

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**PALINOTAXONOMIA EM ESPÉCIES BRASILEIRAS DO
COMPLEXO *CODONANTHE-CODONANTHOPSIS*
(GESNERIACEAE) E GÊNEROS RELACIONADOS**

Lorrayne Albernaz Domingues Camilo Landi

Bióloga

2017

**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA - UNESP
CÂMPUS DE JABOTICABAL**

**PALINOTAXONOMIA EM ESPÉCIES BRASILEIRAS DO
COMPLEXO *CODONANTHE-CODONANTHOPSIS*
(GESNERIACEAE) E GÊNEROS RELACIONADOS**

Lorrayne Albernaz Domingues Camilo Landi

Orientador: Prof. Dr. Eduardo Custódio Gasparino

Co-orientador: Dr. Alain Chautems

Dissertação apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Mestre em Agronomia (Genética e Melhoramento de Plantas)

2017

L257p Landi, Albernaz Domingues Camilo
Palinotaxonomia em espécies brasileiras do complexo *Codonanthe-Codonanthopsis* (Gesneriaceae) e gêneros relacionados / Lorraine Albernaz Domingues Camilo Landi. -- Jaboticabal, 2017
xiii, 112 p. : il. ; 29 cm

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, 2017
Orientador: Eduardo Custódio Gasparino
Coorientador: Alain Chautems
Banca examinadora: Cyntia Fernandes Pinto da Luz, Cláudia Barbieri Ferreira Mendonça
Bibliografia

1. Columneineae. 2. Gesnerioideae. 3. Grãos de pólen. 4. Morfologia polínica. I. Título. II. Jaboticabal-Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias.

CDU 581.4



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA

Câmpus de Jaboticabal



CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO DA DISSERTAÇÃO: PALINOTAXONOMIA EM ESPÉCIES BRASILEIRAS DO COMPLEXO CODONANTHE-CODONANTHOPSIS (GESNERIACEAE) E GÊNEROS RELACIONADOS

AUTORA: LORRAYNE ALBERNAZ DOMINGUES CAMILO LANDI

ORIENTADOR: EDUARDO CUSTODIO GASPARINO

COORIENTADOR: ALAIN CHAUTEMS

Aprovada como parte das exigências para obtenção do Título de Mestra em AGRONOMIA (GENÉTICA E MELHORAMENTO DE PLANTAS), pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. EDUARDO CUSTODIO GASPARINO
Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária / FCAV / UNESP - Jaboticabal


Pesquisadora Dra. CYNTHIA FERNANDES PINTO DA LUZ
Instituto de Botânica / São Paulo/SP


Profa. Dra. CLÁUDIA BARBIÉRI FERREIRA MENDONÇA
Departamento de Botânica / Universidade Federal do Rio de Janeiro/RJ

Jaboticabal, 08 de junho de 2017

DADOS CURRICULARES DO AUTOR

Lorrayne Albernaz Domingues Camilo Landi, nascida em 23 de dezembro de 1990 em São Paulo, SP. Iniciou a graduação de Ciências Biológicas, modalidade Licenciatura na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP - Jaboticabal em 2011, com conclusão em 2015. No período de graduação, atuou como membro estatutário do Centro Acadêmico, nos anos de 2012 e 2013, assim como representante discente no Departamento de Morfologia e Fisiologia Animal em 2012 e no conselho de Curso de Biologia em 2013. Concluiu três iniciações científicas, juntamente com o Prof. Dr. Eduardo Custódio Gasparino, no Departamento de Biologia aplicado à Agropecuária: “Desenvolvimento inicial, caracterização da epiderme foliar e controle de espécies daninhas de *Ipomoea* L. e *Merremia* Denst. ex Endl. (Convolvulaceae)”; “Palinologia em espécies das famílias Amaranthaceae e Araliaceae nativas em fragmentos florestais-SP”; “Palinologia em espécies de Boraginaceae nativas em fragmentos florestais remanescentes da Região Noroeste do Estado de São Paulo.”. Participou do programa PIBID (Programa Institucional de Bolsas de Iniciação à Docência) sob orientação da Profa. Dr. Rosemary Rodrigues de Oliveira, de 2014 à 2015. Em 2015, recebeu o prêmio de primeiro lugar pelo CIC (XXVII Congresso de Iniciação Científica da UNESP na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias do Campus Jaboticabal – UNESP) com o trabalho intitulado “Palinologia em espécies das famílias Amaranthaceae e Araliaceae nativas em Fragmentos Florestais–SP.” No ano de 2015, reingressou em Ciências Biológicas – modalidade Bacharelado (finalizando-o em 2017), juntamente com o mestrado em Agrônoma, pelo programa de Genética e Melhoramento de Plantas na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP – Jaboticabal.

*“Eu não vim até aqui
Para desistir agora...
... Se depender de mim
Eu vou até o fim!”*

(Até o fim - Engenheiro do Hawaii)

Primeiramente, gostaria de dedicar esta dissertação ao meu Orientador, Professor Eduardo Custódio Gasparino, por toda paciência e auxílio em minha trajetória acadêmica. Agradecer por ter acreditado em mim e sempre ter me apoiado e dado força para continuar a realizar meu sonho. Agradecer aos ensinamentos, orientações e principalmente à sua amizade, o qual foram muito importantes no meu crescimento, tanto acadêmico quanto pessoal. Obrigado por fazer parte da minha vida e estar sempre ao meu lado, independente das dificuldades.

AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer à minha família, meus pais Andrea e Ernani e irmãos Ian e Victória, pois sem eles não teria o suporte necessário para seguir em frente. Obrigado pela paciência e amor, ao longo de todos esses anos, por apoiarem todas as minhas decisões e serem meu porto seguro.

À CNPq por ter concedido o apoio financiando ao meu projeto e à CAPES pela bolsa concedida.

Ao Departamento de Biologia aplicado à Agrapecuária, onde foi desenvolvido todo o trabalho de mestrado. Assim como ao Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento de Planta.

Aos curadores dos herbários visitados, pela disponibilização do material necessário para a pesquisa, em especial à Mauro Peixoto, pela colaboração das coletas em seu sítio.

À minha segunda casa, a república Ksa da Mãe Joana (Babilique, Du-Santos, Tô-Zên, Du-Baile, Fígara, S.O.S, Prendida e Pucca), por toda amizade e aprendizado. Obrigado por me ajudarem a manter o detalhe ao longo dessa dissertação, por me alegrarem nos dias difíceis, por estarem presente em todas as dificuldades, por estarem ao meu lado nessa trajetória e por confiarem em mim. Eu amo todas vocês.

Às minhas queridas companheiras do Laboratório de Morfologia Vegetal e Palinologia (Xapinha, Tôpera, Matinê e Oxalá), pelo companheirismo e alegria ao longo desta trajetória. À tão querida Rô, técnica do laboratório, por todo o auxílio e amizade durante toda minha graduação e mestrado.

Aos meus queridos amigos, Tô-Ki-Tô, AZT e Mela-dinha, por permanecerem ao meu lado, mesmo com tanta ausência. Obrigada por estarem comigo e por trazerem tantos momentos alegres.

Aos meus “três mosqueteiros” Neviton, Rioto e Quei-pop, por terem sido minha fuga nos momentos mais complicados e difíceis do mestrado. Obrigado pela atenção, companheirismo e principalmente pelas madrugadas de risos e jogos.

À todos que direta ou indiretamente contribuíram para a realização desta dissertação.

SUMÁRIO

RESUMO	III
ABSTRACT	IV
LISTA DE FIGURAS	V
LISTA DE TABELAS	XI
1. INTRODUÇÃO	1
2. REVISÃO DE LITERATURA	5
2.1. CONSIDERAÇÕES INICIAIS.....	5
2.1.1. Família Gesneriaceae.....	5
2.1.2. Subfamília Gesnerioideae e Subtribo Columneinae (antiga Tribo Episcieae).....	9
2.2. PALINOLOGIA.....	17
2.2.1. Grãos de pólen.....	17
2.2.2. Palinologia Gesneriaceae.....	19
3. MATERIAL E MÉTODOS	23
3.1. Material.....	23
3.1.1. Área de estudo.....	23
3.1.2. Espécies estudadas.....	25
3.1.3. Lista de material analisado.....	27
3.2. Metodologia.....	29
3.2.1. Microscopia óptica (MO).....	29
3.2.1.1. Acetólise.....	29
3.2.1.2. Medidas.....	30
3.2.2. Microscopia eletrônica de varredura (MEV).....	31
3.2.3. Microscopia eletrônica de transmissão (MET).....	32
3.2.4. Análise estatística.....	33
3.2.5. Ilustrações.....	34
3.2.6. Terminologia e Descrições polínicas.....	34
4. RESULTADOS	35
4.1. Descrições palinológicas dos gêneros.....	35
4.1.1. <i>Codonanthe</i> (Mart.) Hanst.....	35

4.1.2.	<i>Codonanthopsis</i> Mansf.	44
4.1.3.	<i>Nematanthus</i> Schrad.	51
4.1.4.	<i>Paradrymonia</i> Hanst.	65
4.2.	Chave polínica	72
4.3.	Análises quantitativas.....	75
4.3.1.	Medidas de diâmetro	75
4.3.2.	Análise multivariada.....	85
5.	DISCUSSÃO	88
6.	CONCLUSÃO	101
7.	REFERÊNCIAS	102

PALINOTAXONOMIA EM ESPÉCIES BRASILEIRAS DO COMPLEXO *CODONANTHE-CODONANTHOPSIS* (GESNERIACEAE) E GÊNEROS RELACIONADOS

RESUMO: Palinotaxonomia em Espécies Brasileiras do complexo *Codonanthe-Codonanthopsis* (Gesneriaceae) e gêneros relacionados - Será estudada a morfologia dos grãos de pólen de 25 espécies brasileiras dos gêneros *Codonanthe* (Mart.) Hanst., *Codonanthopsis* Mansf., *Nematanthus* Schrad. e *Paradrymonia* Hanst., distribuídas em sua maioria em dois biomas, Amazônia e Mata Atlântica. O objetivo deste trabalho é contribuir com a caracterização palinológica, em busca de dados morfológicos que possam melhor definir as espécies estudadas, auxiliando dessa forma, o melhor entendimento das relações de parentesco entre os gêneros e na compreensão da distinção florística entre os respectivos biomas. Os grãos de pólen foram acetolisados, medidos e fotografados sob microscopia de luz, microscopia eletrônica de varredura e transmissão. Os dados quantitativos receberam tratamento estatístico e descritivos, adequado ao tamanho das amostras e foram submetidos a uma análise multivariada identificando caracteres polínicos importantes na distinção das espécies. Os resultados obtidos com este estudo confirma a diversidade polínica para a Gesneriaceae, como já relatado na literatura. Os caracteres que mais contribuíram para distinção entre os gêneros, que auxiliarão trabalhos evolutivos futuros, foram a ornamentação dos grãos de pólen e as características de abertura. As espécies de *Codonanthe* e *Codonanthopsis* apresentam ornamentação predominantemente microrreticulada, diferente de *Paradrymonia* e *Nematanthus* com grãos de pólen em sua maioria reticulados. Para *Paradrymonia* não foram observadas variações na ornamentação do apocolpo e mesocolpo dos seus grãos de pólen, já em *Nematanthus* podemos verificar uma variação no padrão de ornamentação entre as regiões de apocolpo e mesocolpo (desde microrreticulada, reticulada a foveolada). Grãos de pólen colpados foram descritos para *Codonanthopsis*, já *Paradrymonia* possui grãos de pólen colporados e em *Codonanthe* e *Nematanthus* observamos espécies colpadas e colporadas. De modo geral, os dados obtidos no presente estudos não permitem relacionar os caracteres polínicos com a distribuição geográfica das espécies analisadas.

Palavras-chave: Columneineae, Gesnerioideae, grãos de pólen, morfologia polínica

PALINOTAXONOMY OF BRAZILIAN SPECIES OF THE *CODONANTHE-CODONANTHOPSIS* COMPLEX (GESNERIACEAE) AND RELATED GENERA

Abstract: Palynotaxonomy in Brazilian species of *Codonanthe-Codonanthopsis* complex (Gesneriaceae) and related genera - The morphology of the pollen grains of 25 Brazilian species *Codonanthe* (Mart.) Hanst., *Codonanthopsis* Mansf., *Nematanthus* Schrad. and *Paradrymonia* Hanst., distributed mostly in two biomes, the Amazon rainforest and Atlantic Forest. The objective of this study is to contribute with the palynological characterization, in search of morphological data that can better define the studied species, a, thus helping, the better understanding of kinship relations between the genera and in the understanding of the floristic distinction between the respective biomes. The pollen grains were acetolysed, measured and photographed under light microscopy, scanning electron microscopy and transmission. The quantitative data were submitted to a multivariate analysis, identifying pollen characters that were important for the species classification. The results obtained with this study confirm the pollen diversity for the Gesneriaceae, as already reported in the literature. The characters that contributed the most to distinguish between the genera, which will help future evolutionary works, were the ornamentation of the pollen grains and the aperture characteristics. The species of *Codonanthe* and *Codonanthopsis* present predominantly microreticulate ornamentation, different from *Paradrymonia* and *Nematanthus* with pollen grains mostly reticulate. For *Paradrymonia*, there were no variations in the ornamentation of the apocolpium and mesocolpium of its pollen grains; in *Nematanthus* we can see a variation in the pattern of ornamentation between the apocolpium and mesocolpium regions (from microreticulate, reticulate to foveolate). Pollen grains with colpate aperture were described for *Codonanthopsis*, and for *Paradrymonia* pollen grains colpate and in *Codonanthe* and *Nematanthus* we observe species colpate and colpate. In general, the data obtained in the present study do not allow to relate the pollen characters to the geographic distribution of the analyzed species.

Keywords: Columneineae, Gesnerioideae, pollen, pollen morphology

Lista de Figuras

- Figura 1. Distribuição das espécies de *Codonanthe*, *Codonanthopsis*, *Nematanthus* e *Paradrymonia*, ocorrentes na América do Sul, analisadas no presente trabalho. Região rosa, Amazônia; Região azul, Mata Atlântica (mapa elaborado pelo software i3Geo).
.....24
- Figura 2. Grãos de pólen de *Codonanthe*. (A)-(I) *C. carnososa*: (A) vista polar, (B) vista equatorial; (C)-(D) análise de L.O. no apocolpo, (E)-(F) análise de L.O. no mesocolpo, (G)-(H) análise de L.O. na região da abertura, detalhe na endoabertura apresentando formato em H; (I) exina. (J)-(Q) *C. cordifolia*: (J) vista polar; (K) vista equatorial; (L)-(M) análise de L.O. no apocolpo, (N)-(O) análise de L.O. no mesocolpo (P), detalhe na endoabertura apresentando formato em H; (Q) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(J)-(K) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm41
- Figura 3. Grãos de pólen de *Codonanthe*. (A)-(H) *C. devosiana*: (A) vista polar, (B) vista equatorial; (C)-(D) análise de L.O. no apocolpo, (E)-(F) análise de L.O. no mesocolpo, (G) endoabertura apresentando constrição; (H) exina. (I)-(P) *C. gibossa*: (I) vista polar; (J) vista equatorial; (K) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, detalhe nos colpos, (L)-(M) análise de L.O. no apocolpo, (N)-(O) análise de L.O. no mesocolpo (P) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(I)-(J) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm42
- Figura 4. Grãos de pólen de *Codonanthe*. (A)-(I) *C. gracilis*: (A) vista polar, (B) vista equatorial; (C)-(D) análise de L.O., endoabertura apresentando membrana, (E)-(F) análise de L.O. no apocolpo (G)-(H) análise de L.O. no mesocolpo; (I) eletromicrografia de microscopia eletrônica de transmissão (t= teto, c= columela, n1= nexina 1, n2 = nexina 2). (J)-(M): *C. mattos-silvae*: (J) vista polar; (K)-(L) análise de L.O. no apocolpo (M) Exina, (N)-(P) *C. serrulata*: (N) vista polar, (O) vista equatorial, (P) Exina. Escalas: Imagens (I) = 1,5 μm . (A)-(B)-(I)-(J)-(N)-(O) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm43

Figura 5. Grãos de pólen de *Codonanthopsis*. (A)-(I) *C. calcarata*: (A) vista polar, (B) vista equatorial; (C)-(D) análise de L.O. no apocolpo, (E)-(F) análise de L.O. no mesocolpo, (G) lúmens contendo as columelas visíveis; (H) ornamentação da abertura, (I) exina. (J)-(P) *C. crassifolia*: (J) vista polar; (K) vista equatorial; (L)-(M) análise de L.O. no apocolpo, (N)-(O) análise de L.O. no mesocolpo, (P) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(J)-(K) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm49

Figura 6. Grãos de pólen de *Codonanthopsis*. (A)-(F) *C. uleana*: (A) vista polar, (B) vista polar, com detalhe na abertura vestigial; (C) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura em vista polar, (D) vista equatorial, (E) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, detalhe no colpo, (F) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, detalhe na ornamentação do colpo; (G)-(L) *C. ulei*: (G) vista polar, grão de pólen 3-colpado, (H) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, (I) vista polar, grão de pólen 4-colpado, (J) vista equatorial, (K) exina, (L) eletromicrografia de microscopia eletrônica de transmissão (t= teto, c= columela, n1= nexina 1, n2 = nexina 2, seta = descontinuidade da camada de nexina). Escalas: Imagens (L) = 2 μm , (F)-(K) = 5 μm Demais imagens = 10 μm50

Figura 7. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(F) *N. australis*: (A) vista polar, (B) vista equatorial, com detalhe na constrição do colpo; (C)-(D) análise de L.O. no apocolpo, (E)-(F) análise de L.O. no mesocolpo, (G)-(M) *N. corticola*: (G) vista polar, (H) vista equatorial, (I)-(J) análise de L.O. no apocolpo, (K)-(L) análise de L.O. no mesocolpo, (M) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(G)-(H) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm59

Figura 8. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(H) *N. crassifolius*: (A) vista polar, (B) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, vista polar, com detalhe na ornamentação; (C) detalhe na ornamentação granulada da abertura, (D) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, asterisco: detalhe na ornamentação granulada do colpo, seta: perfurações próximo a área de abertura, (E)-(F) análise de L.O. no apocolpo, (G)-(H) análise de L.O. no mesocolpo. (I)-(P) *N. fornix*: (I) vista polar, (J) vista equatorial, (K)-(L) análise de L.O. no apocolpo, (M)-(N) análise

de L.O. no mesocolpo, (O) detalhe na ornamentação circular em torno dos lúmens, (P) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(I)-(J) = 10 μm , Demais imagens = 5 μm60

Figura 9. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(I) *N. fritschii*: (A) vista polar, (B) vista equatorial, (C)-(D) análise de L.O., com detalhe na endoabertura, (E)-(F) análise de L.O. no apocolpo, (G)-(H) análise de L.O. no mesocolpo. (I) Exina. (J)-(Q) *N. hirtellus*: (J) vista polar, (K) vista equatorial, (L) vista equatorial com detalhe na abertura, (M)-(N) análise de L.O. no apocolpo, (O)-(P) análise de L.O. no mesocolpo, (Q) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(C)-(D)-(I)-(J)- (K)= 10 μm , Demais imagens = 5 μm61

Figura 10. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(K) *N. lanceolatus*: (A) vista polar, (B) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, vista polar, (C) vista equatorial, com detalhe no colpo, (D) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, vista equatorial, (E)-(F) análise de L.O. no apocolpo, (G)-(H) análise de L.O. no mesocolpo, (I) ornamentação circular em torno dos lúmens, (J) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, seta: columelas visíveis, (K) columelas visíveis dentro dos lúmens, microscopia de luz. Escalas: Imagens (A)-(B)-(C)= 10 μm , Demais imagens = 5 μm62

Figura 11. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(K) *N. pycnophyllus*: (A) vista polar, (B) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, vista polar, foco na diferenciação de ornamentação entre as regiões do apocolpo e mesocolpo, (C) vista equatorial, (D) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, vista equatorial, (E)-(F) análise de L.O. na endoabertura, detalhe na ornamentação, (G) detalhe na endoaberuta em forma de H, (H) região do apocolpo, com detalhe na diferenciação entre a região do mesocolpo, (I)-(J) análise de L.O. no mesocolpo (K) exina. Escalas: Imagens (A)-(C)= 10 μm , Demais imagens = 5 μm63

Figura 12. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(I) *N. sp*: (A) vista polar, (B) eletromicrografia em microscopia eletrônica de varredura, vista polar, detalhe na diferenciação de ornamentação entre as regiões do apocolpo e mesocolpo, (C) vista equatorial, (D) eletromicrografia a em microscopia eletrônica de varredura, vista

equatorial, detalhe membrana granulada do colpo e perfurações da exina próximo a região apertural, (E) vista equatorial, detalhe na endoabertura, (F)-(G) análise de L.O. no apocolpo, (H)-(I) análise de L.O. no mesocolpo. (J)-(P) *N. tessmannii*: (J) vista polar, (K) vista equatorial, (L) eletromicrografia de microscopia eletrônica de transmissão (t= teto, c= columela, n1= nexina 1, n2 = nexina 2) (M)-(N) análise de L.O. no apocolpo, (O)-(P) análise de L.O. no mesocolpo. Escalas: Imagens (L) = 1,5 μm (A-E) - (J-L) = 10 μm , Demais imagens = 5 μm64

Figura 13. Grãos de pólen de *Paradrymonia*. (A)-(I) *P. ciliosa*: (A) vista polar, (B) vista equatorial, (C) vista equatorial, com detalhe na endoabertura, (D)-(E) análise de L.O. no apocolpo, (F)-(G) análise de L.O. no mesocolpo. (H) exina. (I)-(P) *P. decurrens*: (I) vista polar, (J) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, vista equatorial, foco na endoabertura (L)-(M) análise de L.O. no apocolpo, (N)-(O) análise de L.O. no mesocolpo. (P) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(I)-(J) = 10 μm , Demais imagens = 5 μm70

Figura 14. Grãos de pólen de *Paradrymonia*. (A)-(F) *P. densa*: (A) vista polar, (B) vista equatorial, (C)-(D) análise de L.O. no mesocolpo. (E) fodo muro duplicolumelado, (F) exina. (G)-(O) *P. hypocryta*: (G) vista polar, (H) vista equatorial, (I)-(J) análise de L.O. no apocolpo, (K)-(L) análise de L.O. no mesocolpo. (M) vista equatorial, foco na abertura (N) endoabertura, (O) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(G)-(H) = 10 μm , Demais imagens = 5 μm71

Figura 15. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de *Codonanthe*. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em μm . C.car = *C. carnososa*, C.cor = *C. cordifolia*, C.dev = *C. devosiana*, C.gib = *C. gibbosa*, C.gra = *C. gracilis*, C.mat = *C. mattos-silvae* e C.ser = *C. serrulata*.....76

Figura 16. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de *Codonanthopsis*. (A) Diâmetro polar em vista

equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em μm . Co. cal = *C. calcarata*, Co.cra = *C. crassifolia*, Co.ula = *C. uleana* e Co. ule = *C. ulei*.78

Figura 17. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de Nematanthus. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em μm . *N. aus* = *N. australis*, *N. cor* = *N. corticola*, *N. cra* = *N. crassifolius*, *N. for* = *N. fornix*, *N. fri* = *N. fritschii*, *N. hir* = *N. hirtellus*, *N. lan* = *N. lanceolatus*, *N. pyc* = *N. pycnophyllus*; *N. sp.* = *N. sp.*, *N. tes* = *N. tessmannii*.79

Figura 18. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de Paradrymonia. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em μm . *P. cil* = *P. ciliosa*, *P. dec* = *P. decurrens*, *P. den* = *P. densa* e *P. hyp* = *P. hypocryta*.83

Figura 19. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de Paradrymonia. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em μm . *C. car* = *C. carnosa*, *C. cor* = *C. cordifolia*, *C. dev* = *C. devosiana*, *C. gib* = *C. gibbosa*, *C. gra* = *C. gracilis*, *C. mat* = *C. mattos-silvae*, *C. ser* = *C. serrulata*, Co. cal = *C. calcarata*, Co.cra = *C. crassifolia*, Co.ula = *C. uleana*, Co. ule = *C. ulei*., *N. aus* = *N. australis*, *N. cor* = *N. corticola*, *N. cra* = *N. crassifolius*, *N. for* = *N. fornix*, *N. fri* = *N. fritschii*, *N. hir* = *N. hirtellus*, *N. lan* = *N. lanceolatus*, *N. pyc* = *N. pycnophyllus*; *N. sp.* = *N. sp.*, *N. tes* = *N. tessmannii*, *P. cil* = *P. ciliosa*, *P. dec* = *P. decurrens*, *P. den* = *P. densa* e *P. hyp* = *P. hypocryta*.84

Figura 20. Ordenação pela Análise de Componentes Principais das espécies de Gesneriaceae em função das variáveis métricas dos grãos de pólen. Gênero 1 =

Codonanthe, Gênero 2 = Codonanthopsis, Gênero 3 = Nematanthus e Gênero 4 = *Paradrymonia*. *C.car* = *C. carnososa*, *C. cor* = *C. cordifolia*, *C. dev* = *C. devosiana*, *C. gib* = *C. gibbosa*, *C. gra* = *C. gracilis*, *C. mat* = *C. mattos-silvae*, *C. ser* = *C. serrulata*, *Co. cal* = *C. calcarata*, *Co.cra* = *C. crassifolia*, *Co.ula* = *C. uleana*, *Co. ule* = *C. ulei.*, *N. aus* = *N. australis*, *N. cor* = *N. corticola*, *N. cra* = *N. crassifolius*, *N. for* = *N. fornix*, *N. fri* = *N. fritschii*, *N. hir* = *N. hirtellus*, *N. lan* = *N. lanceolatus*, *N. pyc* = *N. pycnophyllus*; *N. sp.* = *N. sp.*, *N. tes* = *N. tessmannii*, *P. cil* = *P. ciliosa*, *P. dec* = *P. decurrens*, *P. den* = *P. densa* e *P. hyp* = *P. hypocryta*, CCOM = comprimento do colpo; CLAR = largura do colpo, MARG = margem do colpo; IAP = índice da área polar; ICOL = índice do colpo; DPVE= diâmetro polar em vista equatorial; DEVP=diâmetro equatorial em vista polar; DEVE: diâmetro equatorial em vista equatorial; SEXI= sexina; NEXI= nexina; EXIN=exina; MURA = muro do retículo no apocolpo e LUMA= lúmen do retículo no apocolpo; MURM= muro do retículo no mesocolpo; LUMM= lúmen do retículo no mesocolpo e FORM= forma do grão de pólen.87

Lista de Tabelas

- Tabela 1. Material examinado, descritos em ordem alfabética de gêneros e espécies (* material examinado como material padrão).....27
- Tabela 2. Medidas dos diâmetros equatoriais e diâmetros polares, dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe*, (n=25). Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm), \bar{x} = média aritmética (μm), s_x = desvio padrão da média (μm), S = desvio padrão da amostra (μm), IC = intervalo de confiança a 95 % (μm), CV = coeficiente de variabilidade (%). (*n<25).....38
- Tabela 3. Caracterização morfológica dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe* (n=25). P = pequeno, M = médio, SO = suboblato, OE = oblato-esferoidal, PE = prolato-esferoidal, SP = subprolato, PR = prolato. (– ausência, ** não visualizado).39
- Tabela 4. Média aritmética em μm , das medidas das aberturas, endoaberturas, apocolpos e formas dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe* (n=10). Compr. = Comprimento, Larg. = Largura, Marg.= Margem do colpo. I.colpo = Índice do colpo, I.A.P. = Índice da área polar, \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm). (*n<10). (– ausência, ** não visualizado).39
- Tabela 5. Média aritmética, em μm das medidas das espessuras de exina e ornamentação dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe*, (n=10). \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm). (*n<10).....40
- Tabela 6. Medidas dos diâmetros equatoriais e diâmetros polares, dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthopsis* (n=25). Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm), \bar{x} = média aritmética (μm), s_x = desvio padrão da média

(μm), S = desvio padrão da amostra (μm), IC = intervalo de confiança a 95 % (μm), CV = coeficiente de variabilidade (%). (*n<25).....46

Tabela 7. Caracterização morfológica dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthopsis* (n=25). M = médio, G = grande, SO = suboblato, OE = oblato-esferoidal, PE = prolato-esferoidal.47

Tabela 8. Média aritmética em μm , das medidas das aberturas, endoaberturas, apocolpos e forma dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthopsis* (n=10). Compr. = Comprimento, Larg. = Largura, Marg.= Margem do colpo. I.colpo = Índice do colpo, I.A.P. = Índice da área polar, \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm). (*n<10), (– ausência).....47

Tabela 9. Média aritmética, em μm das medidas da exina e ornamentação dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthopsis* (n=10). \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm).48

Tabela 10. Medidas dos diâmetros equatoriais e diâmetros polares, dos grãos de pólen das espécies de *Nematanthus* (n=25). Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm), \bar{x} = média aritmética (μm), s_x = desvio padrão da média (μm), S = desvio padrão da amostra (μm), IC = intervalo de confiança a 95 % (μm), CV = coeficiente de variabilidade (%). (*n<25).55

Tabela 11. Caracterização morfológica dos grãos de pólen das espécies de *Nematanthus* (n=25). M = médio, SO = suboblato, OE = oblato-esferoidal, PE = prolato-esferoidal, SP = subprolato.56

Tabela 12. Média aritmética em μm , das medidas das aberturas, endoaberturas, apocolpos e forma dos grãos de pólen das espécies de, *Nematanthus* (n=10). Compr. = Comprimento, Larg. = Largura, Marg.= Margem do colpo. I.colpo = Índice do colpo, I.A.P. = Índice da área polar, \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm). (*n<10). (– ausência).57

Tabela 13. Média aritmética, em μm das medidas da exina e ornamentação dos grãos de pólen das espécies de *Nematanthus* (n=10). \bar{x} = média aritmética (μm), X_{min} = menor valor observado (μm), X_{max} = maior valor observado (μm).58

Tabela 14. Medidas dos diâmetros equatoriais e diâmetros polares, dos grãos de pólen das espécies de *Paradrymonia* (n=25). X_{min} = menor valor observado (μm), X_{max} = maior valor observado (μm), \bar{x} = média aritmética (μm), s_x = desvio padrão da média (μm), S = desvio padrão da amostra (μm), IC = intervalo de confiança a 95 % (μm), CV = coeficiente de variabilidade (%). (*n<25).67

Tabela 15. Caracterização morfológica dos grãos de pólen das espécies de *Paradrymonia* (n=25). P = pequeno, M = médio, G = grande, OE = oblato-esferoidal, PE = prolato-esferoidal, SP = subprolato, PR = prolato. (** não visualizado).....68

Tabela 16. Média aritmética em μm , das medidas das aberturas, endoaberturas, apocolpos e forma dos grãos de pólen das espécies de *Paradrymonia* (n=10). Compr. = Comprimento, Larg. = Largura, Marg.= Margem do colpo. I.colpo = Índice do colpo, I.A.P. = Índice da área polar, \bar{x} = média aritmética (μm), X_{min} = menor valor observado (μm), X_{max} = maior valor observado (μm). (*n<10) (– ausência. ** não visualizado).68

Tabela 17. Média aritmética, em μm das medidas da exina e ornamentação dos grãos de pólen das espécies de *Paradrymonia* (n=10). \bar{x} = média aritmética (μm), X_{min} = menor valor observado (μm), X_{max} = maior valor observado (μm).69

Tabela 18. Coeficientes de correlação de Pearson e Kendall entre as variáveis métricas dos grãos de pólen e os dois primeiros eixos da ordenação pela PCA para as espécies estudadas de Gesneriaceae.....86

Tabela 19. Resumo dos tipos polínicos analisados por Gasparino et al. 2013 e os tipos polínicos descritos no presente estudo e suas espécies correspondentes.99

1. Introdução

Gesneriaceae [Rich & Juss. ex] DC., possui cerca de 147 gêneros e aproximadamente 3.500 espécies (WIEHLER, 1983; CHAUTEMS; MATSUOKA, 2003; WEBER, 2004; ARAÚJO et al. 2015), sendo posicionada em classificações recentes no grupo das Superasterideas, Asterideas, dentro do clado das Lamiídeas em Lamiales, junto com aproximadamente 19 famílias, entre elas Bignoniaceae, Lamiaceae e Scrophulariaceae (APG IV, 2016). Trata-se de uma família pantropical com ampla distribuição em todo o Mundo, bem representada nos trópicos e com poucas espécies nativas em regiões temperadas (BURTT; WIEHLER, 1995). Nos neotrópicos, seus centros de diversidade estão localizados à noroeste da América do Sul e no sudeste brasileiro (CHAUTEMS, 1991).

A família é representada por ervas, muitas vezes perenes, subarbustos ou arbustos, terrestres ou epifíticos; com raízes fibrosas ou sistema subterrâneo tuberoso ou rizomatoso espessado; caule herbáceo ou lenhoso, ereto, escandente ou pendente. Folhas geralmente opostas-cruzadas, normalmente simples, inteiras, estípulas geralmente ausentes. Inflorescências determinadas axilar ou terminal, ou flores solitárias, brácteas pequenas ou raramente ausentes (por exemplo em *Besleria* L.). Flores vistosas, gamopétalas, zigomorfas, bissexuadas, protândricas; sépalas 5, curtamente unidas na base, verdes ou coloridas, inteiras a dentadas; corola tubulosa, branca ou colorida, às vezes gibosa na base ou no ápice; estames 4, inclusos, raramente exsertos, epipétalos, anteras unidas, raramente livres, rimosas, às vezes poricidas; disco anular constituído de 1-5 glândulas, raramente ausente (por exemplo *Napeanthus* Gardn.); ovário súpero a semi-ínfero, 2-carpelar, 1-locular, placentação parietal; estilete simples terminal, estigma estomatomórfico ou 2-lobado. Fruto baga ou cápsula seca ou carnosa, 2-valvar; sementes numerosas, diminutas, geralmente elípticas, estriadas, embrião reto (WIEHLER, 1983; BARROSO et al. 1986; CHAUTEMS; WEBER, 1999; CHAUTEMS; MATSUOKA, 2003; WEBER, 2004; ARAÚJO, 2007).

Seus maiores gêneros em números de espécies são: *Cyrtandra* Forst., *Columnea* L., *Aeschynanthus* Jack., *Chirita* Buch.-Ham., *Henckelia* Spreng.,

Streptocarpus Lindl., *Besleria*, *Didymocarpus* Wall., *Agalmyla* Blume, *Paraboea* (C.B. Clarke) Ridl., *Gesneria* L. e *Sinningia* Ness (SKOG, 2005; SKOG; BOGGAN, 2006).

No Brasil as Gesneriaceae estão representadas por cerca de 220 espécies distribuídas em 28 gêneros, sendo 148 endêmicas e todas pertencentes à subfamília Gesnerioideae (ARAUJO et al., 2015). As espécies são encontradas principalmente em matas úmidas da região amazônica ou na Mata Atlântica (MEIRELLES et al. 1999, SAFFORD; MARTINELLI, 2000), sendo algumas vezes nativas de campos rupestres de planalto (CHAUTEMS, 1991; ARAUJO et al., 2005). A maior concentração de táxons se encontra na região Sudeste (BARROSO et al., 1986). Dentro os 28 gêneros apresentados, oito destes são endêmicos do Brasil: *Chautemsia* A.O.Araujo & V.C. Souza; *Codonanthe* (Mart.) Hanst.; *Goyasia* Taub.; *Mandirola* Decne.; *Nematanthus* Scharad.; *Paliavana* Vell ex. Vand.; *Sphaerorrhiza* Roalson & Boggan e *Vanhouttea* Lem. (ARAUJO et al., 2005).

As espécies de Gesneriaceae podem ser polinizadas por abelhas, borboletas, moscas, mariposas, morcegos ou pássaros (JUDD et al., 1999). A diversidade de polinizadores é mantida em função da ocorrência de flores vistosas, com néctar e corolas de cores vivas e adaptadas (com gibas). Para o Brasil, estudos recentes de biologia floral incluindo Gesneriaceae foram feitos por Franco e Buzato (1992), Sazima et al.(1999), SanMartin-Gajardo e Freitas (1999) e SanMartin-Gajardo e Sazima (2004, 2005a, 2005b).

Quanto à importância econômica, espécies de Gesneriaceae são comumente cultivadas como ornamentais como exemplo, os gêneros *Aeschynanthus*, *Codonanthe*, *Columnea*, *Episcia*, *Gloxinia*, *Kohleria*, *Nautilocalyx*, *Nematanthus*, *Sinningia*, *Streptocarpus* e *Saintpaulia*, a “violeta-africana” uma das espécies mais comercializadas no Brasil (LORENZI; SOUZA, 1999; SOUZA; LORENZI, 2012).

Outras espécies dos gêneros *Besleria*, *Columnea*, *Drymonia* e *Gloxinia perennis* são também utilizadas pela medicina popular indígena na América Central e do Sul (KVIST, 1986, 1989; KVIST; HOLM-NIELSEN, 1987; WIEHLER, 1995).

A família Gesneriaceae foi estudada taxonomicamente por diversos autores e vem sendo subdividida em subfamílias e tribos. Bentham (1876), Fritsch (1893, 1894) e Burt (1962, 1977), baseados no desenvolvimento do endosperma e no crescimento dos cotilédones, subdividiram a família em duas subfamílias: Gesnerioideae e

Didymocarpoideae (ou Cyrtandroideae). Posteriormente, a família foi dividida em três grupos naturais ou subfamílias, Coronantheroideae, Gesnerioideae e Didymocarpoideae, com distribuição, respectivamente, nas regiões Sul Pacífica, Neotropical, e Paleotropical (WIEHLER, 1983; BURTT; WIEHLER, 1995).

Weber (2004) seguiu em grande parte as subdivisões anteriormente propostas e afirmou que os dados disponíveis não seriam suficientes para o entendimento dos grandes grupos de Gesneriaceae, preferiu adotar uma classificação informal dividindo Gesnerioideae e Didymocarpoideae em quatro grupos, denominados: Coronantheroid (hemisfério sul), Gesnerioid (neotropical), Epithematoide e Didymocarpoid (dois grupos paleotropicais); esta classificação foi utilizada até recentemente.

Alguns trabalhos moleculares sobre a família apontaram considerações quanto ao monofiletismo de grupos dentro de Gesneriaceae e reconsideraram o posicionamento de espécies, gêneros e tribos (SMITH, 1996, 2000; SMITH et al., 1997; CITERNE et al., 2000; ZIMMER et al., 2002; MAYER et al., 2003; PERRET et al., 2003; ROALSON et al., 2005a, 2005b; CLARK et al., 2006, 2012; CHAUTEMS; PERRET 2013; MÖLLER; CLARK, 2013; PERRET et al., 2013; SMITH; CLARK, 2013; WEBER et al., 2013; SERRANO-SERRANO et al., 2015 e FERREIRA et al., 2016). O trabalho mais recente sobre a classificação da família, foi o primeiro que sumarizou os trabalhos moleculares em Gesneriaceae, propôs um rearranjo nos grupos e considerou três subfamílias: Sanangoideae, Gesnerioideae e Didymocarpoideae (WEBER et al., 2013).

A subfamília Gesnerioideae (ou Gesnerioid *sensu*, WEBER, 2004) foi caracterizada por apresentar as espécies neotropicais, com crescimento cotiledonar igual, e nectário constituído por glândulas separadas quando presente. Wiehler (1983) subdividiu-a em cinco tribos, Beslerieae, Episcieae, Gesnerieae, Gloxinieae e Napeantheae. Posteriormente, estudos sobre morfologia e biologia molecular reconheceram outros grupos monofiléticos definindo então outras três tribos, Coronanthereae, Sinningieae e Sphaerorrhizeae (BOGGAN, 1991; SMITH 1996, 2000; SMITH et al., 1997; SMITH; ATKINSON, 1998; ZIMMER et al., 2002, ROALSON et al., 2005b). A nova classificação de Weber et al. (2013), a qual detalha os estudos de filogenia molecular já realizados, indica para Gesnerioideae cinco tribos e suas subtribos: Titanotricheae, Napeantheae, Beslerieae (com Besleriinae e

Anethanthinae), Coronanthereae (com Coronantherinae, Mitrariinae e Negriinae), Gesnerieae (Gesneriinae, Gloxiniinae, Columneinae, Sphaerorrhizinae e Ligerrinae).

Clark et al. (2006) evidenciaram a monofilia para o clado formado por *Codonanthe/Codonanthopsis/Nematanthus/Paradrymonia*, ao estudarem gêneros pertencentes à atual subtribo Columneinae de Gesnerieae. Entretanto, os autores indicam a parafilia de *Nematanthus* e a polifilia de *Codonanthe* dentro deste grupo, onde somente a investigação de novos caracteres poderá esclarecer estas relações (CLARK et al. 2006, 2012; CHAUTEMS; PERRET, 2013; PERRET et al. 2013).

