

LUÍS HENRIQUE BUENO

**O CONSERVADORISMO ANATÔMICO NA ESTRUTURA DA MADEIRA E CASCA
DO CLADO BYRSONIMOIDE (MALPIGHIACEAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Botânica, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Marcelo Rodrigo Pace

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2023**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

B928c
2023

Bueno, Luís Henrique, 1997-
O conservadorismo anatômico na estrutura da madeira e casca do clado *Byrsonimoide* (*Malpighiaceae*) / Luís Henrique Bueno. – Viçosa, MG, 2023.
1 dissertação eletrônica (89 f.): il. (algumas color.).

Inclui apêndices.

Orientador: Marcelo Rodrigo Pace.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, 2023.

Referências bibliográficas: f. 42-54.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.608>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. *Malpighiaceae*. 2. *Byrsonimoide* - Anatomia. 3. Análise cladística. I. Pace, Marcelo Rodrigo, 1981-. II. Universidade Federal de Viçosa. Departamento de Biologia Vegetal. Programa de Pós-Graduação em Botânica. III. Título.

CDD 22. ed. 583.79

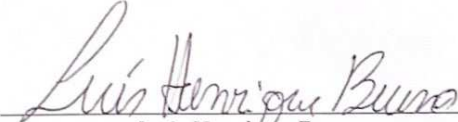
LUÍS HENRIQUE BUENO

O CONSERVADORISMO ANATÔMICO NA ESTRUTURA DA MADEIRA E CASCA
DO CLADO BYRSONIMOIDE (MALPIGHIACEAE)

Dissertação apresentada à Universidade Federal
de Viçosa, como parte das exigências do
Programa de Pós-Graduação em Botânica, para
obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 25 de agosto de 2023.

Assentimento:


Luis Henrique Bueno
Autor


Marcelo Rodrigo Pace
Orientador

Dedico esta dissertação à minha mãe, Maria de Fátima Pereira Bueno, cuja crença inabalável em mim sempre me motivou a perseguir meus objetivos e aspirações. Sua paixão pelas plantas e sua dedicação em compartilhar esse amor comigo moldaram não apenas minha jornada acadêmica, mas também minha apreciação pela natureza. Assim como meu pai e minhas irmãs, de quem a inspiração contínua e apoio incansável me motivaram a perseguir meus objetivos com determinação e paixão.

AGRADECIMENTOS

Primeiramente a Deus, guiando meus passos e fortalecendo minha determinação ao longo do caminho.

À Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realização do mestrado, pela infraestrutura disponibilizada e o acolhimento de excelência.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de estudos.

À Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) pelo financiamento das coletas de campo (DGAPA PAPIIT IA200323). E ao Instituto de Biología (IB) pela acolhida em 2022 que me permitiu desenvolver uma parte significativa deste trabalho, proporcionando-me uma valiosa experiência profissional.

Ao meu orientador, Marcelo Pace, pelo seu constante apoio e incentivo, que foram fundamentais para a realização e progresso deste trabalho. Ressalto que mesmo à distância, a sua orientação não foi um obstáculo. A sua disponibilidade e comprometimento permaneceram constantes, contribuindo de maneira significativa. Suas críticas construtivas, discussões e reflexões foram de importância crucial ao longo de toda a jornada. Estou eternamente grato por todo o suporte.

Às Professoras Aristéa Azevedo e Renata Meira pela agradável convivência e pelos valiosos ensinamentos, bem como todos os outros professores que tive o privilégio de ter no decorrer destes dois anos.

À Aurora e Rosana, técnicas do Laboratório de Anatomia Vegetal da UFV, expresso minha gratidão pela amizade, paciência, companheirismo e convivência agradável. Também quero reconhecer o valioso auxílio técnico que generosamente me proporcionaram.

Ao Ângelo Valentim, por sua assistência e atenção.

Ao André Amorim e Augusto Francener pela identificação de partes das espécies estudadas neste trabalho.

À Brenda Hernández por toda a assistência na área de dados filogenéticos.

À Karina Mattos, principal responsável pela minha chegada até aqui, por seu incentivo, conselhos e ensinamentos que foram fundamentais para minha trajetória.

Aos meus pais, Maria de Fátima e Luís Antônio e a minhas irmãs Josiane e Regiane por todo apoio durante todos esses anos pelo amor incondicional, pela paciência, pelos

ensinamentos, pela confiança e por não medirem esforços para que eu pudesse ter a oportunidade de estudar sempre com muita paixão e determinação nesta trajetória.

Às minhas amigas Micheli, Isabela, Isadora, Valquíria e Marília, por sempre me apoiarem e motivarem a prosseguir na pós-graduação, mesmo estando distantes.

A minha querida amiga Graciele Diniz, por ter embarcado nesta aventura da pós-graduação ao meu lado, sendo a melhor colega, companheira de casa e a pessoa em quem mais podia contar estando longe de casa. Agradeço por todos os conselhos, momentos de desabafo, consolo e por todo o seu apoio ao longo desses dois anos.

Ao querido Miller Sanches, que me recebeu em Viçosa pela primeira vez e me apresentou a UFV. Durante todo o meu mestrado, seus ensinamentos, conselhos e amizade foram fundamentais.

Aos meus amigos e companheiros de jornada Miller, Clara, Giovanna, Danizete, Elienai, Letícia, João e Daniela pelo apoio constante, direcionamento e pelo precioso laço de amizade que compartilhamos.

Ao grupo de estudos Pace Lab., Angélica, Rosa, Miller, Camila, Felipe, Alexis e Maru, por toda contribuição e apoio deste trabalho. *¡Muchas gracias, chiques!*

A todas as importantes pessoas que se fizeram presentes durante todo a minha trajetória acadêmica.

“O verdadeiro aprendizado é uma jornada sem fim, onde cada descoberta é apenas o começo de uma nova exploração”.

(Peter Hilton)

RESUMO

BUENO, Luís Henrique, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, agosto de 2023. **O Conservadorismo Anatômico na Estrutura da Madeira e Casca do Clado Byrsonimoide (Malpighiaceae)**. Orientador: Marcelo Rodrigo Pace.

O clado Byrsonimoide inclui aproximadamente 152 espécies de árvores e arbustos nativos da região Neotropical. O clado é monofilético e consiste em três gêneros: *Blepharandra*, *Byrsonima* e *Diacidia*. As madeiras de *Byrsonima* estão entre as mais conhecidas dentro da família Malpighiaceae e têm uma moderada importância econômica. No entanto, até o presente momento, nenhum estudo explorou sua diversidade interespecífica, suas semelhanças e diferenças em relação a *Blepharandra* e *Diacidia*, ou como a circunscrição taxonômica proposta anteriormente se reflete, ou não, na anatomia da madeira e casca. Utilizando a filogenia mais recente de Malpighiaceae e uma ampla seleção de espécies do clado, realizamos análises comparativas filogenéticas para determinar como as características da madeira e da casca evoluíram ao longo do tempo. Nossos resultados indicam homogeneidade dentro do clado, especialmente nas características da madeira. A presença de fibras septadas e cristais prismáticos nos raios distingue *Byrsonima* dos outros membros do clado. As características da madeira e casca não correspondem com as classificações infragênicas de *Byrsonima*. Reconstruções dos estados ancestrais dos caracteres revelaram que o arranjo radial, fibras septadas, raios heterocelulares finos, parênquima marginal e cristais prismáticos são caracteres ancestrais dentro do clado, com a homoplasia sendo comum dentro do grupo. Essas observações demonstram um conservadorismo anatômico dentro do clado Byrsonimoide, que pode estar relacionado com sua recente diversificação proposta ou um conjunto altamente eficaz de características selecionadas positivamente.

Palavras-chave: Evolução. Crescimento secundário. Floema. Periderme. Filogenética. Plesiomorfia. Homeose.

ABSTRACT

BUENO, Luís Henrique, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, August, 2023. **Anatomical conservatism in the wood and bark anatomy of the species-rich Byrsonimoid clade (Malpighiaceae)**. Adviser: Marcelo Rodrigo Pace.

The Byrsonimoids includes approximately 152 species of trees and shrubs native to the Neotropical region. The clade is monophyletic and consists of three genera, *Blepharandra*, *Byrsonima*, and *Diacidia*. *Byrsonima* woods are among the most well-known within the Malpighiaceae family and have moderate economic importance. However, no previous studies have explored their interspecific diversity or their similarities and differences in relation to *Blepharandra* and *Diacidia* or how the previously proposed taxonomic circumscription is reflected or no in their wood and bark anatomy. Using the most recent phylogeny of Malpighiaceae and a broad selection of species from the clade, we conducted phylogenetic comparative analyses to determine how wood and bark traits have evolved over time. Our results indicate homogeneity within the clade, particularly in wood traits. The presence of septate fibers and prismatic crystals in the rays distinguishes *Byrsonima* from other members of the clade. Wood and bark traits do not align with the infrageneric classifications of *Byrsonima*. Ancestral character state reconstructions revealed that radial arrangement, septate fibers, thin heterocellular rays, marginal parenchyma, and prismatic crystals are ancestral traits within the clade, with homoplasy common within the group. These observations demonstrate anatomical conservatism within the Byrsonimoid clade, which might be either related to their proposed recent diversification or a highly effective set of features positively selected.

Keywords: Evolution. Secondary growth. Phloem. Periderm. Phylogenetics. Plesiomorphy. Homeosis.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO.....	10
2. MATERIAL E MÉTODOS.....	15
Coleta e processamento das amostras	15
Análises filogenéticas	16
Reconstrução de caracteres	17
3. RESULTADOS.....	18
Caracteres gerais das madeiras de Byrsonimoide	18
Caracteres gerais do floema secundário de Byrsonimoide	19
Caracteres gerais da periderme de Byrsonimoide	20
Reconstrução de caracteres ancestrais	20
4. DISCUSSÃO.....	24
Caracteres gerais da madeira e reconstrução de caracteres ancestrais	24
Caracteres gerais do floema secundário de Byrsonimoide	37
Caracteres gerais da Periderme de Byrsonimoide	40
5. CONCLUSÕES.....	41
REFERÊNCIAS.....	42
FIGURAS.....	55
TABELAS.....	69
APÊNDICES.....	75

1. INTRODUÇÃO

Malpighiaceae é uma família composta por árvores, arbustos, trepadeiras lenhosas ou herbáceas e ervas, presentes desde florestas tropicais úmidas, secas, subtropicais a savanas e desertos (Davis & Anderson, 2010). Compreende 77 gêneros e aproximadamente 1300 espécies, de distribuição pantropical (Anderson, 2004; Davis & Anderson, 2010). Entretanto, sua maior abundância de representantes ocorre nos neotrópicos (Davis *et al.*, 2002). A monofilia da família é fortemente sustentada por análises de caracteres morfológicos (Vogel, 1990; Judd *et al.* 2009) e por análises filogenéticas moleculares (Cameron *et al.* 2001; Davis *et al.* 2001; Davis & Anderson, 2010). Da mesma forma, o clado Byrsonimoide, que faz parte da família, é monofilético, sendo apoiado por evidências moleculares e morfológicas (Davis *et al.*, 2014). Entretanto, a relação filogenética dos táxons intrafamiliares ainda é bastante discutida, e há classificações divergentes. Por exemplo, toda a classificação infragenérica de *Byrsonima* Rich. nunca foi testada.

A princípio, Niedenzu (1928) dividiu a família Malpighiaceae em duas subfamílias baseando-se, principalmente, na presença ou ausência de frutos alados e na forma do receptáculo. A subfamília Planitorae (Malpighioideae na renomeação de Morton, 1968 para se adequar ao Código de Nomenclatura Botânica) era caracterizada por possuir frutos não alados, receptáculo achatado e hábito arbustivo-arbóreo. Já as espécies da subfamília Pyramidororae (Gaudichaudioideae *sensu* Morton, 1968) eram caracterizadas por possuir frutos alados, receptáculo piramidal e com hábito lianescente. Anderson (1977) percebeu que Malpighioideae não era monofilética, criando uma nova subfamília, Byrsonimoideae, caracterizada pelo hábito arbustivo-arbóreo, frutos não alados, presença de três estiletos subulados com estigmas muito pequenos e grãos de pólen tricolporados. Com as análises moleculares, viu-se que essa subfamília era parafilética, visto que *Burdachia* e *Glandonia* emergiram em outro clado (Davis & Anderson 2010). Contudo, os demais membros de

Byrsonimoideae *sensu* Anderson (1977) emergiram como um grupo monofilético, irmão de todas as demais Malpighiaceae (Davis & Anderson 2010). Este grande clado está, por sua vez, composto por três subclados: Byrsonimoide, Galphimioide e Acmantheroide. No presente estudo, focamos no clado Byrsonimoide, composto por três gêneros (*Blepharandra* Griseb., *Byrsonima* Rich. e *Diacidia* Griseb.), sendo fortemente sustentado por evidências moleculares e morfológicas. Dentre os caracteres morfológicos que sustentam o clado, destacam-se as folhas completamente eglandulares, condição encontrada em poucos gêneros de Malpighiaceae, e o fruto indeiscente, que é mais raro que os frutos secos na família (W. Anderson, C. Anderson & Davis, 2006). Além disso, as espécies do clado possuem o hábito predominantemente arbustivo-arbóreo.

Byrsonima é o segundo maior gênero de Malpighiaceae depois de *Heteropterys* Kunth e apresenta uma grande importância econômica. Com cerca de 135 espécies distribuídas nas Américas, o Brasil é o centro de diversidade de espécies, onde ocorrem 99 espécies, das quais 55 são endêmicas (Mamede *et al.*, 2015), distribuídas em diversos ambientes que abrangem desde regiões mais secas, como o Cerrado, até ambientes mais úmidos, como a Amazônia. As espécies de *Byrsonima* são caracterizadas por seu hábito arbustivo ou arbóreo, por suas estípulas intra ou epipetiolares, pela ausência de nectários extraflorais nas folhas, por suas inflorescências terminais com flores em cincínios, cálice com dez glândulas secretoras de óleo (elaióforos), por seu androceu com dez estames, por três estiletos subulados e por seus frutos do tipo drupa (Anderson, 1977; Mamede, 1987; Mamede *et al.*, 2015). Popularmente conhecidas como ‘‘murici’’ no Brasil e ‘‘nanche’’ ou ‘‘nance’’ nos países da América Hispânica, os frutos de *Byrsonima* são amplamente consumidos e comercializados (W. Anderson, C. Anderson & Davis, 2006). De maneira também importante, a madeira de *Byrsonima* é muito utilizada e conhecida pela indústria madeireira por sua leveza. Inclusive, a etimologia do gênero *Byrsonima* surge do uso da casca por parte das populações nativas

brasileiras para curtir tecido, sendo que *Byrsonima* significa "nomeado pelo couro" em referência a esse significado (W. Anderson, C. Anderson & Davis, 2006). Segundo Lorenzi (1998), as madeiras de *Byrsonima lancifolia*, *B. sericea* e *B. stipulaceae* são utilizadas para construção civil. Já as madeiras de *B. coccolobifolia* e *B. verbascifolia* são utilizadas na carpintaria para fabricação de móveis rústicos (Elias, 2004).

Por ser um grande gênero, *Byrsonima* sempre gerou muitas discussões quanto à sua classificação. Niedenzu (1901), propôs uma primeira e única classificação infragenérica para o gênero até o momento, incluindo dois subgêneros (*B. subg. Brachyzeuma* e *B. subg. Macrozeugma*) divididos em várias seções, subseções, séries e subséries, baseado na cor das pétalas, forma e tamanho dos conectivos e presença de tricomas nas anteras, além do tipo de indumento da folha. Posteriormente, Morton (1968) modificou o nome do subgênero *Brachyzeuma* para que ficasse de acordo com o Código de Nomenclatura Botânica, tratando-o de *B. subg. Byrsonima*. Recentemente, a hipótese de que *Byrsonima* é um grupo monofilético foi fortalecida a partir de análises filogenéticas moleculares, encontrando-se ainda filogeneticamente relacionado com *Blepharanda* e *Diacidia* dentro de um clado de ranking informal nomeado Byrsonimoide (Davis & Anderson, 2010; Davis *et al.* 2014; Francener, 2016).

Blepharanda e *Diacidia* são dois pequenos gêneros do clado com seis e onze espécies, respectivamente, distribuídos no norte da América do Sul. Assim como *Byrsonima*, as espécies são caracterizadas por seu hábito arbóreo ou arbustivo, como também por estípulas intra ou epipeciolares, folhas eglandulares, por suas inflorescências terminais com flores em cincínios e frutos secos indeiscente (Francener, 2020), sendo esta última a principal característica morfológica que os distingue de *Byrsonima*. Entretanto, *Diacidia* possui tricomas em formato de agulha no ápice das anteras, esta característica é crucial na distinção

do gênero, quando comparado com *Blepharandra* (Wr. Anderson, C. Anderson & Davis, 2006; Francener, 2020).

A anatomia caulinar de Malpighiaceae chama atenção desde o século XIX, principalmente para espécies que apresentam crescimento secundário variante (Schenck, 1893; Chodat & Vischert, 1917; Niendenzu, 1928; Amorim *et al.*, 2017; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018; Almeida *et al.*, 2019; Pace *et al.*, 2019; Quintanar-Castillo & Pace, 2022), já que as inúmeras transições de hábito geralmente influenciam na anatomia da madeira. As primeiras descrições da anatomia da madeira para a família foram feitas por Solereder (1908), Record & Hess (1949) e Metcalfe & Chalk (1950). Segundo esses autores, a família tipicamente apresenta vasos com placas de perfuração simples, pontoações alternas, guarnecidas, parênquima paratraqueal de escasso a abundante, fibras gelatinosas, raios heterocelulares cuja composição em geral é de corpo procumbente e fileiras marginais de células quadradas a eretas e heterocelulares mistos nas lianas, células perfuradas de raio comuns e grande quantidade de cristais nos parênquimas axial e radial.

De maneira ainda mais marcada, a casca, que engloba tanto o floema secundário quanto a periderme, em Malpighiaceae é quase inexplorada. Os poucos estudos existentes se centram em algumas espécies de lianas, em que se encontrou uma variação na estrutura como presença de cunhas de floema, floema interxilemático e câmbios interxilemáticos (Chodat & Vischer 1917; Angyalossy *et al.*, 2012; Angyalossy, Pace & Lima, 2015; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018; Quintanar-Castillo & Pace, 2022). Até o momento, não existe nenhuma descrição geral do floema secundário ou da periderme para Malpighiaceae que vá além de Solereder (1908) e Metcalfe & Chalk (1950). Isso se deve provavelmente à dificuldade que se tem de trabalhar com tais tecidos, pois exigem coleta em meio líquido e geralmente inclusão para seu seccionamento.

Dado que nenhum estudo até o momento explorou a diversidade intraespecífica de *Byrsonima*, assim como suas semelhanças e diferenças em relação a *Blepharandra* e *Diacidia*, propomos aqui estudos anatômicos da madeira e da casca desse grupo a fim de delimitar os caracteres anatômicos variáveis, com dois objetivos principais: i. verificar se apoiam ou contradizem a classificação mais recente para o grupo e ii. compreender a evolução anatômica no clado Byrsonimoide usando a filogenia mais recente para o grupo e identificar possíveis sinapomorfias de subgrupos em seu interior.

2. MATERIAL E MÉTODOS

Coleta e processamento das amostras

Ao todo foram estudadas 21 espécies de *Byrsonima* (todas as informações sobre as espécies e indivíduos mais o grupo externo amostrados estão na Tabela 1), das quais 17 foram coletadas em populações naturais no Brasil nos estados de Goiás (Cerrado), Mato Grosso (Cerrado/Pantanal), Minas Gerais (Cerrado/Mata Atlântica), São Paulo (Cerrado/Mata Atlântica) e Pernambuco (Mata Atlântica). Além disso, amostras de *Byrsonima poeppygiana* e *B. stipulina* foram coletadas em Loreto, no Peru (Amazonia peruana). Um dos indivíduos de *Byrsonima crassifolia* foi coletada no sul do México. As amostras de *Blepharandra* e *Diacidia* foram coletadas em Barcelos no estado do Amazonas (Brasil) [Amazonia]. Foram amostradas em média três indivíduos por espécie. Quatro espécies de *Byrsonima* e *Diacidia vestita* foram fotografadas a partir de laminários de xilotecas.

As amostras caulinares das plantas com hábito arbóreo foram coletadas à altura do peito (1.30 m) e as espécies de hábito arbustivo foram coletadas em sua porção mais espessa próximo ao solo. Posteriormente foram imediatamente fixadas em formaldeído ácido acético (FAA) e etanol 50% (Johansen, 1940) e armazenadas em uma solução de etanol 70%.

Os corpos de prova de caule contendo madeira e casca foram amolecidos em uma solução de glicerina e água (1:10) sob ebulição e pressão por uma semana 8h por dia (Jansen *et al.*, 1998), já que as madeiras da família Malpighiaceae são caracterizadas por serem extremamente duras. Após o amolecimento, as amostras foram incluídas em PEG (Polietilenoglicol 1500) de maneira gradual, seguindo as recomendações de Rupp (1964).

As amostras foram seccionadas em um micrótomo de deslize com o auxílio de uma resina de poliestireno (isopor dissolvido em acetato de butila) para preservar a anatomia da madeira e da casca, evitando rompimentos devido ao corte (Barbosa *et al.*, 2010). Os cortes anatômicos foram submetidos à dupla coloração com safranina e azul astra (Bukatsch, 1972) e

montadas em bálsamo do Canadá para a produção do laminário. As imagens foram obtidas por meio de um fotomicroscópio (modelo AX-70 TRF, Olympus Optical, Tokyo, Japan) acoplado a uma câmera fotográfica digital (modelo Zeiss AxioCam HRc, Göttinger, Germany). As descrições da madeira e casca seguiram as recomendações dos Comitês da IAWA (IAWA Committee, 1989; Angyalossy *et al.*, 2016), com ajustes quando necessários. As mensurações (diâmetro de vasos, densidade de vasos e raios por milímetro) foram realizadas utilizando o software livre ImageJ versão 1.59t (Schneider, Rasband & Eliceiri, 2012).

Análises filogenéticas

Para obter a filogenia de *Byrsonimoide*, utilizamos os seguintes marcadores: ITS, ETS, trnL-F, ndhF, phyC, psbA para 84 táxons, dos quais 49 correspondiam a *Byrsonima*. As sequências dos táxons do grupo interno e do grupo externo foram obtidas de Francener (2016). Para uma lista completa com informações de voucher e números de acesso ao GenBank, consulte o apêndice 1. Alinhamos cada marcador individualmente usando o MAFFT v7.490 (Kato & Standley, 2013), com posterior visualização e edição no Mesquite (Maddison & Maddison, 2022). No mesmo software, montamos uma matriz concatenada com um comprimento final de 3.926 nucleotídeos.

Para cada marcador e para a matriz concatenada, seguimos uma abordagem de evidência total. Avaliamos os modelos evolutivos usando o jModelTest 2.1.7 (Darriba *et al.*, 2012). Cada modelo foi selecionado com o critério de informação de Akaike (Akaike, 1974).

Para a análise do locus individual e da matriz concatenada, implementamos uma análise de Máxima Verossimilhança usando o servidor IQtree-web na versão 1.6.12 (Trifinopoulos *et al.*, 2016), com a análise de bootstrap Ultrafast (Thi Hoang *et al.*, 2017) para 1.000 iterações e o modelo GTR+gamma. Para a matriz concatenada, permitimos um modelo misto. A árvore completa gerada é mostrada no apêndice 2.

