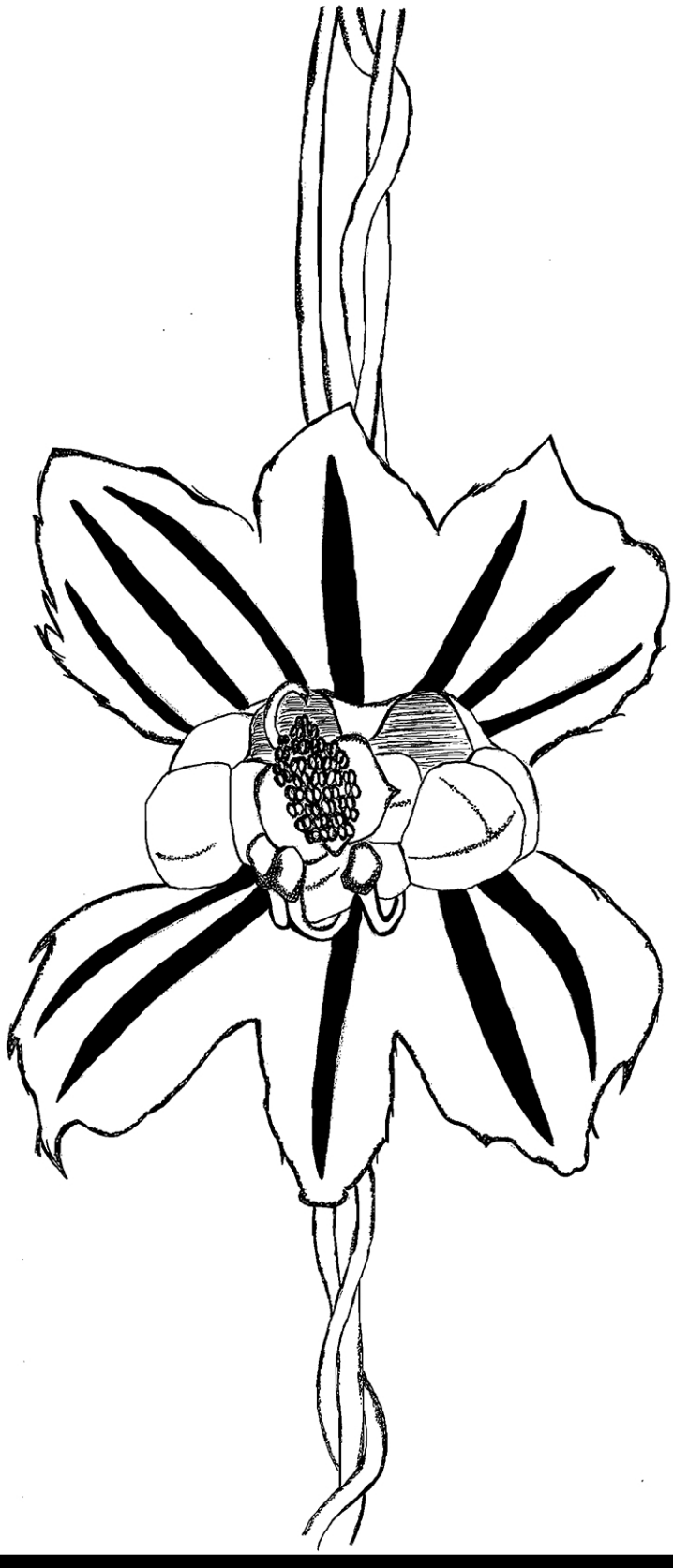
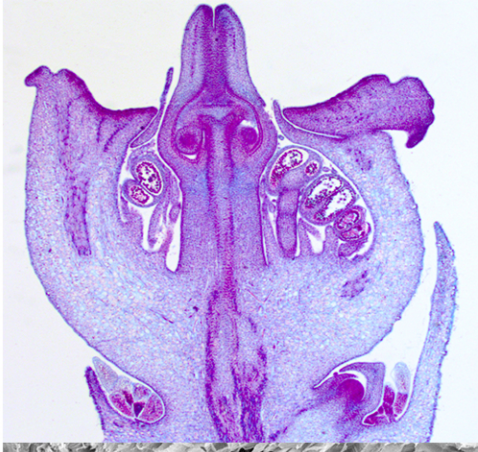
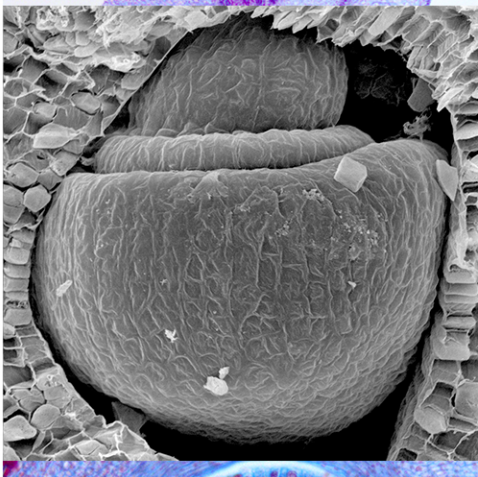
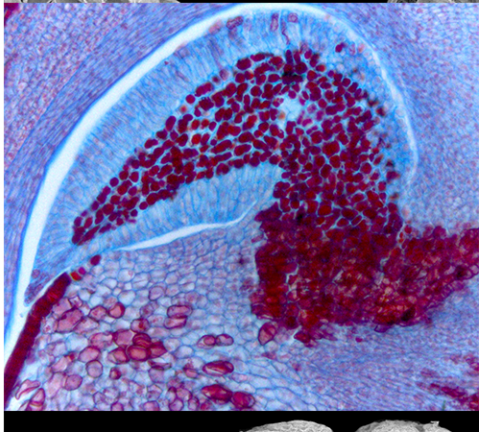
Karina Bertechine Gagliardi









Estudo ontogenético da redução floral em Euphorbiaceae e das estruturas secretoras associadas: anatomia e evolução

São Paulo, 2014

Karina Bertechine Gagliardi

Estudo ontogenético da redução floral em Euphorbiaceae e das estruturas secretoras associadas: anatomia e evolução

Ontogenetic study of the floral reduction in Euphorbiaceae and associated secretory structures: anatomy and evolution

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção do título de Mestre em Ciências, área de concentração em Botânica

Orientador: Prof. Dr. Diego Demarco

São Paulo
2014

Gagliardi, Karina Bertechine

Estudo ontogenético da redução floral em Euphorbiaceae e das estruturas secretoras associadas: anatomia e evolução.
103 páginas

Dissertação (Mestrado) – Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Botânica.

1. Ontogênese; 2. Estrutura; 3. Variações morfoanatômicas; 4. Pseudantos; 5. Glândulas; 6. Histoquímica.

Comissão Julgadora:

Prof (a). Dr (a).

Prof (a). Dr (a).

Prof. Dr. *Diego Demarco*
Orientador

Dedico

Aos meus queridos pais, por todo amor, carinho e apoio nesta caminhada que escolhi.

A Flor

Olhe, vislumbre a flor
Quantos ais e bem-querer
Detalhes estruturais
Muita coisa a oferecer

Assim ela se mostra
Escondida como botão
No momento certo, preciso
Surge tal uma explosão

Expõe suas pétalas coloridas
Tão marcantes, vistosas
Traz em destaque a beleza
Gravada em versos e prosas

Algumas não são assim
São pequenas, discretas
Ficam escondidas na copa
Tem relações mui secretas

Outras sofreram redução ao extremo
Como no ciátio, uma inflorescência
Fica até difícil de dizer que são flores
Mistério a ser desvendado pela ciência

Seu aroma forte, agressivo ou suave, adocicado
Serve bem de inspiração
Ao amante apaixonado

Associada ao amor e carinho
Muito enfeita o ambiente
Preenche o espaço romântico
Desperta o sorriso da gente

Pode ser durável ou efêmera
Mas com nobre missão
Garante para cada espécie
Eficiente multiplicação

É palco de ilustres visitantes
Que sem pedir permissão
Pela corola se adentram
Buscando a compensação

Roubam pólen e néctar
Elementos preciosos da flor
Mas ela permanece tranqüila
Vez que não lhe causam dor

Esta pilhagem tem preço
Faz parte da reprodução
Que será bem sucedida
Se houver polinização

No estigma o pólen germina
O tubo polínico acelerado
Busca a oosfera que espera
Realiza o encontro sonhado

Após este ato nupcial
Seu ovário muito cresce
E logo logo percebemos
Imponente fruto que aparece

Este é o propósito da flor
No início muita beleza, altivez
Mas com a chegada do fruto
Deixa o cenário perde a vez

Depois de usada, até maltratada
Seus elementos vistosos se vão
Restando o fruto e a esperança

A semente, o embrião
Embrião tão pequenino
Um dia planta adulta será
Em época bem propícia
Nova flor por certo surgirá

Ismar Sebastião Moscheta

Agradecimentos

A ***Deus***, por ser minha fonte de luz, motivação e vida!

Agradeço ao Instituto de Biociências da USP, ao curso e aos profissionais da pós-graduação, bem como ao Departamento de Botânica, em especial aos professores e amigos com os quais pude aprender e crescer neste período.

Aos órgãos de fomento Capes e FAPESP que concederam bolsa de estudos para a realização desta pesquisa.

Agradeço com alegria ao meu querido orientador de mestrado, Professor Dr. ***Diego Demarco,*** a quem cultivo grande admiração e respeito. Tenho inúmeros motivos para agradecer, mas gostaria de ressaltar minha eterna gratidão pela oportunidade dedicada em realizar um sonho que parecia tão distante, por acreditar em mim e me fazer crer que era possível! Além disso, foram muitos os conhecimentos valiosíssimos, apoio, motivação, amizade e compreensão, sem dizer que claro, pude contar com um orientador incrível de uma inigualável paciência em cada um destes 730 dias de mestrado.

Agradeço com muitíssimo afeto a Professora Dra. ***Inês Cordeiro*** pela colaboração em nossa pesquisa, nos auxiliando com a busca pelas espécies, com as sugestões ao longo do trabalho e principalmente pela harmoniosa parceria que firmamos com este trabalho.

Com carinho inestimável, agradeço ao meu professor de botânica da graduação na Universidade Estadual de Maringá e que também foi meu orientador de iniciação científica e hoje um querido amigo, Professor Dr. ***Luiz Antonio de Souza***. Através de suas belas aulas e profissionalismo, despertou em mim o interesse e a paixão pela botânica, ensinando-me, motivando-me e encaminhando-me nesta ciência, sendo hoje grande responsável pela conclusão desta dissertação.

Com alegria, agradeço ao querido Professor Dr. ***Ismar Sebastião Moscheta*** da Universidade Estadual de Maringá, pelo incentivo constante, por sua importantíssima participação em minha graduação e iniciação científica e claro, pelas poesias inspiradoras.

Agradeço aos membros que fizeram parte da banca de minha qualificação, Dra. ***Gladys Flávia Albuquerque Melo de Pinna***, Dra. ***Inês Cordeiro*** e Dra. ***Fabiana***

Leggieri Firetti. Todas as sugestões, críticas e dicas despertaram ideias e com certeza auxiliaram na conclusão deste trabalho.

