	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUÇÃO GERAL	3
4. LITERATURA CITADA.....	5
 CAPÍTULO I. Ontogenia do gineceu de espécies de <i>Anthurium</i> (Araceae, Alismatales): contribuições para o estudo do desenvolvimento floral em Araceae.....	8
Resumo	9
Introdução	10
Material e Métodos	11
Resultados.....	13
Discussão	15
Referências Bibliográficas.....	20
Tabela	24
Figuras	25-29
 CAPÍTULO 2. Anatomia do gineceu maduro de <i>Anthurium</i> (Araceae, Alismatales) e considerações infragenéricas	30
Resumo	31
Introdução	31
Material e Métodos	33
Resultados.....	34
Discussão	37
Referências Bibliográficas.....	41
Tabela	46
Figuras	47-50

CAPÍTULO 3. Vascularização floral de <i>Anthurium</i> sect. <i>Urospadix</i> Schott (Araceae, Alismatales) com ênfase em aspectos do gineceu	51
Resumo	52
Introdução	52
Material e Métodos	54
Resultados.....	55
Discussão	57
Referências Bibliográficas.....	60
Tabela	64
Figuras	65-69
 5. CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	 70

1. Resumo

Anthurium é considerado um dos maiores gêneros de Araceae, com cerca de 130 espécies no território brasileiro. Estudos de desenvolvimento e de anatomia de órgãos reprodutivos são incipientes no gênero, sendo os dados disponíveis em tratamentos taxonômicos muitas vezes baseados apenas em análises de material herborizado. No presente trabalho, o gineceu de representantes das seções *Cardiolonchium*, *Dactylophyllum*, *Pachyneurium*, *Tetraspermium* e *Urospadix* foi estudado, a fim de aumentar o conhecimento dos caracteres ontogenéticos e anatômicos, indicando aqueles potenciais para a sistemática do gênero. Foram utilizadas técnicas usuais para estudos em microscopias de eletrônica de varredura, de luz e confocal por varredura a laser. Através do estudo ontogenético (Capítulo 1), verificou-se a similaridade no desenvolvimento do gineceu, independente da classificação infragenérica. Quatro estágios de desenvolvimento do gineceu foram evidenciados, de acordo com o arranjo das tépalas nas flores, esperando contribuir para estudos de anatomia e biologia florais futuros. O gineceu de *Anthurium* tem a porção proximal sinascidiada, correspondente ao ovário, e a porção distal simplicada, correspondente ao estilete e o estigma. Os caracteres anatômicos do gineceu maduro (Capítulo 2) foram confirmados como uniformes entre as espécies de *A. sect. Urospadix*. Comparando esses caracteres entre as seções, observou-se variação, podendo subsidiar estudos taxonômicos, especialmente quanto ao: o formato e conteúdo das células epidérmicas da região adjacente ao estigma, além da ornamentação da cutícula; a formação de septo apical; o tamanho da porção distal do septo ovariano e a sua espessura; o número de lóculos no ovário; o tamanho dos óvulos; e a formação de tricomas funiculares no óvulo. Quanto à vascularização (Capítulo 3), a maioria das espécies estudadas, especialmente da seção *Urospadix*, apresentou carpelos vascularizados apenas por feixes ventrais. Apenas *A. affine* (*A. sect. Pachyneurium*) e *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*) apresentaram feixes vasculares ventrais e dorsais, indicando a vascularização como não conservativa no gênero. Os dados aqui apresentados, juntamente com aqueles disponíveis na literatura, auxiliam na compreensão da natureza do gineceu em *Anthurium*, contribuindo com o conhecimento anatômico de Pothoideae em Araceae.

Palavras-chave: anatomia floral; carpelo; estigma; monocotiledôneas; vascularização.

2. Abstract

Anthurium is one of the largest genera of Araceae and is represented by approximately 130 species in Brazil. Both developmental and anatomical studies on reproductive organs are still necessary in the genus, most due to observation based only from herbarium material. The present work studied the gynoecia of species of sections *Cardiolonchium*, *Dactylophyllum*, *Pachyneurium*, *Tetraspermium* and *Urospadix* to describe anatomical and ontogenetic features and indicate the potential ones for taxonomical purposes. Usual anatomical techniques for scanning electron, light, and confocal microscopies were performed. The ontogenetic study (Chapter 1) revealed the similarity during the gynoecium development with no relation to the infrageneric classification. Four stages of gynoecium development were highlighted, based on the tepal arrangement within the flowers. These stages should be valuable for reproductive studies in *Anthurium*. The gynoecium of *Anthurium* comprises a synascidiate proximal portion, which corresponds to the ovary, and a symplicate distal portion, that corresponds to the style and stigma. The anatomical characters of the mature gynoecium (Chapter 2) were confirmed as uniform for *A. sect. Urospadix*. Some characters varied among the sections studied and may be useful for taxonomic purposes: shape and content of the epidermal cells, as well as cuticle ornamentation, of the region adjacent to the stigma; formation of an apical septum; size of the distal portion of septum and its thickness; number of locules in the ovary; ovule size; and ovule funicular trichomes. The vascularization study (Chapter 3) showed that most of the species studied, especially those of the section *Urospadix*, presents gynoecium with only ventral bundles in the carpels. *Anthurium affine* (*A. sect. Pachyneurium*) and *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*) differ by possessing both ventral and dorsal bundles – this stress the non-conservative status of vascular system in flowers of the genus. The data obtained in the present study, along with those available in the literature, contribute to a better understanding of the gynoecial nature in *Anthurium* within Pothoideae (Araceae).

Keywords: carpel; floral anatomy; monocots; stigma; vascularization.

3. Introdução Geral

Araceae é reconhecida pela inflorescência composta por uma bráctea denominada espata e um espádice (Grayum, 1990). A família está presente em todo território nacional, com 35 gêneros e cerca de 460 espécies (Coelho et al., 2010).

Anthurium Schott, um dos maiores gêneros da família, reúne espécies com espata persistente e um espádice contendo flores bissexuais com quatro tépalas, quatro estames livres e ovário bilocular com um a três óvulos por lóculo, dispostos em placentação axial-apical ou axial (Mayo et al., 1997; Temponi et al., 2005). O gênero apresenta distribuição neotropical com aproximadamente 860 espécies (The Plant List, 2010), sendo representado no Brasil por cerca de 130 espécies (Coelho & Temponi, 2012).

Trabalhos de análise filogenética (Temponi, 2006), tipificação, taxonomia, morfologia e biogeografia (Coelho & Mayo, 2007; Coelho et al., 2009) foram realizados recentemente com *Anthurium*, porém as seções continuam com pouca resolução. A classificação infragenérica do gênero compreende de 16 a 19 seções (e.g. Engler, 1878; Croat & Sheffer, 1983; Croat, 1991; Coelho, 2004; Carlsen & Croat, 2007; Coelho et al., 2009), circunscritas principalmente com base em caracteres morfológicos foliares.

No contexto de elucidação das relações entre as espécies de *Anthurium*, podem-se citar estudos baseados principalmente em caracteres anatômicos dos órgãos vegetativos (Mantovani & Pereira, 2005; Mantovani et al., 2010). Os estudos anatômicos dos órgãos florais também apontam caracteres importantes na separação de grupos dentro dos gêneros de Araceae, como na caracterização das seções de *Philodendron* Schott baseada em caracteres do gineceu (Mayo, 1989). Contudo, estudos do desenvolvimento floral e de anatomia de órgãos reprodutivos são incipientes em *Anthurium*, com muitos dos caracteres associados ao gineceu baseados em observações de material herborizado sob estereomicroscópio.

No estudo do desenvolvimento das flores de *Anthurium jenmanii* Engl. reporta-se a presença de cristais de oxalato de cálcio nas tépalas, estames e gineceu e indica-se que estudos com outras espécies do gênero são fundamentais para esclarecer relações de parentesco no gênero (Barabé & Lacroix, 2008). Estudos detalhados de caracteres do gineceu, como tipo de placentação e presença de tricomas na placenta, são salientados por Temponi (2006) como necessários para o gênero. Poli et al. (2012), estudando anatomicamente o gineceu de 11 espécies de *Anthurium*, relatam pela primeira vez a ocorrência de tricomas placentários secretores de mucilagem no gineceu de espécies das seções *Cardiolonchium* Schott, *Dactylophyllium* Schott e *Urospadix* Schott.

De acordo com Henslow (1890), a compreensão de um órgão floral envolve o correto entendimento da sua ontogenia e da sua estrutura madura, desenvolvida, culminando, por fim, na observação de como ocorre a vascularização em si. Essa visão global permite comparações consistentes entre táxons para utilização em análises futuras. Estudos ontogenéticos como os de Endress et al. (1983), Buzgo & Endress (2000) e Endress & Igersheim (2000) são exemplos importantes para o entendimento de questões relacionadas à evolução do gineceu em angiospermas, com ênfase nos agrupamentos basais.

Considerando a necessidade de investigar detalhadamente o gineceu de *Anthurium* e a importância de dados ontogenéticos, anatômicos e de vascularização dos órgãos reprodutivos na elucidação de questões taxonômicas e evolutivas, não apenas no gênero, mas em Araceae como um todo, esta dissertação tem como objetivos: 1) estudar a ontogenia do gineceu de espécies no gênero, contribuindo para o conhecimento do desenvolvimento floral em Pothoideae (Araceae); 2) descrever e levantar caracteres anatômicos relacionados ao gineceu maduro, auxiliando na caracterização floral em *Anthurium*; e 3) estudar a vascularização floral em espécies de *Anthurium*, com ênfase em aspectos do gineceu, verificando a uniformidade ou não dos caracteres no nível infragenérico.

4. Literatura Citada

- Barabé, D., Lacroix, C., 2008. Developmental morphology of the flower of *Anthurium jenmanii*: a new element in our understanding of basal Araceae. *Botany* 86, 45–52.
- Buzgo, M., Endress, P.K., 2000. Floral structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* 161, 23–41.
- Carlsen, M.M., Croat, T. B., 2007. Taxonomic revision of *Anthurium* section *Semaeophyllum* Schott (Araceae). *Harv. Pap. Bot.* 12, 173–234.
- Coelho, M.A.N., 2004. Taxonomia e biogeografia de *Anthurium* (Araceae) seção *Urospadix* subseção *Flavescentiviridia*. Tese, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre.
- Coelho, M.A.N., Mayo, S.J., 2007. Typifications of names of Brazilian taxa of *Anthurium* sect. *Urospadix* (Araceae). *Taxon* 56, 211–225.
- Coelho, M.A.N., Temponi, L.G., 2012. *Anthurium* In: Forzza, R.C., (Coord.), Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB004912/> acesso em 21.11.2012.
- Coelho, M.A.N., Waechte, J.L., Mayo, S.J., 2009. Revisão taxonômica das espécies de *Anthurium* (Araceae) seção *Urospadix* subseção *Flavescentiviridia*. *Rodriguésia* 60, 799–864.
- Coelho, M.A.N., Soares, M.L., Sakuragui, C.M., Mayo, S., Andrade, I.M. de, Temponi, L.G., 2010. Araceae In: Forzza, R.C., Leitman, P.M., Costa, A.F., Carvalho JR., A.A., Peixoto, A L., Walter, B.M.T., Bicudo, C., Zappi, D., Costa, D.P., Lleras, E., Martinelli, G., Lima, H.C., Prado, J., Stehmann, J.R., Baumgratz, J.F.A., Pirani, J.R., Sylvestre, L., Maia, L.C., Lohmann, L.G., Queiroz, L.P., Silveira, M., Coelho, M.N., Mamede, M.C., Bastos, M.N.C., Morim, M.P., Barbosa, M.R., Menezes, M., Hopkins, M., Secco, R., Cavalcanti, T.B., Souza, V.C. (Eds.), Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de

- Janeiro, <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2010/FB004912>, acesso 07 fev. 2011.
- Croat, T.B., 1991. A revision of *Anthurium* section *Pachyneurium* (Araceae). Ann. Missouri Bot. Gard. 76, 539–855.
- Croat, T.B., Sheffer R.B., 1983. The sectional groupings of *Anthurium* (Araceae). Aroideana 6, 85–123.
- Endress, P.K., Igersheim, A., 2000. Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. Int. J. Plant Sci. 161, 211–223.
- Endress, P.K., Jenny, M., Fallen, M.E., 1983. Convergent elaboration of apocarpous gynoecia in higher advanced dicotyledons (Sapindales, Malvales, Gentianales). Nord. J. Bot. 3, 293–300.
- Engler, H.G.A., 1878. Araceae. In: Martius, C.F.P. (Ed.), Flora brasiliensis, Wien & Leipzig, München, pp. 25–224.
- Grayum, M.H., 1990. Evolution and phylogeny of the Araceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 77, 628–697.
- Henslow, G., 1890. On the vascular systems of floral organs, and their importance in the interpretation of the morphology of flowers. J. Linn. Soc. London, Botany 28, 151–197.
- Mantovani, A., Pereira, T.E., 2005. Comparative anatomy of leaf and spathe of nine species of *Anthurium* (section *Urospadix* subsection *Flavescentiviridia*) (Araceae) and their diagnostic potential for taxonomy. Rodriguésia, 56, 145–160.
- Mantovani, A., Filartiga, A.L.D.P., Coelho, M.A.N., 2010. Anatomia comparada da folha e espata de espécies de *Anthurium* (Araceae) ocorrentes na Mata Atlântica. Rev. Bras. Bot. 33, 185–200.
- Mayo, S.J., 1989. Observations of gynoecial structure in *Philodendron* (Araceae). Bot. J. Linn. Soc. 100, 139–172.
- Mayo, S.J., Bogner, J., Boyce, P. C., 1997. The genera of Araceae. Royal Botanic Gardens, Kew.

- Poli, L.P., Temponi, L.G., Coan, A.I. 2012. Anatomical aspects of the gynoecium of species of *Anthurium* sect. *Urospadix* Engl. (Araceae, Alismatales). *Flora* 207, 615–621.
- Temponi, L.G., 2006. Sistemática de *Anthurium* seção *Urospadix* (Araceae). Tese, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Temponi, L.G., Garcia, F.C.P., Sakuragui, C.M., Carvalho-Okano, R.M., 2005. Diversidade morfológica e formas de vida das Araceae no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais. *Rodriguésia* 56, 01–13.
- The Plant List, 2010. Version 1. Published on the Internet, <http://www.theplantlist.org/> (acesso em 21.XI.2012).

CAPÍTULO 1

Letícia Peres Poli, Lívia Godinho Temponi & Alessandra Ike Coan

**Ontogenia do gineceu de espécies de *Anthurium* (Araceae, Alismatales): contribuições
para o estudo do desenvolvimento floral em Araceae**

(Manuscrito a ser submetido ao periódico *Plant Systematics and Evolution*)

Resumo Estudos de desenvolvimento floral podem fornecer dados consistentes para hipóteses filogenéticas e evolutivas. Em Araceae esses estudos têm ampliado o conhecimento muitas vezes limitado às observações em estereomicroscópio das inflorescências, especialmente em tratamentos taxonômicos. Tendo em vista a importância dos estudos ontogenéticos para elucidar a formação dos órgãos florais, o presente estudo teve como objetivo estudar a ontogenia do gineceu de espécies de *Anthurium*, auxiliando na compreensão da formação do carpelo no gênero e em Pothoideae (Araceae). Na maioria das espécies estudadas, independente da classificação infragenérica, o desenvolvimento do gineceu é uniforme, podendo-se evidenciar quatro fases de desenvolvimento baseadas no arranjo das tépalas nas flores: (i) o aparecimento dos primórdios das tépalas, estames e carpelos, com a formação do septo ovariano; (ii) o fechamento das tépalas sobre o ápice floral, com a diferenciação marcante do estigma e de sua região adjacente na porção apical do gineceu; (iii) a abertura das tépalas expondo o estigma para a antese feminina, com a diferenciação dos tricomas secretores estigmáticos; e (iv) a exposição dos estames, com acúmulo de fenólicos nos tricomas estigmáticos e a obliteração do canal estilar. Essas fases são marcantes nas espécies estudadas e podem subsidiar estudos de anatomia e biologia floral no gênero. A presença de septo apical é indicada como um caráter inédito em *Anthurium scandens*, provavelmente relacionada ao tamanho do gineceu e à acomodação dos quatro óvulos nos lóculos. Os dados aqui apresentados complementam a lacuna de conhecimento ontogenético em *Anthurium*, confirmando o gineceu como simplicado-sinascidiado, a natureza carpelar do septo ovariano, e o desenvolvimento temporalmente diferente da porção apical do gineceu, formando o estigma e a região adjacente.

Palavras-chave canal estilar · carpelo · estigma · Pothoideae · septo

Introdução

Anthurium Schott é considerado um dos maiores gêneros de Araceae, com aproximadamente 862 espécies neotropicais (The Plant List 2010). As espécies estão circunscritas em 16 a 19 seções (Engler 1878, 1898, 1905; Croat e Scheffer 1983; Carlsen e Croat 2007) definidas principalmente por caracteres morfológicos foliares. Recentemente, fatores relacionados à localização geográfica têm se mostrado tão importantes quanto aqueles caracteres vegetativos para esclarecer as relações filogenéticas de *Anthurium* (Carlsen 2011), reforçando estudos com táxons de ampla distribuição no território brasileiro. No Brasil, o gênero é representado por 130 espécies (Coelho e Temponi 2012), sendo *A. sect. Urospadix* Engl. a seção mais conspícua, com cerca de 70 espécies (Croat e Sheffer 1983; Govaerts et al. 2002).

Estudos de desenvolvimento têm ampliado o conhecimento floral em Araceae, especialmente em gêneros com tratamentos taxonômicos clássicos, com observações limitadas ao estereomicroscópio, de material herborizado. Barabé et al. (1986) descrevem a formação do ovário ínfero de *Symplocarpus* Salisb. ex Nutt., adicionando novos dados para o conhecimento das Araceae basais. A semelhança da região de flores estéreis em *Montrichardia* Crueg. (Boubes e Barabé 1997), *Philodendron* Schott (Barabé e Lacroix 2001; Barabé et al. 2002a, b) e *Caladium* Vent. (Barabé e Lacroix 2002) é corroborada pela ontogenia, apesar de estudos posteriores em *Arum* L. (Barabé et al. 2003) demonstrarem que essa região pode não ser semelhante em todos os gêneros.

O desenvolvimento floral também revela dados robustos para hipóteses filogenéticas e evolutivas, como a redelimitação de *Acorus* L. em uma família separada de Araceae, Acoraceae (Buzgo 2001) e a constatação da transição de merisma floral em representantes de Lasioideae (Barabé et al. 2011). Entretanto, a comparação do desenvolvimento floral de *Anaphyllopsis* A. Hay e *Dracontium* L. não corroboram as relações parentesco desses gêneros, demonstrada por dados moleculares (Barabé e Lacroix 2008a; Barabé et al. 2011),

evidenciando a necessidade de estudos interdisciplinares na família. A evolução do gineceu em Araceae ainda permanece incerta (Endress e Doyle 2009), justificando estudos de desenvolvimento e anatomia para contribuir com o conhecimento do gênero e acrescentar dados filogenéticos.

Em *Anthurium*, os estudos são restritos à anatomia floral (Carvajal 1977; Higaki et al. 1984), vascularização floral (Barabé et al. 1984), aspectos embriológicos (Grayum 1991) e de estruturas do gineceu maduro (French 1987; Matsumoto et al. 1998) de algumas espécies. Apenas um único estudo aborda a ontogenia da inflorescência no gênero e enfatiza a necessidade de investigações com outras espécies de *Anthurium* e de gêneros com flores similares (Barabé e Lacroix 2008b).

Considerando-se a importância de dados ontogenéticos para a compreensão dos órgãos florais e a lacuna dessas informações em *Anthurium*, o presente trabalho tem como objetivo estudar a ontogenia do gineceu de espécies no gênero, verificando a existência ou não de padrões de desenvolvimento que possam caracterizar o grupo em Araceae.

Material e Métodos

Para este estudo foram selecionados espécimes de *Anthurium* sect. *Urospadix* Engl. e outras duas seções representativas no Brasil para comparação: *Anthurium* sect. *Pachyneurium* Schott e *Anthurium* sect. *Tetraspermium*, devido ao posicionamento filogenético ainda incerto (Temponi 2006; Carlsen 2011). As inflorescências, em diferentes estágios de desenvolvimento, foram coletadas em diferentes localidades do Brasil (Tabela 1). O material coletado foi identificado e depositado nos herbários HRCB, RB, SPF e UFP (acrônimos de acordo com o *Index Herbariorum* – Thiers 2011) e no herbário da Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNOP), segundo a metodologia de Bridson e Forman (2004). Parte do

material foi mantida em cultivo em casa de vegetação, para o acompanhamento das fases reprodutivas e documentação.

Para o estudo em microscopia eletrônica de varredura (MEV), as amostras de inflorescências foram fixadas em glutaraldeído 1% e formaldeído 4% em tampão fosfato 0,1 M, pH 7,2 (McDowell e Trump 1976), FAA 50 (Johansen 1940) ou solução Transeau (Bicudo e Menezes 2006). Posteriormente, parte das inflorescências foi dissecada sob estereomicroscópio (Leica MZ 6), lavada em tampão fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2 e desidratada em série etílica. Em seguida, as amostras foram submetidas ao ponto crítico (Balzers CPD 030), montadas em suportes metálicos e metalizadas com ouro (BALTEC SCD 050). As observações foram realizadas em microscópio eletrônico de varredura Hitachi TM 3000 e LEO 435 VP e os resultados foram documentados em eletromicrografias.

