



**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Departamento de Botânica**  
**Programa de Pós-Graduação em Botânica**

**Ontogênese floral em Fabaceae Lindl., com ênfase no gineceu:  
abordagens sob MEV e anatômica**

Doutoranda: Cinthia Gracielly Rodrigues Caldeira

Orientadora: Profa. Dra. Sueli Maria Gomes

Co-orientador: Prof. Dr. Christopher William Fagg

Brasília

Dezembro de 2024



**UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA**  
**Instituto de Ciências Biológicas**  
**Departamento de Botânica**  
**Programa de Pós-Graduação em Botânica**

## **Ontogênese floral em Fabaceae Lindl., com ênfase no gineceu: abordagens sob MEV e anatômica**

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade de Brasília, como um dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Botânica.

Doutoranda: Cinthia Gracielly Rodrigues Caldeira

Orientadora: Profa. Dra. Sueli Maria Gomes

Co-orientador: Prof. Dr. Christopher William Fagg

Brasília

Dezembro de 2024

**A Deus, meu refúgio e minha fortaleza,  
por seu amor gracioso, e à minha  
família, dádiva maior e fonte da minha  
alegria, pelo apoio e paciência.**

## AGRADECIMENTOS

Obrigada meu Deus, meu Pai, pela beleza extraordinária da tua criação. Sem as obras das tuas mãos este trabalho não seria possível. Obrigada por estar e se mostrar presente em todos os momentos da minha vida. Obrigada pela proteção e por colaborar para que tudo desse certo. Obrigada pelas pessoas que usaste para me auxiliarem neste trabalho, as quais também agradeço a seguir.

A minha orientadora, professora Sueli Maria Gomes, por acreditar e confiar em mim, pela atenção dispensada a mim, pelo incentivo, pelos ensinamentos, por seu comprometimento e dedicação em melhorar o processo de aprendizagem, pelos conselhos, por compartilhar sua experiência de vida e pela amizade.

Ao Programa de Pós-graduação em Botânica (PPGBot) da UnB, pela oportunidade de crescimento e de desenvolvimento deste estudo.

Aos professores do PPGBot pela contribuição à minha formação acadêmica, pelo acolhimento e receptividade, especialmente da professora Christina Cleo Vinson.

Ao Instituto Federal do Norte de Minas Gerais (IFNMG) por me conceder afastamento para realizar este estudo e pela bolsa concedida por meio do Programa de Bolsas para Qualificação de Servidores (PBQS).

Ao Programa de Apoio à Pós-Graduação da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (PROAP/CAPES) pelo apoio financeiro concedido nas viagens de coleta e na compra de materiais de consumo para realização dos experimentos.

Ao Laboratório de Microscopia e Microanálise da UnB e a sua equipe, em especial a professora Sônia Nair Bão, por conceder o espaço, a infraestrutura e o apoio técnico para as análises em MEV. À técnica Ingrid Gracielle Martins da Silva e à pesquisadora Karine Brenda Barros-Cordeiro pelo apoio técnico e por me ensinarem a operar o MEV.

Ao professor Christopher William Fagg pelo auxílio na coleta e identificação de algumas espécies.

A professora Cássia Beatriz Rodrigues Munhoz e ao professor e pesquisador da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia, Marcelo Fragomeni Simon, pelo auxílio na identificação de algumas espécies.

À técnica do Laboratório de Anatomia vegetal, Flávia Regina da Silva do Espírito Santo, do Departamento de Botânica, pelo auxílio nos experimentos, pela companhia e pela amizade.

À técnica do herbário Daniela Cemin pelo apoio e orientação na confecção das exsiccatas e incorporação ao acervo do herbário.

Ao Instituto Estadual de Florestas de Minas Gerais por me conceder licença para coleta em alguns parques estaduais e aos gerentes Tatiane Lima de Jesus (Parque Estadual de Sagarana) e Antônio Augusto Tonhão de Almeida (Parque Estadual do Rio Preto), pela receptividade.

Ao meu pai por me incentivar a voar como um passarinho. À minha mãe pelas orações e amor incondicional. Ao meu marido e às minhas duas filhas pelo apoio, por estarem juntos comigo, me auxiliarem nas coletas e pela compreensão nos momentos em que precisei me ausentar.

A todos os colegas dos cursos de mestrado e doutorado do PPGBot pelo auxílio nas dúvidas, pela cooperação, pelo compartilhamento de suas experiências e pelo excelente convívio, especialmente a Ana Gabriela Pinheiro, Elisa Palhares, Hellen Rocha, Júlia Athan, Lissyane Fleury, Margarida Gonçalves e Raiana Rocha.

*O justo florescerá como a palmeira,  
crescerá como o cedro no Líbano. Na  
velhice ainda darão frutos; serão viçosos e  
florescentes.*

Salmo 92. 12, 14 (Bíblia sagrada).

## Resumo

Caldeira, C. G. R. **Ontogênese floral em Fabaceae Lindl., com ênfase no gineceu: abordagens sob MEV e anatômica.** 2024. 196 p. Tese (Doutorado) – Universidade de Brasília, Brasília. 2024.

Fabaceae é a terceira maior família das angiospermas e uma das famílias mais importantes da flora mundial, por sua riqueza florística e valor econômico, ecológico, medicinal e ornamental. Grande parte das flores da família apresentam um pedúnculo basal que eleva o gineceu, denominado estipe ou ginóforo. O termo ginóforo remete a uma estrutura de natureza caulinar e origem receptacular, distinta do carpelo. Sendo assim, a natureza, origem e desenvolvimento do pedúnculo basal foram investigados neste estudo, a fim de determinar a nomenclatura adequada para designá-lo e contribuir para a melhor compreensão da evolução do gineceu em Fabaceae. Para alcançar os objetivos propostos, o presente estudo investigou 18 espécies com morfologias diversas do pedúnculo basal, representativas da flora brasileira e de quatro subfamílias de Fabaceae (Papilionoideae, Caesalpinioideae, Detarioideae e Cercidoideae). Botões florais e flores de cada espécie foram investigados por meio da análise do desenvolvimento sob MEV e/ou do exame anatômico e de vascularização sob microscopia de luz. Em *Bowdichia virgilioides*, botões florais em estágios iniciais de desenvolvimento apresentam um cilindro vascular na base do carpelo, a partir do qual divergem os traços vasculares do ovário. Essa região com cilindro vascular corresponde a um pequeno pedestal, visualizado abaixo da fenda carpelar. Nos estágios tardios, meristemas intercalares surgem no receptáculo, alongando a base do carpelo e conseqüentemente elevando o gineceu e o pedestal, originando o ginóforo. A natureza caulinar e origem receptacular mostram que o pedúnculo que sustenta o gineceu de *B. virgilioides* corresponde a um ginóforo em sentido estrito. Por conseguinte, o estudo foi expandido para outros legumes papilionoides que apresentam uma diversidade morfológica significativa no ginóforo. As espécies que possuem ginóforo apresentaram resultados semelhantes ao verificado em *B. virgilioides*, diferindo apenas quanto à origem do alongamento do ginóforo, ou seja, pela região na qual ocorre o crescimento intercalar. Na maioria das espécies, o crescimento intercalar ocorre no próprio pedestal basal (*Andira vermifuga*, *Vatairea macrocarpa* e *Arachis hypogaea*), enquanto em *Leptolobium brachystachyum* o meristema emerge no receptáculo. Nas espécies que não apresentam ginóforo, a fenda carpelar estende-se até a base do carpelo, não havendo formação de pedestal. Portanto, nessas espécies, os traços carpelares partem

do cilindro central no receptáculo. A fim de observar se essas características são constantes em outras subfamílias de Fabaceae, o estudo foi estendido para Caesalpinioideae (*Enterolobium timbouva*, *Paubrasilia echinata*, *Libidibia ferrea* e *Moldenhawera emarginata*). A anatomia do receptáculo, ginóforo e carpelo também foi avaliada em outras espécies de diferentes subfamílias, incluindo uma representante cercidoide e uma detarioide (*Bauhinia acuruana*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Chamaecrista repens*, *Senna macranthera*, *S. silvestris* e *Eriosema glabrum*). Em todas as espécies analisadas os resultados foram semelhantes aos obtidos inicialmente em papilionoides. Morfológicamente, o ginóforo das leguminosas é bastante diverso, mas uniformemente, sua natureza é caulinar, divergindo da natureza carpelar do ovário. O ginóforo inicia como um pedestal, visualizado abaixo da fenda carpelar, nos estágios intermediários do desenvolvimento. Seu alongamento ocorre por crescimento intercalar, nos estágios tardios, com origem no pedestal basal ou no receptáculo. O pedestal basal é uma extensão do receptáculo e, por isso, o ginóforo que se origina dele também possui natureza caulinar. Diante do exposto, concluímos que ginóforo é o termo adequado para designar o pedúnculo que sustenta o ovário das leguminosas. Os dados morfo-anatômicos e de desenvolvimento, gerados no presente estudo e nos diversos estudos de ontogenia floral, foram discutidos e revisados com foco nas características do gineceu e ginóforo em Fabaceae, em um contexto filogenético atualizado. Os caracteres anatômicos são mais conservados do que os morfológicos. De maneira geral, a maioria dos caracteres morfológicos resulta de convergência evolutiva, evidenciando a capacidade de adaptação da família, que possibilitou a conquista de ambientes diversos. Fatores ambientais, sobretudo relacionados à polinização, interferem no meristema floral, causando mudanças sutis no desenvolvimento, que, por sua vez, provocam alterações na morfologia floral.

Palavras-chave: anatomia floral, carpelo, desenvolvimento floral, estipe, Leguminosae, vascularização.



## Abstract

Caldeira, C. G. R. **Floral ontogenesis in Fabaceae Lindl., with emphasis on the gynoecium: SEM and anatomical approaches.** 2024. 196 p. Tese (Doutorado) – Universidade de Brasília, Brasília. 2024.

Fabaceae is the third largest family of angiosperms and one of the most important families in the world flora, due to its floristic richness and economic, ecological, medicinal and ornamental value. Most flowers in this family have a basal peduncle that elevates the gynoecium, called a stipe or a gynophore. The term gynophore refers to a structure of stem nature and receptacular origin, distinct from the carpel. Therefore, the nature, origin, and development of the basal peduncle were investigated in this study to determine the appropriate nomenclature to designate it and contribute to a better understanding of the evolution of the gynoecium in Fabaceae. To achieve the proposed objectives, the present study investigated 18 species with diverse morphologies of the basal peduncle, representative of the Brazilian flora and four subfamilies of Fabaceae (Papilionoideae, Caesalpinioideae, Detarioideae and Cercidoideae). Floral buds and flowers of each species were investigated through development analysis using SEM and/or anatomical and vascularization examination using optical microscopy. In *Bowdichia virgilioides*, flower buds in early stages have a vascular cylinder at the base of the carpel, from where the vascular traces of the ovary depart. This region with a vascular cylinder corresponds to a small pedestal, seen below the carpel suture. In the late stages, intercalary meristems appear in the receptacle, lengthening the carpel base and consequently elevating the gynoecium and the pedestal, forming the gynophore. The stem nature and receptacular origin revealed that the peduncle that supports the gynoecium of *B. virgilioides* corresponds to a gynophore *stricto sensu*. Therefore, the study was expanded to other papilionoid legumes that display significant morphological diversity in the gynophore. The species that have a gynophore showed results similar to those found in *B. virgilioides*, differing only in terms of the origin of elongation, that is, by the region where intercalary growth occurs. In most species, intercalary growth occurs on the basal pedestal itself (*Andira vermifuga*, *Vatairea macrocarpa* and *Arachis hypogaea*), while in *Leptolobium brachystachyum* the meristem emerges in the receptacle. In species that do not have a gynophore, the carpel cleft extends to the base of the carpel, without the formation of a pedestal. Therefore, in these species, the carpel traces depart from the central cylinder in the receptacle. To observe whether these characteristics are common in other subfamilies

of Fabaceae, the study was extended to Caesalpinioideae (*Enterolobium timbouva*, *Paubrasilia echinata*, *Libidibia ferrea* and *Moldenhawera emarginata*). The anatomy of the receptacle, gynophore and carpel was also evaluated in other species from different subfamilies, including a cercidoid and a detarioid representative (*Bauhinia acuruana*, *Hymenaea stigonocarpa*, *Chamaecrista repens*, *Senna macranthera*, *S. silvestris* and *Eriosema glabrum*). In all species analyzed, the results were similar to those initially obtained in papilionoides. Morphologically, the legume gynophore is quite diverse, but uniformly, its nature is stem-like, diverging of the carpel nature of the ovary. The gynophore begins as a pedestal, seen below the carpel cleft, in the intermediate stages of development. Its elongation occurs through intercalary growth, in the late stages, originating from the basal pedestal or receptacle. The basal pedestal is an extension of the receptacle and, therefore, the gynophore that originates from it also has a stem nature. Given the above, we conclude that gynophore is the appropriate term to designate the stem that supports the ovary of legumes. The morphoanatomical and developmental data generated in the present study and in the various studies of floral ontogeny were discussed and reviewed, focusing on the characteristics of the gynoecium and gynophore, in an updated phylogenetic context. Anatomical characters are more conserved than morphological ones. In general, most morphological characters result from evolutionary convergence, highlighting the ability of the family to adapt, which made it possible to conquer diverse environments. Environmental factors, especially those related to pollination, affect the floral meristem, causing subtle changes in development, which, in turn, cause changes in floral morphology.

**Keywords:** carpel, floral anatomy, floral development, Leguminosae, stipe, vascularization.

# SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL .....	13
Fabaceae Lindl. ....	15
Filogenia e características morfológicas das subfamílias.....	16
As flores de Fabaceae.....	17
Ontogenia Floral em Fabaceae.....	20
Estipe e Ginóforo .....	25
REFERÊNCIAS .....	27
CAPÍTULO I - Floral ontogeny and anatomy reveal the gynophore origin and nature in <i>Bowdichia virgilioides</i> (Fabaceae) .....	36
RESUMO .....	36
ABSTRACT.....	37
INTRODUCTION.....	38
MATERIAL AND METHODS .....	40
Plant material .....	40
Floral development.....	40
Anatomical study.....	40
Terminology and Abbreviations.....	41
RESULTS .....	42
Organography.....	42
Floral development.....	42
Anatomical study.....	46
DISCUSSION .....	50
Comparison of floral ontogeny of <i>Bowdichia</i> and other Genistoid s.l. clade members .....	50
Development of the gynoeceium, gynophore and hypanthium of <i>Bowdichia</i> .....	52
Intercalary meristems and origin of the gynophore.....	53
Floral vascularization and the gynophore nature.....	54
Gynophore or stipe? .....	55
Secretory structures .....	56
Evolutionary considerations .....	58
CONCLUSIONS.....	59
REFERENCES.....	59
CAPÍTULO II - Comparative floral development and anatomy reveal distinct origins of the gynophore in Meso-Papilionoideae .....	66
RESUMO .....	66

ABSTRACT.....	67
INTRODUCTION.....	68
MATERIALS AND METHODS .....	70
Plant material .....	70
Floral development.....	70
Anatomical study.....	72
RESULTS .....	73
<i>Andira vermifuga</i> - Organography .....	73
<i>Andira vermifuga</i> -Floral development .....	73
<i>Andira vermifuga</i> - Anatomical study .....	74
<i>Arachis hypogaea</i> - Organography .....	76
<i>Arachis hypogaea</i> - Floral development .....	79
<i>Arachis hypogaea</i> - Anatomical study .....	79
<i>Crotalaria paulina</i> - Organography .....	81
<i>Crotalaria paulina</i> - Floral development .....	81
<i>Crotalaria paulina</i> - Anatomical study .....	82
<i>Leptolobium brachystachyum</i> - Organography .....	83
<i>Leptolobium brachystachyum</i> - Floral development.....	84
<i>Leptolobium brachystachyum</i> - Anatomical study .....	85
<i>Luetzelburgia auriculata</i> - Organography.....	85
<i>Luetzelburgia auriculata</i> - Floral development.....	87
<i>Vatairea macrocarpa</i> - Organography .....	87
<i>Vatairea macrocarpa</i> - Anatomical study.....	88
<i>Zornia latifolia</i> - Organography .....	89
<i>Zornia latifolia</i> – Floral development .....	89
<i>Zornia latifolia</i> – Anatomical study .....	90
Vascularization pattern.....	90
DISCUSSION .....	92
Comparison of morphological characters between the investigated species and other meso-papilionoids. ....	92
Comparison of developmental characters between the investigated species and other meso-papilionoids. ....	110
Origin and nature of the gynophore .....	112
CONCLUSIONS.....	115
REFERENCES.....	116
CAPÍTULO III - Anatomia e ontogenia floral em Caesalpinioideae (Fabaceae), com foco no desenvolvimento do carpelo e ginóforo. ....	124

RESUMO .....	124
INTRODUÇÃO .....	125
MATERIAL E MÉTODOS .....	126
Material vegetal, coleta de amostras e preparação .....	126
Desenvolvimento floral .....	126
Estudo anatômico .....	127
RESULTADOS .....	128
<i>Enterolobium timbouva</i> – Organografia .....	128
<i>Enterolobium timbouva</i> - Ontogenia .....	129
<i>Enterolobium timbouva</i> - Anatomia .....	130
<i>Libidibia ferrea</i> - Organografia .....	131
<i>Libidibia ferrea</i> - Ontogenia .....	132
<i>Libidibia ferrea</i> - Anatomia .....	133
<i>Paubrasilia echinata</i> - Organografia .....	134
<i>Paubrasilia echinata</i> - Ontogenia .....	136
<i>Paubrasilia echinata</i> - Anatomia .....	136
<i>Moldenhawera emarginata</i> - Organografia .....	139
<i>Moldenhawera emarginata</i> - Ontogenia .....	140
<i>Moldenhawera emarginata</i> - Anatomia .....	141
Vascularização ginóforo-ovário .....	143
DISCUSSÃO .....	143
Comparação entre as espécies .....	143
Desenvolvimento do carpelo e do ginóforo .....	153
CONCLUSÕES .....	156
REFERÊNCIAS .....	157
CAPÍTULO IV – Diversidade morfo-anatômica do gineceu e ginóforo em Fabaceae	161
Conceito e origem do gineceu .....	161
Gineceu unicarpelar e raros casos de policarpia em Fabaceae .....	162
Caracteres morfológicos e anatômicos do gineceu e ginóforo de Fabaceae .....	163
Desenvolvimento do gineceu e ginóforo em Fabaceae .....	166
Lateralidade e terminalidade do carpelo .....	168
Considerações finais .....	169
REFERÊNCIAS .....	188

## INTRODUÇÃO GERAL

Fabaceae Lindl. é a terceira maior família das Angiospermas em número de espécies. Pertence à ordem Fabales, de distribuição cosmopolita, geralmente reconhecida por suas folhas compostas, estipuladas e seu fruto característico, o legume (Judd et al., 2009). O fruto típico é o responsável pelo outro nome, igualmente aceito para a família, Leguminosae Juss. Já a etimologia do nome Fabaceae deriva do latim *faba*, em português fava ou feijão (Lewis et al., 2005). Leguminosae é uma das famílias mais importantes da flora mundial, tanto por sua representatividade florística (Lima et al., 2007; Mattos et al., 2018), quanto por seu valor econômico, ecológico, medicinal e ornamental (Tabela 1). A família ainda se destaca por seu elevado número de espécies e notável diversidade morfológica (LPWG, 2017).

Por sua diversidade de espécies, a taxonomia da família tem sido alvo de discussão ao longo de vários anos. Estudos filogenéticos já evidenciaram a monofilia da família (Doyle et al., 1997; Wojciechowski et al., 2004; LPWG, 2013). No ano de 2017 houve uma nova circunscrição taxonômica das sub-famílias, que resultou no reagrupamento das três antigas subfamílias (Mimosoideae, Caesalpinioideae e Faboideae ou Papilionoideae) em seis subfamílias (Cercidoideae, Detarioideae, Dialioideae, Duparquetioideae, Caesalpinioideae e Papilionoideae) (LPWG, 2017). Essa redefinição sub-familiar foi corroborada por estudos posteriores (Koenen et al., 2020; Zhang et al., 2020; Zhao et al., 2021), mas não encerrou a discussão a respeito da taxonomia do grupo. Estudos recentes têm concentrado seus esforços na redefinição de gêneros e tribos (Choi et al., 2022; Ringelberg et al., 2022; Bruneau et al., 2024).

Estudos comparativos de ontogenia e morfologia florais contribuem com os estudos filogenéticos, refinando o entendimento das relações evolutivas entre os taxa (Klitgaard, 1999; Mansano et al., 2002; Prenner, 2004a; b; Leite et al., 2015; Casanova et al., 2020). As flores constituem uma fonte importante de dados morfológicos para a sistemática (Pennington et al., 2000), devido à sua constância ou menor variabilidade, quando comparadas a estruturas vegetativas (Mariath et al., 2006). A diversidade de estruturas florais de Fabaceae tem sido devidamente explorada pelos estudos em ontogenia floral, que tiveram avanço após o advento da microscopia eletrônica de varredura (MEV) (Tucker, 1984).

**Tabela 1** - Descrição dos principais interesses na utilização de Fabaceae e espécies representativas

<b>Importância</b>	<b>Descrição/Citação</b>	<b>Espécies representativas</b>
<b>Econômica</b>	Alimentos ricos em proteínas e outros nutrientes que podem beneficiar a saúde humana, em especial nos países em desenvolvimento (Yahara et al., 2013).	<i>Glycine max</i> (L.) Merr. <i>Phaseolus vulgaris</i> L. <i>Pisum sativum</i> L. <i>Cicer arietinum</i> L. <i>Medicago sativa</i> L. <i>Arachis hypogaea</i> L.
	Potencial forrageiro (Costa et al., 2002; Ferreira et al., 1999).	<i>Medicago sativa</i> L.
	Produção de madeira de excelente qualidade (Souza e Lorenzi, 2008).	<i>Hymenaea courbaril</i> L. <i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth <i>Dalbergia nigra</i> (Vell.) Allemão ex Benth. <i>Melanoxylon brauna</i> Schott <i>Peltogyne confertiflora</i> (Mart. ex Hayne) Benth. <i>Anadenanthera colubrina</i> (Vell.) Brenan
<b>Ornamental</b>	Principal família utilizada na arborização urbana no Brasil (Souza e Lorenzi, 2008)	<i>Caesalpinia pluviosa</i> DC. <i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz <i>Delonix regia</i> (Bojer ex Hook.) Raf. <i>Bauhinia variegata</i> L.
<b>Medicinal</b>	(Grandi, 2014)	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville <i>Copaifera langsdorfii</i> Desf. <i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC. <i>Erythrina verna</i> Vell. <i>Bauhinia forficata</i> Link
<b>Ecológica</b>	Fornecedoras de adubos naturais pela associação com bactérias fixadoras de nitrogênio ( <i>Rhizobium</i> ), presentes nos nódulos radiculares de algumas espécies; também utilizadas no manejo de plantas daninhas e de nematoides na cultura da soja (Erasmio et al., 2004; Sérgio et al., 2005; Leandro e Asmus, 2015).	<i>Crotalaria juncea</i> L.
<b>Ecológica</b>	Úteis na recuperação de áreas degradadas pelo crescimento relativamente rápido, capacidade de rebrota, adaptação à primeira colonização e exploração de diversos ambientes (Franco et al., 2003).	<i>Sesbania virgata</i> (Cav.) Poir
	Papel fundamental nos reflorestamentos com fins industriais (Norisada et al., 2005)	<i>Acacia mangium</i> Willd.
<b>Modelo em estudos genéticos</b>	(Benlloch et al., 2003; Jaudal et al., 2014)	<i>Pisum sativum</i> L. <i>Medicago truncatula</i> Gaertn.

Características não usuais de Fabaceae, como polycarpia (Paulino et al., 2014; Sinjushin et al., 2018; Sinjushin, 2018), andromonoiccia (Falcão et al., 2020; Zimmerman et al., 2013a), estruturas particulares e raras (flores subterrâneas e aéreas no mesmo indivíduo) (Zhang et al., 2006), bem como processos de perda, supressão, fusão e homeose de órgãos florais (Tucker, 2000c), foram investigados e/ou desvendados por meio de estudos em ontogenia floral. Sendo assim, tais estudos, em consonância com análises morfológicas, são significativos na elucidação do processo evolutivo da família (Ronse de Craene, 2018) e no esclarecimento da terminologia adequada de estruturas florais (Souza et al., 2013).

Apesar da diversidade de estruturas florais, a grande maioria das leguminosas apresenta um único carpelo plicado, com ovário súpero unilocular, placentação marginal e geralmente de dois a muitos óvulos, organizados em uma ou duas fileiras alternadas em uma única placenta (Lewis et al., 2005). Alguns dos padrões do gineceu encontrados em Fabaceae são de interesse especial, uma vez que relembram caracteres previamente descritos em angiospermas basais (Sinjushin, 2021).

Algumas espécies de Fabaceae apresentam flores com uma haste basal que eleva o ovário, denominada predominantemente de estipe (Tucker, 1990; 1992; 1996; Paulino et al., 2011; 2014; Leite et al., 2015; LPWG, 2017) ou ginóforo (Prenner, 2011; Sinjushin, 2018). Tal estrutura pode se apresentar livre ou adnata à parede do hipanto, alongada, curta ou ausente, glabra ou pilosa, centralizada ou descentralizada (Sampaio et al., 2013; LPWG, 2017; Casanova et al., 2020).

Nesse sentido, este trabalho propõe a investigação da morfologia, anatomia e ontogenia floral em espécies de diferentes clados de Fabaceae, com especial atenção para a haste basal que eleva o ovário. Diante da ausência de estudos ontogênicos e anatômicos específicos para essa região em Fabaceae, propomos a análise da origem, natureza e variações dessa estrutura, que podem ajudar a elucidar aspectos da história evolutiva das flores de Fabaceae. Além disso, buscamos investigar a viabilidade de uma padronização na nomenclatura da haste basal do ovário, que contribua para uma maior consistência terminológica, caso padrões claros sejam identificados.

## **Fabaceae Lindl.**

Fabaceae é a terceira maior família de angiospermas, com aproximadamente 19.500 espécies, agrupadas em 770 gêneros (LPWG, 2017), ultrapassada apenas por



Orchidaceae e Asteraceae em número de espécies. É também a maior família botânica do Brasil, abrangendo 220 gêneros e 2901 espécies, das quais 1576 (54%) são endêmicas (BFG - Leguminosae, 2024).

Fabaceae apresenta espécies de diferentes hábitos (arbusto, árvore, erva, liana/volúvel/trepadeira, subarbusto), encontradas nos mais diversos tipos de habitats (aquática, epífita, rupícola, terrícola) (Lewis et al., 2005). Além disso, ocorre em todos os domínios fitogeográficos do território brasileiro (Amazônia, Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica, Pampa e Pantanal) (Flora do Brasil, 2020).

Em geral, as espécies de Fabaceae apresentam folhas alternas, compostas, estipuladas, frequentemente com nectários extraflorais e inflorescência racemosa. A maioria das flores são pentâmeras, monóclinas, diclamídeas, com hipanto, prefloração imbricada ou valvar, androceu diplostêmone e anteras rimosas. As pétalas são semelhantes ou diferenciadas em carenas, alas e vexilo e o fruto típico é o legume, mas também inclui drupa, sâmara, folículo, craspédio ou lomento (Souza e Lorenzi, 2008). A característica mais conspícua da família é o único carpelo plicado, com ovário súpero unilocular (Lewis et al., 2005). Há espécies com mais de um carpelo (Paulino et al., 2013, 2014; Prenner, 2011, Sinjushin, 2018, Sinjushin et al., 2018), mas estas são exceções diante da vasta diversidade da família.

### **Filogenia e características morfológicas das subfamílias**

Com sua flora rica e diversificada, Fabaceae tem atraído a atenção dos botânicos por mais de 150 anos e tem sido alvo de numerosos estudos em vários campos de pesquisa (Lewis, 2016). Um dos aspectos mais discutidos sobre a família é a sua história evolutiva. Grande parte dos estudos está registrada na série *Advances in Legume Systematics*, publicada pela primeira vez em 1981 pelo Royal Botanic Gardens, em Kew, Reino Unido (Polhill et al., 1981).

Os recursos utilizados na investigação da filogenia de Leguminosae iniciaram com a análise morfológica clássica (Chappill, 1995) e prosseguiram com as técnicas de biologia molecular, com análises de sequências dos genes *rbcL* e *mat K* e dos íntrons *trnL* e *trnk* (Doyle et al., 1997; Bruneau et al., 2001; Miller et al., 2003; Wojciechowski et al., 2004; LPWG, 2013).

Devido ao elevado número de espécies em Fabaceae, a circunscrição taxonômica do grupo oscilou ao longo dos anos. Tradicionalmente tratada como uma única família

(Bentham, 1865), com três subfamílias (Caesalpinioideae, Mimosoideae e Papilionoideae ou Faboideae), Hutchinson (1964) e Cronquist (1981) propuseram que as três subfamílias fossem consideradas famílias independentes. Mas os resultados das análises cladísticas, baseados em dados morfológicos (Chappill, 1995) e moleculares (Doyle et al., 1997), mostraram que a hipótese mais plausível é que Fabaceae é de fato uma família monofilética e está intimamente relacionada a Polygalaceae, Surianaceae e Quillajaceae, que juntas formam a ordem Fabales (LPWG, 2013).

Definida a circunscrição da família, o novo desafio enfrentado foi a redefinição da classificação subfamiliar, uma vez que as análises filogenéticas demonstravam que Caesalpinioideae *s.l.* era parafilética (LPWG, 2013). Sendo assim, houve a reclassificação de Fabaceae em seis subfamílias, onde vários clados da antiga Caesalpinioideae (Cercideae, Detarieae, Duparquetia, Dialiineae) foram reconhecidos como novas subfamílias (Cercidoideae, Detarioideae, Duparquetioideae, Dialioideae), ao lado de Papilionoideae e Caesalpinioideae recircunscrita (que equivale ao clado MCC - Mimosoideae-Caesalpinieae-Cassieae). Portanto, a antiga subfamília Mimosoideae foi incorporada à subfamília Caesalpinioideae *s.s.*, e nomeada como clado Mimosoide, que contém todos os gêneros previamente atribuídos à subfamília Mimosoideae, mais *Chidlowia*, anteriormente pertencente antiga Caesalpinioideae (LPWG, 2017). A tabela 2 apresenta caracteres diagnósticos importantes para a identificação dos membros das seis subfamílias (LPWG, 2017).

### **As flores de Fabaceae**

As flores de Fabaceae são extremamente variáveis em tamanho, forma, cor e tipo de polinização. A maioria apresenta uma pétala adaxial que se destaca das demais, cuja função é a atração visual dos polinizadores: abelhas, vespas, formigas, borboletas, besouros, pássaros e morcegos (Judd et al., 1999). A polinização por abelhas é a mais comum e há também relato de polinização pelo vento (Tucker, 1990).

**Tabela 2** - Subfamílias de Fabaceae com seus respectivos números de gêneros, espécies e caracteres diagnósticos, extraído de LPWG, 2017.

Subfamília	Caracteres diagnósticos
Cercidoideae 12 gêneros 335 espécies	<p>Uni- ou bifoliolada. Quando unifoliolada, lâmina inteira ou bilobada com uma pequena bainha no ápice ou entre os lobos.</p> <p>Flor às vezes papilionácea. Prefloração imbricada ascendente (pétala adaxial mais interna).</p> <p>Pólen raramente em tétrades.</p> <p>Semente com hilo em forma crescente, sem pleurogramas, pseudopleurogramas, asa ou arilo.</p>
Detarioideae 84 gêneros 760 espécies	<p>Usualmente paripinada.</p> <p>Nectários extraflorais frequentemente presentes, raramente em pecíolo ou ráquis.</p> <p>Estípula Intrapeciolar, livre, valvar e conectada por tricomas, fundida completamente ou parcialmente (apenas a base).</p> <p>Bráctea grande, frequentemente petaloide, valvar ou imbricada, ou parcialmente fundida com o hipanto, encerrando parcial ou completamente o botão.</p> <p>Flor nunca papilionácea. Prefloração imbricada descendente (pétala adaxial mais externa).</p> <p>Semente ocasionalmente com pseudopleurograma.</p>
Duparquetioideae Monoespecífica Endêmica da África Ocidental e Central	<p>Quatro sépalas desiguais, livres; sépalas abaxial e adaxial cuculadas e sepaloides, as laterais petaloides.</p> <p>Todas as 5 pétalas com extrusões semelhantes a glândulas ao longo de suas margens.</p> <p>Prefloração imbricada descendente. Androceu sinântero.</p> <p>Pólen assimétrico, uma ectoapertura envolvente equatorial com duas endoaperturas equatoriais.</p> <p>Sementes sem pleurograma.</p>
Dialioideae 17 gêneros 85 espécies	<p>Usualmente imparipinada, filotaxia alterna.</p> <p>Inflorescências tirsoides, muito ramificadas.</p> <p>Flor papilionácea. Prefloração imbricada ascendente. Hipanto raramente presente.</p> <p>Cinco estames férteis ou menos.</p> <p>Antera basifixa, com deiscência longitudinal ou poricida.</p> <p>Fruto comumente drupáceo ou samaroide indeiscente.</p> <p>Semente sem pleurograma.</p>
Caesalpinioideae 148 gêneros 4400 espécies *clado mimosoide (3300 espécies)	<p>Geralmente bipinada.</p> <p>Nectários extraflorais frequentemente presentes no pecíolo e/ou nas ráquis ou ráquulas, geralmente entre pares de folíolos ou pinas.</p> <p>Inflorescência globosa, espiciforme, capitada ou panícula (três últimas em mimosoide)</p> <p>Flor às vezes papilionácea. Hipanto cupular quando presente.</p> <p>Prefloração valvar (mimosoide) ou imbricada ascendente.</p> <p>Gineceu raramente polícarpo.</p> <p>Antera frequentemente com uma glândula apical estipitada ou séssil.</p> <p>Pólen em tétrades, bitétrades ou políades (mimosoide).</p> <p>Sementes geralmente com um pleurograma aberto ou fechado nas duas faces.</p> <p>Nódulos radiculares variavelmente presentes e indeterminados.</p>

Subfamília	Caracteres diagnósticos
Papilionoideae 503 gêneros 14000 espécies	Folha pari-, imparipinada ou palmada, geralmente trifoliolada. Nectários extraflorais ausentes em pecíolo e ráquis; ocasionalmente presentes em estípulas, estipelas, brácteas ou pulvinos, pedúnculos ou sépalas. Estípula muito raramente interpeciolar. Flor geralmente papilionácea. Prefloração imbricada descendente (estandarte mais externo e maior). Filetes geralmente se conectam por uma bainha ou tubo. Sementes com hilo alongado, rafe geralmente presente, sem pleurograma. Nódulos radiculares geralmente presentes, indeterminados ou determinados.

Em Fabaceae, as inflorescências são racemosas, pseudo-racemosas ou paniculadas, com antotaxia em espiral; com exceção de Dialioideae, cuja antotaxia é dística (Falcão et al., 2020). A maioria apresenta um conjunto floral com padrão pentâmero bem conservado: cinco sépalas, cinco pétalas, dez estames em dois verticilos, e um único carpelo plicado (Tapingkae et al., 2007). Os caracteres morfológicos gerais das flores de cada subfamília estão apresentados na Tabela 3.

As flores caesalpiníoides possuem morfologia variável. Geralmente são pentâmeras e radialmente simétricas, mas podem apresentar outros tipos de organização floral (Bruneau et al., 2024). São exemplos de especializações nessa subfamília o androceu heteromórfico em *Cassia* L. e *Senna* Mill. (Tucker, 1996), a perda completa de pétalas em *Ceratonia siliqua* L. (Tucker, 1992) e a poliandria no clado mimosoide (Derstine e Tucker, 1991; Prenner, 2011). A subfamília Cercicoideae, por outro lado, apresenta flores vistosas, com simetria bilateral. As subfamílias Dialioideae e Detarioideae apresentam espécies com estrutura floral bastante diversificada, com numerosas especializações, incluindo níveis variados de redução de órgãos e verticilos florais, resultantes de perda e/ou supressão (Tucker, 2001b, 2002b; Zimmerman et al., 2013a, 2013b; Falcão et al., 2020) e fusão de peças florais (Tucker, 2000c).

A subfamília Papilionoideae é o grupo mais especializado, em termos de características florais, com flores zigomórficas, corola papilionácea, variadas formas de fusão dos estames e verticilos heteromórficos (Tucker, 2003). Entretanto, certos clados (*e.g.* clados Exostyleae, ADA e Swartziae) incluem exceções ao restante da subfamília em forma floral, com simetria radial, corolas não papilionáceas, perda completa de pétalas e poliandria (Pennington et al., 2000; Mansano et al., 2002; Tucker, 2002a; Paulino et al., 2013; Leite et al., 2014; Sinhushin, 2018). Por fim, a subfamília Duparquetioideae é monoepecífica e apresenta flores zigomórficas, com quatro sépalas, cinco pétalas

dimórficas e quatro estames com anteras fundidas pós-genitalmente em um sinândrico curvo, características altamente incomuns em Fabaceae (Prenner e Klitgaard, 2008).

Outra característica incomum encontrada em flores de Fabaceae é o gineceu policárpico, que ocorre em aproximadamente 15 gêneros, a maioria pertencente ao clado mimosoide (Paulino et al., 2014). Vários carpelos se desenvolvem regularmente em flores de *Inga* Mill., *Archidendron* F.Muell., *Acacia celastrifolia* Benth. (clado mimosoide), *Swartzia* Schreb., *Aldina diplogyne* Stergios & Aymard e *Vuralia turcica* (Kit Tan, Vural & Küçük.) Uysal & Ertuğrul (Papilionoideae) (Paulino et al., 2013; Paulino et al., 2014; Sinjushin et al., 2018). Flores com mais de um carpelo ocasionalmente ocorrem em *Ceratonia siliqua* (Caesalpinioideae), *Cordyla pinnata* (A.Rich.) Milne-Redh. (Papilionoideae) e em algumas outras leguminosas (Tucker, 1992; Sinjushin, 2018; Sinjushin et al., 2018). Todas essas características mostram a diversidade de estruturas florais exibidas por Fabaceae.

### **Ontogenia Floral em Fabaceae**

O termo ontogenia (ou ontogênese) (do grego *ontos* = ser, e *gênesis* = criação) é a sequência de estágios ou eventos que ocorrem durante o desenvolvimento do organismo (Gould, 1977), compreendendo o período de estágio embrionário até a maturidade (Gifford e Foster 1989). Em termos florais, abrangem desde a iniciação do meristema floral até a antese. Por conveniência, a descrição da ontogenia floral é dividida em três estágios: estágio inicial (organogênese floral), estágio intermediário (diferenciação dos órgãos em forma e aumento de tamanho) e estágio tardio, durante o qual ocorre a maioria da diferenciação celular (Tucker e Kantz, 1997).

O primeiro estudo extensivo de ontogenia floral foi realizado por Payer (1857) e publicado em sua obra clássica *Traité d'organogénie comparée de la fleur*, com descrições e ilustrações, realizadas sob lupa, do desenvolvimento floral de 328 espécies, de 152 famílias. No entanto, os estudos ontogenéticos se intensificaram e tornaram-se mais precisos com o advento da microscopia eletrônica de varredura, com sua primeira aplicação no exame dos carpelos de Laurales (Endress, 1972). Em Fabaceae, as diversas publicações de S.C. Tucker, iniciadas em 1984, sobre ontogenia floral (sob MEV), propiciou uma importante fonte de dados morfológicos e desenvolvimentais disponíveis sobre as flores da família.

**Tabela 3** - Caracteres morfológicos das flores de cada subfamília de Fabaceae, extraído de LPWG (2017).

Caracteres morfológicos das flores	Subfamílias					
	Cercidoideae	Detarioideae	Duparquetioideae	Dialioideae	Caesalpinioideae	Papilionoideae
<b>Inflorescência</b>	Racemo	Racemo ou panícula	Racemo	Tirsoide ramificada	globosa, espiciforme, panícula, racemo ou fascículo	Racemo, pseudoracemo ou panícula
<b>Simetria</b>	Zigomorfa	Zigomorfa ou actinomorfa	Zigomorfa	Zigomorfa ou actinomorfa	Actinomorfa	Zigomorfa
<b>Corola</b>	Às vezes Papilionácea	Nunca papilionácea	Nunca papilionácea	Às vezes Papilionácea	Às vezes Papilionácea	Geralmente Papilionácea
<b>Cálice</b>	Gamossépala	Dialissépala ou parcialmente fundidas	4 sépalas desiguais livres	dialissépala	Gamossépala ou dialissépala	Sépalas unidas pelo menos na base
<b>Prefloração</b>	Imbricada ascendente	Imbricada descendente	Imbricada descendente	Imbricada ascendente	Valvar (clado mimosoide) ou Imbricada ascendente	Imbricada descendente
<b>Hipanto</b>	Presente	Presente	Ausente	Ausente	Ausente ou cupular	Presente ou ausente

Caracteres morfológicos das flores	Subfamílias					
	Cercidoioideae	Detarioideae	Duparquetioideae	Dialioideae	Caesalpinioideae	Papilionioideae
<b>Androceu</b>	Diplostêmone Diadelfo	Diplostêmone Parcialmente conectados ou livres	4 estames Sinânteros	Isostêmone Filestes livres	Diplostêmone ou polistêmone Filetes conectados ou livres	Diplostêmone Filetes conectados por uma bainha ou tubo
<b>Antera</b>	Dorsifixa	Dorsifixa ou basifixa	Basifixa com apêndices pontigudos	Basifixa	Basifixa ou dorsifixa com glândula apical	Dorsifixa ou basifixa
<b>Deiscência</b>	Longitudinal ou poricida	Longitudinal	Poricida	Longitudinal ou poricida	Longitudinal ou poricida	Longitudinal
<b>Gineceu</b>	Unicarpelar	Unicarpelar	Unicarpelar	Unicarpelar, algumas vezes bicarpelar	Unicarpelar, raramente policarpelar	Unicarpelar, raramente bicarpelar
<b>Estipe ou ginóforo</b>	Livre ou adnato ao hipanto	Livre ou adnato ao hipanto	Livre	Ausente ou livre	Ausente ou livre	Ausente ou livre

A análise do desenvolvimento floral fornece dados importantes para muitos campos de estudo da planta (Iwamoto e Bull-Hereñu, 2018), inclusive para a pesquisa aplicada. Para a manipulação da variabilidade genética no melhoramento, por exemplo, é indispensável o detalhamento da ontogenia dos carpelos e da antera e a compreensão das etapas do desenvolvimento floral (Jusaitis, 1994; Tapingkae et al., 2007).

Além da pesquisa aplicada, a ontogenia floral comparada permite compreender os mecanismos geradores das distinções florais entre taxa relacionados, uma vez que as diferenças morfológicas entre organismos estão intimamente relacionadas à sua ontogenia (Li e Johnston, 2000). Tais distinções podem ser ocasionadas por mudanças heterocrônicas, diferenças no tempo dos eventos compartilhados no desenvolvimento, ou podem ser diferenças qualitativas (inovações), eventos ocorridos em um taxon, mas não em outro (Tucker, 1988b).

Nas últimas décadas, houve uma reavaliação da relação entre ontogenia floral e filogenia e sua importância para o entendimento do processo evolutivo (Iwamoto e Bull-Hereñu, 2018). Ronse de Craene (2018) inclusive critica a simplificação excessiva da morfologia e desenvolvimento floral abordadas apenas como uma busca por sinapomorfias, que levam a uma rejeição dos caracteres homoplásicos e, ao mesmo tempo, a uma perda de compreensão do significado fundamental da morfologia floral.

Em Fabaceae, estudos comparativos em ontogenia floral utilizados na distinção de subfamílias, tribos, níveis genéricos e infragenéricos (Tucker e Kantz, 1997; Mansano et al., 2002; Prenner, 2004a, b; Prenner e Klitgaard, 2008; Naghiloo e Dadpour, 2010; Paulino et al., 2011; Sampaio et al., 2013; Leite et al., 2014; Prenner e Cardoso, 2017).

Conforme a hipótese de significância hierárquica de Tucker (1997), os estados de caráter generalizados são expressos nos estágios iniciais da ontogenia, enquanto os estados de caráter especializados são expressos tardiamente. Dessa forma, os primeiros estados expressos (simetria floral, número e posição dos órgãos) são geralmente estáveis e caracterizam níveis supra-genéricos de hierarquia, enquanto estados especializados, como a fusão entre órgãos, geralmente caracterizam gêneros ou espécies. (Tucker, 2003).

Em geral, as espécies de Fabaceae exibem algumas semelhanças no desenvolvimento floral. A iniciação dos verticilos ocorre por sucessão acrópeta: sépalas primeiro, seguidas por pétalas e estames. O carpelo é uma exceção, pois sua iniciação é precoce, ocorrendo juntamente com as pétalas ou estames (Tucker, 2003). A sequência de iniciação dos órgãos dentro de cada verticilo geralmente é unidirecional, helicoidal,



simultâneo ou bidirecional, a partir do lado abaxial, ou seja, próximo à bráctea subtendente (Prenner, 2004c; Tapingkae et al., 2007).

Na subfamília Papilionoideae, a maioria das espécies exibem uma iniciação unidirecional das sépalas e estames e iniciação simultânea ou unidirecional das pétalas (Tucker, 1984; Klitgaard, 1999; Mansano et al., 2002). Em Caesalpinioideae, a organogênese em cada verticilo varia muito, desde o padrão completamente helicoidal até completamente unidirecional (Kantz, 1996), com exceção dos mimosoides, em que a iniciação simultânea das pétalas é praticamente uniforme (Ramírez-Domenech e Tucker, 1990). Nas subfamílias Detarioideae (Tucker 2002b) e Cercidoideae (Tucker 2002c) a iniciação helicoidal das sépalas é muito frequente, enquanto em Dialioideae é comum o tipo bidirecional (Zimmerman et al., 2013b; Falcão et al., 2020).

Os estudos de desenvolvimento floral também têm esclarecido diversos mecanismos responsáveis pelas características incomuns de algumas flores de Fabaceae. Em Dialioideae, os variados níveis de redução floral estão associados à perda e supressão de órgãos florais (Falcão et al., 2020). Em Caesalpinioideae, flores díclinas e apétalas decorrem de perda e supressão de verticilos no desenvolvimento floral tardio (Tucker, 1992). Semelhantemente, a dioiccia em *Bauhinia* é uma consequência da supressão de órgãos (Cercidoideae) (Tucker, 1988a). A andromonoiccia, em mimosoide, decorre da interrupção da maturação dos carpelos nas flores estaminadas (Gómez-Acevedo et al., 2007; Pedersoli e Teixeira, 2016). Estudos com espécies detarioides também mostraram a perda completa da corola (Krüger et al., 1999) ou do perianto (Tucker, 2000a) e o cálice tetrâmero resultante de fusão (Kochanovski et al., 2018; Pedersoli et al., 2010; Tucker, 2000b, 2001a) ou da perda de sépalas (Prenner e Cardoso, 2017). Em *Saraca* L., foram documentados quatro processos de redução floral: fusão, perda, supressão e homeose (Tucker, 2000c). Em Papilionoideae, alguns caracteres não usuais relatados no desenvolvimento floral incluem perda de estame (Prenner, 2013) e redução de corola por supressão (Leite et al., 2015). Por fim, algumas espécies de Fabaceae desenvolveram novos tipos de meristemas, como meristemas em anel (Papilionoideae, Detarioideae e mimosoide) (Ramírez-Domenech e Tucker, 1989; Tucker, 1990; Tucker, 2000a) e primórdios comuns (Papilionoideae) (Movafeghi et al., 2010, 2011, Naghiloo et al., 2012; Khodaverdi et al., 2014), por meio dos quais órgãos extras são adicionados ao plano básico.

Diante da diversidade floral de Fabaceae e da busca por padrões ontogenéticos em clados relacionados, o estudo do gineceu de espécies de Fabaceae fornece uma base de

dados morfológicas, anatômicas e ontogenéticas que podem elucidar os processos que culminam na variação floral na família em uma perspectiva evolutiva.

### **Estipe e Ginóforo**

As flores de Fabaceae apresentam variação no desenvolvimento da haste que eleva o ovário, denominada estipe ou ginóforo. Entre as seis subfamílias, tal estrutura pode apresentar-se livre ou adnata à parede do hipanto, alongada, curta ou ausente (ovário séssil) (Tabela 3). O termo estipe é um termo genérico, usado como um pequeno talo que sustenta algumas estruturas, em diferentes grupos taxonômicos, como o caule da palmeira, o pecíolo das folhas da samambaia, o suporte das polínias nas orquídeas e as estruturas de cogumelos ou algas marinhas (Mayfield 2021). O termo ginóforo é específico e se refere a uma haste que eleva o gineceu (Font Quer, 2001).

A haste basal do ovário não é uma estrutura exclusiva de Fabaceae e vem sendo estudada em inúmeras perspectivas em diferentes famílias. Estudo ecológico, *e.g.*, revelou que o ginóforo alongado da flor de *Breynia vitis-idaea* (Burm.f.) C.E.C.Fisch. (Phyllanthaceae) pode ter evoluído como uma defesa para limitar custos do mutualismo, impedindo o acesso de mariposas super-exploradoras às sementes (Furukawa e Kawakita, 2017). Na análise do desenvolvimento do fruto em *Arabidopsis* Heynh. (Brassicaceae), o gene *ett* e o hormônio vegetal auxina desempenharam papéis importantes no alongamento do ginóforo (Sessions et al., 1997; Roeder e Yanofsky, 2006). Além disso, a presença de androgínóforo e/ou ginóforo foi usada para caracterizar o reconhecimento de gêneros em Passifloraceae *s.s.* (Tokuoka, 2012).

Entretanto, terminologias diferentes são encontradas na literatura para definir a haste basal do ovário. Carpopódio, em Asteraceae, é definido como a região de conexão do ovário ínfero ao eixo da inflorescência, que corresponde à zona de abscisão da cipsela (Martins e Oliveira, 2007; Rossi et al., 2018). Estipe e ginóforo são sinônimos em Brassicaceae, e designados como a região sólida basal, semelhante a entrenós, formada a partir das camadas de células acima dos primórdios do estame e abaixo do gineceu (Sessions e Zambryski, 1995). Endress e Matthews (2006) definiram ginóforo como uma parte semelhante a um caule (ou pelo menos uma constrição) entre o ovário e os órgãos florais externos próximos; e chamaram de estipe a base de cada carpelo de um gineceu apocárpico. Nesse mesmo sentido, Beurton (1994) afirma, em estudo realizado com

*Zanthoxylum* L. (Rutaceae), que carpelos individuais apresentam estipes, que se inserem em um ginóforo comum, mais ou menos conspícuo.

Tais conceitos sugerem que o estipe tem origem no gineceu, enquanto o ginóforo é parte do eixo floral. Dessa forma, espera-se que o estipe se origine a partir do próprio carpelo e possua uma vascularização e anatomia semelhantes a este. Quanto ao ginóforo, espera-se que sua origem ocorra a partir do receptáculo e que sua anatomia e vascularização sejam semelhantes ao eixo floral. De acordo com Beurton (1994), para elucidar a natureza do ginóforo, sua anatomia vascular deve ser investigada. Conforme El Ottra et al. (2022), informações ontogenéticas detalhadas sobre os ginóforos são necessárias para esclarecer sua(s) origem(s).

Em Centrolepidaceae observou-se que o ovário é provido por um feixe vascular dorsal e um ventral, que também são distintos um do outro no estipe (Sokoloff et al., 2009). Por outro lado, a origem e natureza do ginóforo foram investigadas por meio de estudos anatômicos e ontogênicos do gineceu de *Ficinia* Schrad. (Cyperaceae). O estudo concluiu que o ginóforo (também referido como caule hipogínico), consiste em nada mais do que um pedúnculo abaixo do gineceu (Vrijdaghs et al., 2005).

Há ainda controvérsia com relação ao uso do termo ginóforo em *Arachis hypogaea* L. Nessa espécie, o ginóforo é formado a partir uma pequena haste ovariana, por um meristema intercalar que se torna ativo após a polinização (Jacobs, 1947). Smith (1950) sugeriu que este órgão não é tecnicamente um ginóforo *sensu stricto*, porque a estrutura do amendoim é, na verdade, um ovário alongado. Já os termos ginóforos ou carpopódio implicam a existência de um caule distinto do fruto propriamente dito; *i.e.*, o ginóforo é uma haste (de origem caulinar) que sustenta o ovário, e não um ovário alongado (de origem carpelar), como ocorre no amendoim.

Variações em um órgão estável como o carpelo e em suas estruturas associadas (como o estipe ou ginóforo) podem ser significativas em elucidar padrões de desenvolvimento floral e contribuir com o entendimento da evolução floral em Fabaceae. Por isso, focamos na morfologia e ontogenia comparativas do gineceu de taxa representativos, que apresentam diferenças no desenvolvimento dessa estrutura.

Dessa forma, este trabalho teve o objetivo de analisar a morfo-anatomia e ontogenia floral de espécies de Fabaceae, com ênfase na iniciação e desenvolvimento do gineceu, para elucidar a origem e natureza do estipe ou ginóforo, a fim de identificar caracteres que contribuam para o entendimento da evolução floral na família. Pretende-se responder às seguintes questões:

- 1) A haste basal do ovário (estipe ou ginóforo) possui natureza (vascularização e anatomia) caulinar ou carpelar?
- 2) Qual a origem do crescimento intercalar (receptacular ou carpelar) que leva ao alongamento do ginóforo ou estipe em espécies de Fabaceae?
- 3) Com base na natureza estrutural e origem do crescimento intercalar, qual a nomenclatura mais adequada para designar a haste que eleva o gineceu em Fabaceae: estipe ou ginóforo?
- 4) Quais características florais, relacionadas ao desenvolvimento, à morfologia e à anatomia são compartilhados entre espécies filogeneticamente relacionadas e quais caracteres são potencialmente resultantes de convergência evolutiva?

## REFERÊNCIAS

- Benlloch, R., C. Navarro, J. P. Beltrán, and L. A. Cañas. 2003. Floral development of the model legume *Medicago truncatula*: Ontogeny studies as a tool to better characterize homeotic mutations. *Sexual Plant Reproduction* 15: 231–241.
- Bentham, G. 1865. Leguminosae. In G. Bentham, and J. D. Hooker [eds.], *Genera plantarum*, vol. 1, part II. Reeve, London, UK.
- Beurton, C. 1994. Gynoecium and perianth in *Zanthoxylum* s.l. (Rutaceae). *Plant Systematics and Evolution* 189: 165–191.
- BFG – Leguminosae. 2024. Assembling the Brazilian flora: overview of Leguminosae diversity. *Brazilian Journal of Botany* 47: 1245–1271.
- Bruneau, A.; F. Forest; P. Herendeen; B. B. Klitgaard, and G. P. Lewis. 2001. Phylogenetic relationships in the Caesalpinioideae (Leguminosae) as inferred from chloroplast trnL intron sequences. *Systematic Botany* 26 (3): 487–514.
- Bruneau, A., L. P. Queiroz, J. J. Ringelberg, L. M. Borges, R. L. C. Bortoluzzi, G. K. Brown, D. B. O. S. Cardoso, et. al. 2024. Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 240: 1–552.
- Casanova, J. M., D. Cardoso, C. F. Barros, H. C. de Lima, and K. L. G. de Toni. 2020. Floral morphology and development in *Tachigali* (Caesalpinioideae, Leguminosae), a predominantly rainforest tree genus with contrasting flower architectures. *Plant Systematics and Evolution* 306:17.
- Chappill, J. A. 1995. Cladistic analysis of the Leguminosae: The development of an explicit hypothesis. In M. D. Crisp, M. J. J. Doyle [eds.], *Advances in legumes systematic*. Royal Botanic Gardens, Richmond, London, UK.
- Choi I-S, D. Cardoso, L. P. de Queiroz, H. C. de Lima, C. Lee, T. A. Ruhlman, R. K. Jansen, and M. F. Wojciechowski. 2022. Highly Resolved Papilionoid Legume Phylogeny Based on Plastid Phylogenomics. *Frontiers in Plant Science* 13: 823190.

- Costa, J.A.S. 2002. *Leguminosas Forrageiras da Caatinga*. Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Bahia, Brasil.
- Cronquist, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, New York, New York, USA.
- Derstine, K. S., and S. C. Tucker. 1991. Organ initiation and development of inflorescences and flowers of *Acacia baileyana*. *American Journal of Botany* 78: 816–832.
- Doyle, J. J., J. L. Doyle, J. A. Ballenger, E. E. Dickson, T. Kajita, and H. Ohashi. 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the leguminosae: Taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany* 84: 541–554.
- El Ottra, J. H. L., G. F. Albuquerque Melo-de-Pinna, D. Demarco, J. R. Pirani, L. P. Ronse de Craene. 2022. Gynoecium structure in Sapindales and a case study of *Trichilia pallens* (Meliaceae). *Journal of Plant Research* 135:157–190.
- Endress, P. K. 1972. Zur vergleichenden entwicklungs- morphologie, embryologie und systematik bei Laurales. *Botanische Jahrbücher für Systematik* 92: 331- 428.
- Endress, P. K., and M. L. Matthews. 2006. First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Systematics and Evolution* 260: 223–251.
- Erasmio, E. A. L., W. R. Azevedo, R. A. Sarmiento, A. M. Cunha, and S. L. R. Garcia. 2004. Potencial de espécies utilizadas como adubo verde no manejo integrado de plantas daninhas. *Planta Daninha* 22: 337–342.
- Falcão, M. J. A., J. V Paulino, F. J. Kochanovski, R. C. Figueiredo, J. P. Basso-Alves, and V. F. Mansano. 2020. Development of inflorescences and flowers in Fabaceae subfamily Dialioideae: an evolutionary overview and complete ontogenetic series for *Apuleia* and *Martiodendron*. *Botanical Journal of the Linnean Society*: 1–28.
- Ferreira, R. P., M. A. Botrel, A. V. Pereira, and C. D. Cruz. 1999. Avaliação de cultivares de alfafa e estimativas de repetibilidade de caracteres forrageiros. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 34: 994–1002.
- Flora do Brasil 2020. 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro [online]. Website <http://www.floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB22930> [accessed 28 jun. 2024].
- Font Quer, P. 2001. *Diccionario de botánica*. Península, Barcelona, Catalunha, Espanha.
- Franco, A. A., A. S. de Resende, and E. F. C. Campello. 2003. Importância das leguminosas arbóreas na recuperação de áreas degradadas e na sustentabilidade de sistemas agrofloretais. *Seminário 'Sistemas Agrofloretais e Desenvolvimento Sustentável'*: 1–24.
- Furukawa, S., and A. Kawakita. 2017. Limiting the cost of mutualism: the defensive role of elongated gynophore in the leaf flower–moth mutualism. *Oecologia* 184: 835–846.
- Gifford, E. M., and A. S. Foster. 1989. *Morphology and evolution of vascular plants*. 3rd. Freeman, New York, New York, USA.

- Gómez-Acevedo, S. L., S. Magallón, and L. Rico-Arce. 2007. Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 55: 30–41.
- Gould, S. J. 1977. *Ontogeny and Phylogeny*. Harvard University Press, Cambridge, UK:
- Grandi, T. S. M. 2014. *Tratado das plantas medicinais mineiras - versão gratuita*. Adaequatio Estúdio, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brazil.
- Grimes, J. 1999. Inflorescence morphology, heterochrony, and phylogeny in the mimosoid tribes *Ingeae* and *Acacieae* (Leguminosae: Mimosoideae). *Botanical Review* 65: 317–347.
- Hutchinson, J. 1964. *The genera of flowering plants (Angiospermae)*, vol. 1. Dicotyledones. Oxford University Press, Oxford, UK.
- Iwamoto, A., and K. Bull-Hereñu. 2018. Floral development: re-evaluation of its importance. *Journal of Plant Research* 131: 365–366.
- Jacobs, W. P. 1947. The development of the gynophore of the peanut plant, *Arachis hypogaea* L. I. The distribution of mitoses, the region of greatest elongation, and the maintenance of vascular continuity in the intercalary meristem. *American Journal of Botany* 34: 361-370.
- Jaudal, M., J. Monash, L. Zhang, J. Wen, K. S. Mysore, R. Macknight and J. Putterill. 2014. Overexpression of *Medicago* SVP genes causes floral defects and delayed flowering in *Arabidopsis* but only affects floral development in *Medicago*. *Journal of Experimental Botany* 65: 429–442.
- Judd, W. S.; C. S. Campbell, and E. A. Kellogg. 1999. *Plant systematic phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland, UK.
- Jusaitis, M. 1994. Floral development and breeding system of *Swainsona formosa* (Leguminosae). *HortScience* 29: 117–119.
- Kantz KE. 1996. Floral development in the caesalpinoid tribe Caesalpinieae (Fabaceae). Ph. D. dissertation, Louisiana State University, Baton Rouge, Louisiana, USA.
- Khodaverdi, M. A. Movafeghi, M. R. Dadpour, S. Naghiloo, M. Ranjbar, and G. Prenner. 2014. Comparative study of floral development in *Onobrychis melanotricha*, *Hedysarum varium* and *Alhagi persarum* (Leguminosae: Papilionoideae: Hedysareae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209: 23–33.
- Klitgaard, B. B. 1999. Floral ontogeny in tribe Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae): *Dalbergia brasiliensis*, *Machaerium villosum* s. l. *Platymiscium floribundum* and *Pterocarpus rotundifolius*. *Plant Systematics and Evolution* 219: 1–25.
- Kochanovski, F. J., J. V. Paulino, S. P. Teixeira, A. M. G. A. Tozzi, and V. D. F. Mansano. 2018. Floral development of *Hymenaea verrucosa*: An ontogenetic approach to the unusual flower of Fabaceae subfamily Detarioideae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 187: 46–58.
- Koenen, E. J. M., C. Kidner, E. R. Souza, M. F. Simon, J. R. Iganci, J. A. Nicholls, A. James, et al. 2020. Hybrid capture of 964 nuclear genes resolves evolutionary

- relationships in the mimosoid legumes and reveals the polytomous origins of a large pantropical radiation. *American Journal of Botany* 107(12): 1568.
- Krüger, H., L. R. Tiedt, and D. C. J. Wessels. 1999. Floral development in the legume tree *Colophospermum mopane*, Caesalpinioideae: Detarieae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 131: 223–233.
- Leandro, H. M., and G. L. Asmus. 2015. Rotação e sucessão de culturas para o manejo do nematoide reniforme em área de produção de soja. *Ciencia Rural* 45: 945–950.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). 2013. Towards a new classification system for legumes: progress report from the 6th International Legume Conference. *South African Journal of Botany* 89: 1–7.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). 2017. A new subfamily classification of the leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66: 44–77.
- Leite, V. G., V. F. Mansano, and S. P. Teixeira. 2014. Floral ontogeny in Dipterygeae (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 174: 529–550.
- Leite, V. G., S. P. Teixeira, V. F. Mansano, and G. Prenner. 2015. Floral development of the early-branching papilionoid legume *Amburana cearensis* (Leguminosae) reveals rare and novel characters. *International Journal of Plant Sciences* 176: 94–106.
- Lewis, G. P. 2016. New insights into the systematics and biology of Brazilian Leguminosae (Fabaceae). *International Journal of Plant Sciences* 177: 1–2.
- Lewis, G. P., B. Schrire, B. Machinder, and M. Lock. 2005. Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew, London, UK.
- Li, P. and M. O. Johnston. 2000. Heterochrony in plant evolutionary studies through the twentieth century. *Botanical Review* 66: 57 - 88.
- Lima, L. C. P., F. C. P. Garcia, and Â. L. B. Sartori. 2007. Leguminosae nas florestas estacionais do Parque Estadual do Itacolomi, Minas Gerais, Brasil: ervas, arbustos, subarbustos, lianas e trepadeiras. *Rodriguésia* 58: 331–358.
- Mansano, V. F., S. C. Tucker, and A. M. G. A. Tozzi. 2002. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles*, and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae s.l.). *American Journal of Botany* 89: 1553–1569.
- Mariath, J. E. A., R.P. Santos, N. S. Bittencourt Jr. 2006. Flor. In B. Appezzato-Da-Glória and S. M. Carmello-Guerreiro [eds.], *Anatomia Vegetal*, 329-373. 2nd ed. UFV, Viçosa, Minas Gerais, Brazil.
- Martins, M. A. G., and D. M. T. Oliveira. 2007. Morfoanatomia comparada dos frutos em desenvolvimento de *Vernonia brevifolia* Less. e *V. herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae). *Revista Brasileira de Botanica* 30: 101–112.
- Mattos, C.M.J., W. L. Da Silva E Silva, C. S. de Carvalho, A. N. Lima, S. M. de Faria, and H. C. de Lima. 2018. Flora of the canga of the Serra dos Carajás, Pará, Brazil: Leguminosae. *Rodriguésia* 69: 1147–1220.
- Mayfield E. 2021. *Illustrated plant glossary*. CSIRO Publishing, Melbourne, Victoria, Austrália.

- McMahon, M., and L. Hufford. 2005. Evolution and development in the amorphoid clade (Amorpheae: Papilionoideae: Leguminosae): Petal loss and dedifferentiation. *International Journal of Plant Sciences* 166: 383–396.
- Miller J. T.; J. W. Grimes; D. J. Murphy; R. J. Bayer and P. Y. Ladiges. 2003. A phylogenetic analysis of the Acacieae and Ingeae (Mimosoideae: Fabaceae) based on trnK, matK, psbA–trnH, and trnL/trnF sequence data. *Systematic Botany*. 28 (3): 558–566.
- Moço, M. C. D. C., and J. E. D. A. Mariath. 2009. Comparative floral ontogeny in *Adesmia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae). *Australian Journal of Botany* 57: 65–75.
- Movafeghi, A., M. R. Dadpour, S. Naghiloo, S. Farabi, and Y. Omid. 2010. Floral development in *Astragalus caspicus* Bieb. (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 205: 251–258.
- Movafeghi, A., S. Naghiloo, and M. R. Dadpour. 2011. Inflorescence and floral development in *Astragalus lagopoides* Lam. (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 206: 219–226.
- Naghiloo, S., and M. R. Dadpour. 2010. Floral ontogeny in *Wisteria sinensis* (Fabaceae: Faboideae: Millettieae) and its systematic implications. *Australian Systematic Botany* 23: 393–400.
- Naghiloo, S., M. R. Dadpour, and A. Movafeghi. 2012. Floral ontogeny in *Astragalus compactus* (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae): Variable occurrence of bracteoles and variable patterns of sepal initiation. *Planta* 235: 793–805.
- Norisada, M., G. Hitsuma, K. Kuroda, T. Yamanoshita, M. Masumori, T. Tange, H. Yagi, et al. 2005. *Acacia mangium*, a nurse tree candidate for reforestation on degraded sandy soils in the Malay Peninsula. *Forest Science* 51: 498–510.
- Paulino, J. V., M. Groppo, and S. P. de Teixeira. 2011. Floral developmental morphology of three *Indigofera* species (Leguminosae) and its systematic significance within Papilionoideae. *Plant Systematics and Evolution* 292: 165–176.
- Paulino, J. V., V. F. Mansano, and S. P. Teixeira. 2013. Elucidating the unusual floral features of *Swartzia dipetala* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 173: 303–320.
- Paulino, J. V., G. Prenner, V. F. Mansano, and S. P. Teixeira. 2014. Comparative development of rare cases of a polycarpellate gynoecium in an otherwise monocarpellate family, Leguminosae. *American Journal of Botany* 101: 572–586.
- Payer, J. B. 1857. *Traité d'organogénie comparée de la fleur*. Victor Masson, Paris, France.
- Pedersoli, G. D., J. V. Paulino, V. G. Leite, and S. P. Teixeira. 2010. Elucidating enigmatic floral issues in *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *International Journal of Plant Sciences* 171: 834–846.