Agradeço aos amigos do laboratório de Anatomia Vegetal, ***Yasmin, Raquel, Vinícius, Bruna, Nelly, Keyla, Juzinha, Rafinha, Aline, Mário, Fernanda, Renata, Lígia, Mariana, Carol Bastos, Júlio, Caian, Luíza, Nara, Vítor*** e ***Giuliano*** pelos momentos divertidos e por toda a ajuda durante estes anos, e claro aos técnicos Gisele, Tássia e Irwandro, pela atenção e auxílio nos trabalhos.

Aos amigos abaixo, muito obrigada, vocês foram especiais em todos os momentos, não poderia deixar de citar cada um! Aos queridos Biriguienses, ***Natalia***, ***Artur***, ***Angélica***, ***Mariane*** e ***Carla,*** aos inesquecíveis Maringaenses, ***Tiago***, ***Rodrigo***, ***Paula***, ***Heveline*** e ***Michelli***, e também aos Paulistanos que na verdade não são tão Paulistanos assim, mas que fizeram minha estadia em São Paulo mais feliz e hoje eu os chamo de melhores amigos, irmãos ou família, ***Marcel***, ***Thália***, ***Juliana*** e ***Carol Andrino***.

Aos amigos do casa espírita ***Mensageiros da Luz***, por toda a energia, pelos ensinamentos e pelo e imenso auxílio amigo durante minha permanência em São Paulo, fazendo meus dias mais leves, me facilitando enxergar a pureza desta bela doutrina!

Agradeço a todos os meus familiares, ***tios*** e ***tias***, ***primos*** e ***primas*** muito carinhosos e atenciosos que me acalmaram e me guiaram nos momentos conclusivos de meu trabalho.

Com muita ternura e de forma especial, agradeço aos meus pais! São eles, ***Deise*** e ***Luiz*** os verdadeiros vitoriosos de todas as minhas conquistas. Obrigada meus amores pelo amor incondicional, obrigada pelo apoio que superou a saudade, obrigada pelas palavras de ânimo, pela compreensão de minha ausência e principalmente por serem quem são e nunca me deixarem sucumbir e sim me motivarem a caminhar, como diz meu pai "Avante, Avante!"

Outro agradecimento que mantém meu coração feliz é ao meu ***Gui***! Foi para ele a quem eu disse sim há nove anos e desde então mais que um namorado, tenho comigo um verdadeiro companheiro que me incentiva nas decisões e as vive comigo, por mais difíceis que sejam as consequências. Obrigada Gui, pelo apoio constante, pela compreensão de minha ausência e especialmente, por estar ao meu lado me fazendo muito feliz! Assim, obrigada a todos que me ajudaram a compor cada pedacinho desta dissertação! *Muito obrigada!*

SUMÁRIO

RESUMO **7**

ABSTRACT **8**

CONTEXTUALIZAÇÃO GERAL **9**

1. DE EUPHORBIACEAE *SENSU LATO* À EUPHORBIACEAE *SENSU STRICTO*: UM BREVE HISTÓRICO 10

2. AS SUBFAMÍLIAS DE EUPHORBIACEAE E SEUS GÊNEROS DE DESTAQUE QUANTO ÀS FLORES E ESTRUTURAS SECRETORAS 15

Cheilosoideae *17*

Peroideae ou Peraceae – uma dúvida na evolução de Euphorbiaceae *18*

Acalyphoideae *20*

Crotonoideae *22*

Euphorbioideae *24*

CONSIDERAÇÕES FINAIS **29**

RESUMO

Euphorbiaceae é uma família com grande diversidade floral, despertando o interesse desde meados do século XVIII e que, atualmente, é composta por 218 gêneros e 6.745 espécies, distribuídas em quatro subfamílias (Cheilosoideae, Acalyphoideae, Crotonoideae e Euphorbioideae). Essas variações morfológicas, tais como a presença de pseudantos e os diferentes níveis de reduções florais, são razões para as divergências em sua classificação e motivação para diversos estudos evolutivos. Considerando a variedade de tipos de pseudantos e flores presentes nas diferentes subfamílias, quatro espécies foram selecionadas para este trabalho: *Dalechampia meridionalis* Müll. Arg. (Acalyphoideae), *Joannesia princeps* Vell. (Crotonoideae), *Euphorbia sipolisii* N.E. Br. (Euphorbioideae) e *Pera glabrata* Poepp. ex Baill. (de posição incerta). O objetivo desse estudo foi analisar os diferentes graus de redução floral, com ênfase na atividade dos meristemas (padrões de divisão, expansão e diferenciação celular) juntamente com os fatores ontogenéticos (diferenças quanto à formação de primórdios) que levaram a supressão de verticilos e culminaram no surgimento dos pseudantos. Aliado a esta diversidade e à redução dos verticilos, tem-se a importância das estruturas secretoras na manutenção da recompensa ao polinizador e, portanto, o objetivo deste trabalho é complementado com o estudo morfoanatômico destas estruturas e análise histoquímica de seus exsudatos. Botões florais e flores em diversos estágios de desenvolvimento foram analisados em microscopia de luz e em microscopia eletrônica de varredura para auxiliar na investigação da ontogênese floral. Nas fases iniciais de desenvolvimento dos pseudantos, as primeiras estruturas a se formar são os diferentes níveis de brácteas. Os primórdios florais iniciam formação concomitantemente aos invólucros, sendo a iniciação das flores estaminadas pistiladas diferenciada, ocorrendo a formação de perianto unicamente em *Dalechampia* e *Pera*, formação de constrições nas flores de *Dalechampia* e *Euphorbia* e os pseudantos consideradas protogínicos. As flores de *J. princeps* apresentam iniciação similar à dos pseudantos, diferindo especialmente quanto ao desenvolvimento do perianto, não havendo a formação de constrição. As flores diferem anatomicamente quanto à características do gineceu e também nos padrões de ramificação. Coléteres são encontrados nas fases iniciais de desenvolvimento do ciátio e *Dalechampia* e laticíferos e idioblastos fenólicos ocorrem em diversas fases de *Joannesia* e *Pera*, secretando exsudatos compostos por mucilagem, proteínas, ácidos graxos e fenólicos. A glândula de resina de *Dalechampia* e os nectários de *Euphorbia* e *Joannesia* atuam como glândulas nupciais e iniciam sua formação logo nos primórdios florais, apresentando secreção de exsudatos ricos em lipídios e açúcares, respectivamente. Considerando a ocorrência dos pseudantos em Acalyphoideae e Euphorbioideae e a variação floral presente em Crotonoideae, propõe-se que as características estruturais e as reduções florais observadas nos pseudantos tiveram mais de uma origem ao longo da evolução de Euphorbiaceae e assim sugerimos que os pseudantos evoluíram não apenas de um processo de redução, mas também de uma reorganização das flores ao longo do eixo da inflorescência. As estruturas secretoras estão possivelmente relacionadas a variação morfológica e à história evolutiva do grupo, importantes para o desenvolvimento completo das inflorescências e flores.

Palavras-chave: desenvolvimento floral, Euphorbiaceae, glândulas, histoquímica variações morfoanatômicas.

ABSTRACT

Euphorbiaceae is a family with great floral diversity, arousing interest from the mid-eighteenth century, currently composed of 218 genera and 6,745 species, distributed into four subfamilies (Cheilosoideae, Acalyphoideae, Crotonoideae and Euphorbioideae). The morphological variations such as the presence of pseudanthia and different levels of floral reductions are reasons for the differences in classification and also motivation for several evolutionary studies. Considering the variety of pseudanthia and flowers present in the different subfamilies, four species were selected for this study: *Dalechampia meridionalis* Müll. Arg. (Acalyphoideae), *Joannesia princeps* Vell. (Crotonoideae), *Euphorbia sipolisii* N.E. Br. (Euphorbioideae) and *Pera glabrata* Poepp. ex Baill. (uncertain position). The aim of this study was to analyze the different degrees of floral reduction, with emphasis on the activity of meristems (patterns of division, expansion and differentiation) along with the ontogenetic factors (differences on the primordia formation) which led to the suppression of whorls and culminated into the emergence of pseudanthia. Allied to this diversity and reduction of whorls, there is the importance of secretory structures in maintaining the pollinators reward and therefore the aim of this study is complemented with the morphoanatomical study of these structures and the histochemical analysis of their exudates. Flower buds and flowers in different stages of development were analyzed in light and scanning electronic microscopy to assist the investigation of floral ontogeny. In the early stages of development of pseudanthia, the first structures to be formed are the different levels of bracts. The floral primordia begin concomitantly as the involucre, with distinct initiation of staminate and pistillate flowers, formation of perianth only in *Dalechampia* and *Pera*, constrictions in the flowers of *Euphorbia* and *Dalechampia* and pseudanthia considered protogynic. The flowers of *J. princeps* show similar initiation as pseudanthia, differing especially in the development of the perianth, without the formation of constriction. The flowers differ anatomically in the gynoecium characteristics and also in branching patterns. Colleters are found in early stages of development of the cyathium and in *Dalechampia*, and laticifers and phenolic idioblasts occur in various stages of *Joannesia* and *Pera*, secreting exudates composed of mucilage, proteins, fatty acids and phenolic compounds. The resin gland of *Dalechampia* and the nectaries of *Euphorbia* and *Joannesia* act as nuptial glands and begin their formation in the floral primordia, presenting secretion of exudates rich in lipids and sugars, respectively. Considering the occurrence of pseudanthia in Acalyphoideae and Euphorbioideae and the floral variations present in Crotonoideae, it is proposed that the structural characteristics and floral reductions observed in pseudanthia had more than one single origin throughout the evolution of Euphorbiaceae and so we suggest that pseudanthia evolved not only by a process of reduction, but also by a reorganization of flowers along the inflorescence axis. Secretory structures are possibly related to morphological variations and the evolutionary history of the group, being important for the complete development of inflorescences and flowers.

Keywords: Euphorbiaceae, floral development, glands, histochemistry, morphoanatomical variations.

Contextualização geral

1. De Euphorbiaceae *sensu lato* à Euphorbiaceae *sensu stricto*: um breve histórico

Em meados do século XVIII, Carolus Linnaeus, botânico, zoólogo e médico sueco, observou e classificou pela primeira vez a família Tricoccae, composta por poucos gêneros e pertencente à ordem Naturales (Bruyset, 1787), família esta que após alguns anos passaria a ser denominada como conhecemos atualmente, Euphorbiaceae.

Esta foi originalmente descrita pelo pesquisador e naturalista francês Antonii Laurentii De Jussieu em 1789 na obra *Genera Plantarum*, na qual em sua versão tradicional, Euphorbiaceae *sensu lato* contava com aproximadamente 30 gêneros divididos em dois grupos, um com flores de estiletes únicos e outro de estiletes bífidos, no entanto ambos apresentando flores unissexuais e óvulos providos de obturador placentário.

No século XIX, pesquisadores apresentaram inovações ao agrupar os representantes de Euphorbiaceae através dos sistemas de classificação, sendo o primeiro deles o sistema Baillon, proposto em 1858 pelo francês Henri Ernest Baillon, cujo sistema classificava os táxons em sete séries: série de *Euphorbia*, série de *Ricinus*, série de Medicinais, incluindo gêneros como *Dalechampia*, *Jatropha*, *Manihot*, *Tragia*, etc., série de *Croton*, série de *Excaecaria*, série de *Dichapetalum* e série de *Phyllanthus*.