Para o estudo em microscopia de luz (ML), as amostras de inflorescências foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) e armazenadas em etanol 70% com algumas gotas de glicerina. Posteriormente, o material foi desidratado em série normal-butílica (Feder e O'Brien 1968), incluído em 2-hidroxietilmetacrilato (Leica), e seccionado em espessura de 5 a 7 μ m, com navalhas de aço descartáveis. As secções foram coradas com ácido periódico-reactivo de Schiff (reação PAS) e Azul de Toluidina 0,05% 0,1 M em tampão fosfato de sódio pH 6,8 (Feder e O'Brien 1968), com montagem das lâminas em Entellan. Foram realizados os seguintes testes histoquímicos: IKI para amido (Johansen 1940), cloreto férrico para fenóis (Johansen 1940) e glicofita para detecção de glicose. As fotomicrografias foram obtidas com o programa de digitalização de imagem LAS (Leica Application Suite v. 4.0, Leica), utilizando-se capturador de imagens (DFC-450, Leica) acoplado ao fotomicroscópio (DM 4000B, Leica).

Resultados

Nas espécies de *Anthurium* aqui estudadas, o desenvolvimento das flores é acrópeto ao longo do espádice (Figs 1-2). No primórdio floral, as quatro tépalas, em dois verticilos, são os primeiros órgãos a se diferenciar (Fig. 2), seguidas dos quatro estames, também em dois verticilos (Fig. 3), e dos dois carpelos (Fig. 4).

O primórdio do gineceu é retangular (Fig. 4) e os primórdios dos dois carpelos surgem como duas protuberâncias opostas que se expandem. As margens dos carpelos se unem no centro, formando o septo e a região sinascidiada do gineceu (Figs 5-6).

No centro do gineceu, o septo delimita duas cavidades que constituirão os lóculos (Figs 7-8). Durante o desenvolvimento, os carpelos se alongam verticalmente como estruturas separadas para formar o estilete (Figs 9-11). O estilete corresponde à região simplicada do gineceu (Fig. 12). Posteriormente, as margens dos carpelos se unem nas laterais (Figs 12 – cabeça-de-seta), exceto nas suas porções apicais (Fig. 13). As porções apicais dos carpelos ficam próximas entre si (Fig. 14), delimitando uma fenda ventral (Fig. 15 – cabeça-de-seta). Até este estágio é possível acompanhar todo o desenvolvimento dos carpelos e estames em MEV. Em estágios sucessivos, as tépalas crescem e encobrem progressivamente os estames (Fig. 16) e o gineceu (Fig. 17).

Enquanto o gineceu está encoberto pelas tépalas, as porções apicais dos carpelos se unem e a fenda diminui de extensão (Figs 18-20 – cabeça-de-seta). A porção apical do gineceu é ampla, da mesma largura que o ovário, e delimita, no centro, a fenda estigmática (Fig. 20). Na maioria das espécies estudadas, a região adjacente à fenda é constituída por células isodiamétricas, revestidas por cutícula fina (Fig. 21), além de estômatos paracíticos (Fig. 20). Em *A. affine* e *A. solitarium* (*A. sect. Pachyneurium*), *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*) e *A. maximilianii* (Fig. 20) (*A. sect. Urospadix*) observa-se que a cutícula da região adjacente torna-se ornamentada. O estilete é formado pelo alongamento dos carpelos

(Figs 9-11, 12, 14, 21) e apresenta epiderme externa constituída por células isodiamétricas, revestidas por cutícula fina (Fig. 22). O mesofilo é parenquimático e, durante o desenvolvimento, formam-se idioblastos cristalíferos, contendo ráfides ou drusas (Figs 21-22). A epiderme interna apresenta células isodiamétricas de paredes finas, citoplasma denso e núcleo conspícuo, revestidas por cutícula fina (Figs 14, 21). Este tecido se desenvolve no canal estilar (Fig. 22). Na região em que o canal estilar se abre nos lóculos do ovário, algumas células se projetam e entram em contato com a porção apical do septo ovariano (Figs 21, 23).

Ainda enquanto o gineceu está encoberto pelas tépalas, o ovário apresenta-se revestido por epiderme uniestratificada, formada por células isodiamétricas de paredes finas e revestidas por cutícula fina (Figs 21, 24). O mesofilo é formado por quatro a cinco camadas de células parenquimáticas, contendo idioblastos fenólicos e cristalíferos, com ráfides ou drusas (Fig. 25). A epiderme interna é uniestratificada e constituída por células retangulares, estreitas, que revestem os lóculos (Figs 25-26). Na porção central do ovário, diferencia-se o septo ovariano, formado por quatro a seis camadas de células isodiamétricas de paredes finas (Figs 14, 26).

A maior parte do septo é constituída pela placenta (Figs 21, 26) que origina, na maioria das espécies, dois óvulos, sendo um por lóculo (Figs 14, 21, 24, 26), exceto em *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*), no qual são formados dois óvulos por lóculo (Fig. 27). Na região distal do septo ovariano verifica-se uma leve proeminência onde se desenvolvem tricomas secretores de mucilagem (Figs 25-26).

Em *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*), a ontogenia revela que, além do septo ovariano, há a formação de um septo apical entre o canal estilar e os lóculos (Fig. 28). Em seções transversais sequenciais do estilete para o ovário, observa-se que este septo apical é curto, delimitando quatro cavidades apenas na porção apical do lóculo (Fig. 28). Acompanhando-se as seções do ovário, verifica-se a redução deste septo apical,

permanecendo apenas como uma pequena protuberância adjacente aos feixes dorsais dos carpelos (Fig. 27 – cabeças-de-setas).

O desenvolvimento pronunciado, em tamanho do gineceu, leva à progressiva abertura das tépalas externas e à exposição gradativa da fenda estigmática (Fig. 29). Neste estágio, as epidermes internas do estilete, anteriormente lado a lado (Fig. 21), distanciam-se delimitando um canal estilar mais amplo (Fig. 30). Na altura dos lóculos do ovário, as células do canal estilar se diferenciam em tricomas secretores de mucilagem (Figs 30-31), que entram em contato com aqueles da porção distal do septo ovariano (Fig. 32). No ovário, verifica-se que este septo cresce em direção ao ápice do lóculo, de modo que os óvulos perdem o contato com a base da cavidade ovariana (Figs 21, 26, 30, 32). O crescimento do septo eleva a placenta para a região subapical caracterizando-a como axial (Fig. 32). Em *A. affine* (*A. sect. Pachyneurium*) há um crescimento mais pronunciado da porção distal do septo ovariano (Fig. 30). Em todas as espécies aqui estudadas, nessa região, observa-se que os tricomas secretores tornam-se mais proeminentes e a mucilagem secretada preenche totalmente os lóculos (Fig. 33).

A pré-antese feminina é caracterizada pelo afastamento das tépalas internas e total exposição da fenda estigmática. Neste estágio, a epiderme do canal estilar diferencia-se, do lóculo para o estigma, em tricomas secretores de mucilagem preenchendo o canal estilar (Fig. 32). A antese feminina é marcada pela diferenciação do estigma através da projeção de tricomas secretores, unicelulares e alongados, em continuidade com aqueles do canal estilar (Fig. 34).

Discussão

No presente estudo são descritos dados inéditos da ontogenia do gineceu de espécies de *Anthurium*, com ênfase em representantes de *Anthurium sect. Urospadix*. De um modo

geral, o estudo comparativo com as espécies de *A. sect. Pachyneurium* e *A. sect. Tetraspermium* mostra que, para a maioria das espécies, o desenvolvimento do gineceu é semelhante e independente da classificação infragenérica. Apenas em *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*) considera-se que a fase em que o gineceu está encoberto pelas tépalas é distinta devido à formação do septo apical, que será discutido posteriormente.

Estudos de ontogenia floral em Araceae utilizam fases de flores maduras (e.g. Buzgo 2001) ou do desenvolvimento floral como um todo (e.g. Barabé e Lacroix 2001; Barabé et al. 2002a, b; Barabé e Lacroix 2008a; Barabé et al. 2011), facilitando a compreensão do desenvolvimento de cada peça floral e da inflorescência. Para *Anthurium*, Barabé e Lacroix (2008b) descrevem o desenvolvimento floral, entretanto nenhuma ênfase é dada à formação do gineceu concomitante ao desenvolvimento das demais peças florais, ou seja, a relação de uma parte com o todo da inflorescência. Os resultados em ML e MEV das espécies de *Anthurium* estudadas permitem evidenciar quatro fases distintas do desenvolvimento do gineceu, baseadas no arranjo das tépalas nas flores: (i) o aparecimento dos primórdios das tépalas, estames e carpelos; (ii) o fechamento das tépalas sobre o ápice floral; (iii) a abertura das tépalas expondo o estigma para a antese feminina; e (iv) a exposição dos estames.

Essa interpretação de fases de desenvolvimento conforme o arranjo das tépalas nas flores é importante em se tratando do estudo do espádice de *Anthurium*, apontando as modificações mais relevantes durante a formação do gineceu e as implicações destas nas demais peças florais. A temporização deve ser levada em consideração em estudos de anatomia e biologia floral, auxiliando a observação das fases de antese feminina e masculina das flores bissexuadas típicas do gênero.

Nas espécies de *Anthurium* aqui estudadas, durante o aparecimento dos primórdios das peças florais (fase i), o septo ovariano é formado pela união das margens dos carpelos. Este septo não alcança a porção apical do lóculo, tal como observado em *Pothos* L. (grupo-irmão de *Anthurium*) por Buzgo (2001). Essa característica do septo não alcançar o ápice do lóculo

pode ser interpretada como um septo reduzido (Buzgo 2001) ou um septo com origem não-carpelar (Leins e Erbar 2010). Os cortes anatômicos longitudinais seriados e os resultados em MEV do presente estudo revelam que os lóculos são divididos por todo comprimento do ovário e o septo é de origem carpelar, formado pela união das margens dos carpelos. Estas conclusões só são possíveis através do estudo ontogenético, reforçando a sua importância para esclarecer a origem de estruturas e entendimento do órgão floral maduro.

Durante o desenvolvimento dos carpelos das espécies aqui estudadas são formadas as regiões simplicada (Fig. 35A-D) e sinascidiada (Fig. 35E-G) do gineceu. Segundo Leinfellner (1950), um gineceu sincárpico apresenta regiões sinascidiada, simplicada, hemissimplicada e assimplicada, que são determinadas pela fusão congênita e pelos processos de desenvolvimento dos carpelos (plicação e peltação). Posteriormente, Endress (1994) propõe três regiões para o gineceu sincárpico: sinascidiada, simplicada e plicada. A terminologia de Endress (1994) difere de Leinfellner (1950) por considerar a porção hemissimplicada como parte da simplicada. No presente estudo, opta-se pela interpretação e terminologia propostas por Endress (1994), por ser utilizado na maioria dos estudos anatômicos em Araceae e famílias relacionadas (e.g. Buzgo e Endress 2000; Buzgo 2001; Igersheim et al. 2000).

O formato dos carpelos em Araceae é apontado como polimórfico (Endress e Doyle 2009), já que nas subfamílias basais (Gymnostachydoideae e Orontioideae) os carpelos são descritos como ascidiados (Igersheim et al. 2000), e em Pothoideae e demais subfamílias como sinascidiados-simplicados (Buzgo 2001; Poli et al. 2012). Os resultados aqui apresentados (Fig. 35A-G) demonstram que o gineceu das espécies de *Anthurium* estudadas apresenta duas regiões: a porção proximal sinascidiada (Fig. 35E-G), que corresponde ao ovário, e a porção distal simplicada (Fig. 35A-D), que compreende o estilete e estigma. Esses resultados corroboram aqueles descritos para *Pothos* (Buzgo 2001) e para as demais espécies de *Anthurium* (Poli et al. 2012), e contribuem com o conhecimento da formação dos carpelos em Araceae.

Durante o fechamento das tépalas sobre o ápice floral das espécies de *Anthurium* aqui estudadas (fase ii), a porção apical do gineceu diferencia-se em estigma e região adjacente. Apesar de estudos prévios considerarem o estigma como toda a porção apical do gineceu (Barabé e Lacroix 2008b), as várias evidências aqui descritas comprovam que ocorre um desenvolvimento temporalmente desigual do estigma e sua região adjacente, salientando diferentes funções. A região adjacente se diferencia ainda nessa fase (ii) de gineceu encoberto pelas tépalas. Os caracteres que evidenciam isso são: a presença de características celulares distintas nas células epidérmicas da porção apical do gineceu, com a região adjacente constituída por células isodiamétricas ou papilosas, revestidas por cutícula ornamentada ou não e com formação de estômatos. Além destas modificações, vale ressaltar também o acúmulo de fenólicos na região adjacente ao estigma em *Anthurium crystallinum* relatado por Poli et al. (2012). O estigma só se diferencia no estágio seguinte (fase iii), caracterizado pela fenda estigmática com tricomas secretores de néctar apenas na antese feminina.

Dentre as espécies aqui estudadas, apenas em *Anthurium scandens* ocorre um septo apical, que corresponde à parte do estilete e canal estilar que se projeta para dentro do ovário. Essa denominação é aqui baseada na terminologia proposta por Weberling (1989). Em Araceae, septo apical é reportado em *Pothos* e *Spathiphyllum* Schott (Buzgo 2001), sendo aqui descrito pela primeira vez aqui em *Anthurium*. A importância da imersão do canal estilar no ovário é desconhecida (Endress 2011), entretanto, no presente estudo, sugere-se que a formação do septo apical esteja relacionada ao tamanho do gineceu de *A. scandens*, pois comparado às outras espécies, é relativamente pequeno para suportar quatro óvulos e mucilagem. Os óvulos de *A. scandens* empurram o ápice dos lóculos e, conseqüentemente, o estilete projeta-se para dentro do ovário, acomodando no espaço existente. Estudos com outras espécies de *Anthurium* que apresentam mais de um óvulo por lóculo são necessários para confirmar a distribuição deste caráter no gênero e na família.

Todas as espécies de Araceae são protogínicas (Mayo et al. 1997), variando o modo de exposição do estigma, que pode se dar pela abertura das tépalas, como em Pothoideae (Buzgo 2001) e nas Araceae basais sensu Cabrera et al. (2008), ou pela abertura da espata expondo as flores do espádice, como em Lasioideae (Barabé e Lacroix 2008a; Barabé et al. 2011). Acompanhando-se o desenvolvimento da inflorescência no campo ou em casa de vegetação das espécies de *Anthurium* aqui estudadas, observa-se que, no momento em que a espata se expande e expõe o espádice, todos os primórdios florais encontram-se protegidos pelas tépalas encobrindo totalmente o androceu e gineceu em formação (fase ii). Assim, sugere-se uma alternância de função protetora da espata para as tépalas em *Anthurium*.

Durante a exposição dos estames (fase iv) das espécies aqui estudadas, ocorre o acúmulo de fenólicos nos tricomas do estigma e a obliteração do canal estilar. Estudos prévios em Araceae descrevem, como eventos pós-antese feminina, o acúmulo de tricoesclereídes no estilete de *Spathiphyllum* Schott, permanecendo na infrutescência (Madison 1979), e estigma com aparência seca em *Anthurium*, antes dos estames emergirem (Croat 1980). Os resultados aqui apresentados, como o acúmulo de fenólicos pelos tricomas e a obliteração do canal estilar, sugerem uma estratégia para evitar a autopolinização, já que o estigma e o canal estilar perdem suas funcionalidades. Outra hipótese é que o fechamento do canal estilar pelos tricomas esteja associado com a proteção das sementes no ovário, devido ao acúmulo de compostos fenólicos.

Segundo Endress e Igersheim (2000), o canal estilar é a área na qual os carpelos são fechados na angiospermia. Para Araceae, apesar dos carpelos serem descritos como fechados por secreção (Igersheim et al. 2000; Buzgo 2001; Endress e Doyle 2009), os resultados aqui apresentados revelam que o fechamento dos carpelos em *Anthurium* ocorre na maturidade, pelo entrelaçamento dos tricomas da epiderme do canal estilar.

Apesar dos dados aqui apresentados, e aqueles da literatura disponível, impossibilitarem generalizações na família, deve-se ressaltar a aplicação dos mesmos em

Anthurium sect. *Urospadix* e na complementação dos dados ontogenéticos do gineceu em Pothoideae, especialmente na tribo Anthurieae.

Referências Bibliográficas

- Barabé D, Lacroix C (2001) Aspects of floral development in *Philodendron grandifolium* and *Philodendron megalophyllum* (Araceae). Int J Plant Sci 162:47–57
- Barabé D, Lacroix C (2002) Aspects of floral development in *Caladium bicolor* (Araceae). Can J Bot 80:899–905
- Barabé D, Lacroix C (2008a) Developmental morphology of the flower of *Anaphyllopsis americana* and its relevance to our understanding of basal Araceae. Botany 86:1467–1473
- Barabé D, Lacroix C (2008b) Developmental morphology of the flower of *Anthurium jenmanii*: a new element in our understanding of basal Araceae. Botany 86:45–52
- Barabé D, Lacroix C, Chrétien L (1984) Vascularisation de la fleur d'*Anthurium lhotzkyanum* (Araceae). CR Seances Soc Biol Paris 299:651–656
- Barabé D, Forget S, Chrétien L (1986) Sur les gynécées pseudo-monomères: cas de *Symplocarpus* (Araceae). Comp Rend l'Acad Sciences, Sér 3, 302:429–434
- Barabé D, Lacroix C, Jeune B (2002a) Study of homeosis in the flower of *Philodendron* (Araceae): a qualitative and quantitative approach. Ann Bot 90:579–592
- Barabé D, Lacroix C, Jeune B (2002b) Developmental morphology of normal and atypical flowers of *Philodendron insigne* (Araceae): a new case of homeosis. Can J Bot 80:1160–1172
- Barabé D, Lacroix C, Gibernau M (2003) Development of the flower and inflorescence of *Arum italicum* (Araceae). Can J Bot 81:622–632
- Barabé D, Lacroix C, Gibernau M (2011) Floral development of *Urospatha*: merosity and phylogeny in the Lasioideae (Araceae). Plant Syst Evol 296:41–50

- Bicudo CEM, Menezes M (2006) Técnicas para coleta, fixação, preservação e estudo. In: Bicudo CEM, Menezes M (eds) Gêneros de algas de águas continentais do Brasil. Chave para identificação e descrições. Rima, São Carlos, pp 7–13
- Boubes C, Barabé D (1997) Flower and inflorescence development in *Montrichardia arborescens* (L.) Schott (Araceae). *Int J Plant Sci* 158:408–417
- Bridson D, Forman L (2004) The Herbarium Handbook. Royal Botanic Garden, Kew.
- Buzgo M (2001) Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae. *Bot J Linn Soc* 136:393–425
- Buzgo M, Endress PK (2000) Floral structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal angiosperms. *Int J Plant Sci* 161:23–41
- Cabrera LI, Salazar GA, Chase MW, Mayo SJ, Bogner J, D’Avila P (2008) Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA. *Amer J Bot* 95:1153–1165
- Carlsen MM (2011) Understanding the origin and rapid diversification of the genus *Anthurium* Schott (Araceae), integrating molecular phylogenetics, morphology and fossils. PhD thesis, University of Missouri, St. Louis
- Carlsen MM, Croat TB (2007) Taxonomic revision of *Anthurium* section *Semaeophyllum* Schott (Araceae). *Harv Pap Bot* 12:173–234
- Carvajal MEB (1977) Estudio morfológico comparativo las inflorescencias de dos especies de Araceae: *Anthurium denudatum* Engler y *Philodendron radiatum* Schott. *Rev Biol Trop* (Costa Rica) 25:301–333
- Coelho MAN, Temponi LG (2012) *Anthurium*. In: Forzza RC (coord) Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB004912/> acesso em 21.XI.2012
- Croat TB (1980) Flowering behavior of the neotropical genus *Anthurium* (Araceae). *Amer J Bot* 67:888–904

- Croat TB, Sheffer RB (1983) The sectional groupings of *Anthurium* (Araceae). *Aroideana* 6:85–123
- Endress PK (1994) Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge
- Endress PK (2011) Evolutionary diversification of the flowers in angiosperms. *Amer J Bot* 98:370–396
- Endress PK, Doyle JA (2009) Reconstructing the ancestral angiosperm flower and its initial specializations. *Amer J Bot* 96:22–66
- Endress PK, Igersheim A (2000) Gynoecium structure and evolution in basal angiosperms. *Int J Plant Sci* 161:211–223
- Engler HGA (1878) Araceae. In: Martius CFP, Eichler AW (eds) *Flora brasiliensis*, vol. 3, part. 2. Typographia Regia, Monachii, pp 25–224
- Engler HGA (1898) Revision der Gattung *Anthurium* Schott. *Bot Jahrb Syst* 25:352–476
- Engler HGA (1905) Araceae-Pothoideae. In: Engler HGA (ed) *Das Pflanzenreich*, vol. 4 (23B), W. Engelmann, Leipzig, pp 1–330
- Feder N, O'Brien TP (1968) Plant microtechnique: some principles and new methods. *Amer J Bot* 55:123–142
- French JC (1987) Structure of ovular and placental trichomes of Araceae. *Bot Gaz* 148:198–208
- Govaerts R, Frodin DG, Bogner J, Boos J, Boyce PC, Cosgriff B, Croat TB, Gonçalves EG, Grayum MH, Hay A, Hetterscheid WLA, Landolt E, Mayo SJ, Murata J, Nguyen V, Sakuragui CM, Singh Y, Thompson S, Zhu GH (2002) *World Checklist and Bibliography of Araceae (and Acoraceae)*. Royal Botanic Gardens, Kew
- Grayum MH (1991) Systematic embryology of the Araceae. *Bot Rev* 57:167–203
- Higaki T, Rasmussen HP, Carpenter WJ (1984) A study of some morphological and anatomical aspects of *Anthurium andreanum* Lind. Research Series, Hawaii Institute of

