

JOÃO VICTOR DA COSTA SANTOS

**ANATOMIA FOLIAR EM ESPÉCIES DE LINHAGENS BASAIS DE
MALPIGHIACEAE NEO E PALEOTROPICAIS: CONTRIBUIÇÕES PARA A
TAXONOMIA E FILOGENIA**

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*.

Orientadora: Renata Maria Strozi Alves Meira

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2020**

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

T

Santos, João Victor da Costa, 1995-

S237a Anatomia foliar em espécies de linhagens basais de
2020 Malpighiaceae Neo e Paleotropicais : contribuições para a
taxonomia e filogenia / João Victor da Costa Santos. – Viçosa,
MG, 2020.

125 f. : il. (algumas color.) ; 29 cm.

Orientador: Renata Maria Strozi Alves Meira.
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.
Referências bibliográficas: f.122-124.

CDD 22. ed. 581.48754

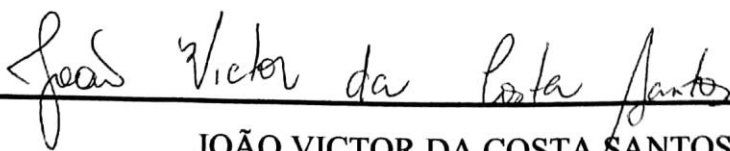
JOÃO VICTOR DA COSTA SANTOS

**ANATOMIA FOLIAR EM ESPÉCIES DE LINHAGENS BASAIS DE
MALPIGHIACEAE NEO E PALEOTROPICAIS: CONTRIBUIÇÕES PARA A
TAXONOMIA E FILOGENIA.**

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: 18 de fevereiro de 2020.

Assentimento:



JOÃO VICTOR DA COSTA SANTOS

Autor



Renata Maria Strozi Alves Meira

Orientadora

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade Federal Viçosa, ao Departamento de Biologia Vegetal e ao Programa de Pós-graduação em Botânica, pela estrutura fornecida e pela oportunidade de cursar a pós-graduação.

Ao CNPq, pelo apoio financeiro ao Programa e pela bolsa de mestrado.

Aos herbários, que forneceram o material necessário para a elaboração desta dissertação.

Aqui, estendo os meus sinceros e singelos agradecimentos à minha queridíssima Orientadora Renata Strozi, pelos ensinamentos e por sempre me guiar por um caminho ético e profissional.

Agradeço imensamente pela MÃE que a vida pôde me oferecer. Um exemplo de Garra, Força e, sobretudo, Graça. Querida MÃE MARIA (*in memoriam*), hoje eu parafraseio Milton Nascimento em sua homenagem e dedico essa conquista à você:

[...] Maria, Maria
É um dom, uma certa magia
Uma força que nos alerta
Uma mulher que merece
Viver e amar
Como outra qualquer do planeta
Maria, Maria
É o som, é a cor, é o suor
É a dose mais forte e lenta
De uma gente que ri
Quando deve chorar
E não vive, apenas aguenta
Mas é preciso ter força
É preciso ter raça
É preciso ter gana sempre
Quem traz no corpo a marca
MARIA, MARIA
Mistura a dor e a alegria
Mas é preciso ter manha
É preciso ter graça
É preciso ter sonho sempre
Quem traz na pele essa marca
Possui a estranha mania
De ter fé na vida
[...]

Agradeço também ao meu Avô (Pai Chico, *in memoriam*), que começou a estudar depois dos sessenta e poucos anos e me mostrou, sendo o próprio exemplo do que dizia, que para se conquistar algo, você precisa ter garra e perseverança.

Agradeço, imensuravelmente, à Minha Mãezinha (Maria Antônia) por ter sido outro exemplo de perseverança, me guiando sempre para um bom caminho e, sendo o meu pilar nos momentos de fraqueza. TE AMO MÃE!!

O meu sentimento de gratidão também envolve um ser inenarrável, Minha Madrinha Roseane (Minha Mãe de Coração). Ela me ensinou a lidar com as adversidades da vida e a sempre me aprimorar, isso mesmo, minha “Dinda” foi quem me lapidou para viver nesse Mundão. E, EU TE AMO TANTO, que nem sei como expressar esse sentimento. Muito Obrigado!

Agradeço imensamente aos demais familiares e, aqui, posso destacar minhas tias: Estela, Marta, Yeda, Chaga, Dinha e aos meus tios: Joseildo, Daniel e Zé Martins.

Aos meus queridos primos: Amanda (minha princesa), Clériston, Gabriel, Gerliane, Jardel, Joseane, Kenetty e Letícia.

Agradeço também ao meu Padrasto Rogero, pelos momentos bons que compartilhamos.

Ao meu irmão, Carlos César, com quem eu posso compartilhar as conquistas e que sempre me enche de orgulho, vc vai longe meu querido. Adoro vc!!

Não poderia deixar de agradecer aos meus queridos amigos de rotina no laboratório e pelos momentos de “dupla coloração”: Analu, Ivan, Danizete, Elienai, Miller, Franklin, Clara, Wenita.

Ao meu trio de Anatomistas: Clara (“a dona da fadinha”, “Clara Vittar”), a companhia do dia e Franklin (“rasteirenta”, “rata”), a companhia da noite. Adoro estar com vocês e isso faz com que meus dias sejam mais leves em Viçosa.

À minha querida Wénita (“Wena”, “Weninha”), eu sou repleto de gratidão. Você me deixa feliz com sua doçura, adoro ser seu amigo. Minha companhia caseira, senhora Weninha com hábito de idoso.

Às técnicas, Aurora e Rozana, pelos dias de trabalho regados à muita simpatia e bem estar. Adoro trabalhar assim.

Aos “Renatetis”: Clara, Luana, Rafael, Priscila. Com vocês posso discutir sobre o maravilhoso mundo das estruturas secretoras em plantas. Em especial, Analu, Camila, Danizete, Elienai e Miller pelos auxílios no laboratório e no campo. Obrigado, queridos.

Sou cheio de gratidão por três “figuras” que deram um outro significado à minha vida acadêmica: Um LAR, onde eu posso me sentir eu e me sentir amado. Essas são, sem sombras de dúvida, as mulheres da minha vida acadêmica: Fátima, Josiane e Leyde. Sou muito feliz por tê-las por perto, acompanhando cada passo meu nessa jornada que eu escolhi trilhar.

Aos querido Professor Soares, pelas oportunidades que me propôs e por ser um exemplo bom a ser seguido.

Agradeço aos demais professores que tive na graduação: Fátima Veras, Roselis Machado, Márcia Percília, Rosemary Cordeiro, Francisca Lúcia, Simone Mousinho, Beatriz Barguil, Emília Ordones, Silva Colturato, Paulo Lopes, Maria Gardenia e tantos outros nomes por quem eu carrego admiração.

Aos amigos de infância: Gabriel, Kamilla, Isabelle, Tainá, Taynara. Pessoas maravilhosas como quem compartilhei bons momentos.

Aos meus amigos de Ensino Médio: Mariane Larissa, Jhonantan, Layanne, Amanda, Kellena, Mirla, Daniella e os demais por quem a amizade vale muito. Vocês são muito queridos e fazem muita falta.

Aos meus amigos de Graduação: Brenda Rayssa, Mayara Carlos, Irlana Karen, Giva Leal, Fábio Carvalho, Francisco Machado, Manu, Linda Kelly. Essa turma é inesquecível. Foram quatro anos intensos.

Aos meus queridos amigos que o Botânica no Inverno (Alô Alô BotInv 2017) me presenteou, e posso destacar Ricardo, Brenda, Raynan, Carol, Scarlet, Andrews, Maycon, Deibson, Marcos, Riclecia, Elson, Gilmar, Igor, Emanuel, Mari e todos os outros com quem compartilhei os melhores momentos. Vocês são muito especiais, e a energia que trocamos em SP foi maravilhosa!!

Aos queridos amigos da “URSAL” pelos momentos de militância e diversão, vocês são muito especiais: Thamires Fernanda, Ana Paula e Franklin.

Agradeço também aos demais amigos e colegas que a Botânica me presenteou: Larisse Raquel (UEMA); Josélia (UFPE), Daniela (UFV), Genilson (IFPI), Ronaldo (UFV), Amanda (UEMA), Hugo (UFV), Esneider (UFV), Wendelo (UFV), Alex (UFV). Vocês são pessoas maravilhosas que tive o prazer de conhecer e compartilhar momentos incríveis.

Gostaria de agradecer mais uma vez, o querido taxonomista Ronaldo pelo suporte necessário na otimização de caracteres anatômicos.

Agradeço também às queridas professoras, Aristéa e Luzimar, pelos ensinamentos e por mostrarem que anatomia é tema de conversas agradáveis em qualquer ambiente. Bjos, queridas.

Por fim, agradeço ao Andre Ricardo, por se fazer presente nesses últimos anos (não foram fáceis, mas serviram de aprendizado) e me fazer uma pessoa melhor.

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

BIOGRAFIA

JOÃO VICTOR DA COSTA SANTOS, filho de Maria Antônia Barroso da Costa e Carlos César Santos Silva, nasceu em Teresina, Piauí, em 8 de setembro de 1995.

Ingressou em 2013 no curso de Licenciatura Plena em Ciências Biológicas pela Universidade Estadual do Piauí (UESPI), e obteve a conclusão em setembro de 2017.

Iniciou a carreira acadêmica ainda na graduação e o primeiro contato com a Botânica foi através do estágio no Laboratório de Biologia Vegetal, localizado no Núcleo Interinstitucional de Estudo e Geração de Novas Tecnologias (GERATEC) nas pendências da UESPI sob a supervisão da Prof^a Dra. Maria de Fátima Vasconcelos de Oliveira, sua primeira orientadora.

Foi aluno de PIBIC com vínculo ao CNPq com o projeto intitulado “Anatomia foliar de espécies de *Byrsonima* Rich. Ex. Kunth. (Malpighiaceae A. Juss) ocorrentes no estado do Piauí”, com financiamento da Secretaria de Estado de Desenvolvimento Econômico e Tecnológico do Piauí sob a orientação do Prof^o Dr. Francisco Soares Santos Filho e da Prof^a Dra. Josiane Silva Araújo.

Logo após concluir a graduação, tornou-se bolsista de apoio técnico do CNPq nível 1A, com o projeto de evolução de caracteres anatômicos num clado mal resolvido de Malpighiaceae sob a coordenação da Prof^a Dra. Josiane Silva Araújo.

Em março de 2018 ingressou no Mestrado em Botânica, do Departamento de Biologia Vegetal, na Universidade Federal de Viçosa e focou seus esforços para descrever e aplicar caracteres anatômicos foliares na taxonomia e filogenia de linhagens basais de Malpighiaceae Neo e Paleotropicais.

RESUMO GERAL

SANTOS, João Victor da Costa, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2020. **Modelo das páginas de rosto, assinaturas, resumo e abstract da dissertação da Universidade Federal de Viçosa, de acordo com as normas vigentes.** Orientadora: Renata Maria Strozi Alves Meira.

Na atual filogenia de Malpighiaceae, os Byrsonimoides emergem como uma linhagem Neotropical, grupo irmão do clado Paleotropical Acridocarpoide, e do clado Mcvaughioide (restrito às Américas Central e do Sul). Estes grupos representam as três primeiras linhagens da família, com biogeografia peculiar e apresentam problemas taxonômicos, especialmente quanto a falta de padrões morfoanatômicos que corroborem as afinidades filogenéticas na classificação das Malpighiaceae. A anatomia foliar representa uma ferramenta útil para subsidiar trabalhos de cunho taxonômico e filogenético, recuperando informações que contribuem significativamente para esclarecer biologicamente a relação de grupos em diferentes níveis hierárquicos. Dessa forma, o presente trabalho propôs investigar a anatomia foliar no intuito de identificar padrões anatômicos que possam distinguir as espécies e contribuir para esclarecer as relações taxonômicas e filogenéticas nos clados basais Byrsonimoide, Acridocarpoide e Mcvaughioide. Adicionalmente, foram avaliados caracteres ecológicos que possam contribuir para esclarecer a hipótese sobre a história biogeográfica de *Acridocarpus*. A anatomia do pecíolo e da nervura mediana da lâmina foliar não foi informativa para a abordagem filogenética, mas possibilitou elencar caracteres úteis para distinguir espécies e gêneros nos táxons analisados. A presença e ocorrência de nectários; presença, ocorrência e tipos de idioblastos secretores e presença de laticíferos foram importantes subsídios para a filogenia, uma vez que puderam ser indicados como possíveis sinapomorfias para os clados e subclados avaliados. A base de dados gerada poderá orientar futuros trabalhos que versem sobre a sugestão de possíveis sinapomorfias para clados ainda não investigados em Malpighiaceae.

PALAVRAS-CHAVE: Morfoanatomia. Folhas. Xeromorfismo. Glândulas foliares. Taxonomia. Filogenia.

ABSTRACT

SANTOS, João Victor da Costa, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, February, 2020. **Template of the front page and page for signatures and abstract in English and Portuguese of the dissertations presented to the Universidade Federal de Viçosa, in compliance with the current norms.** Adviser: Renata Maria Strozi Alves Meira.

In the current phylogeny of Malpighiaceae, Byrsonimoides emerge as a Neotropical lineage, a sister group of the Paleotropical Acridocarpoid clade, and the Mcvaughioide clade (restricted to Central and South America). These groups represent the first three lineages of the family, with peculiar biogeography and present taxonomic problems, especially regarding a lack of morphoanatomical patterns that corroborate the phylogenetic affinities in the classification of Malpighiaceae. Leaf anatomy represents a useful tool to support taxonomic and phylogenetic works, retrieving information that helps to biologically clarify the relationship of groups at different hierarchical levels. Thus, the present work proposed to investigate a leaf anatomy without the intention of identifying anatomical patterns that can distinguish the species and contribute to clarify the taxonomic and phylogenetic relationships in the basal clades Byrsonimoide, Acridocarpoide and Mcvaughioide. Additionally, they were characterized as ecological, which contributed to clarify the hypothesis about the biogeographic history of Acridocarpus. The anatomy of the petiole and the median vein of the leaf blade was not informative for the phylogenetic approach, but it made it possible to list useful characters to distinguish species and genera in the transport taxa. The presence and occurrence of nectaries; presence, occurrence and types of secretory idioblasts and presence of laticifers were important subsidies for phylogeny, since they could be indicated as possible synapomorphies for the selected clades and subclades. The generated database can guide future works that deal with the suggestion of possible synapomorphies for clades not yet investigated in Malpighiaceae.

KEYWORDS: Morphoanatomy. Leaves. Xeromorphism. Leaf glands. Taxonomy. Phylogeny.

SUMÁRIO

PAG.

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
 CAPÍTULO I	
Contribuições da anatomia foliar para taxonomia de Byrsonimoide: reconhecendo caracteres úteis para distinguir táxons em Malpighiaceae.....	16
Resumo.....	17
Introdução.....	18
Material e Métodos.....	19
Resultados.....	22
Discussão.....	52
Conclusões.....	56
Referências Bibliográficas.....	57
 CAPÍTULO II	
Anatomia foliar de <i>Acridocarpus</i> Guill. & Perr. (Malpighiaceae): aplicações taxonômicas e ecológicas.....	59
Resumo.....	61
Introdução.....	62
Material e Métodos.....	63
Resultados.....	66
Discussão.....	76
Conclusões.....	79
Referências Bibliográficas.....	80
 CAPÍTULO III	
Evolução de caracteres anatômicos em folhas de linhagens basais de Malpighiaceae Neo e Paleotropicais.....	82
Resumo.....	83
Introdução.....	84
Material e Métodos.....	85
Resultados.....	88
Discussão.....	118
Conclusões.....	122
Referências Bibliográficas.....	122
CONCLUSÕES GERAIS.....	125

INTRODUÇÃO GERAL

Malpighiaceae Juss. (cerca de 1300 espécies e 77 gêneros) é uma família monofilética, entretanto sua organização infrafamiliar mostrou-se polifilética devido ao alto índice de homoplasia na morfologia de seus frutos, que era o principal caráter utilizado na taxonomia clássica (Anderson, 1981). Atualmente, Malpighiaceae é dividida em 10 clados que não apresentam nenhuma circunscrição morfológica e o clado Byrsonimoide diverge como a primeira linhagem na filogenia baseada em dados moleculares e morfológicos (Davis e Anderson, 2010). Embora Malpighiaceae apresente distribuição Pantropical (Davis e Anderson, 2010), 85% da sua diversidade está concentrada nos Neotrópicos (Anderson, 1981), como no caso do clado Byrsonimoide, que se concentra na América do Sul (Davis e Anderson, 2010) com a maior diversidade de espécies reportada para o Brasil (Mamede et al., 2015).

Na hipótese filogenética de Malpighiaceae, do primeiro nó do cladograma ramifica-se o clado Byrsonimoide e os demais táxons da família, correspondendo, portanto, a linhagem basal da família. Na linhagem dos Byrsonimoides surgem outros três ramos reconhecidos como os subclados Byrsonima, Acmanthera e Galphimia (Davis e Anderson, 2010). As espécies do clado Byrsonimoide apresentam hábito arbóreo e arbustivo, mas folhas com glândulas visíveis ocorrem somente no subclado Galphimia (Davis e Anderson, 2010). Os subclados Byrsonima e Acmanthera são irmãos e estão proximalmente relacionados ao subclado Galphimia, seu grupo irmão (Davis e Anderson, 2010).

Blepharandra Griseb., *Byrsonima* Rich ex Kunth. e *Diacidia* Griseb. compõem o subclado Byrsonima (Davis e Anderson, 2010), sendo *Byrsonima* o gênero mais diverso neste subclado e o segundo mais diverso na família, com ca. 150 espécies Neotropicais, destas 99 ocorrem em todos os biomas brasileiros incluindo 55 endêmicas. *Diacidia* compreende 11 espécies que ocorrem exclusivamente na Floresta Amazônica e dessas quatro espécies que ocorrem Brasil, *Diacidia aracaensis* W. R. Anderson é endêmica. *Blepharandra* possui seis espécies de ocorrência na Guiana, Sul da Venezuela e Amazônia brasileira (Anderson et al., 2006), ressaltando o endemismo de *B. intermedia* W. R. Anderson e *B. cachimbensis* W. R. Anderson (Mamede et al., 2015).

O subclado Acmanthera reúne os gêneros *Acmanthera* (A. Juss.) Griseb., *Pterandra* A. Juss. e *Coleostachys* A. Juss., sendo *Acmanthera* e *Pterandra* reunidos em um ramo irmão de *Coleostachys* (Davis e Anderson, 2010). *Pterandra* compreende 15 espécies, com 8 delas de ocorrência do Norte ao Sudeste brasileiro, dentre as quais 7 são endêmicas. *Acmanthera*

possui 8 espécies arbóreas, sete delas endêmicas da região norte do Brasil (Feronay et al., 2019). *Coleostachys genipifolia* A. Juss. é a única espécie descrita para o gênero, tem distribuição restrita à região norte do continente Sul-Americano (Almeida e Hall, 2016).

O subclado *Galphimia* compreende quatro gêneros: *Lophanthera* A. Juss. e *Spachea* A. Juss. que formam um ramo irmão de *Galphimia* Cav. e *Verrucularia* A. Juss. (Davis e Anderson, 2010). A presença de laticíferos que exsudam látex esbranquiçado é apontada como uma sinapomorfia para este subclado, uma característica exclusiva em Malpighiaceae (Vega et al., 2002). *Galphimia* apresenta 26 espécies, três delas com ampla distribuição no Brasil enquanto *Verrucularia* possui apenas duas espécies e tem registro de ocorrência para o norte e nordeste do Brasil. Os gêneros *Spachea* (9 espécies) e *Lophanthera* (5 espécies) possuem duas e três espécies, respectivamente, que ocorrem no norte do Brasil (Mamede et al., 2015).

No segundo nó do cladograma da filogenia de Malpighiaceae, proposto por Davis e Anderson (2010), formam-se dois ramos o clado Acridocarpoide e os demais táxons da família. A linhagem dos Acridocarpoide destaca-se como um clado Paleotropical constituído pelos gêneros *Acridocarpus* Guill. & Perr. (30 spp) e *Brachylophon* Oliv., distribuídos na África (incluindo Madagascar), Península Arábica e Nova Caledônia (Davis e Anderson, 2010). Este clado apresenta biogeografia peculiar, onde *Acridocarpus* ocorre na África Ocidental (12 spp), na África Oriental (11 spp), em Madagascar (6 spp) e na Nova Caledônia (1sp) e *Brachylophon curtisii* Oliv. é a única espécie do gênero e amplamente distribuída pela Península da Malásia e Sumatra (Davis et al., 2002).

No terceiro nó do cladograma, emerge o clado Neotropical Mcvaughioide, cujos gêneros apresentam padrões de distribuição biogeográfica intrigante, como a ocorrência das espécies de *Burdachia* (2 spp.) e *Glandonia* (3 spp.) na Floresta Amazônica e apenas *Mcvaughia* (3 spp.) com endemismo na Caatinga do nordeste Brasileiro (Anderson 1979, 1981, Almeida et al., 2019; Guesdon et al., 2019).

Devido ao marcante conservantismo floral de Malpighiaceae, a delimitação genérica e específica dos gêneros posicionados no atual clado Byrsonimoide em chave de identificação também é predominantemente baseada em caracteres vegetativos e dos frutos, como demonstrada para os representantes do Planalto das Guianas (Anderson, 1981). Como grande parte de espécies deste clado não apresenta indumento ou glândulas, o número de caracteres macromorfológicos vegetativos informativos à taxonomia do grupo é ainda mais reduzido (Anderson, 1981). Dentre os caracteres anatômicos, os tricomas em forma de “T”, “Y” e “V”, conformação em arco aberto do sistema vascular acompanhado ou não de feixes

acessórios no pecíolo, idioblastos cristalíferos e células secretoras no parênquima e estômatos paracíticos são amplamente observados nos representantes de Malpighiaceae e contribuem para a diagnose da família (Metcalf e Chalk, 1950).

A anatomia foliar tem se mostrado uma importante ferramenta para auxiliar a delimitação dos táxons de Malpighiaceae, assim, os caracteres anatômicos têm sido utilizados para subsidiar estudos taxonômicos e filogenéticos (Araújo et al., 2010; Araújo e Meira, 2016, Almeida et al., 2019; Guesdon et al., 2019; Pace et al., 2019; Mello et al., 2019). No estudo comparativo de *Byrsonima*, *Banisteriopsis* C.B. Rob. ex Small e *Heteropterys* Kunth, a ocorrência de cristas estomáticas nas células-guarda e a conformação do sistema vascular da nervura mediana destacaram-se como caracteres distintivos para *Byrsonima* cujas espécies apresentaram projeções das células subsidiárias sobre as células-guarda e sistema vascular em arco aberto na nervura mediana (Araújo et al., 2010). Outros caracteres anatômicos foram relevantes como: a forma de contorno do pecíolo e nervura mediana e composição química da secreção dos idioblastos em *Stigmaphyllon* A. Juss. (Guimarães et al., 2016), presença de cordão de fibras na margem da folha e o ângulo formado pela divergência das nervuras laterais em relação a nervura principal em *Amorimia* W.R.Anderson (Almeida et al., 2017). Tais características forneceram suporte para a distinção das espécies reforçando a relevância em diferentes táxons de Malpighiaceae. Ainda, a partir da otimização de caracteres anatômicos foliares em *Amorimia* W.R.Anderson, foram recuperadas sinapomorfias (Mello et al., 2019) que demonstram a eficácia de estudos anatômicos nas interpretações filogenéticas na família.

Dentre os problemas taxonômicos enfatizados para as Malpighiaceae destaca-se a falta de padrões morfológicos que possibilitem a delimitação de clados e demias grupos informais recuperados na filogenia molecular proposta por Davis e Anderson (2010). Dessa maneira, o presente trabalho teve como intuito descrever a anatomia foliar de espécies dos clados basais de Malpighiaceae e recuperar padrões anatômicos úteis para circunscrever grupos, afim de contribuir para a elaboração de um novo sistema de classificação para as Malpighiaceae. Os resultados da dissertação permitiram a redação de 3 manuscritos, que foram formatados conforme as normas da revista *Botanical Journal of Linnean Society*, para serem submetidos após a defesa.

Manuscrito 1. Contribuições da anatomia foliar para taxonomia de Byrsonimoide: reconhecendo caracteres úteis para distinguir táxons em Malpighiaceae

Manuscrito 2. **Anatomia foliar de *Acridocarpus* Guill. & Perr. (Malpighiaceae): aplicações taxonômicas e ecológicas**

Manuscrito 3. **Evolução de caracteres anatômicos em folhas de linhagens basais de Malpighiaceae Neo e Paleotropicais**

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida R.F.; Hall C.F. 2016. Taxonomic revision of *Coleostachys* (Malpighiaceae). *Phytotaxa* 277: 77-84.
- Almeida R.F.; Mello A.C.M.P.; Oliveira D.M.T.; Amorim A.M.A. 2017. Leaf anatomy and macro-morphology uncover a new species of *Amorimia* (Malpighiaceae) from Southeastern Brazil. *Phytotaxa* 305: 179-190.
- Almeida R.F.; Guesdon I.R.; Pace M.R.; Meira R.M. 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.
- Anderson, W.R. 1979. *Mcvaughia*, a new genus of Malpighiaceae from Brazil. *Taxon* 28: 157–161.
- Anderson W.R. 1981. Malpighiaceae. In *The botany of the Guayana Highland—Part XI*. Mem. New York Botanical Garden 32: 21–305.
- Anderson W.R.; Anderson C.; Davis C.C. 2006. Malpighiaceae. <http://herbarium.Isa.umich.edu/malpigh> (Acesso em 29/08/2019).
- Araújo J.S.; Azevedo A.A.; Silva L.C.; Meira R.M.S.A. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286:117-131.
- Araújo J.S.; Meira R.M.S.A. 2016. Comparative anatomy of calyx and foliar glands of *Banisteriopsis* CB Rob. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 30: 112-123.
- Davis C.C.; Bell C.D.; Fritsch P.W.; Mathews S. 2002. Filogenia de *Acridocarpus-Brachylophon* (Malpighiaceae): implicações para floras tropicais terciárias e biogeografia afroasiana. *Evolução* 56: 2395-2405.
- Davis C.C.; Anderson W.R. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* 97: 2031-2048.
- Farronay F., Perdiz R.D.O.; PRATA E.M.B.; Vicentini A. 2019. Notes on morphology and distribution of *Acmanthera* (A. Juss.) Griseb. (Malpighiaceae), an endemic genus from Brazil. *Phytotaxa* 415: 199-207.
- Guesdon I.R.; Amorim A.M.A.; Meira R.M.S.A. 2018. The hydrochorous Amazonian genus *Glandonia* (Malpighiaceae): new records, morphoanatomy updates, and taxonomic contributions. *Phytotaxa* 345:13–25.
- Guimarães A.L.; Costa R.P.C.; Cabral L.M.; Vieira A.C.M. 2016. Comparative anatomy and chemical analysis of the vegetative organs of three species of *Stigmaphyllon*

- (Malpighiaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 224: 30-41.
- Judd W.S.; Campbell C.S.; Kellogg E.A.; Stevens P.F. 2009. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. 3 ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Mamede M.C.H.; Sebastiani R.; Almeida R.F.; Francener A.; Amorim, A.M. 2015. Malpighiaceae. In: *Lista de espécies da flora do Brasil*. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB155> (accessed 8 February 2020)
- Mello A.C.M.P.; De Almeida R.F.; Amorim A.M.A.; Oliveira D.M.T. 2019. Leaf structure in *Amorimia* and closely related Neotropical genera and implications for their systematics and leaf evolution in Malpighiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 191: 102-127.
- Metcalf C.R.; Chalk L. 1950. *Anatomy of the dicotyledons*, vol II. Oxford Clarendon, Oxford
- Pace M.R.; Cunha Neto I.L.; Santos Silva L.N.; Melo-de-Pinna, G.F.; Acevedo-Rodríguez P.; Almeida R.F.; Amorim A.M.; Angyalossy V. 2019. First report of laticifers in lianas of Malpighiaceae and their phylogenetic implications. *American Journal of Botany* 106: 1156-1172.
- Silva L.N.N.S. 2014. Aspectos da anatomia foliar de espécies de *Byrsonima* Rich ex Kunth (Malpighiaceae A. Juss) ocorrentes em diferentes tipos de vegetação no Estado da Bahia (Master Dissertation, Universidade Estadual de Santa Cruz).
- Vega A.S.; Castro M.A.; Anderson W.R.; 2002. Occurrence and phylogenetic significance of latex in the Malpighiaceae. *American Journal of Botany* 89: 1725-1729.

Contribuições da anatomia foliar para taxonomia de Byrsonimoide: reconhecendo caracteres úteis para distinguir táxons em Malpighiaceae

João Victor da Costa Santos¹, Josiane Silva Araújo², Renata Maria Strozi Alves Meira¹



Byrsonima dealbata Griseb.

Contribuições da anatomia foliar para taxonomia de Byrsonimoide: reconhecendo caracteres úteis para distinguir táxons em Malpighiaceae

João Victor da Costa Santos¹, Josiane Silva Araújo², Renata Maria Strozi Alves Meira¹

¹ Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Avenida Peter Henry Rolfs, Viçosa, Minas Gerais, Brasil

² Universidade Estadual do Piauí, Campus Heróis do Jenipapo, Campo Maior, Piauí, Brasil

RESUMO

O clado Neotropical Byrsonimoide contém 10 gêneros distribuídos em três ramos, aqui tratados informalmente como subclados, e emerge como a primeira linhagem na recente filogenia de Malpighiaceae. A anatomia foliar fornece caracteres que podem contribuir para delimitar grupos e distinguir espécies. Devido à complexidade taxonômica, especialmente quanto a circunscrição de táxons supra e infragenéricos de Malpighiaceae; este trabalho propôs investigar a anatomia foliar no intuito de identificar padrões anatômicos que possam distinguir as espécies e esclarecer as relações entre os subclados do clado Byrsonimoide. Para isso, amostras foram obtidas em exsiccatas e processadas conforme metodologia usual para análise ao microscópio de luz. A conformação do sistema vascular do pecíolo e da nervura mediana, assim como a presença de cristas estomáticas, o tipo de extensão de bainha dos feixes no mesófilo e os tipos de tricomas contribuem para distinção intraespecífica em *Byrsonima*. Os padrões relativos às estruturas secretoras, especialmente presença e posição de nectários, presença e ocorrência de idioblastos secretores contendo compostos fenólicos e mucilagem e presença de laticíferos foram significativos para distinguir os subclados em Byrsonimoide. Adicionalmente os caracteres anatômicos foram utilizados para a elaboração de chaves de identificação para os subclados em Byrsonimoide, contribuindo com uma base de dados anatômicos para futuros trabalhos que possam circunscrever esses e outros grupos na família.

PALAVRAS CHAVES: Acmanthera, Byrsonima, Galphimia, Estruturas secretoras.

INTRODUÇÃO

Malpighiaceae Juss. é uma família Pantropical com cerca de 1300 espécies e 77 gêneros. Embora seja comprovado o monofiletismo da família, muitos dos táxons em nível infrafamiliar são polifiléticos devido ao alto índice de homoplasia na morfologia de seus frutos, que era o principal caráter utilizado para organização taxonômica (Anderson, 1981). Com base em dados moleculares, Malpighiaceae está organizada em 10 clados informais que não apresentam circunscrição morfológica, sendo Byrsonimoide um clado restritamente neotropical correspondente ao grupo irmão de todas as demais Malpighiaceae (Davis e Anderson, 2010). Assim como os outros clados da família, Byrsonimoide carece de caracteres morfológicos para que possa ser elaborada uma nova proposta de arranjo taxonômico.

Byrsonimoide compreende dez gêneros distribuídos em três ramos denominados subclados Byrsonima, o qual é formado por *Byrsonima* Rich ex. Kunth (135 spp.), *Blepharandra* Griseb. (6 spp.) e *Diacidia* Griseb. (11 spp.); Acmanthera que é formado por *Acmanthera* Adr. Juss. Griseb. (7 spp.), *Coleostachys* A. Juss. (1 sp.) e *Pterandra* A. Juss. (15 spp.) e Galphimia que é constituído por *Galphimia* Cav., *Lophanthera* A. Juss. (5 spp.), *Spachea* A. Juss. (6 spp.) e *Verrucularia* A. Juss. (2 spp.) (Davis e Anderson, 2010). *Byrsonima* é o gênero mais diverso no clado Byrsonimoide (Anderson, 2006), no Brasil ocorrem 97 das 135 espécies, muitas delas no Cerrado (Mamede et al., 2015), sendo popularmente conhecidas como murici, cujo chá de suas folhas e casca é utilizado na medicina popular como tratamento alternativo no combate de diversas patologias (Lorenzi e Matos, 2002).

Com base na cor de pétalas e altura do conectivo em relação às tecas, Niedenzu (1901) organizou as espécies de *Byrsonima* nos subgêneros *Byrsonima* e *Macrozeugma*, sendo ainda reconhecidas cinco seções (Cuatrecasas, 1958; Niedenzu, 1901; 1928). Embora os dados moleculares tenham confirmado *Byrsonima* como um gênero monofilético, estas categorias infragenéricas são polifiléticas (Davis e Anderson, 2010), o que reforça a necessidade de dados complementares que possam contribuir para justificar as relações entre as espécies de *Byrsonima* nos estudos de filogenia molecular.

A anatomia foliar tem sido utilizada como uma ferramenta útil para a taxonomia, especialmente nos grupos com espécies de difícil reconhecimento (Metcalf e Chalk 1950, 1979; Solereder, 1908). Em Malpighiaceae, os caracteres anatômicos foliares têm contribuído significativamente para circunscrição genérica e específica, como reportado para distinguir espécies de *Camarea* A.St.-Hil. (Mamede, 1993), *Heteropterys* Kunth,

Banisteriopsis Little, *Byrsonima* (Araújo et al., 2010), *Stigmaphyllon* A. Juss. (Guimarães et al. 2016), *Glandonia* Griseb. (Guesdon et al. 2018) e para propor relações filogenéticas em *Amorimia* W.R.Anderson(Mello et al., 2019).

Dessa forma, no presente trabalho foi descrita a anatomia foliar de representantes dos gêneros do clado Byrsonimoide com o intuito de reconhecer padrões anatômicos para auxiliar na distinção das espécies e contribuir para a classificação infragenérica e supragenérica, conforme Davis e Anderson (2010).

MATERIAL E MÉTODOS

Foram analisados representantes dos 10 gêneros circunscritos no clado Byrsonimoide, incluindo os três ramos do cladograma denominados no presente trabalho de subclados (Tabela 1), conforme filogenia molecular proposta por Davis e Anderson (2010). Amostras de folhas totalmente expandidas foram coletadas em campo de *Byrsonima daelbata*, *B. verbascifolia*, *B. sericea* e *Pterandra pyroidea*, sendo fixadas em formalina neutra tamponada - FNT (Lillie, 1965) e estocadas no mesmo fixador, sendo o material testemunho da coleta depositado em Herbário (Tabela 1). As demais amostras foram obtidas a partir de duplicatas, em bom estado de preservação, depositadas em herbários nacionais e estrangeiros (os acrônimos seguem THIERS 2020, continuamente atualizados), com um esforço de amostrar pelo menos 3 indivíduos de cada espécie (Tabela 1). Foram processadas e analisadas folhas frescas, folhas fixadas provenientes de coletas em campo e folhas retiradas de exsicatas, do terceiro ao quinto nó caulinar, dando preferência as folhas em bom estado de conservação. Entretanto, em decorrência da indisponibilidade de material herborizado em bom estado de conservação, não foi possível analisar e reconhecer padrões anatômicos do pecíolo de *Byrsonima affinis*, *B. artostaphylloides*, *Diacidia cordata* e *Spachea elegans*, da mesma forma, não foi possível avaliar os tipos de tricomas em *Byrsonima cipoensis*, *B. poeppigiana* e *B. rigida*.

Os cortes transversais feitos a mão livre foram corados com Safrablau (Bukatsh, 1972) e os testes histoquímicos para a detecção de polissacarídeos totais, por meio do reagente PAS (Ascensão, 2007), foram realizados nas amostras das espécies coletadas e fixadas em campo.

Tabela 1. Espécies analisadas dos dez gêneros e organizadas nos três subclados de Byrsonimoide, clado basal de Malpighiaceae

Subclado	Espécie	VOUCHER
Subclado Byrsonima	<i>Byrsonima correifolia</i> A. Juss.	L. N. Perillo 420 (BHCB 153316); L. N. Perillo 308 (BHCB 153204); E. Tameirão Neto 692 (BHCB 24155)
	<i>B. bumeliifolia</i> A. Juss.	Harley 20779 (NYBG 472489)
	<i>B. sericea</i> DC.	W. G. Campos s.n. (BHCB 17230); S. G. Rezende 7149 (BHCB 200058); W. Souza; J. Machado; A. Alves-Araujo (BHCB 195154)
	<i>B. umbellata</i> Mart. ex A. Juss.	V. C. Souza; J. P. Souza; V. R. Scaloni; G. O. Romão; A. O. Araújo 24738 (BHCB 162788); L.V. Costa; M. B. Horta s.n (BHCB 22523); s.n (BHCB 36142)
	<i>B. guilleminiana</i> A. Juss.	J. P. Lemos Filho; M. B. Lovato s.n. (BHCB 174568); J. R. Stehmann s.n. (BHCB 18939); EPHeringer 5644 (IBGE)
	<i>B. subterranea</i> Brade&Markgr.	H. L. M. Barreto 7682 (BHCB 66710); s.n. (BHCB 49553); R. P. Fonseca s.n. BHCB 11670
	<i>B. variabilis</i> A. Juss.	Najla de Castro 8190 (BHCB); M.C.H. Mamede 5739 (SPF)
	<i>B. cipoensis</i> Mamede	s.n (BHCB 39742); M. Pereira 776 (BHCB 19808)
	<i>B. vacciniifolia</i> A. Juss.	V.C. Souza; H. Lorenzi; G. O. Romão 29594 (BHCB 162789); R. C. Mota; M. F. Vasconcelos 3937 (BHCB 184553); L. O. Azevedo; D. M. G. Oliveira; J. R. Stehmann; R. L. Fernandes 560 (BHCB 194314)
	<i>B. clausseniana</i> A. Juss.	S. Mori 12930 (CEPEC); J. P. Lemos Filho; M. B. Lovato s.n. (BHCB 169434); J. P. Lemos-Filho 169472 (BHCB)
	<i>B. triopterifolia</i> A. Juss.	E. N. Hyghadha 50215; R. M. Harley 54506 (HUEFS); E. P. Queiroz 3582 (BHCB 173277)
	<i>B. rigida</i> A. Juss.	G. T. Hatschbach 63620 (MBM); E. Tameirão Neto 2221 (BHCB 33697); s. n. (BHCB 25817)
	<i>B. stannardii</i> W.R. Anderson	J. R. Stehmann; R. C. Mota; P. O. Morais, PO; G. S.