- Pedersoli, G. D., and S. P. Teixeira. 2016. Floral development of *Parkia multijuga* and *Stryphnodendron adstringens*, two andromonoecious mimosoid trees (Leguminosae). *International Journal of Plant Sciences* 177: 60–75.
- Pennington, R. T., B. B. Klitgaard, H. Ireland, and M. Lavin. 2000. New insights into floral evolution of basal Papilionoideae from molecular phylogenies. In P. S. Herendeen and A. Bruneau [eds], *Advances in Legume Systematics* 9: 233–248. Royal Botanic Gardens, Kew, London, UK.
- Polhill, R. M.; P. H. Raven and C. H. Stirton. 1981. Evolution and systematics of the Leguminosae. In L. M. Polhill and P. H. Raven [eds.], *Advances in Legume Systematics* 1- 26. Royal Botanic Gardens, Kew, London, UK.
- Prenner, G. 2004a. Floral development in *Daviesia cordata* (Leguminosae: Papilionoideae: Mirbelieae) and its systematic implications. *Australian Journal of Botany* 52: 285–291.
- Prenner, G. 2004b. Floral development in *Polygala myrtifolia* (Polygalaceae) and its similarities with Leguminosae. *Plant Systematics and Evolution* 249: 67–76.
- Prenner, G. 2004c. New aspects in floral development of Papilionoideae: Initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals. *Annals of Botany* 93: 537–545.
- Prenner, G. 2011. Floral ontogeny of *Acacia celastrifolia*: An enigmatic mimosoid legume with pronounced polyandry and multiple carpels. *Flowers on the Tree of Life*: 256–278.
- Prenner, G. 2013. Flower development in *Abrus precatorius* (Leguminosae: Papilionoideae: Abreae) and a review of androecial characters in Papilionoideae. *South African Journal of Botany* 89: 210–218.
- Prenner, G., and B. B. Klitgaard. 2008. Towards unlocking the deep nodes of Leguminosae: Floral development and morphology of the enigmatic *Duparquetia orchidacea* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 95: 1349–1365.
- Prenner, G., and D. Cardoso. 2017. Flower development of *Goniorrhachis marginata* reveals new insights into the evolution of the florally diverse detarioid legumes. *Annals of botany* 119: 417–432.
- Ramírez-Domenech, J. I., and S. C. Tucker. 1989. Phylogenetic implications of inflorescence and floral ontogeny of *Mimosa strigillosa*. *American Journal of Botany* 76: 1583–1593.
- Ramírez-Domenech, J. I., and S. C. Tucker. 1990. Comparative ontogeny of the perianth in Mimosoid legumes. *American Journal of Botany* 77: 624–635.
- Ringelberg JJ, Koenen EJM, Iganci JR et al. Phylogenomic analysis of 997 nuclear genes reveals the need for extensive generic re-delimitation in Caesalpinioideae (Leguminosae) *PhytoKeys* 2022; 205:3–58.
- Roeder, A. H. K., and M. F. Yanofsky. 2006. Fruit Development in *Arabidopsis*. *American Society of Plant Biologists* 4: e0075.

- Ronse de Craene, L. 2018. Understanding the role of floral development in the evolution of angiosperm flowers: clarifications from a historical and physico-dynamic perspective. *Journal of Plant Research* 131: 367–393.
- Rossi, M. L., E. H. de Souza, E. M. Graner, M. D. E. Almeida, and A. P. Martinelli. 2018. Post-seminal development and morphoanatomy of vegetative and reproductive organs in *Stevia rebaudiana* (Bert.) Bertonii (Asteraceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 90: 2167–2177.
- Sampaio, D. S., M. C. C. Moço, and J. E. A. Mariath. 2013. Floral ontogeny of *Aeschynomene falcata* and *A. sensitiva* (Leguminosae: Papilionoideae) supports molecular phylogenetic data. *Plant Systematics and Evolution* 299: 499–513.
- Sérgio, A., F. de Araújo, G. Mariano, A. Xavier, D. C. Flávia, C. Silva, E. José, et al. 2005. Utilização de nitrogênio pelo trigo cultivado em solo fertilizado com adubo verde (*Crotalaria juncea*) e/ou uréia. *Ciência Rural* 35:284–289.
- Sessions, A., J. L. Nemhauser, A. McColl, J. L. Roe, K. A. Feldmann, and P. C. Zambryski. 1997. ETTIN patterns the *Arabidopsis* floral meristem and reproductive organs. *Development* 124: 4481–4491.
- Sessions, R. A., and P. C. Zambryski. 1995. *Arabidopsis* gynoecium structure in the wild type and in ettin mutants. *Development* 121: 1519–1532.
- Sinjushin, A. A. 2018. Floral ontogeny in *Cordyla pinnata* (A. rich.) Milne-Redh. (Leguminosae, papilionoideae): Away from stability. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 241: 8–15.
- Sinjushin A. A. 2021. Spatial orientation of gynoecium in legumes and beyond: Commentary to the paper of Wang et al. (2021). *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation* 10(2): 83–86.
- Sinjushin, A. A., D. Tekdal, C. Ciftci, and S. Cetiner. 2018. Floral development in *Thermopsis turcica*, an unusual multicarpellate papilionoid legume. *Plant Systematics and Evolution* 304: 461–471.
- Smith, B. W. 1950. *Arachis hypogaea* . aerial flower and subterranean fruit. *American Journal of Botany* 37: 802-815.
- Sokoloff, D. D., M. V. Remizowa, H. Peter Linder, and P. J. Rudall. 2009. Morphology and development of the gynoecium in Centrolepidaceae: The most remarkable range of variation in Poales. *American Journal of Botany* 96: 1925–1940.
- Souza, C. D., C. R. Marinho, and S. P. Teixeira. 2013. Ontogeny resolves gland classification in two caesalpinoid legumes. *Trees - Structure and Function* 27: 801–813.
- Souza, V. C., and H. Lorenzi. 2008. *Botânica sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de fanerógamas nativas e exóticas no Brasil baseado em APG II*. 2nd ed. Instituto Plantarum, Nova Odessa, São Paulo, Brazil.
- Tapingkae, T., A. Taji, and P. Kristiansen. 2007. Floral ontogeny of *Swainsona formosa* (Fabaceae: Faboideae: Galegeae). *Australian Journal of Botany* 55: 643–652.

- Tokuoka, T. 2012. Molecular phylogenetic analysis of Passifloraceae sensu lato (Malpighiales) based on plastid and nuclear DNA sequences. *Journal of Plant Research* 125: 489–497.
- Tucker, S. C. 1984. Unidirectional organ initiation in leguminous flowers. *American Journal of Botany* 71: 1139–1148.
- Tucker, S. C. 1988a. Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. *American Journal of Botany* 75: 1584–1597.
- Tucker, S. C. 1988b. Heteromorphic flower development in *Neptunia pubescens*, a Mimosoid legume. *American Journal of Botany* 75: 205–224.
- Tucker, S. C. 1990. Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). *American Journal of Botany* 77: 750–761.
- Tucker, S. C. 1992. The developmental basis for sexual expression in *Ceratonia Siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae). *American Journal of Botany* 79: 318–327.
- Tucker, S. C. 1996. Trends in evolution of floral ontogeny in *Cassia* sensu stricto, *Senna*, and *Chamaecrista* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae: Cassiinae); a study in convergence. *American Journal of Botany* 83: 687–711.
- Tucker, S. C. 1997. Floral evolution, development, and convergence: The Hierarchical-Significance Hypothesis. *International Journal of Plant Sciences* 158: S143–S161.
- Tucker, S. C. 2000a. Evolutionary loss of sepals and/or petals in detarioid legume taxa *Aphanocalyx*, *Brachystegia*, and *Monopetalanthus* (Leguminosae: caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 87: 608–624.
- Tucker, S. C. 2000b. Floral development in tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. *American Journal of Botany* 87: 1385–1407.
- Tucker, S. C. 2000c. Floral development and homeosis in *Saraca* ( Leguminosae : Caesalpinioideae : Detarieae ) *International Journal of Plant Sciences* 161: 537–549.
- Tucker, S. C. 2001a. Floral development in *Schotia* and *Cynometra* (Leguminosae : Caesalpinioideae : Detarieae). *American Journal of Botany* 88: 1164–1180.
- Tucker, S. C. 2001b. The ontogenetic basis for missing petals in *Crudia* (Leguminosae : Caesalpinioideae : Detarieae). *International Journal Plant Science* 162: 83–89.
- Tucker, S. C. 2002a. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). III. Radial symmetry and random petal aestivation in *Cadia purpurea*. *American Journal of Botany* 89: 748–757.
- Tucker, S. C. 2002b. Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). 2. Zygomorphic taxa with petal and stamen suppression. *American Journal of Botany* 89: 888–907.
- Tucker, S. C. 2002c. Floral Ontogeny of *Cercis* (Leguminosae : Caesalpinioideae : Cercideae): Does it show convergence with Papilionoids. *International Journal of Plant Sciences* 163: 75–87.

- Tucker, S. C. 2003. Update on Floral Development in Legumes. *Plant Physiology* 131: 911–926.
- Tucker, S. C., and K. E. Kantz. 1997. Comparative floral development and evolution in tribe Caesalpinieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Haematoxylum. American Journal of Botany* 84: 1047–1063.
- Vrijdaghs, A., P. Goetghebeur, A. M. Muasya, P. Caris, and E. Smets. 2005. Floral ontogeny in *Ficinia* and *Isolepis* (Cyperaceae), with focus on the nature and origin of the gynophore. *Annals of Botany* 96: 1247–1264.
- Wojciechowski, M. F., M. Lavin, and M. J. Sanderson. 2004. A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid matk gene resolves many well-supported subclades within the family. *American Journal of Botany* 91(11): 1846–1862.
- Yahara, T., F. Javadi, Y. Onoda, L. P. de Queiroz, D. P. Faith, D. E. Prado, M. Akasaka, et al. 2013. Global legume diversity assessment: Concepts, key indicators, and strategies. *Taxon* 62: 249–266.
- Zhang, R., Y-H. Wang, J-J Jin, G. W. Stull, A. Bruneau, D. Cardoso, L. P. Queiroz, et al. 2020. Exploration of Plastid Phylogenomic Conflict Yields New Insights into the Deep Relationships of Leguminosae. *Systematic Biology* 69 (4): 613–622.
- Zhang, Y., J. Yang, and G. Y. Rao. 2006. Comparative study on the aerial and subterranean flower development in *Amphicarpaea edgeworthii* Benth. (Leguminosae: Papilionoideae), an amphicarpic species. *International Journal of Plant Sciences* 167: 943–949.
- Zhao, Y., R. Zhang, K-W. Jiang, J. Qi, Y. Hu, J. Guo, R. Zhu, et al. 2021. Nuclear phylotranscriptomics and phylogenomics support numerous polyploidization events and hypotheses for the evolution of rhizobial nitrogen-fixing symbiosis in Fabaceae. *Molecular Plant* 14: 748–773.
- Zimmerman, E., G. Prenner, and A. Bruneau. 2013a. Floral morphology of *Apuleia leiocarpa* (Dialiinae: Leguminosae), an unusual andromonoecious Legume. *International Journal of Plant Sciences* 174: 154–160.
- Zimmerman, E., G. Prenner, and A. Bruneau. 2013b. Floral ontogeny in Dialiinae (Caesalpinioideae: Cassieae), a study in organ loss and instability. *South African Journal of Botany* 89: 188–209.

## **CAPÍTULO I - Floral ontogeny and anatomy reveal the gynophore origin and nature in *Bowdichia virgilioides* (Fabaceae)**

*Manuscript published in Botanical Journal of the Linnean Society*

<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boae064>

Short title: Floral Ontogeny in *Bowdichia*

Cinthia G. Rodrigues<sup>1,2\*</sup>, Sueli M. Gomes<sup>2</sup>

### **RESUMO**

Um número considerável de leguminosas papilionoides possui um pedúnculo basal que sustenta o gineceu em suas flores. Estudamos a ontogenia e a morfoanatomia das flores de *Bowdichia virgilioides* (Faboideae), com o objetivo de investigar a natureza e origem deste pedúnculo basal. Flores e botões florais foram examinados por meio de microscopia eletrônica de varredura e de luz. Esta espécie apresenta iniciação floral acrópeta, exceto no carpelo, que inicia sincronicamente com o primeiro estame externo. A iniciação das sépalas e estames é unidirecional a partir do lado abaxial. Nenhuma supressão ou perda de órgãos ocorre na iniciação dos primórdios. O hipanto curvo e o ginóforo descentralizado resultam do crescimento intercalar do eixo floral durante os últimos estágios. O ginóforo tem natureza caulinar devido ao seu eustelo, do qual partem um feixe dorsal e dois ventrais que irrigam o carpelo. Devido à sua natureza caulinar e origem receptacular, concluímos que o pedúnculo basal do gineceu nas flores de *B. virgilioides* é um ginóforo sensu stricto. Supostas regiões secretoras florais foram identificadas e uma discussão evolutiva foi apresentada. Esses estudos são úteis para a padronização da nomenclatura para estruturas de morfologia, natureza e origem semelhantes e também podem aprofundar nossa compreensão da evolução do gineceu em Fabaceae.

**PALAVRAS-CHAVE:** anatomia vascular; clado Genistoid, clado Leptolobieae desenvolvimento floral; estipe; gineceu; Leguminosae; meristemas intercalares.

## ABSTRACT

A considerable number of papilionoid legumes have a basal stalk that supports the gynoecium in their flowers. We studied the ontogeny and morphoanatomy of *Bowdichia virgilioides* (Faboideae) flowers, aiming to investigate the nature and origin of this basal stalk. Flowers and floral buds were examined using scanning electron and light microscopy. This species exhibits acropetal floral initiation except in the carpel, which initiates synchronously with the first outer stamen. Sepal and stamen initiation is unidirectional from the abaxial side. No suppression or organ loss occurs in the primordium initiation. The curved hypanthium and decentralized gynophore result from the intercalary growth of the floral axis during the latter stages. The gynophore has a stem nature due to its eustele, from which one dorsal and two ventral bundles depart and irrigate the carpel. Due to its stem nature and receptacular origin, we conclude that the basal stalk of the gynoecium in *B. virgilioides* flowers is a gynophore *sensu stricto*. Putative floral secretory regions were identified, and an evolutionary discussion was presented. These studies are useful for the standardization of nomenclature for structures of similar morphology, nature, and origin and can also deepen our understanding of the gynoecium evolution in Fabaceae.

**ADDITIONAL KEYWORDS:** floral development; Genistoid clade; gynoecium; intercalary meristems; Leguminosae; Leptolobieae clade; stipe; vascular anatomy.

## INTRODUCTION

The genus *Bowdichia* Kunth has only two species, and both occur in Brazil (Pennington *et al.* 2005). *Bowdichia virgilioides* Kunth is a more widespread species. Still, its distribution range is more concentrated in Central and Eastern Brazil and the savannas of Bolivia, whereas *B. nitida* Spruce ex Benth. is only known from flooded riverine and floodplain forests in the Amazon region (Cardoso *et al.* 2012).

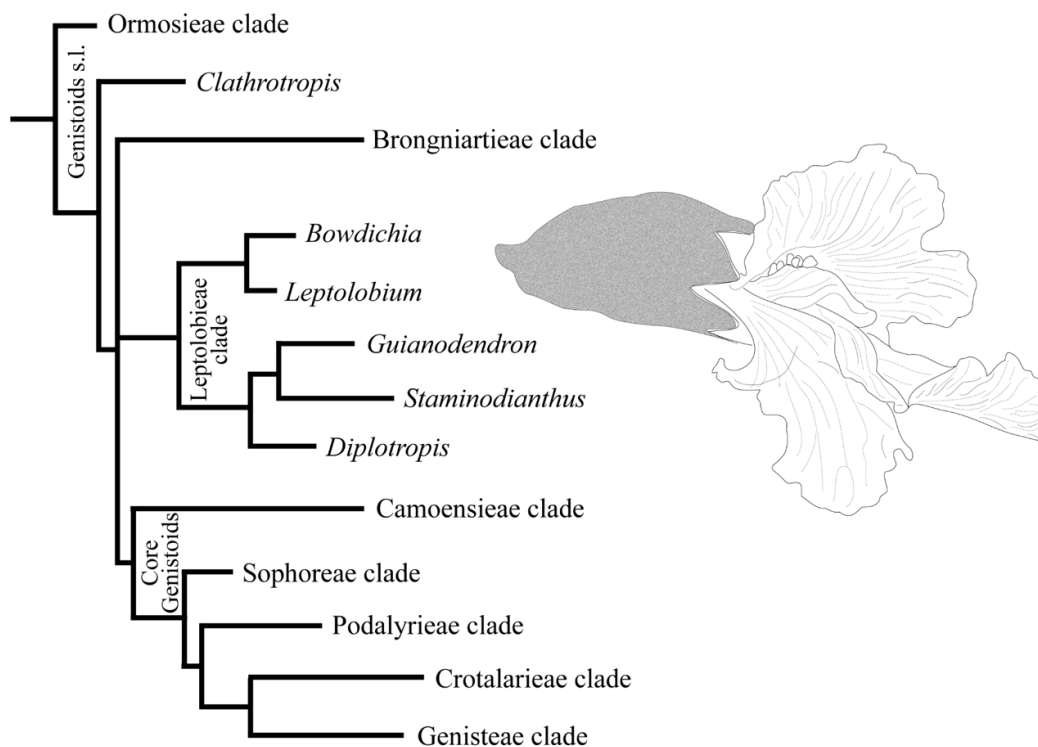
*Bowdichia virgilioides* is a tree-shrub species of great representation within the Cerrado biome (Devecchi *et al.* 2020). Phytochemical studies of extracts from the inner bark and leaves of this plant show antinociceptive and anti-inflammatory activities, supporting its use in popular medicine in the Northeast region of Brazil for the treatment of inflammatory and painful diseases (Silva *et al.* 2010, Thomazzi *et al.* 2010).

*Bowdichia* belonged to the polyphyletic Sophoreae tribe (Polhill 1981), but phylogenetic studies based on the matK gene have positioned this genus in the genistoid Leptolobieae clade (Fig. 1), together with *Diploctropis* Benth., *Guianodendron* Sch.Rodr. & A.M.G.Azevedo, *Leptolobium* Vogel, and the new genus *Staminodianthus* D.B.O.S.Cardoso, H.C.Lima & L.P.Queiroz, segregated from *Diploctropis* s.l. (Cardoso *et al.* 2013). Morphological synapomorphies of the Leptolobieae clade are the flowers with subequal and symmetric lower petals (wings and keel), lateral petals (wings) without sculpturing, filaments free to the base, compressed samaroid fruits with a narrow marginal wing, and glands in the bract and bracteole axils (Cardoso *et al.* 2012, 2013). Furthermore, all genera of the Leptolobieae clade have species with a single ovary elevated by a basal stalk, called a gynophore (Prenner 2011) or stipe (LPWG 2017).

Clarifying the origin and nature of this floral region is important for the correct use of the nomenclature. Endress and Matthews (2006) defined a gynophore as a stem-like part (or at least a constriction) between the ovary and nearby external floral organs, and they called the base of each carpel of an apocarpic gynoecium a stipe. Such definitions suggest that the stipe is a region of the carpel itself, while the gynophore consists of a structure of the nature and origin of the stem.

The flowers of Fabaceae show variation in the morphology of the basal stalk (LPWG 2017). This structure can be free or adnate to the hypanthium wall (Tucker 2002b, Casanova *et al.* 2020, Leite *et al.* 2021), elongated, short, or absent (sessile ovary) (Falcão *et al.* 2020), surrounded or not by an annular nectary (Kochanovski *et al.* 2018), and

tomentose or glabrous (Klitgaard 1999, Sampaio *et al.* 2012). The morphological characteristics of the gynophore have been used in cladistic analyses and the segregation of sections of the non-monophyletic genus *Aeschynomene* L., thus corroborating phylogenetic analyses and suggesting synapomorphies for the segregated groups (Grimes 1999, Sampaio *et al.* 2012). However, little is known about the nature and origin of this structure in Fabaceae. Studies of this nature in Fabaceae focus on the gynophore of *Arachis hypogaea* L., whose anatomy is typical of a dicotyledonous stem, but originates from the activity of the intercalary meristem of the sessile ovary itself, which becomes active after fertilization (Jacobs 1947, Smith 1950, Shushu and Cutter 1990). However, the gynophore of *A. hypogaea* is different from other legumes and is related to the geocarpic habit of this species. Therefore, detailed ontogenetic information on gynophores is needed to clarify their origin (El Ottra *et al.* 2022) in other legumes, and the vascular anatomy can help elucidate the nature of this structure (Beurton 1994).



**Figure 1.** Phylogenetic tree of part of the subfamily Papilionoideae showing the relationships of Leptolobieae clade, obtained and modified from Cardoso *et al.* (2013)

In the current study, we present the first in a series of studies on the ontogeny and morphoanatomy of Fabaceae flowers. Our objective is to describe the floral development and morphoanatomically characterize the gynoecium of *B. virgilioides*, with special attention to the basal stalk that supports the ovary, to elucidate its origin (from the



elongation of the floral axis or the carpel itself) and nature (stem or carpel), and thus determine the most appropriate term to define this region: stipe or gynophore.

## **MATERIAL AND METHODS**

### **Plant material**

Inflorescences of *B. virgilioides* with flowers and floral buds at various development stages (early, intermediate, late, and anthesis) were collected from native plants in the field, in the cities of Paracatu, Arinos and São Gonçalo do Rio Preto, in Minas Gerais state, Brazil. Collections were carried out from the beginning to the end of the species' flowering period. Vouchers were deposited at the herbarium of the University of Brasilia (Herbarium UB): *B. virgilioides*, C.G. Rodrigues 01, 40, and 42 (UB 219917, 227701, and 227703, respectively).

### **Floral development**

Approximately 50 floral buds from each stage of floral development (early, intermediate, and late) of *B. virgilioides* were collected, fixed in FAA 70 (formaldehyde 5%-acetic acid 5%-ethanol 70%; Johansen 1940), and stored in 70% ethanol. They were examined and dissected with the help of a stereomicroscope (EZ4 W, Leica Microsystems, Germany).

For floral development analyses under a scanning electron microscope (SEM), the materials were dehydrated in an ethanol series (80%, 90%, and 100%) (Tucker 1993), at room temperature for 24 hours at each concentration. Subsequently, the materials were critical point dried in an evaporator (Baltec Device CPD 030, Balzers, Liechtenstein), mounted on metal supports (stubs) with a tape carbon, and treated with gold in a sputter coater (EM SCD 500, Leica Microsystems, Germany). The observations and images were obtained on SEM (equipment Jeol JSM-7001F, Japan). The analyses were repeated 6 times to eliminate accidental erroneous captures. In total, 93 images were obtained.

The electron micrographs were processed using Corel Photo-Paint™ and Adobe Photoshop software version 25.1. All steps were performed at the Microscopy and Microanalysis Laboratory, of the Institute of Biological Sciences (IB) of the University of Brasilia (UnB), Brasilia, Brazil.

### **Anatomical study**

For the anatomical analyses, 32 floral buds in the intermediate and late stages of development (before and after gynophore elongation) and 16 flowers were gradually

dehydrated in an ethanol series (80, 90, and 100%) at room temperature for 2 hours at each concentration. Subsequently, the buds were diaphanized with ethanol plus n-butyl acetate, in the proportions 3:1, 1:1, 1:3, at room temperature, for 2 hours at each concentration, and finally pure n-butyl acetate (overnight). The material obtained was embedded in paraffin (Johansen 1940) at 60° C for 24 hours. This procedure was repeated two more times after changing the paraffin. The samples were embedded in paraffin in handmade paper boxes. After hardening the material at room temperature for 24 hours, it was assembled on a wooden support and sectioned transversely and longitudinally (10–15 µm thick) in a rotary microtome (RM 2145, Leica Microsystems, Germany). The serial sections were deposited on histological slides, which were deparaffinized using pure butyl acetate, butyl acetate plus ethanol (in proportions 3:1, 1:1, 1:3), and ethanol 100%, 90%, 80%, 70%, 60 %, and 50%, respectively. The sections were stained with 1% alcoholic safranin for 20 min, and 1% alcoholic astra blue for 2 min (Bukatsch 1972). The sections were again subjected to an alcoholic series (60%, 70%, 80%, 90%, 100%), ethanol plus n-butyl acetate (3:1, 1:1, 1:3), and pure n-butyl acetate. Finally, the sections were mounted in synthetic resin (Paiva *et al.* 2006). The anatomical sections were observed and photographed under a light photomicroscope (BX40, Olympus Optical Co., Japan) coupled to a digital camera (SC30, Olympus Optical Co., Japan) with the scale bars at the same optical conditions. All steps were performed at the Botany Department of the Institute of Biological Sciences at the University of Brasilia, Brasilia, Brazil.

### **Terminology and Abbreviations**

The terminology used to describe the floral ontogeny followed Tucker (1994, 2000b, 2003b), and the flower morphology followed Fahn (1990), Endress (1998), and Rudall (2007). The term basal pedestal refers to the region below the carpel cleft, as described by Tucker (2000b). The floral diagram was based on Ronse De Craene (2010) and the format of the floral formula was based on Prenner *et al.* (2010). The schemes were made with Adobe Illustrator software version 27.3.

The following abbreviations were used in the manuscript: A = antesepalous stamen; a= antepetalous stamen; Ab = abaxial side; an = anther; B = bract; Bl = bracteole; C = carpel; c = calyx; cm = carpel mesophyll; cl = colleter; co = cortex; cvb = central vascular bundles; cvc = central vascular cylinder; dvb = dorsal vascular bundle; e = epidermis; F = floral apex; f = filament; Gp = gynophore; gt = glandular trichome; h = hypodermis; H = hypanthium; ie = inner epidermis; K = keel petal; O = ovary; oe = outer epidermis; ov = ovule; P = petal; pi = pith; S = sepal; sp = secretory parenchyma; st =

stoma; V = vexillum (standard) petal; vb = vascular bundles, vt = vascular traces; vvb = ventral vascular bundle; W = wing petal.

## RESULTS

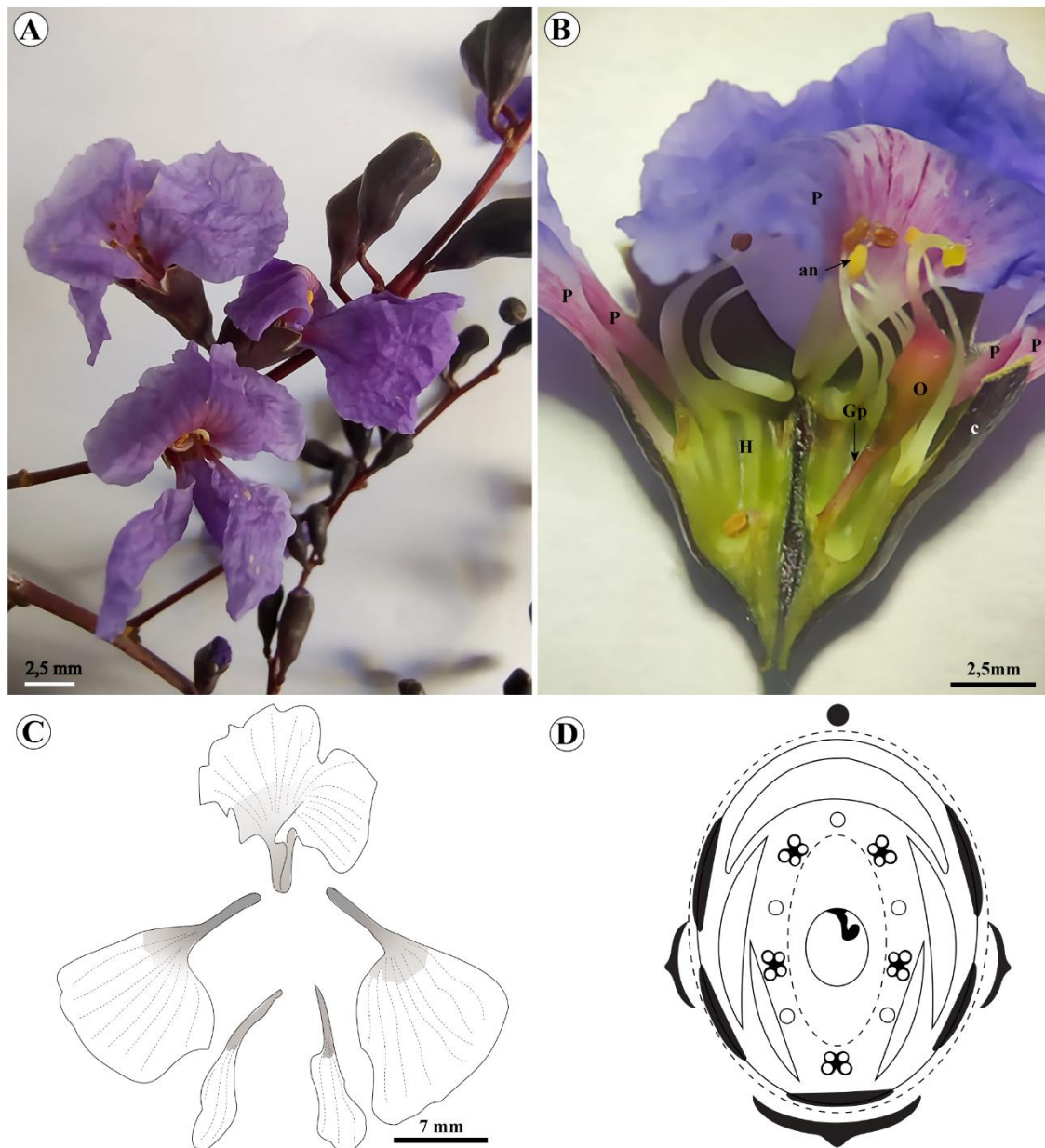
### Organography

*Bowdichia virgilioides* inflorescences are terminal or axillary panicles. The flower number per inflorescence ranges from up to 30. The floral buds are oblong-obovate, with trichomes. The flowers are short pedicellate, papilionaceous, monoclinous, and have a curved hypanthium. The floral set consists of a pentamerous bauplan: five sepals, five petals, ten stamens in two whorls, and a single plicate carpel (Fig. 2), with marginal placentation. The calyx is vinaceous, campanulate, and five-lobed. The zygomorphic corolla has descending imbricate aestivation and comprises five free, crimped, unguiculate, and violet petals. The standard petal is deeply emarginate (Fig. 2A, C)). Nectar guides are present on all petals (Fig. 2B). The petal is clawed, and the base is more dilated than the apex, especially the standard base. The stamens are heterodynamous, with orbicular anthers and longitudinal dehiscence. There is a single plicate carpel with a unilocular superior ovary, up to 14 mm long, laterally compressed, tomentose dorsally and glabrescent ventrally, elevated by a basal region (gynophore) up to 5 mm long (Fig. 2B); ovules 7–14. The style is cylindrical, curved, and hollow. The stigma is capitate and papillate. The floral diagram is presented in Fig. 2D and the floral formula is  $B \text{ Bt } K(5) \downarrow C1^{\text{flag};2^{\text{wing};2^{\text{keel}}} \downarrow A5+5 \downarrow \underline{G}1 \downarrow Vm7-14$ .

### Floral development

*Bowdichia virgilioides* presents inflorescence with acropetal development. The two bracteoles emerge synchronously and laterally from the apical meristem dome, and opposite each other (Fig. 3A). The sepal initiation is unidirectional, starting with the first sepal S1 on the abaxial side (*i.e.*, next to the subtending bract, Fig. 3B–C), followed by the S2 pair, and then the S3 pair (Fig. 3D). The floral apex is a pentagonal low-convex dome at petal initiation (Fig. 3E), and the five petal primordia begin at the dome vertices, alternating with the sepals, which already have numerous tector trichomes on the abaxial surface. An antesepalous stamen primordium starts abaxially, along with the carpel primordium in the centre of the flower (Fig. 3F). Subsequently, the other two antesepalous stamen primordia initiate unidirectionally, while the carpel primordium develops further

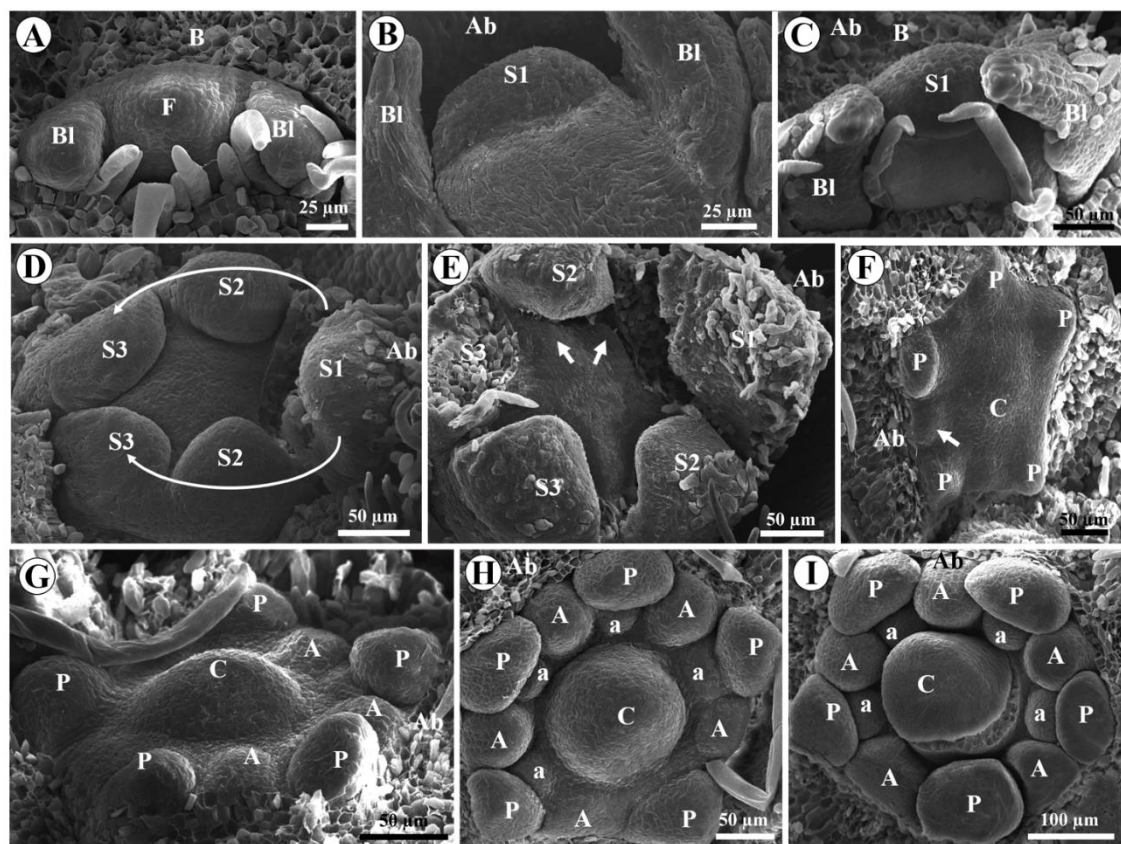
(Fig. 3G). By the moment when petal primordia acquire a dorsiventral shape, all the antesealous stamens have emerged, and the four antepetalous stamens have initiated, forming an inner whorl, while the central dome elongates slightly flattened (Fig. 3H, I). The intercalary growth forms the calyx tube, which has five short free lobes. It encloses the rest of the bud, and its outer surface is covered by trichomes.



**Figure 2.** Photographs (A, B) and diagrams (C, D) of the *Bowdichia virgilioides* flower. A, Anthetic flowers and floral buds; B, open anthetic flower showing gynophore, calyx, petals with nectar guides, yellow anthers with pollen grains, ovary preyed on by ants and hypanthium wet with nectar; C, petals; and D, floral diagram. Abbreviations: an = anther; c = calyx; Gp = gynophore; H = hypanthium; O = ovary; P = petals.

After the complete initiation of all primordia, the carpel cleft becomes visible in the carpel's distal portion (Fig. 4A), above a short cylindrical base, resembling a basal

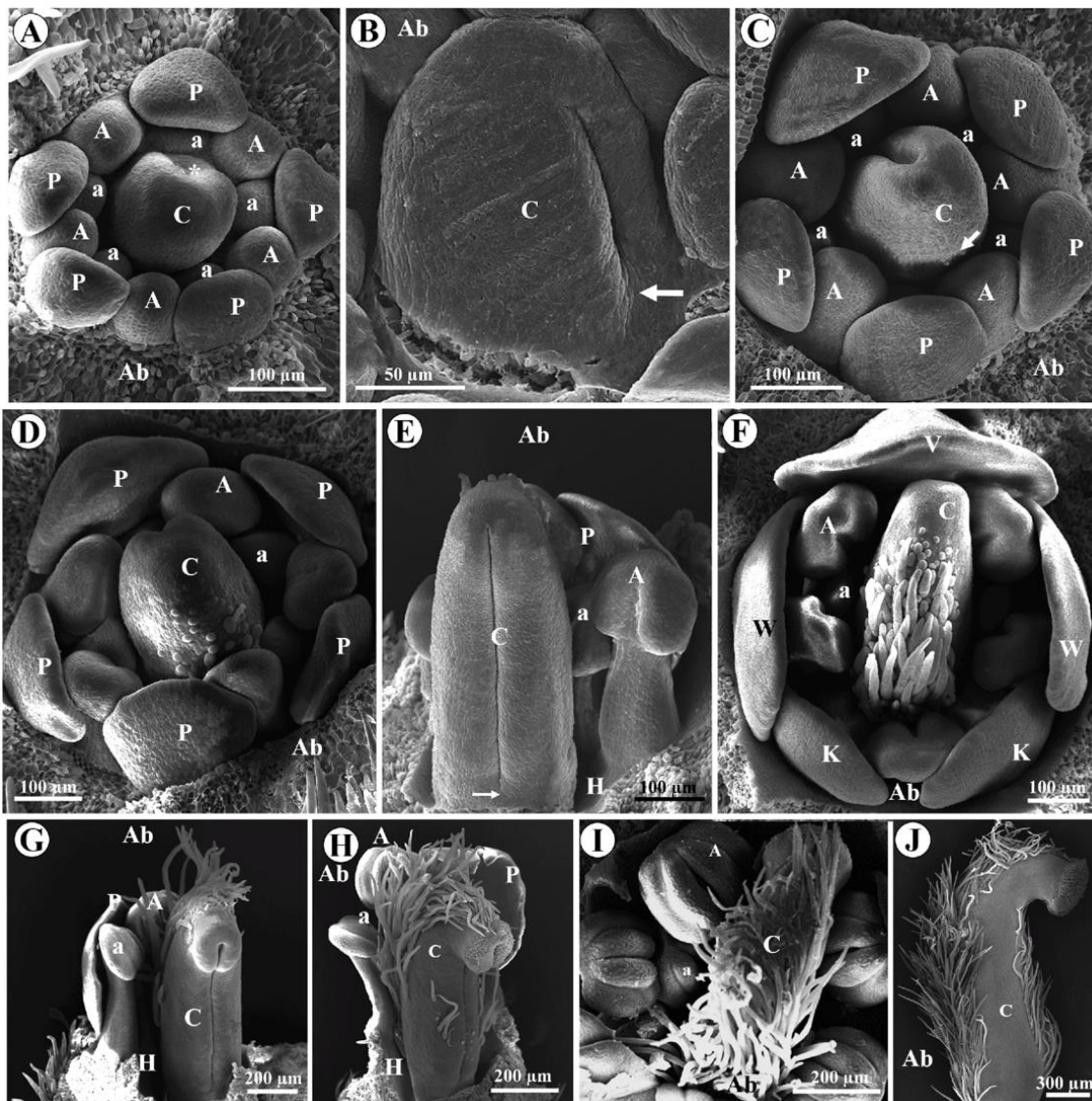
pedestal (Fig. 4B). As both carpel margins grow, the cleft deepens, and trichomes begin to form abaxially (Fig. 4C). The petals, outer stamens, and carpel are dorsiventral, when both enlarged carpel margins fuse (Fig. 4E). The standard petal is the first to grow marginally (Fig. 4C). The other petals also grow, but the standard petal enlarges differentially, accentuating the differentiation of the zygomorphic corolla (Fig. 4D, F). All petals change in size and shape, differentiating into one standard, two wings, and two keels (Fig. 4F). In a vexillary arrangement, the standard petal encloses the adjacent margins of the wing petals, and the other wing margins overlap those of the adjacent keel petals. The aestivation pattern is descending imbricate (Fig. 4F).



**Figure 3.** Floral organogenesis in *Bowdichia virgilioides* (scanning electron micrographs). Removed structures: bracts (all images), bracteoles (D–I) and sepals (F–I). A, Convex dome of the flower initiation between two bracteoles. B, C, Initiation of the abaxial sepal primordium: lateral (B) and polar views (C). D, Unidirectional sepal initiation. E, Pentagonal dome with petal (arrows) initiation. F, Primordia of five petals, first stamen (arrow) and carpel (early initiation). G, Antesepalous stamens initiation. H, Antepetalous stamens initiation. I, Floral bud with all initiated verticils. Abbreviations: A = antesepalous stamen; a = antepetalous stamen; Ab = abaxial side, B = bract; Bl = bracteole; C = carpel; F = floral apex; P = petal; S = sepal.

The filament and anther differentiation occurs concomitantly with the carpel and petals (Fig. 4F–H). The anthers become adaxially bilobate (Fig. 4D), their margins grow (Fig. 4F), and each anther develops four thecae (Fig. 4G). The microsporangia begin to

form concurrently with the stigma differentiation (Fig. 4G). The filaments grow; the antesealous stamens remain larger than those antepetalous (Fig. 4F–I). The carpel cleft close above the basal pedestal (Fig. 4E), and the region below the common bases of sepals, petals, and stamens expands to form the hypanthium (Fig. 4E, G, I). The style elongates and becomes curved (Fig. 4F–G), the stigma is formed and the trichomes of the carpel dorsal region extend to the style (Fig. 4H–I). Later, the stigmatic surface becomes papillate and trichomes emerge on the ventral region of the ovary (Fig. 4I).

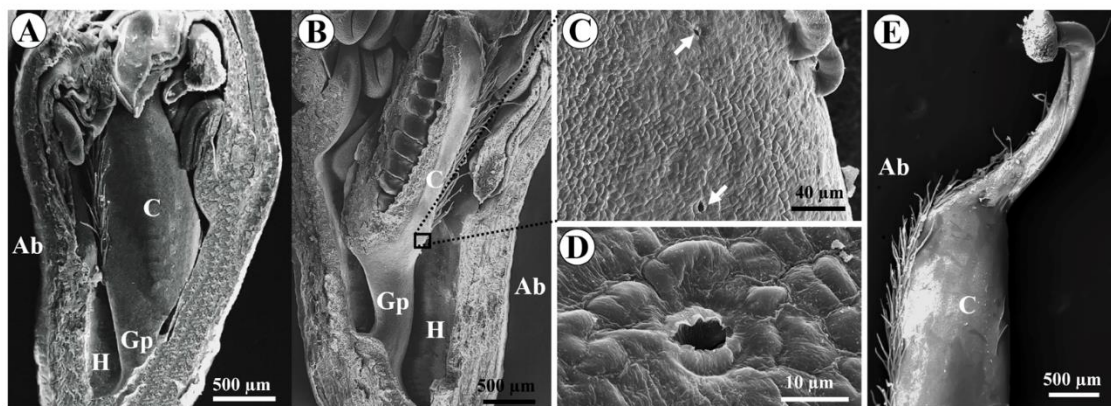


**Figure 4.** Intermediate and final stages of floral development in *Bowdichia virgilioides* (scanning electron micrographs). Removed structures: bracts and sepals (all images), petals and stamens (G–I, partially; J, fully). A, Young petals with laminar shape; carpel cleft initiation (asterisk). B, Gynoecium with basal pedestal below of the carpel cleft. C, D, Carpel: trichomes initiation dorsally (C, arrow) and elongation greater than stamens. E, Carpel cleft closure above the basal pedestal (arrow); beginning of hypanthium. F, Distinct vexillum, wing, and keel petals; adaxially bilobed antesealous stamens; abundance of trichomes on the dorsal surface of the carpel. G, Formation of the stigma and of the curved and short style. H, Stigma apex with papillose surface and emergence of trichomes on the ventral surface of the carpel. I, Differentiation of the four anther thecae. J, Abundance of trichomes on the carpel dorsiventrally.

Abbreviations: A = antesealous stamen; Ab = abaxial side; a = antepetalous stamen; C = carpel; H = hypanthium; K = keel petal; P = petal; V = vexillum (standard) petal; W = wing petal.

In later ontogenetic stages, the gynoecium is laterally compressed (Fig. 4J), dorsally tomentose, and ventrally glabrescent (Fig. 5A–B, E). The style is twisted, and the stigma is lateralized between the ventral and dorsal surfaces of the carpel (Fig. 5E). Both the gynophore and the hypanthium elongate (Fig. 5A–B). There are stomata on the ovary lower dorsal region (Fig. 5B–D). The gynophore is attached to the adaxial side of the hypanthium and is found in a decentralized position by the differential growth of the hypanthium wall and receptacle inclination (Fig. 5A–B).

Differences in shape between the standard and the other petals are completely acquired by this moment. The petals enlarge markedly and become crimped. The wing petals expand to about two times the length of the calyx and become larger than the keel and standard petals. The standard becomes emarginate (Fig. 2A, C).



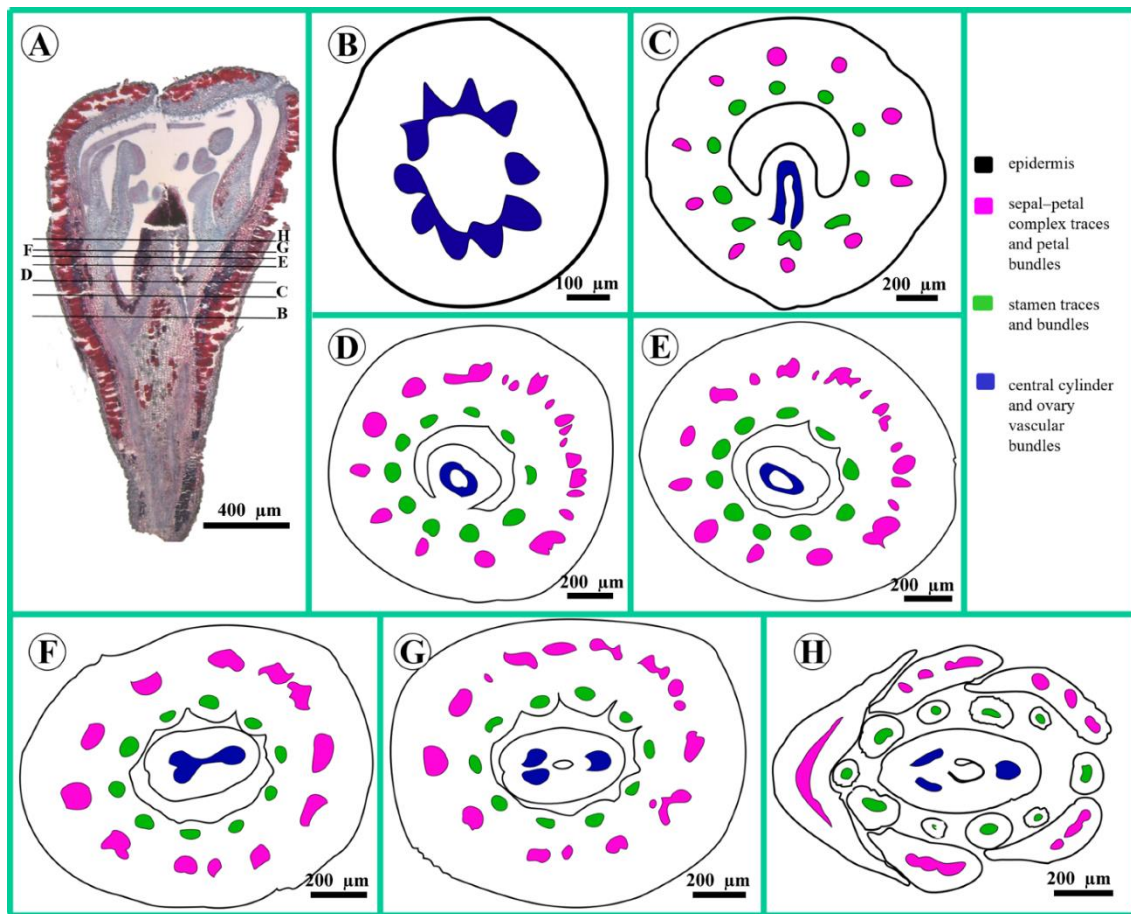
**Figure 5.** Final stages of the floral development in *Bowdichia virgilioides* (scanning electron micrographs; A, B, longitudinal sections). A, B, Hypanthium and gynophore elongation. C, D, Putative modified stomata (arrows) on the ovary surface (details of B, rectangle). E, Style torsion in the carpel distal region. Abbreviations: Ab = abaxial side; C = carpel; Gp = gynophore; H = hypanthium.

### Anatomical study

The serial cross-sections of the young floral bud (Fig. 6A) and gynoecium of the anthetic flower (Fig. 7A) show the morphology and vascularization of floral organs, with emphasis on the gynoecium and the region below it. At the level of the receptacle, ten perianth traces depart from the stele. (Fig. 6B). Further up, all stamen traces depart from the stele, which decreases in size (Fig. 6C). The central vascular cylinder once again becomes an uninterrupted ring, and remains in the gynophore (7B) and basal pedestal (Fig. 6D–E), until the separation of the carpel traces occurs. In the basal pedestal, the carpel traces depart from the central vascular cylinder (Fig. 6F, 7C), which appears to be

divided into two parts that move to the dorsal and ventral sides of the carpel (Fig. 6F, 7D).

After the complete separation of the dorsal and ventral vascular bundles, the eustele disappears (Fig. 6G–H), and some small vascular bundles remain in the central region of the gynoecium base (Fig. 7E) and around the ovary locule (Fig. 7F). The elongation of the gynophore elevates the region where the divergence of the carpel traces occurs (Fig. 6F, 7C).

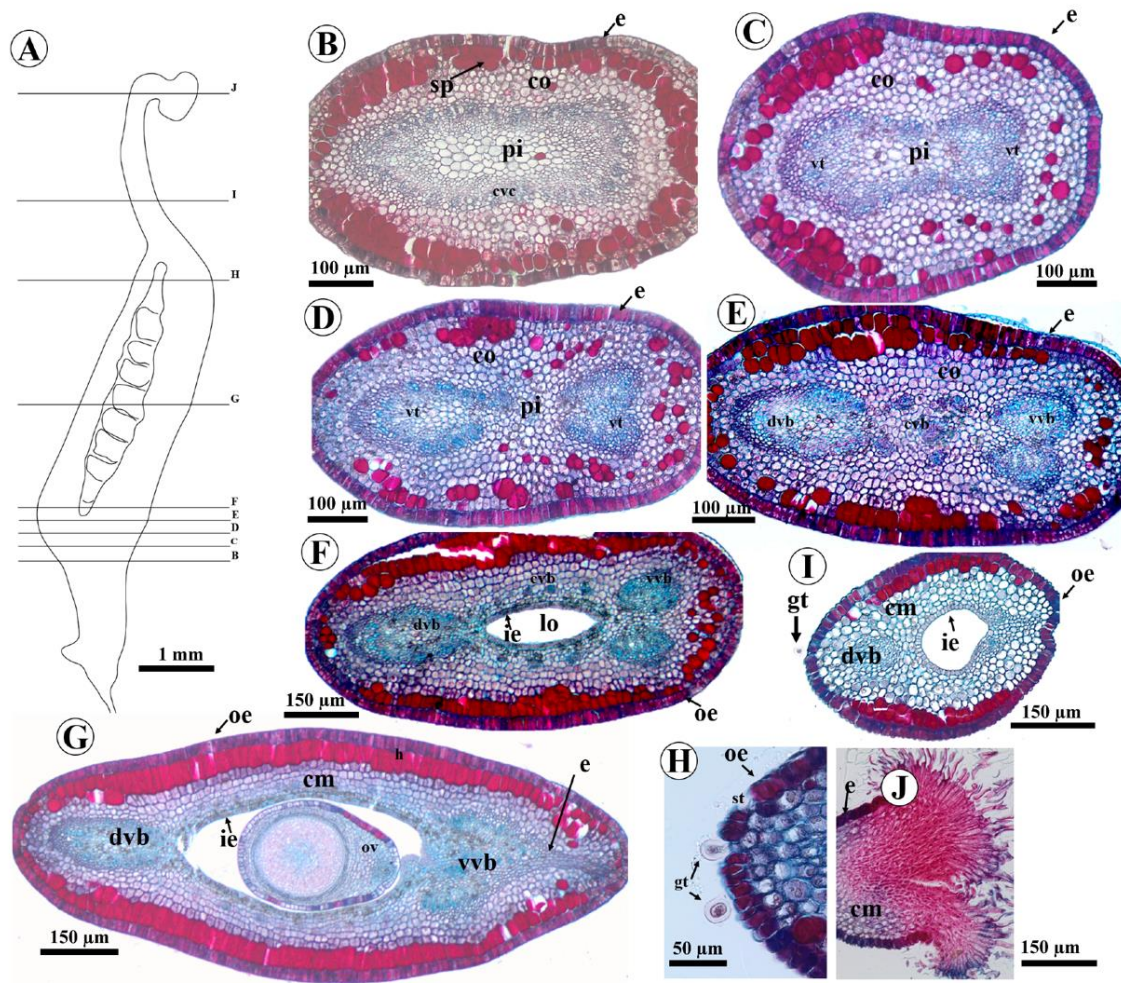


**Figure 6.** Vascular organization scheme of the floral bud of *Bowdichia virgilioides* (B–H, seven levels indicated in A). The vascular bundles are indicated in different colours according to their origin and position. A, Longitudinal section of flower bud, with the gynoecium basal pedastal region before elongation. B, Receptacle: 10 traces, with the beginning of the perianth trace divergence. C, Divergence of all stamen trace. D, E, The central vascular cylinder once again becomes an uninterrupted ring after divergence of the last stamen trace. Eustelic vascularization in the basal pedastal, partially adnate to the hypanthium (D) and free (E). F, Carpel trace divergence in the basal pedastal. G, Ovary: two ventral and one dorsal vascular bundles. H, Petals and stamens separated (above hypanthium), ovary with ovules.

The gynophore presents a ring of vascular bundles around the center (pith) near the outer edge (cortex), in an arrangement similar to a typical dicot shoot anatomy. Its epidermis is glabrous with a single layer of anticlinal elongated cells (Fig. 7B). The cortex



and medulla are formed by isodiametric parenchyma cells, with secretory idioblasts interspersed in the cortical parenchyma, more concentrated near the epidermis (Fig. 7B).



**Figure 7.** Gynoecium and gynophore anatomy of *Bowdichia virgilioides*, anthetic flower (B–I, transversal sections indicated in A; J, longitudinal section). A, Longitudinal section scheme of the gynoecium and gynophore. B, Eustelic vascularization in the gynophore apex; secretory idioblasts (red) in the cortical parenchyma. C–E, Transition region (corresponding to the basal pedestal) between the gynophore and carpel, showing the carpel vascular traces divergence. F, Transverse section of the ovary showing the single dorsal, two ventral bundles and some vascular bundles around the locule. G, Ovary with ovule, secretory hypodermis, and conspicuous epidermis in the carpel suture. H, Glandular trichomes and stoma on the dorsal region of the ovary. I, Style with the single dorsal and two ventral bundles and glandular trichome. J, Stigma. Abbreviations: cm = carpel mesophyll; co = cortex; cvb = central vascular bundles; cvc = central vascular cylinder; dvb = dorsal vascular bundle; e = epidermis; gt = glandular trichome; h = hypodermis; ie = inner epidermis; oe = outer epidermis; ov = ovule; pi = pith; sp = secretory parenchyma; st = stoma; vt = vascular traces; vvb = ventral vascular bundle.

The ovary is oblique, oblong, and unilocular. It is supplied by one dorsal and two ventral vascular bundles, in all its extensions (Fig. 6G–H, 7F–G). The outer epidermis consists of a single layer of anticlinally elongated cells (Fig. 7F–G). In addition to the tector trichomes (Fig. 5B, E), there are small capitate-secreting trichomes (Fig. 7H) and

stomata on the dorsal region of the ovary (Fig. 5C–D). A secretory hypodermis with dense content is present in the ovary and style (Fig. 7F–G, I). The carpel mesophyll in the ovary comprises 5–7 layers of isodiametric parenchyma cells that are smaller near the inner epidermis (Fig. 7G). The inner epidermis consists of a single layer of flattened cells. The epidermis is conspicuous in the carpel suture (Fig. 7G, H), except at the very base of the ovary, whose region is filled with parenchyma tissue (Fig. 7F). The ovules are anatropous, bitegmic, crassinucellate, and arranged in a row on the carpel ventral suture (Fig. 5B, 7G).

The style is hollow and also supplied by the dorsal vascular bundle and two ventral bundles (Fig. 7I). The capitate secreting and tector trichomes are sparse on the dorsal surface of the style (Fig. 7I). The stigma is capitate (Fig. 5E), with an epidermis rich in trichomes, including the region of the carpel suture (Fig. 7J).

Serial longitudinal sections of the floral bud of *B. virgilioides* show the presence of the intercalary meristem during gynophore elongation and hypanthium formation (Fig. 8A–G). At the hypanthium ontogenesis, the intercalary meristem is seen at the base of the petals and staminal filament as a row of cells smaller than their neighbours (Fig. 8A–C). This tissue is also observed as a large group of small cells below the staminal filament, with different shapes and angular forms with few faces (Fig. 8B). The proliferation of these cells, and further the increase of their sizes, promote the hypanthium growth.

In the initial phases of the gynophore's ontogenesis, the intercalary meristem is formed by clusters of flattened cells at the base of the basal pedicel and in the receptacle below it (Fig. 8C). The multiplication of cells in the floral receptacle pushes the cells above, expanding the axis to the region below the basal pedicel, thus forming the gynophore (Fig. 8D–G). As development advances, it is also possible to observe a cluster of meristematic cells in the receptacle region located between the gynophore and the hypanthium (Fig. 8E), promoting differential growth of the hypanthium wall. At a later stage of development, the intercalary meristem remains as a cluster of cells at the base of the gynophore (Fig. 8G).

The secretory structures observed in the floral buds were colleters in the bracteole axil (Fig. 8H), secretory parenchyma throughout the sepal mesophyll (Fig. 8J), and idioblasts with granular secretion at the dilated base of the petals and in the hypanthium (Fig. 8I, K). In addition to these, we have already mentioned the secretory idioblasts in the cortical parenchyma of the gynophore (Fig. 7B), the secretory hypodermis (Fig. 7F–G), the secreting trichomes and stomata of the ovary (Fig. 7H).

## DISCUSSION

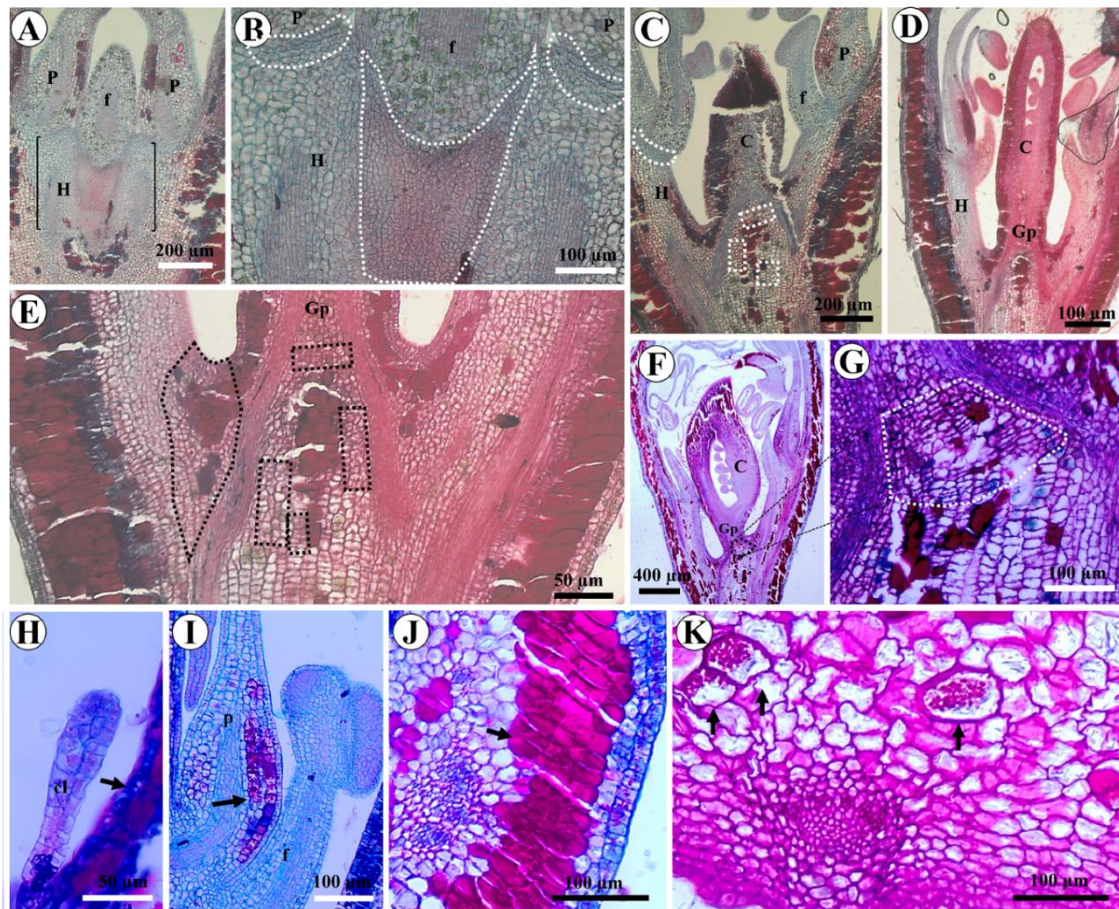
### Comparison of floral ontogeny of *Bowdichia* and other Genistoid s.l. clade members

Like most Papilionoids, *Bowdichia virgilioides* has monoclinous, zygomorphic, papilionaceous, and gamosepalous flowers, with a hypanthium, an androecium comprising 10 fertile stamens, and gynoecium 1-carpellate (Lewis *et al.* 2005, LPWG 2017). The flower of *B. virgilioides* differs from most other papilionoids by the wing and keel petals with symmetric blade, hypanthium curved, gynophore decentralized, free stamens, markedly enlarged stigma, and absence of the nectariferous intrastaminal disk (Cardoso *et al.* 2012).

*Bowdichia* belongs to the clade Leptolobieae, which in turn is included in the large Genistoid s.l. clade. Leptolobieae clade embraces 29 species and comprises morphologically diverse genera including the bilaterally symmetric-flowered *Bowdichia*, *Diploptropis*, and *Staminodianthus*, as well as *Guianodendron* and *Leptolobium*, which have radial flowers (Cardoso *et al.* 2013). In addition to bilateral symmetry, *Bowdichia*, *Diploptropis* and *Staminodianthus* resemble each other by the curved hypanthium, a well-differentiated standard petal, wing, and keel petals without auricles. *Bowdichia* also has important diagnostical features. Particularly, it can be mainly distinguished from these relative genera by the standard petal without auricles, the lower (wing and keel) petals differentiated in size, and a markedly enlarged, capitate stigma (Cardoso *et al.* 2012; Cardoso *et al.* 2013).

The present study is the first to show the complete floral ontogenetic series of a member of the Leptolobieae clade. The closest genera to *Bowdichia*, which have been investigated through floral ontogeny, are members of the core Genistoid clade. *Cadia purpurea* (G.Piccioli) Aiton and *Camoensia scandens* (Welw.) J.B.Gillett do not have papilionaceous corolla, but shares with *Bowdichia* the unidirectional initiation of the sepals and stamens from the abaxial side, carpel initiation directly after petal initiation, and development of the hypanthium and gynophore in the late stages (Tucker 2002c, Leite *et al.* 2021). Furthermore, *Bowdichia* shares with *Cadia* Forssk. free stamens, uncommon in papilionoids. With *Lupinus affinis* J.Agardh and *Genista tinctoria* L., *Bowdichia* shares the papilionaceous corolla, and the unidirectional sepal initiation from the abaxial side (Tucker 1984). The unusual multicarpellate legume *Vuralia turcica* (Kit Tan, Vural & Küçük.) Uysal & Ertuğrul and *Bowdichia* share ten free stamens, and the (first in *Vuralia*

and only in *Bowdichia*) carpel initiation concomitant with the outer stamens (Sinjushin *et al.* 2018).



**Figure 8.** Anatomy of the flower bud of *Bowdichia virgilioides* (A–I, longitudinal sections; J–K, transversal sections). A, Overview of flower bud with hypanthium, showing intercalary meristem at the base of the petals and filament. B, Enlarged view of the intercalary meristem (circled area) present in the flower bud shown in A. C–G, Longitudinal serial sections of the flower bud at three different stages of development. C, Flower bud with basal pedestal showing intercalary meristem (circled area) at the base of the petals and filaments and in the receptacle, below the basal pedestal. D, Overview of flower bud with gynophore. E, Enlarged view of the flower bud in D showing the intercalary meristem (circled area) in the receptacle, below the gynophore and between it and the hypanthium. F, Overview of flower bud with gynophore at a more advanced stage of development than shown in D. G, Enlarged view of the flower bud in F showing the intercalary meristem (circled area) in the gynophore base. H–K, Floral secretory structures. H, Standard colleter in the bracteole axil (arrow); I, Idioblasts (arrow) with granular secretion in the base of the standard petal. J, Secretory parenchyma (arrow) adjacent to the outer calyx surface; K, Idioblasts with granular secretion (arrow) in the hypanthium. Abbreviations: C = carpel, cl = colleter; f = filament, Gp = gynophore; H = hypanthium, P = petal.

The organogenesis of *Bowdichia virgilioides* is very similar to that of *Sophora japonica* L. renamed *Styphnolobium japonicum* (L.) Schott (Tucker 1994), which is an early-branching papilionoid like *Bowdichia*, but more distant phylogenetically, belonging to the Cladrastis clade (Cardoso *et al.* 2013). But unlike *Styphnolobium* Schott, *Bowdichia* does not present sculptures on the petals, which is a synapomorphy of the Leptolobieae clade, and the *Bowdichia* gynophore is glabrous and attached laterally to the hypanthium wall.