Tropical Agriculture and Human Resources, Hawaii

- Igersheim A, Buzgo M, Endress PK (2000) Gynoecium diversity and systematics in basal monocots. *Bot J Linn Soc* 136:1–65
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book Company, New York
- Leinfellner W (1950) Der Bauplan des synkarpen Gynoeceums. *Öster Bot Zeit* 97:403–436
- Leins P, Erbar C (2010) *Flower and fruit: morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Schweizerbart Science Publishers, Stuttgart
- Madison M (1979) Protection of developing seeds in neotropical Araceae. *Aroideana* 2:52–61
- Matsumoto TK, Kuehnle A, Webb D (1998) Zygotic embryogenesis in *Anthurium* (Araceae). *Amer J Bot* 85:1560–1568
- Mayo SJ, Bogner J, Boyce PC (1997) *The genera of Araceae*. Royal Botanic Gardens, Kew
- McDowell E, Trump BF (1976) Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. *Arch Pathol Lab Med* 100:405–413
- Poli LP, Temponi LG, Coan AI (2012) Anatomical aspects of the gynoecium of species of *Anthurium* sect. *Urospadix* Engl. (Araceae, Alismatales). *Flora* 207:615–621
- Temponi LG (2006) *Sistemática de Anthurium seção Urospadix* (Araceae). PhD thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo
- The Plant List (2010) Version 1. Published on the Internet, <http://www.theplantlist.org/> (acesso em 21.XI.2012)
- Thiers B (2011) *Index herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff*. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (acesso em 06.XII.2012)
- Weberling F (1989) *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge University Press, Cambridge

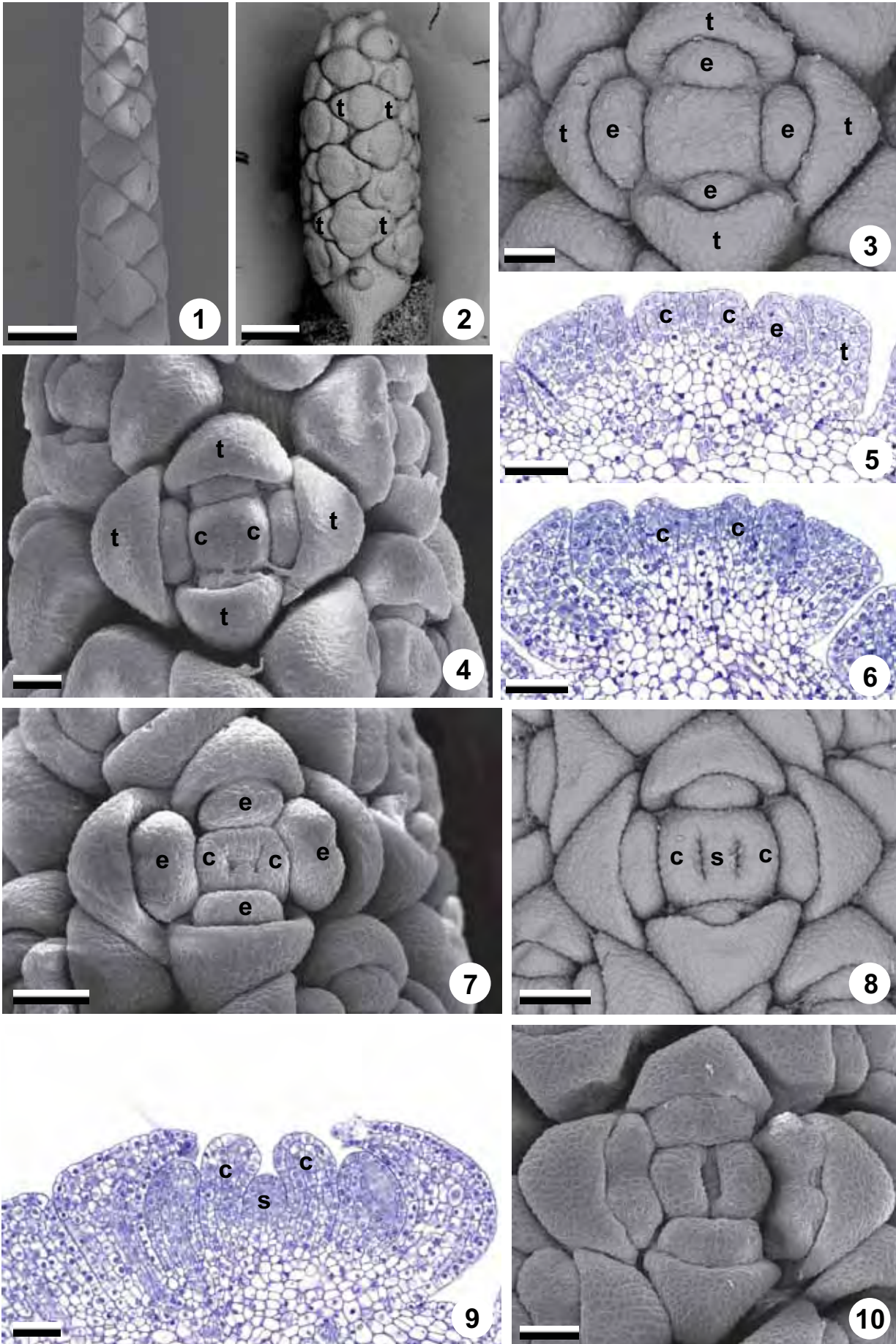
Tabela 1 Lista de táxons de *Anthurium* estudados no presente trabalho, com respectivos dados de coleta e coletor

Seções/Espécies	Localidade	Coletor
<i>Anthurium</i> sect. <i>Pachyneurium</i> Schott		
<i>Anthurium affine</i> Schott	PE, Altinho PE, Caruaru-Agrestina	M. Sobral-Leite et al. 946 (UFP) P. Gomes et al. 256 (UFP)
<i>Anthurium solitarium</i> Schott	RJ, Teresópolis RJ, Nova Iguaçu	L.G. Temponi et al. 983 (UNOP) L.G. Temponi et al. 1063 (UNOP)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Tetraspermium</i> Schott		
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	RJ, Teresópolis SP, São Miguel Arcanjo	L.G. Temponi et al. 973, 1024 (UNOP) P.L.R. Moraes et al. 3371 (HRCB)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Urospadix</i> Engl.		
<i>Anthurium comtum</i> Schott	RJ, Guapimirim SP, Iguape	L.G. Temponi et al. 991 (UNOP) L.G. Temponi et al. 992 (UNOP)
<i>Anthurium maximilianii</i> Schott	RJ, JBRJ (Co) RJ, Teresópolis	M. Nadruz 1402 (RB) L.G. Temponi et al. 974, 1051 (UNOP)
<i>Anthurium minarum</i> Sakuragui & Mayo	SP, Cruzeiro RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 366 (SPF) L.G. Temponi et al. 976 (UNOP)
<i>Anthurium miquelianum</i> C.Koch & Augustin	SP, Iguape	L.P. Poli et al. 39 (HRCB)
<i>Anthurium parasiticum</i> (Vell.) Stellfeld	RJ, Rio de Janeiro RJ, Rio de Janeiro	L.P. Poli s.n. (HRCB) L.G. Temponi et al. 413 (SPF)
<i>Anthurium parvum</i> N. E. Br	RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 975 (UNOP)
<i>Anthurium sellowianum</i> Kunth	RJ, Teresópolis SP, Iguape	L.G. Temponi et al. 977 (UNOP) L.G. Temponi et al. 993 (HRCB)

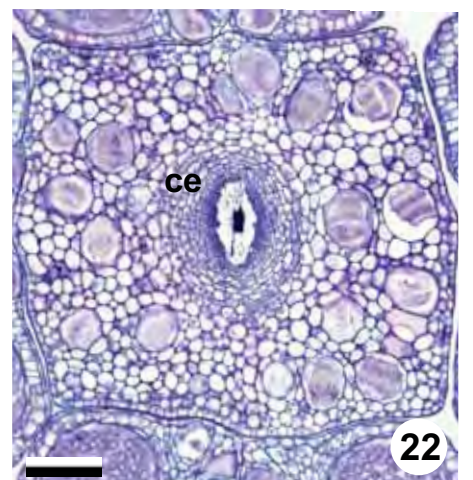
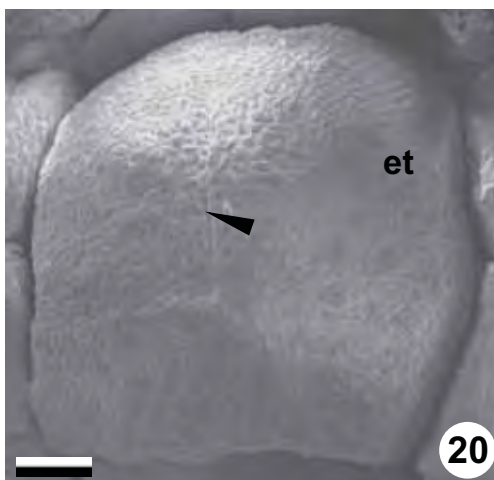
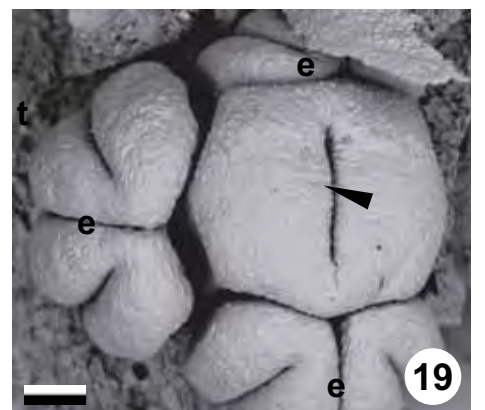
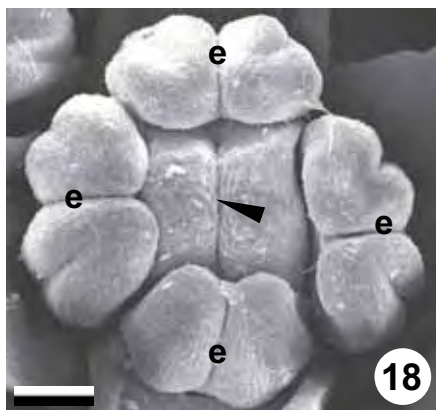
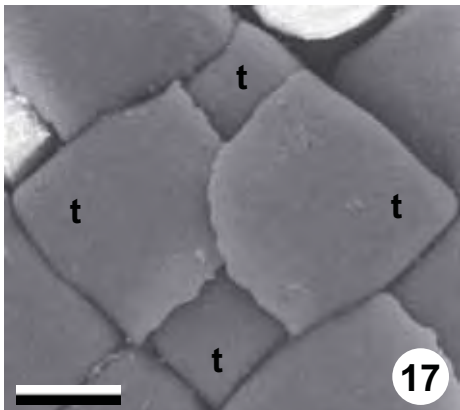
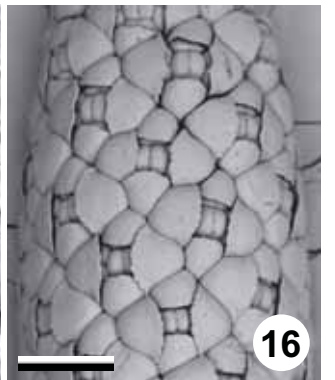
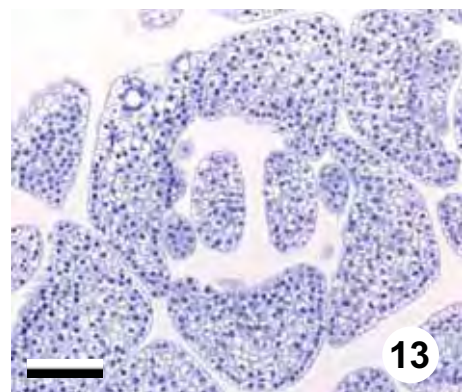
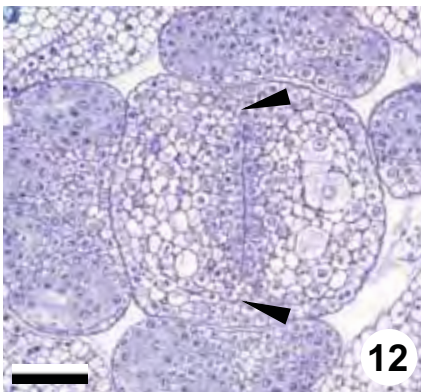
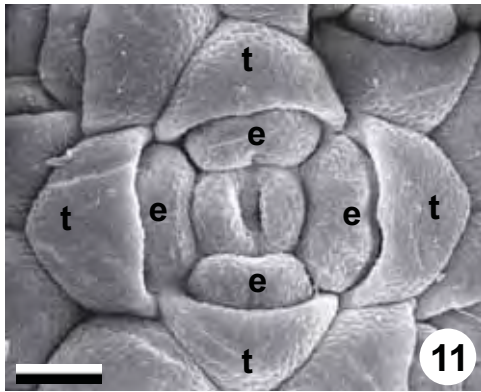
Abreviaturas: Co = em cultivo; JBRJ = Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Figuras

Figuras 1-10. Estágios iniciais do desenvolvimento floral, com ênfase em aspectos do gineceu, de espécies de *Anthurium* (fase i). **1.** Aspecto geral da inflorescência jovem de *A. parvum*, mostrando flores em espirais acrópetas (MEV). **2.** Primórdios das tépalas de *A. scandens* (MEV). **3.** Primórdios dos estames de *A. parasiticum* (MEV). **4.** Primórdio do gineceu de *A. parvum* (MEV). **5-6.** Seções longitudinais (SL) de primórdios florais de *A. sellowianum*, com desenvolvimento dos dois carpelos. **7.** Projeção dos carpelos e início de formação do septo em *A. sellowianum* (MEV). **8.** Septo, lóculos e região sinascidiada de *A. parasiticum* (MEV). **9.** SL do primórdio floral de *A. comtum* mostrando alongamento dos carpelos e início de formação do septo. **10.** Alongamento dos carpelos de *A. maximilianii* (MEV). c, carpelo; e, estame; s, septo ovariano; t, tépala. Barras de escalas: 1 = 500µm; 2= 400µm; 3 = 50µm; 4= 200 µm; 5-10 = 100µm.



Figuras 11-22. Estágios sucessivos do desenvolvimento do gineceu de espécies de *Anthurium* (fase ii). **11.** Vista frontal da flor de *A. sellowianum* (MEV). **12.** Seção transversal (ST) do estilete (região simplicada) de *A. parvum* com as margens unidas nas laterais (cabeças-de-setas). **13.** ST da porção apical livre do gineceu de *A. minarum*. **14.** Seção longitudinal (SL) do gineceu em desenvolvimento de *A. minarum* mostrando fenda ventral entre os carpelos (cabeça-de-seta). **15.** Flor de *A. sellowianum* mostrando fenda ventral (cabeça-de-seta) entre os carpelos (MEV). **16-17.** Estágios sucessivos do desenvolvimento das tépalas nas flores de *A. miquelianum* e *A. minarum*, respectivamente (MEV). **18-19.** Estágios sequenciais mostrando a redução da fenda ventral (cabeça-de-seta) na porção apical do gineceu de *A. minarum* e *A. miquelianum*, respectivamente. **20.** Porção apical do gineceu de *A. maximilianii* mostrando fenda estigmática (cabeça-de-seta) e estômatos paracíticos (MEV). **21.** SL do estilete em formação de *A. minarum* mostrando o canal estilar. **22.** ST do estilete com detalhe do canal estilar em *A. parvum*. c, carpelo; ce, canal estilar; e, estame; s, septo ovariano; t, tépala. Barras de escalas: 11-12, 15, 18-19, 21 = 100µm; 13-14, 17 = 200µm; 16 = 500µm; 20 = 150µm; 22 = 300µm.



Figuras 23-34. Aspectos sucessivos do desenvolvimento do gineceu de espécies de *Anthurium* (fases iii e iv). **23.** Seção transversal (ST) do ápice do lóculo do ovário imaturo de *A. solitarium* mostrando canal estilar. **24.** ST do ovário em estágios iniciais de desenvolvimento de *A. parasiticum*. **25.** ST do ovário maduro de *A. parvum* mostrando mesofilo desenvolvido, tricomas e mucilagem nos lóculos. **26.** Seção longitudinal (SL) do ovário imaturo de *A. comtum* evidenciando septo ovariano com tricomas e placenta. **27.** ST do ovário imaturo de *A. scandens* com óvulos em desenvolvimento e septo apical reduzido a protuberâncias (cabeças-de-setas). **28.** ST da porção apical do lóculo de *A. scandens* com quatro cavidades delimitadas pelo septo apical. **29.** Flor de *A. parvum* com fenda estigmática exposta pela abertura das tépalas (MEV). **30.** SL do gineceu imaturo de *A. affine* com a porção distal do septo alongada. **31.** ST do ovário de *A. solitarium* na altura do septo ovariano. **32.** SL do gineceu maduro de *A. comum* mostrando a placentação axial. **33.** ST da flor jovem de *A. solitarium*. **34.** Detalhe, em SL, do estilete maduro de *A. parvum* evidenciando os tricomas. asterisco, mucilagem; ce, canal estilar; o, óvulo; p, placenta; sa, septo apical; s, septo ovariano; tr, tricomas. Barras de escalas: 23-24, 26, 31= 100µm; 25, 28, 30, 33-34 = 200µm; 27, 32 = 500 µm; 29 = 300µm.

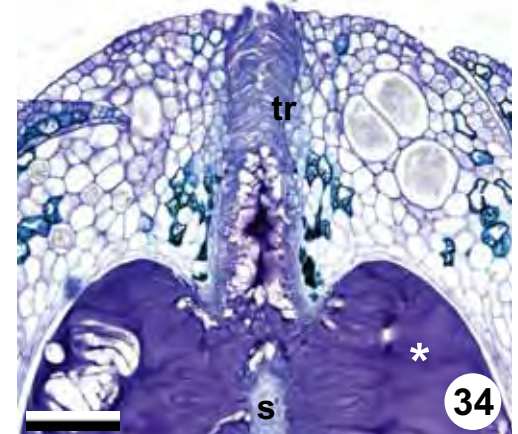
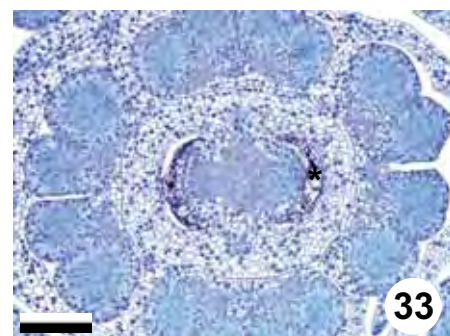
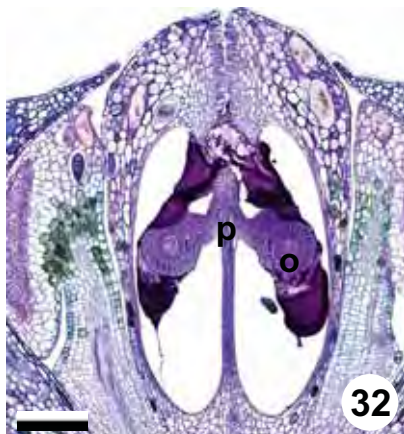
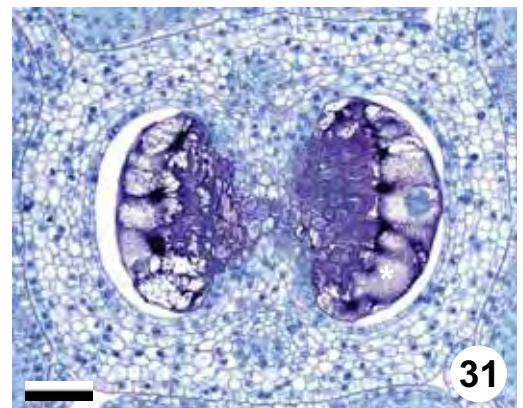
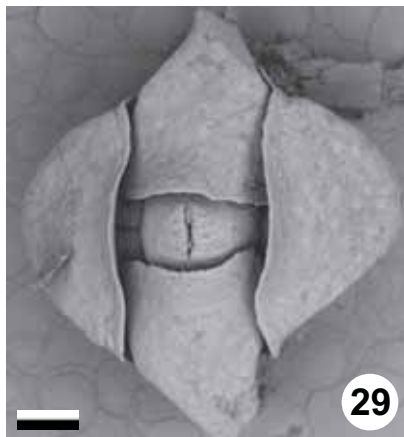
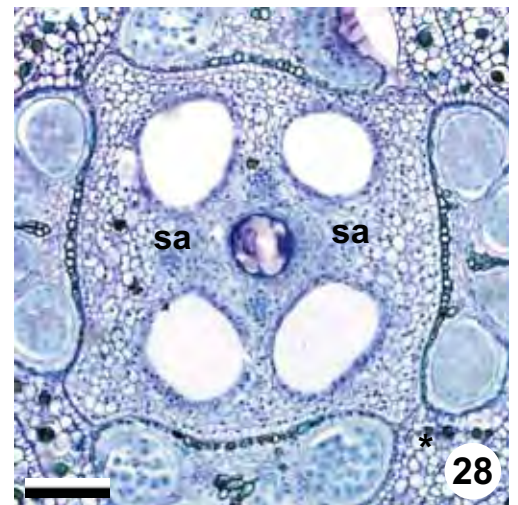
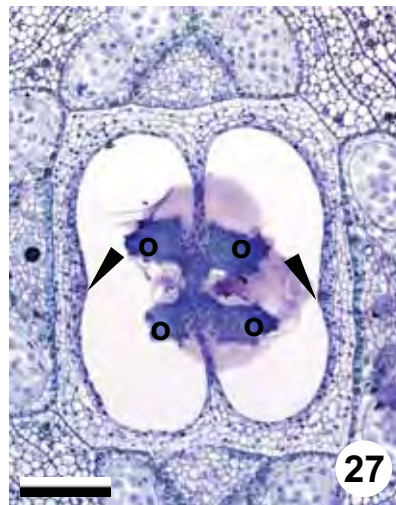
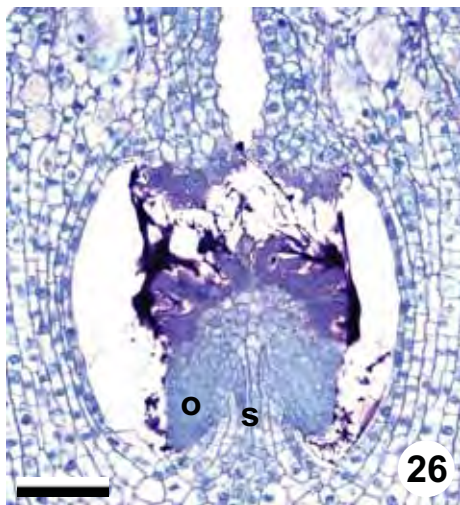
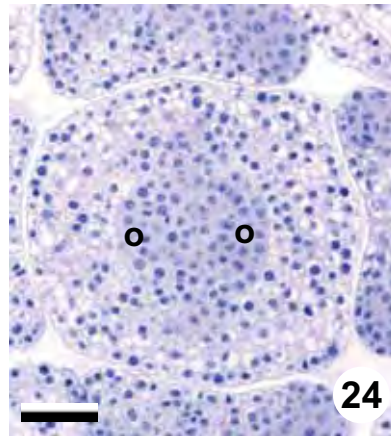
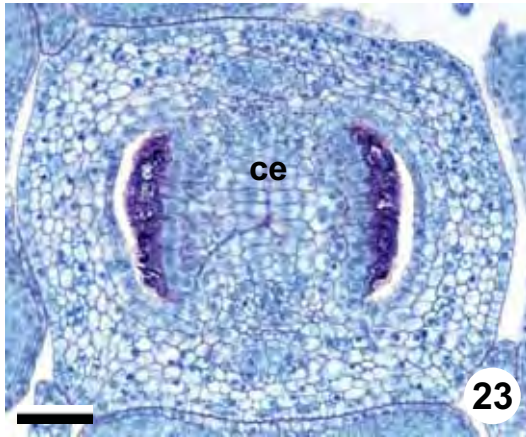
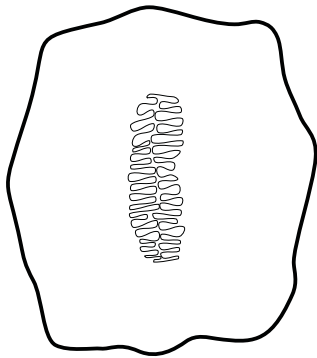
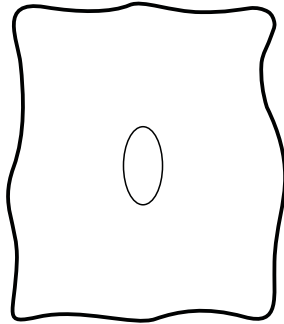