Reconstrução de caracteres

Para a análise de reconstrução de caracteres ancestrais foi criada uma matriz de dados com onze caracteres utilizando o software Mesquite v.3.70 (Maddison & Maddison, 2022) sob os algoritmos de Parcimônia e Máxima Verossimilhança sobre a filogenia reconstruída de acordo com os parâmetros discutidos acima. Para tanto, separou-se os dados em discretos (e.g. fibra septada) e contínuos (e.g. diâmetro do vaso). Os dados discretos e seus estados de caráter podem ser visualizados na Tabela 2 e os dados contínuos na Tabela 3. Os caracteres foram selecionados conforme maior variação nas espécies estudadas considerando tanto dados contínuos quanto discretos. A delimitação dos caracteres anatômicos da madeira e casca seguem os caracteres do comitê da IAWA (IAWA Committee, 1989; Angyalossy *et al.*, 2016), embora alguns caracteres foram selecionados independente das listas, de acordo com a variação anatômica encontrada. A matriz inclui as dezenove espécies do clado Byrsonimoide e mais seis espécies de Malpighiaceae como grupo externo. Os estados de caráter da madeira e casca foram obtidos através das descrições anatômicas realizadas. As descrições dos caracteres utilizados na reconstrução são demonstradas na tabela 4. Para o hábito, os estados de caráter foram definidos conforme observações de coleta e das informações das etiquetas de exemplares dos seguintes herbários: BOTU, CEN, IAN, MEXU, MICH, MO, NY, RB, SPF, UB, UFG, US e VIC de acordo com as siglas listadas por Thiers (2017).

3. RESULTADOS

Caracteres gerais das madeiras de Byrsonimoide

Na maioria das espécies as madeiras do clado Byrsonimoide são caracterizadas por anéis de crescimento distintos, marcados por fibras de paredes mais espessadas e achatadas radialmente (Fig. 1A); porosidade difusa; arranjo radial dos vasos (Fig. 1 B-C); placas de perfuração simples (Fig. 1 D), às vezes co-ocorrendo com placas foraminadas, observadas em *Blepharandra*, *Byrsonima basiloba*, *B. coccolobifolia*, *B. cydoniifolia*, *B. dealbata*, *B. poeppygiana*, *B. stipulina*, *B. vaccinifolia*, *B. verbascifolia* e *B. viminifolia*; pontoações intervasculares alternas, guarnecidas e diminutas (Fig. 1D); pontoações raio-vasculares semelhantes às intervasculares em forma e tamanho; tilos ausentes; depósitos nos vasos presente no cerne; fibras septadas (Fig. 1E) de paredes finas a grossas (Fig. 1A-C), sempre grossas em *Blepharandra* e *Diacidia* (Fig. 1C), parênquima axial escasso a aparentemente ausente nas espécies de *Byrsonima* (Fig. 1A-B), exceto por *Byrsonima linearifolia*, *B. vaccinifolia*, *B. viminifolia*, que possuem um parênquima marginal; parênquima marginal presente também em *Blepharandra* e *Diacidia* (Fig. 1C); células envolventes do raio (Fig. 1E); raios heterocelulares com corpo procumbente e células marginais quadradas a eretas com presença de cristais prismáticos (Fig. 1F); raios fusionados comuns (Fig. 1E). Células perfuradas de raio comuns. Todos os caracteres descritos estão no apêndice 3.

Em relação aos dados quantitativos referentes ao gênero *Byrsonima*, observou-se que o diâmetro médio dos vasos foi de $53 \pm 21 \mu\text{m}$. A frequência média de vasos encontrada foi de 51 ± 9 por mm^2 , enquanto a média de raios por mm foi de 9 ± 1 .

No caso do gênero *Diacidia*, verificou-se que o diâmetro médio dos vasos foi de $50 \pm 22 \mu\text{m}$. A frequência média de vasos observada foi de 55 ± 10 por mm^2 , e a média de raios por mm foi de 6 ± 0.9 .

Enquanto que, para *Blepharandra*, constatou-se que o diâmetro médio dos vasos foi de $41 \pm 15 \mu\text{m}$. A frequência média de vasos registrada foi de 56 ± 3 por mm^2 , enquanto a média de raios por mm foi de 7 ± 1 . Os dados quantitativos por cada espécie são demonstrados na tabela 3.

Caracteres gerais do floema secundário de Byrsonimoide

Na maioria das espécies de Byrsonimoide o floema secundário geralmente não é estratificado, com camadas de crescimento indistintas (Fig. 2A-B). Floema condutor com elementos de tubo crivado em cadeias radiais (múltiplos de 2-4) (Fig. 2E) ou em clusters. Uma célula companheira por elemento de tubo crivado, em vista transversal (Fig. 2E). Placas crivadas simples, inclinadas (Fig. 2F). Dilatação dos raios comum (Fig. 2A, C-D), por vezes antecipando a formação de grandes esclereídes no floema não condutor (Fig. 2A, D). Esclerênquima composto por fibroesclereídes agrupadas que se diferenciam próximas ao câmbio (Fig. 2B, G) e esclereídes de grandes tamanhos evidentes (Fig. 2B, G) com paredes polilameladas e que tipicamente se diferenciam no floema não condutor, tanto no parênquima axial, cortical quanto nos raios dilatados (Fig. 2A, D). Parênquima axial em arranjo difuso com grande quantidade de compostos fenólicos (Fig. 2B-D). Raios heterocelulares com corpo procumbente e células marginais quadradas a eretas com presença de cristais prismáticos (Fig. 2G-H). Raios fortemente dilatados com forma de funil em direção a periferia ocorrem em *Byrsonima basiloba*, *B. coccolobifolia*, *B. cydoniifolia*, *B. dealbata*, *B. intermedia*, *B. orbignyana*, *B. stipulina*, *B. pachyphylla*, *B. poeppgyana* (Fig. 2C-D).

Grupos de fibroesclereídes e esclereídes em arranjo difuso ocorrem em *Byrsonima basiloba*, *B. coccolobifolia*, *B. crassifolia*, *B. cydoniifolia*, *B. dealbata*, *B. intermedia*, *B. orbignyana*, *B. sericea*, *B. stipulina*, *B. pachyphylla*, *B. vacciniifolia* e *B. verbascifolia* (Fig. 2B). Em *Blepharandra*, *Byrsonima poeppgyana*, *B. viminifolia* e *Diacidia acaraensis* faixas de fibroesclereídes foram observadas formando uma estrutura estratificada (Fig. 3A).

Floema não condutor marcado por elementos de tubo crivado e células companheiras vazias e colapsadas, com grande quantidade de compostos fenólicos (Fig. 2A-C). Parênquima axial abundante, com grande quantidade de cristais prismáticos e conteúdos fenólicos (Fig. 2A-D).

Séries cristalíferas de cristais prismáticos no parênquima axial foram registradas em *Byrsonima cydoniifolia*, *B. dealbata*, *B. orbignyana*, *B. pachyphylla*, *B. poeppygiana*, *B. vacciniifolia* e *B. verbascifolia* (Fig. 3B). Todas as características observadas na casca estão no apêndice 4.

Caracteres gerais da periderme de Byrsonimoide

Periderme não estratificada (Fig. 3C-E). As células do felema podem apresentar espessamento em forma de U em *Byrsonima cydoniifolia*, *B. dealbata*, *B. pachyphylla*, *B. poeppygiana*, *B. sericea* e *B. verbascifolia* (Fig. 3E) e espessamento em U invertido em *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 3D). A feloderme contém 1-3 camadas de células, parenquimatosas, exceto por *B. dealbata* e *B. sptipulina*, onde essa é esclerificada (Fig. 3C). Nenhuma inclusão mineral foi registrada nesse tecido.

Reconstrução de caracteres ancestrais

Realizamos reconstruções de caracteres ancestrais tanto por inferências de máxima verossimilhança quanto de parcimônia. Contudo, na maioria dos casos, os resultados da análise utilizando o método de máxima verossimilhança inferiam iguais probabilidades de estados ancestrais para todas os estados de caráter tanto para o nó ancestral do Clado *b* (*Byrsonimoide sensu stricto*) quanto o nó ancestral do clado *a* (*Byrsonimoide sensu lato* - *Byrsonimoide*, *Acmantheroide* e *Galphimioide*-), e o gênero *Byrsonima* (Clado *c*). Isso ocorreu em todos os casos, exceto para as características de fibras septadas e cristais

prismáticos. Por outro lado, pelo método de parcimônia, houve maior resolução nas reconstruções de caracteres ancestrais. Sendo assim, apresentamos aqui os resultados da reconstrução com parcimônia e com parcimônia e máxima verossimilhança no caso de fibras septadas e cristais prismáticos.

Hábito

Com a reconstrução para o hábito arbóreo ou arbustivo, não foi possível inferir o estado ancestral nem de *Byrsonimoide sensu stricto*, nem do clado que reúne os outros grupos (*Byrsonimoide sensu lato*). Ambos estados são incertos com múltiplas evoluções tanto de arbustos como de árvores (Fig. 4C).

Parênquima marginal

Faixas de parênquima marginal marcando as camadas de crescimento estão presentes em algumas espécies (Fig. 5A) e ausentes em outras (Fig. 5B). A reconstrução de estados ancestrais para parênquima marginal indica que o ancestral do clado *c* e *b* apresentava parênquima marginal, que foi perdido no gênero *Byrsonima*, embora tenha evoluído dentro do gênero ao menos três vezes independentemente (Fig. 5C).

Densidade de vasos

A densidade de vasos na madeira de *Byrsonimoide* varia ao longo de todo o clado (Fig. 6 A-B), com uma proporção aproximada de 78 vasos por mm², sendo essa a condição ancestral inferida para o grupo (Fig. 6C) e sofre diversas mudanças ao longo da evolução. Sendo a maior densidade de vasos encontradas no gênero *Byrsonima*, com aproximadamente 108 vasos por mm².

Diâmetro dos vasos

Da mesma maneira, o diâmetro dos vasos varia na madeira de Byrsonimoide (Fig. 6 A-B). A condição ancestral inferida para o grupo são vasos estreitos com aproximadamente 45 μm de diâmetro (Fig. 6C). Para o gênero *Byrsonima* vasos com diâmetros ainda mais estreitos (aproximadamente 41 μm de diâmetro) são a condição ancestral (Fig. 6C).

Arranjo dos vasos

Segundo a reconstrução, a presença do padrão radial é inferido como ancestral para todos os grandes clados estudados (Byrsonimoide, Acmantheroide e Galphimioide). Os vasos sem arranjo definido apresentam pelo menos cinco evoluções independentes dentro de *Byrsonima* e uma no clado Galphimioide, gênero *Spachea* (Fig. 7C).

Placas de perfuração foraminadas

Placas de perfuração simples estão presentes em todas as espécies estudadas. Contudo, em parte delas, placas de perfuração foraminadas co-ocorrem com as placas simples (Fig. 8A-C). Dentro do clado Byrsonimoide *sensu stricto* (Fig. 8A-C) estas estão totalmente ausentes somente no gênero *Diacidia* (Fig. 8C). A reconstrução indica que a ausência de placas foraminadas é o estado ancestral para o grupo, assim como nos grupos irmãos de Byrsonimoide, tendo essas evoluído independentemente pelo menos cinco vezes (Fig. 8C).

Fibras septadas

A reconstrução de caracteres ancestrais sob máxima verossimilhança infere que fibras septadas estão ancestralmente presentes no gênero *Byrsonima*, ao passo que o ancestral de todas as Byrsonimoide foi inferido com uma probabilidade de 79% de possuir septos nas fibras (Fig. 9C) e do clado que une Byrsonimoide, Acmantheroide e Galphimioide a

probabilidade de ter fibras septadas reconstruída foi de 85%. Contudo, fibras septadas estão ausentes no clado formado pelos gêneros *Blepharandra* e *Diacidia* (Fig. 9C) e em *Galphimia speciosa* (Fig. 9C).

Na reconstrução sob parcimônia infere-se, de forma semelhante, que o ancestral dos clados *a*, *b* e *c* apresentavam fibras septadas e que este caráter foi perdido nos gêneros *Blepharandra* e *Diacidia* e uma reversão para *Galphimia* (Fig. 9D).

Largura dos raios

Em *Byrsonimoide* há raios finos, com até 3 células de largura (Fig. 10A) e raios espessos, com 4 ou mais células de largura (Fig. 10B). A reconstrução de caracteres ancestrais infere raios finos como estado ancestral no nó que origina tanto o clado *a* quanto o clado *b*, com transição a raios espessos no clado *c*. No interior do gênero *Byrsonima* há pelo menos cinco reversões desse caráter, para um retorno a raios mais finos (Fig. 10C).

Composição dos Raios

Todos os raios são heterocelulares e são, em sua maioria, conformados por um corpo procumbente com uma margem de 2-4 células eretas ou quadradas ou misto, com células procumbentes, eretas e quadradas misturadas ao longo de todo o raio (Fig. 11A-B). A reconstrução infere que raios com corpo procumbente e margem eretas ou quadradas seria a condição ancestral para todos os principais clados aqui abordados (*a*, *b* e *c*). Contudo raios heterocelulares mistos evoluíram ao menos quatro vezes, sendo inferido como ancestral para um grande clado de *Byrsonima* onde teria havido ainda ao menos três reversões desse caráter (Fig. 11D).

Raios por milímetro

De maneira geral a frequência de raios por milímetro de Byrsonimoide é alta (Fig. 12A-B). A reconstrução mostra que a condição ancestral inferida é uma frequência de 7.3 raios por mm no clado *b* (Fig. 12C). Já para o clado *a* (gênero *Byrsonima*) os raios têm uma frequência de 8.3 por mm.

Cristais prismáticos no parênquima radial

Os cristais prismáticos são abundantes nas espécies do clado (Fig. 13A). A reconstrução por máxima verossimilhança infere que o ancestral apresentava uma probabilidade de 81% de ter cristais prismáticos no parênquima radial da madeira (Fig. 13C), sendo que essa característica foi conservada no gênero *Byrsonima* e perdida nos gêneros *Blepharadra* e *Diacidia* (Fig. 13C). Para o clado formado por Byrsonimoide-Acmantheroide-Galphimioide a probabilidade de cristais prismáticos presentes foi inferida como de 86% (Fig. 13C).

Para a parcimônia, observamos padrão de evolução semelhante. A reconstrução infere que o ancestral apresentava cristais prismáticos no parênquima radial da madeira, sendo tal característica conservada no gênero *Byrsonima* (clado *c*) e perdidas nos gêneros *Blepharandra*, *Diacidia* e *Galphimia* (Fig. 13D).

4. DISCUSSÃO

Caracteres gerais da madeira e reconstrução de caracteres ancestrais

Alguns aspectos da madeira do clado Byrsonimoide são iguais aos padrões anatômicos já descritos para a família na literatura, como vasos com placas de perfuração simples, porosidade difusa, vasos em arranjo predominantemente radial, pontoações intervasculares alternas, guarnecidas, parênquima paratraqueal variável, raios heterocelulares, células perfuradas de raio comuns e abundância de cristais prismáticos (Solleder, 1908; Record &

Hess, 1949; Metcalfe & Chalk, 1950; León & Williams, 2006; Amorim *et al.*, 2017; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018; Almeida *et al.*, 2019; Pace *et al.*, 2019; Nagamine-Pinheiro *et al.*, 2021; Quintanar-Castillo & Pace, 2022; Quintanar-Castillo, 2023).

Para Malpighiaceae, o caráter auto-suportante (incluindo árvores e arbustos) foi reconstruído como o estado de caráter ancestral para a família (Quintanar-Castillo & Pace, 2022). Em Byrsonimoide *sensu lato* (que inclui Byrsonimoide, Acmantheroide e Galphimioide) todas as espécies são auto-suportante o que condiz com o hábito ancestral da família. Contudo, apesar de em Byrsonimoide *sensu lato* o hábito auto-suportante ser ancestral, há incertezas se esse seria arbóreo ou arbustivo, com ocorrência de evoluções múltiplas tanto para um hábito quanto o outro.

Contrariamente ao que se pensava no passado, atualmente é bem conhecido que espécies tropicais costumam exibir anéis de crescimento distintos, estimulados pela alternância de estações secas e úmidas (i.e., favoráveis e desfavoráveis) ou por fatores endógenos (Alves & Angyalossy-Afonso, 2000; Marcati, Oliveira & Machado, 2006; Wheeler, Bass & Rodgers, 2007; Silva, Funch & da Silva, 2019; Silva *et al.*, 2021; Silva, 2023). No clado Byrsonimoide a maioria das espécies apresentam anéis de crescimento distintos, sendo o principal marcador as fibras de paredes espessas e achatadas radialmente, com exceção de *Blepharandra* e *Diacidia* e algumas espécies de *Byrsonima*, que apresentam parênquima marginal além das fibras achatadas. As fibras achatadas radialmente são um dos marcadores de crescimento mais comum nas plantas (Silva *et al.*, 2021). Estudos fisiológicos apontam que fibras mais espessas e achatadas resultam de uma redução na expansão radial dos tecidos cambiais durante o processo de maturação nas estações desfavoráveis onde a água é limitada (de Luis *et al.*, 2007; Rathgeber, Cuny & Fonti, 2016). Fibras com parede mais espessa e lúmen reduzido podem estar associadas a uma maior resistência à formação de

cavitação no xilema, fortalecendo as paredes dos vasos (Jacobsen *et al.*, 2005; Silva *et al.*, 2021). A alta frequência desse marcador anatômico em angiospermas tropicais pode ser interpretada como um mecanismo de proteção, aumentando a resistência à formação de cavitação e embolias no xilema secundário durante períodos de estresse, sem comprometer a eficiência do transporte (Silva *et al.*, 2021). O fato de alguns estudos mostrarem que o lenho tardio muitas vezes é formado antes da estação desfavorável (Pace *et al.*, 2023), corrobora a hipótese de que as fibras achatadas devem estar mais relacionadas a proteção contra embolias que uma não-expansão celular por estresse hídrico.

Outro marcador de crescimento comum é o parênquima marginal, tendo evoluído independentemente pelo menos 102 vezes nas Angiospermas (Silva *et al.*, 2021). Funcionalmente, o parênquima marginal favorece o crescimento da madeira e floema no início da estação favorável por apresentar uma reserva de amido, que permite a mobilização de água (Carlquist, 1975; Marcati & Angyalossy 2005). O parênquima marginal pode ser inicial, terminal ou misto, esse último formando-se parcialmente no término da atividade cambial e em sua retomada (Carlquist, 1961; Marcati *et al.*, 2014; Silva *et al.*, 2021). Alguns aspectos anatômicos podem fornecer indícios sobre se o parênquima marginal se formou no início ou no final do estágio inicial de crescimento. Esses aspectos incluem a posição do parênquima em relação aos primeiros vasos largos da madeira inicial, a homogeneidade da linha/banda de parênquima, a comparação entre a espessura da parede e o diâmetro das fibras antes e depois do parênquima marginal, bem como a espessura da parede e o diâmetro das células do próprio parênquima marginal, embora, estudos com coletas periódicas são necessárias para confirmar essas interpretações (Jane, 1934). Em *Byrsonimoide* não identificamos o tipo de parênquima marginal, uma vez que tal característica é ainda mais complicada de se observar em plantas de porosidade difusa, onde os vasos são relativamente do mesmo diâmetro. Faz se necessários mais estudos com coletas periódicas para identificar

se o parênquima marginal é inicial ou terminal no clado. O parênquima marginal aqui foi reconstruído como caráter ancestral para o clado Byrsonimoide *sensu lato*, tal caráter foi perdido no gênero *Byrsonima* onde houve reversões ao menos três vezes de maneira independente, assim como nos gêneros *Spachea* e *Lophanthera*. Em Malpighiaceae como um todo, parênquima marginal é registrado em diferentes gêneros, como em algumas *Heteropterys* (Amorim *et al.*, 2017) *Acridocarpus* Guill., Perr. & A.Rich. (Pace observ. pess.) e *Bunchosia* Kunth (Quintanar-Castillo, 2023). Contudo, em *Bunchosia* a ausência de parênquima marginal foi tida como a característica ancestral (Quintanar-Castillo, 2023). Em contraste, em Byrsonimoide essa característica foi reconstruída como ancestralmente presente. Portanto, são necessários estudos adicionais em Malpighiaceae para compreender a evolução do parênquima marginal na família como um todo, assim como seu período de formação.

A porosidade difusa vem sendo descrita como característica ancestral das angiospermas (Silva *et al.* 2021) devido à grande representatividade nas espécies atuais (Wheeler, Bass & Rodgers, 2007). Todas as espécies amostradas de Byrsonimoide apresentam madeira de porosidade difusa, sendo uma característica bastante conservada aparentemente para toda a família, além disso vale ressaltar que essa característica é observada tanto para espécies auto-suportantes quanto para lianas da família (León & Williams, 2006; Sonsin *et al.* 2014; León, 2016; Amorim *et al.*, 2017; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Almeida *et al.*, 2019; Nagamine-Pinheiro *et al.*, 2021; Quintanar-Castillo, 2023) diferentemente do observado em Bignoniaceae, onde lianas sempre têm anel semi-poroso e as espécies auto-suportantes têm porosidade difusa (Pace & Angyalossy, 2013). Uma exceção em Malpighiaceae parecem ser os arbustos do gênero *Galphimia*, especialmente abundantes em florestas sazonais do México, que apresentam em geral anel semi-poroso (Sanches *in prep.*).

As espécies de *Byrsonimoide* têm vasos relativamente estreitos, a média geral não ultrapassa dos 50 μm de diâmetro. Na reconstrução, vasos com diâmetros estreitos (45 μm) é mostrado como a condição ancestral do clado. Vasos de menor diâmetro são comuns em *Malpighiaceae* (Metcalf & Chalk, 1950; León & Williams, 2006; Sonsin *et al.*, 2014; Amorim *et al.*, 2017; Nagamine-Pinheiro *et al.*, 2021; Quintanar-Castillo, 2023) e em plantas de porte mais reduzido, já que há uma correlação alométrica positiva entre altura das plantas e diâmetro dos elementos condutores (Olson *et al.*, 2014; Koçillari *et al.*, 2021). O diâmetro dos vasos tradicionalmente tem sido diretamente relacionado com a segurança hídrica e embolia (Carlquist, 1988; Jacobsen & Pratt, 2023), vasos de menor diâmetro forneceriam mais segurança hídrica, enquanto que vasos de grandes diâmetros seriam considerados mais vulneráveis a embolia induzida por estresse hídrico (Carlquist, 1988; Ewers *et al.*, 2023; Hacke *et al.*, 2023). Contudo, outros estudos contradizem essa hipótese, sugerindo que a espessura das membranas das pontoações seriam um caráter mais importante que o diâmetro dos vasos e que vasos mais estreitos não seriam mais resistentes à embolia (Lens *et al.* 2022).

O gênero *Byrsonima* é amplamente distribuído nas Américas, ocorrendo em uma variedade de ambientes que variam desde regiões mais secas, como o Cerrado (e.g., *B. linearifolia*), até ambientes mais úmidos, como a Amazônia (e.g., *B. stipulina*). Poderíamos supor que as espécies de *Byrsonima* encontradas em ambientes mais secos apresentariam vasos com diâmetros menores, enquanto as espécies encontradas em ambientes úmidos teriam vasos com diâmetros maiores. No entanto, esse padrão não é observado no gênero, evidenciando que os caracteres quantitativos também se mostraram conservados na madeira das espécies e que o diâmetro dos vasos em *Byrsonima* seria melhor explicado por variáveis hereditárias, já que a altura dessas espécies também varia enormemente, desde arbustos rasteiros a árvores de 15 m.