Estudo recente sobre a origem e biogeografia de Gesneriaceae aponta os principais centros de distribuição de espécies da família no Brasil, indicando uma separação entre os táxons nativos na mata atlântica, daqueles ocorrentes na floresta Amazônica, e que possíveis variações morfológicas destas espécies estariam ligadas ao tempo de divergência entre os grupos (PERRET et al. 2013). Este tipo de evento parece atingir alguns representantes da subtribo Columneinae como por exemplo os gêneros *Codonanthe*, *Codonanthopsis*, *Nematanthus* e *Paradrymonia*, o que culminou na recente proposta de redefinição de Chautems e Perret (2013) para *Codonanthe*. Clark e colaboradores (2012), ainda citam que existem vários cladogramas dentro de Gesneriaceae que não estão totalmente resolvidos apenas com dados moleculares, e que a inclusão de dados morfológicos são necessários para aumentar o apoio e a resolução destes grupos. Perret e colaboradores (2013), ainda citam os biomas Cerrado e Caatinga como uma constituição eficiente de um corredor seco que separa a Amazônia da Floresta Atlântica, apresentando uma barreira eficiente quanto a dispersão das espécies de Gesneriaceae e apenas estudos mais profundos, relacionados a este grupo de plantas, poderiam avaliar as divergências que contribuem para a distinção florística na Mata Atlântica.

Baseado no que foi explicado até agora, a presente proposta tem como justificativa o estudo detalhado dos grãos de pólen no complexo *Codonanthe-Codonanthopsis* (Gesneriaceae) e gêneros relacionados (*Nematanthus* e *Paradrymonia*), em busca de dados morfológicos que possam melhor caracterizar as espécies estudadas, assim como esclarecer a reconstrução dos caracteres no grupo, o que auxiliará no melhor entendimento das relações de parentesco entre as espécies da família.

2. Revisão de Literatura

2.1. Considerações iniciais

2.1.1. Família Gesneriaceae

Gesneriaceae Dumort. apresenta-se como uma família de plantas pantotrópicas, com notável exceção de algumas espécies tolerantes ao frio, porém, os táxon mais típicos da família são encontrados na floresta tropical quente e úmida (WIEHLER, 1983).

As espécies tropicais, particularmente os grupos herbáceos, como ocorre na maioria das espécies de Gesneriaceae (WIEHLER, 1983; SMITH; CARROL, 1997), possuem numerosas adaptações, dentre essas, o epifitismo e os numerosos caracteres vegetativos e reprodutivos, que co-ocorrem com o hábito epifítico (ACKERMAN, 1986). Modificações de hastes e tubérculos para sobrevivência a períodos secos e modificações nas folhas para aumentar a eficiência de captura de luz, são algumas das adaptações descritas para estas espécies (GIVNISH, 1984 apud SMITH; CARROL, 1997).

Gesneriaceae apresenta grande variação morfológica, causada principalmente pela diversidade de habitat (erva, arbusto, árvore e lianas), forma da corola, estrutura do androceu, desenvolvimento do nectário, posição do ovário e tipos de frutos (WIEHLER, 1983). Além disso, existe um desenvolvimento de características especiais dentro da família, como o sistema polimórfico, nódulos trilacunares no sistema vascular, arranjo de estômatos agregados, epifitismo, tubérculos, rizomas e estolhos (WIEHLER, 1983). Nesse contexto, Wiehler (1983) cita a evidente plasticidade morfológica da família e a classifica como sendo evolutivamente ativa e flexível, porém, devido esta alta plasticidade evolutiva, dificuldades de conceitos sistemáticos de exploração, são apresentados baseados principalmente, na flora de espécies encontradas em regiões temperadas.

O problema mais crítico nas espécies de Gesneriaceae do Novo Mundo é a delimitação genérica, causados, seja através da subsequente adição de espécies

novas ou através de alguma imprecisão de definição inicial, causada por excessivos caracteres florais (WIEHLER, 1983). Outro fator que contribuiu para a problemática taxonômica entre as espécies de Gesneriaceae neotropicais foi a falta de informações a respeito de novas espécies enviadas para a Europa como espécimes secos (WIEHLER, 1983). Dessa forma, uma análise filogenética foi desejável para auxiliar a resolução de relacionamentos, determinar monofiletismo e melhorar a classificação dentro da família, reorganizando tribos e subfamílias para refletir as relações filogenéticas (SMITH et al., 1997).

Neste contexto, a família Gesneriaceae vem sendo estudada taxonomicamente por diversos autores e subdividida em subfamílias e subtribos. As classificações de Gesneriaceae reconhecem tradicionalmente duas subfamílias: Gesnerioideae, apresentando alargamento uniforme nos cotilédones após a germinação, presença de endosperma na semente e ovários ínferos ou semi-ínferos e a subfamília Crytandroideae, apresentando alargamento desigual dos cotilédones após a germinação, ausência de endosperma na semente e ovários súperos (WIEHLER, 1983; SMITH et al., 1997). Fritsch (1893, 1894), levou em consideração a posição do ovário, como principal caráter para classificação das subfamílias, dessa forma, todos os gêneros neotropicais com ovário súpero foram alocados nas Crytandroideae. Porém, após a descoberta de plântulas de Gesnerioideae neotropicais, Burt (1963) utilizou as sementes como principal caráter para classificação, dividindo também as subfamílias em unidades geográficas, onde, todas as espécies neotropicais ficaram alocadas na subfamília Gesnerioideae (SMITH et al., 1997).

Posteriormente, Wiehler (1983) dividiu a família em três subfamílias, Gesnerioideae Dumort., representando as espécies neotropicais, apresentando cinco tribos: (1) Gloxinieae Fritsch, (2) Episcieae Endlicher, (3) Beslerieae Bartling & Wendland, (4) Nepeantheae Wiehler e (5) Gesnerieae; a subfamília Corantheroideae Wiehler, representando as espécies ocorrentes no Sul do Chile, Pacífico Sul e Austrália, possuindo uma tribo, Coronanthereae Fritsch. E por fim, a subfamília Cyrtandroideae Endlicher, representando as espécies paleotropicais, possuindo a única tribo Kligieae Fritsch (WIEHLER, 1983). As espécies pertencentes a subfamília Gesnerioideae, são separadas das Cyrtandroideae por apresentarem folhas de plântulas isocótilas em vez de folhas anisocótilas e separadas das espécies

de Coronanthereae por terem um nectário livre do ovário, em vez de embutido na parte basal (WIEHLER, 1983).

Após Fritsch (1983), o próximo trabalho sobre Gesneriaceae foi publicado por Burttt em 1963, fornecendo uma classificação essencialmente baseada em separações geográficas, reconhecendo claramente as espécies do Velho Mundo como compartilhando a característica de plântula anisocótila (WEBER et al., 2013). Com o reconhecimento das espécies do Velho Mundo, os gêneros que ocorriam no Pacífico Sul foram alocados na tribo Coronanthereae e na subfamília Gesnerioideae (WEBER et al. 2013). Burttt (1963) descreveu ainda, a tribo Mitrarieae para acomodar três gêneros monotípicos da América do Sul e reduziu as 18 tribos do Velho Mundo descritas por Fritsch (1983), em cinco tribos: Cyrtandreae, Trichosporeae, Klugieae, Loxonieae e Didymocarpeae (WEBER et al., 2013). Posteriormente, Ivanina (1967) foi o próximo taxonomista a classificar a família como um todo, estabelecendo uma nova subfamília (Episcioideae) e várias novas tribos, como Streptocarpinae, relacionada com os espécies dos países Africanos e gêneros de Didymocarpoideae (WEBER et al. 2013).

A classificação mais recente, baseada em caracteres morfológicos foi publicado por Burttt e Wiehler em 1995, reconhecendo as três subfamílias descritas por Wiehler (1983), em constrate com as classificações precedentes, definindo dessa, forma a última subdivisão formal. Apresenta portanto, três subfamílias, divididas como: (1) Coranantheroideae, compreendendo a única tribo Coronanthereae, (2) Gesnerioideae, compreendeno as tribos (a) Gloxinieae, (b) Episcieae, (c) Besleriae, (d) Napenatheae e (e) Gesnerieae e a subfamília (3) Cyrtandroideae, agora chamada de Didymocarpoideae por razões de prioridade de descrição, apesentando quatro tribos, Klugieae [agora denominada como (a) Epithemateae, fusão das tribos Klugieae e Loxonieae], (b) Cyrtandreae, (c) Trichosporeae e (d) Didymocarpeae (BURTT; WIEHLER, 1995; WEBER et al., 2013).

Com o advento da cladística na pesquisa de Gesneriaceae, iniciado por Boggan (1991) e a sistemática molecular, desenvolvida com Smith e Carrol (1997), foi possível fornecer um novo conjunto de dados que puderam auxiliar as classificações morfológicas anteriores, demonstrando a necessidade de modificações consideráveis nas classificações definidas. Comparando outras famílias de angiospermas,

Gesneriaceae foi distinguida por apresentar um conjunto de combinações de caracteres específicos como: corolas de cinco lobos, simpétalas e zigomorfas, placentação parietal, ovário bicarpelado unilocular, inflorescência tipicamente cimosa, sementes minúsculas e com baixa taxa de endosperma (WIEHLER 1983; SMITH et al., 1997; ZIMMER et al., 2002).

Embora algumas análises morfológicas não suportassem a monofilia de todas as tribos descritas para a família, a análise cladística das sequências de *ndhF*, número de cromossomos e metabólitos secundários, apresentaram o monofiletismo tanto para Cyrtandroideae quanto para Gesnerioideae (SMITH, 1996; SMITH et al., 1997; JUDD et al., 1999). A monofilia de Gesnerioideae é suportada em análise morfológica e em análise molecular, porém, em análise cladística morfológica, Cyrtandroideae apresenta-se como parafilético, mas são suportados como monofiléticos com sequências *ndhF* (SMITH et al., 1997). A alocação de Coronanthereae dentro de Gesnerioideae foi bem suportada tanto por sequência *ndhF*, como por dados morfológicos (SMITH, 1996) e não, como sendo proposta anteriormente pertencente a subfamília Cyrtandroideae (FRITSCH, 1894). Wiehler (1983), sugeriu um estado de subfamília separado para Coronanthereae, devido aos números de caracteres autapomórficos, como a fusão do nectário com a parede do ovário; dessa forma, os dados morfológicos permitiram que Coronanthereae forma-se um grupo monofilético sem interromper a taxonomia de qualquer outro grupo. No entanto, com base em dados moleculares, para que Coronanthereae fosse uma subfamília, deveria incluir as tribos Nepeantheae e Beslerieae de Gesnerioideae ou elevar estas duas tribos como um subfamília adicional, portanto, Smith et al. (1997) sugeriu que Coronantherae fosse tratado como uma tribo dentro de Gesnerioideae em vez de uma subfamília separada.

Weber (2004) em seu trabalho, descreveu que as categorias taxonômicas formais disponíveis para Gesneriaceae, não seriam suficientes para refletir as relações entre os grupos propostos. Dessa forma, o autor realiza uma classificação mista, incluindo “categorias” formais e informais, por não possuir dados moleculares, suficientes para as espécies do Velho Mundo (WEBER et al., 2013). Neste contexto, Gesnerioideae e Didymocarpoideae foram divididos em quatro grupos, denominados: (1) Coronantheroide (hemisfério sul), (2) Gesnerioide (neotropical), (3) Epithematoide

e (4) Didymocarpoide (dois grupos paleotropicals) e para Coronantheroide nenhuma subdivisão formal apresentou-se necessária (WEBER, 2004).

O trabalho mais recente sobre a classificação da família, desenvolvido por Weber e colaboradores (2013), resumiu os trabalhos moleculares em Gesneriaceae, propondo uma classificação abrangente para a família, baseada em estudos de fatores filogenéticos já publicados (WEBER et al., 2013). Weber et al. (2013) defendem a classificação de Gesneriaceae como possuindo três subfamílias: (1) Sanangoideae, como sendo monogenérica; (2) Gesnerioideae, possuindo cinco tribos: (a) Titanotricheae, (b) Napeantheae, (c) Beslerieae, (d) Coronanthereae e (e) Gesnerieae; e (3) Didymocarpoideae apresentando duas tribos, (a) Epithemateae e (b) Trichosporeae (WEBER et al. 2013).

2.1.2. Subfamília Gesnerioideae e Subtribo Columneinae (antiga Tribo Episcieae)

Até 1963, com o trabalho desenvolvido por Burt, Gesnerioideae foi considerada uma subfamília neotropical. Burt (1963), foi o primeiro a transferir Coronanthereae (grupo com espécies do Velho Mundo) para Gesnerioideae, confirmado posteriormente por dados moleculares (WEBER et al., 2013). Em termos de distribuição geográfica e morfológica, Gesnerioideae então é heterogênea, dessa forma, o termo “New World Gesneriaceae” já não corresponde as características desta subfamília (WEBER et al., 2013).

Nos últimos 30 anos, a partir de Wiehler (1983), as tribos e subtribos da subfamília Gesnerioideae, foram classificadas como: (1) Beslerieae, (2) Coronanthereae, (3) Episcieae, (4) Gesnerieae, (5) Gloxinieae, (6) Napeantheae, (7) Sinningieae, (8) Sphaerorrhizeae e (9) Titanotricheae (WEBER et al. 2013). A monofilia deste grupo tem sido bem apoiada e confirmada com dados moleculares, porém, Weber e colaboradores (2013), reduz o número de tribos para apenas cinco: (1) Titanotricheae Yamz. Ex W.T.Wang, (2) Napeantheae Wiehler, (3) Beslerieae Bartl., (4) Coronanthereae Fritsch e (5) Gesnerieae Dumort.

A atual tribo Gesnerieae, conforme circunscrito por Weber e colaboradores (2013), apresenta-se como a maior tribo dentro de Gesnerioideae, compreendendo as tradicionais tribos: Gloxinieae, Gesnerieae, Episcieae, Sinningieae, e a monogenérica Sphaerorrhizeae estabelecida por Roalson et al. (2005b), classificadas de acordo com características morfológicas e cariológicas, apresentadas por Wiehler (1983). Weber et al. (2013), ainda citam, que para todos os dados referentes a tribo, o grupo é monofilético, sendo Gesnerieae e Gloxinieae um grupo irmão e para as demais tribos com relações menos claras. Neste contexto, Weber e colaboradores (2013), expandem a tribo Gesnerieae para incluir cinco tribos tradicionais, tratadas pelos autores como subtribos: (1) Gesneriinae Oerst., (2) Gloxiniinae G.Don, (3) Columneinae (nome escolhido quando a tribo Episcieae é reduzida a subtribo) Hanst., (4) Sphaerorrhizinae A. Weber & J.L.Clark e (5) Ligeriinae (nome correto quando a tribo Sinningieae foi reduzida a subtribo) Hanst. (WEBER et al. 2013).

Gesnerieae apresenta 55 gêneros e uma estimativa de mais de 920 espécies, sendo a tribo mais diversa dentro da subfamília Gesnerioideae (MÖLLER, CLARK, 2013; WEBER et al. 2013). Dentre as subtribos pertencentes à Gesnerieae, Columneinae apresenta 26 gêneros e mais de 525 espécies, sendo a subtribo mais diversa dentro de Gesnerieae representando cerca de 57% do total de espécies da tribo (MÖLLER; CLARK, 2013; WEBER et al. 2013). Os gêneros pertencentes a subtribo são: *Alloplectus* Mart., *Alsobia* Hanst., *Christopheria* J.F.Smith & J.L.Clark, *Chrysothemis* Decne., *Cobananthus* Wiehler, *Codonanthe* (Mart.) Hanst., *Codonanthopsis* Mansf., *Columnea* L., *Pentadenia* (Planch.) Hanst., *Corytoplectus* Oerst., *Crantzia* Scop., *Cremersia* C.Feuillet & L.E.Skog, *Drymonia* Mart., *Episcia* Mart., *Glossoloma* Hanst., *Lampadaria* C.Feuillet & L.E.Skog, *Lembocarpus* Leeuwenb., *Lesia* J.L.Clark & J.F.Smith, *Nautilocalyx* Hanst., *Nematanthus* Schrad., *Neomortonia* Wiehler, *Oerstedina* Wiehler, *Pachycaulos* J.L.Clark & J.F.Smith, *Pagothyra* (Lwbg.) J.F.Smith & J.L.Clark, *Paradrymonia* Hanst., *Rhoogeton* Leeuwenb. e *Rufodorsia* Wiehler (SMITH; CLARK, 2013; WEBER et al., 2013).

Clark e colaboradores (2006) citam que a antiga tribo Episcieae (hoje considerada a Subtribo Columneinae, dentro de Gesnerieae) apresenta-se com um dos grupos menos estudados dentro de Gesneriaceae e seus limites genéricos permanecem definido, em parte, pela utilização excessiva de estruturas de frutos e

flores. Os autores ainda citam que, poucos dos gêneros da subtribo são tradicionalmente reconhecidos e definidos por sinapomorfias morfológicas e que a monofilia para a maioria dos gêneros de Columneinae não foram testados adequadamente (CLARK et al. 2006). Até o presente momento, *Columnea* L. era o único gênero bem suportado, mostrado ser monofilético baseado tanto em dados morfológicos quanto moleculares (CLARK et al. 2006). Já para os grandes gêneros (representados pelos gêneros que apresentam mais de 20 espécies), não existe suporte quanto ao monofiletismo, dentro de Columneinae os gêneros *Alloplectus*, *Codonanthe*, *Drymonia*, *Episcia*, *Nautilocalyx* apresentam-se como parafilético, enquanto *Nematanthus* e *Paradrymonia* altamente polifilético (CLARK et al. 2006).

Os trabalhos filogenéticos dentro de Gesneriaceae, ajudaram a esclarecer relacionamentos de gêneros, revelando a divisão da família em dois clados, os paleotropicals Cyrtandroideae e os quase exclusivamente neotropicais, Gesnerioideae, porém o monofiletismo de diversos gêneros dentro de Gesneriaceae são questionados, principalmente pela convergência de características morfológicas da corola (CLARK et al., 2012).

Columneinae é morfológicamente diversa, mas por muito tempo foi considerada como monofilética, com base principalmente em três traços: anatomia nodal trilacunar, flores axilares derivadas da redução de par de flores e a contagem de cromossomos com base $x=8$ ou 9 (WIEHLER, 1983; WEBER, 2004). A combinação dessas características não são conhecidas em outras espécies de Gesneriaceae neotropicais, e embora vários trabalhos moleculares (SMITH; CARROLL, 1997; SMITH et al. 1997; ZIMMER et al., 2002; SMITH et al., 2004; ROALSON et al. 2005b; CLARK et al., 2006) apoiem a monofilia deste grupo, a monofilia de vários gêneros da subtribo foram questionados com base nestas mesma análises moleculares (CLARK et al. 2012).

Dentre os gêneros neotropicais analisados por Clark e colaboradores (2012), observa-se um clado formado por *Paradrymonia*, *Nautilocalyx* e *Chrysothemis*, fica claro que *Paradrymonia* não é um gênero monofilético, e sim, parafilético, devido principalmente a espécie *Paradrymonia densa* (C.H. Wright) Wiehler, por apresentar-se fora do clado com outras espécies do gênero, confirmando os dados apresentados por Clark et al. (2006). Além dos autores demonstrarem o parafiletismo de *Paradrymonia*, eles reconhecem que algumas espécies deste clado apresentam-se

como irmãs de *Codonanthe* e *Codonanthopsis*, reconhecendo que a única solução para o monofiletismo do grupo seria a sinonimização de *Paradrymonia* junto com espécies de *Nautilocalyx* e *Chrysithemis* ou dividir *Paradrymonia* e *Nautilocalyx* em gêneros múltiplos (CLARK et al. 2012).

Clark e colaboradores (2012) denominam o grupo formado por *Codonanthe*, *Codonanthopsis* e *Nematanthus* de “Clado de espécies do sudeste da Floresta Atlântica Brasileira”, este com características únicas na subtribo, principalmente por possuírem um número haplóide de cromossomo $n=8$, em vez de $n=9$, como encontrado nos demais gênero da subtribo (exceção de *Codonanthopsis dissimulata* (H.E.Moore) Wiehler), porém, além da contagem de cromossomos, não existem outros traços não moleculares que definam este clado (entre os traços morfológicos que definem este grupo está o epifitismo (WEBER et al. 2013)). Os dois trabalhos realizados por Clark e colaboradores (2006; 2012) não conseguiram definir o monofiletismo de *Codonanthe* e *Nematanthus*, embora para *Codonanthe* não exista sobreposição de espécies. Porém, para o grupo das espécies brasileiras de *Nematanthus*, duas espécies de *Codonanthe* (*Codonanthe gracilis* (Mart.) Hanst. e *C. carnos*a (Gand.) Hanst.) apresentam-se como parte do clado (CLARK et al. 2006, 2012). Nesse contexto, Clark et al. (2012) citam a importância dos estudos sobre as espécies brasileiras, como essenciais para a avaliação dos limites entre *Codonanthe*, *Codonanthopsis* e *Nematanthus*.

Chautems e Perret (2013) afirmam que as recentes relações filogenéticas dentro da tribo Episcieae (atual subtribo Columneinae), revelaram pela primeira vez a não monofilia do gênero *Codonanthe* e a necessidade de rever os limites para os membros dos gêneros relacionados *Codonanthopsis* e *Nematanthus*. Confirmando dessa forma, através de amostragens quase completas entre os três gêneros, que *Codonanthe* apresenta-se dividido em dois clados não relacionados (CLARK et al. 2006; CHAUTEMS; PERRET, 2013; PERRET et al. 2013).

Perret et al. (2013) definem os dois clados, baseados principalmente em características morfológicas, como tipo de corola, conectivo, fruto e folha: (1) apresentando as espécies de *Codonanthe* endêmicas da Floresta Atlântica, incluindo *Codonanthe gracilis* (espécie tipo gênero), reconhecido como *Codonanthe s.s* (*sensu stricto*), estabelecido como clado irmão de *Nematanthus*, formando uma linhagem

maior, restrita ao bioma da Mata Atlântica (2) formado pelo restante das espécies de *Codonanthe*, juntamente com duas espécies de *Codonanthopsis* e *Paradrymonia anisophylla* Feuillet & L.E. Skog, estabelecido como clado irmão da linhagem endêmica brasileira, distribuída pela América Central, Caribe, Guianas, norte da América do Sul e a bacia Amazônica. Chautems e Perret (2013), baseados nestas análises, indicam que os estudos filogenéticos, morfológicos e ecológicos, confirmam claramente que as espécies de *Codonanthe* que ocorrem fora da Mata Atlântica, devem ser segregadas das espécies endêmicas brasileiras (clado *Codonanthe* s.s.) e o segundo clado de espécies de *Codonanthe* constituem um grupo monofilético e a maioria das espécies compartilham caracteres morfológicos.

Várias teorias sobre a origem da distribuição das espécies de Gesneriaceae, vem sendo difundidas ao longo dos anos: Raven & Axelrod (1974), Burt (1998), Morley (2003); Sanmartín e Ronquist, (2004) e Renner (2005), porém não tem como discriminar as hipóteses de origem, uma vez que é difícil obter dados, pela falta de fósseis conhecidos para família (PERRET et al. 2013). Assim, houveram análises filogenéticas em um contexto taxonômico mais amplo, acoplado a relógio moleculares a fim de estimar o tempo de divergência da família, sem a utilização de fósseis (SANDERSON, 1997; 2002; DRUMMOND et al., 2006; BREMER et al., 2004; WOO et al., 2011). Apesar de todas descobertas referentes a hipóteses de dispersão da família, a falta de um sistema de análise filogenética impediu a resolução da origem biogeográfica de Gesneriaceae como um todo (PERRET et al. 2013).

Para as espécies de Gesnerioideae pertencentes ao “Novo Mundo”, a hipótese de distribuição, afirma que o Andes corresponde um centro de origem e apresenta-se como uma fonte de dispersão para outras áreas neotropicais (PERRET et al. 2013). Roalson e colaboradores (2008), indicam que os antepassados da tribo Gloxinieae e provavelmente as espécies de Gesnerioideae como um todo, poderiam ser dispersas através da América Central para a América do Sul Ocidental ou Andina, ou serem restritas a América Central, porém este mesmo estudo, apontou uma colonização da América Central e da região do Caribe, antes da diversificação de Gloxinieae nos Andes, sugerindo um padrão mais complexo do que aquele que implica em movimentos unidirecionais entre os Andes e os outros biomas circundantes. No entanto, dados adicionais são necessários para identificar a origem geográfica de

Gesnerioideae e explorar o espaço temporal e espacial da subfamília (PERRET et al. 2013).

Perret e colaboradores (2013), ainda citam que mesmo existindo uma enorme importância em identificar fatores bióticos e abióticos, que possam moldar a distribuição espacial da distribuição das espécies de Gesneriaceae, poucos são os trabalhos que investigam este padrão. Neste contexto, os autores estudaram as principais linhagens de Gesneriaceae com ênfase nos táxons neotropicais, com análises filogenéticas baseadas em variação de nucleotídeos, a fim de, inferir a histórica biogeográfica da família, utilizando o método de relógio molecular (PERRET et al. 2013).

Os resultados das análises filogenéticas definidas por Perret e colaboradores (2013), demonstraram que dentro de Gesnerioideae: Beslerieae e Coronanthereae formam um clado basal e juntamente com Napeantheae (incluindo *Titanotrichum* W. T. Wang), formam um grupo com monofilia bem definida, porém, em relação as tribos o suporte apresenta-se baixo. Para as tribos, Episcieae, Gesnerieae, Gloxinieae, Sinningieae e Sphaerorrhizeae, forma-se um clado único, núcleo de Gesnerioideae com monofilia bem suportada, mas com relação entre eles também com baixo suporte (PERRET et al. 2013).

A reconstrução das áreas ancestrais indicam que provavelmente os ancestrais de Gesnerioideae originaram-se na América, em uma área que compreende o Andes e a floresta Amazônica, depois seguiram pela rota da Antártica, onde os antepassados do Novo Mundo se dispersaram para os paleotrópicos dando origem ao grupo Didymocarpoideae e depois, independentemente, para o pacífico sul, na distribuição transoceânica apresentando-se como Coronanthereae (PERRET et al. 2013). Diversificações subsequentes nestas áreas ocorreram através de diferentes padrões biogeográficos de acordo com as linhagens: Sinningieae (Mata Atlântica), Sphaerorrhizea (Cerrado) e Gesnerieae (índias Ocidentais, ilha da América Central), e foram diversificadas principalmente *in situ*, Gloxinieae, originalmente diversificada nos Andes Tropicais, mas depois colonizou a América Central (Norte) e o Cerrado (Sudeste) e Episcieae, que se originou na Floresta Amazônica e colonizou as regiões de Andes tropicais, América Central e a Mata Atlântica (PERRET et al. 2013).

Para os gêneros de Episcieae (atual subtribo Columneinae), houveram três principais clados de diversificação independentes, que demonstram padrões biogeográficos distintos e preferências de habitat: (1) região do Andes tropicais e América Central, onde as espécies antepassadas se diversificaram nos gêneros *Columnea* L., *Drymonia* Mart. e *Glossoloma* (Mansf.) J.L. Clark ; (2) diversificações através das planícies neotropicais, divergindo nos gêneros *Nautilocalyx* Linden., *Chrysothemis* Decne. e *Paradrymonia* Hanst. e (3) Floresta Atlântica Brasileira, diversificando para *Codonanthe* e *Nematanthus* (PERRET et al. 2013). A diversificação do primeiro clado foi particularmente elevada, com a origem dos gêneros ricos em espécies, formando um grupo monofilético, apresentando em *Drymonia* 60% da diversidade das espécies de Episcieae (SKOG; BOGGAN, 2006; CLARK et al., 2006; 2012). A evolução deste clado coincide com os períodos de formação das montanhas andinas (HOORN et al., 2010; MORA et al., 2010), esta erradicação é, portanto, responsável pela maior riqueza de Gesneriaceae no norte dos Andes e América Central, em comparação com qualquer outro grupo neotropical (PERRET et al., 2013).

O segundo clado, corresponde as espécies terrestres ou semi-epífitas, que crescem no sub-bosque da floresta tropical na maioria das planícies neotropicais (WIEHLER, 1978; SKOG, 1979; KVIST et al., 2005; FEUILLET, 2009). Sua origem ocorre na floresta Amazônica ou em uma região central da floresta Amazônica, apresentando espécies com preferências ecológicas pelo habitat terrestre, enquanto que a maioria das espécies de Episcieae são epífitas e altamente diversificadas em florestas montanhosas (CLARK et al., 2006, 2012). Por fim, o terceiro clado, representado pelas espécies epífitas, possuem sua origem generalizada em florestas tropicais da América do Sul, depois se divergiram entre a floresta Atlântica e a Amazônica, apresentando o gênero *Codonanthe* com uma colonização na América Central e expandiu sua linhagem até a maior parte do norte da América do Sul e América Central (COSTA, 2003; WANG et al., 2004; FOUQUET et al., 2012).

De acordo com Perret e colaboradores (2013), a diversificação do clado irmão de *Codonanthe*, *Codonanthopsis* e *Nematanthus*, formado pelas espécies de *Codonanthe* e *Nematanthus* restritos a Mata Atlântica, não alcançaram expansões na floresta Amazônica, mesmo durante períodos úmidos do Quaternário, que poderiam

permitir expansões da floresta de galeria e intercâmbios entre essas áreas. Essas observações e a ausência de *Codonanthe* e *Nematanthus* tanto no Cerrado quanto na Caatinga, sugerem que a disseminação ao longo de um corredor seco, que separa a Amazônia da Floresta Atlântica, constitui uma barreira eficiente quando a dispersão deste grupo de plantas, onde mais estudos são necessários para avaliar como essas divergências contribuíram para a distinção florística da Mata Atlântica (PERRET et al. 2013).

Com base na problemática em definir padrões de evolução de traços durante a diversificação das espécies de Gesneriaceae, Serrano-Serrano e colaboradores (2015), realizaram um estudo para investigar a história evolutiva da morfologia floral e preferências climáticas no clado das espécies epífitas de Gesneroideae, *Codonanthe*, *Codonanthopsis* e *Nematanthus*, a fim de, comparar os padrões de diversificação evolutiva entre esses nichos. Como este grupo apresenta uma grande diversidade floral (forma, tamanho e orientação, refletindo diferentes tipos de polinizadores), além de ser amplamente distribuído em sobreposição na Mata Atlântica, a compreensão da morfologia ou preferência de climas, poderiam lançar luz, sobre os modos de especiação que estão atuando sobre a biodiversidade neotropical (CHAUTEMS, 1988; PERRET et al. 2013; SERRANO-SERRANO et al. 2015).

Os resultados apresentados pelos autores (SERRANO-SERRANO et al. 2015) sugerem que a evolução fenotípica do grupo em questão, apresenta-se por uma variedade de processos, com diferentes modos, tempos e efeitos específicos sobre a linhagem. Os traços analisados, forma de flor e preferência de temperatura, foram segregados em zonas adaptativas associadas a diferentes grupos de polinizadores ou regiões biogeográficas, enquanto os caracteres, tamanho da flor e preferências de precipitação, evoluíram em taxas mais elevadas, demonstrando que provavelmente estas alterações evolutivas ocorreram em toda árvore e em toda diversificação de *Codonanthe*, *Codonanthopsis* e *Nematanthus* (SERRANO-SERRANO et al. 2015).

2.2. Palinologia

2.2.1. Grãos de pólen

Os grãos de pólen são estruturas microscópicas das espermatófitas que representam a célula reprodutora masculina, dessa forma, estão diretamente relacionadas com a reprodução e perpetuação da espécie (MELHEM, 1978). Apresentam grande variabilidade morfológica, suas características, estabelecidas geneticamente, não estão sujeitas às variações de condições ambientais, o que os torna bastante estáveis e de grande valor diagnóstico para vários ramos da ciência (MELHEM et al., 2003).

A observação da morfologia externa dos grãos de pólen, ou seja, de características como número e tipo de abertura, ornamentação da exina e unidade polínica, contribuiu para os estudos na identificação de algumas famílias e gêneros, descoberta de alergias causadas pelo pólen e no reconhecimento do grão de pólen como um ótimo guia fóssil (MELHEM, 1978). Assim o conhecimento destas características torna-se uma ferramenta que auxilia na identificação das espécies vegetais, além de contribuir também para os estudos ecológicos e de conservação das diferentes formações vegetais (MELHEM et al., 2003).

A estrutura do grão de pólen foi estudada pela primeira vez por Malpighi, em 1670 (apud MELHEM, 1978). Os estudos começaram a evoluir com a melhoria dos aparelhos ópticos a partir do século XIX e XX. John Lindley (1830 apud GASPARINO; CRUZ-BARROS, 2006) foi o pioneiro na utilização das características morfológicas do pólen para estudos taxonômicos (GASPARINO; CRUZ-BARROS, 2006). Hyde e Willians (1945), introduziram o termo Palinologia (do grego palynien), agora como uma ciência a parte da Taxonomia Vegetal e não um simples apêndice. Seu estudo trata-se, portanto, das características morfológicas externas dos grãos de pólen e esporos (fósseis ou atuais) e também sua dispersão e aplicações (GASPARINO; CRUZ-BARROS, 2006). Erdtman (1952) foi considerado o pai da Palinologia, após publicação de "Pollen Morphology and Plant Taxonomy" na qual caracterizava e descrevia o grão de pólen de várias famílias de Angiospermas para a época, descreveu

a ciência como estudo da morfologia do pólen e do esporo, utilizando principalmente as paredes dos grãos e não seu interior vivo (PLÁ et al. 2006).

O grão de pólen é formado por uma parede denominada esporoderme, a qual é constituída de camadas distintas, com propriedades físicas e químicas específicas (PLÁ et al. 2006). Erdtman (1952) sugeriu uma terminologia morfológica para a estratificação da esporoderme, dividindo a parede em uma camada mais interna, chamada de intina (constituída de celulose) e a camada mais externa, chamada de exina (PLÁ et al. 2006). A exina é formada por uma substância chamada de esporopolenina (formada por polímeros de beta caroteno) que possui uma maior estabilidade química e resiste a temperaturas elevadas, ácidos e bases fortes, sendo somente destruída por ação oxidante prolongada.

Ao microscópio óptico, a exina pode ser subdividida em outras duas camadas, a nexina uma camada interna e homogênea e a sexina externa, com elementos de diferentes formas geométricas que formam os detalhes da estrutura da parede e determinam o padrão de escultura do grão de pólen (GASPARINO; CRUZ-BARROS, 2006). As principais características morfológicas dos grãos de pólen são: as aberturas, a estrutura e escultura da parede e a unidade polínica (MELHEM, 1978; GASPARINO; CRUZ-BARROS, 2006).

Com o desenvolvimento dos estudos da palinologia, essa ciência passa a englobar várias vertentes, possibilitadas a partir da variabilidade morfológica encontrada nos grãos de pólen (MELHEM, 1978). Entre as principais vertentes, estão: Geopalinologia, estudo dos grãos de pólen e esporos contidos nos sedimentos (atuais e fósseis); Aeropalinologia, estudo dos grãos de pólen e esporos dispersos na atmosfera, relacionados ou não, com alergias em seres humanos; Melissopalinologia, estudos de grãos de pólen encontrados em amostras de mel; Copropalinologia, estudo dos grãos de pólen e esporos encontrados nos excrementos dos animais (MELHEM, 1978).

O ramo mais associado à Taxonomia Vegetal é a Palinotaxonomia. São estudos em evidências palinológicas usadas para posicionar táxons de afinidades incertas, sugerir rearranjos, afastamentos e separações, bem como confirmar outras linhas de hipóteses da taxonomia (GASPARINO; CRUZ-BARROS, 2006). A palinologia é empregada em estudos taxonômicos, dando inclusive, suporte à estudos

cladísticos, que buscam as relações entre diferentes grupos de plantas na tentativa de traçar linhagens evolutivas dos diferentes táxons. Por meio do estudo dos grãos de pólen também é possível identificar plantas anemófilas, sua época e periodicidade de floração (MELHEM et al., 2003).

Para a realização dos estudos palinológicos a técnica mais utilizada de preparação polínica é a acetólise, descrita detalhadamente pela primeira vez por Erdtman (1960). Essa técnica consiste na hidrólise ácida aplicada aos grãos de pólen, através de uma mistura de anidrido acético e ácido sulfúrico com proporção de 9:1, buscando a eliminação do conteúdo celular, facilitando a visualização e o reconhecimento dos caracteres morfológicos (GASPARINO; CRUZ-BARROS, 2006). Outras técnicas podem ser utilizadas dependendo do material a ser analisado, como a de Wodehouse (1935), que consiste na tentativa da visualização detalhada da ornamentação mesmo não eliminando o conteúdo do grão de pólen.

2.2.2. Palinologia Gesneriaceae

Alguns trabalhos sobre a morfologia polínica de Gesneriaceae foram publicados até agora: Goldmann (1848), Erdtman (1952), Campos (1962), Woods (1964), Davis (1966), Melhem e Mauro (1973), Salgado-Labouriau (1973), Nowicke (1974), Howard (1975), Skog (1979), Chandae e Mukherjee (1978), Williams (1978), Argue (1986), Xi Yi-zhen (1987), Fritze e Williams (1988), Roubik e Moreno (1991), Luegmayer (1993a, 1993b), Yan et al. (1995, 1997), Weigend e Edwards. (1996), Xifreda (1996), Schlag-Edler e Kiehn (2001), Cao Ming et al. (2003, 2007), Melhem et al.(2003), Palee et al. (2003), Yan e Li (2003), Weber (2004), Fourny et al. (2010) e Gasparino et al.(2011, 2013, 2014).

Erdtman (1952) relata para a família grãos de pólen 2-3-4-colporoidados-colporados, usualmente subprolatos, com sexina tão espessa quanto a nexina e ornamentação obscura; seu trabalho baseou-se principalmente nos gêneros *Bellonia* L., *Boea* Comm. ex Lam., *Columnnea*, *Coronanthera* Vieill. ex. C.B. Clarke e *Streptocarpus*.

Os gêneros *Gesneria* e *Cyrtandra* foram estudados palinologicamente por Skog (1979), Luegmayer (1993a, b) e Schlag-Edler e Kiehn (2001). Skog (1979) ao estudar os grãos de pólen de 27 espécies, relata para *Gesneria*, grãos de pólen pequenos a médios, prolatos, tricolpados, sexina reticulada, lisa ou verrugada. Este mesmo autor, ao estudar grãos de pólen de híbridos como *Rhytidophyllum tomentosus* x *Gesneria scabra*, cita a presença de grãos de pólen distorcidos e colapsados.

Luegmayer (1993a) estudou grãos de pólen de 30 espécies e 12 híbridos de *Cyrtandra*, observando grãos de pólen 3-colporoidados (raramente 4-colporoidados), esferoidais, microrreticulados, raramente reticulados ou perfurados. Em um estudo posterior envolvendo 108 espécies da subfamília Cyrtandroideae, Luegmayer (1993b) observou e descreveu 10 tipos polínicos com grãos de pólen 3-colpados, 3-colporados, perfurados, microrreticulados, reticulados e rugulados. Schlag-Edler e Kiehn (2001) estudando ainda o gênero *Cyrtandra*, mencionam grãos de pólen 3-colpados, esferoidais, exina microrreticulada, com tendência para padrão reticulado ou fossulado.

O trabalho mais significativo em nível de família foi o de Williams (1978), que estudou a morfologia polínica de 30 espécies neotropicais da subfamília Gesnerioideae e suas principais tribos, englobando os gêneros *Alsobia* Hanst., *Bellonia*, *Bucinella* Wiehler, *Cobananthus* Wiehler, *Codonanthe*, *Columnea*, *Dalbergaria* Tussac, *Drymonia* Mart., *Episcia* Mart., *Gasteranthus* Benth., *Gloxinia*, *Kohleria*, *Moussonia* Regel, *Napeanthus*, *Nautilocalyx* Linden, *Pentadenia* Hanst., *Rufodorsia* Wiehler, *Sinningia* e *Trichantha* Hook. O resultado desse trabalho mostrou uma diversidade de tipos polínicos nas tribos da subfamília, e em casos mais particulares em espécies isoladas (WILLIAMS, 1978).

Os grãos de pólen de *Columnea* e gêneros relacionados (*Bucinellina*, *Pentadenia*, *Dalbergaria* e *Trichantha* - tribo Episcieae), foram estudados por Fritze e Williams (1988). Esses autores descreveram os grãos de pólen como: tricolp(or)ados, perfurados a reticulados, contudo observaram também tipos polínicos distintos quanto à forma, o padrão da exina, e o comprimento e forma das aberturas.

Smith et al. (1997) e Judd et al. (1999) consideram que o tamanho dos grãos de pólen sustenta a monofilia da subfamília Gesnerioideae. Kvist e Skog (1992) afirmam que a morfologia polínica tem aparentemente, pouco valor taxonômico para

a tribo Gloxinieae. No entanto, segundo Melhem e Mauro (1973), o estudo dos caracteres morfológicos dos grãos de pólen em Gesneriaceae, permite uma diferenciação de gêneros, e até de espécies, em alguns casos. Assim, oito espécies pertencentes aos gêneros *Gesneria*, *Hypocyrtia* Mart. e *Nematanthus*, hoje transferidas para os gêneros *Besleria*, *Sinningia* e *Nematanthus*, revelaram variações em relação à forma, tamanho, aberturas (3-colporado, 3-colpado), e ornamentação. Melhem et al. (2003) estudando os grãos de pólen das espécies nativas de Campos do Jordão (São Paulo), descrevem os grãos de pólen de *Nematanthus fornix* (Vell.) Chautems como 3-colpados, oblato-esferoidais, com exina reticulada, e os de *Sinningia allagophylla* (Mart.) Wiehler, como 3-colporados, esféricos, e com exina reticulada, confirmando que a morfologia polínica é importante para a taxonomia da família.