#### **Development of the gynoecium, gynophore and hypanthium of *Bowdichia***

In the intermediate stages of the development of the *Bowdichia* carpel, the cleft does not extend to the carpel base, but rather ends short of the base, forming a kind of pedestal, called "basal pedestal" by Tucker (2000b). This term was used by Tucker in the study of Detarioideae. Although this term was not mentioned in later studies by Tucker herself or other authors, this region can be observed in several studies of papilionoid legume floral ontogeny, in which the carpel base is evident (Tucker 1993, Klitgaard 1999, Tucker 2002c, Sinjushin 2018, Sinjushin *et al.* 2018, Leite *et al.* 2021, Casanova *et al.* 2022). Some authors suggest that the basal pedestal region is a precursor to the gynophore or that the gynophore is formed from the elongation of this region (Tucker 1988, Tucker and Kantz 1997, Gómez-Acevedo *et al.* 2007). In the intermediate stages, carpel growth is concentrated in the cleft region and subsequently extends over almost the entire length of the carpel, except in the pedestal region (Tucker 1988), which elongates slowly (Gómez-Acevedo *et al.* 2007).

Elongation of the hypanthium and gynophore occurs by intercalary growth in the final stages of floral development in Fabaceae (Tucker 1993, Tucker 1994, Tucker and Kantz 1997, Tucker 2003a). In the flowers of *B. virgilioides*, unequal growth of the hypanthium wall produced an inclination of the receptacle, making the gynophore decentralized, and attached to the hypanthium adaxial side. The receptacle inclination is imperceptible or absent in the early stages of the floral ontogeny in *B. virgilioides*. Therefore, this inclination occurs at the late stages of development from the differential activity of the intercalary meristem and results in the curved hypanthium of this species. This unequal growth of the hypanthium wall was reported in *Tachigali* Aubl. (Casanova *et al.* 2020) and in species of Detarioideae (Tucker 2000a, b, 2002a).

### **Intercalary meristems and origin of the gynophore**

Floral growth can be prolonged by the activity of intercalary meristems (Leins and Erbar 2010). The continuous meristem expansion provides new spaces during flower development, which can result in the formation of additional organs or structures, such as hypanthia and gynophores (Claßen-Bockhoff 2016).

It is difficult to find a definition of meristems that encompasses all variations of this tissue, especially the intercalary meristems (Tsukaya 2014). They are considered less well-defined in flowers than in stems. Especially in monocot stems, intercalary growth is explained by the activity of these meristems, and their cells are found between mature tissues at the bases of the internodes (Fisher and French 1976, Fahn 1990).

There is a general origin of the intercalary meristem cells. They initially belong to the apical meristem, so they become separated by the mature tissues, with some meristematic cells remaining in specific regions, which promote intercalary growth until this intercalary meristem disappears (Fahn 1990). The intercalary meristems comprise isolated regions, disjunct from the larger subapical meristem, that present small cells arranged in columns with basipetal maturation in the internodes (Fisher and French 1976, Shushu and Cutter 1990). Their activity is reported in several works (Jacobs 1947, Vrijdaghs *et al.* 2020, Bento *et al.* 2021); nonetheless, histological illustrations of the intercalary meristems are scarce and outdated (Periasamy and Sampooram 1984, Shushu and Cutter 1990). The present work brings a rare register of this kind of tissue at the base of the petals and filaments, and in the receptacle, during the formation of the hypanthium and gynophore.

Flowers of Fabaceae commonly possess a hypanthium (Sampaio *et al.* 2012, LPWG 2017) as a fusion of sepals, petals, and androecium (Weberling 1992). This region is indistinct in the early stages of the floral development of *B. virgilioides*. According to Tucker (2002c), the hypanthium begins to form as the result of zonate growth in height below the bases of the petals and stamens. The receptacle increases in height by the activity of the meristematic cells, and the calyx, corolla, and stamens are raised (Weberling 1992).

The elongation of the floral axis between the stamens and the carpel results in the formation of the gynophore, thus forming a stalk that elevates the gynoecium (Fahn 1990, Weberling 1992). The intercalary meristems can become active below the entire gynoecium, giving rise to the gynophore (Leins and Erbar 2010). This was observed in *B. virgilioides* during the gynophore's ontogenesis, when the activity of the intercalary

meristem is intense, and this tissue constitutes clusters of short cells in the receptacle, below the basal pedestal, and subsequently below the gynophore itself. The proliferation of these cells, as well as the increase in their size, promotes the elongation of the gynophore.

Some authors (Tucker 1988, Tucker and Kantz 1997, Tucker 2000b, Gómez-Acevedo *et al.* 2007) stated that gynophore formation results from elongation of the basal pedestal. However, we observed in the present study that the gynophore elongation results from the activity of the intercalary meristem from the floral axis, not from the basal pedestal itself. The multiplication and growth of intercalary meristem cells expand the floral axis region upwards, elevating the basal pedestal together with the gynoecium above it. Our vascular study showed that the region of divergence (basal pedestal) of the carpel traces was elevated after the gynophore elongation. Ronse De Craene (2010) also pointed out that the formation and elongation of the gynophore are the result of extensive receptacle growth. Therefore, the gynophore of *B. virgilioides* originates from the intercalary growth of the floral receptacle.

#### **Floral vascularization and the gynophore nature**

Although the vascular anatomy of the flower has been extensively studied in Papilionoideae by Moore (1936a, b), the gynoecium and gynophore were not emphasized. Vascularization studies may help to elucidate the nature of floral structures within Fabaceae (Casanova *et al.* 2020, Zalko *et al.* 2022), but these studies are fairly scarce and the phylogenetic framework in which they have been interpreted is outdated (Zalko *et al.* 2022). Here, the vascularization of the floral buds and flowers helped reveal the gynophore nature of *B. virgilioides*.

In Fabaceae, studies of the vascular anatomy of the gynophore have only been carried out in *A. hypogaea* (Jacobs 1947, Periasamy and Sampooram 1984, Shushu and Cutter 1990, Pelegrin, *et al.* 2013). But this structure has particular characteristics, different from most legumes, as it is related to the geocarp habit of *A. hypogaea*.

The gynophore of *B. virgilioides* exhibits an axial organization, and the vascular bundles are arranged in an eustele (Fahn 1990) similar to the stems of eudicots, like the Fabaceae. Different from the gynophore, the carpel of *B. virgilioides* has a laminar organization and is vascularized by one dorsal and two marginal (or ventral) carpellary bundles, as in many angiosperms (De-Paula and Oliveira 2007, Rudall 2007). The carpel traces depart from the eustele, in the region of the basal pedestal, which is between the

ovary and the gynophore. The divergence of the carpel traces below the ovary locule has also been reported in *Tachigali* (Casanova *et al.* 2020).

Studies in other families of angiosperms show that the stem that supports the gynoecium can have a different nature. As occurs in *B. virgilioides*, the vascularization of the gynophore is similar to the floral axis, and it branches, forming two dorsal bundles and one ventral bundle per carpel in Simaroubaceae (Alves *et al.* 2017). The carpopodium of Asteraceae corresponds to the region connecting the lower ovary to the axis of the inflorescence (Martins and Oliveira 2007) and has a central vascularization (Marques *et al.* 2018, Fig. 8m in Perez *et al.* 2019), from which the vascular tracts depart. On the other hand, in Centrolepidaceae, the stipe of *Aphelia* R. Br. has a carpel nature, with vascular bundles similar to the carpel (Sokoloff *et al.*, 2009).

### **Gynophore or stipe?**

In Fabaceae, the stalk below the ovary is predominantly called stipe (Sampaio *et al.* 2012, LPWG 2017, Kochanovski *et al.* 2018, Casanova *et al.* 2020, Falcão *et al.* 2020, Leite *et al.* 2021), sometimes gynophore (Grimes 1999, Prenner 2011, Sinjushin 2018, Rather *et al.* 2021), or both terms are used interchangeably (Tucker, 1988, 2003a). In Brassicaceae also the terms stipe and gynophore are used synonymously, and designated as the basal solid region, similar to internodes, formed from the cell layers above the stamen primordia and below the gynoecium (Sessions and Zambryski 1995). According to Periasamy and Sampooram (1984), stalked gynoecia are not rare in angiosperms, but the question is whether all such stalks can be called gynophores.

The classical morphological literature can illuminate this dilemma. The stipe is defined by Radford *et al.* (1974) as a pistillate stalk or basal stalk. Beurton (1994) stated that individual carpels bear stipes, which insert into a common gynophore. Similarly, Endress and Matthews (2006) pointed out that, in some apocarpous gynoecia, the stalk-like base present in each carpel is called a stipe. In this way, such definitions suggest that the stipe is a carpel region, therefore it must have a histological constitution similar to the carpel.

On the other hand, Font Quer (2001) defined gynophore (*gyne* + *phoros*) as a carrier or bearer of gynoecium. Fahn (1990) stated that gynophore occurs when the part of the receptacle that contains the carpels is elongated, by the action of the intercalary meristem activity. Weberling (1992) considered the gynophore as a stem-like structure, formed at the base of the gynoecium, as a result of the elongation of the internode between androecium and gynoecium. Endress and Matthews (2006) defined it as a stalk-like part



(or at least a constriction) between the androecium and the ovary. Ronse de Craene (2010) interpreted gynophores and androgynophores as extensions of the receptacle by intercalary growth. As an internode region and part of the receptacle, the gynophore has a stem constitution. Thus, considering the stipe as part of the gynoecium and the gynophore as a structure that supports the gynoecium, the stipe, and gynophore diverge regarding the origin (carpellary or receptacular, respectively) and anatomy (carpel or stem, respectively).

El Ottra *et al.* (2022) classified the wide variety of gynophores into two main types: 1) gynophore derived from the floral internode by intercalary growth between the gynoecium and androecium, with a distinct constriction below the ovary indicating the separation between ovary and gynophore; 2) gynophore also formed by intercalary growth, but at the base of the ovary locules, and thus morphologically the gynophore is a sterile part of the gynoecium, and no constriction is found, except at the gynophore base. In our understanding, this latter one is a definition of a stipe, not a gynophore. *Bowdichia virgilioides* belongs to the former case, in which the gynophore is an extension of the floral axis.

Etymologically, the term ‘gynophore’ is more specific (bearer of the gynoecium) (Font Quer 2001). Already, the term ‘stipe’ is used as a small stalk that supports some other structure, in different taxonomic groups and organs, such as the stem of the palm, the petiole of fern leaves, the support of pollinia in orchids, and structures of mushrooms or seaweeds (Mayfield 2021), which makes this term generic. According to Font Quer (2001), the overabundance of names unnecessarily increases the botanical vocabulary. It would be desirable for each structure to have its precise term. The standardization of the botanical nomenclature for structures of similar morphology, nature, and origin is important since it influences phylogenetic and evolutive interpretations. As the gynoecium stalk of *B. virgilioides* has a eustele (stem nature) and derives from the intercalary growth of the floral receptacle, we conclude that *B. virgilioides* has a gynophore *sensu stricto*.

### **Secretory structures**

In papilionoid legume flowers, the nectary consists of a disc surrounding the gynophore, which in turn elevates the gynoecium, providing space for the nectary and the nectar accumulation (Westerkamp and Weber 1999). However, *B. virgilioides* does not have a nectariferous disc. According to Silva *et al.* (2011), the flowers of *B. virgilioides* produce nectar only on the first day of anthesis, and the nectar is produced inside the nectariferous

chamber, in the base of the floral receptacle around the ovary. Some studies in papilionoid show the presence of a nectariferous region on the inner surface of the hypanthial tube, covered by nectariferous stomata along its abaxial surface (Prenner 2003, Leite *et al.* 2014, Leite *et al.* 2015, Leite *et al.* 2021). In the present study, no modified stomata were observed in the hypanthium, but we showed the presence of idioblasts with granular secretion in the hypanthium and the dilated bases of the petals, especially the standard. When nectar secretion does not occur through stomata, the epidermis itself is involved in the secretion process via epidermal secreting cells or secreting trichomes (Nepi 2007).

The presence of stomata is a common characteristic of floral nectaries of legumes in general (Davis *et al.* 1988). According to Davis and Gunning (1993), the main functions of nectar stomata appear to be those of assisting nectar escape from the gland and, perhaps, enhancement of reabsorption of uncollected nectar. The nectar stomata are considered to be "modified" because the guard cells of mature stomata only rarely can contract sufficiently to close their pores (Davis and Gunning 1991). These modified stomata are sometimes clogged with a secrete and/or have granular deposits on their margin (Sinjushin *et al.* 2022).

The presence of stomata on the carpel surface was evidenced in the present study at the late stages of development and has also been reported in other Fabaceae species (Prenner 2011, Sinjushin 2018). In the studies cited, the authors suggest that the function of such stomata may be related to photosynthesis. *B. virgilioides* has an ovary with secretory hypodermis, associated with secreting trichomes and stomata with granular deposits on their margins, which suggests a secretory role, which may be associated with attracting pollinators or protecting floral organs. Histochemical and ultrastructural studies can help elucidate the composition and nature of these tissues and structures.

Colleters in the axils of bracts and bracteoles were reported for some Exostyleae clade members (Mansano and Teixeira 2008), and they are pointed out as a synapomorphy for the Leptolobieae clade (Cardoso *et al.* 2012, 2013). These structures produce a viscous secretion and have many different functions in plants, such as protection of meristems against desiccation (Thomas 1991) and acting as a barrier against pathogens and herbivores (Miguel *et al.* 2006). The protective role during the floral initiation and development (Mansano *et al.* 2002) can be attributed to the colleters on the bracteole axil in *B. virgilioides*.

### Evolutionary considerations

The flower of *B. virgilioides* shares some convergent traits with flowers of other legumes as well as other angiosperms. The curved hypanthium has also been reported in Caesalpinioideae (Casanova *et al.* 2020) and Detarioideae (Tucker 2000a, b, 2002a). This character would have evolved as a synapomorphy for the Leptolobieae clade and reversed back to a straight hypanthium in *Guianodendron* and *Leptolobium* (Cardoso *et al.* 2012).

Fusion of the staminal filaments occurs in a great majority of papilionoid legumes (Cardoso *et al.* 2012, LPWG 2017). Free stamens are synapomorphic for the Leptolobieae clade, but this condition has evolved several times in many genera of early-branching papilionoids, such as *Ateleia* (DC.) D.Dietr. (Tucker 1990), *Myroxylon* L. f. and *Castanospermum* A.Cunn. ex Mudie (Tucker 1993); *Cadia* (Tucker 2002c), *Zollernia* Wied-Neuw. & Nees, *Lecointea* Ducke and *Harleyodendron* R.S.Cowan (Mansano *et al.* 2002), *Swartzia* Schreb. (Tucker 2003a), *Cordyla* Lour. (Sinjunshin 2018), and *Camoensia* Welw. ex Benth. (Leite *et al.* 2021).

The presence of stomata on the surface of the carpel is a common character in basal eudicots (Endress and Igersheim 1999), but they have also been observed in other Fabaceae species (De-Paula and Oliveira 2007, Prenner 2011, Sinjunshin 2018). The colleter-like glands present on the bracts and bracteoles are not uncommon in Papilionoideae. In addition to being present in all genera of the Leptolobieae clade, they were also observed in the genistoid genus *Ormosia* Jacks., and some genera of the Exostyleae clade (Mansano *et al.* 2002). The presence of nectariferous disc in the area between the androecium and gynoecium is the most important nectary innovation in core eudicots (Endress, 2011). Nonetheless, in many angiosperm groups, disc nectaries were lost and nectaries became reinstated at new sites as in *B. virgilioides*.

The gynophore is supposed to be a primitive feature (Periasamy and Sampooram, 1984). The carpels tend to be shortly stipitate in basal angiosperms (Endress and Igersheim 2000). In *Acacia*, Chappill and Maslin (1995) considered the presence of a stipe as a plesiomorphic character, while sessile ovaries were considered derived. Gynophores are concentrated in Brassicales, Malvales, Sapindales and Fabales. In this last order, gynophores are present in Polygalaceae, Surianaceae, and Fabaceae (Endress and Matthews 2006). This stalk is found in all subfamilies of Fabaceae, in at least 50% of papilionoid genera and all genera of the Leptolobieae clade. In Papilionoideae, the gynophores tend to be free, i.e. it is not adnate to the hypanthium wall (LPWG, 2017), and centrally inserted into the hypanthium (Tucker 2002c, Prenner *et al.* 2015).

Differently, the gynophore of *B. virgilioides* is laterally attached to the hypanthium wall, as reported in Detarioideae (Tucker 2000ab, 2002a).

## CONCLUSIONS

We conclude that *B. virgilioides* presents floral development similar to most papilionoides, with acropetal initiation of floral organs (except for the overlap in time of initiation of the carpel), unidirectional initiation of sepals and stamens from the abaxial side. The differentiation of the carpel in stigma, style, ovary, and basal pedestal, the beginning of hypanthium formation, and differentiation of the zygomorphic corolla, filaments, and anthers occur in the intermediate stages. Elongation of the hypanthium and gynophore occurs in the late stages. The ovary and style are supplied by two ventral and one dorsal vascular bundles and have tector and secreting trichomes and stomata on the dorsal surface. There are secretory tissues in the bracteoles, sepals, petals, hypanthium, ovary, and gynophore, which deserve to be further investigated. The gynophore of *B. virgilioides* is glabrous, decentralized, attached to the adaxial wall of the hypanthium, devoid of a surrounding nectar disc, and has a secretory cortical parenchyma. It originates from the expansion of the floral axis through of the intercalary growth and has a stem nature, so gynophore is the most appropriate term to designate it. But does the gynoecium stalk of all legume species have the same nature and origin? The gynophore deserves better investigation in different Fabaceae taxa, and we are working on this. A comparative study of the floral development of other species of the Leptolobieae clade would also be of great value in finding out synapomorphies of this group. This study can also contribute to evolutionary studies of the Fabaceae gynoecium.

## REFERENCES

- Alves GGN, El Ottra JH, Devecchi MF *et al.* Structure of the flower of *Simaba* (Simaroubaceae) and its anatomical novelties. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2017;**183**:162–167.
- Bento JPSP, Kochanovski FJ, Sartori ALB. Floral ontogeny and secretory structures of *Discolobium pulchellum* and *Riedeliella graciliflora* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae): two closely related genera with diverging floral morphology. *Plant Systematics and Evolution* 2021;**307**:67.
- Beurton C. Gynoecium and perianth in *Zanthoxylum* s.l. (Rutaceae). *Plant Systematics and Evolution* 1994;**189**:165–191.

- Bukatsch F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 1972;**61**:255.
- Cardoso D, Lima HC, Rodrigues RS *et al.* The Bowdichia clade of Genistoid legumes: Phylogenetic analysis of combined molecular and morphological data and a recircumscription of *Diptotropis*. *Taxon* 2012;**61**:1074–1087.
- Cardoso D, Pennington RT, Queiroz LP *et al.* Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 2013;**89**:58–75.
- Casanova JM, Cardoso D, Barros CF *et al.* Floral morphology and development in *Tachigali* (Caesalpinioideae, Leguminosae), a predominantly rainforest tree genus with contrasting flower architectures. *Plant Systematics and Evolution* 2020;**306**:17.
- Casanova JM, Cardoso D, Barros CF *et al.* Floral ontogeny of *Tachigali* (Caesalpinioideae, Fabaceae) species. *PeerJ* 2022;13975.
- Chappill JA, Maslin BR. A phylogenetic assessment of tribe Acacieae. In: Crisp MD, Doyle JJ (ed.). *Advances in legumes systematic*. Kew: Royal Botanic Gardens, 1995, 77–99.
- Claßen-Bockhoff R. The shoot concept of the flower: Still up to date? *Flora* 2016;**221**:46–53.
- Davis AR, Peterson RL, Shuel RW. Vasculature and ultrastructure of the floral and stipular nectaries of *Vicia faba* (Fabaceae). *Canadian Journal Botany* 1988;**66**,1435–1448.
- Davis AR, Gunning, BES. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. 2. Stomatal number and distribution as selection criteria for breeding for high nectar sugar production. *Acta Horticulturae* 1991 **288**:329–334.
- Davis AR, Gunning BES. The modified stomata of the floral nectary of *Vicia faba* L. III. Physiological aspects, including comparison with foliar stomata. *Botanica Acta* 1993;**106**,241–253.
- De-Paula OC, Oliveira DMT. Variação da estrutura carpelar em seis espécies de Cassiinae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta botanica brasílica* 2007;**21**:915–925.
- Devecchi MF, Lovo J, Moro MF *et al.* Beyond forests in the Amazon: biogeography and floristic relationships of the Amazonian savannas. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2020;**193**:478–503.
- El Ottra JHL, de Albuquerque Melo-de-Pinna GF, Demarco D *et al.* Gynoecium structure in Sapindales and a case study of *Trichilia pallens* (Meliaceae). *Journal of Plant Research* 2022;**135**:157–190.
- Endress PK. *Diversity and evolutionary biology of the tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- Endress PK. Evolutionary diversification of the flowers in Angiosperms. *American Journal of Botany* 2011;**98**:370–396.
- Endress PK, Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1999;**130**:305–393.

- Endress PK, Igersheim A. Gynoecium structure and evolution in basal Angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* 2000;**161**:211–223.
- Endress PK, Matthews ML. First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Systematics and Evolution* 2006;**260**:223–251.
- Fahn A. *Plant anatomy*. Oxford: Pergamon Press, 1990.
- Falcão MJA, Paulino JV, Kochanovski FJ *et al.* Development of inflorescences and flowers in Fabaceae subfamily Dialioideae: an evolutionary overview and complete ontogenetic series for *Apuleia* and *Martiodendron*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2020;**20**:1–28.
- Fisher JB, French JC. The occurrence of intercalary and uninterrupted meristems in the internodes of tropical monocotyledons. *American Journal of Botany* 1976;**63**:510–525.
- Font Quer P. *Diccionario de botánica*. Barcelona: Península, 2001.
- Gómez-Acevedo SL., Magallón S, Rico-Arce L. Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 2007;**55**:30–41.
- Grimes J. Inflorescence morphology, heterochrony, and phylogeny in the mimosoid tribes Ingeae and Acacieae (Leguminosae: Mimosoideae). *Botanical Review* 1999;**65**:317–347.
- Jacobs WP. The development of the gynophore of the peanut plant, *Arachis hypogaea* L. I. The distribution of mitoses, the region of greatest elongation, and the maintenance of vascular continuity in the intercalary meristem. *American Journal of Botany* 1947;**34**:361–370.
- Johansen DA. *Botanical microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book, 1940.
- Klitgaard BB. Floral ontogeny in tribe Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae): *Dalbergia brasiliensis*, *Machaerium villosum* s. l., *Platymiscium floribundum*, and *Pterocarpus rotundifolius*. *Plant Systematics and Evolution* 1999;**219**:1–25.
- Kochanovski FJ, Paulino JV, Teixeira SP *et al.* Floral development of *Hymenaea verrucosa*: An ontogenetic approach to the unusual flower of Fabaceae subfamily Detarioideae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2018;**187**:46–58.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 2017;**66**:44–77.
- Leins P, Erbar C. *Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology*. Stuttgart: Schweizerbart science publishers, 2010.
- Leite VG, Mansano VF, Teixeira SP. Floral ontogeny in Dipterygeae (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. *Botanical Journal of the Linnean Society*; 2014;**174**:529–550.
- Leite VG, Teixeira SP, Mansano VF *et al.* Floral development of the early-branching papilionoid legume *Amburana cearensis* (Leguminosae) reveals rare and novel characters. *International Journal of Plant Sciences* 2015;**176**:94–106.
- Leite VG, Teixeira SP, Godoy F *et al.* Resolving the non-papilionaceous flower of

- Camoensia scandens*, a papilionoid legume of the core Genistoid clade: development, glands and insights into the pollination and systematics of the group. *Journal of Plant Research* 2021;**134**:823–839.
- Lewis GP, Schrire B, Machinder B *et al.* *Legumes of the world*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2005.
- Mansano VF, Tucker SC, Tozzi AMGA. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles* and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae *s.l.*). *American Journal of Botany* 2002;**89**:1553–1569.
- Mansano VF, Teixeira SP. Floral anatomy of the *Lecointea* clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae *sensu lato*). *Plant Systematics & Evolution* 2008;**273**:201–209.
- Marques D, Franca RDO, Dematteis M *et al.* Fruit of *Lepidaploa* (Cass.) Cass. (Vernonieae, Asteraceae): anatomy and taxonomic implications. *Acta Botanica Brasílica* 2018;**32**:642–655.
- Martins MAG, Oliveira DMT. Morfoanatomia comparada dos frutos em desenvolvimento de *Vernonia brevifolia* Less. e *V. herbacea* (Vell.) Rusby (Asteraceae). *Revista Brasileira de Botânica* 2007;**30**:101–112.
- Mayfield E. *Illustrated plant glossary*. Melbourne: CSIRO Publishing, 2021.
- Miguel EC, Gomes VM, de Oliveira MA *et al.* Colleters in *Bathysia nicholsonii* K. Shum. (Rubiaceae): ultrastructure, secretion protein composition, and antifungal activity. *Plant Biology* 2006;**6**:715–722.
- Moore JA. The Vascular Anatomy of the Flower in the Papilionaceous Leguminosae. I. *American Journal of Botany* 1936a;**23**:279–290.
- Moore JA. The Vascular Anatomy of the Flower in the Papilionaceous Leguminosae. II. *American Journal of Botany* 1936b;**23**:349–355.
- Nepi M. Nectary structure and ultrastructure. In: Nicolson SW, Nepi M, Pacini E (ed.), *Nectaries and nectar*. Dordrecht: Springer, 2007; 129–166.
- Paiva JGA, Fank-de-Carvalho SM, Magalhães MP *et al.* Verniz vitral incolor 500<sup>R</sup>: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasílica* 2006;**20**:257–264.
- Pelegrin CMG, Valls JFM, Mariath JEA. Pericarp ontogenesis in wild species of *Arachis* L. (Leguminosae; Papilionoideae). *Flora* 2013;**208**:118–127.
- Pennington RT, Stirton CH, Schrire BD. Tribe Sophoreae. In: Lewis G, Schrire B, Mackinder B, Lock M (ed.), *Legumes of the World*. Kew: Royal Botanic Gardens, 2005; 227–250.
- Perez B, Carrettoni DM, Lus BA *et al.* Morphoanatomy of the inflorescence and flowers of *Solidago chilensis* (Asteraceae). *Brazilian Journal of Botany* 2019;**42**:543–560.
- Periasamy K, Sampooram C. The morphology and anatomy of ovule and fruit development in *Arachis hypogaea* L. *Annals of Botany* 1984;**53**:399–411.
- Polhill RM. Sophoreae. In: Polhill RM, Raven PH (ed.), *Advances in legume systematics*. Kew: Royal Botanic Gardens, 1981, 213–230.

- Prenner G. A developmental analysis of the inflorescence and the flower of *Lotus corniculatus* (Fabaceae-Loteae). *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 2003;**133**:99–107.
- Prenner G, Bateman RM, Rudall PJ. Floral formulae updated for routine inclusion in formal taxonomic descriptions. *Taxon* 2010;**59**:241–250.
- Prenner G. Floral ontogeny of *Acacia celastrifolia*: An enigmatic mimosoid legume with pronounced polyandry and multiple carpels. In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP (ed.), *Flowers on the Tree of Life*. New York: Cambridge University Press, 2011, 256–278.
- Prenner G, Cardoso D, Zartman CE *et al.* Flowers of the early-branching papilionoid legume *Petaladenium urceoliferum* display unique morphological and ontogenetic features. *American Journal of Botany* 2015;**102**:1780–1793.
- Radford AE, Dickison WC, Massey JR *et al.* *Vascular plant systematics*. New York: Harper Collins, 1974.
- Rather SA, Wei Y, Wang J *et al.* Comparative study of floral developments and its systematic importance in the genus *Astragalus* L. and *Oxytropis* DC. (Fabaceae, Leguminosae: Papilionoideae). *Biologia* 2021;**76**:865–888.
- Ronse De Craene LP. *Floral Diagrams: An Aid to Understanding Flower Morphology and Evolution*. New York: Cambridge University Press, 2010.
- Rudall PJ. *Anatomy of flowering plants: An introduction to structure and development*. New York: Cambridge University Press, 3<sup>rd</sup>, 2007.
- Sampaio DS, Moço MCC, Mariath JEA. Floral ontogeny of *Aeschynomene falcata* and *A. sensitiva* (Leguminosae: Papilionoideae) supports molecular phylogenetic data. *Plant Systematics and Evolution* 2012;**299**:499–513.
- Sessions RA, Zambryski PC. *Arabidopsis* gynoecium structure in the wild type and *ettin* mutants. *Development* 1995;**121**:1519–1532.
- Shushu DD, Cutter EG. Growth of the gynophore of the peanut *Arachis hypogaea*. 1. Intact and decapitated gynophores. *Canadian Journal of Botany* 1990;**68**:955–964.
- Silva ALG, Chaves SR, Brito JM. Reproductive biology of *Bowdichia virgilioides* Kunth (Fabaceae). *Acta Scientiarum* 2011;**33**:463–470.
- Silva JP, Rodarte RS, Calheiros AS *et al.* Antinociceptive activity of aqueous extract of *Bowdichia virgilioides* in mice. *Journal of Medicinal Food* 2010;**13**:348–351.
- Sinjushin AA. Floral ontogeny in *Cordyla pinnata* (A. rich.) Milne-Redh. (Leguminosae, Papilionoideae): Away from stability. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 2018;**241**:8–15.
- Sinjushin AA, Tekdal D, Ciftci C *et al.* Floral development in *Thermopsis turcica*, an unusual multicarpellate papilionoid legume. *Plant Systematics and Evolution* 2018;**304**:461–471.
- Sinjushin AA, Ploshinskaya M, Maassoumi AA *et al.* Variations in Structure among Androecia and Floral Nectaries in the Inverted Repeat-Lacking Clade (Leguminosae: Papilionoideae). *Plants* 2022;**11**:649.



- Smith BW. *Arachis hypogaea* aerial flower and subterranean fruit. *American Journal of Botany* 1950;**37**:802–815.
- Sokoloff DD, Remizowa MV, Peter Linder H *et al.* Morphology and development of the gynoecium in Centrolepidaceae: The most remarkable range of variation in Poales. *American Journal of Botany* 2009;**96**:1925–1940.
- Thomas V. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. *Annals of Botany* 1991;**68**:287–305.
- Thomazzi SM, Silva CB, Silveira DCR *et al.* Antinociceptive and anti-inflammatory activities of *Bowdichia virgilioides* (sucupira). *Journal Ethnopharmacology* 2010;**127**:451–456.
- Tsukaya H. Meristems. In: Noguchi T, Kawano S, Tsukaya H, Matsunaga S, Sakai A, Karahara I, Hayashi Y (ed.), *Atlas of plant cell structure*. Tokyo: Springer, 2014, 187–202.
- Tucker SC. Unidirectional organ initiation in leguminous flowers. *American Journal of Botany* 1984;**71**:1139–1148.
- Tucker SC. Dioecy in *Bauhinia* Resulting from Organ Suppression. *American Journal of Botany* 1988;**75**:1584–1597.
- Tucker SC. Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). *American Journal of Botany* 1990;**77**:750–761.
- Tucker SC. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). I. *Myroxylon* (Myroxylon Group) and *Castanospermum* (Angylocalyx Group). *American Journal of Botany* 1993;**80**:65–75.
- Tucker SC. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae): II. *Sophora* sensu lato (*Sophora* group). *American Journal of Botany* 1994;**81**:368–380.
- Tucker SC. Evolutionary loss of sepals and/or petals in detarioid legume taxa *Aphanocalyx*, *Brachystegia*, and *Monopetalanthus* (Leguminosae: Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 2000a;**87**:608–624.
- Tucker SC. Floral development in tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. *American Journal of Botany* 2000b;**87**:1385–1407.
- Tucker SC. Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae:Caesalpinioideae). 1. Radially symmetrical taxa lacking organ suppression. *American Journal of Botany* 2002a;**89**:875–887.
- Tucker SC. Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae:Caesalpinioideae). 2. Zygomorphic taxa with petal and stamen suppression. *American Journal of Botany* 2002b;**89**:888–907.
- Tucker SC. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). 3. Radial symmetry and random petal aestivation in *Cadia purpurea*. *American Journal of Botany* 2002c;**89**:748–757.
- Tucker SC. Floral Ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): Distribution and role of the ring meristem. *American Journal of Botany* 2003a;**90**:1271–1292.

- Tucker SC. Update on floral development in legumes. *Plant Physiology* 2003b;**131**:911–926.
- Tucker SC, Kantz KE. Comparative Floral Development and Evolution in Tribe Caesalpinieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Haematoxylum. American Journal of Botany* 1997;**84**:1047–1063.
- Vrijdaghs A, Smets E, De Block P. Different ways to obtain similar results: the development of the corolla and epipetaly in Rubieae (Rubioideae, Rubiaceae). *Plant Ecology and Evolution* 2020;**153**:466–486.
- Weberling F. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge: University Press, 1992.
- Westerkamp C, Weber A. Keel flowers of the Polygalaceae and Fabaceae: a functional comparison. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1999;**129**:207–221.
- Zalko J, Derooin T, Sarthou C *et al*. What is inside a Papilionoid flower? II. Insights into the vascular anatomy of Faboideae. *International Journal of Plant Sciences* 2022;**183**:652–663.

## **CAPÍTULO II - Comparative floral development and anatomy reveal distinct origins of the gynophore in Meso-Papilionoideae**

*Manuscript according to instructions from the author of the American Journal of Botany (<https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/hub/journal/15372197/homepage/forauthors>)*

### **RESUMO**

•*Premissa do estudo:* O clado Meso-papilionoideae inclui a maioria das leguminosas papilionoides. Os pequenos clados que fazem parte deste grande grupo caracterizam-se por apresentar morfologias florais heterogêneas. Entre outras divergências, algumas espécies apresentam ovário sésbil, enquanto em outras o gineceu é elevado por um pedúnculo denominado estipe ou ginóforo. Os objetivos deste estudo foram investigar a origem e a natureza do ginóforo e comparar os caracteres morfo-anatômicos e de desenvolvimento de espécies de clados relacionados, a fim de melhor compreender a evolução das flores em Fabaceae.

•*Métodos:* Botões florais em diferentes estágios de desenvolvimento de sete espécies meso-papilionoides foram dissecados em estereomicroscópio para análise em microscopia eletrônica de varredura. Os botões também foram seccionados transversal e longitudinalmente para análise em microscopia óptica.

•*Principais resultados:* A região do ginóforo é anatomicamente distinta do ovário, tem natureza de caule e tem duas origens, do pedestal basal do ovário ou do receptáculo. As espécies analisadas apresentam algumas especializações, como formação de estaminódios em *Arachis hypogaea*, janela de néctar e nectário hipantial em *Crotalaria paulina*, ocorrência de primórdios comuns pétala-estames em *Zornia latifolia* e *A. hypogaea*.

•*Conclusões:* As espécies que desenvolvem um ginóforo possuem um entrenó ou pedestal basal localizado abaixo da sutura adaxial do carpelo. O ginóforo pode originar-se do alongamento deste entrenó ou da expansão do receptáculo, mas sua natureza é semelhante a um caule em ambos os casos.

Palavras-chave: clado Andira, clado Dalbergioid; clado Genistoid, clado Vatairoid, estipe, Fabaceae, meristema intercalar, primórdios comuns, vascularização.

## ABSTRACT

- *Premise of the study:* The Meso-papilionoideae clade includes the majority of papilionoid legumes. The small clades that are part of this large group are characterized by presenting heterogeneous floral morphologies. Among other divergences, some species have a sessile ovary, while in others the gynoecium is elevated by a stalk called a stipe or gynophore. The objectives of this study were to investigate the origin and nature of the gynophore and compare the morphoanatomical and developmental characters of species from related clades in order to better understand the evolution of flowers in the Fabaceae.

- *Methods:* Flower buds at different stages of development from seven meso-papilionoid species were dissected under a stereomicroscope for scanning electron microscopy analysis. The buds were also dissected transversely and longitudinally for analysis under optical microscopy.

- *Key results:* The gynophore region is anatomically distinct from the ovary, has a stem nature, and has two origins, from the basal pedestal of the ovary or from the receptacle. The species analyzed showed some specializations, such as formation of staminodes in *Arachis hypogaea*, nectar window and hypantial nectary in *Crotalaria paulina*, occurrence of common petal-stamen primordia in *Zornia latifolia* and *A. hypogaea*.

- *Conclusions:* Species that develop a gynophore have an internode or basal pedestal below the adaxial carpel suture. The gynophore can originate from the elongation of this internode or the expansion of the receptacle, but its nature is stem-like in both cases.

**KEYWORDS:** Andira clade, common primordia, Dalbergioid clade, Fabaceae, Genistoid clade, intercalary meristem, stipe, vascularization, Vatairoid clade

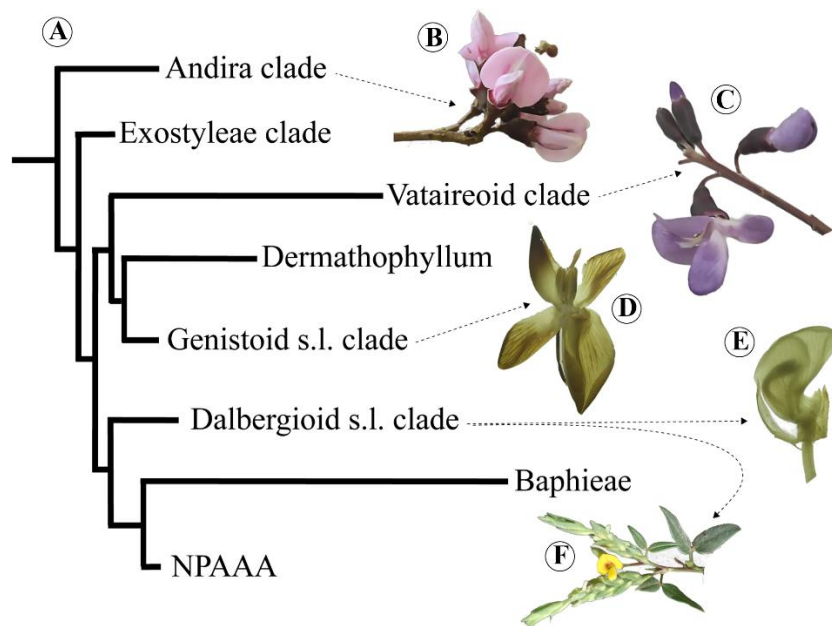
## INTRODUCTION

Meso-Papilionoideae is the name proposed by Wojciechowski (2013b) for a large monophyletic group of papilionoids, marked by the inversion of a 50-kb region in the plastid genome, informally called the “50-kb Inversion Clade” (Doyle et al., 1997). The Meso-Papilionoideae clade (Fig. 1A) comprises 98% of Papilionoideae and includes the clades Genistoid s.l., Dalbergioid s.l. and species-rich Baphieae + NPAAA, the small clades Andira, Exostyleae, and Vataireoid, as well as the phylogenetically unresolved genera *Dermatophyllum* Scheele and the African *Amphimas* Pierre ex Harms (Choi et al., 2022).

In this study, flowers from representative species of several clades were analyzed. *Andira vermifuga* (Mart.) Benth. belongs to the Andira clade, which predominantly comprises species from the neotropical rainforest (Cardoso et al., 2013b). This clade exhibits a diversity of floral traits, such as actinomorphic flowers with free stamens (*Aldina* Endl.) and papilionaceous flowers (*Andira* Lam. and *Hymenolobium* Benth.) (Choi et al., 2022). The Vataireoid clade, exclusively neotropical, is represented here by *Luetzelburgia auriculata* (Allemão) Ducke and *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke. This is another example of a papilionoid clade with heterogeneous floral morphology (Cardoso et al., 2013a). Additionally, two representatives of the genistoid clade were included: *Leptolobium brachystachyum* (Benth.) Sch.Rodr. & A.M.G.Azevedo, an endemic species from the rocky Brazilian cerrado, which has radially symmetrical flowers and *Crotalaria paulina* Schrank with papilionaceous flowers. The Leptolobieae clade includes trees mostly from tropical rain forests and savannas of South America and one species endemic to Central America (Cardoso et al., 2012, 2013b). In contrast, the Crotalarieae clade, part of the core genistoids, is mostly endemic to Africa and by far considered the largest subclade within the Genistoids s.l., comprising ca. 1221 species across 16 genera (Le Roux and Van Wik, 2012; Cardoso et al., 2013).

Finally, the papilionaceous flowers of the dalbergioid species *Zornia latifolia* Sm. and *Arachis hypogaea* L. were also included in this study. The genus *Arachis* L. belongs to the Pterocarpus clade and is naturally confined to South America, with the majority of its species native to Brazil (Krapovickas and Gregory, 1994; Valls and Simpson, 2005). *A. hypogaea* is particularly relevant as it is cultivated as an oilseed and a major food source (Bechara et al., 2010). *Zornia* J.F.Gmel. is a member of the informal Adesmia

clade of the Dalbergioid group, being most closely related to the predominantly South American genera *Poiretia* Vent. and *Amicia* Kunth (Fortuna-Perez et al., 2013).



**Figure 1.** Phylogenetic tree of Meso-papilionoideae with flowers from species representative of the clades investigated in this study. (A) Phylogenetic tree of Meso-papilionoideae (50-kb Inversion Clade), obtained and modified from Choi et al. (2022). (B) *A. vermifuga* flowers (C) *V. macrocarpa* flowers (D) Photograph under stereomicroscope of open pre-anthetic flower bud of *C. paulina* showing a pair of callosities at the base of the standard blade. (E) Photograph under stereomicroscope of part of the flower of *A. hypogaea*. (F) Apex of the spike-shaped inflorescence of *Z. latifolia*.

The floral morphological diversity of species representing these clades was explored in this work with focus on the basal stalk of the ovary. A considerable number of papilionoid legumes have a stalk that elevates the gynoecium, called a stipe or gynophore (LPWG, 2017; Sinjushin, 2018). Fabaceae flowers show variation in gynophore morphology, which may appear as a free structure or attached to the hypanthium wall, elongated or short, hairy or glabrous, surrounded or not by an annular nectary (Sampaio et al., 2012; LPWG, 2017; Kochanovski et al., 2018; Casanova et al., 2020; Leite et al., 2021). Of the selected species for this study, two have a sessile ovary (*Z. latifolia* and *C. paulina*), one has a short gynophore (*L. auriculata*), three have a long gynophore (*A. vermifuga*, *V. macrocarpa* and *L. brachystachyum*) and one has a special feature, which is the elongation of the very long gynophore after pollination (*A. hypogaea*). The gynophore deserves to be better investigated in morphoanatomical and ontogenetic studies for the appropriate use of its nomenclature. The term gynophore refers to a structure distinct from the carpel, with a structural nature and vascularization similar

to the stem and originating through intercalary growth from the receptacle (Fahn, 1990; Weberling, 1992). Furthermore, its characterization can assist in evolutionary studies of the gynoecium.

Combining studies of vasculature and development are useful for resolving evolutionary questions. Floral development and vascularization helped explain the evolution of merism in *Paepalanthus* Mart. (Eriocaulaceae) (Silva et al., 2016) and have also been used to better understand atypical floral structures (Leme et al., 2018, Nuraliev et al., 2020). In Fabaceae, the vascularization of flower buds was also useful in revealing the structure of the monosymmetric hypanthium (Casanova et al., 2020) and the origin and nature of the gynophore in *Bowdichia virgilioides* Kunth (Rodrigues and Gomes, 2024).

Therefore, here we propose an investigation of the floral morphology and development of meso-papilionoideae species, with a particular focus on anatomy and vascularization of the ovary and gynophore. Our objective is to unravel the origin and nature of the gynophore of these species and access synapomorphic and homoplastic characters between genera of the same clade. This approach seeks to help understand the evolution of flowers in Fabaceae.

## **MATERIALS AND METHODS**

### **Plant material**

Inflorescences with flowers and floral buds at various stages of development were collected from native plants in the field, except *Arachis hypogaea*, which was obtained from cultivated specimens (Table 1). Vouchers were deposited at the herbarium of the University of Brasilia (Herbarium UB). The samples collected were preserved in 70% FAA (5 parts formalin, 5 parts acetic acid, and 90 parts 70% ethyl alcohol) for 48 hours, and stored in 70% ethanol.

### **Floral development**

The study of the floral development was carried out on the following species: *A. vermifuga*, *A. hypogaea*, *C. paulina*, *L. brachystachyum*, *L. auriculata* and *Z. latifolia*. Samples stored in 70% ethanol were examined and dissected with the help of a stereomicroscope (EZ4 W, Leica Microsystems, Germany). Following dissection, samples were dehydrated in an ethanol series 70%, 80%, 90%, and 100% for at least 12 hours each step, then critical-point dried in an evaporator (Baltec Device CPD 030,

Balzars, Liechtenstein). Pieces were mounted on metal supports (stubs) with a tape carbon, and treated with gold in a sputter coater (EM SCD 500, Leica Microsystems, Germany). The buds were studied and micrographs taken with a scanning electron microscope (equipment Jeol JSM-7001F, Japan) at 15 Kv. The electron micrographs were processed using Adobe Photoshop software version 25.9.1. All steps were performed at the Microscopy and Microanalysis Laboratory, of the Institute of Biological Sciences (IB) of the University of Brasilia (UnB), Brasilia, Brazil.

The main morphoanatomical and developmental data of the investigated species are summarized in Table 2 for comparison. A review (based on floral ontogeny studies) of the morphological and developmental characters of meso-papilionoids belonging to clades related to the studied species was conducted. The data are compiled in the Table 3.

**Table 1.** Species collection data.

Species	Date	Collection site	Voucher
<i>Andira vermifuga</i>	September 19, 2020	Urucuia (Minas Gerais, Brazil)	C.G. Rodrigues 07 UB 219898
	March 9, 2022	Arinos (Minas Gerais, Brazil)	C.G. Rodrigues 26 UB 219915
	August 13, 2022	Arinos (Minas Gerais, Brazil)	C.G. Rodrigues 37 UB 227698
<i>Arachis hypogaea</i>	November 23, 2023	Arinos (Minas Gerais, Brazil)	C.G. Rodrigues 56 UB 241621
<i>Crotalaria. paulina</i>	December 17, 2020	Brasília (Distrito Federal, Brazil)	C.G. Rodrigues 16 UB 219905
<i>Leptolobium brachystachyum</i>	October 17, 2022	Parque Estadual do Biribiri, Diamantina (Minas Gerais, Brazil)	C.G. Rodrigues 47 UB 227707
<i>Luetzelburgia auriculata</i>	August 7, 2021	Arinos (Minas Gerais, Brazil)	C.G. Rodrigues 51 UB 241616
<i>Vatairea macrocarpa</i>	August 24, 2023	Arinos (Minas Gerais, Brazil)	C.G. Rodrigues 54 UB 241619
	September 01, 2023		C.G. Rodrigues 58 UB 248391
<i>Zornia latifolia</i>	March 04, 2024	Arinos (Minas Gerais, Brazil)	C.G. Rodrigues 59 UB 248393
	April 03, 2024		C.G. Rodrigues 60 UB 248394



### Anatomical study

The anatomical study of the following species was carried out: *A. vermifuga*, *A. hypogaea*, *C. paulina*, *L. brachystachyum*, *V. macrocarpa* and *Z. latifolia*. Floral buds in the late stages of development (stored in 70% ethanol) were gradually dehydrated in an ethanol series 70%, 80%, 90% and 100% at room temperature for at least 2 hours at each concentration. Subsequently, the buds were diaphanized with ethanol plus n-butyl acetate, in the proportions 3:1, 1:1, 1:3, at room temperature for at least 2h each step, and finally pure n-butyl acetate (overnight). The material obtained was embedded in paraffin (Johansen, 1940) at 60° C for 24h. This procedure was repeated two more times after changing the paraffin. The samples were embedded in paraffin in handmade paper boxes. After hardening the material at room temperature for 24 hours, it was assembled on a wooden support and sectioned transversely and longitudinally (10–15 µm thick) in a rotary microtome (RM 2145, Leica Microsystems, Germany). The serial sections were deposited on histological slides, which were deparaffinized using pure butyl acetate, butyl acetate plus ethanol (in proportions 3:1, 1:1, 1:3), and ethanol 100%, 90%, 80%, 70%, 60%, and 50%, respectively. The sections were stained with 1% alcoholic safranin 1% for 20 min, and 1% alcoholic astra blue for 2 min (Bukatsch, 1972). The sections were subjected to an alcoholic series (60%, 70%, 80%, 90%, 100%), ethanol plus n-butyl acetate (3:1, 1:1, 1:3), and pure n-butyl acetate. Finally, the sections were mounted in synthetic resin (Paiva et al., 2006). The anatomical sections were observed and photographed under a light photomicroscope (BX40, Olympus Optical Co., Japan) coupled to a digital camera (SC30, Olympus Optical Co., Japan) with the scale bars at the same optical conditions. All procedures were carried out at the Botany Department of the Institute of Biological Sciences, University of Brasilia, Brasilia, Brazil. From the anatomical sections, floral vascularization schemes were created using Adobe Illustrator version 28.5 software.

The terminology used to describe the floral ontogeny followed Tucker (1994, 2000, 2003), and the flower morphology and anatomy followed Radford et al. (1974), Fahn (1990), Endress (1998), and Rudall (2007). The floral diagram was based on Ronsse De Craene (2010) and the format of floral formulae was based on Prenner et al. (2010).

## RESULTS

### *Andira vermifuga*- Organography

The species exhibits terminal and axillary panicles comprising about 12 flowers on side branch. Bracts and bracteoles are caducous. Floral buds are fusiform in shape, covered with pale brown trichomes. Flowers (Fig. 1B) 2 cm long are zygomorphic, monoclinal, with short pedicel and hypanthium. The floral diagram and floral formulae are presented in Figure 2A. The calyx is brown to purple-brown, campanulate, five-lobed, with pale brown trichomes. The corolla papilionaceous has descending imbricate aestivation and comprises five free, pink and clawed petals. The standard petal is emarginate, has violet streaks and a white spot in the middle. Wing petals have lamellate sculpturing and keel petals are overlapping. The androecium is diadelphous (Fig. 4N) with 10 heterogeneous stamens, globose and dorsifixed anthers and longitudinal dehiscence. Rarely, shrubby individuals may have 11 stamens (one petaloid stamen) and the vexilar stamen may be partially connate (Fig. 4M). There is a single carpel up to 15 mm long, with a unilocular superior ovary, sparsely hairy on the lower surface, with 5 ovules. The ovary is elevated by the gynophore up to 7 mm long. The style is slightly curved, and the stigma is cristate (sensu Radford et al., 1974). The floral diagram and floral formulae are presented in Fig. 2A.

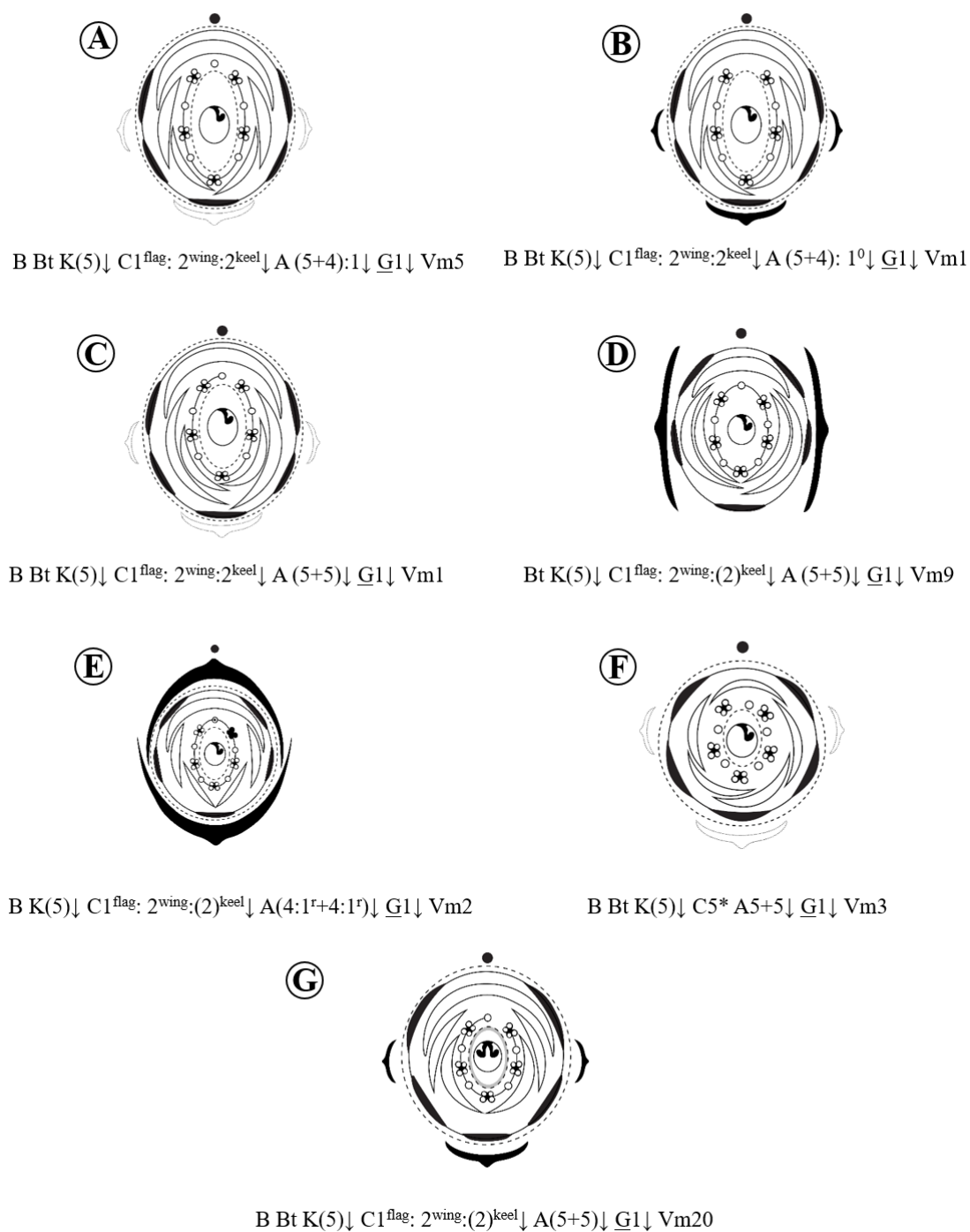
### *Andira vermifuga* -Floral development

The sepal initiation is unidirectional, starting on the abaxial side (i.e., next to the subtending bract, Fig. 3A–C). The floral apex is a pentagonal low-convex dome at petal initiation and the petal primordia begin at the dome vertices, alternating with the sepals. The abaxial sepal has numerous tector trichomes on the abaxial surface (Fig. 3C). Numerous trichomes emerge on their abaxial from all other sepals. The carpel probably emerges together with the antesealous stamens. We estimated it due to the size and shape of the carpel primordium during the initiation of antepetalous stamens (Fig. 3D). By the moment when the petal primordia acquire a dorsiventral shape and the anthers become adaxially bilobed (formation of thecae), it is possible to visualize the carpel cleft (Fig. 3E). Subsequently, the differentiation of the corolla petals into one standard, two wings, and two keels occurs concomitantly with the formation of the stigma and differentiation of the microsporangia (Fig. 3F). The surface of the stigma becomes papillate before the style is formed. The standard petal encloses the adjacent margins of the wing petals, and the other wing margins overlap those of the adjacent keel petals. The aestivation pattern

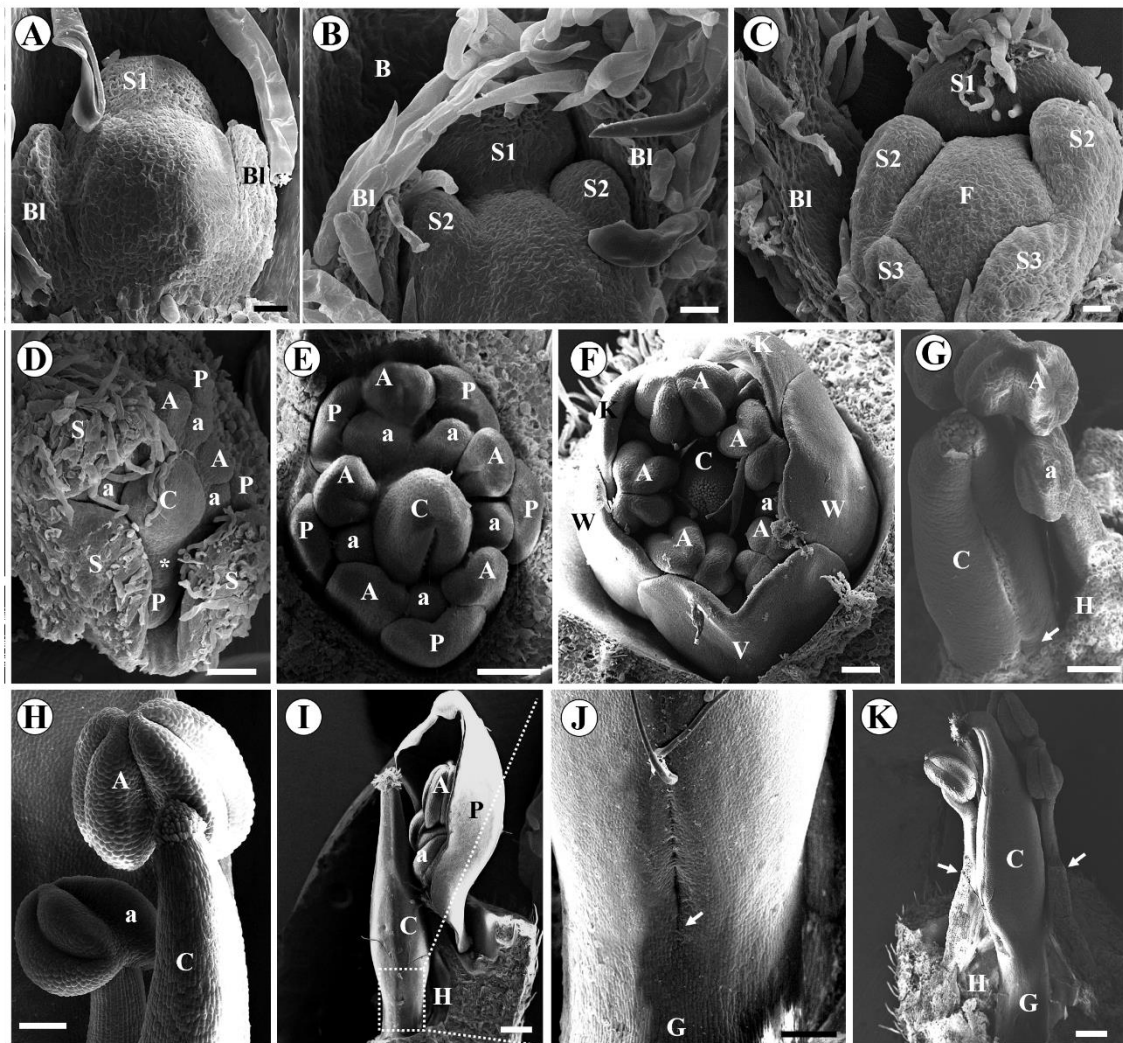
is descending imbricate. The carpel grows and the stamen filaments lengthen. The carpel cleft close and the apical portion of the carpel begins to curve. The region below the common bases of sepals, petals, and stamens expands to form the hypanthium. The carpel suture does not extend to the base of the carpel. There is a short basal pedestal in this region (Fig. 3G). The style and hypanthium elongate and the carpel region, below the carpel suture, lengthens to form the gynophore (Fig. 3J–K). There are numerous papillae on the stigmatic surface (Fig. 3H–I). The style becomes curved, and the filaments fuse until for at least half of their length by intercalary growth (Fig. 3J–K), except the vexillary stamen, characterizing the diadelphous androecium.

#### ***Andira vermifuga* - Anatomical study**

The outer epidermis of the ovary is glabrous and has two layers. The inner epidermis is uniseriate. This epidermis maintains some differentiated cells in the fundamental tissue of the carpel suture region. The ovary is oblique, oblong, and unilocular. The outer mesophyll is separated from the inner mesophyll by 1–2 layers of large cells. The outer mesophyll is made up of 6–8 layers of partially isodiametric parenchyma cells and the inner mesophyll is made up of 6–8 layers of apparently smaller parenchyma cells, which become flatter closer to the inner epidermis. The ovary is irrigated by one dorsal vascular bundle, two ventral bundles and several small lateral bundles around the locule and others close to the carpel suture (Fig. 4L). The style follows the same pattern as the ovarian tissues in relation to the epidermis, mesophyll and vascular bundles (Fig. 4K). The four ovules are arranged in a row on the carpel ventral suture. The gynophore has a uniseriate and glabrous epidermis, a cortex composed of isodiametric parenchyma cells and a vascular system organized in the form of a ring with around 11 vascular bundles, separated by parenchyma, around the parenchymal central medulla (Fig. 4J). The intercalary meristem responsible for elongating the gynophore forms in the region located below the carpel suture (Fig. 5E, F).



**Figure 2** Floral diagram and floral formulae. (A) *Andira vermifuga*, (B) *Luetzelburgia auriculata*, (C) *Vatairea macrocarpa*, (D) *Zornia latifolia*, (E) *Arachis hypogaea*, (F) *Leptolobium brachystachyum*, (G) *Crotalaria paulina*.

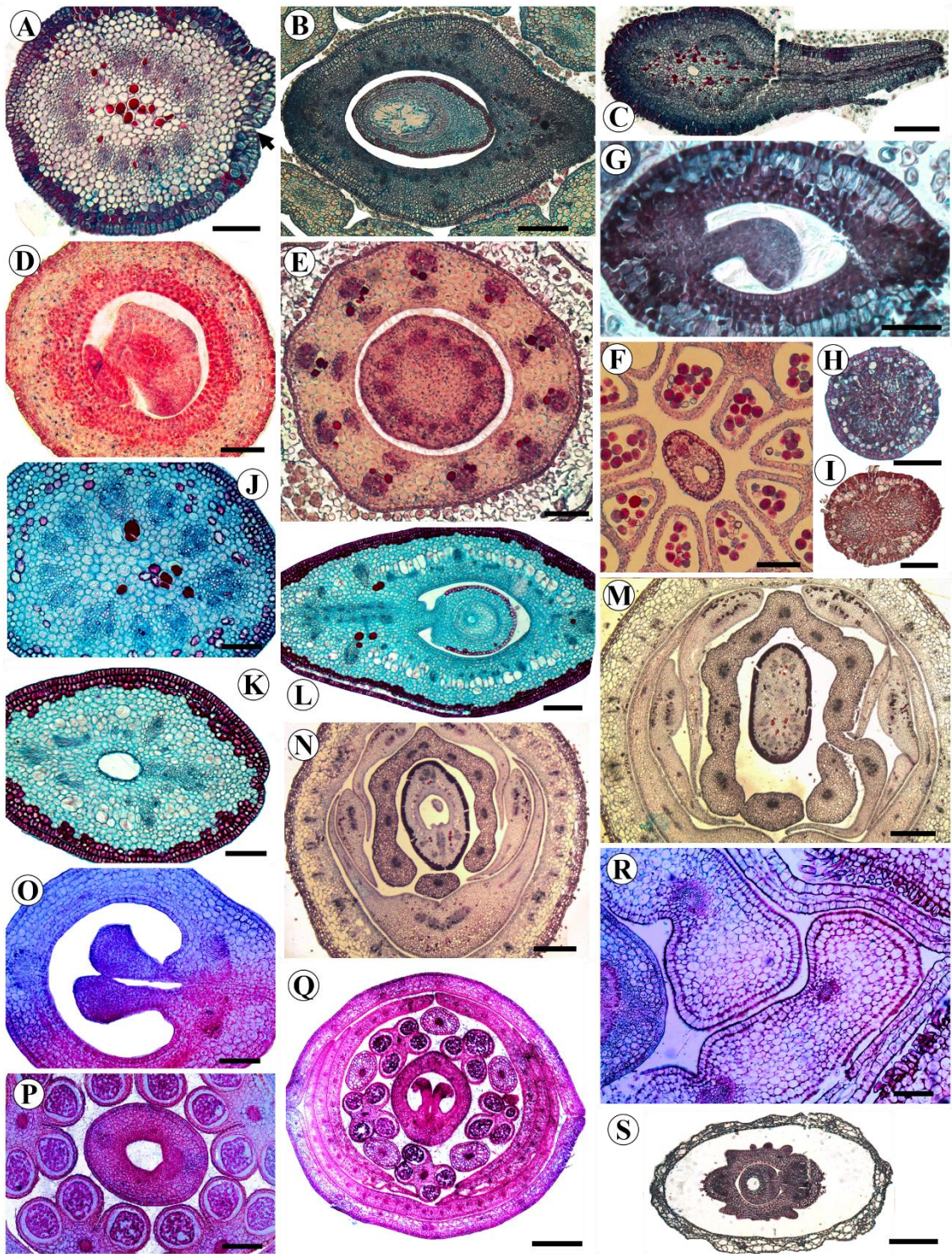


**Figure 3.** Floral development in *Andira vermifuga* (scanning electron micrographs). Bracteoles and some sepals were removed in Fig. D. Bracteoles and all sepals were removed in Figs. D–K. Some or all petals were removed in Figs. G–K. The abaxial side is at the top in Figs. A–F. (A) Floral apex with two bracteoles and first sepal abaxially initiating. (B) Unidirectional initiation of the sepals on the abaxial side; (C) All sepals initiated; note petals primordia (asterisk) initiation at the vertices pentagonal dome, alternating with the sepals; (D) Polar view of flower bud showing all floral organs initiated; note the initiation of one of the last primordia (asterisk) of the inner whorl of stamens and the carpel already initiated and somewhat developed. (E) Polar view showing formation of the carpel cleft and beginning of differentiation of the adaxial petal; (F) Polar view showing differentiation of corolla petals, stigma formation and differentiation of the anther thecae; (G) Lateral view of the carpel showing stigma apex with papillate surface, carpel cleft closure, basal pedestal (arrow), and beginning of hypanthium formation; (H) Lateral view showing elongation of the style and filaments; (I) Long trichomes on the stigmatic surface, elongation of the hypanthium and gynophore; (J) Enlarged view of the region highlighted in I showing the end point of carpel closure (arrow); (K) The style becomes curved and the filaments fuse by intercalary growth (arrows). Abbreviations: A= antesepalous stamen; a= antepetalous stamen; B= bract; Bl= bracteole; C= carpel; F= floral apex; G= Gynophore; H= Hypanthium; K= keel petal; P= petal; S=sepal; V= vexillum petal; W= wing petal. Scale bar = 20  $\mu$ m in A–C; 50  $\mu$ m in D; 100  $\mu$ m in E–H and J; 300  $\mu$ m in I and K.