A grande densidade de vasos também auxilia na segurança hidráulica. Se um vaso for embolizado, um vaso adjacente ainda pode assumir a função de condução (Zimmermann, 1983; Ewers *et al.*, 2023). Quando Carlquist (1977) introduziu os índices de mesomorfia e vulnerabilidade, observou que a maioria das plantas exibia um padrão nos vasos relacionado ao ambiente em que estavam presentes. Plantas em ambientes xéricos geralmente apresentam vasos de menor diâmetro e comprimento, mas com maior densidade. Por outro lado, plantas em ambientes méxicos geralmente tem vasos de maior diâmetro e comprimento, mas com menor densidade. A seleção natural promove esses padrões, onde vasos de menor diâmetro apresentam maior resistência à embolia em ambientes secos, enquanto em ambientes úmidos, há uma seleção favorável para vasos de diâmetro mais amplo (Olson, Pace & Anfodillo, 2023). Os índices propostos por Carlquist, que avaliam o diâmetro do vaso, o comprimento do elemento de vaso e a densidade de vasos, são características anatômicas pertinentes que descrevem e quantificam a função e ecologia das plantas. Esses índices continuam sendo de extrema relevância para o entendimento das estratégias hidráulicas das plantas (Ewers *et al.*, 2023). Na reconstrução, a densidade de vasos uma média de 78 vasos por mm² é mostrado como condição ancestral do clado. Resultado semelhante ao encontrado para *Bunchosia* (Quintanar-Castillo, 2023). A reconstrução também evidencia uma correlação entre a densidade e o diâmetro dos vasos nas diferentes espécies. Especificamente, as espécies com vasos de diâmetro estreito tendem a apresentar uma maior densidade de vasos, enquanto as espécies com alta densidade de vasos também possuem um maior diâmetro dos mesmos. Essa relação é amplamente discutida na literatura, como pode ser observado em estudos sobre Anarcadiaceae, que possui vasos com menor diâmetro e maior densidade, e em Meliaceae, cujos vasos têm maior diâmetro e menor densidade (Pace *et al.*, 2022).

O arranjo radial dos vasos, juntamente com outras características (e.g. fibras de paredes espessas, fibras septadas, largura, altura e composição dos raios), têm sido associados

a funções de segurança e eficiência na condução hidráulica (Alves & Angyalossy-Afonso 2000; Hacke & Sperry, 2001; Fichtler & Worbes 2012; Carlquist, 2015; Silva *et al.*, 2021). Vale ressaltar que o agrupamento de vasos, vistos aqui em múltiplos radiais, oferece uma medida de segurança hídrica ao proporcionar um desvio para a coluna de água (by-pass) em caso de ocorrência de cavitação (Zimmermann, 1982; Hacke & Sperry, 2001; Hacke *et al.* 2006; Beltrán-Rodríguez *et al.*, 2022). Na reconstrução, o padrão radial é inferido como presente no estado ancestral para todos os grandes clados representados (Byrsonimoide, Acmantheroide e Galphimioide). Este padrão também foi inferido como estado ancestral para o clado Bunchosia (Quintanar-Castillo, 2023). Trabalhos recentes em Malpighiaceae indicam que o padrão radial é mais comum em plantas que apresentam vasos de menor diâmetro (Nagamine-Pinheiro *et al.*, 2021; Quintanar-Castillo, 2023) tal padrão é o mais comum em Byrsonimoide. Além disso esse padrão é comum em Malpighiaceae, algo que também tem sido visto em outros grupos, inclusive de linhagens lianescentes, porém em lianas tal característica se nota somente nos vasos de pequeno diâmetro (Metcalf & Chalk, 1950; Amorim *et al.*, 2017; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Nagamine-Pinheiro *et al.*, 2021; Quintanar-Castillo, 2023).

Placas de perfuração simples ocorrem em todas as espécies de Byrsonimoide e também é a característica mais comum em Malpighiaceae (Record & Hess 1949; Metcalf & Chalk 1950; León & Williams, 2006; Sonsin *et al.*, 2014; Amorim *et al.*, 2017; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018; Almeida *et al.*, 2019; Pace *et al.*, 2019; Nagamine-Pinheiro *et al.*, 2021; Quintanar-Castillo, 2023). No entanto, em várias das espécies que estudamos foram encontradas placas de perfuração foraminada, algo também visto em outros estudos (León & Williams, 2006; Sonsin *et al.*, 2014). Carlquist (1961), sugeriu que as placas de perfuração foraminada são derivadas de placas de perfuração simples ou escalariformes. Nossa reconstrução indica que a ausência de placas de perfuração

foraminada; i.e., predomínio de espécies com somente placa de perfuração simples, é o estado ancestral inferido para o clado Byrsonimoide. Em Bignoniaceae, à semelhança com o presente estudo, as placas de perfuração foraminadas foram reconstruídas como derivadas de placas de perfuração simples de forma homoplástica (Pace & Angyalossy 2013). Diversos trabalhos discutem a função das múltiplas placas de perfuração. Por um lado, placas de perfuração simples são consideradas mais eficientes na condução hídrica (Wheeler & Bass, 1991), principalmente em regiões secas e quentes. Por outro lado, placas de perfuração foraminada proporcionam resistência ao lúmen do vaso e como, à semelhança de outras placas múltiplas, impede a propagação de bolhas de ar de um elemento de vaso ao seguinte (Christman & Sperry 2010). Há diversas hipóteses que explicam por que placas de perfuração múltiplas podem ser mais adaptativas. Por exemplo, Zimmermann (1983) diz que as bolhas formadas pela cavitação poderiam ser capturadas pelas placas, reduzindo seu tamanho ou impedindo que elas aumentem. Contudo, nenhum estudo até o momento comprovou tais hipóteses (Christman & Sperry, 2010). Além disso, poucos estudos investigaram de forma mais abrangente as placas foraminadas e sua função. A maioria das pesquisas sobre placas de perfuração múltiplas se concentra no tipo escalariforme (Lens *et al.*, 2016; Carlquist, 2018; Olson, 2020; Echeverría *et al.*, 2022). Isso provavelmente se deve ao fato de as placas foraminadas serem menos comuns do que as placas escalariformes. Entretanto, se considerarmos que as placas escalariformes possuem uma maior resistência à deformação do elemento de vaso (Carlquist, 1975, 2018) e retêm grandes bolhas de ar (Zimmermann, 1983; Brodersen, Knipfer & McElrone, 2018), o mesmo pode ocorrer com as placas foraminadas. No entanto, são necessários mais estudos hidráulicos para verificar essa hipótese. Além disso, a pressão seletiva que favorece a evolução das placas foraminadas, se de fato existe, ainda não está clara (Pace & Angyalossy, 2013). A presença mais comum desse caráter em espécies de ambientes altamente sazonais, como o Cerrado (Sonsin *et al.*, 2014), tem sido apontado como

possível pressão seletiva para essa estrutura, algo que carece de mais estudos para corroborar ou refutar tal proposta.

O parênquima axial é responsável por diversas funções metabólicas, sobretudo o armazenamento de carboidratos não estruturais e água (Evert, 2006; Plavcová & Jansen, 2015; Carlquist, 2015, 2018). Em Malpighiaceae, a distribuição deste parênquima é um dos caracteres mais informativos da madeira, devido à sua enorme variação (Record & Hess, 1949; Metcalfe & Chalk, 1950; Amorim *et al.*, 2017). Por exemplo, em *Bunchosia* o parênquima axial é abundante, formando faixas largas (Metcalfe & Chalk, 1950; Quintanar-Castillo, 2023), em *Burdachia* A.Juss o parênquima é apotraqueal difuso (Metcalfe & Chalk, 1950), em *Heteropterys serrata* Amorim o parênquima varia de vasicêntrico a aliforme (Amorim *et al.*, 2017). Em Byrsonimoide, especialmente no gênero *Byrsonima*, observamos um parênquima axial escasso, como já relatado anteriormente (Record & Hess, 1949; León & Williams, 2006; Sonsin *et al.*, 2014; León, 2016) e por ser a espécie mais utilizada comercialmente, é comum que anatomistas de madeira mais enfocados em identificação atribuam essa característica como sendo geral para a família. No entanto, dentro de Byrsonimoide, fazem exceção as espécies *Byrsonima linearifolia*, *B. vacciniifolia* e *B. viminifolia*, para as quais foi observada a presença de um parênquima marginal. É importante destacar que essas três espécies possuem hábito arbustivo e, embora nem todas as espécies arbustivas apresentem tal parênquima, nenhuma espécie de hábito arbóreo foi encontrada com a presença desse tipo de parênquima. Isso torna a característica uma novidade dentro do gênero. Além disso, vale mencionar que as espécies de *Blepharandra* e *Diacidia* também exibem a presença de parênquima marginal e são árvores ou arbustos. Devido à sua função, a escassez de parênquima axial é em geral substituída pela presença de fibras septadas em angiospermas lenhosas em geral (Carlquist, 1988), algo que aprofundamos a seguir.

Todas as espécies de *Byrsonima* aqui estudadas apresentam fibras septadas. Graças à sua função de armazenamento de água e substâncias de reserva – como carboidratos não estruturais – as fibras septadas são vivas e desempenham o mesmo papel que o parênquima axial. Como mencionado anteriormente, há uma correlação positiva entre parênquima axial escasso e a presença de fibras septadas (Carlquist, 1988, 2001, 2015; Wheeler, Bass & Rodgers, 2007; Pace & Angyalossy, 2013; Pace *et al.*, 2015, 2022) algo originalmente proposto por Carlquist (1988). A presença de fibras septadas é inferida como ancestralmente presente para o gênero *Byrsonima*, mas em *Blepharandra* e *Diacidia* tal caráter foi perdido. Portanto, a presença de fibras septadas em *Byrsonima* parece estar ligada à escassez do parênquima axial como um caso de homeose (substituição de uma estrutura por outra; Onyenedum & Pace 2021). Nesse caso a função das fibras septadas é semelhante à do parênquima axial, sendo que espécies com fibras septadas tendem a ter menos parênquima axial (Carlquist, 2001). Esse padrão parece ocorrer frequentemente na família Malpighiaceae. Por exemplo, em *Bunchosia* o parênquima axial é abundante e não há presença de fibras septadas (Metcalfé & Chalk 1950; Quintanar-Castillo, 2023), da mesma maneira esse padrão ocorre em *Heteropterys* (Amorim *et al.*, 2017), *Stigmaphyllon* A.Juss. e *Banisteriopsis* C.B.Rob. ex Small (Pace *et al.*, 2018). Nossos resultados corroboram a teoria de Carlquist (1988), e sugerem que tal padrão é comum na maioria dos casos em Malpighiaceae.

Assim como as fibras septadas e o parênquima axial, os raios podem armazenar substâncias (Carlquist, 2001; Evert, 2006; Plavcová & Jansen, 2015; Plavcová *et al.*, 2023) e contribuir com a condução radial através das células procumbentes e redistribuição axial pelas células marginais, em Malpighiaceae geralmente quadradas a eretas (Carlquist, 2001). Além disso, é o tecido mais importante na comunicação entre o xilema e o floema (Chattaway 1951; Słupianek, Dolzblasz & Sokołowska, 2021). Em Byrsonimoide, assim como em Malpighiaceae como um todo (Record & Hess 1949; Metcalfé & Chalk 1950; León &

Williams, 2006; Amorim *et al.*, 2017; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018; Almeida *et al.*, 2019; Pace *et al.*, 2019; Nagamine-Pinheiro *et al.*, 2021; Quintanar-Castillo, 2023), todos os raios são heterocelulares. Em sua maioria, esses raios são conformados por um corpo procumbente com 2-4 células marginais quadradas a eretas, sendo esse padrão o mais comum nas espécies arbóreas, ao passo que os raios mistos com células procumbentes, eretas e quadradas misturadas são mais comuns nas espécies arbustivas. Em espécies de lianas há uma relação entre a composição altura e largura dos raios, geralmente são raios mistos heterocelulares, largos e altos (Pace & Angyalossy, 2013; Carlquist, 2013; Angyalossy, Pace & Lima, 2015). Carlquist (2001) sugeriu que as células eretas seriam responsáveis por promover a distribuição vertical da água, em contraste com a distribuição radial, nos caules estreitos, o que explicaria sua ocorrência predominante em arbustos e lianas. Além disso, a largura e a composição dos raios variam ao longo do desenvolvimento da planta. Durante a ontogenia de plantas com raios homocelulares, nos ramos juvenis, ocorre uma fase de raios heterocelulares até o engrossamento do ramo (Barghoorn, 1940; Onyenedum & Pace, 2021), priorizando o transporte axial em plantas jovens e de caules estreitos. A reconstrução inferiu que raios com corpo procumbente e margem eretas ou quadradas seria a condição ancestral para todos os principais clados aqui abordados. Os raios heterocelulares mistos são uma característica comum de Malpighiaceae, e tem sido reportado como principal tipo em lianas (Amorim *et al.*, 2017; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018), onde o menor diâmetro do caule também reforçaria a hipótese de Carlquist. Outras espécies de pequenos diâmetros também apresentam a mesma característica, como visto em *Mcvaughia* W.R.Anderson (Almeida *et al.*, 2019).

Células perfuradas do raio foram encontradas na maioria dos táxons estudados. Estas células estão relacionadas com uma condução de água mais eficiente, por promover a união de elementos de vasos de dois vasos diferentes (Machado & Angyalossy-Alfonso 1995;

Ceccantini & Angyalossy-Alfonso, 2000) conectando vasos estreitos e largos que estão próximos aos raios e provavelmente têm um papel na segurança hídrica (Angyalossy *et al.* 2012). O desenvolvimento de células perfuradas do raio é resultado de uma atividade cambial irregular (Carlquist, 1988), com a formação de um vaso onde originalmente haveria uma célula parenquimática (outro caso de homeose), o que as torna uma característica anatômica inconstante. A ocorrência de células perfuradas do raio não está relacionada a famílias específicas portanto, não pode ser empregada como uma característica diagnóstica (Sonsin, Machado & Marcati, 2008).

A presença de cristais prismáticos incluídos no parênquima radial da madeira é uma característica comum do clado e a reconstrução a recupera sua presença como ancestral para Byrsonimoide *sensu lato*, sendo que essa característica foi conservada no gênero *Byrsonima* e perdida nos gêneros *Blepharadra* e *Diacidia*. Cristais prismáticos são bastante comuns na madeira de Malpighiaceae (Amorim *et al.*, 2017; Cabanillas, Pace & Angyalossy *et al.*, 2017; Pace *et al.*, 2018; Almeida *et al.*, 2019; Quintanar-Castillo, 2023). Além disso, para a família tem sido observado um padrão de presença de cristais prismáticos na madeira enquanto na casca cristais do tipo drusa são predominantes (Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018, Almeida *et al.*, 2019). Quintanar-Castillo (2023), recentemente em seu trabalho observou o mesmo padrão, exceto para o gênero *Heladena* A.Juss. e *Tristellateia* Thouars, que apresentam cristais prismáticos na casca. Em Byrsonimoide vemos apenas cristais prismáticos tanto na madeira como na casca. Os cristais presentes na casca serão abordados mais adiante. Os cristais sempre levantaram muitas discussões quanto sua função nas plantas, muitas vezes sendo associado como uma proteção contra a herbivoria (Hudgins, Krekling & Franceschi, 2003; Franceschi & Nakata, 2005) e como uma fonte de reserva de cálcio (Paiva, 2019). No entanto, Paiva (2021), afirma que os cristais prismáticos só fornecem proteção eficaz contra a herbivoria em casos específicos, como induzir a preferência alimentar em

herbívoros devido a coceira e irritação. Quanto a reserva, é conhecido que o estoque de cálcio nos cristais das plantas geralmente não é translocado efetivamente a longas distâncias, devido à limitação do floema em transportar o cálcio até os órgãos ou células que carecem de tal substância (Paiva, 2019). Vale ressaltar que abundância de cristais pode refletir condições sazonais e outras condições ambientais e pode não ser um bom caráter taxonômico (Franceschi & Nakata, 2005; Marcati & Angyalossy, 2005). São necessários mais estudos para compreender a função dos cristais, principalmente tratando-se da madeira onde há uma escassez de trabalhos abordando o tema.

Byrsonima geralmente tem raios largos, no entanto aqui vimos dois padrões, raios finos de até três células de largura e raios espessos de quatro ou mais células de largura, embora não ultrapassem oito células. Tanto para o grupo *Byrsonimoide sensu lato* quanto para o grupo *Byrsonimoide sensu stricto*, a presença de raios finos foi reconstruída como o estado ancestral. No entanto, no gênero *Byrsonima*, a condição ancestral é reconstruída como tendo raios largos. Nesse estudo raios largos emergem como uma sinapomorfia de *Byrsonima*, com algumas reversões e é possível que contribuam no armazenamento, assim como as fibras septadas. Na reconstrução de caracteres para o clado *Bunchosia*, raios finos de até três células de largura também foram a condição ancestral (Quintanar-Castillo, 2023). Geralmente raios largos e altos parecem ter funções biomecânicas e de armazenamento (Carlquist, 1991; Angyalossy *et al.*, 2015). Essa característica é observada em lianas, bem como em várias espécies arbóreas e até mesmo em famílias inteiras, como *Dilleniaceae* (Metcalf & Chalk, 1950).

Com base nas características anatômicas da madeira, nosso estudo não sustenta as classificações infragenéricas para o gênero *Byrsonima* propostas por Niedenzu (1901, 1928). A notável similaridade entre as espécies examinadas impossibilitou sua diferenciação de acordo com os subgêneros propostos pelo autor. Trabalhos que incluem espécies de ambos os

subgêneros também relatam grande similaridade entre as espécies, seja por aspectos morfoanatomicos (Santos *et al.* 2020,) genéticos (Menezes *et al.*, 2018) e até mesmo químicos (Santos-Zanuncio *et al.*, 2020). No contexto morfológico, é notável a homogeneidade em Malpighiaceae, particularmente no padrão floral, assim como em características vegetativas (Anderson, 1979). Da mesma maneira, o gênero *Byrsonima* é tido como um dos mais homogêneos morfológicamente, possivelmente rivalizando apenas com *Peixotoa* A.Juss. (Francener observ. pess.) o que acarreta em um desafio substancial para a identificação das espécies.

A consistência anatômica da madeira nas espécies de *Byrsonima* observada neste estudo, juntamente com a uniformidade dos componentes químicos (Santos-Zanuncio *et al.*, 2020) e a baixa diversidade genética (Menezes *et al.*, 2018), fundamentam a noção de que as principais linhagens desse gênero surgiram relativamente recentemente, com uma idade estimada entre 7,6 e 10 milhões de anos (Davis *et al.*, 2014; Quintanar-Castillo, 2023). Esses resultados são consistentes com a observação de uma baixa variabilidade anatômica entre as espécies.

Caracteres gerais do floema secundário de Byrsonimoide

Apesar de Malpighiaceae ser uma família bastante representativa, são poucos os trabalhos que descrevem anatomia do floema secundário de seus representantes (Solereeder 1908; Metcalfe & Chalk 1950; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018; Almeida *et al.* 2019; Quintanar-Castillo & Pace, 2022). Isso pode ser atribuído, possivelmente, à complexidade inerente do processamento desse tecido, uma vez que sua manipulação requer a coleta do material em um meio líquido e a inclusão adequada para o subsequente processo de seccionamento (Pace, 2019; Shtein *et al.*, 2023).

Assim como na madeira, o floema secundário também apresenta uma anatomia conservada entre as espécies estudadas. No geral, o floema de secundário de Byrsonimoide segue características já descritas para Malpighiaceae como elementos de tubo crivado com placas crivadas simples e ligeiramente inclinadas a inclinadas, uma ou duas células companheiras por elemento de tubo crivado em vista transversal; raios semelhantes em composição, altura e largura ao do xilema com dilatação bastante evidente no floema não-condutor; esclerênquima abundante (principalmente esclereídes) no floema não condutor; cristais abundantes tanto no floema condutor quanto no floema não condutor (Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018; Almeida *et al.*, 2019; Quintanar-Castillo, 2023).

Embora seja mais comum encontrar cristais prismáticos no xilema secundário de Malpighiaceae, e cristais do tipo drusa no floema secundário (Metclafe & Chalk, 1950; Guimarães *et al.*, 2016; Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017; Pace *et al.*, 2018; Quintanar-Castillo, 2023), em Byrsonimoide apenas encontramos abundantes cristais prismáticos no floema secundário, tais cristais ocorrem principalmente no parênquima axial. Essa abundância de cristais pode contribuir consideravelmente para o suporte mecânico (Roth, 1981). Fora de Byrsonimoide, em Malpighiaceae, cristais prismáticos no floema foram vistos em poucos táxons, somente até o presente algumas poucas *Banisteriopsis* (Pace *et al.*, 2018) e *Heladena* e *Tristellateia* (Clado Bunchosia, Quintanar-Castillo, 2023), indicando uma possível evolução independente dos cristais prismáticos na casca dentre essas linhagens. Vale destacar que em *Blepharandra* e *Diacidia* os cristais prismáticos estão ausentes na madeira e presentes apenas no floema secundário. Estudos mais amplos do tipo e distribuição de cristais na família são necessários. Possivelmente, a presença de cristais prismáticos poderia emergir como uma sinapomorfia de Byrsonimoide *sensu lato* caso somente drusas sejam encontradas na maioria das espécies de seu grupo irmão (i.e., o clado formado por todas as demais Malpighiaceae) e a família Elatinaceae (Davis & Chase 2004).

Os raios do floema secundário de Byrsonimoide seguem o mesmo padrão da madeira em composição, altura e largura. Na maioria das espécies, os raios sofrem grandes dilatações. A dilatação dos raios é extremamente importante para acomodar o crescimento em circunferência do caule (Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016; Shtein *et al.*, 2023). Além das células do raio, a dilatação, pode ocorrer também em células do parênquima axial, córtex e epiderme (e.g. Lauraceae) (Angyalossy *et al.*, 2016).

A dilatação dos raios é frequentemente seguida por outras alterações na casca, como o desenvolvimento de esclereídes (Lehnebach *et al.*, 2019) como observado na maioria das espécies de Byrsonimoide. As esclereídes podem apresentar diferentes origens, podendo passar por um processo de esclerificação tardia das células do parênquima (Holdheid, 1951) ou se desenvolver a partir das células iniciais cambiais (Evert, 2006). Esclereídes são caracterizadas por serem células curtas, com lúmen celular mais amplo e paredes polilameladas (Evert, 2006; Angyalossy *et al.*, 2016). No entanto, existem casos em que células longas e afiladas se originam de células maduras do parênquima, e são morfológicamente difíceis de distinguir das fibras e assim são chamadas de fibroesclereídes (Pace, 2019). Entretanto, fibroesclereídes também podem ser formados diretamente das células meristemáticas (Angyalossy *et al.*, 2016), que foi o que vimos em Byrsonimoide.

O floema secundário de outras espécies ou gêneros de Malpighiaceae, como *Mcvaughia*, podem ter esclerênquima escasso (Almeida *et al.*, 2019). Contudo, assim como em Byrsonimoide, o padrão mais comum em Malpighiaceae parece ser da presença comum e abundante de esclerênquima (esclereídes ou fibroesclereídes), como também foi visto em *Callaeum* Small (Cabanillas, Pace & Angyalossy, 2017), *Stigmaphyllon* e *Banisteriopsis* (Pace *et al.*, 2018). As esclereídes desempenham um papel fundamental no suporte mecânico e na proteção contra agentes patogênicos que danificam a casca (Carlquist, 1984; Franceschi

et al., 2005), recentemente foram relacionados como potenciais responsáveis por gerar tensões compressivas na casca (Lehnebach *et al.*, 2019).