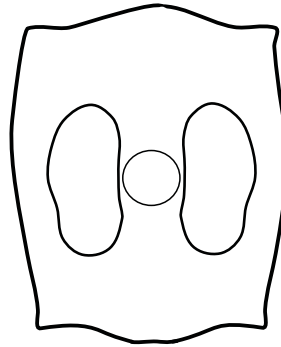
Figura 35. Esquemas transversais seriados do gineceu maduro de *Anthurium maximilianii*. **A.** Região apical simplicada, estigma. **B.** Região simplicada com canal estilar. **C.** Região simplicada, próxima aos lóculos. **D.** Região basal simplicada, com a abertura do canal estilar nos lóculos. **E.** Região sinascidiada mostrando lóculos do ovário. **F.** Região sinascidiada mostrando óvulos em placentação axial. **G.** Região sinascidiada mostrando base do ovário.



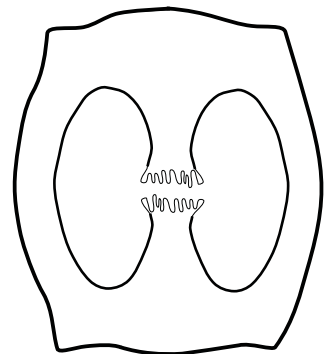
A



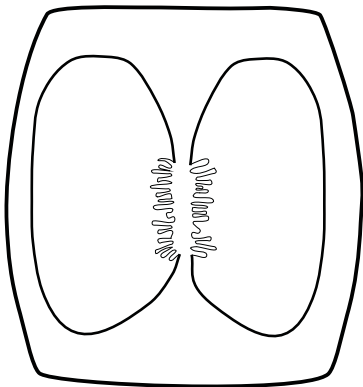
B



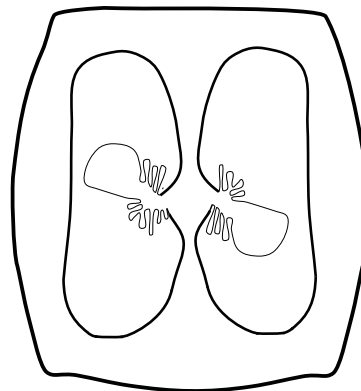
C



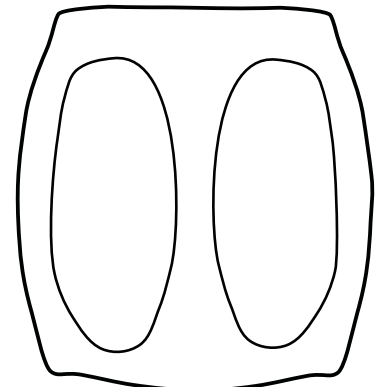
D



E



F



G

CAPÍTULO 2

Letícia Peres Poli, Livia Godinho Temponi & Alessandra Ike Coan

**Anatomia do gineceu maduro de *Anthurium* (Araceae, Alismatales) e considerações
infragenéricas**

(Manuscrito a ser submetido ao periódico *Botany*)

Resumo: *Anthurium* é considerado um dos maiores gêneros de Araceae, com cerca de 130 espécies no Brasil. A classificação infragenérica é ainda controversa, com categorias delimitadas com base em poucos caracteres morfológicos e com fraco suporte filogenético. Dados anatômicos florais vêm contribuindo para o levantamento ou elucidação de questões taxonômicas no gênero. O presente estudo teve como objetivo descrever o gineceu maduro de espécies de *Anthurium*, avaliando caracteres variáveis entre as espécies e passíveis de utilização taxonômica. De um modo geral, o gineceu maduro das espécies estudadas apresentou caracteres anatômicos uniformes, tanto nas espécies da mesma seção como entre espécies de seções distintas. Apesar desta uniformidade, alguns caracteres variaram, como: a projeção secundária de parte da região adjacente ao estigma; o formato e conteúdo das células epidérmicas da região adjacente, assim como a ornamentação ou não da cutícula; a presença/ausência de idioblastos fenólicos no mesofilo do estilete; a espessura do septo ovariano e a espessura da sua porção apical; o tamanho dos óvulos; e a presença/ausência de tricomas no funículo. Esses resultados auxiliam na caracterização das espécies de *Anthurium*, no entanto, indicam variabilidade de caracteres não relacionada à classificação infragenérica, reforçando a importância de estudos comparativos com mais espécies de outras seções.

Palavras-chave: estigma; estilete; funículo; tricomas; Urospadix.

Introdução

Araceae compreende 113 gêneros e 3174 espécies (The Plant List 2010), sendo representada no território nacional por 35 gêneros e cerca de 465 espécies (Coelho et al. 2012). De acordo com a classificação atual, Araceae é dividida em 8 subfamílias sustentadas por análises filogenéticas moleculares e morfológicas (Cabrera et al. 2008; Cursimano et al. 2011): Aroideae Juss, Gymnostachydoideae Bogner & Nicolson, Lasioideae Engl.,

Lemnoideae Engl., Monsteroideae Schott, Orontioideae Mayo; Bogner & Boyce, Pothoideae Engl. e Zamioculcadoideae Bogner & Hesse. Pothoideae compreende cerca de 920 espécies divididas em duas tribos: Potheae, que inclui *Pedicellarum* M. Hotta, *Pothoidium* Schott e *Pothos* L., e a monogenérica tribo Anthurieae (Cabrera et al. 2008; The Plant List 2010; Carlsen 2011).

Anthurium Schott é considerado um dos maiores gêneros de Araceae, com aproximadamente 862 espécies neotropicais (The Plant List 2010). No Brasil, o gênero é representado por 130 espécies (Coelho e Temponi 2012). As espécies apresentam inflorescência com espata geralmente persistente e um espádice composto por flores bissexuais com quatro tépalas, quatro estames livres e ovário bilocular com um a três óvulos por lóculo, dispostos em placentação axial (Mayo et al. 1997; Temponi et al. 2005).

A sistemática de *Anthurium* é ainda controversa, englobando de 16 a 19 seções (Engler 1878, 1898, 1905; Croat e Scheffer 1983) delimitadas com base em poucos caracteres morfológicos e com fraco suporte. Recentemente, estudos envolvendo análise filogenética (Temponi 2006; Carlsen 2011), tipificação, taxonomia, morfologia e biogeografia (Coelho e Mayo 2007; Coelho et al. 2009) auxiliaram na compreensão das relações de parentesco, porém as seções e clados ainda continuam com pouca resolução.

Para *Anthurium* os dados florais são incipientes, restritos à anatomia floral (Eyde et al. 1967; Carvajal 1977; Higaki et al. 1984), aspectos embriológicos (Grayum 1991) e de estruturas do gineceu maduro (French 1987; Matsumoto et al. 1998; Igersheim et al. 2000; Buzgo 2001) de algumas espécies. Ressalta-se o estudo do desenvolvimento da inflorescência de *Anthurium jenmanii* Engl. (*Anthurium* sect. *Pachyneurium* Schott), no qual Barabé e Lacroix (2008a) enfatizam a importância de análises com outras espécies do gênero e de grupos com flores similares para elucidar aspectos taxonômicos. Recentemente, o estudo anatômico do gineceu maduro de espécies de *Anthurium* sect. *Urospadix* descreve a presença

de tricomas secretores do estigma até o septo do ovário como um caráter inédito para o gênero (Poli et al. 2012).

Considerando a importância de dados anatômicos florais para o levantamento e elucidação de questões taxonômicas e filogenéticas em *Anthurium*, este estudo teve como objetivo descrever a anatomia do gineceu maduro de representantes do gênero. Espera-se avaliar os caracteres anatômicos potenciais e contribuir para a caracterização floral de *Anthurium*.

Material e Métodos

Inflorescências com flores em antese de 18 representantes de *Anthurium* foram coletadas em diferentes localidades do Brasil (Tabela 1). O material-testemunho foi identificado e depositado nos herbários HRCB, RB, SPF, UB, UFP e VIC (acrônimos de acordo com *Index Herbariorum* –Thiers 2011) e no herbário da Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNOP), segundo a metodologia de Bridson e Forman (2004).

Para o estudo em microscopia eletrônica de varredura (MEV), as amostras de inflorescências maduras foram fixadas em glutaraldeído 1% e formaldeído 4% em tampão fosfato 0,1 M, pH 7,2 (McDowell e Trump 1976), FAA 50 (Johansen 1940) ou solução Transeau (Bicudo e Menezes 2006). Posteriormente, parte das inflorescências foi dissecada sob estereomicroscópio (Leica MZ 6), lavada em tampão fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2 e desidratada em série etílica. Em seguida, as amostras foram submetidas ao ponto crítico (Balzers CPD 030), montadas em suportes metálicos e metalizadas com ouro (BALTEC SCD 050). As observações foram realizadas em microscópio eletrônico de varredura Hitachi TM 3000 e LEO 435 VP e os resultados foram documentados em eletromicrografias.

Para o estudo em microscopia de luz (ML), as amostras de inflorescências foram fixadas em FAA 50 (Johansen 1940) e armazenadas em etanol 70% com algumas gotas de

glicerina. Posteriormente, o material foi desidratado em série normal-butílica (Feder e O'Brien 1968), incluído em 2-hidroxietilmetacrilato (Leica), e seccionado em espessura de 5 a 7µm, com navalhas de aço descartáveis. As secções foram coradas com ácido periódico-reactivo de Schiff (reação PAS) e Azul de Toluidina 0,05% 0,1 M em tampão fosfato de sódio pH 6,8 (Feder e O'Brien 1968), com montagem das lâminas em Entellan. Foram realizados os seguintes testes histoquímicos: IKI para amido (Johansen 1940), cloreto férrico para fenóis (Johansen 1940) e glicofita para detecção de glicose. As fotomicrografias foram obtidas com o programa de digitalização de imagem LAS (Leica Application Suite v. 4.0, Leica), utilizando-se capturador de imagens (DFC-450, Leica) acoplado ao fotomicroscópio (DM 4000B, Leica).

Resultados

Em todas as espécies estudadas de *Anthurium*, na antese feminina, o gineceu maduro é diferenciado em estigma, estilete e ovário (Fig. 1). Durante o crescimento, o gineceu se acomoda no espaço físico da flor no espádice, projetando o estigma e sua região adjacente (Fig. 2). Em *Anthurium crystallinum* (*A. sect. Cardiolonchium*), há crescimento mais pronunciado do gineceu, sendo que as tépalas internas imprimem uma projeção secundária que expõe ainda mais parte da região adjacente e o estigma (Fig. 3). A superfície dorsal do ovário apresenta marcas que correspondem à impressão e a acomodação das anteras (Fig. 4). O estigma é diferenciado em tricomas alongados e unicelulares que secretam néctar (Figs. 1-3). A produção de néctar foi evidenciada pelo teste com glicofita. Não ocorre acúmulo de amido.

A epiderme da região adjacente ao estigma é formada por uma camada de células isodiamétricas (Fig. 5), com exceção de *Anthurium pentaphyllum* (*A. sect. Dactylophyllum*), no qual essas células são papilosas (Fig. 6). Em *A. parasiticum* (*A. sect. Urospadix*) algumas

dessas células apresentam acúmulo de fenólicos (Fig. 7). A cutícula é fina e sem ornamentação em *A. crystallinum* (Fig. 3) (*A. sect. Cardiolonchium*), em *A. pentaphyllum* (*A. sect. Dactylophyllum*) e na maioria das espécies da seção *Urospadix* (*A. comtum*, *A. longipes*, *A. minarum* – Fig. 1, *A. miquelianum*, *A. parasiticum*, *A. parvum* e *A. sellowianum*). Cutícula fina e com ornamentação foi observada em *A. affine* e *A. solitarium* (Fig. 8) (*A. sect. Pachyneurium*), em *A. scandens* (Fig. 10) (*A. sect. Tetraspermium*), e em *A. acutum*, *A. coriaceum*, *A. gladiifolium*, *A. loefgrenii* – Fig. 9, *A. maximilianii* – Fig. 5 e *A. organense* (*A. sect. Urospadix*). A ornamentação varia de estriada, como na maioria das espécies (Fig. 8), ou reticulada, como em *A. loefgrenii* (Fig. 9) (*A. sect. Urospadix*). Em todas as espécies estudadas, a região adjacente ao estigma apresenta estômatos paracíticos (Figs 8-9).

O estilete do gineceu maduro nas espécies estudadas de *Anthurium* é oco (Figs. 1, 7, 11) e corresponde a cerca de um terço do gineceu (Figs. 1, 4, 12). A epiderme externa se mantém com uma camada de células isodiamétricas revestidas por cutícula fina (Figs. 1, 11). Em *A. solitarium* (*A. sect. Pachyneurium*), *A. miquelianum* e *A. parasiticum* (*A. sect. Urospadix*) algumas células epidérmicas apresentam compostos fenólicos (Figs. 7, 12). Na maioria das espécies estudadas, o mesofilo é parenquimático, com quantidade variável de idioblastos fenólicos e cristalíferos, contendo drusas e ráfides (Figs. 1, 7, 11-12). Apenas *A. solitarium* (Fig. 12) não apresenta idioblastos fenólicos no mesofilo, confirmado pelos testes histoquímicos. No gineceu maduro, a epiderme do canal estilar é formada por tricomas, constituindo o tecido transmissor (Figs. 1, 7). Em *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*) verifica-se a formação de um septo apical entre o estilete e a região apical dos lóculos (Fig. 13), constituindo quatro cavidades. Acompanhando-se seções transversais do ovário, observa-se que esse septo se reduz, permanecendo como uma leve protuberância na região mediana de cada carpelo, próxima ao feixe vascular dorsal (Fig. 14).

O ovário maduro é bicarpelar e bilocular (Figs. 1, 12, 14-20) e sua parede é formada por epiderme externa e interna uniestratificadas e por mesofilo com quatro a dez camadas de

células parenquimáticas (Figs. 15-16). Em todas as espécies estudadas, a epiderme interna apresenta-se gradativamente comprimida ao longo do desenvolvimento do ovário (Fig. 16).

Os lóculos do ovário maduro são separados por um septo delgado na maioria das espécies estudadas (Figs. 1, 16-18), exceto em *A. affine* (Fig. 19) (*A. sect. Pachyneurium*), *A. miquelianum* (*A. sect. Urospadix*) e *A. solitarium* (Fig. 12) (*A. sect. Pachyneurium*), nas quais essa estrutura compreende mais de dez camadas de células. Em seções medianas longitudinais, observa-se que a porção distal do septo ovariano não alcança o ápice do lóculo (Figs. 12, 17, 19). Na maioria das espécies, a porção distal é pouco proeminente e restrita ao ovário (Figs. 12, 17). Em *A. gladiifolium* (Fig. 18) (*A. sect. Urospadix*), *A. pentaphyllum* (*A. sect. Dactylophyllum*) e *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*) verifica-se que essa região é proeminente, pouco mais larga que o septo, e em *A. affine* (*A. sect. Pachyneurium*) a porção distal do septo é longa e quase alcança o canal estilar (Fig. 19). A porção distal do septo é formada por tricomas unicelulares e secretores de mucilagem nos lóculos (Figs. 1, 12, 17-19).

Os lóculos são totalmente preenchidos por mucilagem (Figs. 1, 16-17). O teste negativo com glicofita mostrou que a mucilagem nos lóculos não apresenta glicose. Cada lóculo possui um único óvulo em todas as espécies estudadas (Figs. 1, 12, 15, 17-19), exceto *A. scandens* (*A. sect. Tetraspermium*) com dois óvulos (Fig. 20). No gineceu maduro, os óvulos são hemianátropos, pêndulos e bitegmentados e estão dispostos em placentação axial (Figs. 1, 12, 15, 17-19). Na maioria das espécies estudadas, os óvulos não preenchem os lóculos completamente (Figs. 1, 17-18), exceto em *A. affine* (Fig. 19) e *A. solitarium* (Fig. 12) (*A. sect. Pachyneurium*), e *A. miquelianum* (*A. sect. Urospadix*), em que os óvulos estão em contato com a parede do ovário. O funículo do óvulo de *A. pentaphyllum* (*A. sect. Dactylophyllum*) e de algumas espécies estudadas de *A. sect. Urospadix* (*A. coriaceum*, *A. gladiifolium* – Fig. 18, *A. maximilianii*, *A. minarum* – Fig. 1, *A. miquelianum*, *A. parasiticum* e *A. sellowianum*) apresenta tricomas secretores de mucilagem na porção voltada para o septo do ovário.

Após a antese feminina é iniciada a projeção dos estames (Fig. 21). Neste estágio, o estigma apresenta-se levemente projetado, com diferenciação dos tricomas, que acumulam compostos fenólicos e, posteriormente, se desintegram. Os tricomas do canal estilar também acumulam fenólicos e se entrelaçam, obliterando o canal (Fig. 22).

Discussão

Os resultados apresentados no presente estudo, caracterizando anatomicamente o gineceu maduro de espécies de *Anthurium*, contribuem com dados inéditos para as seções *Cardiolonchium*, *Dactylophyllum*, *Pachyneurium*, *Tetraspermium* e *Urospadix*. Todas as espécies aqui estudadas apresentam em comum: gineceu maduro diferenciado em estigma, estilete e ovário; porção apical do gineceu com estigma central, formado por tricomas secretores de néctar, e uma região adjacente, com estômatos paracíticos; estilete anatomicamente conspicuo, com epiderme externa formada por células isodiamétricas e revestidas por cutícula fina, mesofilo parenquimático, e epiderme interna diferenciada em tricomas; ovário bilocular, formado por epiderme externa e interna uniestratificadas e mesofilo parenquimático; septo ovariano cuja porção distal é diferenciada em tricomas secretores; e lóculos preenchidos por mucilagem, com óvulos hemianátropos em placentação axial.