Neste mesmo século, ampla descrição e contribuição à classificação foram acrescentadas a família com as monografias do botânico suíço Jean Müller Argoviensis, algumas presentes em clássicos como Linnaea de 1865/1866 e Prodomus Systematis Naturalis Regni Vegetabilis (De Candolle, A, P) de 1866. As obras de Jean Müller compõem o sistema mülleriano de classificação, o qual de forma detalhada classificou Euphorbiaceae pela primeira vez em subfamílias, tribos e subtribos e assim foi utilizado e adotado por pesquisadores renomados e especialistas, destacando aqui, Grady Linder Webster (Webster, 1975).

Botânico norte-americano e grande estudioso de Euphorbiaceae, Grady Webster aprimorou a classificação proposta por Müller e relatou ampla descrição para os táxons representantes da família, apresentando-a com 300 gêneros agrupados em cinco subfamílias distribuídas pelos neotrópicos (Phyllanthoideae, Oldfieldioideae, Acalyphoideae, Crotonoideae e Euphorbioideae) e 52 tribos, sendo diversas destas divididas em subtribos (Webster, 1975). Os caracteres morfológicos foram determinantes no agrupamento das

subfamílias, sendo os principais deles o número de óvulos por lóculo, presença ou ausência de laticíferos e morfologia do grão de pólen.

Com poucas modificações, a família passou para 317 gêneros, cinco subfamílias e 49 tribos, contando com algumas descrições, como diversos tipos de hábitos, desde ervas, arbustos, subarbustos, árvores e até lianas, além de caracteres anatômicos como estrutura da madeira, tegumento da semente, tricomas diversos, desenvolvimento e localização dos estômatos e tipos de laticíferos, bem como flores unissexuais e reduzidas e inflorescências dicasiais que fortaleceram a classificação de Euphorbiaceae *sensu lato* como monofilética, embora propostas já sugerissem outro tipo de circunscrição (Webster 1994 a,b).

Com base em dados morfológicos, estudos corroboraram a circunscrição sugerida por Webster, sendo o principal caráter o número de óvulos por lóculo do ovário e, assim, a exclusão das subfamílias com lóculos biovulados de Euphorbiaceae foi discutida e apoiada como forma de manter seu monofiletismo (Huber 1991, Meeuse 1990).

No final do século XIX e início do século XX, pesquisas filogenéticas baseadas em dados macromoleculares confirmaram o polifiletismo de Euphorbiaceae *sensu lato* (Chase *et al*. 1993, 2002). Estes autores foram os primeiros a propor a segregação de Euphorbiaceae em famílias distintas, segregando as subfamílias Phyllanthoideae e Oldfieldioideae, ambas biovuladas e que passaram a compor as famílias Phyllanthaceae e Picrodendraceae, respectivamente, Putranjivaceae e Pandaceae também foram segregadas, restando as uniovuladas, Euphorbioideae, Crotonoideae e Acalyphoideae, as três compondo a nova família Euphorbiaceae *sensu stricto* (Chase *et al.* 2002), demonstrada na filogenia abaixo (Figura 1).

De acordo com a circunscrição proposta pelos autores acima, Euphorbiaceae *s.s.* seria monofilética, no entanto, o conjunto das subfamílias que a compõem formam um clado de fraco suporte molecular.

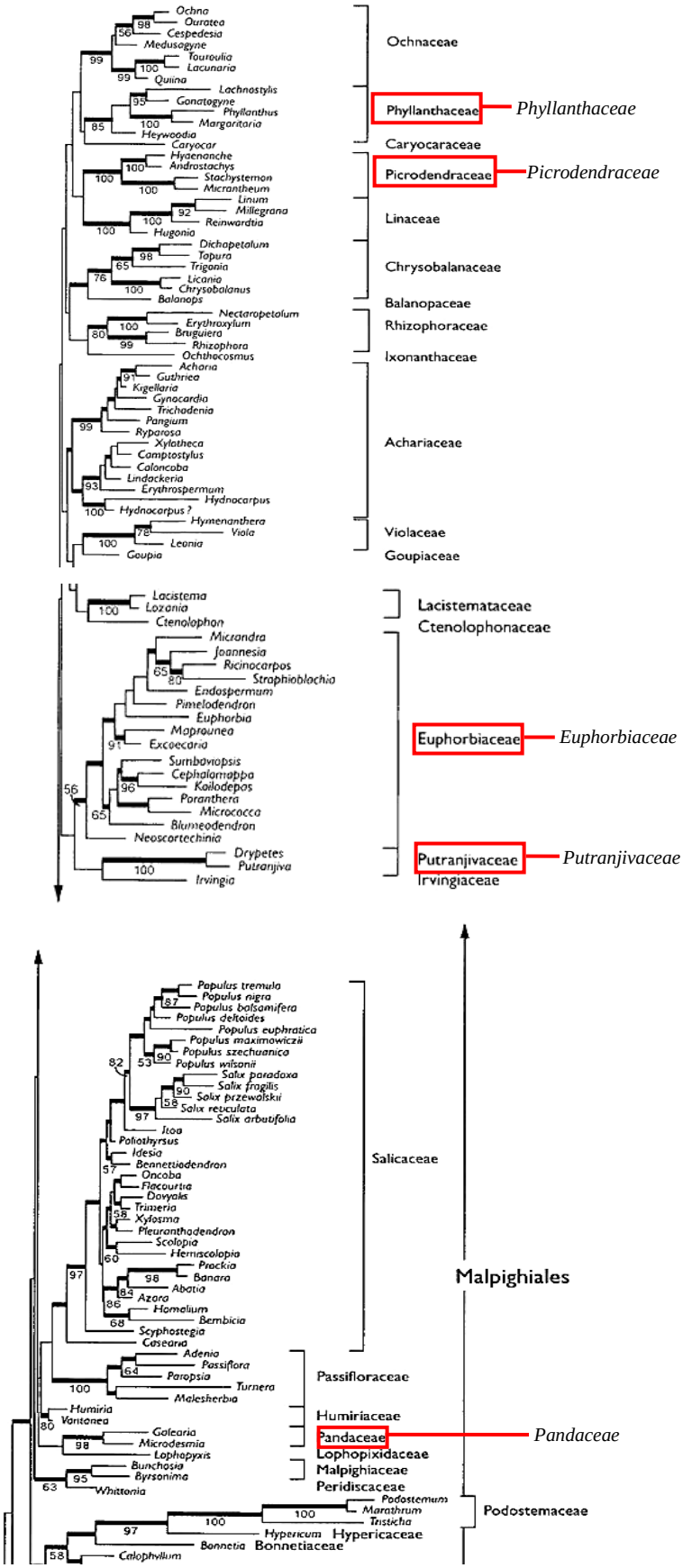


Figura 1. Filogenia proposta após a segregação de Euphorbiaceae *sensu lato* (Chase *et al.* 2002), tendo em destaque as novas famílias, incluindo Euphorbiaceae *sensu stricto*.

Wurdack *et al*. (2005) realizaram estudo molecular exclusivamente com espécies de Euphorbiaceae *s.s.* incluindo representantes das três subfamílias e reafirmaram o monofiletismo do grupo, no entanto, sugeriram importantes alterações filogenéticas, dentre estas, dois clados previamente pertencentes à Acalyphoideae foram sugeridos como irmãos de Euphorbiaceae *s.s.* e portanto deveriam ser elevados a nível de subfamília, Peroideae e Cheilosoideae.

O monofiletismo de Euphorbiaceae *s.s.* se manteve em questionamento por diversos autores, e algumas questões curiosas foram levantadas quanto a sua filogenia, como a emergência de Rafflesiaceae entre as Euphorbiaceae *s.s.*, demonstrada por dados moleculares, os quais morfologicamente são de grande questionamento e divergência (Davis *et al*. 2007).

Tokuoka (2007) contribuiu com análises filogenéticas de Euphorbiaceae *s.s.*, em especial quanto as características do desenvolvimento dos óvulos e assumiu que uma camada paliçádica exotégmica é uma possível sinapomorfia para todos os representantes da família, exceto para Peroideae, assim corroborando a elevação desta ao nível de subfamília, conforme proposto anteriormente.

Posteriormente em novos estudos filogenéticos, Wurdack & Davis (2009) sugeriram maiores modificações à Euphorbiaceae e elevaram Peroideae ao nível de família, Peraceae, assim excluindo-a de Euphorbiaceae *s.s.*, tornando esta de fato monofilética (Figura 2). Contudo, Peraceae ainda não é totalmente aceita, sendo necessários maiores estudos que reforcem a segregação desta família.

De acordo com Stevens, P. F. (2014, APG website), Euphorbiaceae *s.s.* é atualmente composta por 6.745 espécies e 218 gêneros distribuídos em 4 subfamílias (Cheilosoideae, Acalyphoideae, Crotonoideae e Euphorbioideae) com distribuição pantropical.

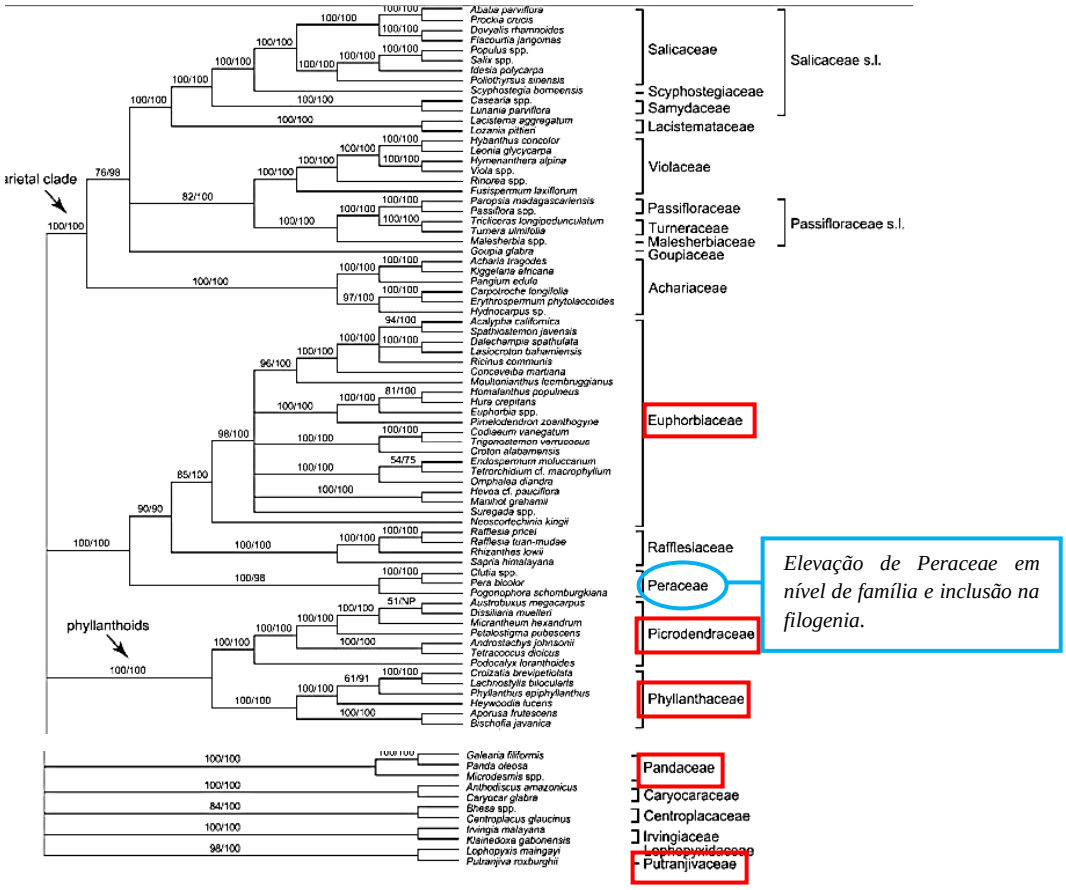


Figura 2. Filogenia elevando Peraceae ao nível de família e incluindo-a entre Rafflesiaceae e Picrodendraceae. (Wurdack & Davis, 2009).