### *Arachis hypogaea* - Organography

Inflorescences are axillary spiciform. At each node of the minute branches of the inflorescence a lower bract is born, which subtends the floral bud born in its axil, as well as all the younger floral buds born in the nodes above. In addition to the lower bract, each

floral bud is individually subtended by a bifid upper bract. Usually, only one flower of an inflorescence reaches anthesis on a given day. Flowers are sessile, zygomorphic, monoclinous, with greatly elongated, tubular hypanthium (Fig. 1E). The calyx is green, bilabiate, five-toothed, with four teeth united on the adaxial side, opposite the standard petal and one adaxial sepal, opposite the lower bract. Sepals have long trichomes similar to those on the bracts. The corolla papilionaceous has descending imbricate aestivation and comprises five yellow petals. The standard petal is emarginated, and its base is broadly fused with the base of the staminal column. The wings and keel petals are attached by means of claws, the bases of which are adnate to the base of the staminal column. The keel petals cover the staminal column and are fused along their dorsal edges to the apex, but open ventrally at the base. Wing petals have lunate sculpturing. The androecium is monadelphous and consists of eight functional stamens and two staminodes. The latter are inserted opposite the standard. The filaments fuse until for at least two-thirds of their length. The functional stamens have dimorphic anthers (four introrse and oblong anthers alternately with four dorsifixed and globose anthers). There is a single carpel up to 45 mm long, with a unilocular, ovary up to 1.5 mm long, with 2 ovules. The style is filiform, greatly elongated, slightly curved at the apex and is clothed with a series of trichomes below the stigma on the surface facing the standard petal. At the end of the staminal column, the style is reflexed parallel with the filaments but extends beyond the anthers to its terminus in the beak of the keel. The stigma is clavate. The floral diagram and floral formulae are presented in Fig. 2E (Smith, 1950 and personal observations).



**Figure 4.** Transverse histological sections of the floral bud of *V. macrocarpa* (A–C), *A. hypogaea* (D–F), *L. brachystachyum* (G–I), *A. vermifuga* (J–N), *C. paulina* (O–R) and *Z. latifolia* (S). (A) Gynophore with trichomes and stoma (arrow). (B) Ovary. (C) Style. (D) Ovary at the level of the ovules. (E) Base of the ovary surrounded by hypanthium. (F) Style surrounded by anthers. (G) Ovary at the level of the ovules. (H) Gynophore. (I) Ovary base (J) Gynophore. (K) Style. (L) Ovary. (M) Floral bud showing petaloid stamen. (N) Flower bud showing diadelphous androecium. (O) Ovary. (P) Style surrounded by anthers. (Q) Floral bud showing bilabiate calyx and free petals at the level of the ovary and the anthers of the antepetalous stamens. (R) Opening in the staminal tube. (S) Ovary and monadelphous androecium. Scale bars: (A, D, F–K, O)=100  $\mu$ m; (C, E, L, R) =150  $\mu$ m; (B, P, S) = 200  $\mu$ m; (M, N, Q) = 300  $\mu$ m.

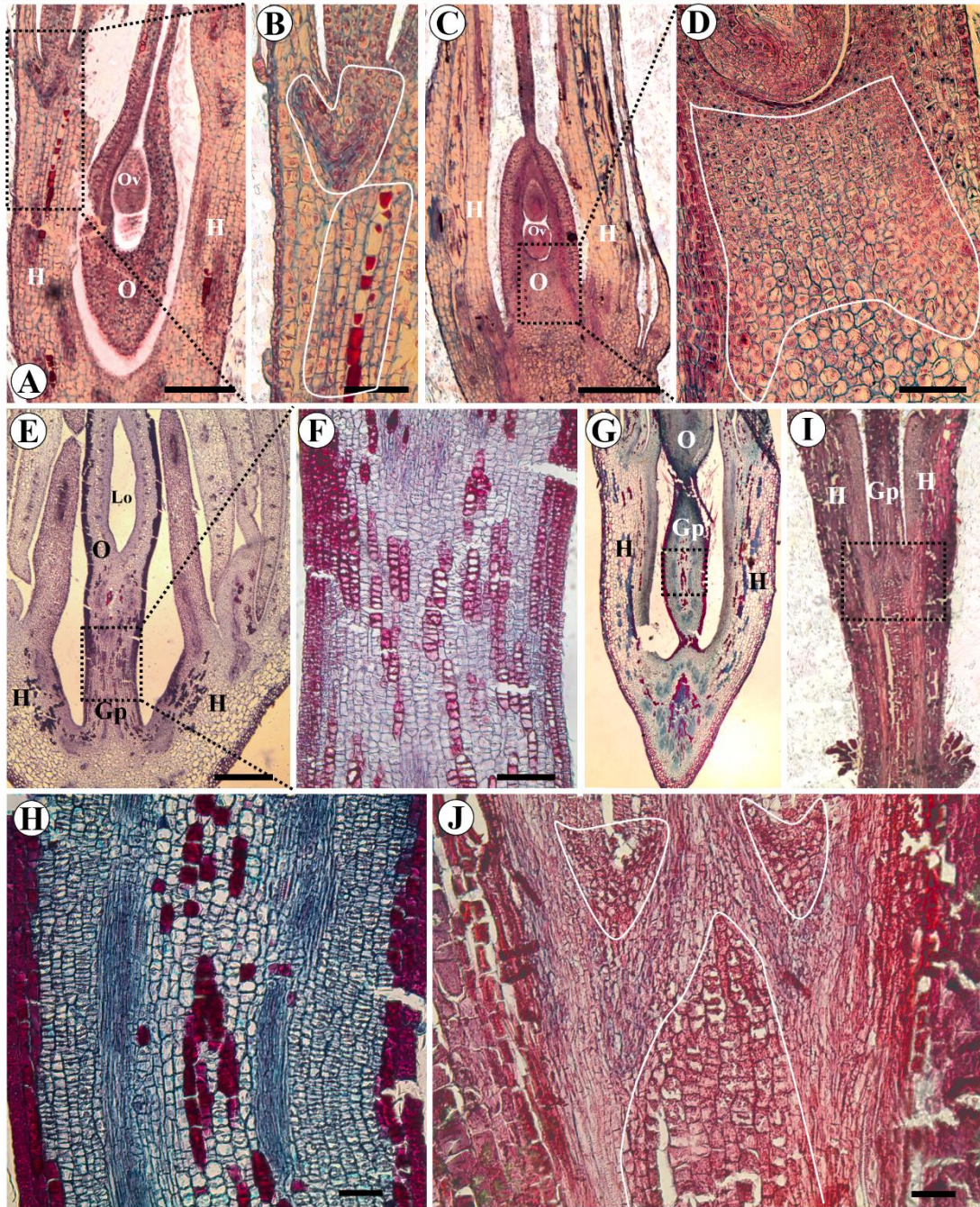
### ***Arachis hypogaea* - Floral development**

The carpel emerges concurrently with the petals and a primary common petal-stamen primordium formed on the abaxial side (Fig. 7A). The abaxial antesealous stamen and two other secondary common petal-stamen primordia form from the first-order common primordium. The abaxial antepetalous stamens emerge together with the abaxial petals from the secondary primordia. The others petal and stamen primordia emerge normally (Fig. 7B). The lateral sepals reach the height of the adaxial ones, which in turn fuse (Fig. 7C). The carpel grows, the carpel cleft forms and closes. The carpel cleft does not extend to the base of the ovary. There is a very small base below the carpel suture (Fig. 7D). The filaments of the antesealous stamens begin to lengthen and in some stamens it is already possible to observe the formation of microsporangia. The antesealous stamen nearest the standard petal develops less than the other stamens (Fig. 7E). The apex of the carpel thins, initiating the formation of the style (Fig. 7F). The style lengthens together with the hypanthium (Fig. 7G). The stigmatic surface becomes papillate. The style curves slightly at its apex near the stigma. A series of trichomes are concentrated in the region just below the stigma (7H–I). After the anthesis, the filaments begin to elongate so that the globose anthers are pushed upward until they equal or exceed the oblong anthers.

### ***Arachis hypogaea* - Anatomical study**

The outer and inner epidermis of the ovary is uniseriate and glabrous. The ovary is globose and unilocular. The mesophyll is homogeneous and is composed of 16–18 layers of isodiametric parenchyma cells. The ovary is irrigated by approximately 12 vascular bundles arranged around the locule and separated by parenchymal tissue (Fig. 4D). The base of the ovary has an anatomical structure similar to the gynophore (Periasamy and Sampooram, 1984) with uniseriate epidermis, cortex with approximately 14 vascular bundles around a central parenchymal medulla (Fig. 4E). The style has only one dorsal vascular bundle (Fig. 4F). The intercalary meristem, responsible for the formation of the hypanthium, is seen below the insertion of the sepals, petals, and stamens (Fig. 5A, B). The intercalary meristem responsible for the elongation of the gynophore after fertilization of the ovary also is already present at the base of the ovary (Fig. 5C, D). Some glandular trichomes are present on the epidermis of the sepals and in the axil of the bracts (Fig. 6E, F).





**Figure 5** Longitudinal histological sections of flower buds showing the intercalary growth regions of the hypanthium and gynophore of *Arachis hypogaea* (A–D), *Andira vermifuga* (E, F), *Vatairea macrocarpa* (G, H), *Leptolobium brachystachyum* (I, J). (A) General view of flower bud showing hypanthium of *A. hypogaea*. (B) Enlarged view of A (rectangle), showing the intercalary meristem (highlighted area) responsible for the elongation of the hypanthium. (C) General view of the flower bud of *A. hypogaea* showing the base of the ovary. (D) Enlarged view of C (rectangle), showing intercalary meristem (highlighted area) responsible for gynophore elongation, located at the base of the ovary, below the locule. (E) General view of flower bud of *A. vermifuga*. (F) Enlarged view of E (rectangle), showing intercalary meristem responsible for gynophore elongation, located in the gynophore itself. (G) General view of flower bud of *V. macrocarpa*. (H) Enlarged view of G (rectangle), showing intercalary meristem responsible for gynophore elongation, located in the gynophore itself. (I) General view of flower bud of *L. brachystachyum*. (J) Enlarged view of I (rectangle), showing intercalary meristem (highlighted area) responsible for gynophore elongation, located in the receptacle, in the regions below the gynophore and between it and the hypanthium. Abbreviations: Gp = Gynophore, H = Hypanthium, Lo = Locule, O = Ovary, Ov = Ovule. Scale bars: (H, J) = 50; (B, D, F) = 100; (A, C) = 200; (E, I) = 400; G = 500.

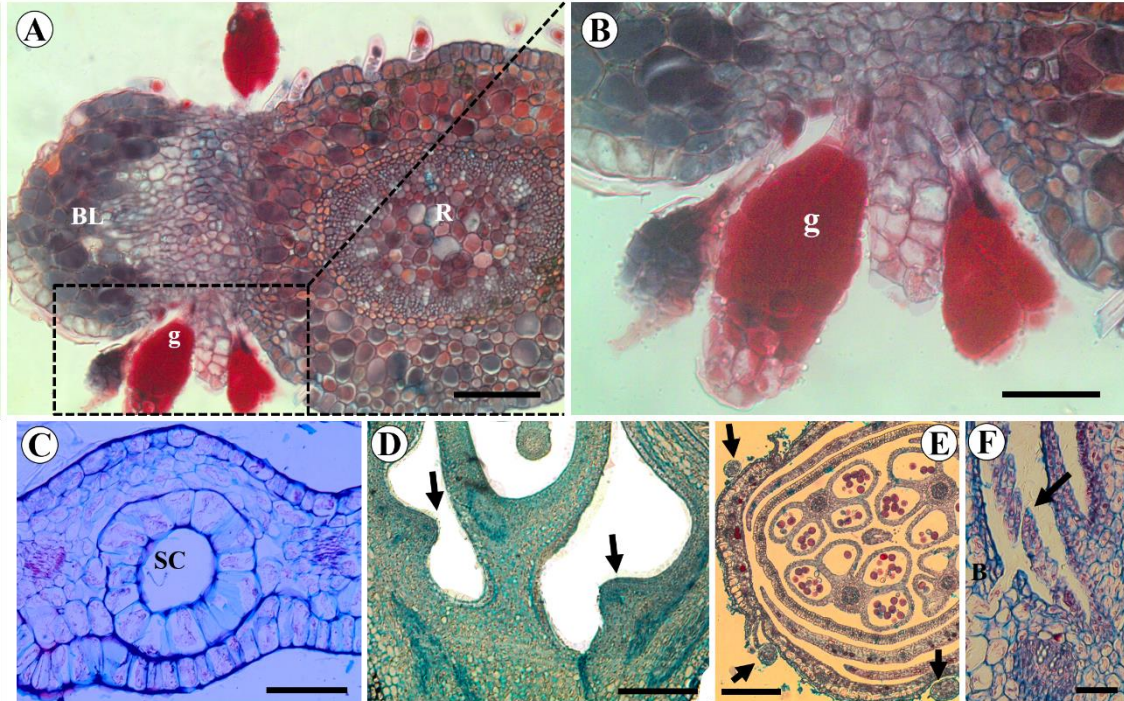
### ***Crotalaria paulina* - Organography**

Inflorescences are terminal racemes with about 30 flowers arranged on the branch. Bracts and bracteoles are lanceolate and persistent. Flower buds are falcate and green. Flowers up to 3.5 cm long are zygomorphic, monoclinous, pedicellate, with very short hypanthium. The calyx is bilabiate (fig 4Q) and consists of two fused sepals, opposite the standard and three fused sepals, opposite the keel petals. The papilionaceous corolla has descending imbricate aestivation and comprises five, yellow petals. There are two callosities on the base of the standard petal (Fig.1D). Wing petals have lamellate sculpturing, and keel petals are fused. The androecium is monadelphous with 10 heterodynamous stamens. The staminal tube is open on one side of the vexilar stamen (Fig. 4R). The anthers are dimorphic (five oblong and basifixed anthers alternately with five globose and dorsifixed anthers). Approximately one day after anthesis, the short, dorsifixed anther filaments elongate and extend past the long, basifixed ones (Le Roux and Van Wyk, 2012). There is a single carpel up to 8 mm long, with a unilocular, glabrous, sessile ovary, with 2 rows of 10 ovules. The style is erect, and the stigma is cristate (sensu Radford et al., 1974). The floral diagram and floral formulae are presented in Fig. 2G.

### ***Crotalaria paulina* - Floral development**

Carpel initiation occurs together with the antesealous stamens (Fig. 8A). The antepetalous stamens begin abaxially while the carpel and other organs increase in size (Fig. 8B). The edges of the carpel expand laterally to initiate the formation of the carpel cleft (Fig. 8C). The antesealous stamens present bilobed anthers while initiating differentiation of the papilionaceous corolla. The carpelary cleft is evident (Fig. 8D). The carpel grows, its apex thins and differentiation of microsporangia occurs. The petals are smaller than the antesealous stamens (Fig. 8E). The anthers of the antesealous stamens grow longitudinally, and the carpel cleft closes (Fig. 8F). A small depression forms at the apex and ventral surface of the carpel (Fig. 8G). The antesealous and antepetalous stamens reorganize into a single whorl and their filaments fuse until about a third of their length, forming the staminal tube. The tube has an opening between the two stamens opposite the standard, whose filaments do not merge, forming a nectar window (Fig. 8H). The style lengthens and the cristate stigma forms. The carpel closure extends to the base of the carpel. At the wall of the very short hypanthium there is a thick region, below the insertion of the filaments and around the base of the carpel, with several putative modified stomata (fig 8I, J). In the final stages, the petals grow, the standard petal covers the wing petals, which in turn covers the fused keel petals, which surround the staminal tube and

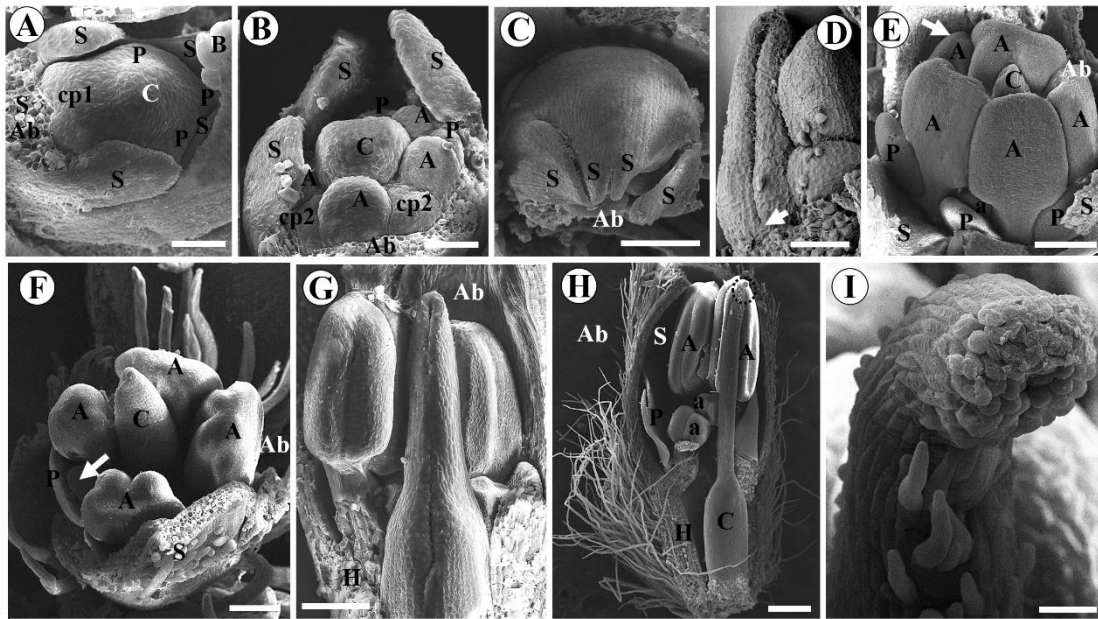
carpel. The filaments of the globose anthers remain shorter until anthesis. After the anthesis, these filaments begin to elongate so that the globose anthers are pushed upward until they equal or exceed the oblong anthers.



**Figure 6** Anatomy of the secretory structures (A–B) *Leptolobium brachystachium*: colleters-like glands in the axil of the bracteoles. (C–D) *Crotalaria paulina*: secretory cavities in wing petals (C) and hypanthial nectary (arrows) (D). (E–F) *Arachis hypogaea*: glandular trichomes around the calyx (arrows) (E) and in the axils of the bracts (arrow) (F). Abbreviations: B = Bract, BL = bracteole, SC = secretory cavity, g = glands, R = receptacle, S = sepal. Scale bars: (B) = 50  $\mu$ m; (A, C, F) = 100  $\mu$ m; E = 200  $\mu$ m; D = 400  $\mu$ m.

### *Crotalaria paulina* - Anatomical study

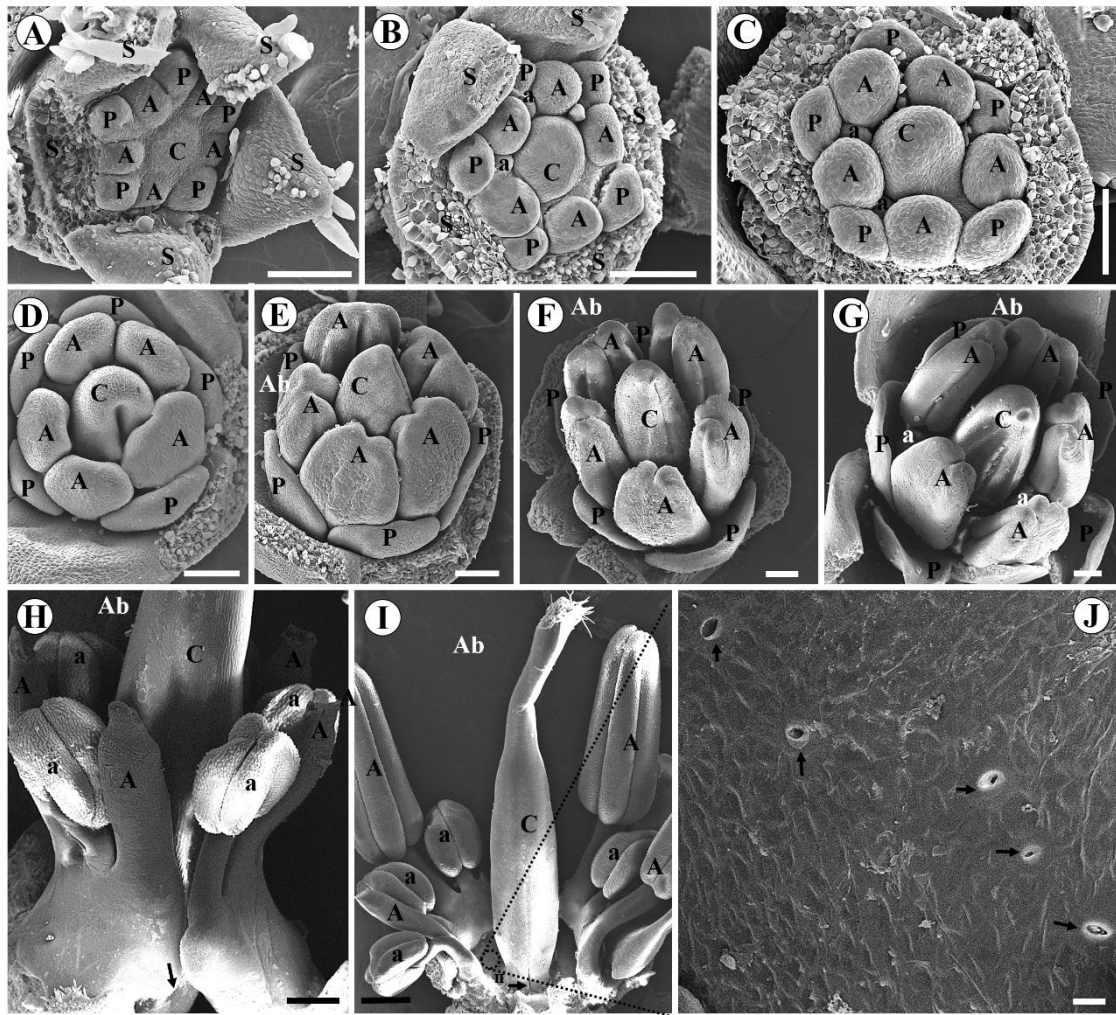
The outer and inner epidermis of the ovary is uniseriate and glabrous. Some cells of the epidermis remain differentiated between the fundamental tissue, forming a connection between the outer and inner epidermis, in the carpel suture. The ovary is ovoid and unilocular. The mesophyll is homogeneous and is composed of 8 layers of isodiametric parenchymal cells. The ovary and style are supplied by two ventral vascular bundles and one dorsal vascular bundle (fig 4O, P). There are large secretory cavities on the base of the wing petals, where the edges of these petals are wavy (Fig. 6C). There is also a dilated region in the wall of the hypanthium around the base of the ovary, which probably corresponds to a hypanthial nectary (Fig. 6D).



**Figure 7.** Floral development in *Arachis hypogaea* (scanning electron micrographs). Bracts have been partially removed in fig. A and completely removed in others figs. The abaxial side is labeled in all figs. (A) The sepals have been initiated and have already begun to differentiate. Initiation of the carpel concurrently with the petals primordia. One primary common petal-stamen primordium emerges abaxially. (B) All antesepalous stamens have been initiated and two secondary common petal-stamen primordia form abaxially from which abaxial petals and antesepalous stamens form. (C) Fusion of four sepals adaxially. (D) The closure of the carpel cleft does not extend to the base of the gynoeceum (arrow). (E) One of the antesepalous stamens near the standard develops less than the others (arrow) (F) and subsequently cease its development (arrow). (G) Style stretching. (H) Stigma formation and hypanthium elongation. (I) Enlarged view of fig. H (circle), showing the stigma with a papillate surface and trichomes in the style region close to the stigma. Abbreviations: A = antesepalous stamen, a = antepetalous stamen, Ab = abaxial side, B = bract, B, C = carpel, cp1 = primary common primordia, cp2 = secondary common primordia, F = floral apex, H = Hypanthium, P = petal, S = sepal. Scale bars: I = 20  $\mu\text{m}$ ; (A, B, D) = 50  $\mu\text{m}$ ; (C, E–G) = 100  $\mu\text{m}$ ; H = 300  $\mu\text{m}$ .

### *Leptolobium brachystachyum* - Organography

Inflorescences are terminal panicles. Bracts and bracteoles are caducous and have colleter-like glands in your axils. Flower buds are cuneate and pale brown. Flowers up to 11 mm long are actinomorphic, monoclinous, pedicellate, with long hypanthium. The calyx is glabrescent, campanulate, five-laciniate, with aestivation valvate The corolla radial comprises five free, white petals, similar in size and shape, with imbricate cochleate aestivation. The androecium is composed of 10 free, heterodynamous stamens, with globose and dorsifixed anthers. There is a single carpel up to 9 mm long. The ovary is tomentose, unilocular, with 3 ovules, and elevated by a glabrous gynophore up to 3 mm long. The style is curved and the stigma is punctiform. The floral diagram and floral formulae are presented in Fig. 2F.



**Figure 8** Floral development in *Crotalaria paulina* (scanning electron micrographs). Bracteoles and most or all sepals were removed in Figs. B–I. Petals were removed in Figs. H and I. The abaxial side is at the top in Figs. A–D, F, G and is labeled in Figs. E–I. (A) Sepals, petals and antesepalous stamens have been initiated. Carpel initiation concurrently with the antesepalous stamens. One sepal was removed. (B) Initiation of the antepetalous stamens on the abaxial side. (C) Growth of carpel margins to initiate carpel cleft formation, before initiation of all antepetalous stamens. (D) The stamens begin to differentiate, forming two thecae, the carpel fissure deepens and the margins of the petals grow. (E) Carpel growth and formation of microsporangia (F) Carpel suture formation and longitudinal elongation of the anthers of the antesepalous stamens. (G) There is a small deepening at the apex and the ventral surface of the carpel before the style elongation. (H) The antepetalous and antesepalous stamens are reoriented into a single whorl and their filaments become fused into an open tube. The two stamens, opposite the standard and the carpel suture, do not merge but overlap, forming a nectar window (arrow) beneath them. (I) Elongated style, long trichomes on the surface of the stigma, the carpel closure extends to the base of the carpel (arrow) and short hypanthium. Note a dilated region in the hypanthium, around the base of the ovary. (J) Enlarged view of figure I (circle), showing putative modified stomata (arrow) on the dilated region of the hypanthium wall. Abbreviations: A = antesepalous stamen, a = antepetalous stamen, Ab = Abaxial side, C = carpel, H = Hypanthium, P = petal, S = sepal. Scale bars: J = 10  $\mu$ m; (A–G) = 100  $\mu$ m; H = 300  $\mu$ m, I = 500  $\mu$ m.

### *Leptolobium brachystachyum* - Floral development

In the earliest stage observed, all sepals have been initiated. The largest sepal is abaxial (Fig. 9A). The carpel begins together with the antesepalous stamens, after all the petals have started (Fig. 9B). The sepals cover the other floral organs and have numerous trichomes on their abaxial surface (Fig. 9C). When the petals and anthers begin to

differentiate, the carpel suture is already visible and trichomes begin to emerge on the dorsal surface of the carpel (Fig. 9D). The petals acquire a shell shape, their margins grow and overlap and the trichomes on the carpel grow (Fig. 9E). The type of aestivation is cochleate imbricate (Fig. 9F). The apex of the carpel thins, and microsporangia form (Fig. 9G). The hypanthium begins to lengthen. Carpel closure does not extend to the carpel base. The carpel also has trichomes on its ventral surface (Fig. 9H). The apex of the carpel becomes curved, forming the stigma (Fig. 9I). The numerous trichomes on the carpel grow in such a way that they hide the carpel (Fig. 9J). The style, hypanthium and gynophore lengthen, and the surface of the stigma becomes papillate (fig 9K, L). There are colleter-like glands in the axils of the bracteoles (fig 9M, N).

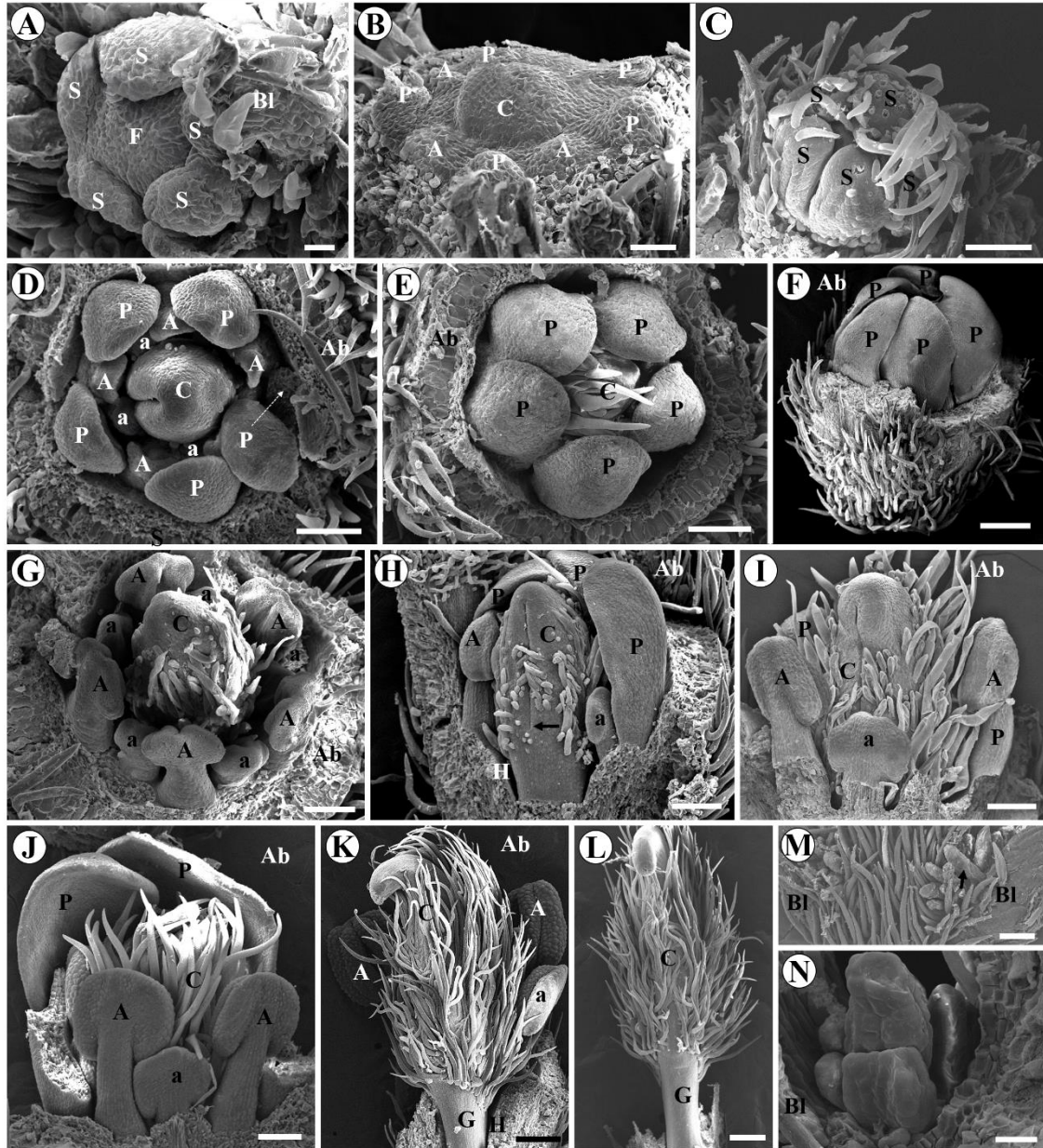
#### ***Leptolobium brachystachyum* - Anatomical study**

The outer and inner epidermis of the ovary is uniseriate. Trichomes are numerous on the outer epidermis. The ovary is elliptical in shape and unilocular. The mesophyll is heterogeneous. The outer mesophyll is composed of two layers of elongated parenchyma cells. The inner mesophyll comprises four layers of isodiametric parenchyma cells. The ovary (Fig. 4G, I) and style are supplied by two ventral vascular bundles and one dorsal vascular bundle. The gynophore has a round shape, glabrous, uniseriate epidermis, a cortex composed of isodiametric parenchyma cells and a vascular system organized in the form of a ring with vascular bundles, separated by parenchyma, around the parenchymal central medulla (Fig. 4H). The intercalary meristem responsible for the formation of the gynophore was observed in the center of the receptacle below the gynoecium and between the gynoecium and the hypanthium (Fig. 5I, J). There are colleter-like glands in the axils of the bracteoles (Fig. 6A, B).

#### ***Luetzelburgia auriculata* - Organography**

Inflorescences are terminal panicles. Bracts and bracteoles are persistent. Flower buds are elliptical in shape. Flowers up to 16 mm long, zygomorphic, short hypanthium. The calyx is tomentose, campanulate, five-toothed. The corolla is nearly papilionaceous, with five, free, white petals, auriculate, crinkled and with trichomes on the abaxial surface. The middle portion of the standard petal is thick and fleshy, with a dark purple stain. Lateral (wing-like) and abaxial (keel-like) petals are undifferentiated in shape but slightly differentiated in size, overlapping. Lamellate sculptures are present adaxially on the lateral petals. The androecium is composed of nine heterodynamous stamens (the vexilar stamen is suppressed), basally connate filaments, with globose, dorsifixed anthers. There is a single carpel up to 15 mm long. The ovary is tomentose, laterally compressed,

unilocular, ovule one, and elevated by the gynophore up to 2 mm long. The style is very slightly curved at the apex and the stigma is punctiform. The floral diagram and floral formulae are presented in Fig. 2B.



**Figure 9** Floral development in *Leptolobium brachystachyum* (scanning electron micrographs). Bracteoles were removed in Figs. B–L. Sepals were removed in Figs. B, D–L. Some or all Petals were removed in Figs. G–L. The abaxial side is at the top in Figs. A–C and is labeled in others Figs. (A) All the sepals have been initiated. (B) Initiation of the carpel together with the antesepalous stamens. (C) Sepals cover the other floral organs and have trichomes on the adaxial surface. (D) The carpel cleft is lateralized in relation to the median plane of the flower and trichomes emerge on the dorsal surface of the carpel. (E) The trichomes on the dorsal surface of the carpel grow and the petals have a shell shape. (F) Imbricate cochleate aestivation of petals. (G) Formation of the microsporangia. (H) Trichomes on the ventral surface of the carpel. The carpel suture does not extend to the base of the carpel (arrow). Beginning of hypanthium formation. (I) Curvature of the apex of the carpel to form the stigma. (J) Numerous trichomes covering the ventral and dorsal surfaces of the carpel. (K) Elongation of the hypanthium, gynophore and style. (L) Stigma with papillate surface and glabrous gynophore. (M) Colleter-like glands (arrow) in the axil of bracteoles. (N)

Enlarged view of the colleter-like glands. Abbreviations: A = antesealous stamen, a = antepetalous stamen, Ab = Abaxial side, Bl = Bracteole, C = carpel, G = Gynophore, H = Hypanthium, P = petal, S = sepal. Scale bars: (A–C, N) = 20  $\mu\text{m}$ ; (D–E, G–J, M) = 100  $\mu\text{m}$ ; (F, K–L) = 200  $\mu\text{m}$ .

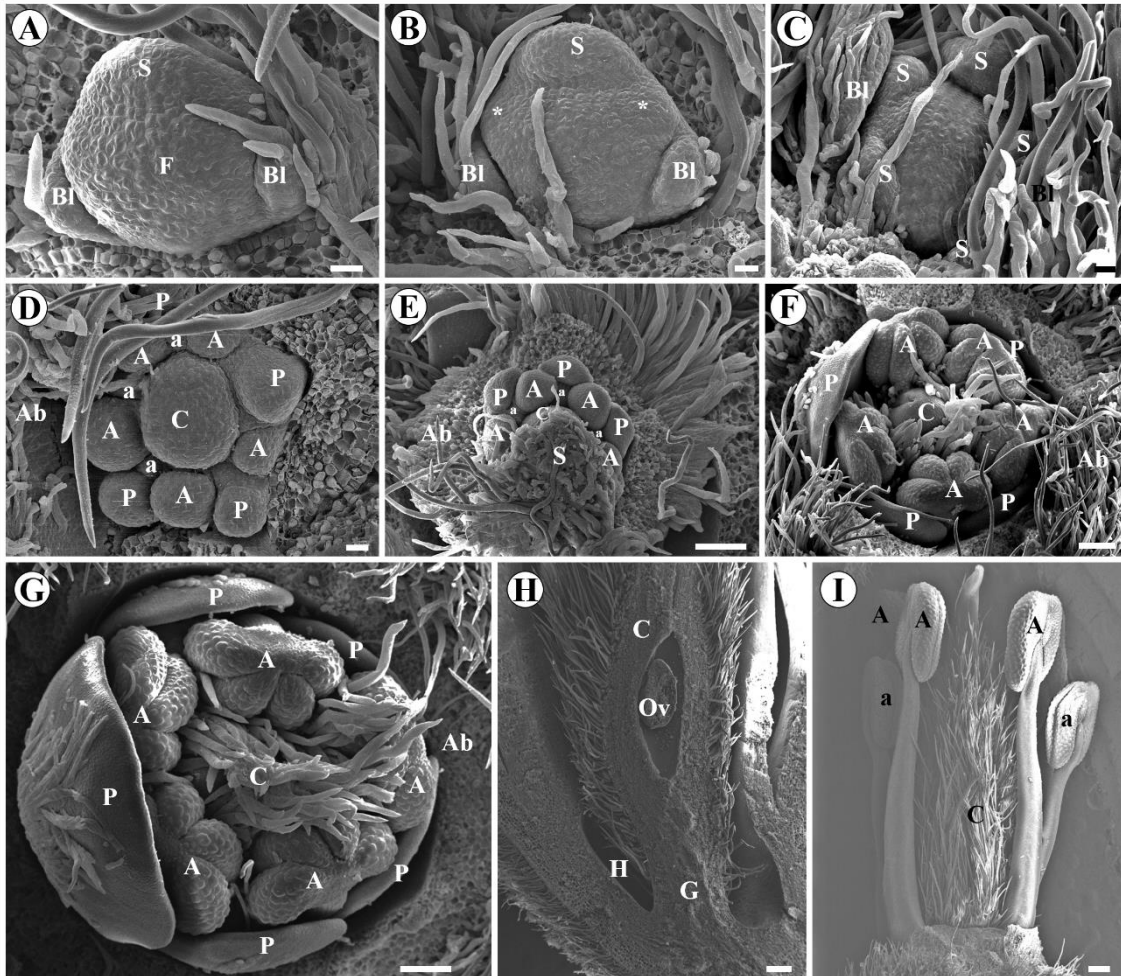
### ***Luetzburgia auriculata* - Floral development**

The sepals begin unidirectionally on the abaxial side (Fig. 10A–C). The carpel probably emerges together with the antesealous stamens. We estimated it due to the size and shape of the carpel primordium during the initiation of antepetalous stamens (Fig. 10D). The sepals have numerous trichomes on the abaxial surface (Fig. 10E). Microsporangia form, the carpel, and petals have trichomes on the abaxial surface (Fig. 10F). The corolla differentiates, the standard grows longer than the other petals and the carpel is completely covered in trichomes (Fig. 10G). The short gynophore and hypanthium elongate (Fig. 10H). The style and stigma form, and the entire surface of the ovary is covered in trichomes (Fig. 10I). In the final stages, corolla differentiation is completed. The standard petal encloses the adjacent margins of the lateral petals, and the other lateral petals margins overlap those of the adjacent abaxial petals, which in turn overlap but do not merge.

### ***Vatairea macrocarpa* - Organography**

Inflorescences are terminal panicles. Bracts and bracteoles are caducous. Flower buds are fusiform in shape. Flowers up to 25 mm long, pediceled, zygomorphic, with short hypanthium (Fig. 1C). The calyx is tomentose, campanulate, five-toothed, vinaceous. The corolla is papilionaceous, with five, free, purple petals. The standard petal is emarginate and auriculate. The central portion of the standard petal has a white stain, and the base is thick and fleshy. The wing and keel petals are auriculate. Lamellate sculptures are present externally on the wing petals. The androecium is monadelphous, composed of ten heterodynamous stamens with oblong, dorsifixed anthers. Filaments are fused until about three-quarters of their length. The staminal tube is open on one side of the vexilar stamen. The carpel up to 23 mm long is laterally compressed, densely tomentose, unilocular, ovule one, and elevated by the pilose gynophore up to 8 mm long. The style is slightly curved, and the stigma is punctiform. The floral diagram and floral formulae are presented in Fig. 2C.





**Figure 10** Floral development in *Luetzelburgia auriculata* (scanning electron micrographs). Bracteoles were removed in Figs. D–I. Some or all sepals were removed in Figs. D–I. The abaxial side is at the top in Figs. A–C and is labeled in others Figs. (A) Initiation of the first sepal between two bracteoles, on the abaxial side. (B) Initiation of two more sepal primordia (asterisk). (C) All the sepals have been initiated. (D) Initiation of the antepetalous stamens. All petals and antesepalous stamens have been initiated. Given the size of the carpel, it is likely that it began together with the antesepalous stamens. (E) Sepal completely covered with trichomes on its adaxial surface. (F) Formation of microsporangia; petals grow and widen and has trichomes on the adaxial surface; the carpel presents numerous trichomes and the carpel cleft has been formed. (G) Carpel completely covered with trichomes. (H) Floral bud longitudinally sectioned, showing unilocular ovary with a single ovule, short hypanthium and a gynophore. (I) Formation of stigma and style. Ovary and basal part of the style is completely covered in trichomes. Abbreviations: A = antesepalous stamen, a = antepetalous stamen, Ab = Abaxial side, Bl = Bracteole, C = carpel, G = Gynophore, H = Hypanthium, Ov = óvulo, P = petal, S = sepal. Scale bars: (A–D) = 20  $\mu\text{m}$ ; (E–G) = 100  $\mu\text{m}$ ; (H, I) = 200  $\mu\text{m}$ .

### *Vatairea macrocarpa* - Anatomical study

The outer and inner epidermis of the ovary is uniseriate. Trichomes are numerous on the outer epidermis. The ovary is elliptical in shape and unilocular. The mesophyll is heterogeneous. The outer mesophyll is composed of 4–5 layers of elongated parenchyma cells. The inner mesophyll comprises 8–12 layers of flattened parenchyma cells. The ovary is supplied by two ventral vascular bundles, two lateral bundles, one dorsal bundle, and several small vascular bundles around the locule and close to the carpel suture (Fig.

4B). The same pattern as the ovary is displayed by the style in relation to the epidermis, mesophyll, and vascularization. However, the style has a more elongated shape and some cells of the epidermis remain differentiated among the fundamental tissue, forming a connection between the external and internal epidermis, at the carpel suture (Fig. 4C).

The gynophore has a uniseriate epidermis, with trichomes and stomata. The cortex is composed of a hypodermis and about ten layers of isodiametric parenchyma cells. The vascular system is organized in the form of a ring with 12 vascular bundles, separated by parenchyma, around the central medulla (Fig. 4A). The intercalary meristem responsible for elongating the gynophore forms in the region located below the carpel suture (Fig. 5G, H).

### ***Zornia latifolia* - Organography**

Inflorescences are axillary, spike-type. Bracteoles are conspicuous, lanceolate, with trichomes on the edges and translucent dots. Flowers up to 9.5 mm long are sessile, zygomorphic, and monoclinal (Fig. 1F). The calyx is green, campanulate, five-toothed, with trichomes on the edges and along the rib located in the middle of the three abaxially fused sepals. The corolla papilionaceous has descending imbricate aestivation and comprises five yellow petals. The standard petal has red streaks in its central portion and a small opening in the lower central portion. The wing petals have claws and lunate sculpturing. Keel petals cover the staminal column and are fused along its dorsal and ventral edges, but open dorsoventrally at the base. The androecium is monadelphous and consists of ten stamens heterodynamous with filaments fused until for at least three quarters of their length. The anthers are dimorphic (five basifixed and oblong anthers alternately with five dorsifixed and globose anthers). There is a single carpel up to 12 mm long, with a unilocular, sessile ovary up to 6 mm long, with 9 ovules. The style is erect or slightly curved, and the stigma is cristate. The floral diagram and floral formulae are presented in Fig. 2D.

### ***Zornia latifolia* – Floral development**

The inflorescence presents acropetal development (Fig. 11A). The carpel begins together with the first petal primordia that emerge adaxial and laterally. Soon after, two common petal-stamen primordia emerge abaxial and laterally, and an antesealous stamen primordium emerges on the other side. From the common primordia, the remaining antesealous stamens are formed (Fig. 11B, C). It was not possible to observe how the antepetalous stamen primordia initiate, but it is likely that they initiate via a secondary common petal-stamen primordium (fig 11E). The sepals begin to fuse when

the margins of the carpel expand to begin the formation of the carpel cleft (Fig. 11D–F). The carpel grows longer than the stamens, which in turn grow longer than the petals (Fig. 11G). The carpel grows dorsally (Fig. 11H, I) and the standard petal differentiates by developing more than the other petals (Fig. 11J). The carpel begins to curve, the carpel cleft closes and the anthers of the antesealous stamens grow longitudinally, becoming oblong (Fig. 11K, L). The stigma forms and the style begins to lengthen (Fig. 11M, N). The articles begin to form in the carpel, the filaments fuse, the style becomes erect and trichomes emerge late on dorsal and ventral surfaces of the carpel (Fig. 11O–Q), except at the base of the carpel. The carpel suture extends to the carpel base (Fig. 11R). In the final stages the style becomes slightly curved, trichomes emerge on the stigma (Fig. 11S) and corolla differentiation is completed. The standard surrounds the wing petals, which, in turn, surround the keel petals, which fuse and surround the staminal tube and carpel.

### ***Zornia latifolia* – Anatomical study**

The outer and inner epidermis of the ovary is uniseriate. There are trichomes on the outer epidermis, on the ventral and dorsal surfaces. There are projections of the external epidermis, forming evaginations on the lateral walls of the ovary. The ovary is elliptical in shape and unilocular. The mesophyll is homogeneous and comprises 6–9 layers of flattened parenchyma cells. The ovary is supplied by two ventral vascular bundles and one dorsal bundle (Fig. 4S).

### **Vascularization pattern**

We describe four patterns of vascularization for the studied species.

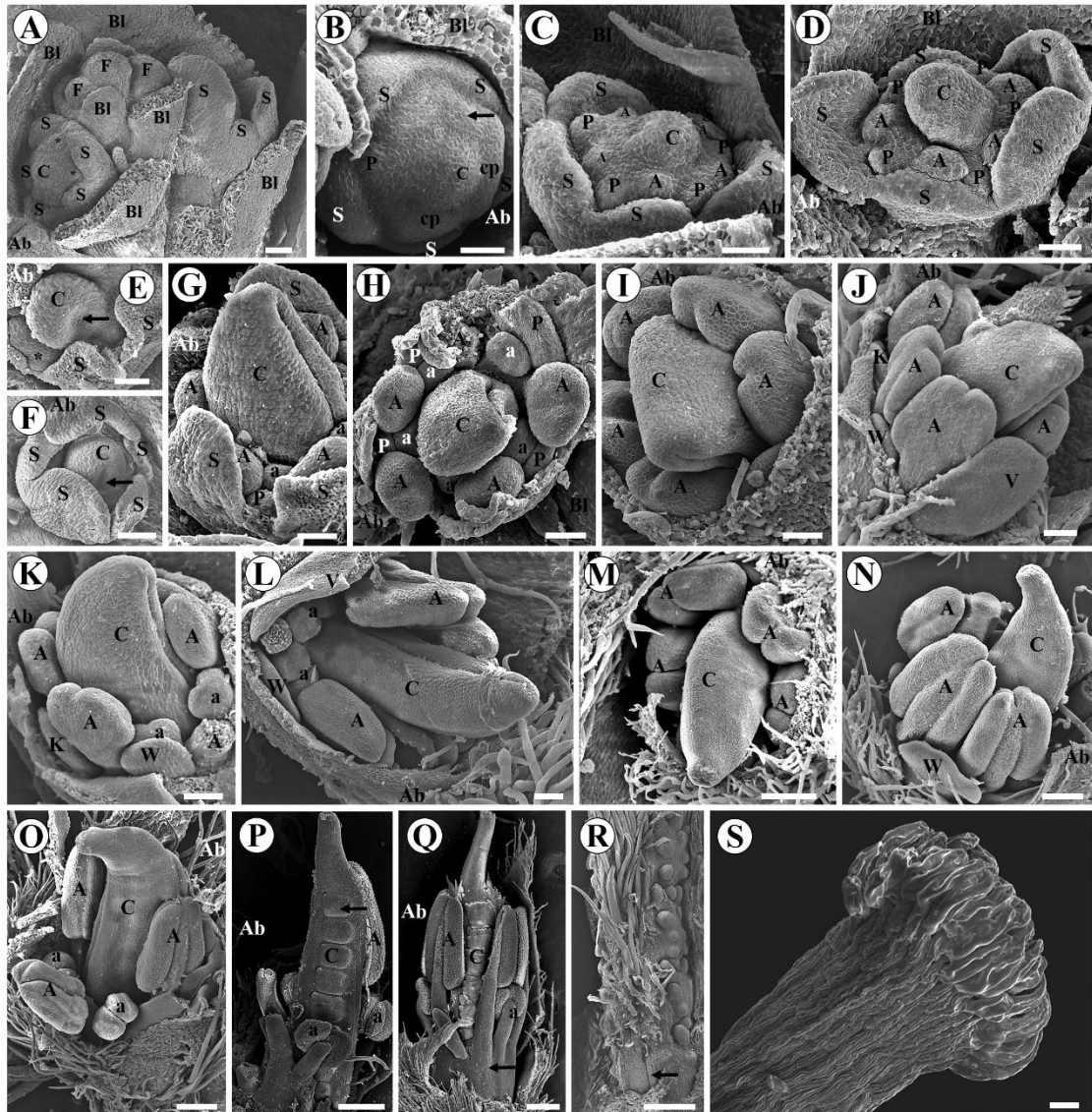
#### **(1) *Andira–Vatairea***

*Andira vermifuga* and *V. macrocarpa* have similar vascularization patterns. In the receptacle, after the departure of the vascular traces of the stamens from the central cylinder (fig 12AI, II), the stele continues in the gynophore (Fig. 12AIII) until the separation of the carpel traces in the region below the carpel suture (fig 12AIV, V). Starting from the locular region, the vascular bundles of the stele divide into a dorsal vascular bundle, two ventral bundles and several small lateral bundles around the locule and others close to the carpel suture (Fig. 12AV–VII).

#### **(2) *Arachis***

After the departure of the vascular traces of the perianth and stamens into the receptacle (Fig. 12BI), the vascular cylinder, composed of 14 vascular bundles, continues to the base of the ovary (fig 12BII). From the locular region, this number reduces to 12

vascular bundles that surround the locule (fig 12 BIII). And finally, only one vascular bundle remains in the style (Fig. 12BIV–VII).



**Figure 11** Floral development in *Zornia latifolia* (scanning electron micrographs). Bracteoles were removed in Figs. B, E–Q. Sepals were removed in Figs. H–Q. Petals have been partially or completely removed in Figs. J, K, M–R. The abaxial side is labeled in all Figs. (A) Apex of inflorescence, showing acropetal development. Floral bud on the left showing early carpel initiation together with adaxial and lateral petal primordia (asterisk). (B) Two common stamen-petal primordia emerge abaxially and laterally. An antesepalous stamen primordium emerges on the other side. (C) From the common primordia results the formation of the lateral and abaxial antesepalous stamens. (D) The antesepalous stamens grow longer than the petals. The carpel grows laterally and axially to initiate the formation of the carpel cleft. Fusion of adaxial sepals, forming two lobes on the adaxial side. (E) Beginning of the formation of the carpel cleft on the adaxial side. Note what appears to be a secondary common petal-stamen primordium that probably gives rise to the antepetalous stamens (asterisk) (F) Carpelar cleft is evident (arrow). (G) The carpel grows more than the other organs. Some antepetalous stamens are evident. (H) Beginning of the formation of thecae. (I) Growth of the dorsal region of the carpel. (J) Differentiation of petals into petals of the vexillum, wings and keel. (K–L) Carpel curvature. The anthers of the antesepalous stamens lengthen longitudinally, becoming oblong. (M) Stigma formation. (N–O) Style elongation and microsporangia formation. (P) Formation of articles (arrow) on the carpel. (Q) Trichomes growth on the ventral and dorsal surfaces of the carpel. (R) Long and numerous trichomes on the ventral surface of the carpel, except in the base region. The carpel suture extends to the base of the carpel. (S) Expanded view of stigma.

Abbreviations: A = antesealous stamen, a = antepetalous stamen, Ab = Abaxial side, Bl = Bracteole, C = carpel, cp = common primordia, F = floral apex, K = keel petal, P = petal, S = sepal, V = vexillum petal, W = wing petal. Scale bars: S = 10  $\mu\text{m}$ ; (A–E, G, I) = 30  $\mu\text{m}$ ; (F, H, J–L) = 50  $\mu\text{m}$ ; (M–O, R) = 100  $\mu\text{m}$ ; (P, Q) = 200  $\mu\text{m}$ .

### (3) *Leptolobium*

In the receptacle, the vascular traces of the perianth and stamens depart from the central cylinder (Fig. 12CI). After the departure of the stamen traces, the stele continues in the gynophore (Fig. 12CII, III) until the separation of the two carpel traces (one ventral and the other dorsal) in the region below the carpel suture (Fig. 12CIV). Above the hypanthium, in the region of the ovary, the ventral trace divides into two vascular bundles (Fig. 12CV–VII).

### (4) *Crotalaria–Zornia*

*Crotalaria paulina* and *Z. latifolia* exhibit similar vascularization patterns. The receptacle has about 14 vascular bundles surrounding the central medulla in *Crotalaria* and 9 vascular bundles in *Zornia* (Fig. 12DI). The divergence of the carpel traces in both species occurs in the receptacle, after the perianth and stamen traces leave (Fig. 12DII). The stele bundles come together in three traces (two ventral and one dorsal) that are observed from the base of the carpel to the style of *C. paulina*. In *Z. latifolia*, two traces are first formed at the base of the carpel and in the locular region the ventral trace is divided into two (Fig. 12DIII–IV).

## DISCUSSION

### **Comparison of morphological characters between the investigated species and other meso-papilionoids.**

Papilionoid flowers are generally zygomorphic, gathered in racemes or panicles, whose buds are subtended by a bract and two bracteoles, and display a pentamerous bauplan with 21 floral organs: 5 sepals, 5 petals, 2 whorls with 5 stamens each and a plicated carpel unilocular. The gamosepalous calyx usually five-lobed, the papilionaceous corolla and the staminal filaments fused into a tube are usually elevated by the hypanthium. Although this is the general pattern observed, a variety of floral morphologies are found in what is the largest subfamily of Fabaceae, with around 14,000 species (LPWG, 2017). The Meso-papilionoideae clade sensu Wojciechowski (2013), or 50-kb inversion clade, comprises 98% of these species. The flowers investigated in this

work represent the morphological diversity of this clade (Tab. 2). Morphological and developmental characters of the species investigated here are compared with other species from their respective clades (Tab. 3). The results are discussed from an evolutionary perspective, seeking to identify synapomorphies or homoplastic characters.

#### *Inflorescence and Bracteoles*

The dalbergioid species *A. hypogaea* and *Z. latifolia* differ from the other papilionoid especially in the type of inflorescence, which is spiciform. This type of racemose inflorescence is less frequent in papilionoids (LPWG, 2017) but is also found in *Stylosanthes* Sw.(Gissi et al., 2023), a sister genus of *Arachis*. *Zornia* is also distinguished from other papilionoids, including other genera of the Adesmia clade, by having paired peltate bracteoles protecting each flower (Fortuna-Perez et al., 2013). Bracteoles of papilionoides are mostly small (LPWG, 2017), rarely conspicuous and surrounding the bud and even part of the fruit, as in *Zornia*. This genus shares with some species of Adesmia clade the absence of bracts (Moço and Mariath, 2009).

#### *Calyx*

The bilabiate calyx is typical of the Genisteae group (Polhill, 1976), such as *Genista tinctoria* L. and *Lupinus affinis* J.Agardh (Tucker, 1984), but also occurs in *C. paulina* in this study and in others species of *Crotalaria* L. (Le Roux and Van Wyk, 2012). This type of calyx has also been reported in other genistoid species, *Vuralia turcica* (Kit Tan, Vural & Küçük.) Uysal & Ertuğrul (Sinjushin et al., 2018), and in the dalbergioids *Aeschynomene sensitiva* Sw. (Sampaio et al., 2012), *Discolobium pulchellum* Benth (Bento et al., 2021) and *A. hypogaea* in this study. The calyx offers support and direction to the petals during the pollination process. In the bilabiate type, the upper lip supports the standard petal and prevents it from bending backwards beyond a certain point, while the lower lip supports the keel and regulates its downward movement (Le Roux and Van Wyk, 2012).

#### *Corolla*

The subfamily Papilionoideae is characterized by a typical papilionaceous corolla, with an outermost median (standard) adaxial petal, and pairs of differentiated lateral (wings) and abaxial (keel) petals. The keel petals are usually fused and surround the staminal tube and carpel (Lewis et al., 2005; LPWG, 2017). However, some species have an almost or non-papilionaceous corolla, such as *L. auriculata*. According to Cardoso et al., (2014) the non-papilionate floral features in *Luetzelburgia* Harms are the nearly free stamens and not distinct and free lower petals. Flowers of the Amorpheae clade and

*Camoensia scandens* (Welw.) J.B.Gillett (Genistoid clade) also have an almost or non-papilionaceous corolla (McMahon and Hufford, 2005; Leite et al., 2021).

The independent evolution of non-papilionate floral architecture has been so recurrent among papilionoids (Cardoso et al., 2012b, 2012c; Choi et al., 2022). The Leptobieae clade is a great example of this. The genera *Leptolobium* Vogel and *Guianodendron* Sch.Rodr. & A.M.G.Azevedo have radially symmetrical flowers, while *Bowdichia* Kunth, *Diploptropis* Benth. and *Staminodianthus* D.B.O.S.Cardoso, H.C.Lima & L.P.Queiroz have nearly papilionaceous flowers (with incompletely differentiated petals and free keel petals and stamens) (Cardoso et al., 2012a; 2013a, 2013c). Other examples are the radially symmetrical flowers of the dalbergioid genera *Riedeliella* Harms (Bento et al., 2021) and *Acosmium* Schott (Cardoso et al., 2012b), of the genistoid genus *Cadia* Forssk. (Tucker, 2002) and of the most genera in the Exostyles clade (Mansano et al., 2002).

The lamellate or lunate sculpturing or "bee ladders" of the wing petals is common in papilionoid flowers and is usually referred to as an adaptation to bee pollination (Stirton, 1981). Among the species investigated in this study, only *L. brachystachyum* does not present these sculptures. In addition to being a synapomorphy of the Leptolobiaeae clade, radially symmetrical flowers generally do not present such sculptures (Tab. 3).

In *C. paulina* a pair of callosities were observed at the base of the standard blade. The presence of callosities in the standard has systematic value in Crotalariaeae. This character separates the genus *Crotalaria*, which invariably has paired callosities, from the sister genus *Bolusia* Benth., which has a single callosity. In *Crotalaria*, the callosities act as a lever for the pollinator to push against, lifting the standard petal up to reach the nectar through the nectar window (Le Roux and Van Wyk, 2012).

#### *Stamens*

The species investigated here exhibit a variety of staminal filament fusion types that reflect the diversity of floral architectures exhibited by Papilionoideae. Most papilionoid flowers have stamens united for more than half the length of the filament (Cardoso et al., 2012c LPWG, 2017). Some genera have filaments slightly fused at the base, such as *Luetzelburgia* (Cardoso et al., 2014). Most species with actinomorphic flowers, such as *Leptolobium*, have free stamens, but there are exceptions such as the genus *Riedeliella*, which has stamens fused basally into a miniature tube (Bento et al., 2021). *Crotalaria* and *Vatairea* Aubl. present a kind of transitional state between

monadelphous and diadelphous androecium, in which the vexillary stamen is fused to the tube on only one side, leaving an opening in the base of the staminal tube, called “pseudo-fenestrae” by Klitgaard (1999) or “nectar window” by Prenner (2004a). Prenner (2004d) also reported the presence of a nectar window in another species of *Crotalaria*. However, unlike *C. paulina* which keeps the sheath completely open adaxially (but overlaid), in *Crotalaria pallida* Blanco, the sheath is closed distally due to the fusion of the margins of the filament sheath, and only a single nectar window remains open basally. A similar condition to that of *C. pallida* was reported in the species *Dipteryx alata* Vogel, *Pterodon pubescens* (Benth.) Benth. and *Taralea oppositifolia* Aubl. (Dipterygeae clade) (Leite et al., 2014) and in the dalbergioid species *Machaerium villosum* Vogel and *Platymiscium floribundum* Vogel (Klitgaard, 1999). Regarding the diadelphous androecium observed in *Andira vermifuga*, it is assumed that it increases pollination efficiency or is the result of adaptation to specific pollinators since the fusion at the base of the filamentous tube leaving two narrow slits on the adaxial surface allows the entry of pollinators (Endress, 1998).

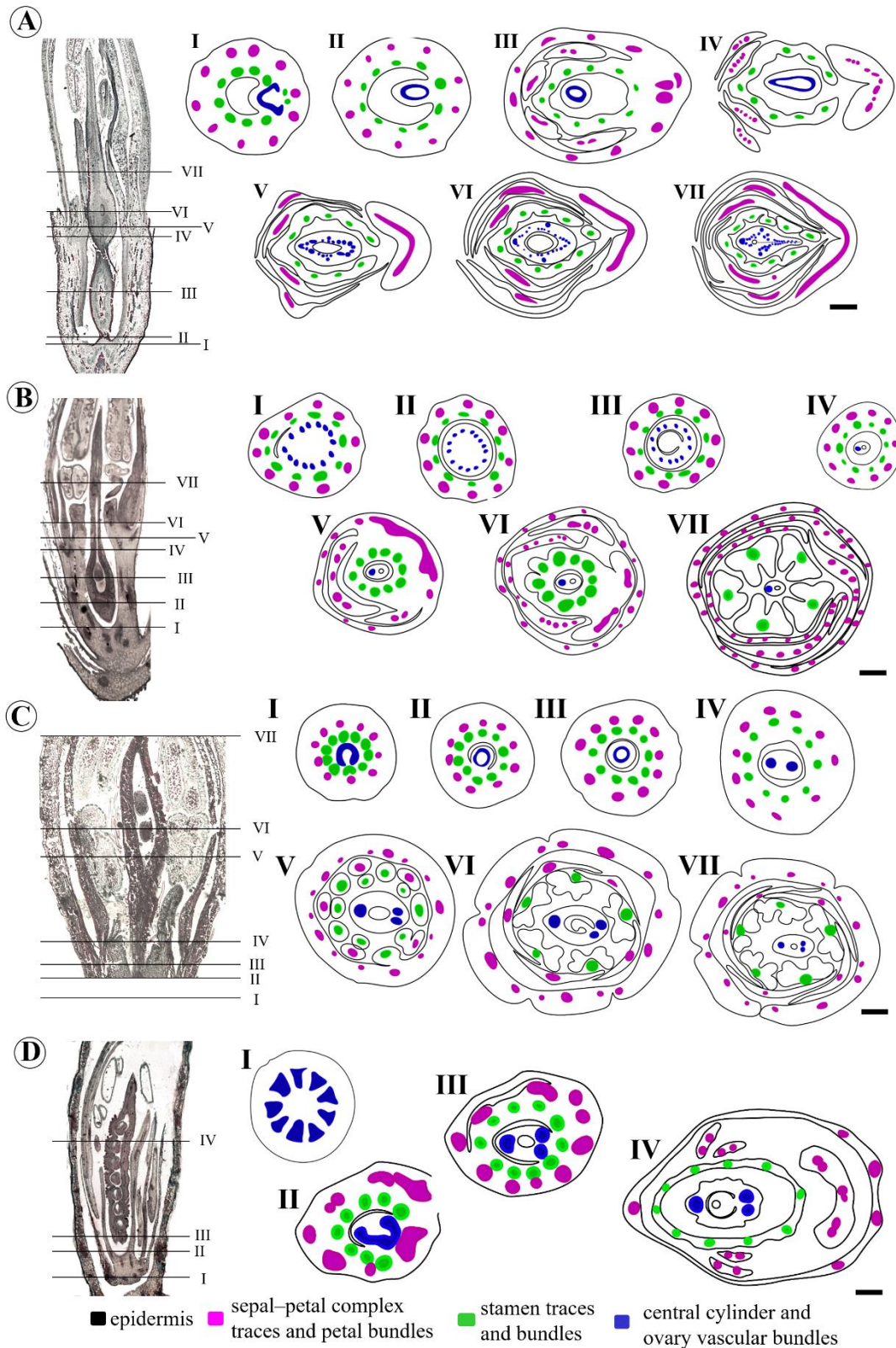
#### *Anther*

The dimorphic anthers are considered typical of species from the Genisteae clade, such as *Lupinus affinis* J. Agardh (Ainouche et al., 2003). This condition was observed in this study in *C. paulina* (Genistoid core clade), *A. hypogaea* and *Z. latifolia* (Dalbergioid clade), and also reported in the dalbergioid species *Ctenodon falcatus* (Poir.) D.B.O.S. Cardoso, P.L.R. Moraes & H.C. Lima by Sampaio et al. (2012). Le Roux and Van Wyk (2012) stated that anther dimorphism appears to be directly linked to the degree to which the keel tip is rostrated and is therefore strongly developed in *Crotalaria* species. Elongation of the shorter filaments of the dorsifixed anthers after anthesis helps prevent initial self-pollination, ensures that pollen release is regulated, and allows small amounts of pollen to be repeatedly pumped out of the keel tip over a longer period.

#### *Stigma*

The cristate stigma of *C. paulina* and *Z. latifolia* may be an adaptation to pollination. In their turgid state, the trichomes probably act to isolate the pollen from the stigma during anthesis to prevent initial autogamy. If pollinators do not visit the flower and crosspollination fails, delayed selfing occurs when the dorsifixed anthers elongate (Le Roux and Van Wyk, 2012).





**Figure 12.** Schematic representation of the vascularization of floral bud. (A) Longitudinal section of flower bud of *V. macrocarpa* indicating the levels of the cross-sections represented by the diagrams I–VII. The stele does not end in the receptacle (I, II). It continues in the gynophore region to the base of the ovary (III–IV), from which the carpel traces depart, which in turn, are subdivided into several vascular bundles that irrigate the carpel (V–VII). (B) Longitudinal section of flower bud of *A. hypogaea* indicating the levels of the cross-sections represented by the diagrams I–VII. The bundles of the vascular cylinder of the receptacle (I) continue in the region of the ovary (II, III) and decrease, leaving only one bundle in the style (IV–VII).