Gasparino (2008) desenvolveu um estudo polínico em 76 espécies brasileiras de Gesneriaceae, o que representa cerca de 36% das espécies nativas no Brasil. Este estudo buscou elucidar os caracteres qualitativos e quantitativos dos grãos de pólen, que na maioria das vezes permitem caracterizar as tribos, gêneros e espécies da família. O resultado deste estudo permitiu uma caracterização dos gêneros *Besleria* e *Napeanthus* (Gasparino et al. 2011) e também para os gêneros *Codonanthe* e *Nematanthus* (Gasparino et al. 2013) tendo como base espécies nativas da região sudeste do país.

Fourny e colaboradores (2010) estudaram a palinologia de 21 espécies de Gesneriaceae, ocorrentes no estado do Rio de Janeiro, reunidas em seis gêneros e três tribos: tribo Beslerieae – *Besleria*; tribo Episcieae – *Codonanthe*, *Nematanthus*; e a tribo Sinningieae – *Paliavana*, *Sinningia* e *Vanhouttea*. A descrição geral das espécies estudadas apresentaram-se como: grãos de pólen variaram de pequenos a médios, suboblato a prolato; apresentaram colporos ou colpos e o número de aberturas foi constante para todas as espécies analisadas (3-aberturados). A ornamentação da sexina variou entre escabrada, perfurada, rugulada, microrreticulada e reticulada (FOURNY et al. 2010). Os autores ainda citam que os resultados encontrados, demonstram que a morfologia polínica foi bem definida entre as espécies estudadas, variando dentro e entre as tribos e gêneros, podendo ser utilizada para identificar os táxons e sustentar o caráter euripalinológico da família (FOURNY et al. 2010).

Gasparino e colaboradores (2013) estudaram a morfologia polínica de 24 espécies brasileiras de *Codonanthe* e *Nematanthus*. As espécies estudadas foram agrupadas em cinco tipos polínicos distintos, baseados principalmente no tipo de abertura e presença de microrretículos e perfurações próximo a região de abertura dos grãos de pólen. Os grãos de pólen, foram descritos como tricolpados ou tricolporados, semitectados, reticulados, podendo apresentar muros simplicolumelados (com microrretículos ou perfurações) ou duplicolumelados (apresentando muro em forma de anel ao redor do lúmen) (GASPARINO et al. 2013). Os autores ainda citam, que mesmo a morfologia polínica apresentando-se semelhante entre os dois gêneros, foi possível distingui-los e definir tipos polínicos distintos (GASPARINO et al. 2013).

3. Material e Métodos

3.1. Material

3.1.1. Área de estudo

Estudo recente sobre a origem e biogeografia de Gesneriaceae aponta os principais centros de distribuição de espécies da família no Brasil, indicando uma separação entre os táxons nativos na mata atlântica, daqueles ocorrentes na floresta Amazônica, e que possíveis variações morfológicas destas espécies estariam ligadas ao tempo de divergência entre os grupos (PERRET et al. 2013). Este tipo de evento parece atingir alguns representantes da atual subtribo Columneinae, como por exemplos os gêneros *Codonanthe*, *Codonanthopsis*, *Nematanthus* e *Paradrymonia*. Foram estudadas desta forma, espécies ocorrentes nos dois tipos de biomas, distribuídas conforme demonstrado na figura 1.

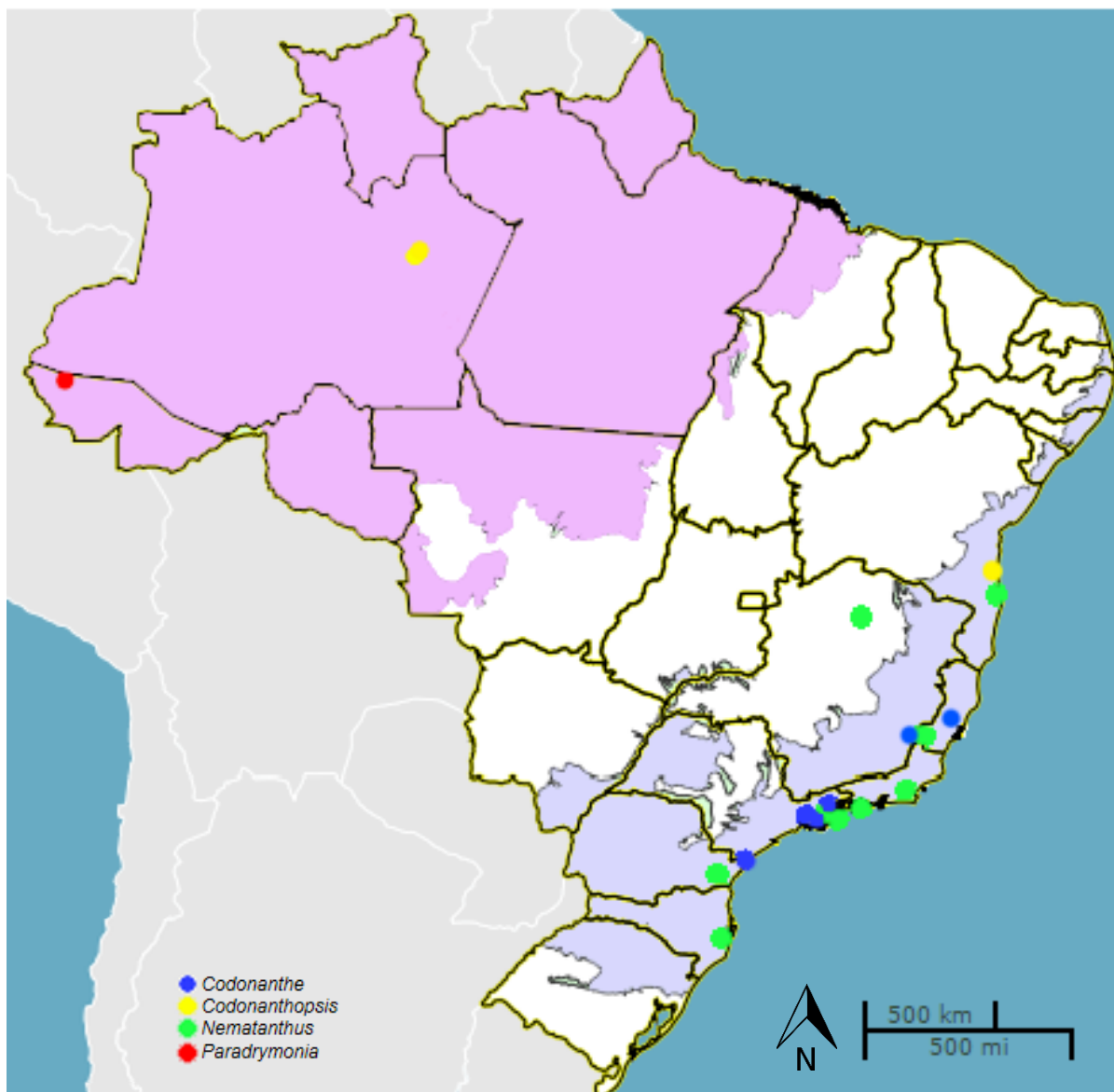


Figura 1. Distribuição das espécies de *Codonanthe*, *Codonanthis*, *Nematanthus* e *Paradyrmonia*, ocorrentes na América do Sul, analisadas no presente trabalho. Região rosa, Amazônia; Região azul, Mata Atlântica (mapa elaborado pelo software i3Geo).

3.1.2. Espécies estudadas

Foram estudados os grãos de pólen de 25 espécies, sendo 37 espécimes da família Gesneriaceae, sendo: sete espécies de *Codonanthe* (Mart.) Hanst., quatro espécies de *Codonanthopsis* Mansf., 10 espécies de *Nematanthus* Schrad. e quatro espécies de *Paradrymonia* Hanst. As espécies apresentam-se distribuídas em sua maioria, na floresta Amazônica (*Codonanthopsis* e *Paradrymonia*) e Mata Atlântica (*Codonanthe* e *Nematanthus*).

Dos 37 espécimes, 25 foram determinados como espécime padrão, no qual foram efetuadas todas as medidas e observações necessárias para a caracterização dos grãos de pólen, em medidas de n=25, enquanto os demais espécimes foram utilizados como material de comparação apenas para as medidas de diâmetro com n=10 (Tabela 1).

Para cada táxon específico, analisou-se, quando possível, a morfologia polínica de pelo menos dois espécimes obtidos em exsicatas e/ou duplicatas depositadas nos herbários: ESA - Herbário da Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, Piracicaba – São Paulo, INPA - Herbário Do Instituto Nacional De Pesquisas Da Amazônia, SJRP – Herbário de São José do Rio Preto, SP - Herbário Maria Eneyda P. K. Fidalgo, Instituto de Botânica de São Paulo, material de cultivo (Sítio Primavera, Mogi das Cruzes) e UEC – Herbário da Universidade Estadual de Campinas.

Codonanthe (Mart.) Hanst

- C. carnos*a (Gardner) Hanst.
- C. cordifolia* Chautems;
- C. devosiana* Lem.;
- C. gibbosa* Rossini & Chautems;
- C. gracilis* (Mart.) Hanst.;
- C. mattos-silvae* Chautems;
- C. serrulata* Chautems

Codonanthopsis Mansf.

- C. calcarata* (Miq.) Chautems & Mat. Perret;

- C. crassifolia* (H. Focke) Chautems & Mat. Perret;
- C. uleana* (Fritsch) Chautems & Mat. Perret;
- C. ulei* Mansf.

Nematanthus Schrad.

- N. australis* Chautems;
- N. corticola* Schrad.;
- N. crassifolius* (Schott) Wiehler;
- N. fornix* (Vell.) Chautems;
- N. fritschii* Hoehne;
- N. hirtellus* (Schott) Wiehler;
- N. lanceolatus* (Poir.) Chautems;
- N. pycnophyllus* Chautems;
- N. sp.* Híbrido *N. fritschii* x *N. wettsteinii* (Fritsch) H.E.Moore;
- N. tessmanni* (Hoehne) Chautems

Paradrymonia Hanst.

- P. ciliosa* (Mart.) Wiehler;
- P. decurrens* (CV Morton) Wiehler;
- P. densa* (C H Wright) Wiehler;
- P. hypocryta* Wiehler

3.1.3. Lista de material analisado

Tabela 1. Material examinado, descritos em ordem alfabética de gêneros e espécies (* material examinado como material padrão).

Espécie	Herbário e Coletores	Localidade
<u>Codonanthe</u>		
<i>C. carnosa</i>	SP: Kuhlmann, 3828*	SP, Caraguatatuba
<i>C. carnosa</i>	UEC: Duarte A. P., 5297	RJ, Alto da Boa Vista
<i>C. cordifolia</i>	SP: Chautems A.; Peixoto M., 392*	SP, Cunha
<i>C. devosiana</i>	SP: Chautems A.; Melo M. M. R., 135*	SP, Cananéia
<i>C. devosiana</i>	SP: Handro O., 1103	SP, São Sebastião
<i>C. devosiana</i>	SP: Kirizawa M.; Vital D. M., 1886	SP, Ubatuba
<i>C. devosiana</i>	SP: Kirizawa M., Lopes E. A., 1881	SP, Ubatuba
<i>C. devosiana</i>	UEC: Britez R. M., 24885	PR, Paranaguá
<i>C. gibbosa</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	ES, Santa Teresa
<i>C. gracilis</i>	SP: Cordeiro I. et al. 507	SP, Salesópolis
<i>C. mattos-silvae</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	BA, Cairú
<i>C. serrulata</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	MG, Divino
<u>Codonanthopsis</u>		
<i>C. calcarata</i>	INPA: Coelho D.; Lima J., s/n	AM, Manaus
<i>C. calcarata</i>	INPA: Osmarino; Piatã J. L., 315	AM, Manaus
<i>C. calcarata</i>	INPA: Oliveira A. A., 187	AM, Manaus
<i>C. calcarata</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	Estados Unidos
<i>C. calcarata</i>	SP: Oliveira A. A. et al. s/n*	AM, Manaus
<i>C. crassifolia</i>	INPA: Anderson A. B., 346*	AM, Manaus
<i>C. uleana</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	BA, Ilheus
<i>C. uleana</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n	BA, Itamaraju
<i>C. ulei</i>	Material de Cultivo: Lorenzi H., 2738*	AM, Manaus
<u>Nematanthus</u>		
<i>N. australis</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	SC, Aguas Mornas
<i>N. australis</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n	SC, Campo Alegre
<i>N. corticola</i>	Material de Cultivo: Chautems A., s/n*	BA, Una
<i>N. crassifolius</i>	ESA: Forter W.; Romão, G. O., 787*	ES, Alegre
<i>N. fornix</i>	ESA: Bertancini, A. P. et al., 749*	SP, Cunha
<i>N. fritschii</i>	INPA: Moraes M. D., 105*	SP, Ubatuba
<i>N. hirtellus</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	RJ, Nova Friburgo

<i>N. lanceolatus</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	MG, Carangola
<i>N. pycnophyllus</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	RJ, Magaratiba
<i>N. sp.</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	SP, Itaquera
<i>N. tessmanni</i>	SJRP: Silva, O.S. et al. 1687*	PR, Campina Grande
<u><i>Paradrymonia</i></u>		
<i>P. ciliosa</i>	INPA: Luewenberg, A. J. M. 1973*	AC, Cruzeiro do Sul
<i>P. decurrens</i>	Material de Cultivo: Chautems A.; Peixoto M., s/n*	Estados Unidos, Nova York
<i>P. densa</i>	INPA: Gillespie L. J.; Persaud H, 1473*	Guiana, Cuyuni- Mazaruni
<i>P. hypocryta</i>	Material de Cultivo: Stewart B, s/n*	Estados Unidos
<i>P. hypocryta</i>	INPA: Ferreira G. E et al., 297	SP, Mogi das Cruzes

3.2. Metodologia

3.2.1. Microscopia óptica (MO)

Para observação sob microscopia óptica, os grãos de pólen foram preparados pelo Método clássico de Erdtman (1960), que torna a exina mais resistente às oxidações, ao mesmo tempo em que destrói o protoplasma, tornando o pólen vazio e transparente, seguindo as modificações propostas por Melhem et al. (2003).

3.2.1.1. Acetólise

As etapas do método de acetólise são descritas a seguir (modificado de MELHEM et al., 2003):

1. Sob microscópio estereoscópico, retirou-se flores, anteras ou botões do material herborizado, com auxílio de pinças esterilizadas ao rubro, colocando-os em tubo de ensaio numerado, para identificação do material polínico nele contido.

2. Acrescentou-se ao tubo de ensaio cerca de 5 mL de ácido acético glacial; as anteras ou botões foram esmagados com o auxílio de um bastão de vidro limpo, a fim de liberar o grão de pólen para o meio líquido.

3. O material polínico permaneceu no ácido acético glacial, por no mínimo 24 horas a fim de que o grão de pólen perca a umidade.

4. Após o tempo mínimo de descanso, levou-se tubos de ensaio para a centrífuga, onde foram centrifugados por 5 minutos a uma rotação de 1600 rpm (rotação por minuto). Ao decantar, descartou-se o ácido acético glacial e os restos florais, deixando no fundo do tubo de ensaio apenas o pólen que foi submetido à acetólise.

5. Juntou-se ao material polínico 5mL da mistura de acetólise, formada por nove partes de anidrido acético para uma de ácido sulfúrico (9:1). Esse procedimento foi feito em capela de exaustão para evitar contato físico e inalação do ácido. Posteriormente, levou-se o tubo com a mistura ao banho-maria até a fervura (1,30 min à 1,45 min, dependendo do material); durante o aquecimento, misturou-se o conteúdo

do tubo no sentido horário e anti-horário com um bastão de vidro limpo, até que a mistura estivesse homogênea. A temperatura e o tempo de aquecimento variam de acordo com a maior ou menor facilidade de penetração e reação da mistura de acetólise no pólen e, em especial, da resistência da exina à deformação após este ataque químico.

6. Centrifugou-se e descartou-se o sobrenadante, em um frasco de vidro.

7. Lavou-se o material contido no tubo com cerca de 10 mL de água destilada, acrescida de 1 ou 2 gotas de álcool etílico; com um bastão de vidro limpou-se e agitou-se a preparação.

8. Centrifugou-se e decantou-se o conteúdo do tubo novamente. Acrescentou-se ao tubo cerca de 10 mL de uma mistura de água destilada e glicerina, por 30 minutos, no mínimo e 24 horas, no máximo, para que os grãos de pólen embebessem a glicerina. Esse procedimento foi realizado para que a glicerina preencha o grão de pólen a fim de se ter novamente o formato original para visualização.

9. Centrifugou-se e decantou-se a mistura, mantendo o tubo de ensaio com a boca para baixo sobre um papel filtro.

10. Montou-se as lâminas com auxílio de um estilete esterilizado, introduzindo-o no tubo de ensaio com um pedaço de mais ou menos 1mm de gelatina glicerinada sólida, passando-a no fundo do tubo para a retirada dos grãos de pólen contido no sedimento. Posteriormente, a gelatina com os grãos de pólen foram divididas em quatro partes e distribuídas em 4 lâminas etiquetadas com os dados da amostra. Em seguida, aqueceu-se ligeiramente a lâmina sobre uma placa aquecedora com a finalidade de derreter a gelatina com os grãos de pólen e assim homogeneizar a mesma com o auxílio de um estilete, posteriormente lamínulas são inseridas em cima da gelatina derretida. Finalmente lutou-se as lamínulas sob as lâminas com parafina e depois retirou-se seu excesso, com o auxílio de uma lâmina de barbear.

3.2.1.2. Medidas

Os grãos de pólen foram medidos dentro do prazo máximo de uma semana para evitar problemas de intumescimento ou alteração de tamanho, que podem ocorrer com o passar do tempo (MELLHEM; MATOS, 1972). As escolhas dos grãos

de pólen para as medidas foram realizadas por varredura da lâmina, com um número de grãos de pólen diferentes para características distintas. Foram feitas as medidas de: diâmetro equatorial em vista polar, diâmetro polar em vista equatorial e diâmetro equatorial em vista equatorial, com um $n=25$ (MELHEM; MATOS, 1972, SALGADO-LABOURIAU, 1973).

Foram realizadas medidas de outras 15 características, com o $n=10$: (1) Exina, dividida em valores para Exina total, Nexina, Sexina total e Teto (sendo este parte da sexina); (2) Comprimento, Largura e Margem do Colpo; (3) Comprimento do apocolpo; (4) Comprimento e Largura da endoabertura, quando presente e (5) Largura do lúmen e espessura do muro dos retículos situados na região do apocolpo e na região do mesocolpo dos grãos de pólen (MELHEM; MATOS, 1972, SALGADO-LABOURIAU, 1973). As lâminas obtidas foram incorporadas na Palinoteca do Departamento de Biologia Aplicada à Agropecuária da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal (FCAV), como material testemunho.

3.2.2. Microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Com a finalidade de observar em detalhes a ornamentação da exina, e a forma das aberturas dos grãos de pólen, foi utilizada, em alguns casos, a microscopia eletrônica de varredura. Para observação, as preparações seguiram o protocolo para grãos de pólen não acetolizados (MELHEM et al., 2003):

1. Retirou-se de flores ou botões florais, duas a três anteras, com o auxílio de pinça esterilizada e lupa.

2. Recobriu-se o Stub, previamente numerado, com fita adesiva de carbono, dupla face.

3. Com auxílio de pinça e estilete esterilizados, as anteras foram rompidas, liberando assim os grãos de pólen sobre a fita adesiva que foi previamente colada ao Stub.

4. Metalizou-se o material em ouro puro, por 180 segundos.

3.2.3. Microscopia eletrônica de transmissão (MET)

Já para a análise de microscopia eletrônica de transmissão, foram submetidas uma espécie do gênero *Codonanthe* (*C. gracilis*), uma espécie do gênero *Codonanthopsis* (*C. ulei*) e uma espécie do gênero *Nematanthus* (*N. tessmannii*), na busca de elucidar a estrutura e ultraestrutura das camadas da exina dos grãos de pólen:

1. Os grãos de pólen foram fixados em pequenos tubos de ensaio com o fixador Karnovsky (glutaraldeído 2,5%, paraformaldeído 0,8) diluído em solução em tampão cacodilato 0,1M, pH 7,2 (TC). As amostras foram conservadas por 24 horas.

2. As amostras foram lavadas em TC, por três vezes, por 10 minutos em cada passagem.

3. Posteriormente, as amostras foram pós-fixadas em tetróxido de ósmio 1%, por duas horas, dentro da geladeira, cobertas por papel alumínio.

4. Novamente as amostras foram lavadas em TC, por três vezes, por 10 minutos em cada passagem.

5. A seguir foi feita a contrastação, das amostras com acetato de uranila 1% aquosa, por 12 horas.

6. Posteriormente foi realizado a série cetônica crescente para desidratação das amostras. Foi realizado nas concentrações 50%, 70%, 90% e 100%, por 10 minutos em cada etapa.

7. No último banho da desidratação o óxido de propileno deve ser utilizado e confirmar na resina (1:1, 1:2). As amostras então, foram banhadas duas vezes com óxido de propileno, por 10 minutos.

8. As amostras então sofreram a infiltração em Resina Spurr (utilizando óxido de propileno por ser amostra vegetal), sendo: Resina + óxido de propileno (proporção 1:1) durante 6 horas; Resina + óxido de propileno (proporção 2:1) overnight; Resina pura, durante 7 horas.

9. Posteriormente as amostras foram emblocadas com Resina Spurr em moldes de silicones devidamente identificados.

10. Para a polimerização do material, as amostras emblocadas foram para a estufa à 70°C durante 72 horas.

Após preparado, as amostras emblocadas, foram seccionados em ultramicrótomo e colocados sobre grades de cobre, o material polínico foi contrastado com a solução de acetato de uranila aquoso a 7% e citrato de chumbo. A análise foi feita ao microscópio eletrônico de transmissão do Laboratório de Microscopia da FCAV – UNESP (Jeol J1010).

3.2.4. Análise estatística

Dos dados quantitativos obtidos, a partir das análises realizadas no material padrão, foram calculados a média aritmética (\bar{x}), o desvio padrão da média ($s\bar{x}$), o desvio padrão da amostra (s), o coeficiente de variabilidade (CV) e o intervalo de confiança a 95% (IC), para as medidas com $n=25$. Para as medidas $n=$ ou < 10 , calculou-se apenas a média aritmética (\bar{x}). As comparações das médias entre cada espécie estudada foi realizada através da análise de intervalo de confiança, cujos dados foram apresentados em gráficos usando o pacote estatístico MINITAB 10.3 para Windows (VIEIRA, 2008; ZAR, 1996).

Com o auxílio do programa Fitopac (SHEPHERD, 1996), foi realizado a transformação das medidas métricas dos grãos de pólen pelo logaritmo natural [$\log(x+1)$], e posteriormente, do programa PC- ORD versão 5,15 (McCUNE, MEFFORD, 2011), foi realizada uma ordenação pela análise de componentes principais (ACP) a partir da matriz de covariância, cujo objetivo de avaliar a influência dos dados quantitativos dos grãos de pólen na ordenação das espécies.

Para esta análise (ACP), foi utilizadas 17 variáveis métricas dos grãos de pólen, sendo elas: Diâmetro polar em vista equatorial (DPVE), Diâmetro equatorial em vista polar (DEVP) e equatorial em vista equatorial (DEVE); forma (FORM), comprimento, largura e margem do colpo (CCOM, CLAR e MARGE), índice do colpo (ICOL), índice da área polar (IAP), exina total (EXIN), sexina (SEX), nexina (NEX), teto (TETO) e medidas do muro e lúmen dos retículos localizados na região do apocolpo (MURA e LUMA) e na região do mesocolpo (MURM e LUMM) dos grãos de pólen.

3.2.5. Ilustrações

As fotomicrografias dos grãos de pólen em microscopia óptica foram realizadas com o auxílio de um microscópio óptico e uma câmera de vídeo (Leica IM50, Bel Photonics), acoplada a um microcomputador. A partir destas imagens, foram elaboradas pranchas para ilustração dos grãos de pólen analisados.

Para registro do pólen em microscopia eletrônica de varredura, os grãos de pólen não acetolisados foram fotografados digitalmente no microscópio eletrônico de varredura (MEV) JEOL modelo JSM5410 e para as fotomicrografias registradas em microscopia eletrônica de transmissão (MET) foi utilizado JEOL modelo J1010, acoplado com nova câmera GATAN. As fotomicrografias foram digitalizadas para posterior tratamento e montagem de pranchas.

As pranchas elaboradoras tanto com fotomicrografias de microscopia óptica, microscopia eletrônica de varredura e microscopia eletrônica de transmissão, foram realizadas pelo programa de tratamento de imagens Adobe Photoshop CS5 Extended.

3.2.6. Terminologia e Descrições polínicas

As descrições polínicas e a terminologia dos grãos de pólen, foram baseadas respectivamente nos glossários de Barth e Melhem (1988) e Punt et al. (2007), o índice de largura do colpo foi descrito de acordo com Gasparino et al. (2013). O índice de largura do colpo é dado pela divisão da média do diâmetro equatorial em vista polar (DEVP) pela largura do colpo (CLAR), para os resultados <5 o índice refere-se à colpos muito largo; o intervalo entre 5-7, colpos largo e os valores >7 o índice refere-se a colpos estreitos (GASPARINO et al. 2013).

Para descrever a espessura da exina, seguimos o trabalho de Falegri e Iversen (1950), onde os valores da espessura total da exina (EXIN) sobre o valor médio do diâmetro equatorial em vista equatorial (DEVE), representam: $<0,05$ exina muito fina, 0,05-0,10 exina fina, 0,10-0,25 espessa e $> 0,25$ muito espessa. E para índice da área polar, Iversen e Trols-Smith (1950) e Falegri e Iversen (1966). As descrições seguiram uma sequência de características: tipo polínico, polaridade, tamanho, forma, âmbito, abertura, endoabertura (quando presente) e ornamentação.

4. Resultados

4.1. Descrições palinológicas dos gêneros

4.1.1. *Codonanthe* (Mart.) Hanst

Espécies estudadas: *C. carnososa* (Gardner) Hanst. (Figura 2A-I); *C. cordifolia* Chautems (Figura 2J-Q); *C. devosiana* Lem. (Figura 3A-H); *C. gibbosa* Rossini & Chautems (Figura 3I-P); *C. gracilis* (Mart.) Hanst. (Figura 4A-I); *C. mattos-silvae* Chautems (Figura 4I-M) e *C. serrulata* Chautems (Figura 4N-P).

Tamanho: Grãos de pólen pequenos para *Codonanthe gibbosa* e médios para as demais espécies (Tabela 2, 3), apresentando uma uniformidade quanto as medidas de diâmetros. A média dos grãos de pólen quanto ao diâmetro equatorial em vista polar, estão em uma faixa de variação entre 28,35 μm a 36,50 μm (Tabela 2), com exceção de *C. gibbosa* que apresenta os menores valores e sua média equivale a 19,65 μm (Tabela 2). As médias referentes à vista equatorial, apresentam-se entre 21,54 μm a 35,30 μm (Tabela 2), apresentando uma uniformidade maior em relação à vista polar, com exceção novamente, da espécie *C. gibbosa* que apresenta valores de diâmetro equatorial em vista equatorial de 15,90 μm (Tabela 2).

Forma: Não existe um predomínio de forma nas espécies de *Codonanthe*, os grãos de pólen variam entre suboblato a oblato-esferoidal em *C. gracilis* (Tabela 4, 3), suboblato a prolato-esferoidal em *C. serrulata* (Tabela 4, 3), oblato-esferoidal a prolato-esferoidal em *C. mattos-silvae* (Tabela 4, 3), oblato-esferoidal a subprolato nas espécies *C. carnososa* e *C. cordifolia* (Tabela 4, 3) e por fim, a variação de prolato-esferoidal a prolato para as espécies *C. devosiana* e *C. gibbosa* (Tabela 4, 3). O âmbito dos grãos de pólen das espécies, variaram entre subcircular para as espécies: *C. devosiana*, *C. gibbosa*, *C. gracilis*, *C. mattos-silvae* e *C. serrulata* (Figuras 3A-I, 4A, J, N) e subtriangular para as espécies: *C. carnososa* e *C. cordifolia* (Figura 2A, J).

Aberturas: 3-colpado para as espécies *Codonanthe mattos-silvae* e *C. serrulata* e 3-colporado para as demais espécies (Tabela 4, 3), zonoaperturados; apresentando

colpos curtos em *C. gibbosa* (Figura 3J; Tabela 4) muito longos em *C. carnosa* e *C. devosiana* (Figura 3B; Tabela 4) e longos nas demais espécies (Tabela 4); colpos estreitos na maioria das espécies, com exceção de *C. carnosa* (Figura 2B; Tabela 4) que apresenta colpo largo; apresentando sempre margem para todas as espécies, sendo *C. mattos-silvae* a espécie que possui a margem do colpo mais espessa (Tabela 4). Os colpos apresentam diferenças em suas dimensões, sendo *C. carnosa* (Figura 2B, G-H) a espécie que apresenta os grãos de pólen com as aberturas mais longas e largas de todas as espécies, *C. gibbosa* (Figura 3J) como a única espécie que apresenta um colpo curto, e *C. serrulata* (Figura 4O) como a espécie que possui o colpo mais estreito se comparado com as demais. A extremidade dos colpos são afilados para as espécies *C. carnosa*, *C. devosiana* e *C. serrulata* (Figuras 2A, 3A, 4N) e para *C. cordifolia*, *C. gibbosa*, *C. gracilis* e *C. mattos-silvae* a extremidade dos colpos apresentaram-se arredondadas (Figuras 2J, 3I, 4A, J).

Os colpos podem ser constrictos no centro (*Codonanthe devosiana*, *C. gibbosa* e *C. mattos-silvae*, Figura 3G) ou não (*C. gracilis* e *C. serrulata*, Figura 4O), ou ainda apresentar uma membrana granulada na abertura (*C. carnosa*, *C. cordifolia*, *C. devosiana* e *C. gracilis* Figuras 2G-H, P, 4C-D). Para as espécies que possuem endoabertura, elas apresentaram-se como lolongadas, mesmo para a espécie *C. carnosa*, que apresentou valores médios de comprimento e largura similares (no geral, as 10 medidas de endoabertura apresentaram diferenças significativas, indicando a característica lolongada). Para as espécies *C. carnosa*, *C. cordifolia* e *C. devosiana*, a membrana granulada de seus grãos de pólen apresentaram-se em forma da letra H (Figuras 2G-H, P, 3G). Para a espécie *C. gracilis* a visualização da endoabertura foi difícil, porém, foi possível identificar sua existência observando a imagem do colpo em L.O. (Figura 3C-D). A espécie *C. gracilis* apresentam grãos de pólen com a maior média de comprimento de colpo, enquanto *C. carnosa* apresentam a maior média de largura do colpo. Para as menores médias, temos a espécie *C. cordifolia*, tanto para os valores de comprimento quanto de largura do colpo (Tabela 4).

Exina: Semitectada, microrreticulada, homobrocada (Tabela 5), apresentando médias de lúmens entre 0,31 a 0,47 μ m e médias de muro entre 0,32 a 0,39 μ m na região do apocolpo e médias de lúmens entre 0,39 a 0,65 μ m e muro 0,30 a 0,49 μ m na região do mesocolpo. Notou-se que existe uma variação maior de medidas de

lúmen e muro nos retículos localizados na região do mesocolpo, porém, nas duas regiões, a ornamentação foi definida como microrreticulada (Tabela 3, 5). A camada de exina apresentou-se muito fina para os grãos de pólen de *Codonanthe carnososa* e *C. serrulata*, para as demais espécies a exina foi considerada apenas como fina. Todas as espécies apresentaram grãos de pólen com a camada de sexina mais espessa que a camada de nexina, sendo a espécie *C. mattos-silvae* (Figura 4M, Tabela 5) a que apresentou a maior espessura de exina e *C. gibbosa* (Figura 3P, Tabela 5) como a menor. Analisando os microrretículos das espécies, notou-se que existe uma diferenciação de tamanho dos lúmens, quando próximos da região da abertura e na região do apocolpo. Nas espécies *C. carnososa* e *C. serrulata* nas regiões mencionadas, os lúmens são consideravelmente menores se comparado com as demais espécies (Tabela 4). Para todas as espécies analisadas, os lúmens apresentaram-se lisos e os muros retos, simplecolumelados (Figura 2E-F, 3N-O e 4E-F).

Sob microscopia eletrônica de varredura observou-se em *Codonanthe gibbosa* (Figura 3K), uma ornamentação microreticulada, apresentando tamanhos de lúmens pequenos, dando impressão de um grão de pólen sem ornamentação. Em microscopia eletrônica de transmissão, observou-se em *C. gracilis*, exina com teto contínuo e espesso, columelas curtas e irregulares, nexina 1 (camada basal) muito fina e nexina 2, espessa e descontínua (Figura 4I).

Tabela 2. Medidas dos diâmetros equatoriais e diâmetros polares, dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe*, (n=25). Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm), \bar{x} = média aritmética (μm), $s\bar{x}$ = desvio padrão da média (μm), S = desvio padrão da amostra (μm), IC = intervalo de confiança a 95 % (μm), CV = coeficiente de variabilidade (%). (*n<25).

Espécies	(X _{mim} – X _{max})	$\bar{x} \pm s\bar{x}$ (μm)	S(μm)	IC (μm)	CV (%)
Diâmetro equatorial em vista polar					
<i>C. carnososa</i>	(32,50 – 40,00)	36,50 \pm 0,45	2,25	(35,57 – 37,43)	6,17
<i>C. cordifolia</i>	(25,00 – 32,50)	28,35 \pm 0,34	1,72	(27,64 – 29,06)	6,07
<i>C. devosiana</i>	(27,50 – 40,00)	34,35 \pm 0,58	2,91	(33,15 – 35,55)	8,48
<i>C. gibbosa</i>	(15,00 – 27,50)	19,65 \pm 0,53	2,64	(18,56 – 20,74)	13,43
<i>C. gracilis</i>	(27,50 – 35,00)	32,10 \pm 0,34	1,72	(31,39 – 32,81)	5,36
<i>C. mattos-silvae</i> *	(25,00 – 37,50)	30,48 \pm 0,66	3,02	(28,59 – 32,36)	9,92
<i>C. serrulata</i>	(32,50 – 40,00)	36,50 \pm 0,43	2,17	(35,61 – 37,39)	5,93
Diâmetro polar em vista equatorial					
<i>C. carnososa</i>	(30,00 – 40,00)	35,30 \pm 0,51	2,53	(34,25 – 36,35)	7,18
<i>C. cordifolia</i>	(27,50 – 32,50)	29,95 \pm 0,33	1,63	(29,28 – 30,62)	5,45
<i>C. devosiana</i>	(32,50 – 40,00)	36,50 \pm 0,51	2,53	(35,46 – 37,54)	6,92
<i>C. gibbosa</i>	(17,95 – 25,64)	21,54 \pm 0,36	1,81	(20,79 – 22,29)	8,42
<i>C. gracilis</i>	(27,50 – 35,00)	30,50 \pm 0,38	1,91	(29,71 – 31,29)	6,26
<i>C. mattos-silvae</i> *	(22,50 – 30,00)	28,13 \pm 0,44	1,97	(26,85 – 29,40)	6,99
<i>C. serrulata</i> *	(27,50 – 45,00)	33,13 \pm 1,63	5,65	(29,53 – 36,72)	17,07
Diâmetro equatorial em vista equatorial					
<i>C. carnososa</i>	(30,00 – 35,00)	33,65 \pm 0,35	1,73	(32,94 – 34,36)	5,13
<i>C. cordifolia</i>	(25,00 – 31,25)	27,20 \pm 0,33	1,66	(26,51 – 27,89)	6,12
<i>C. devosiana</i>	(25,00 – 32,50)	28,40 \pm 0,37	1,86	(27,63 – 29,17)	6,54
<i>C. gibbosa</i>	(12,82 – 20,51)	15,90 \pm 0,39	1,96	(15,09 – 16,71)	12,32
<i>C. gracilis</i>	(30,00 – 37,50)	33,30 \pm 0,35	1,73	(32,59 – 34,01)	5,18
<i>C. mattos-silvae</i> *	(22,50 – 30,00)	26,50 \pm 0,46	2,05	(25,17 – 27,83)	7,74
<i>C. serrulata</i> *	(30,00 – 40,00)	35,21 \pm 1,09	3,76	(32,82 – 37,60)	10,69

Tabela 3. Caracterização morfológica dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe* (n=25). P = pequeno, M = médio, SO = suboblato, OE = oblato-esferoidal, PE = prolato-esferoidal, SP = subprolato, PR = prolato. (– ausência, ** não visualizado).

Espécies	Tamanho	Forma (\bar{x}) intervalo	Abertura	Endoabertura	Ornamentação Apocolpo	Ornamentação Mesocolpo
<i>C. carnosa</i>	M	(PE) OE – SP	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Microrreticulada
<i>C. cordifolia</i>	M	(PE) OE – SP	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Microrreticulada
<i>C. devosiana</i>	M	(SP) PE – PR	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Microrreticulada
<i>C. gibbosa</i>	P	(PR) PE – PR	3-colporado	**	Microrreticulada	Microrreticulada
<i>C. gracilis</i>	M	SO – OE	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Microrreticulada
<i>C. mattos-silvae</i>	M	OE – PE	3-colpado	–	Microrreticulada	Microrreticulada
<i>C. serrulata</i>	M	(OE) SO – PE	3-colpado	–	Microrreticulada	Microrreticulada

Tabela 4. Média aritmética em μm , das medidas das aberturas, endoaberturas, apocolpos e formas dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe* (n=10). Compr. = Comprimento, Larg. = Largura, Marg.= Margem do colpo. I.colpo = Índice do colpo, I.A.P. = Índice da área polar, \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm). (*n<10). (– ausência, ** não visualizado).

Espécies	Colpo (μm)			I.Colpo	Endoabertura (μm)		Apocolpo (μm)	I.A.P.	Forma (μm) $\bar{x}(X_{\text{min}} - X_{\text{max}})$
	Compr.	Larg.	Marg.		Compr.	Larg.			
<i>C. carnosa</i>	32,31	4,94	0,94	6,81	6,87	6,30	6,41	0,17	1,05 (0,92 – 1,25)
<i>C. cordifolia</i>	23,95	2,26	0,74	12,02	5,56	2,90	10,08	0,35	1,10 (0,92 – 1,24)
<i>C. devosiana</i>	31,35	2,39	1,04	11,88	8,61	3,18	7,80	0,22	1,29 (1,00 – 1,60)
<i>C. gibbosa</i>	18,97	1,35	0,55	11,79	**	**	13,28	0,67	1,35 (1,00 – 1,80)
<i>C. gracilis</i>	29,86	4,41	0,82	7,55	12,36	5,97	9,01	0,28	0,92 (0,79 – 1,00)
<i>C. mattos-silvae</i>	24,65	2,72	1,14	9,72	–	–	13,39	0,43	1,06 (0,92 – 1,20)
<i>C. serrulata</i>	22,56*	1,38*	0,77*	25,46	–	–	12,11	0,33	0,94 (0,79 – 1,13)

Tabela 5. Média aritmética, em μm das medidas das espessuras de exina e ornamentação dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe*, (n=10). \bar{x} = média aritmética (μm), X_{min} = menor valor observado (μm), X_{max} = maior valor observado (μm). (*n<10).