		França 3676 (BHCB 87036); s.n. (BHCB 61137)
	<i>B. blanchetiana</i> Miq.	L. V. Costa s.n. (BHCB 35079)
	<i>B. arctostaphylloides</i> Nied.	CFCR 2672; s. n. (BHCB 38868)
	<i>B. affinis</i> W.R.Anderson	J. P. Lemos Filho; M. B. Lovato s.n. (BHCB 175233); Simon 581 (SPF)
	<i>B. bahiana</i> W.R.Anderson	HRB 55158
	<i>B. gardneriana</i> A. Juss.	J. P. Lemos Filho; M. B. Lovato s.n. (BHCB 169462)
	<i>B. laxiflora</i> Griseb.	s.n. (BHCB 40914); L. V. Costa (BHCB 14399)
	<i>B. brachybotrya</i> Nied.	UPCB 33689; J. M. Silva 3837 (MBM)
	<i>B. dealbata</i> Griseb.	R. P. Martins s.n. (BHCB 8407); H. L. M. Barreto 7676 (BHCB 67897)
	<i>B. intermedia</i> A. Juss.	s.n. (BHCB 28247); A. C. Faria s.n. (BHCB 8556); A. C. Faria s.n. (BHCB 8558)
	<i>B. morii</i> W.R.Anderson	R. F. Almeida 889b
	<i>B. microphylla</i> A. Juss.	RCallejas 1742 (K)
	<i>B. indorum</i> S. Moore	DSasaki 2036 (K)
	<i>B. linearifolia</i> A.Juss.	JRPirani 1558 (SPF)
	<i>B. lanulosa</i> W.R.Anderson	Francener 1354
	<i>B. poeppigiana</i> A. Juss.	E. M. B. Prata 396
	<i>B. crispa</i> A. Juss.	M. H. Nee 34362 (NYBG); L. V. Costa s. n. (BHCB 22372); J. V. Gomes 734 (BHCB 69526)
	<i>B. aerugo</i> Sagot	R. Evans 2736 (MG)
	<i>B. verbascifolia</i> (L.) DC.	s. n. (BHCB 28246); A. C. Faria s.n. (BHCB 4611); s. n. (BHCB 47487)
	<i>Diacidia cordata</i> (Maguire) W.R.Anderson	B. Maguire 37320
	<i>D. vestita</i> (Benth.) Benth. & Hook. f. ex B.D. Jacks.	G. H. H. Tate 563
	<i>D. aracaensis</i> W.R. Anderson	G. T. Prance 29105 U501875182
	<i>Blepharandra hypoleuca</i> (Benth.) Griseb.	F. Cardona 2099 U500685135
Galphimia	<i>Spachea tricarpa</i> A. Juss.	M. Y. Rimachi 8955 (MBM 141935)
	<i>S. elegans</i> (G.Mey.) A.Juss	SRHILL 27352 US 00618966
	<i>S. correae</i> Cuatrec. & Croat	P. P. Moreno 23351
	<i>S. herbert-smithii</i> (Rusby) Cuatrec	H. H. SMITH 1898 (P02428735)
	<i>Lophanthera longifolia</i> (Kunth) Griseb.	J. M. Pires 80 (NYGB)
	<i>L. lactescens</i> Ducke	A. C. Faria 41 (BHCB 8557); N. S. Domingos s.n. (BHCB 8428);

		s.n. (BHCB 3123); H. L. M. Barreto 7479 (BHCB 67541)
	<i>Verrucularia glaucophylla</i> A. Juss.	N. Roque 1182 (ALCB); W. Ganev 2499 (BHCB 84566)
<i>Acmanthera</i>	<i>Coleostachys genipifolia</i> A. Juss.	C. V. Vidal 712 (BHCB 145177); V. T. Giorni; P. L. Viana; L. V. C. Silva; D. F. Silva 82 (BHCB 130791); A. J. Arruda; L. F. A. Paula; B. D. Ranieri; M. O. D. Pivari; R. A. Pereira 1298 (BHCB 160500)
	<i>Pterandra arborea</i> Ducke	G. T. Prance 2122 (NYGB); P. A. C. L. Assunção 365 (NYBG)
	<i>P. sericea</i> W.R. Anderson	B. Maguire 32715 (NYBG); 3440B
	<i>P. pyroidea</i> A. Juss.	HUEFS 26685; F. D. Gontijo; I. F. Braga 754 (BHCB 178131); S. G. Rezende; A. G. Justo 6087 (BHCB 185427)
	<i>P. hatschbachii</i> W.R. Anderson	G. Hatschbach 35085 (BHCB 48232); s. n. (BHCB 48274)
	<i>Acmanthera latifolia</i> (Adr. Juss.) Griseb.	G. T. Prance 11753 (NYBG); L. G. Lohmann 109 (NYBG)

Descrição anatômica

Foram avaliados o terço distal do pecíolo e, no terço médio do limbo foliar, a nervura mediana e a região entre a nervura mediana e a margem. As folhas herborizadas foram hidratadas em água quente por dez minutos, em seguida permaneceram por cerca de duas horas em hidróxido de potássio 2%. Foram, então, lavadas três a cinco vezes em água por 24 horas, revertendo assim o processo de herborização de acordo com Smith e Smith (1942, modificado). Estas folhas foram submetidas à desidratação etílica e estocadas em etanol 70%.

As amostras estocadas provenientes de material herborizado e fixadas foram infiltradas, incluídas em historesina (Historesin, Leica Instruments, Heidelberg, Alemanha, preparada conforme instrução do fabricante) e seccionados, com 5 µm de espessura, em um micrótomo rotativo de avanço automático (modelo RM2265, Leica Microsystems Inc., Deerfield, USA), utilizando navalhas de vidro. Os cortes histológicos foram corados com azul de toluidina pH 4,7 (O'Brien e McCully, 1981) e as lâminas montadas com resina sintética (Permunt-Fisher). As imagens foram tiradas usando um microscópio óptico (Modelo AX70TRF, Olympus Optical, Tokyo) equipado com uma câmera digital (AxioCam

HRc; Zeiss, Gottingen, Alemanha) no Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Vicoso (UFV), Brasil.

Elaboração da matriz multiestado e chave de identificação

Os caracteres anatômicos que foram elencados para descrever os gêneros e espécies foram utilizados para a elaboração de uma matriz binária e multiestado. Para a construção da matriz binária, foi considerada a presença ou ausência de um determinado caráter e, para a matriz multiestado, foram considerados os estados de caráter com ocorrência mútua (mais de um) ou restrita num determinado táxon.

Com base nos caracteres anatômicos, foi elaborada uma chave dicotômica para a identificação das espécies avaliadas de cada um dos três subclados indicados na filogenia molecular de Malpighiaceae (Davis e Anderson, 2010).

RESULTADOS

Anatomia foliar do subclado *Byrsonima*

As folhas exibem formatos variados, são pecioladas ou subsésseis nas espécies e gêneros, com atenção a *Byrsonima linearifolia*, única espécie com folhas ericóides, cujo limbo é reduzido e as margens revolutas (Fig. 1A).

O contorno do pecíolo variou entre as espécies e gêneros. O pecíolo é biconvexo em *Byrsonima aerugo*, *B. bahiana*, *B. blanchetiana*, *B. brachybotrya* (Fig. 1B), *B. correifolia*, *B. bumellifolia*, *B. indorum*, *B. microphylla*, *B. morii*, *B. poeppigiana* e *B. stanardii*; e plano-convexo em *Diacidia aracaensis* (Fig. 1C) e nas demais espécies avaliadas de *Byrsonima*, documentado em *B. rigida* (Fig. 1F); côncavo convexo em *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 1D) e *Diacidia vestita* (Fig. 1E); contorno biconvexo com duas protuberâncias laterais em *Byrsonima crispa*, *B. laxiflora* e *B. poeppigiana* (Fig. 1G).

O sistema vascular do pecíolo é colateral para os três gêneros analisados e a conformação do sistema vascular distingue *Blepharandra* e *Diacidia* de *Byrsonima*. Em *Blepharandra* (Fig. 1D) e *Diacidia* (Fig. 1C, E) a conformação do sistema vascular é formada por vários feixes arranjados em um arco aberto com feixes medulares. Já em *Byrsonima*, os representantes apresentam a conformação do sistema vascular em arco aberto com as extremidades convolutas em todas as espécies (Fig. 1F, H). O pecíolo de *Byrsonima brachybotrya*, *B. poeppigiana* e *B. sericea* apresentam variação na conformação, podendo também ocorrer o tipo arco fechado côncavo-convexo para *B. brachybotrya* (Fig. 1B) e arco fechado plano-convexo para as outras duas espécies (Fig. 1G). Os feixes acessórios do

pecíolo estão ausentes em *Byrsonima rigida* (Fig. 1F), são anficrivais nos três gêneros e ocorrem aos pares: 1 par de feixes para a maioria amostrada de *Byrsonima* (Fig. 1B) e todas as espécies de *Diacidia* (Fig. 1C, E), e mais de um par em *Byrsonima bumellifolia*, *B. cipoensis*, *B. lanulosa*, *B. laxiflora*, *B. microphylla*, *B. morii*, *B. vaccniifolia*, *B. variabilis* e *B. poeppigiana* (Fig. 1G); e 3 a 5 pares de feixes acessórios em *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 1D). A presença de drusas e esclereides corticais dispersos é observada em todas as espécies analisadas, com exceção de *Byrsonima brachybotrya*, pela ausência de drusas no pecíolo (Fig. 1B), e as espécies de *Diacidia*, pela ausência de esclereides (Fig. 1C, E). Em *Byrsonima rigida* as esclereides estão agrupadas e constituem uma bainha que circunda o sistema vascular do pecíolo (Fig. 1F) e, em *B. triopterifolia* os idioblastos mucilaginosos também ocorrem dispersos no córtex do pecíolo (Fig. 1H).

Os tricomas são tipicamente malpighiáceos e ocorrem em todas as espécies amostradas dos três gêneros do subclado. Em *Blepharandra* e *Diacidia* os tricomas apresentam a forma de “T” com o pedicelo curto. Em *Byrsonima*, são observadas variações no comprimento do pedicelo e na disposição dos braços dos tricomas. Assim, foram observados tricomas em “Y” e “T” com pedicelo longo para *Byrsonima subterranea* (Fig. 2A) e *Byrsonima verbascifolia* (Fig. 2B) e “Y” e “T” pedicelo curto em *Byrsonima correifolia* (Fig. 2E). Nas demais espécies foram observados somente tricomas em “T” com pedicelo curto, como é destacado para *Byrsonima verbascifolia* (Fig. 2B).

A epiderme é unisseriada com idioblastos mucilaginosos em todas as espécies (Fig. 1C, F, K) e a presença de idioblastos mistos, contendo mucilagem e compostos fenólicos, foi observada em *Byrsonima verbascifolia* (Fig. 1C) e *B. umbellata*. Além disso, hipoderme descontínua ocorrendo na altura da extensão de bainha dos feixes para *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 1H), hipoderme uniestratificada em *Diacidia aracaensis* (Fig. 2L). Os estômatos ocorrem somente na face abaxial (folhas hipoestomáticas) em todas as espécies e gêneros do subclado *Byrsonima*, como documentado para *Byrsonima verbasifolia* (Fig. 2C) e *Diacidia cordata* (Fig. 2F). Cristas estomáticas ocorrem para a maioria das espécies analisadas (Fig. 2D), sendo ausentes em *Byrsonima arctostaphylloides*, *B. blanchetiana*, *B. gardneriana*, *B. rigida* e *B. subterranea*, *Blepharandra hypoleuca*, *Diacidia aracaensis*, *D. cordata* (Fig. 2G) e *D. vestita*.

O mesofilo é dorsiventral para a maioria das espécies analisadas dos três gêneros (Fig. 2C, F, H) e isobilateral em *Byrsonima arctostaphylloides*, *B. correifolia*, *B. bahiana*, *B. brachybotrya*, *B. cipoensis*, *B. gardineriana* (Fig. 2J), *B. laxiflora*, *B. microphylla* e *B. morii*. Os feixes imersos no mesofilo são colaterais e os de maior calibre apresentam extensão de

bainha parenquimática em *Byrsonima bahiana*, *B. sericea*, *B. stanardii* (Fig. 2K), *B. subterranea* e extensão de bainha lignificada para as demais espécies incluindo *Blepharandra* e *Diacidia* (Fig. 2H, J, M), com exceção para *Byrsonima daelbata* por não apresentar extensão de bainha dos feixes do mesofilo. Drusas ocorrem dispersas no mesofilo da maioria das espécies (Fig. 2C), com exceção de *Byrsonima bahiana*, *B. brachybotrya*, *B. lanulosa* e *B. vacciniifolia*, onde tais estruturas estão ausentes. Além disso, ocorrem monocristais em *Byrsonima morii* (Fig. 2I).

A margem foliar é reta para a maioria das espécies (Fig. 2I-K), levemente curvada em *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 2M), *Byrsonima blanchetiana*, *B. bumellifolia*, *B. brachybotrya*, *B. clauseniana*, *B. crispa*, *B. intermedia*, *B. laxiflora*, *B. microphylla*, *B. morii*, *B. umbellata*, *Diacidia aracaensis* (Fig. 2L) e *D. cordata* e margem revoluta ocorre em *B. affinis*, *B. correifolia*, *B. lanulosa* (Fig. 2N) e *B. linearifolia*. Anatomicamente, a margem foliar é similar entre as espécies de *Byrsonima* (Fig. 2K, J), com parênquima paliçádico interrompido no bordo da lâmina foliar e uma calota de fibras em *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 2M).

A nervura mediana apresenta contorno biconvexo para a maioria das espécies avaliadas de *Byrsonima*, como é documentando para *Byrsonima umbellata* (Fig. 3A); contorno plano-convexo foi observado em *Byrsonima triopterifolia* (Fig. 3B) e *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 3G); e côncavo convexo para as espécies analisadas de *Diacidia* (Fig. 3C e 3D).

O sistema vascular da nervura mediana é colateral para os três gêneros e apresenta variação na conformação entre as espécies: sendo plano-convexa, formada por dois arcos, em *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 3G), *Byrsonima brachybotrya*, *B. bumellifolia* e *B. variabilis*; um arco aberto e 2-3 feixes subjacentes a face adaxial para *B. gardneriana*, *B. triopterifolia* (Fig. 3B), *Diacidia aracaensis*, *D. cordata* (Fig. 3D) e *D. vestita* (Fig. 3C); um arco aberto em *B. rigida* (Fig. 3F) e; conformação biconvexa constituída de por dois arcos abertos, para as demais espécies analisadas (Fig. 3A e 3E). A maioria das espécies analisada não apresenta esclereides na nervura mediana (Fig. 3C e 3E), excetuando-se *Blepharandra hypoleuca* (Fig. 3G), *Byrsonima rigida*, *B. umbellata* (Fig. 3F), *B. triopterifolia* (Fig. 3B), *Diacidia aracaensis* e *D. cordata* (Fig. 3D) com esclereides agrupadas formando uma bainha associada ao floema. Em *Byrsonima affinis*, *B. crispa*, *B. guilleminiana*, *B. laxiflora*, *B. poeppigiana*, *B. sericea*, *B. stanardii*, *B. subterranea*, *B. variabilis* e *B. verbascifolia* (Fig. 3E) ocorrem feixes vasculares na medula da nervura mediana.

Chave de Identificação das espécies avaliadas do Subclado Byrsonima.

1- Estômatos abaixo do nível da epiderme.....	2
1'- Estômatos ao nível da epiderme.....	4
2- Contorno côncavo-convexo da nervura mediana.....	<i>Diacidia cordata</i>
2'- Contorno plano-convexo da nervura mediana.....	3
3- Presença de esclereides na nervura mediana.....	<i>Diacidia aracaensis</i>
3'- Ausência de esclereides na nervura mediana.....	<i>Diacidia vestita</i>
4- Hipoderme.....	<i>Blepharandra hypoleuca</i>
4'- Ausência de hipoderme.....	5
5- Idioblastos epidérmicos de natureza mista.....	6
5'- Idioblastos epidérmicos somente mucilaginosos.....	7
6- Nervura mediana com feixes medulares.....	<i>Byrsonima verbascifolia</i>
6'- Nervura mediana sem feixes medulares.....	<i>Byrsonima umbellata</i>
7- Cristas estomáticas ausentes.....	8
7'- Cristas estomáticas presentes.....	12
8- Nervura mediana com feixes medulares.....	<i>Byrsonima subterranea</i>
8'- Nervura mediana sem feixes medulares.....	9
09- Presença de esclereides na nervura mediana.....	<i>Byrsonima rigida</i>
09'- Ausência de esclereides na nervura mediana.....	10
10- Sistema vascular biconvexo na nervura mediana.....	11
10'- Sistema vascular em arco aberto com feixes dorsais.....	<i>Byrsonima garderiana</i>
11- Mesofilo dorsiventral.....	<i>Byrsonima blanchetiana</i>
11'- Mesofilo isobilateral.....	<i>Byrsonima arctostaphylloides</i>
12- Presença de drusas.....	13
12'- Ausência de drusas.....	<i>Byrsonima brachybotria</i>
13- Contorno plano-convexo da nervura mediana.....	<i>Byrsonima triopterifolia</i>
13'- Contorno biconvexo da nervura mediana.....	14
14- Nervura mediana com feixes medulares.....	15
14'- Nervura mediana sem feixes medulares.....	20
15- Mesofilo isobilateral.....	<i>Byrsonima laxiflora</i>
15'- Mesofilo dorsiventral.....	16
16- Extensão de bainha parenquimática dos feixes no mesofilo.....	17
16'- Extensão de bainha esclerificada dos feixes no mesofilo.....	18
17- Contorno plano-convexo do pecíolo.....	<i>Byrsonima sericea</i>
17'- Contorno biconvexo do pecíolo.....	<i>Byrsonima stanardii</i>
18- Margem reta.....	19
18'- Margem levemente curvada.....	<i>Byrsonima crispa</i>
19- Contorno plano-convexo do pecíolo.....	<i>Byrsonima variabilis</i>
19'- Contorno biconvexo do pecíolo.....	<i>Byrsonima poeppigiana</i>
20- Mesofilo dorsiventral.....	21
20'- Mesofilo isobilateral.....	27
21- Extensão de bainha parenquimática dos feixes no mesofilo.....	22
21'- Ausência de extensão de bainha dos feixes no mesofilo.....	<i>Byrsonima dealbata</i>
22- Margem reta.....	23
22'- Margem não reta.....	25
23- Contorno biconvexo do pecíolo.....	<i>Byrsonima aerugo</i>
23'- Contorno plano-convexo do pecíolo.....	24
24- Um par de feixes acessórios no pecíolo.....	<i>Byrsonima indorum</i>
24'- Mais de um par de feixes acessórios no pecíolo.....	<i>Byrsonima vaccinifolia</i>

25- Margem levemente curvada.....	<i>Byrsonima bumeliifolia</i>
25'- Margem revoluta.....	26
26- Um par de feixes acessórios no pecíolo.....	<i>Byrsonima affinis</i>
26'- Mais de um par de feixes acessórios no pecíolo.....	<i>Byrsonima lanulosa</i>
27- Extensão de bainha parenquimática dos feixes no mesofilo.....	<i>Byrsonima bahiana</i>
27'- Extensão de bainha esclerificada dos feixes no mesofilo.....	28
28- Margem levemente curvada.....	29
28'- Margem com outro formato.....	30
29- Presença de monocristais de oxalato de cálcio.....	<i>Byrsonima morii</i>
29'- Ausência de monocristais.....	<i>Byrsonima microphylla</i>
30- Margem reta.....	<i>Byrsonima cipoensis</i>
30'- Margem revoluta.....	<i>Byrsonima correifolia</i>

Anatomia foliar do subclado *Acmanthera*

O pecíolo apresenta contorno plano-convexo em *Pterandra* (Fig. 4A), e biconvexo em *Acmanthera latifolia* (Fig. 4B) e circular irregular para *Coleostachys genipifolia* (Fig. 4C). O sistema vascular do pecíolo é colateral em todas as espécies analisadas (Fig. 4A-C) e a conformação do sistema vascular varia entre os gêneros: em arco aberto com as extremidades convolutas para *A. latifolia* e *Coleostachys genipifolia* (Fig. 4B, C) e arco aberto em *Pterandra* (Fig. 4A, D). O número de feixes acessórios no pecíolo varia entre as espécies, sendo um par em *A. latifolia*, *C. genipifolia*, *P. hatschbachii* e *P. sericea* (Fig. 4A-C); e mais de um par em *P. arborea* e em *P. pyroidea* (Fig. 4D).

Tricomas em forma de T foram encontrados nas espécies avaliadas (Fig. 4E). Epiderme unisseriada com estômatos na face abaxial, tais estômatos apresentam células subsidiárias recobrem as células-guarda em todas as espécies analisadas (Fig. 4F). Em *Pterandra sericea*, *P. pyroidea* e *P. hatschbachii* os estômatos apresentam cristas (Fig. 4F). A epiderme de *P. pyroidea* é fenólica (Fig. 4G, 5A) e ocorrem idioblastos mucilaginosos na epiderme de *P. arborea* e *P. sericea* (Fig. 5B), as demais espécies não apresentam idioblastos na epiderme (Fig. 5E, F).

Mesofilo dorsiventral com feixes imersos laterais para todas as espécies analisadas (Fig. 5A-D) com um estrato de parênquima paliçádico em *Acmanthera latifolia* (Fig. 5E) e *Coleostachys genipifolia* e, dois ou mais estratos de parênquima paliçádico para as espécies de *Pterandra* (Fig. 5A-D). Os feixes apresentam extensão de bainha lignificada para todas as espécies (Fig. 5B, F). Drusas ocorrem para todas as espécies avaliadas e foram observados também monocristais subepidérmicos na extensão de bainha em ambas as faces da folha para as espécies de *Pterandra* (Fig. 5C, D).

A margem é reta com paliçádico interrompido no bordo da lâmina foliar ocorre em todas as espécies analisadas (Fig. 5E, F) e a presença de idioblastos subepidérmicos de

natureza química desconhecida caracterizou as espécies analisadas de *Pterandra* (Fig. 5A, B, F). Todas as espécies analisadas apresentam calota de fibras na margem foliar (Fig. 5E).

Nervura mediana apresenta contorno biconvexo e o sistema vascular é colateral para todas as espécies (Fig. 5G-5I). A conformação do sistema vascular na nervura mediana é plano-convexo para *Coleostachys genipifolia* e *Acmanthera latifolia* (Fig. 5G), nas espécies de *Pterandra* apresentam a conformação circular com um arco aberto feixe dorsal (Fig. 5I), excetuando-se *P. arborea* com conformação em arco aberto (Fig. 5H). Em *P. pyroidea* ocorre idioblastos fenólicos de conteúdo granuloso e denso no córtex da nervura mediana (Fig. 5I).

Chave de identificação das espécies analisadas do Subclado Acmanthera

1- Presença de monocristais de oxalato de cálcio.....	2
1'-Ausência de monocristais de oxalato de cálcio.....	4
2- Presença de cristas nos estômatos.....	3
2'-Ausência de cristas nos estômatos.....	5
3- Um par de feixes acessórios no pecíolo.....	<i>Pterandra sericea</i>
3'- Mais de um par de feixes acessórios no pecíolo.....	<i>Pterandra pyroidea</i>
4- Contorno do pecíolo biconvexo.....	<i>Acmanthera latifolia</i>
4'- Contorno do pecíolo circular irregular.....	<i>Coleostachys genipifolia</i>
5-Conformação do sistema vascular da nervura mediana em arco aberto.....	<i>Pterandra arborea</i>
5'-Conformação do sistema vascular da nervura mediana circular com um traço feixe dorsal.....	<i>Pterandra hatschbachii</i>

Anatomia foliar do subclado Galphimia

O contorno do pecíolo é côncavo convexo na maioria dos gêneros (Fig. 6A, D), excetuando-se *Lophanthera* com pecíolo de contorno biconvexo em *L. longifolia* (Fig. 5B) e circular irregular para *L. lactescens* (Fig. 6C). O sistema vascular do pecíolo é colateral em todas os representantes analisados e a conformação e arco aberto sem extremidades convolutas ocorre em todas as espécies (Fig. 6A, D), com exceção de *Lophanthera longifolia* com um arco aberto acompanhado de um feixe vascular medular (Fig. 6B) e *L. lactescens* apresentando um arco fechado plano convexo (Fig. 6C). A presença e número dos feixes acessórios no pecíolo varia entre os gêneros, sendo ausentes nas espécies analisadas de *Lophanthera*, *Galphimia brasiliensis*, *Spachea correae* e *S. tricarpa* (Fig. 6A-C), e um par de feixes acessórios em *Spachea herberth-smith* e *Verrucularia glaucophylla* (Fig. 6D). Nas espécies analisadas dos gêneros *Lophanthera*, *Spachea* e *Verrucularia* o pecíolo apresenta

idioblastos fenólicos (Fig. 6B, C), sendo ausentes em *Galphimia brasiliensis* (Fig. 6A). Nas espécies analisadas de *Lophanthera* e em *Spachea correae* ocorre um par de nectários acropetiolares, sésseis, com superfície plana, epiderme em paliçada, vascularizados e idioblastos fenólicos de conteúdo granuloso e denso no parênquima nectarífero (Fig. 6C).

A epiderme é unisseriada em todas as espécies com estômatos na face abaxial (Fig. 6E, F). *Lophanthera* e *Spachea* se diferencia dos demais gêneros pela presença de estômatos com cristas (Fig. 7A). A epiderme de *Galphimia*, *Spachea* e *Lophanthera longifolia* é mucilagínosa, como é reportado para *Galphimia brasiliensis* (Fig. 6E) e os demais gêneros do clado não apresentam idioblastos epidérmicos (Fig. 6F-H). Somente a epiderme de *Verrucularia glaucophylla* apresenta células papilosas na face abaxial e forma criptas nos estômatos (Fig. 6F). Tricomas em “T” foram observados para todas as espécies avaliadas.

O mesófilo é dorsiventral em todas as espécies (Fig. 6E-H). Os feixes imersos são colaterais (Fig. 6F) com extensão de bainha parenquimática em *Lophanthera* e *Spachea* (Fig. 6H) e sem extensão de bainha em *Galphimia brasiliensis*, *Spachea elegans* e *Verrucularia glaucophylla* (Fig. 6F). Em todas as espécies são observados laticíferos no mesófilo, como é reportado para *Verrucularia glaucophylla* (Fig. 6F, G). Nas espécies avaliadas de *Lophanthera* ocorrem idioblastos fenólicos no pecíolo (Fig. 6B, C) e, localizados no mesófilo para *Lophanthera longifolia*, *Spachea elegans*, *S. tricarpa*, *S. herberth-smith* e *Verrucularia glaucophylla* (Fig. 6G), especialmente no parênquima paliçádico.

A margem é reta em *Verrucularia glaucophylla* e *Spachea herberth-smith* (Fig. 7A); levemente curvada em *Galphimia brasiliensis* e *Lophanthera lactescens* (Fig. 7B, D) e revoluta em *Spachea tricarpa* e *L. longifolia* (Fig. 7C). O parênquima paliçádico é interrompido no bordo da lâmina foliar em todas as espécies (Fig. 7A-D). Nenhuma das espécies avaliadas apresenta calota de fibras na margem foliar (Fig. 7A-D). Em *Galphimia brasiliensis* ocorre a presença de um par de protuberâncias marginais na base da lâmina foliar, aqui nomeadas por dentes, com um nectário na base de cada dente (Fig. 7D, E). O nectário é sésil com superfície côncava ou plana, epiderme secretora em paliçada vascularizada por feixes que ramificam da nervura central da folha e irrigam o parênquima secretor subepidérmico (Fig. 7E). Nesta região são observados laticíferos ramificados e drusas (Fig. 7E).

A nervura mediana apresenta contorno biconvexo na maioria das espécies amostradas (Fig. 7F) e plano-convexo em *Galphimia brasiliensis*, *Spachea correae*, *S. herberth-smith* e *Verrucularia glaucophylla* (Fig. 7G). O sistema vascular é colateral em todos os representantes e a conformação do sistema vascular é em arco aberto (Fig. 7G, H),

excetuando-se *Lophanthera* com conformação circular (Fig. 7F). Todas as espécies apresentaram idioblastos contendo drusas (Fig. 7H), exceto em *Verrucularia glaucophylla*.

Chave de identificação das espécies analisadas do Subclado Galphimia

1- Nectários foliares presentes.....	2
1'- Nectários foliares ausentes.....	<i>Verrucularia glaucophylla</i>
2- Nectários foliares distribuídos no pecíolo e lâmina.....	3
2'- Nectários foliares restritos à lâmina.....	5
3- Contorno do pecíolo côncavo-convexo.....	<i>Spachea correae</i>
3'- Outro tipo de contorno do pecíolo.....	4
4- Margem levemente curvada.....	<i>Lophanthera lactescens</i>
4'- Margem revoluta.....	<i>Lophanthera longifolia</i>
5- Um par de dente basilaminares com nectário marginal.....	<i>Galphimia brasiliensis</i>
5'- Nectários dispersos na lâmina foliar.....	6
6- Contorno da nervura mediana plano-convexo.....	<i>Spachea herbeth-smithii</i>
6'- Outro tipo de contorno da nervura mediana.....	7
7- Presença de extensão de bainha dos feixes do mesofilo.....	<i>Spachea tricarpa</i>
7'- Ausência de extensão de bainha dos feixes do mesofilo.....	<i>Spachea elegans</i>

Tabela 1. Lista de caracteres anatômicos avaliados para o Subclado Byrsonima:

Caráter 1: Tricomas, tipo: (0) em forma de T (1) em forma de Y;

Caráter 2: Estômatos, cristas: (0) ausentes (1) presentes;

Caráter 3: Estômatos, nível das demais células epidérmicas: (0) abaixo do nível da epiderme (1) mesmo nível da epiderme;

Caráter 4: Epiderme, conteúdo: (0) mucilagem (1) compostos fenólicos;

Caráter 5: Hipoderme: (0) ausência (1) presença;

Caráter 6: Pecíolo, contorno: (0) côncavo-convexo (1) plano-convexo (2) biconvexo (3) biconvexo com duas protuberâncias;

Caráter 7: Pecíolo, conformação do sistema vascular: (0) feixes arranjados em arco aberto e feixes medulares (1) arco aberto com as extremidades convolutas (2) arco fechado côncavo-convexo (3) arco fechado plano-convexo;

Caráter 8: Feixes acessórios no pecíolo, número: (0) ausentes (1) um par de feixes anficrivais (2) mais de um par de feixes anficrivais;

Caráter 9: Esclereídes associadas aos feixes vasculares: (0) ausentes (1) presentes;

Caráter 10: Pecíolo, esclereídes corticais: (0) ausentes (1) presentes;

Caráter 11: Nervura mediana, contorno: (0) côncavo-convexo (1) plano-convexo (2) biconvexo;

Caráter 12: Nervura mediana, conformação do sistema vascular: (0) arco aberto (1) um arco aberto e 2 a 3 feixes subjacentes a face adaxial (2) plano-convexa (3) biconvexa;

Caráter 13: Nervura mediana, esclereides: (0) ausentes (1) presentes;

Caráter 14: Nervura mediana, feixes vasculares medulares: (0) ausentes (1) presentes;

Caráter 15: Mesofilo, tipo: (0) dorsiventral (1) isobilateral;

Caráter 16: Mesofilo, extensão de bainha dos feixes imersos: (0) ausente (1) parenquimática (2) esclerificada;

Caráter 17: Margem, curvatura: (0) reta (1) levemente curvada (2) revoluta;

Caráter 18: Margem, calota de fibras: (0) ausentes (1) presentes.

Tabela 2. Matriz binária e multiestado das espécies analisadas do Subclado Byrsonima

ESPÉCIES/CARACTERES AVALIADOS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	0	0	1	0	1	0	0	2	1	1	1	2	1	0	0	2	1	1
<i>Byrsonima affinis</i>	0	1	1	0	0	-	1	1	0	1	2	3	0	1	0	2	2	0
<i>Byrsonima aerugo</i>	0	1	1	0	0	2	1	1	0	1	2	3	0	0	0	2	0	0
<i>Byrsonima arctostaphylloides</i>	0	0	1	0	0	-	1	1	1	1	2	3	0	0	1	2	0	0
<i>Byrsonima bahiana</i>	0	1	1	0	0	2	1	1	0	1	2	3	0	0	1	1	0	0
<i>Byrsonima blanchetiana</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	2	3	0	0	0	2	1	0
<i>Byrsonima brachybotrya</i>	0	1	1	0	0	2	1/2	1	0	1	2	2	0	0	1	2	1	0
<i>Byrsonima bumeliifolia</i>	0	1	1	0	0	2	1	2	0	1	2	2	0	0	0	2	1	0
<i>Byrsonima correifolia</i>	1	1	1	0	0	2	1	1	0	1	2	3	0	0	1	2	2	0
<i>Byrsonima crispa</i>	0	1	1	0	0	3	1	1	0	1	2	3	0	1	0	2	1	0
<i>Byrsonima cipoensis</i>	-	1	1	0	0	1	1	2	0	1	2	3	0	0	1	2	0	0
<i>Byrsonima dealbata</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	2	3	0	0	0	0	0	0
<i>Byrsonima gardneriana</i>	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1	2	1	0	0	0	2	0	0
<i>Byrsonima indorum</i>	0	1	1	0	0	2	1	1	0	1	2	3	0	0	0	2	0	0
<i>Byrsonima lanulosa</i>	0	1	1	0	0	1	1	2	0	1	2	3	0	0	0	2	2	0
<i>Byrsonima laxiflora</i>	0	1	1	0	0	3	1	2	0	1	2	3	0	1	1	2	1	0
<i>Byrsonima linearifolia</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	0	1	2	3	0	0	0	2	2	0
<i>Byrsonima microphylla</i>	0	1	1	0	0	2	1	2	0	1	2	3	0	0	1	2	1	0
<i>Byrsonima morii</i>	0	1	1	0	0	2	1	2	0	1	2	3	0	0	1	2	1	0
<i>Byrsonima poeppigiana</i>	-	1	1	0	0	3	1/3	2	0	1	2	3	0	1	0	2	0	0
<i>Byrsonima rigida</i>	-	0	1	0	0	1	1	0	1	2	2	0	1	0	0	2	0	0
<i>Byrsonima sericea</i>	0	1	1	0	0	1	1/3	1	0	1	2	3	0	1	0	1	0	0
<i>Byrsonima stanardii</i>	0	1	1	0	0	2	1	1	0	1	2	3	0	1	0	1	0	0
<i>Byrsonima subterranea</i>	1	0	1	0	0	1	1	1	0	1	2	3	0	1	0	1	0	0
<i>Byrsonima triopterifolia</i>	0	1	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0	2	0	0
<i>Byrsonima umbellata</i>	0	1	1	0/1	0	-	1	1	0	1	2	3	0	0	0	2	1	0

ESPÉCIES/CARACTERES AVALIADOS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
<i>Byrsonima vacciniifolia</i>	0	1	1	0	0	1	1	2	0	1	2	3	0	0	0	2	0	0
<i>Byrsonima variabilis</i>	0	1	1	0	0	1	1	2	0	1	2	2	0	1	0	2	0	0
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	1	1	1	0/1	0	1	1	1	0	1	2	3	0	1	0	2	0	0
<i>Diacidia aracaensis</i>	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	0	0	2	1	0
<i>Diacidia cordata</i>	0	0	0	0	0	-	-	-	1	-	0	1	1	0	0	2	1	0
<i>Diacidia vestita</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0

Tabela 3. Lista de caracteres anatômicos avaliados do Subclado Acmanthera:

- Caráter 1: Estômatos, cristas: (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 2: Epiderme, conteúdo: (0) ausentes (1) mucilagem (2) compostos fenólicos;
- Caráter 3: Pecíolo, contorno: (0) plano-convexo (1) biconvexo (2) circular;
- Caráter 4: Pecíolo, conformação do sistema vascular do pecíolo: (0) arco aberto (1) arco aberto com as extremidades convolutas;
- Caráter 5: Feixes acessórios no pecíolo: (0) um par (1) mais de um par;
- Caráter 6: Nervura mediana, conformação do sistema vascular: (0) arco aberto (1) plano-convexo (2) circular com um feixe dorsal;
- Caráter 7: Idioblastos subepidérmicos (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 8: Mesofilo, cristais na extensão de bainha do feixe: (0) monocristais (1) drusas.

Tabela 4. Matriz binária e multiestado das espécies analisadas do Sublado Acmanthera

ESPÉCIES/CARACTERES AVALIADOS	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Acmanthera Latifolia</i>	0	0	1	1	0	1	0	1
<i>Coleostachys Genipifolia</i>	0	0	2	1	0	1	0	1
<i>Pterandra Arborea</i>	0	1	0	0	1	0	1	0/1
<i>Pterandra Hatchbachii</i>	0	0	0	0	0	2	1	0/1
<i>Pterandra Pyroidea</i>	1	2	0	0	1	2	1	0/1
<i>Pterandra Sericea</i>	1	1	0	0	0	2	1	0/1

Tabela 5. Lista de caracteres anatômicos avaliados do Subclado Galphimia:

- Caráter 1: Epiderme, idioblastos mucilaginosos: (0) ausente (1) presente;
- Caráter 2: Estômatos, cristas: (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 3: Epiderme papilosa: (0) ausente (1) presente;
- Caráter 4: Pecíolo, contorno: (0) côncavo-convexo (1) circular (2) biconvexo;
- Caráter 5: Pecíolo, conformação do sistema vascular : (0) arco aberto (1) arco aberto com um feixe dorsal (2) arco fechado plano-convexo;
- Caráter 6: Feixes acessórios no pecíolo: (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 7: Drusas: (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 8: Pecíolo, nectários: (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 9: Lâmina foliar, nectários: (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 10: Contorno da nervura mediana: (0) plano-convexo (1) biconvexo;
- Caráter 11: Conformação do sistema vascular da nervura mediana: (0) arco aberto (1) circular;
- Caráter 12: Extensão de bainha dos feixes no mesofilo: (0) ausente (1) presente;
- Caráter 13: Idiblastos fenólicos no mesofilo: (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 14: Margem, curvatura: (0) reta (1) levemente curvada (2) revoluta;
- Caráter 15: Dente marginal com nectário na base: (0) ausente (1) presente.

Tabela 6. Matriz binária e multiestado das espécies analisadas do Subclado Galphimia.