(C) Longitudinal section of flower bud of *L. brachystachyum* indicating the levels of the cross-sections represented by the diagrams I–VII. The stele does not end in the receptacle (I, II). It continues in the gynophore region (III–IV), from which two carpel traces depart (IV), which in turn, form the three vascular bundles that irrigate the carpel (V–VII). (D) Longitudinal section of flower bud of *Z. latifolia* indicating the levels of the cross-sections represented by the diagrams I–IV. *Z. latifolia* does not have a gynophore, so the carpel traces depart from the receptacle stele (I, II), forming the three vascular bundles that irrigate the carpel (III, IV). Scale bar: (B, C) = 200  $\mu\text{m}$ , D = 300  $\mu\text{m}$ , A = 400  $\mu\text{m}$ .

### *Secretory structures*

All members of the Adesmia clade share the presence of glands in some part of the plant, as secretory cavities on the leaflets, stipules, and bracteoles (Fortuna-Perez, et al., 2013). *Zornia* shares secretory cavities in leaflets with the most closely related genera *Amicia* and *Poiretia* (Fortuna-Perez et al., 2021).

In the axils of the bracts and bracteoles of *L. brachystachyum* colleter-like glands are observed. These glands are shared by all members of the Leptolobieae clade, such as *Bowdichia virgilioides* Kunth (Rodrigues and Gomes, 2024) and *Leptolobium elegans* Vogel (Barros et al., 2017), but are not exclusive to this clade. Similar glands have also been reported in members of Pterocarpus clade, such as *A. hypogaea* in this study, and also in *Pterocarpus rotundifolius* (Sond.) Druce, *Platymiscium floribundum* (Klitgaard, 1999) and *Riedeliella graciliflora* Harms (Bento et al., 2021). *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth (Robinoid clade) has such glands at the base of the floral bud (Barros et al., 2017). Mansano and Teixeira, (2008) also observed the presence of these glands in *Holocalyx balansae* Micheli and *Zollernia ilicifolia* (Brongn.) Vogel (Exosyleae clade). It is likely that these glands have a wide distribution among papilionoids and that future studies of other taxa will reveal this.

Colleters are multicellular secretory structures attached to the stipule, petiole, lamina, bract, bracteole, calyx and corolla, whose secretion probably protects developing meristems against desiccation (Thomas, 1991) and pathogen attack (Miguel et al. 2006). The glands observed in *Bowdichia* and *Leptolobium* anatomically resemble the trichomatous colleters observed on the vegetative buds of Anacardiaceae species, which correspond to multicellular and multiseriate glandular trichomes, ovoid or club-shaped (Lacchia et al., 2016). Our observations are corroborated by Barros et al. (2017) who characterized the glands in *Leptolobium elegans* as having a multiseriate, multicellular peduncle and a multicellular head.

## *Nectary*

In core eudicots, the most important nectary innovation is the advent of intrastaminal nectariferous disc (Endress, 2011). None of the species investigated here have a nectariferous disc. However, in *C. paulina*, the nectar is likely released through modified stomata situated in a dilated region of the hypanthium wall that surrounds the base of the ovary, below the point of insertion of the filaments. This type of structured nectary has also been reported in the genistoids *Camoensia scandens* (Leite et al., 2021) and *Vuralia turcica* (Sinjushin et al., 2018), in dalbergioid species of the Pterocarpus clade (Klitgaard, 1999), as well as in *Daviesia cordata* Sm. (Mirbelioid clade) (Prenner, 2004a) and species from the Dipterygeae clade (Leite et al., 2014).

Morphological comparison between species of the same clade shows that genetically close individuals can exhibit diverse floral architectures. As an example we can mention the clades Leptolobieae, Andira and Dalbergioid, marked by independent evolution of radially symmetrical flowers in some species (Cardoso et al., 2013c). On the other hand, individuals from different clades may present parallel evolution, showing similar floral architectures, which may be the result of a reexpression of latent genetic mechanisms (Vasconcelos et al., 2017).

The floral morphological diversity exhibited by meso-papilionoids demonstrates that, in addition to genetic systems, the evolution of flowers is strongly influenced by other factors, and that floral genes do not function on their own (Ronse de Craene, 2018). Epigenetic and hormonal influences can alter gene expression in the apical meristems (Cubas et al., 1999; Claßen-Bockhoff, 2016). The selection mediated by pollinators also exhibits a strong influence on floral evolution., especially in flowers with specialized pollination systems, such as monosymmetric flowers (Ronse de Craene, 2018). Examples of this are the bilabiate calyx, dimorphic anthers, nectar windows and lamellate-lunate sculpturing observed in disparate clades in this study.

**TABLE 2.** Comparison of developmental and morphoanatomical character states in the seven taxa studied.

Clade	Andira		Vataireoid		Genistoid s.l.		Dalbergioid s.l.	
	Species	<i>A. vermifuga</i>	<i>L. auriculata</i>	<i>V. macrocarpa</i>	Crotalariaeae <i>C. paulina</i>	Leptolobieae <i>L. brachystachyum</i>	Pterocarpus <i>A. hypogaea</i>	Adesmia <i>Z. latifolia</i>
<b>Type of Inflorescence</b>	Panicles	Panicles	Panicles	Raceme	Panicles	Spiciform	Spiciform	
<b>Presence of Bracts and bracteoles</b>	Present	Present	Present	Present	Present Colleteres-like glands	2 bracts Colleteres-like glands	No bract Peltate bracteoles transparent glands	
<b>Calyx shape</b>	Campanulate	Campanulate	Campanulate	Bilabiate	Campanulate	Bilabiate	Campanulate	
<b>Corolla differentiation</b>	Papilionaceous	Nearly Papilionaceous	Papilionaceous	Papilionaceous	-	Papilionaceous	Papilionaceous	
<b>Floral symmetry</b>	Zygomorphic	Zygomorphic	Zygomorphic	Zygomorphic	Actinomorphic	Zygomorphic	Zygomorphic	
<b>Pesence of sculpturing</b>	Present	Present	Present	Present	Absent	Present	Present	
<b>Filaments fusion</b>	Diadelphous	Connate in the base (vexilar stame suppressed)	Monadelphous, open stamen tube	Monadelphous, open stamen tube	Free	Monadelphous	Monadelphous	
<b>Anthers Differentiation</b>	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Dimorphic	Monomorphic	Dimorphic	Dimorphic	
<b>Staminodes number</b>	0	0	0	0	0	2	0	
<b>Stigma shape</b>	Cristate	Punctiform	Punctiform	Cristate	Punctiform	Clavate	Cristate	
<b>Ovules Number</b>	5	1	1	20	3	2	9	

Clade	Andira		Vataireoid		Genistoid s.l.		Dalbergioid s.l.	
	Species	<i>A. vermifuga</i>	<i>L. auriculata</i>	<i>V. macrocarpa</i>	Crotalariaeae <i>C. paulina</i>	Leptolobieae <i>L. brachystachyum</i>	Pterocarpus <i>A. hypogaea</i>	Adesmia <i>Z. latifolia</i>
<b>Hypanthium elongation</b>	Short	Short	Long	Very short	Long	Very long	Absent	
<b>Type of nectary</b>	-	-	-	Hypanthial Modified stomata	-	-	-	
<b>Sepal initiation</b>	Unidirectional	Unidirectional	-	-	-	-	-	
<b>Carpel initiation</b>	Concurrently with antesepalous stamens	Concurrently with antesepalous stamens	-	Concurrently with antesepalous stamens	Concurrently with antesepalous stamens	Concurrently with petals	Concurrently with petals	
<b>Gynophore elongation</b>	Long	Short	Long	Absent	Long	Present after pollination	Absent	
<b>Gynophore intercalary meristem</b>	Basal pedestal	-	Basal pedestal	-	Receptacle	Basal pedestal	-	
<b>Ovary vascularization</b>	1 dorsal, 2 ventral and several small lateral bundles around the locule and close to the carpel suture.	-	1 dorsal, 2 ventral, 2 lateral and several small bundles around the locule and close to the carpel suture.	1 dorsal and 2 ventral vascular bundles.	1 dorsal and 2 ventral vascular bundles.	12 vascular bundles arranged around the locule	1 dorsal and 2 ventral vascular bundles.	
<b>Gynophore or ovary base vascularization</b>	Stele	-	Stele	1 dorsal and 2 ventral vascular bundles.	Stele	Stele	1 dorsal and 2 ventral vascular bundles.	
<b>Carpel outer epidermis</b>	Biseriate Glabrous	-	Uniseriate Hairy	Uniseriate Glabrous	Uniseriate Hairy	Uniseriate Glabrous	Uniseriate Hairy (ventral and dorsal)	

Clade	Andira		Vataireoid		Genistoid s.l.		Dalbergioid s.l.	
	Species	<i>A. vermifuga</i>	<i>L. auriculata</i>	<i>V. macrocarpa</i>	Crotalariaeae <i>C. paulina</i>	Leptolobieae <i>L. brachystachyum</i>	Pterocarpus <i>A. hypogaea</i>	Adesmia <i>Z. latifolia</i>
<b>Carpel mesophyll</b>	Heterogeneous	-	Heterogeneous	Homogeneous	Heterogeneous	Homogeneous	homogeneous	
<b>Gynophore epidermis</b>	Uniseriate Glabrous	-	Uniseriate Hairy	-	Uniseriate sparse trichomes	-	-	

**Note:** absent or unobserved character (-).

**TABLE 3.** Comparison of the developmental and morphological characters of species phylogenetically related to the species investigated in this study, including the clade Exostyleae and the genus *Dermatophyllum*.

Clade	Exostyleae					Dalbergioid s.l. Amorpheae		
	<i>Lecointea</i> <sup>a</sup>	<i>Zollernia</i> <sup>b</sup>	<i>Harleyodendron</i> <sup>c</sup>	<i>Exostyles</i> <sup>d</sup>	<i>Psorothamnus</i> <sup>e</sup>	<i>Parryella</i> <sup>f</sup>	<i>Amorpha</i> <sup>g</sup>	<i>Errazurizia</i> <sup>h</sup>
<b>Type of Inflorescence</b>	Raceme	Panicle	Raceme	Raceme	-	-	-	-
<b>Presence of bract and Bracteoles</b>	Present	Present	Present	Present	-	-	-	-
<b>Calyx shape</b>	Campanulate	Tubular	Tubular	Elongate turbinate	-	Tubular	-	-
<b>Corolla differentiation</b>	-	Papilionaceous	--	-	Papilionaceous	No petals	One petal	No-papilionaceous
<b>Floral symmetry</b>	Actinomorphic	Zigomorphic	Actinomorphic	Actinomorphic	Zigomorphic	Zigomorphic	Zigomorphic	Zigomorphic
<b>Presence of sculpturing</b>	-	-	-	-	Present	-	-	Absent
<b>Filaments fusion</b>	Free	Free	Free	Free	-	Monadelphous	Short filament sheath	Stemnozone
<b>Anther Differentiation</b>	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	-	-	Monomorphic	-
<b>Staminodes</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Sepals initiation</b>	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	-	-	Unidirectional	Unidirectional

Clade	Exostyleae					Dalbergioid s.l. Amorpheae		
	<i>Lecointea</i> <sup>a</sup>	<i>Zollernia</i> <sup>b</sup>	<i>Harleyodendron</i> <sup>c</sup>	<i>Exostyles</i> <sup>d</sup>	<i>Psorothamnus</i> <sup>e</sup>	<i>Parryella</i> <sup>f</sup>	<i>Amorpha</i> <sup>g</sup>	<i>Errazurizia</i> <sup>h</sup>
<b>Petals initiation</b>	Simultaneous	Simultaneous	Simultaneous	Simultaneous	-	-	Unidirectional	-
<b>Stamens initiation</b>	Uni and bidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Uni and bidirectional	Unidirectional	-	Unidirectional	-
<b>Whorl overlap</b>	two stamen whorls	two stamen whorls	two stamen whorls	two stamen whorls	-	-	-	-
<b>Carpel initiation</b>	With petals	With petals	With petals	With petals	With outer stamens	-	With outer stamens	-
<b>Organ loss or suppression</b>	0	0	0	0	0	Loss of petals	4 petals suppressed	Loss of the vexillary stamens
<b>Presence trichomes Ovary</b>	Hairy	Hairy	Hairy	Glabrous	-	-	Hairy	Hairy
<b>Gynophore elongation and presence of trichomes</b>	Long Glabrous	Long Hairy	Absent -	Present Glabrous	-	-	-	-
<b>Stigma shape</b>	Puntiform	Terminal	Puntiform	Puntiform	-	-	-	-
<b>Hypanthium elongation</b>	Present	Absent	Absent	Long	-	-	-	Present
<b>Type of nectary</b>	-	-	-	-	-	-	-	-



Table 3, part 2. Continued

Clade	Dalbergioid s.l.								
	Adesmia	Dalbergia			Dalbergieae		Pterocarpus		
Genus	<i>Adesmia</i> <sup>i</sup>	<i>Dalbergia</i> <sup>j</sup>	<i>Machaerium</i> <sup>k</sup>	<i>Ctenodon</i> <sup>l</sup>	<i>Aeschynomene</i> <sup>m</sup>	<i>Pterocarpus</i> <sup>n</sup>	<i>Discolobium</i> <sup>o</sup>	<i>Riedeliella</i> <sup>p</sup>	<i>Platymiscium</i> <sup>q</sup>
<b>Type of Inflorescence</b>	Solitary, raceme or panicle	Panicule	Raceme, pseudopanicule	Raceme	Raceme	Panicule	Raceme	Paniculiform.	Raceme
<b>Presence of bract and Bracteoles</b>	Bracteate or not Bracteoles absent	Present	Present	Present	Present	Present	Present	Present	Present
<b>Calyx shape</b>	Campanulate	Tubular	Tubular	Tubular	Bilabiate	Tubular	Bilabiate	Bellshaped	Tubular
<b>Corolla Differentiation</b>	Papilionaceous	Papilionaceous	Papilionaceous	Papilionaceous	Papilionaceous	Papilionaceous	Papilionaceous	-	Papilionaceous
<b>Floral symmetry</b>	Zygomorphic	Zigomorphic	Zigomorphic	Zigomorphic	Zigomorphic	Zigomorphic	Zigomorphic	Actinomorphic	Zigomorphic
<b>Presence of sculpturing</b>	-	Present	Absent	Present	Present	Absent	Absent	Absent	Present
<b>Filaments fusion</b>	Free	Monadelphous	Monadelphous Pseudo-fenestrate	Equal diadelphous	Equal diadelphous	Monadelphous	Tetradelphous	Monadelphous Short tube	Monadelphous, occasionally diadelphous Pseudo-fenestrate

Clade	Dalbergioid s.l.								
	Adesmia		Dalbergia			Dalbergieae		Pterocarpus	
Genus	<i>Adesmia</i> <sup>i</sup>	<i>Dalbergia</i> <sup>j</sup>	<i>Machaerium</i> <sup>k</sup>	<i>Ctenodon</i> <sup>l</sup>	<i>Aeschynomene</i> <sup>m</sup>	<i>Pterocarpus</i> <sup>n</sup>	<i>Discolobium</i> <sup>o</sup>	<i>Riedeliella</i> <sup>p</sup>	<i>Platymiscium</i> <sup>q</sup>
<b>Anther Differentiation</b>	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Dimorphic	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic
<b>Staminodes</b>	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Sepals initiation</b>	Unidirectional adaxial Predominates	Modified helical	Unidirectional	Unidirectional	Tendency toward whorled initiation	Unidirectional	Unidirectional	Modified unidirectional	Unidirectional
<b>Petals initiation</b>	Simultaneous predominates	Unidirectional	Unidirectional	Tendency toward whorled initiation	Distinct (1st abaxial, 2nd adaxial, and 3rd lateral)	-	Simultaneous	Simultaneous	Unidirectional
<b>Stamens initiation</b>	-	Unidirectional	Unidirectional	Tendency toward whorled initiation	Tendency toward whorled initiation of sepals	Unidirectional	Unidirectional and Birectional	Modified unidirectional and Birectional	Unidirectional
<b>Whorl overlap</b>	-	Petals and the outer whorl of stamens	-		Sepals, petals, and outer stamens Common primordia				-
<b>Carpel initiation</b>	With petals or outer stamens	With petals	With outer stamens	With petals	With petal	With petal	With petals	With outer stamen	With petals
<b>Organ loss or suppression</b>	0	Sometimes the vexillary stamen is lost	0	0	0	0	0	0	0

Clade	Dalbergioid s.l.								
	Adesmia		Dalbergia			Dalbergieae		Pterocarpus	
Genus	<i>Adesmia</i> <sup>i</sup>	<i>Dalbergia</i> <sup>j</sup>	<i>Machaerium</i> <sup>k</sup>	<i>Ctenodon</i> <sup>l</sup>	<i>Aeschynomene</i> <sup>m</sup>	<i>Pterocarpus</i> <sup>n</sup>	<i>Discolobium</i> <sup>o</sup>	<i>Riedeliella</i> <sup>p</sup>	<i>Platymiscium</i> <sup>q</sup>
<b>Presence trichomes ovary</b>	-	Hairy along the margins	Sparsely hairy	Densely hairy	Hairy in the dorsal rib, suture, expanding to the sides	Hairy on abaxial margin	Hairy	Hairy	Glabrous
<b>Gynophore elongation and presence of trichomes</b>	Absent	Long	Long	Long and hairy	Short and glabrous	Hairy	Short	Short	Long
<b>Stigma shape</b>	-	Capitate	-	-	-	-	Punctiforme	-	-
<b>Hypanthium elongation</b>	absent	-	long	absent	present	present	short	absent	short
<b>Type of nectary</b>	-	-	Intrastaminal disk which surrounds the base gynophore	-	-	Nectarial tissue in the hypanthium	Intrastaminal nectary with stomata	-	Nectarial tissue in the hypanthium Pores like nectar secreting.stomata

Table 3, part 3. Continued

Clade	Undefined		Genistoid s.l.					
	Leptolobieae		Genistoid core				Genisteae	
Genus	<i>Dermatophyllum</i> <sup>r</sup>	<i>Bowdichia</i> <sup>s</sup>	Camoensieae <i>Camoensia</i> <sup>t</sup>	<i>Vuralia</i> <sup>u</sup>	Sophoreae <i>Sophora</i> <sup>v</sup>	Podalyrieae <i>Cadia</i> <sup>w</sup>	<i>Genista</i> <sup>x</sup>	<i>Lupinus</i> <sup>y</sup>
<b>Type of Inflorescence</b>	Raceme	Panicle	-	Raceme	Raceme	Solitary	Raceme	Raceme
<b>Presence of bract and Bracteoles</b>	Present	Present	Present	Bracteoles absent	Bracteoles absent in some species	Bracteoles absent	Present	Present
<b>Calyx shape</b>	Campanulate	Campanulate	3 reflex and free lobes and 2 partially united lobes.	Bilabiate;	Campanulate	Campanulate	Bilabiate	Bilabiate
<b>Corolla Differentiation</b>	Papilionaceous	Nearly Papilionaceous	Non-papilionaceous	Papilionaceous	Papilionaceous	-	Papilionaceous	Papilionaceous
<b>Floral symmetry</b>	Zygomorphic	Zygomorphic	Zygomorphic	Zygomorphic	Zygomorphic	Actinomorphic	Zygomorphic	Zygomorphic
<b>Presence of sculpturing</b>	Present	Absent	Absent	Present	Present	Absent	-	-
<b>Filaments fusion</b>	Free	Free 11	Monadelphous small adaxial opening at the base	Free	Free or basally connate	Free	Monadelphous	Monadelphous
<b>Anther Differentiation</b>	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Monomorphic	Dimorphic	Dimorphic

Clade	Undefined				Genistoid s.l			
	Genus	Leptolobieae	Camoensieae	<i>Vuralia</i> <sup>u</sup>	Sophoreae	Podalyrieae	Genistoid core	
	<i>Dermatophyllum</i> <sup>r</sup>	<i>Bowdichia</i> <sup>s</sup>	<i>Camoensia</i> <sup>t</sup>		<i>Sophora</i> <sup>v</sup>	<i>Cadia</i> <sup>w</sup>	<i>Genista</i> <sup>x</sup>	<i>Lupinus</i> <sup>y</sup>
<b>Staminodes</b>	0	0	0	0	0	0	0	0
<b>Sepals Initiation</b>	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional
<b>Petals Initiation</b>	Unidirectional	-	Simultaneous	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional
<b>Stamens initiation</b>	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	-	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional	Unidirectional
<b>Whorl overlap</b>	-	-	-	-	different whorls	two stamen whorls	different whorls	different whorls
<b>Carpel initiation</b>	With outer stamens	With outer stamens	With inner stamens	With outer stamens	With outer stamens	With petals	With outer stamens	With outer stamens
<b>Organ loss or suppression</b>	0	0	0	2 bracteoles	0	0	0	0
<b>Presence trichomes ovary</b>	Hairy	Hairy	Hairy	Hairy	Hairy	Glabrous	-	-
<b>Gynophore elongation and presence of trichomes</b>	-	Long Glabrous	Long Hairy Adnate to the hypanthium	Absent	-	Short Glabrous	-	-
<b>Stigma shape</b>	-	Capitate	Punctiform	-	-	Truncate	-	-

Clade	Undefined				Genistoid s.l			
		Leptolobieae	Camoensieae		Genistoid core			
Genus	<i>Dermatophyllum</i> <sup>r</sup>	<i>Bowdichia</i> <sup>s</sup>	<i>Camoensia</i> <sup>t</sup>	<i>Vuralia</i> <sup>u</sup>	Sophoreae <i>Sophora</i> <sup>v</sup>	Podalyrieae <i>Cadia</i> <sup>w</sup>	<i>Genista</i> <sup>x</sup>	<i>Lupinus</i> <sup>y</sup>
<b>Hypanthium elongation</b>	Present	Long	Long	Absent	Present in most	Shallow	-	-
<b>Type of nectary</b>	-	-	Hypanthial Modified stomata	Nectar producing stomata in the floral cup base.	Nectariferous pit surrounds the base of the carpel	-	-	-

**Note:** Absent character or information (-). The species with their respective study sources: a. *Lecointea hatschbachii* Barneby, b. *Zollernia ilicifolia* (Brongn.) Vogel, c. *Harleyodendron unifoliolatum* R.S.Cowan, d. *Exostyles venusta* Schott (Mansano et al., 2002); e. *Psorothamnus scoparius* (A.Gray) Rydb., f. *Parryella filifolia* Torr. & A.Gray (McMahon and Hufford, 2005); g. *Amorpha canescens* Pursh, *A. fruticosa* L. (McMahon and Hufford, 2005, Khodaverdi, et al., 2012); h. *Errazurizia megacarpa* (S.Watson) I.M.Johnst. (McMahon and Hufford, 2005); i. *Adesmia ciliata* Vog., *A. latifolia* (Spreng.) Vog., *A. muricata* (Jacq.) DC. var. *muricata*, *A. punctata* var. *hilariana* Benth., *A. riograndensis* Miotto, *A. securigerifolia* Hert., *A. tristis* Vog. (Moço and Mariah, 2009); j. *Dalbergia brasiliensis* Vogel, k. *Machaerium villosum* Vogel (Klitgaard, 1999); l. *Aeschynomene falcata* renamed *Ctenodon falcatus* (Poir.) D.B.O.S.Cardoso, P.L.R.Moraes & H.C.Lima, m. *A. sensitiva* Sw.(Sampaio et al., 2012); n. *Pterocarpus rotundifolius* (Sond.) Druce (Klitgaard, 1999); o. *Discolobium pulchellum* Benth., p. *Riedeliella graciliflora* Harms (Bento et al., 2021); q. *Platymiscium floribundum* Vogel (Klitgaard, 1999); r. *Sophora secundiflora* renamed *Dermatophyllum secundiflorum* (Ortega) Gandhi & Reveal (Tucker, 1994); s. *Bowdichia virgilioides* Kunth (Rodrigues and Gomes, unpubl.); t. *Camoensia scandens* (Welw.) J.B.Gillett (Leite et al., 2021); u. *Thermopsis turcica* renamed *Vuralia turcica* (Kit Tan, Vural & Küçük.) Uysal & Ertuğrul (Sinjushin et al., 2018); v. *Sophora chrysophylla* (Salisb.) Seem., *S. Davidii* (Franch.) Skeels, *S. flavescens* Aiton, *S. microphylla* Aiton, *S. tomentosa* L. (Tucker, 1994); w. *Cadia purpurea* (G.Piccioli) Aiton (Tucker, 2002); x. *Genista tinctoria* L., y. *Lupinus affinis* J.Agardh (Tucker, 1984).

## **Comparison of developmental characters between the investigated species and other meso-papilionoids.**

The morphological diversity of flowers results from subtle developmental changes. These changes can be triggered by several causes that act directly on the position, shape, and size of organs (Ronse de Craene, 2018). Evolutionary changes that occur early in ontogeny can be important drivers of morphological diversification (Vasconcelos et al., 2017). According to Tucker's (1997) hierarchical-significance hypothesis, generalized character states are expressed in the early stages of ontogeny, while specialized character states are expressed late. In this way, the first expressed states (floral symmetry, number, and position of organs) are generally stable and characterize suprageneric levels of hierarchy, while specialized states, such as fusion between organs, generally characterize genera or species. In fact, the general pattern of initiation of floral organs in Papilionoideae is unidirectional, starting on the abaxial side, and specializations such as stamen fusion, hypanthium and gynophore elongation occur in the late stages of development (Tucker, 2003).

*A. vermifuga* and *L. auriculata* showed unidirectional initiation of sepals from the abaxial side, like most Papilionoideae. Eighty percent of the 25 genera presented in Tab. 3 showed unidirectional sepal initiation from the abaxial side, and 70% showed unidirectional initiation of the stamens. In relation to petals, the genera in Tab. 3 were almost equally divided between unidirectional and simultaneous initiation. The dalbergioid s.l. clade showed greater variation in the initiation patterns of all organs compared to the genera of the clade Exolstyles and Genistoid s.l.

In addition to the unidirectional pattern sensu Tucker (1984), Prenner (2004c) found the following patterns of sepal initiation in papilionoids: modified unidirectionality, tendencies towards whorled, whorled, bidirectional, and sequential. Considering the phylogenetic context in which his work was written, in which Papilionoideae was nested within the paraphyletic Caesalpinioideae, Prenner (2004c) generated a model to deduce the variability of sepal initiation from the helical pattern of Caesalpinioideae. Considering the current phylogenetic context in which Papilionoideae and recircumscribed Caesalpinioideae are sister groups, our hypothesis is that the helical pattern of some caesalpinoids (Tucker 1992; 1996; Casanova et al., 2022) would be an inheritance of the plesiomorphic character of the outgroup (Quillajaceae, Polygalaceae and Surianaceae) (Prenner, 2004b; Bello et al., 2007) and of the subfamilies Cercidoideae and Detarioideae. The unidirectional pattern of Papilionoideae (Tucker, 2003) would have derived from the

helical pattern and would have conferred a monosymmetric and specialized morphology to papilionoids, contributing to their reproductive success. Given the species richness of this subfamily, in some taxa there is a reversion or evolutionary convergence to the helical pattern (Klitgaard, 1999), and some variations also occur (modified unidirectional, sequential and whorled) (Prenner, 2004c; Sampaio et al., 2012; Bento et al., 2021), as a result of environmental influences that would affect gene expression in floral meristems (Cubas et al., 1999).

The carpel initiation occurs precociously (along with the initiation of the petals or antesealous stamens) in all species investigated, as well as in the species listed in Tab. 3. In *Z. latifolia* and *A. hypogaea* the initiation of the carpel together with the petals may not be an advance in the initiation of the carpel but rather a delay in the initiation of the petals because the formation of common primordia occurs in these species.

The specializations observed in the development of the investigated species were: diadelphous androecium in *A. vermifuga*; stamen suppression and trichome emergence on the abaxial side of the petals in *L. auriculata*; occurrence of staminodes in *A. hypogaea*; occurrence of common stamen-petal primordia in *Z. latifolia* and *A. hypogaea*; and gap in the fusion of the staminal tube in *V. macrocarpa* and *C. paulina* forming a nectar window. Non-functional stamens or staminodes are uncommon among Papilionoideae (Lewis et al., 2005). Such a condition has also been reported in the genistoid genus *Staminodianthus* (Cardoso et al., 2013a).

Deletion or suppression of organs, heterocrony and homeosis are processes that lead to evolutionary change (Ronse de Craene, 2003; 2018). Time is a crucial factor in floral development, as subtle changes in the sequence of organ initiation will alter their spatial relationships, potentially leading to the reduction and loss of other organs. The importance of time in floral evolution is clearly demonstrated in the development of common primordia (Ronse de Craene, 2018). In common stamen-petal primordia, petal development is often delayed, only reaching a larger size before anthesis (Ronse De Craene, 2008). The occurrence of common primordia in Papilionoideae has been reported in the clades Hedysaroid, Astragalean, Wisterieae, Vicioid (IRLC clade) (Benlloch et al., 2003; Movafeghi et al., 2010; Naghiloo and Dadpour, 2010; Khodaverdi et al., 2014; Rather et al., 2021) and in the Dalbergioid s.l. clade in this study and in *Aeschynomene sensitiva* Sw. (Sampaio et al., 2012).

The emergence of additional structures during floral development is also a frequent factor in floral evolution that leads to a progressive change in morphologies



(Ronse de Craene, 2018). The development of a hypanthium or gynophore through the expansion of the floral meristem provides space for the addition of new characteristics to the flower (Claßen-Bockhoff 2016). In all papilionoid taxa that possess hypanthium and gynophore, elongation of these structures occurs in late stages of development (e.g., Tucker, 1994). Both the gynophore and the hypanthium form from the expansion of the floral meristem (Claßen-Bockhoff, 2016) through the activity of intercalary meristems (Fahn, 1990; Leins and Erbar, 2010). In the formation of the hypanthium, the receptacle increases in height, and the calyx, corolla, and stamens are raised (Weberling, 1992).

### **Origin and nature of the gynophore**

The gynophore is a stalk that elevates the gynoecium of some angiosperms. It is formed at the base of the gynoecium from the elongation of the internode between androecium and gynoecium (Weberling, 1992). Gynophores are concentrated in malvids, but another clade in which this structure is concentrated is Fabales in fabids (Endress and Matthews, 2006). In Fabaceae, it is predominantly called stipe (LPWG, 2017).

One of the functions of the gynophore is related to pollination, as it elevates the gynoecium above the base of the flower, providing space for the nectary and/or nectar within the nectar chamber (Westerkamp and Weber, 1999). An ecological study revealed that the elongated gynophore of the flower of *Breynia vitis-idaea* (Burm.f.) C.E.C.Fisch. (Phyllanthaceae) may have evolved as a defense to limit the costs of mutualism (Furukawa and Kawakita, 2017). Physiologically, the *ett* gene and the plant hormone auxin play important roles in gynophore elongation in *Arabidopsis* Heynh. (Brassicaceae) (Roeder and Yanofsky, 2006) and the auxin in gynophore elongation in *A. hypogaea* (Jacobs, 1951; Moctezuma, 1999).

Etymologically, the term gynophore refers to a stem distinct from the gynoecium (bearer of the gynoecium) (Font Quer, 2001), and as such, it must have a stem nature, similar to the floral axis, and its origin must be receptacular, as it consists of an extension of the receptacle (Ronse de Craene, 2010). According to Periasamy and Sampooram (1984), stalked gynoecia are not rare in angiosperms, but the question is whether all such stalks can be called gynophores. In *B. virgilioides* the gynophore is receptacular because the intercalary growth that leads to elongation of the gynophore occurs in the receptacle region (Rodrigues and Gomes, 2024). In the present study, we found that the gynophore also has a receptacular origin in *L. brachystachyum*, which belongs to the same clade as *Bowdichia* (Leptobieae clade). In contrast, the intercalary meristem is located below the gynoecium in *A. hypogaea*, *A. vermifuga* and *V. macrocarpa*.

Intercalary meristems are best known for their role in monocot stem elongation (Fisher and French, 1976; Awale and McSteen, 2023). In flowers, the study of intercalary meristems is scarce. But the presence of the intercalary meristem at the base of the ovary of *A. hypogaea* has been well documented and comprises small cells arranged in vertical files (Fig. 8 in Shushu and Cutter, 1990). It has even been suggested that the name gynophore would not be appropriate this structure in *Arachis* since its origin is from the base of the carpel. However, what is intriguing about this structure is that, despite its divergent origin, its nature is stem-like in all species investigated here. Our anatomical studies show that this region presents a ring of vascular bundles around the center (medulla) in an arrangement similar to the typical anatomy of a dicot stem, configuring an eustele.

The gynophore of *Arachis* species is peculiar because it is related to the geocarpic habit. Ovary development after pollination stimulates the intercalary meristem, causing gynophore extension (Shushu and Cutter, 1990). The *Arachis* gynophore has a stem-like structure but a root-like behavior. In its epigeal portion, the gynophore has an herbaceous stem structure but without appendages, and in the hypogeal portion, it has hairs and periderm (Jacobs, 1947). But its stem nature is similar to the gynophores of the species investigated here. It presents epidemis, cortex, and central vascular cylinder with about 11–13 collateral vascular bundles with intra and interfascicular cambium, separated by parenchymatic tissue surrounding a central pith, as in the stems of dicotyledons (Shushu and Cutter, 1990).

Therefore, the stem nature is present in both gynophores of carpel base and receptacular origin. The explanation for this condition is that the base of the carpel of species that have a gynophore consists of an internode, similar to the solid basal region found between the gynoecium and stamens of flowers of *Arabidopsis* and other members of the Brassicaceae (Sessions and Zambryski, 1995). In *Arabidopsis* mutants, this internode is seen below the gynoecium before the formation of the lateral crease of the gynoecium (Sessions, 1997).

In Fabaceae, some species also have a region below the carpel suture, which is highlighted in some studies even before the closure of the carpelar cleft (Tucker, 1988; Tucker and Kantz, 1997; Tucker, 2000; Gómez-Acevedo et al., 2007; Sinjushin et al., 2018; Rodrigues and Gomes, 2024). This region is called the “basal pedestal” by Tucker (2000). Tucker (1988) suggests that this region is a precursor to the gynophore. In an anatomical study of *B. virgilioides* we observed that, before the elongation of the

gynophore, it is in the basal pedestal and not in the receptacle that the divergence of the carpel traces occurs. This indicates that the basal pedestal corresponds to an extension of the floral axis (Rodrigues and Gomes, 2024). The ovary of *A. hypogaea* appears sessile, but there is a very short region below the carpel suture where the inactive intercalary meristem is located. Jacobs (1947) called this region the “small ovarian stalk”. Our studies showed that this region has similar anatomy to the gynophore. The basal pedestal is not present in species that do not have a gynophore, such as *Duparquetia orchidacea* Baill. (Prenner and Klitgaard, 2008), *Abrus precatorius* L. (Prenner, 2013), *Z. latifolia* and *C. paulina*, because in these species, the carpel suture extends to the base of the carpel. In *Z. latifolia* and *C. paulina* the divergence of carpel features occurs in the receptacle, and the three vascular bundles are visualized from the base of the carpel in anatomical cross-sections.

Therefore, we can conclude that the species analyzed here have two types of gynophore sensu stricto: one that originates from the basal pedestal and another that originates from the receptacle, but both have a stem nature. The gynophore is the result of the elongation of the basal pedestal itself (which consists of an internode) when the intercalary meristem emerges in this region. This is what happens in *A. hypogaea* (Shushu and Cutter, 1990), *A. vermifuga* and *V. macrocarpa*. But the gynophore may also result from the lengthening of the internode between the gynoecium and the stamens when the intercalary meristem emerges into the receptacle. In the latter case, the elongation of the gynophore elevates the basal pedestal, as occurs in *B. virgilioides* (Rodrigues and Gomes, 2024) and *L. brachystachyum*.

In *Erythrina lysistemon* Hutch. fourteen collateral vascular bundles were counted in the center of the pedicel, and they were also present in the gynophore. Corroborating our observations, at the base of the ovary cavity of *E. lysistemon*, the gynophore bundles fuse to form three vascular filaments that run to the ovarian wall and form a large dorsal bundle and two ventral bundles, located close to the ventral suture on the ovarian wall (Saunders and Cotthem, 1980). In *Tachigali* Aubl., Casanova et al. (2020) also noted that the vascular cylinder of the gynophore is transformed into three vascular bundles in the ovary.

Above the basal pedestal is the ovary, which differs from the gynophore in morphology, development, and anatomy. The carpel and the precursor of the gynophore (basal pedestal) emerge in the early stages of development, but the gynophore elongates in the late stages after the differentiation of the carpel into stigma, style, and ovary. The

ovary has a shape closer to elliptical, while the gynophore has a more cylindrical shape. The gynophore has a stem-like anatomy, while the ovary has a leaf-like anatomy with external and internal epidermis and mesophyll.

The three vascular bundles of the carpel are the usual condition in Fabaceae (Eames, 1931; Moore, 1936; De-Paula and Oliveira, 2007). According to Rudall (2007), the ventral carpelar traces diverge into the ovules, and the dorsal carpelar trace passes up to the style and stigma. In some genera, subsidiary vascular bundles lie between the dorsal trace and the laterals (Moore, 1936), as occurs in *A. vermifuga* and *V. macrocarpa*. In *Arachis*, traces of the gynophore eustele continue in the ovary wall, a condition completely different from that which generally occurs in other legumes. It is likely that these morphological conditions are associated with the geocarpic habit (Moore, 1936).

## CONCLUSIONS

The flowers investigated here present morphological characters that represent part of the great diversity of floral architectures present in papilionoid legumes, showing variations of the conventional papilionaceous flower model. Most variations are typically homoplastic characters, however, they are important characters to be considered in the context of floral evolution and are generally related to pollination syndrome. This morphological diversity was used to analyze the origin and nature of the gynophore. In species that present this structure, an internode or basal pedestal forms at the beginning of carpel development and is located below the carpel suture. In some species, the intercalary meristem emerges in this region in the final stages of development, forming the gynophore. In other species, the intercalary meristem emerges from the receptacle, and its extension elevates the basal pedestal and forms the gynophore. Therefore, the gynophore may originate from the extension of the receptacle or from the elongation of the basal pedestal. But in both cases, it has a stem-like nature. In species that do not have a gynophore, the basal pedestal is not formed because the carpel suture extends to the base of the carpel. In these, the carpel traces depart from the eustele in the receptacle region, unlike species that have a gynophore, in which the carpel traces depart from the gynophore in the region just below the carpel suture.

The main specializations observed in the investigated flowers were diadelphous androecium in *A. vermifuga*; stamen suppression and trichome emergence on the abaxial side of the petals in *L. auriculata*; occurrence of staminodes in *A. hypogaea*; occurrence

of common stamen-petal primordia in *Z. latifolia* and *A. hypogaea*; and gap in the fusion of the staminal tube in *V. macrocarpa* and *C. paulina* forming a nectar window.

## REFERENCES

- Ainouche, A., R. J. Bayer, P. Cubas, and M.-T. Misser. 2003. Phylogenetic relationships within tribe Genisteae (Papilionoideae) with special reference to genus *Ulex*. In: B.B. Klitgaard and A. Bruneau [eds.]. *Advances in Legume Systematics part 10*,
- Awale, P., and P. McSteen. 2023. Hormonal regulation of inflorescence and intercalary meristems in grasses. *Current opinion in plant biology* 76:102451.
- Barros, T. C., C. R. Marinho, G. D. Pedersoli, J. V. Paulino, and S. P. Teixeira. 2017. Beyond pollination: diversity of secretory structures during flower development in different legume lineages. *Acta botanica brasiliica* 31: 358–373.
- Bechara, M.D, M. C. Moretzsohn, D. A. Palmieri, J. P. Monteiro, M. Bacci Jr., J. Martins Jr., JFM Valls, et al. 2010. Phylogenetic relationships in genus *Arachis* based on ITS and 5.8S rDNA sequences. *BMC Plant Biology* 10: 255.
- Bello, M. A., J. A. Hawkins, and P. J. Rudall. 2007. Floral Morphology and Development in Quillajaceae and Surianaceae (Fabales), the Species-poor Relatives of Leguminosae and Polygalaceae. *Annals of Botany* 100: 1491–1505.
- Benlloch, R., C. Navarro, J. P. Beltrán, L. A. Cañas. 2003. Floral development of the model legume *Medicago truncatula*: ontogeny studies as a tool to better characterize homeotic mutations. *Sexual Plant Reproduction* 15:231–241.
- Bento, J. P. S. P., F. J. Kochanovski, and A. L. B. Sartori. 2021. Floral ontogeny and secretory structures of *Discolobium pulchellum* and *Riedeliella graciliflora* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae): two closely related genera with diverging floral morphology. *Plant Systematics and Evolution* 307:67.
- Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61:255.
- Cardoso, D., H. C. de Lima, R. S. Rodrigues, L. P. de Queiroz, R. T. Pennington, and M. Lavin. 2012a. The Bowdichia clade of Genistoid legumes: Phylogenetic analysis of combined molecular and morphological data and a recircumscription of *Diploptropis*. *Taxon* 61:1074–1087.
- Cardoso, D., H. C. de Lima, R. S. Rodrigues, L. P. de Queiroz, R. T. Pennington, and M. Lavin. 2012b. The realignment of *Acosmium* sensu stricto with the Dalbergioid clade (Leguminosae: Papilionoideae) reveals a proneness for independent evolution of radial floral symmetry among early-branching papilionoid legumes. *Taxon* 61: 1057–1073.
- Cardoso, D., L. P. de Queiroz, R. T. Pennington, H. C. de Lima, É Fonty, M. F. Wojciechowski, M. Lavin. 2012c. Revisiting the phylogeny of papilionoid legumes: new insights from comprehensively sampled early-branching lineages. *American Journal of Botany* 99: 1991–2013.

- Cardoso, D., H. C. de Lima, and L. P. de Queiroz. 2013a. *Staminodianthus*, a new neotropical Genistoid legume genus segregated from *Diploptropis*. *Phytotaxa* 110: 1–16.
- Cardoso, D., L. P. de Queiroz, H. C. de Lima, E. Suganuma, C. van den Berg, and M. Lavin. 2013b. A molecular phylogeny of the Vataireoid legumes underscores floral evolvability that is general to many early-branching papilionoid lineages. *American Journal of Botany* 100: 403–421.
- Cardoso, D., R.T. Pennington, L. P. de Queiroz, J. S. Boatwright, B.-E. Van Wyk, M. F. Wojciechowski, and M. Lavin. 2013c. Reconstructing the deep-branching relationships of the papilionoid legumes. *South African Journal of Botany* 89:58–75.
- Cardoso, D., L. P. de Queiroz, and H. C. de Lima. 2014. A taxonomic revision of the South American papilionoid genus *Luetzelburgia* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 175: 328–375.
- Casanova, J. M., D. Cardoso, C. F. Barros, H. C. de Lima, and K. L. G. De Toni. 2020. Floral morphology and development in *Tachigali* (Caesalpinioideae, Leguminosae), a predominantly rainforest tree genus with contrasting flower architectures. *Plant Systematics and Evolution* 306:17.
- Choi I-S, D. Cardoso, L. P. de Queiroz, H. C. de Lima, C. Lee, T. A. Ruhlman, R. K. Jansen, and M. F. Wojciechowski. 2022. Highly Resolved Papilionoid Legume Phylogeny Based on Plastid Phylogenomics. *Frontiers in Plant Science* 13: 823190.
- Claßen-Bockhoff, R. 2016. The shoot concept of the flower: Still up to date? *Flora* 221: 46–53.
- Cowan, R. S. 1981. Swartzieae. In R. M. Polhill and P. H. Raven [eds.], *Advances in legume systematics*, part 1, 209–212. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Cubas, P., C. Vincent, and E. Coen. 1999. An epigenetic mutation responsible for natural variation in floral symmetry. *Nature* 401: 157–161.
- De-Paula, O. C., and D. M. T. Oliveira. 2007. Variação da estrutura carpelar em seis espécies de Cassiinae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta botanica brasílica* 21: 915-925.
- Doyle, J. J., J. L., Doyle, J. A. Ballenger, E. E. Dickson, T. Kajita, H. Ohashi, 1997. A phylogeny of the chloroplast gene *rbcL* in the Leguminosae: taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany* 84: 541–554.
- Eames, A. J. 1931. The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. *American Journal of Botany* 18: 95–145.
- El Ottra, J. H. L., G. F. A. Melo-de-Pinna, D. Demarco, J. R. Pirani, and L. P. Ronse de Craene. 2022. Gynoecium structure in Sapindales and a case study of *Trichilia pallens* (Meliaceae). *Journal of Plant Research* 135: 157–190.
- Endress, P. K. 1998. *Diversity and evolutionary biology of the tropical flowers*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

- Endress, P. K. 2011. Evolutionary diversification of the flowers in Angiosperms. *American Journal of Botany* 98:370–396.
- Endress, P. K., and M. L. Matthews. 2006. First steps towards a floral structural characterization of the major rosid subclades. *Plant Systematics and Evolution* 260: 223-251.
- Fahn, A. Plant anatomy. 1990. Pergamon Press, Oxford, UK.
- Fisher, J.B., and J. C. French. 1976. The occurrence of intercalary and uninterrupted meristems in the internodes of tropical monocotyledons. *American Journal of Botany* 63: 510–525.
- Font Quer, P. 2001. Diccionario de botánica. Península, Barcelona, Spain.
- Fortuna-Perez, A. P., M. J. da Silva, L. P. de Queiroz, G. P. Lewis, A. O. Simões, A. M. G. A Tozzi, T. Sarkinen, and A. P. de Souza. 2013. Phylogeny and biogeography of the genus *Zornia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae). *Taxon* 62: 723–732.
- Fortuna-Perez, A. P., C. R. Marinho, M. Vatanparast, W. de Vargas, J. R. V. Iganci, G. P. Lewis, E. S. Cândido, et al. 2021. Secretory structures of the *Adesmia* clade (Leguminosae): Implications for evolutionary adaptation in dry environments. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 48: 125588.
- Furukawa, S., and A. Kawakita. 2017. Limiting the cost of mutualism: the defensive role of elongated gynophore in the leaf flower–moth mutualism. *Oecologia* 184: 835–846.
- Gissi, D. S., B. M. Torke, M. Tomazello-Filho, and A. P. Fortuna-Perez. 2023. A new species of *Stylosanthes* (Leguminosae – Papilionoideae) from the Chapada das Mesas National Park in Maranhão, Brazil. *Brittonia* 75: 191-201.
- Gómez-Acevedo, S.L., S. Magallón, and L. Rico-Arce. 2007. Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 55: 30–41.
- Jacobs, W. P. 1947. The development of the gynophore of the peanut plant, *Arachis hypogaea* L. I. The distribution of mitoses, the region of greatest elongation, and the maintenance of vascular continuity in the intercalary meristem. *American Journal of Botany* 34: 361–370.
- Jacobs, W. P. 1951. Auxin relationships in an intercalary meristem: further studies on the gynophore of *Arachis hypogaea* L. *American Journal of Botany* 38: 307-310.
- Johansen, D.A. 1940. Botanical microtechnique. McGraw-Hill Book, New York, USA.
- Khodaverdi, M., A. Movafeghi, M. R. Dadpour, S. Naghiloo, M. Ranjbar, and G. Prenner. 2014. Comparative study of floral development in *Onobrychis melanotricha*, *Hedysarum varium* and *Alhagi persarum* (Leguminosae: Papilionoideae: Hedysareae). *Flora* 209: 23–33.
- Klitgaard, B. B. 1999. Floral ontogeny in tribe Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae): *Dalbergia brasiliensis*, *Machaerium villosum* s. l., *Platymiscium floribundum*, and *Pterocarpus rotundifolius*. *Plant Systematics and Evolution* 219: 1–25.

- Kochanovski, F. J., J. V. Paulino, S. P. Teixeira, A. M. G. A. Tozzi, and V. F. Mansano. 2018. Floral development of *Hymenaea verrucosa*: An ontogenetic approach to the unusual flower of Fabaceae subfamily Detarioideae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 187: 46–58.
- Krapovickas, A., and W. C. Gregory. 1994. Taxonomía del género *Arachis* (Leguminosae). *Bonplandia* 8: 1–186.
- Lacchia, A. P. S., E. E. A. D. Tölke, S. M. Carmello-Guerreiro, L. Ascensão, and D. Demarco. 2016. Foliar colleters in Anacardiaceae: first report for the family. *Botany* 94: 337–346.
- Le Roux, M. M., and B.-E., Van Wyk. 2012. The systematic value of flower structure in *Crotalaria* and related genera of the tribe Crotalarieae (Fabaceae). *Flora* 207: 414–426.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). 2017. A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 66: 44–77.
- Leins, P., and C. Erbar. 2010. Flower and fruit: Morphology, ontogeny, phylogeny, function and ecology. Stuttgart: Schweizerbart science publishers, Stuttgart, Germany.
- Leite V. G., V. F. Mansano, and S. P. Teixeira. 2014. Floral ontogeny in Dipterygeae (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 174:529–550.
- Leite, V. G., S. P. Teixeira, F. Godoy, J. V. Paulino, and V. F. Mansano. 2021. Resolving the non-papilionaceous flower of *Camoensia scandens*, a papilionoid legume of the core Genistoid clade: development, glands and insights into the pollination and systematics of the group. *Journal of Plant Research* 134:823–839.
- Leme, F. M., Y. M. Staedler, J. Schönenberger, and S. P. Teixeira. 2018. Ontogeny and vascularization elucidate the atypical floral structure of *Ampelocera glabra*, a tropical species of Ulmaceae. *International Journal of Plant Sciences* 179: 461–476.
- Lewis, G., B. Schrire, B. Mackinder, and M. Lock. 2005. Legumes of the world. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Mansano V. F., and S. P. Teixeira. 2008. Floral anatomy of the *Lecointea* clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae sensu lato). *Plant Systematics & Evolution* 273: 201–209.
- Mansano, V. F., S. C. Tucker, and A. M. G. A. Tozzi. 2002. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles* and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae s.l.). *American Journal of Botany* 89: 1553–1569.
- McMahon, M, and L. Hufford. 2005. Evolution and development in the Amorphoid clade (Amorpheae: Papilionoideae: Leguminosae): petal loss and dedifferentiation. *International Journal of Plant Sciences* 166:383–396.



- Miguel, E. C., V. M. Gomes, and M. A. de Oliveira. 2006. Colleters in *Bathysia nicholsonii* K. Shum. (Rubiaceae): ultrastructure, secretion protein composition, and antifungal activity. *Plant Biology* 6: 715–722.
- Moço, M. C. C., and J. E. A. Mariath. 2009. Comparative floral ontogeny in *Adesmia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae). *Australian Journal of Botany* 57: 65–75.
- Moctezuma, E. 1999. Changes in Auxin Patterns in Developing Gynophores of the Peanut Plant (*Arachis hypogaea* L.). *Annals of Botany* 83: 235–242.
- Moore, J. A. 1936. The vascular anatomy of the flower in the papilionaceous Leguminosae. I. *American Journal of Botany* 23: 279–290.
- Movafeghi, A., M. R. Dadpour, S. Naghiloo, S. Farabi, and Y. Omid. 2010. Floral development in *Astragalus caspicus* Bieb. (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae). *Flora* 205: 251–258.
- Naghiloo, S., and M. R. Dadpour. 2010. Floral ontogeny in *Wisteria sinensis* (Fabaceae: Faboideae: Millettieae) and its systematic implications. *Australian Systematic Botany*, 23: 393–400.
- Nuraliev, M. S., S. V. Yudina, E. A. Shepeleva, B. V. Truong, T. X. Do, A. S. Beer, and M. V. Remizowa. 2020. Floral structure in *Thismia* (Thismiaceae: Dioscoreales): new insights from anatomy, vasculature and development. *Botanical Journal of the Linnean Society* 20: 1–31.
- Paiva, J. G. A., S. M. Fank-de-Carvalho, M. P. Magalhães, and D. Graciano-Ribeiro. 2006. Verniz vitral incolor 500R: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* 20:257–264.
- Periasamy, K., and C. Sampooram. 1984. The morphology and anatomy of ovule and fruit development in *Arachis hypogaea* L. *Annals of Botany* 53: 399–411.
- Polhill, R. M. 1976. Genisteae (Adans.) Benth. and related tribes (Leguminosae). *Botanical Systematics* 1: 143–368.
- Polhill, R. M. 1981. Sophoreae. In R. M. Polhill and P. H. Raven [eds.], *Advances in legume systematics*, part 1, 213–230. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Prenner, G. 2004a. Floral development in *Daviesia cordata* (Leguminosae: Papilionoideae: Mirbelieae) and its systematic implications. *Australian Journal of Botany* 52: 285–291.
- Prenner, G. 2004b. Floral development in *Polygala myrtifolia* (Polygalaceae) and its similarities with Leguminosae. *Plant Systematics and Evolution* 249: 67–76.
- Prenner, G. 2004c. New aspects in floral development of Papilionoideae: Initiated but suppressed bracteoles and variable initiation of sepals. *Annals of Botany* 93: 537–545.
- Prenner, G. 2004d. The asymmetric androecium in Papilionoideae (Leguminosae): definition, occurrence, and possible systematic value. *International Journal of Plant Sciences* 165: 499–510.
- Prenner, G., R. M. Bateman, and P. J. Rudall. 2010. Floral formulae updated for routine inclusion in formal taxonomic descriptions. *Taxon* 59: 241–250.

- Prenner, G. 2013. Flower development in *Abrus precatorius* (Leguminosae: Papilionoideae: Abreae) and a review of androecial characters in Papilionoideae. *South African Journal of Botany* 89: 210–218.
- Prenner, G., and B. B. Klitgaard. 2008. Towards unlocking the deep nodes of Leguminosae: floral development and morphology of the enigmatic *Duparquetia orchidacea* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 95: 1349–1365.
- Radford, A. E., W. C. Dickison, J. R. Massey, C. R. Bell. 1974. Vascular plant systematics. Harper Collins, New York, USA.
- Rather, S. A., Y. Wei, J. Wang, L. Zhao, and Z. Chang. 2021. Comparative study of floral developments and its systematic importance in the genus *Astragalus* L. and *Oxytropis* DC. (Fabaceae, Leguminosae: Papilionoideae). *Biologia* 76: 865–888.
- Rodrigues, C. G., S. M. Gomes. 2024. Floral ontogeny and anatomy reveal the gynophore origin and nature in *Bowdichia virgilioides* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 20:1–15.
- Roeder, A. H. K., and M. F. Yanofsky. 2006. Fruit Development in *Arabidopsis*. *Arabidopsis Book* 4: e0075.
- Ronse De Craene, L. P. 2003. The evolutionary significance of homeosis in flowers: a morphological perspective. *International Journal of Plant Sciences* 164: S225–S235.
- Ronse De Craene, L. P. 2008. Homology and evolution of petals in the core eudicots. *Systematic Botany* 33: 301–325.
- Ronse De Craene, L. P. 2010. *Floral Diagrams: An Aid to Understanding flower morphology and evolution*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Ronse de Craene, L. P. 2018. Understanding the role of floral development in the evolution of angiosperm flowers: clarifications from a historical and physiodynamic perspective. *Journal of Plant Research* 131: 367–393.
- Rudall, P. J. *Anatomy of flowering plants: An introduction to structure and development*. Cambridge University Press, New York, USA.
- Sampaio, D. S., M. C. C. Moço, and J. E. A. Mariath. 2012. Floral ontogeny of *Aeschynomene falcata* and *A. sensitiva* (Leguminosae: Papilionoideae) supports molecular phylogenetic data. *Plant Systematics and Evolution* 299: 499–513.
- Sessions, R. A., and P. C. Zambryski. 1995. *Arabidopsis* gynoecium structure in the wild type and *ettin* mutants. *Development* 121: 1519–1532.
- Sessions, R. A. 1997. *Arabidopsis* (Brassicaceae) flower development and gynoecium patterning in wild type and *Ettin* mutants. *American Journal of Botany* 84: 1179–1191.
- Shushu, D. D., E. G. Cutter. 1990. Growth of the gynophore of the peanut *Arachis hypogaea*. 1. Intact and decapitated gynophores. *Canadian Journal of Botany* 68: 955–964.

- Silva, A. L., M. Trovó, and A. I. Coan. 2016. Floral development and vascularization help to explain merism evolution in *Paepalanthus* (Eriocaulaceae, Poales). *PeerJ* 4: e2811.
- Sinjushin, A. A. 2018. Floral ontogeny in *Cordyla pinnata* (A. rich.) Milne-Redh. (Leguminosae, Papilionoideae): Away from stability. *Flora* 241: 8–15.
- Sinjushin, A. A., D. Tekdal, C. Ciftci, S. Cetiner. 2018. Floral development in *Thermopsis turcica*, an unusual multicarpellate papilionoid legume. *Plant Systematics and Evolution* 304:461–471.
- Smith, B.W. 1950. *Arachis hypogaea* aerial flower and subterranean fruit. *American Journal of Botany* 37:802–815.
- Stirton, C. H. 1981. Petal sculpturing in papilionoid legumes. In R. M. Polhill and P. H. Raven [eds.], *Advances in legume systematics*, vol. 2, 771-788. Royal Botanic Gardens, Kew, UK.
- Thomas, V. 1991. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. *Annals of Botany* 68: 287–305.
- Tucker, S. C. 1984. Unidirectional organ initiation in leguminous flowers. *American Journal of Botany* 71:1139–1148.
- Tucker, S. C. 1988. Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. *American Journal of Botany* 75:1584–1597.
- Tucker, S. C. 1992. The developmental basis for sexual expression in *Ceratonia siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae). *American Journal of Botany* 79: 318-327.
- Tucker, S. C. 1994. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae): II. *Sophora sensu lato* (*Sophora* group). *American Journal of Botany* 81:368–380.
- Tucker, S. C. 1996. Trends in evolution of floral ontogeny in *Cassia sensu stricto*, *Senna*, and *Chamaecrista* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae: Cassiinae); a study in convergence. *American Journal of Botany* 83: 687–711.
- Tucker, S. C. 1997. Floral evolution, development, and convergence: The Hierarchical-Significance Hypothesis. *International Journal of Plant Sciences* 158: S143-S161.
- Tucker, S. C. 2000. Floral development in tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. *American Journal of Botany* 87:1385–1407.
- Tucker, S. C. 2002. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). 3. Radial symmetry and random petal aestivation in *Cadia purpurea*. *American Journal of Botany* 89: 748–757.
- Tucker, S.C. 2003. Update on floral development in legumes. *Plant Physiology* 131: 911–926.
- Tucker, S. C., K. E. Kantz. 1997. Comparative floral development and evolution in tribe Caesalpinieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Haematoxylum*. *American Journal of Botany* 84: 1047–1063.

- Valls, J. F. M., and C. E. Simpson. 2005. Species of *Arachis* L. (Leguminosae) from Brazil, Paraguay and Bolivia. *Bonplandia* 14: 35–64.
- Vasconcelos T. N. C., G. Prenner, M. F. Santos, A. Wingler, and E. J. Lucas. 2017. Links between parallel evolution and systematic complexity in angiosperms—a case study of floral development in *Myrcia* s.l. (Myrtaceae). *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 24:11–24.
- Weberling, F. 1992. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge: University Press, Cambridge, UK.
- Westerkamp, C., and A. Weber. 1999. Keel flowers of the Polygalaceae and Fabaceae: a functional comparison. *Botanical Journal of the Linnean Society* 129: 207–221.
- Wojciechowski, M. F. 2013. Towards a new classification of Leguminosae: naming clades using non-Linnaean phylogenetic nomenclature. *South African Journal of Botany* 89: 85–93.
- Zimmerman, E., G. Prenner., and A. Bruneau. 2013. Floral ontogeny in Daliinae (Caesalpinioideae: Cassieae), a study in organ loss and instability. *South African Journal of Botany* 89: 188–209.

### **CAPÍTULO III - Anatomia e ontogenia floral em Caesalpinioideae (Fabaceae), com foco no desenvolvimento do carpelo e ginóforo.**

#### **RESUMO**

Caesalpinioideae é a segunda maior subfamília de Fabaceae. A morfo-anatomia e o desenvolvimento das flores de espécies dessa subfamília, incluindo um representante mimosoide, foram examinados por meio de microscopia óptica e microscopia eletrônica de varredura. Nosso objetivo foi investigar a natureza e origem do ginóforo, descrever o desenvolvimento das flores e os caracteres morfológicos compartilhados entre as espécies *Libidibia ferrea*, *Paubrasilia echinata*, *Moldenhawera emarginata* e *Enterolobium timbouva*. A iniciação dos verticilos ocorre de forma acrópeta, exceto o carpelo, que inicia juntamente com pétalas ou estames. Em *E. timbouva*, a iniciação das sépalas é helicoidal, das pétalas é simultânea e dos estames ocorre sobre um meristema em anel. Nas demais espécies investigadas a iniciação das sépalas é unidirecional. As principais especializações observadas nos estágios finais do desenvolvimento foram formação de estaminódios e prefloração quincuncial em *M. emarginata*, heterocronia no fechamento da fenda carpelar em *P. echinata* e *M. emarginata*, formação de duas fenestrações em *P. echinata* e alongamento do ginóforo em *E. timbouva* e *P. echinata*. Nas espécies que apresentam ginóforo, um pedestal é formado na base do carpelo, abaixo da fenda carpelar. O pedestal tem natureza caulinar e origem a partir do eixo floral. Nele ocorre a divergência dos traços carpelares que formam os dois feixes vasculares ventrais e o feixe dorsal que irrigam o carpelo. Nas espécies que não possuem ginóforo, os feixes partem do eustelo do receptáculo. Os caracteres anatômicos e de desenvolvimento do carpelo nas espécies caesalpininoides investigadas são semelhantes àqueles encontrados em papilionoides. Estes e outros caracteres observados são úteis para uma melhor compreensão da evolução das flores em Fabaceae.

Palavras-chave: Caesalpinia, estipe, heterocronia, gineceu, Ingoid, meristema em anel vascularização.

## INTRODUÇÃO

Caesalpinioideae DC. é a segunda maior subfamília de Fabaceae, com 4680 espécies distribuídas em 163 gêneros (Bruneau et al., 2024). A nova circunscrição das subfamílias de Fabaceae, realizada no ano de 2017, resolveu o antigo problema da parafilia de Caesalpinioideae. Vários grandes clados, anteriormente incluídos nela, receberam classificação de subfamília, enquanto a antiga subfamília Mimosoideae DC. foi incluída na re-circunscrita Caesalpinioideae, passando a ser referido como clado mimosoide (LPWG, 2017). A partir disso, os esforços da pesquisa em sistemática de leguminosas têm se concentrado no sentido de se estabelecer tribos (clados de níveis superiores) e sistemas genéricos de base filogenética (Koenen et al., 2020; Ringelberg et al., 2022; Bruneau et al., 2024).

As espécies caesalpinioides examinadas neste trabalho são bastante representativas da flora brasileira. *Enterolobium timbouva* Mart. (tamboril) é um representante do clado mimosoide e pertence a tribo não-monofilética Ingeae (Lewis e Rico Arce, 2005), cujas espécies são caracterizadas pelo androceu monadelfo com numerosos estames. Em análises filogenéticas recentes, o gênero está incluído no clado Ingoid (Koenen et al., 2020). *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz (pau-ferro) e *Paubrasilia echinata* (Lam.) Gagnon, H.C. Lima & G.P. Lewis (pau-brasil) destacam-se como árvores icônicas e endêmicas da flora brasileira, anteriormente pertencentes ao gênero *Caesalpinia* Plum. ex L.. Um novo sistema de classificação para o grupo *Caesalpinia* foi proposto por Gagnon et al. (2016) e nele foi reconhecido o novo gênero *Paubrasilia* Gagnon, H.C. Lima & G.P. Lewis, enquanto *Libidibia* Schltldl. foi ampliado e re-delimitado. *L. ferrea* ocorre principalmente na região nordeste do Brasil, em áreas de caatinga e mata atlântica (Oliveira e Fernando, 2020). *P. echinata* está restrita aos remanescentes florestais da Mata atlântica no litoral brasileiro, abrangendo a região nordeste e sudeste do Brasil. Além da fragmentação do habitat, essa espécie encontra-se ameaçada de extinção devido à extensa exploração no passado colonial (Cardoso et al., 1998). *Moldenhawera* Schrad. é um gênero endêmico do Brasil, cujas flores lembram superficialmente as flores de Malpighiaceae, pelas sépalas reflexas, pétalas unguiculadas com limbo ondulado ou franjado (Queiroz et al., 2023). *Moldenhawera emarginata* (Spreng.) L.P. Queiroz & Allkino ocorre nos cerrados e campos rupestres no setor norte da Serra do Espinhaço, em Minas Gerais (Queiroz et al., 1999). Os clados das espécies investigadas no presente estudo estão representados na árvore filogenética da Fig. 1A.

As flores caesalpinioides são geralmente monóclinas, raramente díclinas ou os dois tipos combinados em inflorescências heteromórficas. São actinomórficas e menos frequentemente zigomórficas ou assimétricas. Apresentam hipanto geralmente cupular ou ausente, raramente tubular. A fusão e o número de peças do cálice e da corola são variáveis. A prefloração é valvar ou imbricada ascendente. Os estames são comumente displostêmone ou haplostêmone, às vezes reduzido a três ou quatro, frequentemente polistêmone, livres ou fundidos, às vezes, heteromórficos. O gineceu é unicarpelar, raramente policarpelar, com ovário sésstil ou elevado por uma haste livre (LPWG, 2017; Bruneau et al., 2024).

Estudos anteriores mostraram que a haste que sustenta o gineceu de espécies papilionoides é um ginóforo porque possui natureza caulinar e origem a partir do eixo floral (Rodrigues e Gomes, 2024; capítulo 2 deste estudo). O termo ginóforo remete a uma estrutura distinta do carpelo, com anatomia e vascularização semelhante ao caule e origem a partir do crescimento intercalar do eixo floral (Fahn 1990, Weberling 1992).

O presente estudo visa investigar se a haste que sustenta o gineceu de espécies caesalpinioides possui a mesma natureza e origem observada nos papilionoides. Para isso, caracteres morfo-anatômicos e o desenvolvimento floral de espécies caesalpinioides com e sem ginóforo foram comparados a fim de descrever o desenvolvimento do ovário e desvendar a origem e natureza do ginóforo. Além disso, comparamos os caracteres de espécies pertencentes a um mesmo clado a fim de melhor compreender a evolução das flores em Caesalpinioideae.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **Material vegetal, coleta de amostras e preparação**

Inflorescências com flores e botões florais de diversos tamanhos e idades foram coletadas em diferentes localidades, conforme Tabela 1. Os vouchers foram depositados no herbário da Universidade de Brasília (Herbário UB). As amostras coletadas foram conservadas em FAA 70% (5 partes de formalina, 5 partes de ácido acético e 90 partes de álcool etílico 70%) por 48 horas e armazenadas em etanol 70%.