Segundo Endress (2006), cada órgão floral tem um formato próprio, que pode ser influenciado e alterado através das pressões mecânicas exercidas pelos órgãos adjacentes durante o desenvolvimento. Quando essas pressões são intensas, a estrutura pressionada apresenta marcas deixadas pelos órgãos florais adjacentes, assemelhando-se a peças de um quebra-cabeça (Endress 2008). No presente estudo, a projeção do estigma e da região adjacente na porção apical do gineceu, além das marcas das anteras na superfície dorsal do

ovário, evidenciam a influência direta dos estames e tépalas na acomodação do gineceu ao longo do desenvolvimento das flores no espádice de *Anthurium*.

O estigma formado por tricomas ou papilas é um caráter presente desde grupos basais de Araceae, como Orontoideae (Buzgo, 2001), intermediários como Pothoideae (Buzgo 2001; Poli et al. 2012), até os mais derivados, como Lasioideae (Barabé e Lacroix 2008b) e Aroideae (Barabé e Lacroix 2002; Barabé et al. 2002, 2003). Nos resultados aqui apresentados são evidenciados pela primeira vez em MEV os tricomas no estigma de representantes de *Anthurium*. O teste realizado com glicofita no estigma das espécies estudadas de *Anthurium* confirma a presença de glicose, inexistente na mucilagem presente nos lóculos. A diferença química na secreção do estigma do ovário parece estar relacionada à função, já que a secreção no estigma recebe o grão de pólen (Erbar 2003) e a do ovário guia o tubo polínico até a micrópila (French 1987). Além disso, há diferença temporal uma vez que, no ovário, a secreção aparece durante a fase que o gineceu está encoberto pelas tépalas, enquanto no estigma a secreção ocorre durante a antese feminina.

As células da epiderme da região adjacente ao estigma das espécies aqui estudadas de *Anthurium* são revestidas por cutícula ornamentada ou não e apresentam estômatos paracíticos, caracteres inéditos para o gênero. Estudos prévios em Araceae relatam a presença desses caracteres em outras peças florais, como: nas tépalas e/ou estames de *Philodendron* Schott (Barabé e Lacroix 2001), *Anthurium* (Barabé e Lacroix 2008a) e *Anaphyllopsis* A. Hay (Barabé et al. 2011); nos sinândrios de *Caladium* Vent. (Barabé e Lacroix 2002), e no apêndice estéril de *Arum* L. (Barabé et al. 2003). Apenas em *Orontium* L. são apontados estômatos e deposição de cera na porção apical do gineceu (Buzgo 2001).

Tricomas no ovário são reportados em muitas famílias de monocotiledôneas como Acoraceae e Araceae (French 1987), Asteliaceae (Rudall et al. 1998), Musaceae (Kirchoff 1992) e Rapateaceae (Oriani e Scatena 2012), e parecem estar associados com a secreção de mucilagem nos lóculos (Rudall et al. 1998). Recentemente, tricomas na porção distal do septo

ovariano no gineceu de *Anthurium* foram descritos por Poli et al. (2012) e os resultados aqui apresentados corroboram esse caráter para outras espécies e seções do gênero, indicando a possível ocorrência em todo o gênero.

Em todas as espécies aqui estudadas, os óvulos são hemianátropos, pêndulos e bitegmentados. A orientação dos óvulos é variável em *Dieffenbachia* Schott (Gow 1905), *Lemna* L. (Maheshwari e Kapil 1963) e *Anthurium* (Carvajal 1977; French 1986; Grayum 1991; Mayo et al. 1997; Igersheim et al. 2000; Poli et al. 2012), sendo alterada tanto pelo desenvolvimento como pelo formato e tamanho dos lóculos. Em lóculos estreitos, óvulos ortótropos não posicionados em placentação basal apresentam uma leve curvatura na base e são interpretados como ortótropos e anátropos, pois não se curvaram completamente devido ao espaço restrito no lóculo, mas foram forçados a uma leve curvatura (Endress 2011). O mesmo é constatado no presente estudo, principalmente nas espécies em que os óvulos estão em contato com a parede do ovário. A presença de uma curvatura pouco proeminente desde início do desenvolvimento dos óvulos até a maturação mostra que os óvulos são hemianátropos, porém estudos sobre desenvolvimento do óvulo e semente podem adicionar novas informações.

O funículo do óvulo de algumas espécies aqui estudadas de *Anthurium* apresenta tricomas secretores de mucilagem, apenas na porção voltada para o septo do ovário. Esse caráter é relatado previamente para *Philodendron* em Araceae (Mayo 1989) e para Asteliaceae (Kocyan e Endress 2001). A localização desses tricomas no funículo das espécies de *Anthurium* sugere uma função de obturador. De acordo com Tilton e Horner (1980), o obturador é um tecido com origem na placenta e/ou funículo. Acredita-se que esse tecido auxilie o crescimento do tubo polínico para o óvulo (Tilton e Horner 1980; Herrero 2000), assim como os tricomas na porção distal do septo ovariano descrito no presente estudo.

De fato, o gineceu maduro das espécies de *Anthurium* exibe estratégias para a aderência do grão de pólen e crescimento polínico a fim de efetivar a polinização. Estas

estratégias são estigma secretor, canal estilar preenchido por tricomas secretores, presença de tricomas secretores de mucilagem no ovário e lóculos preenchidos com mucilagem. Estudos embriológicos ou de biologia reprodutiva podem constatar a real função destes tricomas, auxiliando na sua compreensão.

Considerações sobre a sistemática de Anthurium

A amostragem de 18 espécies estudadas de *Anthurium*, apesar de restrita para generalizações no gênero, com total aproximado de 870 espécies (The Plant List 2010), pode ser significativa para os representantes de *Anthurium* no Brasil. No território brasileiro, o gênero está distribuído em 130 espécies (Coelho e Temponi 2012), estimando a amostragem do presente estudo em 13%. Com relação ao número de espécies nas seções com representantes no Brasil, o presente estudo tem maior amostragem na seção *Tetraspermium* (50% das espécies reconhecidas), *Urospadix* (18%) e *Pachyneurium* (11%).

De um modo geral, o gineceu maduro das espécies estudadas de *Anthurium* apresenta uma anatomia uniforme, tanto nas espécies da mesma seção como de seções distintas. Apesar da uniformidade, alguns caracteres no presente estudo variam, como: a projeção secundária da região adjacente ao estigma; o formato e conteúdo das células epidérmicas dessa região; a presença/ausência de ornamentações na cutícula das células da epiderme; a presença/ausência de septo apical; a porção distal do septo ovariano proeminente ou não; o tamanho da porção distal do septo ovariano e o seu número de camadas; o tamanho e o número de óvulos; e a presença/ausência de tricomas no funículo.

A maioria dos caracteres obtidos não revelam sinapomorfias para as seções, entretanto alguns caracteres podem ser inferidos para seções ou espécies. Destes a presença de um septo apical e dois óvulos por lóculo em *Anthurium scandens* (*A. sect. Tetraspermium*); a projeção secundária da região adjacente ao estigma e o acúmulo de fenólicos pelas células epidérmicas

em *A. crystallinum* (*A. sect. Cardiolonchium*), e a epiderme da região adjacente formada por células papilosas em *A. pentaphyllum* (*A. sect. Dactylophyllum*). Apenas a presença de dois óvulos por lóculo observada em *A. scandens* é descrita na literatura como sinapomorfia da seção *Tetraspermium* (Croat e Sheffer 1983). Deste modo, a inclusão de mais espécies nas seções estudadas e estudos com outras seções são fundamentais para interpretar se esses caracteres são relevantes taxonomicamente e filogeneticamente.

Referências Bibliográficas

- Barabé, D., e Lacroix, C. 2001. Aspects of floral development in *Philodendron grandifolium* and *Philodendron megalophyllum* (Araceae). *Int. J. Plant Sci.* **162**: 47–57.
- Barabé, D., e Lacroix, C. 2008a. Developmental morphology of the flower of *Anthurium jenmanii*: a new element in our understanding of basal Araceae. *Botany* **86**: 45–52.
- Barabé, D., e Lacroix, C. 2008b. Developmental morphology of the flower of *Anaphyllopsis americana* and its relevance to our understanding of basal Araceae. *Botany* **86**: 1467–1473.
- Barabé, D., e Lacroix, C. 2002. Aspects of floral development in *Caladium bicolor* (Araceae). *Can. J. Bot.* **80**: 899–905.
- Barabé, D., Lacroix, C., e Jeune, B. 2002. Study of homeosis in the flower of *Philodendron* (Araceae): a qualitative and quantitative approach. *Ann. Bot.* **90**: 579–592.
- Barabé, D., Lacroix, C., e Gibernau, M. 2003. Development of the flower and inflorescence of *Arum italicum* (Araceae). *Can. J. Bot.* **81**: 622–632.
- Barabé, D., Lacroix, C., e Gibernau, M. 2011. Floral development of *Urospatha*: merosity and phylogeny in the Lasioideae (Araceae). *Plant. Syst. Evol.* **296**: 41–50.
- Bicudo, C.E.M., e Menezes, M., 2006. Técnicas para coleta, fixação, preservação e estudo. *In* Gêneros de algas de águas continentais do Brasil. Chave para identificação e descrições. Editado por C.E.M. Bicudo e M. Menezes. Rima, São Carlos. pp. 7–13.

- Bridson, D., e Forman, L. 2004. The Herbarium Handbook. Royal Botanic Garden, Kew.
- Buzgo, M. 2001. Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae. *Bot. J. Linn. Soc.* **136**: 393–425.
- Cabrera, L.I., Salazar, G.A., Chase, M.W., Mayo, S.J., Bogner, J., e D’Avila, P. 2008. Phylogenetic relationships of aroids and duckweeds (Araceae) inferred from coding and noncoding plastid DNA. *Amer. J. Bot.* **95**: 1153–1165.
- Carlsen, M.M. 2011. Understanding the origin and rapid diversification of the genus *Anthurium* Schott (Araceae), integrating molecular phylogenetics, morphology and fossils. Ph.D. thesis, University of Missouri, St. Louis.
- Carvajal, M.E.B. 1977. Estudio morfológico comparativo las inflorescencias de dos especies de Araceae: *Anthurium denudatum* Engler y *Philodendron radiatum* Schott. *Rev. Biol. Trop. (Costa Rica)* **25**: 301–333.
- Coelho, M.A.N., e Mayo, S.J. 2007. Typifications of names of Brazilian taxa of *Anthurium* sect. *Urospadix* (Araceae). *Taxon* **56**: 211–225.
- Coelho, M.A.N., e Temponi, L.G. 2012. *Anthurium*. In Lista de Espécies da Flora do Brasil. Coordenado por R.C. Forzza. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB004912/> acesso em 21.11.2012.
- Coelho, M.A.N., Waechter, J.L., e Mayo, S.J. 2009. Revisão taxonômica de *Anthurium* (Araceae) seção *Urospadix* subseção *Flavescentiviridia*. *Rodriguésia* **60**: 799–864.
- Coelho, M.A.N., Soares, M.L., Sakuragui, C.M., Mayo, S., Andrade, I.M. de, Temponi, L.G., Gonçalves, E.G., e Calazans, L.S.B. 2012. Araceae. In Lista de Espécies da Flora do Brasil. Coordenado por R.C. Forzza. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB000051/> (acesso em 21.11.2012).
- Croat, T.B., e Sheffer R.B. 1983. The sectional groupings of *Anthurium* (Araceae). *Aroideana* **6**: 85–123.
- Cursimano, N., Bogner, J., Mayo, S.J., Boyce, P.C., Wong, S.Y., Hesse, M., Hetterscheid,

- W.L.A., Keating, R.C., e French, J.C. 2011. Relationships within the Araceae: Comparison of morphological patterns with molecular phylogenies. *Amer. J. Bot.* **98**, 654–668.
- Endress, P.K. 2006. Angiosperm floral evolution: Morphological developmental framework. *Adv. Bot. Res.* **44**: 2–46.
- Endress, P.K. 2008. The whole and the parts: relationships between floral architecture and floral organ shape, and their repercussions on the interpretation of fragmentary floral fossils. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **95**: 101–120.
- Endress, P.K. 2011. Angiosperm ovules: diversity, development, evolution. *Ann. Bot.* **107**: 1475–1479.
- Engler, H.G.A. 1878. Araceae. In *Flora brasiliensis*. Vol. 3, part. 2. *Editado por* C.F.P. Martius e A.W. Eichler. Typographia Regia, Monachii. pp. 25–224.
- Engler, H.G.A. 1898. Revision der Gattung *Anthurium* Schott. *Bot. Jahrb. Syst.* **25**: 352–476.
- Engler, H.G.A. 1905. Araceae-Pothoideae. In *Das Pflanzenreich*. Vol. 4 (23B). *Editado por* H.G.A. Engler. W. Engelmann, Leipzig. pp. 1–330.
- Erbar, C. 2003. Pollen tube transmitting tissue: place of competition of male gametophytes. *Int. J. Plant Sci.* **164**: 265–277.
- Eyde, R.H., Nicolson, D.H., e Sherwin, P. 1967. A survey of floral anatomy in Araceae. *Amer. J. Bot.* **54**: 478–497.
- Feder, N., e O'Brien, T.P. 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. *Amer. J. Bot.* **55**: 123–142.
- French, J.C. 1986. Ovular vasculature in Araceae. *Bot. Gaz.* **147**: 478–495.
- French, J.C. 1987. Structure of ovular and placental trichomes of Araceae. *Bot. Gaz.* **148**: 198–208.
- Gow, J.E. 1905. Studies in Araceae. *Bot. Gaz.* **46**: 35–42.
- Grayum, M.H. 1991. Systematic embryology of the Araceae. *Bot. Rev.* **57**: 167–203.
- Herrero, M. 2000. Changes in the ovary related to pollen tube guidance. *Ann. Bot.* **85**: 79–85.

- Higaki, T., Rasmussen, H.P, e Carpenter, W.J. 1984. A study of some morphological and anatomical aspects of *Anthurium andreanum* Lind. Research Series, Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources, Hawaii.
- Igersheim, A., Buzgo, M., e Endress P.K. 2000. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots. Bot. J. Linn. Soc. **136**: 1–65.
- Johansen, D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Kirchoff, B.K. 1992. Ovary structure and anatomy in the Heliconiaceae and Musaceae (Zingiberales). Can. J. Bot. **70**: 2490–2508.
- Kocyan, A., e Endress, P. K. 2001. Floral structure and development and systematic aspects of some ‘lower’ Asparagales. Plant Syst. Evol. **229**: 187–216.
- Maheshwari, S.C., e Kapil, R.N. 1963. Morphological and embryological studies on the Lemnaceae. I. The floral structure and gametophytes of *Lemna paucicostata*. Amer. J. Bot. **50**: 677–686.
- Matsumoto, T.K, Kuehnle, A., e Webb, D. 1998. Zygotic embryogenesis in *Anthurium* (Araceae). Amer. J. Bot. **85**: 1560–1568.
- Mayo, S.J. 1989. Observations of gynoecial structure in *Philodendron* (Araceae). Bot. J. Linn. Soc. **100**: 139–172.
- Mayo, S.J., Bogner, J., e Boyce, P.C. 1997. The genera of Araceae. Royal Botanic Gardens, Kew.
- McDowell, E., e Trump, B.F. 1976. Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. Arch. Pathol. Lab. Med. **100**: 405–413.
- Oriani, A., e Scatena, V.L. 2012. The taxonomic value of floral characters in Rapateaceae (Poales-Monocotyledons). Plant Syst. Evol. **299**: 291–303.
- Poli, L. P, Temponi, L.G., e Coan, A.I. 2012. Anatomical aspects of the gynoecium of species of *Anthurium* sect. *Urospadix* Engl. (Araceae, Alismatales). Flora **207**: 615–621.

- Rudall, P.J., Prychid, C.J., e Jones, C. 1998. Intra-ovarian trichomes, mucilage secretion and hollow styles in monocotyledons. *In* Reproductive Biology. *Editado por* S.J. Owens e P.J. Rudall. Royal Botanic Gardens Kew. pp. 219-230.
- Temponi, L.G. 2006. Sistemática de *Anthurium* seção *Urospadix* (Araceae). Ph.D. thesis, Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Temponi, L.G., Garcia, F.C.P., Sakuragui, C.M., e Carvalho-Okano, R.M. 2005. Diversidade morfológica e formas de vida das Araceae no Parque Estadual do Rio Doce, Minas Gerais. *Rodriguésia* **56**: 1–13.
- The Plant List 2010. Version 1. Published on the Internet, <http://www.theplantlist.org/> (acesso em 21.11.2012).
- Thiers, B. 2011. *Index herbariorum*: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (acesso em 06.12.2012).
- Tilton, V.R., e Horner, H.T., 1980. Stigma, style, and obturator of *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and their function in the reproductive process. *Amer. J. Bot.* **67**: 1113–1131.

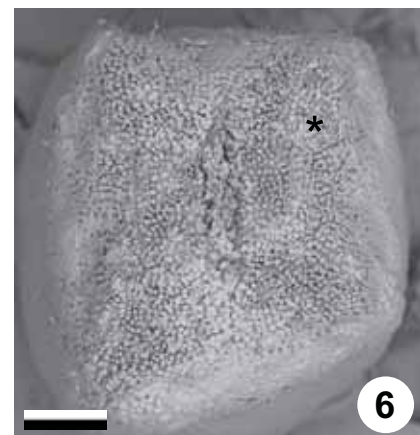
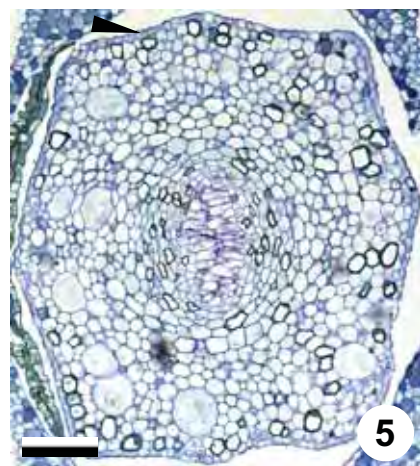
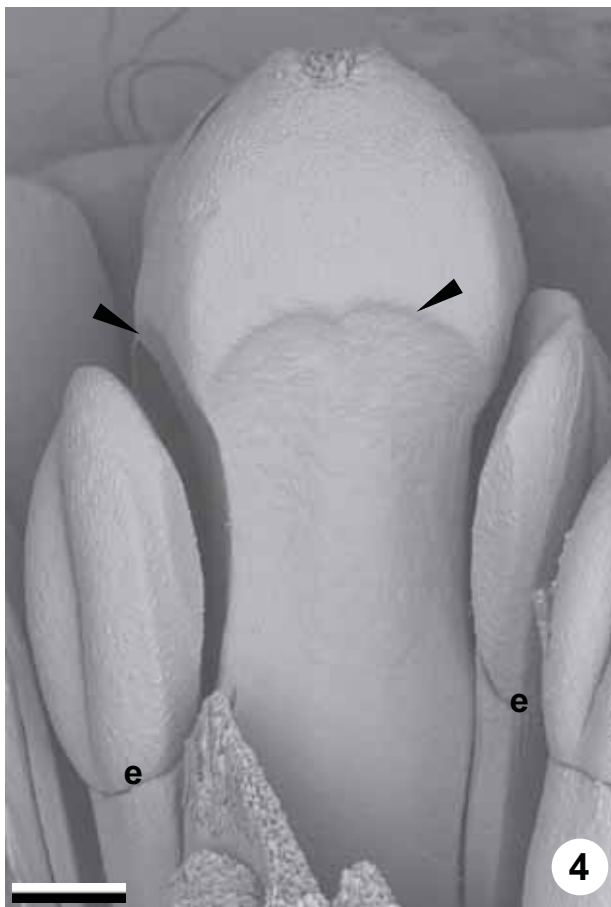
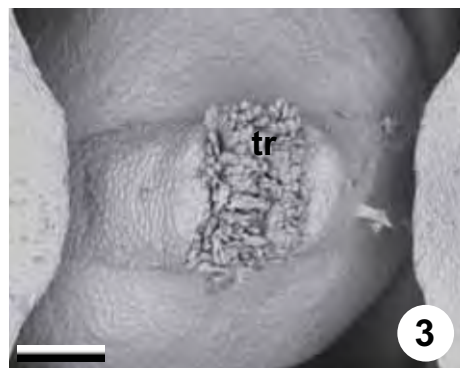
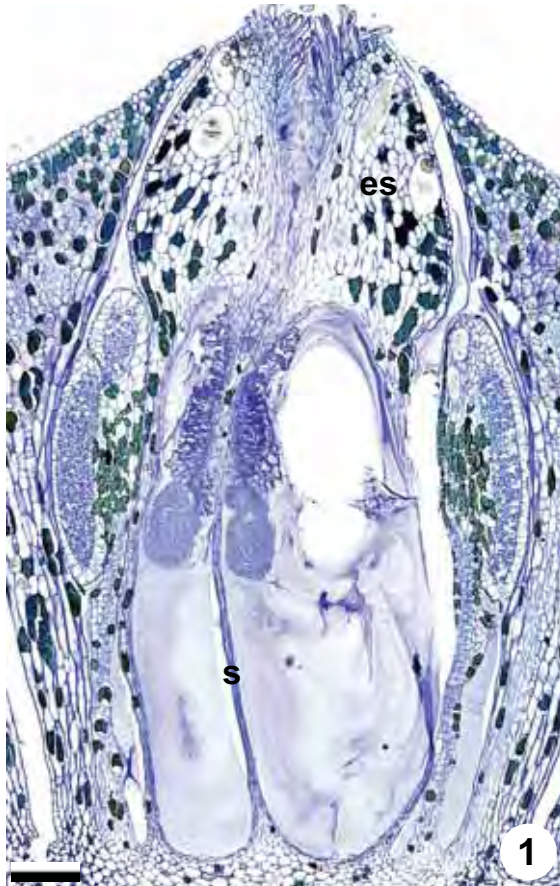
Tabela 1. Lista de táxons de *Anthurium* estudados no presente trabalho, com respectivos dados de coleta e coletor.