Outra forma de defesa das plantas são o acúmulo de compostos fenólicos nas células do parênquima. Compostos fenólicos, principalmente a classe de taninos, são amplamente associados a proteção do vegetal (Evert, 2006; Comandini *et al.*, 2014; Zhang *et al.*, 2022). Aqui encontramos uma grande quantidade destes produtos resultado do metabolismo secundário, principalmente no floema não condutor. Em Pinaceae, as células do parênquima contendo compostos fenólicos são fundamentais na defesa contra invasores da casca (Franceschi *et al.*, 2005). Além disso, produtos do metabolismo secundários podem desempenhar funções importantes, como a proteção contra danos oxidativos causados por eventos como altas temperaturas e incêndios, que são comuns no Cerrado (Santos-Zanuncio *et al.*, 2020). É importante ressaltar que o Cerrado é reconhecido como o centro de diversidade do gênero *Byrsonima*. Sendo assim a grande quantidade de compostos fenólicos presente na casca de Byrsonimoide também pode estar relacionada a proteção, uma vez que estas plantas geralmente ocorrem em ambientes com algum tipo de estresse.

Caracteres gerais da Periderme de Byrsonimoide

A periderme é a primeira linha de defesa contra ameaças externas e atua para proteger o sistema biológico interno (Evert, 2006; Serra *et al.*, 2022). A periderme em Malpighiaceae é um tema de estudo ainda mais escasso que seu floema. Poucos pesquisadores se dedicaram à descrição dessa estrutura, com um número limitado de representantes sendo investigados (Metcalf & Chalk 1950; Pace *et al.*, 2018; Quintanar-Castillo, 2023). Provavelmente, a dificuldade em preservar o tecido junto ao floema durante a coleta contribui para a escassez de estudos, uma vez que a periderme se desprende facilmente. Similarmente, parte de nossas amostras foram reduzidas pela perda deste tecido em alguns casos.

Todas as espécies estudadas aprestam uma única periderme com uma origem cortical subepidérmica; uma feloderme geralmente com até três camadas de células, como já relatado para alguns gêneros da família (Metcalf & Chalk 1950; Pace *et al.*, 2018; Quintanar-Castillo, 2023), no entanto os espessamentos em forma de U foram relatados em espécies de *Byrsonima* e em *Blepharandra hypoleuca*, sendo inédito na família. Da mesma maneira, uma feloderme esclerificada é descrita em algumas espécies de *Byrsonima*, sendo outra novidade para a família. Apesar da abundância de cristais prismáticos na madeira e no floema secundário, na periderme nenhuma inclusão mineral foi observada.

5. CONCLUSÕES

Nossos resultados revelaram uma notável homogeneidade anatômica no clado Byrsonimoide, especialmente no gênero *Byrsonima*. No entanto, identificamos algumas características distintas que as diferenciam dos outros gêneros do clado, como a presença de fibras septadas, cristais prismáticos nos raios e raios largos na madeira. Além disso, a presença de fibras septadas e células perfuradas de raio podem ser interpretadas como um caso de homeose no gênero *Byrsonima*. Embora as madeiras sejam muito semelhantes, a composição dos raios parece ser a principal característica para distinguir espécies arbóreas e arbustivas no clado.

Nossas reconstruções fornecem dados para compreender a origem de diversas características no clado Byrsonimoide. Novas características da casca, como a feloderme esclerificada e espessamento em forma de U são uma novidade para a família. Os resultados obtidos neste estudo abrem novas perspectivas para pesquisas futuras, e acreditamos que estudos mais aprofundados dentro da família Malpighiaceae podem fornecer pistas para responder a questões ainda não solucionadas.

REFERÊNCIAS

- Akaike H. 1974.** A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**: 716-723.
- Almeida RF, Guesdon IR, Pace MR, Meira RMS. 2019.** Taxonomic revision of *Mcvaughia* W.R.Anderson (Malpighiaceae): notes on vegetative and reproductive anatomy and the description of a new species. *PhytoKeys* **117**: 45-72.
- Alves ES, Angyalossy-Alfonso V. 2000.** Ecological trends in the wood anatomy of some Brazilian species. 1. Growth Rings and Vessels. *IAWA Journal* **21**:3–30.
- Amorim, AM, Marinho LC, Pessoa C, Pace MR. 2017.** A new *Heteropterys* (Malpighiaceae) from semideciduous forest, with notes on wood anatomy. *Plant Systematics and Evolution* **303**:177-185.
- Anderson, WR. 1977.** Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra* **7**:5-18.
- Anderson, WR. 1979.** Flora Conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* **11**: 279 – 223.
- Anderson, WR. 2004.** Malpighiaceae. In: Smith N, Mori, SA, Henderson A, Stevenson DW, Heald SV. Flowering Plants of the Neotropics. Princeton University Press. Published in association with the New York Botanical Garden. p. 229–232.
- Anderson WR, Anderson C, Davis CC. 2006.** Malpighiaceae. Available at: <http://herbarium.lsa.umich.edu/malpigh/index.html> (Accessed June 2022).
- Angyalossy V, Pace MR, Lima AC. 2015.** Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. In: Schnitzer SA, Bongers F, Burnham RJ, Putz FE. Ecology of Lianas. Wiley. p. 251–287.

Angyalossy V, Angeles G, Pace MR, Lima AC, Dias-Leme CL, Lohmann LG, Madero-Vega C. 2012. An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecology and Diversity* **5**:167-182.

Angyalossy V, Pace MR, Evert RF, Marcati CR, Oskolski AA, Terrazas T, Kotina E, Lens F, Mazzoni SC, Angeles G, Machado SR, Crivellaro A, Rao KS, Junikka L, Nikolaeva N, Baas P. 2016. IAWA list of microscopic bark features. *IAWA Journal* **37**: 517–615.

Barbosa ACF, Costa GRO, Angyalossy V, Dos Santos TC, Pace MR. 2018. A simple and inexpensive method for sharpening permanent steel knives with sandpaper. *IAWA Journal* **39**: 497–503.

Barbosa ACF, Pace MR, Witovisk L, Angyalossy V. 2010. A new method to obtain good anatomical slides of heterogeneous plant parts. *IAWA Journal* **31**: 373-383.

Barghoorn ES. 1940. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. *American Journal of Botany* **27**: 918-928.

Beltrán-Rodríguez L, Romero-Manzanares A, Borja-de la Rosa MA, Valdez-Hernández JI, Luna-Cavazos M, Blancas-Vázquez J. 2022. Adaptive advantages of wood anatomical–hydraulic features linked to sex in a tropical dioecious species. *Trees* **36**:39-52.

Brodersen CR, Knipfer T, McElrone AJ. 2018. In vivo visualization of the final stages of xylem vessel refilling in grapevine (*Vitis vinifera*) stems. *New Phytologist* **217**: 117– 126.

Bukatsch F. 1972. Bermerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos*. **61**: 255.

Cabanillas PA, Pace MR, Angyalossy V. 2017. Structure and ontogeny of the fissured stems of *Callaeum* (Malpighiaceae). *IAWA Journal*, **38**:49-66.

- Cameron KM, Chase MW, Anderson WR, Hills HG. 2001.** Molecular Systematics of Malpighiaceae: Evidence from plastid RbcL and MatK sequences. *American Journal of Botany* **88**:1847-1862.
- Carlquist S. 1961.** Comparative plant anatomy. Holt Rinehart and Winston, New York.
- Carlquist S. 1975.** Ecological strategies of xylem evolution. University of California Press, Berkeley.
- Carlquist S. 1977.** Ecological factors in wood evolution: a floristic approach. *American Journal of Botany* **64**:887-896.
- Carlquist S. 1984.** Wood and stem anatomy of Lardizabalaceae, with comments on the vining habit, ecology and systematics. *Botanical Journal of the Linnean Society* **88**: 257–277.
- Carlquist S. 1988.** Comparative wood anatomy. Springer, Berlin.
- Carlquist S. 1991.** Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. In: Putz FE, Mooney HA, eds. The biology of vines. Cambridge University Press p. 53–71.
- Carlquist S. 2001.** Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood. Springer, New York.
- Carlquist S. 2013.** More woodiness/less woodiness: evolutionary avenues, ontogenetic mechanisms. *International Journal of Plant Sciences* **174**:964–991.
- Carlquist S. 2015.** Living cells in wood. 1. Absence, scarcity and histology of axial parenchyma as keys to function. *Botanical Journal of the Linnean Society* **177**:291-321.
- Carlquist S. 2018.** Living cells in wood 3. Overview; functional anatomy of the parenchyma network. *The Botanical Review* **84**:242-294.
- Ceccantini GCT, Angyalossy-Alfonso V. 2000.** Perforated ray cells in *Bathysa meridionalis* (Rubiaceae). *IAWA Journal* **21**:77–82.
- Chattaway M. 1951.** Morphological and functional variations in the rays of pored timbers. *Australian Journal of Biological Sciences* **4**:12–27.

Chodat R, Vischer, W. 1917. La végétation du Paraguay: résultats scientifiques d'une mission botanique suisse au Paraguay. V. Malpighiacées. *Bulletin de la Société botanique de Genève* **9**:55-107.

Christman MA, Sperry JS. 2010. Single-vessel flow measurements indicate scalariform perforation plates confer higher flow resistance than previously estimated. *Plant Cell Environ* **33**:431–443.

Comandini P, Lerma-García MJ, Simó-Alfonso EF, Toschi TG. 2014. Tannin analysis of chestnut bark samples (*Castanea sativa* Mill.) by HPLC-DAD–MS. *Food Chemistry* **157**:290-295.

Darriba D, Taboada GL, Doallo R, Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* **9**: 772.

Davis CC, Anderson WR, Donoghue, MJ. 2001. Phylogeny of Malpighiaceae: evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. *American Journal of Botany* **88**:1830–1846.

Davis CC, Anderson WR. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* **97**:2031-2048.

Davis CC, Bell CD, Mathews S, Donoghue MJ. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **99**:6833-683.

Davis CC, Chase MW. 2004. Elatinaceae are sister to Malpighiaceae; Peridiscaceae belong to Saxifragales. *American Journal of Botany* **91**:262-73.

Davis CC, Schaefer H, Xi Z, Baum DA, Donoghue MJ, Harmon LJ. 2014. Long-term morphological stasis maintained by a plant-pollinator mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **111**:5914–5919.

- De Luis M, Gričar J, Čufar K, Raventós J. 2011.** Seasonal dynamics of wood formation in *Pinus halepensis* from dry and semi-arid ecosystems in Spain. *IAWA Journal* **32**:213-230.
- Echeverría A, Petrone-Mendoza E, Segovia-Rivas A, Figueroa-Abundiz VA, Olson ME. 2022.** The vessel wall thickness–vessel diameter relationship across woody angiosperms. *American Journal of Botany*, **109**:856-873.
- Elias SI. 2004.** Revisão e Redefinição de *Byrsonima* Rich. ex Kunth subg. *Macrozeugma* Nied. (Malpighiaceae). PhD thesis, 371 p. Instituto de Botânica, São Paulo.
- Esau, K. 1969.** The Phloem. *Encyclopedia of Plant Anatomy*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Evert RF. 2006.** *Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development*, 3rd edn. Hoboken, Wiley.
- Ewers FW, Jacobsen AL, López-Portillo J. 2023.** Carlquist's indices for vulnerability and mesomorphy of wood: are they relevant today? *IAWA Journal* **0**:1-13.
- Francener, A. 2016.** Estudos Taxonômicos em *Byrsonima* sect. *Eriolepis* Nied. (Malpighiaceae). PhD thesis, 184 p. Instituto de Botânica, São Paulo.
- Francener, A. 2020.** *Blepharandra* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB30432> (Accessed december 2022).
- Franceschi VR, Nakata PA. 2005.** Calcium oxalate in plants: formation and function. *Annual Review of Plant Biology* **56**:41–71.
- Franceschi VR, Krokene P, Christiansen E, Krekling T. 2005.** Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist* **167**:353–376.
- Fichtler E, Worbes M. 2012.** Wood anatomical variables in tropical trees and their relation to site conditions and individual tree morphology. *IAWA Journal* **33**:119–140.

- Guimaraes, ALA, Costa RPC, Cabral LM, Vieira ACM. 2016.** Comparative anatomy and chemical analysis of the vegetative organs of three species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Flora* 224:30–41.
- Hacke UG, Jacobsen AL, Pratt RB. 2022.** Vessel diameter and vulnerability to drought-induced embolism: within-tissue and across-species patterns and the issue of survivorship bias. *IAWA Journal* 0:1-16.
- Hacke UG, Sperry JS. 2001.** Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 4:97–115.
- Hacke UG, Sperry JS, Wheeler JK, Castro L. 2006.** Scaling of angiosperm xylem structure with safety and efficiency. *Tree Physiology* 26:689–701.
- Hoang DT, Chernomor O, Von Haeseler A, Minh BQ, Vinh LS. 2018.** UFBoot2: improving the ultrafast bootstrap approximation. *Molecular biology and evolution* 35:518-522.
- Hudgins JW, Krekling T, Franceschi VR. 2003.** Distribution of calcium oxalate crystals in the secondary phloem of conifers: a constitutive defense mechanism? *New Phytologist* 159:677–690.
- IAWA Committee. 1989.** IAWA list of microscopic features for hardwood identification. *IAWA Bull.* 10, 219–332.
- Jacobsen AL, Ewers FW, Pratt RB, Paddock WA, Davis SD. 2005.** Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology* 139:546-556.
- Jacobsen AL, Pratt RB. 2023.** Vessel diameter polymorphism determines vulnerability-to-embolism curve shape. *IAWA Journal* 0:1-15.
- Jane FW. 1934.** Terminal and initial parenchyma in wood. *Nature* 133:534-534.

- Jansen S, Kitin P, De Pauw H, Idris M, Beekman H, Smets E. 1998.** Preparation of wood specimens for transmitted light microscopy and scanning electron microscopy. *Belgian Journal of Botany* **131**: 41-9.
- Johansen DA. 1940.** Plant microtechnique. McGraw-Hill, New York.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF. 2009.** Sistemática Vegetal. Um Enfoque Filogenético. Artmed, Porto Alegre.
- Katoh K, Standley DM. 2013.** MAFFT multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability. *Molecular biology and evolution* **30**:772-780.
- Koçillari L, Olson ME, Suweis S, Rocha RP, Lovison A, Cardin F, Maritan A. 2021.** The Widened Pipe Model of plant hydraulic evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **118**(22), e2100314118.
- Lehnebach R, Doumerc L, Clair B, Alméras T. 2019.** Mechanical stress in the inner bark of 15 tropical tree species and the relationship with anatomical structure. *Botany* **98**:1-8.
- Lens F, Gleason SM, Bortolami G, Brodersen C, Delzon S, Jansen S. 2022.** Functional xylem characteristics associated with drought-induced embolism in angiosperms. *New Phytologist*, **236**:2019-2036.
- León H, Williams J. 2006.** Anatomía de la madera de 17 especies de la familia Malpighiaceae Juss. *Acta Científica Venezolana* **57**:49-58.
- Léon H. 2016.** Caracterización de elementos xilemáticos de conducción de 40 especies de El Dorado-Santa Elena de Uairén (estado Bolívar, Venezuela). *Pittieria* **40**:28-53.
- Lorenzi H. 1998.** Árvores Brasileiras v.2 Nova Odessa. Plantarum.
- Machado SR, Angyalossy-Alfonso V. 1995.** Occurrence of perforated ray cells in wood of *Styrax camporum* Pohl. (Styracaceae). *Brazilian Journal of Botany* **18**:221–225.
- Maddison WP, Maddison DR. 2022.** Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.70. <https://www.mesquiteproject.org/>

- Mamede MCH. 1987.** Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Malpighiaceae. *Boletim de Botânica* **9**:157-198.
- Mamede MCH, Sebastiani R, Almeida RF, Francener A, Amorim AM. 2015.** Malpighiaceae in Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available at: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB155> (Accessed june 2022).
- Marcati CR, Angyalossy V. 2005.** Seasonal presence of acicular calcium oxalate crystals in the cambial zone of *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae). *IAWA Journal* **26**:93–98.
- Marcati CR, Longo LR, Wiedenhoef A, Barros CF. 2014.** Comparative wood anatomy of root and stem of *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae). *Rodriguésia* **65**:567–57.
- Marcati CR, Oliveira JS, Machado SR. 2006.** Growth rings in cerrado woody species: occurrence and anatomical markers. *Biota Neotropica* **6**:3.
- Metcalf CR, Chalk L. 1950.** Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Clarendon Press, Oxford.
- Menezes APA, Resende-Moreira LC, Buzatti RSO, Nazareno AG, Carlsen M, Lobo FP, Kalapothakis E, Lovato MB. 2018.** Chloroplast genomes of *Byrsonima* species (Malpighiaceae): comparative analysis and screening of high divergence sequences. *Scientific Reports* **8**: 2210.
- Morton CV. 1968.** A typification of some subfamily, sectional and subsectional in the family Malpighiaceae. *Taxon* **17**:314-324.
- Nagamine-Pinheiro N, Fagg CW, Gomes SM, Oliveira RC, Sonsin-Oliveira J. 2021.** Vegetative anatomy, morphology and histochemistry of three species of Malpighiaceae used in analogues of the Amazonian psychoactive beverage ayahuasca. *Flora* **275**: 151760.
- Niedenzu, F. 1901.** De genere *Byrsonima* (pars posterior). Index Lect. Lyco Hos., Braunsberg.

- Niedenzu, F. 1928.** Malpighiaceae. In: Engler A. Das Pflanzenreich. Wilhelm Engelmann. Leipzig **141**:1-870.
- Olson ME. 2020.** From Carlquist's ecological wood anatomy to Carlquist's Law: why comparative anatomy is crucial for functional xylem biology. *American Journal of Botany* **107**: 1328-1341.
- Olson ME. 2023.** A skeptic's guide to Sherwin Carlquist's inferences of xylem function. *IAWA Journal* **0**:1-17.
- Olson ME, Anfodillo T, Rosell JA, Petit G, Crivellaro A, Isnard S, Castorena M. 2014.** Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters* **17**:988-997.
- Olson ME, Pace MR, Anfodillo T. 2023.** The vulnerability to drought-induced embolism-conduit diameter link: breaching the anatomy-physiology divide. *IAWA Journal*, **0**:1-20.
- Pace MR. 2015.** Evolution of the vascular system in lineages that contain lianas. Universidade de São Paulo, São Paulo.
- Pace MR. 2019.** Phloem: Cell Types, Structure, and Commercial Uses. In: Gonzalez A, Rodriguez M, Gören Sağlam N. Plant Science - Structure, Anatomy and Physiology in Plants Cultured in Vivo and in Vitro. IntechOpen.
- Pace MR, Acevedo-Rodríguez P, Amorim AMA, Angyalossy V. 2018.** Ontogeny, structure and occurrence of interxylary cambia in Malpighiaceae. *Flora* **241**:46-60.
- Pace MR, Angyalossy V. 2013.** Wood anatomy and evolution: a case study in the Bignoniaceae. *International Journal of Plant Sciences* **174**:1014-1048.
- Pace MR, Cunha Neto IL, Santos-Silva LNN, Melo-de-Pinna GFA, Acevedo-Rodríguez P, Almeida RF, Amorim AM, Angyalossy V. 2019.** First report of laticifers in lianas of Malpighiaceae and their phylogenetic implications. *American Journal of Botany* **106**:1156-1172.

Pace MR, Dutra R, Marcati CR, Angyalossy V, Evert RF. 2023. Seasonal cambial activity and formation of secondary phloem and xylem in white oaks (*Quercus alba* L.). *Forests*, **14**: 920.

Pace MR, Gerolamo CS, Onyenedum JG, Terrazas T, Victorio MP, Cunha Neto IL, Angyalossy V. 2022. The wood anatomy of Sapindales: diversity and evolution of wood characters. *Brazilian Journal of Botany* **45**:283–340.

Paiva EAS. 2019. Are calcium oxalate crystals a dynamic calcium store in plants? *New Phytologist* **223**:1707–1711.

Paiva EAS. 2021. Do calcium oxalate crystals protect against herbivory? *The Science of Nature* **108**:24.

Plavcová L, Jansen S. 2015. The Role of Xylem Parenchyma in the Storage and Utilization of Nonstructural Carbohydrates. In: Hacke UG, Sperry JS. *Functional and Ecological Xylem Anatomy* (pp. 209-234), Switzerland, Cham.

Plavcová L, Olson ME, Jandová V, Doležal J. 2023. Parenchyma is not the sole site of storage: storage in living fibres. *IAWA Journal* **0**:1-12.

Quintanar-Castillo A, Pace MR. 2022. Phloem wedges in Malpighiaceae: origin, structure, diversification, and systematic relevance. *EvoDevo* **13**:11.

Quintanar-Castillo A. 2023. Evolución del sistema vascular en el clado Bunchosia (Malpighiaceae) y su relación en la evolución de distintos tipos de hábito y ocupación de distintos hábitats. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México.

Rathgeber CB, Cuny HE, Fonti P. 2016. Biological basis of tree-ring formation: a crash course. *Frontiers in Plant Science* **7**:734.

Record S, Hess R. 1949. *Timbers of the new world*. Yale University Press. New Haven. 4 ed, 1-640.

- Rolim SI. 2004.** Revisão e Redefinição de *Byrsonima* Rich. ex Kunth subg. *Macrozeugma* Nied. (Malpighiaceae). PhD thesis, 371 p. Universidade de São Paulo.
- Roth I. 1981.** Structural patterns of tropical barks. *Encyclopedia of Plant Anatomy*: 1–609. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- Rupp P. 1964.** Polyglykol als Einbettungsmedium zum Schneiden botanischerher Präparate. *Mikrokosmos* **53**:123–8.
- Santos JVC, Oliveira MFV, Santos-Filho FS, Silva LNNS, Araújo JS. 2020.** The taxonomic value of leaf anatomy for species *Byrsonima*: a difficult genus of Malpighiaceae Juss. *Acta Botanica Brasílica* **34**:570-579.
- Santos-Zanuncio VS, Alves FM, Silva DB, Carollo CA. 2020.** Chemosystematic implications based on metabolic profiling of the genus *Byrsonima* (Malpighiaceae). *Folia Geobotanica* **55**:289–300.
- Serra O, Mähönen AP, Hetherington AJ, Ragni L. 2022.** The making of plant armor: the periderm. *Annual Review of Plant Biology* **73**:405–432.
- Schenck, H. 1893.** Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen, im Besonderen der in Brasilien einheimischen Arten. I. Theil Beiträge zur Anatomie der Lianen. In: Schimper AFW. *Botanische Mittheilungen aus den Tropen*. Gustav. Fisher. Jena.
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW. 2012.** NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**: 671–675.
- Shtein I, Gričar J, Lev-Yadun S, Oskolski A, Pace MR, Rosell JA, Crivellaro A. 2023.** Priorities for Bark Anatomical Research: Study Venues and Open Questions. *Plants* **12**: (10) 1985.
- Ślupianek A, Dolzblasz A, Sokolowska K. 2021.** Xylem Parenchyma - role and relevance in wood functioning in trees. *Plants* **10**:1247.

Silva MDS, Funch LS, da Silva LB. 2019. The growth ring concept: seeking a broader and unambiguous approach covering tropical species. *Biological Reviews* **94**:1161–1178.