### **Desenvolvimento floral**

Foi realizado o estudo do desenvolvimento floral das espécies citadas na tabela 1. Amostras armazenadas em etanol 70% foram examinadas e dissecadas com auxílio de

um estereomicroscópio (EZ4 W, Leica Microsystems, Alemanha). Após a dissecação, as amostras foram desidratadas em série de etanol 70%, 80%, 90% e 100% por pelo menos 12 horas cada etapa e depois secas em ponto crítico em um evaporador (Baltec Device CPD 030, Balzers, Liechtenstein). As peças foram montadas em suportes metálicos (stubs) com fita carbono e tratadas com ouro em sputter coater (EM SCD 500, Leica Microsystems, Alemanha). As amostras foram avaliadas e fotografadas em microscópio eletrônico de varredura (equipamento Jeol JSM-7001F, Japão) a 15 Kv. As micrografias eletrônicas foram processadas no software Adobe Photoshop versão 25.9.1. Todas as etapas foram realizadas no Laboratório de Microscopia e Microanálise do Instituto de Ciências Biológicas (IB) da Universidade de Brasília (UnB), Brasília, Brasil.

Dados de um levantamento (baseado em estudos de ontogenia floral) dos caracteres morfológicos e de desenvolvimento de caesalpiníoides pertencentes aos mesmos clados das espécies aqui investigadas foram compilados na Tabela 2.

**Tabela 1.** Dados das espécies coletadas

<b>Espécies</b>	<b>Data</b>	<b>Local de coleta</b>	<b>Voucher</b>
<i>Enterolobium timbouva</i> Mart.	19 setembro, 2020	Arinos (Minas Gerais, Brasil)	C.G. Rodrigues 04 UB 219919
<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	03 outubro, 2020	Paracatu (Minas Gerais, Brasil)	C.G. Rodrigues 09 UB 219899
<i>Paubrasilia echinata</i> (Lam.) Gagnon, H.C.Lima & G.P.Lewis	19 setembro, 2020	Arinos (Minas Gerais, Brasil)	C.G. Rodrigues 05 UB 219920
	16 março, 2022	Brasília (Distrito Federal, Brasil)	C.G. Rodrigues 57 UB 248392
<i>Moldenhawera emarginata</i> (Spreng.) L.P.Queiroz & Allkin	02 novembro, 2020	Diamantina (Minas Gerais, Brasil)	C.G. Rodrigues 12 UB 219922
	16 outubro, 2022	Parque Estadual do Rio Preto, São Gonçalo do Rio Preto (Minas Gerais, Brasil)	C.G. Rodrigues 41 UB 227702
	17 outubro, 2022	Parque Estadual do Biribiri, Diamantina (Minas Gerais, Brasil).	C.G. Rodrigues 44 UB 227705

### **Estudo anatômico**

Foi realizado o estudo anatômico das espécies citadas na tabela 1. Botões florais em estágios finais de desenvolvimento (armazenados em etanol 70%) foram



gradualmente desidratados em série de etanol 70%, 80%, 90% e 100% em temperatura ambiente por pelo menos 2 horas em cada concentração. Posteriormente, os botões foram diafanizados com etanol mais acetato de n-butila, nas proporções 3:1, 1:1, 1:3, em temperatura ambiente por pelo menos 2h cada etapa, e finalmente acetato de n-butila puro (*overnight*). O material obtido foi incluído em parafina (Johansen, 1940) a 60° C por 24h. Este procedimento foi repetido mais duas vezes após a troca da parafina. As amostras foram incluídas em parafina em caixas de papel artesanais. Após o endurecimento do material à temperatura ambiente por 24 horas, as amostras foram montadas sobre um suporte de madeira e seccionadas transversal e longitudinalmente (10–15 µm de espessura) em micrótomo rotativo (RM 2145, Leica Microsystems, Alemanha).

Os cortes seriados foram depositados em lâminas histológicas, que foram desparafinizadas com acetato de n-butila puro, acetato de n-butila mais etanol (nas proporções 3:1, 1:1, 1:3) e etanol 100%, 90%, 80%, 70%, 60% e 50%, respectivamente. As secções foram coradas com safranina alcoólica a 1% durante 20 min e azul de astra alcoólica a 1% durante 2 min (Bukatsch, 1972). Os cortes foram submetidos a uma série alcoólica (60%, 70%, 80%, 90%, 100%), etanol mais acetato de n-butila (3:1, 1:1, 1:3) e acetato de n-butila puro. Por fim, os cortes foram montados em resina sintética (Paiva et al., 2006). Os cortes anatômicos foram observados e fotografados em fotomicroscópio de luz (BX40, Olympus Optical Co., Japão) acoplado a uma câmera digital (SC30, Olympus Optical Co., Japão) com as barras de escala nas mesmas condições ópticas. Todas as etapas foram realizadas no Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade de Brasília, Brasília, Brasil.

A terminologia usada para descrever a ontogenia floral seguiu Tucker (1994, 2000, 2003), e a morfologia e anatomia da flor seguiu Radford et al. (1974), Fahn (1990), Endress (1998) e Rudall (2007).

## RESULTADOS

### *Enterolobium timbouva* – Organografia

As inflorescências são racemos capitados em fascículos (Fig. 1E). Os botões florais são fusiformes, verdes. As flores possuem brácteas pilosas, são sésseis, actinomorfas e monóclinas. Cálice e corola são campanulados, verdes, pubescentes nas bordas dos lobos. O cálice possui 5 a 7 lobos. O androceu é monadelfo composto por cerca de 80 estames concrecidos até cerca de metade do comprimento dos filamentos.

As anteras são dorsifixas. O gineceu é glabro (até 13 mm), com ovário unilocular (até 2 mm) contendo 16 óvulos distribuídos em 2 fileiras, com placentação marginal. O estilete é longo, enrolado no botão, filiforme e o estigma é truncado. O gineceu é elevado por um curtíssimo ginóforo (0,2 mm) rodeado por um disco nectarífero intra-estaminal.

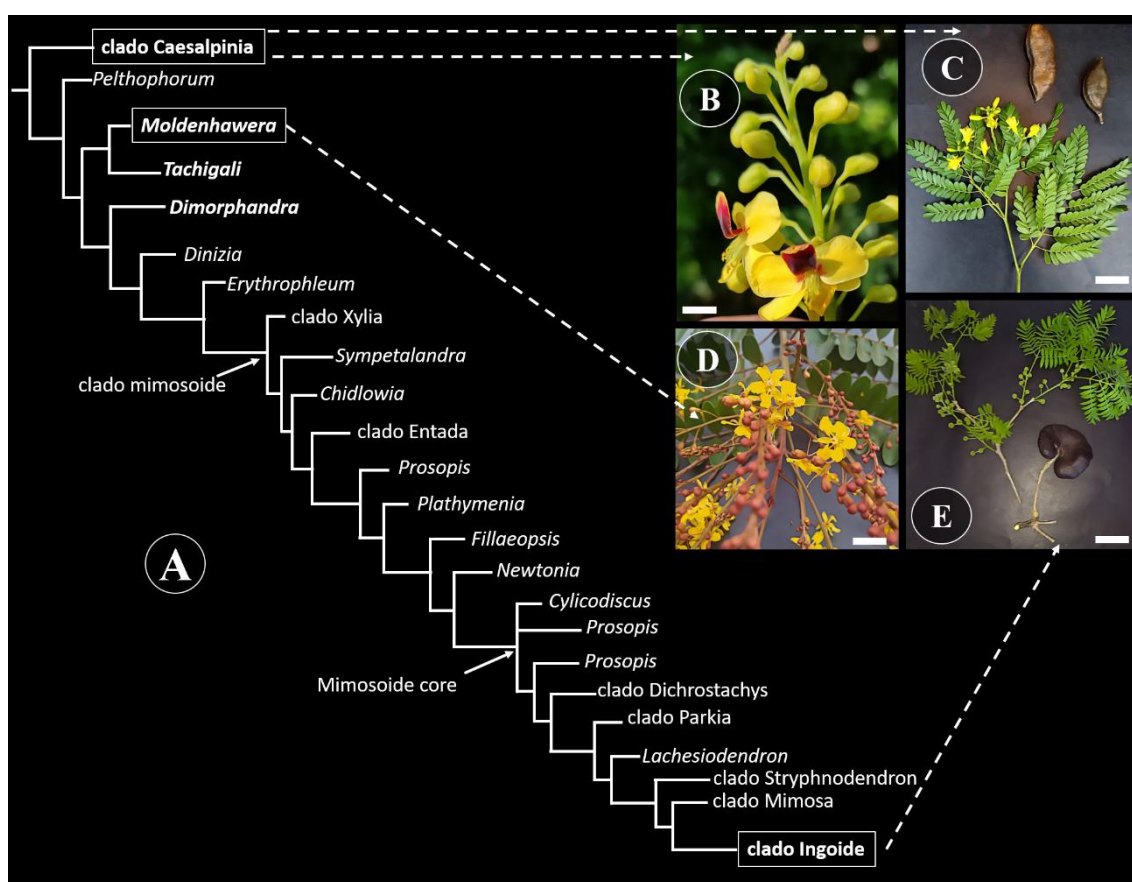
### ***Enterolobium timbouva* - Ontogenia**

Os botões florais na inflorescência encontram-se aproximadamente no mesmo estágio de desenvolvimento (Fig. 2A). As sépalas iniciam helicoidalmente de duas formas. No primeiro padrão observado, a iniciação ocorre em sentido horário, com a primeira sépala iniciada do lado abaxial, lateralmente à bráctea, seguida pela segunda sépala adaxial mediana e terceira abaxial na outra lateral da bráctea. A quarta sépala inicia entre a primeira e a terceira, e a quinta sépala é formada entre a segunda e a terceira sépalas (Fig. 2B). O segundo padrão é um tipo modificado de iniciação helicoidal, em que as sépalas são formadas em sequência no sentido anti-horário, sendo a primeira sépala lateral à bráctea (Fig. 2C). As pétalas iniciam simultaneamente, alternas às sépalas. Neste estágio ainda precoce, as sépalas começam a se fundir lateralmente (Fig. 2D–E). Ao mesmo tempo em que algumas sépalas se fundem, os lobos de outras sépalas se dividem em dois, formando cálices com 6 ou 7 lobos (Fig. 2F–H). Quando as pétalas começam a se diferenciar, tricomas emergem no ápice da superfície externa das sépalas (Fig. 2I). Os primeiros conjuntos de estames iniciam alternos às pétalas sobre um meristema em anel (Fig. 2J). Posteriormente, a iniciação dos estames se estende também para a região oposta às pétalas (Fig. 2K). O carpelo emerge como um domo no centro do meristema floral, juntamente com o início dos primeiros primórdios do quarto conjunto de estames (Fig. 2L). As pétalas, com formato de concha, crescem em direção ao centro do botão floral, enquanto o carpelo se desenvolve e vários anéis de primórdios de estames se formam ao redor do carpelo. Da mesma forma que alguns lobos das sépalas se dividem, algumas pétalas também se dividem, formando uma corola com 6 pétalas em alguns botões (Fig. 3A–B). Tricomas emergem sobre a superfície externa das pétalas, ao mesmo tempo em que se inicia a formação da fenda carpelar (Fig. 3C–D). Os estames mais externos começam a se diferenciar enquanto os flancos da fenda carpelar se aproximam (Fig. 3E). Quando a fenda carpelar se fecha, os estames dos conjuntos mais internos também começam a se diferenciar, as anteras tornam-se bilobadas, inicia-se o alongamento dos filetes e suas bases se fundem (Fig. 3F–G). Posteriormente, o estilete começa a se formar e um pedestal é observado na região localizada abaixo do término da sutura da fenda

carpelar (Fig. 3H–I). Na pré-antese, o longo e filiforme estilete encontra-se enrolado e o carpelo situa-se sobre uma base constrita semelhante a um pedestal, o ginóforo (Fig. 3J).

### *Enterolobium timbouva* - Anatomia

Cortes transversais foram obtidos a partir de um botão floral pré-antético (Fig. 4A). No receptáculo, os traços estaminais e do perianto partem do cilindro vascular central (Fig. 4B–C). Após a partida dos últimos traços estaminais, o cilindro vascular se fecha novamente e continua até o ápice do ginóforo (Fig. 4D–E), onde os feixes se reorganizam e se agrupam para formar os dois feixes vasculares ventrais e o feixe dorsal do carpelo (Fig. 4F–G).



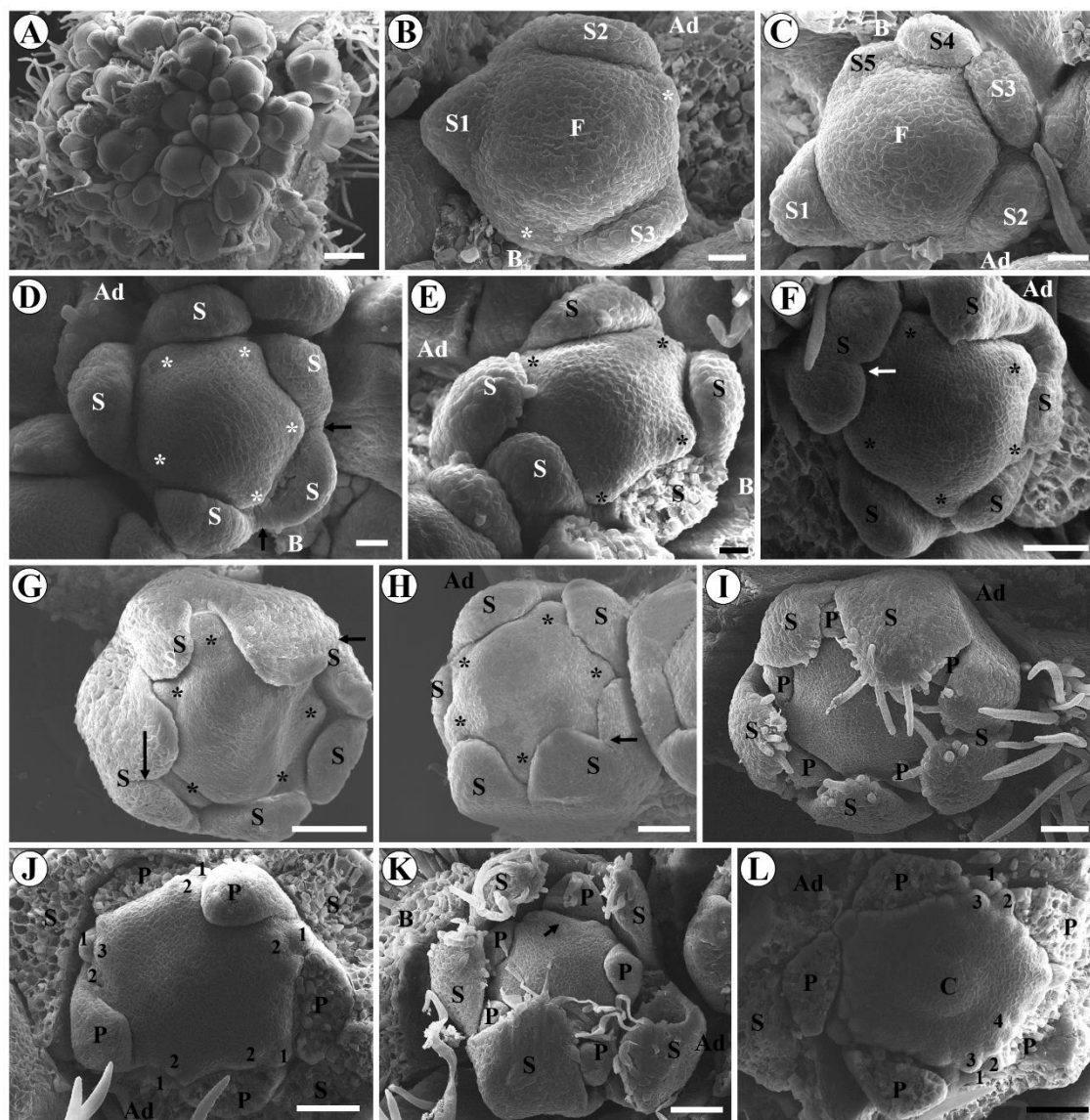
**Figura 1.** Esboço da árvore filogenética de Caesalpinioideae (A) e fotografias das espécies investigadas (B– E). (A) Árvore filogenética de Caesalpinioideae, obtida e modificada de Ringelberg et al. (2022). (B) *Paubrasilia echinata*; (C) *Libidibia ferrea*; (D) *Moldenhawera emarginata*; (E) *Enterolobium timbouva*.

Acima do receptáculo, a corola encontra-se fundida ao tubo estaminal até cerca de um terço da altura do ovário. A parede da base do tubo estaminal é dilatada ao redor do ginóforo e apresenta estômatos (nectário intra-estaminal) (Fig. 4E, I). Os óvulos estão distribuídos alternadamente em duas fileiras no ovário (Fig. 4H). O ginóforo possui epiderme unisseriada, córtex com 5–6 camadas de células isodiamétricas e cerca de 7

feixes vasculares ao redor da medula central. (Fig. 4E). As epidermes externa e interna do ovário possuem uma única camada de células. O mesofilo é heterogêneo, composto por 2–3 camadas de células isodiamétricas mais externas e aparentemente maiores que as células que compõem as outras 3–4 camadas de células mais internas (fig. 4F–G).

### ***Libidibia ferrea* - Organografia**

A inflorescência é do tipo panícula e as brácteas são caducas. As flores são pediceladas, zigomorfas, pentâmeras, com hipanto curto, dialissépalas, dialipétalas e monóclinas. Sépalas de cor verde e pétalas amarelas (Fig. 1B). A sépala abaxial é cuculada, cobrindo as demais no botão. As sépalas são levemente fundidas na base. A pétala adaxial, mais interna, é reflexa e possui manchas vermelhas. O androceu é dialistêmone, composto por 10 estames heterodínamos, com anteras dorsifixas e filetes vilosos. Gineceu com ovário sésil e glabro, com acúleos esparsos na base. O estigma é truncado, côncavo e ciliado.



**Figura 2.** Organogênese floral em *Enterolobium timbouva* (microscopia eletrônica de varredura). Brácteas foram removidas em todas as imagens. A, Visão polar da inflorescência com flores aproximadamente no mesmo estágio de desenvolvimento; B–L, Visão polar do meristema floral; B, Três sépalas iniciadas helicoidalmente; note a iniciação de outros dois primórdios (seta); C, Todas as sépalas iniciadas helicoidalmente, de forma modificada; D–E, Iniciação simultânea das pétalas (asterisco) e início de fusão das sépalas (seta); F–H Divisão de lobos das sépalas (seta) formando um cálice com 6 (F, H) ou 7 lobos (G); pétalas (asterisco) em desenvolvimento entre as sépalas; I, Pétalas iniciadas e presença de tricomas nas sépalas; J, Iniciação dos primeiros conjuntos de estames, alternos às pétalas, sobre meristema em anel; os números indicam a ordem de iniciação de cada conjunto de estames; K, Iniciação dos estames avançando, com primórdios sendo formados também opostos às pétalas (seta); L, Iniciação do carpelo juntamente com o quarto conjunto de primórdios de estames. Abreviações: C= carpelo; F= ápice floral; P= pétala; S=sépala. Barra de escala = 20 µm em B–E; 50 µm em F–L; 100 µm em A.

### *Libidibia ferrea* - Ontogenia

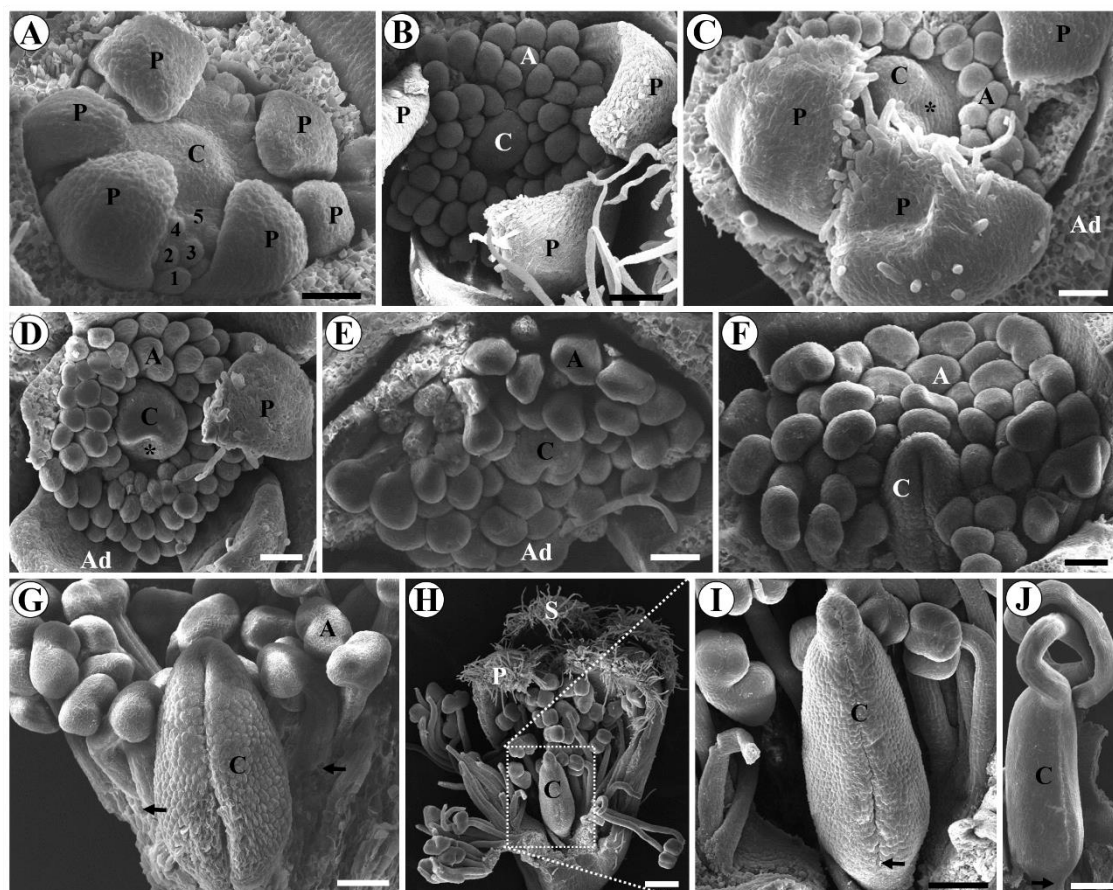
Nenhuma bractéola é formada. As sépalas iniciam unidirecionalmente, a partir do lado abaxial (Fig. 5A–B). Algumas glândulas semelhantes a coléteres se desenvolvem nas laterais do botão floral, entre este e a bráctea (Fig. 5C–D). O carpelo inicia juntamente com as pétalas, que por sua vez iniciam unidirecionalmente (Fig. 5E, G). As sépalas se

desenvolvem envolvendo o botão floral, em especial a sépala abaxial, que cresce mais que as outras e torna-se cuculada. O cálice apresenta prefloração imbricada (Fig. 5F, H). Os estames antessépalos também iniciam unidirecionalmente a partir do lado abaxial (Fig. 5I). A fenda carpelar se forma após a emergência dos primórdios dos estames antepétalos. O ápice do carpelo apresenta uma ponta fina (Fig. 6A). As pétalas e estames começam a se diferenciar. As anteras tornam-se bilobadas, formando as duas tecas e os microsporângios. Os filetes se alongam e as laterais da fenda carpelar se aproximam, fechando a fenda (Fig. 6B–C), que se estende até a base do carpelo (Fig. 6D). Os órgãos florais continuam a se desenvolver; os estames antessépalos apresentam aproximadamente a mesma altura do carpelo e se desenvolvem mais que as pétalas (Fig. 6E). Posteriormente, os estames antessépalos superam o carpelo em altura e os estames antepétalos alcançam a altura do carpelo. Tricomas emergem na base dos filetes e o estilete se alonga (Fig. 6F). Um estigma papiloso, côncavo e truncado se forma no ápice do carpelo, enquanto o curto hipanto se alonga e acúleos emergem na base do carpelo (Fig. 6G–I, L). No botão floral pré-antético, há vários estômatos na parede do hipanto e no estilete (Fig. 6J–K, M).

### ***Libidibia ferrea* - Anatomia**

Cortes transversais foram obtidos a partir de um botão floral jovem (Fig. 7A). No receptáculo, os traços estaminais e do perianto partem do cilindro vascular central (Fig. 7B–C). Após a partida dos últimos traços estaminais, os feixes do cilindro vascular se reorganizam e se agrupam formando três traços carpelares, que compõem os dois feixes vasculares ventrais e o feixe dorsal, que são visíveis da base ao ápice do carpelo (Fig. 7D–G). No estilete, os feixes vasculares ventrais e dorsal encontram-se reduzidos (Fig. 7H).

As epidermes externa e interna do ovário possuem uma única camada de células. O mesofilo é heterogêneo, composto por cerca de seis camadas de células isodiamétricas mais externas e aparentemente maiores que as células que compõem as outras cerca de 7 camadas de células mais internas (Fig. 7I).

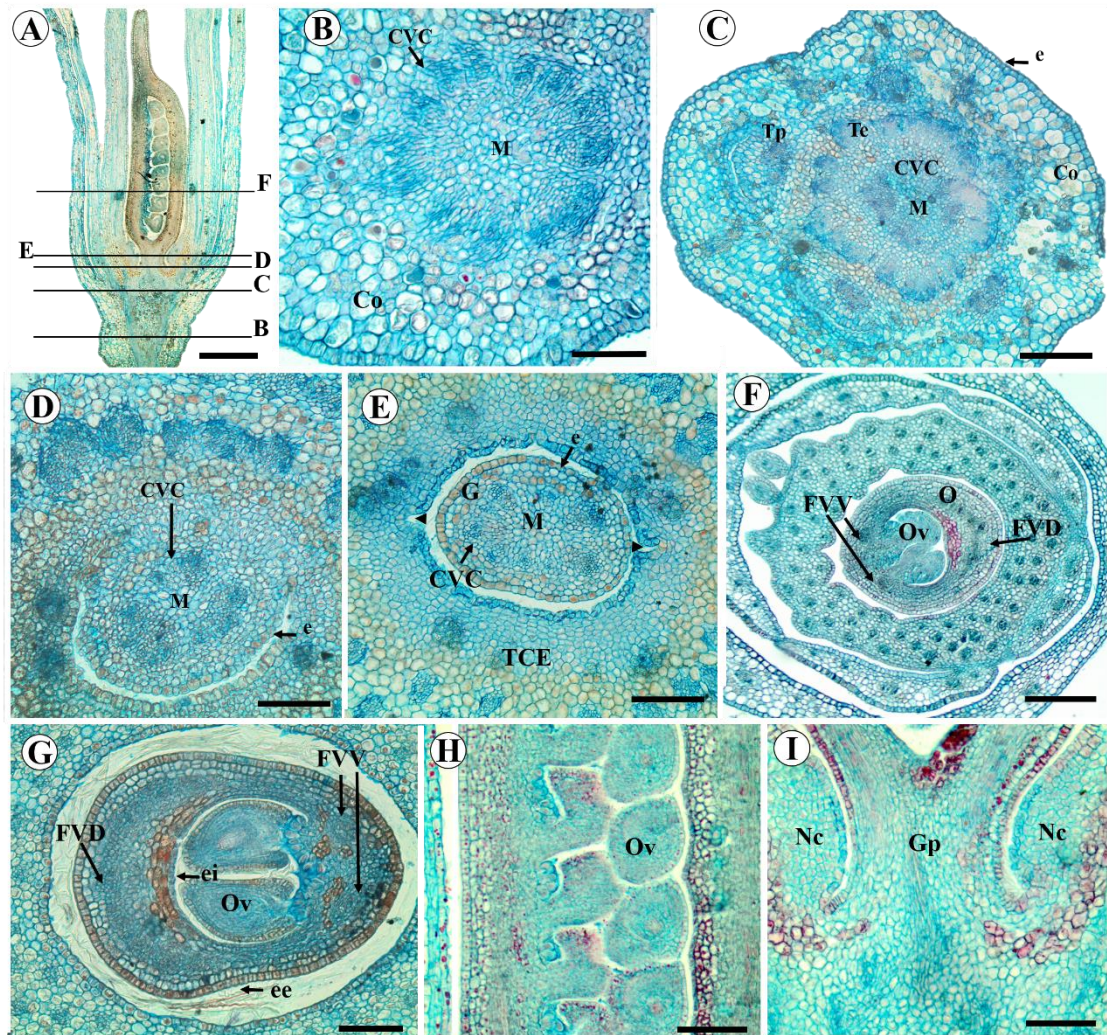


**Figura 3.** Estágios intermediários e finais do desenvolvimento floral em *Enterolobium timbouira* (microscopia eletrônica de varredura). Brácteas e sépalas foram removidas em todas as figuras, exceto na fig. H, em que há algumas sépalas. A–E, Visão polar do botão floral; F–J, Visão lateral do botão floral ou carpelo. A, Formação de 5 conjuntos de estames e 6 pétalas; B, Estames múltiplos indiferenciados; C–D, Início da formação da fenda carpelar (asterisco) e emergência de tricomas sobre a superfície externa das pétalas; E, Início da diferenciação das anteras dos estames mais externos; F–G, Fechamento da fenda carpelar e expansão da diferenciação dos estames para os verticilos mais internos; os filetes começam a se alongar enquanto a suas bases se fundem (seta); H, Início da formação do estilete e abundância de tricomas no ápice das sépalas e pétalas; I, Visão ampliada da área do retângulo na figura H, mostrando que há um pedestal abaixo do local onde a sutura carpelar se encerra; J, Carpelo pós-antese com estilete enrolado e uma base constrita localizada abaixo da sutura carpelar. Abreviações: A = estames; Ad = lado adaxial; C = carpelo; P = pétalas; S = sépalas. Barra de escala = 50 µm em A–G; 100 µm em I; 200 µm em H e J.

### *Paubrasilia echinata* - Organografia

Inflorescência racemosa, brácteas triangulares, caducas e pedicelo longo, densamente pilosos. As flores são zigomorfas, pentâmeras, com hipanto curto, dialissépalas, dialipétalas e monóclinas. Sépalas de cor marrom, reflexas, densamente cobertas por tricomas. Uma das sépalas é cuculada, cobrindo as demais no botão. Pétalas amarelas, reflexas; pétala adaxial mediana é mais interna e apresenta guias de néctar de cor vermelha (Fig. 1B) e um agrupamento de tricomas na região basal (Fig. 9M). O androceu é dialistêmone, composto por 10 estames heterodínamos, unidos pelos numerosos tricomas dos filetes, com anteras dorsifixas. Duas janelas de néctar (sensu Prenner, 2004) ou fenestrações (sensu Tucker, 1989) são formadas no lado adaxial da

flor, entre o estame oposto à pétala adaxial mediana e os outros dois estames opostos às sépalas adaxiais. O estame oposto à pétala mediana possui filete articulado. O gineceu encontra-se deslocado para o lado abaxial da flor. Gineceu (até 9 mm de comprimento), ovário (até 5 mm) densamente coberto por tricomas, com acúleos esparsos, unilocular, com 3 óvulos, elevado por um pequeno ginóforo de 1 mm. O estilete é excêntrico (sensu Radford, et al., 1974) e o estigma é truncado, côncavo e ciliado.



**Figura 4.** Estrutura anatômica vascular do botão floral de *Enterolobium timbouva* (microscopia óptica). B–F, Cinco níveis indicados em A. A, Seção longitudinal de botão floral pré-antético; B, Seção transversal do receptáculo mostrando o cilindro vascular central; C, Seção transversal do receptáculo mostrando a divergência dos traços do perianto e dos estames a partir do cilindro vascular central; D, Seção transversal da base do ginóforo, mostrando continuidade do cilindro vascular central nessa região; E, Seção transversal mostrando região do ginóforo; note estômatos na parede do tubo estaminal (ponta de seta); F, Seção transversal na região do ovário; note os filetes fundidos dos numerosos estames; G, Detalhe do ovário mostrando dois óvulos, placenta com células papilosas, dois feixes vasculares ventrais e um grande feixe dorsal; H, Seção longitudinal do ovário mostrando duas fileiras de óvulos alternos; I, Seção longitudinal mostrando ginóforo com nectário na base do tubo estaminal ao redor do ginóforo. Abreviações: Co = córtex, CVC = cilindro vascular central, e = epiderme, ee = epiderme externa, ei = epiderme interna, FVD = feixe vascular ventral, FVV = feixe vascular ventral, Gp = ginóforo, M = medula, Nc = nectário, O = ovário, Ov = óvulo, TCE = tubo corola-estame, Te = traços dos estames, Tp = traços do perianto. Barra de escala: (B, D, E, G–I) = 100  $\mu$ m, (C, F) = 200  $\mu$ m, A = 400  $\mu$ m



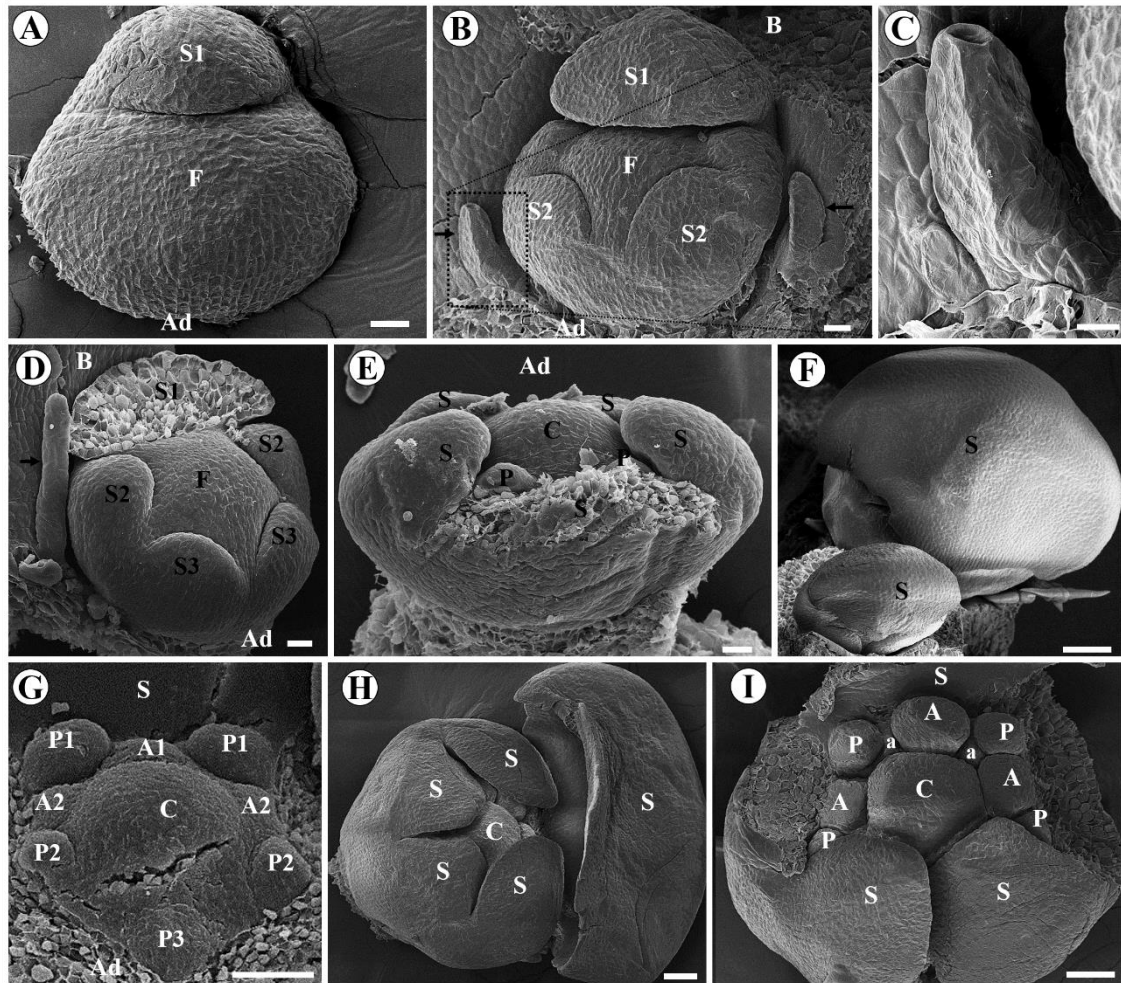
### ***Paubrasilia echinata* - Ontogenia**

As sépalas iniciam unidirecionalmente a partir do lado abaxial (fig. 8A–B). Após a iniciação de todas as sépalas, dois primórdios de pétalas emergem, alternos às sépalas abaxiais (fig. 8C) e emergem posteriormente os outros primórdios. A iniciação do carpelo ocorre, ao mesmo tempo, em que se iniciam os estames antessépalos (fig. 8D). Após estes, iniciam-se os primórdios de estames antepétalos. Os órgãos florais crescem, as sépalas encobrem o botão, em especial a sépala abaxial cuculada, que apresenta numerosos tricomas (Fig. 8 E–F, H). Quando as pétalas começam a se diferenciar, a fenda carpelar se forma (Fig. 8 G). Neste estágio, os primórdios de pétalas e estames do lado adaxial são menores do que aqueles do lado abaxial (Fig. 9A). As anteras começam a se diferenciar formando as tecas e os microsporângios e os filetes dos estames antessépalos iniciam o alongamento. Os órgãos florais se encaixam perfeitamente um no outro, como as peças de um quebra-cabeça (Fig. 9B–C). A fenda carpelar não se estende até a base do carpelo e uma constrição se forma na região localizada entre o fim da fenda carpelar e o pedestal abaixo do carpelo (Fig. 9D–E). Os óvulos se formam com o carpelo ainda aberto, antes do fechamento da fenda carpelar (Fig. 6F), que ocorre a partir do ápice do carpelo (Fig. 9G). Neste momento, tricomas emergem da superfície do carpelo, e todas as sépalas e brácteas apresentam numerosos tricomas (Fig. 9H). O ápice do carpelo, que era afilado, torna-se arredondado e os filetes dos estames antepétalos começam a se alongar (Fig. 9I); O estilete se alonga e o estigma se forma (Fig. 9I–J). Os tricomas da superfície do carpelo tornam-se mais numerosos (Fig. 9J–K). O estigma, que era côncavo, se torna oco e apresenta papilas que se curvam para o interior do carpelo (Fig. 9J–L). Nos estágios finais, tricomas emergem na base da pétala mediana adaxial (Fig. 9M) e nos filetes. Os filetes são unidos pelos tricomas. Há duas fenestrações entre os dois estames antessépalos adaxiais e um estame antepétalo adaxial. O curto hipanto se alonga e há estômatos na parede do hipanto (Fig. 9N).

### ***Paubrasilia echinata* - Anatomia**

Cortes transversais foram obtidos a partir de um botão floral jovem (Fig. 10A). No receptáculo, os traços estaminais e do perianto partem do cilindro vascular central (Fig. 10B–C). Após a partida dos últimos traços estaminais, o cilindro vascular se fecha novamente e continua até o ápice do ginóforo (Fig. 10D–E), onde os feixes se

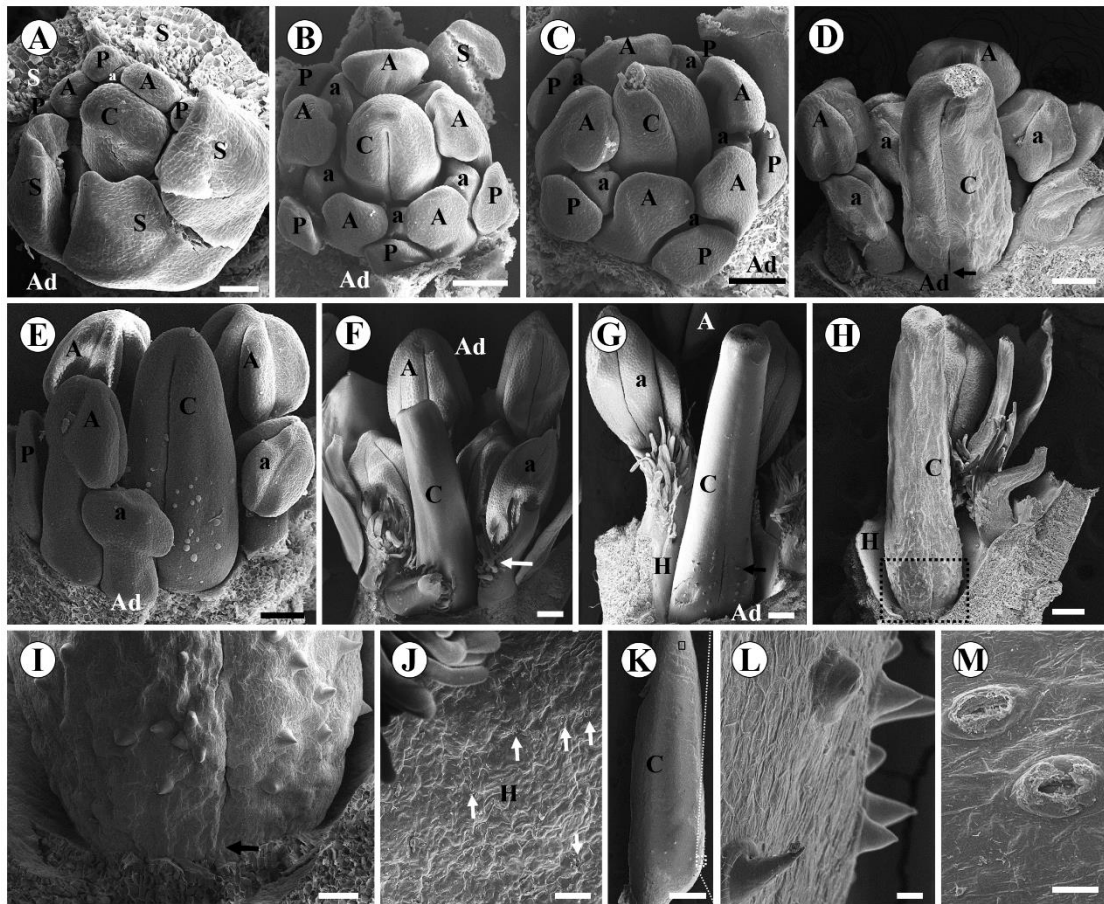
reorganizam e se agrupam para formar os dois feixes vasculares ventrais e o feixe dorsal do carpelo (Fig. 10F–G).



**Figura 5.** Organogênese floral em *Libidibia ferrea* (microscopia eletrônica de varredura). Brácteas foram removidas nas figuras A, E–I. A, E–I: Visão polar do botão floral; B–E: Visão lateral do botão floral. Os números mostram a ordem de iniciação dos primórdios. A, Iniciação da primeira sépala do lado abaxial; B, Três sépalas iniciadas unidirecionalmente; note duas glândulas semelhantes a coléteres, uma de cada lado do botão floral (setas); C, Visão ampliada da região delimitada pelo retângulo na figura B, mostrando uma glândula semelhante a coléter; D, Botão floral com todas as sépalas iniciadas e uma glândula semelhante a coléter ao lado do botão floral (seta); a sépala abaxial foi removida; E, Iniciação do carpelo juntamente com as pétalas; a sépala abaxial foi removida; F, Dois botões florais de tamanhos diferentes, envolvidos pela sépala abaxial cuculada; G, Todas as pétalas iniciadas unidirecionalmente; iniciação dos três primórdios de estames do verticilo externo (antessépalos), também de modo unidirecional; H, Prefloração imbricada do cálice; I, Iniciação dos estames do verticilo interno (antepétalos); as sépalas laterais foram removidas. Abreviações: A = estames antessépalos; Ad = lado adaxial; a = estames antepétalos; C = carpelo; F = ápice floral; P = pétala; S = sépala. Barra de escala: C = 10  $\mu$ m, (A, B, D, E) = 20  $\mu$ m, (F–I) = 50  $\mu$ m.

Cortes transversais do gineceu de botão floral pré-antético mostram que, neste estágio, o ovário apresenta projeções na epiderme (acúleos), numerosos tricomas e alguns idioblastos (Fig. 10I–K). O estilete é sólido (com tecido transmissor) e possui esparsos tricomas na epiderme unisseriada, dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal, e idioblastos (Fig. 10H). A epiderme externa do ovário é unisseriada, enquanto a epiderme

interna possui 1–3 camadas de células. O mesofilo é homogêneo, composto por cerca de 12 camadas de células isodiamétricas. Em todo o carpelo observam-se 2 feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal, mas na base do carpelo há também alguns pequenos feixes vasculares laterais, em torno do lóculo (Fig. 10I–K). O ginóforo possui epiderme unisseriada, córtex com cerca de 8 camadas de células isodiamétricas e 7–10 feixes vasculares ao redor da medula central (Fig. 10L). Entre as sépalas (na base), também há estruturas multicelulares, com tricomas, semelhantes a glândulas (Fig. 10M).

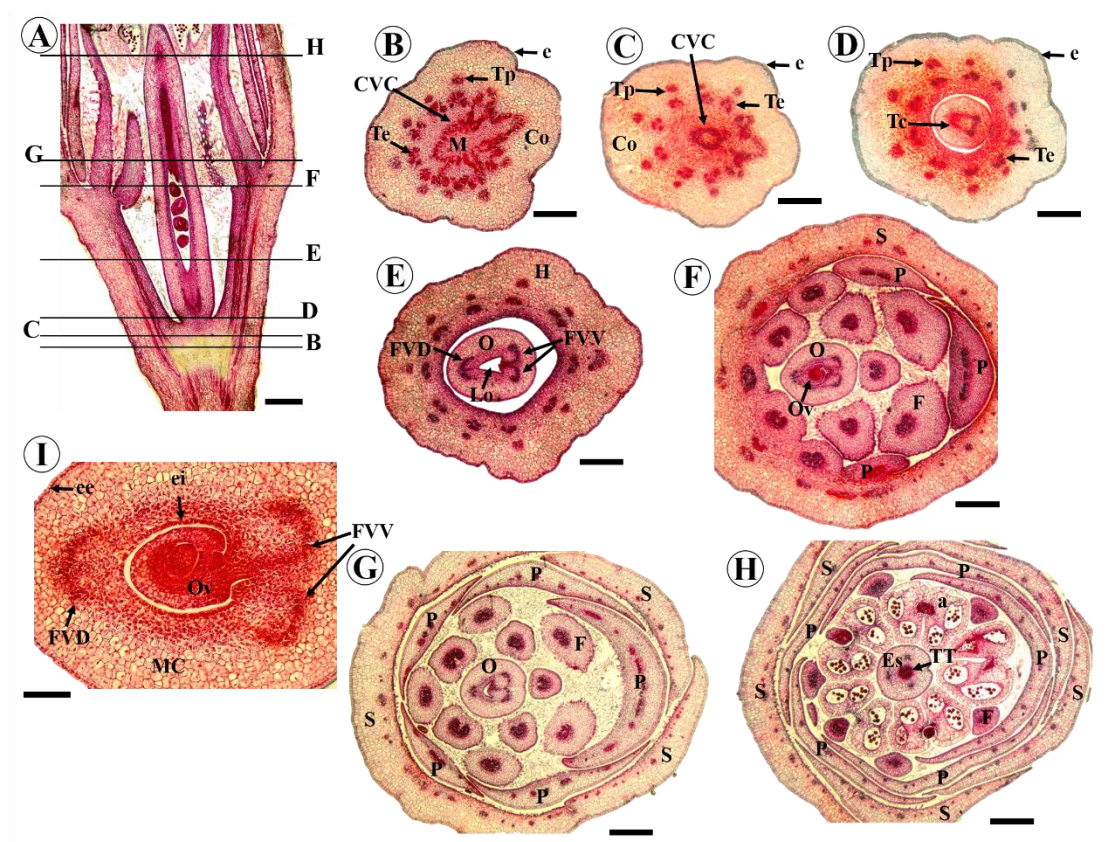


**Figura 6.** Estágios intermediários e finais do desenvolvimento floral em *Libidibia ferrea* (microscopia eletrônica de varredura). Brácteas e sépalas foram removidas em todas as figuras, exceto na figura A, em que há algumas sépalas. A, Início da formação da fenda do carpelo, cujo ápice apresenta uma ponta fina; B–C, Fechamento da fenda carpelar, diferenciação das pétalas e dos estames; as anteras se tornam bilobadas e os filetes começam a se alongar; D, A sutura da fenda carpelar se estende até a base do carpelo (seta); E, Os estames antessépalos têm aproximadamente a mesma altura do carpelo e se desenvolvem mais que as pétalas, que são menores; F, Tricomas emergem na base dos filetes (seta), o estilete se alonga e o carpelo tem aproximadamente a mesma altura dos estames antepétalos; G–H, O curto hipanto se forma, acúleos emergem na base do carpelo (seta); o estigma é truncado, côncavo e apresenta superfície papilosa; I, Visão ampliada da área delimitada pelo retângulo na figura H, mostrando os acúleos na base do carpelo e a extensão da sutura carpelar até a base do carpelo (seta); J, Setas apontam para estômatos na parede na hipanto; K, carpelo de botão floral próximo a antese com acúleos na base e estômatos na região do estilete; L, Visão ampliada da área delimitada pelo retângulo branco da figura K, mostrando em detalhe os acúleos da base do carpelo; M, Visão ampliada da área delimitada pelo retângulo preto da figura K, mostrando em detalhe os estômatos localizados no estilete. Abreviações: A = estames antessépalos; Ad = lado adaxial; a

= estames antepétalos; C = carpelo; H = hipanto; P = pétala; S = sépala. Barra de escala: (L–M)= 10 µm, (A, I–J) = 50 µm, (B–E) = 100 µm, (F–H) = 200 µm, K = 500 µm

### *Moldenhawera emarginata* - Organografia

A inflorescência é racemosa e os botões florais são obovoides. As flores são zigomorfas, pentâmeras, sem hipanto, dialissépalas, dialipétalas e monóclinas, com brácteas caducas e pedicelo longo, cobertos por tricomas ferrugíneos. As sépalas apresentam coloração marrom e são densamente cobertas por tricomas ferrugíneos na superfície externa. As pétalas são amarelas, enrugadas, unguiculadas (Fig. 1D) e pubescentes na superfície externa, ao longo da nervura central. O androceu é dialistêmone, dimórfico, com apenas um estame fértil e nove estaminódios. O conectivo da antera do estame fértil é viloso e seu filete é mais longo do que os dos estaminódios. As anteras do verticilo interno de estames são mais alongadas e os filetes são mais curtos. O gineceu (até 17 mm de comprimento) apresenta ovário (até 5 mm) densamente coberto por tricomas ferrugíneos, com 6–7 óvulos. O estilete é excêntrico (sensu Radford, et al., 1974) e o estigma truncado, oco e ciliado.

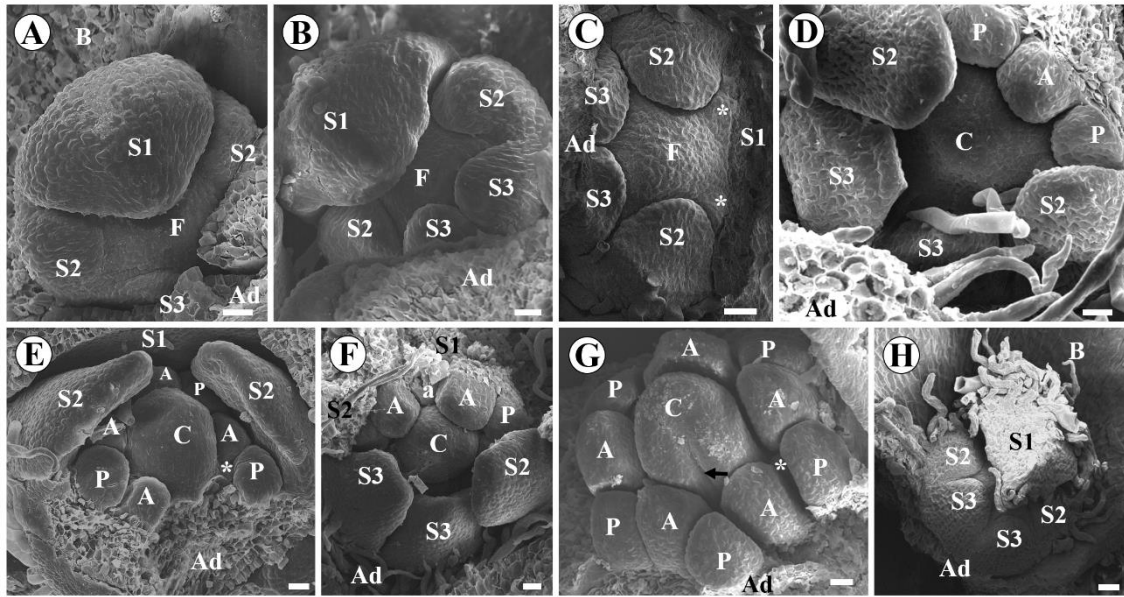


**Figura 7.** Estrutura anatômica vascular do botão floral de *Libidibia ferrea* (microscopia óptica). B–H, Sete níveis indicados em A. A, Seção longitudinal de botão floral jovem; B, Seção transversal do receptáculo mostrando a divergência dos traços estaminais e do perianto a partir do cilindro vascular central; C, Seção

transversal do receptáculo mostrando o fechamento do cilindro vascular central após a partida dos últimos traços estaminais; D, Seção transversal mostrando os três traços carpelares na base do carpelo; E, Seção transversal na região do hipanto mostrando o ovário com dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal; F–G, Seção transversal na região acima do hipanto, mostrando a continuidade dos feixes ventrais e dorsal; H, Seção transversal ao nível do estilete e das anteras, mostrando a redução dos feixes vasculares no estilete e a presença de tecido transmissor; I, Detalhe do ovário mostrando o óvulo e os feixes vasculares. Abreviações: a = antera, Co = córtex, CVC = cilindro vascular central, e = epiderme, ee = epiderme externa, ei = epiderme interna, F = filete, FVD = feixe vascular dorsal, FVV = feixe vascular ventral, H = hipanto, Lo = lóculo, M = medula, MC = mesofilo carpelar, O = ovário, Ov = óvulo, P = pétala, S = sépala, Tc = traços do carpelo, Te = traços dos estames, Tp = traços do perianto, Barra de escala: I = 50 µm, (B–H) = 300 µm, A = 400 µm.

### ***Moldenhawera emarginata* - Ontogenia**

Na inflorescência, os botões florais mais jovens se encontram no ápice e os mais velhos na base, com algumas exceções (Fig. 11A). Os botões florais se desenvolvem nas axilas das brácteas e nenhuma bractéola é formada (Fig. 11B). A iniciação das sépalas ocorre unidirecionalmente a partir do lado abaxial (Fig. 11C–D). Precocemente, tricomas emergem na superfície externa das sépalas (Fig. 11E–F). Logo após, as pétalas se iniciam, alternas às sépalas (Fig. 11G). A iniciação do primeiro estame antessépalo ocorre do lado abaxial (Fig. 11H). Os demais estames antessépalos se iniciam posteriormente, bem como os estames antepetalos e o carpelo (Fig. 12A). O começo da formação da fenda carpelar ocorre juntamente com a emergência precoce de tricomas nas laterais do carpelo (Fig. 12B–C). Tricomas também emergem na superfície externa das pétalas, as quais apresentam prefloração quincuncial, com duas pétalas totalmente internas, outras duas totalmente externas e uma pétala interno-externa (Fig. 12D). O carpelo continua a se desenvolver e a fenda permanece aberta, enquanto os estames antessépalos começam a se diferenciar com a formação das tecas e o início do alongamento dos filetes (Fig. 12E). Os óvulos iniciam com a fenda carpelar ainda aberta (Fig. 12F). Posteriormente, tricomas emergem sobre a superfície externa da antera do estame antessépalo abaxial, o qual se desenvolve mais que os outros e cobre o carpelo (Fig. 12G). A fenda carpelar se fecha e os estames antepetalos também começam a se diferenciar com a formação das tecas e o início do alongamento dos filetes (Fig. 12H). Quando os microsporângios dos estames antessépalos e antepetalos são totalmente formados, a superfície do carpelo é completamente coberta por tricomas (Fig. 12I). O único estame fértil (antessépalo abaxial) se desenvolve muito mais do que os 9 estaminódios (Fig. 12J). Nos estágios tardios, forma-se um estilete glabro e um estigma côncavo e papiloso, que posteriormente se torna oco (Fig. 12K). Na flor antética, o carpelo se apresenta com um estilete glabro, excêntrico e contorcido, e um ovário densamente piloso, elevado por um curto pedestal também piloso (Fig. 12L).



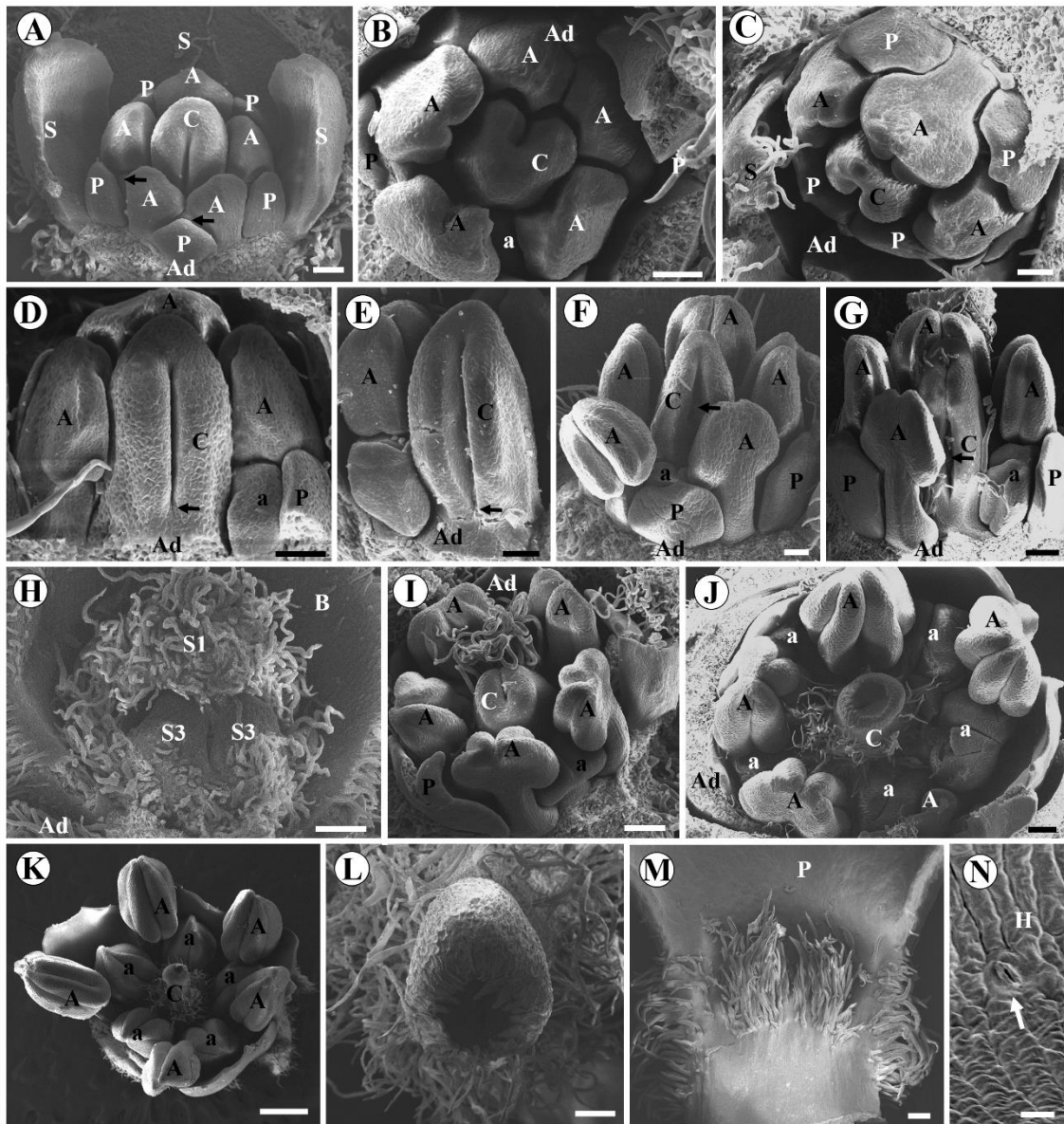
**Figura 8.** Organogênese floral em *Paubrasilia echinata* (microscopia eletrônica de varredura). Brácteas foram removidas em todas as figuras, exceto na fig. H. Todas as sépalas foram removidas na fig. G. A–D, F, H: Visão polar ou quase polar do botão floral; E, G: Visão lateral do botão floral. Os números mostram a ordem de iniciação dos primórdios. A–B, Iniciação unidirecional das sépalas a partir do lado abaxial; C, Iniciação de dois primórdios de pétalas abaxiais, alternos as sépalas; D, Iniciação do carpelo juntamente com os primórdios de estames antessépalos; a sépala abaxial foi removida; E–F, Iniciação dos estames antepétalos (asterisco); as sépalas crescem e envolvem o botão; a sépala abaxial se desenvolve mais que as outras; G, Início da formação da fenda carpelar (seta); as pétalas começam a se diferenciar; H, A sépala abaxial é cuculada e apresenta numerosos tricomas. Abreviações: A = estames antessépalos; Ad = lado adaxial; a = estames antepétalos; C = carpelo; F = ápice floral; P = pétala; S = sépala. Barra de escala: A–H = 20 µm.

### *Moldenhawera emarginata* - Anatomia

Cortes transversais foram obtidos a partir de um botão floral jovem (Fig. 13A). No receptáculo, os traços estaminais e do perianto partem do cilindro vascular central (Fig. 13B–C). Ainda no receptáculo, os feixes vasculares do cilindro central se reorganizam e se agrupam para formar os três traços carpelares (Fig. 13D), que compoem os dois feixes vasculares ventrais e o feixe dorsal do ovário (Fig. 13E–F).

Cortes transversais do gineceu de flor antética mostram que, diferente do ovário, o estilete apresenta apenas um feixe vascular dorsal. Sua epiderme é unisseriada e possui tecido transmissor (Fig. 13G). As epidermes externa e interna do ovário são unisseriadas. Há numerosos tricomas na epiderme externa, alguns em forma de T. A epiderme é papilosa na região da placenta. As células epidérmicas papilosas se estendem da placenta até a epiderme externa. O mesofilo é heterogêneo, composto por cerca de 3 camadas mais externas de células densamente coradas com safranina e outras 5–6 camadas mais internas de células pouco coradas com safranina (Fig. 13H–J). As células da epiderme interna e externa na região da sutura carpelar são papilosas. Nessa região ocorre um prolongamento

do ovário devido à expansão da placenta, com a formação de um lóbulo vascularizado na região ventral do ovário (Fig. 13I–J).



**Figura 9.** Estágios intermediários e finais do desenvolvimento floral em *Paubrasilia echinata* (microscopia eletrônica de varredura). Brácteas foram removidas em todas as figuras, exceto na fig. H. Todas as sépalas foram removidas nas fig. B, D–G e I–N. Visão polar ou quase polar do botão floral nas fig. B, C, I–K; Visão lateral do botão floral nas fig. A, D–H. A, Os primórdios de pétalas e estames do lado adaxial são menores do que aqueles do lado abaxial; as setas estão indicando os estames antepétalos; B–C, as anteras começam a se diferenciar formando as tecas e os microsporângios; os filetes dos estames antessépalos iniciam o alongamento; D, A fenda carpelar não se estende até a base do carpelo (seta); E, Uma constrição (seta) se forma na região localizada entre o fim da fenda carpelar e o pedestal abaixo do carpelo; F, Os óvulos (seta) são formados antes do fechamento da fenda carpelar; G, A fenda carpelar começa a se fechar a partir do ápice do carpelo, mas os óvulos ainda são visíveis; tricomas emergem da superfície do carpelo; H, Botão floral mostrando todas as sépalas e a bráctea com numerosos tricomas; I, O ápice do carpelo torna-se arredondado e os filetes dos estames antepétalos começam a se alongar; J–K, Alongamento do estilete, formação do estigma côncavo e papiloso; os tricomas da superfície do carpelo tornam-se mais numerosos; L, Estigma oco com papilas que se curvam para a cavidade interna; M, Agrupamento de tricomas na base da lâmina da pétala mediana adaxial; N, Estômato na parede do hipanto (seta). Abreviações: A = estames

antessépalos; Ad = lado adaxial; a = estames antepétalos; C = carpelo; H = hipanto, P = pétala; S = sépala. Barra de escala: N = 10 µm, (A–F, L) = 50 µm, (G–J, M) = 100 µm, K = 500 µm.

### Vascularização ginóforo-ovário

As plantas aqui investigadas podem ser classificadas em dois tipos de vascularização: (1) Vascularização *Enterolobium–Paubrasilia*, em que há um pedestal, que dará origem ao ginóforo, localizado abaixo da sutura carpelar, e neste ocorre a divergência dos traços carpelares (Fig. 4D–F, 10D–F); (2) Vascularização *Libidibia – Moldenhawera* sem um pedestal, portanto, a divergência dos traços carpelares ocorre no receptáculo (Fig. 7C–E, 13C–E).

## DISCUSSÃO

### Comparação entre as espécies

As quatro espécies aqui investigadas compartilham algumas características: nenhuma bractéola, flores monóclinas e pentâmeras, iniciação acrópeta entre os verticilos florais, exceto para o carpelo, e presença de dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal no ovário. Excluindo-se a única espécie mimosoide investigada, *E. timbouva*, encontramos mais semelhanças entre as outras três espécies (*P. echinata*, *M. emarginata*, *L. ferrea*), como pétalas livres, zigomorfia e iniciação unidirecional das sépalas. Além disso, o primeiro primórdio de sépala é mediano e abaxial em todas as três espécies, como ocorre na maioria dos caesalpinioides (Tucker, 1996; Tucker e Kantz, 1997). A tabela 2 compara os quatro gêneros aqui investigados com outros de seus respectivos clados, conforme Fig. 1. Os nomes dos clados seguem a denominação de Haston et al. (2005), Gagnon et al. (2016) e Koenen et al. (2020).