Seções/Espécies	Localidade	Coletor
<i>Anthurium</i> sect. <i>Cardiolonchium</i> Schott		
<i>Anthurium crystallinum</i> Linden & André	SP, São Paulo (Co)	L.G. Temponi et al. 300 (SPF)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Dactylophyllum</i> Schott		
<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aubl.) G.Don	MG, Marliéria BA, Ipiaú	L.G. Temponi et al. 119 (VIC) L.G. Temponi et al. 344 (SPF)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Pachyneurium</i> Schott		
<i>Anthurium affine</i> Schott	PE, Altinho PE, Caruaru-Agrestina	M. Sobral-Leite et al. 946 (UFP) P. Gomes et al. 256 (UFP)
<i>Anthurium solitarium</i> Schott	RJ, Teresópolis RJ, Nova Iguaçu	L.G. Temponi et al. 983 (UNOP) L.G. Temponi et al. 1063 (UNOP)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Tetraspermium</i> Schott		
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	RJ, Teresópolis SP, São Miguel Arcanjo	L.G. Temponi et al. 973, 1024 (UNOP) P.L.R. Moraes et al. 3371 (HRCB)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Urospadix</i> Engl.		
<i>Anthurium acutum</i> N.E.Br <i>Anthurium comtum</i> Schott	SC, Ilhota RJ, Guapimirim SP, Iguape	E.G. Gonçalves et al. 320 (UB) L.G. Temponi et al. 991 (UNOP) L.G. Temponi et al. 992 (UNOP)
<i>Anthurium coriaceum</i> G.Don <i>Anthurium gladiifolium</i> Schott <i>Anthurium loefgrenii</i> Engl	RJ, JBRJ (Co) RJ, Niterói MG, Salto da Divisa PR, Ilha do Mel	M. Nadruz 1402 (RB) L.G. Temponi et al. 297 (SPF) L.G. Temponi et al. 272 (SPF) L.G. Temponi et al. 743 (UNOP)
<i>Anthurium longipes</i> N.E.Br <i>Anthurium maximilianii</i> Schott	BA, Itacaré RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 339 (SPF) L.G. Temponi et al. 974, 1051 (UNOP)
<i>Anthurium minarum</i> Sakuragui & Mayo	SP, Cruzeiro RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 366 (SPF) L.G. Temponi et al. 976 (UNOP)
<i>Anthurium miquelianum</i> C.Koch & Augustin <i>Anthurium organense</i> Engl. <i>Anthurium parasiticum</i> (Vell.) Stellfeld	SP, Iguape RJ, Rio de Janeiro RJ, Rio de Janeiro RJ, Rio de Janeiro	L.P. Poli et al. 39 (HRCB) L.G. Temponi et al. 347 (SPF) L.P. Poli s.n. (HRCB) L.G. Temponi et al. 413 (SPF)
<i>Anthurium parvum</i> N. E. Br	RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 975 (UNOP)
<i>Anthurium sellowianum</i> Kunth	RJ, Teresópolis SP, Iguape	L.G. Temponi et al. 977 (UNOP) L.G. Temponi et al. 993 (HRCB)

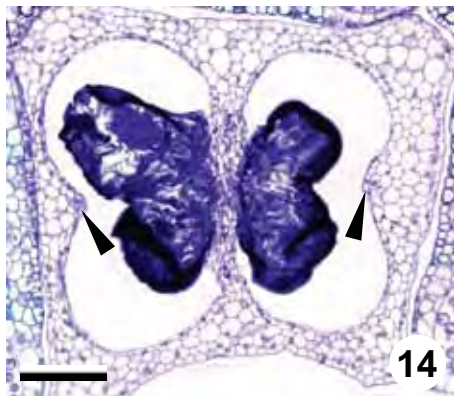
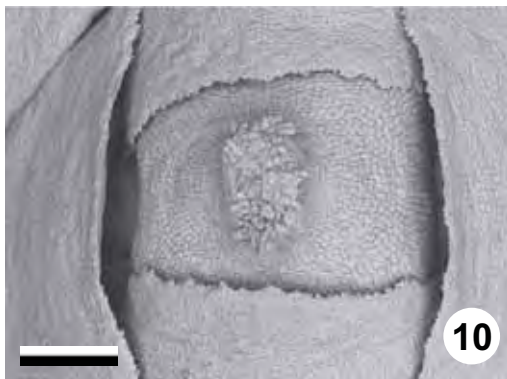
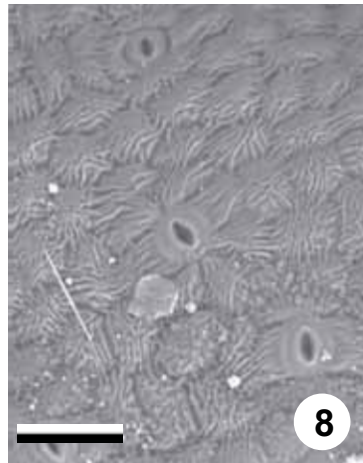
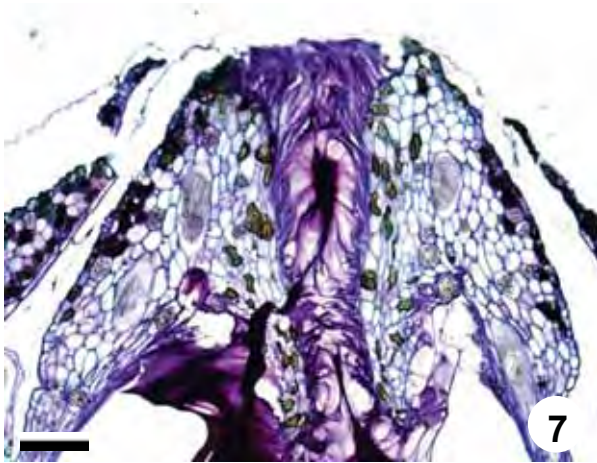
Abreviaturas: Co = em cultivo; JBRJ = Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Figuras

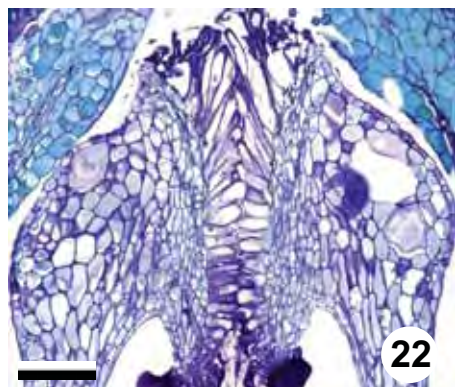
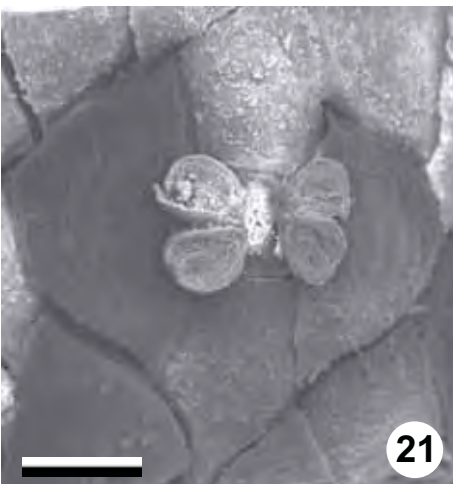
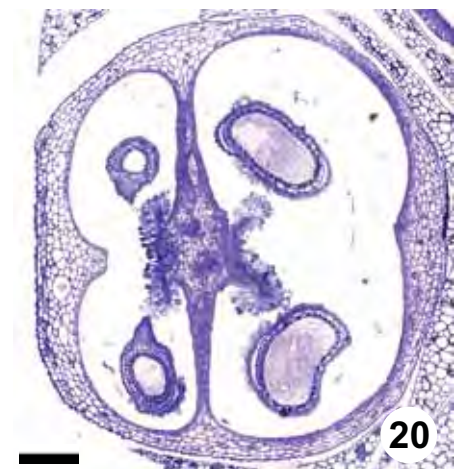
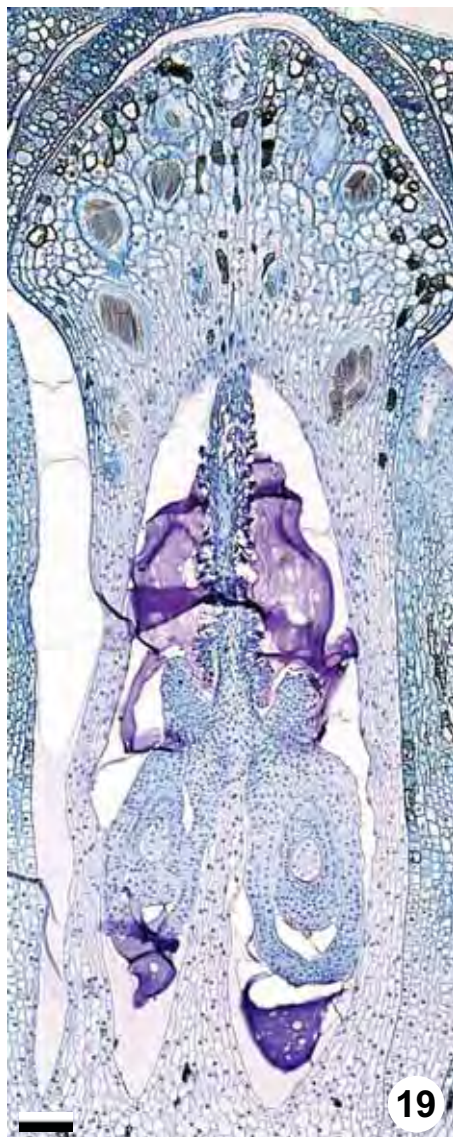
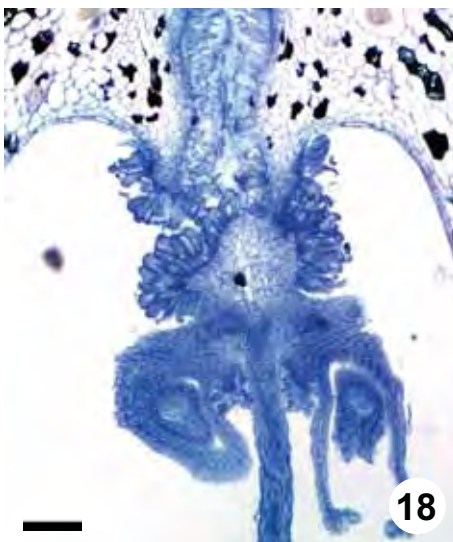
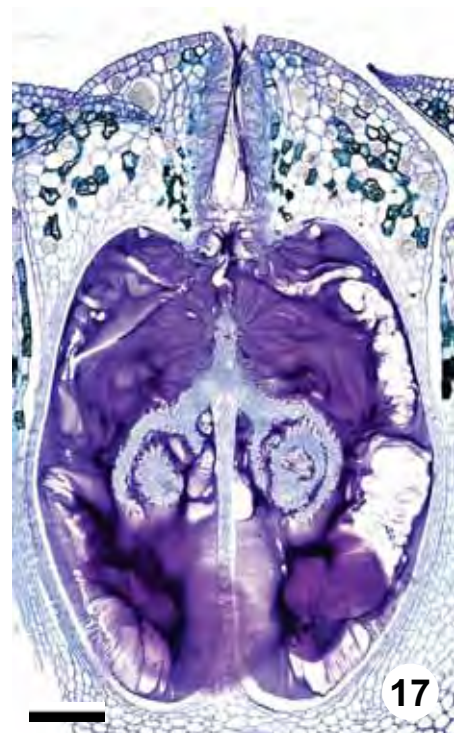
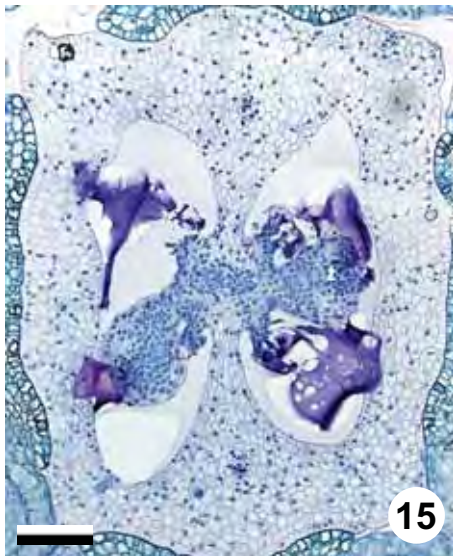
Figuras 1-6: Aspectos anatômicos e morfológicos do gineceu maduro de espécies de *Anthurium* sect. *Urospadix* (1-2, 5), *Anthurium* sect. *Cardiolonchium* (3), *Anthurium* sect. *Pachyneurium* (4) e *Anthurium* sect. *Dactylophyllum* (6). **1.** Seção longitudinal (SL) do gineceu maduro de *A. minarum* mostrando estigma, estilete e ovário. **2.** Flor de *A. parasiticum* mostrando a projeção da região adjacente e o estigma diferenciado em tricomas (MEV). **3.** Detalhe da porção apical do gineceu de *A. crystallinum* evidenciando a projeção secundária delimitada pelas tépalas internas (MEV). **4.** Vista lateral do gineceu maduro de *A. affine* evidenciado marcas (cabeças-de-setas) da impressão e a acomodação das anteras (MEV). **5.** Seção transversal (ST) ápice do gineceu de *A. maximilianii* mostrando fenda estigmática e a região adjacente revestida por epiderme com cutícula estriada (cabeça-de-seta). **6.** Porção apical do gineceu de *A. pentaphyllum* mostrando epiderme da região adjacente formada por células papilosas (asterisco) (MEV). e, estame; es, estilete; s, septo ovariano, tr, tricomas. Barras de escalas: 1, 4-5 = 300µm; 2= 500µm; 3 = 50µm; 3= 150µm; 6 = 200µm.



Figuras 7-14. Aspectos anatômicos e morfológicos do gineceu maduro de espécies de *Anthurium* sect. *Urospadix* (7, 9, 11) e *Anthurium* sect. *Pachyneurium* (8, 12) e *Anthurium* sect. *Tetraspermium* (10, 13-14). **7.** Seção longitudinal (SL) do gineceu de *A. parasiticum* mostrando estigma diferenciado em tricomas, região adjacente com algumas células contendo fenólicos e canal estilar formado por tricomas e mucilagem. **8-9.** Detalhes da região adjacente ao estigma de *A. solitarium* e *A. loefgrenii*, respectivamente, mostrando ornamentações da cutícula e estômatos paracíticos (MEV). **10.** Porção apical do gineceu de *A. scandens* mostrando estigma diferenciado em tricomas e epiderme da região adjacente com cutícula estriada (MEV). **11.** Seção transversal (ST) do estilete de *A. maximilianii*. **12.** SL do ovário maduro de *A. solitarium*. **13.** ST do estilete de *A. scandens* mostrando septo apical delimitando quatro cavidades. **14.** ST do ovário de *A. scandens* evidenciando septo apical reduzido (cabeças-de-setas) e lóculos com mucilagem. sa, septo apical. Barras de escalas: 7, 13-14= 200µm; 8= 50µm; 9= 30µm; 10= 250µm; 11= 400µm; 12= 1mm.



Figuras 15-22. Aspectos anatômicos e morfológicos do gineceu de espécies de *Anthurium* sect. *Pachyneurium* (15, 19) e *Anthurium*. sect. *Urospadix* (16-18, 21-22) e *Anthurium*. sect. *Tetraspermium* (20). **15.** Seção transversal (ST) do ovário de *A. affine* mostrando lóculos uniovulados. **16.** ST do ovário maduro de *A. parvum*. **17.** Seção longitudinal (SL) do gineceu maduro de *A. comtum*. **18.** Detalhe, em SL, do ovário maduro de *A. gladiifolium* evidenciando porção distal do septo ovariano proeminente e tricomas secretores. **19.** SL do gineceu maduro de *A. affine* mostrando porção distal do septo longa e óvulos em contato com o lóculo. **20.** ST do ovário maduro de *A. scandens* mostrando lóculos com quatro sementes imaturas. **21.** MEV da flor em antese masculina de *A. sellowianum*. **22.** SL do estigma e estilete maduro de *A. parvum* mostrando tricomas com conteúdo fenólico e o entrelaçamento no canal estilar. Barras de escalas: 15, 17, 19= 200µm; 16= 100µm; 18= 1mm; 20,21= 500µm; 22= 400µm.



CAPÍTULO 3

Letícia Peres Poli, Livia Godinho Temponi & Alessandra Ike Coan

**Vascularização floral de *Anthurium* sect. *Urospadix* Engl. (Araceae, Alismatales) com
ênfase em aspectos do gineceu**

(Manuscrito a ser submetido ao periódico *Flora*)

Resumo

Estudos de vascularização floral são relevantes para o entendimento da origem, posição e união dos órgãos florais. Em *Anthurium* os dados disponíveis indicam a variação na organização dos feixes vasculares do carpelo, podendo ou não ocorrer feixes vasculares dorsais. O presente estudo teve como objetivo investigar a vascularização floral com ênfase no gineceu de espécies de *Anthurium* sect. *Urospadix*, seção representativa no Brasil. A vascularização do gineceu nas espécies estudadas mostrou-se variável, com suprimento realizado apenas pelos feixes ventrais dos carpelos ou por estes mais os feixes dorsais do carpelo. O gineceu vascularizado apenas por feixes ventrais foi relatado para a maioria das espécies aqui estudadas e parece predominar nas espécies da seção *Urospadix*. Em *A. affine*, seção *Pachyneurium*, e *A. scandens*, seção *Tetraspermium*, observou-se vascularização por feixes dorsais e ventrais. Sugere-se que a vascularização em *Anthurium* seja um caráter mais associado à função do que conservativo, e intimamente relacionado ao tamanho do gineceu e ao número de óvulos.

Palavras-chave: carpelo; complexo vascular; feixe dorsal; feixe ventral; Pothoideae

Introdução

Anthurium Schott é constituído por 862 espécies neotropicais (The Plant List, 2010) e é representado no Brasil por 130 espécies (Coelho & Temponi, 2012). A classificação infragenérica é ainda discutida, correspondendo a 16 a 19 seções (Engler, 1878, 1898, 1905; Croat & Scheffer, 1983; Carlsen & Croat, 2007). Destas seções, *Anthurium* sect. *Urospadix* Engl. é a de maior representatividade no Brasil, com cerca de 70 espécies (Croat & Sheffer, 1983; Govaerts et al., 2002).

A vascularização floral mostra-se como um aspecto relevante para o entendimento da

origem, posição e união dos órgãos florais (Henslow, 1890). Em Araceae, estudos de vascularização floral conduzem à interpretação do gineceu do tipo pseudomonômero em *Calla* L. (Barabé & Labrecque, 1983) e em *Lysichitum* Schott (Barabé & Labrecque, 1984). Informações sobre a vascularização floral de alguns gêneros (Hotta, 1971), de *Spathiphyllum* Schott (Barabé & Chrétien, 1986) e *Zamioculcas* Schott (Barabé & Forget, 1988) contribuem para o conhecimento anatômico de Araceae.

Alguns estudos utilizam a vascularização floral como subsídio para inferir relações de parentesco. Exemplo desta aplicação é sugerido através da similaridade da vascularização floral entre *Monstera* Adans. e *Rhaphidophora* Hassk. (Barabé & Chrétien, 1985) e *Orontium* L. e *Lysichitum* (Barabé & Labrecque, 1985). Além disso, a vascularização dos órgãos florais e as características anatômicas suportam a inserção de *Acorus* L. em uma família separada de Araceae (Eyde et al., 1967). A diafanização de estames e óvulos pode mostrar padrões de vascularização associados a flores bissexuais e unissexuais em Araceae (French, 1986a, b).

A vascularização floral revela informações sobre a filogenia de um grupo (Eyde et al., 1967; Barabé & Chrétien, 1985, 1986), porém a premissa de que seja um caracter conservativo é discutida (Puri, 1951; Carlquist, 1969), podendo estar mais relacionada ao funcionamento do órgão.

Em *Anthurium*, estudos de anatomia floral são restritos à descrição de algumas espécies (Higaki et al., 1984; Carvajal, 1977), revelando poucas informações sobre a vascularização em si para propostas de generalizações. Barabé et al. (1984) foram os primeiros a relatar a vascularização floral em *Anthurium* (*A. lhotzkyanum*), descrevendo a organização dos feixes florais no gênero e indicando a ausência de feixes dorsais como exclusiva para a espécie.

O presente estudo tem como objetivo investigar a vascularização floral em espécies de *Anthurium* com ênfase em aspectos do gineceu de representantes da seção *Urospadix*. Espera-se comparar a vascularização do gineceu dos representantes desta seção com outras, a fim de

contribuir com dados anatômicos para a caracterização do gênero em Araceae.

Material e Métodos

Para este estudo foram selecionadas espécies de *Anthurium* sect. *Urospadix* Engler e de outras quatro seções: *A. sect. Cardiolonchium* Schott, *A. sect. Dactylophyllium* Schott, *A. sect. Pachyneurium* Schott e *A. sect. Tetraspermium* Schott, totalizando 18 espécies estudadas (Tabela 1).