Espécies	Exina Total (μm)	Teto (μm)	Sexina (μm)	Nexina (μm) ^r	Retículo Apocolpo(μm)		Retículo Mesocolpo(μm)	
					Muro	Lúmen	Muro	Lúmen
					\bar{x} ($X_{\text{mim}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{mim}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{mim}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{mim}} - X_{\text{max}}$)
<i>C. carnosa</i>	1,61	0,49	1,00	0,61	0,33 (0,29–0,43)	0,38 (0,28–0,47)	0,42 (0,32–0,54)	0,65 (0,49–0,84)
<i>C. cordifolia</i>	1,49	0,45	0,93	0,55	0,37 (0,30–0,43)	0,31 (0,26–0,36)	0,30 (0,22–0,40)	0,39 (0,27–0,47)
<i>C. devosiana</i>	1,60	0,50	1,01	0,59	0,33 (0,24–0,39)	0,36 (0,29–0,46)	0,39 (0,31–0,44)	0,41 (0,30–0,52)
<i>C. gibbosa</i>	1,33	0,40	0,83	0,50	0,32*(0,22–0,41)	0,33*(0,24–0,44)	0,37 (0,30–0,46)	0,37 (0,31–0,43)
<i>C. gracilis</i>	1,81	0,62	1,09	0,72	0,38 (0,27–0,48)	0,45 (0,29–0,57)	0,39 (0,28–0,45)	0,46 (0,38–0,57)
<i>C. mattos-silvae</i>	1,91	0,62	1,27	0,64	0,39 (0,33–0,49)	0,47 (0,31–0,63)	0,39 (0,30–0,49)	0,53 (0,42–0,64)
<i>C. serrulata</i>	1,67	0,52	1,06	0,61	0,39 (0,29–0,55)	0,41 (0,31–0,52)	0,49 (0,38–0,63)	0,56 (0,39–0,84)

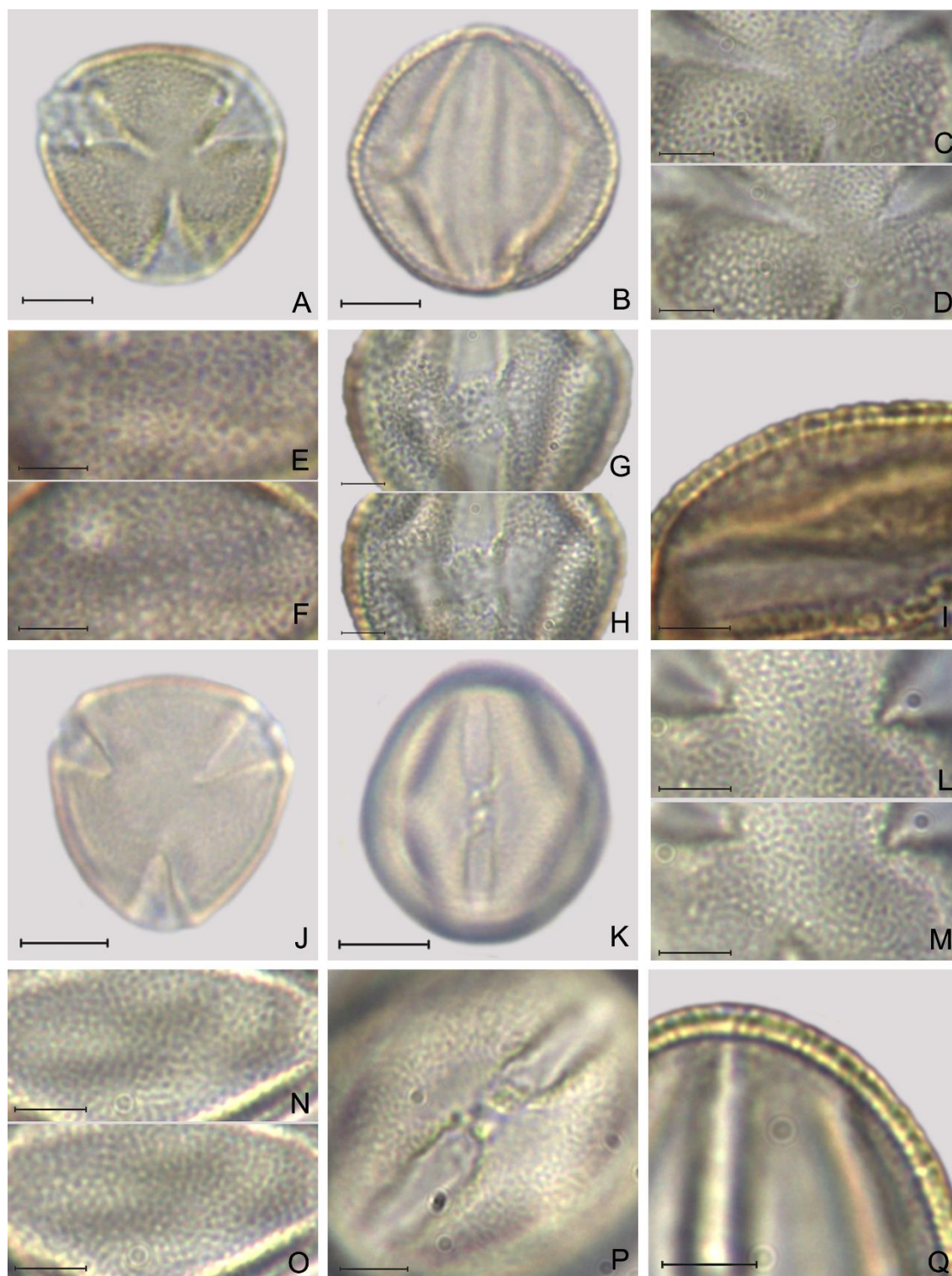


Figura 2. Grãos de pólen de *Codonanthe*. (A)-(I) *C. carnosa*: (A) vista polar, (B) vista equatorial; (C)-(D) análise de L.O. no apocolpo, (E)-(F) análise de L.O. no mesocolpo, (G)-(H) análise de L.O. na região da abertura, detalhe na endoabertura apresentando formato em H; (I) exina. (J)-(Q) *C. cordifolia*: (J) vista polar; (K) vista equatorial; (L)-(M) análise de L.O. no apocolpo, (N)-(O) análise de L.O. no mesocolpo (P), detalhe na endoabertura apresentando formato em H; (Q) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(J)-(K) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm .

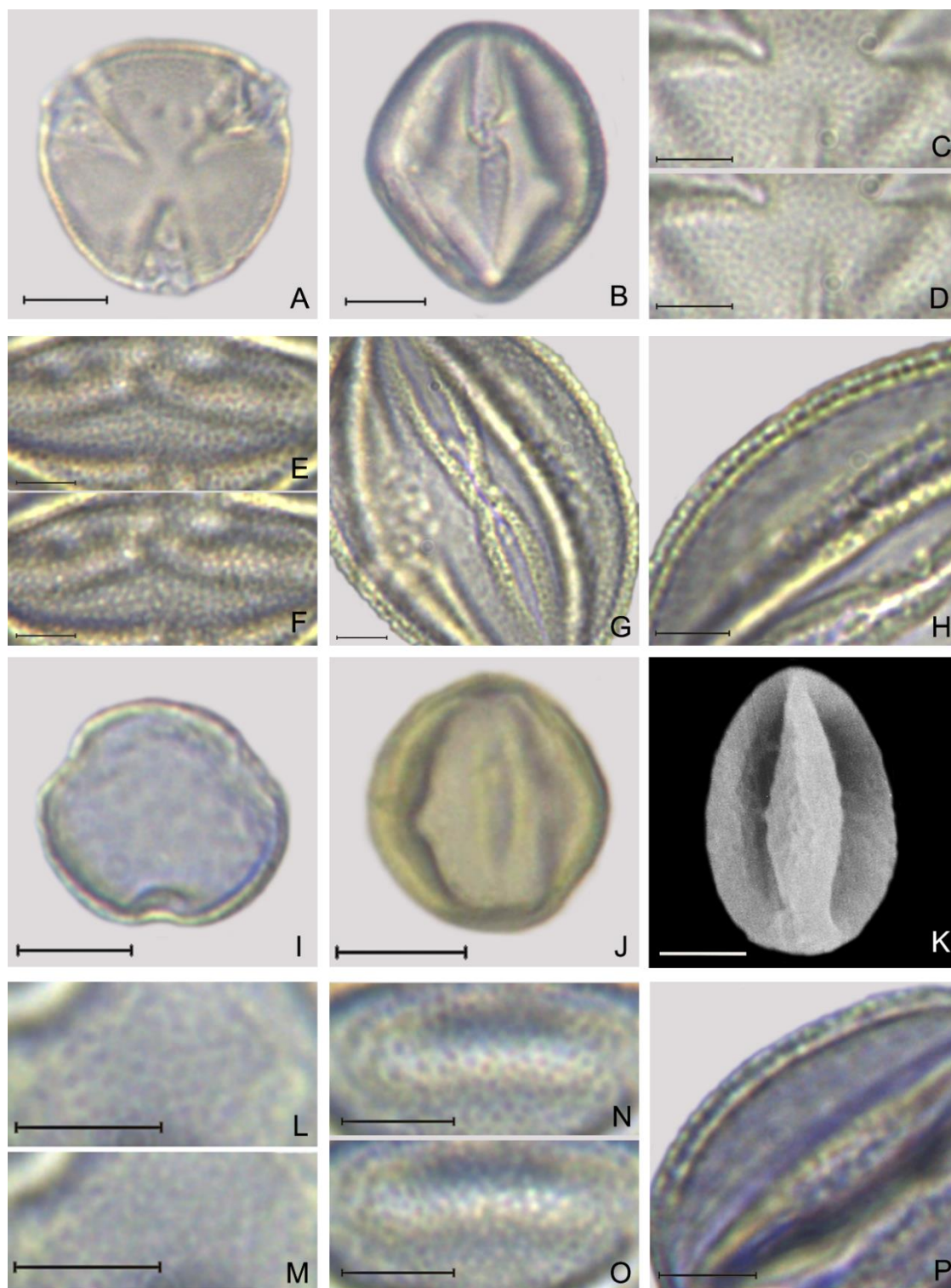


Figura 3. Grãos de pólen de *Codonanthe*. (A)-(H) *C. devosiana*: (A) vista polar, (B) vista equatorial; (C)-(D) análise de L.O. no apocolpo, (E)-(F) análise de L.O. no mesocolpo, (G) endoabertura apresentando constrição; (H) exina. (I)-(P) *C. gibbosa*: (I) vista polar; (J) vista equatorial; (K) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, detalhe nos colpos, (L)-(M) análise de L.O. no apocolpo, (N)-(O) análise de L.O. no mesocolpo (P) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(I)-(J) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm .

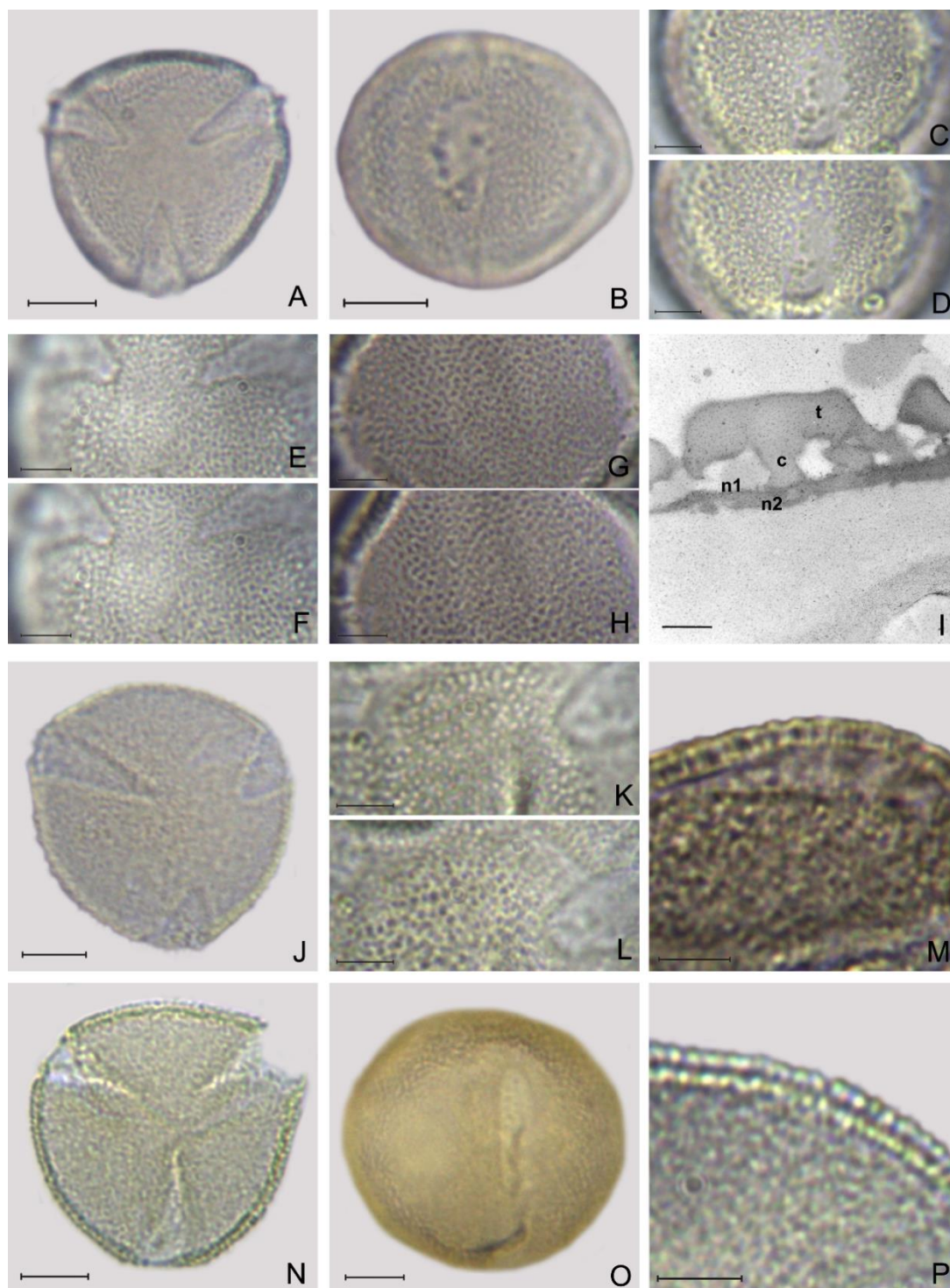


Figura 4. Grãos de pólen de *Codonanthe*. (A)-(I) *C. gracilis*: (A) vista polar, (B) vista equatorial; (C)-(D) análise de L.O., endoabertura apresentando membrana, (E)-(F) análise de L.O. no apocolpo (G)-(H) análise de L.O. no mesocolpo; (I) eletromicrografia de microscopia eletrônica de transmissão (t= teto, c= columela, n1= nexina 1, n2 = nexina 2). (J)-(M): *C. mattos-silvae*: (J) vista polar; (K)-(L) análise de L.O. no apocolpo (M) Exina, (N)-(P) *C. serrulata*: (N) vista polar, (O) vista equatorial, (P) Exina. Escalas: Imagens (I) = 1,5 μm . (A)-(B)-(I)-(J)-(N)-(O) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm .

4.1.2. *Codonanthopsis* Mansf.

Espécies estudadas: *C. calcarata* (Miq.) Chautems & Mat. Perret (Figura 5 A-I); *C. crassifolia* (H. Focke) Chautems & Mat. Perret (Figura 5 J-P); *C. uleana* (Fritsch) Chautems & Mat. Perret (Figura 6A-F) e *C. ulei* Mansf. (Figura 6G-L).

Tamanho: Grãos de pólen médios para *Codonanthopsis uleana*, (Tabela 6, 7), médio a grande para *C. ulei* (Tabela 6, 7) e grandes para as demais espécies. Para as médias das medidas de diâmetro equatorial em vista polar, temos uma faixa de variação pequena (48,45 μm a 60,00 μm), onde a espécie *C. calcarata* apresenta os maiores valores (Tabela 6) e *C. uleana* como os menores (Tabela 6). Para as medidas em vista equatorial, também existe uma variação pequena entre os diâmetros polares e equatoriais, sendo respectivamente: 43,93 μm a 58,67 μm e 44,73 μm a 60,82 μm , sendo que em ambos diâmetros, *C. calcarata* apresenta os maiores valores e *C. uleana* os menores (Tabela 6).

Forma: A forma varia entre, oblato-esferoidal a prolato-esferoidal nas espécies: *Codonanthopsis calcarata*, *C. crassifolia* e *C. uleana* (Tabela 7, 8), enquanto que a variação de *C. ulei*, ocorre entre a forma suboblato a oblato-esferoidal (Tabela 7, 8). O âmbito dos grãos de pólen para todas as espécies do gênero é subcircular (Figura 5A, J e 6A, G-I).

Abertura: Os grãos de pólen em sua maioria apresentam-se como: zonoaperturados; 3-colpado, com exceção de *Codonanthopsis ulei* que apresenta 3 ou 4 colpos (Figura 6I, Tabela 7), possuindo colpo longos para *C. crassifolia* (Tabela 8) ou curtos para as demais espécies, mas sempre estreitos (Figura 5K, Tabela 8). Para espécie *C. uleana* observa-se abertura vestigial (Figura 6B). A espécie *C. calcarata* apresenta os maiores valores de colpo, uma vez que também apresenta os maiores valores de diâmetros, enquanto que *C. uleana* apresenta os menores valores, também relacionado com seus valores de diâmetros (Tabela 8). A extremidade dos colpos dos grãos de pólen são, afiladas em *C. crassifolia* (Figura 5J) e arredondadas nas espécies *C. calcarata*, *C. uleana* e *C. ulei* (Figura 5A, 6A, G, I). Todas as espécies apresentam margem nos colpos, sendo *C. uleana* a espécie que possui a margem

mais espessa e *C. calcarata* sendo a única espécie a apresentar constrição na região mediana do colpo.

Exina: Semitectada, microrreticulada e reticulada, heterobrocada (Tabela 7, 9) apresentando médias de lúmens entre 0,41 a 1,57 μm e muro 0,36 a 0,69 μm na região do apocolpo e lúmens entre 0,45 a 1,30 μm e muro 0,41 a 0,79 μm na região do mesocolpo. Nas espécies analisadas, houve diferenciação entre as medidas de lúmens e muros em relação as regiões do apocolpo e mesocolpo dos grãos de pólen, alterando a ornamentação destas áreas. Para a espécie *Codonanthopsis uleana* (Tabela 8). *C. calcarata* e *C. crassifolia*, apresentam uma ornamentação reticulada, tanto na região do apocolpo quanto na região do mesocolpo, possuindo tamanhos de lúmens maiores no apocolpo e tamanhos maiores de medidas de muro no mesocolpo. A espécie *C. ulei* também apresentou a mesma ornamentação em ambas as áreas, porém a ornamentação foi definida como microrreticulada. Os valores tanto para lúmens quanto para muros dos retículos, apresentaram-se menores na região do apocolpo em comparação a região do mesocolpo (Tabela 8). Já para a espécie *C. uleana*, a variação de medidas de lúmens e muros nas duas regiões foi tão significativa, que houve mudança de ornamentação em ambas as regiões, o apocolpo apresenta-se com ornamentação microrreticulada, enquanto o mesocolpo predomina a ornamentação reticulada (Tabela 8).

A camada de exina dos grãos de pólen, apresentou-se muito fina para todas as espécies (Tabela 9). Além disso, todas as espécies apresentaram a camada de sexina mais espessa que a camada de nexina, sendo a espécie *Codonanthopsis ulei* (Figura 6K, L, Tabela 9) apresentando a maior espessura de exina e *C. uleana* (Tabela 9) com a menor. Em relação as características dos retículos, apresentam-se com muros retos, simplescolumelados e lúmens lisos (Figuras 5I, P). De maneira geral os lúmens permanecem de tamanho similares por todo o grão de pólen, com exceção de *C. uleana*, onde os retículos diminuem próximo as aberturas. Para as espécies *C. calcarata* e *C. crassifolia* que apresentam os maiores valores de lúmens dos retículos, foi possível observar o ápice das columelas, dentro dos retículos (Figura 5G).

Através da microscopia eletrônica de varredura, foi possível observar em *Codonanthopsis uleana* (Figura 6C, E, F) a ornamentação microrreticulada no apocolpo e reticulada no mesocolpo, assim como uma ornamentação granulada na

abertura do grão de pólen e uma diminuição do tamanho dos lúmens, próximos a região da abertura (Figura 6F). Já para a espécie *C. ulei* (Figura 6H), que apresenta os menores valores dos retículos, em microscopia eletrônica de varredura, apresenta-se como possuindo um grão de pólen sem ornamentação. Pela fotomicrofotografia de *C. ulei*, ainda observa-se o tipo de colpo apresentando extremidade arredondada e de tamanho curto (Figura 6H).

Sob MET, *Codonanthopsis ulei* (Figura 6L), exibiu teto espesso, descontínuo; camada infractectal com columelas também espessas de diferentes tamanhos, as vezes incompletas. Camada de Sexina mais espessa que a camada de Nexina, apresentando a camada de nexina 1 contínua, enquanto que a camada de nexina 2 apresentam-se descontínua e mais espessa que a nexina 1.

Tabela 6. Medidas dos diâmetros equatoriais e diâmetros polares, dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthopsis* (n=25). Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm), \bar{x} = média aritmética (μm), $s\bar{x}$ = desvio padrão da média (μm), S = desvio padrão da amostra (μm), IC = intervalo de confiança a 95 % (μm), CV = coeficiente de variabilidade (%). (*n<25).

Espécies	(X _{mim} – X _{max})	$\bar{x} \pm s\bar{x}$ (μm)	S(μm)	IC (μm)	CV (%)
Diâmetro equatorial em vista polar					
<i>C. calcarata</i>	(53,85 – 69,23)	60,00 \pm 0,75	3,77	(58,44 – 61,56)	6,26
<i>C. crassifolia</i>	(50,00 – 67,50)	58,40 \pm 0,96	4,78	(56,43 – 60,37)	8,19
<i>C. uleana</i>	(45,00 – 52,50)	48,45 \pm 0,39	1,95	(47,64 – 49,26)	4,03
<i>C. ulei</i>	(45,00 – 60,00)	51,90 \pm 0,74	3,70	(50,37 – 53,43)	7,13
Diâmetro polar em vista equatorial					
<i>C. calcarata</i>	(48,72 – 69,23)	58,67 \pm 1,07	5,35	(56,46 – 60,88)	9,13
<i>C. crassifolia</i>	(47,50 – 70,00)	56,35 \pm 1,22	6,08	(53,84 – 58,86)	10,79
<i>C. uleana</i> *	(40,00 – 50,00)	43,93 \pm 0,77	2,89	(42,26 – 45,60)	6,59
<i>C. ulei</i> *	(40,00 – 52,50)	46,62 \pm 0,98	4,04	(44,54 – 48,70)	8,68
Diâmetro equatorial em vista equatorial					
<i>C. calcarata</i>	(51,28 – 69,23)	60,82 \pm 0,76	3,81	(59,25 – 62,39)	6,27
<i>C. crassifolia</i>	(45,00 – 67,50)	56,15 \pm 1,27	6,37	(53,52 – 58,78)	11,35
<i>C. uleana</i> *	(40,00 – 52,50)	44,73 \pm 0,85	3,18	(42,89 – 46,57)	7,12
<i>C. ulei</i>	(47,50 – 60,00)	53,38 \pm 0,88	3,64	(51,51 – 55,25)	6,68

Tabela 7. Caracterização morfológica dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthopsis* (n=25). M = médio, G = grande, SO = suboblato, OE = oblato-esferoidal, PE = prolato-esferoidal.

Espécies	Tamanho	Forma intervalo	Abertura	Ornamentação Apocolpo	Ornamentação Mesocolpo
<i>C. calcarata</i>	G	OE – PE	3-colpado	Reticulada	Reticulada
<i>C. crassifolia</i>	G	OE – PE	3-colpado	Reticulada	Reticulada
<i>C. uleana</i>	M	OE – PE	3-colpado	Microrreticulada	Reticulada
<i>C. ulei</i>	M – G	SO – OE	3 (4)-colpado	Microrreticulada	Microrreticulada

Tabela 8. Média aritmética em μm , das medidas das aberturas, endoaberturas, apocolpos e forma dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthopsis* (n=10). Compr. = Comprimento, Larg. = Largura, Marg.= Margem do colpo. I.colpo = Índice do colpo, I.A.P. = Índice da área polar, \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm). (*n<10), (– ausência).

Espécies	Colpo (μm)			I.Colpo	Endoabertura (μm)		Apocolpo (μm)	I.A.P.	Forma (μm) \bar{x} (X _{mim} – X _{max})
	Compr.	Larg.	Marg.		Compr.	Larg.			
<i>C. calcarata</i>	43,79	4,28	1,06	14,21	–	–	35,05	0,58	0,96 (0,88 – 1,08)
<i>C. crassifolia</i>	24,59	6,03	1,08	9,31	–	–	27,62	0,47	1,00 (0,92 – 1,11)
<i>C. uleana</i>	21,55	1,84	1,83	24,33	–	–	26,43	0,54	0,98 (0,86 – 1,13)
<i>C. ulei</i>	23,02*	6,47*	1,02	8,24*	–	–	30,64	0,59	0,87 (0,80 – 0,91)

Tabela 9. Média aritmética, em μm das medidas da exina e ornamentação dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthopsis* (n=10). \bar{x} = média aritmética (μm), X_{min} = menor valor observado (μm), X_{max} = maior valor observado (μm).

Espécies	Exina Total (μm)	Teto (μm)	Sexina (μm)	Nexina (μm) _r	Retículo Apocolpo(μm)		Retículo Mesocolpo(μm)	
					Muro	Lúmen	Muro	Lúmen
					\bar{x} ($X_{\text{min}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{min}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{min}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{min}} - X_{\text{max}}$)
<i>C. calcarata</i>	1,92	0,66	1,25	0,66	0,63 (0,53–0,87)	1,57 (1,06–2,16)	0,70 (0,43–0,91)	1,30 (0,93–1,57)
<i>C. crassifolia</i>	2,30	0,58	1,60	0,70	0,69 (0,47–0,98)	1,36 (0,78–1,75)	0,79 (0,48–1,38)	1,30 (0,80–1,83)
<i>C. uleana</i>	1,71	0,61	1,12	0,58	0,41 (0,36–0,53)	0,70 (0,55–1,04)	0,50 (0,23–1,22)	1,03 (0,55–2,51)
<i>C. ulei</i>	2,61	0,82	1,72	0,89	0,36 (0,28–0,45)	0,41 (0,32–0,49)	0,41 (0,33–0,45)	0,45 (0,34–0,55)

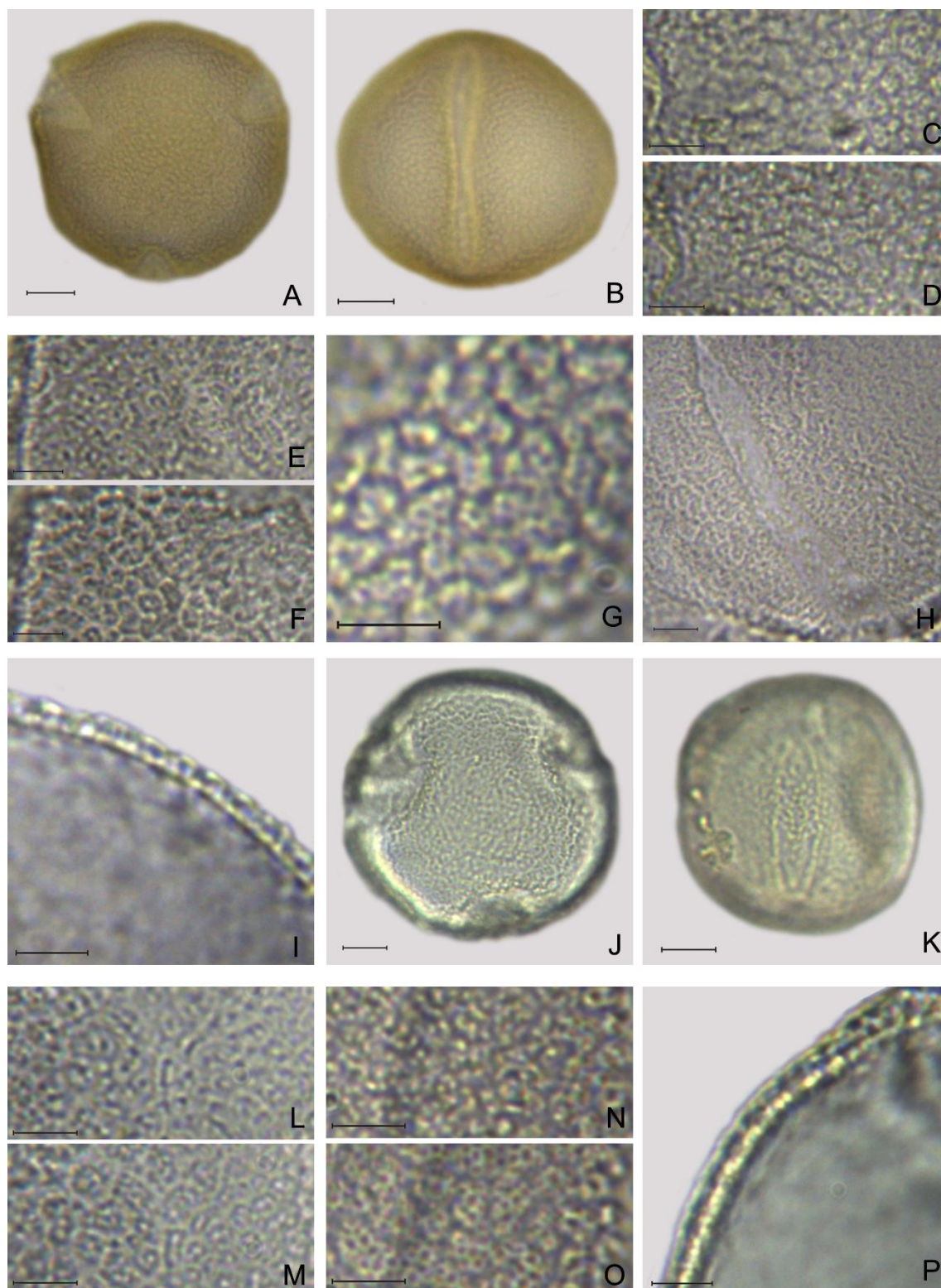


Figura 5. Grãos de pólen de *Codonanthopsis*. (A)-(I) *C. calcarata*: (A) vista polar, (B) vista equatorial; (C)-(D) análise de L.O. no apocolpo, (E)-(F) análise de L.O. no mesocolpo, (G) lúmens contendo as columelas visíveis; (H) ornamentação da abertura, (I) exina. (J)-(P) *C. crassifolia*: (J) vista polar; (K) vista equatorial; (L)-(M) análise de L.O. no apocolpo, (N)-(O) análise de L.O. no mesocolpo, (P) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(J)-(K) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm .

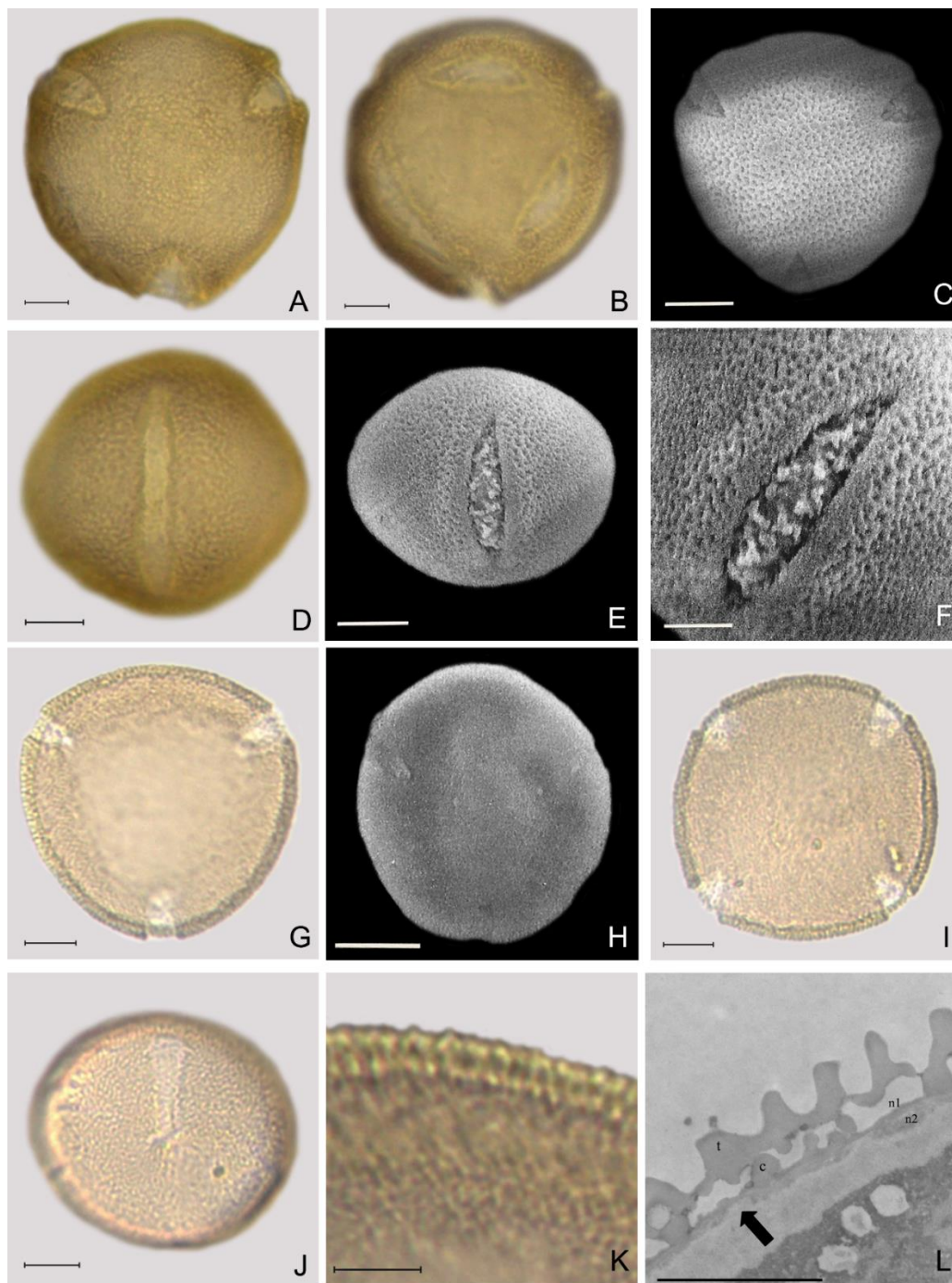


Figura 6. Grãos de pólen de *Codonanthopsis*. (A)-(F) *C. uleana*: (A) vista polar, (B) vista polar, com detalhe na abertura vestigial; (C) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura em vista polar, (D) vista equatorial, (E) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, detalhe no colpo, (F) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, detalhe na ornamentação do colpo; (G)-(L) *C. ulei*: (G) vista polar, grão de pólen 3-colpado, (H) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, (I) vista polar, grão de pólen 4-colpado, (J) vista equatorial, (K) exina, (L) eletromicrografia de microscopia eletrônica de transmissão (t= teto, c= columela, n1= nexina 1, n2 = nexina 2, seta = descontinuidade da camada de nexina). Escalas: Imagens (L) = 2 μ m, (F)-(K) = 5 μ m Demais imagens = 10 μ m.

4.1.3. *Nematanthus* Schrad.

Espécies estudadas: *N. australis* Chautems (Figura 7A-F); *N. corticola* Schrad. (Figura 7G-M); *N. crassifolius* (Schott) Wiehler (Figura 8A-H); *N. fornix* (Vell.) Chautems (Figura 8I-P); *N. fritschii* Hoehne (Figura 9A-I); *N. hirtellus* (Schott) Wiehler (Figura 9J-Q); *N. lanceolatus* (Poir.) Chautems (Figura 10A-K); *N. pycnophyllus* Chautems (Figura 11A-K); *N. sp.* híbrido *N. fritschii* x *N. wettsteinii* (Fritsch) H.E.Moore (Figura 12A-I) e *N. tessmanni* (Hoehne) Chautems (Figura 12J-P).

Tamanho: Todos os grãos de pólen das espécies analisadas de *Nematanthus* possuem o tamanho médio (Tabela 10, 11), com uma variação pequena em relação aos valores dos diâmetros entre as espécies. Em diâmetro equatorial sob vista polar, *N. fritschii* apresenta os maiores valores de média (44,90 μm), porém, muito próximo dos valores de *N. crassifolius* (44,85 μm) e os menores valores de média para diâmetro equatorial em vista polar, foi representado por *N. fornix*, possuindo uma média de 32,90 μm (Tabela 10). Analisando a vista equatorial dos grãos de pólen, o diâmetro polar possui uma variação, de acordo com a média, entre 30,85 a 43,95 μm e o diâmetro equatorial, entre 35,90 a 46,10 μm (Tabela 10). Em ambos os diâmetros *N. fornix* (Tabela 10) apresenta os menores valores, enquanto que para o diâmetro polar, a espécie *N. australis* (Tabela 10) apresenta o maior valor, bem próximo da espécie *N. tessmanni* (possuindo média igual 43,90 μm (Tabela 10) e para diâmetro equatorial *N. crassifolius* (Tabela 10) possui os maiores valores.

Forma: O caráter forma nas espécies de *Nematanthus*, assim como as espécies de *Codonanthe*, possuem uma ampla variação, sendo representados por intervalos (Tabela 11, 12), variando entre: suboblato a oblato-esferoidal, para *N. fornix* e *N. sp.*; oblato-esferoidal para *N. crassifolius*; oblato-esferoidal a prolato-esferoidal, para *N. fritschii*, *N. pycnophyllus* e *N. tessmanni*; oblato-esferoidal a subprolato, nas espécies *N. corticola* e *N. hirtellus*; prolato-esferoidal para *N. lanceolatus*; prolato-esferoidal a subprolato, para *N. australis* (Tabela 11, 12). O âmbito dos grãos de pólen foram definidos em subcirculares (*N. crassifolius*, *N. fritschii* e *N. hirtellus*, Figura 8A, 9A, J) à subtriangulares (*N. australis*, *N. corticola*, *N. fornix*, *N. lanceolatus*, *N. pycnophyllus*, *N. sp.* e *N. tessmannii*, Figuras 7A, 8I, 10A, 11A, 12A, J).

Abertura: Zonoaperturadas, predominando aberturas 3-colporadas, representado pelas espécies *Nematanthus australis*, *N. cortícola*, *N. crassifolius*, *N. fornix*, *N. fritschii*, *N. pycnophyllus* e *N. sp* (Tabela 11), com exceção das espécies *N. hirtellus*, *N. lanceolatus* e *N. tessmannii* que apresentam grãos de pólen 3-colpado. Os colpos podem apresentar-se como: muito longos (*N. crassifolius*, Figura 7H, Tabela 12), longos (*N. australis*, *N. cortícola*, *N. fornix*, *N. fritschii*, *N. pycnophyllus*, *N. sp* e *N. tessmannii*, Tabela 12) e curto (*N. hirtellus* e *N. lanceolatus*, Tabela 12), podendo ser largo (*N. crassifolius*, *N. fritschii* e *N. sp*, Tabela 12) ou estreito (demais espécies). A espécie *N. fritschii* (Tabela 12) apresenta os maiores valores de comprimento de colpo, enquanto que *N. lanceolatus* apresenta os menores valores (Tabela 12). A extremidade dos colpos são, arredondadas nos grãos de pólen das espécies *N. australis*, *N. hirtellus*, *N. lanceolatus*, *N. sp* e *N. tessmannii* (Figura 7A, 9I, 10A-B, 12A, K) e afiladas nas demais espécies (Figura 7G, 8A, I, 9A, 11A-B). Todas as espécies apresentam margem nos colpos, sendo *N. hirtellus* a espécie que possui a margem mais espessa (Tabela 12). Os colpos ainda podem apresentar uma membrana apertural ornamentada, dificultando a visualização das endoaberturas, como observado nos grãos de pólen das espécies: *N. crassifolius*, *N. fornix*, *N. fritschii*, *N. pycnophyllus* e *N. sp* (Figura 8B-D, 9C, 11C, E-F, G, 12C-D, F).

Para as espécies colporadas, os grãos de pólen apresentaram endoaberturas alongadas (Tabela 12). Para *Nematanthus australis* a visualização da endoabertura é dificultada pela constrição mediana do colpo (Figura 7B) e em *N. pycnophyllus* a endoabertura é semelhante a encontrada nas espécies de *Codonanthe*, apresentando-se como em forma de H (Figura 11 E-F). Os maiores valores de comprimento e largura da endoabertura foram observados nos grãos de pólen de *N. crassifolius*, enquanto que os menores valores foi representado por *N. australis* (Tabela 12).

Exina: Semitectada, foveolada, microrreticulada ou reticulada; heterobrocada. O padrão de escultura da exina das espécies analisadas, revelaram um padrão quanto à ornamentação da exina, mantendo-se sempre microrreticulada na região do apocolpo (Figuras 7C-D, I-J, 8E-F, K-L, 9E-F, M-N, 10E-F, 11H e 12F-G, M-N, Tabela 12) e reticulada na região do mesocolpo (Figuras 7E-F, K-L, 8G-H, M-N, 9G-H, O-P, 10G-H, 11I-J, 12H-I, O-P, Tabela 12), com exceção dos grãos de pólen das espécies

Nematanthus australis, que apresenta no apocolpo, ornamentação microrreticulada e no mesocolpo ornamentação foveolada (Figuras 7C-D, E-F, Tabela 11, 13) e *N. lanceolatus* que apresenta ornamentação foveolada por todo o grão de pólen (Figuras 10B-K, Tabela 11, 13). Para as espécies que apresentam o padrão de ornamentação já descrito, temos, *N. corticola* como a espécie que apresentou os menores valores de lúmen e muro, tanto na região do apocolpo, quanto na região do mesocolpo (Tabela 13). *N. pycnophyllus* apresenta os maiores valores de lúmen e muro na região do apocolpo, enquanto *N. hirtellus* apresenta os maiores valores de muro e *N. pycnophyllus* os maiores de lúmen, ambos na região do mesocolpo (Tabela 13). Para *N. lanceolatus*, a região do apocolpo dos grãos de pólen apresenta valores superiores tanto de lúmens quanto de muro dos foveolos, se comparados com a região do mesocolpo (Tabela 13).