Assim como a descrição de Webster (1975, 1994a,b) para Euphorbiaceae *s.l.*, nesta circunscrição a família mantém representantes de hábitos muito variados, com plantas monoicas e dioicas que podem ou não apresentar látex. As folhas são alternas ou opostas, raramente verticiladas, simples ou compostas, muitas vezes digitadas, com estípulas livres ou unidas, reduzidas a glândulas ou ausentes, podendo também apresentar indumento variado, desde tricomas estrelados a escamiformes.

Quanto às estruturas reprodutivas, Euphorbiaceae *s.s.* caracteriza-se por apresentar inflorescências terminais ou axilares, basicamente cimeiras, podendo ser fascículos, panículas, dicásios, além de racemos, espigas e também de pseudantos, como os registrados em *Dalechampia* e *Euphorbia*, sendo, neste último, mais conhecidos como ciátios. As flores são unissexuais, actinomorfas, monoclamídeas, diclamídeas ou aclamídeas, com número de estames variado, filetes livres ou unidos, anteras rimosas e grãos de pólen tricolporados (Judd *et al*. 2009).

O gineceu fornece caracteres morfológicos chave para a família, como o ovário tricarpelar e trilocular, sendo os lóculos uniovulados e em placentação axilar. Os estiletes

podem ser inteiros ou ramificados, o fruto é tipicamente capsular tricoca, sendo as sementes exotégmicas, providas ou não de carúncula com endosperma abundante (Webster 1994).

Quanto à polinização, grande parte dos representantes de Euphorbiaceae é principalmente polinizada por insetos, dentre abelhas, vespas, moscas e borboletas, atraídas pelo néctar que torna as flores atrativas até para alguns pássaros, morcegos e outros mamíferos. Além disso, algumas espécies podem ser polinizadas pelo vento, tais como em *Acalypha*, *Alchornea* e *Ricinus* (Judd *et al.*, 2009).

2. As subfamílias de Euphorbiaceae e seus gêneros de destaque quanto às flores e estruturas secretoras

De acordo com Stevens, P. F. (2014, APG website), Euphorbiaceae *s.s.* é atualmente compreendida por Cheilosoideae, Acalyphoideae, Crotonoideae e Euphorbioideae.

Wurdack *et al.* (2005) estabeleceram relações filogenéticas entre as subfamílias, nas quais Cheilosoideae e Acalyphoideae são consideradas as mais basais, Crotonoideae apresenta posição intermediária e Euphorbioideae é a subfamília mais derivada dividida em dois subclados, um com pseudanto e o outro sem (Figura 3).

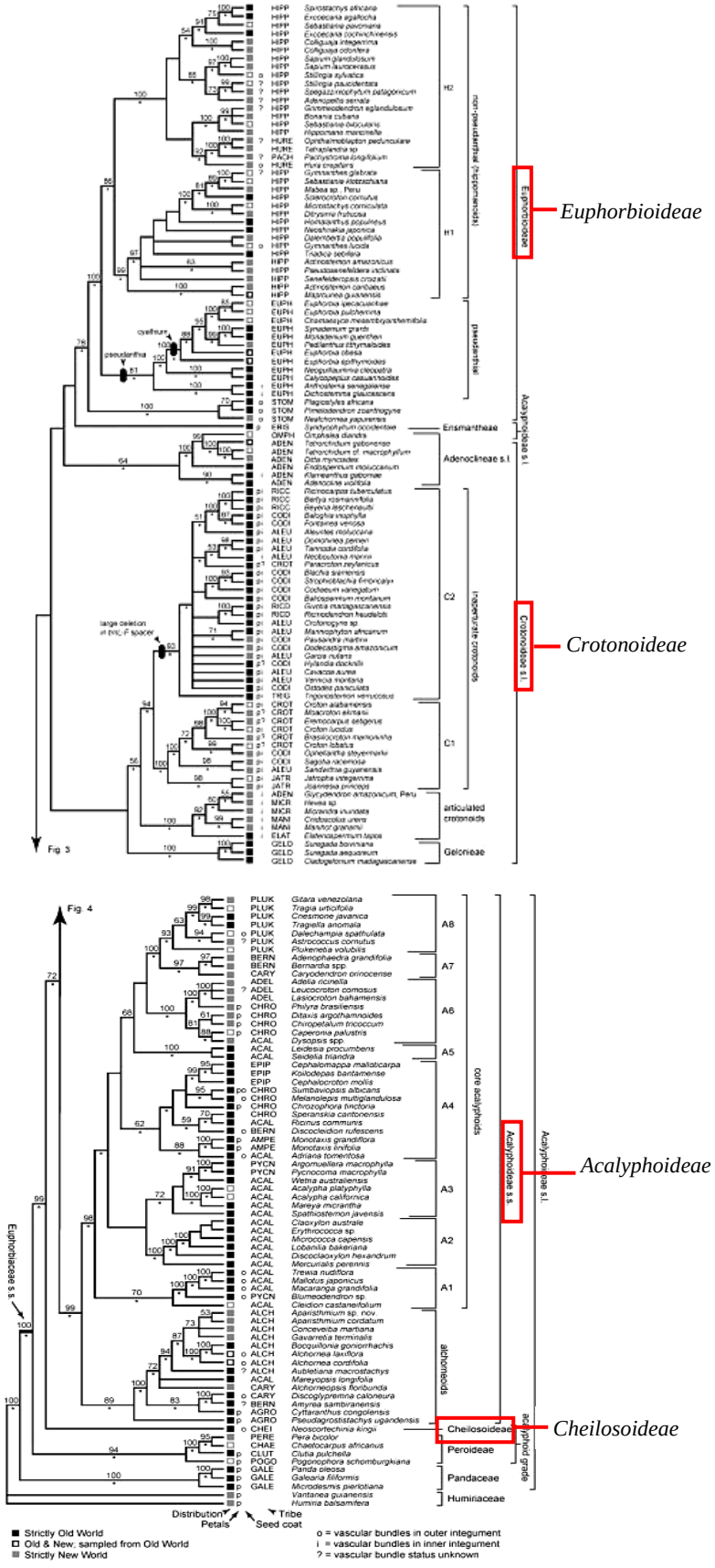


Figura 3. Filogenia apresentando a relação entre as quatro subfamílias de Euphorbiaceae *s.s.* (Wurdack *et al.* 2005).

Cheilosoideae

Cheilosoideae é a subfamília mais recentemente estabelecida (Wurdack *et al*. 2005) e é composta pela tribo Hippomaneae subtribo Cheiloseae, dentre as quais encontram-se poucas espécies representadas por apenas dois gêneros, *Cheilosa* e *Neoscortechinia*, distribuídas na regiões da Malásia.

Wurdack *et al*. (2005) classificou esta subfamília como filogeneticamente basal em relação às demais e a descreveu pela presença de árvores dioicas com ausência de látex, indumento simples ou estrelado e folhas alternas, normalmente apresentando glândulas na base da lâmina. As inflorescências são terminais ou axilares, apresentam brácteas com glândulas, com ou sem ramos alongados partindo do eixo da inflorescência. As flores são normalmente monoclamídeas, com nectários em forma de discos nas flores estaminadas, sendo os estames livres, ocorrendo de 5 – 12 e anteras introrsas (Figura 4). O gineceu é constituído por um ovário com um óvulo por lóculo, sendo estes anátropos e com feixes vasculares no tegumento externo.

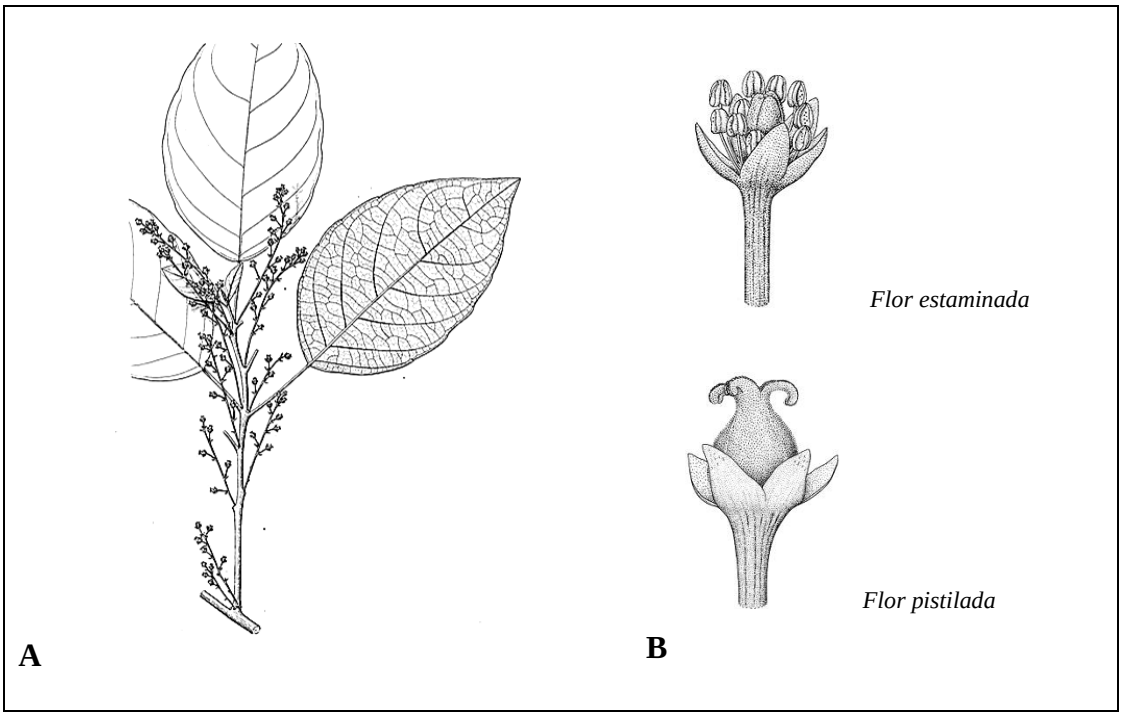


Figura 4. Desenhos de flores de Cheilosoideae. **Fig 3A.** Vista geral de inflorescências de *Cheilosa montana* Blume. **Fig 3B.** Flores de *C. montana* (Welzen, P.C. van *et al.*, 1993).

Poucos estudos foram realizados para Cheilosoideae e destes, muitos são de cunho taxonômico. Espécies que compõem a flora da região da Malásia são aparentemente as mais pesquisadas e com maiores números de registros na literatura, tendo em destaque os trabalhos de Welzen, P.C. van, R.A. Banka & C.D. Leoncito. (1993) e Welzen, P.C. van (1994) que descreveram os gêneros *Cheilosa* e *Neoscortechinia* e muitas de suas espécies ocorrentes na região, propondo chaves de identificação e possíveis relações filogenéticas entre os táxons dos gêneros.