Silva MDS, Funch LS, da Silva LB, Cardoso D. 2021. A phylogenetic and functional perspective on the origin and evolutionary shifts of growth ring anatomical markers in seed plants. *Biological Reviews* **96**:842–876.

Silva MDS. 2023. Carlquist's growth ring classification: a functional approach that reinforces porous and annual rings. *IAWA Journal* **0**:1-18.

Solereder H. 1908. Systematic Anatomy of the Dicotyledons: A Handbook for Laboratories of Pure and Applied Botany. v. 2, Clarendon Press, Scott, Oxford.

Sonsin JO, Machado SR, Marcatti CR. 2008. Perforated ray cells in the wood of roots and branches of Cerrado species from Brazil. *IAWA Journal* **29**:291–299.

Sonsin JO, Marcatti CR, Gasson P, Machado SR, Caum C. 2014. Atlas of wood diversity of Cerrado of Sao Paulo. 655 FEPAF - Fundação de estudos e pesquisas agrícolas e florestais, Botucatu.

Thiers, B. 2017. Index Herbariorum: A Global Directory of Public Herbaria and Associated Staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Available at: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/> (Accessed november 2022).

Trifinopoulos J, Nguyen LT, Von Haeseler A, Minh BQ. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic acids research* **44**:W232-W235.

Vogel S. 1990. History of the Malpighiaceae in the Light of Pollination Ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden* **55**:130–142.

Wheeler EA, Baas P. 1991. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy. *IAWA Journal* **12**:275-332.

Wheeler EA, Baas P, Rodgers S. 2007. Variations in dicot wood anatomy: a global analysis based on the InsideWood database. *IAWA Journal* **28**:229–258.

Zhang Y, Cai P, Cheng G, Zhang Y. 2022. A brief review of phenolic compounds identified from plants: Their extraction, analysis, and biological activity. *Natural Product Communications* **17**:1934578X211069721.

Zimmermann MH. 1982. Functional xylem anatomy of angiosperm trees. In: Baas P (ed) *New perspectives in wood anatomy*. Springer, Dordrecht.

Zimmermann MH. 1983. *Xylem structure and the ascent of sap*. Springer, Berlin.

FIGURAS

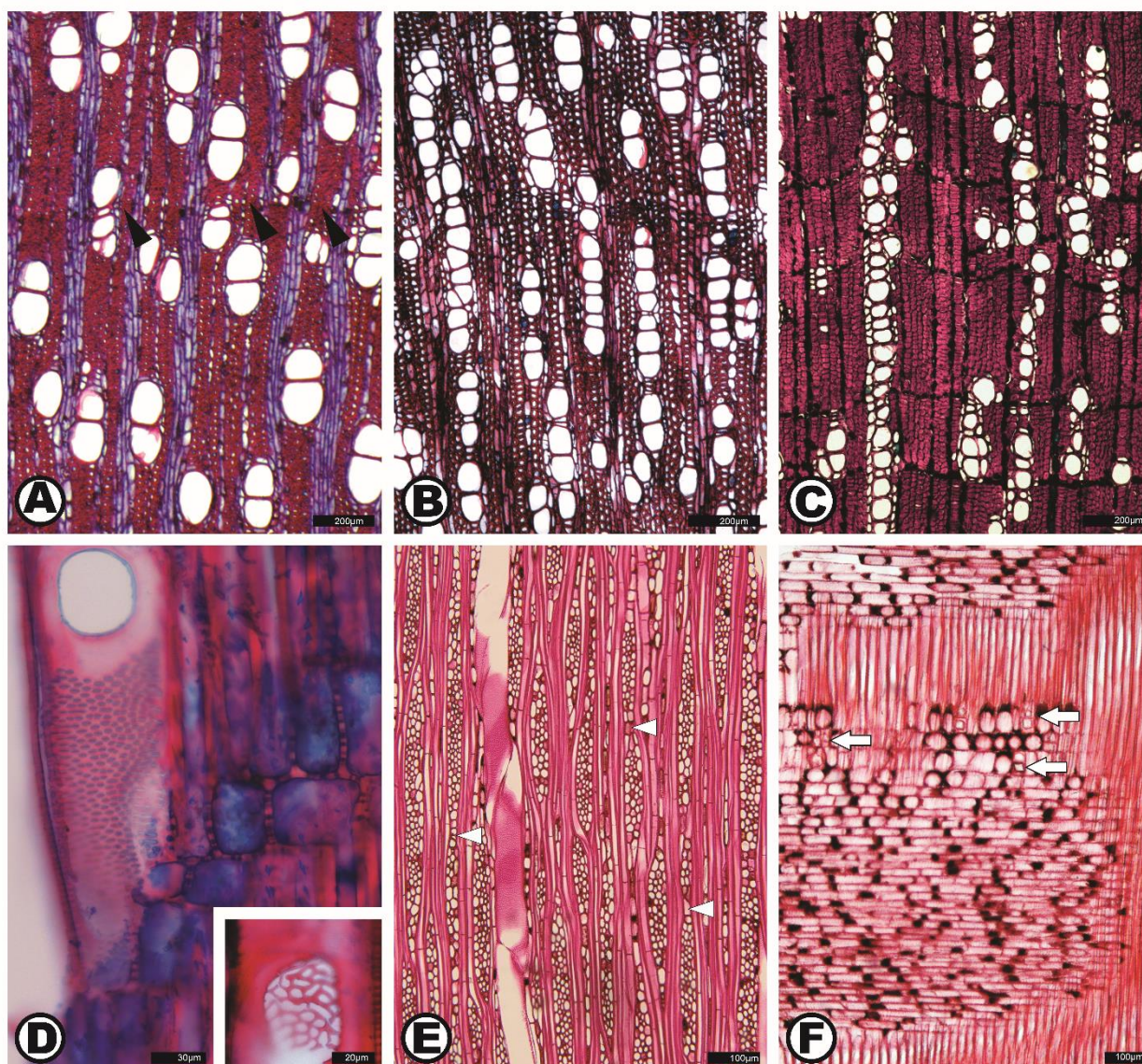


Figura 1. Características gerais da madeira do clado Byrsonimoide. (A-C) Cortes transversais. **A**, *Byrsonima pachyphylla*, anéis de crescimento distinto marcados por fibras de paredes espessas e achatadas radialmente (ponta das setas). **B**, *B. coccolobifolia*, parênquima axial escasso. **C**, *Blepharandra hypoleuca*, vasos em múltiplos radiais longos, em arranjo radial. Parênquima axial marginal e paratraqueal escasso. Fibras de parede espessa. (D, F) Cortes longitudinais radiais. **D**, *Byrsonima dealbata*, placas de perfuração simples e foraminadas (detalhe). (E) Corte longitudinal tangencial. **E**, *B. crassifolia*, raios 4-seriados com extremidades fusionadas (cabeça da seta). Notar fibras septadas e células envolventes. **F**, *B. trinitensis* raios heterocelulares com corpo composto de células procumbentes e marginais com células quadradas a eretas. Presença comum de cristais prismáticos (setas brancas). Barras: A-C= 200 μ m; D= 30 μ m, detalhe 20 μ m; E-F= 100 μ m.

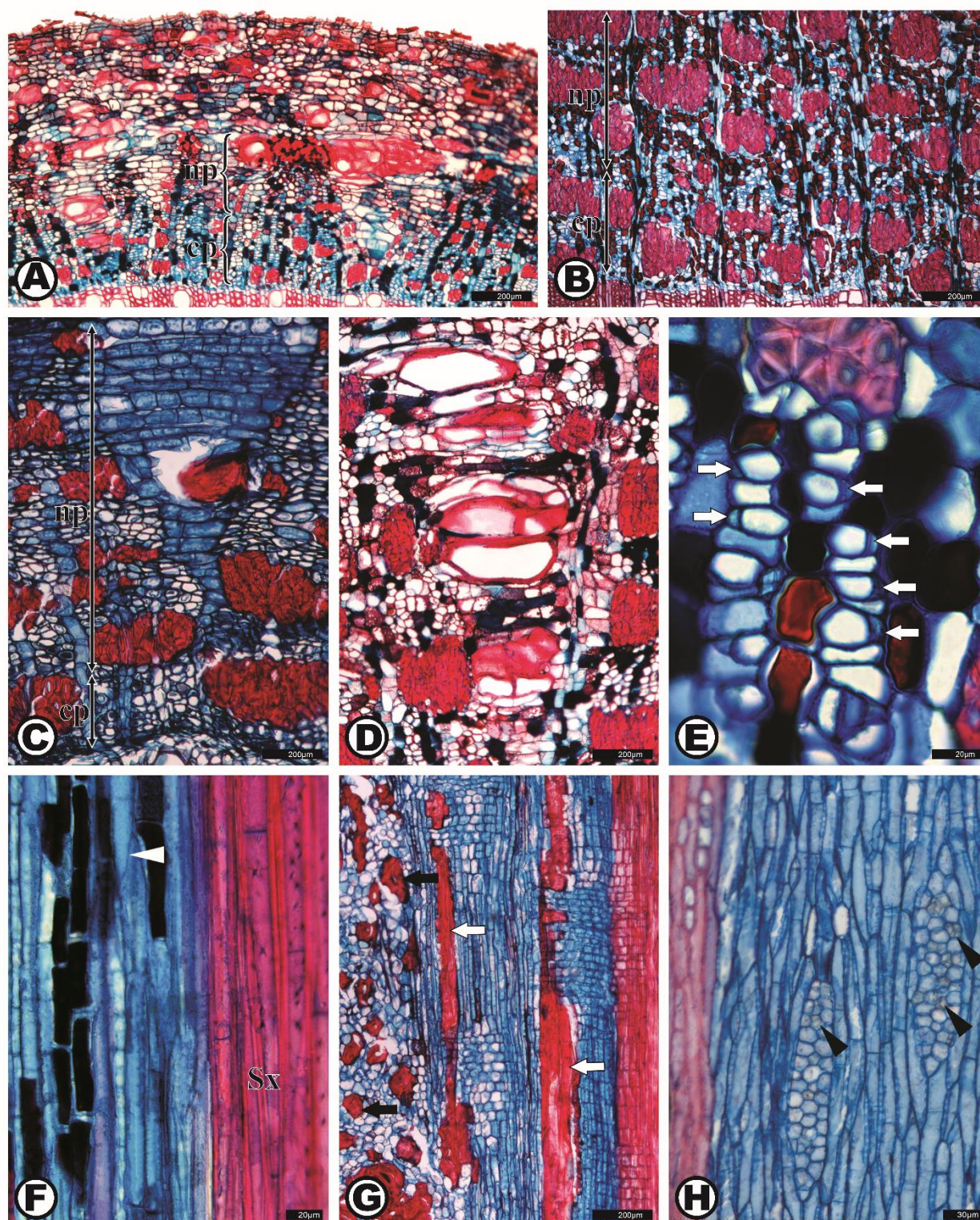


Figura 2. Características gerais da casca do clado Byrsonima. (A-E) Cortes transversais. **A**, *Byrsonima cydoniifolia* floema secundário não estratificado. Raios fortemente dilatadas em direção à periferia. Córtex presente. **B**, *B. verbascifolia*, floema não estratificado, com grandes clusters de fibroesclereídes esparsas, parênquima axial formando a base do tecido com grande quantidade de compostos fenólicos. **C**, *B. intermedia* clusters de fibroesclereídes, raios dilatados no floema secundário não condutor. **D**, *B. pachyphylla*, porção de floema não condutor, formação de esclereídes de grande diâmetro nos raios dilatados. Clusters de esclereídes nas porções adjacentes de origem cambial. **E**, *B. cydoniifolia*, elementos crivados em arranjo radial com uma célula companheira cada (setas brancas). (F-G) Cortes longitudinais radiais. **F**, *B. cydoniifolia*, elemento de tubo crivado com placa crivada simples inclinada (ponta da seta). **G**, *B. stipulina* raios compostos de células procumbentes no corpo e marginais quadradas a eretas, fibroesclereídes próximas à região cambial (setas

brancas) e esclereides (células pétreas) no floema não condutor (setas pretas). (H) Corte longitudinal tangencial. **H**, *Diacidia acaracensis*, raios com cristais prismáticos (ponta da seta). cp = floema condutor; np = floema não condutor; Sx = xilema secundário. Barras: A-D, G= 200 μ m; E-F= 20 μ m; H= 30 μ m.

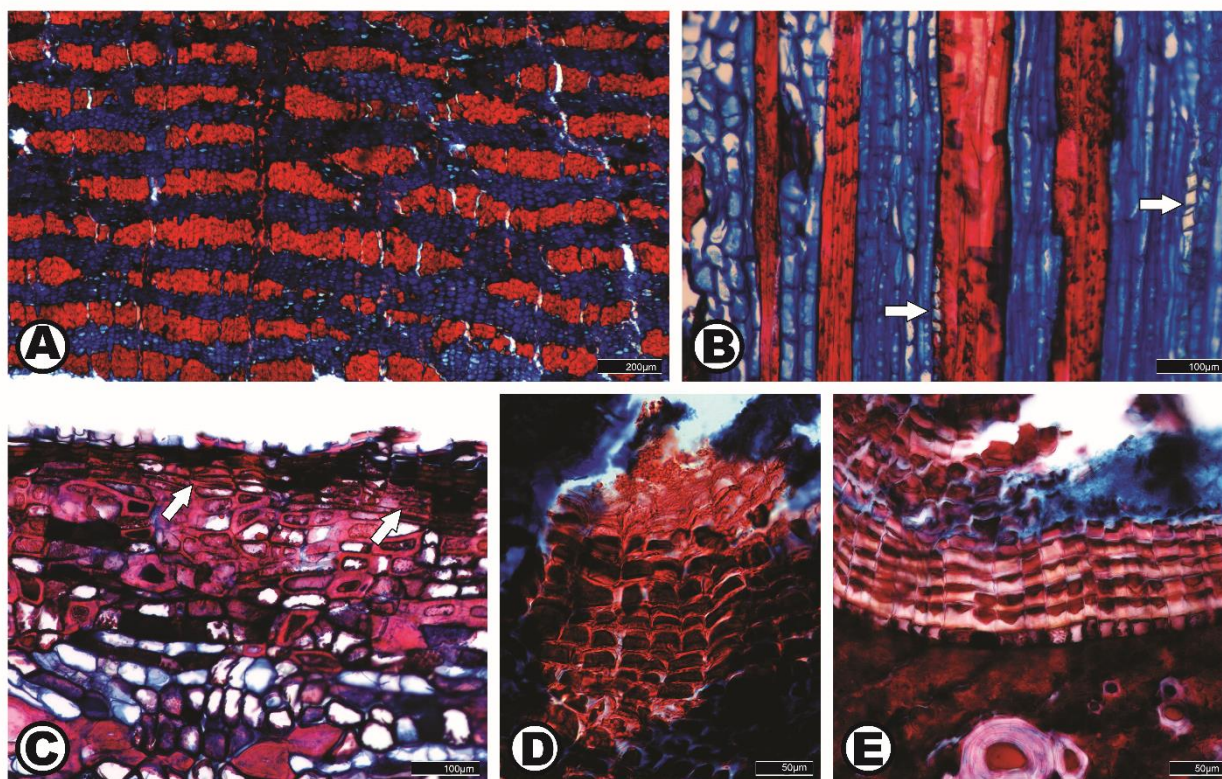


Figura 3. Floema secundário e periderme de Byrsonimoide. (A, C-D) Cortes transversais. **A**, *Blepharandra hypoleuca*, floema secundário com faixas de fibroesclereídes interrompidas pelos raios. (B, E) Cortes longitudinais radiais. **B**, *Byrsonima stipulina*, séries cristalíferas no parênquima axial (setas brancas). **C**, *B. dealbata*, feloderme esclerificada (setas brancas). **D**, *Blepharandra hypoleuca*, felema com espessamento em forma de U invertido. **E**, *Byrsonima sericea* espessamento da parede do felema em forma de U. Barras: A = 200 μ m; B-C= 100 μ m; D-E= 50 μ m.

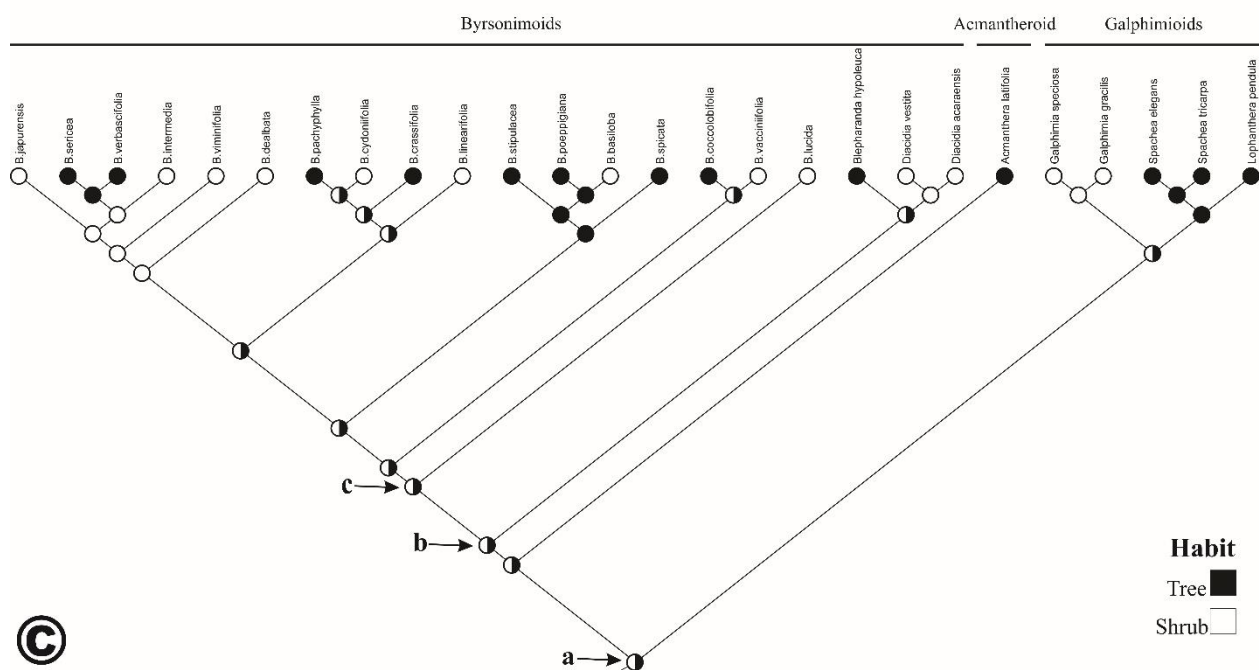
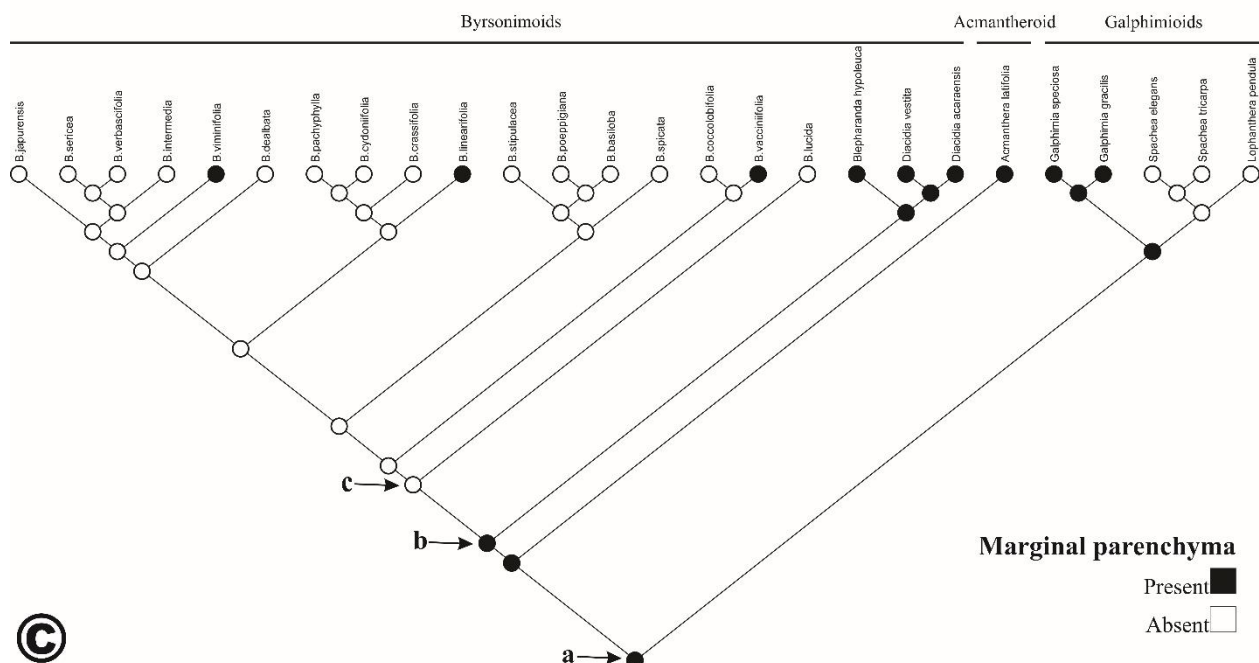
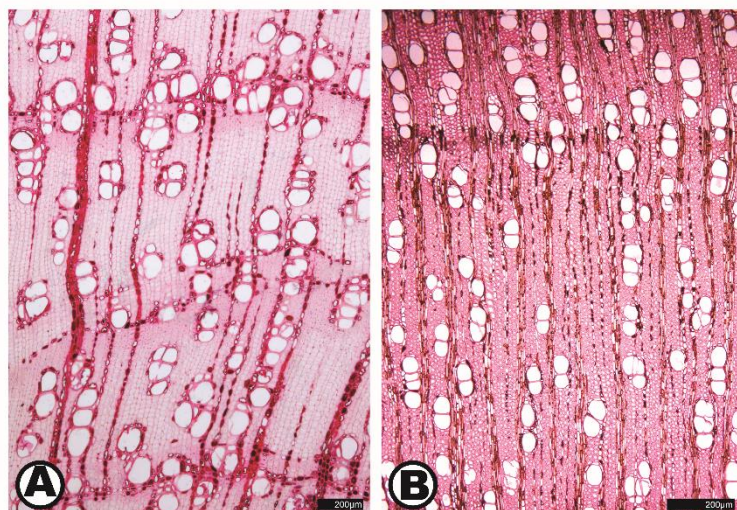


Figura 4. Reconstrução de caracteres ancestrais para o hábito em Byrsonimoide. **A**, *Byrsonima basiloba*, hábito arbustivo em população natural no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (Alto Paraíso de Goiás – GO). **B**, *B. crassifolia*, hábito arbóreo em população natural no Parque Nacional da Chapada dos Veadeiros (Alto Paraíso de Goiás – GO). **C**, reconstrução dos estados ancestrais do hábito utilizando parcimônia (a, Byrsonimoid *sensu lato*; b, Byrsonimoid *sensu stricto*; c, *Byrsonima* genus).



C

Figura 5. Reconstrução de caracteres ancestrais da presença de parênquima marginal em Byrsonimoide. (A-B) Cortes transversais. **A**, *Diacidia vestita*, parênquima marginal presente. **B**, *Byrsonima japurensis*, parênquima marginal ausente. **C**, reconstrução dos estados ancestrais da presença de parênquima marginal utilizando parcimônia (a, Byrsonimoid *sensu lato*; b, Byrsonimoid *sensu stricto*; c, *Byrsonima* genus). Barras: A-B= 200µm.