Amostras de inflorescências em diferentes estágios de desenvolvimento foram coletadas, com material-testemunho depositado nos herbários HRCB, RB, SPF, UB, VIC – acrônimos segundo *Index Herbariorum* (Thiers, 2011) e no herbário da Universidade Estadual do Oeste do Paraná (UNOP), segundo a metodologia de Bridson e Forman (2004).

Para o estudo em microscopia eletrônica de varredura (MEV), as amostras de inflorescências foram fixadas em glutaraldeído 1% e formaldeído 4% em tampão fosfato 0,1 M, pH 7,2 (McDowell & Trump, 1976), FAA 50 (Johansen, 1940) ou solução Transeau (Bicudo & Menezes, 2006). Posteriormente, parte das inflorescências foi dissecada sob estereomicroscópio (Leica MZ 6), lavada em tampão fosfato de sódio 0,1 M, pH 7,2 e desidratada em série etílica. Em seguida, as amostras foram submetidas ao ponto crítico (Balzers CPD 030), montadas em suportes metálicos e metalizadas com ouro (BALTEC SCD 050). As observações foram realizadas em microscópio eletrônico de varredura Hitachi TM 3000 e LEO 435 VP e os resultados foram documentados em eletromicrografias.

Para o estudo em microscopia de luz (ML), o material fixado foi desidratado em série normal butílica (Feder & O'Brien, 1968), incluído em 2-hidroxietilmetacrilato (Leica) e as amostras foram seccionadas, com espessura de 7µm, com micrótomo rotativo. As seções anatômicas foram coradas com ácido periódico-reactivo de Schiff (reação PAS) e Azul de Toluidina 0,05% 0,1 M em tampão fosfato de sódio pH 6,8 e (Feder & O'Brien, 1968) e montadas em Entellan (Merck). Parte das amostras fixadas foi diafanizada, segundo a

metodologia de Shobe & Lersten (1967). Teste histoquímico foi realizado com Azul de anilina para calose (Chamberlain, 1932).

Fotomicrografias foram obtidas com o programa de digitalização de imagem LAS (Leica Application Suite v. 4.0, Leica), utilizando-se capturador de imagens (DFC-450, Leica) acoplado ao fotomicroscópio (DM 4000B, Leica).

Para o estudo em microscopia confocal por varredura a laser (MCV), foram realizados cortes a mão livre e/ou as amostras foram incluídas em polietinoglicol (PEG 1500) (Gerlach, 1984) e, posteriormente, seccionadas com espessura de 25µm com micrótomo rotativo. As observações e fotomicrográficas foram realizadas em Microscópio Confocal de Varredura a Laser Leica TCS SP5 II sob comprimento de onda de 405nm.

Resultados

As flores das espécies estudadas de *Anthurium* são sésseis e densamente distribuídas ao longo do espádice (Fig. 1). As flores são bissexuadas e apresentam quatro tépalas, quatro estames e gineceu formado por dois carpelos (Figs 2-3). O gineceu é diferenciado em estigma, estilete e ovário (Fig. 3). O ovário apresenta dois lóculos separados por um septo ovariano (Figs 3-4). Na maioria das espécies, cada lóculo apresenta um único óvulo (Figs 3-4), exceto em *A. scandens* em que os lóculos são biovulados. Os óvulos são hemianátropos e estão dispostos em placentação axial (Fig. 3).

A vascularização floral provém de um eixo principal que diverge para o espádice (Figs 5-6), não sendo possível traçar um limite entre a base da flor e os tecidos deste eixo. Na base da flor são observados quatro complexos vasculares que delimitam um losango (Fig. 7). Cada um desses complexos diverge dois feixes que se estendem para a tépala e o estame associado a ela (Fig. 8). As tépalas são, então, vascularizadas por um único feixe vascular colateral, assim como os filetes (Figs 9-10).

Nas espécies estudadas de *Anthurium*, no centro do losango delimitado pelos quatro complexos vasculares, existem outros três complexos alinhados que vascularizam o gineceu (Figs 7-8). Deste, os dois complexos vasculares mais externos entram na base do ovário e continuam pelas margens dos carpelos (Fig. 10), até a porção apical do lóculo (Fig. 11). Esses feixes apresentam mais elementos de floema do que de xilema. No estilete, cada um desses feixes diverge em dois traços que ficam adjacentes ao canal estilar (Figs 12, cabeças-de-setas e 13). Próximo ao estigma, esses traços não são mais visualizados (Fig. 14).

Dos três complexos vasculares que entram no gineceu, o central vasculariza o septo ovariano (Figs 10-11). Esse feixe diverge para a placenta, vascularizando cada um dos dois óvulos (Fig. 11). Apenas em *A. affine* (A. sect. *Pachyneurium*) e *A. scandens* (A. sect. *Tetraspermium*) foi observado que este feixe torna-se mais conspícuo, mas apenas na porção proximal do lóculo (Fig. 15).

Apenas em *A. affine* (A. sect. *Pachyneurium*) (Figs 16-17) e *A. scandens* (A. sect. *Tetraspermium*) (Fig. 18) foi possível visualizar feixes dorsais nos carpelo. Os feixes dorsais estão localizados próximos à epiderme interna do ovário (Figs 16-17). Os feixes dorsais apresentam menor calibre (Figs 16-17) quando comparados aos feixes que vascularizam as margens dos carpelos e o septo. Os feixes dorsais chegam ao estilete e terminam adjacentes ao canal estilar (Fig. 18). Na altura do ápice do septo observam-se quatro feixes, os dorsais e os feixes que vascularizam a margem dos carpelos (Fig. 19). Em seções transversais na porção distal do lóculo é possível visualizar quatro cavidades e quatro feixes vasculares adjacentes ao canal estilar (Fig. 18). Em cortes transversais no estilete esses feixes não são mais visualizados (Figs 19-20).

Para facilitar o acompanhamento da vascularização do gineceu nas espécies estudadas de *Anthurium* foram elaborados esquemas com as seções longitudinais, e respectivas seções transversais em diferentes alturas, do gineceu maduro (Figs. 21-22). Na Figura 21 ilustra-se o que ocorre na maioria das espécies, que apresentam gineceu vascularizado apenas por feixes

vasculares ventrais. Na Figura 22 optou-se por ilustrar o que ocorre em *A. scandens*, que apresenta feixes vasculares dorsais e ventrais, além de dois óvulos por lóculo.

Acompanhando-se a vascularização do gineceu de *A. scandens* observa-se que, em corte transversal na altura do funículo, o feixe do septo diverge quatro traços que vascularizam os óvulos (Fig. 22).

Discussão

A vascularização do gineceu das espécies de *Anthurium* estudadas é relativamente simples, porém a maior dificuldade é acompanhar a origem dos feixes no gineceu. Isto se deve, principalmente, porque os feixes apresentam calibre pequeno e elementos condutores inconspícuos, sendo o floema mais representativo que o xilema. Além disso, a quantidade de idioblastos contendo ráfides, drusas e fenólicos no estilete e ovário dificultam a diafanização dos tecidos nessas regiões. Outro aspecto importante para o estudo em *Anthurium* é o correto posicionamento do gineceu para o seccionamento longitudinal, devendo-se realizar seções seriadas medianas e sagitais, devido ao arranjo dos carpelos.

No presente estudo são revelados pela primeira vez dados sobre a vascularização floral em espécies das seções *Cardiolonchium*, *Dactylophyllium*, *Pachyneurium*, *Tetraspermium* e *Urospadix* de *Anthurium*. Vale destacar aqui a importância de uma amostragem com espécies de várias seções do gênero, a fim de evitar que uma determinada característica seja interpretada como exclusiva de uma única espécie ou seção.

Em angiospermas, um carpelo é vascularizado por três feixes vasculares: um que percorre a porção mediana dos carpelos, sendo chamado de feixe dorsal ou mediano; e outros dois que seguem pelas margens, denominados feixes placentários ou ventrais (Endress, 1994; Leins & Erbar, 2010). Na maioria das espécies aqui estudadas de *Anthurium* (Fig. 19), o gineceu é vascularizado apenas por dois feixes: um que vasculariza as margens dos carpelos e

estilete, e um que vasculariza o septo divergindo para a placenta, correspondendo aos feixes vasculares ventrais do carpelo.

Padrão semelhante ao aqui encontrado quanto à vascularização do gineceu de *Anthurium* é reportado previamente para *Anthurium lhotzkyanum* Schott por Barabé et al. (1984), porém com a observação de feixes diminutos próximos à epiderme interna do lóculo. Nas seções anatômicas e observações em microscopia confocal do ovário das espécies aqui estudadas, esse tipo de feixe não foi visualizado.

Apesar na uniformidade no padrão de vascularização na maioria das espécies de *Anthurium* aqui estudadas, os resultados não corroboram com aqueles de outros gêneros de Araceae que exibem gineceu vascularizado por feixes diferenciados em dorsais e ventrais (e.g. Eyde et al., 1967; Barabé & Labrecque, 1983; Barabé & Chrétien, 1986; Barabé & Forget, 1988; Mayo, 1989; Buzgo, 2001). Na maioria das espécies aqui estudadas de *Anthurium*, o gineceu é vascularizado somente por feixes ventrais. Apenas em *A. affine* e *A. scandens* (Fig. 20) foram observados feixes dorsais na parede do ovário. Os resultados do presente estudo mostram que a vascularização por feixes ventrais parece ser constante apenas nos representantes da seção *Urospadix*.

Primórdios e órgãos maduros podem existir sem a presença de um tecido vascular (Arber, 1933; Puri, 1951), sendo que os feixes vasculares também podem ser perdidos antes da formação dos órgãos florais (Carlquist, 1969). Em contrapartida, a presença de feixes extras em estruturas reprodutivas, por exemplo, em alguns taxa de Commelinaceae, podem estar relacionados ao suprimento adicional de vascularização (Hardy et al., 2000). Assim, os feixes vasculares são interpretados como estruturas funcionais relacionadas à atividade fisiológica atual do órgão (Carlquist, 1969). Para as espécies aqui estudadas, as características anatômicas do gineceu de *A. scandens*, como o ovário com quatro óvulos, e de *A. affine*, como o tamanho do gineceu, podem favorecer a hipótese de uma vascularização adicional através

dos feixes dorsais. Deste modo, sugere-se que a ausência/presença de feixes dorsais esteja relacionada com a função fisiológica em *Anthurium*.

Em Araceae, a ausência de feixes dorsais é registrada em *Anthurium* (Barabé et al., 1984), apesar de espécies de *Schismatoglottis* Zoll. & Moritzi apresentarem gineceu com feixes dorsais reduzidos (Hotta, 1971). Em grupos relacionados à Araceae, como *Acorus* L., os feixes dorsais também são ausentes e, em adição, os feixes ventrais assumem a sua função (Buzgo & Endress, 2000). No presente estudo, evidências como feixes ventrais vascularizando as margens dos carpelos e a ramificação desses feixes no estilete formando quatro traços adjacentes ao canal estilar (Fig. 19), que correspondem aos dois dorsais no estilete em *A. affine* e *A. scandens* (Fig. 20), corroboram com os resultados de Buzgo & Endress (2000) para *Acorus*.

De acordo com Weberling (1989), o septo apical corresponde à parte do estilete que se projeta para dentro do ovário. Os resultados aqui apresentados para *A. scandens* mostram que, no ovário, o septo apical é reduzido e permanece como uma pequena projeção, no qual estão localizados os feixes dorsais dos carpelos. Considerando a presença deste septo apical, sugere-se que os feixes dorsais em *A. scandens* (Fig. 20) vascularizam tanto as porções medianas dos carpelos e estilete, como o septo apical, explicando a localização distinta desses feixes quando comparados àqueles dorsais de *A. affine*.

Anthurium scandens (Fig. 20), aqui estudada, apresenta feixes ventrais mais internos ao septo enquanto nas demais espécies os feixes ventrais estão localizados entre as margens e o septo. Inicialmente, essa diferença na localização dos feixes ventrais pode estar relacionada com a presença de feixes dorsais. Contudo, *A. affine*, que também apresenta feixes dorsais, exhibe feixes ventrais entre as margens e o septo. Considerando as características anatômicas do gineceu de *A. scandens*, no presente estudo sugere-se que a posição dos feixes esteja relacionada ao suprimento do septo ovariano, enquanto o feixe localizado no centro do septo vasculariza apenas a placenta.

Os resultados do presente estudo mostram aspectos inéditos da vascularização em espécies circunscritas em diferentes seções de *Anthurium*. O gineceu vascularizado apenas por feixes ventrais é relatado para a maioria das espécies aqui estudadas e parece predominar nas espécies brasileiras da seção *Urospadix*. Nas seções *Cardiolonchium*, *Dactylophyllum* e *Pachyneurium* esse padrão pode ser considerado variável, indicando que a vascularização deve ser associada à função da estrutura (Puri, 1951; Carlquist, 1969), evitando-se, assim, tratá-la como um aspecto meramente conservativo na morfologia floral e avaliando sua aplicação nos estudos filogenéticos.

Referências Bibliográficas

- Arber, A., 1933. Floral anatomy and its morphological interpretation. *New Phytol.* 32, 231–242.
- Barabé, D., Chrétien, L., 1985. Anatomie florale de *Monstera deliciosa* (Araceae). *Can. J. Bot.* 63, 1423–1428.
- Barabé, D., Chrétien, L., 1986. Vascularisation de la fleur de *Spathiphyllum wallisii*. *Can. J. Bot.* 64, 1397–1401.
- Barabé, D., Forget S., 1988. Anatomie des fleurs fertiles et stériles de *Zamioculcas* (Araceae). *Bull. Mus. Nat., Paris, Adansonia* 10, 411–419.
- Barabé, D., Labrecque M., 1983. Vascularisation de la fleur de *Lysichitum camtschaticense* (Araceae). *Can. J. Bot.* 62, 1971–1983.
- Barabé, D., Labrecque, M., 1984. Vascularisation de la fleur de *Lysichitum camtschaticense* (Araceae). *Can. J. Bot.* 62, 1971–1983.
- Barabé, D., Labrecque, M., 1985. Vascularisation de la fleur d'*Orontium aquaticum* L. (Aracées). *Let. Botan.* 132, 133–145.
- Barabé, D., Forget S., Chrétien, L., 1984. Vascularisation de la fleur d' *Anthurium lhotzkyanum* (Araceae).

- Bicudo, C.E.M., Menezes, M., 2006. Técnicas para coleta, fixação, preservação e estudo. Pp. 7-13. In: Bicudo, C.E.M., Menezes, M., (Eds.), Gêneros de algas de águas continentais do Brasil. Chave para identificação e descrições, Rima, São Carlos.
- Bridson, D., Forman, L., 2004. The Herbarium Handbook. Royal Botanic Garden, Kew.
- Buzgo, M., 2001. Flower structure and development of Araceae compared with alismatids and Acoraceae. Bot. J. Linn. Soc. 136, 393–425.
- Buzgo, M., Endress, P.K., 2000. Floral Structure and development of Acoraceae and its systematic relationships with basal Angiosperms. Int. J. Plant Sci. 161, 23–41.
- Carlquist, S., 1969. Toward acceptable evolutionary interpretations of floral anatomy. Phytomorph. 19, 332–362.
- Carlsen, M.M., Croat, T.B., 2007. Taxonomic revision of *Anthurium* section *Semaeophyllum* Schott (Araceae). Harv. Pap. Bot. 12, 173–234.
- Carvajal, M.E.B., 1977. Estudio morfológico comparativo las inflorescencias de dos especies de Araceae: *Anthurium denudatum* Engler y *Philodendron radiatum* Schott. Rev. Biol. Trop. (Costa Rica) 25, 301–333.
- Chamberlain, C.J., 1932. Methods in plant histology. The University of Chicago Press, Chicago.
- Coelho, M.A.N., Temponi, L.G., 2012. *Anthurium* In: Forzza, R.C., (Coord.), Lista de Espécies da Flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/2012/FB004912/> acesso em 21.11.2012.
- Croat, T.B., Sheffer R.B., 1983. The sectional groupings of *Anthurium* (Araceae). Aroideana 6, 85–123.
- Endress, P.K., 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Cambridge University Press, Cambridge.
- Engler, H.G.A., 1878. Araceae. Pp. 25-224. In: Martius, C.F.P., Eichler, A.W., (Eds.), Flora brasiliensis. Vol. 3, part. 2. Typographia Regia, Monachii.

- Engler, H.G.A., 1898. Revision der Gattung *Anthurium* Schott. Bot. Jahrb. Syst. 25, 352–476.
- Engler, H.G.A., 1905. Araceae-Pothoideae. Pp. 1-330. In: Engler, H.G.A., (Ed.), Das Pflanzenreich. Vol. 4 (23B), W. Engelmann, Leipzig.
- Eyde, R.H., Nicolson, D.H., Sherwin, P., 1967. A survey of floral anatomy in Araceae. Am. J. Bot. 54, 478–497.
- Feder, N., O'Brien, T.P., 1968. Plant microtechnique: some principles and new methods. Amer. J. Bot. 55, 123–142.
- French, J.C., 1986a. Ovular vasculature in Araceae. Bot. Gaz. 147, 478–495.
- French, J.C., 1986b. Patterns of stamen vasculature in the Araceae. Am. J. Bot. 73, 434–449.
- Gerlach, D., 1984. Botanische Mikrotechnik. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- Govaerts, R., Frodin, D.G., Bogner, J., Boos, J., Boyce, P.C., Cosgriff, B., Croat, T.B., Gonçalves, E.G., Grayum, M.H., Hay, A., Hetterscheid, W.L.A., Landolt, E., Mayo, S.J., Murata, J., Nguyen, V., Sakuragui, C.M., Singh, Y., Thompson, S., Zhu, G.H., 2002. World Checklist and Bibliography of Araceae (and Acoraceae). Royal Botanic Gardens, Kew.
- Hardy, C., Stevenson, D.W., Kiss, H.G., 2000. Development of the gametophytes, flower, and floral vasculature in *Dichorisandra thyrsiflora* (Commelinaceae). Am. J. Bot. 87, 1228–1239.
- Henslow, G., 1890. On the vascular systems of floral organs, and their importance in the interpretation of the morphology of flowers. J. Linn. Soc. London, Botany 28, 151–197.
- Higaki, T., Rasmussen, H.P., Carpenter, W.J., 1984. A study of some morphological and anatomical aspects of *Anthurium andreanum* Lind. Research Series, Hawaii Institute of Tropical Agriculture and Human Resources, Hawaii.
- Hotta, H., 1971. Study of the family Araceae, general remarks. Jap. J. Bot. 20, 269–310.
- Johansen, D.A., 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Leins P., Erbar, C., 2010. Flower and Fruit: morphology, ontogeny, phylogeny, function and

- ecology. Schweizerbart Science Publishers, Stuttgart.
- Mayo, S.J., 1989. Observations of gynoecial structure in *Philodendron* (Araceae). Bot. J. Linn. Soc. 100, 139–172.
- McDowell, E., Trump, B.F., 1976. Histologic fixatives suitable for diagnostic light and electron microscopy. Arch. Pathol. Lab. Med. 100, 405–413.
- Poli, L.P, Temponi, L.G., Coan, A.I., 2012. Anatomical aspects of the gynoecium of species of *Anthurium* sect. *Urospadix* Engl. (Araceae, Alismatales). Flora 207, 615–621.
- Puri, V., 1951. The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. Bot. Rev. 17, 472–534.
- Shobe, W.R., Lersten, N.R., 1967. Technique for clearing and staining gymnosperm leaves. Bot. Gaz. 128, 150–152.
- Temponi, L.G., 2006. Sistemática de *Anthurium* seção *Urospadix* (Araceae). Ph.D. Thesis. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- The Plant List, 2010. Version 1. Published on the Internet, <http://www.theplantlist.org/> (acesso em 06.12.12).
- Thiers, B., 2011. *Index herbariorum*: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium, <http://sweetgum.nybg.org/ih/> (acesso em 06.12.2012).
- Weberling, F., 1989. Morphology of Flowers and Inflorescences. Cambridge University Press, Cambridge.