Peroideae ou Peraceae – uma dúvida na evolução de Euphorbiaceae

Webster (1994) descreveu Pereae como uma das tribos de Euphorbiaceae *s.l.*, tendo *Pera* Mutis como único gênero representante e considerou a tribo como basal em relação aos demais representantes da família, afirmando que o posicionamento de *Pera* em Euphorbiaceae poderia ser explicado devido à natureza reduzida de suas flores e presença de inflorescências peculiares.

Atualmente, a inclusão de *Pera* em Euphorbiaceae é incerta (Stevens, P. F, 2014 - APG website) e tem sido questionada. Wurdack *et al*. (2005) sugerem que *Pera*, juntamente com *Chaetocarpus* e *Clutia*, cada um pertencente a tribos diferentes, formem subclados dentro de Peroideae, já que as sementes de *Pera* são exotestais e o restante da família apresenta sementes exotégmicas.

Posteriormente, como já mencionado, a incógnita sobre o gênero recebe a hipótese de Wurdack & Davis (2009) que consideram *Pera* como um gênero isolado e elevam-no ao nível de família, considerando a filogenia proposta e as características de suas sementes e inflorescências do tipo pseudanto. O reconhecimento da família Peraceae seria necessário para manter a monofilia de Euphorbiaceae, contudo reconhecimentos futuros são necessários para sustentar a segregação desta família (Stevens, P. F, 2014 - APG website).

Espécies de *Pera* apresentam-se em árvores ou arbustos com indivíduos dioicos, folhas alternas com indumento simples, estrelado ou lepidoto. As flores apresentam-se em pseudantos e são protegidas por duas brácteas involucrais. Os pseudantos apresentam-se reunidos em glomérulos e contêm flores unissexuadas, sendo as estaminadas apétalas com

cálice de 2-4 sépalas, podendo estas serem rudimentares, possuindo 2-8 estames. As flores pistiladas são reduzidas e aclamídeas, possuem gineceu tricarpelar e estilete curto com estigma proeminente (Figura 5) (Webster, 1994).

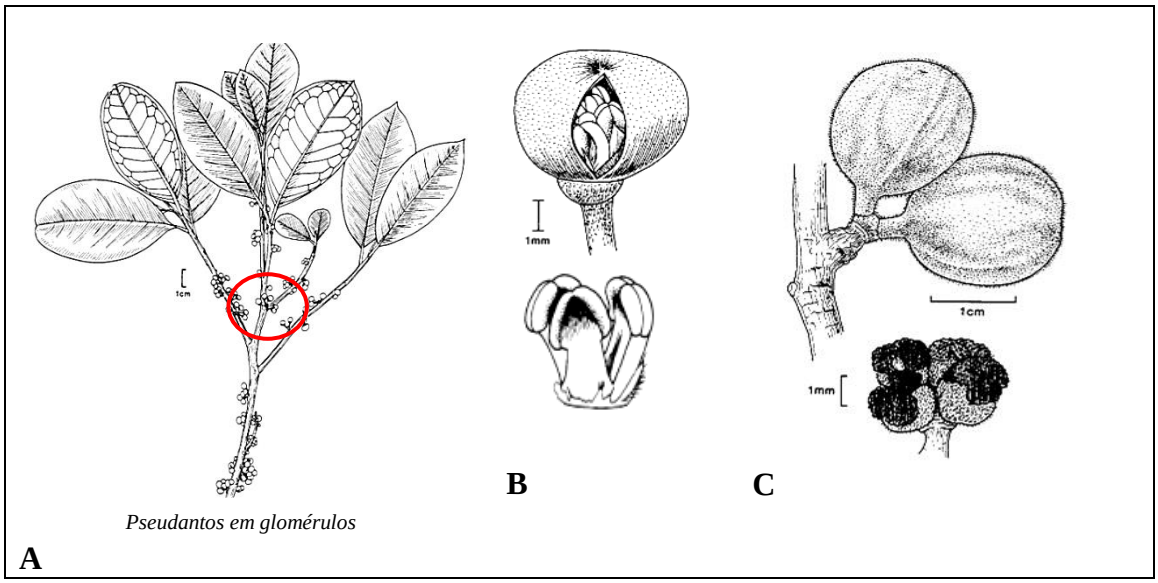


Figura 5. Desenhos esquemáticos de espécies de *Pera*. **Fig 4A.** Esquema geral de *Pera bicolor* (Klotzsch) Müll. Arg. **Fig 4B.** Pseudanto e flores estaminadas de *P. bicolor*. **Fig 4C**. Pseudanto e flores pistiladas de *P. bicolor*. (modificado de Gillespie & Armbruster, 1997 e Bigio & Secco, 2012).

Poucos são os registros de pseudantos de *Pera*, havendo poucos dados anatômicos, em especial quanto ao desenvolvimento floral e às possíveis estruturas secretoras florais.

Gillespie & Armbruster (1997) em pesquisa e levantamento da flora das Guianas, contribuíram para a descrição de diversos gêneros de Acalyphoideae, dentre eles, *Pera*, e assim colaboraram com as descrições morfológicas e com chaves de identificação e também com hipóteses sobre as relações filogenéticas entre eles.

Bigio & Secco (2010, 2012) colaboraram com estudos taxonômicos para espécies Amazônicas de *Pera*, abordando cerca de 15 espécies, com descrições morfológicas, ilustrações e chaves de identificação, sendo uma das espécies identificada como nova e endêmica na região de Manaus. Seus estudos contribuíram com uma vasta revisão de literatura sobre o gênero, levantando questões sobre a posição do gênero em Euphorbiaceae e a variada morfologia de seus pseudantos.

Freitas *et al.* (2011) investigaram os aspectos da biologia reprodutiva de *Pera glabrata* em uma área do cerrado do estado de São Paulo e relataram dados importantes quanto a fenologia reprodutiva, quanto aos sistemas reprodutivos, de polinização e dispersão de sementes da espécie.

Quanto às pesquisas de cunho anatômico, informações sobre desenvolvimento de óvulos contribuíram para a atual discussão sobre a posição de *Pera*. Tokuoka & Tobe (2003) analisaram estruturalmente óvulos e sementes de Acalyphoideae e suas implicações sistemáticas, revelando que sementes maduras exotestais ocorrem apenas nos gêneros *Clutia* (Clutieae), *Chaetocarpus* (Chaetocarpeae) e *Pera* (Pereae), sendo que o envoltório destas sementes é composto pela exotesta como camada mecânica, assim fortalecendo a filogenia proposta por Wurdack e colaboradores (2005,2009).

Acalyphoideae

Acalyphoideae é reconhecida como subfamília desde Webster (1975, 1994). Aparentemente, a subfamília não é monofilética, sendo composta atualmente por 20 tribos e 116 gêneros, com destaque para *Acalypha* (430 espécies), *Macaranga* (260), *Tragia* (170), *Dalechampia* (120), *Mallotus* (115), *Claoxylon* (80), *Bernardia* (50) e *Ditaxis* (45), totalizando cerca de 1865 espécies de distribuição pantropical (Stevens, P. F, 2014 - APG website).

Composta por árvores, arbustos ou ervas, raramente apresentam látex, indumento simples ou de tricomas ramificados ou lepidotos, as folhas são normalmente alternas com estípulas e glândulas nas bases foliares. As inflorescências são axilares ou terminais, racemosas, cimosas ou reduzidas a glomérulos ou até flores solitárias com brácteas portando glândulas. As flores estaminadas apresentam sépalas frequentemente conatas, pétalas e nectários normalmente ausentes. Os estames variam entre 2 – 100 ou mais, sendo livres ou conatos e pode ocorrer pistilódio. As flores pistiladas são diclamídeas, com sépalas conatas e pétalas livres, disco nectarífero, ovário com dois ou quatro lóculos, estiletes inteiros, bífidos ou multífidos e óvulos anátropos, um em cada lóculo (Webster 1994b).

Ao se tratar das características florais, alguns gêneros de Acalyphoideae destacam-se pelas variações na estrutura da inflorescência, dentre eles *Dalechampia* Plum. ex L que compreende cerca de 100 espécies divididas em seis seções, estando à maioria destas distribuídas pelo continente Americano, com poucas espécies ocorrentes na África, Índia e China (Webster & Armbruster, 1991).

De acordo com Webster (1994b), *Dalechampia* é o único gênero pertencente à tribo Plukenetieae e subtribo Dalechampiinae, a qual se caracteriza por apresentar flores em pseudantos bibracteados com muitos tricomas urticantes. As duas grandes brácteas formam o invólucro do pseudanto e envolvem três flores pistiladas monoclamídeas dispostas em cimeira em posição basal e 8 – 12 flores estaminadas monoclamídeas, dispostas em um pleiocásio terminal que apresenta bractéolas resiníferas próximas às flores. Pistilódios são ausentes e o gineceu é composto por ovário trilocular e estilete alongado com região estigmática (Figura 6).

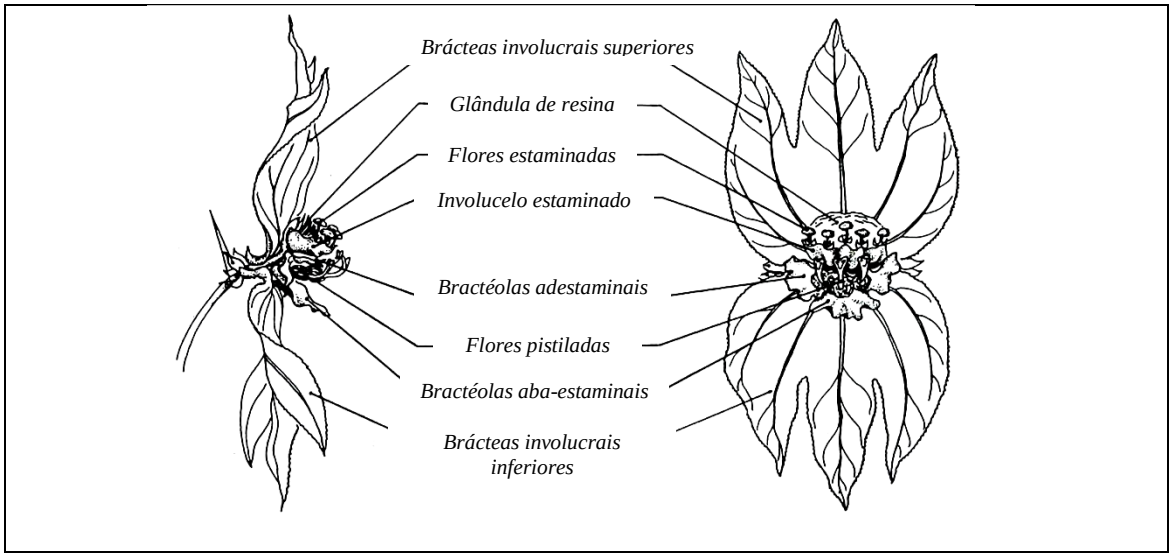


Figura 6. Desenho esquemáticos do pseudanto de *Dalechampia* em vista frontal e lateral (modificado de Webster & Armbruster, 1991)

De acordo com os estudos taxonômicos, autores afirmam que por apresentar uma morfologia tão variada, o pseudanto de *Dalechampia* é considerado único na natureza, o que despertou grande interesse para diversas áreas.