A camada da exina dos grãos de pólen apresenta-se como muito fina, com exceção das espécies *Nematanthus corticola* e *N. crassifolius*, que possuem espessamento fino na camada de exina. A camada de sexina para todas as espécies, foi mais espessa que a camada de nexina (Tabela 13). Observando a ornamentação de todas as espécies, nota-se uma tendência a diminuição dos lúmens quanto ao tamanho, quando próximos a zona de abertura dos grãos de pólen (Figuras 8B, D, 11D, 12B, D). Para a espécie *N. australis* e *N. lanceolatus* foi possível observar as columelas pelos lúmens dos foveolos (Figura 7E-F, 10J, K). Também é possível observar perfurações e microrretículos por todo o grão de pólen, próximo aos lúmens das espécies *N. australis*, *N. fornix*, *N. fritschii*, *N. hirtellus*, *N. lanceolatus* e *N. sp.*, para as demais espécies, os lúmens apresentam-se como lisos, não apresentando nenhum tipo de perfuração. Em relação ao muro dos retículos e foveolos, eles podem apresentar-se como: retos (*N. crassifolius*, *N. fornix*, *N. hirtellus*, *N. lanceolatus*, *N. pycnophyllus* e *N. sp.* – Figura 8G-H, M-N, 9M-N, 10G-H), curvos (*N. corticola* e *N. fritschii* Figura 7K-L, 9G-H) e sinuosos (*N. australis* 7E-F e *N. tessmannii* Figura 12M-N, O-P).

Sob microscopia eletrônica de varredura notou-se a diferença entre a ornamentação encontrada no apocolpo e a ornamentação do mesocolpo dos grãos de pólen, foi possível observar também diferenciação da ornamentação próximo a abertura. Além da diferenciação de ornamentação, foi possível observar uma

membrana granulada localizada na abertura dos grãos de pólen e em algumas espécies as columelas situados dentro dos lúmens dos retículos.

Através da fotomicrografia de varredura dos grãos de pólen da espécie *Nematanthus crassifolius*, foi possível observar uma ornamentação reticulada no mesocolpo, apresentando retículos com muros sinuosos, lúmens heterobrocados e uma ornamentação microrreticulada, tendendo a perfurada, próximo a abertura do grão de pólen (Figura 8B); o colpo apresentou uma membrana de ornamentação granulada e no centro do colpo, existe um adensamento de grânulos (Figura 8D). Para a espécie *N. pycnophyllus* também foi possível observar a diferenciação de ornamentação entre o mesocolpo e o apocolpo (Figura 11B, D) onde, o mesocolpo apresentou uma ornamentação reticulada, apresentando retículos de diferentes tamanhos, com muros retos e lisos. Próximo a região da abertura e no apocolpo, notou-se uma ornamentação aparentemente psilada, uma vez que os retículos são menores (microrretículos), dando este aspecto de não ornamentação, nestas regiões. Na região apertural, observou-se a membrana granulada do colpo dos grãos de pólen, porém, apresentam-se em menores densidades de comparado com *N. crassifolius*. O híbrido natural *N. sp*, apresenta uma ornamentação em seus grãos de pólen idêntica a espécie *N. pycnophyllus*, com diferenciação de ornamentação e membrana de granulação na região da abertura (Figura 12B, D).

Nematanthus lanceolatus (Figura 10B, D, J), apresentou-se como a única espécie possuindo ornamentação foveolada nos seus grãos de pólen, porém, com uma diferenciação entre a ornamentação do mesocolpo e próximo a região apertural e na região do apocolpo. No mesocolpo, os fovéolos (Figura 10D), apresentam-se como heterogêneos, possuindo muros retos, enquanto seus lúmens possuem uma variação grande de tamanhos, podendo ser observado nos maiores lúmens, as columelas da camada de exina. Próximo a região da abertura e na região do apocolpo, a ornamentação do grão de pólen apresentou-se lisa, causada pela diminuição dos lúmens dos fovéolos (Figura 10B). A abertura do grão de pólen, também apresenta uma membrana granulada (Figura 10J), como vista nas demais espécies de *Nematanthus*.

Sob MET *Nematanthus tessmannii* (Figura 12L) apresentou exina com teto espesso, contínuo e com ondulações na região voltada para as columelas. Columelas

longas e finas, nexina 1 fina e nexina 2 espessa e contínua. Notou-se ainda, intina muito espessa.

Tabela 10. Medidas dos diâmetros equatoriais e diâmetros polares, dos grãos de pólen das espécies de *Nematanthus* (n=25). Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm), \bar{x} = média aritmética (μm), $s\bar{x}$ = desvio padrão da média (μm), S = desvio padrão da amostra (μm), IC = intervalo de confiança a 95 % (μm), CV = coeficiente de variabilidade (%). (*n<25).

Espécies	(X _{min} – X _{max})	$\bar{x} \pm s\bar{x}$ (μm)	S(μm)	IC (μm)	CV (%)
Diâmetro equatorial em vista polar					
<i>N. australis</i>	(35,00 – 43,75)	39,00 \pm 0,38	1,88	(38,23 – 39,77)	4,81
<i>N. corticola</i>	(35,00 – 42,50)	37,85 \pm 0,43	2,15	(36,96 – 38,74)	5,68
<i>N. crassifolius</i>	(40,00 – 50,00)	44,85 \pm 0,52	2,61	(43,77 – 45,93)	5,82
<i>N. fornix</i>	(27,50 – 40,00)	32,90 \pm 0,59	2,95	(31,68 – 34,12)	8,96
<i>N. fritschii</i>	(40,00 – 50,00)	44,90 \pm 0,51	2,55	(43,85 – 45,95)	5,68
<i>N. hirtellus</i>	(35,00 – 45,00)	39,90 \pm 0,47	2,34	(38,94 – 40,86)	5,86
<i>N. lanceolatus</i>	(35,00 – 45,00)	40,95 \pm 0,53	2,63	(39,86 – 42,04)	6,43
<i>N. pycnophyllus</i>	(40,00 – 47,50)	43,10 \pm 0,48	2,42	(42,10 – 44,10)	5,62
<i>N. sp.</i>	(37,50 – 45,00)	39,55 \pm 0,47	2,36	(38,57 – 40,53)	5,97
<i>N. tessmanni</i>	(40,00 – 50,00)	44,80 \pm 0,71	3,53	(43,34 – 46,26)	7,88
Diâmetro polar em vista equatorial					
<i>N. australis</i>	(40,00 – 47,50)	43,95 \pm 0,42	2,09	(43,09 – 44,81)	4,76
<i>N. corticola</i>	(35,00 – 42,50)	38,95 \pm 0,39	1,97	(38,14 – 39,76)	5,05
<i>N. crassifolius</i>	(40,00 – 47,50)	44,00 \pm 0,38	1,88	(43,23 – 44,77)	4,26
<i>N. fornix</i>	(25,00 – 37,50)	30,85 \pm 0,55	2,74	(29,72 – 31,98)	8,89
<i>N. fritschii</i>	(40,00 – 50,00)	45,20 \pm 0,41	2,03	(44,36 – 46,04)	4,49
<i>N. hirtellus</i>	(37,50 – 50,00)	43,80 \pm 0,60	2,99	(42,57 – 45,03)	6,82
<i>N. lanceolatus</i>	(37,50 – 45,00)	41,60 \pm 0,43	2,15	(40,71 – 42,49)	5,17
<i>N. pycnophyllus</i>	(40,00 – 47,50)	42,95 \pm 0,56	2,79	(41,80 – 44,10)	6,50
<i>N. sp.</i>	(32,50 – 40,00)	35,25 \pm 0,34	1,69	(34,55 – 35,95)	4,80
<i>N. tessmanni</i>	(40,00 – 50,00)	43,90 \pm 0,52	2,61	(42,82 – 44,98)	5,95
Diâmetro equatorial em vista equatorial					
<i>N. australis</i>	(32,50 – 42,50)	38,00 \pm 0,53	2,65	(36,91 – 39,09)	6,98
<i>N. corticola</i>	(32,20 – 42,50)	38,00 \pm 0,43	2,17	(37,11 – 38,89)	5,70
<i>N. crassifolius</i>	(42,50 – 47,50)	46,10 \pm 0,33	1,63	(45,43 – 46,77)	3,53
<i>N. fornix</i>	(30,00 – 40,00)	35,90 \pm 0,56	2,78	(34,75 – 37,05)	7,75
<i>N. fritschii</i>	(42,50 – 52,50)	45,50 \pm 0,43	2,17	(44,61 – 46,39)	4,76
<i>N. hirtellus</i>	(35,00 – 45,00)	39,70 \pm 0,44	2,20	(38,79 – 40,61)	5,55
<i>N. lanceolatus</i>	(35,00 – 42,50)	39,30 \pm 0,40	1,98	(38,48 – 40,12)	5,04
<i>N. pycnophyllus</i>	(37,50 – 47,50)	42,60 \pm 0,49	2,45	(41,59 – 43,61)	5,74
<i>N. sp.</i>	(37,50 – 45,00)	41,65 \pm 0,39	1,93	(40,85 – 42,45)	4,64
<i>N. tessmanni</i>	(42,50 – 52,50)	45,80 \pm 0,51	2,57	(44,74 – 46,86)	5,62

Tabela 11. Caracterização morfológica dos grãos de pólen das espécies de *Nematanthus* (n=25). M = médio, SO = suboblato, OE = oblato-esferoidal, PE = prolato-esferoidal, SP = subprolato.

Espécies	Tamanho	Forma (\bar{x}) intervalo	Abertura	Endoabertura	Ornamentação Apocolpo	Ornamentação Mesocolpo
<i>N. australis</i>	M	PE – SP	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Foveolada
<i>N. corticola</i>	M	(PE) OE – SP	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Reticulada
<i>N. crassifolius</i>	M	OE	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Reticulada
<i>N. fornix</i>	M	SO – OE	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Reticulada
<i>N. fritschii</i>	M	OE – PE	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Reticulada
<i>N. hirtelluns</i>	M	(PE) OE – SP	3-colpado	–	Microrreticulada	Reticulada
<i>N. lanceolatus</i>	M	PE	3-colpado	–	Foveolada	Foveolada
<i>N. pycnophyllus</i>	M	OE – PE	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Reticulada
<i>N. sp.</i>	M	SO – OE	3-colporado	Lolongada	Microrreticulada	Reticulada
<i>N. tessmanni</i>	M	OE – PE	3-colpado	–	Microrreticulada	Reticulada

Tabela 12. Média aritmética em μm , das medidas das aberturas, endoaberturas, apocolpos e forma dos grãos de pólen das espécies de, *Nematanthus* (n=10). Compr. = Comprimento, Larg. = Largura, Marg.= Margem do colpo. I.colpo = Índice do colpo, I.A.P. = Índice da área polar, \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm). (*n<10). (– ausência).

Espécies	Colpo (μm)			I.Colpo	Endoabertura (μm)		Apocolpo (μm)	I.A.P.	Forma (μm) \bar{x} (X _{min} – X _{max})
	Compr.	Larg.	Marg.		Compr.	Larg.			
<i>N. australis</i>	27,74	2,89	0,89	13,16	5,39*	2,39*	11,59	0,29	1,16 (1,00 – 1,36)
<i>N. corticola</i>	29,33	5,30	0,89	7,17	12,14*	6,09*	10,55	0,27	1,03 (0,93 – 1,15)
<i>N. crassifolius</i>	38,49	6,65	0,87	6,93	13,44*	7,86*	10,72	0,23	0,95 (0,84 – 1,06)
<i>N. fornix</i>	24,67	4,36	0,85	8,23	9,45*	4,43*	15,33	0,46	0,86 (0,71 – 0,96)
<i>N. fritschii</i>	40,43	8,36	1,39	5,44	10,21*	5,90*	11,84	0,26	0,99 (0,89 – 1,06)
<i>N. hirtelluns</i>	29,43	2,96	1,37	13,39	–	–	29,00	0,72	1,10 (0,94 – 1,27)
<i>N. lanceolatus</i>	23,67	5,15	1,42	7,62	–	–	30,59	0,74	1,06 (1,00 – 1,07)
<i>N. pycnophyllus</i>	37,25	4,99	0,92	8,54	11,15*	5,49*	10,86	0,25	1,01 (0,89 – 1,12)
<i>N. sp.</i>	27,29	6,68	1,18	6,23	10,08	5,09	15,32	0,38	0,85 (0,76 – 1,00)
<i>N. tessmanni</i>	38,54	6,10	0,91	7,51	–	–	12,61	0,28	0,96 (0,84 – 1,12)

Tabela 13. Média aritmética, em μm das medidas da exina e ornamentação dos grãos de pólen das espécies de *Nematanthus* (n=10). \bar{x} = média aritmética (μm), X_{min} = menor valor observado (μm), X_{max} = maior valor observado (μm).

Espécies	Exina Total (μm)	Teto (μm)	Sexina (μm)	Nexina (μm) _r	Retículo Apocolpo(μm)		Retículo Mesocolpo(μm)	
					Muro	Lúmen	Muro	Lúmen
					\bar{x} (X_{min} – X_{max})	\bar{x} (X_{min} – X_{max})	\bar{x} (X_{min} – X_{max})	\bar{x} (X_{min} – X_{max})
<i>N. australis</i>	1,54	0,52	0,96	0,58	0,42 (0,31–0,59)	0,47 (0,31–0,68)	1,07 (0,39–2,15)	1,38 (0,71–2,39)
<i>N. corticola</i>	2,09	0,68	1,29	0,80	0,39 (0,29–0,45)	0,38 (0,27–0,49)	0,77 (0,58–0,93)	1,15 (0,89–1,53)
<i>N. crassifolius</i>	2,35	0,75	1,60	0,75	0,42 (0,32–0,50)	0,49 (0,28–0,63)	0,84 (0,73–1,05)	1,24 (0,84–1,56)
<i>N. fornix</i>	1,78	0,54	1,06	0,72	0,40 (0,32–0,57)	0,50 (0,31–0,87)	0,90 (0,59–1,09)	1,43 (1,10–1,81)
<i>N. fritschii</i>	2,08	0,75	1,30	0,78	0,40 (0,31–0,47)	0,52 (0,38–0,80)	0,71 (0,53–0,96)	1,32 (0,82–1,91)
<i>N. hirtelluns</i>	1,92	0,57	1,26	0,66	0,52 (0,45–0,58)	0,56 (0,42–0,79)	0,92 (0,60–1,71)	1,44 (1,15–1,79)
<i>N. lanceolatus</i>	1,74	0,51	1,12	0,62	3,32 (1,82–4,53)	3,98 (3,46–5,15)	2,64 (1,94–3,56)	3,54 (2,28–4,47)
<i>N. pycnophyllus</i>	2,08	0,64	1,37	0,72	0,43 (0,29–0,68)	0,52 (0,30–0,69)	0,84 (0,56–1,22)	1,62 (1,02–2,21)
<i>N. sp.</i>	1,73	0,56	1,07	0,66	0,42 (0,26–0,49)	0,45 (0,32–0,72)	0,83 (0,85–2,20)	1,32 (0,75–1,13)
<i>N. tessmanni</i>	1,78	0,57	1,07	0,71	0,42 (0,33–0,58)	0,55 (0,34–1,45)	0,80 (0,56–1,07)	1,50 (1,23–2,05)

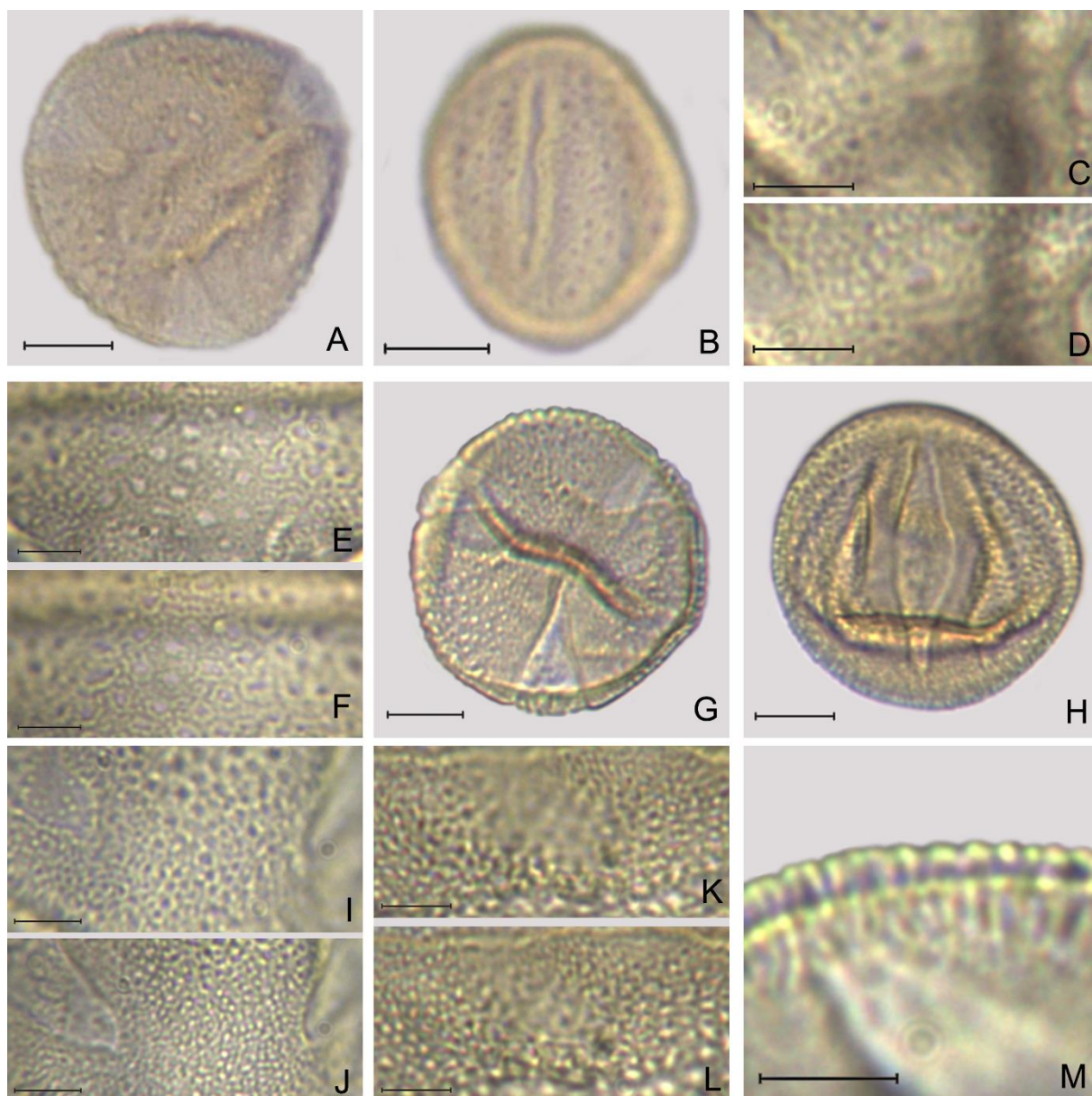


Figura 7. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(F) *N. australis*: (A) vista polar, (B) vista equatorial, com detalhe na constrição do colpo; (C)-(D) análise de L.O. no apocolpo, (E)-(F) análise de L.O. no mesocolpo, (G)-(M) *N. corticola*: (G) vista polar, (H) vista equatorial, (I)-(J) análise de L.O. no apocolpo, (K)-(L) análise de L.O. no mesocolpo, (M) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(G)-(H) = 10 μm . Demais imagens = 5 μm .

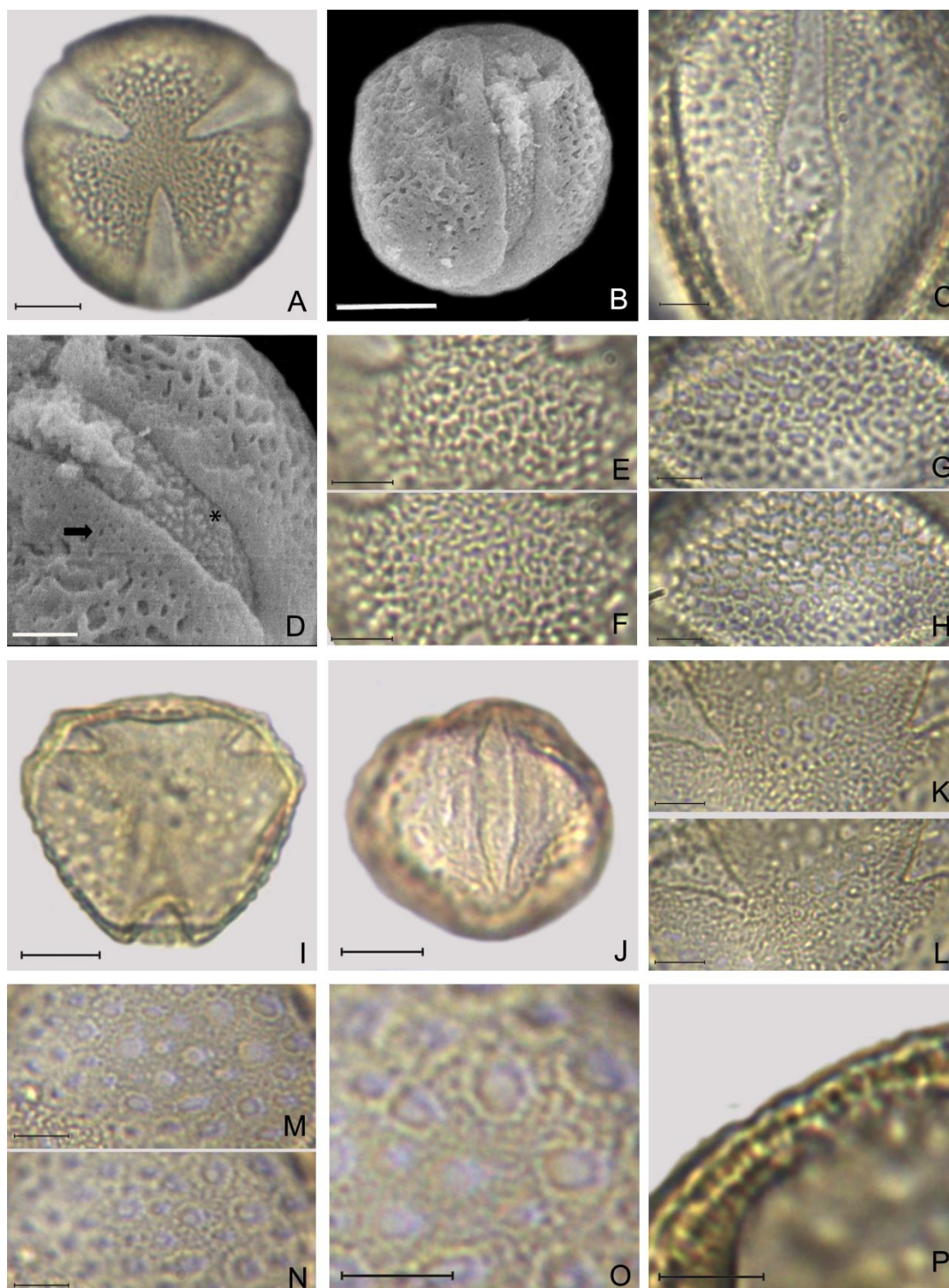


Figura 8. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(H) *N. crassifolius*: (A) vista polar, (B) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, vista polar, com detalhe na ornamentação; (C) detalhe na ornamentação granulada da abertura, (D) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, asterisco: detalhe na ornamentação granulada do colpo, seta: perfurações próximo a área de abertura, (E)-(F) análise de L.O. no apocolpo, (G)-(H) análise de L.O. no mesocolpo. (I)-(P) *N. fornix*: (I) vista polar, (J) vista equatorial, (K)-(L) análise de L.O. no apocolpo, (M)-(N) análise de L.O. no mesocolpo, (O) detalhe na ornamentação circular em torno dos lúmens, (P) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(I)-(J) = 10 μ m, Demais imagens = 5 μ m.

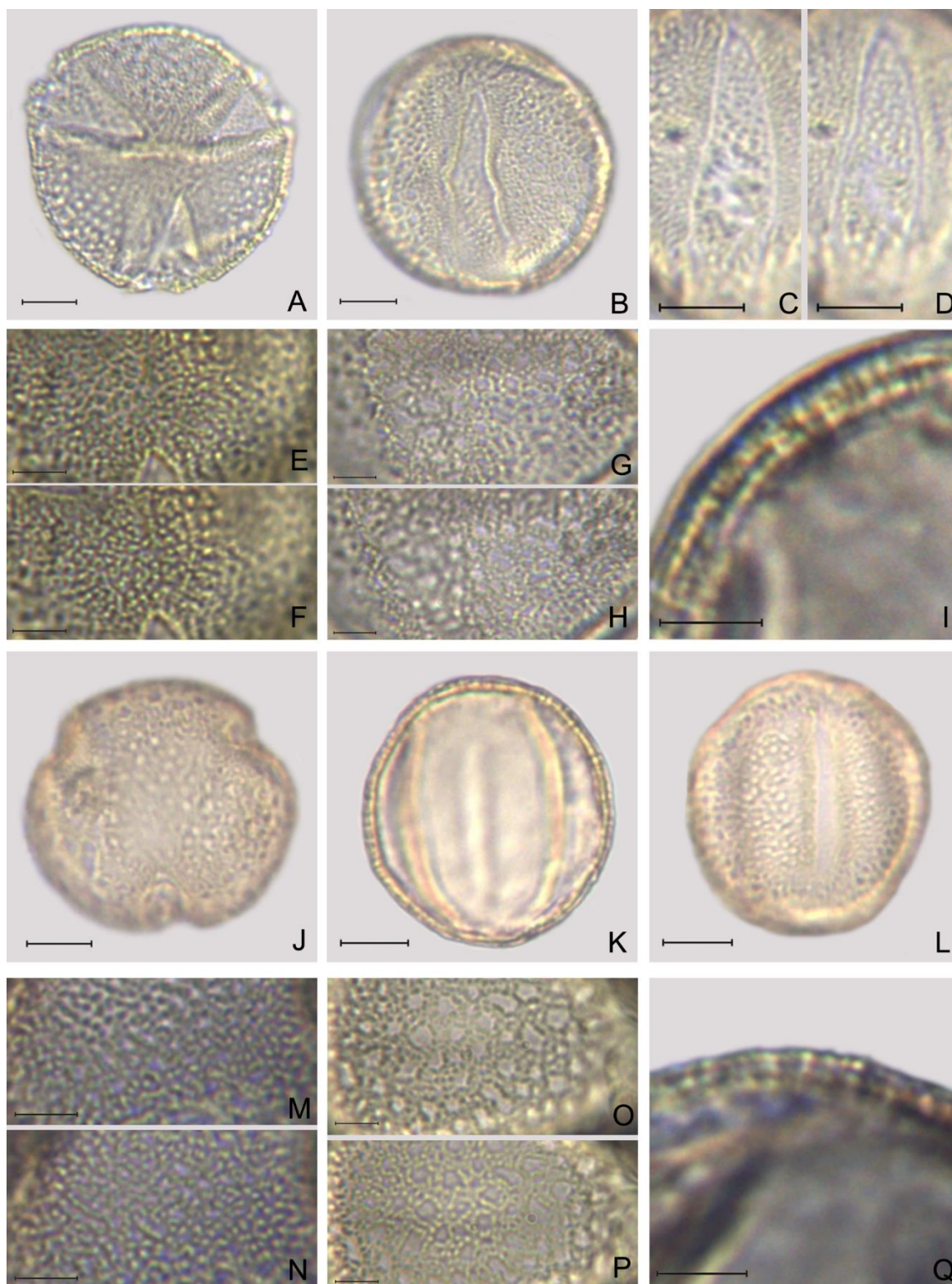


Figura 9. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(I) *N. fritschii*: (A) vista polar, (B) vista equatorial, (C)-(D) análise de L.O., com detalhe na endoabertura, (E)-(F) análise de L.O. no apocolpo, (G)-(H) análise de L.O. no mesocolpo. (I) Exina. (J)-(Q) *N. hirtellus*: (J) vista polar, (K) vista equatorial, (L) vista equatorial com detalhe na abertura, (M)-(N) análise de L.O. no apocolpo, (O)-(P) análise de L.O. no mesocolpo, (Q) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(C)-(D)-(I)-(J)-(K)= 10 μ m, Demais imagens = 5 μ m.

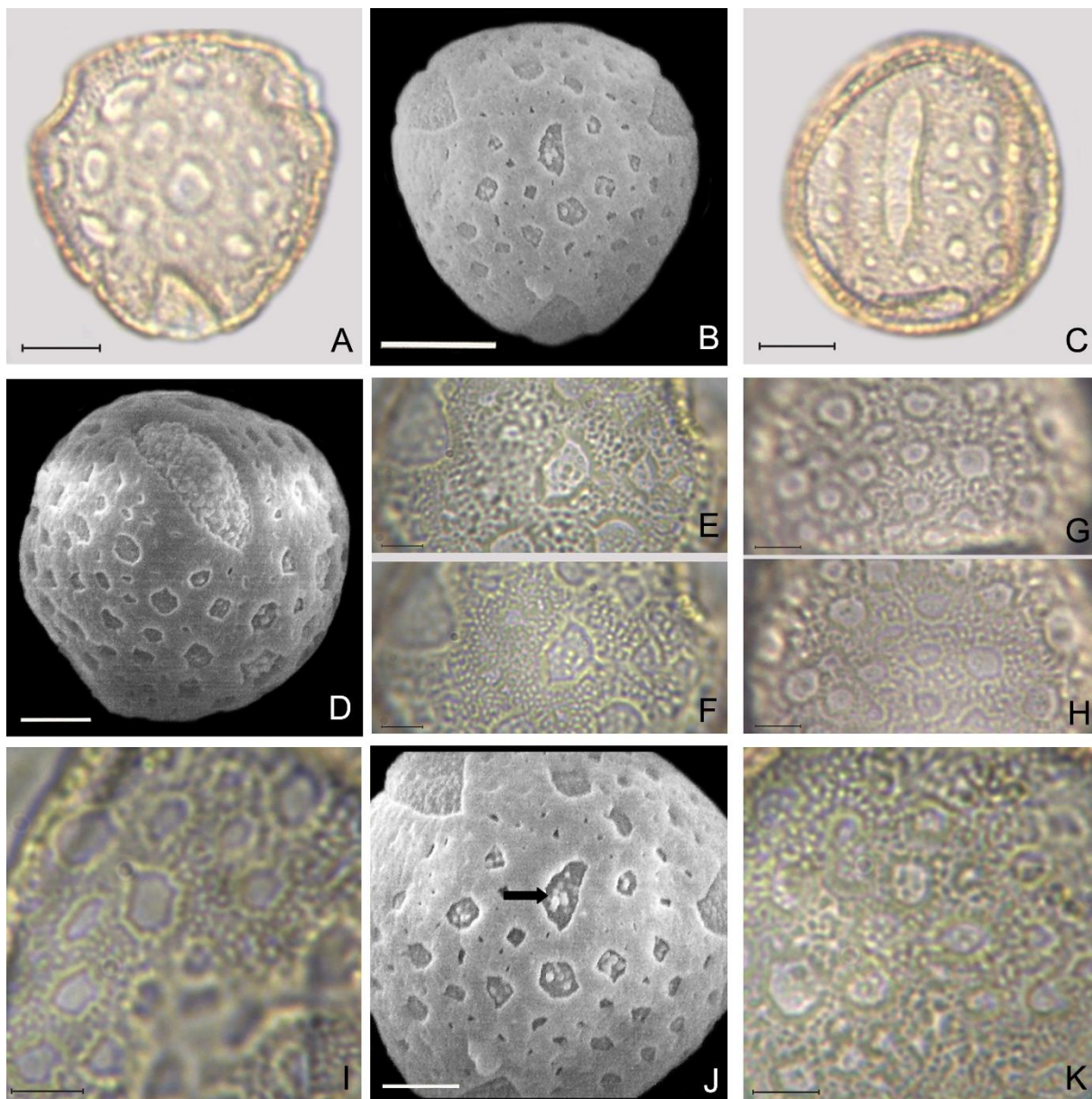


Figura 10. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(K) *N. lanceolatus*: (A) vista polar, (B) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, vista polar, (C) vista equatorial, com detalhe no colpo, (D) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, vista equatorial, (E)-(F) análise de L.O. no apocolpo, (G)-(H) análise de L.O. no mesocolpo, (I) ornamentação circular em torno dos lúmens, (J) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, seta: columelas visíveis, (K) columelas visíveis dentro dos lúmens, microscopia de luz. Escalas: Imagens (A)-(B)-(C)= 10 μm , Demais imagens = 5 μm .

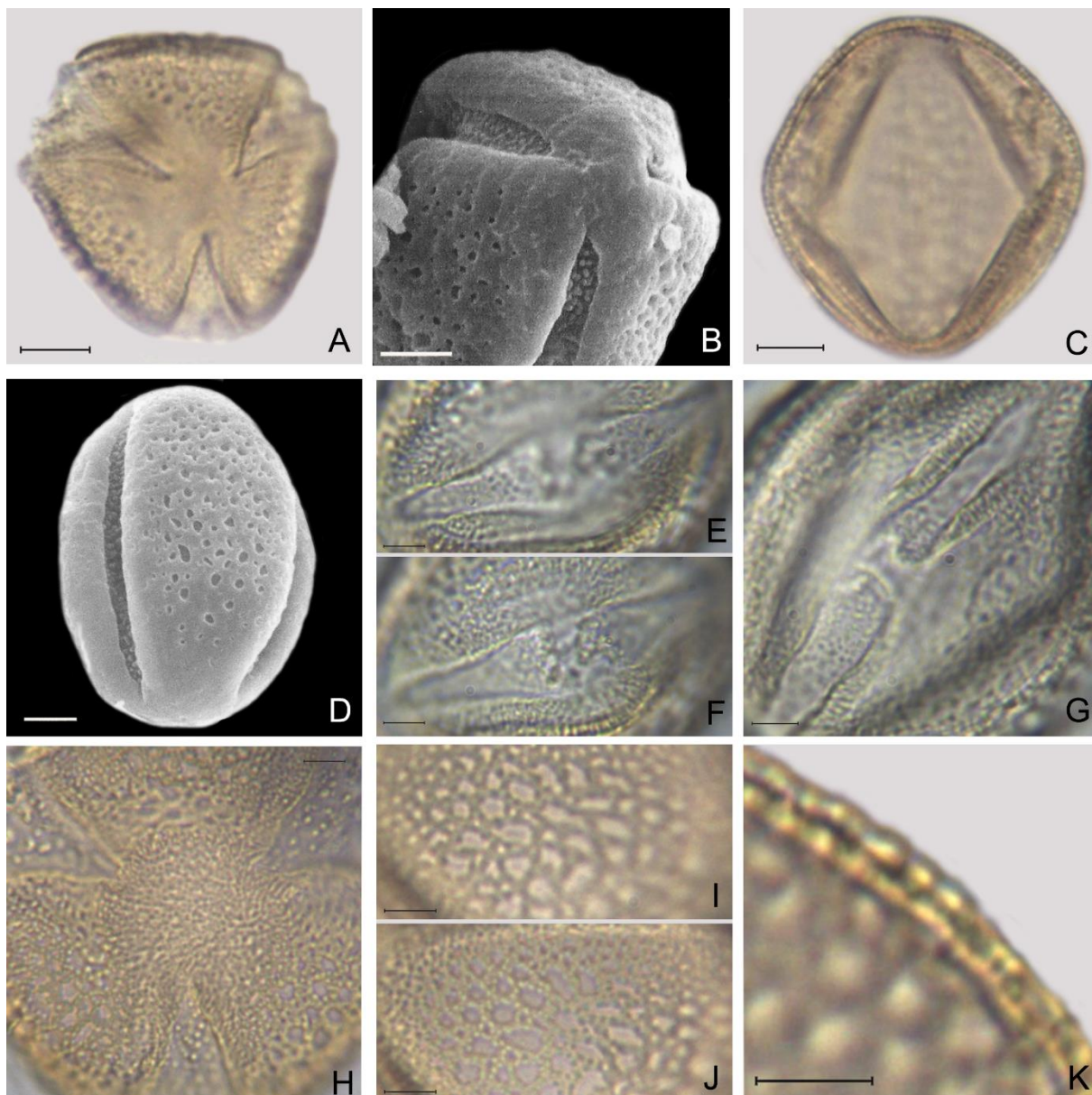


Figura 11. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(K) *N. pycnophyllus*: (A) vista polar, (B) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, vista polar, foco na diferenciação de ornamentação entre as regiões do apocolpo e mesocolpo, (C) vista equatorial, (D) eletromicrografia microscopia eletrônica de varredura, vista equatorial, (E)-(F) análise de L.O. na endoabertura, detalhe na ornamentação, (G) detalhe na endoabertura em forma de H, (H) região do apocolpo, com detalhe na diferenciação entre a região do mesocolpo, (I)-(J) análise de L.O. no mesocolpo (K) exina. Escalas: Imagens (A)-(C)= 10 μm , Demais imagens = 5 μm .

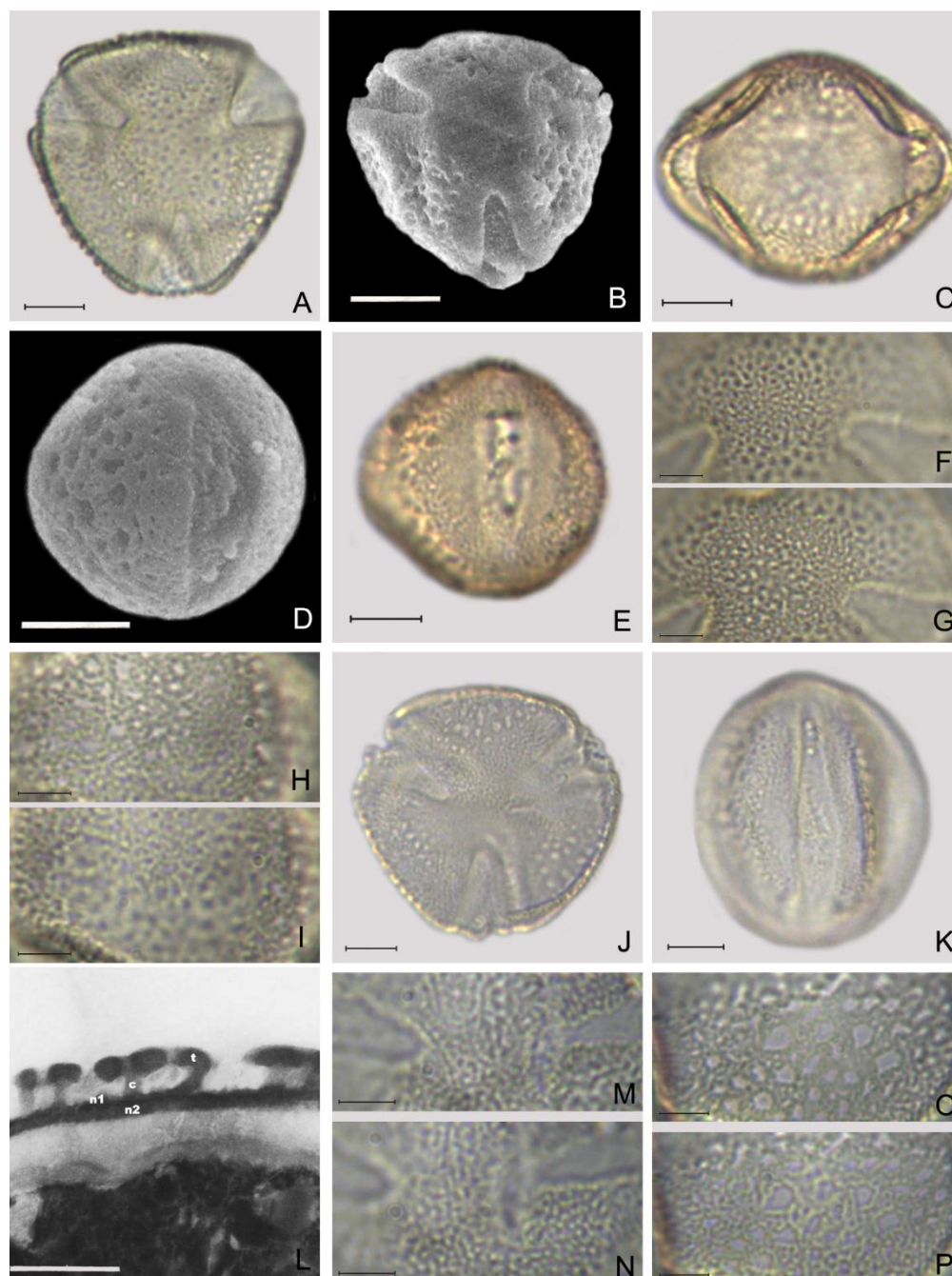


Figura 12. Grãos de pólen de *Nematanthus*. (A)-(I) *N. sp.*: (A) vista polar, (B) eletromicrografia em microscopia eletrônica de varredura, vista polar, detalhe na diferenciação de ornamentação entre as regiões do apocolpo e mesocolpo, (C) vista equatorial, (D) eletromicrografia a em microscopia eletrônica de varredura, vista equatorial, detalhe membrana granulada do colpo e perfurações da exina próximo a região apertutal, (E) vista equatorial, detalhe na endoabertura, (F)-(G) análise de L.O. no apocolpo, (H)-(I) análise de L.O. no mesocolpo. (J)-(P) *N. tessmannii*: (J) vista polar, (K) vista equatorial, (L) eletromicrografia de microscopia eletrônica de transmissão (t= teto, c= columela, n1= nexina 1, n2 = nexina 2) (M)-(N) análise de L.O. no apocolpo, (O)-(P) análise de L.O. no mesocolpo. Escalas: Imagens (L) = 1,5 μm (A-E) - (J-L) = 10 μm , Demais imagens = 5 μm .

4.1.4. *Paradrymonia* Hanst.