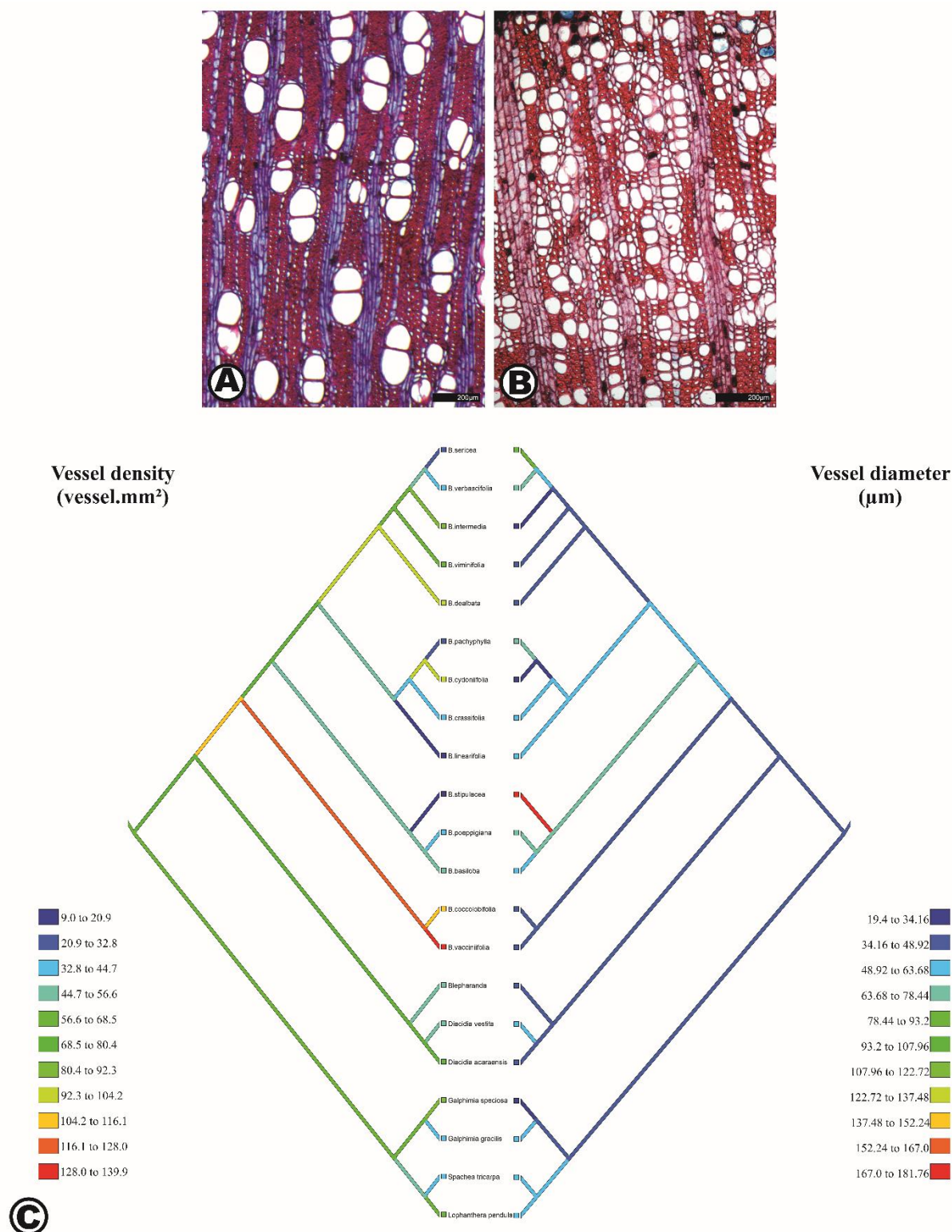
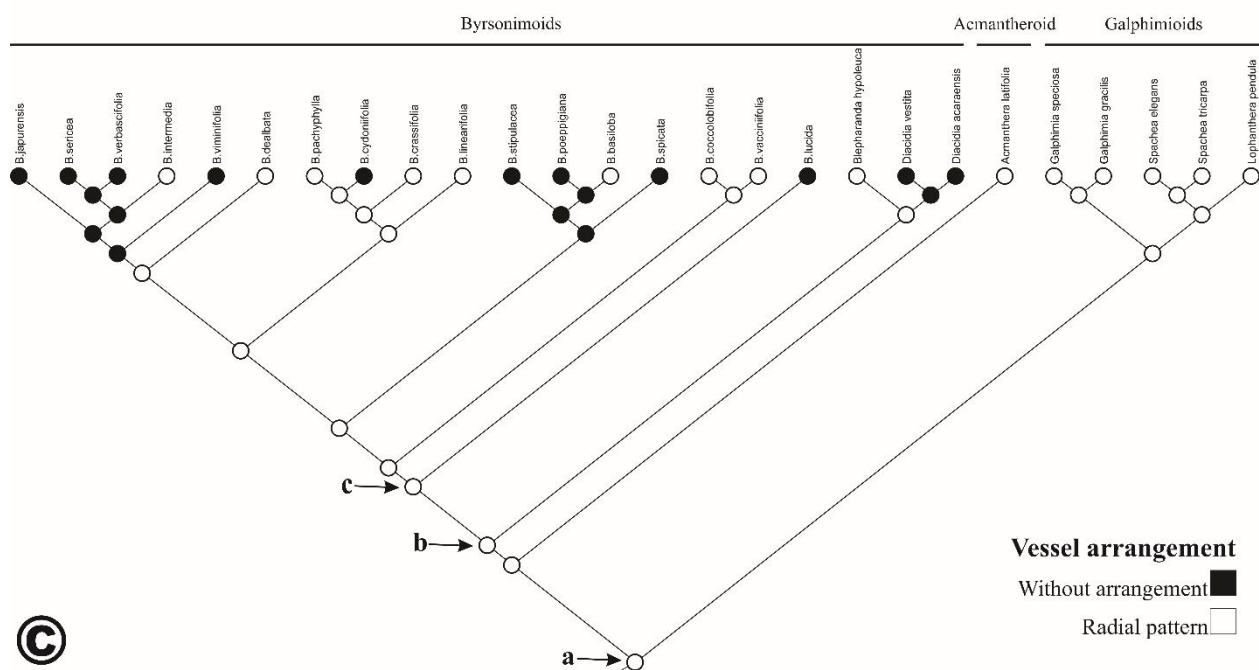
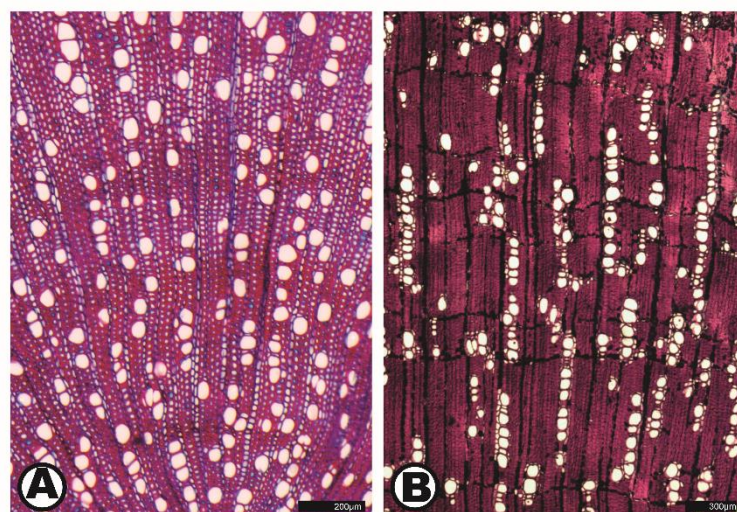
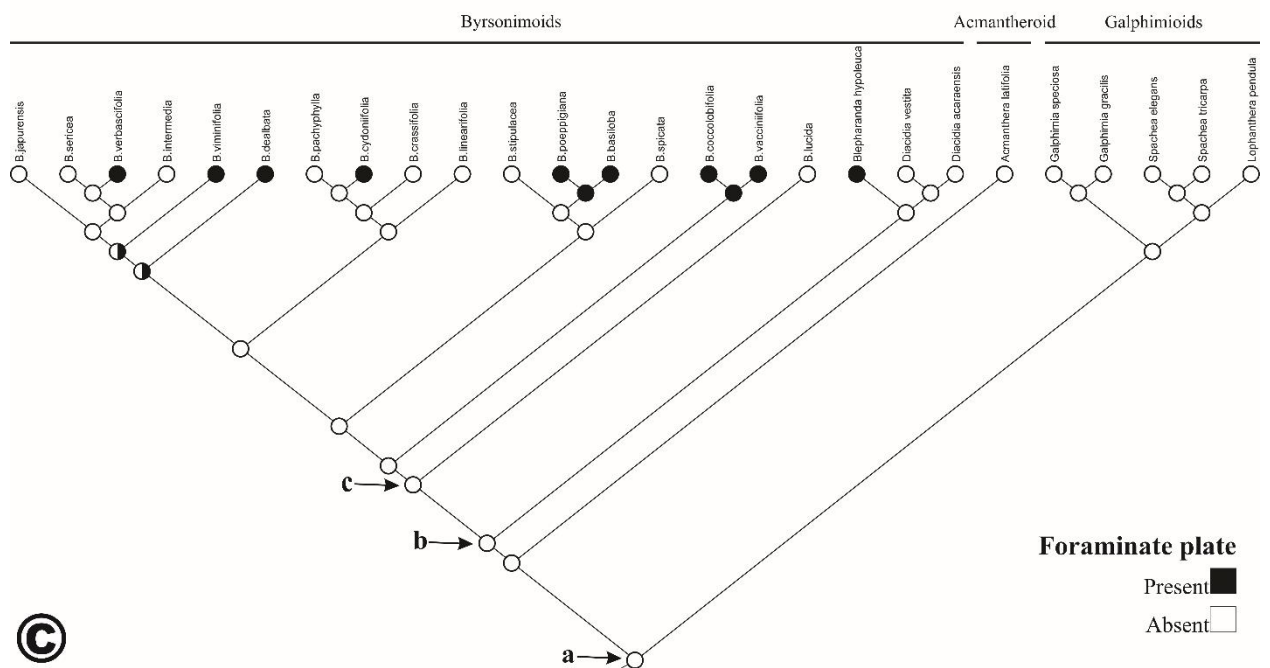
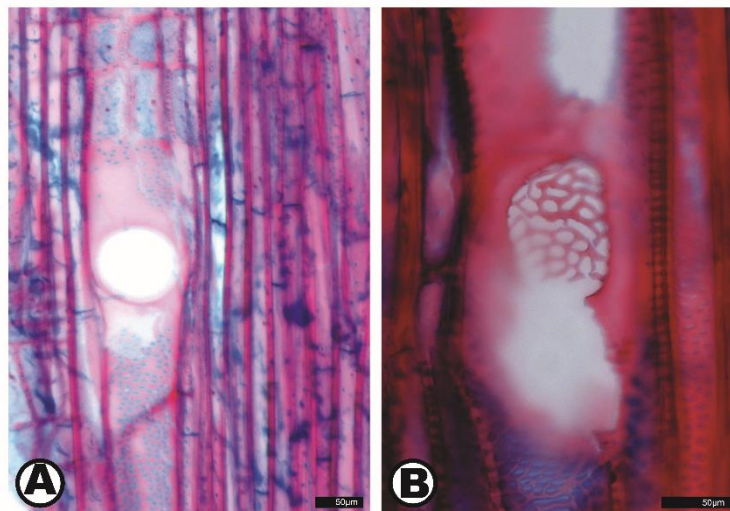


Figura 6. Reconstrução de caracteres ancestrais para a densidade e diâmetro dos vasos em Byrsonimoide. (A-B) Cortes transversais. **A**, *Byrsonima pachyphylla* baixa densidade de vasos (25 ± 8) e vasos de maior diâmetro (73 ± 26). **B**, *B. vacciniifolia*, alta densidade de vasos (128 ± 22) e vasos de menor diâmetro (37 ± 15). **C**, reconstrução dos estados ancestrais da frequência e diâmetro dos vasos utilizando parcimônia. Barras: A-B= 200μm.



C

Figura 7. Reconstrução de caracteres ancestrais para o arranjo dos vasos em Byrsonimoide. (A-B) Cortes transversais. **A**, *Byrsonima cydoniifolia* sem arranjo dos vasos definido. **B**, *Blepharandra hypoleuca*, arranjo em padrão radial. **C**, reconstrução dos estados ancestrais do arranjo dos vasos utilizando parcimônia (a, Byrsonimoid *sensu lato*; b, Byrsonimoid *sensu stricto*; c, *Byrsonima* genus). Barras: A= 200µm; B= 300µm.



C

Figura 8. Reconstrução de caracteres ancestrais para a presença de placas foraminadas em Byrsonimoide. (A-B) Cortes longitudinais radiais. **A**, *Byrsonima poeppigiana*, placa de perfuração simples estão presentes em todos os táxons. **B**, *B. dealbata*, placa de perfuração foraminada. **C**, reconstrução dos estados ancestrais da placa de perfuração utilizando parcimônia (a, Byrsonimoid *sensu lato*; b, Byrsonimoid *sensu stricto*; c, *Byrsonima*). Barras: A-B= 50µm.

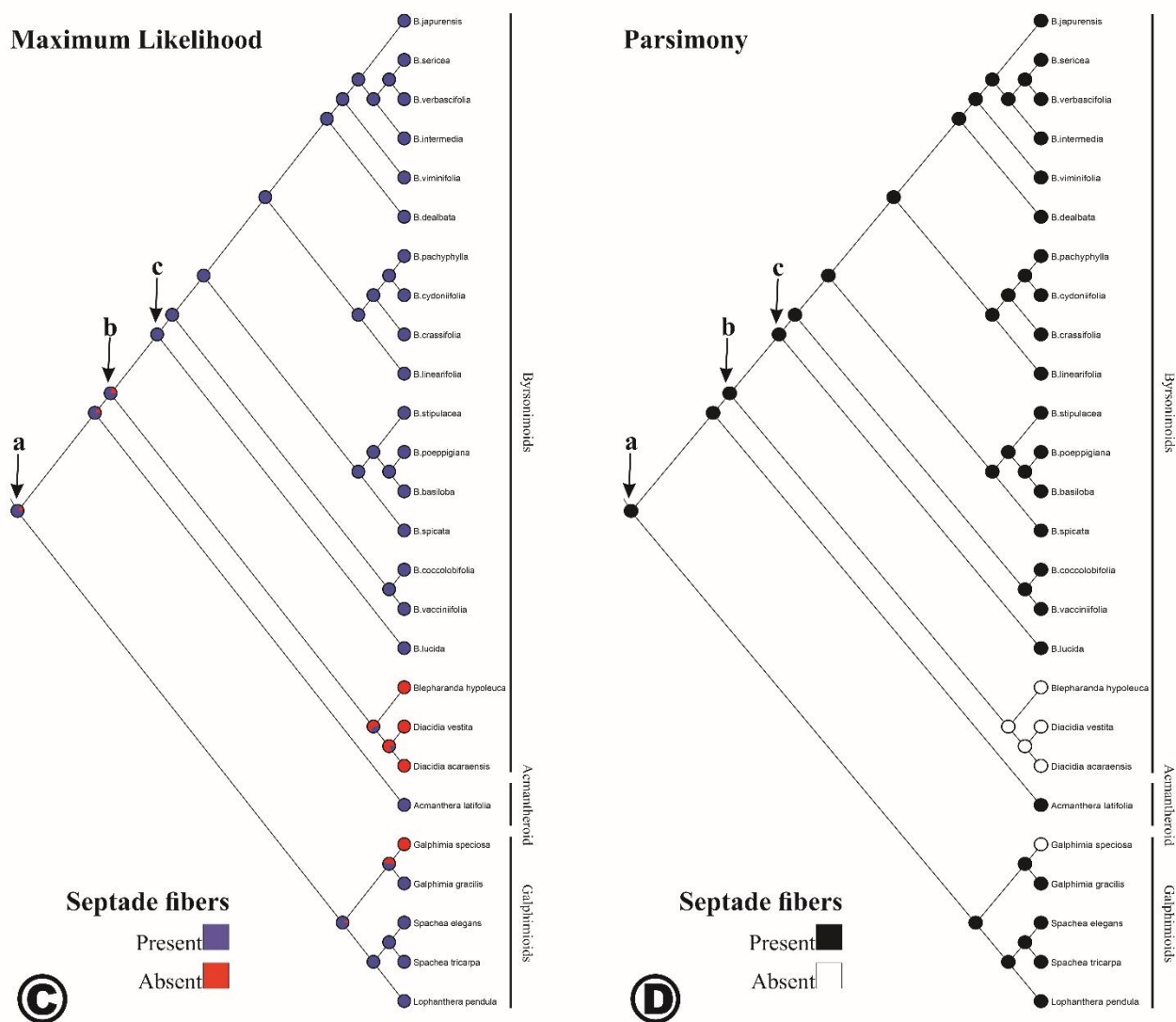
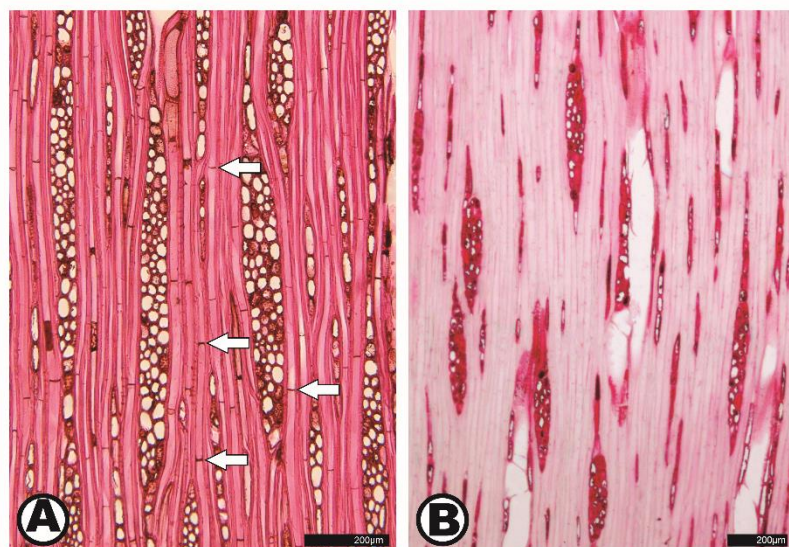
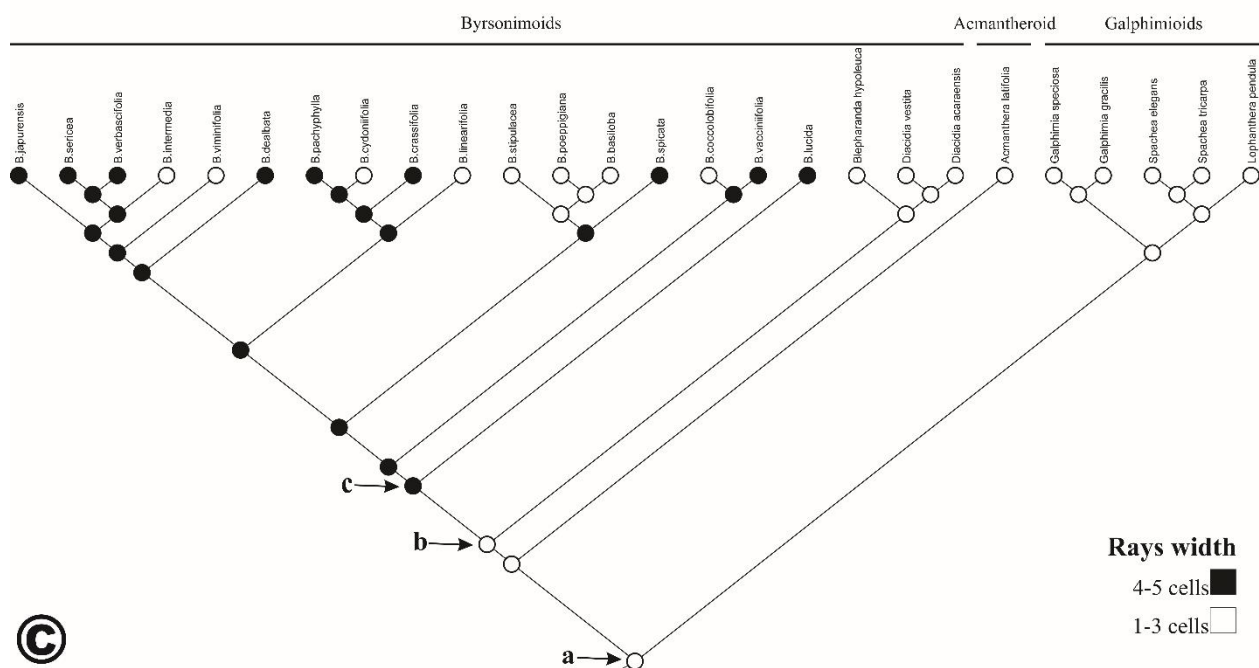
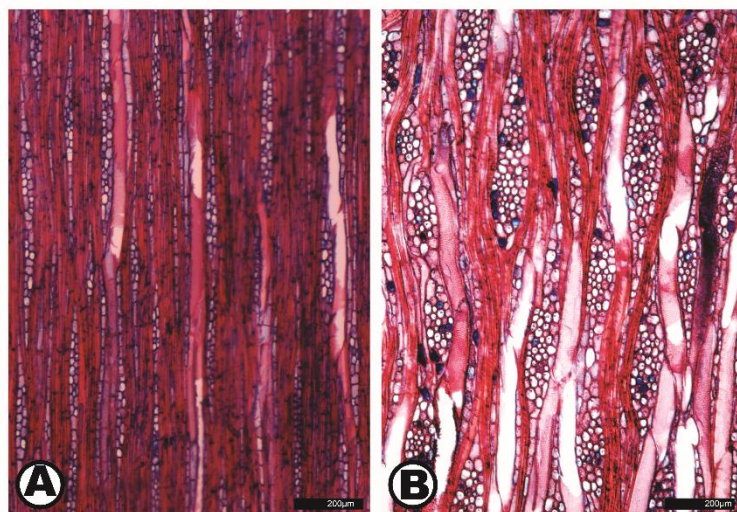


Figura 9. Reconstrução de caracteres ancestrais para a presença fibras septadas em Byrsonimoide. (A-B) Cortes longitudinais tangenciais. **A**, *Byrsonima lucida*, fibras septadas presentes (setas). **B**, *Diacidia vestita*, fibras septadas ausentes. **C**, reconstrução dos estados ancestrais da fibra septada utilizando máxima verossimilhança. **D**, reconstrução dos estados ancestrais da fibra septada utilizando parcimônia (a, Byrsonimoid *sensu lato*; b, Byrsonimoid *sensu stricto*; c, *Byrsonima* genus). Barras: A-B= 200µm.



©

Figura 10. Reconstrução de caracteres ancestrais da largura do raio em Byrsonimoide. (A-B) Cortes longitudinais tangenciais. **A**, *Byrsonima intermedia*, raios bisseriados. **B**, *B. vacciniifolia*, raios tetra a pentasseriados. **C**, reconstrução dos estados ancestrais da largura do raio utilizando parcimônia (a, Byrsonimoid *sensu lato*; b, Byrsonimoid *sensu stricto*; c, *Byrsonima* genus). Barras: A-B= 200µm.