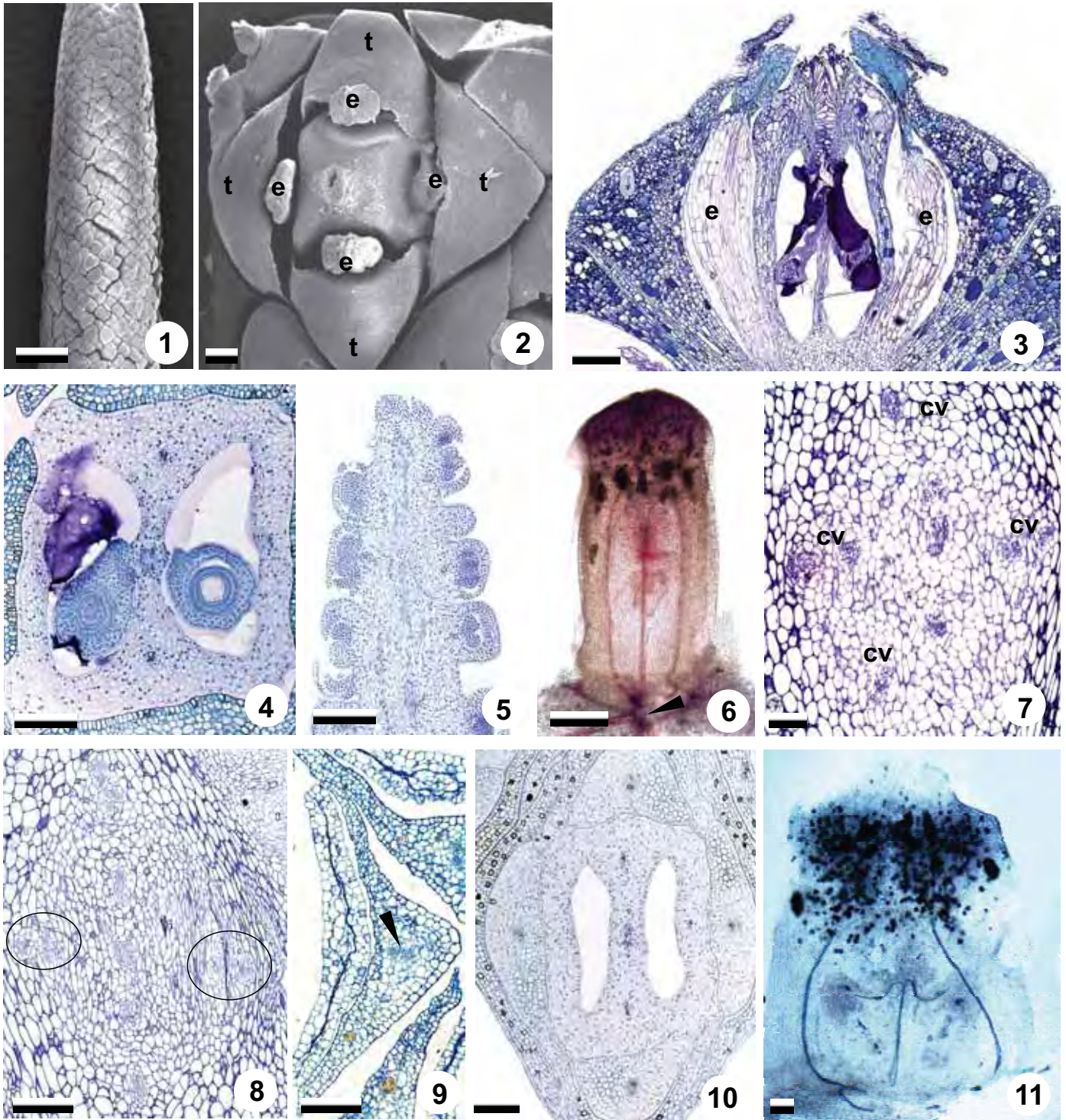
Tabela 1. Lista de táxons de *Anthurium* estudados no presente trabalho, com respectivos dados de coleta e coletor.

Seções/Espécies	Localidade	Coletor
<i>Anthurium</i> sect. <i>Cardiolonchium</i> Schott		
<i>Anthurium crystallinum</i> Linden & André	SP, São Paulo (Co)	L.G. Temponi et al. 300 (SPF)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Dactylophyllum</i> Schott		
<i>Anthurium pentaphyllum</i> (Aubl.) G.Don	MG, Marliéria	L.G. Temponi et al. 119 (VIC)
	BA, Ipiaú	L.G. Temponi et al. 344 (SPF)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Pachyneurium</i> Schott		
<i>Anthurium affine</i> Schott	PE, Altinho	M. Sobral-Leite et al. 946 (UFP)
	PE, Caruaru-Agrestina	P. Gomes et al. 256 (UFP)
<i>Anthurium solitarium</i> Schott	RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 983 (UNOP)
	RJ, Nova Iguaçu	L.G. Temponi et al. 1063 (UNOP)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Tetraspermium</i> Schott		
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.	RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 973, 1024 (UNOP)
	SP, São Miguel Arcanjo	P.L.R. Moraes et al. 3371 (HRCB)
<i>Anthurium</i> sect. <i>Urospadix</i> Engl.		
<i>Anthurium acutum</i> N.E.Br	SC, Ilhota	E.G. Gonçalves et al. 320 (UB)
<i>Anthurium comtum</i> Schott	RJ, Guapimirim	L.G. Temponi et al. 991 (UNOP)
	SP, Iguape	L.G. Temponi et al. 992 (UNOP)
	RJ, JBRJ (Co)	M. Nadruz 1402 (RB)
<i>Anthurium coriaceum</i> G.Don	RJ, Niterói	L.G. Temponi et al. 297 (SPF)
<i>Anthurium gladiifolium</i> Schott	MG, Salto da Divisa	L.G. Temponi et al. 272 (SPF)
<i>Anthurium loefgrenii</i> Engl	PR, Ilha do Mel	L.G. Temponi et al. 743 (UNOP)
<i>Anthurium longipes</i> N.E.Br	BA, Itacaré	L.G. Temponi et al. 339 (SPF)
<i>Anthurium maximilianii</i> Schott	RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 974, 1051 (UNOP)
<i>Anthurium minarum</i> Sakuragui & Mayo	SP, Cruzeiro	L.G. Temponi et al. 366 (SPF)
	RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 976 (UNOP)
<i>Anthurium miquelianum</i> C.Koch & Augustin	SP, Iguape	L.P. Poli et al. 39 (HRCB)
<i>Anthurium organense</i> Engl.	RJ, Rio de Janeiro	L.G. Temponi et al. 347 (SPF)
<i>Anthurium parasiticum</i> (Vell.) Stellfeld	RJ, Rio de Janeiro	L.P. Poli s.n. (HRCB)
	RJ, Rio de Janeiro	L.G. Temponi et al. 413 (SPF)
<i>Anthurium parvum</i> N. E. Br	RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 975 (UNOP)
<i>Anthurium sellowianum</i> Kunth	RJ, Teresópolis	L.G. Temponi et al. 977 (UNOP)
	SP, Iguape	L.G. Temponi et al. 993 (HRCB)

Abreviaturas: Co = em cultivo; JBRJ = Jardim Botânico do Rio de Janeiro.

Figuras

Figuras 1-11. Aspectos da vascularização floral de espécies de *Anthurium*. **1.** Aspecto geral da inflorescência de *A. minarum* com flores distribuídas no espádice (MEV). **2.** Flor de *A. scandens* em MEV. **3.** Seção longitudinal (SL) da flor de *A. parvum* em pós-antese masculina. **4.** Seção transversal (ST) do ovário imaturo de *A. affine*. **5.** SL do espádice de *A. parvum* mostrando feixes no eixo principal da inflorescência. **6.** Gineceu diafanizado de *A. pentaphyllum* mostrando a ramificação dos feixes do eixo principal (cabeça-de-seta) para o gineceu. **7.** ST da base do gineceu de *A. maximilianii* com os complexos vasculares. **8.** ST da flor de *A. sellowianum* evidenciando a ramificação dos complexos vasculares (círculos). **9.** Detalhe, em ST, da vascularização (cabeça-de-seta) da tépala em *A. pentaphyllum*. **10.** ST da flor de *A. affine* mostrando a vascularização dos filetes (cabeças-de-setas) e base do ovário. **11.** Gineceu diafanizado de *A. crystallinum*. cv, complexo vascular; e, estame; t, tépala. Barras de escalas: 1-2, 7, 10 = 1mm; 3, 9= 600µm; 4-5 = 400 µm; 6, 11= 2mm; 8= 500µm.



Figuras 12-20. Aspectos da vascularização floral de espécies de *Anthurium*, em seções transversais. **12.** Altura dos lóculos mostrando feixes ventrais (cabeças-de-setas) em *A. maximilianii*. **13.** Estilete de *A. solitarium* evidenciando feixes adjacentes ao canal estilar. **14.** Estigma de *A. maximilianii*. **15.** Porção proximal do lóculo de *A. affine* mostrando feixe ventral conspícuo (cabeça-de-seta). **16.** Base do ovário em *A. affine* evidenciando feixes dorsais e ventrais (MCV). **17.** Altura dos óvulos mostrando feixes dorsais e ventrais dos carpelos de *A. affine* (MCV). **18.** Estilete de *A. scandens* evidenciando septo apical, os feixes dorsais (cabeças-de-setas) e ventrais dos carpelos. **19-20.** Estilete maduro e imaturo de *A. scandens*, respectivamente. sa, septo apical. 12-14= 300µm; 15= 1mm; 16-20= 200 µm.

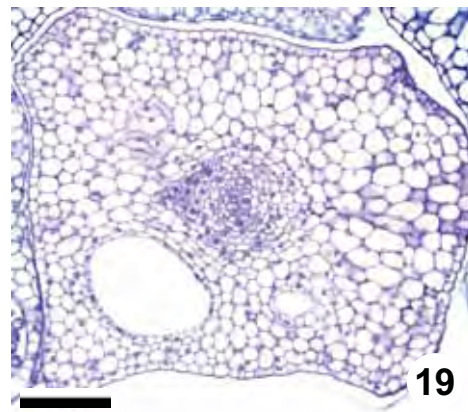
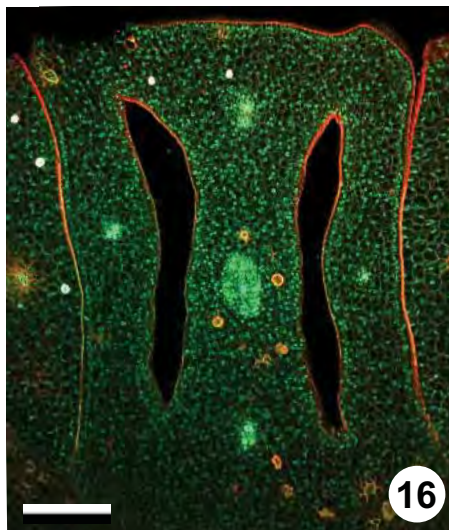
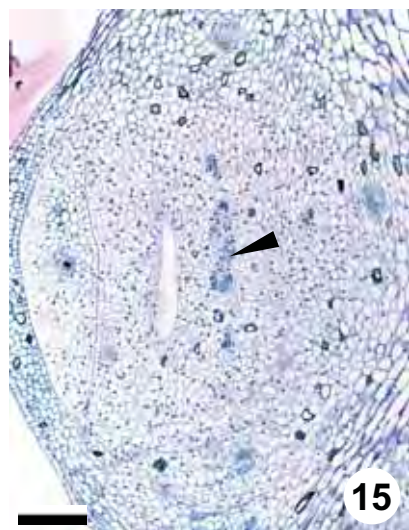
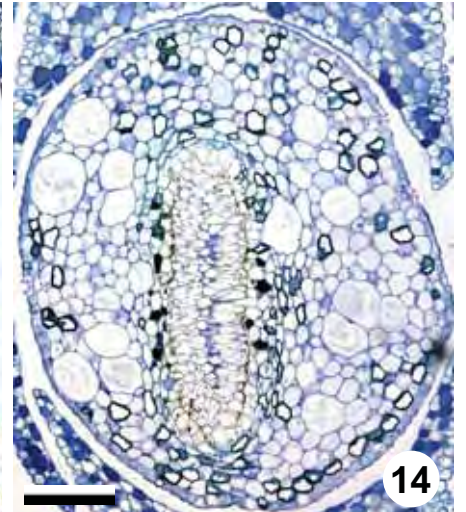


Figura 21. Esquemas do gineceu maduro de *Anthurium maximilianii* (A. sect. *Urospadix*). **A'-D'**. Seção longitudinal mostrando os planos de seção transversal ao longo do gineceu. **A.** Estilete, mostrando quatro feixes vasculares ventrais adjacentes ao canal estilar. **B.** Porção apical do lóculo, com dois feixes ventrais entre a margem e o septo ovariano. **C.** Porção apical do ovário, onde se abre o canal estilar nos lóculos. **D.** Porção mediana do ovário, mostrando a vascularização na região placentária. p, feixe placentário; v, feixe vascular ventral do carpelo.

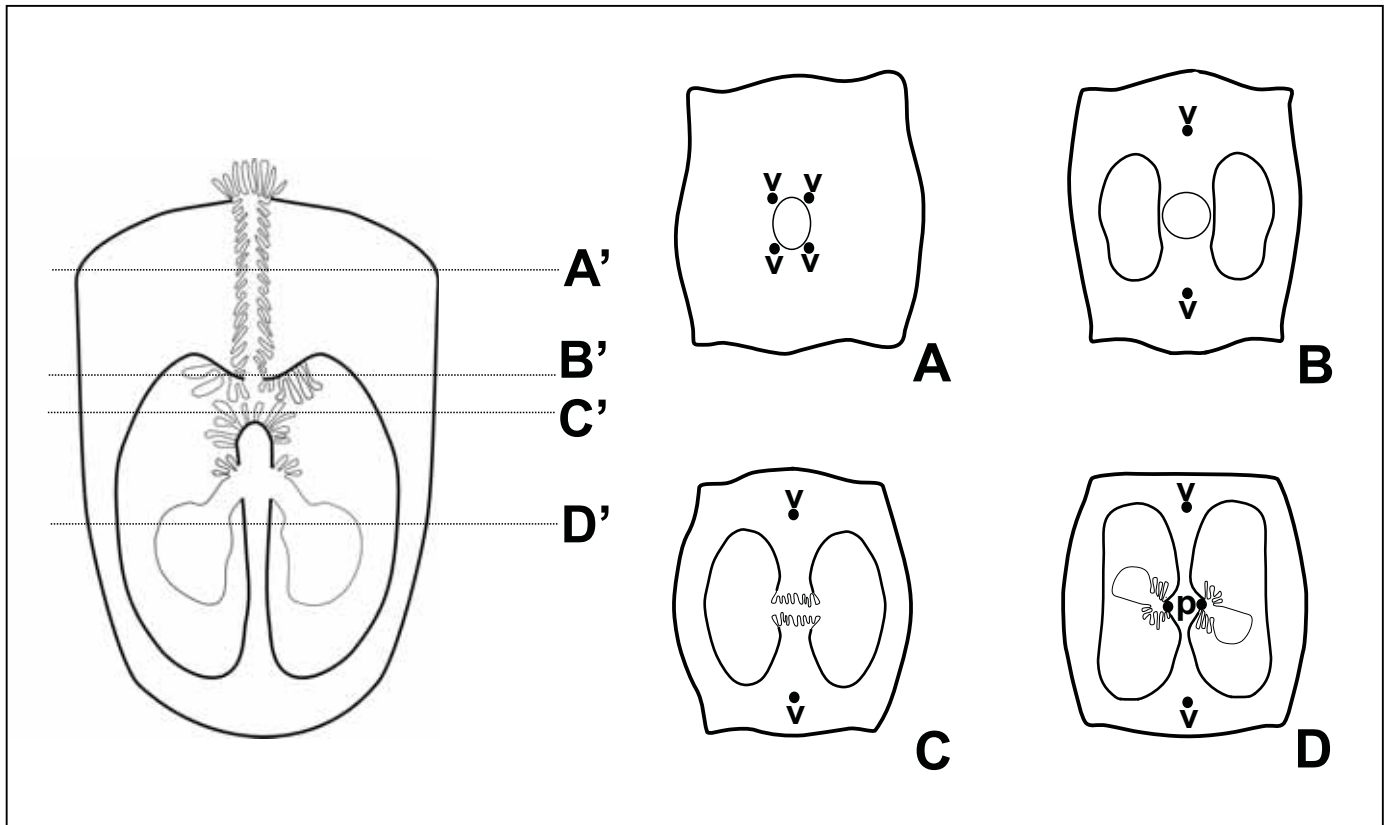
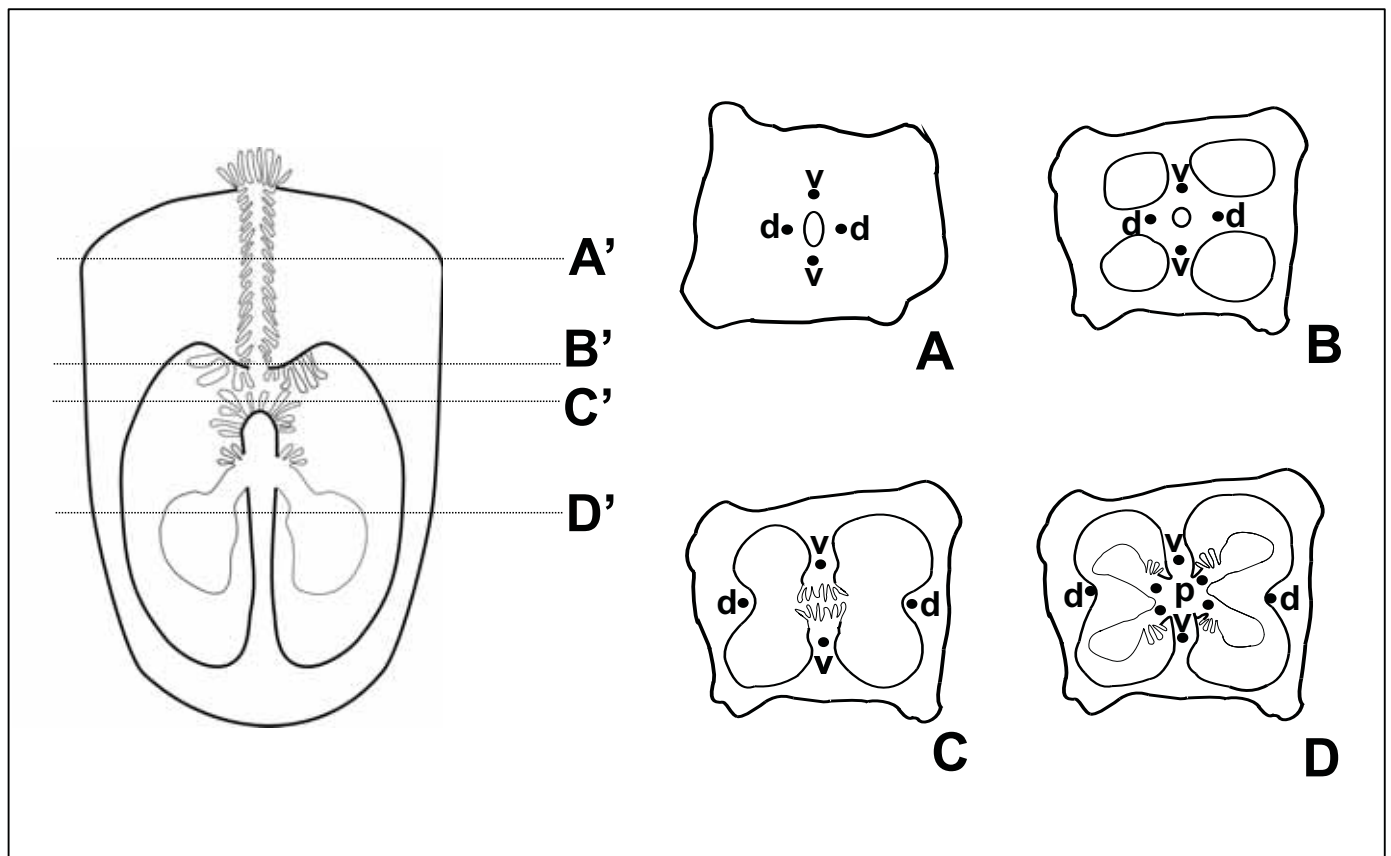


Figura 22. Esquemas do gineceu maduro de *Anthurium scandens* (A. sect. *Tetraspermium*). **A'-D'**. Seção longitudinal mostrando os planos de seção transversal ao longo do gineceu. **A.** Estilete, mostrando quatro feixes vasculares ventrais adjacentes ao canal estilar. **B.** Porção apical do lóculo, mostrando dois feixes ventrais e dois feixes dorsais, próximos ao canal estilar. **C.** Porção apical do ovário, onde se abre o canal estilar nos lóculos, com os feixes ventrais na porção mediana do septo ovariano e os dorsais em protuberâncias nos carpelos. **D.** Porção mediana do ovário, mostrando a vascularização na região placentária. d, feixe vascular dorsal do carpelo; p, feixe placentário; v, feixe vascular ventral do carpelo.



CONSIDERAÇÕES FINAIS

O desenvolvimento do gineceu é uniforme entre as espécies das seções estudadas de *Anthurium*. É possível temporizar os estágios de desenvolvimento com base no arranjo das tépalas nas flores. Essa temporização é essencial para o acompanhamento e descrição dos resultados, auxiliando no entendimento da morfologia interna associada às mudanças na morfologia externa. Além disso, ressalta-se o desenvolvimento das regiões sinascidiada e simplicada do gineceu, contribuindo para o conhecimento do formato dos carpelos em Araceae.

A anatomia do gineceu maduro de *Anthurium* também reforça a uniformidade dos estados de caracteres. No entanto, variações apresentadas podem ser relacionadas às seções ou espécies estudadas. Dentre essas variações, vale ressaltar: a presença de septo apical e a formação de dois óvulos por lóculo em *Anthurium scandens* (*Anthurium* sect. *Tetraspermium*); a projeção secundária da epiderme adjacente ao estigma e o acúmulo de fenólicos pelas células desta epiderme em *Anthurium crystallinum* (*Anthurium* sect. *Cardiolonchium*); e a epiderme adjacente formada por células papilosas em *Anthurium pentaphyllum* (*Anthurium* sect. *Dactyophyllum*).

A vascularização do gineceu em *Anthurium* se dá apenas pelos feixes ventrais dos carpelos e esta organização predomina nas espécies estudadas da seção *Urospadix*. Por outro lado, *A. affine* (*A.* sect. *Pachyneurium*) e *A. scandens* (*A.* sect. *Tetraspermium*) possuem gineceu vascularizado por feixes dorsais e por feixes ventrais. Essa organização indica que a vascularização é variável no gênero, mas pode ser constante nas seções. Esses resultados reforçam a característica não conservativa dos feixes vasculares em *Anthurium*.

Os resultados aqui apresentados reforçam a necessidade de estudos com outras espécies de *Anthurium* e gêneros de Araceae, já que os dados na literatura são iniciais e há um conhecimento incipiente, em construção, sobre a evolução dos caracteres florais na família.