Espécies estudadas: *P. ciliosa* (Mart.) Wiehler (Figura 13A-I); *P. decurrens* (CV Morton) Wiehler (Figura 13I-P); *P. densa* (C H Wright) Wiehler (Figura 14A-F) e *P. hypocryta* Wiehler (Figura 14G-O).

Tamanho: Para as espécies de *Paradrymonia* o tamanho do grão de pólen apresentou-se como médio e variando de médio a grande para a espécie *P. densa* (Tabela 14, 15). Para os valores de diâmetros, ocorreu uma variação grande nas medidas. Em vista polar, o diâmetro equatorial variou de 27,50 a 62,50 μm , sendo *P. decurrens* a espécie a apresentar o menor valor da média deste diâmetro (32,50 μm) e *P. densa* (54,42 μm) o maior valor da média (Tabela 14).

Em vista equatorial, para o diâmetro polar, a variação das medidas ocorrem entre 35,00 a 62,50 μm , e para o diâmetro equatorial, entre 27,50 μm e 50,00 μm , sendo a espécie *P. decurrens* possuindo a menor média (40,30 μm e 34,75 μm , respectivamente) e *P. densa* (58,10 μm e 46,70 μm) apresentando a maior média para os dois diâmetros desta vista (Tabela 14).

Forma: A forma nos grão de pólen variaram entre: oblato-esferoidal a prolato-esferoidal (*P. hypocryta*, Figura 14H, Tabela 15, 16); oblato-esferoidal a prolato (*P. decurrens*, Figura 13J, Tabela 15, 16); prolato-esferoidal a subprolato (*P. ciliosa* Figura 13B, Tabela 15, 16) e prolato-esferoidal a prolato (*P. densa*, Figura 14B, Tabela 15, 16). *P. decurrens* foi a espécie que apresentou a maior variação na forma dos grãos de pólen (relação P/E), enquanto que *P. ciliosa* representa a menor variação (Tabela 16). O âmbito da maioria das espécies de *Paradymonia* são subcirculares (Figura 13I, 14A, G), com exceção de *P. decurrens* que apresentou-se subtriangular (Figura 13).

Abertura: Os grãos de pólen apresentam-se como zonoaperturados; 3-colporados, apresentando colpos muito largo (*Paradrymonia ciliosa*, Tabela 16) ou estreita (para as demais espécies). Todas as espécies apresentam colpos longos, com extremidades afinadas e margem (Figura 13A, I, 14A, G, Tabela 16). Endoaberturas quando visíveis, são lolongadas, porém de difícil visualização para os grãos de pólen da espécie *P. densa*. *P. densa* apresentou o maior valor de comprimento de colpo (47,86 μm) e o menor valor de largura (1,18 μm), enquanto que

P. decurrens apresenta o menor valor de comprimento do colpo (30,04 μm) e *P. ciliosa* apresenta o maior valor de largura do colpo (8,83 μm). Para a medida de margem, a espécie *P. densa* apresenta margem mais espessa se comparado com as demais espécies (Tabela 16). A espécie *P. hypocryta* apresenta no colpo uma membrana apertural granulada, persistente mesmo após a acetólise.

Exina: Semitectada, foveolada para *Paradrymonia densa* (Figura 14C-D), microrreticulada para *P. hypocryta* (Figura 14I-J, K-L) e reticulada para as demais espécies, heterobrocada (Figuras 13D-G, L-O, Tabela 15, 17) apresentando médias de lúmens entre 0,74 a 1,93 μm e muro 0,49 a 0,82 μm na região do apocolpo e 0,85 a 2,07 μm de média de lúmen e entre 0,55 a 1,27 de média de muro na região do mesocolpo. Mesmo tendo uma ampla variação de medidas de muro e lúmen, não existe variação de ornamentação entre as regiões do meso μm colpo e apocolpo, porém a espécie *P. densa* apresenta valores bem diferentes entre as duas regiões, possuindo valores de lúmens e muros, bem menores na região do apocolpo em comparação a região do mesocolpo (Tabela 17). A camada de exina apresentou-se fina para a maioria das espécies, com exceção de *P. densa* que apresentou exina espessa (Tabela 17). Além disso, todas as espécies apresentaram grãos de pólen com a camada de sexina mais espessa que a camada de nexina, sendo a espécie *P. densa* (Figura 14F, Tabela 17) apresentando a maior espessura de exina e *P. decurrens* (Figura 13P, Tabela 17) como a menor. Os muros apresentam-se como em sua maioria sendo simplescolumelados, com exceção de *P. densa* que apresenta muros duplicolumelados (Figura 14E), mas em ambos os casos os muros são retos e lúmens lisos. Nas espécies *P. densa* e *P. hypocryta* foi possível observar o ápice dos báculos dentro dos retículos e o tamanho do lúmen se mantém constante por todo o grão de pólen, diferente das espécies *P. ciliosa* e *P. decurrens*, que a medida que os lúmens se aproximam das zonas de aberturas, existe uma diminuição de seus tamanhos.

Através da microscopia eletrônica de varredura as fotomicrografias de *P. decurrens* (Figura 13J) conferem a ornamentação reticulada por todo o grão de pólen, com muros retos e lisos e lúmens heterobrocados, com formas e tamanhos variados.

Tabela 14. Medidas dos diâmetros equatoriais e diâmetros polares, dos grãos de pólen das espécies de *Paradrymonia* (n=25). Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm), \bar{x} = média aritmética (μm), $s\bar{x}$ = desvio padrão da média (μm), S = desvio padrão da amostra (μm), IC = intervalo de confiança a 95 % (μm), CV = coeficiente de variabilidade (%). (*n<25).

Espécies	(X _{mim} – X _{max})	$\bar{x} \pm s\bar{x}$ (μm)	S(μm)	IC (μm)	CV (%)
Diâmetro equatorial em vista polar					
<i>P. ciliosa</i>	(35,00 – 45,00)	39,80 \pm 0,45	2,24	(38,87 – 40,73)	5,64
<i>P. decurrens</i> *	(27,50 – 37,50)	32,50 \pm 0,66	2,89	(31,11 – 33,89)	8,88
<i>P. densa</i> *	(47,50 – 62,50)	54,42 \pm 1,17	4,23	(51,87 – 56,98)	7,77
<i>P. hypocryta</i>	(40,00 – 50,00)	42,10 \pm 0,38	1,90	(41,32 – 42,88)	4,51
Diâmetro polar em vista equatorial					
<i>P. ciliosa</i>	(42,50 – 50,00)	45,60 \pm 0,43	2,17	(44,70 – 46,50)	4,76
<i>P. decurrens</i>	(35,00 – 47,50)	40,30 \pm 0,75	3,77	(38,74 – 41,86)	9,36
<i>P. densa</i>	(52,50 – 62,50)	58,10 \pm 0,56	2,82	(56,94 – 59,26)	4,86
<i>P. hypocryta</i>	(37,50 – 47,50)	42,20 \pm 0,47	2,35	(41,23 – 43,17)	5,56
Diâmetro equatorial em vista equatorial					
<i>P. ciliosa</i>	(35,00 – 43,75)	39,25 \pm 0,40	2,01	(38,42 – 40,08)	5,12
<i>P. decurrens</i>	(27,50 – 42,50)	34,75 \pm 0,84	4,21	(33,01 – 36,49)	12,11
<i>P. densa</i>	(40,00 – 50,00)	46,70 \pm 0,62	3,12	(45,41 – 47,99)	6,69
<i>P. hypocryta</i>	(40,00 – 45,00)	42,55 \pm 0,38	1,89	(41,77 – 43,33)	4,45

Tabela 15. Caracterização morfológica dos grãos de pólen das espécies de *Paradrymonia* (n=25). P = pequeno, M = médio, G = grande, OE = oblato-esferoidal, PE = prolato-esferoidal, SP = subprolato, PR = prolato. (** não visualizado).

Espécies	Tamanho	Forma (\bar{x}) intervalo	Abertura	Endoabertura	Ornamentação Apocolpo	Ornamentação Mesocolpo
<i>P. ciliosa</i>	M	PE – SP	3-colporado	lolongada	Reticulada	Reticulada
<i>P. decurrens</i>	M	(SP) OE – PR	3-colporado	lolongada	Reticulada	Reticulada
<i>P. densa</i>	M - G	(SP) PE – PR	3-colporado	**	Reticulada	Foveolada
<i>P. hypocryta</i>	M	OE – PE	3-colporado	lolongada	Microrreticulada	Microrreticulada

Tabela 16. Média aritmética em μm , das medidas das aberturas, endoaberturas, apocolpos e forma dos grãos de pólen das espécies de *Paradrymonia* (n=10). Compr. = Comprimento, Larg. = Largura, Marg.= Margem do colpo. I.colpo = Índice do colpo, I.A.P. = Índice da área polar, \bar{x} = média aritmética (μm), Xmin = menor valor observado (μm), Xmax = maior valor observado (μm). (*n<10) (– ausência. ** não visualizado).

Espécies	Colpo (μm)			I.Colpo	Endoabertura (μm)		Apocolpo (μm)	I.A.P.	Forma (μm) \bar{x} (X _{mim} – X _{max})
	Compr.	Larg.	Marg.		Compr.	Larg.			
<i>P. ciliosa</i>	34,88	8,83	0,89	4,44	10,82	7,05	17,16	0,43	1,16 (1,06 – 1,29)
<i>P. decurrens</i>	30,04	4,17	1,07	8,34	12,77	4,28	12,42	0,38	1,16 (0,94 – 1,38)
<i>P. densa</i>	47,86	1,18	5,56	39,57	**	**	16,99	0,31	1,24 (1,10 – 1,39)
<i>P. hypocryta</i>	37,53	4,95	1,11	8,60	13,61	3,65	11,48	0,27	0,99 (0,89 – 1,20)

Tabela 17. Média aritmética, em μm das medidas da exina e ornamentação dos grãos de pólen das espécies de *Paradrymonia* (n=10). \bar{x} = média aritmética (μm), X_{min} = menor valor observado (μm), X_{max} = maior valor observado (μm).

Espécies	Exina Total (μm)	Teto (μm)	Sexina (μm)	Nexina (μm) _r	Retículo Apocolpo(μm) _r		Retículo Mesocolpo(μm)	
					Muro	Lúmen	Muro	Lúmen
					\bar{x} ($X_{\text{mim}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{mim}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{mim}} - X_{\text{max}}$)	\bar{x} ($X_{\text{mim}} - X_{\text{max}}$)
<i>P. ciliosa</i>	2,21	0,68	1,42	0,78	0,76 (0,58–1,12)	1,93 (1,29–2,57)	0,79 (0,66–1,02)	1,49 (1,10–2,09)
<i>P. decurrens</i>	2,00	0,64	1,34	0,65	0,61 (0,53–0,80)	1,37 (0,95–2,23)	0,85 (0,63–1,07)	1,31 (0,80–2,04)
<i>P. densa</i>	4,69	2,20	3,44	1,25	0,82 (0,47–1,09)	0,98 (0,74–1,34)	1,27 (0,87–1,84)	2,07 (1,53–2,65)
<i>P. hypocryta</i>	2,17	0,68	1,42	0,75	0,49 (0,34–0,68)	0,74 (0,53–0,90)	0,55 (0,39–0,79)	0,85 (0,55–1,23)

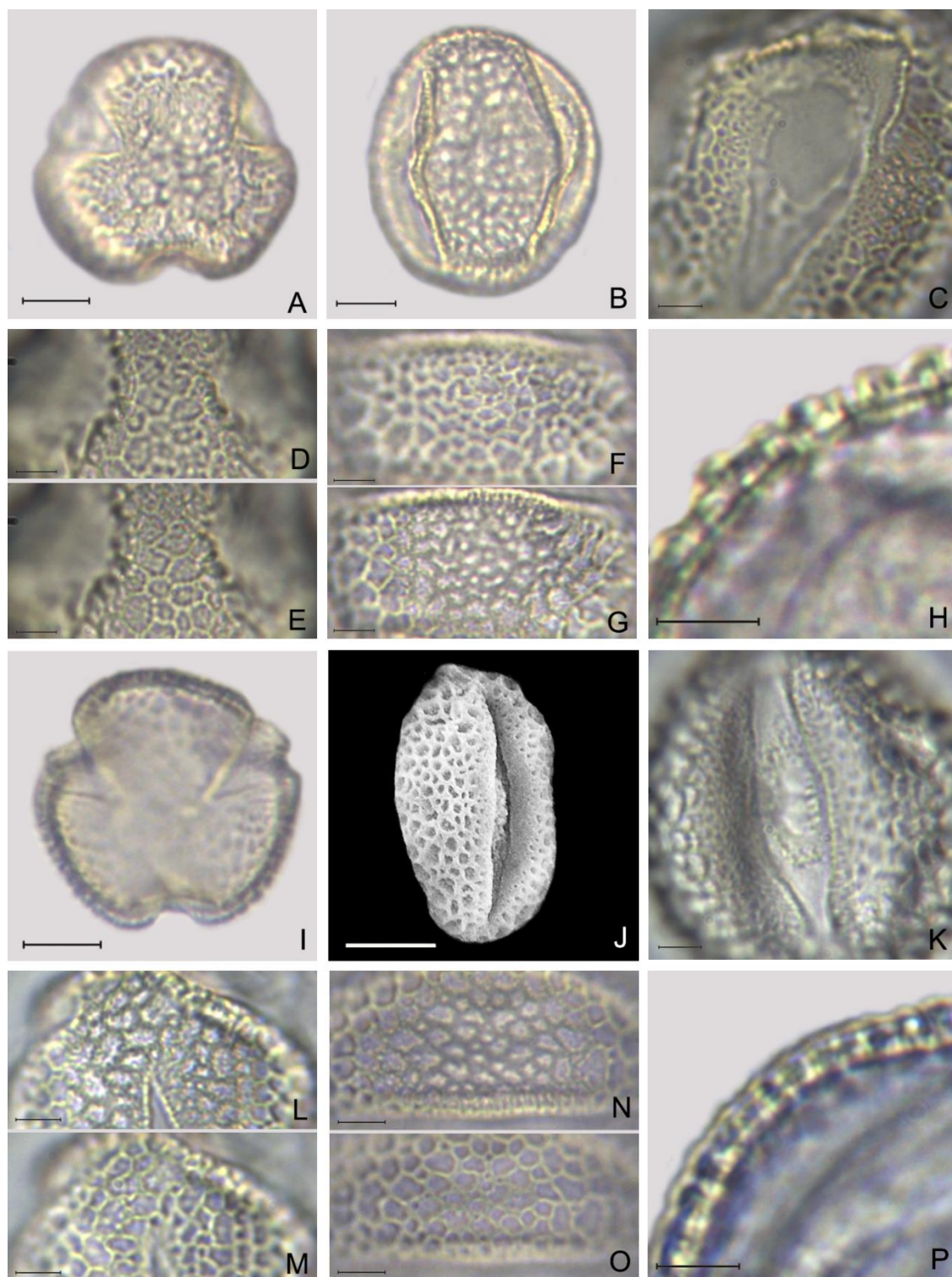


Figura 13. Grãos de pólen de *Paradyrmonia*. (A)-(I) *P. ciliosa*: (A) vista polar, (B) vista equatorial, (C) vista equatorial, com detalhe na endoabertura, (D)-(E) análise de L.O. no apocolpo, (F)-(G) análise de L.O. no mesocolpo. (H) exina. (I)-(P) *P. decurrens*: (I) vista polar, (J) eletromicrografia de microscopia eletrônica de varredura, vista equatorial, foco na endoabertura (L)-(M) análise de L.O. no apocolpo, (N)-(O) análise de L.O. no mesocolpo. (P) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(I)-(J) = 10 μm , Demais imagens = 5 μm .

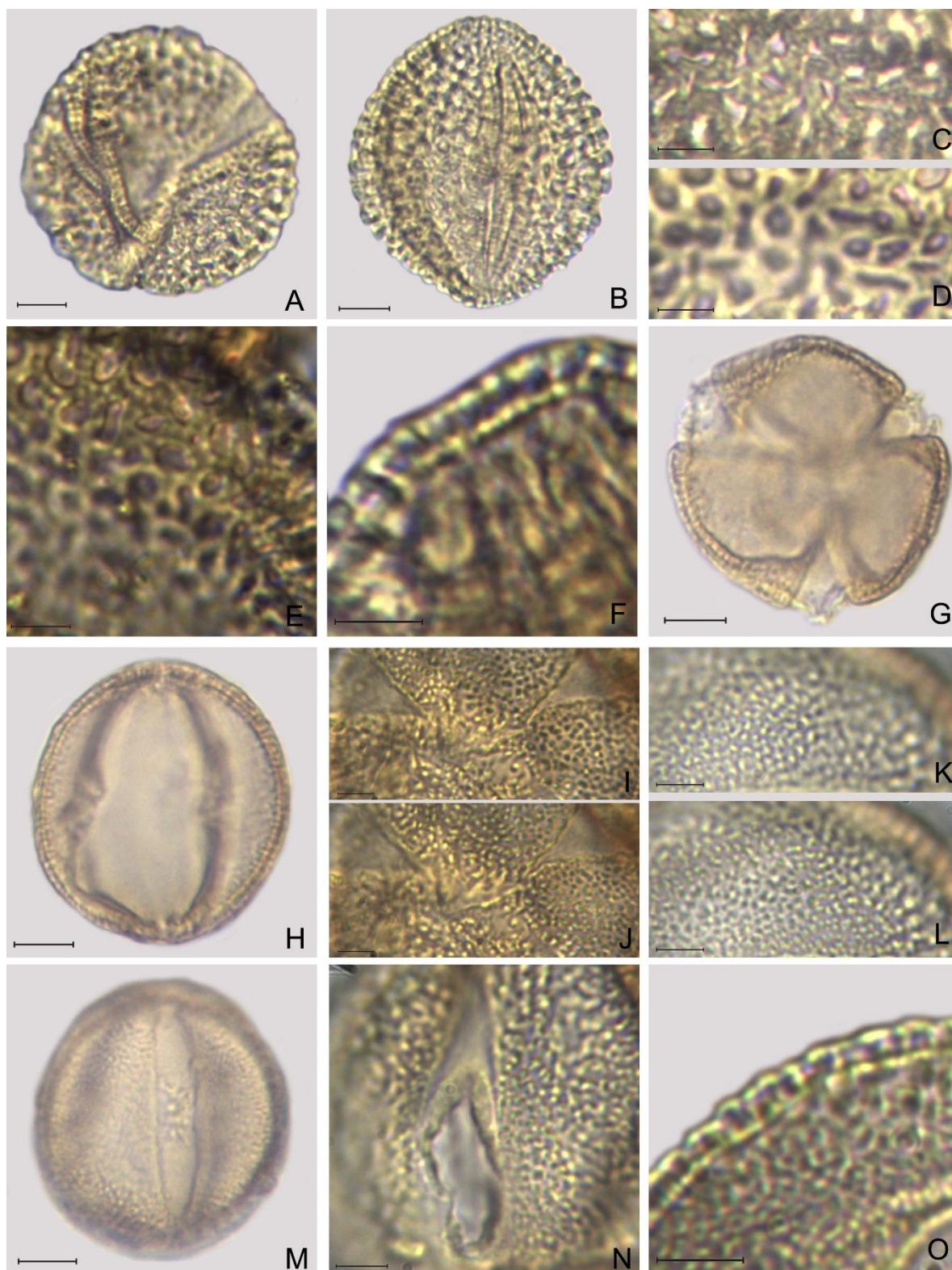


Figura 14. Grãos de pólen de *Paradymonia*. (A)-(F) *P. densa*: (A) vista polar, (B) vista equatorial, (C)-(D) análise de L.O. no mesocolpo. (E) fudo muro duplicolumelado, (F) exina. (G)-(O) *P. hypocryta*: (G) vista polar, (H) vista equatorial, (I)-(J) análise de L.O. no apocolpo, (K)-(L) análise de L.O. no mesocolpo. (M) vista equatorial, foco na abertura (N) endoabertura, (O) exina. Escalas: Imagens (A)-(B)-(G)-(H) = 10 μ m, Demais imagens = 5 μ m

4.2. Chave polínica

1. Grãos de pólen 3-colpados.....2
 2. Ornamentação da região do apocolpo igual ao da região do mesocolpo.....3
 3. Ornamentação microrreticulada, apresentando colpos estreitos e longos.....*Nematanthus tessmannii*
 - 3'. Ornamentação microrreticulada, apresentando colpos estreitos e curtos.....4
 4. Lúmens apresentando perfurações..... *Nematanthus hirtellus*
 - 4'. Lúmens lisos (sem perfurações).....*Codonanthopsis uleana*
 - 2'. Ornamentação da região do apocolpo diferente ao da região do mesocolpo.....5
 5. Ornamentação foveolada..... *Nematanthus lanceolatus*
 - 5'. Ornamentação microrreticulada.....6
 6. Grão de pólen exclusivamente grandes (50,00-100,00 µm de diâmetro).....7
 7. Colpos curtos com extremidades arredondadas.*Codonanthopsis calcarata*
 - 7'. Colpos longos com extremidades afiladas.....*Codonanthopsis crassifolia*
 - 6'. Grãos de pólen grandes e médios (25,01-49,99 µm de diâmetro).....8
 8. Colpos sem constrição mediana e exina fina (entre 0,05 a 0,10 µm de espessura).....*Codonanthe mattos-silvae*
 - 8'. Colpos sem constrição mediana e exina muito fina (<0,05 µm de espessura).....9
 9. Colpos curtos com extremidades arredondadas.....*Codonanthopsis ulei*
 - 9'. Colpos longos com extremidades afiladas.....*Codonanthe serrulata*
 - 1'. Grãos de pólen 3-colporados.....10
 10. Ornamentação da região do apocolpo igual ao da região do mesocolpo.....11
 11. Ornamentação reticulada no apocolpo e mesocolpo.....12
 12. Grãos de pólen com âmbito subcircular e colpo largo.....*Paradrymonia ciliosa*
 - 12'. Grãos de pólen com âmbito subtriangular e colpo estreito.....*Paradrymonia decurrens*
 - 11'. Ornamentação microrreticulada no apocolpo e mesocolpo.....13

13. Grãos de pólen exclusivamente pequenos (entre 10,00 μm a 25,00 μm de diâmetro)..... *Codonanthe gibossa*
- 13'. Grãos de pólen exclusivamente médios (entre 25,00 μm e 50,00 μm de diâmetro).....14
14. Colporo largo (I.Col 5-7)..... *Codonanthe carnososa*
- 14'. Colporo estreito (I.Col >7).....15
15. Colporo muito longo (I.A.P <0,25)..... *Codonanthe devosiana*
- 15'. Colporo longo (I.A.P. 0,25-0,50).....16
16. Colporo com extremidade afilada e microrretículos nas regiões do apocolpo e mesocolpo, entre 0,50 a 1,00 μm *Paradrymonia hypocryta*
- 16'. Colporo com extremidade arredondada e retículos na região do apocolpo <0,50 μm17
17. Grãos de pólen com âmbito subtriangulares e colporos apresentando membrana granulada e forma de H..... *Codonanthe cordifolia*
- 17'. Grãos de pólen com âmbito subcircular e colporos não apresentando membrana granulada..... *Codonanthe gracilis*
- 10'. Ornamentação da região do apocolpo diferente ao da região do mesocolpo.....18
18. Apocolpo microrreticulado e mesocolpo foveolado.....19
19. Grãos de pólen com âmbito subcircular, apresentando colporo com extremidade afilada e exina espessa..... *Paradrymonia densa*
- 19'. Grãos de pólen com âmbito subtriangular, apresentando colporo com extremidade arredondada e exina fina..... *Nematanthus australis*
- 18'. Apocolpo microrreticulado e mesocolpo reticulado.....20
20. Lúmens apresentando perfurações.....21
21. Grãos de pólen subtriangulares, apresentando colporo estreito e exina duplicolumelado com muros retos..... *Nematanthus. fornix*

- 21'. Grãos de pólen subcirculares, apresentando colporo largo e exina simplescolumelada com muros curvos*Nematanthus. fritschii*
- 20'. Lúmens lisos (sem perfurações).....22
- 22.Colporos largos.....23
- 23.Grãos de pólen subcirculares com colporos muito longos e extremidades afiladas, apresentando exina fina.....*Nematanthus crassifolius*
- 23'. Grãos de pólen subtriangulares com colporos longos e extremidades arredondadas, apresentando exina muito fina.....*Nematanthus sp.*
- 22'. Colporos estreitos.....24
- 24.Colporo sem constrição mediana e sem membrana granulada, apresentando exina fina*Nematanthus corticola*
- 24'. Colporo em forma de H com membrana granulada, apresentando exina muito fina..... *Nematanthus phycnophyllus*

4.3. Análises quantitativas

4.3.1. Medidas de diâmetro

Para a análise dos dados quantitativos, foram considerados os diâmetros (polar e equatorial) em vista equatorial para todas as espécies de Gesneriaceae (Figuras 15, 16, 17, 18 e 19). Analisando as médias e o intervalo de confiança das medidas dos diâmetros dos grãos de pólen, foi possível observar uma diferença na ordem crescente dos valores, comparando-se as espécies de cada gênero (Figuras 15, 16, 17 e 18) e posteriormente de todos os gêneros estudados (Figura 19).

Para as espécies do gênero *Codonanthe*, em diâmetro polar: *C. gibbosa* separou-se das demais espécies por apresentar os menores valores, em ordem crescente, as espécies *C. mattos-silvae*, *C. cordifolia* e *C. gracilis*, não se separam entre si, mas separam-se das demais espécies, formando um grupo contínuo. *C. serrulata*, apresenta-se isolada das demais espécies, entretanto, as medidas de intervalo de confiança dessa espécie, sobrepõe as espécies *C. gracilis*, que apresenta valores de diâmetro menores que os de *C. serrulata* e *C. carnososa* que apresenta valores maiores do que a espécie em questão. Os grãos de pólen de *C. carnososa* e *C. devosiana*, apresentam em ordem crescente os maiores valores, formando um grupo contínuo, separando-se das demais espécies (Figura 15A).

Em relação ao diâmetro equatorial, a espécie *Codonanthe gibbosa* apresentou novamente os menores valores, separando-se das demais espécies. *C. mattos-silvae*, apresentando-se isolado das demais espécies, possui o maior intervalo de confiança, porém, não sobrepõe as espécies *C. gibbosa* e *C. corticola*. As espécies, *C. corticola* e *C. gracilis*, continuam a formar um grupo de valores intermediários, separados das demais espécies. *C. gracilis* e *C. carnososa* formam, nos valores de diâmetro equatorial, um grupo e *C. serrulata* apresentou-se como a espécie de maior valor para o respectivo diâmetro e separa-se das demais espécies, sobrepondo seus valores de intervalo de confiança, sobre as medidas da espécie *C. carnososa* (Figura 15B).

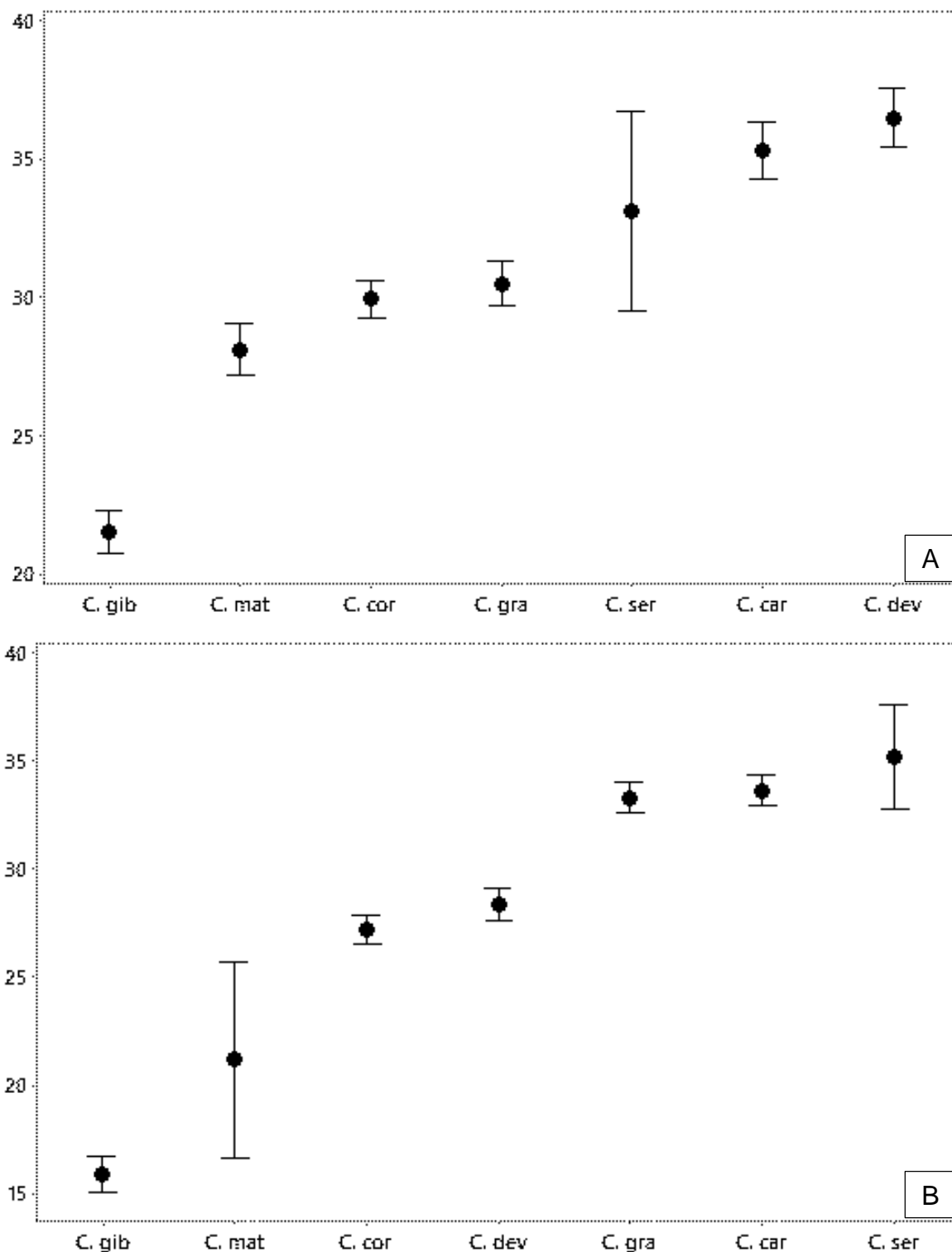


Figura 15. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de *Codonanthe*. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em μm . C.car = *C. carnosa*, C. cor = *C. cordifolia*, C. dev = *C. devosiana*, C. gib = *C. gibbosa*, C. gra = *C. gracilis*, C. mat = *C. mattos-silvae* e C. ser = *C. serrulata*.

Para o gênero *Codonanthopsis*, as espécies analisadas em diâmetro polar, apresentam-se separadas entre si. Em ordem crescente, temos: *C. uleana*, *C. ulei*, *C. crassifolia* e *C. calcarata*. Nessa distribuição, as espécies *C. uleana* e *C. ulei*, apresentam-se mais próximas com os menores valores, enquanto que as espécies *C. crassifolius* e *C. calcarata*, possuem os maiores valores (Figura 16A). Para o diâmetro equatorial, as espécies apresentam-se na mesma sequência crescente, das medidas do diâmetro polar. *C. uleana* apresenta-se isolada das demais espécies, apresentando o menor valor de diâmetro, *C. ulei* e *C. crassifolia* formam um grupo, separando-se das demais espécies e *C. calcarata*, apresenta-se isolada das demais espécies, apresentando os maiores valores das medidas do diâmetro equatorial (Figura 16B).

Os grãos de pólen das espécies analisadas do gênero *Nematanthus*, apresentam-se, dentro das medidas de diâmetro polar, como: *N. fornix*, isolado das demais espécies, por apresentar os menores valores; *N. sp.*, *N. corticola*, *N. lanceolatus* e *N. pycnophyllus*, estão separadas entre si e separadas das demais espécies, apresentando os valores menores das medidas de diâmetro polar; *N. hirtellus*, *N. tessmannii*, *N. australis* e *N. crassifolius*, formam um grupo contínuo, com valores intermediários, cujos grãos de pólen se separam dos demais. As medidas de intervalo de confiança da espécie *N. hirtellus* sobrepõe as medidas de *N. tessmannii*. E por fim, a espécie *N. fritschii* isola-se das demais, por apresentar os maiores valores de diâmetro polar (Figura 17A).

Quanto as medidas de diâmetro equatorial, *Nematanthus fornix*, como no diâmetro polar, apresentou os menores valores e encontra-se isolada das demais espécies. *N. australis* e *N. corticola*, formam um grupo e separam-se das demais espécies, sendo as medidas de intervalo de confiança de *N. australis* sobrepõe-se sob as medidas de *N. corticola*. As espécies *N. lanceolatus* e *N. hirtellus* e as espécies *N. sp.* e *N. pycnophyllus*, formam respectivamente grupos contínuos de medidas intermediárias, que se separam entre as outras espécies, mas não entre os grupos formados. O último grupo contínuo, apresenta as espécies de maiores medidas de diâmetro equatorial, formado por: *N. fritschii*, *N. tessmannii* e *N. crassifolius*, isolando-se das demais espécies (Figura 17B).

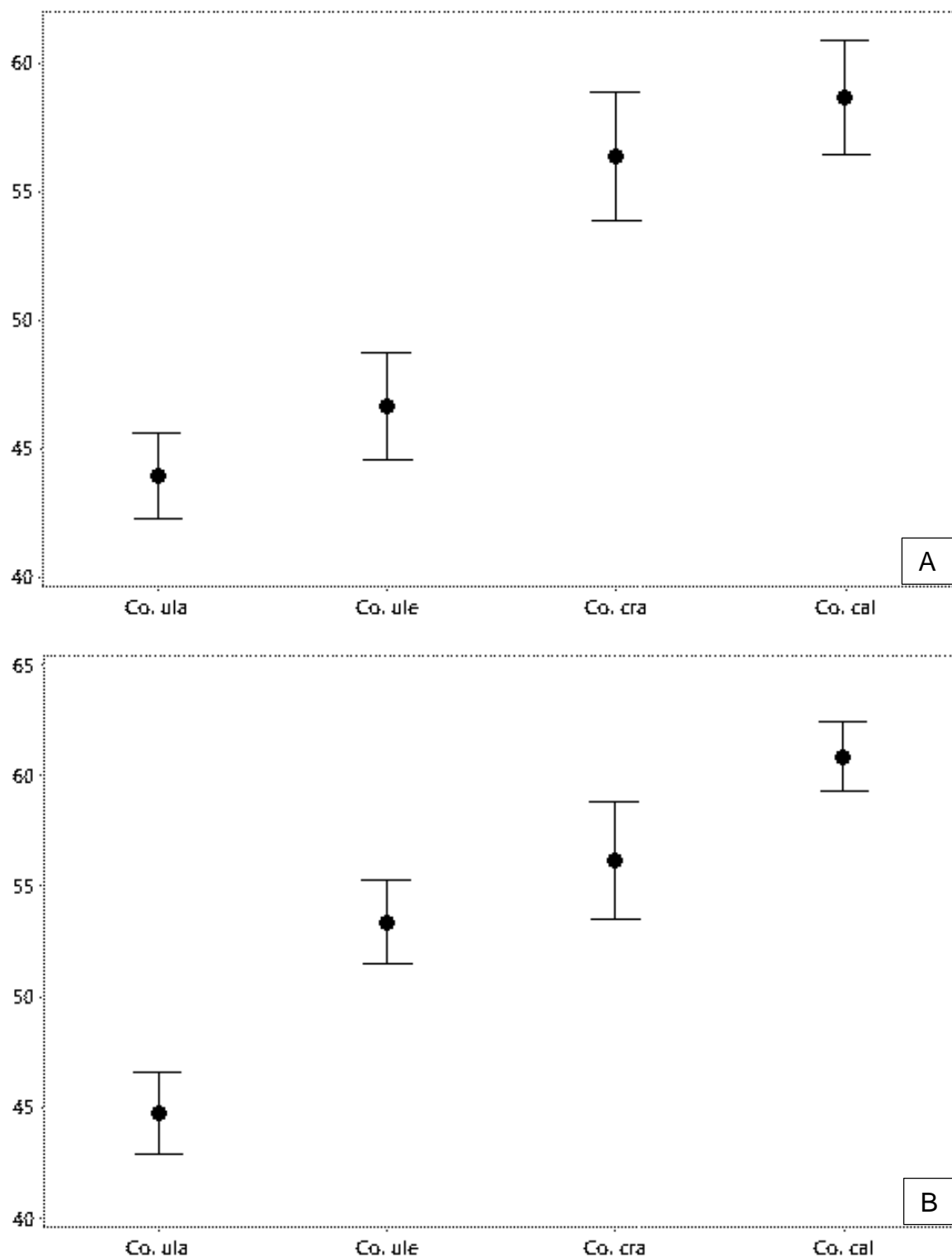


Figura 16. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de *Codonanthopsis*. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em µm. Co. cal = *C. calcarata*, Co. cra = *C. crassifolia*, Co. ula = *C. uleana* e Co. ule = *C. ulei*.

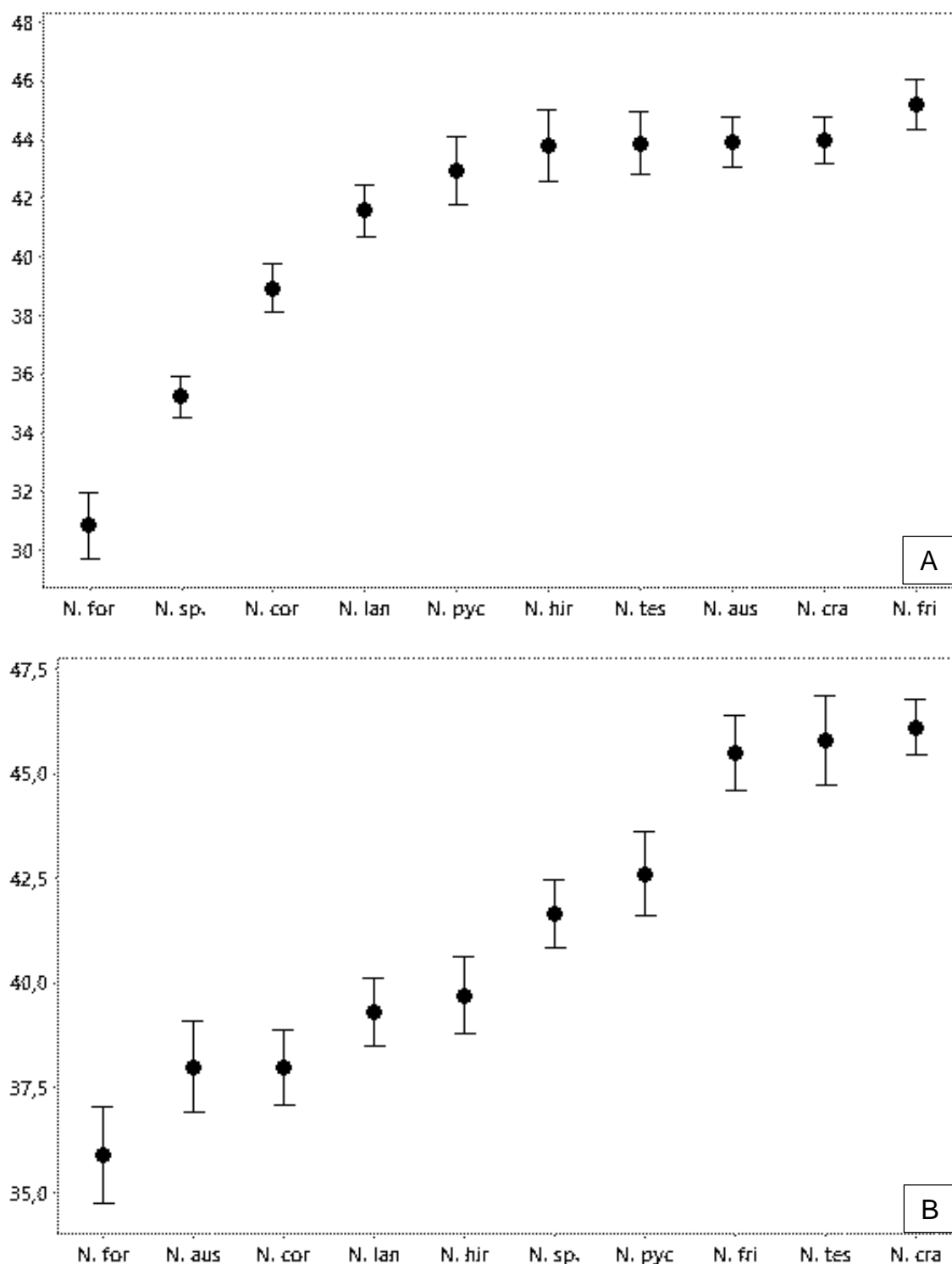


Figura 17. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de *Nematanhus*. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em µm. N. aus = *N. australis*, N. cor = *N. corticola*, N. cra = *N. crassifolius*, N. for = *N. fornix*, N. fri = *N. fritschii*, N. hir = *N. hirtellus*, N. lan = *N. lanceolatus*, N. pyc = *N. pycnophyllus*; N. sp. = *N. sp.*, N. tes = *N. tessmannii*

Para as medidas dos grãos de pólen em diâmetro polar, das espécies de *Paradrymonia*, temos a sequência crescente: *P. decurrens*, *P. hypocryta*, *P. ciliosa* e *P. densa*. As espécies separam-se entre si, sendo *P. densa* a espécie mais isolada, uma vez que apresenta os grãos de pólen com os maiores valores de diâmetro polar (Figura 18A). Já em relação ao diâmetro equatorial, as espécies novamente formam uma sequência crescente, tendo como a espécie de menor valor *P. decurrens* e de maior valor, mais isolada, *P. densa*, porém, as espécies restantes invertem a sequência, apresentando-se como *P. ciliosa* apresentando menores valores de diâmetro equatorial em comparação a *P. hypocryta* (Figura 18B).