ESPÉCIES/CARACTERES AVALIADOS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Galphimia brasiliensis</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
<i>Lophanthera lactescens</i>	0	1	0	1	2	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0
<i>Lophanthera longifolia</i>	1	1	0	2	1	0	1	1	1	1	1	1	1	2	0
<i>Spachea correae</i>	1	1	0	0	0	0	1	1	1	0	0	1	0	2	0
<i>Spachea elegans</i>	1	1	0	-	-	-	1	0	1	1	0	0	1	2	0
<i>Spachea tricarpa</i>	1	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	1	2	0
<i>Spachea herbeth-smithii</i>	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0
<i>Verrucularia glaucophylla</i>	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0

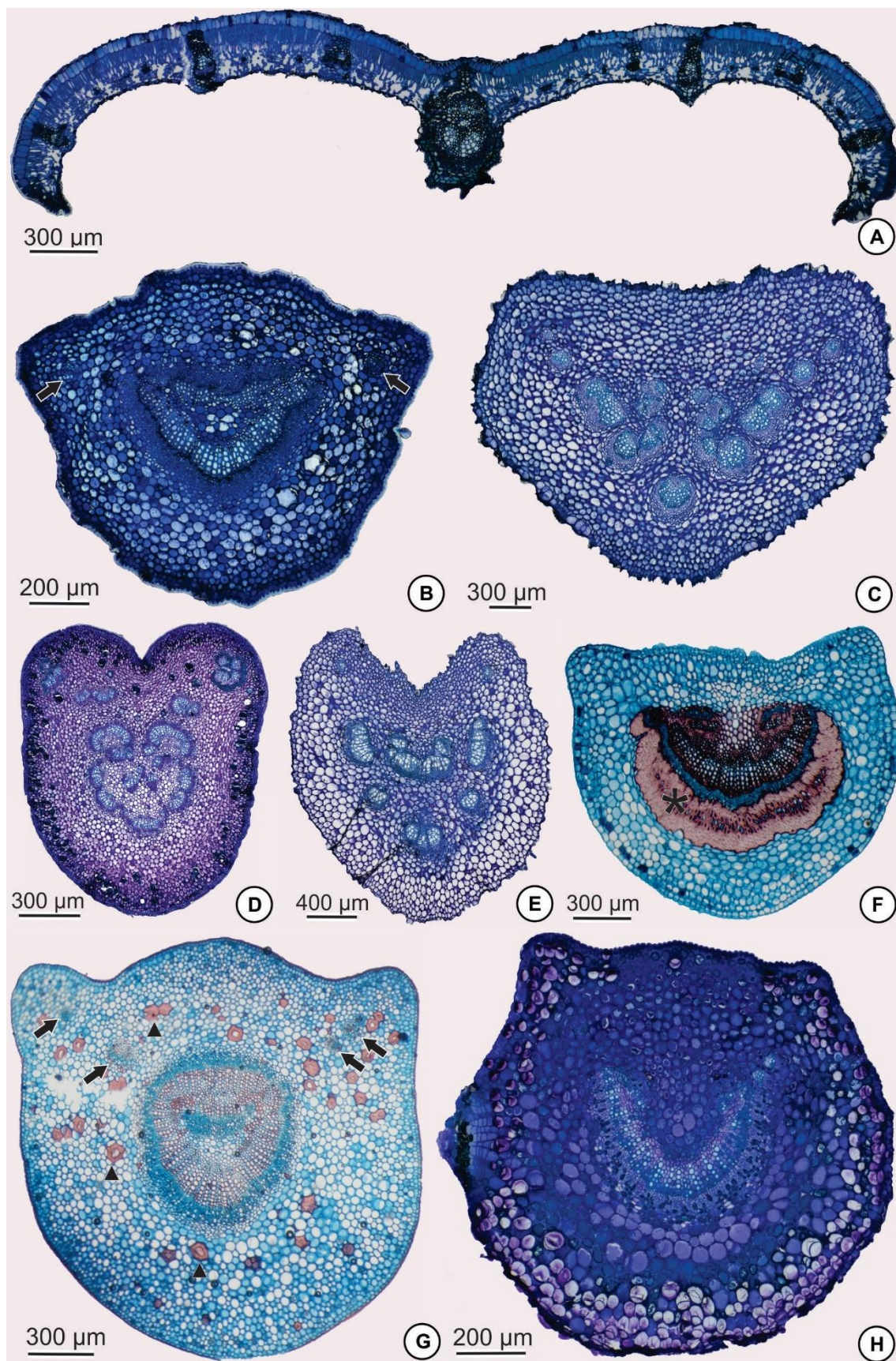


Figura 1. Anatomia foliar das espécies avaliadas do Subclado Byrsonima. A. Folha ericóide de *Byrsonima linearifolia*; B. Pecíolo biconvexo com um par de feixes acessórios (setas) em *Byrsonima brachybotria*; C. Pecíolo plano-convexo de *Diacidia aracaensis*; D. Pecíolo côncavo convexo em *Blepharandra hypoleuca*; E. Pecíolo côncavo-convexo de *Diacidia vestita*; F. Esclereídes associadas (asterisco) ao floema no sistema vascular do pecíolo de *Byrsonima rigida*; G. Feixes acessórios (setas) e esclereídes dispersas (cabeça de seta) no córtex do pecíolo de *Byrsonima poeppigiana*; H. Idioblastos mucilaginosos no córtex do pecíolo de *Byrsonima triopterifolia*.

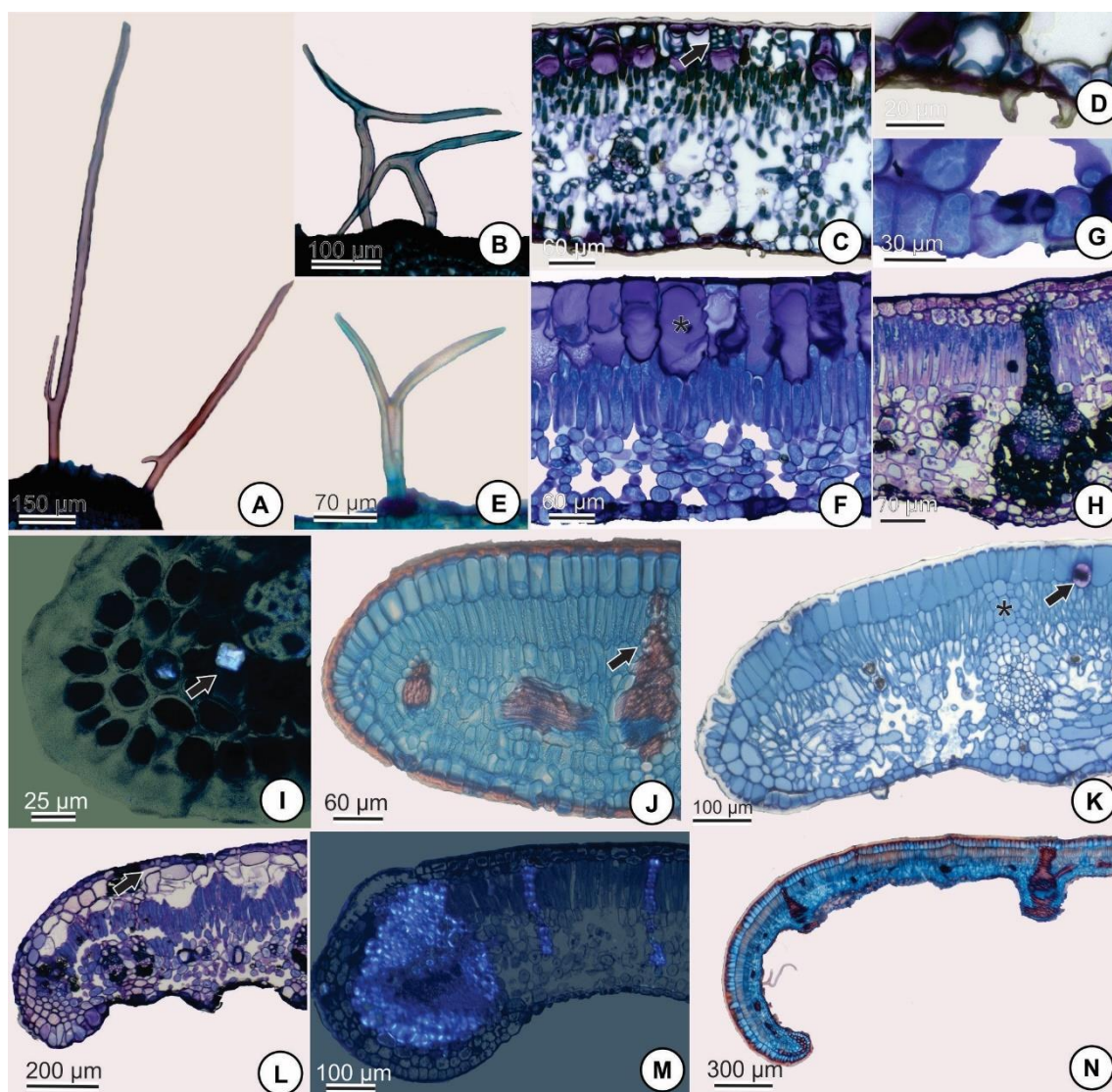


Figura 2. Detalhes da epiderme, mesofilo e margem do Subclado Byrsonima. A. Tricoma em Y com pedicelo longo em *Byrsonima subterranea*; B. Tricomas em T de *B. verbascifolia*; C. Epiderme com idioblastos mistos (seta) e mesofilo dorsiventral de *B. verbascifolia*; D. Estômatos na face abaxial com cristas em *B. verbascifolia*; E. Tricomas em Y com pedicelo curto em *B. corneifolia*; F. Epiderme mucilaginosa (asterisco) e mesofilo dorsiventral de *Diacidia cordata*; G. Estômato abaixo do nível da epiderme e sem crista em *D. cordata*; H. Hipoderme descontínua em *Blepharandra hypoleuca*; I. Monocristal (seta) em luz polarizada na margem *Byrsonima morii*; J. Extensão de bainha lignificada (seta) do feixe na margem de *Byrsonima gardneriana*; K. Extensão de bainha parenquimática (asterisco) do feixe no mesofilo e epiderme mucilaginosa (seta) em *Byrsonima stanardii*; L. Hipoderme (seta) e Margem levemente curvada de *Diacidia aracaensis*; M. Bloco de fibras e extensão esclerificada dos feixes em luz polarizada em *Blepharandra hypoleuca*; N. margem revoluta em *Byrsonima lanulosa*.

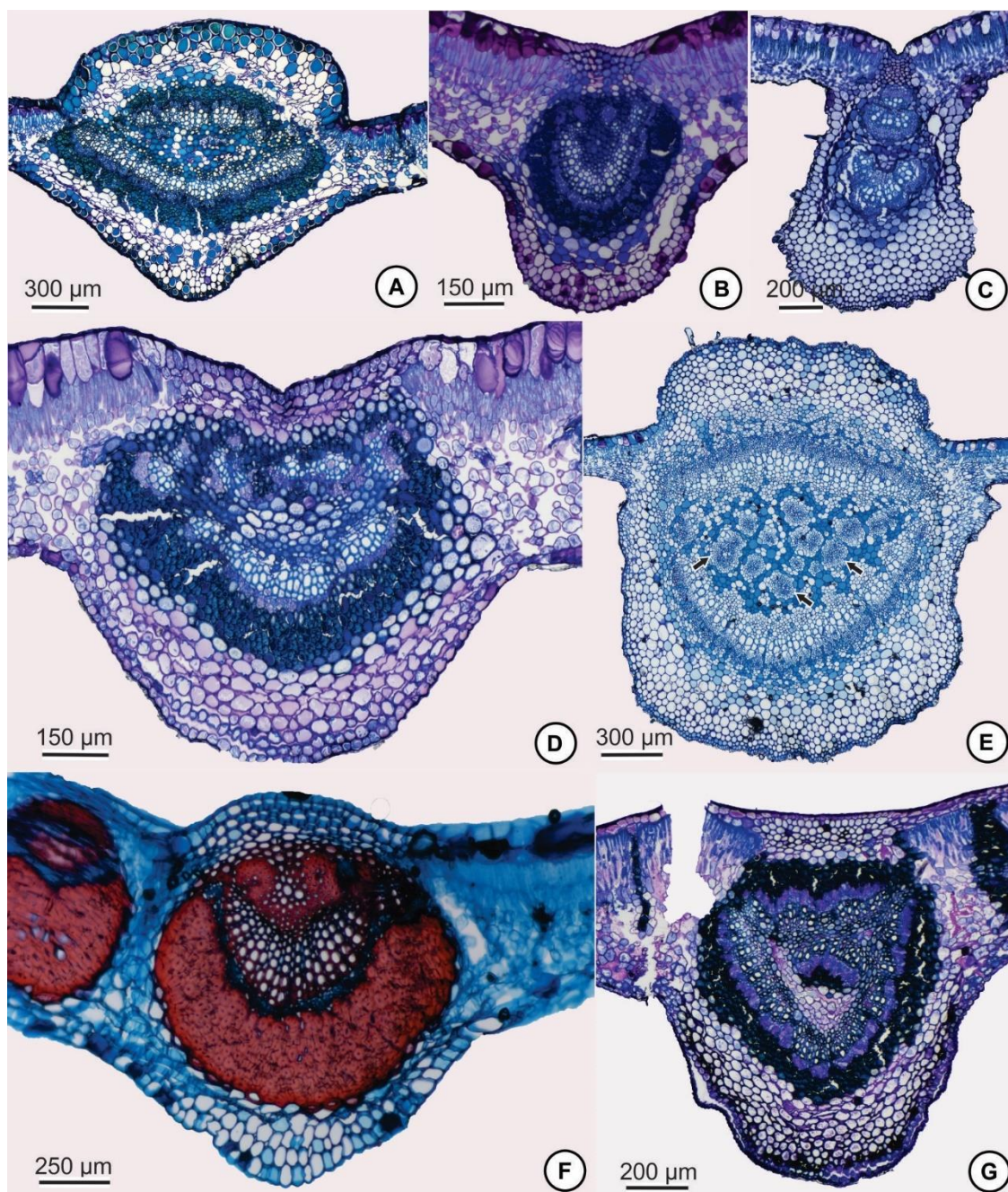


Figura 3. Anatomia da nervura mediana das espécies analisadas do clado Byrsonima. A. Nervura mediana biconvexa em *Byrsonima umbellata*; B. Esclereídes agrupadas ao floema na nervura mediana de *Byrsonima triopterifolia*; C. Nervura mediana côncavo-convexa de *Diacidia vestita*; D. Nervura mediana côncavo-convexa de *Diacidia cordata*; E. Sistema vascular biconvexo com feixes medulares (setas) em *Byrsonima verbascifolia*; F. Sistema vascular em arco aberto na nervura mediana de *Byrsonima rigida*; G. Nervura mediana plano-convexa de *Blepharandra hypoleuca*.

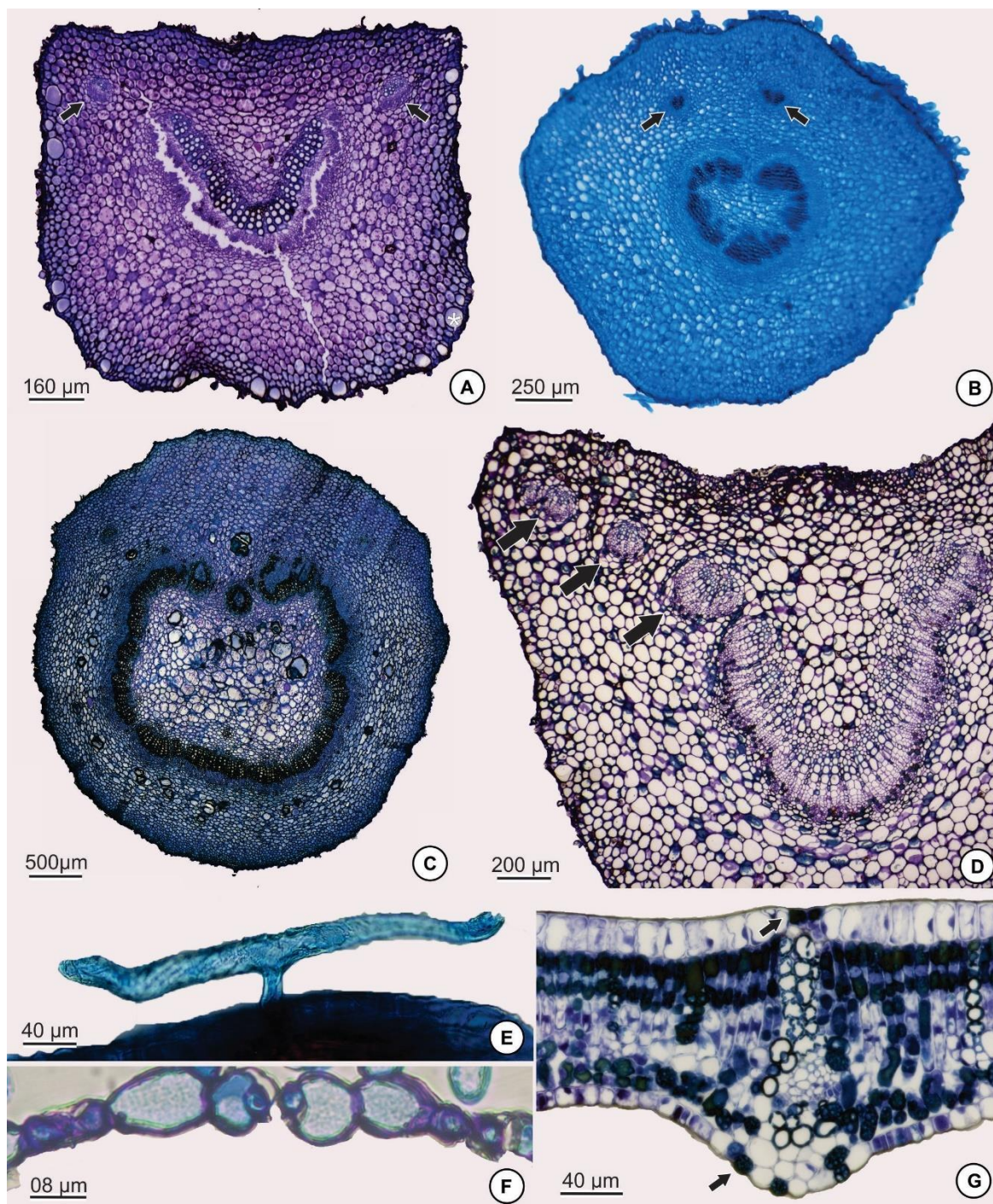


Figura 4. Caracterização anatômica do pecíolo e epiderme do Clado Acmanthera. A. Feixes acessórios (setas) e idioblastos corticais subepidérmicos (asterisco) em *P. sericea*; B. pecíolo biconvexo e um par de feixes acessórios (setas) em *Acmanthera latifolia*; C. Pecíolo circular de *Coleostachys genipifolia*; D. Feixes acessórios (setas) no pecíolo de *P. pyroidea*; E. Tricoma em T de *Pterandra pyroidea*. F. Estômato em *P. hatschbachii*; G. Epiderme fenólica (setas) de *P. pyroidea*.

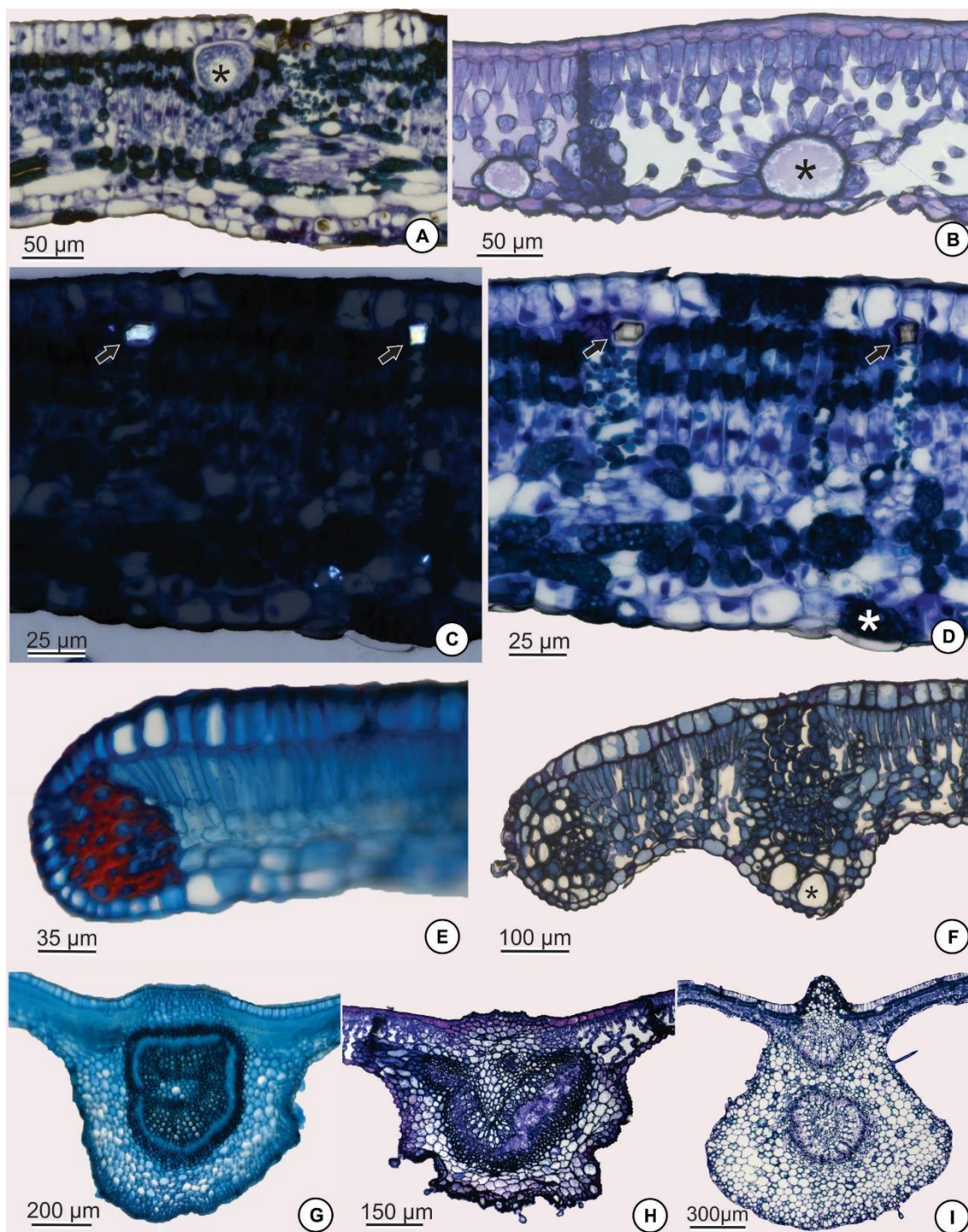


Figura 5. Caracterização anatômica do mesofilo, margem e nervura mediana do Clado Acmanthera. A. Compostos fenólicos e idioblasto subepidérmico (asterisco) no mesofilo de *Pterandra pyroidea*; B. Extensão de bainha do feixe e idioblasto subepidérmico (asterisco) no mesofilo de *P. arborea*; C. Monocristais (setas) no mesofilo de *P. pyroidea* em destaque com luz polarizada; D. Epiderme fenólica (asterisco) e monocristais (setas) no mesofilo de *P. pyroidea*; E. Margem reta com calota de fibras em *Acmanthera latifolia*; F. Margem reta com idioblastos subepidérmicos (asterisco) em *P. hatschbachii*; G. Sistema vascular plano convexo da nervura mediana de *A. latifolia*; H. Sistema vascular em arco aberto da nervura mediana de *P. arborea*; I. Sistema vascular da Nervura mediana de *P. pyroidea*.

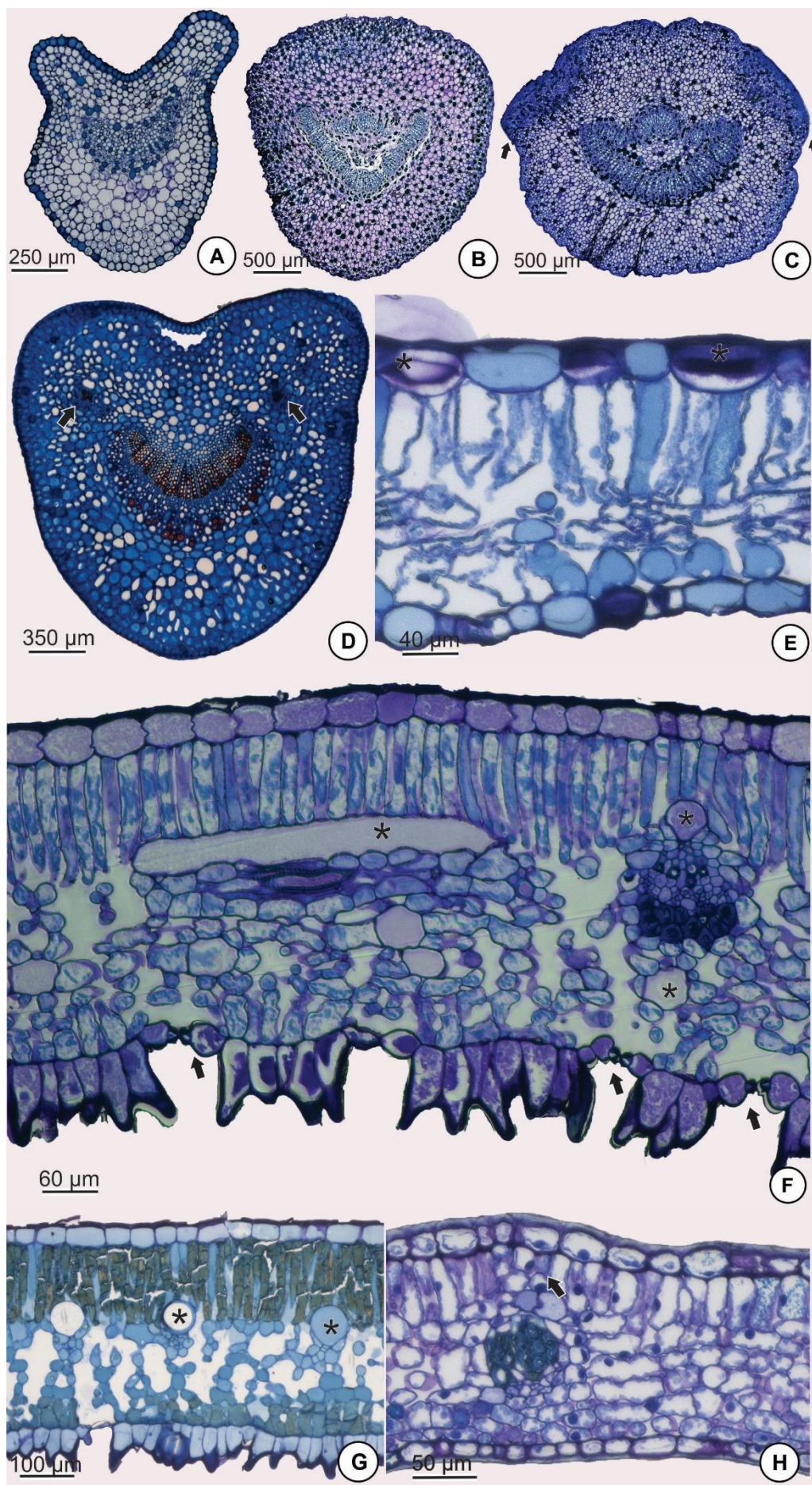


Figura 6. Anatomia do pecíolo, epiderme e mesofilo do Sublado Galphimia- A. Pecíolo côncavo-convexo de *Galphimia brasiliensis*; B. Pecíolo biconvexo de *Lophanthera longifolia*; C. Nectários acropetiolares (setas) em *L. lactescens*; D. Feixes acessórios (setas) em *Verrucularia glaucophylla*; E. Epiderme mucilaginosa (asterisco) em *G. brasiliensis*; F. Estômatos na face abaxial (setas), epiderme papilosa e laticíferos (asterisco) em *V. glaucophylla*; G. Compostos fenólicos (seta) e laticíferos (asterisco) no mesofilo de *V. glaucophylla*; H. Extensão de bainha parenquimática (seta) do feixe no mesofilo de *Lophanthera lactescens*.

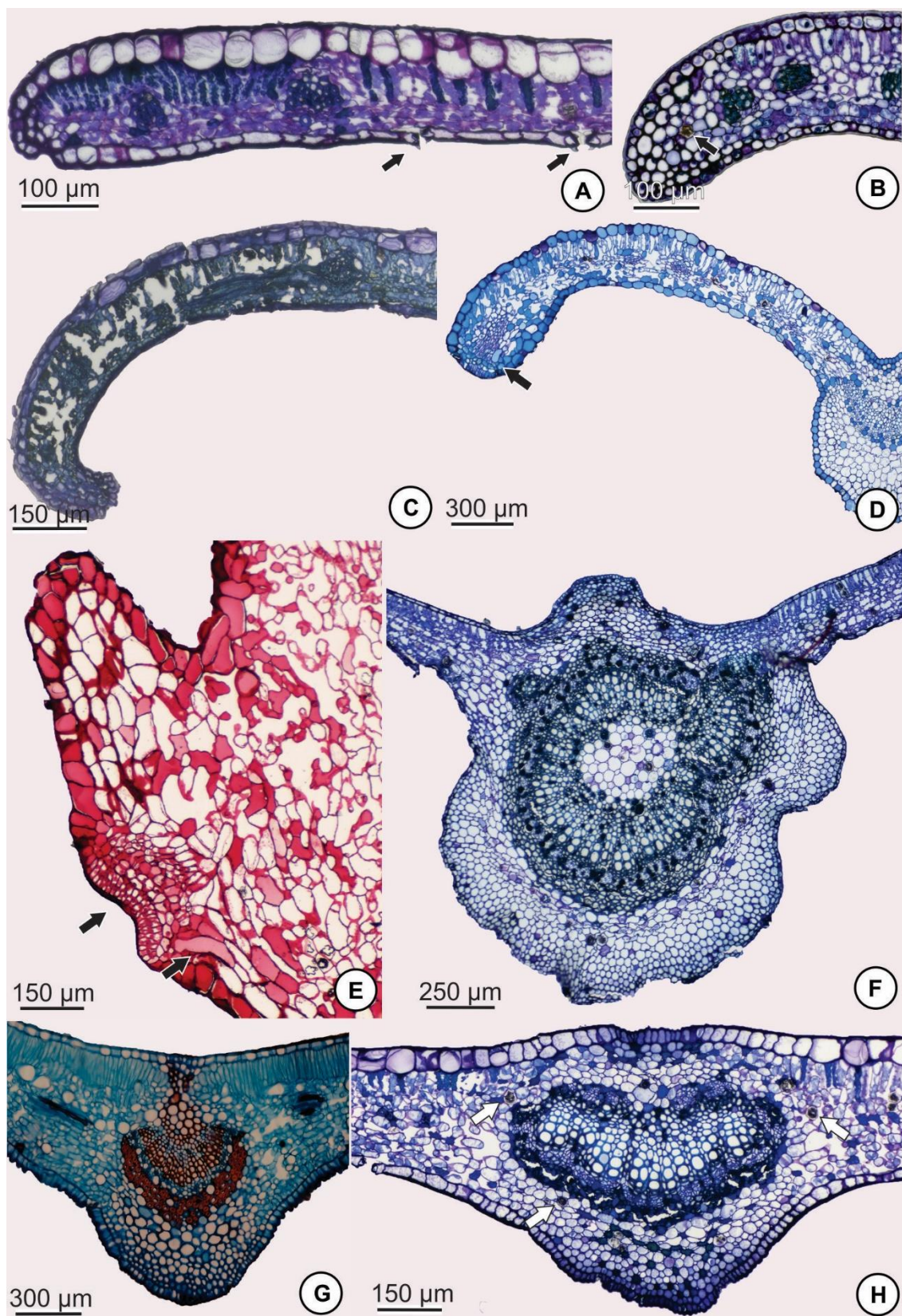


Figura 7. Detalhes da margem e nervura mediana do subclado Galphimia. A. Margem reta com cristas nos estômatos (setas) *Spachea herbeth-smithii*; B. Margem levemente curvada e drusas (seta) em *Lophanthera lactescens*; C. margem revoluta em *Spachea tricarpa*; D. Nectário em seção transversal (seta) de *Galphimia brasiliensis*; E. Reação do PAS do nectário (seta vermelha) em seção longitudinal com laticífero (seta preta) em *Galphimia brasiliensis*; F. nervura mediana de *L. lactescens*; G. nervura mediana de *Verrucularia glaucophylla*; H. nervura mediana com drusas (setas) em *Spachea herbeth-smith*.

DISCUSSÃO

Os caracteres anatômicos descritos para as espécies estudadas no presente trabalho permitiram distinguir espécies e gêneros representativos dos subclados informais dna linhagem dos Byrsonimoides. Essa base de dados poderá orientar futuros estudos taxonômicos na busca de sinapomorfias micromorfológicas para circunscrever os táxons e elaborar uma nova classificação para as Malpighiaceae.

Estudos de anatomia foliar são ferramentas que disponibilizam dados importantes para subsidiar descrições taxonômicas e compreender as relações entre os táxons (Solereder, 1908; Metcalfe e Chalk, 1959). Nas Malpighiaceae, trabalhos de anatomia foliar têm gerado um conjunto de caracteres que corroboram às relações taxonômicas, especialmente as infragenéricas e supragenéricas (Araújo et al., 2010; Araújo, 2014; Silva, 2014; Guimarães et al., 2016; Almeida et al., 2019; Guesdon et al., 2019; Mello et al., 2019), contribuindo inclusive para esclarecer relações filogenéticas, recuperando possíveis sinapomorfias que possam circunscrever grupos que foram segregados em filogenias moleculares (Mello et al., 2019). Os resultados obtidos no presente trabalho são de especial importância, visto que estão sendo investigadas linhagens basais de Malpighiaceae, gerando uma base de dados relevantes para estudos evolutivos.

Para o subclados *Acmanthera* e *Byrsonima*, a ausência de nectários representa um caráter que justifica a aproximação destes dois ramos na linhagem dos Byrsonimoides. E, dentro do subclado *Galphimia*, *Verrucularia* difere dos demais gêneros por apresentar folhas sem nectários e, a ocorrência dos nectários no pecíolo e/ou lâmina foliar permitiu a distinção das demais espécies amostradas neste subclado. Assim, tanto a presença quanto os padrões de localização dos nectários foliares em Malpighiaceae contribuem significativamente para separar os gêneros na família e colaboram a identificar os táxons em chaves de identificação (Anderson, 1981, 2006; Mamede, 1993; Guesdon et al., 2018; Mello et al., 2019). O nectário presente nas projeções da base da folha de *Galphimia brasiliensis* foi descrito por Castro et al. (2001), no entanto, os autores não reportaram laticíferos associados ao parênquima nectarífero, conforme foi detectado no presente trabalho, sendo o primeiro relato para Malpighiaceae. Entretanto, observação semelhante foi registrada para espécies de *Croton* da família Euphorbiaceae (Vitarelli et al., 2015), mais uma evidencia de semelhança morfológica entre as famílias, conforme apontado por Vega et al. (2002).

A epiderme apresenta uma variedade de caracteres anatômicos informativos nas espécies estudadas, como a presença e tipo de tricomas, a presença e conteúdo de idioblastos, presença e número de camadas epidérmicas, tipos de estômatos e presença de cristas, dos

quais são reconhecidos diversos padrões úteis para diferenciar as espécies e contribuir para interpretações filogenéticas em Malpighiaceae.

Com relação aos tipos de tricomas observados, o predomínio do tipo T para as espécies avaliadas reforça a ampla distribuição dos tricomas Malpighiáceos nos representantes de diversos gêneros da família (Metcalf e Chalk, 1950; Gates, 1982; Araújo et al., 2010; Silva, 2014) e, os tricomas em Y encontrados em poucas espécies de *Byrsonima* reforçam a utilidade deste caráter para distinguir espécies em um determinado gênero (Araújo et al., 2010; Silva, 2014).

Ainda que ocorram idioblastos mucilaginosos nos representantes dos três ramos de Byrsonimoide, o subclado *Byrsonima* se destaca por apresentar este caráter em todas as espécies analisadas. E, a presença de mucilagem na epiderme do gênero *Byrsonima*, identificada por técnicas histológicas específicas, refuta a ideia de uma epiderme bisseriada como é reportada em Araújo et al. (2010). Neste estudo, o material foi processado por técnicas de dupla coloração, o que provavelmente tenha contribuído para a lavagem do conteúdo epidérmico e uma consequente interpretação equivocada do tipo de epiderme descrita em *Byrsonima*. Ainda, a ocorrência inédita de idioblastos epidérmicos contendo compostos fenólicos e mucilaginosos em Malpighiaceae, como ocorre em *Byrsonima verbascifolia* e *B. umbellata*, contribui para distinguir as duas espécies dos demais representantes do gênero e reforça a necessidade de técnicas especializadas na descrição de idioblastos secretores afim de reconhecer estes padrões nos táxons abordados. Idioblastos fenólicos também apresentam utilidade na delimitação de táxons, como é exemplificado em *Amorimia* W.R.Anderson, cuja ausência deste caráter contribuiu para a sua distinção em relação aos gêneros filogeneticamente relacionados (Mello et al., 2019). Apesar da presença de idioblastos mucilaginosos ter sido relatada como uma característica comum para a família (Metcalf e Chalk, 1950), a ausência deste caráter em muitos gêneros já descritos (Araújo et al., 2010; Guimarães et al., 2016; Mello et al., 2019) incluindo a única espécie de *Coleostachys*, enfatiza a sua utilidade para contribuir com a descrição de grupos taxonômicos que os apresenta (Mello et al., 2019).

A ocorrência de células epidérmicas papilosas na família é escassa, mas apresenta contribuições para distinguir *Verrucularia* dos demais gêneros alocados no subclado Galphimia e contribuiu para distinguir as espécies do gênero Amazônico *Glandonia*, tendo sido incluído na chave de identificação elaborada por Guesdon et al. (2018) em uma adaptação ao trabalho de Anderson (1981).

Cristas estomáticas são frequentemente mencionadas em estudos anatômicos de cunho taxonômico e este caráter em Malpighiaceae contribui para distinguir espécies, mas tem pouca influência na distinção de gêneros. Entretanto, a presença de células subsidiárias que recobrem as células-guarda nos estômatos é um caráter que destaca o subclado Acmanthera dos demais grupos entre os Byrsonimoides, e subsidia a distinção entre gêneros em Malpighiaceae, como foi relatado por Araújo et al. (2010). Os estômatos abaixo do nível da epiderme foram somente observados em *Diacidia*, sendo um caráter distintivo útil no presente trabalho, que merece investigações futuras para avaliar se corresponde a uma possível sinapomorfia para o gênero. Já, hipoderme foi observada somente em *Blepharandra hypoleuca* e *Diacidia aracaënsis*, o que permitiu distinguir estas espécies das demais avaliadas neste trabalho.

Os caracteres anatômicos relacionados ao pecíolo são mencionados como úteis para a taxonomia por apresentarem pouca plasticidade mesmo submetidos às pressões ambientais (Metcalf e Chalk, 1979). Embora tenha ocorrido variações anatômicas na conformação do sistema vascular em *Byrsonima brachybotria*, *B. sericea* e *B. poeppigiana*, provavelmente por apresentarem pecíolos longos, os padrões observados no presente trabalho, como o contorno, conformação do sistema vascular, presença e números de feixes acessórios foram úteis para distinção infragenérica de *Byrsonima* e os demais gêneros avaliados. Esses padrões foram igualmente promissores para distinguir táxons em outros gêneros de Malpighiaceae, como em *Amorimia* (Mello et al., 2019) *Banisteriopsis* C.B.Rob. ex Small, *Heteropterys* Kunth. (Araújo et al., 2010), *Stigmaphyllon* A. Juss. (Guimarães et al., 2016) e *Glandonia* Griseb. (Guesdon et al., 2018).

Com relação a anatomia da nervura mediana, o contorno e conformação do sistema vascular evidenciam caracteres potencialmente úteis para distinguir espécies e gêneros na família e, a utilidade taxonômica destes caracteres depende do grupo avaliado (Araújo et al., 2010; Almeida et al., 2017; Guesdon et al., 2019; Mello et al., 2019). Assim, os padrões de conformação do sistema vascular na nervura mediana destacaram *Lophanthera* dos demais gêneros avaliados do subclado Galphimia; como também *Diacidia* de *Blepharandra hypoleuca* (subclado Byrsonima) e, *Pterandra* dos demais gêneros amostrados no subclado Acmanthera. Em se tratando de *Byrsonima*, um gênero com grande representatividade quando comparado aos demais Byrsonimoides, a diversidade anatômica encontrada na nervura mediana contribuiu para distinguir as espécies.

O tipo de mesofilo é utilizado em diversos trabalhos anatômicos que buscam identificar padrões para esclarecer relações taxonômicas e, são frequentemente inclusos em

chaves de identificação, auxiliando na distinção intraespecífica como em *Byrsonima* (Araújo et al., 2010; Silva, 2014), *Banisteriospis* (Araújo et al., 2010; Araújo, 2014) e *Heteropterys* (Araújo et al., 2010), por exemplo. Aqui, este caráter se mantém conservado em todos os gêneros avaliados, com mesofilo do tipo dorsiventral, com exceção de *Byrsonima*, com espécies que apresentam mesofilo isobilateral. O caráter extensão de bainha dos feixes no mesofilo é pouco explorado nestes trabalhos e deve ser considerado como subsídio à taxonomia devido às diferenças relevantes encontradas entre os grupos avaliados, como: extensão de bainha esclerificada sendo um caráter diagnóstico para o subclado *Acmanthera* e amplamente presente no seu grupo irmão, como na maioria amostrada de *Byrsonima*, em todas as espécies de *Diacidia* e em *Blepharandra hypoleuca*; da mesma forma, os feixes do mesofilo não apresentam extensão de bainha em *Galphimia brasiliensis*, *Spachea correae* e *Verrucularia glaucophylla*; diferindo-as das demais espécies do subclado *Galphimia*, por apresentarem extensão de bainha parenquimática.