De modo geral, os legumes mimosoides do clado Ingoid apresentam flores actinomorfas, com cálice gamossépalo, corola gamopétala e androceu na maioria monadelfo (exceto *Acacia* Mill.). Embora suas flores sejam radialmente simétricas, com poucas especializações, o grupo todo é derivado (Tucker, 2003). As flores mimosoides diferem de outras leguminosas na posição dos órgãos, porque a sépala no plano sagital mediano está no lado adaxial (Tucker, 1988; Ramírez-Domenech e Tucker, 1990; Derstine e Tucker, 1991), enquanto em outras Caesalpinioideae e em Papilionoideae, a sépala mediana está no lado abaxial e a pétala mediana no lado adaxial (Tucker, 1996; Tucker e Kantz, 1997, Rodrigues e Gomes, 2024). *E. timbouva* segue o mesmo padrão



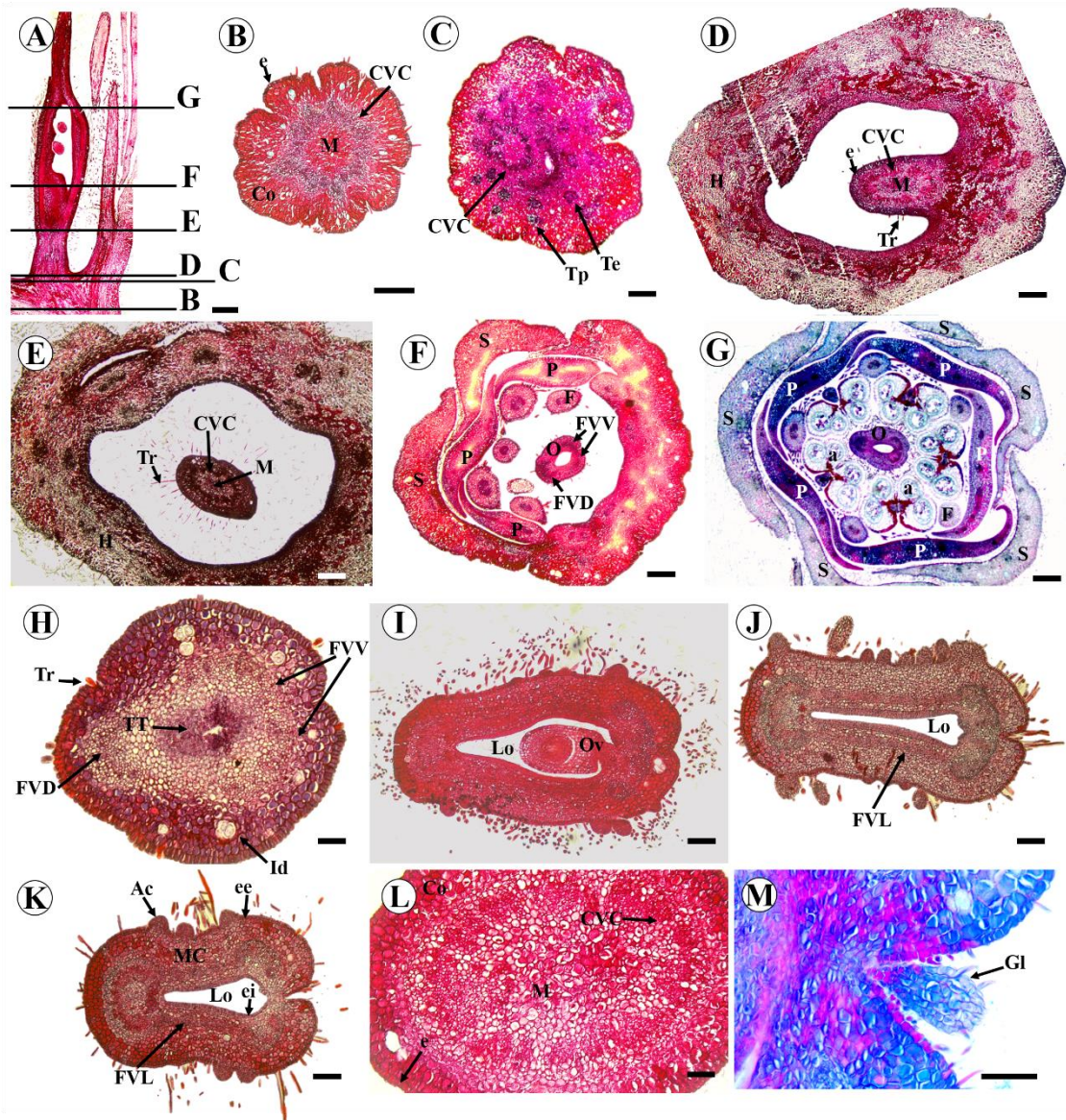
dos outros mimosoides, mas a sépala mediana adaxial corresponde à segunda sépala iniciada, como ocorre em *Adenantha microsperma* Teijsm. & Binn (Ramírez-Domenech e Tucker, 1990). A falta de uma pétala na posição adaxial mediana pode suprimir nos mimosoides a tendência à zigomorfia que prevalece entre os papilionoides e em muitos caesalpinioides (Tucker, 2003).

A formação do cálie em legumes mimosoides geralmente apresenta quatro padrões: bidirecional, helicoidal, simultânea e meristema em anel, dos quais o modo helicoidal é o mais comum e primitivo (Ramírez-Domenech e Tucker, 1990). Os quatro padrões de iniciação foram observados nos legumes mimosoides do clado Ingoid, conforme Tabela 1. O padrão helicoidal foi o modo de iniciação encontrado em *E. timbouva*, mas com duas variações, o modo convencional e o modo helicoidal modificado, este último semelhante a algumas espécies de *Tachigali* Aubl. (Casanova et al., 2022). A iniciação das pétalas é uniformemente simultânea em mimosoide (Ramírez-Domenech e Tucker 1990).

A iniciação dos estames em *E. timbouva* ocorre sobre um meristema em anel e é semelhante a algumas espécies de *Acacia* (Gómez-Acevedo et al., 2007; Prenner 2011). Um meristema em anel é uma crista circular na qual numerosos estames podem ser iniciados. Essa inovação no desenvolvimento dos estames de alguns mimosoides produz numerosos órgãos adicionais, além dos 21 encontrados nas flores da maioria das Caesalpinioideae e Papilionoideae (Tucker, 2003).

Em *E. timbouva* foi possível observar a presença de nectário floral. Os nectários dos legumes mimosoides, em geral, são receptaculares intra-estaminais, localizados entre as bases dos filetes e a base do ovário ou do ginóforo, mas também podem ser encontrados nas bases fundidas dos filetes, que por sua vez, podem estar fundidos com a corola (Ancibor, 1969). Este último caso é o que ocorre em *E. timbouva*, em que um disco lobado é formado na base dos filetes, também observado em *Parkia multijuga* Benth. (Freitas et al., 2022). Além disso, estômatos foram observados na parede do tubo basal formado pela fusão dos filetes em *E. timbouva*.

Apesar de não observarmos um nectário estruturado em *P. echinata*, a presença de estômatos na parede do hipanto, as fenestrações e a pétala mediana atrativa com uma mancha vermelha são indicativos da presença de néctar. Confirmando essa hipótese, Borges et al. (2009) observaram a presença de néctar na região do hipanto, em torno do ginóforo em *P. echinata*.



**Figura 10.** Estrutura anatômica vascular do botão floral de *Paubrasilia echinata* (microscopia óptica). B–G, Seções transversais do botão floral em seis níveis indicados em A. H–L, seções transversais do gineceu, ginóforo e glândula do cálice. A, Seção longitudinal de botão floral jovem; B, Seção transversal do receptáculo mostrando o início da divergência dos traços estaminais e do perianto a partir do cilindro vascular central; C, Seção transversal do receptáculo mostrando o final da divergência dos traços estaminais e do perianto a partir do cilindro vascular central; D, Seção transversal mostrando a continuidade do cilindro vascular na base do ginóforo, que possui tricomas em sua superfície; E, Seção transversal na região do hipanto, mostrando a continuidade do cilindro vascular no ápice do ginóforo; F, Seção transversal na região acima do hipanto, mostrando o ovário com dois feixes vasculares ventrais e um dorsal; G, Seção transversal ao nível das anteras, mostrando a continuidade dos feixes vasculares ventrais e dorsal no ápice do ovário; H, Detalhe do estilete sólido, mostrando dois feixes vasculares ventrais e um dorsal, tecido transmissor, tricomas e idioblastos; I–K, Seções transversais mostrando detalhes do ovário com projeções da epiderme (acúleos) e tricomas, dois feixes dorsais, um feixe ventral e alguns feixes laterais na base do ovário (J, K); L, Seção transversal do ginóforo mostrando cilindro vascular central, medula, córtex e epiderme; M, Seção transversal mostrando glândula com tricomas entre sépalas. Abreviações: Ac = acúleos, a = antera, Co = córtex, CVC = cilindro vascular central, e = epiderme, ee = epiderme externa, ei = epiderme interna, F = filete, FVD = feixe vascular dorsal, FVV = feixe vascular ventral, Gl = glândula, H = hipanto, Lo = lóculo, M = medula, MC = mesofilo carpelar, O = ovário, Ov = óvulo, P = pétala, S = sépala, Tc = traços do carpelo, Te = traços dos estames. TT = tecido transmissor. Barra de escala: (H, L, M) = 50  $\mu$ m, (I, J, K) = 100  $\mu$ m, (B–G) = 200  $\mu$ m, A = 500  $\mu$ m.

**Tabela 2.** Comparação dos caracteres de desenvolvimento e morfoanatômicos de espécies caesalpinioides investigadas neste estudo e outras filogeneticamente relacionadas.

Clado	Caesalpinia					Tachigali	Moldenhawera	Dimorphandra
	<i>Libidibia</i> <sup>a</sup>	<i>Paubrasilia</i> <sup>b</sup>	<i>Haematoxylum</i> <sup>c</sup>	<i>Caesalpinia</i> <sup>d</sup>	<i>Tara</i> <sup>e</sup>	<i>Tachigali</i> <sup>f</sup>	<i>Moldenhawera</i> <sup>g</sup>	<i>Dimorphandra</i> <sup>h</sup>
<b>Cálice</b>	Levemente fundidas na base Sépala abaxial cuculada	Diassépalo Sépala abaxial cuculada	Diassépalo ou gamossépalo Sépala abaxial cuculada	Dialissépalo Sépala abaxial cuculada	Dialissépalo Sépala abaxial cuculada	Dialissépalo Sépala abaxial cuculada	Dialissépalo	Gamossépalo
<b>Corola</b>	Dialipétala	Dialipétala	Dialipétala	Dialipétala	Dialipétala	Dialipétala	Dialipétala	Dialipétala
<b>Simetria floral</b>	Zigomórfica	Zigomórfica	Zigomórfica ou actinomórfica	Zigomórfica	Zigomórfica	Actinomórfica ou zigomórfica	Zigomórfica	Actinomorfa
<b>Androceu</b>	10 dialistêmone Filetes vilosos	10 estames unidos por tricomas, com fenestrações	10 estames unidos por tricomas, com fenestrações	Dialistêmone 10 Filetes vilosos	Dialistêmone 9 Filetes vilosos	Dialistêmone 10 Filetes vilosos	Dialistêmone, dimórfico 1 estame fértil	5 estames férteis
<b>Estaminoides</b>	0	0	0	0	0	0	9	5
<b>Iniciação sépalas</b>	Unidirecional	Unidirecional	Bidirecional	Unidirecional	Unidirecional	Helicoidal	Unidirecional	Helicoidal
<b>Iniciação pétalas</b>	Unidirecional	-	Bidirecional/ unidirecional	Unidirecional	Unidirecional	Helicoidal	-	Simultânea
<b>Iniciação estames</b>	Unidirecional (verticilo interno)	-	Bidirecional/ unidirecional (antessépalos) Unidirecional (antepétalos)	Unidirecional	Unidirecional	Unidirecional	-	-

Clado	Caesalpinia					Tachigali	Moldenhawera	Dimorphandra
	<i>Libidibia</i> <sup>a</sup>	<i>Paubrasilia</i> <sup>b</sup>	<i>Haematoxylum</i> <sup>c</sup>	<i>Caesalpinia</i> <sup>d</sup>	<i>Tara</i> <sup>e</sup>	<i>Tachigali</i> <sup>f</sup>	<i>Moldenhawera</i> <sup>g</sup>	<i>Dimorphandra</i> <sup>h</sup>
<b>Iniciação carpelo</b>	Com pétalas	Com estames antessépalos	Com pétalas	Antes dos últimos estames antepétalos	Antes dos últimos estames antepétalos	Com estames antessépalos	Com estames	Com estames antessépalos
<b>Ovário</b>	Glabro	Piloso	Glabro/piloso	Glabro	piloso	Piloso	Piloso	glabro
<b>Óvulos</b>	Com acúleos 04	Com acúleos 03	2–3	-	-	-	6–7	20
<b>Ginóforo</b>	Ausente	Curto piloso	Curto Glabro	ausente	-	curto	Ausente piloso	-
<b>Hipanto</b>	curto	curto	Curto	curto	-	Tubular ou cupular	Ausente	-
<b>Nectário</b>	-	hipantial	-	-	-	-	-	Disco nectarífero

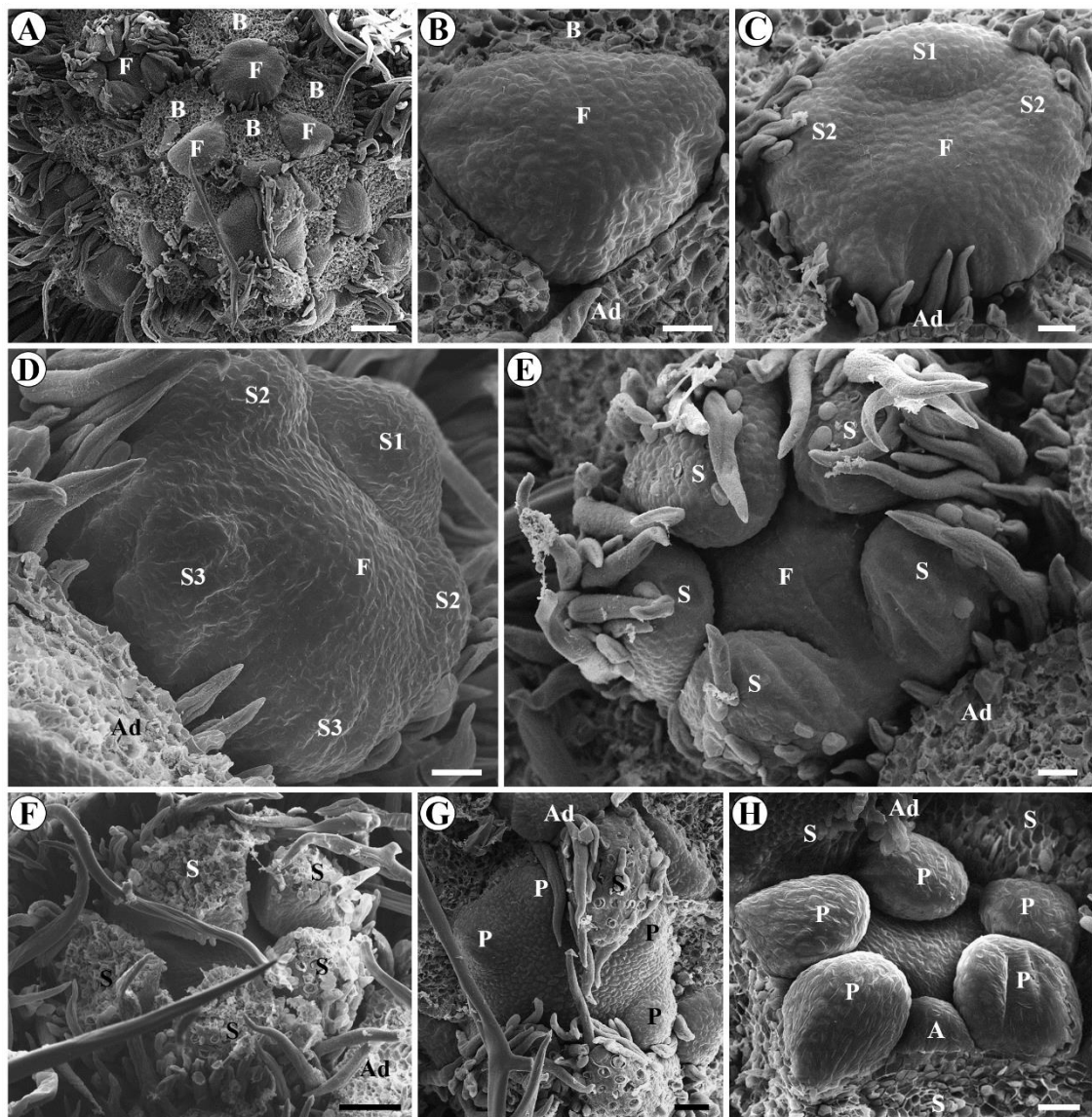
Tabela 2, part 2. Continuação

Clado	Ingoid				
	Gênero	<i>Enterolobium</i> <sup>i</sup>	<i>Acacia</i> <sup>j</sup>	<i>Calliandra</i> <sup>k</sup>	<i>Zapoteca</i> <sup>l</sup>
<b>Cálice</b>	gamossépalo	gamossépalo	gamossépalo	gamossépalo	gamossépalo
<b>Corola</b>	gamopétala	gamopétala	gamopétala	gamopétala	gamopétala
<b>Simetria floral</b>	actinomórfica	actinomórfica	actinomórfica	actinomórfica	actinomórfica
<b>Androceu</b>	~80 Monadelfo	Mais de 500 estames livres	10 Monadelfo	- Monadelfo	-
<b>Estaminoides</b>	0	0	0	0	
<b>Iniciação sépalas</b>	Variável Helicoidal a helicoidal modificado	Meristema em anel	Unidirecional	Simultânea	Bidirecional
<b>Iniciação pétalas</b>	Simultânea	Simultânea	Simultânea	Simultânea	Simultânea
<b>Iniciação estames</b>	Meristema em anel	Meristema em anel	Helicoidal	-	-
<b>Iniciação carpelo</b>	Com terceiro a quarto conjunto de estames	Antes da formação dos últimos estames Simultânea	Com estames antessépalos	-	-
<b>Ovário</b>	glabro	3–7 Glabro	glabro	-	-
<b>Óvulos</b>	16	8	-	-	
<b>Ginóforo</b>	Curto Glabro	curto	Ausente	Ausente	-
<b>Hipanto</b>	Ausente	-	Ausente	-	-
<b>Nectário</b>	Intra-estaminal	-	-	-	-

**Nota:** Informação ou caráter ausente (-). As espécies com suas respectivas fontes de estudo: a. *Libidibia ferrea* (neste estudo); b. *Paubrasilia echinata* (neste estudo); c. *Haematoxylum campechianum* L. e *H. brasiletto* H.Karst. (Tucker and Kantz, 1997); d. *Caesalpinia cassioides* Willd. e *C. pulcherrima* (L.) Sw. (Tucker *et al.*, 1985); e. *Tara vesicaria* (L.) Molinari, Sánchez Och. & Mayta (Tucker *et al.*, 1985); f. *Tachigali denudata* (Vogel) Oliveira-Filho, *T. paratyensis* (Vell.) H.C.Lima e *T. spathulipetala* L.G.Silva, L.J.T.Cardoso, D.B.O.S.Cardoso & H.C.Lima (Casanova *et al.*, 2020, 2022); g. *Moldenhawera emarginata* (neste estudo); h. *Dimorphandra mollis* Benth. (Barros *et al.*, 2017b); i. *Enterolobium timbouva* Mart. (neste estudo) j. *Acacia celastrifolia* Benth. (Prenner., 2011); k. *Calliandra angustifolia* Spruce ex Benth. (Prenner, 2004); l. *Zapoteca portoricensis* (Jacq.) H.M.Hern. (Ramirez-Domenech and Tucker, 1990); m. *Wallaceodendron celebicum* Koord. (Ramirez-Domenech and Tucker, 1990).

As espécies do grupo *Caesalpinia* (Gagnon et al., 2016) apresentadas na tabela 2, em geral, apresentam flores zigomórficas, com cálice dialissépalo, corola dialipétala e estames livres com filetes vilosos. A presença de uma sépala cuculada abaxial é um dos caracteres morfológicos distintivos e notáveis da tribo *Caesalpinieae* (Polhill e Vidal, 1981). A iniciação das sépalas é unidirecional a partir do lado abaxial em todas as espécies do grupo *Caesalpinia* da tabela 2, exceto em *Haematoxylum* L., que possui iniciação de sépalas bidirecional, incomum em *Caesalpinioideae*. *M. emarginata* também apresenta iniciação unidirecional das sépalas. *Tachigali* e *Dimorphandra mollis* Benth. compartilham a iniciação helicoidal das sépalas com os mimosoides. De acordo com Kantz (1996), a organogênese em cada verticilo em *Caesalpinioideae* varia muito, desde o padrão completamente helicoidal até completamente unidirecional, principalmente em espécies do grupo *Caesalpinia*. A ordem completamente unidirecional é a mais comum em *Papilionoideae* e é considerada o modo mais especializado entre as leguminosas (Tucker, 2003). A iniciação do carpelo ocorre concomitante com os estames antessépalos ou últimos antepétalos, exceto em *L. ferrea*, em que ocorre juntamente com as pétalas.

Em *Caesalpinioideae*, os órgãos no mesmo verticilo são inicialmente semelhantes, exceto pela sépala abaxial cuculada, que é maior que as demais em algumas espécies. Em flores radialmente simétricas, os órgãos continuarão a se desenvolver semelhantemente até a antese, como em *Dimorphandra mollis* (Barros et al., 2017b) e algumas espécies de *Haematoxylum* (Tucker e Kantz, 1997) e *Tachigali* (Casanova et al., 2022). Nas outras caesalpiníoides com simetria zigomórfica, os órgãos do mesmo verticilo diferenciam-se nos estágios tardios do desenvolvimento. Características especializadas, como a formação de hipanto, alongamento do ginóforo, emergência de tricomas e acúleos e diferenciação de estames heteromórficos são comumente expressas nos estágios tardios (Tucker, 2003). A diferenciação entre estaminódios e estames férteis ocorre em *M. emarginata* e *Dimorphandra mollis* (Barros et al., 2017b). Outros exemplos de estames heterogêneos ocorrem nas espécies dialioides *Labichea lanceolata* Benth. e *Petalostylis labicheoides* R.Br. (Tucker, 1998). A espécie cercidoide *Bauhinia divaricata* L. (Tucker, 1988) possui um grande estame funcional e nove estaminódios, semelhante a *M. emarginata*. Os estaminódios desempenham um papel importante na evolução floral, uma vez que eles são um reflexo do dinamismo do androceu (e da flor) em resposta às mudanças nas condições ambientais (Ronse de Craene e Smets, 2001).



**Figura 11.** Organogênese floral em *Moldenhawera emarginata* (microscopia eletrônica de varredura). Brácteas foram removidas em todas as figuras. Todas as sépalas foram removidas na fig. H. Visão polar ou quase polar do botão floral nas fig. B, C, E–G; Visão lateral do botão floral nas fig. D e H. Os números mostram a ordem de iniciação dos primórdios. A, Visão polar da inflorescência mostrando o desenvolvimento das flores nas axilas das brácteas; B, Meristema floral na cicatriz de bráctea, antes da iniciação dos órgãos florais; C–D, Iniciação unidirecional das sépalas a partir do lado abaxial; E–F, Emergência precoce de tricomas na superfície externa das sépalas; G, Iniciação das pétalas; H, Iniciação do primeiro estame antessépalo a partir do lado abaxial. Abreviações: A = estames antessépalos; Ad = lado adaxial; B = Bráctea; F = ápice floral; P = pétala; S = sépala. Barra de escala: (B–E) = 20 µm, (G, H) = 30 µm, F = 50 µm, A = 100 µm.

Outra característica notável das flores de *Moldenhawera* é a semelhança com espécies neotropicais da família Malpighiaceae, assim como outros gêneros caesalpinioides, que possuem uma pétala adaxial mediana com uma garra bem desenvolvida (Cowan, 1981). Sazima et al. (2009) e Queiroz et al. (2023) sugerem uma convergência funcional ou um potencial mimetismo floral com a pétala mediana das Malpighiaceae. As abelhas visitariam as flores caesalpinioides sob a impressão

equivocada de disponibilidade de óleo (presente apenas em Malpighiaceae), fazendo posteriormente a transição para a coleta de pólen (Queiroz et al., 2023). Tricomas em forma de T, característicos de Malpighiaceae (Gates, 1982; Souto e Oliveira, 2012), é outra suposta convergência evolutiva de *Moldenhawera* com Malpighiaceae. *M. emarginata* é um ótimo exemplo de desenvolvimento de morfologias díspares associadas à adaptação aos tipos de polinizadores (Queiroz et al., 2023).

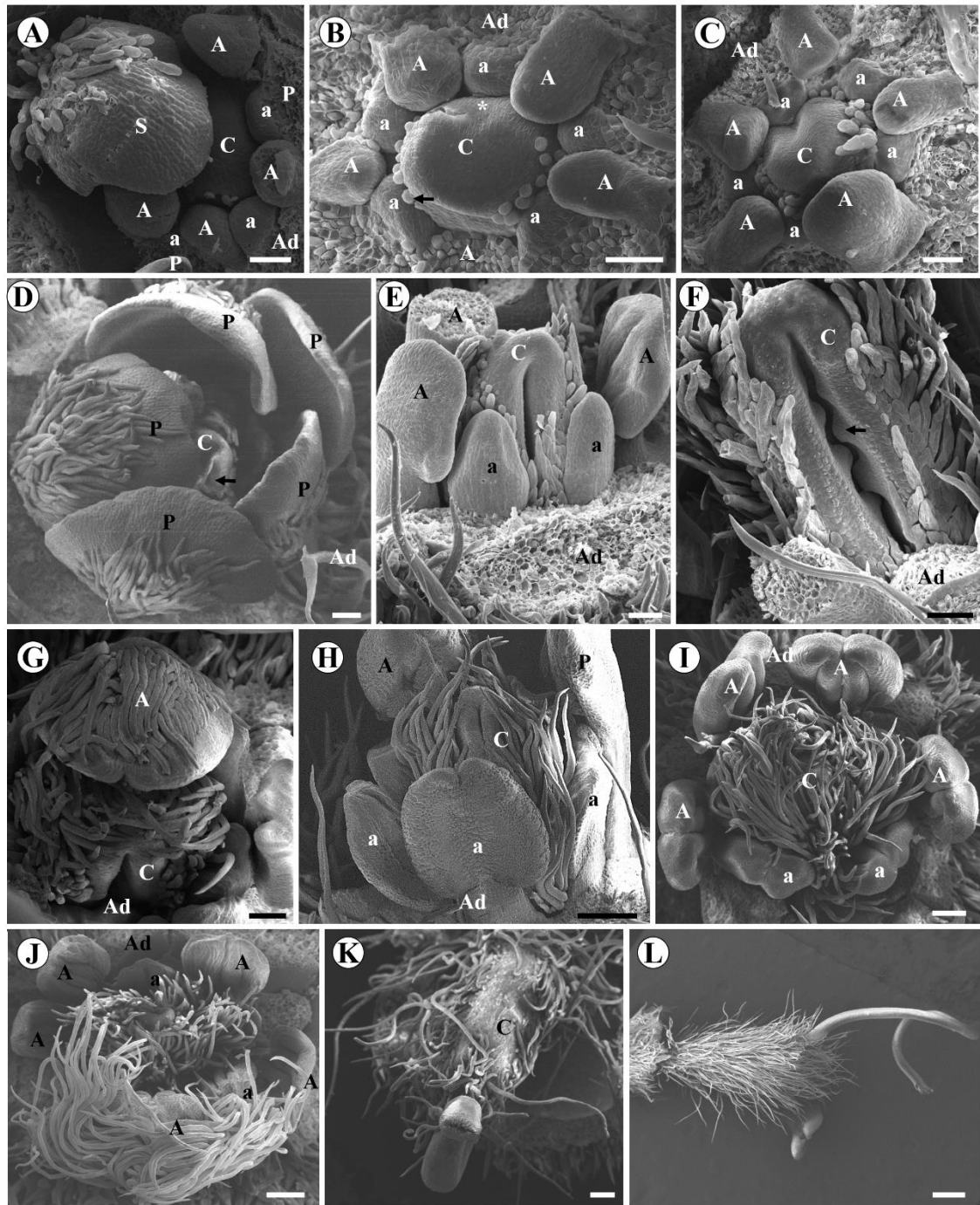
*Moldenhawera emarginata* compartilha algumas características com espécies do gênero *Tachigali*. A emergência de tricomas nas sépalas e no carpelo de *M. emarginata* ocorre precocemente, nos estágios intermediários do desenvolvimento, da mesma forma que em *Tachigali* (Casanova et al., 2022). Outro caráter compartilhado por essas espécies se refere ao padrão de prefloração. As pétalas de Caesalpinioideae, em geral, tornam-se imbricadas em um padrão de prefloração denominado coclear ascendente, em que as margens das pétalas da quilha sobrepõem as margens adjacentes das asas, e as margens das asas sobrepõem as margens adjacentes do estandarte ou vexilo, que, portanto, é a pétala mais interna (Tucker, 2003). Entretanto, *M. emarginata* e *Tachigali* apresentam um padrão imbricado diferenciado, do tipo quincuncial, em que a pétala correspondente ao estandarte e uma das pétalas da quilha são internas, enquanto as pétalas correspondentes às asas são externas. A outra pétala da quilha é interna-externa (Casanova et al., 2022).

*Paubrasilia echinata* também compartilha alguns caracteres morfológicos com outra espécie do grupo Caesalpinia, *Haematoxylum brasiletto* H.Karst.: hipanto e ginóforo curtos, filetes mantidos unidos por tricomas, fenestrações na coluna estaminal e lâmina vexilar pilosa na base, lateral e adaxialmente (Tucker e Kantz, 1997). Em *P. echinata*, os filetes adaxiais são curvados, formando duas fenestrações, por onde penetram os polinizadores. Kantz (1996) relata que fenestrações são comuns em espécies de *Caesalpinia* e ocasionais em outras espécies da tribo Caesalpinieae. A presença de fenestrações no androceu dessas espécies caesalpiníoides representa uma provável convergência evolutiva com Papilionoideae (Tucker, 1987; Klitgaard, 1999; Prenner, 2004; capítulo 2 deste estudo).

Outra provável convergência evolutiva entre espécies caesalpiníoides e papilioníoides é a presença de glândulas semelhantes a coléteres na axila das brácteas (Klitgaard, 1999; Mansano e Teixeira, 2008; Barros et al., 2017a; Bento et al., 2021; Rodrigues e Gomes, 2024). Essas glândulas foram observadas neste estudo em *L. ferrea* e também foram detectadas por Barros et al. (2017a) nas espécies caesalpiníoides *Cassia*



*fistula* e *Tetrapleura tetraptera* (Schumach. & Thonn.) Taub. (clado mimosoide). A função de tais glândulas provavelmente está associada a proteção dos meristemas em desenvolvimento contra a dessecação (Thomas, 1991) e o ataque de patógenos (Miguel et al. 2006).



**Figura 12.** Estágios intermediários e finais do desenvolvimento floral em *Moldenhawera emarginata* (microscopia eletrônica de varredura). Brácteas foram removidas em todas as figuras. Sépalas foram removidas em todas as figuras, exceto na fig. A, em que uma sépala foi mantida. Pétalas foram removidas em todas as figuras, exceto nas fig. D e H; nesta última uma pétala foi mantida. Visão polar ou quase polar do botão floral ou carpelo nas fig. A–D, G, I–K. Visão lateral do botão floral ou carpelo nas fig. E, F, H e L. A, Carpelo, estames antessépalos e antepétalos iniciados; B–C, Início da formação da fenda carpelar

(asterisco) e emergência de tricomas nas laterais do carpelo (seta); D, Pétalas com tricomas na superfície externa; prefloração quincuncial; a fenda carpelar está voltada para a pétala interna adaxial. E, O carpelo se desenvolve e a fenda continua aberta; os estames antessépalos começam a se diferenciar com a formação das tecas e o início do alongamento dos filetes; o estame antessépalo abaxial foi removido; F, Fenda carpelar aberta na iniciação dos óvulos (seta); G, Tricomas emergem sobre a superfície externa da antera do estame antessépalo abaxial, o qual se desenvolve mais que os outros e cobre o carpelo; H, A fenda carpelar se fecha e os estames antepétalos começam a se diferenciar com a formação das tecas e o início do alongamento dos filetes; I, Carpelo totalmente coberto por tricomas e todos os estames diferenciados; o estame antessépalo abaxial foi removido; J, O estame antessépalo abaxial se desenvolve muito mais que os outros estames e cobre o carpelo. K, Alongamento do estilete e formação do estigma oco e papiloso. L, Carpelo de flor antética com ovário piloso e estilete glabro e retorcido. Abreviações: A = estames antessépalos; Ad = lado adaxial; a = estames antepétalos; C = carpelo; P = pétala; S = sépala. Barra de escala: (A–G) = 50 µm, (H–K) = 100 µm, L = 500 µm.

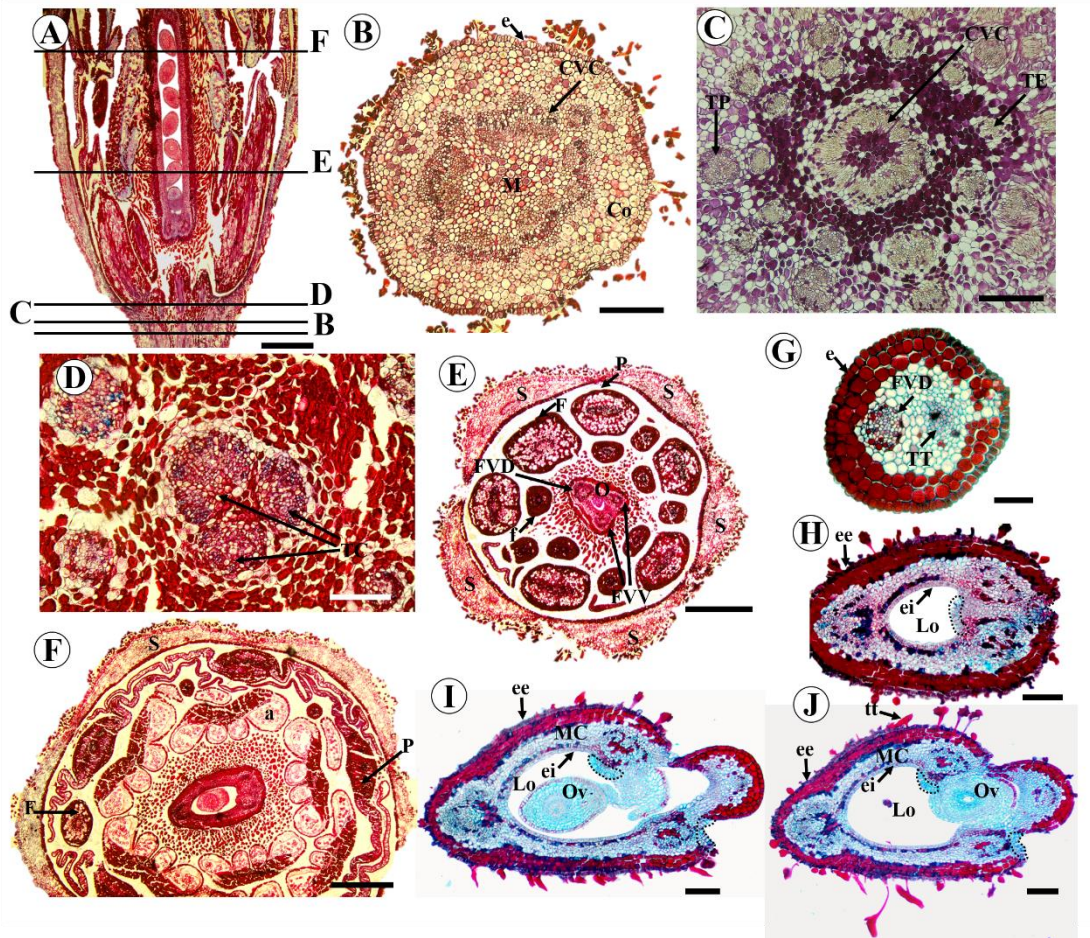
### Desenvolvimento do carpelo e do ginóforo

Em geral, nas leguminosas, os carpelos se formam como uma cúpula no centro do ápice floral. A iniciação do carpelo é precoce, por ocorrer concomitantemente com as pétalas ou estames (Tucker, 2003). À medida que o carpelo se desenvolve, as suas margens laterais crescem e curvam-se, formando uma fenda na superfície adaxial (ventral). As margens se aproximam uma da outra, de uma forma conduplicada, até se fundirem (Tucker, 1994).

As margens da fenda longitudinal mediana do carpelo começam geralmente a fechar-se no meio do comprimento e só mais tarde as extremidades superior e inferior fundem-se (Endress, 2015). Diferente desse padrão comum em angiospermas, em *P. echinata* o fechamento da fenda carpelar se inicia no ápice do carpelo. Em algumas espécies caesalpiníoides, bem como em detariíoides e em outras famílias botânicas, a fusão das margens do carpelo ocorre após a iniciação dos óvulos (Tucker e Kantz, 2001). Tucker e Kantz (1997) explicam essa condição como uma heterocronia, uma mudança no tempo de expressão entre os eventos de fusão marginal da fenda carpelar e a iniciação do óvulo. Essa condição foi observada neste estudo nas espécies *M. emarginata* e *P. echinata* e pode representar um traço menos derivado, uma vez que também ocorre em monocotiledôneas (Remizowa et al., 2006).

A linha da sutura carpelar se estende longitudinalmente na superfície ventral do carpelo, abrangendo estigma, estilete e ovário. Essa linha marca a zona plicada do carpelo (Endress, 2015). Mas em algumas leguminosas a sutura carpelar não se estende até a base do carpelo, e uma base cilíndrica, semelhante a um pedestal, é observada na base do carpelo. Tucker (1998) sugere que essa condição caracteriza o tipo de carpelo ascidiado, diferente da forma plicada, em que a fenda se estende até a base do carpelo, e não há base cilíndrica. Para Paulino et al. (2014), essa característica corresponde a um tipo

intermediário de morfologia do carpelo, com uma zona plicada distal e uma pequena zona ascidiada proximal.



**Figura 13.** Estrutura anatômica vascular do botão floral de *Moldenhawera emarginata* (microscopia óptica). B–F, Seções transversais do botão floral jovem em cinco níveis indicados em A. G–J, Seções transversais do gineceu de flor antética. A, Seção longitudinal do botão floral jovem; B, Seção transversal do receptáculo mostrando o início da divergência dos traços estaminais e do perianto a partir do cilindro vascular central; C, Seção transversal do receptáculo mostrando o final da divergência dos traços estaminais e do perianto a partir do cilindro vascular central; D, Seção transversal mostrando a divergência dos traços carpelares no receptáculo; E, Seção transversal mostrando os dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal no ovário; F, Seção transversal ao nível das anteras, mostrando a continuidade dos feixes vasculares ventrais e dorsal no ovário; G, Detalhe do estilete mostrando apenas um feixe vascular dorsal e o tecido transmissor; H, Seção transversal mostrando região do ovário sem óvulo com dois feixes dorsais e um feixe ventral, presença de tricomas, alguns em forma de T; células papilosas na epiderme interna e externa, na região da sutura carpelar (linha pontilhada); I–J, Seções transversais da região mediana do ovário, mostrando o óvulo e a expansão da placenta para a região ventral do ovário; linha pontilhada está delimitando a região papilosa das epidermes interna e externa. Abreviações: a = antera, Co = córtex, CVC = cilindro vascular central, e = epiderme, ee = epiderme externa, ei = epiderme interna, F = filete do estame fértil, f = filete de estaminódio, FVD = feixe vascular dorsal, FVV = feixe vascular ventral, Lo = lóculo, M = medula, MC = mesofilo carpelar, O = ovário, Ov = óvulo, P = pétala, S = sépala, Tc = traços do carpelo, Te = traços dos estames, Tp = traços do perianto, TT = tecido transmissor, tt = tricomas em T. Barra de escala: G = 50 µm, D, H–J = 100 µm, (B, C) = 200 µm, (A, E, F) = 400 µm.

Nas angiospermas que apresentam carpelos com zona plicada e ascidiada, o comprimento e a natureza das duas zonas variam. Em alguns carpelos, a zona plicada é longa e fértil, enquanto a zona ascidiada é curta e estéril. Em outros carpelos, a zona

plicada é curta e estéril, enquanto a zona ascidiada é longa e fértil. E alguns carpelos têm ambas as zonas férteis (Remizowa e Sokoloff, 2023). Os estudos anatômicos realizados até o momento em Fabaceae mostram que a parte plicada é sempre fértil enquanto a base cilíndrica é estéril (Rodrigues e Gomes, 2024; Capítulo 2 deste estudo). A zona plicada apresenta lóculo e geralmente há uma epiderme nítida entre as células parenquimáticas do mesofilo, na região da sutura carpelar, evidenciando a região de fusão pós-gênita das margens do carpelo (De–Paula e Oliveira, 2007; Rodrigues e Gomes, 2024). Por outro lado, a base cilíndrica possui natureza caulinar, por possuir um eustelo, a partir do qual ocorre a divergência dos traços carpelares (Rodrigues e Gomes, 2024). Nas espécies em que o pedestal está ausente, a divergência ocorre no receptáculo (capítulo 2). A base cilíndrica ou pedestal é inicialmente visualizada nos estágios intermediários do desenvolvimento, durante a formação da fenda carpelar, mas sofre um alongamento, que varia conforme a espécie, nos estágios finais do desenvolvimento floral (Tucker, 2000; capítulo 2 deste estudo). Além disso, há uma leve constrição ou estreitamento entre a zona plicada e a base cilíndrica, que parece demarcar o nível superior do pedestal (El Ottra et al., 2022). Por esses motivos, acreditamos que o carpelo de Fabaceae corresponde ao tipo completamente plicado e que a base cilíndrica corresponde a um entrenó, proveniente da expansão do eixo floral. Essa expansão ocorre antes do determinismo do meristema floral, que cessa o crescimento apical, uma vez que o pedestal emerge juntamente com o carpelo, se diferenciando deste na formação da fenda carpelar (Tucker, 2000; Rodrigues e Gomes, 2024; capítulo 2).

Em estudo com monocotiledôneas de carpelos parcialmente ascidiados e plicados, Remizowa et al. (2006) consideraram o estipe (ou ginóforo) como uma área distinta da parte ascidiada. Outras observações que corroboram com a nossa hipótese é que o início da formação do ginóforo (fig. 29 em Remizowa et al., 2006) também é mostrado como uma base cilíndrica abaixo da fenda carpelar. O alongamento dessa base cilíndrica ocorre nos estágios finais do desenvolvimento carpelar, próximo à antese, como ocorre nas leguminosas (Tucker, 1994; capítulo 2).

A atividade dos meristemas intercalares permite a continuidade do processo de expansão do meristema, mesmo durante a formação dos órgãos, alterando suas condições espaciais, possibilitando a formação de estruturas adicionais, como o ginóforo (Claßen-Bockhoff, 2016). Portanto, o alongamento da base cilíndrica (pedestal) ou do próprio eixo floral, por meio dos meristemas intercalares, forma o ginóforo, nos estágios finais do desenvolvimento floral das leguminosas (Rodrigues e Gomes, 2024; capítulo 2). O

alongamento do ginóforo geralmente ocorre juntamente com o alongamento do hipanto e após a formação do estilete e estigma (Tucker, 2000; Rodrigues e Gomes, 2024). Tucker e Kantz (1997) já haviam anunciado que a região do pedestal basal ou base cilíndrica seria precursora do ginóforo. Em *E. timbouva* e *P. echinata* o ginóforo é curto, não se alonga muito, mas apresenta a mesma natureza caulinar observada nos ginóforos de papilionoides (capítulo 2). É importante destacar que a base cilíndrica ou pedestal não está presente nas espécies que não apresentam ginóforo, pois nestas, a sutura carpelar se estende até a base do carpelo, como em *L. ferrea* e *M. emarginata*.

A emergência precoce de tricomas na superfície do carpelo de *M. emarginata* e o surgimento de acúleos no ovário de *L. ferrea* e *P. echinata*, nos estágios finais do desenvolvimento floral, são alguns caracteres incomuns observados no desenvolvimento do carpelo dessas espécies.

## CONCLUSÕES

A presença de sépala abaxial cuculada foi uma sinapomorfia morfológica observada para o grupo Caesalpinia. Outros caracteres observados em espécies filogeneticamente próximas, como filetes vilosos e estaminódios, também são encontrados em clados não relacionados, e resultam, portanto, de convergência evolutiva. As especializações observadas nas espécies aqui investigadas são: estames heterogêneos com formação de estaminódios e prefloração quincuncial em *M. emarginata*; acúleos na superfície ovariana em *P. echinata* e *L. ferrea*; heterocronia no fechamento da fenda carpelar, que ocorre após a iniciação dos óvulos em *P. echinata* e *M. emarginata*; formação dos cerca de 80 estames em *E. timbouva* sobre meristema em anel; nectário intra-estaminal e filetes basalmente adnatos ao tubo da corola em *E. timbouva*; nectário hipantial, presença de duas fenestrações e conação dos filetes por meio de tricomas em *P. echinata*; presença de ginóforo em *E. timbouva* e *P. echinata*. O carpelo de todas as espécies é suprido por dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal, que partem do eustelo do ginóforo em *P. echinata* e *E. timbouva*, ou do receptáculo, nas espécies que não possuem ginóforo (*L. ferrea* e *M. emarginata*). Os resultados mostram, portanto, a natureza caulinar e origem receptacular do ginóforo. As características anatômicas e do desenvolvimento do carpelo plicado e do ginóforo nas espécies aqui investigadas são semelhantes àquelas encontradas em papilionoides em outros estudos.

## REFERÊNCIAS

- Ancibor E. Los nectarios florales en Leguminosas-Mimosoideas. *Darwiniana* 1969, **15**: 128–142.
- Barros TC, Marinho CR, Pedersoli GD et al. Beyond pollination: diversity of secretory structures during flower development in different legume lineages. *Acta Botanica Brasílica* 2017a; **31**(3): 358–373.
- Barros TC, Pedersoli GD, Paulino JV et al. In the interface of caesalpinioids and mimosoids: Comparative floral development elucidates shared characters in *Dimorphandra mollis* and *Pentaclethra macroloba* (Leguminosae). *American journal of botany* 2017b; **104**(2): 218–232.
- Bento JPSP, Kochanovski FJ, Sartori ALB. Floral ontogeny and secretory structures of *Discolobium pulchellum* and *Riedeliella graciliflora* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae): two closely related genera with diverging floral morphology. *Plant Systematics and Evolution* 2021; **307**: 67.
- Borges LA, Sobrinho MS, Lopes AV. Phenology, pollination, and breeding system of the threatened tree *Caesalpinia echinata* Lam. (Fabaceae), and a review of studies on the reproductive biology in the genus. *Flora* 2009; **204**: 111–130.
- Bruneau A, Queiroz LP, Ringelberg JJ et al. Advances in Legume Systematics 14. Classification of Caesalpinioideae. Part 2: Higher-level classification. *PhytoKeys* 2024; **240**: 1–552.
- Bukatsch F. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 1972; **61**: 255.
- Casanova JM, Cardoso D, Barros CF et al. Floral ontogeny of *Tachigali* (Caesalpinioideae, Fabaceae) species. *PeerJ* 2022; 13975.
- Cardoso MA, Provan J, Powell W et al. High genetic differentiation among remnant populations of the endangered *Caesalpinia echinata* Lam. (Leguminosae-Caesalpinioideae). *Molecular Ecology* 1998; **7**: 601–608.
- Claßen-Bockhoff R. The shoot concept of the flower: Still up to date? *Flora* 2016; **221**: 46–53.
- Cowan RS. Caesalpinioideae. In: Polhill RM, Raven PH (eds), *Advances in legume systematics*. Kew: The Royal Botanic Gardens, 1981, 57–64.
- Derstine KS, Tucker SC. Organ initiation and development of inflorescences and flowers of *Acacia baileyana*. *American Journal of Botany* 1991; **78**(6): 816–832.
- Endress PK. *Diversity and evolutionary biology of the tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- Endress PK. Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2015; **178**, 556–591.
- Fahn A. *Plant anatomy*. Oxford: Pergamon Press, 1990.

- Freitas ASHJ, Hopkins MJG, de Araújo MGP. Morfoanatomia e histoquímica de nectários florais de *Parkia multijuga*. *Acta Biologica Brasiliensia* 2022; **5**:1.
- Gagnon E, Bruneau A, Hughes CE et al. A new generic system for the pantropical Caesalpinia group (Leguminosae). *PhytoKeys* 2016; **71**:1–160.
- Gates B. *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae). *Flora Neotropica Monographs* 1982; **30**: 1-236.
- Gómez-Acevedo SL., Magallón S, Rico-Arce L. Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 2007; **55**: 30–41.
- Haston EM, Lewis GP, Hawkins JA. A phylogenetic reappraisal of the Peltophorum group (Caesalpinieae: Leguminosae) base on the chloroplast trnL-F, rbcL and rps16 sequence data. *American Journal of Botany* 2005; **92**: 1359–1371.
- Johansen DA. *Botanical microtechnique*. New York: McGraw-Hill Book, 1940.
- Kantz KE. Floral development in the caesalpinoid tribe Caesalpinieae (Fabaceae). Ph. D. dissertation, Louisiana State University. 1996.
- Klitgaard BB. Floral ontogeny in tribe Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae): *Dalbergia brasiliensis*, *Machaerium villosum* s. l., *Platymiscium floribundum*, and *Pterocarpus rotundifolius*. *Plant Systematics and Evolution* 1999; **219**: 1–25.
- Koenen EJM, Kidner C, Souza ER et al. Hybrid capture of 964 nuclear genes resolves evolutionary relationships in the mimosoid legumes and reveals the polytomous origins of a large pantropical radiation. *American Journal of Botany* 2020; **107**(12): 1568.
- Legume Phylogeny Working Group (LPWG). A new subfamily classification of the Leguminosae based on a taxonomically comprehensive phylogeny. *Taxon* 2017; **66**: 44–77.
- Lewis GP, Rico Arce ML. Tribe Ingeae. In: Lewis GP, Schrire B, Mackinder B, Lock M (eds), *Legumes of the World*. Kew: The Royal Botanic Gardens, 2005, 193–213.
- Mansano VF, Teixeira SP. Floral anatomy of the *Lecointea* clade (Leguminosae, Papilionoideae, Swartzieae *sensu lato*). *Plant Systematics & Evolution* 2008; **273**: 201–209.
- Miguel EC, Gomes VM, de Oliveira MA *et al.* Colleters in *Bathysia nicholsonii* K. Shum. (Rubiaceae): ultrastructure, secretion protein composition, and antifungal activity. *Plant Biology* 2006; **6**: 715–722.
- Oliveira FG, Fernando EMP. *Libidibia* em Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. 2020. <https://floradobrasil2020.jbrj.gov.br/FB109828>.
- Paiva JGA, Fank-de-Carvalho SM, Magalhães MP *et al.* Verniz vitral incolor 500<sup>R</sup>: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. *Acta Botanica Brasilica* 2006; **20**: 257–264.
- Paulino JV, Prenner G, Mansano VF et al. Comparative development of rare cases of a polycarpellate gynoecium in an otherwise monocarpellate family, Leguminosae. *American Journal of Botany* 2014; **101**(4): 572–586.

- Polhill RM, VIDAL JE. Caesalpinieae. In Polhill RM, Raven PH (eds), *Advances in legume systematics*, part 1. Kew: The Royal Botanic Gardens, 1981, 81–95.
- Prenner G. Floral development in *Daviesia cordata* (Leguminosae: Papilionoideae: Mirbelieae) and its systematic implications. *Australian Journal of Botany* 2004; **52**: 285–291.
- Prenner G. Floral ontogeny of *Acacia celastrifolia*: An enigmatic mimosoid legume with pronounced polyandry and multiple carpels. In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP (ed.), *Flowers on the Tree of Life*. New York: Cambridge University Press, 2011, 256–278.
- Queiroz LP, Lewis GP, Allkin R. A Revision of the Genus *Moldenhawera* Schrad. (Leguminosae-Caesalpinioideae) *Kew Bulletin* 1999; **54**(4): 817–852.
- Queiroz LP, Costa JAS, Costa CBN. Did *Moldenhawera* flowers evolve through mimicry with oil-producing Malpighiaceae? *Brazilian Journal of Botany* 2023.
- Radford AE, Dickison WC, Massey JR *et al.* *Vascular plant systematics*. New York: Harper Collins, 1974.
- Ramírez-Domenech JI, Tucker SC. Comparative ontogeny of the perianth in mimosoid legumes. *American Journal of Botany* 1990; **77**(5): 624–635.
- Remizowa MV, Sokoloff D, Rudall PJ. Evolution of the monocot gynoecium: evidence from comparative morphology and development in *Tofieldia*, *Japonolirion*, *Petrosavia* and *Nartheceum*. *Plant Systematics and Evolution* 2006; **258**: 183–209.
- Remizowa MV, Sokoloff DD. Patterns of Carpel Structure, Development, and Evolution in Monocots. *Plants* 2023; **12**: 4138.
- Ringelberg JJ, Koenen EJM, Iganci JR *et al.* Phylogenomic analysis of 997 nuclear genes reveals the need for extensive generic re-delimitation in Caesalpinioideae (Leguminosae) *PhytoKeys* 2022; **205**:3–58.
- Rodrigues CG, Gomes SM. Floral ontogeny and anatomy reveal the gynophore origin and nature in *Bowdichia virgilioides* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 2024; **20**:1–15.
- Ronse De Craene LP, Smets EF. Staminodes: Their Morphological and Evolutionary Significance. *The Botanical Review* 2001; 67(3): 351–402.
- Rudall PJ. *Anatomy of flowering plants: An introduction to structure and development*. New York: Cambridge University Press, 3<sup>rd</sup>, 2007.
- Sazima I, Pinheiro M, Sazima M. A presumed case of functional convergence between the flowers of *Schizolobium parahyba* (Fabaceae) and species of Malpighiaceae. *Plant Systematics and Evolution* 2009; **281**: 247–250.
- Souto LS, Oliveira DMT. Pericarp structure in *Banisteriopsis* C.B.Rob. and *Diplopterys* A.Juss. (Malpighiaceae): new data supporting generic segregation. *Acta Botanica Brasílica* 2012; **26**(3): 527–536.
- Thomas V. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. *Annals of Botany* 1991; **68**: 287–305.



- Tucker SC. Floral initiation and development in legumes. In Stirton CH (ed), *Advances in legume systematics*, part 3. Kew: Royal Botanic Gardens, 1987, 183–239.
- Tucker SC. Dioecy in *Bauhinia* Resulting from Organ Suppression. *American Journal of Botany* 1988; **75**: 1584–1597.
- Tucker SC. Overlapping organ initiation and common primordia in flowers of *Pisum sativum* (Leguminosae: Papilionoideae). *American Journal of Botany* 1989; **76**: 714-729.
- Tucker SC. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae): II. *Sophora* sensu lato (*Sophora* group). *American Journal of Botany* 1994; **81**: 368–380.
- Tucker SC. Trends in evolution of floral ontogeny in *Cassia* sensu stricto, *Senna*, and *Chamaecrista* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae: Cassiinae); a study in convergence. *American Journal of Botany* 1996; **83**(6): 687-711.
- Tucker SC. Floral ontogeny in legume genera *Petalostylis*, *Labichea*, and *Dialium* (Caesalpinioideae: Cassieae), a series in floral reduction. *American Journal of Botany* 1998; **85**(2): 184–208.
- Tucker SC. Floral development in tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. *American Journal of Botany* 2000; **87**: 1385–1407.
- Tucker SC. Update on floral development in legumes. *Plant Physiology* 2003; **131**: 911–926.
- Tucker SC, Kantz KE. Comparative Floral Development and Evolution in Tribe Caesalpinieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Haematoxylum. American Journal of Botany* 1997; **84**: 1047–1063.
- Tucker SC, Kantz KE. Open Carpels with Ovules in Fabaceae. *International Journal of Plant Sciences* 2001; **162**(5): 1065–1073.
- Weberling F. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge: University Press, 1992.

## **CAPÍTULO IV – Diversidade morfo-anatômica do gineceu e ginóforo em Fabaceae**

### **Conceito e origem do gineceu**

O gineceu é a parte central e mais complexa das flores. Origina-se do ápice floral remanescente, que se transforma inteiramente em primórdio do gineceu (Endress, 2011), mas há exceções, principalmente em gineceu com múltiplos carpelos (Endress, 2014). As unidades estruturais do gineceu são os carpelos que contêm os óvulos, os quais se originam próximos às margens do carpelo. Os carpelos são órgãos em forma de taça (ascidiados) ou plicados, ou muitas vezes mistos, ascidiados proximalmente e plicados distalmente. Os comprimentos das zonas plicadas e ascidiadas de diferentes angiospermas com carpelos mistos variam muito. Os óvulos podem estar restritos a uma das zonas ou localizados em ambas as zonas (Sokoloff et al., 2017).

Durante o desenvolvimento, os carpelos ficam fechados e selados com os óvulos em seu interior (angiospermia) (Endress, 2011). Esse selamento origina-se por secreção ou por fusão pós-genital dos flancos. Muito provavelmente, os carpelos ascidiados e a angiospermia por secreção são condições ancestrais nas angiospermas, por serem predominantes no grado ANITA (Endress e Igersheim, 2000; Endress, 2006; Endress, 2011).

A origem e homologias do carpelo permanecem entre as principais questões intrigantes da botânica evolutiva (Endress e Igersheim, 2000). O conceito de carpelo conduplicado foi amplamente reconhecido na segunda metade do século XX e considera o carpelo como um órgão originalmente semelhante a uma folha (filoma) que dá origem aos óvulos (Bailey e Swamy, 1951). O carpelo é dobrado ao longo da veia média e as bordas direita e esquerda do carpelo fundem-se. A fusão das bordas ocorre na superfície ventral e leva à internalização dos óvulos nela localizados, resultando na formação da cavidade ovariana. A fusão que envolve o contato entre as superfícies dos órgãos e pode ocorrer durante a morfogênese é denominada pós-genital (Sokoloff et al., 2017). Dessa forma, o conceito de carpelo conduplicado implica que uma folha fértil (megasporofila), com óvulos se desenvolvendo na parte superior, foi o precursor evolutivo do carpelo (Bailey e Swamy, 1951; Swamy e Periasamy, 1964).

Neste capítulo, foi realizada uma revisão dos estudos de ontogenia floral em Fabaceae (Tab. 1) e dos resultados do presente trabalho, a fim de identificar padrões de

desenvolvimento do gineceu e ginóforo, compartilhados pelas espécies dessa família e assim contribuir para o melhor entendimento evolução do gineceu em Fabaceae.

### **Gineceu unicarpelar e raros casos de polycarpia em Fabaceae**

Morfologicamente, o gineceu das leguminosas é completamente plicado, unicarpelar, unilocular, composto por estigma, estilete e ovário. Em várias espécies, um ginóforo também está presente (Westerkamp e Weber, 1999). Apenas cerca de 10% das angiospermas apresentam flores com apenas um carpelo (Endress, 1998). O gineceu unicarpelar é relativamente comum em angiospermas basais (Endress e Igersheim, 1999) e em algumas famílias de eudicotiledôneas basais (Endress e Igersheim, 2000). Nas eudicotiledôneas centrais, o gineceu unicarpelar é característico de Fabaceae (Endress, 1998). Excepcionalmente, algumas espécies de Fabaceae podem apresentar mais de um carpelo. Em Fabales, a polycarpia é comum em Polygalaceae, Quillajaceae e Surianaceae (Prenner, 2004b; Bello et al., 2008). Em Quillajaceae os ovários são fundidos basalmente e, em Surianaceae o gineceu é apocárpico (Bello et al., 2008). Em Polygalaceae o gineceu é sincárpico, com fusão congênita (Prenner, 2004b).

Em uma revisão sobre a ocorrência de carpelos múltiplos em Angiospermas, Endress (2014) concluiu que o gineceu polycarpelar está restrito a flores que não são altamente sinorganizadas. Em grupos com androceu e gineceu sinorganizados e em grupos com flores monossimétricas elaboradas, faltam gineceus polycarpelares. De fato, em Fabaceae, a polycarpia ocorre principalmente nas flores polissimétricas e poliândricas de alguns mimosoides, como em algumas espécies de *Inga* Mill., *Archidendron* F.Muell. (Paulino et al., 2014) e em *Acacia celastrifolia* Benth. (Prenner, 2011; Paulino et al., 2014). Ocasional ou regularmente o gineceu com mais de um carpelo ocorre em certos gêneros papilionoides com flores não completamente papilionáceas como *Swartzia* Schreb. (Paulino et al., 2013), *Aldina* Endl. (Stergios e Aymard, 2008) e *Cordyla pinnata* (A.Rich.) Milne-Redh. (Sinjushin, 2018). *Vuralia turcica* (Kit Tan, Vural & Küçük.) Uysal & Ertuğrul é uma exceção, pois apresenta flor papilionácea e gineceu geralmente composto por três carpelos (Sinjushin et al., 2018). Também foi relatada a ocorrência rara ou ocasional de gineceu com mais de um carpelo na espécie cercidoide *Piliostigma malabaricum* (Roxb.) Benth. (Tucker, 1988), nas espécies dialioides *Apuleia leiocarpa* (Vogel) J.F.Macbr. (Zimmerman et al., 2013a) e *Dialium orientale* Baker f. (Zimmerman et al., 2013b), na espécie detarioide *Colophospermum mopane* (J.Kirk ex Benth.)

J.Léonard (krüger et al., 1999) e nas espécies caesalpiníoides *Cassia fistula* L. (Paulino et al., 2014), *Ceratonia siliqua* L. (Tucker, 1992), *Senna macranthera* (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby e *S. trachypus* (Mart. ex Benth.) H.S.Irwin & Barneby (Almeida et al., 2016).

Os táxons com mais de um carpelo em leguminosas não são intimamente relacionados filogeneticamente; portanto, aparentemente, a polícarpia surgiu várias vezes de forma independente na radiação das leguminosas (Paulino et al., 2014). A polícarpia em leguminosas também tem sido correlacionada a um maior grau de poliandria. As flores multicarpelares poderiam ser um fenômeno secundário resultante de um meristema floral aumentado, que forneceria espaço para o desenvolvimento de mais de um carpelo (Prenner, 2011). Foi também proposto que a polícarpia pode significar uma mudança de um padrão determinado para parcialmente indeterminado no ápice do meristema floral. Uma mudança de sistema fechado (flores unicarpelares) para sistema aberto (flores multicarpelares), com carpelos laterais surgindo ao redor do ápice floral (Paulino et al., 2014). Outra hipótese levantada é de que a polícarpia poderia ser resultado da “fasciação”, termo aplicado aos casos em que o eixo floral está incompletamente dividido ou os múltiplos eixos estão parcialmente fundidos (Sokoloff et al., 2007; Prenner, 2011; Choob e Sinjushin, 2012; Sinjushin, 2014).

### **Caracteres morfológicos e anatômicos do gineceu e ginóforo de Fabaceae**

O estigma das leguminosas é papiloso e apresenta diferentes formatos e tamanhos, conforme a espécie: capitado, puntiforme, bilabiado, cristado, clavado, truncado ou cordado (Tab. 1). Algumas espécies caesalpiníoides apresentam estigma côncavo, crateriforme ou tubuloso, com margem papilosa. O estilete em geral é tubular, mas sua morfologia e tamanho variam bastante entre as espécies, desde o minúsculo estilete de *Swartzia dipetala* Willd. ex Vogel (Paulino et al., 2013) até o longíssimo estilete de *Arachis hypogaea* L. (capítulo 2). O estilete pode apresentar-se ereto, levemente curvo ou em forma de gancho. Pode ser delgado e enrolado no botão e ereto na antese, como em alguns detarioides e mimosoides. Na maioria das espécies o estilete é terminal, mas pode ser excêntrico como em *Paubrasilia echinata* (Lam.) Gagnon, H.C.Lima & G.P.Lewis (capítulo 3) e *Colophospermum mopane* (krüger et al., 1999). Formas incomuns também são observadas, como o estilete petaloide de *Petalostylis* (Tucker, 1998) e o estilete dilatado e flexionado com margens pilosas e um sulco abaxial de *Pisum*

*sativum* L. (Tucker, 1989). Teixeira et al. (2009) relacionaram a presença de tricomas na base do estigma a hercogamia e dicogamia. Em algumas espécies detarioides, o estilete curva-se para o lado abaxial deixando a linha de sutura carpelar ventral evidente (Tucker, 2003a).

O ovário geralmente é cilíndrico, com formato oblongo ou ovoide, ou pode ser lateralmente comprimido como em *Hymenaea* L. (Kochanovski et al., 2018), *Bowdichia* Kunth (Rodrigues e Gomes, 2024), *Apuleia* Mart. (Falcão et al., 2020) e *Luetzelburgia* Harms (capítulo 2). A maioria das espécies apresenta ovário piloso, que varia de densamente piloso a esparsamente piloso, mas outras possuem ovário glabro. Os tricomas podem estar concentrados na base ou no ápice, nas superfícies ventral e/ou dorsal ou nas laterais do ovário (Tab. 1). Algumas vezes os tricomas se estendem até o estilete. Em algumas espécies há acúleos no ovário, como *Libidibia ferrea* (Mart. ex Tul.) L.P. Queiroz e *P. echinata* (capítulo 3). O número de óvulos varia conforme a espécie, de um a vários óvulos, os quais se encontram organizados em uma ou duas fileiras ao longo da linha de fusão das margens do carpelo, que corresponde a placentação do tipo marginal.

O ovário das leguminosas pode ser sésbil ou elevado por um ginóforo. Há um leve estreitamento do ginóforo em relação ao ovário, que faz com que o ovário tenha um diâmetro maior que o ginóforo. Ao contrário do ovário, o ginóforo não apresenta lóculo nem óvulos, ou seja, é estéril (ver fig. 11.8D em Prenner, 2011). O ginóforo de diferentes espécies de leguminosas varia em morfologia, podendo ser curto (Prenner e Klitgaard, 2008) ou longo (Tucker, 1988), piloso (Leite et al., 2014) ou glabro (Prenner e Cardoso, 2017), centralmente (Tucker, 1993) ou lateralmente inserido (como várias espécies detarioides, Tab.1), livre (Tucker, 1998) ou adnato a parede do hipanto (Leite et al., 2021), geralmente rodeado por um disco (Kochanovski et al., 2018) ou por um nectário hipantial (Leite et al., 2021).

Em relação aos caracteres anatômicos, os poucos estudos de anatomia do gineceu em Fabaceae (De-Paula et al., 2007; Rodrigues e Gomes, 2024; capítulos 2 e 3) mostram que o estilete é oco na maioria das espécies. Entretanto, as espécies caesalpinioides *Libidibia ferrea*, *Moldenhawera emarginata* (Spreng.) L.P. Queiroz & Allkin e *P. echinata* (capítulo 3) possuem estilete sólido.