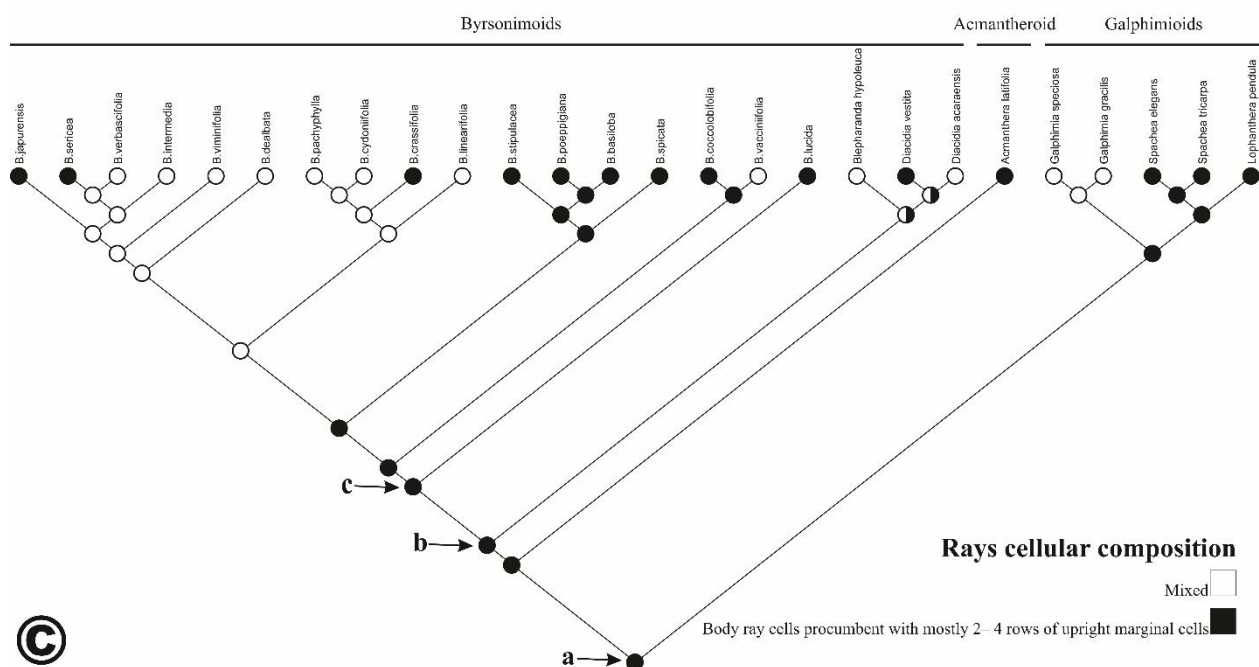
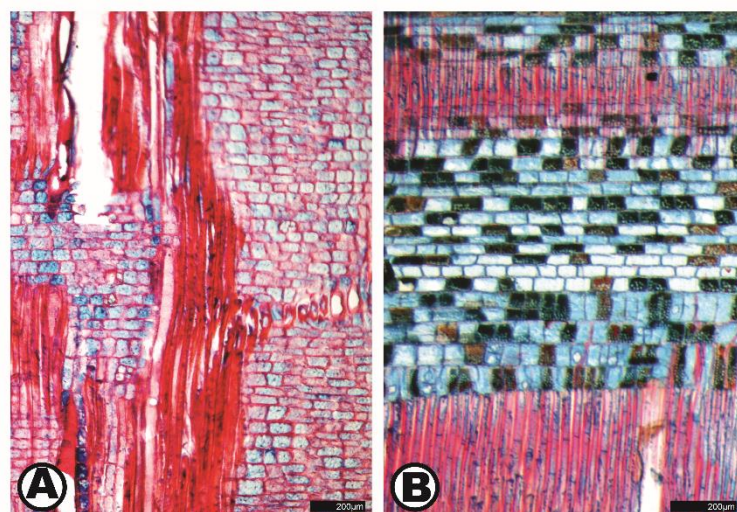


Figura 11. Reconstrução de caracteres ancestrais da composição dos raios em Byrsonimoide. (A-B) Cortes longitudinais radiais. **A**, *Byrsonima vacciniifolia*, raio misto com células procumbentes, quadradas e eretas mescladas ao longo de todo o raio. **B**, *Byrsonima orbignyana*, raio com corpo procumbente e 2-4 células marginais quadradas a eretas. **D**, reconstrução dos estados ancestrais da composição do raio utilizando parcimônia (a, Byrsonimoid *sensu lato*; b, Byrsonimoid *sensu stricto*; c, *Byrsonima* genus). Barras: A-B= 200µm.

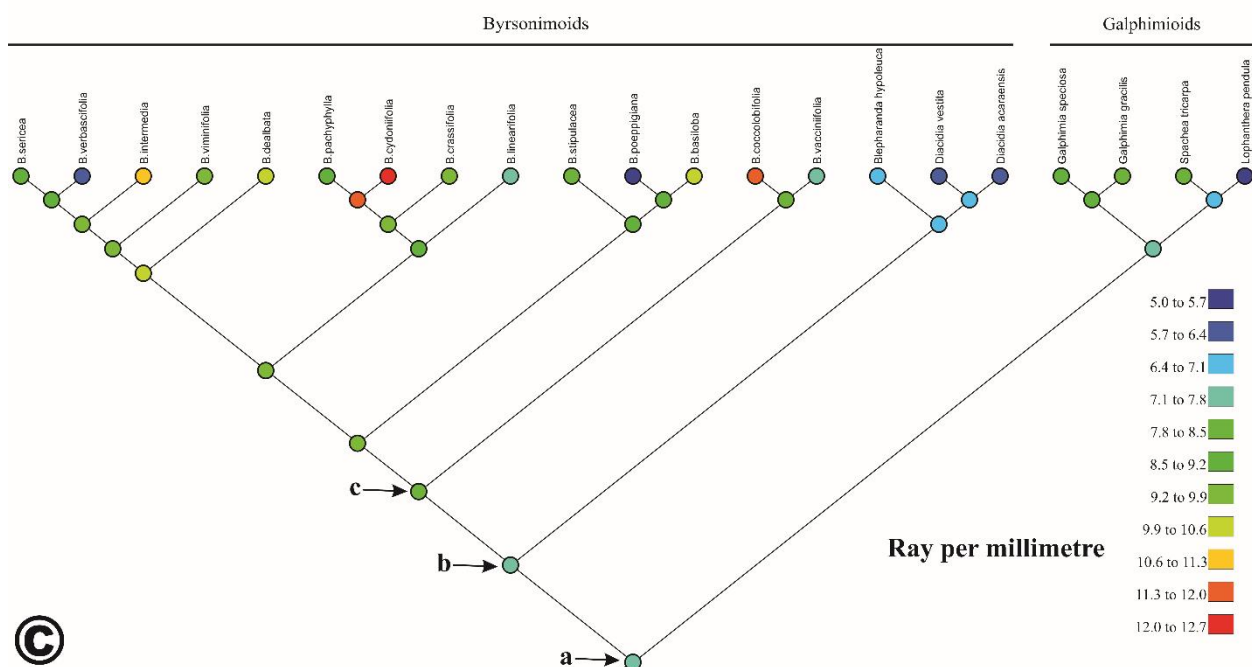
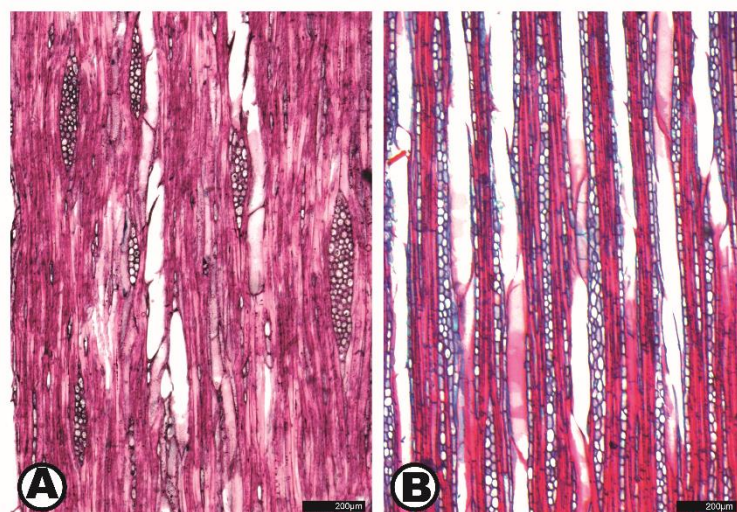
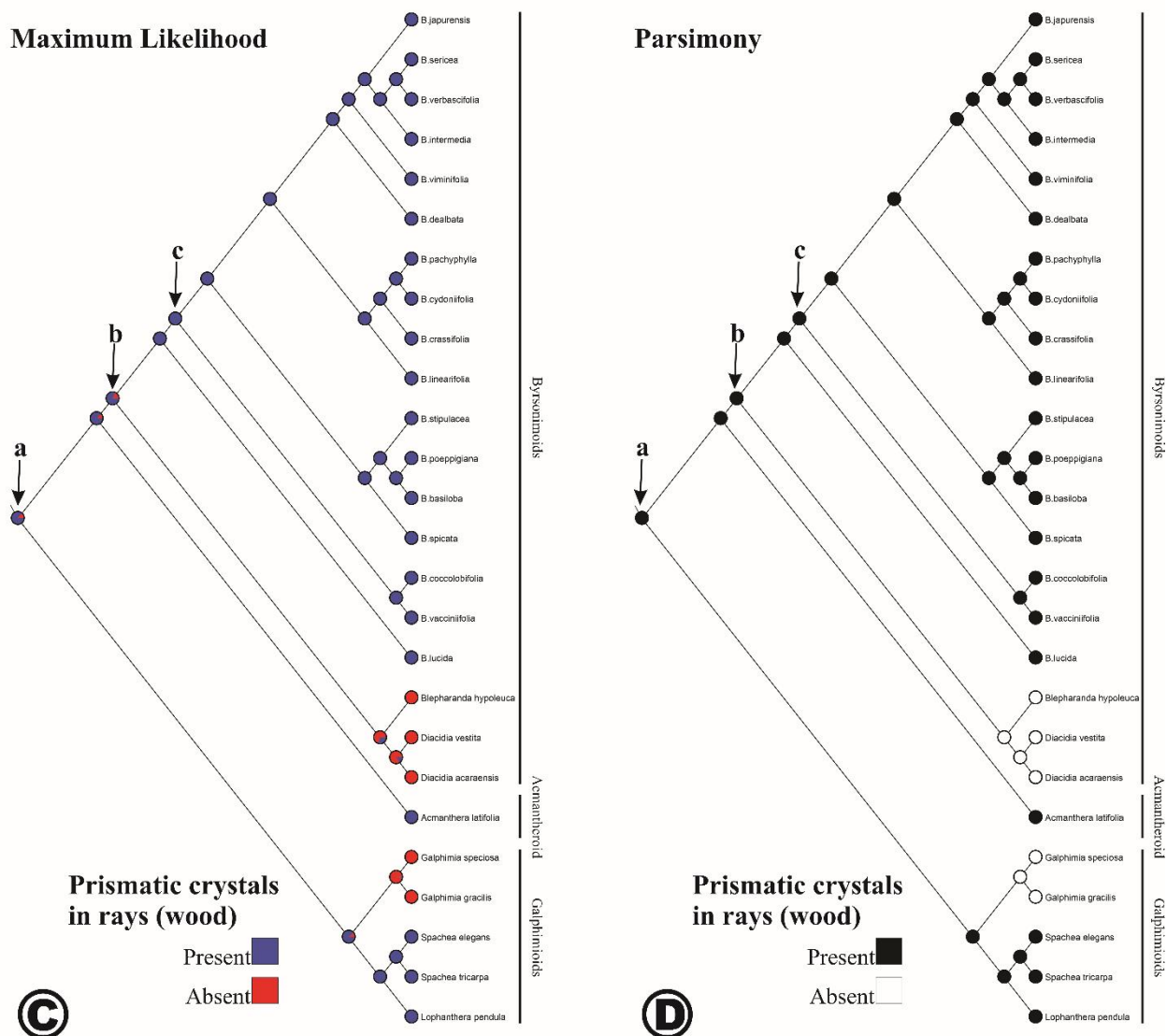
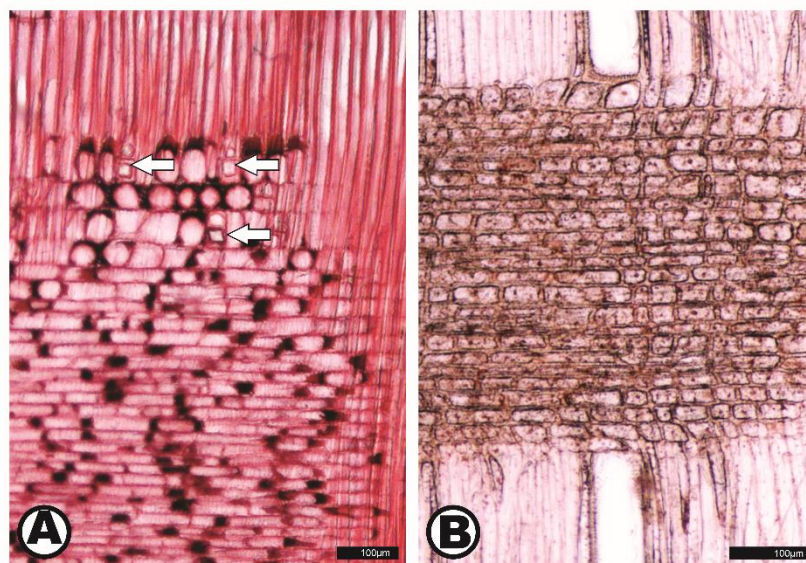


Figura 12. Reconstrução de caracteres ancestrais para a frequência de raios em Byrsonimoide. (A-B) Cortes longitudinais tangenciais. **A**, *Diacidia acaransensis* raios com 6 ± 1 de frequência por milímetro. **B**, *Byrsonima cydoniifolia*, raios com 12 ± 1 de frequência por milímetro. **C**, reconstrução dos estados ancestrais da frequência de raios por mm utilizando parcimônia (a, Byrsonimoid *sensu lato*; b, Byrsonimoid *sensu stricto*; c, *Byrsonima* genus). Barras: A-B= 200µm.



reconstrução dos estados ancestrais da presença de cristais prismáticos no parênquima radial da madeira utilizando parcimônia (a, *Byrsonimoid sensu lato*; b, *Byrsonimoid sensu stricto*; c, *Byrsonima* genus). Barras: A-B= 100 μ m.

TABELAS

Tabela 1. Espécies estudadas do Clado Bysonimoide e grupo externo.

Subgênero (Niedenzu, 1928; Morton 1968)	Espécie	Hábito	Coletor / número	Código do Herbário
Byrsonima	<i>Byrsonima basiloba</i> A. Juss.	Árvore	Bueno 1, Bueno 10	MEXU, CEN, BOTU
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Árvore	Bueno 4, Wen 17837	BOTU, MEXU
	<i>Byrsonima cydoniifolia</i> A.Juss.	Árvore	Pace 324	SPF
	<i>Byrsonima dealbata</i> Griseb.	Árvore	R.F. Almeida 784	HUEFS
	<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	Árvore	Pace 152	SPF
	<i>Byrsonima linearifolia</i> A. Juss.	Árvore	Bueno 16	BOTU, MEXU
	<i>Byrsonima lucida</i> (Mill.) DC.*	Árvore	Hw 27244, Hw 2271b	US
	<i>Byrsonima orbignyana</i> A. Juss.	Árvore	Pace 203	SPF
	<i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss.	Árvore	Bueno 3, Pace 288, Pace 281	BOTU, MEXU, SPF
	<i>Byrsonima poeppigiana</i> A. Juss	Árvore	Pace 528	SPF
	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	Árvore	Bueno 6, Pace 251	SPF
	<i>Byrsonima spicata</i> (Cav.) DC.*	Árvore	Hw 2273	US
	<i>Byrsonima stipulacea</i> A. Juss. *	Árvore	Botuw 710	BOTU
	<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	Árvore	Pace 301	SPF
	<i>Byrsonima viminifolia</i> A. Juss.	Árvore	Bueno 2, Bueno 15, Pace 302	BOTU, MEXU, SPF
	Macrozeugma	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	Árvore	Pace 667
<i>Byrsonima japurensis</i> A. Juss. *		Árvore	Hw 2270	US
<i>Byrsonima perseifolia</i> Griseb.		Árvore	Botuw 709	BOTU
<i>Byrsonima stipulina</i> J. F. Macbr.		Árvore	Pace 522, Pace 524	SPF
<i>Byrsonima trinitensis</i> A.Juss.		Árvore	Tuxil J 48	BOTU
<i>Byrsonima vacciniifolia</i> A. Juss.		Árvore	R.F. Almeida 690	HUEFS
Outras espécies do clado	<i>Blepharandra hypoleuca</i> (Benth)	Árvore	Amorim 8633	UPCB
	<i>Diacidia vestita</i> (Benth.) BDJacks. *	Árvore	Oxf 5673	OXF
Byrsonimoide	<i>Diacidia acaraensis</i> W.R.Anderson	Árvore	Amorim 8617	CEPEC
	<i>Acmanthera latifolia</i> (A. Juss.) Griseb. *	Árvore	-	-
Grupo externo	<i>Galphimia speciosa</i> C.E. Anderson	Árvore	Sanches 8, Pace 1241	MEXU
	<i>Galphimia gracilis</i> Bartl.	Árvore	Sanches 5	VIC
	<i>Lophanthera pendula</i> Ducke*	Árvore	-	-
	<i>Spachea elegans</i> (G.Mey.) A.Juss. *	Árvore	Hostman 57	HUH
	<i>Spachea tricarpa</i> A.Juss. *	Árvore	Schultes 893	HUH

Nota: * Espécies fotografadas a partir de Xiloteca.

Tabela 2. Caracteres discretos e seus estados usados na análise filogenética do clado Byrsonimoide e grupo externo.

Caráter	Estado de caráter
1 Hábito	Arbusto; Árvore
2 Arranjo dos vasos	Radial; Difuso
3 Placas de perfuração foraminada	Ausente; Presente
4 Fibras septadas	Ausente; Presente
5 Largura dos raios	1-3 células; 4-5 células
6 Composição dos raios	Misto; Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
7 Cristais prismáticos no raio (madeira)	Ausente; Presente
8 Parênquima marginal	Ausente; Presente

Tabela 3. Medidas quantitativas e caracteres contínuos usados na análise filogenética no clado Byrsonimoide e grupo externo.

Subgênero	Espécie	Diâmetro dos vasos (μm)	Frequência de vasos (vessel.mm ²)	Raios por milímetro
Byrsonima	<i>Byrsonima basiloba</i> A. Juss.	57.25 \pm 18.27	54 \pm 10	10 \pm 1.4
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	50.14 \pm 14.95	36 \pm 4	9.7 \pm 0.9
	<i>Byrsonima cydoniifolia</i> A.Juss.	19.42 \pm 23.28	94 \pm 3	12 \pm 1
	<i>Byrsonima dealbata</i> Griseb.	35.61 \pm 17.36	93 \pm 22	10.2 \pm 1.2
	<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	29.54 \pm 11.47	89 \pm 13	11 \pm 1.4
	<i>Byrsonima linearifolia</i> A. Juss.	52.83 \pm 24.16	17 \pm 1	7.7 \pm 0.9
	<i>Byrsonima lucida</i> (Mill.) DC.	NA	NA	NA
	<i>Byrsonima orbignyana</i> A. Juss.	44.16 \pm 19.17	51 \pm 22	10.5 \pm 1
	<i>Byrsonima pachyphylla</i> A.Juss.	73.68 \pm 26.60	25 \pm 8	9 \pm 1.4
	<i>Byrsonima poeppigiana</i> A. Juss	70.98 \pm 23.10	40 \pm 1	5 \pm 0.5
	<i>Byrsonima sericea</i> DC.	83.58 \pm 18.98	27 \pm 7	8.5 \pm 1.9
	<i>Byrsonima spicata</i> (Cav.) DC.	NA	NA	NA
	<i>Byrsonima stipulacea</i> A. Juss.	167.07 \pm 30.43	9 \pm 1	8 \pm 0.7
	<i>Byrsonima verbascifolia</i> (L.) DC.	74.88 \pm 35.10	37 \pm 12	6.1 \pm 0.7
<i>Byrsonima viminifolia</i> A. Juss.	34.57 \pm 20.35	68 \pm 9	9.5 \pm 2	
Macrozeugma	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	40.55 \pm 15.91	112 \pm 32	11.3 \pm 1.2
	<i>Byrsonima japurensis</i> A. Juss.	NA	NA	NA
	<i>Byrsonima perseifolia</i> Griseb.	46.22 \pm 11.80	44 \pm 2	11 \pm 1.2
	<i>Byrsonima stipulina</i> J. F. Macbr.	45.00 \pm 28.57	22 \pm 2	8.5 \pm 0.7
	<i>Byrsonima trinitensis</i> A.Juss.	102.39 \pm 28.23	20 \pm 2	9.1 \pm 0.9
	<i>Byrsonima vacciniifolia</i> A. Juss.	37.43 \pm 15.45	128 \pm 22	7.3 \pm 1.7
Outras espécies do clado Byrsonimoide	<i>Blepharandra hypoleuca</i> (Benth.)	41.11 \pm 15.13	56 \pm 3	7.1 \pm 1.4
	<i>Diacidia vestita</i> (Benth.) BDJacks.	58.86 \pm 27.62	56 \pm 5	5.7 \pm 0.5
	<i>Diacidia acaraensis</i> W.R.Anderson	35.25 \pm 14.58	69 \pm 14	6 \pm 1
Grupo externo	<i>Acmanthera latifolia</i> (A. Juss.) Griseb.	NA	NA	NA
	<i>Galphimia gracilis</i> Bartl.	53.23 \pm 16.27	36 \pm 13	8.4 \pm 1.5
	<i>Galphimia speciosa</i> C.E. Anderson	30.22 \pm 08.51	87 \pm 11	9 \pm 1
	<i>Lophanthera pendula</i> Ducke	50.45 \pm 15.62	65 \pm 5	5.5 \pm 0.5
	<i>Spachea elegans</i> (G.Mey.) A.Juss.	NA	NA	NA
	<i>Spachea tricarpa</i> A.Juss.	54.12 \pm 13.97	37 \pm 13	8 \pm 1.4

Nota: Média \pm Desvio padrão; NA = Não aplicável

Tabela 4. Matriz de caracteres discretos incluídos na reconstrução filogenética do Clado Byrsonimoide e grupo externo.