A presença exclusiva de laticíferos no subclado *Galphimia* foi considerada uma provável sinapomorfia e foi relatada por Vega et al. (2002), sendo também interpretada como uma simplesiomorfia herdada de um ancestral comum às Euphorbiaceae, grupo filogeneticamente relacionado às Malpighiaceae, especialmente pela posição basal que o subclado apresenta na filogenia da família. Entretanto, para que haja congruência na última hipótese mencionada, dada a posição filogenética do subclado, seria necessário a existência de laticíferos, mesmo que não funcionais nos representantes dos subclados *Acmanthera* e *Byrsonima*, o que não ocorre segundo os dados aqui apresentados. Ainda, recentemente foram descritos laticíferos em linhagens mais derivadas da família, especificamente no gênero *Stigmaphyllon* (clado *Stigmaphylloide*) e no grupo que divergiu do gênero *Tetrapteryx* (clado *Tetrapteryx strictu sensu*). Os laticíferos encontrados nestes dois grupos são articulados e anastomosados, diferindo do tipo encontrado no subclado *Galphimia*, articulado e não anastomosado. A diferença entre os tipos de laticíferos bem como sua localização na planta foi interpretada pelos autores como evolução homoplástica, tendo, no mínimo, se originado três vezes na família (Pace et al., 2019).

A margem foliar tem sido pouco explorada em abordagens taxonômicas para trabalhos de anatomia foliar em Malpighiaceae, sendo apenas explorada nos estudos de Almeida et al. (2017) e Mello et al. (2019), cujas análises resultaram na identificação de padrões anatômicos que contribuem para distinguir os táxons e, especialmente em *Amorimia*, a presença de bloco de fibras na margem foi recuperada como uma provável sinapomorfia para o gênero (Mello et al., 2019). A inclusão da margem nas análises anatômicas possibilitou

o reconhecimento de dois caracteres: a curvatura da margem e a presença de calota de fibras marginais. Nos representantes do subclado *Acmanthera* a presença de fibras na margem foliar é um caráter informativo e pode representar uma sinapomorfia, embora este caráter tenha aparecido para *Blepharandra hypoleuca*, destacando-a dos outros gêneros do subclado *Byrsonima*. No subclado *Galphimia*, este caráter é ausente. Mas, é importante salientar que a amostragem de espécies é relativamente pequena para os gêneros *Galphimia* e *Lophanthera* (subclado *Galphimia*), *Acmanthera* (subclado *Acmanthera*) e *Blepharandra* (subclado *Byrsonima*); e as conclusões para estes grupos devem ser cautelosamente avaliadas para que não ocorram equívocos em futuras interpretações taxonômicas e filogenéticas para as *Malpighiaceae*.

CONCLUSÕES

A anatomia foliar fomentou caracteres informativos para a delimitação de espécies, gêneros e, especialmente, de grupos ainda informais para *Malpighiaceae*. Tais caracteres, se combinados á filogenias moleculares, podem representar sinapomorfias que auxiliam na circunscrição desses e de outros grupos dentro da família. O uso de técnicas especializadas para o reconhecimento de idioblastos secretores, especialmente no gênero *Byrsonima*, refutou a ideia de uma epiderme bisseriada não contínua para o gênero, como tem sido relatada na literatura. Por fim, a presença e o tipo de estruturas secretoras foliares forneceram caracteres informativos para a linhagem dos *Byrsonimoides*. Assim como a anatomia da margem foliar que, acrescentou padrões anatômicos promissores para interpretações num contexto filogenético em *Malpighiaceae*, sendo importantes para futuros trabalhos com este desígnio.

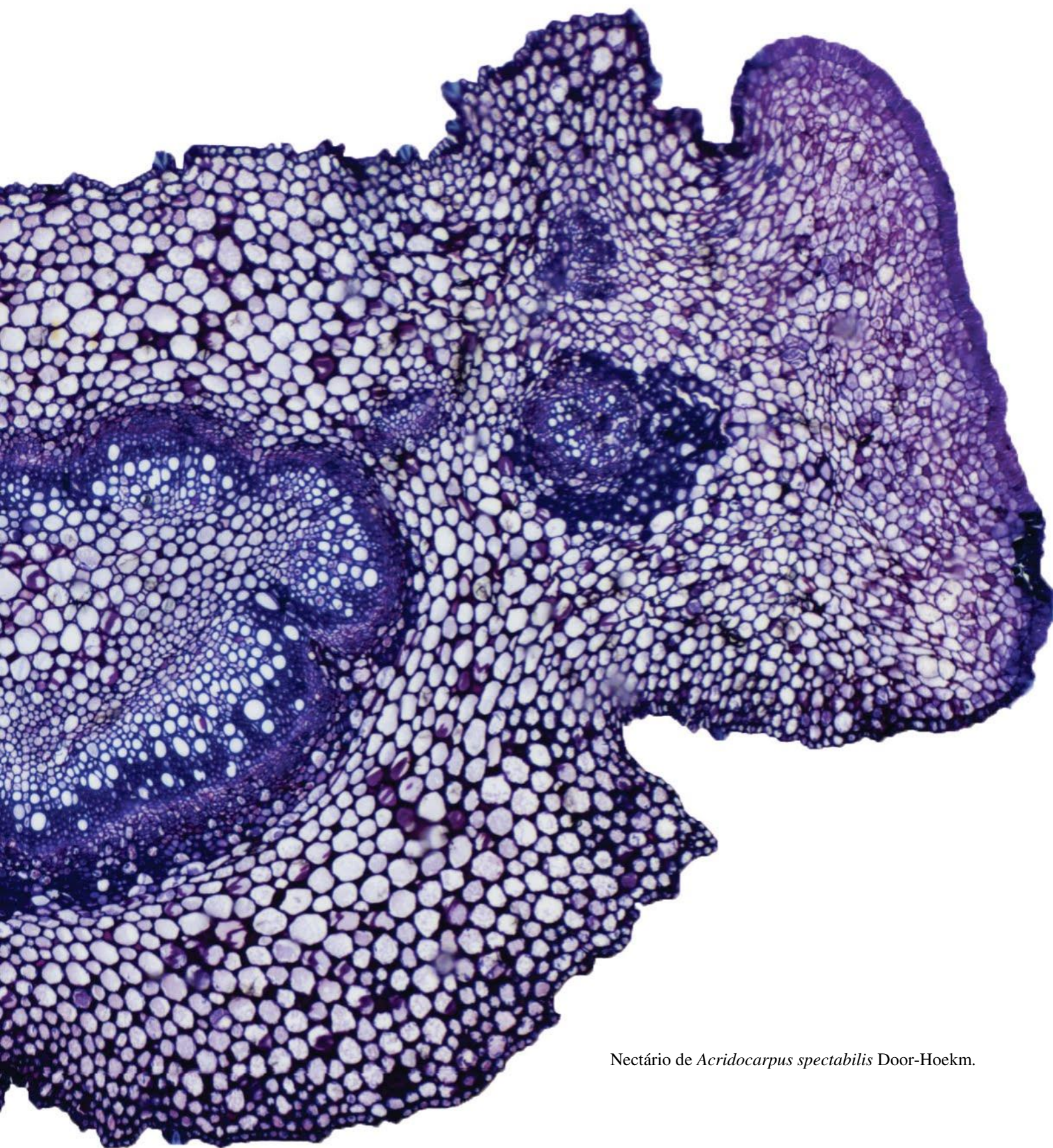
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida R.F.; Mello A.C.M.P.; Oliveira D.M.T.; Amorim A.M.A. 2017. Leaf anatomy and macro-morphology uncover a new species of *Amorimia* (Malpighiaceae) from Southeastern Brazil. *Phytotaxa* 305: 179-190.
- Anderson W.R. 1981. Malpighiaceae. *In* The botany of the Guayana Highland—Part XI. Mem. New York Botanical Garden 32: 21–305.
- Anderson W.R.; Anderson C.; Davis C.C. 2006. Malpighiaceae. <http://herbarium.isa.umich.edu/malpigh> (Acesso em 29/08/2019).
- Araújo J.S. 2014. Anatomia de espécies de *Banisteriopsis* Cb Rob. (Malpighiaceae) ocorrentes no Brasil (Doctoral Thesis, Universidade Federal de Viçosa).
- Araújo J.S.; Azevedo A.A.; Silva L.C.; Meira R.M.S.A. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286:117-131.
- Ascensão, L. Estruturas secretoras em plantas. Uma abordagem morfo-anatômica. Potencialidades e aplicações das plantas aromáticas e medicinais. Lisboa: Faculdade de Ciências de Lisboa, p. 19-28, 2007.
- Bukatsch, F. 1972. Bemerkungen zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. *Mikrokosmos* 61: 255.
- Castro M.A.; Vega, A.S.; Múlgura M.E. 2001. Structure and ultrastructure of leaf and calyx glands in *Galphimia brasiliensis* (Malpighiaceae). *American Journal of Botany* 88: 1935-1944.
- Cuatrecasas J. 1958. Prima Flora Colombiana: Malpighiaceae. *Webbia* 2: 343 – 664.
- Davis C.C.; Anderson W.R.; Donoghue M.; 2001. Phylogeny of Malpighiaceae: Evidence from Chloroplast NDHF AND TRNL-F Nucleotides Sequences. *American Journal of Botany* 88: 1830-1846.
- Davis C.C.; Anderson W.R.; 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* 97: 2031-2048.
- Francener A. 2016. Estudos Taxonômicos em *Byrsonima* sect. *Eriolepsis* Nied. (Malpighiaceae). Tese de Doutorado. Instituto de Botânica de São Paulo, São Paulo. 176p.
- Gates B. 1982. *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae). *Flora Neotropica Monography* 30:1-237
- Guesdon I.R.; Amorim A.M.A.; Meira R.M.S.A. 2018. The hydrochorous Amazonian genus *Glandonia* (Malpighiaceae): new records, morphoanatomy updates, and taxonomic contributions. *Phytotaxa* 345:13–25.
- Guimarães A.L.; Costa R.P.C.; Cabral L.M.; Vieira A.C.M. 2016. Comparative anatomy and chemical analysis of the vegetative organs of three species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 224: 30-41.
- Lillie RD. 1965 *Histopathologic technic and practical histochemistry*. 3rd ed. McGraw-Hill, New York.

- Lorenzi H.; Matos F.J. 2002. Plantas medicinais no Brasil: nativas e exóticas. Instituto Plantarum de Estudos da Flora, Nova Odessa.
- Mamede M.C.H. 1993. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Camarea* (Malpighiaceae). Acta Botanica Brasilica 7: 3-19.
- Mamede M.C.H.; Sebastiani R.; Almeida R.F.; Francener A.; Amorim, A.M. 2015. Malpighiaceae. In: Lista de espécies da flora do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available from: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/jabot/floradobrasil/FB155> (accessed 8 February 2020)
- Mello A.C.M.P.; De Almeida R.F.; Amorim A.M.A.; Oliveira D.M.T. 2019. Leaf structure in *Amorimia* and closely related Neotropical genera and implications for their systematics and leaf evolution in Malpighiaceae. Botanical Journal of the Linnean Society 191: 102-127.
- Metcalf C.R.; Chalk L. 1950. Anatomy of the dicotyledons, vol II. Oxford Clarendon, Oxford.
- Metcalf C.R.; Chalk, L. 1979. Anatomy of the dicotyledons. Vol. I. Systematic anatomy of the leaf and stem, 2nd ed. Oxford Clarendon Press, Oxford.
- Nieden zu F. 1901. De genere *Byrsonima* (pars posterior). Index Lect. Lyco Hos., Braunsberg, p. 1 - 45.
- Nieden zu F. 1928. Malpighiaceae. In: Engler A. Das Pflanzenreich. Wilhelm Engelmann. Leipzig 141, 870 p.
- Pace M.R.; Cunha Neto I.L.; Santos Silva L.N.; Melo-de-Pinna, G.F.; Acevedo-Rodríguez P.; Almeida R.F.; Amorim A.M.; Angyalossy V. 2019. First report of laticifers in lianas of Malpighiaceae and their phylogenetic implications. American Journal of Botany 106: 1156-1172.
- Silva L.N.N.S. 2014. Aspectos da anatomia foliar de espécies de *Byrsonima* Rich ex Kunth (Malpighiaceae A. Juss) ocorrentes em diferentes tipos de vegetação no Estado da Bahia (Master Dissertation, Universidade Estadual de Santa Cruz).
- Solereder H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons, vol I. Clarendon, Oxford
- Thiers B (2020) Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. <http://sweetgum.nybg.org/ih/> [Accessed on 5 Feb 2020]
- Vega A.S.; Castro M.A.; Anderson W.R.; 2002. Occurrence and phylogenetic significance of latex in the Malpighiaceae. American Journal of Botany 89: 1725-1729.

**Anatomia foliar de *Acridocarpus* Guill. & Perr. (Malpighiaceae):
aplicações taxonômicas e ecológicas**

João Victor da Costa Santos¹, Isabel Reis Guesdon², André Marcio Araújo Amorim³ e Renata Maria Strozi Alves Meira¹.



Nectário de *Acridocarpus spectabilis* Door-Hoekm.

Anatomia foliar de *Acridocarpus* Guill. & Perr. (Malpighiaceae): aplicações taxonômicas e ecológicas

João Victor da Costa Santos¹, Isabel Reis Guesdon², André Marcio Araújo Amorim³ e

Renata Maria Alves Strozi Meira¹.

1 Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Avenida Peter Henry Rolfs, Viçosa, Minas Gerais, Brasil;

2 Universidade Federal do Amazonas, UFAM, Instituto de Ciências Exatas e Tecnologia, Itacoatiara, Amazonas, Brasil;

3 Universidade Estadual de Santa Cruz, UESC, Departamento de Ciências Biológicas, Ilhéus, Bahia, Brazil.

RESUMO

O clado Paleotropical *Acridocarpoide* diverge como a segunda linhagem na filogenia de *Malpighiaceae* e seus representantes são geralmente arbustos escandentes ou eretos dos gêneros *Acridocarpus* Guill. & Perr. (30 espécies) e *Brachylophon* Oliv. (1 espécie). *Acridocarpus* ocorre de forma disjunta na África (incluindo Madagascar) e uma única espécie na Nova Caledônia. O período de dispersão e diversificação deste grupo coincide com o aumento de áreas áridas na África, o qual influenciou na evolução de diversos grupos de plantas, especialmente quanto a divergência de linhagens de plantas de ambientes úmidos para ambientes secos. Por esse motivo, *Acridocarpus* representa um modelo para um estudo de anatomia foliar que possa contribuir para o entendimento da evolução de caracteres potencialmente úteis para a taxonomia e filogenia. Adicionalmente, inferências sobre adaptações em resposta às condições ambientais podem ser apresentadas. Assim, o presente trabalho tem por objetivo descrever a anatomia foliar de 21 espécies de *Acridocarpus* com intuito de subsidiar a taxonomia e ecologia do grupo. Amostras foram obtidas em exsicatas e processadas conforme metodologia usual para análise ao microscópio de luz. Folhas ericóides (em *Acridocarpus humberti* Arènes), mesófilo compacto com parênquima paliádico desenvolvido, epiderme da face adaxial com células altas e células epidérmicas com paredes periclinais externas espessas, presentes na maioria das espécies avaliadas, foram destacados como caracteres xeromórficos que podem estar correlacionados aos ambientes áridos de ocorrência das espécies. Os caracteres úteis para a taxonomia que contribuem para a distinção interespecífica de *Acridocarpus* são: presença, distribuição de nectários foliares e sua posição em relação a superfície epidérmica, contorno do pecíolo e nervura mediana, conformação do sistema vascular do pecíolo e nervura mediana, células da bainha parenquimática que se estendem entre feixes laterais, presença e localização de drusas no pecíolo e mesófilo, presença de cristas estomáticas, distribuição dos estômatos na lâmina foliar. Com base em 13 caracteres anatômicos selecionados de uma matriz multiestado (com 35 estados de caráter) foi elaborada uma chave dicotômica de identificação para os representantes avaliados do gênero.

Palavras-chave: Anatomia taxonômica; Caracteres xeromórficos; Nectários foliares; Linhagem Paleotropical.

INTRODUÇÃO

Acridocarpus Guill. & Perr. é um gênero Paleotropical que, junto com *Brachylophon* Oliv., compõe o clado Acridocarpoide, o qual está incluso na segunda linhagem que diverge na filogenia molecular de Malpighiaceae (Davis e Anderson, 2010). *Acridocarpus* compreende cerca de 30 espécies de arbustos escandentes distribuídos de forma disjunta na África Ocidental (12 spp), na África Oriental (11 spp), em Madagascar (6 spp) e na Nova Caledônia (1sp). *Brachylophon curtisii* Oliv. é a única espécie do gênero e é amplamente distribuída pela Península da Malaia e Sumatra (Davis et al., 2002).

Na reconstrução da história biogeográfica do clado Acridocarpoide são apresentados padrões de diversificação que foram considerados de grande relevância para estudos ecológicos, taxonômicos e filogenéticos. Nesta hipótese inferida, as Malpighiaceae teriam se originado no Novo Mundo (Neotrópicos) e ocuparam a Eurásia (Paleotrópicos) via conexões de terras do Atlântico Norte (Davis et al. 2002a), o que correspondeu a um centro secundário de evolução do qual originou *Brachylophon curtisii*, que ocupou a Península da Malásia e Sumatra, e *Acridocarpus*, que se diversificou na África, Península Arábica e Nova Caledônia (Davis et al., 2002b). O período em que estes eventos ocorreram coincide com mudanças climáticas que culminaram no aumento de áreas áridas na África, com ressalva a ilha de Madagascar por ter sido protegida dessas mudanças climáticas (Davis et al., 2002), sendo este evento considerado um marco na extinção de diversas linhagens que habitavam florestas tropicais (Axelrod, 1972). Assim, o gênero *Acridocarpus*, por se apresentar diverso tanto no continente Africano quanto nas ilhas de Madagascar e Nova Caledônia, pode representar um grupo biogeograficamente interessante para se investigar características morfoanatômicas que justifiquem uma adaptação destas espécies aos climas áridos no continente Africano.

Recentemente, o estudo de Guesdon et al. (2019) contribuiu, a partir de estudos anatômicos, com novas evidências que reforçam a hipótese de história biogeográfica para a diversificação de *Acridocarpus*, além de demonstrar que a redução/fusão ou ausência de glândulas nas sépalas é forte evidencia da perda da síndrome de polinização por abelhas coletoras de óleo, corroborando as hipóteses de Davis et al. (2010). Também os padrões morfoanatômicos da presença e ausência de nectários nas bractéolas e sépalas nas espécies de *Acridocarpus* descritos (Guesdon et al., 2019) corroboraram as hipóteses de relações filogenéticas entre as espécies de Madagascar e Nova Caledônia (Davis et al., 2002b).

Plantas que habitam ambientes áridos são mais tolerantes a dessecação graças a evolução de diferentes estratégias adaptativas tais como esporófitos ou gametófitos resistentes a seca em plantas vasculares sem sementes (Alpert e Oliver, 2002), diminuição

do ciclo de vida, completando todas as etapas em períodos de maior umidade, desenvolvimento de estruturas de resistência, perda de folhas, e desenvolvimento de caracteres xeromórficos que capacitam as plantas a diminuir a perda de água (Dickison, 2000). Assim, no gênero *Acridocarpus*, entre outras adaptações, caracteres xeromórficos podem ter sido selecionados em resposta aos períodos de drásticas mudanças climáticas, que resultaram no aumento das áreas áridas no continente Africano.

Considerando o subsídio da anatomia foliar para interpretações taxonômicas e para a compreensão de adaptações das plantas ao ambiente, o objetivo do presente trabalho foi descrever a anatomia foliar de 17 espécies de *Acridocarpus* com o intuito de reconhecer padrões anatômicos que corroborem os eventos de dispersão e diversificação do gênero. Adicionalmente, foram evidenciados caracteres anatômicos que permitam contribuir a delimitação do gênero e a distinção entre espécies.

MATERIAL E MÉTODOS

O estudo anatômico foi realizado a partir de folhas completamente expandidas provenientes de exsicatas obtidas da coleção do “Muséum National d’Histoire Naturelle”-P, Paris, França e apenas *Acridocarpus longifolius* foi coletada na casa de vegetação “Jardin Botanique de Meise”-BR, Bélgica. As amostras coletadas foram fixadas em formaldeído-ácido acético-etanol 50% - FAA (Johansen, 1940). As folhas herborizadas foram hidratadas para reverter o processo de herborização e, posteriormente estocadas em etanol 70% (Smith e Smith, 1942, modificado). Fragmentos das folhas (terço distal do pecíolo, nervura mediana e mesófilo no terço médio do limbo, provenientes de amostras fixadas e herborizadas) foram infiltrados e incluídos com historesina (Historesin, Leica Instruments, Heidelberg, Alemanha) e seccionados, com 5 µm de espessura, em um micrótomo rotativo de avanço automático (modelo RM2265, Leica Microsystems Inc., Deerfield, USA), utilizando navalhas de vidro. Os cortes foram corados com azul de toluidina pH 4,7 (O’Brien e McCully, 1981) e as lâminas montadas com resina sintética (Permunt-Fisher). Parte das amostras foi submetida ao processo de diafanização (Vasco et al., 2014).

Foram analisadas 17 espécies de *Acridocarpus* (Tabela 1), incluindo os táxons representados na filogenia molecular proposta por Davis et al. (2002b). Dados sobre a distribuição geográfica e características do ambiente de ocorrência das espécies foram obtidos das etiquetas de exsicatas e de informações contidas em Davis et al. (2002b)

Não foi possível processar e analisar o sistema vascular do pecíolo de *Acridocarpus macrocalyx* e *A. smeathmannii*, tampouco a presença de nectários foliares em *A. orientalis* e

A. obovatus devido indisponibilidade de amostras nas exsicatas consultadas. Assim, esses parâmetros não foram incluídos nas descrições destas espécies.

Tabela 1. Espécies avaliadas de *Acridocarpus* Guill. & Perr. com os respectivos locais de coleta e vouchers.

Species analyzed	Locality	Collector and Number
<i>Acridocarpus austrocaledonicus</i> Baill.	Nova caledônia	McPherson 3306 (P)
<i>A. adenophorus</i> A. Juss.	Madagascar	Capuron 8883 (P)
<i>A. excelsus</i> A. Juss.	Morondava/Madagascar	Schatz 2984 (P)
<i>A. humbertii</i> Arènes	Madagascar	Phillipson 5989 (P)
<i>A. perrieri</i> Arènes	Madagascar	Rakotondrajaona 397 (P)
<i>A. vivy</i> Arènes	Toamasina (Madagascar)	Schatz 4165 (P)
<i>A. alopecurus</i> Sprague	Tanzânia (África Oriental)	Haerdi 447 (P), Sacleux 779 (P)
<i>A. zanzibaricus</i> A.Juss.	Tanzânia (África Oriental)	Zhang 154 (P)
<i>A. natalitius</i> A. Juss.	Costa de Trankei (África austral)	Phillipson 3807 (P)
<i>A. orientalis</i> A.Juss.	Omã (Sudeste da Península Arábica)	Popov 706 (P)
<i>A. alternifolius</i> (Schum. & Thonn.) Nied.	Nigéria (África Ocidental)	Meikle 845 (P), Breteler 5322 (P)
<i>A. chevalieri</i> Sprague	África Ocidental	Jaeger 3461 (P)
<i>A. longifolius</i> (G. Don) Hook. F.	Costa da África Ocidental	Bos 4924 (P), Chevalier 26184 (P)
<i>A. smeathmannii</i> (DC.) Guill. & Perr.	Costa do Marfim (África Ocidental)	Leeuwenberg 2409 (P)
<i>A. macrocalyx</i> Engl.	África Ocidental	Letouzey 11775 (P), Carvalho 3455 (P)
<i>A. camerunensis</i> Nied.	África Ocidental	Le Testu 7800 (P)
<i>A. obovatus</i> (G.Don) C.Cav.	África Ocidental	Chevalier 20357 (P)
<i>A. spectabilis</i> Door-Hoekm.	Mali (África Ocidental)	Valenza 420 (P), Birnbaum 751 (P)
<i>A. monodii</i> Arènes & Jaeger ex Birnbaum & J.Florence	Sanga/África do Sul (África Meridional) e Bankass/Mali (África Ocidental)	Griaule 60 (P), Birnbaum 615 (P)
<i>A. congolensis</i> Sprague	Kisantu/Rep. Democrática do Congo (África Central)	Chevalier 28381 (P)
<i>A. katangensis</i> De Wild.	Katanga/Rep. Democrática do Congo (África Central)	Gathy 1950 (P)

RESULTADOS

Foram evidenciados caracteres que são comuns a todas as espécies analisadas, como a epiderme unisseriada (Fig. 1A, B) com estômatos paracíticos (Fig. 1C). Células epidérmicas contendo mucilagem, que foi fortemente corada de roxo pelo azul de toluidina, foram observadas somente em *A. alternifolius* (Fig. 1B) e *A. spectabilis* (Fig. 1A), nas demais espécies as células epidérmicas comuns não apresentaram conteúdo corado (Fig. 1D-F).

As folhas são hipoestomáticas (Fig. 1B, D, E), exceto em *A. spectabilis*, que é anfiestomática (Fig. 1A). As células-guardas dos estômatos apresentam cristas evidentes em *A. adenophorus*, *A. chevalieri* (Fig. 1D), *A. longifolius*, *A. monodii*, *A. obovatus*, *A. orientalis*, *A. spectabilis* e *A. zanzibaricus*, e nas demais essa característica não foi observada, conforme documentado para *A. alternifolius* (Fig. 1B).

Foram observados tricomas em forma de “T” em *Acridocarpus adenophorus* (Fig. 1G), *A. alopecurus*, *A. austrocaledonicus*, *A. camerunensis*, *A. chevalieri*, *A. excelsus*, *A. humbertii*, *A. katangensis*, *A. longifolius*, *A. macrocalyx*, *A. obovatus*, *A. orientalis*, *A. perrieri*, *A. spectabilis*. e *A. vivy*; e ambos tricomas em “T” e “Y” unicamente em *Acridocarpus spectabilis* (Fig. 1H). Nas demais espécies, as amostras analisadas apresentaram cicatrizes decorrente da queda de tricomas, o que dificultou assegurar a variação deste caráter entre as espécies.

O mesofilo é dorsiventral (Fig. 1B, D-F), exceto em *A. natalitius* e *A. spectabilis* (Fig. 1A) que apresentam mesofilo isobilateral. Em *A. adenophorus*, *A. chevalieri*, *A. humbertii*, *A. katangensis*, *A. macrocalyx*, *A. orientalis*, *A. perrieri*, *A. spectabilis* e *A. zanzibaricus* idioblastos contendo cristais do tipo drusa estavam restritos ao parênquima esponjoso, e as demais apresentavam cristais dispersos por todo o mesofilo (Fig. 1D), excetuando-se *A. alternifolius* e *A. monodii*, por não terem sido observados cristais.

O contorno da nervura mediana é biconvexo na maioria das espécies, conforme documentado para *A. longifolius* (Fig. 1I), plano-convexo em *A. alopecurus*, *A. camerunensis*, *A. smeathmannii* e *A. spectabilis* (Fig. 1J); e côncavo-convexo em *A. chevalieri* (Fig. 1M), *A. congolensis*, *A. humbertii* e *A. vivy*. A nervura mediana apresenta conformação do tipo arco fechado plano-convexo em *A. alopecurus*, *A. camerunensis*, *A. longifolius* (Fig. 1I), *A. macrocalyx*, *A. monodii* e *A. spectabilis* (Fig. 1J); do tipo arco fechado biconvexo em *A. obovatus* e *A. zanzibaricus* (Fig. 1K); do tipo arco aberto com as extremidades convolutas em *A. smeathmannii* (Fig. 1N) e *A. vivy*. Nas demais espécies foi observado o tipo arco aberto sem extremidades convolutas, conforme documentado para *A. congolensis* (Fig. 1M). Os feixes vasculares são colaterais (Fig. 1D), com células

parenquimáticas da bainha dos feixes que se estendem conectando lateralmente aos feixes adjacentes em *A. alopecurus* (Fig. 1O), *A. camerunensis*, *A. congolensis*, *A. katangensis*, *A. obovatus*, *A. smeathmannii* e *A. natalitius*, sendo ausente nas demais espécies, conforme documentado para *A. alternifolius* (Fig. 1P).

Acridocarpus katangensis é a única espécie eglandulosa. Nas demais espécies os nectários estavam dispersos pela lâmina foliar (Fig. 2A-C). Em *Acridocarpus spectabilis* nectários acropécicolares também foram observados (Fig. 2D). Anatomicamente, os nectários em todas as espécies são constituídos por epiderme secretora em paliçada, parênquima nectarífero subepidérmico e vascularizado por xilema e floema (Fig. 2A, B, D). Conforme a quantidade de camadas do parênquima nectarífero, foram descritos três padrões de nectários: nectários em depressão quando o parênquima nectarífero é formado por poucas camadas e a epiderme secretora se posiciona em um nível inferior ao da superfície epidérmica, observado em *Acridocarpus camerunensis* (Fig. 2A); nectários proeminentes que são constituídos por muitas camadas de parênquima nectarífero, que projeta a epiderme secretora para um nível superior ao da superfície epidérmica, como verificado em *Acridocarpus humbertii*, *A. macrocalyx* (Fig. 2C) e *A. spectabilis*; nectários que possuem parênquima nectarífero formado por poucas camadas e a epiderme secretora fica ao mesmo nível da superfície epidérmica, detectado nas demais espécies analisadas, documentado em *A. alternifolius* (Fig. 2B).

O contorno do pecíolo é biconvexo em *Acridocarpus excelsus* (Fig. 2F), circular em *A. orientalis* (Fig. 2G), *A. perrieri* e *A. zanzibaricus*, côncavo convexo em *A. alopecurus*, *A. austrocaledonicus*, *A. chevalieri* (Fig. 2H), *A. congolensis*, *A. humbertii*, *A. katangensis* e plano-convexo para as demais espécies, documentado em *A. monodii* (Fig. 2E). Os feixes são colaterais em todas as espécies com um par de feixes acessórios somente em *A. monodii* (Fig. 2E), *A. obovatus* e *A. vivy*. O sistema vascular tem conformação em arco aberto com as extremidades convolutas em *A. alopecurus*, *A. alternifolius*, *A. camerunensis*, *A. congolensis*, *A. longifolius*, *A. monodii* (Fig. 2E), *A. obovatus* e *A. perrieri* e sem extremidades convolutas nas demais espécies (Fig. 2F-H). Idioblastos contendo drusas ocorrem dispersos no córtex de todas as espécies e em *A. chevalieri* (Fig. 2H) e *A. katangensis* também se concentram em camadas subepidérmicas. Não foram observados idioblastos cristalíferos em *A. alternifolius* e *A. monodii*.

Caracteres xeromórficos *versus* caracteres mesomórficos

Dentre os caracteres avaliados, tais como folhas pequenas, folhas ericoides, epiderme com muitos tricomas, células epidérmicas com paredes periclinais externas espessas, mesofilo compacto, foram considerados como xeromórficos. E, caracteres como tricomas esparsos, células epidérmicas cubóides com paredes periclinais externas delgadas e mesofilo frouxamente arranjado com amplos espaços intercelulares, onde parênquima paliçádico ocupa uma menor proporção do mesofilo em relação ao parênquima lacunoso também foram evidentes em algumas das espécies e foram considerados caracteres mesomórficos.

Lâmina foliar diminuta, com formato ericoide foi observada em *Acridocarpus hubertii* (Fig. 2I), espécie endêmica de vegetações do semiárido do sudeste de Madagascar.

Folhas densamente pilosas ocorrem em *Acridocarpus austrocaledonicus* (Fig. 2J), *A. excelsus*, *A. orientalis* e *A. perrieri*. Já, em *A. humbertii*, *A. monodii* e *Acridocarpus vivy*, os tricomas são esparsos. As células epidérmicas são altas na face adaxial em *A. austrocaledonicus* (Fig. 1F), *A. camerunensis*, *A. excelsus*, *A. humbertii*, *A. macrocalyx* e *A. perrieri*. Células epidérmicas cuboides foram observadas em: *A. adenophorus*, *A. alopecurus*, *A. alternifolius* (Fig. 1B), *A. chevalieri*, *A. congolensis*, *A. katangensis*, *A. longifolius*, *A. natalitius*, *A. obovatus*, *A. orientalis*, *A. smeathmannii*, *A. spectabilis* (Fig. 1A) e *A. zanzibaricus*.

Nas espécies que apresentam mesofilo dorsiventral, o mesofilo foi considerado como compacto quando o parênquima paliçádico ocupava mais que a metade da altura do mesofilo como observado em *A. humbertii*, *A. spectabilis* (Fig. 1A). O mesofilo foi considerado como frouxamente arranjado quando o parênquima paliçádico ocupava 1/3 até 1/8 da altura do mesofilo, observado em *Acridocarpus adenophorus*, *A. alopecurus*, *A. alternifolius* (Fig. 1B), *A. chevalieri*, *A. congolensis*, *A. longifolius*, *A. macrocalyx*, *A. natalitius*, *A. obovatus*, *A. orientalis*, *A. smeathmannii* e *A. zanzibaricus*.

Em *Acridocarpus austrocaledonicus*, *A. excelsus*, *A. katangensis*, *A. monodii*, *A. perrieri* e *A. vivy* o parênquima paliçádico e lacunoso exibiram a mesma proporção em altura no mesofilo (Fig. 1E).

Lista de caracteres avaliados de *Acridocarpus* Guill. & Perr.

Caráter 1: Epiderme, formato das células: (0) cubóides; (1) tabulares; (2) alongadas;

Caráter 2: Limbo reduzido: (0) ausente; (1) presente;

Caráter 3: Estômatos, posição: (0) face abaxial; (1) face adaxial;

Caráter 4: Cristas estomáticas: (0) ausente; (1) presente;

Caráter 5: Extensão da bainha conectando os feixes no mesofilo, tipo: (0) ausente; (1) presente;

Caráter 6: Nervura mediana, contorno: (0) plano-convexa; (1) côncavo-convexa; (2) biconvexa;

Caráter 7: Nervura mediana, sistema vacular, conformação: (0) biconvexo; (1) plano-convexo; (2) arco aberto sem extremidades convolutas; (3) arco aberto com as extremidades convolutas;

Caráter 8: Pecíolo, contorno: (0) plano-convexo; (1) circular; (2) côncavo convexo; (3) biconvexo;

Caráter 9: Pecíolo, conformação do sistema vascular: (0) arco aberto sem extremidades convolutas; (1) arco aberto com extremidades convolutas;

Caráter 10: Feixes acessórios do pecíolo, número: (0) ausentes; (1) um par de feixes;

Caráter 11: Pecíolo, disposição de drusas: (0) ausentes; (1) subepidérmicas; (2) corticais;

Caráter 12: Pecíolo, nectários: (0) ausentes; (1) presentes;

Caráter 13: Lâmina foliar, nectários: (0) ausentes; (1) presentes;

Caráter 14: Nectários foliares, altura: (0) depressão da epiderme; (1) mesma altura da epiderme; (2) proeminentes em relação a epiderme.

Tabela 2. Matriz binária e multiestado de *Acridocarpus* Guill. & Perr.

ESPÉCIES/CARACTERES AVALIADOS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Acridocarpus adenophorus</i>	1	0	0	1	0	2	2	0	0	0	2	0	1	1
<i>Acridocarpus alopecurus</i>	1	0	0	0	1	0	1	2	1	0	2	0	1	-
<i>Acridocarpus alternifolius</i>	2	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	1
<i>Acridocarpus austrocaledonicus</i>	2	0	0	0	0	2	2	2	0	0	2	0	1	1
<i>Acridocarpus camerunensis</i>	2	0	0	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1	0
<i>Acridocarpus chevalieri</i>	0	0	0	0	0	1	2	2	0	0	1	0	1	1
<i>Acridocarpus congolensis</i>	1	0	0	0	1	1	2	2	1	0	2	0	1	1
<i>Acridocarpus excelsus</i>	2	0	0	0	0	2	2	3	0	0	2	0	1	1
<i>Acridocarpus humbertii</i>	2	1	0	0	0	1	2	2	0	0	2	0	1	2
<i>Acridocarpus katangensis</i>	2	0	0	0	1	2	2	2	0	0	1	0	0	-
<i>Acridocarpus longifolius</i>	0	0	0	1	0	2	1	0	1	0	2	0	1	1
<i>Acridocarpus macrocalyx</i>	2	0	0	0	0	2	1	-	-	-	-	0	1	2
<i>Acridocarpus monodii</i>	0	0	0	1	0	2	1	0	1	1	0	0	1	1
<i>Acridocarpus natalitius</i>	1	0	0	0	1	2	3	-	-	-	-	0	1	1
<i>Acridocarpus obovatus</i>	0	0	0	1	1	2	0	0	1	1	2	-	-	-
<i>Acridocarpus orientalis</i>	0	0	0	1	0	2	2	1	0	0	2	-	-	-
<i>Acridocarpus perrieri</i>	2	0	0	0	0	2	2	1	1	0	2	0	1	1
<i>Acridocarpus smeathmannii</i>	1	0	0	0	1	0	3	-	-	-	-	0	1	1
<i>Acridocarpus spectabilis</i>	1	0	1	1	0	0	1	-	-	-	-	1	1	2
<i>Acridocarpus vivy</i>	2	0	0	0	0	1	3	0	0	1	2	0	1	-
<i>Acridocarpus zanzibaricus</i>	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	2	0	1	1

Chave de identificação para os representantes de *Acridocarpus* Guill. & Perr.