Comparando todas as espécies estudadas e suas respectivas medidas de diâmetros polar, verificou-se que:

- a) *Codonanthe gibbosa*, apresentou-se como a espécie que possui as menores medidas de diâmetro polar, isolando-se das demais espécies (Figura 19A).
- b) Forma-se um grupo contínuo crescente com as espécies: *Codonanthe mattos-silvae*, *C. cordifolia*, *C. gracilis* e *Nematanthus fornix*, onde não se separam entre si, mas separam-se das demais espécies, possuindo os menores valores de diâmetro polar (Figura 19A).
- c) A espécie *Codonanthe serrulata*, isolou-se das demais, porém, suas medidas de intervalo de confiança sobrepõe as medidas do diâmetro polar das espécies: *C. gracilis* e *N. fornix* que apresentam valores menores de medidas se comparado com *C. serrulata* e as espécies *N. sp.* e *C. carnososa* que apresentam valores maiores (Figura 19A).
- d) Levando em consideração o diâmetro polar, as espécies: *Nematanthus sp.*, *C. carnososa*, *C. devosiana*, *N. cordifolius*, *Paradrymonia decurrens*, *N. lanceolatus*, *P. hypocryta*, *N. hirtellus*, *N. tessmannii*, *Codonanthopsis uleana*, *N. australis*, *N. crassifolius*, *N. fritschii*, *P. ciliosa* e *C. ulei*, formam um grupo contínuo cujos grãos de pólen se separam das demais espécies, apresentando valores intermediários de medidas de diâmetro (Figura 19A).
- e) Dentro do grupo contínuo apresentado no item anterior, algumas espécies apresentam suas medidas de intervalo de confiança em sobreposição a

medidas de outras espécies. A espécie *Paradrymonia decurrens* sobrepõem suas medidas de intervalo de confiança à espécie *Nematanthus lanceolatus*; *Codonanthopsis uleana* sobrepõe suas medias para as espécies *N. hirtellus* e *N. tessmannii*, que apresentam medias de valores de diâmetros inferiores a *C. uleana* e para as espécies *N. australis* e *N. crassifolius* que apresentam medias maiores (Figura 19A).

- f) A espécie *Codonanthopsis crassifolia* apresentou-se isoladas das demais espécies, apresentando valores maiores de diâmetro polar (Figura 19A).
- g) As duas últimas espécies (*Paradrymonia densa* e *Codonanthopsis calcarata*) formam um grupo, que representa as espécies que possuem os maiores valores de diâmetro polar, apresentam-se isoladas das demais espécies. A espécie *C. calcarata*, ainda sobrepões suas medidas de intervalo de confiança nas medidas de *P. densa* (Figura 19A).

Considerando agora as medidas dos grãos de pólen de todas as espécies estudadas, em relação ao diâmetro equatorial, temos:

- a) A espécie *Codonanthe gibbosa* apresentou-se isolada, separando-se das demais espécies por apresentar os menores valores de diâmetro equatorial, assim como em relação ao diâmetro polar (Figura 19B).
- b) Os grãos de pólen de *Codonanthe mattos-silvae*, *C. corticola* e *C. devosiana*, não se separam entre si, mas se separam das demais espécies, formando um grupo que apresenta os menores valores de diâmetro equatorial.
- c) As espécies *Codonanthe gracilis*, *C. carnosa*, *P. decurrens*, *C. serrulata*, *Nematanthus fornix*, *N. australis*, *N. cordifolius*, *P. ciliosa*, *N. lanceolatus*, *N. hirtellus*, *N. sp.*, *N. hypocryta*, *N. pycnophyllus*, *C. uleana*, *N. fritschii*, *N. tessmannii*, *N. crassifolius* e *P. densa* formam um grupo contínuo cujos grãos de pólen se separam dos das demais espécies, possuindo valores intermediários de diâmetro equatorial (Figura 19B).
- d) Dentro do principal grupo contínuo, para as medidas de diâmetro equatorial, a espécie *Codonanthe serrulata* sobrepõe suas medidas de intervalo de

confiança a espécie *C. carnos*a e a espécie *Codonanthopsis uleana* sobrepões suas medidas a espécie *N. fritschii* (Figura 19B).

- e) Os grãos de pólen das espécies *Codonanthopsis ulei* e *C. crassifolia*, separam-se das demais espécies, por apresentar valores maiores de diâmetro equatorial.
- f) E por fim, a espécie *Codonanthopsis calcarata* isolou-se das demais espécies apresentando-se como o grão de pólen que possui as maiores medidas de diâmetro equatorial (Figura 19B).

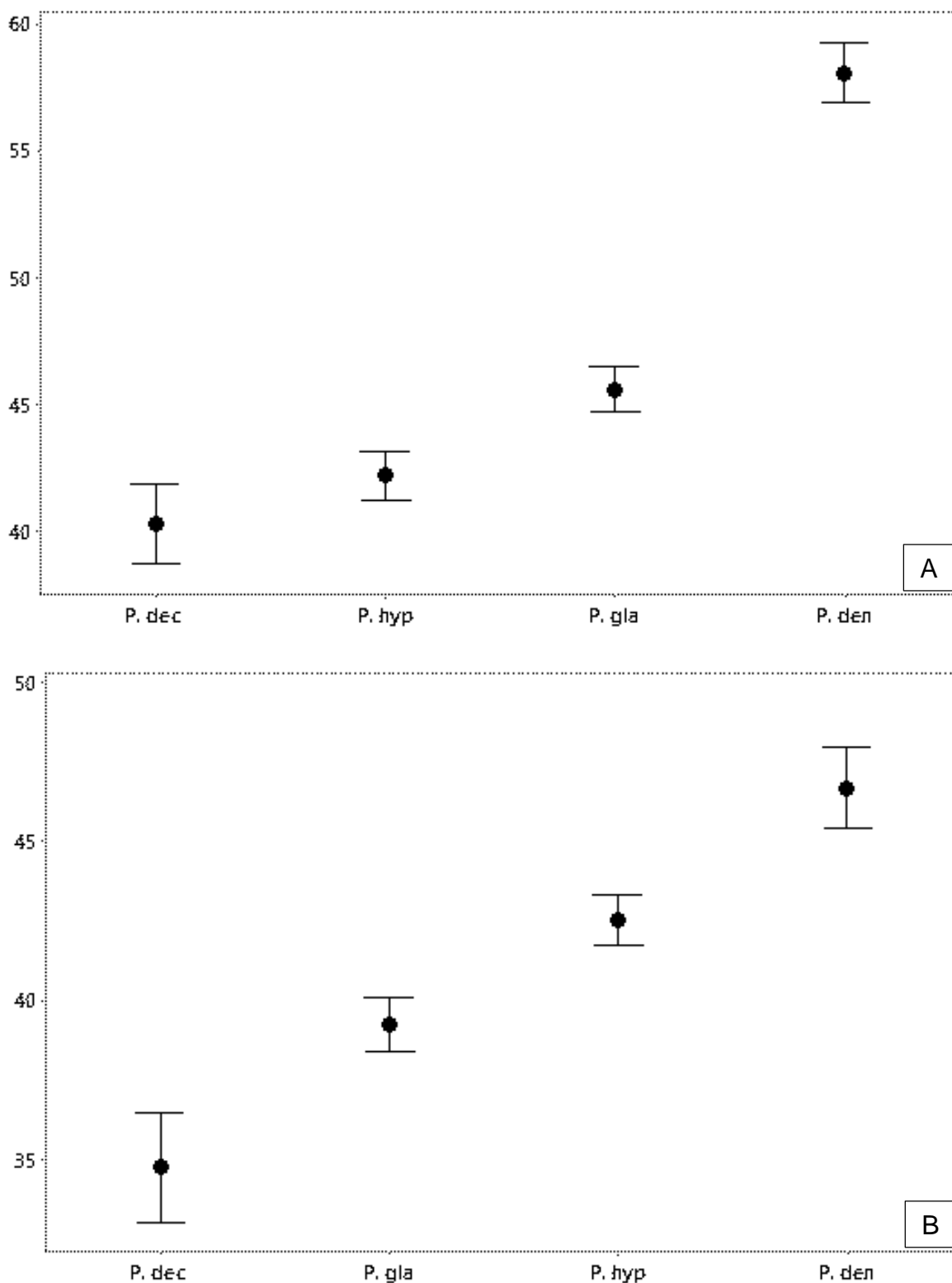


Figura 18. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de *Paradyrmonia*. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em μm. *P. cil* = *P. ciliosa*, *P. dec* = *P. decurrens*, *P. den* = *P. densa* e *P. hyp* = *P. hypocryta*.

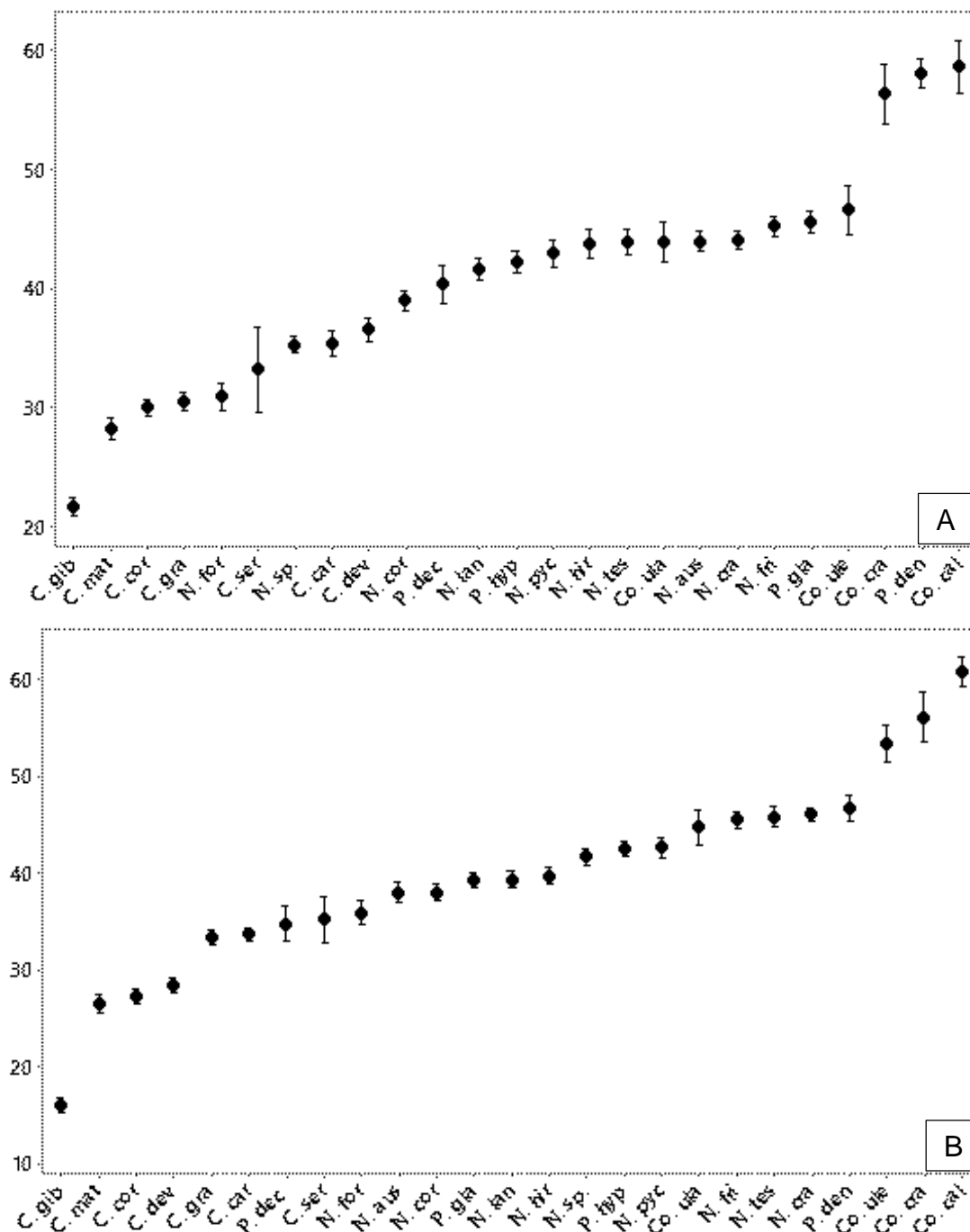


Figura 19. Representação gráfica da média e dos intervalos de confiança da média a 95% das medidas dos grãos de pólen de *Paradyrmonia*. (A) Diâmetro polar em vista equatorial (B) Diâmetro equatorial em vista equatorial. Os limites superiores e inferiores representam o intervalo de confiança. Escala em µm. C. car = *C. carnosa*, C. cor = *C. cordifolia*, C. dev = *C. devosiana*, C. gib = *C. gibbosa*, C. gra = *C. gracilis*, C. mat = *C. mattos-silvae*, C. ser = *C. serrulata*, Co. cal = *C. calcarata*, Co. cra = *C. crassifolia*, Co. ula = *C. uleana*, Co. ule = *C. ulei.*, N. aus = *N. australis*, N. cor = *N. corticola*, N. cra = *N. crassifolius*, N. for = *N. fornix*, N. fri = *N. fritschii*, N. hir = *N. hirtellus*, N. lan = *N. lanceolatus*, N. pyc = *N. pycnophyllus*; N. sp. = *N. sp.*, N. tes = *N. tessmannii*, P. cil = *P. ciliosa*, P. dec = *P. decurrens*, P. den = *P. densa* e P. hyp = *P. hypocyta*.

4.3.2. Análise multivariada

Para a análise de componentes principais (ACP) foram utilizadas 17 variáveis métricas dos grãos de pólen (Tabela 18). Para a variável forma, uma vez que apresenta uma ampla variação entre todos os gêneros, na análise de componentes principais, foram utilizadas a média aritmética dos valores desta variável para todas as espécies (Tabela 4, 8, 12 e 15). A análise de componentes principais representa uma análise exploratória dos dados e em seus dois primeiros eixos (Figura 20) resumiu 71,1% da variabilidade total dos dados.

De modo geral a análise multivariada ordenou as espécies em função principalmente das medidas de colpo (largura do colpo, índice do colpo e margem do colpo) e as medidas de lúmen dos retículos (lúmen do mesocolpo e lúmen do apocolpo), formando dois grandes grupos distintos baseados na distribuição do segundo eixo da ACP, além disso, as características de lúmen do mesocolpo, lúmen do apocolpo, margem do colpo e o diâmetro polar em vista equatorial isolaram a espécie *P. densa*, das demais, por apresentar valores altos destas medidas, se comparado com as demais (Figura 20).

O primeiro eixo da ACP explicou sozinho, 36,92% da variabilidade total dos dados em função das variáveis métricas analisadas, apresentando como as principais, largura do colpo (CLAR) e o índice do colpo (ICOL) (Tabela 18). Neste eixo, nota-se uma separação na ordenação das espécies, de forma que quase todas as espécies de *Nematanthus* (com exceção de *N. australis* e *N. hirtellus*) apareceram do lado positivo do eixo. *C. uleana*, também aparece separada das demais espécies do seu gênero no lado positivo do eixo 1. Essa separação ocorre principalmente pelas espécies do lado negativo possuírem os maiores valores de largura do colpo (variando entre 4,16 a 8,83 μm) e os menores valores de índice do colpo (variando entre 4,44 a 8,60 μm), enquanto as espécies do lado positivo, apresentam os menores valores de largura do colpo (1,18 μm a 2,96 μm) e os maiores valores de índice do colpo (9,72 a 39,57 μm) (Figura 20).

O segundo eixo resumiu sozinho, 34,13% da variância em função dos valores associados principalmente os lúmens do apocolpo (LUMA) e mesocolpo (LUMM), margem do colpo (MARG) e do diâmetro polar em vista equatorial (DPVE) (Tabela

18). Todas as espécies de *Codonanthe* permaneceram unidas do lado negativo do eixo, principalmente por apresentar lúmens na região do apocolpo e diâmetro polar em vista equatorial com os menores valores se comparado com as demais espécies (respectivamente 0,31 a 0,47 μm e 21,54 a 36,50 μm). As espécies de *Nematanthus* e a espécie *C. uleana* que apresentam-se posicionadas também no eixo negativo, apresentam valores de lúmens do apocolpo e diâmetro polar em vista equatorial próximas aos encontrados pelas espécies de *Codonanthe*. No lado positivo do eixo, estão posicionadas as espécies que apresentam medidas de lúmens da região do apocolpo, maiores que 0,50 μm e valores de diâmetro polar em vista equatorial maiores que 40,3 μm (Figura 20).

Tabela 18. Coeficientes de correlação de Pearson e Kendall entre as variáveis métricas dos grãos de pólen e os dois primeiros eixos da ordenação pela PCA para as espécies estudadas de Gesneriaceae.

Variáveis		Componentes Principais	
		Eixo 1	Eixo 2
DEVP	(diâmetro equatorial em vista polar)	-0.0989	-0.2913
DPVE	(diâmetro polar em vista equatorial)	-0.0958	-0.3020
DEVE	(diâmetro equatorial em vista equatorial)	-0.1729	-0.2982
FORM	(forma dos grãos de pólen)	0.0419	-0.0001
CCOM	(comprimento do colpo)	-0.1122	-0.1909
CLAR	(largura do colpo)	-0.6702	-0.0164
MARG	(margem do colpo)	0.1359	-0.3586
ICOL	(índice do colpo)	0.6526	-0.2884
IAP	(índice da área polar)	0.0229	-0.0257
EXIN	(exina)	0.0020	-0.2091
TETO	(teto)	0.0451	-0.1854
SEXI	(sexina)	0.0182	-0.2143
NEXI	(nexina)	-0.0140	-0.0858
MURA	(muro do retículo do apocolpo)	-0.0866	-0.2277
LUMA	(lúmen do retículo do apocolpo)	-0.1493	-0.3176
MURM	(muro do retículo do mesocolpo)	-0.0852	-0.2168
LUMM	(lúmen do retículo do mesocolpo)	-0.0551	-0.3934

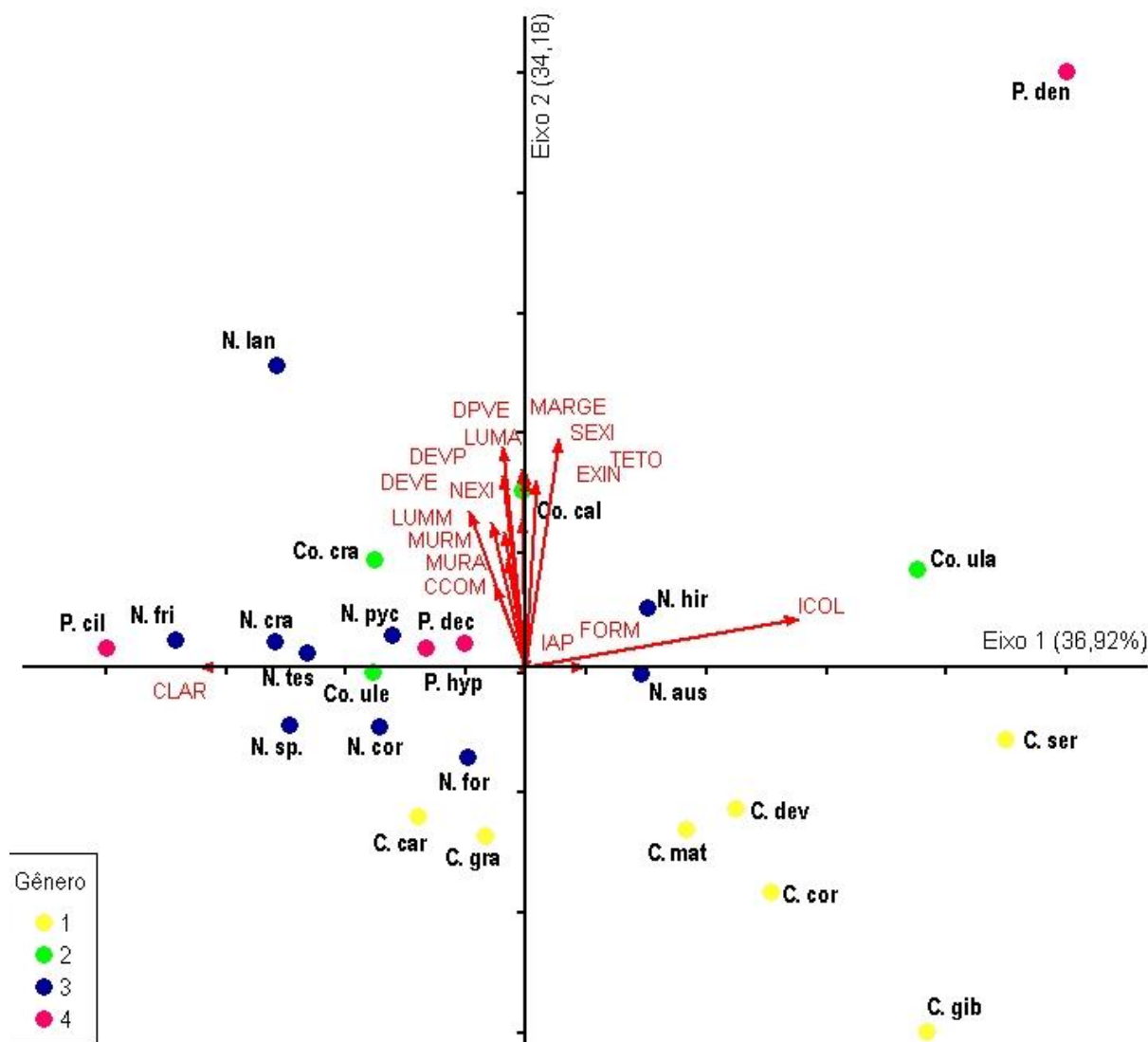


Figura 20. Ordenação pela Análise de Componentes Principais das espécies de Gesneriaceae em função das variáveis métricas dos grãos de pólen. Gênero 1 = *Codonanthe*, Gênero 2 = *Codonanthopsis*, Gênero 3 = *Nematanthus* e Gênero 4 = *Paradrymonia*. C.car = *C. carnosa*, C. cor = *C. cordifolia*, C. dev = *C. devosiana*, C. gib = *C. gibbosa*, C. gra = *C. gracilis*, C. mat = *C. mattos-silvae*, C. ser = *C. serrulata*, Co. cal = *C. calcarata*, Co.cra = *C. crassifolia*, Co.ula = *C. uleana*, Co. ule = *C. ulei.*, N. aus = *N. australis*, N. cor = *N. corticola*, N. cra = *N. crassifolius*, N. for = *N. fornix*, N. fri = *N. fritschii*, N. hir = *N. hirtellus*, N. lan = *N. lanceolatus*, N. pyc = *N. pycnophyllus*; N. sp. = *N. sp.*, N. tes = *N. tessmannii*, P. cil = *P. ciliosa*, P. dec = *P. decurrens*, P. den = *P. densa* e P. hyp = *P. hypocryta*, CCOM = comprimento do colpo; CLAR = largura do colpo, MARG = margem do colpo; IAP = índice da área polar; ICOL = índice do colpo; DPVE= diâmetro polar em vista equatorial; DEVP=diâmetro equatorial em vista polar; DEVE: diâmetro equatorial em vista equatorial; SEXI= sexina; NEXI= nexina; EXIN=exina; MURA = muro do retículo no apocolpo e LUMA= lúmen do retículo no apocolpo; MURM= muro do retículo no mesocolpo; LUMM= lúmen do retículo no mesocolpo e FORM= forma do grão de pólen.

5. Discussão

De acordo com a revisão de literatura, os trabalhos palinológicos referentes as espécies dos gêneros *Codonanthe*, *Codonanthopsis* e *Nematanthus* foram os de Williams (1978), Melhem e Mauro (1973), Roubik e Moreno (1991), Melhem et al. (2003), Fourny et al. (2010) e Gasparino et al. (2013, 2014). Para o gênero *Paradrymonia*, ainda não foram realizados trabalhos palinológicos, sendo este estudo o primeiro a analisar a morfologia polínica de suas respectivas espécies.

Williams (1978), visando a importância do estudo sobre a sistemática das espécies neotropicais de Gesneriaceae, estudou os grãos de pólen de 30 espécies da subfamília Gesnerioideae, pertencentes a quatro tribos (hoje subtribos) neotropicais Gloxinieae, Nepeantheae, Beslerieae e Episcieae. O autor descreve os grãos de pólen das espécies de Gloxinieae como uniformes, alterando entre si quanto as variações de retículos da exina, tamanho do lúmen e diferenciação quanto as bordas na região do mesocolpo, podendo apresentar-se como reticuladas ou sólidas (WILLIAMS, 1978). Para as únicas espécies estudadas das tribos Nepeantheae e Beslerieae o autor descreve as espécies como similares aos encontrados em Gloxinieae (atual subtribo Gloxiniinae). Já para as espécies pertencentes a tribo Episcieae (atual subtribo Columneinae), o autor descreve grãos de pólen como sendo bastante diversos, principalmente pela forma, tamanho e ornamentação (WILLIAMS, 1978).

A grande variação quanto à forma e ornamentação, também é observada nos grãos de pólen dos gêneros aqui estudados. A forma foi o caráter de maior variação entre todos os caracteres polínicos analisados, não sendo possível caracterizar nenhum gênero quanto a uma única forma. O caráter ornamentação, variou entre os gêneros estudados, podendo identificar padrões de ornamentações entre *Nematanthus*, representados por espécies com diferenciação de retículos entre as regiões do apocolpo e mesocolpo e *Paradrymonia* apresentando ornamentação reticulada, porém, para *Codonanthe* e *Codonanthopsis*, a diferenciação dos grãos de pólen quanto a ornamentação, se tornam mais difíceis, uma vez que as espécies apresentam ornamentações microrreticuladas.

Os maiores valores de diâmetros dos grãos de pólen analisados foram observados nas espécies de *Codonanthopsis*, entretanto, este caráter não pode ser utilizado para separar as espécies dos demais gêneros. As características aqui encontradas, corroboram com a descrição apresentada por Williams (1978), tanto para as espécies descritas dentro da tribo Episcieae, quanto as características, principalmente de ornamentação, descritas para as espécies das demais tribos neotropicais estudadas pelo autor, comparando-as com as espécies analisadas neste trabalho.

Para o autor, (WILLIAMS, 1978) os resultados encontrados, mesmo baseados principalmente em duas tribos de Gesnerioideae, sugerem um olhar especial para a estrutura do grão de pólen, podendo ser útil para a delimitação dos gêneros e a compreensão das relações entre os gêneros neotropicais e as relações entre as próprias tribos. O trabalho apresentado, confirma a sugestão do autor, uma vez que foi possível, principalmente pela variação da ornamentação, diferenciar e separar os gêneros estudados, auxiliando trabalhos taxonômicos posteriores.

Melhem e Mauro (1973) estudaram oito espécies de Gesneriaceae ocorrentes no Estado de São Paulo, destes, três espécies pertencem ao gênero *Nematanthus*. A espécie *Nematanthus bradei* estudada sob o nome *Hypocryta bradei*, *N. fritschii* como *H. fritschii* e *N. fluminensis* (MELHEM; MAURO, 1973).

A espécie *Nematanthus fritschii*, analisada também neste estudo, foi descrito pelos autores como: grãos de pólen apresentando diâmetro polar com média igual a 41,2µm e equatorial igual a 42,9µm, oblato-esferoidal (P/E=0,96), âmbito triangular, 3-colpado, possuindo colpo com cerca de 8,6 µm de largura e 34,8 µm de comprimento, com margem de 1,6 µm e apresentando uma membrana granulada. A exina apresentando 2,0 µm de espessura, com sexina pilada na região polar e próximo a abertura, granulada na membrana do colpo e reticulada no mesocolpo (MELHEM; MAURO, 1973).

A análise realizada no presente estudo apresenta características semelhantes com as encontradas por Melhem e Mauro (1973), diferindo suavemente quanto ao tamanho, onde neste trabalho verificou-se diâmetros polar e equatorial a cima do encontrado pelos autores (45,20 µm e 45,50 µm respectivamente) e principalmente pelo tipo de abertura. Melhem e Mauro (1973) observaram a ornamentação granulada

no colpo da espécie, porém, a endoabertura como verificada neste trabalho, não foi descrita. Este fato pode ocorrer, pela membrana granulada apresentada na abertura, dificultar a visualização da endoabertura nas espécies de *Nematanthus*. Porém, as duas outras espécies de *Nematanthus* estudadas pelos autores, apresentam 3-colporos, possuindo uma escultura de endoabertura similar a letra H (MELHEM; MAURO, 1973), como encontrado nas espécies de *Codonanthe* e *Nematanthus pycnophyllus* deste estudo.

Além das características de aberturas descritas nesse estudo, corroborarem com as encontradas por Melhem e Mauro (1973), nas três espécies de *Nematanthus* analisadas por estes autores, foi descrito uma diferenciação de ornamentação entre as regiões do apocolpo e mesocolpo, além das regiões próximas a abertura dos grãos de pólen, onde o tamanho dos retículos na região polar e de abertura são menores, confirmando a variação no padrão de ornamentação descrito para o gênero em questão.

Roubik e Moreno (1991) estudaram dez espécies de Gesneriaceae ocorrentes na Ilha de Barro Colorado (Panamá), destas espécies, duas pertencem ao gênero *Codonanthopsis*, (*C. crassifolia* e *C. uleana*). Os autores descrevem os grãos de pólen como apresentando âmbito circular, suboblato, 3-colpados, colpos longos, exina reticulada (>2,5 μm) homobrocada, muros simplescolumelados e lúmens com grânulos no seu interior. As espécies diferem entre si pelos diâmetros, sendo *C. crassifolia* apresentando os menores valores (35 – 40 μm) e *C. uleana* os maiores (50 -70 μm) (ROUBIK; MORENO, 1991). Ao analisar as mesma espécies no presente estudo, foi observado uma grande diferenciação entre as características descritas pelos autores (ROUBIK; MORENO, 1991), principalmente quanto ao tamanho das espécies.

Para Roubik e Moreno (1991), os maiores diâmetros pertencem a espécie *Codonanthopsis uleana* e os menores, a espécie *C. crassifolia*, porém, o contrário foi observado no presente estudo. Além da diferenciação quanto ao tamanho, a forma de ambas espécies apresentam-se em um intervalo entre oblato-esferoidal e prolato-esferoidal, diferindo da forma suboblata encontrada pelos autores (ROUBIK; MORENO, 1991). A espessura da exina e sua ornamentação também diferiram entre as análises apresentadas e os autores em questão. Tanto para *C. crassifolia*, quanto

C. uleana os retículos são observados como heterobrocados, além de *C. uleana* apresentar diferenciação de ornamentação entre a região do apocolpo, apresentando-se como microrreticulado e a região do mesocolpo, possuindo ornamentação reticulada. A espessura da exina descrita pelos autores (ROUBIK; MORENO, 1991) foi superior a 2,5 μm , porém, foi observado que *C. crassifolia* apresenta exina com média de 2,3 μm e *C. uleana* 1,71 μm . Os únicos caracteres observados que corroboram com os do trabalho de Roubik e Moreno (1991) foram o âmbito do grão de pólen que apresenta-se como subcircular e muros simplescolumelados.

Melhem e colaboradores (2003) analisaram duas espécies de Gesneriaceae de Campos do Jordão (São Paulo): *Nematanthus fonix* e *Sinningia allogophylla*. *N. fornix* foi descrito como possuindo grãos de pólen médio, com âmbito subtriangular, oblato-esferoidal, 3-colpado, apresentando colpos longos e largos, providos de uma membrana granulada, exina de $\pm 1,8$ μm de espessura, reticulada, heterorreticulada no mesocolpo e microrreticulada junto as aberturas. Os grãos de pólen aqui estudados corroboram com algumas características descritas pelos autores, porém, diferem quanto ao tipo de abertura e suas características. *N. fornix* no presente estudo, apresenta-se como 3-colporado, apresentando colpos longos e estreitos e endoabertura alongada. Melhem et al (2003), assim como Melhem e Mauro (1973), observaram nas espécies de *Nematanthus* uma membrana granulada na abertura, não descrevendo portanto, uma possível endoabertura. As espécies de *Nematanthus* aqui estudadas, em comparação com as espécies analisadas em ambos os trabalhos, apresentam endoaberturas relacionadas as membranas granuladas dos colpos, reforçando assim a ideia, de dificuldade de visualização.

Fourny e colaboradores (2010), realizaram um estudo com 21 espécies de Gesneriaceae, distribuídos em seis gêneros, ocorrentes no Estado do Rio de Janeiro. Dentre os gêneros estudados pelas autoras, sete espécies dos gêneros *Codonanthe* e *Nematanthus* coincidem com as aqui analisadas. Para *Codonanthe*, as espécies analisadas por Fourny et al. (2010) foram *Codonanthe carnososa*, *C. devosiana* e *C. gracilis*, descritos como: grãos de pólen médios, isopolares, prolato-esferoidais (*C. devosiana*), suboblato (*C. gracilis*) e oblato-esferoidais (*C. carnososa*), possuindo âmbito subcircular em *C. gracilis* e subtriangular nas demais espécies (FOURNY et al., 2010). De acordo com os dados encontrados no presente estudo, para as mesmas

espécies analisadas, houve uma variação maior em relação ao caráter forma dos grãos de pólen. *C. carnososa* apresentou-se principalmente como prolato-esferoidal, variando entre oblato-esferoidal e subprolato, *C. devosiana* variando de prolato-esferoidal a prolato e *C. gracilis* variando entre suboblato a oblato-esferoidal. Para o âmbito apenas a espécie *C. carnososa* apresentou-se como subtriangular, enquanto as demais foram descritas como subcirculares. Os outros caracteres apresentados, como forma e polaridade apresentam-se equivalentes aos encontrados por Fourny e colaboradores (2010).

Em relação a conformação da abertura dos grãos de pólen das espécies de *Codonanthe*, Fourny et al. (2010) observou, grãos de pólen 3-colporados, apresentando colpo longos; endoabertura circular em *C. devosiana*, lolongada em *C. carnososa* e ligeiramente lolongada em *C. gracilis*. Ao analisar o mesmo caráter, foi observado em todas as espécies endoaberturas lolongadas, apresentando variação quanto a abertura, descritos como colpos muito longos e largos para *C. carnososa*, muito longos e estreitos para *C. devosiana* e longos e estreitos para *C. gracilis*, além de serem descritos em ambos trabalhos, uma membrana granulada que recobre a abertura.

Para a estrutura da ornamentação dos grãos de pólen, Fourny e colaboradores (2010) descrevem a exina como microrreticulada com perfurações, microrretículos simplescolumelados, com variação no tamanho e forma dos lúmens. Os autores ainda citam que sob microscopia eletrônica de varredura, observou-se em *Codonanthe devosiana* uma diminuição nos retículos na região do apocolpo e a ornamentação quase psilada com perfurações esparsas, enquanto nas demais espécies o padrão de ornamentação se manteve constante, por todo grão de pólen. No presente estudo, não foi possível identificar diferenciação de ornamentação próximo a abertura ou na região do apocolpo, em nenhuma espécie de *Codonanthe*, caráter este, responsável por diferenciar o gênero, principalmente das espécies de *Nematanthus*. Entretanto, foi possível identificar um diminuição no tamanho dos muros e lúmens na região do apocolpo, corroborando com a análise descritiva de ornamentação apresentada por Fourny et al. (2010). Fourny e colaboradores (2010), ainda descrevem as camadas de exina como possuindo sexina tão espessa quanto a nexina em *C. carnososa* e mais espessa do que a nexina nas demais espécies. No presente estudo, todas as espécies

de *Codonanthe* apresentam a camada de sexina mais espessa que a camada de nexina, diferindo dessa forma, a característica em questão, para a espécie *C. carnososa*.

Para as espécies de *Nematanthus*, Fourny e colaboradores (2010) analisaram cinco espécies, destas, duas são descritas no presente estudo: *Nematanthus crassifolius* e *N. hirtellus*. As espécies são caracterizados por apresentar grãos de pólen médios, oblato-esferoidais em *N. crassifolius* e subprolotos *N. hirtellus*, apresentando âmbito subcircular. Os grãos de pólen aqui estudados, corroboram com os dados apresentados pelos autores, diferindo apenas, em *N. hirtellus* que pode apresentar também uma forma oblato-esferoidal.

Para a característica de abertura Fourny et al. (2010), descrevem como 3-colpado *Nematanthus hirtellus* e 3-colporado *N. crassifolius*, possuindo endoabertura lalongada e ambas espécies, o colpo foi caracterizado como sendo longo. Os autores descrevem pela análise de microscopia eletrônica de varredura, *N. crassifolius* apresenta em seu colpo uma margem larga psilada com perfurações, e uma membrana apertural densamente ornamentada em todas as espécies estudadas (FOURNY et al., 2010). Quanto ao tipo de abertura, ambos trabalhos apresentam a mesma classificação, porém, no presente estudo, *N. crassifolius* apresenta colpos muito longos e largos, enquanto *N. hirtellus* curtos e estreitos. Para o tipo de endoabertura em *N. crassifolius*, foi observado como lalongada, diferindo do apresentado por Fourny e colaboradores (2010). Todas as espécies de *Nematanthus* analisadas apresentam margem em seus colpos, e no presente estudo *N. hirtellus* não apresenta membrana apertural ornamentada, assim como mais duas espécies, *N. australis* e *N. corticola*.

As autoras descrevem a exina dos grãos de pólen como, heterorreticulada, apresentando retículos com forma e dimensões variáveis, formando lumens grandes, que diminuem de tamanho próximo à região apertural, e com perfurações na região do apocolpo (FOURNY et al., 2010). No presente trabalho, as espécies de *Nematanthus* foram descritas como possuindo um padrão de ornamentação, representando pela ornamentação microrreticulada na região do apocolpo e reticulada na região do mesocolpo, existe uma tendência na diminuição dos muros e lumens próximos da região apertural, também observado nas espécies estudadas por Fourny e colaboradores (2010). Porém, não são todas as espécies que apresentam

perfurações ao longo da exina, das duas espécies de comparação entre os trabalhos, apenas *N. hirtellus* apresenta exina com perfurações, enquanto *N. crassifolia* apresenta-se como possuindo exina lisa. Outra característica que difere da proposta por Fourny e colaboradores (2010), foi a diferença de espessura entre as camadas de sexina e nexina. Enquanto o presente trabalho, descreveu para todas as espécies estudadas a camada de sexina apresentando-se mais espessa que a camada de nexina, Fourny et al. (2010), observaram a sexina mais espessa do que a nexina para *N. hirtellus* e menos espessa em *N. crassifolius* (Tabela 13).

Gasparino (2013), desenvolveu um trabalho analisando a morfologia polínica de 24 espécies de *Codonanthe* e *Nematanthus* ocorrentes no Brasil. O autor classificou as espécies dos dois gêneros em cinco tipos polínicos, caracterizados principalmente pelo tipo de abertura, endoabertura e padrões de ornamentação da camada da exina. De acordo com as análises propostas neste trabalho, foi desconsiderado o caráter forma, para comparação das espécies pelas análises de tipos polínicos descritos por Gasparino et al. (2013). Isso deve ao fato, do trabalho proposto abranger uma alta variação do caráter forma, não sendo possível classificar a maioria das espécies nos tipos polínicos apresentados por Gasparino e colaboradores (2013).

O primeiro tipo polínico foi caracterizado por apresentar grãos de pólen médios, âmbito subcircular a subtriangular, oblato-esferoidal a prolato-esferoidal, 3-colporado com endoabertura lolongada, sexina reticulada, heterobrocada, com muros simplescolumelados, apresentando lumens menores no apocolpo e próximo da região de abertura (GASPARINO et al., 2013). O autor descreve essas características nas espécies *Codonanthe carnososa*, *C. gracilis* e *C. venosa*. No presente trabalho, nenhuma espécie de *Codonanthe* apresenta ornamentação reticulada, todas apresentam ornamentação microrreticulada, tanto na região do apocolpo, quanto na região do mesocolpo. Neste contexto, apenas duas espécies do presente estudo, seriam classificadas como do tipo polínico I, representado pelas espécies *Paradrymonia ciliosa* e *P. decurrens*, porém, essas espécies não apresentam uma diminuição de muro e lumen na região do apocolpo e próxima das aberturas.

Para agrupar as espécies aqui analisadas, o tipo polínico I poderia ser alterado e dividido em dois subtipos. O tipo I, poderia ser definido como: grãos de pólen médios,

âmbito subcircular a subtriangular, 3-colporado com endoabertura lalongada. Apresentando subtipo a, representando as espécies que possuíssem ornamentação microrreticulada por todo o grão de pólen e muros simplescolumelados e subtipo b, representando as espécies que possuíssem ornamentação reticulada por todo o grão de pólen e muros simplescolumelados. Dessa forma, o tipo polínico I, subtipo a, agrupariam as espécies: *Codonanthe carnosa*, *C. cordifolia*, *C. devosiana*, *C. gibbosa*, *C. gracilis* e *Paradrymonia hypocryta* enquanto o subtipo b, seria representado por: *P. ciliosa* e *P. decurrens*.