Maya *et al*. (2002) afirmaram que o pseudanto de *Dalechampia* constitui um modelo para o estudo da evolução floral e Wurdack *et al.* (2005) estabeleceram que *Dalechampia* é um dos gêneros mais especializados de Euphorbiaceae *s.s.* por apresentar hábito lianescente e pseudanto único.

Em estudo realizado por Souza *et al*. (2010), tem-se a descrição morfológica desse pseudanto para as diferentes fases ontogenéticas e também é destacada a importância das glândulas de resina como fornecedoras de suprimentos nutritivos aos polinizadores.

Em estudo ecológico Calaça & Vieira (2012) analisam a biologia do pseudanto de *Dalechampia* aff. *triphylla* Lam. e contribuíram com importantes informações quanto as fases reprodutivas do pseudanto, períodos de floração e polinizadores. *Dalechampia* é o único gênero que apresenta pseudantos em Acalyphoideae, no entanto outros gêneros apresentam morfologias também muito variadas quanto à formação e desenvolvimento dos verticilos férteis e estéreis, tais como *Alchornea, Acalypha, Tragia,* etc., ocorrendo trabalhos especialmente taxonômicos na literatura, como Levin *et al*. (2007), Atha (2008), McPherson (2012) em descrições de novas espécies de *Acalypha* e *Argomuellera*.

Crotonoideae

Crotonoideae é descrita por Webster (1975, 1994) como composta por 12 tribos e número de gêneros questionável, pois muitos foram erroneamente classificados como pertencentes à Acalypheae e Hippomaneae, sendo a morfologia do pólen considerada essencial para o estabelecimento de membros como "Crotonoids". Atualmente, a subfamília conta com 68 gêneros e 12 tribos, sendo os principais *Croton* (1300 espécies), *Jatropha* (180), *Manihot* (100), *Trigonostemon* (95) e *Cnidosculus* (75), totalizando cerca de 2050 espécies distribuídas pantropicalmente e algumas em regiões temperadas (Stevens, P. F, 2014 - APG website).

A subfamília é tipicamente representada por árvores, arbustos e ervas, tendo como característica importante em seu diagnóstico a presença de látex em diversos gêneros, sendo este raramente ausente. As folhas são alternas ou opostas, normalmente ocorrendo glândulas foliares, podendo o indumento ser muito variado: simples, estrelado, glandular ou escamoso. As inflorescências são axilares ou terminais, dicasiais, racemosas ou em espigas, cujas flores estaminadas são normalmente diclamídeas, com sépalas as vezes conatas e pétalas normalmente livres, discos nectaríferos, às vezes presentes, estames de 3 – 5 a muitos com filetes livres ou conatos, grãos de pólen tricolporados, porados ou inaperturados e pistilódios presentes em alguns gêneros. As flores pistiladas são normalmente monoclamídeas com sépalas conatas ou livres, com discos nectaríferos presentes ou não, ovário com dois a quatro lóculos, estiletes bífidos a multífidos, raramente inteiros. Os óvulos são anátropos e apresentam-se solitários nos lóculos e sementes frequentemente carunculadas e oleaginosas (Webster, 1994).

Conforme destacado acima, as características florais em Crotonoideae são diversas, em especial quanto à formação dos verticilos estéreis e presença de algumas estruturas secretoras, e assim foram muito importantes no estabelecimento de relações filogenéticas dentro da subfamília.

Joannesia Vellozo é um gênero de grande interesse em estudos evolutivos. Descrito por Webster (1994) como pertencente à tribo Jatropheae, apresenta apenas duas espécies representantes, distribuídas pela América do Sul e suas flores estaminadas e pistiladas são caracterizadas por serem diclamídeas, sendo que as estaminadas apresentam cálice cupular, pétalas livres, 8 a 10 estames com filetes conatos e discos nectaríferos segmentados. As flores pistiladas apresentam cálice também com sépalas conatas e pétalas livres, o gineceu é composto por ovário tricarpelar, trilocular, com óvulos anátropos solitários nos lóculos, estiletes curtos e estigma multífido (Figura 7). Esta similaridade das flores estaminadas e pistiladas quanto à presença dos verticilos estéreis, torna *Joannesia* um gênero importante ao ser utilizado como parâmetro de comparação em estudos ontogenéticos e de evolução floral.

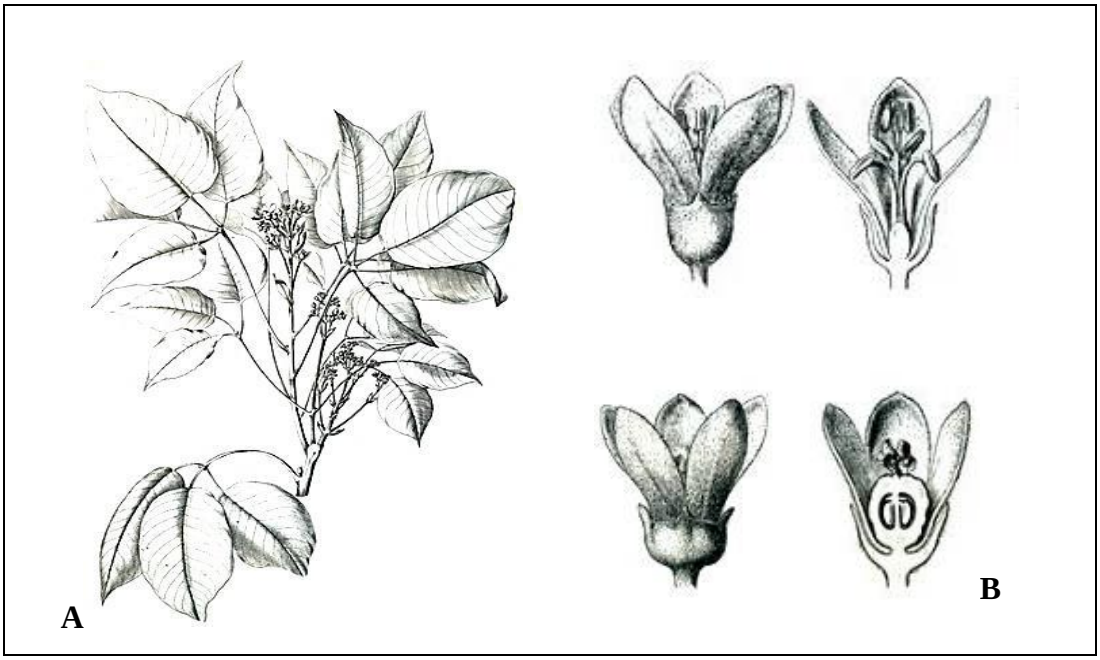


Figura 7. Desenho esquemático de *Joannesia princeps* Vell. **Fig 7A.** Esquema geral de *Joannesia princeps* Vell. **Fig 7B.** Flores estaminadas e flores pistiladas, de *J. princeps*. (Adaptado de http//:www.florabrasiliensis.cria.org.br).

Embora *Joannesia* seja um gênero de potencial interesse na evolução floral, não se encontram estudos anatômicos ou ecológicos registrados na literatura, sendo os principais

registros relacionados a métodos de extração e formação de biodiesel, considerando que as sementes de *Joannesia* apresentam alta concentração de óleo, sendo este utilizado para fins medicinais, conforme registrado em diversos estudos (Lago *et al.* 1987; Moretto & Fett, 1998; Lorenzi, 2002)

Estudos ontogenéticos contribuem amplamente para o entendimento de relações filogenéticas entre grupos. Liu *et al.* (2008) analisaram a organogênese floral de três espécies de *Jatropha* e através do desenvolvimento dos verticilos férteis puderam corroborar a circunscrição do gênero. Oliveira & Oliveira (2009) investigaram o desenvolvimento de ovários e óvulos de espécies de *Manihot* e constaram diferentes etapas de formação do fruto e da semente que interferem nas formas de abscisão e dispersão das sementes. De- Paula & Sajo (2010) e De-Paula *et al.* (2011) analisaram a ontogênese e as homologias entre os periantos, nectários, anteras e óvulos de espécies de *Croton* e *Astraea*, e com dados anatômicos forneceram suporte à recente segregação de espécies de *Astraea* anteriormente pertencentes à *Croton*.

Como mencionado, os gêneros de Crotonoideae apresentam formas florais variadas, em especial quanto à presença de verticilos estéreis e estruturas secretoras. Estudos ontogenéticos como os destacados acima são de grande contribuição para o entendimento das diversas formas florais, podendo fornecer hipótese quanto aos passos evolutivos que culminaram em tais estruturas.

Euphorbioideae

Webster (1975, 1994) descreveu Euphorbioideae como composta por cinco tribos e 46 gêneros, sendo as principais características que a distinguia das demais subfamílias, a presença de látex de coloração branca, laticíferos não articulados, brácteas portando glândulas, sépalas reduzidas, pétalas normalmente ausentes e grãos de pólen tricolporados. Atualmente, a subfamília conta com cinco tribos e 39 gêneros , com destaque para *Euphorbia* (2420 espécies), *Gymnanthes* (45), *Excoecaria* (40) e *Mabea* (40), totalizando cerca de 2810 espécies distribuídas pantropicalmente e algumas em regiões temperadas (Stevens, P. F, 2014 - APG website).

A subfamília é representada por árvores, arbustos e ervas monoicas, raramente dioicas, com laticíferos não articulados e látex de coloração branca. As folhas são simples ou alternas, apresentando glândulas e estípulas na base, com indumento simples ou ausente. As inflorescências são terminais ou axilares, cimosas ou racemosas, às vezes, panículas ou como pseudantos, como em *Euphorbia* L.. As brácteas normalmente possuem glândulas, as flores são monoclamídeas ou aclamídeas, e os estames são geralmente reduzidos, ocorrendo entre 1 – 20, com filetes livres ou conatos e grãos de pólen tricolporados. As flores pistiladas também são reduzidas, com ovário com dois a três lóculos e estiletes livres ou unidos. Os óvulos são anátropos e solitários nos lóculos (Webster, 1994).

Wurdack *et al.* (2005) afirmaram que Euphorbioideae é a única subfamília monofilética de Euphorbiaceae e que além das características levantadas por Webster, também se destaca pelo alto grau de redução das flores, em especial das estaminadas, com ausência de verticilos estéreis e variáveis arranjos de inflorescências, incluindo formas extremamente condensadas, que resultaram nos pseudantos, presentes em *Euphorbia*. Estes mesmos autores também enfatizaram os dois subclados que compõem a subfamília - subclado com pseudanto e sem pseudanto - afirmando que no primeiro estão presentes apenas os representantes de Euphorbieae e que apresentem a extrema redução floral e modificações no invólucro.

Weberling (1989) interpreta o ciátio de Euphorbiaceae/Euphorbieae, como um modelo de alto grau de integração de flores extremamente modificadas, formando um sistema similar a uma única flor, destacando que este aspecto é especialmente notado ao observar um ciátio a partir de seu eixo principal e das terminações de suas cinco brácteas, as quais são unidas e formam um invólucro. O autor descreve este pseudanto como composto por um conjunto de inflorescências estaminadas localizadas internamente às brácteas, sendo cada flor representada por um único estame. No centro da inflorescência, localiza-se a flor pistilada aclamídea (Figura 8).