1- Epiderme mucilagínosa-----	2
1'- Epiderme não mucilagínosa-----	3
2- Folha anfiestomática-----	<i>A. spectabilis</i>
2'- Folha hipostomática-----	<i>A. alternifolius</i>
3- Folha ericóide-----	<i>A. humbertii</i>
3'- Folha não ericóide-----	4
4- Cristas estomáticas presentes-----	5
4'- Cristas estomáticas ausentes-----	11
5- Drusas presentes-----	6
5'- Drusas ausentes-----	<i>A. monodii</i>
6- Sistema vascular do pecíolo em arco aberto sem extremidades convolutas-----	7
6'- Sistema vascular do pecíolo em arco aberto com extremidades convolutas-----	9
7- Contorno do pecíolo circular irregular-----	8
7'- Contorno do pecíolo plano-convexo-----	<i>A. adenophorus</i>
8- Sistema vascular da nervura mediana biconvexo-----	<i>A. zanzibaricus</i>
8'- Sistema vascular da nervura mediana em arco aberto-----	<i>A. orientalis</i>
9- Presença de feixes vasculares acessórios no pecíolo-----	<i>A. obovatus</i>
9'- Ausência de feixes vasculares acessórios no pecíolo-----	10
10- Extensão de bainha conectando os feixes no mesofilo-----	<i>A. alopecurus</i>
10'- Ausência de extensão de bainha conectando os feixes no mesofilo-----	<i>A. longifolius</i>
11- Sistema vascular do pecíolo em arco aberto com extremidades convolutas-----	12
11'- Sistema vascular do pecíolo em arco aberto sem extremidades convolutas-----	20
12- Drusas subepidérmicas no pecíolo-----	13
12'- Ausência de drusas subepidérmicas no pecíolo-----	14
13- Extensão de bainha lateral conectando os feixes no mesofilo-----	<i>A. katangensis</i>
13'- Ausência de extensão de bainha conectando os feixes no mesofilo-----	<i>A. chevalieri</i>
14- Presença de feixes vasculares acessórios no pecíolo-----	<i>A. vivy</i>
14'- Ausência de feixes vasculares acessórios no pecíolo-----	15
15- Sistema vascular da nervura mediana em arco fechado-----	<i>A. macrocalyx</i>
15'- Sistema vascular da nervura mediana em arco aberto-----	16
16- Sistema vascular da nervura mediana em arco aberto com extremidades convolutas-----	<i>A. smeathmannii</i>
16'- Sistema vascular da nervura mediana em arco aberto sem extremidades convolutas---	17
17- Mesofilo isobilateral-----	<i>A. natalitius</i>
17'- Mesofilo dorsiventral-----	18
18- Extensão de bainha lateral conectando os feixes no mesofilo-----	<i>A. congolensis</i>
18'- Ausência de extensão de bainha conectando os feixes no mesofilo-----	19
19- Contorno do pecíolo côncavo convexo-----	<i>A. austrocaledonicus</i>
19'- Contorno do pecíolo biconvexo-----	<i>A. excelsus</i>
20- Sistema vascular da nervura mediana em arco aberto-----	<i>A. perrieri</i>
20'- Sistema vascular da nervura mediana plano-convexo-----	<i>A. camerunensis</i>

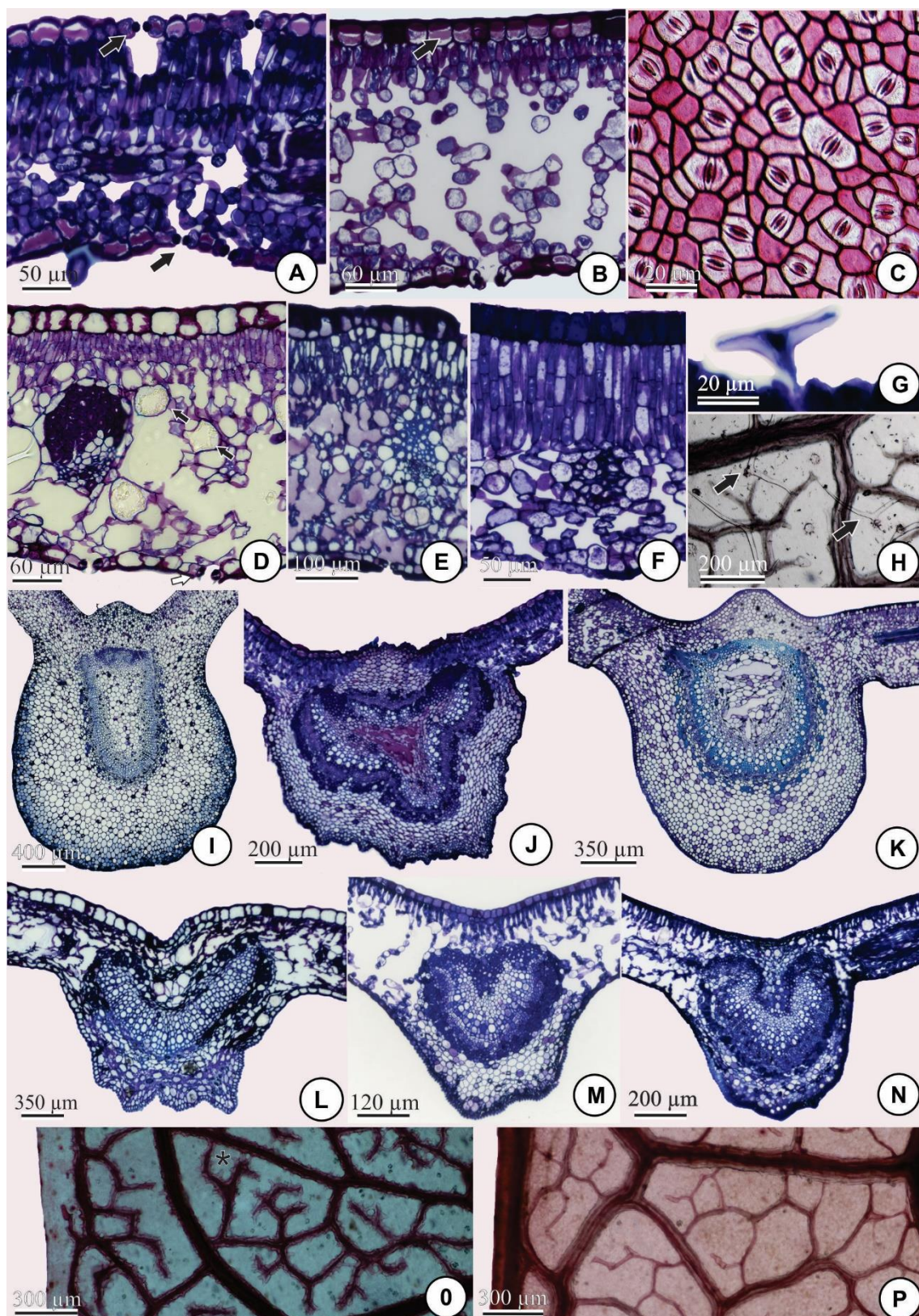


Figura 1. Detalhes da epiderme, mesofilo, nervura mediana e venação foliar de *Acridocarpus* Guill. & Perr. A. Estômatos (setas) em ambas as faces da epiderme na folha de *Acridocarpus spectabilis*; B. Folha hipoestomática e epiderme mucilagínosa (seta) de *A. alternifolius*; C. Estômatos paracíticos de *A. vivy*; D. Estômatos com cristas (seta branca) e drusas (setas pretas) no mesofilo de *A. chevalieri*; E. Mesofilo dorsiventral em *A. orientalis*; F. Mesofilo dorsiventral em *A. austrocaledonicus*; G. Tricoma em “T” de *A. adenophorus*; H. Tricomas em T e Y (setas) de *A. spectabilis*; I. Nervura mediana biconvexa de *A. longifolius*; J. Nervura mediana de *A. spectabilis*; K. Sistema vascular biconvexo em *A. zanzibaricus*; L. Nervura mediana de contorno côncavo-convexo em *A. chevalieri*; M. nervura mediana de contorno côncavo-convexo de *A. congolensis*; N. Sistema vascular em arco aberto com as extremidades convolutas na nervura mediana de *A. smeathmannii*; O. Extensão lateral de bainha (asterisco) dos feixes na folha de *A. alopecurus*; P. Venação foliar de *A. alternifolius*.

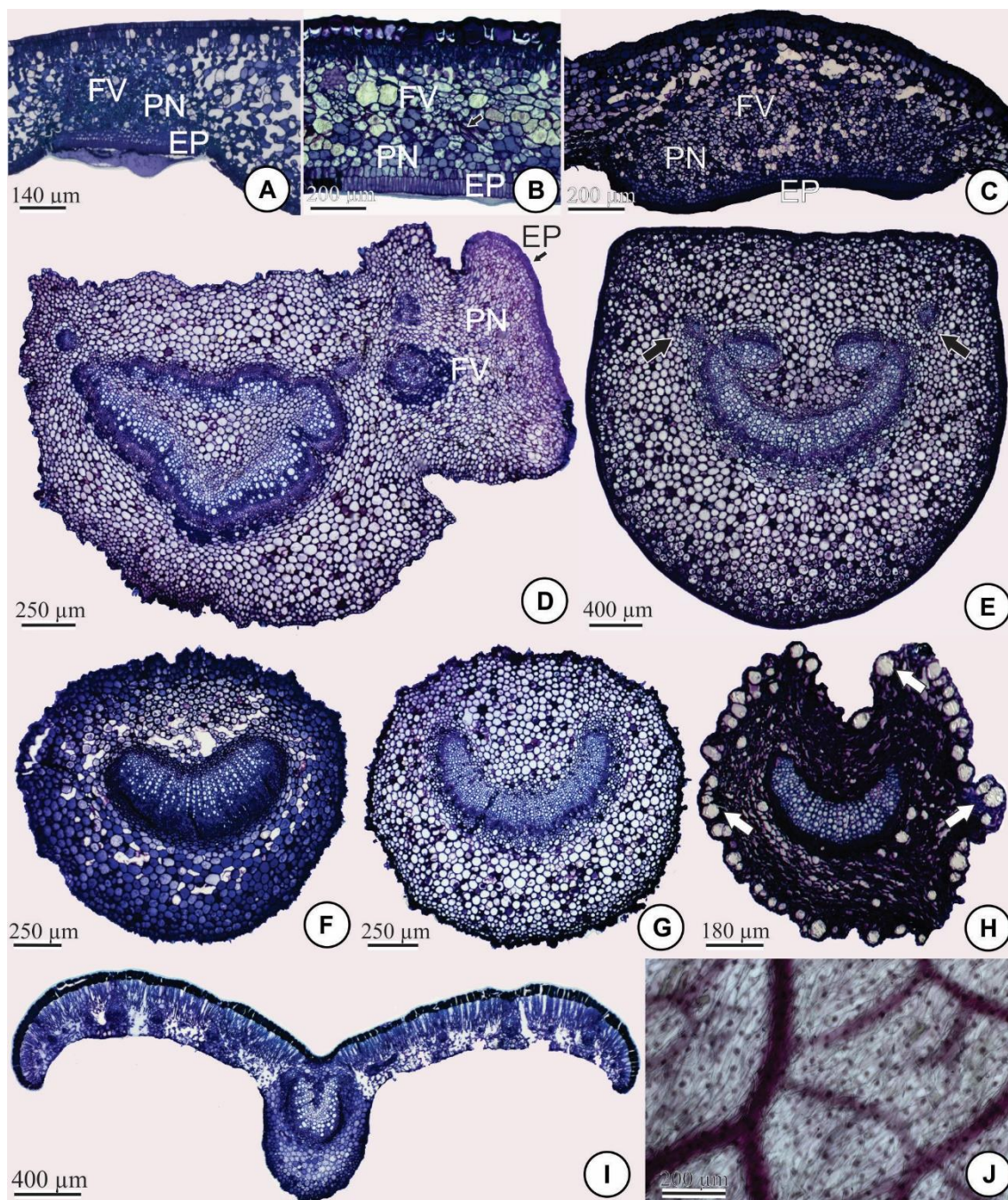


Figura 2. Anatomia foliar de *Acridocarpus* Guill. & Perr. A. Nectário em depressão na folha de *A. camerunensis*; B. Nectário foliar vascularizado (seta) ao mesmo nível da epiderme em *A. alternifolius*; C. Nectário proeminente na folha de *A. macrocalyx*; D. I. Nectário acropeciolar em *A. spectabilis*; E. Pecíolo plano-convexo com uma parde feixes acessórios (setas) em *A. monodii*; F. Pecíolo biconvexo de *A. excelsus*; G. Pecíolo circular de *A. orientalis*; H. Pecíolo côncavo-convexo com drusas subepidérmicas (setas) em *A. chevalieri*; I. Folha ericóide de *A. humbertii*. J. Tricomas na lâmina foliar de *A. austrocaledonicus*. EP- epiderme em paliçada; PN- parênquima nectarífero; FV- feixe vascular.

DISCUSSÃO

Os tipos e a presença de tricomas malpighiáceos são frequentemente reportados como caracteres úteis para a distinção de espécies (Araújo et al., 2010; Silva, 2014, Ferreira et al., 2015; Santos et al., Capítulo 1). Em *Acridocarpus*, a presença de tricomas em T e Y foi detectada apenas em *Acridocarpus spectabilis*, e nas demais espécies avaliadas foi observado somente o tipo T, sendo esse caráter útil para distinguir *A. spectabilis*.

As folhas densamente pilosas observadas nas espécies madagascarenses de *Acridocarpus* estudadas (*A. camerunensis*, *A. excelsus*, *A. orientalis* e *A. Perrieri*) podem estar relacionadas à menor disponibilidade de água das florestas secas onde as espécies ocorrem (Davis et al., 2002) e a densidade de tricomas está atribuída a uma característica xeromórfica comum em ambientes áridos e quentes (Sandquist e Ehleringer, 1997). Destaca-se que essa mesma característica foi observada em *A. austrocaledonicos*, espécie endêmica da Nova Caledônia, que é filogeneticamente apontada como proximamente relacionada à *A. excelsus* (Davis et al., 2002).

As folhas anfiestomáticas e mesófilo isobilateral compacto reportados para *Acridocarpus spectabilis* no presente trabalho, destacam-se como caracteres xeromórficos envolvidos na otimização da fotossíntese num ambiente com altas taxas de luminosidade, e baixa disponibilidade de água. Folhas anfiestomáticas aumentam a condutância de CO₂ e consequentemente otimizam a fotossíntese, principalmente, em ambientes com grande incidência de luz (Mott et al., 1982). Não foram encontrados registros sobre a ocorrência de folhas anfiestomáticas em Malpighiaceae, embora essa característica tenha sido mencionada como uma alteração resultante do cultivo *in vitro* de explantes mantidos sob condições climáticas controladas em *Byrsonima verbascifolia* (Vasconcelos-Filho, 2008), o que indica a existência de sequências gênicas que podem ser ativadas para expressão desta característica em Malpighiaceae.

A presença de mucilagem nas células epidérmicas em *Acridocarpus spectabilis* e *A. alternifolius* pode ser interpretada como um mecanismo adaptativo às condições ambientais que apresentam períodos com disponibilidade de água e períodos secos, tendo em vista a ocorrência de *A. spectabilis* em ambientes savânicos da África Ocidental, especialmente em locais úmidos resistentes a incêndios (Van Doorn-Hoekman, 1975) e *A. alternifolius* ocorre em regiões da África Ocidental marcadamente como zonas de transição entre savana e floresta tropical (Davis et al., 2002). Assim, a mucilagem por ser higroscópica pode armazenar água, quando disponível, na epiderme para ser disponibilizada nos períodos de seca. Essa condição foi observada em uma Rosaceae do mediterrâneo por Christodoulakis et

al. (1990) e os autores concluíram que além do mencionado anteriormente, a mucilagem na epiderme também pode atuar como um filtro para o excesso de luminosidade e consequentemente protege os tecidos subepidérmicos da intensa radiação solar. Além disso, a presença de idioblastos mucilaginosos destacou as duas espécies de *Acridocarpus* das demais avaliadas no presente trabalho. Idioblastos epidérmicos também apresentam importância taxonômica, sendo associados à delimitação de espécies e sua presença ou ausência pode ser recuperada como prováveis sinapomorfias nas Malpighiaceae (Mello et al., 2019; Santos et al., Capítulo 1).

A estreita associação entre a espessura das paredes periclinais externas da epiderme e a altura das células epidérmicas nas espécies deste estudo, pode estar relacionada à redução na perda de água para a atmosfera em ambientes com estresse hídrico (Fahn e Cutler, 1992; Zaman e Padmesh 2009). Portanto, as espécies madagascarenses, *Acridocarpus vivy*, *A. humbertii*, *A. excelsus*, que apresentaram células altas com paredes periclinais externas espessas são portadoras de caracteres adaptativos à ambientes com intensa luminosidade e baixa disponibilidade de água do ambiente (Fahn e Cutler, 1992), condições típicas das savanas da Ilha de Madagascar relatadas para a ocorrência das espécies de *Acridocarpus*, como *A. excelsus* (Davis et al., 2002). Adicionalmente, as folhas ericoides com mesófilo compacto de *A. monodii*, são caracteres xeromórficos que podem ser induzidos por déficit hídrico e alta luminosidade (Dickison, 2000).

Um padrão peculiar encontrado em algumas espécies do continente Africano é a presença de células laterais da bainha dos feixes que os conectam no limbo, sendo reportada apenas para *A. alopecurus*, *A. camerunensis*, *A. congolensis*, *A. katangensis*, *A. obovatus*, *A. smeathmannii* e *A. natalitius*. Assim, este caráter pode ser atribuído como uma condição ancestral em *Acridocarpus*, por se apresentar nos representantes continentais e estar ausente nos demais representantes, incluindo as espécies de Madagascar e a remanescente neocaledônica (Davis et al., 2002). Uma camada de células estendidas lateralmente entre o parênquima paliçádico e lacunoso, semelhante aos achados em *Acridocarpus*, foi descrita como parênquima paravenal por Brubaker e Lersten (1995). E, embora suas funções ecológicas não tenham sido desvendadas completamente, possa estar relacionado à mecanismos de distribuição hídrica nas folhas por estabelecer uma conexão entre os feixes vasculares de menor calibre (Terashima, 1992) como é o tipo de extensão lateral de bainha observado nestas espécies em *Acridocarpus*. Assim, a semelhança anatômica entre o parênquima paravenal e a extensão lateral de bainha observada em espécies de *Acridocarpus* neste estudo, pode indicar que ocorram mecanismos hipotéticos de distribuição hídrica em

Acridocarpus e, esse indício anatômico pode estar envolvido entre as adaptações que culminaram na diversificação das linhagens continentais ocorrentes da África ocidental (*A. camerunensis*, *A. obovatus* e *A. smeathmannii*) para as regiões centrais (como nas espécies que ocorrem da República do Congo: *Acridocarpus congolensis* e *A. katangensis*) e sulafricanas (*Acridocarpus natalitius*), bem como para a região da África Oriental (*Acridocarpus alopecurus*) (Van Doorn-Hoekman, 1975; Davis et al., 2002).

A anatomia do pecíolo é considerada um suporte para a taxonomia por atribuir padrões que podem contribuir para distinguir espécies e circunscrever grupos (Metcalf e Chalk, 1979). E, o contorno do pecíolo em seção transversal, conformação do sistema vascular e quantidade de feixes vasculares acessórios possibilitaram a diferenciação das espécies de *Acridocarpus*. Igualmente ao pecíolo, a anatomia da nervura mediana (tipo contorno e conformação do sistema vascular) foi significativa para distinção das espécies de *Acridocarpus*, mas não está associada aos padrões de ocorrência biogeográfica no gênero. O mesmo ocorre para os caracteres relativos ao pecíolo. Em Araújo et al. (2010), esses caracteres contribuíram para distinguir gêneros não relacionados de Malpighiaceae. Santos et al. (capítulo 1) observaram que a conformação do sistema vascular no pecíolo contribui para diferenciar gêneros proximamente relacionados em Malpighiaceae. Entretanto, tanto os caracteres anatômicos do pecíolo, quanto os relativos à nervura mediana não recuperam padrões que possam explicar as relações filogenéticas dos gêneros em Malpighiaceae, como é observado no estudo de Mello et al. (2019).

Outros exemplos de caracteres que corroboram apenas a distinção de espécies em *Acridocarpus* e que apresentam a mesma contribuição para outros gêneros na família são: presença de cristas estomáticas, tipos de mesófilo e presença de drusas. E, dentre estes, o significado adaptativo para a presença de cristas nos estômatos pode ter relação com a eficiência estomática em restringir a transpiração (Ferri e Labouriau, 1952). Assim, as espécies com cristas, *Acridocarpus adenophorus*, *A. longifolius*, *A. monodii*, *A. obovatus*, *A. orientalis*, *A. spectabilis* e *A. zanzibaricus*, apresentam uma estrutura estomatal apta para ambientes que apresentam períodos quentes e, este caráter pode ter contribuído para a ocorrência de *Acridocarpus orientalis* e *A. zanzibaricus* em regiões mais secas da África Oriental como também para *Acridocarpus longifolius*, cuja ocorrência acomete áreas costeiras arenosas funcionalmente xéricas (Davis et al., 2002).

Embora os padrões morfoanatômicos de presença e distribuição dos nectários florais em bractéolas e sépalas tenham sido reveladores para esclarecer as relações filogenéticas em *Acridocarpus*, especialmente nos grupos insulares (Guesdon et al., 2019), os padrões

encontrados nos nectários foliares não representam um suporte para esclarecer as relações filogenéticas propostas por Davis et al. (2002), levando em consideração a incongruência dos grupos formados por estes caracteres e a biogeografia das espécies, como observado os seguintes agrupamentos: a presença de nectários proeminentes no grupo continental (*A. macrocalyx* e *A. spectabilis*) e na espécie insular *Acridocarpus humbertii*; variação estrutural dos nectários nas espécies continentais, como a presença exclusiva de nectários acropeciulares em *A. spectabilis*, nectários em depressões para *A. camerunensis* e nectários ao nível da epiderme nas demais espécies continentais amostradas, bem como na grande maioria das espécies insulares (*A. austrocaledonicus*, *A. adenophorus*, *A. excelsus*, *A. perrieri*, *A. vivy*). Ainda, a presença e ocorrência de nectários foliares em Malpighiaceae representa um suporte útil para distinção de gêneros e espécies na família (Araújo et al., 2010; Mello et al., 2019; Santos et al., dados não publicados) mas, este caráter deve ser usado com cautela em abordagens filogenéticas, já que não ocorrem padrões que justifiquem a história biogeográfica de *Acridocarpus*.

CONCLUSÕES

Foram descritos caracteres anatômicos da folha que permitiram distinguir espécies, e destacam-se caracteres xeromórficos que podem estar relacionados à adaptação das espécies de *Acridocarpus* em resposta a ambientes áridos da África, dados adicionais que corroboram a hipótese da história biogeográfica do grupo.

Os caracteres anatômicos do pecíolo (contorno, conformação do sistema vascular, quantidade de feixes acessórios e presença e ocorrência de drusas corticais), epiderme (conteúdo, tipos de tricomas e presença e localização dos estômatos), nervura mediana (contorno e conformação do sistema vascular) e presença de extensão lateral de bainha dos feixes de pequeno porte, permitiram distinguir as espécies de *Acridocarpus*. Folhas ericoides, densidade de tricomas, epiderme com células altas e mesofilo compacto são caracteres xeromórficos observados nas espécies de *Acridocarpus* que podem ter sido selecionados em resposta as condições de déficit hídrico e alta luminosidade, condições típicas dos ambientes de ocorrência das espécies. Tais resultados corroboram as hipóteses da história biogeográfica quanto aos eventos de dispersão e diversificação relacionados ao aumento de áreas áridas na África, especialmente aos episódios de dispersão dos grupos continentais para as ilhas de Madagascar e Nova Caledônia.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alpert P.; Oliver M.J.; 2002. Drying without dying. Desiccation and survival in plants: drying without dying. Wallingford: CABI Publishing.
- Axelrod D. I. 1972. Ocean-floor spreading in relation to ecosystematic problems. Univ. Ark. Mus. Occas. Pap, 4, 15-68.
- Brubaker C.L.; Lersten, N.R.; 1995. Paraveinal mesophyll: review and survey of the subtribe Erythrinae (Phaseoleae, Papilionoideae, Leguminosae). Plant Systematics and Evolution 196: 31-62.
- Christodoulakis N.S.; Tsimbani H.; Fasseas C. 1990. Leaf structural peculiarities in *Sarcopoterium spinosum*, a seasonally dimorphic subshrub. Annals of Botany 65: 291-296.
- Davis C.C.; Bell C.D.; Mathews S.; Donoghue M.J. 2002a. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. Proceedings of the National Academy of Sciences 99:6833–6837.
- Davis C.C.; Bell C.D.; Fritsch P.W.; Mathews S. 2002b. Filogenia de *Acridocarpus-Brachylophon* (Malpighiaceae): implicações para floras tropicais terciárias e biogeografia afroasiana. Evolução 56: 2395-2405.
- Davis C.C.; Schaefer H.; Xi Z.; Baum D.A.; Donoghue M.J.; Harmon L.J. 2014. Long-term morphological stasis maintained by a plant–pollinator mutualism. Proceedings of the National Academy of Sciences 111: 5914–5919.
- Davis C.C.; Anderson W.R.; 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. American Journal of Botany 97: 2031-2048.
- Dickison W.C. 2000. Integrative plant anatomy. Academic press, San Diego.
- Fanh A.; Cutler D.F. 1992. Xerophytes. Gedüber Borntraeger, Berlin.
- Ferri M.G.; Labouriau L.G. 1952. Water balance of plants from " caatinga" I. Transpiration of some of the most frequent species of the " caatinga" of Paulo Afonso (Bahia) in the rainy season. Revista Brasileira de Biologia 3: 301-312.
- Guesdon I.R.; Amorim A.M.; Meira R.M.S.A. 2019. Functional role and evolutionary contributions of floral gland morphoanatomy in the Paleotropical genus *Acridocarpus* (Malpighiaceae). PloS ONE 14: ep222561
- Metcalfe C.R.; Chalk L.; 1979. Anatomy of the dicotyledons: systematic anatomy of the leaf and stem, vol I, 2 ed. Oxford Clarendon, Oxford
- Sandquist D.R.; Ehleringer, J.R.; 1997. Intraspecific variation of leaf pubescence and drought response in *Eucelia farinosa* associated with contrasting desert environments. New Phytologist 135: 635-644.

- Terashima I.; 1992. Anatomy of non-uniform leaf photosynthesis. *Photosynthesis Research* 31: 195-212.
- Mott K.A., Gibson A. C.; O'leary J.W.; 1982. The adaptive significance of amphistomatic leaves. *Plant, Cell and Environment* 5: 455-460.
- Vasconcelos-Filho S.C.; 2008. Caracterização anatômica e histoquímica das folhas, calogênese e fitoquímica dos calos de murici [*Byrsonima verbascifolia* (L.) Rich. ex Juss]. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa.
- Van Doorn Hoekman, H.; 1975. Primitiae Africanae X 1.: *Rhinopteryx Niedenzu* and *Acridocarpus* (G. Don) Guill. Et Perr. (Malpighiaceae) UNITED. *Acta Botanica Neerlandica* 24: 69-82.
- Vasco, A., Thadeo, M., Conover, M., Daly, D.C., 2014. Preparation of samples for leaf architecture studies, a method for mounting cleared leaves. *Applications in Plant Science* 9: 1–4.
- Zaman S.; Padmesh S.; 2009. Leaf anatomical adaptations of selected Kuwait's native desert plants. *European Journal of Scientific Research* 37: 261-268.

Evolução de caracteres anatômicos em folhas de linhagens basais de Malpighiaceae Neo e Paleotropicais

João Victor da Costa Santos¹, Josiane Silva Araújo², Isabel Reis Guesdon³, André Márcio
Araújo Amorim⁴ e Renata Maria Strozi Alves Meira¹



Pterandra pyroidea A.
Juss.

Foto: Elienai Candida

Evolução de caracteres anatômicos em folhas de linhagens basais de Malpighiaceae Neo e Paleotropicais

João Victor da Costa Santos¹, Isabel Reis Guesdon², Josiane Silva Araújo³, André Márcio Araújo Amorim⁴ e Renata Maria Strozi Alves Meira¹

1 Universidade Federal de Viçosa, Departamento de Biologia Vegetal, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Avenida Peter Henry Rolfs, Viçosa, Minas Gerais, Brasil;

2 Universidade Federal do Amazonas, UFAM, Instituto de Ciências Exatas e Tecnologia, Itacoatiara, Amazonas, Brasil;

3 Universidade Estadual do Piauí, Campus Heróis do Jenipapo, Campo Maior, Piauí, Brasil;

4 Universidade Estadual de Santa Cruz, UESC, Departamento de Ciências Biológicas, Ilhéus, Bahia, Brasil.

RESUMO

Com base na anatomia foliar, o presente estudo teve o objetivo evidenciar caracteres anatômicos que possam ser informativos na delimitação dos táxons e das suas relações filogenéticas nas linhagens basais de Malpighiaceae. A presença de células subsidiárias que recobrem as células-guarda dos estômatos é um caráter que aparece em linhagens pouco relacionadas e pode ter surgido diversas vezes na família. Dentre os caracteres informativos para os táxons avaliados, destaca-se a presença e o tipo de estruturas secretoras foliares que foram informativos e podem significar prováveis sinapomorfias para algumas das linhagens avaliadas. Foram elencados caracteres anatômicos que contribuem para a descrição das espécies analisadas e que podem ser úteis para circunscrever os grupos basais em Malpighiaceae. Os caracteres aqui avaliados puderam ser otimizados na filogenia de Malpighiaceae e representam um suporte para a compreensão da evolução de características morfoanatômicas, especialmente nas linhagens basais com diversidade disjunta nos trópicos.

PALAVRAS-CHAVE: Clado Acridocarpoide, Clado Byrsonimoide, Clado Mcvalghioide, idioblastos secretores, laticíferos, nectários.

INTRODUÇÃO

A anatomia vegetal tem sido uma ferramenta útil para a taxonomia, especialmente quando os caracteres anatômicos contribuem para a descrição de espécies e gêneros de difícil diagnose (Solereder, 1908; Metcalfe e Chalk, 1950; Judd et al., 2009). Em Malpighiaceae, estudos de anatomia foliar são frequentemente voltados para descrever as espécies e compreender suas relações infragenéricas e supragenéricas (Mamede, 1993; Vega et al., 2002; Araújo et al., 2010; Guimarães et al. 2016; Guesdon et al. 2018; Almeida et al., 2019; Mello et al., 2019; Pace et al., 2019). Nesses estudos, foram descritos caracteres anatômicos que permitiram a elaboração de matrizes de dados úteis para a construção de chaves de identificação e para interpretações filogenéticas. Ainda em Malpighiaceae, os caracteres anatômicos da folha de *Amorimia* e alguns gêneros proximalmente relacionados foram otimizados em árvores de filogenia molecular, sendo recuperadas sinapomorfias micromorfológicas que puderam contribuir para a circunscrição deste gênero (Mello et al., 2019). Fica evidente, como a anatomia foliar tem sido útil e pode contribuir com as interpretações sobre as afinidades filogenéticas em Malpighiaceae, colaborando o estabelecimento de árvores mais robustas e para delimitar morfologicamente as linhagens.

Nas árvores filogenéticas geradas com base em dados moleculares e morfológicos, as primeiras linhagens de Malpighiaceae que emergiram eram constituídas por grupos de biogeografia peculiar. O clado Neotropical Byrsonimoide constitui o ramo basal da filogenia e no ramo irmão surgem os demais clados de Malpighiaceae, sendo o continente Americano indicado como o centro de diversidade das Malpighiaceae. No segundo nó do cladograma formam-se dois ramos, um deles é constituído pelo Clado Paleotropical Acridocarpoide, sendo sugerida a Eurásia como o segundo centro de diversificação das Malpighiaceae que ocuparam a região Paleotropical (Davis et al., 2002; Davis e Anderson, 2010). Assim, a avaliação dos caracteres anatômicos nestas linhagens basais de Malpighiaceae pode contribuir para as interpretações filogenéticas, indicando sinapomorfias que possam auxiliar a delimitação de táxons. (Davis et al., 2010). Os gêneros *Byrsonima*, *Blepharandra*, *Diacidia*, *Spachea*, *Galphimia*, *Verrucularia*, *Lophanthera*, *Coleostachys*, *Pterandra*, *Acmanthera* constituem o clado Byrsonimoide; e os gêneros *Acridocarpus* e *Brachylophon* compreendem o clado Acridocarpoide (Davis et al., 2010).

No segundo nó do cladograma da hipótese filogenética das Malpighiaceae, se ramifica o clado Neotropical Mcvalghioide, formado pelos gêneros *Mcvaughia*, *Burdachia* e *Glandonia*. Também dos Neotrópicos, o clado Barnebya emerge no terceiro nó, grupo irmão das demais Malpighiaceae constituído apenas pelo gênero *Barnebya* (Davis e

Anderson, 2010). Cabe destacar que estes grupos estão informalmente mencionados como clados, uma vez que faltam sinapomorfias que possam sustentar a proposição de um novo arranjo taxonômico para as Malpighiaceae.

Descrições da anatomia foliar foram publicadas para os gêneros *Byrsonima* (Araújo et al., 2010), *Galphimia*, *Spachea*, *Verrucularia*, *Lophanthera* (Vega et al., 2002), *Glandonia* (Guesdon et al., 2018) e *Mcvaughia* (Almeida et al., 2019) e representantes do clado Byrsonimoide (Santos et al., CAPÍTULO 1) e do clado Acridocarpoide (Santos et al., CAPÍTULO 2). constituindo uma base de dados que podem ser úteis em uma abordagem que avalie as linhagens basais de Malpighiaceae.

No presente trabalho será avaliada a evolução de caracteres anatômicos nas linhagens basais de Malpighiaceae, os quais serão otimizados de acordo com as hipóteses filogenéticas propostas por Davis e Anderson (2010). Pretende-se recuperar sinapomorfias que possam contribuir com a compreensão da evolução de caracteres nas linhagens basais de Malpighiaceae incluindo linhagens Neotropicais e Paleotropicais.

MATERIAL E MÉTODOS

Material examinado e coleta e processamento de amostras

Neste trabalho, foram analisadas 30 espécies de todos os gêneros inclusos nas primeiras 4 linhagens de Malpighiaceae (Tabela 1), com exceção dos gêneros *Brachylophon* e *Diacidia*, pois não foi possível obter amostras que representassem os terminais na filogenia de Davis e Anderson (2010). Foram extraídas informações sobre a anatomia foliar contidas nas descrições disponíveis em artigos científicos, sendo também analisadas as imagens destas obras conforme descrito na tabela 2.

Amostras das folhas de *Barnebya dispar*, *Burdachia sphaerocarpa*, *Glandonia macrocarpa* e *Mcvaughia bahiana*, foram obtidas em exsicatas ou coletadas e fixadas em campo. Folhas completamente expandidas, tanto herborizadas quanto coletadas em campo foram processadas em laboratório para obtenção do laminário. As folhas herborizadas foram hidratadas e estocadas em etanol 70%. de acordo com Smith e Smith (1942, modificado). As amostras coletadas em campo foram fixadas em formaldeído-ácido acético-etanol 50% - FAA (Johansen, 1940) e armazenadas sob refrigeração. Os fragmentos (terço distal do pecíolo e nervura mediana e mesofilo no terço médio do limbo foliar, provenientes de amostras fixadas e herborizadas) foram incluídos em historesina (Historesin, LeicaInstruments, Heidelberg, Alemanha) e seccionados, com 5 µm de espessura, em um micrótomo rotativo de avanço automático (modelo RM2265, Leica Microsystems Inc., Deerfield, USA), utilizando

navalhas de vidro. Os cortes histológicos foram corados com azul de toluidina pH 4,7 (O'Brien e McCully, 1981) e as lâminas montadas com resina sintética (Permout-Fisher). As imagens foram tiradas usando um microscópio óptico (modelo AX70TRF, Olympus Optical, Tokyo) equipado com uma câmera digital (AxioCam HRc; Zeiss, Gottingen, Alemanha) no Laboratório de Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Vicosa (UFV), Brasil.

Os caracteres anatômicos empregados na otimização foram selecionados com base em um compilado estabelecido de acordo com os trabalhos de Vega et al. (2002); Araújo et al. (2010); Guimarães et al. (2016); Guesdon et al. (2018); Almeida et al. (2019); Mello et al. (2019) e Pace et al. (2019), Santos et al. (Capítulo 1, Capítulo 2), à partir do qual foi construída uma matriz binária e multiestado para o mapeamento dos caracteres (Tabela 3). Em decorrência do material em estado frágil de *Acridocarpus smeathmannii*, *A. macrocalyx* e *Spachea elegans*, mencionados na amostragem avaliada do Santos et al. (Capítulo 2), não foi possível otimizar os caracteres anatômicos relativos ao pecíolo destas espécies.

Tabela 1. Espécies analisadas dos clados basais de Malpighiaceae com a respectiva referência bibliográfica utilizada para levantamento dos caracteres anatômicos utilizados para a elaboração da matriz de dados na otimização dos caracteres.

CLADO	Subclado/gênero	Espécie utilizada para otimização	Bibliografia consultada
Clado Byrsonimoide	Subclado Byrsonima	<i>Byrsonima basiloba</i> A. Juss.	Araújo et al. (2010); Santos et al. (Capítulo 1)
		<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	
		<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth	
		<i>Byrsonima crispa</i> A. Juss.	
		<i>Byrsonima morii</i> W.R. Anderson	
		<i>Byrsonima triopterifolia</i> A. Juss.	
		<i>Blepharandra hypoleuca</i> (Benth.) Griseb.	
	Subclado Galphimia	<i>Spachea correae</i> Cuatrec. & Croat	Santos et al. (Capítulo 1)
		<i>Spachea elegans</i> (G.Mey.) A.Juss	
		<i>Galphimia brasiliensis</i> (L.) A.Juss	
		<i>Lophanthera longifolia</i> (Kunth) Griseb.	
		<i>Lophanthera lactescens</i> Ducke	
		<i>Verrucularia glaucophylla</i> A.Juss.	
	Subclado Acmanthera	<i>Coleostachys genipifolia</i> A. Juss.	
		<i>Pterandra arborea</i> Ducke	
		<i>Acmanthera latifolia</i> (Adr. Juss.) Griseb.	
Clado Acridocarpoide	<i>Acridocarpus</i> Guill. e Perr.	<i>Acridocarpus smeathmannii</i> (DC.) Guill. & Perr.	Santos et al. (Capítulo 2)
		<i>Acridocarpus adenophorus</i> A. Juss.	
		<i>Acridocarpus chevalieri</i> Sprague	
		<i>Acridocarpus spectabilis</i> Door-Hoekm.	
		<i>Acridocarpus zanzibaricus</i> A.Juss.	
		<i>Acridocarpus natalitius</i> A. Juss.	
		<i>Acridocarpus excelsus</i> A. Juss.	
		<i>Acridocarpus alternifolius</i> (Schum. & Thonn.) Nied.	
		<i>Acridocarpus macrocalyx</i> Engl.	
		<i>Acridocarpus orientalis</i> A. Juss.	
Clado Mcvalguioide		* <i>Burdachia sphaerocarpa</i> Steyerl.	Guesdon et al. (2019); Almeida et al. (2019)
		* <i>Glandonia macrocarpa</i> Griseb.	
		* <i>Mcvaughia bahiana</i> W.R. Anderson	
Clado Barnebya	<i>Barnebya</i> W.R.Anderson e B.Gates	* <i>Barnebya dispar</i> (Griseb.)W. R.Anderson & B.Gate	

* Espécies coletadas em campo, fixadas, processadas e analisadas no presente trabalho.

Reconstrução ancestral de caracteres

A partir das análises dos caracteres morfoanatômicos do terço distal do pecíolo e da lâmina foliar, foi elaborada uma matriz codificada de caracteres binários ou multiestados, não ordenados (Tabela 2). A codificação dos caracteres seguiu as recomendações de Sereno (2007) para filogenias morfológicas e hipóteses de homologia primária (De Pinna, 1991) foram propostas. Os caracteres foram otimizados a partir da filogenia molecular de Malpighiaceae (Davis e Anderson, 2010) que foi inferida com base nos marcadores *pt matK*, *ndhF*, *rbcL*, e *nu PHYC*. A árvore filogenética foi extraída do banco de dados do TreeBase (no. 10998, <https://www.treebase.org/treebase-web/search/studySearch.html>) e adaptada para comportar somente os terminais que representam as quatro linhagens basais da família (cujos táxons foram avaliados anatomicamente). A evolução dos caracteres morfoanatômicos foi mapeada utilizando o programa Mesquite 3.03 (Maddison & Maddison 2009) aplicando-se o princípio da parcimônia.

RESULTADOS

Foram selecionados 21 caracteres anatômicos relativos ao pecíolo e lâmina foliar (nervura mediana, mesofilo e epiderme), considerados informativos para o reconhecimento das relações taxonômicas e filogenéticas entre as espécies avaliadas. A lista dos caracteres compilados na matriz binária e multiestado, bem como os seus respectivos estados de caráter, estão descritos na Tabela 2.

Tabela 2. Lista de caracteres anatômicos da folha, com os respectivos estados de caráter, utilizados para a elaboração da matriz binária multiestado.