O tipo polínico II, descrito por Gasparino et al. (2013), não foi observado em nenhuma espécie aqui analisada, uma vez que não foi identificado endoabertura lalongada em nenhum dos gêneros estudados. Da mesma forma, ocorre com o tipo polínico III (GASPARINO et al., 2013). Para incluir as espécies 3-colpadas de *Codonanthe* e *Codonanthopsis*, poderia ser acrescentado um tipo polínico, representado pelas espécies 3-colpadas, simplescolumelado, subtipo a, caracterizado pelas espécies com ornamentação por todo o grão de pólen microrreticulada (*C. mattos-silvae*, *C. serrulata*, *Codonanthopsis ulei*) e subtipo b, caracterizado pelas espécies com ornamentação por todo o grão de pólen reticulada (*C. calcarata* e *C. crassifolia*).

Para o tipo polínico IV, Gasparino et al. (2013) agruparam os grãos de pólen colpados, duplicolumelados, apresentando grãos de pólen médios a grandes, prolato a oblato-esferoidais, âmbito circular a subtriangular, sexina reticulada, heterobrocada, com columelas distribuídas em círculos em torno do lumen e frequentemente lumens menores no apocolpo e na região da abertura, representado pelas espécies: *Nematanthus bradei*, *N. fornix*, *N. gregarius*, *N. sericeus*, *N. strigillosus* e *N. villosus*. No presente trabalho, apenas as espécies *N. australis*, *N. fornix*, *N. lanceolatus* e *P. densa* apresentam muros duplicolumelados, porém, *N. australis*, *N. fornix* e *P. densa* são 3-colporados e *N. lanceolatus* apresenta ornamentação foveolada. Dessa forma, este tipo polínico também poderia ser alterado para acrescentar mais espécies, abrangendo tipos de ornamentação diferentes em subtipos.

A proposta para este tipo polínico seria: Tipo polínico III, para grãos de pólen 3-colpados, duplicolumelados, subtipo a, para ornamentação reticulada no apocolpo e foveolada no mesocolpo (*Paradrymonia densa*) e subtipo b, para ornamentação por

todo o grão de pólen foveolada (*Nematanthus australis*). Seria necessário acrescentar mais um tipo polínico, para acrescentar as espécies 3-colporadas, duplicolumelados, com ornamentação microrreticulada no apocolpo e reticulada no mesocolpo, sendo representada por *N. australis* e *N. fornix*.

O autor ainda cita um último tipo polínico (GASPARINO et al., 2013), tipo V, caracterizado por apresentar grãos de pólen 3-colpados, simplecolumelados, subtipo a, possuindo muro com microrretículos e perfurações ao redor do lumen e lumens menores na região do apocolpo e próximo da abertura e o subtipo b, onde o muro é liso, não apresentando microrretículos e nem perfurações. Para o subtipo a, as espécies *Nematanthus hirtellus* e *N. tessmannii* analisadas no presente estudos, são caracterizadas por esse tipo polínico. Porém, as únicas espécies que apresentam diferenciação de ornamentação entre o apocolpo e o mesocolpo que contenham perfurações no lúmens não apresentam colpos, mas sim colporos. Dessa forma, um novo tipo polínico poderia ser citado, representado pelas espécies que contenham grãos de pólen 3-colporados, simplecolumelados, ornamentação no apocolpo microrreticulado e ornamentação no mesocolpo reticulado, subtipo a, apresentando muros com perfurações (*N. fritschii*) e subtipo b, não apresentando muros com perfurações (*Codonanthopsis uleana*, *N. corticola*, *N. crassifolius*, *N. pycnophyllus* e *N. sp.*).

Comparando as características descritas no presente trabalho, com a análise palinológica realizada por Gasparino e colaboradores (2013), foi possível identificar que endoabertura foi a característica que mais diferiu entre os trabalhos. Nas espécies de *Codonanthe*, Gasparino et al. (2013) identificou endoabertura lalongadas para as espécies *C. carnosae* e *C. gracilis*, enquanto que no presente trabalho só observamos endoaberturas lalongadas. Para as espécies de *Nematanthus* apenas uma, foi identificada pelo autor como apresentando endoabertura (GASPARINO et al., 2013), enquanto sete de 10 espécies do presente trabalho, apresentaram endoaberturas lalongadas. Nesse contexto, é possível afirmar que a característica de endoabertura nas espécies analisadas de Gesneriaceae foi de difícil mensuração, causada principalmente pela presença da membrana ornamentada encontrada na região mediana da abertura, nos gêneros analisados. A tabela 19, resume as características

presentes nos tipos polínicos descritos por Gasparino et al. (2013) e os correlaciona com os tipos polínicos aqui propostos.

Gasparino e colaboradores (2014), analisaram a flora polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga, investigando os grãos de pólen de Boraginaceae e Gesneriaceae. Para Gesneriaceae, foram analisadas duas espécies: *Nematanthus villosus* e *Sinningia allagophylla*. Os grãos de pólen da espécie de *Nematanthus* foi descrita como: subprolata, âmbito subtriangular, 3 colpos longos, estreitos, com margem e extremidades afiladas. Exina reticulada, heterobrocada, muros retos, lumens menores no apocolpo (GASPARINO et al. 2013). Os dados apresentados, apresentam-se semelhantes aos descritos neste estudo para as espécies de *Nematanthus*.

Com a análise multivariada foi possível identificar uma separação entre os gêneros, principalmente as espécies de *Codonanthe* e *Nematanthus*. Se observarmos o eixo 1 da análise de componentes principais, temos o agrupamento das espécies de *Nematanthus* no lado negativo do eixo, separados principalmente pela largura do colpo e o índice do colpo, com exceção de duas espécies (*N. australis* e *N. hirtellus*). As espécies situadas no lado negativo do eixo 1, apresentaram os maiores valores de largura do colpo e menores valores de índice do colpo. Já para o eixo 2, temos a separação, principalmente das espécies de *Codonanthe*, situados no lado negativo do eixo. As espécies do eixo 2, foram separados majoritariamente pelas características de tamanho de lúmen, pela margem do colpo e do diâmetro polar em vista equatorial. Para as espécies de *Codonanthe* a separação ocorreu, pelos grãos de pólen apresentarem os menores valores de tamanho de lúmen na região do apocolpo e menores valores do diâmetro polar em vista equatorial.

Neste contexto, podemos identificar que os dados quantitativos auxiliaram a separação das espécies, principalmente dos gêneros *Codonanthe* e *Nematanthus*. Embora esses gêneros se separassem pela predominância de ornamentação reticulada em *Codonanthe* e microrreticulada em *Nematanthus* e a característica de diferenciação de ornamentação na região do apocolpo e mesocolpo para *Nematanthus*, ambos os gêneros apresentaram grãos de pólen colpados e colporados

Dentre as espécies de *Nematanthus* analisada, a espécie *N. sp.* representa o híbrido cultivado, denominado “Bijou”. Esta espécie possui como espécies parentais *N. wettsteinii* e *N. fritschii*. Baseados na análise aqui proposta sobre a espécie *N. fritschii* e a análise realizada por Gasparino et al (2013), para a espécie *N. wettsteinii*, foi possível afirmar que a espécie *N. sp* apresenta-se como intermediária, entre os caracteres analisados em ambos os trabalhos. Em comparação ao diâmetro dos grãos de pólen, a espécie *N. fritschii* apresenta os maiores valores (40,43 μm , 8,36 μm , 1,39 μm ; DEVP, DPVE, DEVE respectivamente), enquanto *N. wettsteinii* apresenta os menores (37,46 μm , 39,05 μm , 37,56 μm ; DEVP, DPVE, DEVE respectivamente), para as análises de colpo, *N. fritschii* apresenta os maiores valores de comprimento e largura (40,43 μm e 8,36 μm respectivamente), enquanto *N. sp* apresenta os menores (27,29 μm e 6,68 μm), e em comparação a espessura da exina, *N. wettsteinii* apresenta os maiores valores de exina total (2,15 μm), enquanto *N. sp* os menores (1,73 μm). Neste contexto, foi impossível afirmar que exista qualquer similaridade entre a espécie híbrida e suas espécies parentais, apresentando valores intermediários entre os dados analisados.

Tabela 19. Resumo dos tipos polínicos analisados por Gasparino et al. 2013 e os tipos polínicos descritos no presente estudo e suas espécies correspondentes.

GASPARINO et al. 2013		Presente trabalho	
Tipos polínicos	Espécies	Tipos polínicos	Espécies
Tipo I – Grãos de pólen: 3-colporada, endoabertura lolongada, sexina reticulada com muros simplescolumelados e lúmens menores na região do apocolpo e próximo a região da abertura.	<i>Codonanthe carnosa</i> , <i>C. gracilis</i> e <i>C. venosa</i>	Tipo I – Grãos de pólen: 3-colporada, endoabertura lolongada. <u>Subtipo a</u> – ornamentação microreticulada, e muro simplescolumelados por todo o grão de pólen. <u>Subtipo b</u> – ornamentação reticulada, e muro simplescolumelados por todo o grão de pólen.	<i>Codonanthe carnosa</i> , <i>C. cordifolia</i> , <i>C. devosiana</i> , <i>C. gibbosa</i> , <i>C. gracilis</i> e <i>Paradrymonia hypocyryta</i> . <i>P. ciliosa</i> e <i>P. decurrens</i> .
Tipo II - Grãos de pólen: 3-colporada, endoabertura lalongada, sexina reticulada com muros simplescolumelados, com columelas irregulares distribuídas ao redor do lúmen.	<i>Codonanthe cordifolia</i> e <i>C. devosiana</i>	Tipo II – Grãos de pólen: 3-colpada, com muros simplescolumelados. <u>Subtipo a</u> – ornamentação microreticulada por todo o grão de pólen.	<i>C. mattos-silvae</i> , <i>C. serrulata</i> , <i>Codonanthopsis ulei</i>
Tipo III - Grãos de pólen: 3-colporada, endoabertura lalongada, sexina reticulada com muros duplicolumelas, com columelas circulares distribuídas ao redor do lúmen.	<i>Nematanthus wettsteinii</i>	<u>Subtipo b</u> – ornamentação reticulada por todo o grão de pólen.	<i>C. calcarata</i> e <i>C. crassifolia</i>
Tipo IV - 3-colpada, sexina reticulada com muros duplicolumelas, com columelas circulares distribuídas ao redor do lúmen.	<i>Nematanthus bradei</i> , <i>N. fornix</i> , <i>N. gregarius</i> , <i>N. sericeus</i> , <i>N. strigillosus</i> e <i>N. villosus</i> .	Tipo III – Grãos de pólen: 3-colpadas, com muros duplicolumelados. <u>Subtipo a</u> – ornamentação reticulada no apocolpo e foveolada no mesocolpo. <u>Subtipo b</u> – ornamentação foveolada por todo o grão de pólen.	<i>Paradrymonia densa</i> <i>Nematanthus australis</i>

		Tipo IV – Grãos de pólen: 3-colporadas, duplicolumelados, com ornamentação microrreticulada no apocolpo e reticulada no mesocolpo	<i>N. australis</i> e <i>N. fornix</i> .
Tipo V - 3-colpada, sexina reticulada com muros simplicolumlados, com columelas circulares distribuídas ao redor do lúmen.	<i>Nematanthus fritschii</i> , <i>N. maculatus</i> , <i>N. xmattosianus</i> , <i>N. xkuhlmannii</i> e <i>N. striatus</i>	Tipo V - 3-colpada, sexina reticulada com muros simplicolumlados com microrreticulos e perfurações ao redor do lumen e próximo das aberturas e columelas circulares distribuídas ao redor do lúmen muro	<i>Nematanthus hirtellus</i> e <i>N. tessmannii</i>
<u>Subtipo a</u> – muro com microrreticulos e perfurações ao redor do lumen e próximo das aberturas lumen menores.			
<u>Subtipo b</u> – muro liso, sem microrreticulos e perfurações.	<i>Nematanthus brasiliensis</i> , <i>N. crassifolius</i> , <i>N. fissus</i> , <i>N. fluminensis</i> , <i>N. jolyanus</i> , <i>N. monanthos</i> e <i>N. tessmannii</i>		
		Tipo VI – Grãos de pólen: 3-colporados, simplecolumelados, ornamentação no apocolpo microrreticulado e ornamentação no mesocolpo reticulado. <u>Subtipo a</u> – muro com perfurações.	<i>N. fritschii</i>
		<u>Subtipo b</u> – muro liso, sem perfurações.	<i>Codonanthopsis uleana</i> , <i>N. corticola</i> , <i>N. crassifolius</i> , <i>N. pycnophyllus</i> e <i>N. sp</i>

6. Conclusão

Os resultados obtidos com este estudo confirmam a diversidade polínica para a Gesneriaceae, como já relatado anteriormente. Os caracteres que mais contribuíram para distinção entre os gêneros foram a ornamentação dos grãos de pólen e as características de abertura. As espécies de *Codonanthe* e *Codonanthopsis* apresentam ornamentação predominantemente microrreticulada, diferente de *Paradrymonia* e *Nematanthus* com grãos de pólen em sua maioria reticulados. Para *Paradrymonia* não foram observadas variações na ornamentação do apocolpo e mesocolpo dos seus grãos de pólen, já em *Nematanthus* podemos verificar uma variação no padrão de ornamentação entre as regiões de apocolpo e mesocolpo (desde microrreticulada, reticulada a foveolada). Grãos de pólen colpados foram descritos para *Codonanthopsis*, já *Paradrymonia* possui grãos de pólen colporados e em *Codonanthe* e *Nematanthus* observamos espécies colpadas e colporadas.

Dentre os dados analisados, foi possível identificar que o caráter forma não pode ser utilizado na separação e identificação das espécies analisadas, uma vez que as espécies apresentam uma variação grande quanto a este caráter. Outra característica que não auxilia a separação das espécies são os diâmetros dos grãos de pólen (com exceção das espécies de *Codonanthopsis*, que apresentam os maiores diâmetros), uma vez que estas medidas apresentam-se muito semelhantes e os intervalos de confiança se inter cruzam. Um cuidado identificado na análise das espécies estudadas, refere-se a endoabertura, uma vez que sua visualização torna-se difícil, principalmente pela membrana granulada encontrada na abertura, característica esta, que apresenta-se constante nas espécies, principalmente dos gêneros *Codonanthe* e *Nematanthus*.

Os dados obtidos no presente estudos não permitem relacionar os caracteres polínicos com a distribuição geográfica (Amazônia ou Mata Atlântica) das espécies analisadas.

7. Referências

ACKERMAN, N. W. Diagnóstico e tratamento das relações familiares. **Porto Alegre: Artes Médicas**, 1986.

APG IV. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. **The Linnean Society of London, Botanical Journal of the Linnean Society**. 2016.

ARAUJO, A. O. **Estudos taxonômicos em Gloxinia L'Hér. sensu lato (Gesneriaceae)**. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São Paulo. 2007.

ARAUJO, A. O.; CHAUTEMS, A.; FERREIRA, G. E. 2015. **Gesneriaceae in Lista de Espécies da Flora do Brasil**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB119>>. Acesso em 30 abr. 2017.

ARGUE, C. L. Pollen morphology of *Amphianthus*, *Artanema*, *Curanga*, *Glossostigma*, and *Peplidum* (Scrophulariaceae-Gratioleae). **American Journal of Botany**. v.73, p.1570-1576, 1986.

BARROSO, G. M.; PEIXOTO, A. L.; ICHASO, C. L.; COSTA, C. G.; GUIMARÃES, E. F.; LIMA, H. C. **Sistemática de angiospermas do Brasil**. Universidade Federal de Viçosa, Imprensa Universitária, Viçosa. v.3, 1986.

BARTH, O. M.; MELHEM, T.S. Glossário ilustrado de Palinologia. Editora da **Universidade Estadual de Campinas**, Campinas. 1988.

BENTHAM, G. Leguminosae suborder Mimoseae **Genera Plantarum**, v.2, n.1, p.536-598, 1876.

BOGGAN, J. K. A morphological study and cladistic analysis of *Sinningia* and associated genera with particular reference to *Lembocarpus*, *Lietzia*, *Paliavana*, and *Vanhouttea* (Gesneriaceae: Gloxinieae). **Master's thesis**, Cornell University, Ithaca, New York, USA, 1991.

BREMER, K.; FRIIS, E. M.; BREMER, B. Molecular phylogenetic dating of asterid flowering plants shows early Cretaceous diversification. **Systematic Biology** v.53, p.496– 505, 2004.

BURTT, B.L. Studies in the Gesneriaceae of the Old World XXIV: Tentative keys to the tribes and genera. Notes from **the Royal Botanic Garden Edinburgh** v. 24 p.205-220. 1962.

BURTT, B.L. Studies in the Gesneriaceae of the Old World XXIV: Tentative keys to the tribes and genera. Notes from the **Royal Botanic Garden Edinburgh** v. 24, n. 3, p. 205-220, 1963.

BURTT, B. L. Classification above the genus, as exemplified by Gesneriaceae, with parallels from other groups. **Plant Systematics and Evolution** v.1, p.91-109. 1977.

BURTT, B. L.; H. WIEHLER. Classification of the family Gesneriaceae. **Gesneriana**, v.1, p.1–4, 1995.

BURTT B. L. Climatic accommodation and phytogeography of the Gesneriaceae of the Old World. *In*: Mathew P, Sivadasan M, eds. **Diversity and taxonomy of tropical flowering plants**. Calicut: Mentor Books, p.1–27, 1998.

CAO M.; LIN C., TANG S.; WEI Y. Pollen morphology of some species of Gesneriaceae from Guangxi. **Guihaia** v.23, p.139-142, 2003.

CAO M.; LI S.; CAO L.; ZHANG D. Pollen morphology of three Chinese endemic genera in Gesneriaceae. **Guihaia** v.27, p.669-672, 2007.

CAMPOS, S.M. **Pollen grains of plants of the “Cerrado”** – IV. *Revista Brasileira da Biologia* v.22, p.307-315, 1962.

CHANDA, S.; J. MUKHERJEE. Evolutionary and taxonomic significance in the pollen grains of the order Tubiflorae. **Proc. IV Int. Palynol. Conf., Lucknow** v.1, p.268-284, 1978.

CHAUTEMS A. Révision taxonomique et possibilités d'hybridisations de *Nematanthus* Schrader (Gesneriaceae), genre endémique de la forêt côtière brésilienne. **Dissertationes Botanicae** v.112, p.1–226, 1988.

CHAUTEMS, A. A família Gesneriaceae na região cacauera da Bahia, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** v.14, p.51-59, 1991.

CHAUTEMS, A.; MATSUOKA, C. Y. K. Gesneriaceae. *In*: M.G.L. WANDERLEY, G.J. SHEPHERD, A.M.; GIULIETTI & T.S. MELHEM, (coords.). **Flora Fanerogâmica do Estado de São Paulo**. Fapesp: Rima, São Paulo, v.3, p. 75-103, 2003.

CHAUTEMS A.; PERRET M. Redefinition of the Neotropical genera *Codonanthe* (Mart.) and *Codonanthopsis* Mansf. (Gesneriaceae). **Selbyana**, v.31, n.2, p.143-156, 2013.

CHAUTEMS, A.; WEBER, A. **Shoot and inflorescence architecture in the neotropical genus *Sinningia* (Gesneriaceae)**. *In*: M. KURMANN & A. HEMSLEY, (eds.). The evolution of plant architecture. Royal Botanic Gardens, Kew, p. 305- 322, 1999.

CITERNE, H. L.; MÖLLER, M.; CRONK, Q. C. B. Diversity of cycloidea-like genes in Gesneriaceae in relation to floral symmetry. **Annals of Botany** v.86, p.167-176, 2000.

CLARK, J. L.; HERENDEEN, P. S.; SKOG L. E.; ZIMMER E. A. Phylogenetic relationships and generic boundaries in the Episcieae (Gesneriaceae) inferred from nuclear, chloroplast, and morphological data. **Taxon**, v. 55, n.2, p. 313-336, 2006.

CLARK, J. L.; FUNKE, M. M.; DUFFY, A. M.; SMITH J. F. Phylogeny of a neotropical clade in the Gesneriaceae: More tales of convergent evolution. **Int. J. Plant Sci**, v. 173, n.8, p.894-916, 2012.

COSTA L. P. The historical bridge between the Amazon and the Atlantic forest of Brazil: a study of molecular phylogeography with small mammals. **Journal of Biogeography** v.30, p.71–86 2003.

DAVIS, G. L. Gesneriaceae, pp. 127-128. *In*: **Systematic Embryology of the Angiosperms**. New York: John Wiley & Sons, Inc. 1966.

DRUMMOND A. J.; HO S. Y. W.; PHILLIPS M. J.; RAMBAUT A. Relaxed phylogenetics and dating with confidence. **PLoS Biology** v.4, p.699–710, 2006.

ERDTMAN, G. **Pollen morphology and plant taxonomy—Angiosperms**. Alquist & Wiksell, Stockholm, p.539. 1952.

ERDTMAN, G. The acetolysis method. A revised description. **Svensk Botanisk Tidskrift**, v. 54, p. 561-564, 1960.

FAEGRI K.; IVERSEN J. Textbook of Modern Pollen Analysis. Copenhagen, Denmark: **Einar Munksgaard**. 1950.

FAEGRI, K.; IVERSEN, J. Textbook of modern pollen analysis. 2nd ed. **Scandinavian University Books**, Copenhagen. 1966.

FERREIRA, G. E.; CHAUTEMS, A.; HOPKINS, M. J. G.; PERRET, M. Independent evolution of pouched flowers in the Amazon is supported by the Discovery of a new species of *Lesia* (Gesneriaceae) from Serra do Aracá tepui in Brazil. **Plant Systematics and Evolution** v.302, n.8, p. 1109-1119. 2016.

FEUILLET C. Checklist of the plants of the Guiana shield 1. An update to the angiosperms. **Journal of the Botanical Research Institute of Texas** v.3, p.799–814, 2009.

FOUQUET, A., RECODER, R., TEIXEIRA, M., CASSIMIRO, J., AMARO, R. C., CAMACHO, A., DAMASCENO, R., CARNAVAL, A. C., MORITZ, C., RODRIGUES, M. T. Molecular phylogeny and morphometric analyses reveal deep divergence between Amazonia and Atlantic Forest species of *Dendrophryniscus*. **Molecular Phylogenetics and Evolution** v.62, p.826–838, 2012.

FOURNY, A. C. S.; MENDONÇA, C. B. F.; LOPES, T. C. C.; GONÇALVES-ESTEVEZ, V. Palinologia de espécies de Gesneriaceae Rich. & Juss. ocorrentes no estado do Rio de Janeiro, Brasil. **Acta Botanica Brasilica** v.24, p.812-824, 2010.

FRANCO, A. L. M.; BUZATO, S. Biologia floral de *Nematanthus fritschii* (Gesneriaceae). **Revista Brasileira de Biologia** v.52, p.661-666, 1992.

FRITSCH, K. Gesneriaceae. In: A. Engler & K. Prantl. (eds.). **Die natürlichen Pflanzenfamilien**, v. 4, p.133-144, 1893.

FRITSCH, K. Gesneriaceae. *In*: A. Engler & K. Prantl. (eds.). **Die natürlichen Pflanzenfamilien**, v. 4, p. 145-185, 1894.

FRITZE, K. J.; WILLIAMS, N. H. The taxonomic significance of pollen morphology in the Columnea alliance (Gesneriaceae: Gesnerioideae). **Annals of the Missouri Botanical Garden** v.75, p.168-191, 1988.

GASPARINO E. C.; CRUZ-BARROS M. A. V. **Palinologia. Curso de Capacitação de monitores e educadores**. Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente. Instituto de Botânica – Ibt. São Paulo. 2006.

Gasparino, E.C. **Palinotaxonomia de espécies brasileiras de Gesneriaceae, com ênfase nas ocorrentes no Estado de São Paulo**. Tese (Doutorado em Biodiversidade vegetal e meio ambiente). Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo. 2008.

GASPARINO, E. C.; CRUZ-BARROS, M. A. V.; CHAUTEMS, A.; GALLETI, S. R. Palinotaxonomia de *Besleria* L. e *Napeanthus* Gardn. (Beslerieae/Napeantheae - Gesneriaceae) com ênfase nas espécies ocorrentes no Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Botânica** v.34, p.321-333, 2011.

GASPARINO, E.C., CRUZ-BARROS, M.A.V.; CHAUTEMS, A. Pollen morphology in Brazilian species of *Codonanthe* (Mart.) Hanst. and *Nematanthus* Schrader (Gesneriaceae). **Grana**, v. 52, p. 285-274, 2013.

GASPARINO, E. C.; SOUZA, C. N.; CRUZ-BARROS, M. A. V. Flora polínica da Reserva do Parque Estadual das Fontes do Ipiranga (São Paulo, Brasil). Famílias: 141-Boraginaceae e 149-Gesneriaceae. **Hoehnea** (In press.). 2014.

GOLDMANN, J. Entwicklungsgeschichte des Pollens von *Gloxinia maculata* L'Herit. **Bot. Zeitung (Berlin)** v.6, p.873-875, pl. 7B, fig. 1-9, 1848.

HOORN, C.; WESSELINGH, F. P.; TER STEEGE, H.; BERMUDEZ, M. A.; MORA, A.; SEVINK, J.; SANMARTÍN, I.; SANCHEZ-MESEGUER, A.; ANDERSON, C. L.; FIGUEIREDO, J. P.; JARAMILLO, C.; RIFF, D.; NEGRI, F. R.; HOOGHIEMSTRA, H.; LUNDBERG, J.; STADLER, T.; SARKINEN, T.; ANTONELLI, A. Amazonia through time: andean uplift, climate change, landscape evolution, and biodiversity. **Science** v.330, p. 927–931, 2010.

HOWARD, R. A. The genus *Anetanthus* (Gesneriaceae) **J. Arnold Arbor** v.56, p.364-368, 1975.

HYDE, H. A.; WILLIAMS, D. A. Studies in atmospheric pollen. 11. Diurnal variation in incidence of grass pollen. **New Phytol** p.44-88. 1945.

IVANINA, L.I. **Semeijstvo gesnerievych: karpologicheskij obzor**. The family Gesneriaceae (The Carpological Review). Komarov Botanical Institute, Leningrad (in Russian). 1967.

IVERSEN, J.; TROELS-SMITH, J. Pollen morphologische Definitonen und Typen. **Danm. Geol. Unders.**, ser. 4. v.3, n.8; p.1-54, 1950.

JUDD, W. S.; CAMPBELL, C. S.; KELLOGG, E. A.; STEVENS, P. F. **Plant systematics: a phylogenetic approach**. Sinauer Associates, Sunderland. 1999.

KVIST, L. P. Gesneriads and snake bite. **Gloxinian** v.36, p.8-13, 1986.

KVIST, L.P. Popular names and medicinal uses of *Columnea* (Gesneriaceae). **Gloxinian** v.39, p. 21-25, 1989.

KVIST, L.P.; HOLM-NIELSEN L.B. Ethnobotanical aspects of lowland Ecuador. **Opera Bot** v.92, p.83-107. 1987.

KVIST, L.P.; SKOG L.E. Revision of *Kohleria* (Gesneriaceae). **Smithsonian Contr. Bot.** v.79, p.1-83. 1992.

KVIST, L. P., SKOG, L. E., AMAYA-MÁRQUEZ, M., SALINAS, I. Las Gesneriáceas de Perú. **Arnaldoa** v.12, p.16–40, 2005.

LORENZI, H.; SOUZA, H.M. **Plantas ornamentais no Brasil: arbustivas, herbáceas e trepadeiras**. 2 ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 1999.

LUEGMAYR, E. Pollen of Hawaiian *Cyrtandra* (Gesneriaceae) including notes on southeast Asian taxa. **Blumea** v.38, p.25-38, 1993a.

LUEGMAYR, E. Pollen characters of Old World Gesneriaceae (Cyrtandroideae). **Grana** v.32, p.221-232, 1993b.

MAYER, V., MÖLLER, M., PERRET, M.; WEBER, A. Phylogenetic position and generic differentiation of Epithemateae (Gesneriaceae) inferred from plastid DNA sequence data. **American Journal of Botany** v.90, p.321-329, 2003.

McCUNE, B.; MEFFORD, M. J. **PC-ORD - Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 6.0 for Windows**. 2011.

MELHEM, T. S.; MATOS, M. E. R. Variabilidade de forma dos grãos de pólen de *Eriope crassipes* Benth.- Labiatae. **Hoehnea**, v. 2, p. 1-10, 1972.

MELHEM, T.S. Palinologia suas aplicações e perspectivas no Brasil. **Coleção Museu Paulista**, Série ensaios, v.2, p.325-368, 1978.

MELHEM, T. S.; MAURO C. Pollen morphological studies in Gesneriaceae. – **Hoehnea** v.3, p.13–27, 1973.

MELHEM, T. S., CRUZ-BARROS, M. A. V., CORRÊA, M. A. S., MAKINO-WATANABE, H., SILVESTRE-CAPELATO, M. S. F.; GONÇALVES-ESTEVEZ, V. L. **Variabilidade polínica em plantas de Campos do Jordão (São Paulo, Brasil)**. Boletim do Instituto de Botânica de São Paulo, v. 16, p. 1-104, 2003.

MEIRELLES, S. T., PIVELLO, V. R.; JOLY, C. A. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. **Environmental Conservation** v.26, p.10-20, 1999.

MÖLLER M.; CLARK J. L. The state of molecular studies in the family Gesneriaceae: a review. **Selbyana** v.31, n.2, p.95-125, 2013.

MORA, A.; BABY, P.; RODDAZ, M.; PARRA, M.; BRUSSET, S.; HERMOZA, W.; ESPURT, N. Tectonic history of the Andes and sub-Andean zones: implications for the development of the Amazon drainage basin. In: Hoorn C, Wesselingh FP, eds. Amazonia, landscape and species evolution: a look into the past. **Oxford: Wiley**, p.38–60, 2010.

MORLEY R. J. Interplate dispersal paths for megathermal angiosperms. Perspectives in **Plant Ecology Evolution and Systematics** v.6, p.5–20, 2003.

NOWICKE, J.W. Two new species of *Besleria* (Gesneriaceae) from Panama. **Brittonia** v.26, p.37-41. 1974.

PALEE, P., SAMPSON, F. B.; ANUSARNSUNTHORN, V. Pollen morphology of some Thai Gesneriaceae. **The Natural History Bulletin of Siam Society** v.51, p.225-240, 2003.

PERRET M.; CHAUTEMS A.; ARAUJO, A. O. SALAMIN N. Temporal and spatial origin of Gesneriaceae in the New World inferred from plastid DNA sequences. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v.171, p.61-79, 2013.

PLÁ, M. A. Jr.; CÔRREA, M. V. G.; MACEDO R. B.; CANCELLI, R. R.; BAUERMANN, S. G. **Grãos de pólen**: usos e aplicações. XVII Jornada Acadêmica da Biologia. Canoas: ULBRA, 2006.

PUNT, W.; HOEN, P.P.; BLACKMORE, S.; NILSSON, S.; LE THOMAS, A. Glossary of pollen and spore terminology. **Review of Paleobotany and Palynology** v.143, p. 1-81, 2007.

RAVEN P. H.; AXELROD D. I. Angiosperm biogeography and past continental movements. **Annals of the Missouri Botanical Garden** v.61, p.539–673, 1974.

RENNER S. S. Relaxed molecular clocks for dating historical plant dispersal events. **Trends in Plant Science** v.10, p.550–558, 2005.

ROALSON, E. H.; BOGGAN, J. K.; SKOG, L. E.; ZIMMER, E. A. Untangling Gloxinieae (Gesneriaceae). I. Phylogenetic patterns and generic boundaries inferred from nuclear, chloroplast, and morphological cladistic datasets. **Taxon** v.54, p.389-410, 2005a.

ROALSON, E.H.; BOGGAN J. K.; SKOG L. E. Reorganization of tribal and generic boundaries in the Gloxinieae (Gesneriaceae: Gesnerioideae) and the description of a new tribe in the Gesnerioideae, Sphaerorrhizeae. **Selbyana** v, 25, p. 225–238, 2005b.

ROALSON, E. H.; SKOG, L. E.; ZIMMER, E. A. Untangling Gloxinieae (Gesneriaceae). II. Reconstructing biogeographic patterns and estimating divergence times among New World continental and island lineages. **Systematic Botany** v.33, p.159–175, 2008.

ROUBIK, D. W.; MORENO P., J. E. Pollen and spores of Barro Colorado Island –Monogr. **Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.** v.36,p.1–268, 1991.

SALGADO-LABOURIAU, M.L. Contribuição à Palinologia dos Cerrados. **Academia Brasileira de Ciências**. Rio de Janeiro. 1973.

SAFFORD, H. D.; MARTINELLI, G. **Southeast Brazil**. In: S. Porembski & W. Barthlott, (eds.). Inselbergs: biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions, Springer-Verlag, Berlin, pp. 339-389, 2000.

SANDERSON, M.J. A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. **Molecular Biology and Evolution** v.14, p.1218–1231, 1997.

SANDERSON, M.J. Estimating absolute rates of molecular evolution and divergence times: a penalized likelihood approach. **Molecular Biology and Evolution** v.19, p.101–109, 2002.

SANMARTÍN I.; RONQUIST F. Southern Hemisphere biogeography inferred by event-based models: plant versus animal patterns. **Systematic Biology** v.53, p.216–243, 2004.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; FREITAS, L. Hummingbird pollination in *Besleria longimucronata* Hoehne (Gesneriaceae) in southeastern Brazil. **Biociências** v.7, p.13-24, 1999.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; SAZIMA, M. Non-euglossine bees also function as pollinators of *Sinningia* species (Gesneriaceae) in southeastern Brazil. **Plant Biology** v.6, p.506-512, 2004.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; SAZIMA, M. Chiropterophly in Sinningieae: *Sinningia brasiliensis* and *Paliavana prasinata* are bat-pollinated, but *P. sericiflora* is not. Not yet?. **Annals of Botany** v.95, p.1097-1103, 2005a.

SANMARTIN-GAJARDO, I.; SAZIMA, M. Espécies de *Vanhouttea* Lem. e *Sinningia* Nees (Gesneriaceae) polinizadas por beija-flores: interações relacionadas ao hábitat da planta e ao néctar. **Revista Brasileira de Botânica** v.28, p.441-450, 2005b.

SAZIMA, M.; BUZATO, S.; SAZIMA, I. Bat-pollinated flower assemblages and bat visitors at two Atlantic forest sites in Brazil. **Annals of Botany** v.83, p.705-712, 1999.

SCHLAG-EDLER, B.; KIEHN, M. Palynology of South Pacific *Cyrtandra* (Gesneriaceae) with notes on some Hawaiian taxa. **Grana** v.40, p.192-196, 2001.

SHEPHERD, G. J. **Fitopac 1: Manual do Usuário**. Departamento de Botânica, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, 1996.

SERRANO-SERRANO M. L.; PERRET M.; GUIGNARD M.; CHAUTEMS, A.; SILVESTRO D.; SALAMIN, N. Decoupled evolution of floral traits and climatic preferences in a clade of neotropical Gesneriaceae. **BMC Evolutionary Biology** v. 15, p.2-12, 2015.

SMITH, J. F. Tribal relationships within the Gesneriaceae: a cladistics analysis of morphological data. **Systematic Botany** v.21, p.497–513, 1996.

SMITH, J. F. Phylogenetic resolution within the tribe Episcieae (Gesneriaceae): congruence of ITS and ndhF sequences from parsimony and maximum-likelihood analyses. **Amer. J. Bot.** v.87, n.6, p.883-897. 2000.

SMITH J. F.; CARROL C. L. A cladistics analysis of the tribe Episcieae (Gesneriaceae) based on ndhF sequences: Origin of morphological characters. **Systematic Botany**, v. 22, n.4, p.713-724, 1997.

SMITH, J.F.; WOLFRAM, J. C.; BROWN, K. D.; CARROL, C. L.; DENTON D. S. Tribal relationships in the Gesneriaceae: Evidence from DNA sequences of the Chloroplast gene ndhF. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 84, p.50-66, 1997.

SMITH, J.F.; ATKINSON S. Phylogenetic analysis of the tribes Gloxinieae and Gesnerieae (Gesneriaceae): data from ndhF sequences. **Selbyana** v.19, p.122-131. 1998.

SMITH, J. F.; DRAPER S. B. HILEMAN L. C.; BAUM. D. A. A phylogenetic analysis within tribes Gloxinieae and Gesnerieae (Gesnerioideae: Gesneriaceae). **Syst. Bot.** v.29, p.947-958. 2004.

SMITH J. F.; CLARK J. L. Molecular phylogenetic analyses reveal undiscovered monospecific genera in the tribe Episcieae (Gesneriaceae) **Systematic Botany** v.38, n.2, p.451-463. 2013.

SKOG, L. E. Flora of Panama, Family 175, Gesneriaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden** v.65, p.783–996, 1979.

SKOG, L.E. Gesneriaceae in the 21st Century. **Selbyana** v.25, p.179-181, 2005.

SKOG, L. E.; BOGGAN, J. K. **World Checklist of Gesneriaceae**. Washington, DC: Depto. Of Botany. Smithsonian Institution. <http://persoon.si.edu/Gesneriaceae/Checklist>. (em 11-2007), 2006.

SOUZA, V.C.; LORENZI, H. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III**. 3ª ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa, São Paulo, 768p, 2012.

VIEIRA, S. **Introdução a Bioestatística**. 4ª ed. São Paulo: Campus Elsevier, 2008.

WANG, X. F., AULER, A. S., EDWARDS, R. L., CHENG, H., CRISTALLI, P. S., SMART, P. L., RICHARDS, D. A., SHEN, C. C.. Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. **Nature** v.432, p.740–743, 2004.

WEBER, A. Gesneriaceae. In: K. Kubitzki and J. W. Kadereit [eds.] **The Families and Genera of Vascular Plants**, Springer Verlag, Berlin v. 7, p.63-158, 2004.

WEBER, A.; CLARK, J. L.; MÖLLER, M. A new formal classification of Gesneriaceae. **Selbyana**, v.31, n.2, p.68-94, 2013.

WEIGEND, M.; T.J. EDWARDS. The palynology of *Streptocarpus* and the other African and Malagasy Gesneriaceae and its systematical implications. **Bot. Jahrb. Syst.** v.118, p.59-80, 1996.

WIEHLER H. The genera *Episcia*, *Alsobia*, *Nautilocalyx*, and *Paradrymonia* (Gesneriaceae). **Selbyana** v.5, p.11–60, 1978.

WIEHLER H. A Synopsis of the Neotropical Gesneriaceae. **Selbyana** – The journal of the Marie Selby Botanical Gardens, v. 6, n. 1-4, p.1-219, 1983.

WIEHLER, H. Medicinal gesneriads: 122 species of the rain forest plant family Gesneriaceae used medicinally in the Neotropics. **Gesneriana** v.1, n.1, p. 98-120, 1995.

WILLIAMS, N. H. Pollen structure and the systematics of the neotropical Gesneriaceae. –**Selbyana**. v.2, p.310–322, 1978.

WODEHOUSE, R.P. Pollen Grains. Their structure, identification and significance in science and medicine. **McGraw-Hill Book Co.**, New York. 1935.

WOO V. L.; FUNKE M. M.; SMITH J. F.; LOCKHART, P. J.; GARNOCK- JONES P. J. New World origins of Southwest Pacific Gesneriaceae: multiple movements across and within the South Pacific. **International Journal of Plant Sciences** v.172, p.434–457, 2011.

WOODS, P. Pollen morphology in Gesneriaceae, p. 97. *In*: **Tenth International Botanical Congress [Edinburgh]**, Abstracts. 1964.

XI YI-ZHEN. Pollen morphology of *Opithandra* Burt (Gesneriaceae). **Bull. Bot. Res.** v. 7, n.2, p. 17-26, 1987.

XIFREDA, C.C. Citas nuevas o críticas para la flora Argentina II: *Gloxinia gymnostoma* y *G. nematanthodes* (Gesneriaceae). **Darwiniana** v.34, p.383-388, 1996.

YAN ZHI-JIAN, LI ZHEN-YU; WANG FU-HSIUNG. Pollen morphology of tribe Klugieae (Gesneriaceae) in China. **Cathaya** v.7, p.99-104, 1995.

YAN ZHI-JIAN, LI ZHEN-YU; WANG FU-HSIUNG. Pollen morphology of tribe Trichosporeae (Gesneriaceae) in China and its systematic significance. **Harvard Papers of Botany** v.10, p.113-120, 1997.

YAN, ZHI-JIAN; LI, ZHEN-YU. Pollen morphology of genus *Chirita* (Gesneriaceae) in China and its systematic significance. **Guizhou Science** v.23, n.3, p.1-8, 2003.

ZAR J. H. **Biostatistical Analysis**. 3rd ed. Upper Saddle River: Prentice Hall, 1996.

ZIMMER E. A.; ROALSON, E. H.; SKOG L. E.; BOGGAN J. K.; IDNURM, A. Phylogenetic relationships in the Gesnerioideae (Gesneriaceae) based on nrDNA ITS and cpDNA *trnL-F* and *trnE-T* spacer region sequences. **American Journal of Botany**, v.89, n.2, p.296-311, 2002.