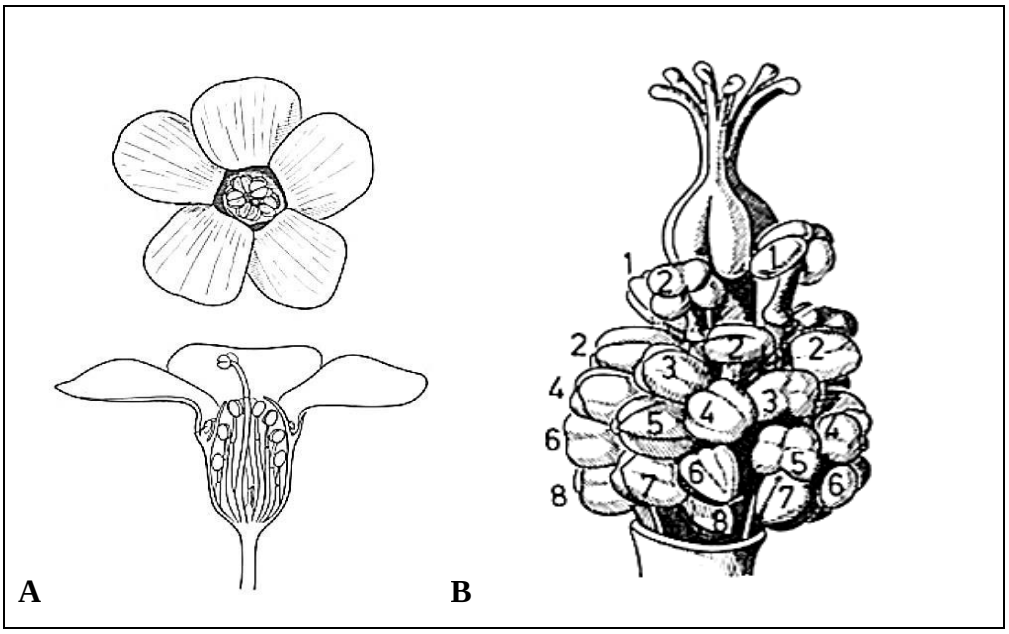


Figura 8. Desenhos esquemáticos de ciátios de *Euphorbia* spp. **Fig 9A**. Ciátio de *Euphorbia fulgens* Karw. ex Klotzsch visto de cima e em vista longitudinal. **Fig 9B**. Esquema do ciátio de *Euphorbia lathyris* L. (Adaptado de Weberling, 1989).

Por apresentar arquitetura tão diversificada e única na natureza, o ciátio já recebeu interpretações evolutivas variadas. Prenner & Rudall (2007), Prenner *et al*. (2008), investigaram comparativamente a ontogênese de pseudantos de subtribos distintas de Euphorbieae, com o objetivo de esclarecer homologias e propor hipóteses quanto à evolução do ciátio. Também em análise ontogenética, Narbona *et al.* (2008) analisaram o dimorfismo sexual de *Euphorbia nicaeensis*, e mais recentemente Cacho *et al.* (2010) questionam se o ciátio seria o motivo essencial pelo elevado número de espécies de *Euphorbia* e Prenner *et al.* (2011) levantam a hipótese de que o limite entre flor e inflorescência poderia ser interpretado pela expressão do gene *LEAFY*, tanto em meristemas florais como no meristema da inflorescência.

Os pseudantos em Euphorbioideae são, portanto restritos a Euphorbieae, ocorrendo em outros gêneros, como *Pedilanthus*, *Calycopeplus*, *Anthostema* e *Neoguillauminia* (Weberling, 1989), e assim como estes, *Euphorbia* é considerado um gênero de grande interesse quanto aos estudos de evolução floral, tendo em vista que é o principal gênero da família e sua inflorescência marcada pelo extremo grau de redução dos verticilos, o ciátio.

Além dos pseudantos, Euphorbioideae apresenta outras formas florais muito diversificadas, como as observadas em *Hura* e *Maprounea*, ocorrendo trabalhos recentes na literatura que explorem a tribo Hureae (Oliveira *et al*. 2013), entre outros estudos

taxonômicos vastos sobre Hippomaneae, dentre eles Esser (2002, 2012), Pscheidt & Cordeiro (2012), entre outros, sendo escassos os estudos anatômicos e de evolução que visam entender por meio das variações florais e das estruturas secretoras possíveis passos evolutivos.

Associado às diversas alterações evolutivas na morfologia floral em Euphorbiaceae, uma série de estruturas secretoras surgiram concomitantemente, o que viabilizou diversas estratégias de polinização e de proteção, já que em certos gêneros a redução dos verticilos é uma característica evidente, como destacado acima nos ciátios de *Euphorbia*.

Diversos produtos do metabolismo secundário, como néctar, mucilagem ou goma, proteínas, resinas e compostos fenólicos (Fahn, 1979) são liberados por estruturas secretoras de vários tipos (Evert, 2006). Alguns deles podem ser tóxicos, tais como alcaloides, di ou triterpenoides, taninos entre outros que ocorrem no látex de espécies da família (Judd *et al*., 2009).

No contexto das relações filogenéticas, tem-se a importância do estudo das estruturas secretoras e da composição de seus exsudatos para entender de que forma as modificações morfoanatômicas e adaptativas dessas estruturas supriram a falta de verticilos atrativos e/ou recursos alimentares aos polinizadores. A literatura conta com alguns trabalhos como Baker *et al.* (1978) em estudo dos nectários extraflorais de *Ricinus communis* L., Rudall (1987) com o estudo dos laticíferos de Euphorbiaceae, Arumugasamy *et al*. (1990) em estudo estrutural, ontogenético e histoquímico dos nectários de *Euphorbia heterophylla* L., Rudall (1994) em estudo dos laticíferos de Crotonoideae, nos quais analisou sua homologia e evolução, Freitas *et al*. (2001) ao analisar os nectários de *Croton sarcopelatus*, entre outros trabalhos.

Quanto à diversidade floral, relatada acima como característica marcante em Euphorbiaceae, poucos são os estudos ontogenéticos que enfatizem a evolução destas formas florais e de suas estruturas secretoras, sendo estas de extrema importância no entendimento de passos evolutivos.

Cabe ressaltar a importância das pesquisas anatômicas na compreensão destes passos evolutivos que levaram a formas florais tão reduzidas e variadas em Euphorbiaceae com base nas filogenias atuais. O estudo estrutural e ontogenético dos pseudantos com suas flores reduzidas e das estruturas secretoras relacionadas a diferentes síndromes de polinização são de grande interesse podem ajudar a revelar como essas alterações ocorreram ao longo da história evolutiva da família.

O objetivo deste trabalho é estudar a ontogênese floral de espécies pertencentes a diferentes subfamílias de Euphorbiaceae e analisar as possíveis homologias com base nos padrões de desenvolvimento das flores e inflorescências (atividade dos meristemas e fatores ontogenéticos), sugerindo as possíveis modificações evolutivas que levaram à formação de pseudantos e redução dos verticilos. Os objetivos são complementados ao caracterizar morfoanatomicamente as estruturas secretoras florais e a composição química de seus exsudatos, relacionando com os diferentes graus de redução floral e às diferentes estratégias para a manutenção da polinização.

A fim de facilitar o processo de publicação, este trabalho está apresentado em capítulos:

Capítulo 1: *Pseudantos em Euphorbiaceae: estrutura e evolução.*

Capítulo 2: *Proteção e atração: brácteas e estruturas secretoras em inflorescências reduzidas de Euphorbiaceae*

Considerações finais

A evolução das flores e inflorescências em Euphorbiaceae tem como destaque os eventos da redução floral, tanto dos verticilos férteis, como dos estéreis, bem como a organização e rearranjo das flores de formas distintas sobre o eixo da inflorescência, culminando em diferentes formas, únicas dentre as Angiospermas, os pseudantos.

Estes apresentam morfologias muito diferentes, conforme as relatadas para as subfamílias às quais pertencem. Os fatores ontogenéticos que podem explicar esta diferença estão presentes logo no início da formação dos primórdios florais, tais como a formação de diversas categorias de brácteas, presença ou ausência de cálice, além das constrições verificadas nas flores de *Dalechampia* e *Euphorbia*, constrições estas ausentes nas flores de *Pera* e *Joannesia*, esta última pertencente a subfamília intermediária filogeneticamente.

Considerando a ocorrência dos pseudantos em Acalyphoideae e Euphorbioideae e também a variação floral presente em Crotonoideae, subfamília considerada filogeneticamente intermediária, conclui-se que as características estruturais e as reduções florais observadas nos pseudantos tiveram mais de uma origem ao longo da evolução de Euphorbiaceae e assim propomos que os pseudantos evoluíram não apenas de um processo de redução pela atividade diferencial dos meristemas, mas também de uma reorganização das flores ao longo do eixo da inflorescência. Os pseudantos de *Pera* apresentam etapas ontogenéticas similares aos demais pseudantos, no entanto características estruturais, tais como anteras deiscentes que se tornam foliáceas, presença de pistilódios e sementes exotégmicas, fazem de *Pera* um táxon ainda com posicionamento questionável, sendo necessárias análises aprofundadas que corroborem ou não sua elevação em nível de família, Peraceae.

Nos pseudantos e nas flores, as estruturas secretoras são diversas e classificadas como de proteção, tais como os laticíferos, coléteres e idioblastos, e também nupciais, como a glândula de resina e os nectários.

As espécies analisadas são pertencentes a subfamílias filogeneticamente distintas, estando as brácteas e as estruturas secretoras possivelmente relacionadas à variação morfológica e à história evolutiva do grupo, contribuindo nas diferentes síndromes de polinização.

Referências

Arumugasamy, K; Subramanian, R B & Inamdar, J A. (1990). **Structure, ontogeny and histochemistry of cyathial nectaries in *Euphorbia heterophylla* L. (Euphorbiaceae).** Acta Societatis Botanicorum Poloniae. v. 59, p. 3-8.

Atha, D. (2008). **A new species of *Acalypha* (Euphorbiaceae: Acalyphoideae: Acalypheae) from Belize and adjacent Mexico and Guatemala**. v. 60, p. 185-189.

Baillon, H. (1858). **Etude Generale du Groupe des Euphorbiacées**. Victor Masson, Paris.

Baker, D. A.; Hall, J.L.; Thorpe, J.R. (1978). **A study of the extrafloral nectaries os Ricinus communis.** New Phytology. v. 81, p. 129 – 137.

Bigio, N. C & Secco, R. S. (2010). **Uma nova espécie de *Pera* (Peraceae) endêmica de Manaus, Amazonas, Brasil.** Rodriguésia. v. 61, p. 77-81.

Bigio, N. C & Secco, R. S. (2012). **As espécies de *Pera* (Euphorbiaceae *s.s*) na Amazônia Brasileira.** Rodriguésia. v. 63, p. 163-207.

Bruyset, F, L. (1787). **Ordines Naturales. In Démonstrations élémentaires de botanique**, p. 456-464.