Caráter 1- Epiderme, células papilosas: (0) ausentes (1) presentes;

Caráter 2- Estômatos, posição na folha (0) hipoestomática (1) anfiestomática (Fig. 1A);

Caráter 3- Estômatos, células subsidiárias recobrem células guarda: (0) ausente (1) presente (Fig. 1B);

Caráter 4- Estômatos, cristas: (0) ausentes (1) presentes;

Caráter 5- Hipoderme: (0) ausente (1) presente;

Caráter 6- Mesofilo, tipo: (0) dorsiventral (1) isobilateral (Fig. 1A);

Caráter 7- Mesofilo, extensão de bainha do feixe: (0) ausente (1) parenquimática (2) esclerificada;

Caráter 8- Cristais de oxalato de cálcio: (0) ausentes (1) monocristais (2) drusas (Fig. 1C);

- Caráter 9- Esclereides (0) ausentes (1) presentes (Fig. 1C);
- Caráter 10- Pecíolo, contorno (0) côncavo-convexo (1) plano-convexo (2) circular (3) biconvexo (Fig. 1D, F, G);
- Caráter 11- Pecíolo, conformação do sistema vascular: (0) arco aberto (1) arco aberto com extremidades convolutas (2) arco fechado (3) feixes arranjados em arco aberto acompanhados de feixes medulares (4) arco aberto com feixe medular (Fig. 1D, F G);
- Caráter 12- Pecíolo, número de feixes acessórios: (0) ausentes (1) um par (2) mais de um par (Fig. 1G);
- Caráter 13- Nervura mediana, contorno: (0) côncavo-convexo (1) plano convexo (2) biconvexo (Fig. 1H, I, J);
- Caráter 14- Nervura mediana, conformação: (0) arco aberto (1) plano-convexo (2) biconvexo (3) circular (4) arco aberto acompanhado de 2 a 3 feixes dorsais (5) arco aberto com as extremidades convolutas (Fig. 1H, I, J);
- Caráter 15- Idioblastos mucilaginosos: (0) ausentes (1) presentes;
- Caráter 16- Se o caráter 15 for presente, ocorrência dos idioblastos mucilaginosos: (0) na epiderme (1) no parênquima (-) não aplicável;
- Caráter 17- Idioblastos fenólicos: (0) ausentes (1) presentes (Fig. 1B);
- Caráter 18- Se o caráter 17 for presente, ocorrência dos idioblastos fenólicos: (0) na epiderme (1) no parênquima (-) não aplicável;
- Caráter 19- Nectários: (0) ausentes (1) presentes (Fig. 1D, E, H);
- Caráter 20- Se o caráter 19 for presente, ocorrência dos nectários: (0) no pecíolo (1) na lâmina foliar (-) não aplicável;
- Caráter 21- Laticíferos: (0) ausentes (1) presentes.

Descrição anatômica

Todos os táxons amostrados apresentam epiderme unisseriada, com estômatos na face abaxial (folhas hipostomáticas) como registrado para *Glandonia macrocarpa* (Fig. 1A), excetuando-se *Acridocarpus spectabilis* que possui estômatos em ambas as faces da epiderme (folhas anfiestomáticas). As células subsidiárias recobrem as células-guarda dos estômatos nos representantes de dois grupos pouco relacionados, o subclado *Acmanthera* e no clado *Mcvaughia* (Fig. 1B), sugerindo que o surgimento deste caráter ocorreu pelo menos duas vezes em linhagens pouco relacionadas na família. Cristas nos estômatos ocorre em *Acridocarpus adenophorus*, *A. spectabilis*, *A. zanzibaricus*, *A. smeathmannii*, *Burdachia*

sphaerocarpa, *Pterandra arborea*, em todas as espécies analisadas do gênero *Byrsonima* e nos representantes do subclado *Galphimia*.

O mesofilo é predominantemente dorsiventral (Fig. 1A), pois ocorre na maioria das espécies e gêneros amostrados, sendo isobilateral somente em *Byrsonima crassifolia*, *B. morii*, *B. coccolobifolia*, *Acridocarpus spectabilis* e *A. natalitius*. Idioblastos contendo drusas foram observados dispersos pelo mesofilo na maioria das espécies e em *Pterandra arborea* ocorriam também monocristais. Idioblastos cristalíferos não foram observados em *Acridocarpus alternifolius*, *Barnebya dispar*, *Galphimia brasiliensis* e *Verrucularia glaucophylla*. Esclereídes dispersas pelo mesofilo foram visualizadas em *Burdachia sphaerocarpa* (Fig. 1C), *Glandonia macrocarpa* e nas espécies de *Byrsonima*, exceto *B. triopterifolia*. Nos demais táxons avaliados as esclereídes estavam ausentes.

Os feixes vasculares de pequeno porte são colaterais em todas as espécies, sendo que em *Acridocarpus alternifolius*, *A. spectabilis*, *A. natalitius*, *A. zanzibaricus*, *A. orientalis*, *A. smeathmannii*, *A. macrocalyx*, *Galphimia brasiliensis*, *Verrucularia glaucophylla* e nos representantes amostrados do clado *Mcvaughia*, não ocorre extensão de bainha dos feixes. Feixes de menor calibre com extensão de bainha parenquimática foram evidenciados em *Acridocarpus excelsus*, *Barnebya dispar*, *Byrsonima crispa*, *Lophanthera lactescens*, *L. longifolia*, *Spachea correae* e *S. elegans*, e extensão de bainha esclerificada dos feixes do mesofilo em *Acmanthera latifolia*, *Acridocarpus chevalieri*, *Blepharandra hypoleuca*, *Byrsonima basiloba*, *B. crassifolia*, *B. morii*, *B. triopterifolia*, *Coleostachys genipifolia* e *Pterandra arborea*.

Foram reconhecidos quatro tipos de contorno do pecíolo: o contorno biconvexo foi o mais comum, apresentado na maioria das espécies avaliadas (Fig. 1D); contorno côncavo-convexo para *Acridocarpus chevalieri*, *Blepharandra hypoleuca*, *Galphimia brasiliensis*, *Spachea correae* e *Verrucularia glaucophylla*; contorno plano-convexo em *Acridocarpus adenophorus*, *A. alternifolius*, *A. natalitius*, *A. spectabilis*, *Byrsonima basiloba*, *B. coccolobifolia*, *B. triopterifolia*, *Lophanthera longifolia*, *Mcvaughia bahiana* (Fig. 1F) e *Pterandra arborea*; contorno circular para *Acridocarpus zanzibaricus*, *A. orientalis*, *Byrsonima crispa* e *Lophanthera lactescens*. O sistema vascular do pecíolo é colateral em todos os táxons (Fig. 1D,F-G) e a conformação apresenta cinco tipos: conformação do sistema vascular em arco aberto com as extremidades convolutas para as *Acmanthera latifolia* e as espécies amostradas de *Byrsonima*; conformação em arco aberto com um feixe medular exclusivamente em *Lophanthera longifolia*; conformação em arco fechado para *Acridocarpus spectabilis*, *Barnebya dispar* (Fig. 1G), *Coleostachys genipifolia*, *Glandonia*

macrocarpa e *Lophanthera lactescens*; vários feixes arranjados em um arco e acompanhados de feixes medulares somente em *Blepharandra hypoleuca* e o tipo de conformação em arco aberto sem extremidades convolutas para as demais espécies amostradas. Os feixes acessórios são ausentes nas espécies de *Acridocarpus*, *Byrsonima crisper*, *Lophanthera lactescens*, *L. longifolia*, *Mcvaughia bahiana* (Fig. 1F) e *Spachea correae*, mas, quando presentes, são colaterais com ocorrência de um par nas espécies do subclado *Acmanthera*, em *Barnebya dispar* (Fig. 1G), *Burdachia sphaerocarpa*, *Byrsonima basiloba*, *B. crassifolia*, *B. triopterifolia*, *Verrucularia glaucophylla* e presença de mais de um par em *Blepharandra hypoleuca*, *Byrsonima coccolobifolia*, *B. morii* e *Glandonia macrocarpa*.

O contorno da nervura mediana apresentou-se côncavo-convexo em *Acridocarpus chevalieri*, plano-convexo para *Acridocarpus spectabilis*, *A. smeathmannii*, *Glaphimia brasiliensis*, *Mcvaughia bahiana* (Fig. 1H), *Spachea correae* e *Verrucularia glaucophylla* e biconvexo para as demais espécies, como registrado para *Glandonia macrocarpa* (Fig. 1I) e *Burdachia sphaerocarpa* (Fig. 1J). O sistema vascular da nervura mediana é colateral e foram reconhecidos sete padrões de conformação nas espécies avaliadas: Arco aberto com as extremidades convolutas em *Acridocarpus natalitius*, *A. smeathmannii*, *Mcvaughia bahiana* (Fig. 1H) e *Pterandra arborea*; Arco aberto acompanhado de dois à três feixes dorsais para *Byrsonima triopterifolia*; Arco fechado biconvexo em *Barnebya dispar*, *Burdachia sphaerocarpa* (Fig. 1J), *Byrsonima basiloba*, *B. crisper*, *B. crassifolia* e *B. morii*; Arco fechado plano-convexo em *Acmanthera latifolia*, *Acridocarpus spectabilis*, *A. macrocalyx*, *A. zanzibaricus*, *Blepharandra hypoleuca*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Coleostachys genipifolia* e *Glandonia macrocarpa* (Fig. 1I); Circular irregular para as espécies de *Lophanthera*; e a conformação em arco aberto sem extremidades convolutas ocorre para as demais espécies.

Foram observados quatro tipos de estruturas secretoras foliares, que variaram pela presença e posição. Os idioblastos mucilaginosos ocorrem na epiderme de *Acridocarpus alternifolius*, *Barnebya dispar*, *Blepharandra hypoleuca*, em todas as espécies de *Byrsonima*, *Glaphimia brasiliensis*, *Lophanthera longifolia*, *Pterandra arborea*, *Spachea correae*, *Spachea elegans*. Em *Acridocarpus spectabilis* e *Byrsonima triopterifolia* os idioblastos mucilaginosos ocorrem tanto na epiderme como dispersos no mesofilo por entre as células parenquimáticas, enquanto em *Burdachia sphaerocarpa*, estão ausentes na epiderme e presentes no mesofilo. Os idioblastos fenólicos foram observados em *Barnebya dispar*, *Byrsonima crassifolia*, *B. coccolobifolia*, *Lophanthera lactescens*, *L. longifolia* e *Verrucularia glaucophylla* e nos representantes do clado *Mcvaughioide* (Fig. 1B), os quais

apresentam, exclusivamente, idioblastos fenólicos na epiderme, diferindo dos demais táxons avaliados. Laticíferos dispersos no mesofilo e próximos ao xilema e floema nos feixes vasculares foram observados no clado *Galphimia*. Os demais grupos não apresentam laticíferos nas folhas.

Nectários estavam ausentes nas folhas das espécies e gêneros dos subclados *Acmanthera* e *Byrsonima* e em *Verrucularia* do subclado *Galphimia*. Nos clados *Acridocarpoide*, *Mcvalghioide* (Fig. 1D, E, H), em *Barnebya* e nos demais gêneros do subclado *Galphimia*, os representantes apresentam folhas com nectários. Os nectários podem estar presentes na lâmina foliar ou no pecíolo. Nectários peciolares e laminares foram observados apenas em *Acridocarpus spectabilis*, *Burdachia sphaerocarpa* (Fig. 1D-E), *Lophanthera lactescens* e *L. longifolia*, nos demais táxons os nectários ocorrem somente na lâmina foliar. Os nectários são anatomicamente semelhantes, constituídos por epiderme secretora em paliçada e parênquima nectarífero subepidérmico que é vascularizado por feixes oriundos do sistema vascular (Fig. 1E). Conforme as variações na disposição da superfície secretora em relação a superfície epidérmica e quanto ao número de camadas do parênquima nectarífero, foram identificados dois padrões. Nectários superficiais constituídos por uma a duas camadas de parênquima nectarífero, resultando em epiderme secretora ao mesmo nível das células epidérmicas não secretoras, os quais foram observados na lâmina foliar das espécies de *Acridocarpus*, em *Barnebya dispar*, *Burdachia sphaerocarpa* (Fig. 1D), *Galphimia brasiliensis*, *Glandonia macrocarpa*, *Spachea correae* e *S. elegans*; e na lâmina foliar e pecíolo em *Lophanthera lactescens* e *L. longifolia*. Nectários proeminentes, constituídos por muitas camadas de parênquima nectarífero resultando em epiderme secretora posicionada acima da superfície epidérmica, os quais foram observados na lâmina foliar de *Mcvaughia bahiana* (Fig. 1H) porção distal do pecíolo (nectários acropeciulares) de *Acridocarpus spectabilis* e na base da lâmina foliar (nectários basilaminares) de *Burdachia sphaerocarpa* (Fig. 1E). Destaca-se que estas duas espécies também apresentam nectários superficiais e em *Burdachia spahercarpa* os nectários acropeciulares apresentam uma superfície côncava (Fig. 1D) e são sésseis e os nectários basilaminares são proeminentes com superfície convexa (Fig. 1E).

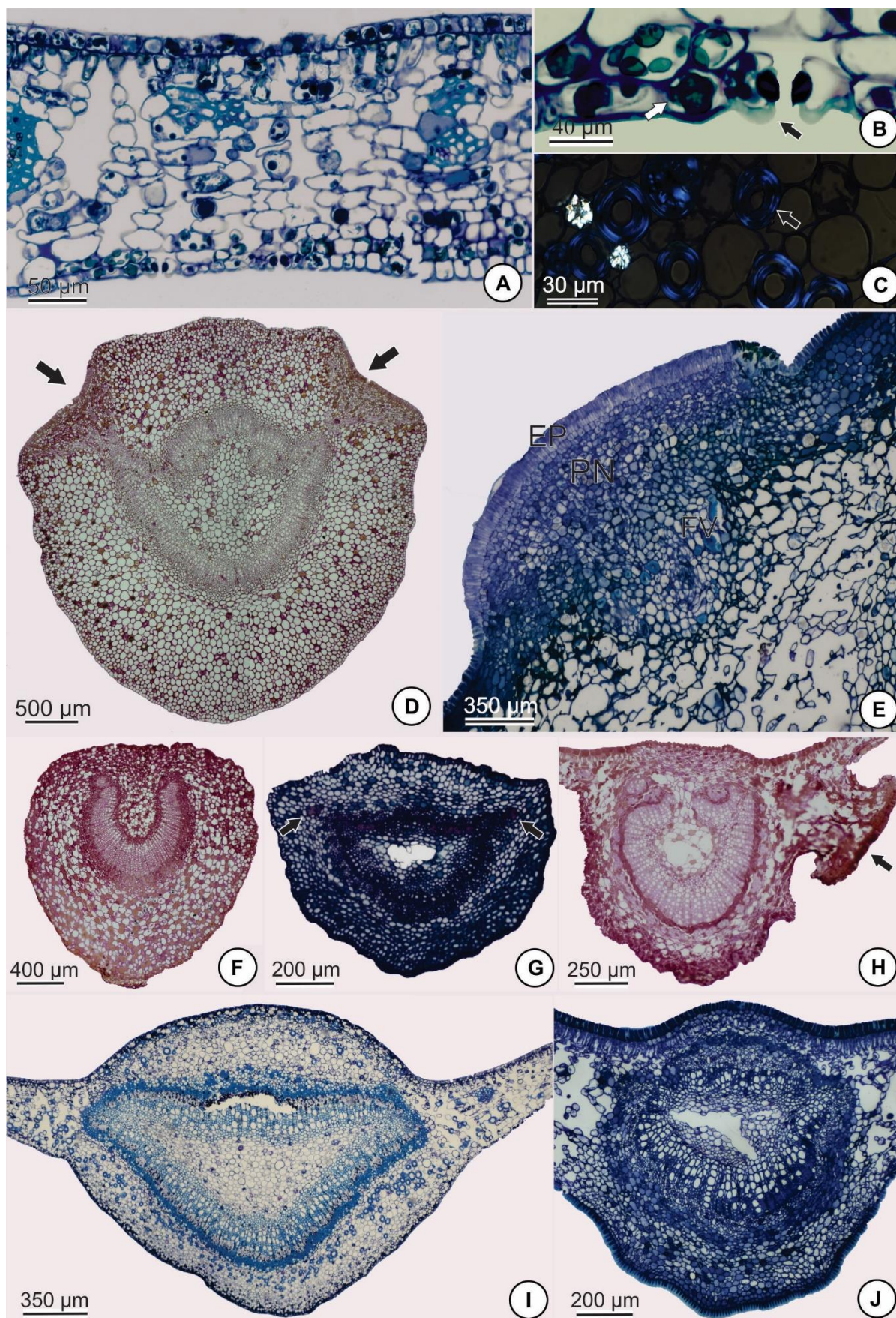


Figura 1: Anatomia foliar dos representantes do clado Mcvaughioide e Barnebya. A. Epiderme unisseriada e mesofilo dorsiventral de *Glandonia macrocarpa*; B. Detalhes da epiderme fenólica (seta branca) e do estômato com células subsidiárias recobrando as células-guarda (seta preta) em *Glandonia macrocarpa*; C. Esclereídes (seta) e drusas corticais sob luz polarizada em *Burdachia sphaerocarpa*; D. Pecíolo com um par de nectários acropeciulares em *B. sphaerocarpa*; E. Detalhe do nectário basilaminar proeminente em *B. sphaerocarpa*; F. Pecíolo com sistema vascular em arco aberto em *Mcvaughia bahiana*; G. Pecíolo biconvexo de *Barnebya dispar*; H. Nervura mediana com sistema vascular em arco aberto com extremidades convoluta e nectário (seta) em *M. bahiana*; I. Nervura mediana biconvexa com sistema vascular plano-convexo em *G. macrocarpa*; J. Sistema vascular em conformação biconvexa da nervura mediana de *B. sphaerocarpa*.

TABELA 3. Matriz binária e multiestado das linhagens basais de Malpighiaceae.

CARACTERES SELECIONADOS																					
ESPÉCIES AVALIADAS	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
<i>Acmanthera latifolia</i>	0	0	1	0	0	0	2	2	0	3	1	1	2	1	0	-	0	-	0	-	0
<i>Acridocarpus adenophorus</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	2	0	0	-	0	-	1	1	0
<i>Acridocarpus alternifolius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	0	-	1	1	0
<i>Acridocarpus chevalieri</i>	0	0	0	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0	0	0	-	0	-	1	1	0
<i>Acridocarpus excelsus</i>	0	0	0	0	0	0	1	2	0	3	0	0	2	0	0	-	0	-	1	1	0
<i>Acridocarpus macrocalyx</i>	0	0	0	0	0	0	0	2	0	-	-	-	2	1	0	-	0	-	1	1	0
<i>Acridocarpus natalitius</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	2	5	0	-	0	-	1	1	0
<i>Acridocarpus orientalis</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	0	2	0	0	2	0	0	-	0	-	1	1	0
<i>Acridocarpus smeathmannii</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	0	-	-	-	1	5	0	-	0	-	1	1	0
<i>Acridocarpus spectabilis</i>	0	1	0	1	0	1	0	2	0	1	2	-	1	1	1	0/1	0	-	1	0/1	0
<i>Acridocarpus zanzibaricus</i>	0	0	0	1	0	0	0	2	0	2	0	0	2	1	0	-	0	-	1	1	0
<i>Barnebya dispar</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	3	2	1	2	2	1	0	1	1	1	1	0
<i>Blepharandra hypoleuca</i>	0	0	0	0	1	0	2	2	0	0	3	2	2	1	1	0	0	-	0	-	0
<i>Burdachia sphaerocarpa</i>	0	0	1	1	0	0	0	2	1	3	0	1	2	2	1	1	1	0/1	1	0/1	0
<i>Byrsonima basiloba</i>	0	0	0	1	0	0	2	2	1	-	-	-	2	2	1	0	0	-	0	-	0
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	0	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	2	2	1	1	0	1	1	0	-	0
<i>Byrsonima crassifolia</i>	0	0	0	1	0	1	2	2	1	3	1	1	2	2	1	0	1	1	0	-	0
<i>Byrsonima crispa</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	1	2	1	0	2	2	1	0	0	-	0	-	0
<i>Byrsonima morii</i>	0	0	0	1	0	1	2	2	1	3	1	2	2	2	1	0	0	-	0	-	0
<i>Byrsonima triopterifolia</i>	0	0	0	1	0	0	2	2	0	1	1	1	2	4	1	0/1	0	-	0	-	0
<i>Coleostachys genipifolia</i>	0	0	1	0	0	0	2	2	0	3	2	1	2	1	0	-	0	-	0	-	0
<i>Galphimia brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	1	1	1
<i>Glandonia macrocarpa</i>	0	0	1	0	0	0	0	2	1	3	2	2	2	1	0	0	1	0/1	1	1	0
<i>Lophanthera lactescens</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	0	2	2	0	2	3	0	-	1	1	1	0/1	1
<i>Lophanthera longifolia</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	0	3	4	0	2	3	1	0	1	1	1	0/1	1
<i>Mcvaughia bahiana</i>	0	0	1	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	5	0	-	1	0/1	1	1	0
<i>Pterandra arborea</i>	0	0	1	1	0	0	2	1/2	0	1	0	1	2	0	1	0	0	-	0	-	0
<i>Spachea correae</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	-	1	1	1
<i>Spachea elegans</i>	0	0	0	1	0	0	1	2	0	-	-	-	2	0	1	0	0	-	1	1	1
<i>Verrucularia glaucophylla</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	-	1	1	0	-	1

Reconstrução ancestral de caracteres

Anatomicamente, os táxons amostrados apresentaram variações que puderam ser recuperadas como possíveis sinapomorfias e que podem contribuir para o esclarecimento das relações supragenéricas nas linhagens basais avaliadas (Fig. 16-22)

Foram recuperados 20 caracteres informativos por serem diagnósticos na descrição de gêneros, clados ou para distinção de espécies. Destacam-se como prováveis sinapomorfias ao nível de clado e subclado: células subsidiárias se projetando sob às células-guarda dos estômatos (caráter 3, Fig. 4), presença de esclereides (caráter 9, Fig. 10), presença de idioblastos mucilaginoso na epiderme (caráter 16, Fig. 17), presença de idioblastos fenólicos na epiderme (caráter 17, Fig. 18), presença de nectários (19, Fig. 20), ocorrência de nectários na folha (caráter 20, Fig. 21) e presença de laticíferos (caráter 21, Fig. 22).

Células epidérmicas papilosas (caráter 1, Fig. 2), estômatos em ambas as faces da folha (caráter 2, Fig. 3), presença de hipoderme (caráter 5, Fig. 6) e presença de monocristais (caráter 8, Fig. 9) são caracteres que destacam táxons dos demais amostrados na filogenia.

O contorno (caráter 10, Fig. 11), conformação do sistema vascular (caráter 11, Fig. 12) e número de feixes acessórios e (caráter 12, Fig. 13) no pecíolo e na nervura mediana o contorno (caráter 13, Fig. 14) e conformação do sistema vascular (caráter 14, Fig. 15) exibiram contribuições limitadas para a recuperação de grupos filogeneticamente relacionados, embora possam contribuir para distinguir gêneros e espécies:

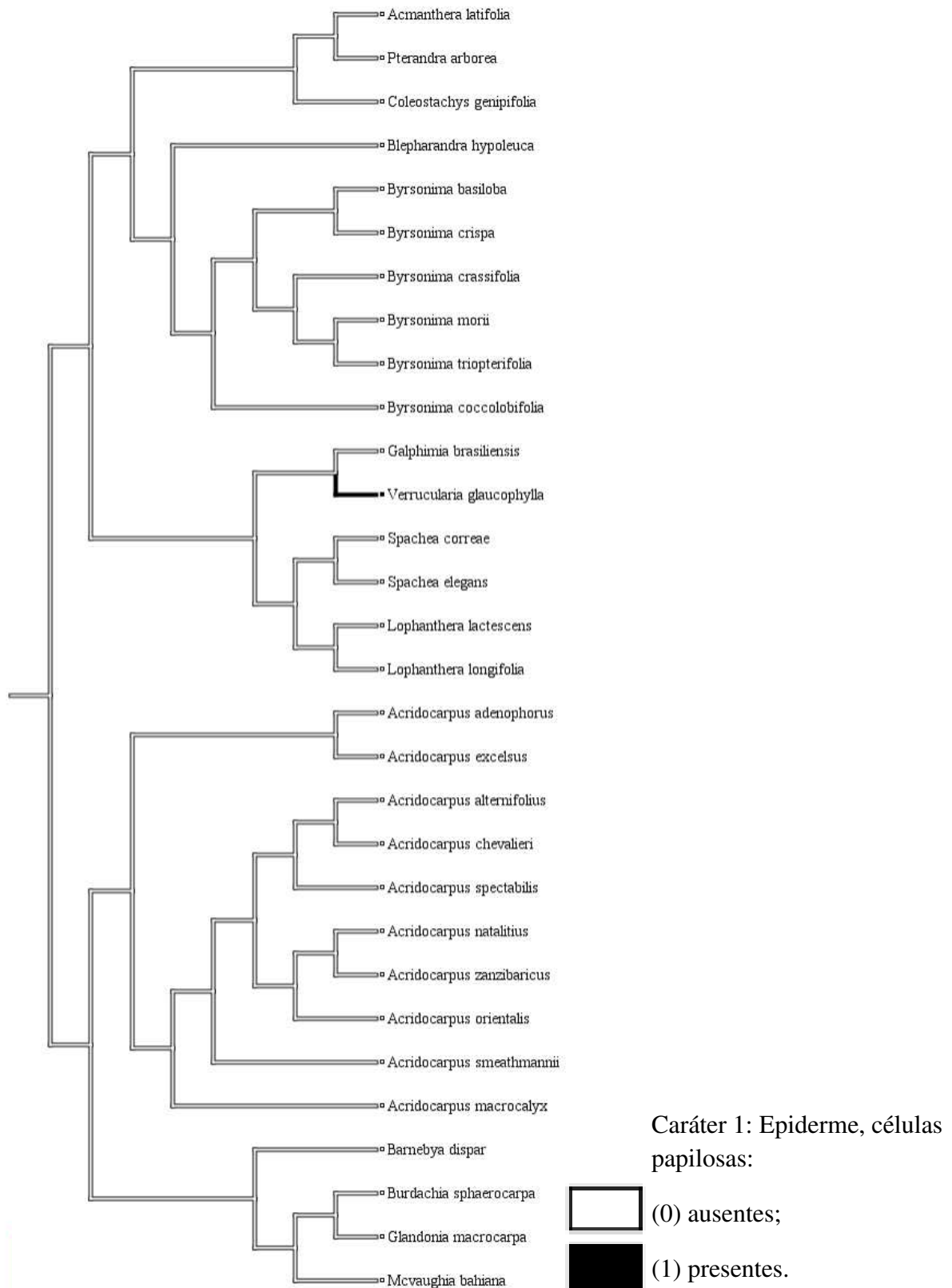


Figura 2. Mapeamento de caracteres anatômicos da epiderme recuperados como prováveis sinapomorfias potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

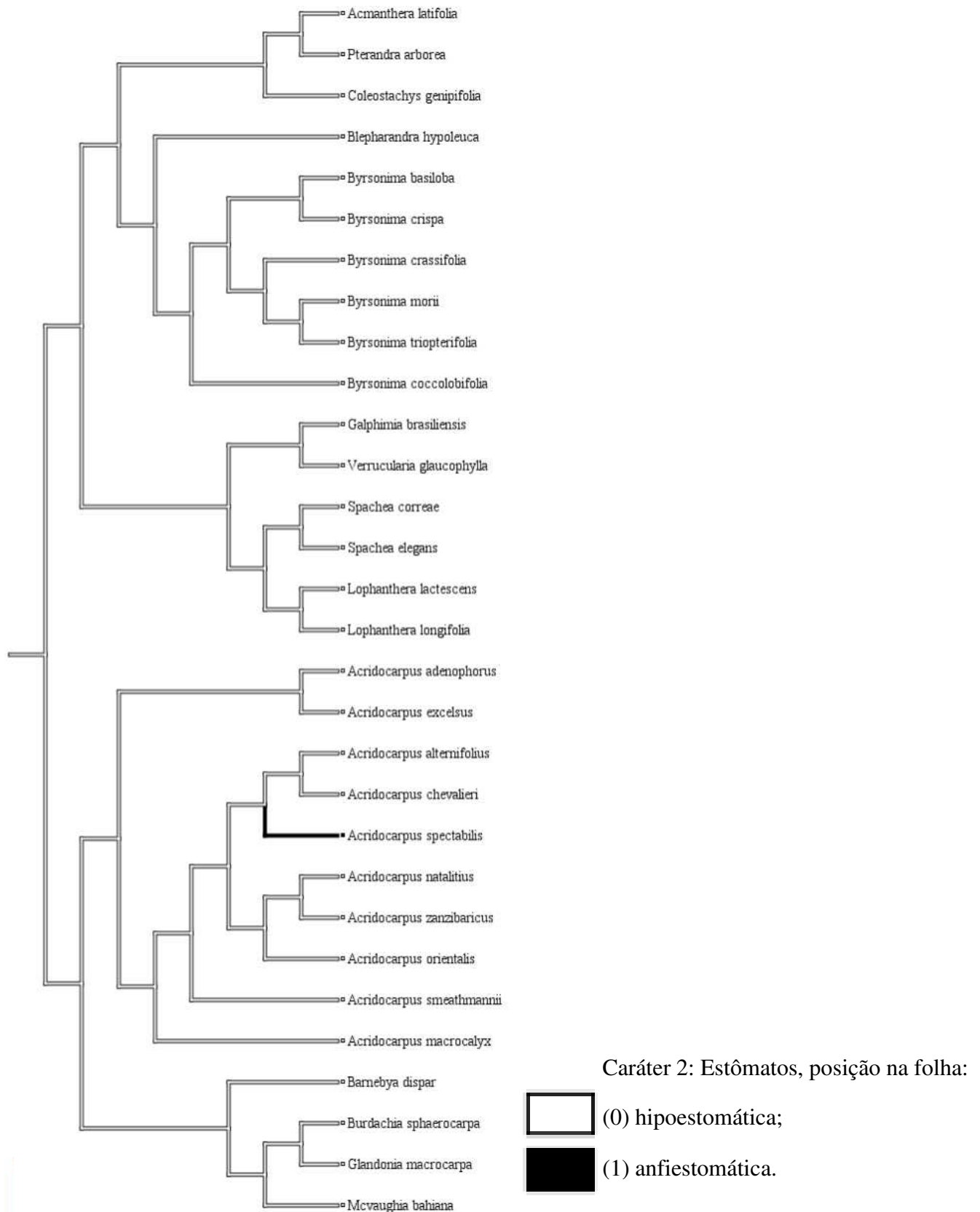


Figura 3. Mapeamento de caracteres anatômicos da epiderme recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

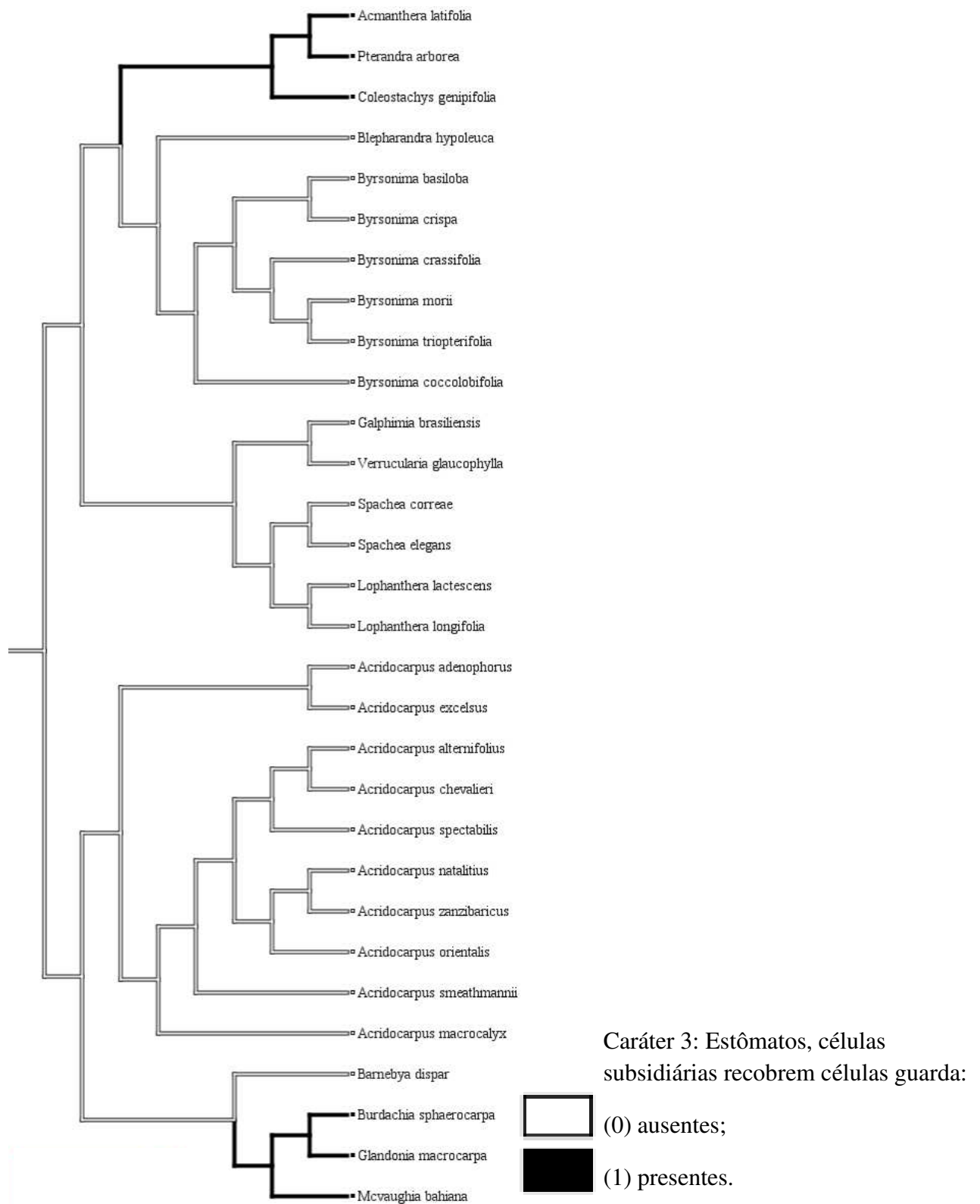


Figura 4. Mapeamento de caracteres anatômicos da epiderme recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

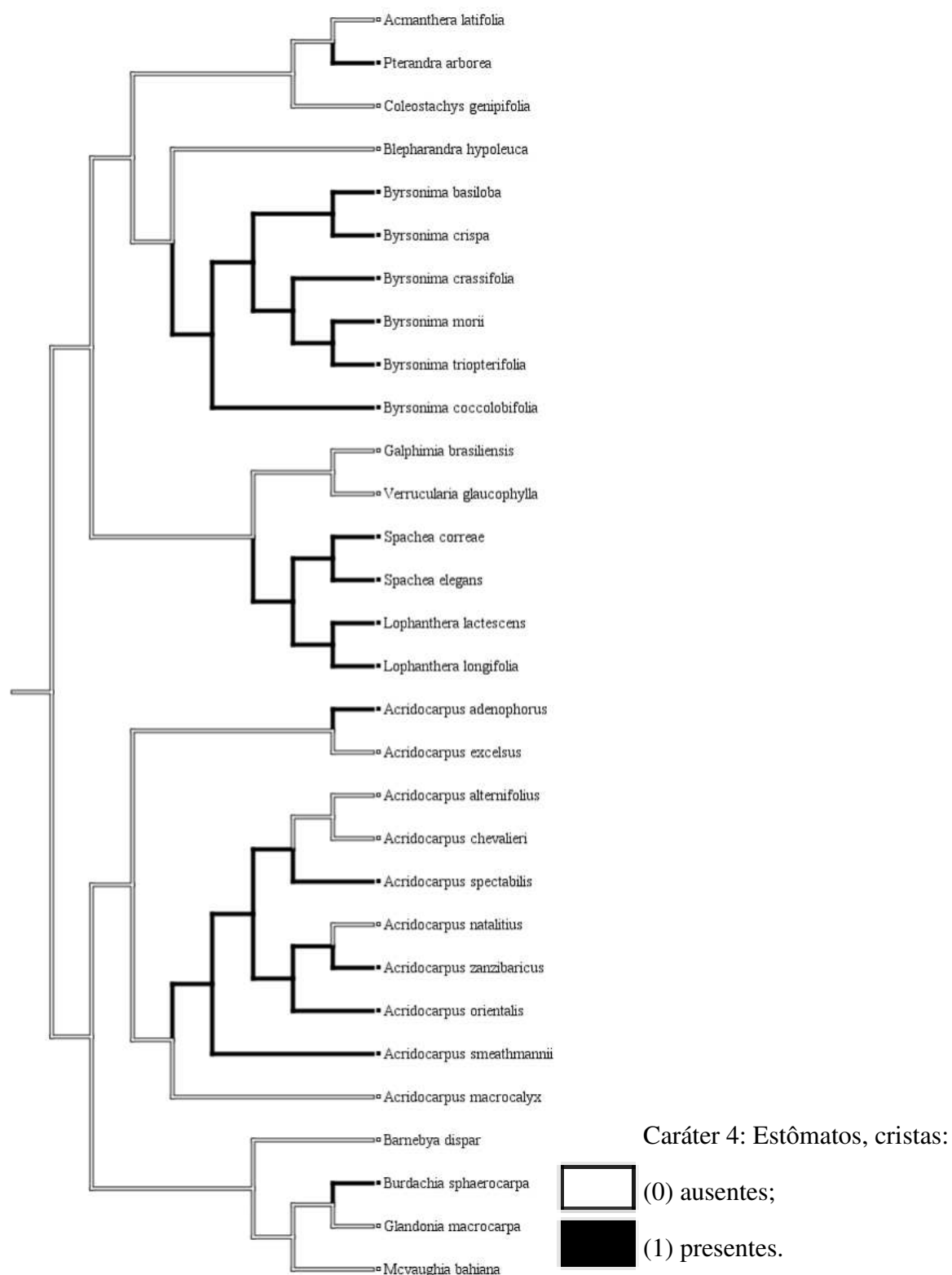


Figura 5. Mapeamento de caracteres anatômicos da epiderme recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