Largura do raio	Fibras septadas	Placas de perfuração Foraminada	Arranjo dos vasos	Habit
1-3 cells	Ausente	Presente	Radial	Árvore
1-3 cells	Presente	Ausente	Radial	Arbusto
1-3 cells	Presente	Ausente	Radial	Árvore
4-5 cells	Presente	Ausente	Radial	Árvore
1-3 cells	Presente	Presente	Radial	Arbusto
4-5 cells	Presente	Presente	Radial	Arbusto
1-3 cells	Presente	Ausente	Radial	Arbusto
4-5 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Presente	Ausente	Radial	Arbusto
4-5 cells	Presente	Ausente	Difuso	Arbusto
4-5 cells	Presente	Ausente	Radial	Arvore
4-5 cells	Presente	Ausente	Radial	Árvore
4-5 cells	Ausente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Presente	Presente	Difuso	Árvore
4-5 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Presente	Presente	Difuso	Árvore
4-5 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
4-5 cells	Presente	Presente	Radial	Arbusto
4-5 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Presente	Presente	Difuso	Arbusto
1-3 cells	Ausente	Ausente	Difuso	Arbusto
1-3 cells	Ausente	Ausente	Difuso	Arbusto
1-3 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Ausente	Ausente	Radial	Arbusto
1-3 cells	Ausente	Ausente	Radial	Arbusto
1-3 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore
1-3 cells	Presente	Ausente	Difuso	Árvore

Parênquima Marginal	Cristais prismáticos no raio (madeira)	Composição dos raios
Presente	Ausente	Misto
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Misto
Ausente	Presente	Misto
Ausente	Ausente	Misto
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Presente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Misto
Ausente	Presente	Misto
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Misto
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Presente	Presente	Misto
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Presente	Presente	Misto
Presente	Ausente	Misto
Presente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Presente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Presente	Ausente	Misto
Presente	Ausente	Misto
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas
Ausente	Presente	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 de células eretas

Espécie

Blepharandra hypoleuca
Byrsonima basiloba
Byrsonima coccolobifolia
Byrsonima crassifolia
Byrsonima cydoniifolia
Byrsonima dealbata
Byrsonima intermedia
Byrsonima japurensis
Byrsonima linearifolia
Byrsonima lucida
Byrsonima orbignyana
Byrsonima pachyphylla
Byrsonima perseifolia
Byrsonima poeppigiana
Byrsonima sericea
Byrsonima spicata
Byrsonima stipulacea
Byrsonima stipulina
Byrsonima trinitensis
Byrsonima vaccinifolia
Byrsonima verbascifolia
Byrsonima viminifolia
Diacidia acaraensis
Diacidia vestita
Acmanthera latifolia
Galphimia gracilis
Galphimia speciosa
Lophanthera pendula
Spachea elegans
Spachea tricarpa

APÊNDICES

Apêndice 1. Números de acesso no GenBank para os marcadores e espécies utilizadas nas análises filogenéticas.

	Marcadores					
	ETS	ITS	NADH	PHYC	psbA-trnH	Trlnf
Malpighiaceae						
<i>Acmanthera latifolia</i>	KR088167			AF500528		
<i>Blepharandra fimbriata</i>			HQ246767	HQ246985		
<i>Blepharandra heteropetala</i>			AF351008	AF500523		
<i>Blepharandra hypoleuca</i>			HQ246768	HQ246986		
<i>Byrsonima affinis</i>	KR088168	KR087509			KR108965	OR468340
<i>Byrsonima basiloba</i>	KR088169	KR087510	HQ246789	HQ247009	KR108966	OR468341
<i>Byrsonima brachybotrya</i>	KR088170	KR087511			KR108967	OR468342
<i>Byrsonima chrysophylla</i>	KR088171	KR087512			KR108968	OR468343
<i>Byrsonima cipoensis</i>	KR088172	KR087513				
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	KR088173	KR087514	HQ246790	HQ247010	KR108969	
<i>Byrsonima coniophylla</i>	KR088174	KR087515				
<i>Byrsonima correifolia</i>	KR088175	KR087516			KR108970	
<i>Byrsonima crassifolia</i>	KR088176	KR087518			KR108972	OR468344
<i>Byrsonima crispa</i>	KR088178	KR087519	HQ246791	HQ247011	OR468367	
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	KR088179	KR087520			KR108973	OR468345
<i>Byrsonima dealbata</i>	KR088180	KR087521			KR108974	OR468346
<i>Byrsonima duckeana</i>			HQ246792	HQ247012		
<i>Byrsonima gardneriana</i>	KR088181	KR087522			KR108975	
<i>Byrsonima guilleminiana</i>	KR088182	KR087523			KR108976	
<i>Byrsonima intermedia</i>	KR088183	OR470745			KR108977	OR468347
<i>Byrsonima japurensis</i>	KR088184					
<i>Byrsonima lanulosa</i>	KR088185	KR087524			KR108978	OR468348
<i>Byrsonima laxiflora</i>	KR088186	KR087525			KR108979	
<i>Byrsonima linearifolia</i>	KR088187	KR087526			KR108980	OR468349
<i>Byrsonima linguifera</i>	KR088188	KR087527			KR108981	OR468350
<i>Byrsonima lucida</i>			HQ246793	HQ247013		
<i>Byrsonima macrophylla</i>	KR088189	KR087528	HQ246794	HQ247014	KR108982	OR468351
<i>Byrsonima melanocarpa</i>	KR088190	KR087529			OR468368	
<i>Byrsonima microphylla</i>	KR088191	KR087530			OR468369	OR468352
<i>Byrsonima morii</i>	KR088192	KR087531	HQ246795	HQ247015	KR108983	OR468353
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	KR088193	KR087532			KR108984	
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	KR088194	KR087534			OR468371	
<i>Byrsonima psilandra</i>	KR088195	KR087535			KR108985	
<i>Byrsonima punctulata</i>		OR470746			OR468372	OR468354
<i>Byrsonima rigida</i>	KR088196	KR087536			OR468373	OR468355
<i>Byrsonima salzmänniana</i>	KR088197	KR087538			KR108987	OR468356
<i>Byrsonima sericea</i>	KR088199	KR087540			KR108989	OR468358
<i>Byrsonima stannardii</i>	KR088201	KR087542			KR108991	
<i>Byrsonima stipulacea</i>	KR088202	KR087543				
<i>Byrsonima subterranea</i>	KR088203	KR087544			KR108992	OR468359
<i>Byrsonima triopterifolia</i>	KR088204	KR087545	HQ246796	HQ247016	OR468374	OR468360
<i>Byrsonima umbellata</i>		KR087546			OR468375	
<i>Byrsonima vacciniifolia</i>	KR088205	KR087547			KR108993	OR468361
<i>Byrsonima variabilis</i>	KR088207	KR087549			KR108994	OR468362
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	KR088208	KR087550			KR108995	OR468364
<i>Byrsonima viminiifolia</i>	KR088209	KR087551			KR108996	
<i>Coleostachys genipifolia</i>			AF351012	AF500527		
<i>Diacidia ferruginea</i>			AF351010	AF500525		
<i>Diacidia galphimioides</i>			HQ246811	HQ247032		
<i>Galphimia angustifolia</i>			KM197369			
<i>Galphimia australis</i>		KR087554	KM197370		OR468377	
<i>Galphimia brasiliensis</i>			HQ246827	HQ247051		
<i>Galphimia elegans</i>			KM197371			
<i>Galphimia glandulosa</i>			HQ246828	HQ247052		
<i>Galphimia glauca</i>			KM197372	HQ247053		
<i>Galphimia gracilis</i>			AF351015	AF500530		
<i>Galphimia mexiae</i>			HQ246829	HQ247054		

<i>Galphimia langlassei</i>			KM197373				
<i>Galphimia mirandae</i>			HQ246830		HQ247055		
<i>Galphimia multicaulis</i>			HQ246831		HQ247056		
<i>Galphimia platyphylla</i>			HQ246832		HQ247057		
<i>Galphimia speciosa</i>			HQ246833		HQ247058		
<i>Galphimia vestita</i>			KM197376				
<i>Lophanthera hammelii</i>			HQ246868		HQ247093		
<i>Lophanthera lactescens</i>			AF351009		AF500524		
<i>Lophanthera longifolia</i>			HQ246869		HQ247094		
<i>Lophanthera pendula</i>			HQ246870		HQ247095		
<i>Pterandra arborea</i>			AF351014		AF500529		
<i>Pterandra hatschbachii</i>	KR088213	KR087555				OR468378	OR468365
<i>Pterandra pyroidea</i>	KR088214	KR087556				OR468379	OR468366
<i>Spachea correae</i>			AF351074				
<i>Spachea membranacea</i>			KM197429				
<i>Spachea tricarpa</i>			KM197430				
<i>Spachea elegans</i>			HQ246915		HQ247142		
<i>Verrucularia glaucophylla</i>		KR087557	AY499108		AY499080		

Apêndice 2. Árvore utilizada nas análises filogenéticas.



Apêndice 3. Caracteres anatômicos da madeira de Byrsonimoide e grupo externo.

Espécies	Hábito	Anéis de crescimento	Arranjo dos vasos
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente; parênquima marginal	Padrão radial
<i>Byrsonima basiloba</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente	Padrão radial
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Padrão radial
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Padrão radial
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Arbusto	Indistinto ou ausente	Sem arranjo
<i>Byrsonima dealbata</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente	Padrão radial
<i>Byrsonima intermedia</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente	Padrão radial
<i>Byrsonima japurensis</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima linearifolia</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente; parênquima marginal	Padrão radial
<i>Byrsonima lucida</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Padrão radial
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Padrão radial
<i>Byrsonima perseifolia</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima sericea</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima spicata</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima stipulacea</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima stipulina</i>	Arbóreo	Indistinto ou ausente	Sem arranjo
<i>Byrsonima trinitensis</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente; parênquima marginal	Padrão radial
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Arbóreo	Fibras achatadas radialmente	Sem arranjo
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente; parênquima marginal	Sem arranjo
<i>Diacidia acaraensis</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente; parênquima marginal	Sem arranjo
<i>Diacidia vestita</i>	Arbusto	Fibras achatadas radialmente; parênquima marginal	Sem arranjo
<i>Acmanthera latifolia</i>	Arbóreo	Parênquima marginal	Padrão radial
<i>Galphimia gracilis</i>	Arbusto	Parênquima marginal; Vasos	Padrão radial
<i>Galphimia speciosa</i>	Arbusto	Parênquima marginal; Vasos	Padrão radial
<i>Lophanthera pendula</i>	Arbóreo	Indistinto ou ausente	Padrão radial
<i>Spachea elegans</i>	Arbóreo	Indistinto ou ausente	Padrão radial
<i>Spachea tricarpa</i>	Arbóreo	Indistinto ou ausente	Padrão radial

Apêndice 3. Continuação

Espécies	Agrupamento de vasos	Placas de perfuração	Pontoações intervasculares
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Múltiplos de 2-20	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima basiloba</i>	Múltiplos de 3-5	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Múltiplos de 5-10	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima dealbata</i>	Múltiplos de 4-6	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima intermedia</i>	Múltiplos de 3-5	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima japurensis</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima linearifolia</i>	Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima lucida</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Múltiplos de 2-8	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Múltiplos de 2-5	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima perseifolia</i>	Solitários; Múltiplos de 2	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima sericea</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima spicata</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima stipulacea</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima stipulina</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima trinitensis</i>	Solitários; Múltiplos de 2-4	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima vacciniifolia</i>	Múltiplos de 4-5	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Solitários; Múltiplos de 2-5	Simple	Alternas e diminutas
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple; foraminadas	Alternas e diminutas
<i>Diacidia acaraensis</i>	Clusters	Simple	Alternas e diminutas
<i>Diacidia vestita</i>	Clusters	Simple	Alternas e diminutas
<i>Acmanthera latifolia</i>	Solitários; Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas
<i>Galphimia gracilis</i>	Solitários; Múltiplos de 2-4	Simple	Alternas e diminutas
<i>Galphimia speciosa</i>	Múltiplos de 2-4	Simple	Alternas e diminutas
<i>Lophanthera pendula</i>	Múltiplos de 2-5	Simple	Alternas e diminutas
<i>Spachea elegans</i>	Múltiplos de 2-4	Simple	Alternas e diminutas
<i>Spachea tricarpa</i>	Múltiplos de 2-3	Simple	Alternas e diminutas

Apêndice 3. Continuação

Espécies	Pontoações radiovasculares	Depósitos nos vasos	Espessamento da parede das fibras
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras muito espessas
<i>Byrsonima basiloba</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima dealbata</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima intermedia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima japurensis</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima linearifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima lucida</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima perseifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras muito espessas
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes muito finas
<i>Byrsonima sericea</i>	Similar as pontoações intervasculares	Presente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima spicata</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima stipulacea</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima stipulina</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima trinitensis</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Presente	Fibras muito espessas
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Presente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Presente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Diacidia acaraensis</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras muito espessas
<i>Diacidia vestita</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras muito espessas
<i>Acmanthera latifolia</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras muito espessas
<i>Galphimia gracilis</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Galphimia speciosa</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Lophanthera pendula</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras muito espessas
<i>Spachea elegans</i>	Similar as pontoações intervasculares	Presente	Fibras de paredes finas a espessas
<i>Spachea tricarpa</i>	Similar as pontoações intervasculares	Ausente	Fibras de paredes finas a espessas

Apêndice 3. Continuação

Espécies	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal	Comprimento da série do parênquima axial
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Fibras não-septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 7 células por série
<i>Byrsonima basiloba</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 6 células por série
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 7 células por série
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 5 células por série
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Byrsonima dealbata</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Byrsonima intermedia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Byrsonima japurensis</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Byrsonima linearifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	2 - 3 células por série
<i>Byrsonima lucida</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 4 células por série
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 células por série
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 4 células por série
<i>Byrsonima perseifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	6 células por série
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Byrsonima sericea</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Byrsonima spicata</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Byrsonima stipulacea</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 4 células por série
<i>Byrsonima stipulina</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	5 - 7 células por série
<i>Byrsonima trinitensis</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 células por série
<i>Byrsonima vacciniifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 células por série
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	2 - 3 células por série
<i>Diacidia acaraisensis</i>	Fibras não-septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 4 células por série
<i>Diacidia vestita</i>	Fibras não-septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 4 células por série
<i>Acmanthera latifolia</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	4 - 5 células por série
<i>Galphimia gracilis</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	3 - 5 células por série
<i>Galphimia speciosa</i>	Fibras não-septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	2 células por série
<i>Lophanthera pendula</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	2 - 5 células por série
<i>Spachea elegans</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	2 - 5 células por série
<i>Spachea tricarpa</i>	Fibras septadas	Parênquima axial paratraqueal escasso	2 - 5 células por série

Apêndice 3. Continuação

Espécies	Largura dos raios	Composição dos raios
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Raios com 1-3 células	Mistos
<i>Byrsonima basiloba</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Raios com 4-5 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Raios com 1-3 células	Mistos
<i>Byrsonima dealbata</i>	Raios com 4-5 células	Mistos
<i>Byrsonima intermedia</i>	Raios com 1-3 células	Mistos
<i>Byrsonima japurensis</i>	Raios com 4-5 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima linearifolia</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima lucida</i>	Raios com 4-5 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Raios com 4-5 células	Mistos
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Raios com 4-5 células	Mistos
<i>Byrsonima perseifolia</i>	Raios com 4-5 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima sericea</i>	Raios com 4-5 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima spicata</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima stipulacea</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima stipulina</i>	Raios com 1-3 células	Mistos
<i>Byrsonima trinitensis</i>	Raios com 4-5 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima vacciniifolia</i>	Raios com 4-5 células	Mistos
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Raios com 4-5 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Raios com 1-3 células	Mistos
<i>Diacidia acaraensis</i>	Raios com 1-3 células	Mistos
<i>Diacidia vestita</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Acmanthera latifolia</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Galphimia gracilis</i>	Raios com 1-3 células	Mistos
<i>Galphimia speciosa</i>	Raios com 1-3 células	Mistos
<i>Lophanthera pendula</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Spachea elegans</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas
<i>Spachea tricarpa</i>	Raios com 1-3 células	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas

Apêndice 3. Continuação

Espécies	Células perfuradas do raio	Células envolventes	Cristais prismáticos
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	?	Presente	Cristais prismáticos ausentes
<i>Byrsonima basiloba</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio;
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células subdivididas do parênquima axial
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima dealbata</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima intermedia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima japurensis</i>	?	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima linearifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima lucida</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio;
<i>Byrsonima perseifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células subdivididas do parênquima axial
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima sericea</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima spicata</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima stipulacea</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima stipulina</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima trinitensis</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células subdivididas do parênquima axial
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Diacidia acaransis</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos ausentes
<i>Diacidia vestita</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos ausentes
<i>Acmanthera latifolia</i>	Presente	Presente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio
<i>Galphimia gracilis</i>	Presente	Ausente	Cristais prismáticos ausentes
<i>Galphimia speciosa</i>	Presente	Ausente	Cristais prismáticos ausentes
<i>Lophanthera pendula</i>	?	Ausente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio;
<i>Spachea elegans</i>	?	Ausente	Cristais prismáticos em células subdivididas do parênquima axial
<i>Spachea tricarpa</i>	?	Ausente	Cristais prismáticos em células quadradas e/ou eretas do raio;
			Cristais prismáticos em células subdivididas do parênquima axial

Notas: ? = Não observado.

Apêndice 4. Caracteres anatômicos da casca do clado Byrsonimoide.

Espécies	Agrupamento e distribuição		Inclinação da placa crivada	Células companheiras
	de elementos de tubo crivado	Placa crivada		
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Solitários ou grupos pequenos	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima basiloba</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Linhas radiais	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Linhas radiais	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima dealbata</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima intermedia</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima japurensis</i>	NA	NA	NA	NA
<i>Byrsonima linearifolia</i>	NA	NA	NA	NA
<i>Byrsonima lucida</i>	NA	NA	NA	NA
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima perseifolia</i>	NA	NA	NA	NA
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Solitários ou grupos pequenos	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima sericea</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima spicata</i>	NA	NA	NA	NA
<i>Byrsonima stipulacea</i>	NA	NA	NA	NA
<i>Byrsonima stipulina</i>	Linhas radiais	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima trinitensis</i>	NA	NA	NA	NA
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	Linhas radiais	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Linhas radiais	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Diacidia acaraensis</i>	Linhas radiais; clusters	Simple	Levemente inclinada	Uma célula
<i>Diacidia vestita</i>	NA	NA	NA	NA

Apêndice 4. Continuação

Espécies	Dilatação do tecido	Distribuição do Parênquima axial	Largura dos raios
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Ausente	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Byrsonima basiloba</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Ausente	Difuso	Raios com 4-5 células
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Byrsonima dealbata</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 4-5 células
<i>Byrsonima intermedia</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Byrsonima japurensis</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima linearifolia</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima lucida</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 4-5 células
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 4-5 células
<i>Byrsonima perseifolia</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Byrsonima sericea</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 4-5 células
<i>Byrsonima spicata</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima stipulacea</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima stipulina</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Byrsonima trinitensis</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	Nos raios	Difuso	Raios com 4-5 células
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Ausente	Difuso	Raios com 4-5 células
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Ausente	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Diacidia acaraensis</i>	Ausente	Difuso	Raios com 1-3 células
<i>Diacidia vestita</i>	NA	NA	NA

Apêndice 4. Continuação

Espécies	Composição dos raios	Formação de esclereídes nos raios
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Mistos	Ausente
<i>Byrsonima basiloba</i>	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas	Ausente
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas	Ausente
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas	Ausente
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Mistos	Presente
<i>Byrsonima dealbata</i>	Mistos	Presente
<i>Byrsonima intermedia</i>	Mistos	Presente
<i>Byrsonima japurensis</i>	NA	NA
<i>Byrsonima linearifolia</i>	NA	NA
<i>Byrsonima lucida</i>	NA	NA
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Mistos	Presente
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Mistos	Presente
<i>Byrsonima perseifolia</i>	NA	NA
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas	Ausente
<i>Byrsonima sericea</i>	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas	Presente
<i>Byrsonima spicata</i>	NA	NA
<i>Byrsonima stipulacea</i>	NA	NA
<i>Byrsonima stipulina</i>	Mistos	Presente
<i>Byrsonima trinitensis</i>	NA	NA
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	Mistos	Ausente
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Raios com corpo procumbente com margem de 2-4 células eretas	Ausente
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Mistos	Ausente
<i>Diacidia acaraisensis</i>	Mistos	Ausente
<i>Diacidia vestita</i>	NA	NA

Apêndice 4. Continuação

Espécies	Esclerênquima	Arranjo de fibroesclereídes e esclereídes
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes em faixas tangenciais; esclereídes difusos
<i>Byrsonima basiloba</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Esclereídes	Esclereídes em clusters
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima dealbata</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima intermedia</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima japurensis</i>	NA	NA
<i>Byrsonima linearifolia</i>	NA	NA
<i>Byrsonima lucida</i>	NA	NA
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima perseifolia</i>	NA	NA
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes em faixas tangenciais; esclereídes difusos
<i>Byrsonima sericea</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima spicata</i>	NA	NA
<i>Byrsonima stipulacea</i>	NA	NA
<i>Byrsonima stipulina</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes em faixas tangenciais; esclereídes difusos
<i>Byrsonima trinitensis</i>	NA	NA
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes e esclereídes em clusters
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes em faixas tangenciais; esclereídes difusos
<i>Diacidia acaraensis</i>	Fibroesclereídes; esclereídes	Fibroesclereídes em faixas tangenciais; esclereídes difusos
<i>Diacidia vestita</i>	NA	NA

Apêndice 4. Continuação

Espécies	Anéis de crescimento		Estratificação	
	no floema		no floema	Cristais no floema
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima basiloba</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima crassifolia</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima dealbata</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima intermedia</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima japurensis</i>	NA		NA	NA
<i>Byrsonima linearifolia</i>	NA		NA	NA
<i>Byrsonima lucida</i>	NA		NA	NA
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima perseifolia</i>	NA		NA	NA
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima sericea</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima spicata</i>	NA		NA	NA
<i>Byrsonima stipulacea</i>	NA		NA	NA
<i>Byrsonima stipulina</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima trinitensis</i>	NA		NA	NA
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Byrsonima viminifolia</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Diacidia acaraensis</i>	Ausente ou indistinto		Não estratificado	Cristais prismáticos nos raios e no parênquima axial
<i>Diacidia vestita</i>	NA		NA	NA

Apêndice 4. Continuação

Espécies	Periderme: espessamento da parede das células do felema	Feloderme parenquimatosa	Feloderme esclerificada
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	Paredes espessadas em forma de U-invertido	Presente	Ausente
<i>Byrsonima basiloba</i>	?	Presente	Ausente
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	?	Presente	Ausente
<i>Byrsonima crassifolia</i>	?	Presente	Ausente
<i>Byrsonima cydoniifolia</i>	Paredes espessadas em forma de U	Presente	Ausente
<i>Byrsonima dealbata</i>	Paredes espessadas em forma de U	Ausente	Presente
<i>Byrsonima intermedia</i>	Paredes espessadas em forma de U	Presente	Ausente
<i>Byrsonima japurensis</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima linearifolia</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima lucida</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima orbignyana</i>	Paredes espessadas em forma de U	Presente	Ausente
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Paredes espessadas em forma de U	Presente	Ausente
<i>Byrsonima perseifolia</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	Paredes espessadas em forma de U	Presente	Ausente
<i>Byrsonima sericea</i>	Paredes espessadas em forma de U	Presente	Ausente
<i>Byrsonima spicata</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima stipulacea</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima stipulina</i>	Paredes espessadas em forma de U	Ausente	Presente
<i>Byrsonima trinitensis</i>	NA	NA	NA
<i>Byrsonima vaccinifolia</i>	?	Presente	Ausente
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Paredes espessadas em forma de U	Presente	Ausente
<i>Byrsonima viminifolia</i>	?	Presente	Ausente
<i>Diacidia acaraensis</i>	Paredes espessadas em forma de U	Presente	Ausente
<i>Diacidia vestita</i>	NA	NA	NA

Notas: NA = Não aplicável; ? = Não observado.