Cacho, N. I; Berry, P. E; Olson, M. E; Steinmann V.W; Baum, D. A. (2010). **Are spurred cyathia a key innovation? Molecular systematics and trait evolution in the slipper spurges (Pedilanthus clade: *Euphorbia*, Euphorbiaceae).** American Journal of Botany. v. 97, p. 493-510.

Calaça, P. S. S. T; Vieira, M. F. (2012). **Biologia do pseudanto de *Dalechampia* aff. triphylla Lam. (Euphorbiaceae) e sua polinização por abelhas (Apidae, Meliponina).** v. 10 (3), p. 303-308.

Chase, M. W.; Soltis, D. E.; Olmstead, R. G.; Morgan, D.; Les, D. H.; Mishler, B. D.; Duvall, M. R.; Price, R. A.; Hills, H. G.; Qiu, Y. L.; Kron, K. A.; Rettig, J. H.; Conti, E.; Palmer, J. D.; Manhart, J. R.; Sytsma, K. J.; Michaels, H. J.; Kress, W. J.; Karol, K. H.; Clarck, W. D.; Hedrén, M.; Gaut, B. S.; Jansen, R.K.; Kim, K. J.; Wimpee, C. F.; Smith, J. F.; Furnier, G. R.; Strauss, S. H.; Xiang, Q. Y.; Plunkett, G. M.; Soltis, P. S.; Swensen, S. M.; Willians, S. E.; Gadek, P. A.; Quinn, C. J.; Eguiarte, L. E.; Golenberg, E.; Learn, J. R.; Graham, S. W.; Barrett, S. C. H.; Dayanandan, S. & Albert, V. A. (1993). **Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from plastide gene *rbcl*. Annals of the Missouri Botanical Garden.** v. 80 (3), p. 528-580.

Chase, M. W.; Zmarzty, S.; Lledó, M. D.; Wurdack, K. J.; Swensen, S. M. & Fay, M. F. (2002). **When in doubt, put in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid *rbcl* DNA sequences.** Kew Bulletin. v. 57, p. 141-181.

De-Paula, O. C.; Sajo, M. G.; Prenner, G.; Cordeiro, I.; Rudall, P. J. (2010). **Morphology, development and homologies of the perianth and floral nectaries in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae-Malpighiales).** Plant Systematics and Evolution. v. 292. p. 1 – 14.

De-Paula, O. C. & Sajo, M. G. (2011). **Morphology and development of anthers and ovules in *Croton* and *Astraea* (Euphorbiaceae).**Nordic Journal of Botany. v. 29. p. 505 - 511.

Davis, C. C.; Latvis, M.; Nickrent, D. L.; Wurdack, K. J & David, A. B. (2007). **Floral gigantism in Rafflesiaceae**. Science. v. 315, p. 1812.

Esser, H. J. (2002). **A revision of *Triadica* LOUR. (EUPHORBIACEAE).** Harvard Papers in Botany. v. 7, p. 17–21.

Esser, H. J. (2012). **The tribe Hippomaneae (Euphorbiaceae) in Brazil**. Rodriguésia. v. 63, p. 209-225.

Evert, R.F. (2006). **Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells and Tissues of the Plant Body – Their Structure, Function and Development.** 3 ed. John Woley & Sons, Inc.

Fahn, A. (1979). **Secretory tissues in plants.** Ed. Academic press, London.

Flora Brasiliensis – A Obra. (http://florabrasiliensis.cria.org.br/search?taxon_id=172).

Freitas, L.; Bernardello, G.; Galetto, L.; Paoli, A. A. S. (2001). **Nectaries and reproductive biology of Croton sarcopetalus (Euphorbiaceae)**. Botanical Journal of the Linnean Society. v. 136. p. 267 – 277.

Freitas, J. R.; Figueiredo, R. A.; Nadai, I. C & Hardman, L. (2011). **Aspectos da ecologia reprodutiva de *Pera glabrata* (Schott) Poepp. ex Baill. (EUPHORBIACEAE) em uma área de cerrado no estado de São Paulo**. Revista Árvore. v.35, p.1227-1234.

Gillespie, L. J & Armbruster, W. S. (1997). **A Contribution to the Guianan Flora: *Dalechampia, Haemutostemon, Omphalea, Pera, Plukenetia,* and *Tragia* (Euphorbiaceae) with Notes on Subfamily Acalyphoideae**. Smithsonian Contributions to Botany. v. 86, p. 3-34.

Huber, H. (1991). **Angiospermen**. Leitfaden durch die ordnungen und familien der Bedektsamer. Gustav Fischer, Stuttgart.

Judd, W. S.; Campbell, C. S.; Kellogg, E. A.; Stevens, P. F.; Donoghue, M. J. (2009). **Sistemática Vegetal – um Enfoque filogenético.** 3 ed. Artmed, Porto Alegre.

Jussieu, A. L. (1789). **Euphorbiae**. In Genera Plantarum, p. 384-392.
Lago, R. C. A.; Pereira, D. A.; Siqueira, F. A. R.; Szpiz, R. R.; Oliveira, J. P. (1987). **Estudo preliminar das sementes e do óleo de cinco espécies da Amazônia**. Acta Amazônica, v. 16-17, p. 369-376.

Levin, G. A.; Morton, John K & Robbrecht, Elmar. (2007). **Two New Species of *Acalypha* (Euphorbiaceae) from Tropical Africa, and a Review of Some Robyns Names for Cupricolous Plants from the Democratic Republic of the Congo**. Systematic Botany. v. 32, p. 576-582.

Liu, Huan-Fang.; Deng, Yun-Fei & Liao, Jing-Ping. (2008). **Floral organogenesis of three species of *Jatropha* (Euphorbiaceae).** Journal of Systematics and Evolution. v. 46, p. 53-61.

Lorenzi, H. (2002). **Árvores brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil**. v.1, Nova Odessa, São Paulo - SP, Instituto Plantarum.

Maya, V. C. R.; Emmerich, M.; Valle, L. S. (2002). ***Dalechampia* Plum ex L. (Euphorbiaceae) – taxonomia das espécies ocorrentes nas restingas do Estado do Rio de Janeiro, Brasil.** Boletim do Museu Nacional (Botânica). v. 119, p. 1-29.

McPherson, G. (2012). **A new species of Argomuellera Pax (Euphorbiaceae) from Madagascar.** Adansonia. v. 34, p. 67-70.

Meeuse, A. D. J. (1990). **The Euphorbiaceae auct. Plur. An unnatural taxon**. Privetely printed.

Moretto, E & Fett, R. (1998). **Tecnologia de Óleos e Gorduras Vegetais.** Rio de Janeiro: Varela, p. 150.

Muller, J. (1865/66). **Euphorbiaceae**. Linnaea. v. 34, p. 1-224.

Muller, J. 1866. **Euphorbiaceae exceto suborfo Euphorbieae**. In Prodomus Systematis Universalis Regni Vegetabilis (DE Candolle, A. P.). v.15, p.189-1286.

Narbona, E; Ortiz, P. L; Arista, M. (2008). **Sexual dimorphism in the andromonoecious Euphorbia nicaeensis: effects of gender and inflorescence development.** Annals of botany. v. 101, p. 717-726.

Oliveira, J. H. G & Oliveira, D. M. T. (2009). **Morfoanatomia e ontogênese do pericarpo de *Manihot caerulescens* Pohl e *M. tripartita* Müll. Arg. (Euphorbiaceae).** Revista Brasileira de Botânica. v. 32, p.117-129.

Oliveira, L. S. D.; Silva, M. J & Sales, M. F. (2013). **Synopsis of the tribe Hureae (Euphorbioideae, Euphorbiaceae).** Brittonia. v. 65, 310-329.

Prenner, G., Cacho, N, I.; Baum, D., Rudall, P, J. (2011). **Is LEAFY a useful marker gene for the flower-inflorescence boundary in the Euphorbia cyathium?** Journal of Experimental Botany. v. 62, p. 345 – 350.

Prenner, G.; Hopper, S, D., Rudall, P, J. (2008). **Pseudanthium development in Calycopeplus paucifolius, with particular reference to the evolution of the cyathium in Euphorbieae (Euphorbiaceae--Malpighiales).** Australian Systematic Botany. v. 21, p. 153 – 161.

Prenner, G.; Rudall, P. J. (2007). **Comparative ontogeny of the cyathium in Euphorbia (Euphorbiaceae) and its allies: Exploring the organ-flower-inflorescence bondary.** American Journal of Botany. v. 94, p. 1612–1629.

Pscheidt, A. C & Cordeiro, I. (2012). **Synopsis of the tribe Hippomaneae (Euphorbiaceae) in São Paulo State, Brazil**. Hoehnea. v. 39, p. 347-368.

Rudall, P. (1987). **Laticifers in Euphorbiaceae – a conspectus**. Journal of the Linnean Botany Society. v. 94, p.143-163.

Rudall, P. (1994). **Laticifers in Crotonoideae (Euphorbiaceae): homology and evolution.** Annals of Missouri Botanical Garden. v. 81, p. 270-282.

Souza, L.A.; Silva, A. C.; Moscheta, I.S. (2010). **Morphology and Anatomy of Flowers of *Dalechampia stipulacea* MÜLL. ARG. (Euphorbiaceae).** Acta Botanica Venezuela. v. 33, p.103-117.

Stevens, P. F. (2014). **Angiosperm Phylogeny Website**. (http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/).

Tokuoka, T. (2007). **Molecular phylogenetic analysis of Euphorbiaceae *sensu strict* based on plastid and nuclear DNA sequences and ovule and seed character evolution.** Journal of Plant Research. v. 120, p. 511-522.

Tokuoka, T; Tobe, H. (2003). **Ovules and seeds in Acalyphoideae (Euphorbiaceae): structure and systematic implications**. Journal of plant research. v. 116, p. 355-380.

Weberling (1989). **Morphology of flowers and inflorescences.** Ed. Cambridge University. United Kingdom.

Webster, G, L. (1975). **Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae**. Taxon. v. 24, p. 593-601.

Webster, G, L. (1994a). **Classification of the Euphorbiaceae**. Annals of the Missouri Botanical Garden. v. 81 (1), p. 1-144.

Webster, G, L. (1994b). **Synopsis of the genera and suprageneric taxa of Euphorbiaceae.** Annals of the Missouri Botanical Garden. v. 81 (1), p. 33-144.

Webster, G. L. & Armbruster, W. S. **A synopsis of the neotropical species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae).** Botanical Journal of the Linnean Society. v. 105, p. 137–177.

Welzen, P.C. van. (1994). **Taxonomy, phylogeny, and geography of Neoscortechinia Hook.f. ex Pax (Euphorbiaceae).** Blumea. v. 39, p. 301-318.

Welzen, P.C. van, R.A. Banka & C.D. Leoncito. (1993). **A Revision of the Malesian monotypic genus Cheilosa Blume (Euphorbiaceae)**. Blumea. v. 38, p. 161-166.

Wurdack, K. J; Hoffmann, P; Chase, M.W. (2005**). Molecular phylogenetic analysis of uniovulate Euphorbiaceae (Euphorbiaceae *sensu stricto*) using plastid *rbcL* and *trnLF* DNA sequences.** American Journal of Botany. v. 92(8), p.1397-1420.

Wurdack, K.J; Davis, C.C. (2009). **Malpighiales phylogenetics: gaining ground on one of the most recalcitrant clades in the angiosperm tree of life.** American Journal of Botany. v. 96 (1), p. 1551–1570.