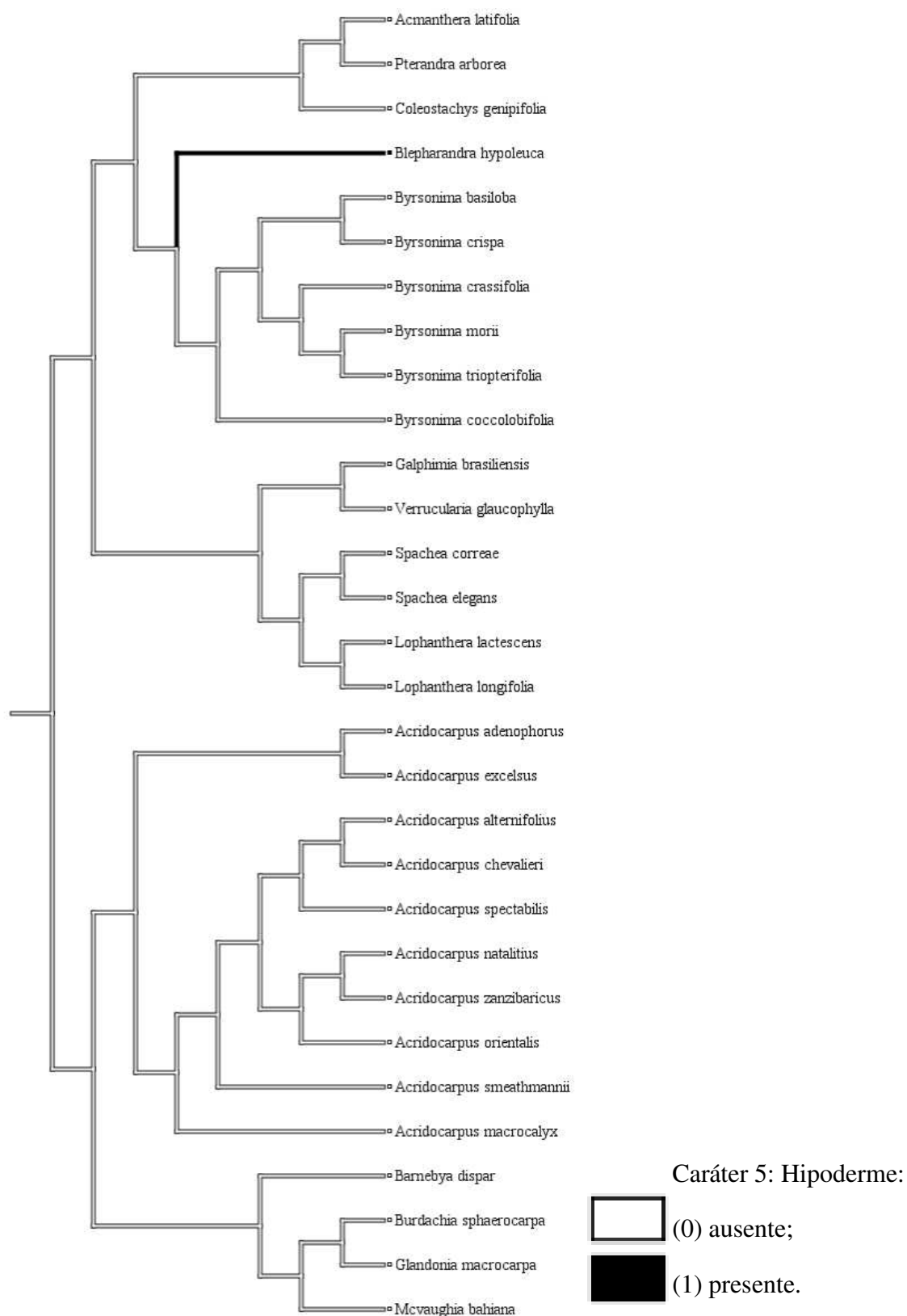


Figura 6. Mapeamento de caracteres anatômicos recuperados como prováveis sinapomorfias potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

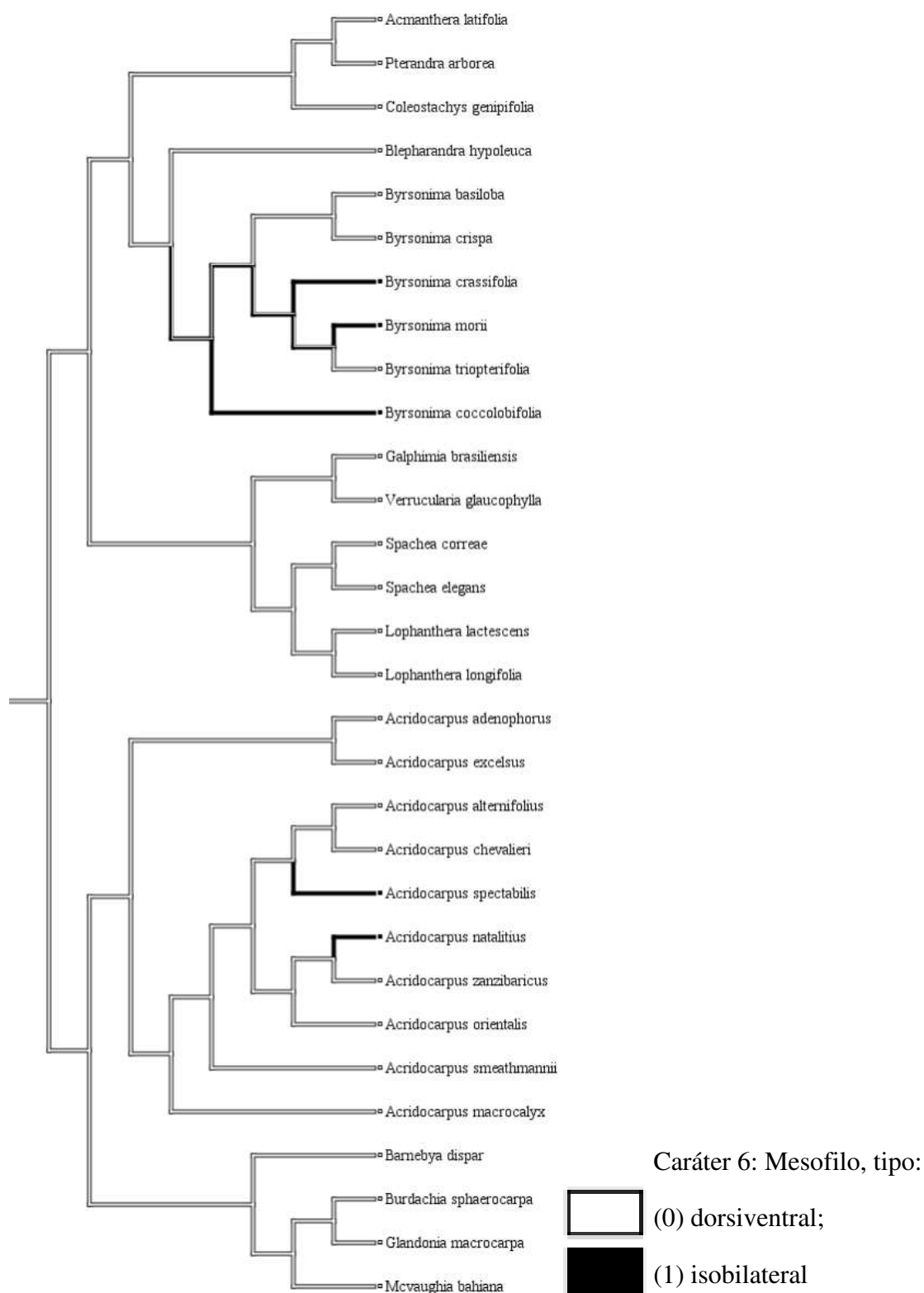


Figura 7. Mapeamento de caracteres anatômicos do mesofilo recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

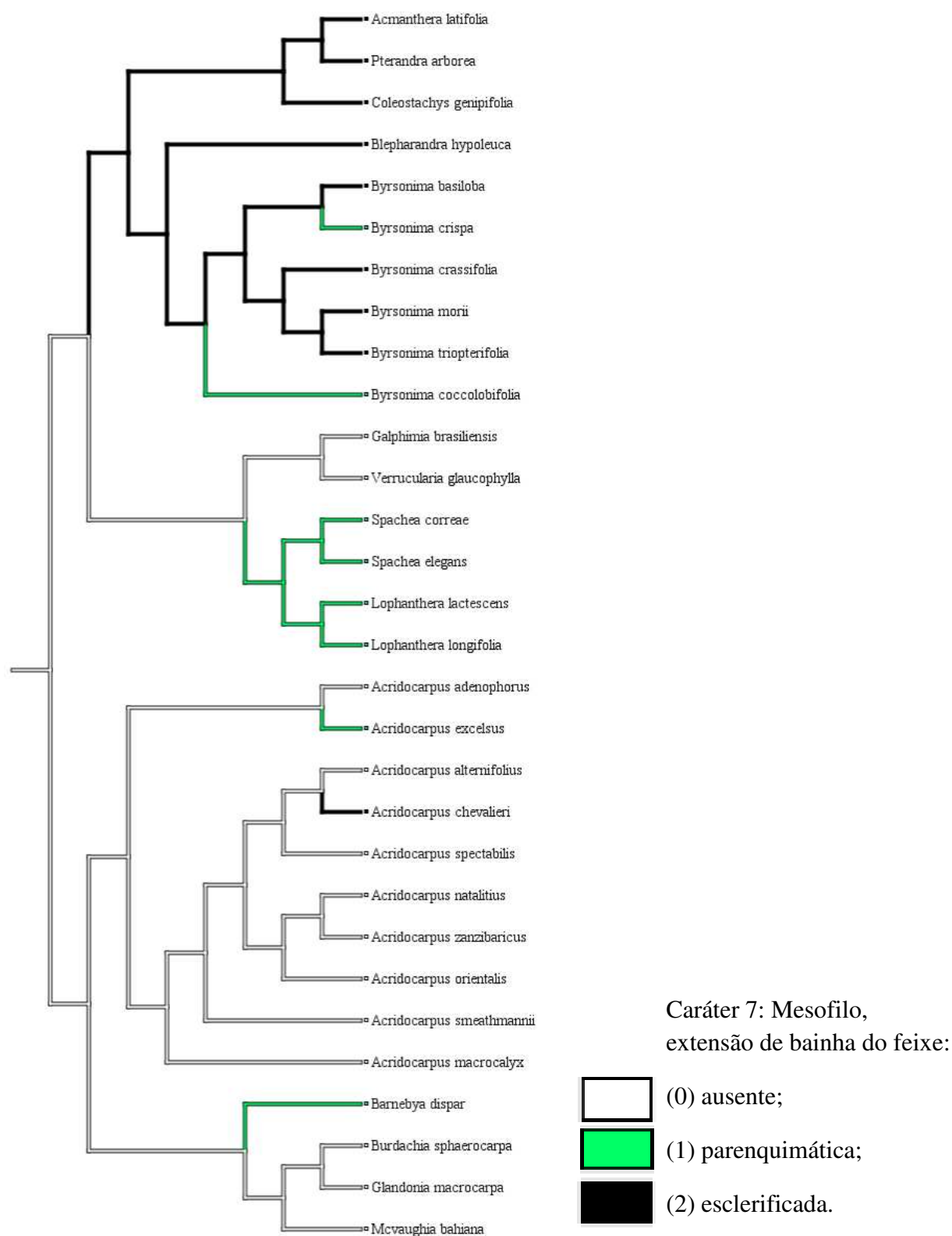


Figura 8. Mapeamento de caracteres anatômicos do mesofilo recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

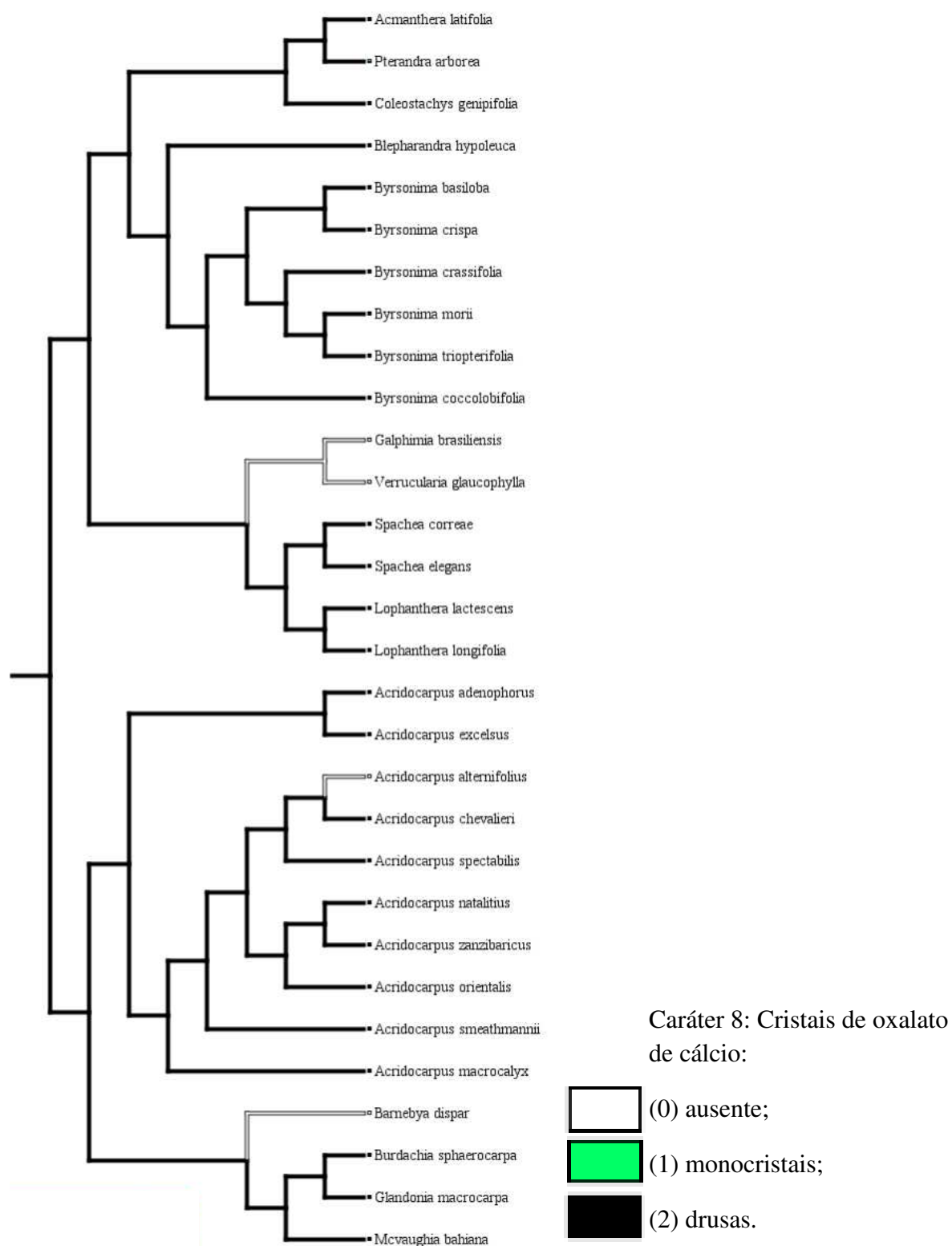


Figura 9. Mapeamento de caracteres anatômicos recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

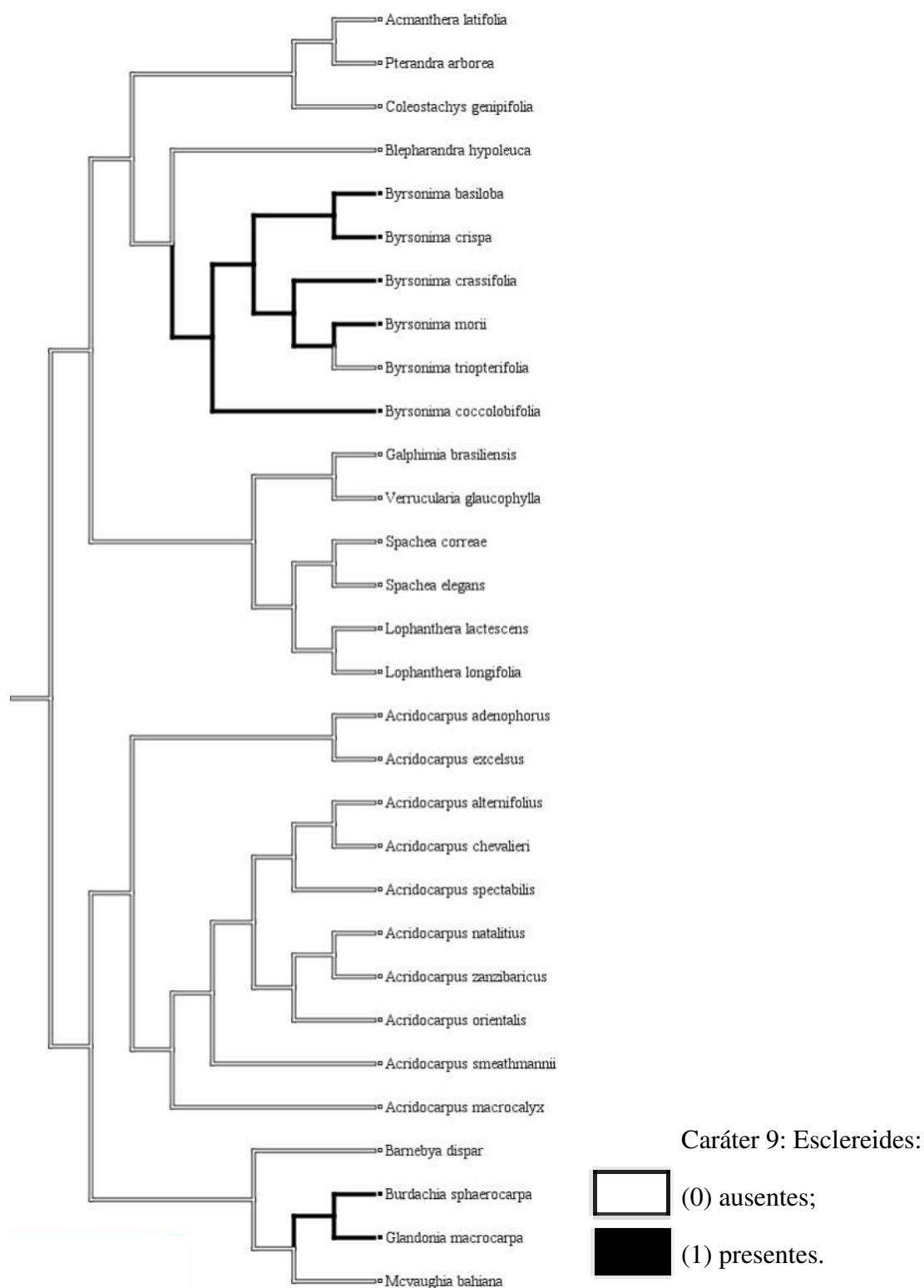


Figura 10. Mapeamento de caracteres anatômicos recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

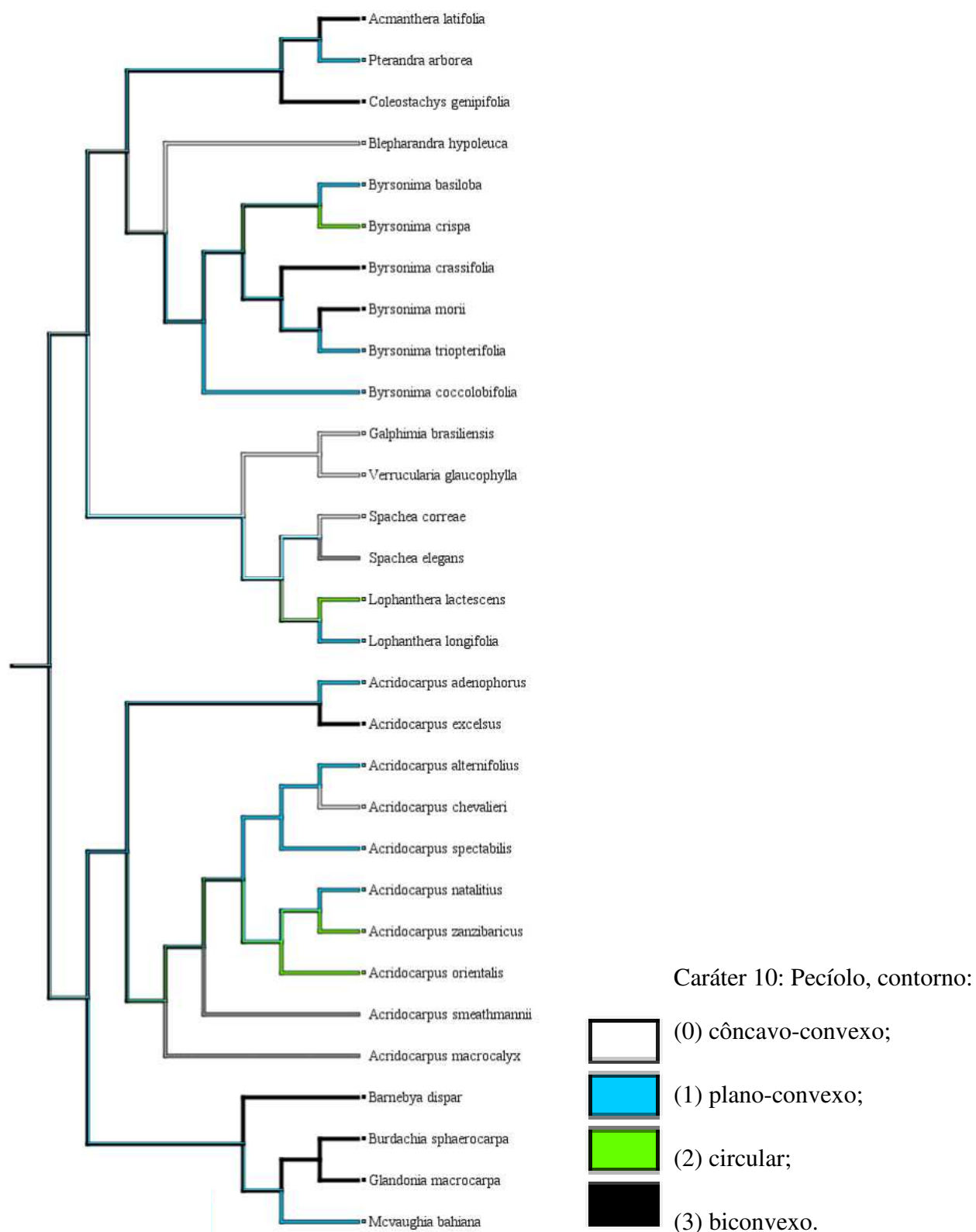


Figura 11. Mapeamento de caracteres anatômicos do pecíolo recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

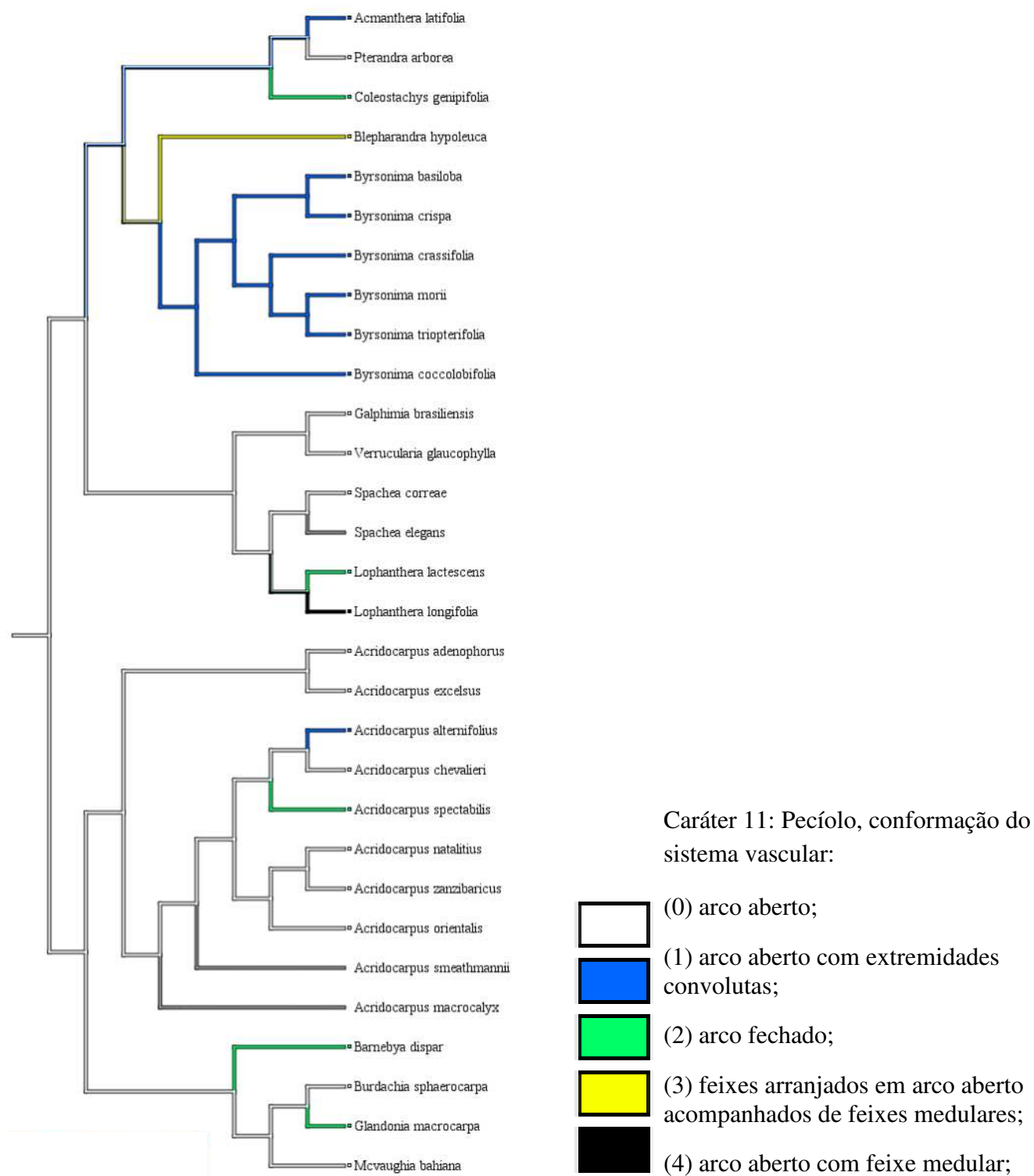


Figura 12. Mapeamento de caracteres anatômicos do pecíolo recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

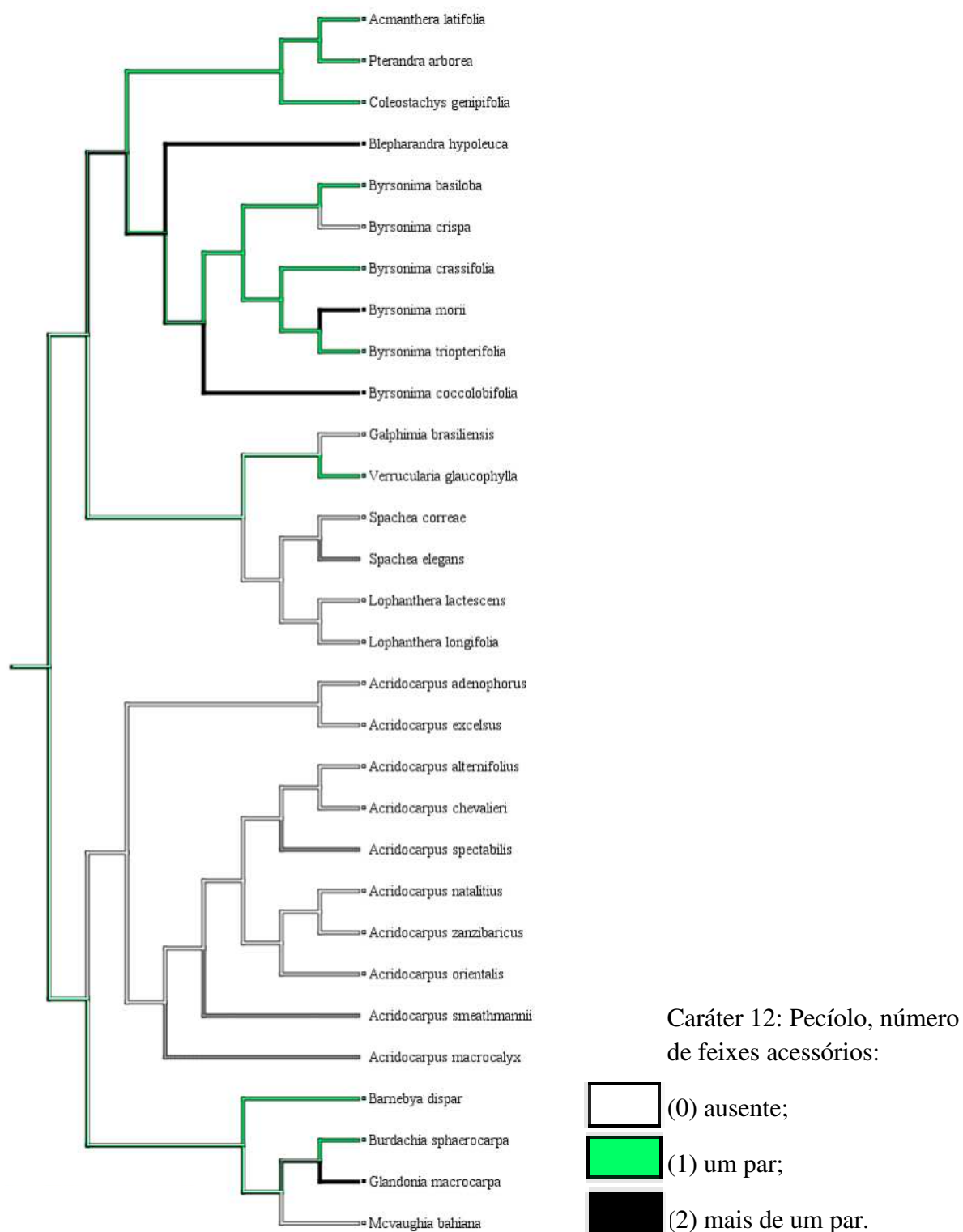


Figura 13. Mapeamento de caracteres anatômicos do pecíolo recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

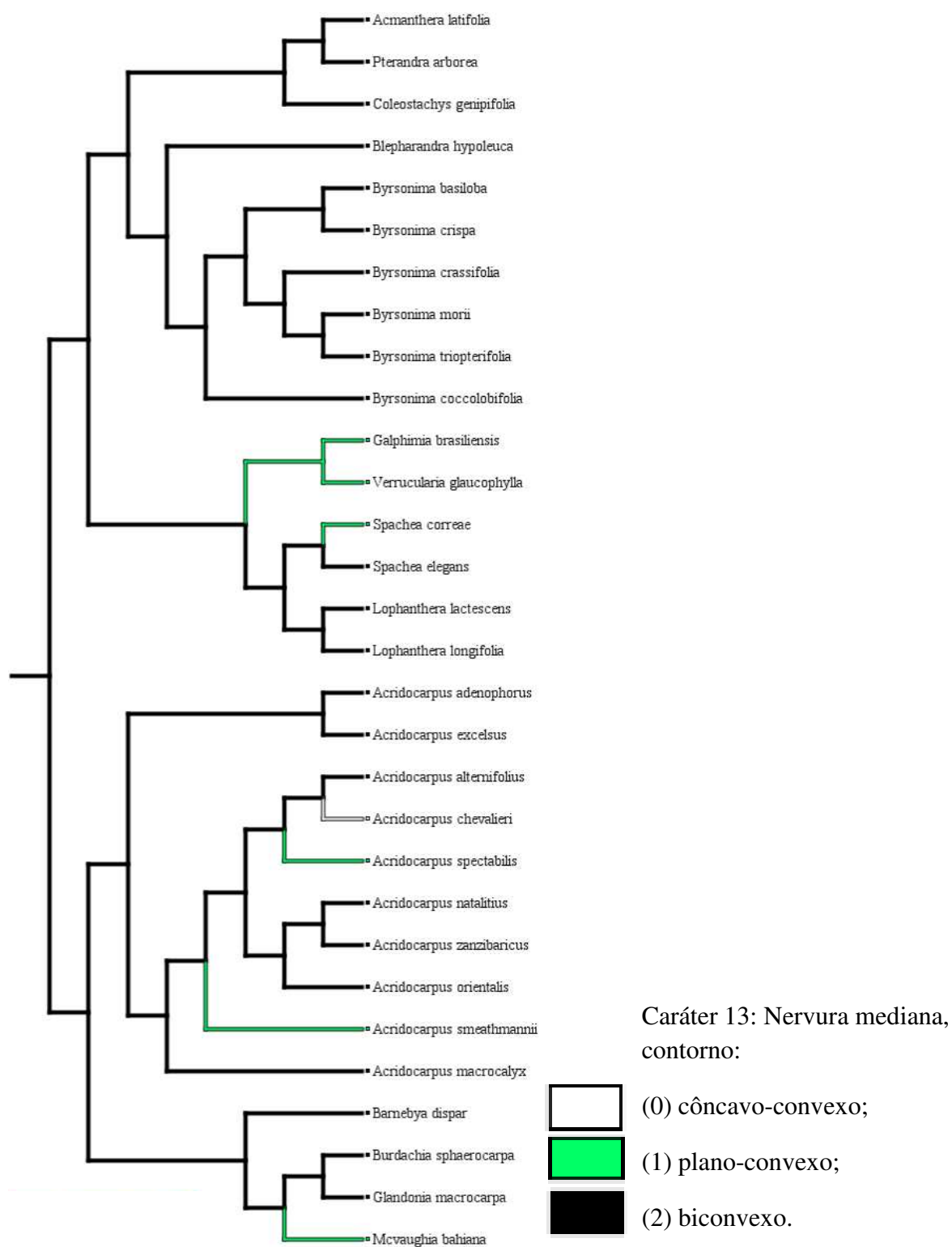


Figura 14. Mapeamento de caracteres anatômicos da nervura mediana recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

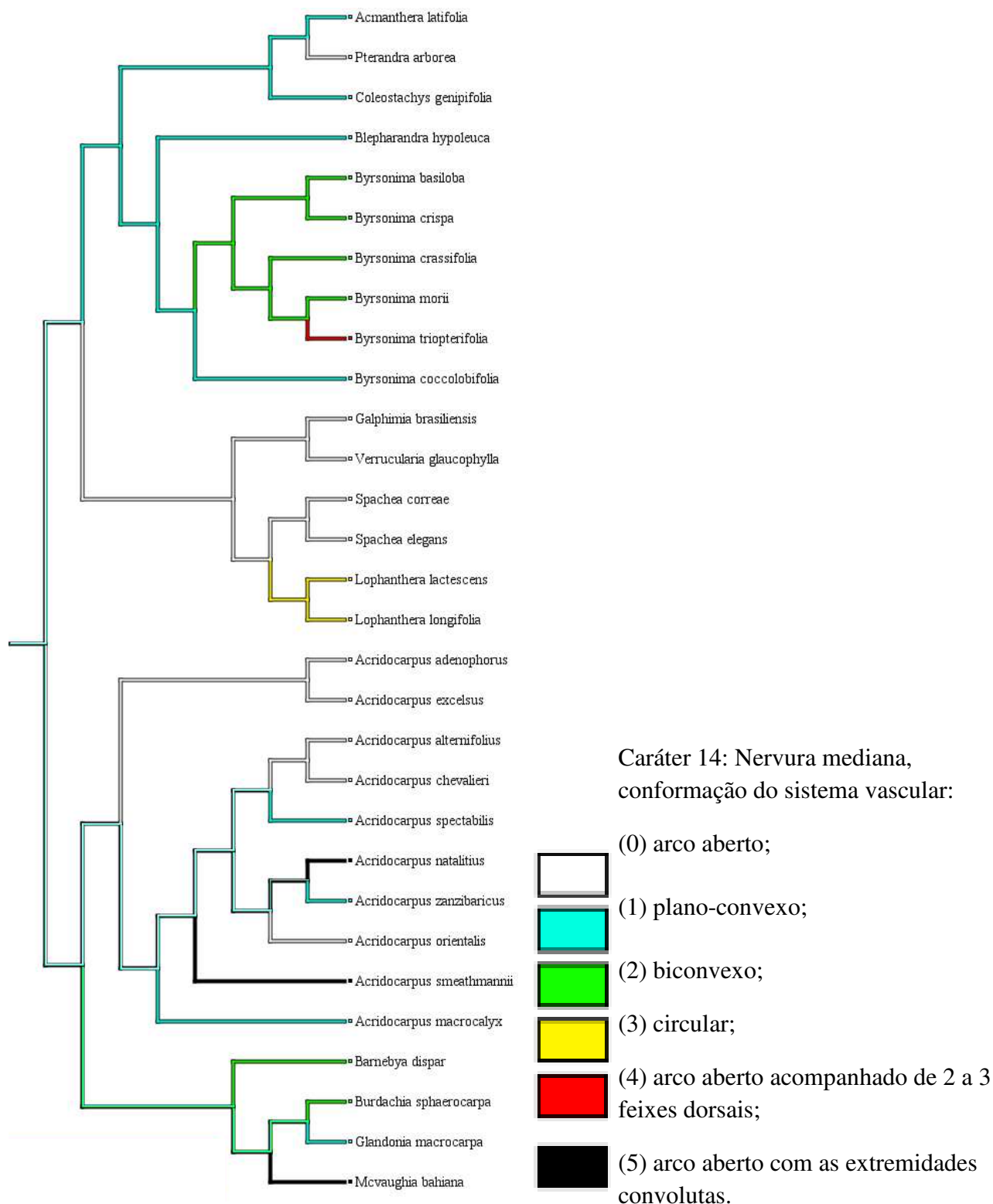


Figura 15. Mapeamento de caracteres anatômicos da nervura mediana recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

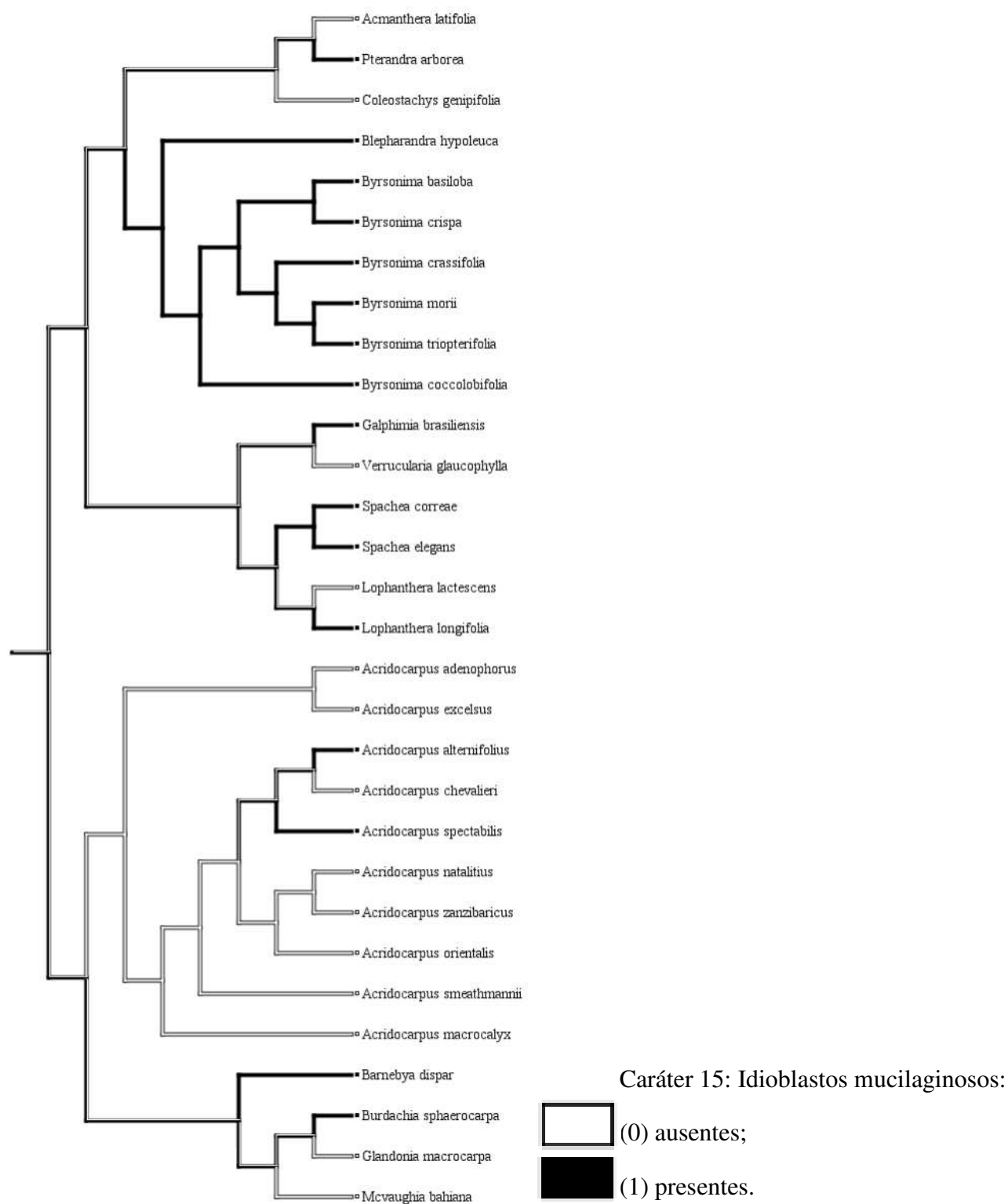


Figura 16. Mapeamento dos tipos de estruturas secretoras recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