O ovário é constituído por epiderme interna e externa geralmente unisseriadas, raramente bisseriadas. O mesofilo, constituído por células parenquimáticas isodiamétricas, pode ser homogêneo ou heterogêneo. Algumas células epidérmicas permanecem no mesofilo, entre as células parenquimáticas, na região da sutura carpelar

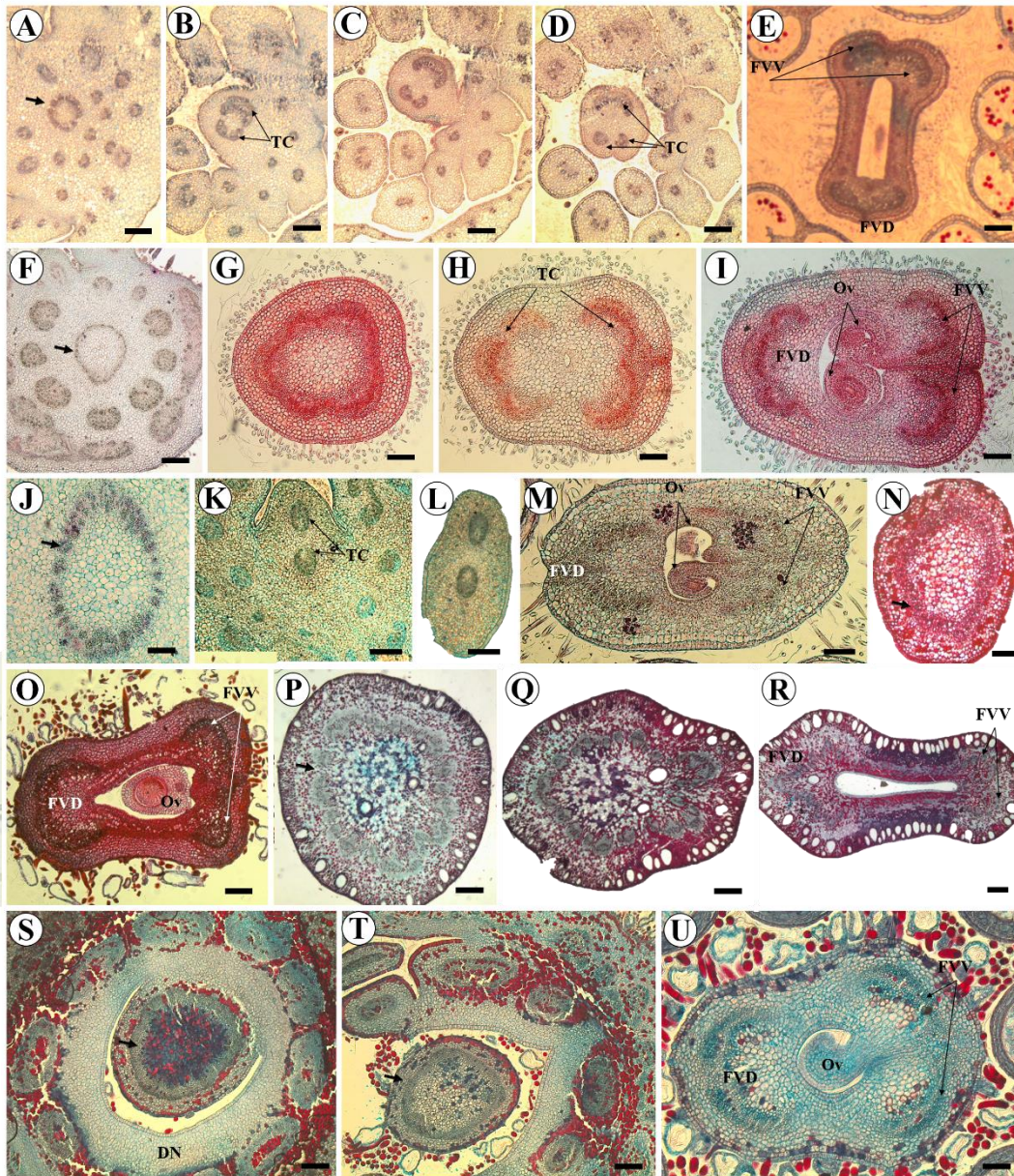
(De-Paula et al., 2007; capítulos 2 e 3). Em algumas espécies, as camadas do mesofilo próximas à epiderme externa, são densamente coradas por safranina, evidenciando uma atividade secretora, como em *B. virgilioides* (Rodrigues e Gomes, 2024) e *M. emarginata* (capítulo 3). Outras espécies apresentam idioblastos distribuídos pelo parênquima do mesofilo carpelar, como *P. echinata* (capítulo 3) e *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Fig. 1R). Um disco nectarífero está presente ao redor da base do ovário em algumas espécies, como *Dimorphandra mollis* Benth e *Pentaclethra macroloba* (Willd.) Kuntz (Barros et al., 2017). Estômatos foram visualizados na superfície do carpelo em várias espécies (De-Paula et al., 2007; Prenner, 2011; Paulino et al., 2014; Sinjushin, 2018; Rodrigues e Gomes, 2024).

Em geral, o ovário das leguminosas é suprido por dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal (Fig. 1E, I, M, O, R, U). Em algumas espécies, pequenos feixes vasculares laterais são visualizados na base do ovário ao redor do lóculo, como em *B. virgilioides* (Rodrigues e Gomes, 2024), *Andira vermifuga* (Mart.) Benth. e *Vatairea macrocarpa* (Benth.) Ducke (capítulo 2). Nas angiospermas, os feixes vasculares são iniciados como procâmbio no órgão floral em desenvolvimento. Dentro do órgão floral, o procâmbio se desenvolve acropetalmente durante o desenvolvimento das partes em crescimento. A partir da base do órgão, o procâmbio desenvolve-se basipetalmente para se conectar com o eustelo jovem (Endress, 2019). Essa conexão do procâmbio do carpelo com o eustelo jovem ocorre na região do pedestal basal e permanece na região do ginóforo (Rodrigues e Gomes, 2024). Nas espécies com ovário séssil essa conexão ocorre no receptáculo (capítulos 2 e 3). Em *Chamaecrista repens* (Vogel) H.S.Irwin & Barneby e *Senna silvestris* (Vell.) H.S.Irwin & Barneby a conexão dos feixes vasculares com o eustelo ocorre no receptáculo, pois é possível observar os traços carpelares desde a base do ovário (Fig. 1A–E, J–M). Em *Senna macranthera* (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby (Fig. 1F–I), *Bauhinia acuruana* Moric (Fig. 1N–O), *Hymenaea stigonocarpa* Mart. ex Hayne (Fig. 1P–R) e *Eriosema glabrum* Mart. ex Benth. (Fig. 1S–U) há uma região estéril na base do ovário, que corresponde ao ginóforo, onde ocorre a conexão dos traços carpelares ao cilindro central, ou em outros termos, onde ocorre a divergência dos traços carpelares a partir do eustelo. Diferente do ovário, o ginóforo apresenta anatomia semelhante a um caule com epiderme unisseriada e córtex com vários feixes vasculares ao redor de uma medula central.

## Desenvolvimento do gineceu e ginóforo em Fabaceae

Em Fabaceae, o primórdio do carpelo emerge como um domo central no ápice do meristema floral. A iniciação do carpelo ocorre precocemente, juntamente com as pétalas ou estames (Tucker, 2003c). Em *Arabidopsis* Heynh. (Brassicaceae), o estabelecimento do carpelo interrompe a atividade do meristema floral e, portanto, cessa a produção de novos órgãos florais (Zúñiga-Mayo et al., 2019). Diferentemente, nas leguminosas, estames são produzidos após a iniciação do carpelo. De acordo com Tucker (2003c), as flores das leguminosas não obedecem ao modelo ABCDE de identidade de órgão floral proposto para *Arabidopsis* (Coen e Meyerowitz, 1991; Pelaz, et al., 2000; Favaro et al., 2003), em que todos os órgãos de um verticilo iniciam simultaneamente e não se sobrepõem no momento da iniciação. O modelo não explica satisfatoriamente um sistema no qual mais de um tipo de órgão é iniciado ao mesmo tempo, como nas leguminosas que apresentam sobreposição na iniciação de diferentes verticilos e iniciação do carpelo ao mesmo tempo que as pétalas ou estames.

Após a iniciação, as laterais do carpelo se aproximam, formando uma fenda carpelar adaxialmente. Nos carpelos plicados, a fenda ventral se estende para baixo até a base do carpelo e corresponde à área de fusão pós-genital das margens do carpelo (Sokoloff et al., 2017). Após essa fusão, a fenda carpelar se torna o lóculo do ovário (Tucker, 2003b; Tucker, 2006). Padrões diferenciados podem ser observados no fechamento da fenda carpelar. Um atraso basal no fechamento da fenda é destacado por Endress (2015) em *Abrus precatorius* L. (Prenner, 2013). Em *Duparquetia orchidacea* Baill. (Prenner e Klitgaard, 2008), a fenda parece fechar primeiro na parte inferior. Em *P. echinata* (capítulo 3), a fenda começa a se fechar no ápice e em *Calliandra angustifolia* Spruce ex Benth. o fechamento da fenda carpelar se inicia na base (Prenner, 2004). Em algumas espécies dialioides, caesalpiníoides (exceto mimosíoides), papilioníoides e especialmente detariíoides, há uma alteração no tempo de fechamento da fenda carpelar (heterocronia) (Tucker, 1992; Tucker, 1998; Tucker, 2000c, Tucker e Kantz, 2001; Paulino et al., 2011). Os óvulos são iniciados ainda com a fenda carpelar aberta. Em várias espécies de Fabaceae, a fenda carpelar não se estende até a base do carpelo, formando uma base cilíndrica ou pedestal basal abaixo da sutura carpelar (Tucker e Kantz, 1997; Tucker, 2000c, Gómez-Acevedo et al., 2007).



**Figura 1.** Seções transversais do receptáculo, ovário e ginóforo de espécies de Fabaceae. *Chamaecrista repens* (A–E); *Senna macranthera* (F–I); *Senna silvestris* (J–M); *Bauhinia acuruana* (N, O); *Hymenaea stigonocarpa* (P–R); *Eriosema glabrum* (S–U). A, Eustelo (seta) no centro do receptáculo; B–C, Dois traços carpelares na base do carpelo; D, Três traços carpelares na base do carpelo; E, Ovário com óvulo, dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal; F, Eustelo (seta) no centro do receptáculo; G, Continuação do eustelo no ginóforo; H, Dois traços carpelares na base do ovário; I, Ovário com 2 óvulos, dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal; J, Eustelo (seta) no centro do receptáculo; K–L, Dois traços carpelares na base do ovário; M, Ovário com 2 óvulos, dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal; N, Eustelo (seta) no ginóforo; O, Ovário com óvulo, dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal; P, Eustelo (seta) no ginóforo; Q, Início da divergência dos traços carpelares no ginóforo; R, Ovário com dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal; S, Base do ginóforo com eustelo (seta) e circundada por disco nectarífero; T, Ginóforo com eustelo (seta); U, Ovário com óvulo, dois feixes vasculares ventrais e um feixe dorsal. Abreviações: DN = disco nectarífero; FVD = feixe vascular dorsal; FVV = feixes vasculares ventrais; Ov = óvulo; TC = traços carpelares. Barra de escala: U = 50µm; (E, G–J, M–O, S, T) = 100µm; (A–D, F, K, L, P–R) = 200µm.

Após o fechamento da fenda carpelar, ocorre o alongamento do estilete e a formação do estigma. Na maioria das espécies, o estilete começa a se alongar antes de o



estigma tornar-se papiloso. Em outras espécies, o estigma papiloso é que se forma primeiro, como em *A. vermifuga* e *Zornia latifolia* Sm. (capítulo 2). Nos estágios finais do desenvolvimento floral ocorre o alongamento do ginóforo, que geralmente ocorre concomitantemente com o alongamento do hipanto (Tucker, 1998; Rodrigues e Gomes, 2024). O alongamento do ginóforo ocorre pelo crescimento intercalar da região do pedestal basal ou logo abaixo deste, no receptáculo floral (capítulo 2). Em *Cordyla pinnata*, Sinjushin (2018) observou que a parte central do receptáculo se alonga, resultando na formação do ginóforo, que se torna várias vezes mais longo que o próprio carpelo. Portanto, em *C. pinnata*, assim como em *B. virgilioides* (Rodrigues e Gomes, 2024) e em *Leptolobium brachystachyum* (Benth.) Sch.Rodr. & A.M.G.Azevedo, o alongamento do ginóforo origina-se a partir do crescimento intercalar na região do receptáculo, correspondendo a um alongamento do eixo floral entre carpelo e estames (Weberling, 1992). Entretanto, em outras espécies investigadas no capítulo 2 (*A. hypogaea*, *A. vermifuga* e *V. macrocarpa*), o crescimento intercalar que alonga o ginóforo ocorre na região do pedestal basal. Como o pedestal basal se origina do prolongamento da atividade do meristema floral durante a iniciação do carpelo, podemos dizer que o pedestal basal também pertence ao eixo floral (capítulo 2). Dessa forma, independente da origem a partir do receptáculo ou do pedestal basal (El Ottra et al., 2022), a haste que sustenta o gineceu das leguminosas corresponde a um ginóforo *stricto sensu* e isso explica a sua natureza caulinar.

Nas espécies polícarpelas, poucos carpelos possuem um ginóforo comum, como em *Cordyla pinnata* e *Cassia fistula* (Paulino et al., 2014; Sinjushin, 2018). Na maioria das espécies, cada carpelo possui seu próprio ginóforo (Paulino et al., 2013; Paulino et al., 2014).

### **Lateralidade e terminalidade do carpelo**

O carpelo é iniciado por um agrupamento de divisões periclinais adjacentes nas células sub-superficiais da túnica. Essas divisões celulares e os subsequentes realinhamentos celulares ao longo do ápice convertem o ápice floral no primórdio do carpelo (Derstine e Tucker, 1991). Conforme as observações de Tucker (1990) e Derstine e Tucker (1991), o carpelo das leguminosas é terminal, uma vez que todo o ápice floral é convertido em carpelo e nenhum resíduo persiste lateralmente ao redor da base do carpelo. Entretanto, Sinjushin (2021) defende que o carpelo das leguminosas é um

derivado lateral e cita como exemplo uma protuberância, que corresponderia ao eixo floral, observada logo abaixo da fenda carpelar adaxial, durante a iniciação do carpelo de *C. pinnata* (Sinjushin, 2018). De fato, essa mesma protuberância também pode ser observada no desenvolvimento do carpelo de diferentes espécies do gênero *Swartzia*, denominado por Tucker (2003b) de pedestal convexo. É importante salientar que, em ambos os gêneros, o alongamento dessa protuberância nos estágios tardios do desenvolvimento leva à formação do ginóforo. Em vários outros estudos, os autores perceberam que o carpelo se situava sobre um tipo de elevação do receptáculo, cujo alongamento posterior levou à formação do ginóforo (Tucker e Kantz, 1997; Tucker, 1998; Tucker, 2000c; Sinjushin et al., 2018). Essas observações fortalecem nossa hipótese de que o ginóforo das leguminosas corresponde a um prolongamento ou persistência do ápice floral durante a formação do carpelo, formando um entrenó abaixo do carpelo.

De acordo com Endress (2019), o eixo floral das angiospermas é cercado por bases de órgãos, enquanto os órgãos florais são “apêndices” ou “estruturas laterais” e isto também se aplica aos carpelos. Mas o gineceu tem uma posição especial porque encerra o desenvolvimento do ápice floral. O ápice floral pode ser completamente consumido a partir do gineceu em desenvolvimento, ou uma parte residual é deixada no centro do gineceu, especialmente quando o gineceu é polícarpo (Endress, 2006; Paulino et al, 2014) ou ao lado do gineceu, se este for unicarpelar.

### **Considerações finais**

A origem e evolução do carpelo em Fabaceae ainda apresentam muitas incógnitas, que podem ser esclarecidas com a integração de estudos em diversas áreas. Apesar de considerado um dos órgãos morfológicamente mais estáveis nas flores, há vários detalhes no desenvolvimento do gineceu de Fabaceae que parecem insignificantes, mas que podem elucidar várias questões a respeito desse órgão floral. Exemplo disso é a formação de um pequeno pedestal basal, quase imperceptível, que emerge juntamente com o carpelo, se torna visível após a formação da fenda carpelar e se alonga por crescimento intercalar no final do desenvolvimento floral, formando o ginóforo. Talvez por receio de usar incorretamente a nomenclatura, que remete a uma estrutura de natureza caulinar distinta do carpelo, o uso do termo ginóforo tornou-se muito restrito em Fabaceae. Entretanto, os estudos anatômicos, vasculares e do desenvolvimento floral, no presente estudo, mostraram que ginóforo é o termo adequado para designar a haste que eleva o ovário de

várias leguminosas. Além de esclarecer a origem e natureza dessa estrutura, este estudo mostrou que a investigação do ginóforo pode ajudar a compreender melhor outras questões relacionadas a este órgão, como a polícarpia e a lateralidade ou terminalidade do carpelo em Fabaceae. Uma comparação de caracteres entre espécies intimamente relacionadas ou de caracteres compartilhados entre espécies díspares forneceu uma abordagem evolutiva atualizada a respeito do desenvolvimento e morfo-anatomia floral em Fabaceae. Os caracteres anatômicos são bastante conservados na família e nas angiospermas de modo geral. A sequência de iniciação dos verticilos florais também é conservada em Fabaceae e há padrões de desenvolvimento dentro de cada verticilo que se destacam como mais frequentes em cada subfamília. A plasticidade do desenvolvimento floral é responsável pela diversidade de morfologias florais de Fabaceae. O presente estudo forneceu dados morfológicos, anatômicos e do desenvolvimento floral que podem auxiliar em outras análises na família.

**Tabela 1.** Características morfológicas do gineceu e ginóforo de Fabaceae, obtidas a partir de estudos de ontogenia floral.

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
<b>Duparquetioideae</b> (1 espécie)	<i>Duparquetia orchidacea</i> Baill.	Iniciação após estames (4) Ovário piloso abaxialmente/ 3 óvulos Estilete curvo/ Estigma papilar	Livre/ Curto/ piloso Inserção central	Prenner e Klitgaard, 2008
<b>Cercidoideae</b> (12 gêneros)	<i>Bauhinia divaricata</i> L.	Iniciação após pétalas Ovário piloso Estilete longo e enrolado no botão Estigma capitado	Livre/ Piloso Inserção central	Tucker, 1988
	<i>Cercis canadenses</i> L.	Iniciação com estames externos Ovário glabro/ Pluriovulado Estilete filiforme/ Estigma capitado	Livre/ Curto/ Glabro Inserção central	Tucker, 2002c
	<i>Piliostigma malabaricum</i> (Roxb.) Benth.	Iniciação após pétalas Raramente bicarpelar Ovário densamente piloso/ Estilete curvo Estigma peltado, capitado, lobado e ciliado	Livre/ Piloso Inserção central Disco nectarífero	Tucker, 1988
<b>Dialioideae</b> (17 gêneros)	<i>Apuleia leiocarpa</i> (Vogel) J.F.Macbr.	Iniciação com estames (2) Ocasionalmente bicarpelar Ovário densamente piloso e lateralmente com-presso/ 2 óvulos Estilete curvo/ Estigma discoidal e cordado	Piloso/ Longo Adnato à parede abaxial do hipanto nectarífero	Zimmerman et al., 2013a; Falcão et al., 2020
	<i>Dialium dinklagei</i> Harms	Iniciação antes dos estames (2 ou 5)	Ausente ou curto	Tucker, 1998;
	<i>D. guianense</i> (Aubl.) Sandwith	Ocasionalmente mais de um carpelo	Esparsamente piloso	Zimmerman et al., 2013b
	<i>D. guineense</i> Willd.	Ovário densamente piloso/ 2 óvulos	Disco nectarífero	
	<i>D. orientale</i> Baker f.	Estilete delgado, glabro, curvo		
<i>D. pentandrum</i> Louis ex Steyaert	Estigma capitado ou pequeno Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos			

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Labichea lanceolata</i> Benth.	Iniciação com as pétalas Ovário lateralmente comprimido e densamente piloso/ 2–3 óvulos Estilete curvo	Livre/ Curto/ Glabro Inserção central	Tucker, 1998
	<i>Martiodendron fluminense</i> Lombardi	Iniciação com as pétalas Ovário pubescente/ Uniovulado Estilete curvo/ Estigma globoso	Ausente ou curto Piloso Inserção central	Falcão et al., 2020
	<i>Mendoravia dumaziana</i> Capuron	Ovário esparsamente piloso/ 2–3 óvulos Estilete curto/ Estigma peltado	Curtíssimo	Zimmerman et al., 2013b
	<i>Petalostylis labicheoides</i> R.Br.	Iniciação com pétalas Ovário piloso ventral e dorsalmente/ Pluriovulado Estilete dilatado, petaloide, trilobado Estigma pequeno Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Livre/ Curto/ Piloso Disco nectarífero	Tucker, 1998
	<i>Poeppegia procera</i> (Poepp. ex Spreng.) C.Presl	Iniciação com as pétalas Carpelo piloso/ 8 óvulos Estilete curto/ Estigma subséssil	Livre/ Longo Piloso no ápice Inserção central	Zimmerman et al., 2013b
<b>Detarioideae</b> (84 gêneros)	<i>Afzelia quanzensis</i> Welw.	Iniciação com as pétalas Ovário pubescente Estilete alongado/ Estigma subcapitato, truncado	Curto Lateralmente inserido ao hipanto	Tucker, 2002b
	<i>Amherstia nobilis</i> Wall.	Iniciação com estames externos 1–6 óvulos Estilete filiforme Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Curto/ Piloso Adaxialmente inserido ao hipanto	Tucker, 2000c

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Aphanocalyx djumaensis</i> (De Wild.) J.Léonard	Iniciação com as sépalas Ovário piloso/ 2 óvulos Estilete filiforme/ Estigma capitado	Curto Inserção central	Tucker, 2000a
	<i>Bikinia durandii</i> (F.Hallé & Normand) Wieringa	Iniciação com as pétalas Ovário piloso/ 2–3 óvulos Estilete alongado e filiforme/ Estigma capitado	Curto Inserção central	Tucker, 2000a
	<i>Brachystegia boehmii</i> Taub. <i>B. tamarindoides</i> Welw. ex Benth.	Iniciação com meristema em anel Ovário piloso Estilete alongado e enrolado no botão Estigma capitado	Curto Inserção central	Tucker, 2000a
	<i>Brownea coccinea</i> subsp. <i>capitella</i> (Jacq.) D.Velázquez & G.Agostini	Iniciação após pétalas Ovário piloso/ Pluriovulado Estilete filiforme/ Estigma capitado	Lateralmente inserido ao hipanto	Tucker, 2000c
	<i>Colophospermum mopane</i> (J.Kirk ex Benth.) J.Léonard	Iniciação antes dos estames Ovário glabro/ Estigma capitado e dobrado Estilete inserido no lado adaxial do ovário Raramente bicarpelar	Ausente	krüger et al., 1999
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.	Ovário densamente piloso/ 2–3 óvulos Estilete curto e curvo/ Estigma capitado	-	Pedersoli et al., 2010
	<i>Crudia acuminata</i> Benth.	Iniciação com as pétalas Ovário densamente piloso Estilete filiforme/ Estigma puntiforme, terminal	Curto	Tucker, 2001b
	<i>Cynometra webberi</i> Baker f.	Iniciação com as pétalas Ovário piloso/ Estigma capitado Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Inserção central	Tucker, 2001a

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Gilbertiodendron klainei</i> (Pierre ex Pellegr.) J.Léonard	Iniciação com as pétalas Ovário piloso/ Estigma capitado Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Curto Lateralmente inserido ao hipanto	Tucker, 2002b
	<i>Goniorrhachis marginata</i> Taub.	Iniciação com estames externos Ovário densamente piloso Estilete enrolado no botão	Longo/ glabro Adnato ao hipanto (protuberância)	Prenner e Cardoso, 2017
	<i>Hymenaea verrucosa</i> Gaertn.	Iniciação com estames externos Ovário lateralmente comprimido e densamente piloso na base/ 4-6 óvulos Estigma terminal e capitado	Glabro/ Longo Inserção central Disco nectarífero intra-estaminal	Kochanovski et al., 2018
	<i>Hymenostegia klainei</i> Pierre ex Pellegr.	Iniciação com estames externos Ovário piloso Estilete sigmoide filiforme/ Estigma puntiforme	Adaxialmente adnato ao hipanto	Tucker, 2002a
	<i>Isoberlinia angolensis</i> (Welw. ex Benth.) Hoyle & Brenan	Iniciação com pétalas Ovário densamente piloso Estilete filiforme/ Estigma terminal	Curto Lateralmente inserido ao hipanto	Tucker, 2002a
	<i>Julbernardia pellegriniana</i> Troupin	Iniciação com pétalas Ovário densamente piloso Estilete curvo com sutura visível, no botão	Curto Inserção central	Tucker, 2003a
	<i>Microberlinia bisulcata</i> A.Chev. <i>M. brazzavillensis</i> A.Chev.	Iniciação com pétalas Ovário piloso Estilete enrolado no botão/ Estigma estreito Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Curto Adaxialmente inserido ao hipanto	Tucker, 2002a
	<i>Neochevalierodendron stephanii</i> (A.Chev.) J.Léonard	Iniciação com as pétalas Ovário piloso abaxialmente Estilete alongado/ Estigma capitado	Lateralmente inserido ao hipanto	Tucker, 2002b

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Saraca declinata</i> (Jack) Miq. <i>S. indica</i> L.	Iniciação com as pétalas Carpelo sigmoide Ovário esparsamente piloso, plurióvulado Estilete filiforme enrolado no botão Estigma capitado	Longo Lateralmente inserido ao hipanto Disco nectarífero intra-es-taminal	Tucker, 2000b
	<i>Schotia afra</i> Thunb. <i>S. brachypetala</i> Sond. <i>S. latifolia</i> Jacq.	Iniciação com pétalas ou estames externos Ovário glabro/ plurióvulado Estilete alongado e curvo (lado abaxial) Estigma capitado Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Adaxialmente inserido ao hipanto	Tucker, 2001a
	<i>Sindora klaineana</i> Pierre ex Pellegr.	Iniciação com pétalas Ovário piloso Estilete longo, filiforme, curvo (lado abaxial) Estigma capitado	Curto Inserção central	Tucker, 2003a
	<i>Tamarindus indica</i> L.	Iniciação com pétalas Ovário piloso/ 8–10 óvulos Estilete alongado/ Estigma truncado e subcapitado Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Curto/ Glabro Adaxialmente inserido ao hipanto	Tucker, 2000c
	<i>Tetraberlinia tubmaniana</i> J.Léonard	Iniciação com pétalas ou estames externos Ovário densamente piloso Estilete alongado/ Estigma cordado	Inserção central	Tucker, 2002b
<b>Caesalpinioideae</b> (148 gêneros)	<i>Caesalpinia cassioides</i> Willd. <i>C. pulcherrima</i> (L.) Sw.	Iniciação com estames internos Ovário glabro	-	Tucker et al., 1985



Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Cassia ferruginea</i> var. vellozana H.S.Irwin & Barneby <i>Cassia fistula</i> L.	Iniciação com estames internos Gineceu curvo e piloso/ Pluriovulado Estilete curto Estigma crateriforme com franja papilada Ocasionalmente bicarpelar	Curto	Tucker, 1996 Paulino et al., 2014
	<i>Ceratonia siliqua</i> L.	Iniciação com estames externos Ovário piloso/ Pluriovulado Estilete curto/ Estigma peltado Ocasionalmente 2 ou mais carpelos Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Curto Inserção central Disco nectarífero intra-es-taminal	Tucker, 1992
	<i>Chamaecrista fasciculata</i> (Michx.) Greene	Iniciação com estames internos Gineceu curvo Ovário piloso/ pluriovulado Estilete filiforme/ Estigma crateriforme	Ausente	Tucker, 1996
	<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	Iniciação com estames externos Ovário glabro/ pluriovulado Base do ovário cercada por disco nectarífero Estigma em forma de funil	-	Barros et al., 2017
	<i>Haematoxylum campechianum</i> L. <i>H. brasiletto</i> H.Karst.	Iniciação com pétalas Ovário lanceolado-oblongo, piloso ou glabro 2-3 óvulos/ Estilete longo Estigma crateriforme ou porado/tubular Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Curto/ Glabro Inserção central	Tucker e Kantz, 1997
	<i>Libidibia ferrea</i> (Mart. ex Tul.) L.P.Queiroz	Iniciação com pétalas Ovário glabro com acúleos/ 4 óvulos Estilete reto/ Estigma truncado, côncavo e ciliado	Ausente	Capítulo 3 deste estudo

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Moldenhawera emarginata</i> (Spreng.) L.P.Queiroz & Allkin	Iniciação com estames Ovário densamente coberto por tricomas ferrugíneos/ 6–7 óvulos Estilete excêntrico Estigma truncado, oco e ciliado Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Ausente	Capítulo 3 deste estudo
	<i>Paubrasilia echinata</i> (Lam.) Gagnon, H.C.Lima & G.P.Lewis	Iniciação com estames externos Ovário densamente piloso, com acúleos/ 3 óvulos Estilete excêntrico Estigma truncado, côncavo e ciliado. Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos Fechamento da fenda carpelar inicia no ápice	Curto e piloso Nectário hipantial	Capítulo 3 deste estudo
	<i>Senna didymobotrya</i> (Fresen.) H.S.Irwin & Barneby	Iniciação após as pétalas Gineceu curvo Ovário piloso/ Pluriovulado Estilete estreito e alongado Estigma crateriforme e oval	Curto	Tucker, 1996
	<i>Tachigali denudata</i> (Vogel) Oliveira-Filho <i>T. paratyensis</i> (Vell.) H.C.Lima <i>T. spathulipetala</i> L.F.Gomes da Silva, L.J.T.Cardoso, D.B.O.S.Cardoso & H.C.Lim	Iniciação com estames externos Ovário piloso Estilete curvo	Curto Centralmente ou lateralmente inserido ao hipanto	Casanova et al., 2022
	<i>Tara vesicaria</i> (L.) Molinari, Sánchez Och. & Mayta	Iniciação com estames internos Ovário piloso	-	Tucker et al., 1985

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
<b>Caesalpinioideae</b> <b>(mimosoide)</b>	<i>Acacia baileyana</i> F.Muell.	Iniciação com últimos estames	Curto e glabro ou ausente	Derstine e Tucker, 1991 Gómez-Acevedo et al., 2007 Prenner, 2011 Paulino et al., 2014
	<i>A. celastrifolia</i> Benth.	3-7 carpelos ( <i>A. celastrifolia</i> )		
	<i>A. saligna</i> (Labill.) H.L.Wendl.	Carpelo glabro ou piloso/ Até 8 óvulos Estilete longo e delgado Estigma puntiforme ou côncavo		
	<i>Archidendron glabrum</i> (K.Schum.) K.Schum. & Lauterb.	Carpelo glabro 2-5 carpelos com maturação assíncrona Fusão na região basal de alguns ovários Pluriovulado Estilete longo e delgado/ Estigma côncavo	Curto/ Glabro	Paulino et al., 2014
	<i>Calliandra angustifolia</i> Spruce ex Benth.	Iniciação com estames externos Carpelo glabro Estilete enrolado Estigma capitado com base alargada Fechamento da fenda carpelar da base para o ápice	Ausente	Prenner, 2004c
	<i>Enterolobium timbouva</i> Mart.	Iniciação com estames Ovário glabro/ Pluriovulado Estilete longo e filiforme/ Estigma truncado	Curto e glabro Nectário intra-estaminal	Capítulo 3 deste estudo
	<i>Inga bella</i> M.Sousa <i>I. congesta</i> T.D.Penn. <i>I. gereauana</i> (Pipoly & R.Vásquez) T.D.Penn. <i>I. grandis</i> T.D.Penn. <i>I. hispida</i> Schott ex Benth.	2-7 carpelos/ Pluriovulados Carpelo glabro ou piloso Estilete longo e delgado Estigma côncavo	Curto ou ausente	Paulino et al., 2014
<i>Mimosa strigillosa</i> Torr. & A.Gray	Iniciação antes dos estames externos Ovário piloso Estilete reto e alongado/ Estigma cônico	Ausente	Ramírez-Domenech e Tucker, 1989	

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Neptunia pubescens</i> Benth.	Iniciação com estames externos Ovário glabro/ Estigma tubular-côncavo	Curto/ Glabro	Tucker, 1988
	<i>Parkia multijuga</i> Benth.	Iniciação com estames externos Ovário piloso na base/ Pluriovulado Estigma crateriforme	Curto	Pedersoli e Teixeira, 2016
	<i>Pentaclethra maculoba</i> (Willd.) Kuntze	Iniciação com estames externos Ovário piloso/ 8 óvulos Base do ovário cercada por disco nectarífero Estigma crateriforme	-	Barros et al., 2017
	<i>Senegalia berlandieri</i> (Benth.) Britton & Rose.	Iniciação com estames Ovário ovoide e piloso, ligeiramente contraído no meio Estilete filiforme/ Estigma côncavo	Curto/ Glabro/ Delgado Inserção central	Gómez-Acevedo et al., 2007
	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville	Iniciação com pétalas 16 óvulos/ Estigma puntiforme	-	Pedersoli e Teixeira, 2016
	<i>Vachellia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger	Iniciação com estames Ovário glabro Estilete enrolado no botão/ Estigma côncavo	Curto/ Glabro	Gómez-Acevedo et al., 2007
<b>Papilionoideae</b> (503 gêneros)	<i>Abrus precatorius</i> L.	Iniciação com estames externos Ovário densamente piloso/ 4 óvulos Estilete curvo/ Estigma rodeado por papilas	Ausente	Prenner, 2013
	<i>Adesmia latifolia</i> (Spreng.) Vogel <i>A. muricata</i> (Jacq.) DC. <i>A. securigerifolia</i> Herter <i>A. tristis</i> Vogel	Iniciação com pétalas ou estames externos	-	Moço e Mariath, 2009

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Aeschynomene sensitiva</i> Sw.	Iniciação com as pétalas/ Ovário curvo e piloso	Curto/ Glabro	Sampaio et al., 2013
	<i>Alhagi pseudalhagi</i> subsp. <i>persarum</i> (Boiss. & Buhse) Takht.	Iniciação com as pétalas Ovário longo e glabro/ Estilete curto e curvo	-	Khodaverdi et al., 2014
	<i>Amburana cearensis</i> (Allemão) A.C.Sm.	Iniciação após pétalas Carpelo glabro/ 2 óvulos Estilete curvo/ Estigma puntiforme	Longo/ Piloso Adaxialmente adnato ao hipanto (protuberância)	Leite et al., 2015
	<i>Amorpha canescens</i> Pursh	Iniciação com pétalas Ovário piloso/ Estilete curvo	-	McMahon e Hufford, 2005
	<i>Amphicarpaea edgeworthii</i> Benth.	Iniciação após pétalas Carpelo arqueado adaxialmente Ovário piloso/ 2–3 óvulos Base do ovário (flores aéreas) cercada por disco nectarífero	-	Zhang et al., 2006
	<i>Andira vermifuga</i> (Mart.) Benth.	Iniciação com estames externos Ovário com poucos e esparsos tricomas/ 5 óvulos Estilete levemente curvo/ Estigma cristado	Longo/ Glabro	Capítulo 2 deste estudo
	<i>Arachis hypogaea</i> L.	Iniciação com pétalas Ovário glabro/ 2 óvulos/ Estigma clavado Estilete filiforme e longíssimo com tricomas no ápice	Longo após polinização	Capítulo 2 deste estudo
	<i>Astragalus caspicus</i> M.Bieb. <i>A. compactus</i> Lam. <i>A. lagopoides</i> Lam. <i>A. scaberrimus</i> Bunge <i>A. galactites</i> Pall. <i>A. henryi</i> Oliv.	Inicia com primórdio comum Ovário cilíndrico ou ovoide, densamente ou esparsamente piloso 1, 2 ou numerosos óvulos Estilete tipo gancho / Estigma pequeno ou capitado	Ausente, curto ou longo Com ou sem nectário semi-circular	Movafeghi et al., 2010 Movafeghi et al., 2011 Naghiloo et al., 2012 Rather et al., 2021

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Ateleia herbert-smithii</i> Pittier	Iniciação com meristema em anel Ovário piloso/ 2 óvulos Estigma ovado sub-séssil	Curto	Tucker, 1990
	<i>Bobgunnia madagascariensis</i> (Desv.)	Iniciação com meristema em anel Gineceu estreito, enrolado e glabro Estilete longo e estreito/ Estigma capitado	Glabro	Tucker, 2003b
	<i>Bossiaea hendersonii</i> Bosse	Ovário glabro	Curto e glabro	Tucker, 2006
	<i>Bowdichia virgilioides</i> Kunth	Iniciação com estames externos Ovário lateralmente comprimido e piloso nas superfícies ventral e dorsal/ 7–14 óvulos Estilete torcido/ Estigma capitado	Longo/ Glabro Adaxialmente inserido ao hipanto nectarífero.	Rodrigues e Gomes, 2024
	<i>Camoensia scandens</i> (Welw.) J.B.Gillett	Iniciação com estames Ovário piloso/ 6–9 óvulos Estilete longo/ Estigma puntiforme	Longo/ Piloso Adnato adaxial-basalmente ao hipanto nectarífero, (protuberância)	Leite et al., 2021
	<i>Castanospermum australe</i> A.Cunn. ex Mudie	Iniciação com estames externos Carpelo glabro Estilete curvo/ Estigma diminuto	Longo/ Glabro Inserção central	Tucker, 1993
	<i>Cordyla pinnata</i> (A.Rich.) Milne-Redh.	Iniciação com estames Ovário elíptico, assimétrico e glabro/ Pluriovulado Estilete curvo Ocasionalmente 2 carpelos com bases dos ginóforos conadas	Longo/ Glabro	Sinjushin, 2018
	<i>Crotalaria paulina</i> Schrank	Iniciação com estames externos Carpelo glabro/ Pluriovulado Estilete ereto/ Estigma cristado	Ausente	Capítulo 2 deste estudo

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Ctenodon falcatus</i> (Poir.) D.B.O.S.Cardoso, P.L.R.Moraes & H.C.Lima	Iniciação com pétalas Ovário densamente piloso/ Estigma pequeno	Longo/ Piloso	Sampaio et al., 2013
	<i>Dahlstedtia pinnata</i> (Benth.) Malme <i>D. pentaphylla</i> (Taub.) Burkart	Iniciação com estames externos Ovário piloso na base Estilete longo/ Estigma diminuto Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Longo Inserção central Disco nectarífero	Teixeira et al., 2009
	<i>Dalbergia brasiliensis</i> Vogel	Iniciação com pétalas Ovário piloso nas margens/ Estigma capitado	Longo/ Piloso	Klitgaard, 1999
	<i>Daviesia cordata</i> Sm.	Iniciação com pétalas Ovário glabro/ 2 óvulos/ Estilete curvo Estigma com papilas no centro e nas bordas Nectário hipantial ao redor da base do gineceu	-	Prenner, 2004a
	<i>Dermatophyllum secundiflorum</i> (Ortega) Gandhi & Reveal	Iniciação com estames externos Ovário piloso/ Estilete longo	-	Tucker, 1994
	<i>Dipteryx alata</i> Vogel	Iniciação com estames externos Ovário glabro/ Uniovulado Estilete curvo/ Estigma truncado/	Longo/ Glabro Nectário hipantial	Leite et al., 2014
	<i>Discolobium pulchellum</i> Benth.	Iniciação entre pétalas e estames externos Ovário piloso/ 3 óvulos/ Estigma puntiforme	Curto/ Glabro Inserção central Nectário intra-estaminal	Bento et al., 2021
	<i>Errazurizia megacarpa</i> (S.Watson) I.M.Johnst.	Iniciação com estames Ovário piloso/ 2 óvulos	Ausente	McMahon e Hufford, 2005

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Exostyles venusta</i> Schott	Iniciação com estames internos Ovário glabro Estilete longo/ Estigma puntiforme Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Curto/ Glabro Inserção central	Mansano et al., 2002
	<i>Gastrolobium truncatum</i> Benth.	Iniciação com estames externos/ Ovário piloso	-	Tucker, 2006
	<i>Hardenbergia violacea</i> (Schneev.) Stearn	Iniciação com estames externos Ovário glabro/ Pluriovulado Estilete curto, espesso e curvo/ Estigma capitado Nectário circular ao redor do ovário	Ausente	Tucker, 2006
	<i>Harleyodendron unifoliolatum</i> R.S.Cowan	Iniciação após pétalas Ovário pequeno e piloso/ Pluriovulado Estilete alongado/ Estigma puntiforme	Curto/ Largo	Mansano et al., 2002
	<i>Hedysarum varium</i> Willd.	Iniciação com as pétalas Ovário longo, cilíndrico e glabro Estilete longo e enrolado/ Estigma proeminente	Curto/ Glabro	Khodaverdi et al., 2014
	<i>Indigofera lespedezioides</i> Kunth <i>I. spicata</i> Forssk. <i>I. suffruticosa</i> Mill.	Iniciação com pétalas Ovário piloso na região da sutura carpelar ventral ou nas laterais Estilete curvo/ Estigma diminuto Fenda carpelar de fecha após iniciação dos óvulos	Longo Disco nectarífero	Paulino et al., 2011
	<i>Lathyrus latifolius</i> L.	Iniciação com estames externos ou pétalas Ovário glabro Estilete piloso adaxialmente Estigma oval	Curto e glabro Inserção central Nectário no lado abaxial do hipanto	Prenner, 2003b



Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Lecointea hatschbachii</i> Barneby	Iniciação após pétalas Ovário piloso/ Estilete reto ou ligeiramente curvo Estigma pequeno	Longo/ Glabro Inserção central	Mansano et al., 2002
	<i>Lespedeza thunbergii</i> (DC.) Nakai	Iniciação com estames externos Ovário piloso/ Uniovulado Estigma com tricomas nas bordas Estilete alongado e curvo Nectário hipantial no lado adaxial	-	Prenner, 2004d
	<i>Leptolobium brachystachyum</i> (Benth.) Sch.Rodr. & A.M.G.Azevedo	Iniciação com estames externos Ovário densamente piloso/ 3 óvulos Estilete curvo/ Estigma puntiforme	Longo/ Glabro Inserção central	Capítulo 2 deste estudo
	<i>Lotus corniculatus</i> L.	Iniciação com pétalas Ovário glabro/ Estigma oval Nectário no lado abaxial do hipanto	-	Prenner, 2003a
	<i>Luetzelburgia auriculata</i> (Alle- mão) Ducke	Iniciação com estames externos Ovário lateralmente comprimido e densamente piloso/ Uniovulado Estigma puntiforme	Curto/ Piloso Inserção central	Capítulo 2 deste estudo
	<i>Machaerium villosum</i> Vogel	Iniciação com estames externos Ovário esparsamente piloso nas margens Estilete curvo/ Estigma diminuto	Longo e piloso no ápice Nectário intra-estaminal	Klitgaard, 1999
	<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	Iniciação com primórdios comuns pétala-estame Ovário piloso Estilete curvo/ Estigma com papilas nas bordas	Curto	Benloch, et al., 2003
	<i>Myroxylon balsamum</i> (L.) Harms	Iniciação com estames externos Carpelo glabro/ Ovário ovoide Estilete curto e curvo/ Estigma truncado	Longo/ Glabro Inserção central	Tucker, 1993

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Onobrychis melanotricha</i> Boiss.	Iniciação com pétalas Ovário curto e glabro Estilete alongado/ Estigma capitado	Curto/ Glabro	Khodaverdi et al., 2014
	<i>Oxylobium oxylobioides</i> (F.Muell.) Crisp & R.L.Barrett	Ovário densamente piloso Estilete diminuto Fenda carpelar se fecha após a iniciação dos óvulos	-	Tucker, 2006
	<i>Oxytropis ochrocephala</i> Bunge	Iniciação com primórdios comuns pétala-estame Ovário piloso/ Pluriovulado Estilete tipo gancho Estigma com papilas nas bordas	Curto	Rather et al., 2021
	<i>Parryella filifolia</i> Torr. & A.Gray	Iniciação com estames	-	McMahon e Hufford, 2005
	<i>Petaladenium urceoliferum</i> Ducke	Iniciação com estames externos Ovário piloso dorsal e lateralmente/ 4-5 óvulos Estilete curto/ Estigma minúsculo Fenda carpelar se fecha após iniciação dos óvulos	Longo e piloso dorsalmente Inserção central Nectário hipantial	Prenner et al., 2015
	<i>Pisum sativum</i> L.	Iniciação com as pétalas Estilete flexionado e dilatado com margens pilosas Gineceu curvado em ângulo reto na junção ovário-estilete.	Curto, glabro, livre Inserção central	Tucker, 1989
	<i>Platymiscium floribundum</i> Vogel	Iniciação com pétalas Ovário glabro/ Estilete curvo	Longo/ Glabro Nectário hipantial	Klitgaard, 1999
	<i>Psoralea pinnata</i> L.	Iniciação com pétalas Carpelo esparsamente piloso na junção ovário-estilete Estigma ciliado	Curto Disco nectarífero intra-estaminal	Tucker e Stirton, 1991

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Psorothamnus scoparius</i> (A.Gray) Rydb.	Iniciação com estames externos Ovário piloso	-	McMahon e Hufford, 2005
	<i>Pterocarpus rotundifolius</i> (Sond.) Druce	Iniciação com pétalas Ovário glabro/ Estigma pequeno	Curto/ Piloso Nectário hipantial	Klitgaard, 1999
	<i>Pterodon pubescens</i> (Benth.) Benth.	Iniciação com estames externos Ovário glabro/ Uniovulado Estigma capitado/ Estilete curvo	Longo/ Glabro Nectário hipantial	Leite et al., 2014
	<i>Pultenaea daphnoides</i> J.C.Wendl.	Iniciação com estames externos Ovário piloso	-	Tucker, 2006
	<i>Riedeliella graciliflora</i> Harms	Iniciação com estames externos Ovário piloso/ 2–3 óvulos Estilete curvo	Curto/ Piloso Inserção central	Bento et al., 2021
	<i>Sophora chrysophylla</i> (Salisb.) Seem. <i>S. davidii</i> (Franch.) Skeels <i>S. flavescens</i> Aiton <i>S. microphylla</i> Aiton <i>S. tomentosa</i> L.	Iniciação com estames externos Ovário piloso Estilete longo e cônico Algumas espécies com nectário circular ao redor da base do ovário	-	Tucker, 1994
	<i>Styphnolobium affine</i> (Torr. & A.Gray) Walp. <i>S. japonicum</i> (L.) Schott	Iniciação com estames externos Ovário piloso na base e na superfície dorsal Estilete curvo/ Estigma estreito	Longo Inserção central	Tucker, 1994
	<i>Swainsona formosa</i> (G.Don) Joy Thomps.	Iniciação com pétalas Carpelo glabro	-	Tapingkae et al., 2007

Subfamília	Espécies	Características do carpelo	Ginóforo	Fonte
	<i>Swartzia macrosema</i> Harms <i>S. laurifolia</i> Benth. <i>S. sericea</i> Vogel <i>S. dipetala</i> Willd. ex Vogel	Iniciação com meristema em anel Algumas espécies com mais de um carpelo Ovário arqueado, piloso ou glabro Estilete estreito, curto ou longo. Estigma dividido ao meio pela fenda carpelar (bilabiado), truncado, puntiforme, capitado ou capitado. Estilete minúsculo, glabro	Longo ou curto Esparsamente piloso ou glabro <i>S. dipetala</i> – 2 carpelos pilosos fundidos na base	Tucker, 2003b Paulino et al., 2013
	<i>Taralea oppositifolia</i> Aubl.	Iniciação com estames externos Ovário piloso/ Uniovulado Estilete ereto/ Estigma puntiforme	Curto/ Piloso Nectário hipantial	Leite et al, 2014
	<i>Trifolium pratense</i> L.	Iniciação com estames internos Carpelo glabro	-	Retallack e Willison, 1990
	<i>Vuralia turcica</i> (Kit Tan, Vural & Küçük.) Uysal & Ertuğrul	Iniciação com estames internos 2–4 carpelos parcialmente conados na base Ovário oblongo, piloso Estilete glabro/ Estigma pequeno	-	Sinjushin et al., 2018
	<i>Wisteria sinensis</i> (Sims) DC.	Iniciação com estames externos Ovário longo, piloso e cilíndrico Estigma capitado	Curto e piloso Inserção central	Naghiloo e Dadpour, 2010
	<i>Zollernia ilicifolia</i> (Brongn.) Vogel	Iniciação com pétalas Ovário cilíndrico, alongado e piloso Estilete curto/ Estigma pequeno	Longo e piloso Inserção central	Mansano et al., 2002
	<i>Zornia latifolia</i> Sm	Iniciação com pétalas Ovário piloso ventral e dorsalmente/ 9 óvulos Estilete ereto ou levemente curvo Estigma cristado	Ausente	Capítulo 2 deste estudo

## REFERÊNCIAS

- Almeida NM, Siqueira Filho JA, Oliveira PE *et al.* Bicarpellate gynoecium in two species of *Senna* (Fabaceae, Caesalpinioideae, Cassiinae) *Acta Botanica Brasilica* 2016; **30**(2): 326-328.
- Bailey IW, Swamy BGL. The conduplicate carpel of dicotyledons and its initial trends of specialization. *American Journal of Botany* 1951; **38** (5): 373–379.
- Barros TC, Pedersoli GD, Paulino JV *et al.* In the interface of caesalpinioids and mimosoids: Comparative floral development elucidates shared characters in *Dimorphandra mollis* and *Pentaclethra macroloba* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 2017b; **104**(2): 218–232.
- Bello MA, Hawkins JA, Rudall PJ. Floral morphology and development in Quillajaceae and Surianaceae (Fabales), the species-poor relatives of Leguminosae and Polygalaceae. *Annals of Botany* 2008; **101**:1433.
- Benlloch R, Navarro C, Beltrán JP *et al.* Floral development of the model legume *Medicago truncatula*: Ontogeny studies as a tool to better characterize homeotic mutations. *Sexual Plant Reproduction* 2003; **15**: 231–241.
- Bento JPSP, Kochanovski FJ, Sartori ALB. Floral ontogeny and secretory structures of *Discolobium pulchellum* and *Riedeliella graciliflora* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae): two closely related genera with diverging floral morphology. *Plant Systematics and Evolution* 2021; **307**:67.
- Casanova JM, Cardoso D, Barros CF *et al.* Floral ontogeny of *Tachigali* (Caesalpinioideae, Fabaceae) species. *PeerJ* 2022;13975.
- Choob VV, Sinyushin AA. Flower and shoot fasciation: from phenomenology to the construction of models of apical meristem transformations. *Russian Journal of Plant Physiology* 2012; **59**: 530–545.
- Coen ES, Meyerowitz EM. The war of the whorls: Genetic interactions controlling flower development. *Nature* 1991; **353**: 31–37
- De-Paula OC, Oliveira DMT. Variação da estrutura carpelar em seis espécies de Cassiinae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Acta botanica brasilica* 2007; **21**: 915–925.
- Derstine KS, Tucker SC. Organ initiation and development of inflorescences and flowers of *Acacia baileyana*. *American Journal of Botany* 1991; **78**: 816–832.

- El Ottra JHL, de Albuquerque Melo-de-Pinna GF, Demarco D *et al.* Gynoecium structure in Sapindales and a case study of *Trichilia pallens* (Meliaceae). *Journal of Plant Research* 2022; **135**: 157–190.
- Endress PK. *Diversity and evolutionary biology of the tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press, 1998.
- Endress PK. Angiosperm Floral Evolution: Morphological Developmental Framework *Advances in Botanical Research* 2006; **44**:1–61.
- Endress PK. Evolutionary diversification of the flowers in Angiosperms. *American Journal of Botany* 2011; **98**: 370–396.
- Endress PK. Multicarpellate gynoecia in angiosperms: occurrence, development, organization and architectural constraints. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2014, **174**: 1–43.
- Endress PK. Patterns of angiospermy development before carpel sealing across living angiosperms: diversity, and morphological and systematic aspects. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2015; **178**, 556–591.
- Endress PK. The morphological relationship between carpels and ovules in angiosperms: pitfalls of morphological interpretation. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2019; **189**: 201–227.
- Endress PK, Igersheim A. Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1999; **130**: 305–393.
- Endress PK, Igersheim A. Gynoecium structure and evolution in basal Angiosperms. *International Journal of Plant Sciences* 2000; **161**: 211–223.
- Falcão MJA, Paulino JV, Kochanovski FJ *et al.* Development of inflorescences and flowers in Fabaceae subfamily Dialioideae: an evolutionary overview and complete ontogenetic series for *Apuleia* and *Martiodendron*. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2020; **20**: 1–28.
- Favaro R, Pinyopich A, Battaglia R *et al.*; MADS-box protein complexes control carpel and ovule development in *Arabidopsis*. *The Plant Cell* 2003; **15**(11): 2603–2611.
- Gómez-Acevedo SL, Magallón S, Rico-Arce L. Floral development in three species of *Acacia* (Leguminosae, Mimosoideae). *Australian Journal of Botany* 2007; **55**: 30–41.
- Khodaverdi M, Movafeghi A, Dadpour MR *et al.* Comparative study of floral development in *Onobrychis melanotricha*, *Hedysarum varium* and *Alhagi*

- persarum* (Leguminosae: Papilionoideae: Hedysareae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 2014; **209**: 23–33.
- Klitgaard BB. Floral ontogeny in tribe Dalbergieae (Leguminosae: Papilionoideae): *Dalbergia brasiliensis*, *Machaerium villosum* s. l. *Platymiscium floribundum* and *Pterocarpus rotundifolius*. *Plant Systematics and Evolution* 1999; **219**: 1–25.
- Kochanovski FJ, Paulino JV, Teixeira SP *et al.* Floral development of *Hymenaea verrucosa*: An ontogenetic approach to the unusual flower of Fabaceae subfamily Detarioideae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2018; **187**: 46–58.
- Krüger H, Tiedt LR, Wessels DCJ. Floral development in the legume tree *Colophospermum mopane*, Caesalpinioideae: Detarieae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1999; **131**: 223–233.
- Leite VG, Mansano VF, Teixeira SP. Floral ontogeny in Dipterygeae (Fabaceae) reveals new insights into one of the earliest branching tribes in papilionoid legumes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 2014; **174**: 529–550.
- Leite VG, Teixeira SP, Mansano VF *et al.* Floral development of the early-branching papilionoid legume *Amburana cearensis* (Leguminosae) reveals rare and novel characters. *International Journal of Plant Sciences* 2015; **176**: 94–106.
- Leite VG, Teixeira SP, Godoy F *et al.* Resolving the non-papilionaceous flower of *Camoensia scandens*, a papilionoid legume of the core genistoid clade: development, glands and insights into the pollination and systematics of the group. *Journal of Plant Research* 2021; **134**: 823–839.
- Mansano VF, Tucker SC, Tozzi AMGA. Floral ontogeny of *Lecointea*, *Zollernia*, *Exostyles* and *Harleyodendron* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae s.l.). *American Journal of Botany* 2002; **89**: 1553–1569.
- McMahon M, Hufford L. Evolution and development in the amorphoid clade (Amorpheae: Papilionoideae: Leguminosae): Petal loss and dedifferentiation. *International Journal of Plant Sciences* 2005; **166**: 383–396.
- Moço MCDC., Mariath JEDA. Comparative floral ontogeny in *Adesmia* (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae). *Australian Journal of Botany* 2009; **57**: 65–75.
- Movafeghi A, Dadpour MR, Naghiloo S *et al.* Floral development in *Astragalus caspicus* Bieb. (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 2010; **205**: 251–258.
- Movafeghi A, Naghiloo S, Dadpour MR. Inflorescence and floral development in *Astragalus lagopoides* Lam. (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 2011; **206**: 219–226.

- Naghiloo S, Dadpour MR. Floral ontogeny in *Wisteria sinensis* (Fabaceae: Faboideae: Millettieae) and its systematic implications. *Australian Systematic Botany* 2010; **23**: 393–400.
- Naghiloo S, Dadpour MR, Movafeghi A. Floral ontogeny in *Astragalus compactus* (Leguminosae: Papilionoideae: Galegeae): Variable occurrence of bracteoles and variable patterns of sepal initiation. *Planta* 2012; **235**: 793–805.
- Paulino JV, Groppo M, Teixeira SP. Floral developmental morphology of three *Indigofera* species (Leguminosae) and its systematic significance within Papilionoideae. *Plant Systematics and Evolution* 2011; **292**: 165–176.
- Paulino JV, Mansano VF, Teixeira SP. Elucidating the unusual floral features of *Swartzia dipetala* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 2013; **173**: 303–320.
- Paulino JV, Prenner G, Mansano VF *et al.* Comparative development of rare cases of a polycarpellate gynoecium in an otherwise monocarpellate family, Leguminosae. *American Journal of Botany* 2014; **101**(4): 572–586.
- Pedersoli GD, Paulino JV, Leite VG *et al.* Elucidating enigmatic floral issues in *Copaifera langsdorffii* desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *International Journal of Plant Sciences* 2010; **171**: 834–846.
- Pelaz S, Ditta GS, Baumann E *et al.* B and C floral organ identity functions require SEPALLATA MADS-box genes". *Nature* 2000; **405**(6783): 200–203.
- Prenner G. A developmental analysis of the inflorescence and the flower of *Lotus corniculatus* (Fabaceae-Loteae). *Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Steiermark* 2003a; **133**: 99–107.
- Prenner G. Floral Ontogeny in *Lathyrus latifolius* (Fabaceae-Vicieae). *Phyton - Annales Rei Botanicae* 2003b; **43**: 392–400.
- Prenner G. Floral development in *Daviesia cordata* (Leguminosae: Papilionoideae: Mirbelieae) and its systematic implications. *Australian Journal of Botany* 2004a; **52**: 285–291.
- Prenner G. Floral development in *Polygala myrtifolia* (Polygalaceae) and its similarities with Leguminosae. *Plant Systematics and Evolution* 2004b; **249**: 67–76.
- Prenner G. Floral ontogeny in *Calliandra angustifolia* (Leguminosae: Mimosoideae: Ingeae) and its systematic implications. *International Journal of Plant Sciences* 2004c; **165**: 417–426.



- Prenner G. Floral ontogeny in *Lespedeza thunbergii* (Leguminosae: Papilionoideae: Desmodieae): Variations from the unidirectional mode of organ formation. *Journal of Plant Research* 2004d; **117**: 297–302.
- Prenner G. Floral ontogeny of *Acacia celastrifolia*: An enigmatic mimosoid legume with pronounced polyandry and multiple carpels. In: Wanntorp L, Ronse De Craene LP (ed.), *Flowers on the Tree of Life*. New York: Cambridge University Press, 2011, 256–278.
- Prenner G. Flower development in *Abrus precatorius* (Leguminosae: Papilionoideae: Abreae) and a review of androecial characters in Papilionoideae. *South African Journal of Botany* 2013; **89**: 210–218.
- Prenner G, Cardoso D, Zartman CE *et al.* Flowers of the early-branching papilionoid legume *Petaladenium urceoliferum* display unique morphological and ontogenetic features. *American Journal of Botany* 2015; **102**: 1780–1793.
- Prenner G, Cardoso D. Flower development of *Goniorrhachis marginata* reveals new insights into the evolution of the florally diverse detarioid legumes. *Annals of botany* 2017; **119**: 417–432.
- Prenner G, Klitgaard BB. Towards unlocking the deep nodes of Leguminosae: Floral development and morphology of the enigmatic *Duparquetia orchidacea* (Leguminosae, Caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 2008; **95**: 1349–1365.
- Rather SA, Wei Y, Wang J *et al.* Comparative study of floral developments and its systematic importance in the genus *Astragalus* L. and *Oxytropis* DC. (Fabaceae, Leguminosae: Papilionoideae). *Biologia* 2021; **76**: 865–888.
- Retallack B, Willison JHM. Floral Development in Ottawa and Florex Red Clover *Trifolium Pratense* (Papilionoideae: Leguminosae). *American Journal of Botany* 1990; **77**: 1222–1230.
- Rodrigues CG, Gomes SM. Floral ontogeny and anatomy reveal the gynophore origin and nature in *Bowdichia virgilioides* (Fabaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 2024;**20**:1–15.
- Sampaio DS, Moço MCC, Mariath JEA. Floral ontogeny of *Aeschynomene falcata* and *A. sensitiva* (Leguminosae: Papilionoideae) supports molecular phylogenetic data. *Plant Systematics and Evolution* 2013; **299**: 499–513.
- Sinjushin AA. Origin and variation of polymerous gynoecia in Fabaceae: evidence from floral mutants of pea (*Pisum sativum* L.) *Plant Systematics and Evolution* 2014; **300**: 717–727

- Sinjushin AA. Floral ontogeny in *Cordyla pinnata* (A. rich.) Milne-Redh. (Leguminosae, papilionoideae): Away from stability. *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 2018; **241**: 8–15.
- Sinjushin AA. Spatial orientation of gynoecium in legumes and beyond: Commentary to the paper of Wang et al. (2021). *Botanica Pacifica. A journal of plant science and conservation* 2021; **10**(2): 83–86.
- Sinjushin AA, Tekdal D, Ciftci C *et al.* 2018. Floral development in *Thermopsis turcica*, an unusual multicarpellate papilionoid legume. *Plant Systematics and Evolution* 304: 461–471.
- Sokoloff DD, Oskolski AA, Remizowa MV *et al.* Flower structure and development in *Tupidanthus calypratus* (Araliaceae): an extreme case of polymery among Asterids. *Plant Systematics and Evolution* 2007; **268**:209–234.
- Sokoloff DD, Nuraliev MS, Oskolski AA *et al.* Gynoecium evolution in Angiosperms: monomery, Pseudomonomery, and Mixomery. *Moscow University Biological Sciences Bulletin* 2017;**72**(3): 97–108.
- Stergios B, Aymard G. A striking new species of *Aldina* (Fabaceae-Swartzieae-Aldininae) from the Venezuelan Guayana Highlands. *Harvard Papers in Botany* 2008; **13**: 29–33.
- Swamy BGL, Periasamy K., The concept of the conduplicate carpel. *Phytomorphology* 1964; **14**(7): 319–327.
- Tapingkae T, Taji A, Kristiansen P. Floral ontogeny of *Swainsona formosa* (Fabaceae: Faboideae: Galegeae). *Australian Journal of Botany* 2007; **55**: 643–652.
- Teixeira SP, Ranga NT, Tucker SC. Inflorescence and floral development of *Dahlstedtia species* (Leguminosae: Papilionoideae: Millettieae). *Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 2009; **204**: 769–781.
- Tucker SC, Stein OL, Derstine KS. Floral Development in *Caesalpinia* (Leguminosae). *American Journal of Botany* 1985; **72**: 1424–1434.
- Tucker SC. Dioecy in *Bauhinia* resulting from organ suppression. *American Journal of Botany* 1988; **75**: 1584-1597.
- Tucker SC. Overlapping organ initiation and common primordia in flowers of *Pisum Sativum* (Leguminosae: Papilionoideae). *American Journal of Botany* 1989; **76**: 714–729.
- Tucker SC. Loss of floral organs in *Ateleia* (Leguminosae: Papilionoideae: Sophoreae). *American Journal of Botany* 1990; **77**: 750–761.

- Tucker SC. The developmental basis for sexual expression in *Ceratonia Siliqua* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae). *American Journal of Botany* 1992; **79**: 318–327.
- Tucker SC. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). I. *Myroxylon* (Myroxylon Group) and *Castanospermum* (Angylocalyx Group). *American Journal of Botany* 1993; **80**: 65–75.
- Tucker SC. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae): II. *Sophora* sensu lato (Sophora group). *American Journal of Botany* 1994; **81**: 368–380.
- Tucker SC. Trends in evolution of floral ontogeny in *Cassia* sensu stricto, *Senna*, and *Chamaecrista* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cassieae: Cassiinae); a study in convergence. *American Journal of Botany* 1996; **83**: 687–711.
- Tucker SC. Floral ontogeny in legume genera *Petalostylis*, *Labichea*, and *Dialium* (Caesalpinioideae: Cassieae), a series in floral reduction. *American Journal of Botany* 1998; **85**(2): 184–208.
- Tucker SC. Evolutionary loss of sepals and/or petals in detarioid legume taxa *Aphanocalyx*, *Brachystegia*, and *Monopetalanthus* (Leguminosae: caesalpinioideae). *American Journal of Botany* 2000a; **87**: 608–624.
- Tucker SC. Floral development and homeosis in *Saraca* ( Leguminosae: Caesalpinioideae : Detarieae ) *International Journal of Plant Sciences* 2000b; **161**: 537–549.
- Tucker SC. Floral development in tribe Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae): *Amherstia*, *Brownea*, and *Tamarindus*. *American Journal of Botany* 2000c; **87**: 1385–1407.
- Tucker SC. Floral development in *Schotia* and *Cynometra* (Leguminosae: Caesalpinioideae : Detarieae). *American Journal of Botany* 2001a; **88**: 1164–1180.
- Tucker SC. The ontogenetic basis for missing petals in *Crudia* (Leguminosae: Caesalpinioideae : Detarieae). *International Journal Plant Science* 2001b; **162**: 83–89.
- Tucker SC. Floral ontogeny in Sophoreae (Leguminosae: Papilionoideae). III. Radial symmetry and random petal aestivation in *Cadia purpurea*. *American Journal of Botany* 2002a; **89**: 748–757.
- Tucker SC. Comparative floral ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). 2. Zygomorphic taxa with petal and stamen suppression. *American Journal of Botany* 2002b; **89**: 888–907.

- Tucker SC. Floral Ontogeny of *Cercis* (Leguminosae: Caesalpinioideae: Cercideae): Does It Show Convergence with Papilionoids? *International Journal of Plant Sciences* 2002c; **163**:75–87.
- Tucker SC. Comparative Floral Ontogeny in Detarieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). III. Adaxially Initiated Whorls in *Julbernardia* and *Sindora*. *International Journal of Plant Sciences* 2003a; **164**(2): 275–286.
- Tucker SC. Floral ontogeny in *Swartzia* (Leguminosae: Papilionoideae: Swartzieae): distribution and role of the ring meristem. *American Journal of Botany* 2003b; **90**(9): 1271–1292.
- Tucker SC. Update on Floral Development in Legumes. *Plant Physiology* 2003c; **131**: 911–926.
- Tucker SC. Floral ontogeny of *Hardenbergia violacea* (Fabaceae: Faboideae: Phaseoleae) and taxa of tribes Bossiaeeae and Mirbelieae, with emphasis on presence of pseudoraceme inflorescences. *Australian Systematic Botany* 2006; **19**: 193–210.
- Tucker SC, Kantz KE. Comparative floral development and evolution in tribe Caesalpinieae (Leguminosae: Caesalpinioideae). *Haematoxylum. American Journal of Botany* 1997; **84**: 1047–1063.
- Tucker SC, Kantz KE. Open carpels with ovules in Fabaceae. *International Journal of Plant Sciences* 2001; **162**: 1065–1073.
- Tucker SC, Stirton CH. Development of the cymose inflorescence, cupulum and flower of *Psoralea pinnata* (Leguminosae: Papilionoideae: Psoraleae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 1991; **106**: 209–227.
- Weberling F. *Morphology of flowers and inflorescences*. Cambridge: University Press, 1992.
- Westerkamp C, Weber A. Keel flowers of the Polygalaceae and Fabaceae: a functional comparison. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1999; **129**: 207–221.
- Zhang Y, Yang J, Rao GY. Comparative study on the aerial and subterranean flower development in *Amphicarpaea edgeworthii* Benth. (Leguminosae: Papilionoideae), an amphicarpic species. *International Journal of Plant Sciences* 2006; **167**: 943–949.
- Zimmerman E, Prenner G, Bruneau A. Floral morphology of *Apuleia leiocarpa* (Dialiinae: Leguminosae), an unusual andromonoecious Legume. *International Journal of Plant Sciences* 2013a; **174**: 154–160.

Zimmerman E, Prenner G, Bruneau A. Floral ontogeny in Dialiinae (Caesalpinioideae: Cassieae), a study in organ loss and instability. *South African Journal of Botany* 2013b; **89**: 188–209.

Zúñiga-Mayo VM, Gómez-Felipe A, Herrera-Ubaldo H *et al.* Gynoecium development: networks in *Arabidopsis* and beyond. *Journal of Experimental Botany* 2019; **70**(5): 1447–1460.