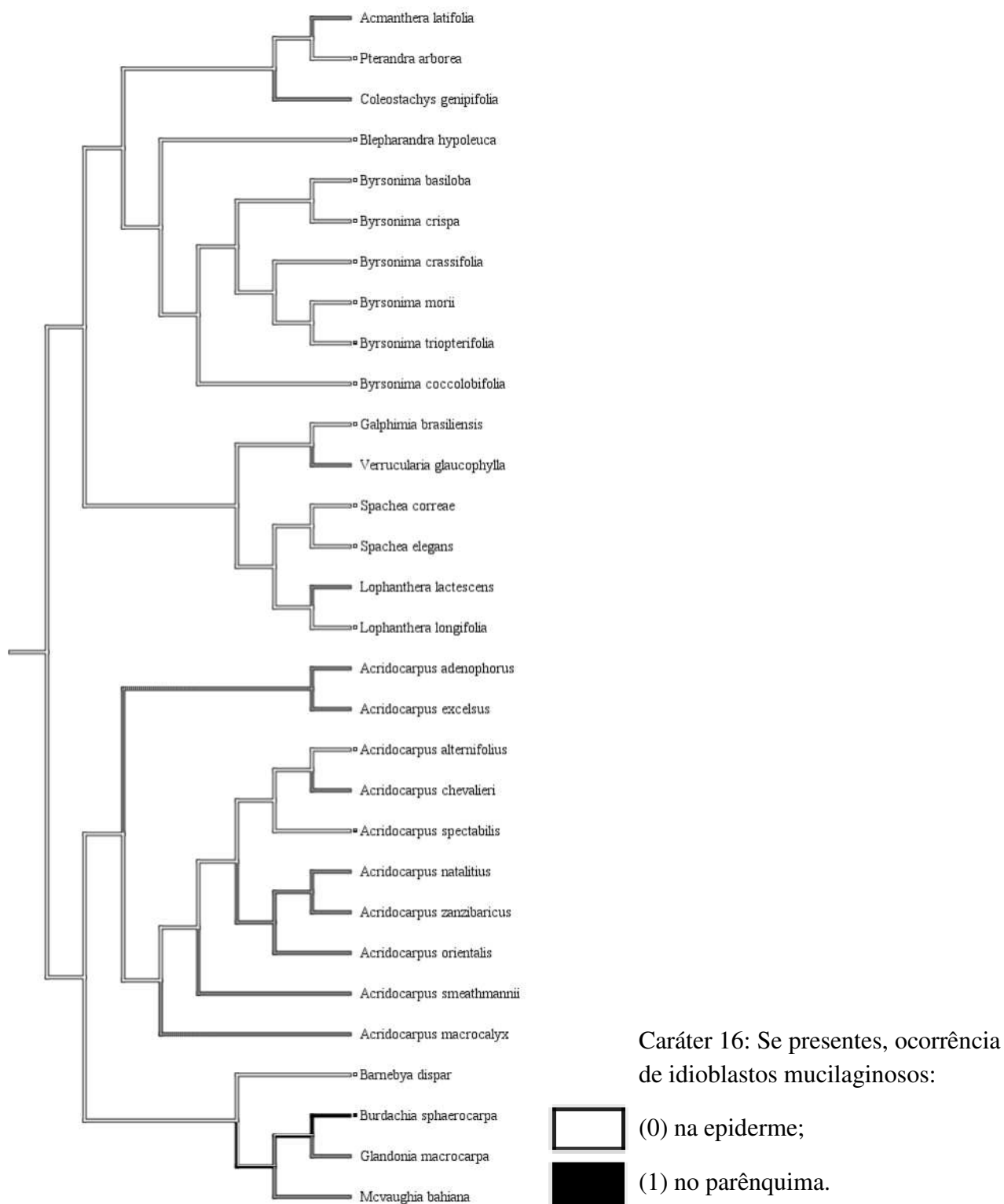


Figura 17. Mapeamento dos tipos de estruturas secretoras recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

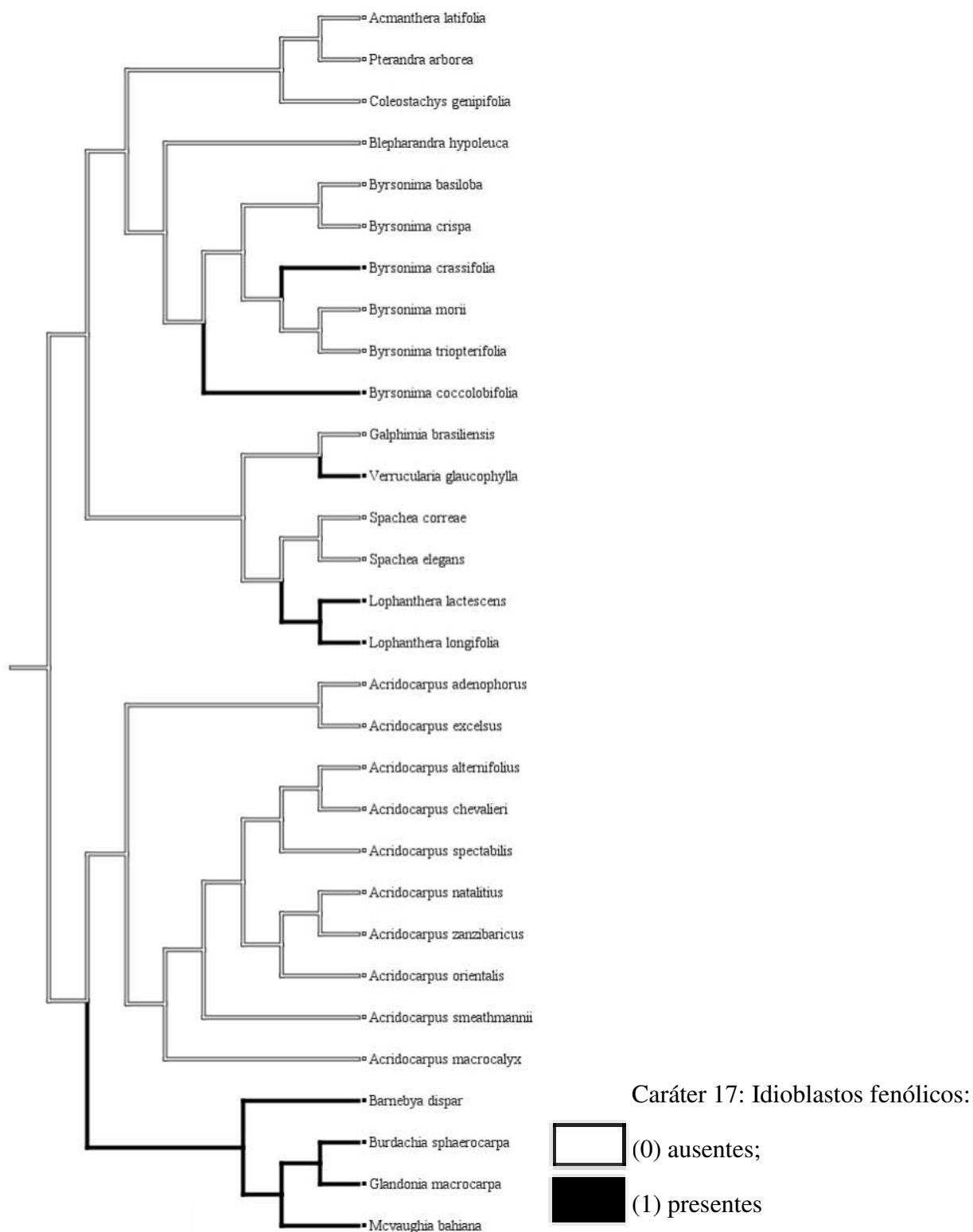


Figura 18. Mapeamento dos tipos de estruturas secretoras recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

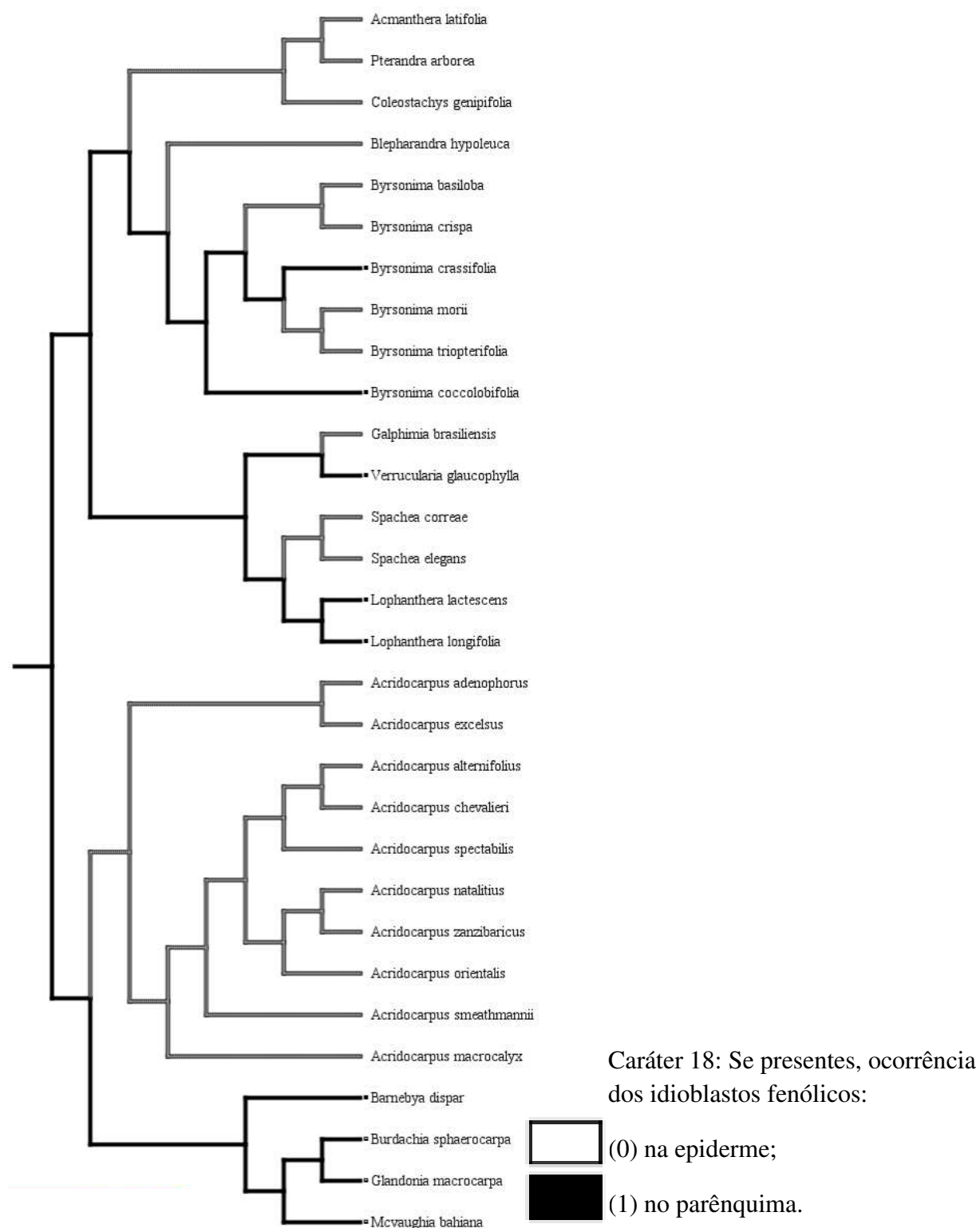


Figura 19. Mapeamento dos tipos de estruturas secretoras recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

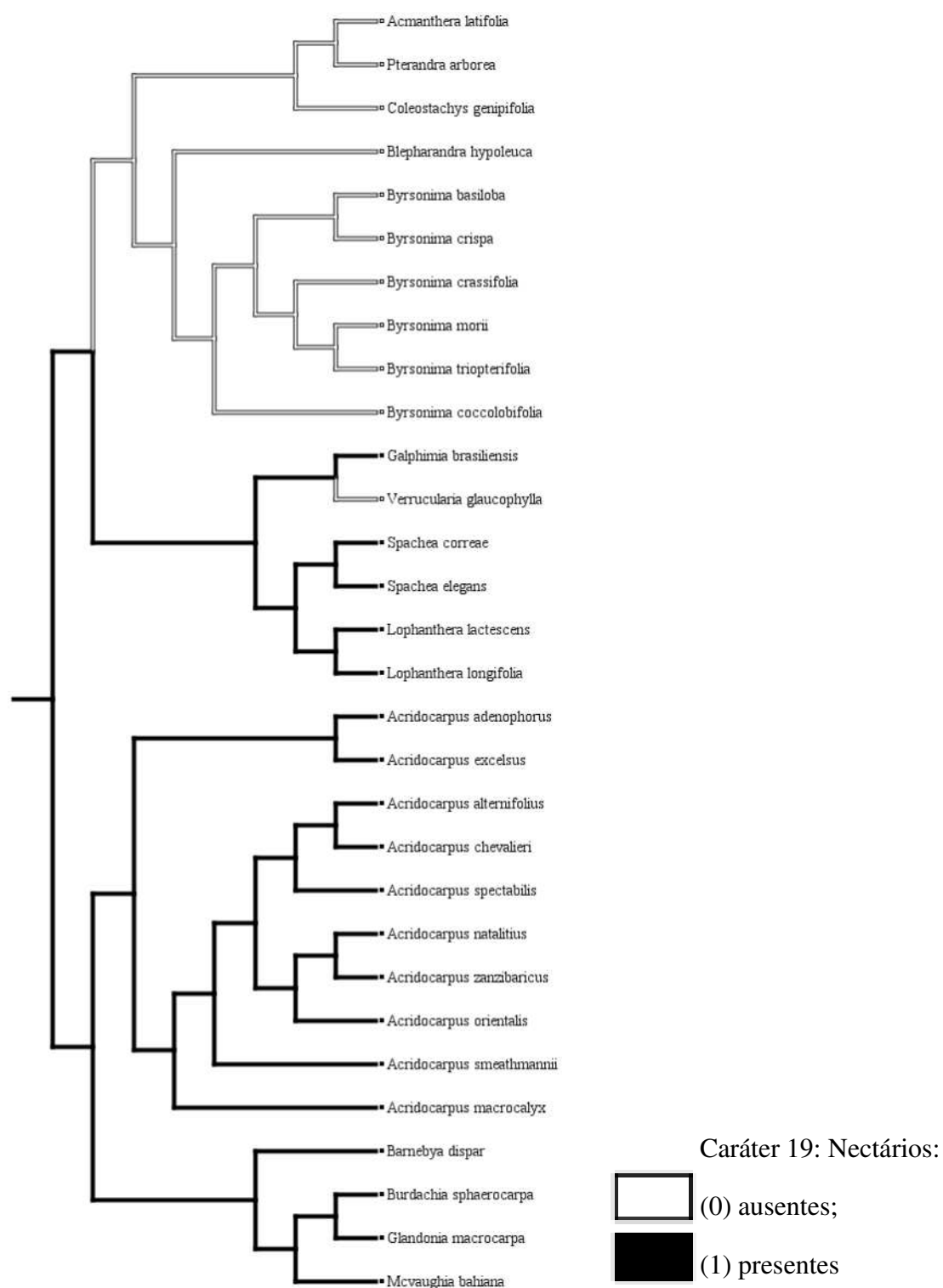


Figura 20. Mapeamento dos tipos de estruturas secretoras recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

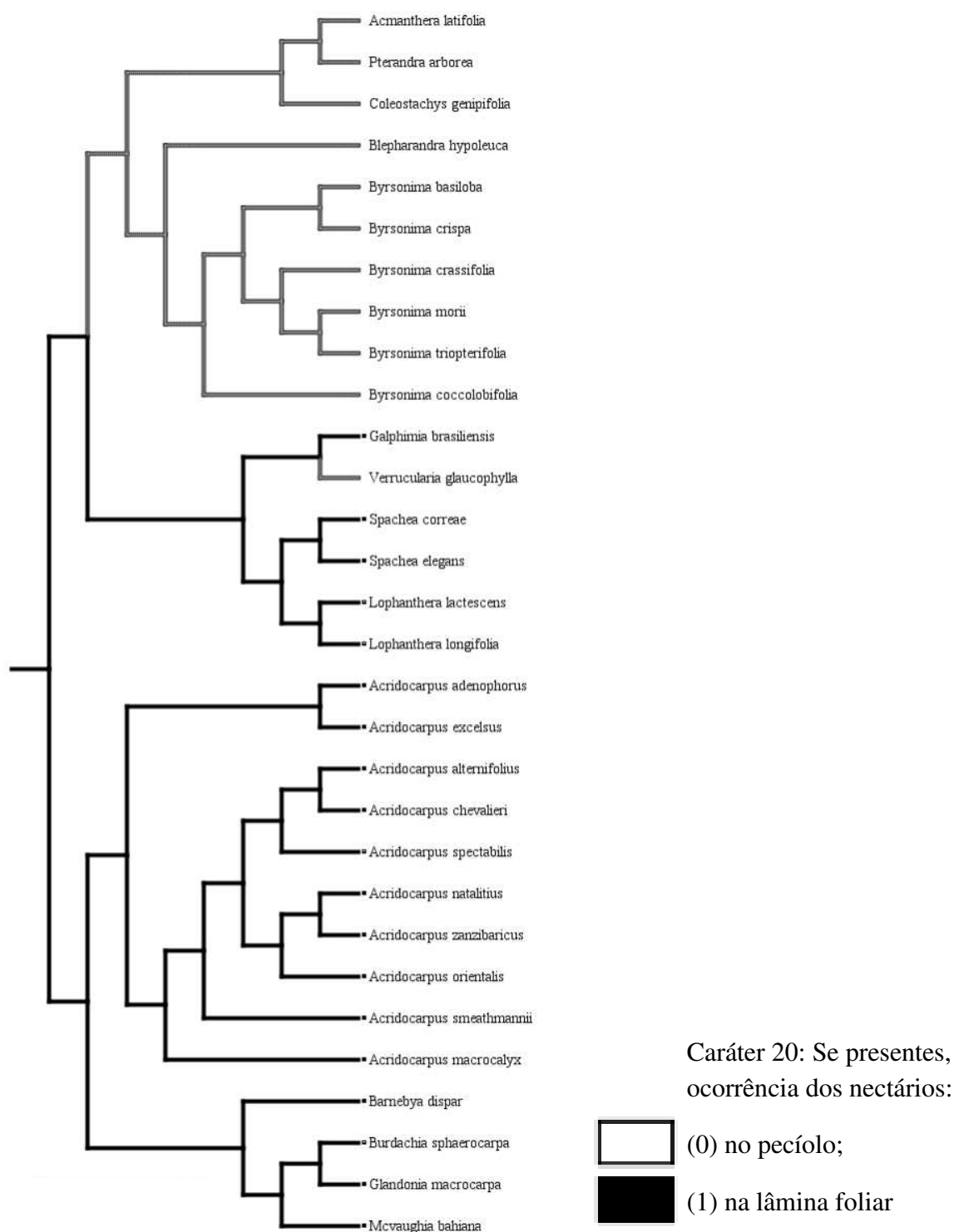


Figura 21. Mapeamento dos tipos de estruturas secretoras recuperados como prováveis sinapomorfias ou caracteres homoplásticos potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

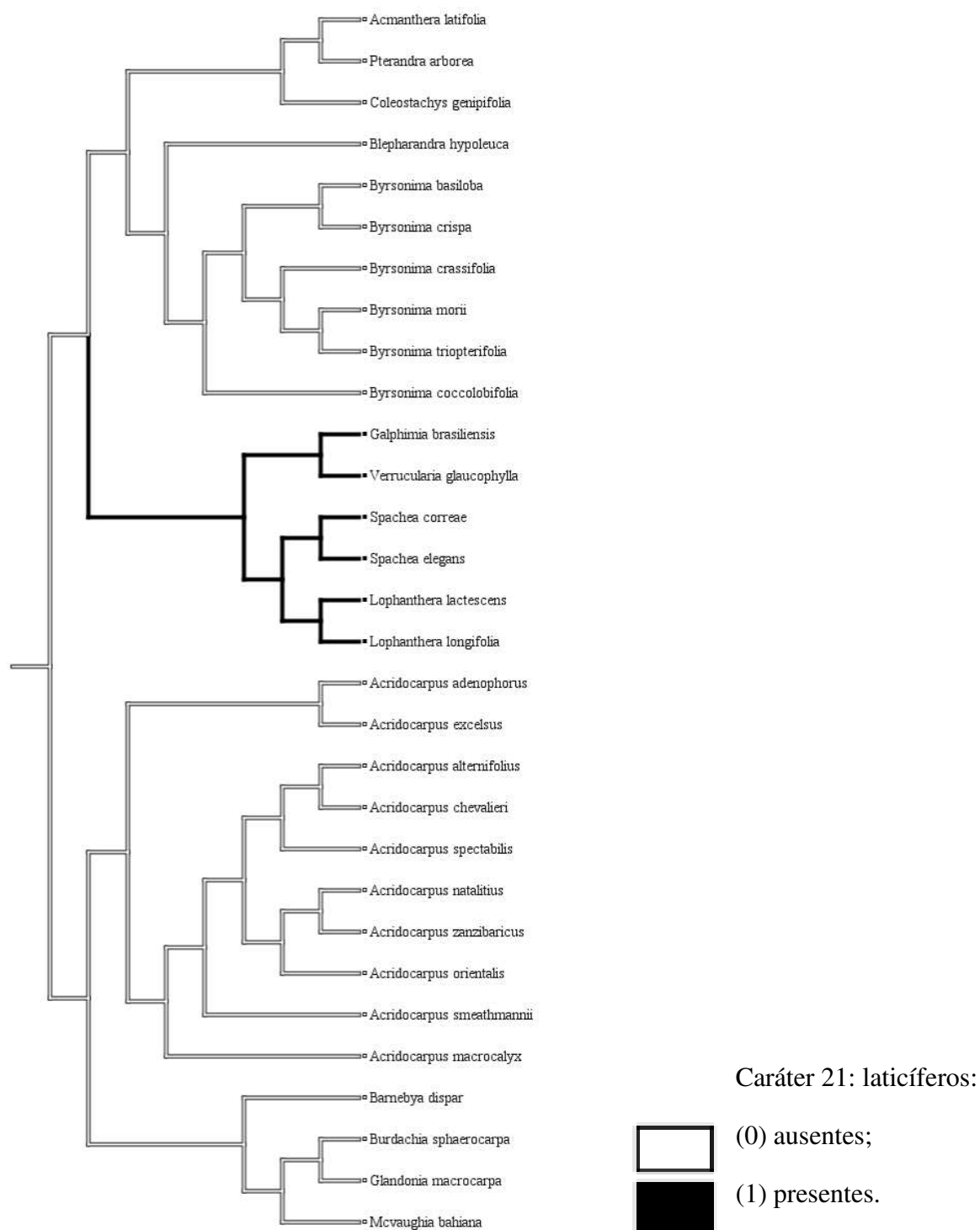


Figura 22. Mapeamento dos tipos de estruturas secretoras recuperados como prováveis sinapomorfias potencialmente úteis para a circunscrição de clados e táxons neste estudo.

DISCUSSÃO

Parte dos caracteres elencados foi útil para a circunscrição de gêneros, clados ou subclados, bem como distinção de espécies. Entretanto, por emergirem em ramos de grupos não relacionados filogeneticamente entre as linhagens basais, alguns caracteres podem representar homoplasias. A base de dados gerada também permitiu sugerir algumas possíveis sinapomorfias para táxons de clados basais, o que representa uma importante contribuição para futuros trabalhos de otimização de caracteres e sugestão de sinapomorfias que poderão corroborar a proposição da nova classificação de Malpighiaceae.

Embora sejam necessários estudos que apontam caracteres para justificar as relações de parentesco nas Malpighiaceae, essa abordagem ainda é pouco trabalhada na família. Assim, as sinapomorfias aqui encontradas reforçam a utilidade de estudos anatômicos numa abordagem filogenética e podem servir de subsídio para futuras investigações nas Malpighiaceae.

Caracteres anatômicos são reconhecidos como ferramentas para a taxonomia por fornecerem padrões que contribuem para diferenciar espécies, descrever gêneros e outros grupos taxonômicos (Solereder, 1908; Metcalfe, 1983; Metcalfe & Chalk 1979). Este potencial foi confirmado no presente trabalho e tem sido evidenciado para as Malpighiaceae, onde a anatomia foliar contribuiu para esclarecer as relações filogenéticas em *Amorimia* e gêneros relacionados, contribuindo para a recuperação de prováveis sinapomorfias em linhagens recentemente segregada na família (Mello et al., 2019).

A presença de epiderme com células papilosas (caráter 01, Fig. 2) e hipoderme descontínua (caráter 05, Fig. 6) foram caracteres que ocorrem isoladamente e destacam os gêneros *Verrucularia* e *Blepharandra*, respectivamente, dos demais gêneros amostrados na otimização de caracteres. Em *Verrucularia glaucophylla*, o primeiro caráter foi relatado por Vega (2002) e difere o gênero dos demais no subclado Galphimia. Mas, epiderme papilosa foi reportada recentemente em *Gladonia* e o caráter exclusivo em *Gladonia williamsii* contribuiu para distingui-la das demais espécies do gênero (Guesdon et al, 2019).

A presença de hipoderme reportada para *Blepharandra hypoleuca* e para *Diacidia aracaënsis* (Santos et al., Capítulo 1) reforça a similaridade entre os dois táxons corroborando a proximidade filogenética reportada pelas análises moleculares (Davis e Anderson, 2010). Folhas anfiestomáticas (caráter 02, Fig. 3) foram observadas apenas em *Acridocarpus spectabilis*, diferindo-a das demais espécies do gênero e dos demais grupos na filogenia. Embora não tenham sido encontradas referências sobre folhas anfiestomáticas em Malpighiaceae, esta característica foi descrita para plantas de *Byrsonima verbascifolia*

cultivadas *in vitro* (Vasconcelos-Filho, 2008), o que indica a existência de diversidade genética para expressão desta característica na família. *Acridocarpus spectabilis* é uma espécie endêmica das savanas do oeste da África, ambientes submetidos incêndios naturais. Assim, o surgimento de folhas anfiestomáticas nesta espécie pode ter sido selecionada em resposta aos fatores edáfico-climáticos das savanas, conforme reportado para os cerrados brasileiros (Elias et al., 2003; Proença e Sajo, 2007; Delgado et al., 2009).

A presença de monocristais exclusivamente em *Pterandra arborea* destaca a espécies das demais e pode ser considerada uma provável sinapomorfia para o gênero, tendo em vista a ocorrência deste caráter em mais outras três espécies amostradas no estudo de Santos et al. (Capítulo 1).

Células subsidiárias que recobrem as células-guarda nos estômatos (caráter 3) ocorrem em linhagens pouco relacionadas na filogenia, no subclado *Acmanthera* e no clado *Mcvaughioide*, entretanto este caráter pode ser utilizado para circunscrever estes grupos, diferenciando os outros clados das linhagens basais de *Malpighiaceae*. Esta característica foi mencionada e utilizada como distintiva para dois gêneros, *Banisteriopsis* e *Heteropterys*, linhagens derivadas e distantemente relacionadas em *Malpighiaceae* (Araújo et al., 2010). Assim, este caráter parece ter surgido pelo menos quatro vezes na família, podendo ser interpretado como uma provável homoplasia.

Esclereídes (caráter 9, Fig. 10) no pecíolo é uma característica comum em *Byrsonima*, visto que foi observada em todas as espécies estudadas no presente trabalho, bem como nas espécies avaliadas por Araújo et al. (2010) e por Silva (2014), o que reforça a utilidade deste caráter em diagnosticar o gênero. Cabe, entretanto, destacar que, esclereídes estavam ausentes apenas em *B. triopterifolia*, o que pode indicar uma condição basal para esta espécie no gênero, aproximando-a de um ancestral onde este caráter estava ausente. A presença de esclereídes no pecíolo de *Glandonia* e *Burdachia* do Clado *Mcvalghioide* observada no presente trabalho e nas pétalas de *Glandonia* é um caráter que demonstra proximidade entre estes gêneros e corrobora os registros de (Gates 1982; Davis e Anderson, 2010; Guesdon et al, 2019, Almeida et al., 2019).

A conformação do sistema vascular do pecíolo em arco aberto com as extremidades convolutas (caráter 11, Fig. 12) foi um caráter destacado como comum no gênero *Byrsonima* dos demais táxons amostrados no presente trabalho, concordando com as descrições anatômicas de *Byrsonima* (Araújo et al., 2010; Silva, 2014). Embora este mesmo tipo de conformação do sistema vascular tenha sido registrado em *Acmanthera latifolia* e

Acridocarpus alternifolius, é um estado de caráter que distingue *Byrsonima* dos grupos irmãos, podendo ser indicado como uma possível sinapomorfia para neste nível hierárquico.

Os caracteres otimizados relativos aos idioblastos (caracteres 15, 16, 17 e 18; Fig. 16-19) foram informativos para justificar as relações filogenéticas entre os grupos aqui estudados. A presença de idioblastos mucilaginosos na epiderme (caráter 16, Fig. 17) corrobora a proximidade dos gêneros no subclado *Byrsonima*, e esta hipótese é reforçada pela presença deste caráter em todas as espécies avaliadas de *Diacidia* (Santos et al., capítulo 1). Idioblastos fenólicos localizados nas células epidérmicas (caráter 18, Fig. 19) ocorrem exclusivamente no clado *Mcvaughioide* e podem ser apresentados como caracteres potencialmente sinapomórficos. A presença de idioblastos fenólicos foi recuperada como uma característica informativa para o clado *Malpighioide* e destacou-se como uma provável sinapomorfia para o subgênero *Uncina* de *Amorimia* (Mello et al., 2019).

Os nectários foliares (caracteres 19 e 20, Figs. 20, 21) foram significativos para destacar clados, gêneros e distinguir espécies. Este caráter é amplamente usado na literatura para a taxonomia de *Malpighiaceae* e foi descrito para diversos táxons (Anderson, 1978; 1997; Anderson e Gates, 1981; Anderson e Davis, 2006), sendo importante para a construção de chaves de identificação (Anderson e Gates, 1981) e recuperação de padrões morfoanatômicos para explicar as relações filogenéticas (Anderson e Davis, 2006, 2013). O grupo irmão de *Malpighiaceae*, as *Elatinaceae* Dumort., possui glândulas foliares com morfologia semelhante aos gêneros de *Malpighiaceae* (Davis e Chase, 2004), embora sejam necessários estudos anatômicos para confirmar a identidade destas glândulas em *Elatinaceae*. Assim, mediante similaridade das glândulas foliares entre as duas famílias, é sugerido que o ancestral comum tenha apresentado tais glândulas e esta hipótese configura este caráter como uma provável sinapomorfia. Este caráter pode ter sido perdido nos subclados *Acmanthera* e *Byrsonima* e somente no gênero *Verrucularia* A. Juss. do subclado *Galphimia*. Nas linhagens derivadas, a presença de nectários foi testada e considerada como um caráter filogeneticamente informativo em *Amorimia* W.R. Anderson e gêneros relacionados (Mello et al., 2019). Portanto, ausência de nectários pode contribuir para circunscrever os grupos aqui estudados, já, a base de dados sobre a presença e a posição (no pecíolo, na lâmina foliar) nas linhagens basais são potencialmente úteis para as futuras interpretações taxonômicas e filogenéticas em *Malpighiaceae*.

Para o subclado *Galphimia*, a presença de laticíferos (caráter 21, fig. 22) é descrita por Vega (2002) como uma sinapomorfia para o grupo e, novamente justifica o clado formado pelos demais *Byrsonimoides*, aqui descritos como não latescentes. Ainda, a

presença deste caráter foi mencionada recentemente em linhagens mais derivadas e pouco relacionadas, especificamente no gênero *Stigmaphyllon* A. Juss. (clado *Stigmaphylloide*) e no grupo que divergiu do gênero *Tetrapteryx* (clado *Tetrapteryx strictu sensu*), nas *Malpighiaceae* considerado uma homoplasia que tenha surgido pelo menos umas três vezes na família (Pace et al., 2019).

Os caracteres relativos ao tipo de mesofilo (4, Fig. 5) e presença de cristas estomáticas (6, Fig. 7) foram úteis para distinguir espécies de um determinado gênero e elaborar de chaves de identificação em *Malpighiaceae* (Araújo et al., 2010; Silva, 2014), mas são pouco informativos filogeneticamente e a distribuição dos seus estados de caráter não esclarece as relações de parentesco nas linhagens aqui amostradas no presente trabalho, semelhante resultado foi obtido para *Amorimia* e grupos relacionados, onde esses caracteres também não foram significativos para interpretações filogenéticas (Mello et al., 2019).

A extensão de bainha dos feixes laterais (caráter 7, Fig. 8) foi significativa para recuperar padrões anatômicos nos subclados *Acmanthera* e *Galphimia* amostrados, sendo bainha esclerificada em *Acmanthera* e parenquimática em *Galphimia*. Já, a ausência de extensão de bainha do feixe pode ser atribuída a uma provável sinapomorfia no clado *Mcvaughioide*, resultado semelhante ao observado em *Mcvaughia* (Almeida et al., 2019) e *Glandonia* (Guesdon et al., 2019). Em *Acridacurpus* e *Byrsonima* a presença e tipo de bainha do feixe lateral podem contribuir para de distinguir espécies.

Os caracteres do pecíolo (10 e 12, figs. 11 e 13) e nervura mediana (13 e 14, figs. 14 e 15) são pouco informativos para uma abordagem filogenética. Entretanto, apresentam-se promissores para distinguir gêneros em *Malpighiaceae*, como já reportado para representantes de grupos basais na família, como: *Byrsonima* do clado *Byrsonimoide* (Araújo et al., 2010; Silva, 2014; Ferreira et al., 2015); de grupos mais derivados do clado *Stigmaphylloide*, como: *Banisteriosopsis* C.B.Rob ex. Small. (Araújo et al., 2010), *Camarea* A.St.-Hill. (Mamede, 1993) e *Stigmaphyllon* (Guimarães et al., 2016); e *Heteropteryx* Kunth. do clado *Heteropteryx* (Araújo et al., 2010).

Os caracteres anatômicos otimizados neste trabalho, permitiram recuperar prováveis sinapomorfias para alguns gêneros, os quais poderão contribuir para a elaboração de um sistema de classificação taxonômico das *Malpighiaceae*. Os padrões identificados também poderão servir de base de caracteres anatômicos das folhas para orientar investigação em futuros trabalhos em outros clados de *Malpighiaceae*.

CONCLUSÕES

Os padrões anatômicos aqui avaliados possibilitaram a distinção de espécies e podem contribuir para circunscrever gêneros, clados ou subclados em Malpigiaceae, especialmente nas linhagens basais da família. Os caracteres relativos às estruturas secretoras, como: a presença e ocorrência de nectários; presença, ocorrência e tipos de idioblastos secretores e presença de laticíferos, foram informativos e puderam ser recuperados como prováveis sinapomorfias para os grupos amostrados. Os caracteres relacionados a epiderme, ao pecíolo e à nervura mediana representam homoplasias nas linhagens avaliadas, sendo pouco informativos numa abordagem filogenética em Malpighiaceae, mas podem contribuir para distinguir espécies. Assim, esses achados podem ser atribuídos em futuros estudos anatômicos numa abordagem filogenética em Malpighiaceae e, contribuem para atestar o grau de utilidade taxonômica de caracteres anatômicos na família.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Almeida R.F.; Guesdon I.R.; Pace M.R.; Meira R.M. 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.
- Anderson W.R. 1978 [“1977”]. Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. *Leandra* 7: 5–18.
- Anderson C.; 1997. Monograph of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Systematic Botany Monography* 51:1-313.
- Anderson W.R.; Davis C.C. 2006. Expansion of *Diplopterys* at the expense of *Banisteriopsis* (Malpighiaceae). *Harvard Papers in Botany* 11: 1-16.
- Anderson W.R.; Davis C.C. 2013. Combination of *Mascagnia* and *Triopterys* (Malpighiaceae). *Memoirs of the New York Botanical Garden* 108: 191-203.
- Anderson W.R.; Gates B.; 1981. *Barnebya*, a new genus of Malpighiaceae from Brazil. *Brittonia* 33: 275-284.
- Araújo J.S.; Azevedo A.; Silva L.C.; Meira R.M.S.A. 2010. Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286:117–131.
- B.F.G.; 2018. Brazilian Flora 2020: Innovation and collaboration to meet Target 1 of the Global Strategy for Plant Conservation (GSPC). *Rodriguésia* 69: 1513–1527.
- Davis C.C.; Bell C.D.; Fritsch P.W.; Mathews S. 2002. Phylogeny of *Acridocarpus* - *Brachylophon* (Malpighiaceae): implications for Tertiary tropical floras and Afroasian biogeography. *Evolution* 56: 2395-2405.

- Davis C.C.; Chase M.W. 2004. Elatinaceae are sister to Malpighiaceae; Peridiscaceae belong to Saxifragales. *American Journal of Botany* 91: 262-273.
- Davis C.C.; Anderson W.R. 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* 97: 2031–2048.
- Davis C.C.; Bell C.D.; Fritsch P.W.; Mathews S. 2002. Filogenia de *Acridocarpus-Brachylophon* (Malpighiaceae): implicações para floras tropicais terciárias e biogeografia afroasiana. *Evolução* 56: 2395-2405.
- De Pinna M.G.G. 1991. Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.
- Delgado M.N.; Azevedo A.A.; Valente G.E.; Kasuya M. C. M. 2009. Morfo-anatomia comparada de espécies da subtribo Coutoubeinae (Chironieae-Gentianaceae). *Acta Botanica Brasilica* 4: 956-967.
- Elias, S. R.; Assis, R. M.; Stacciarini-Seraphin, E.; Rezende, M. H. (2003). Anatomia foliar em plantas jovens de *Solanum lycocarpum* A. St.-Hil.(Solanaceae). *Brazilian Journal of Botany* 26: 169-174.
- Ferreira C.S.; Carmo W.S.; Graciano-Ribeiro D.; Oliveira J.M.F.; Melo R.B.; Franco A. C. 2015. Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amazonica* 45: 337–346.
- Gates B. 1982. *Banisteriopsis* and *Diplopterys* (Malpighiaceae). *Flora Neotropica Monograph* 30: 1–237.
- Guesdon I.R.; Amorim A.M.; MEIRA R.M.S.A. 2018. The hydrochorous Amazonian genus *Glandonia* (Malpighiaceae): new records, morphoanatomy updates and taxonomic contributions. *Phytotaxa* 345: 13-25.
- Guimarães A.L.A.; Costa R.P.C; Cabral L.M.; Vieira A.C.M. 2016. Comparative anatomy and chemical analysis of the vegetative organs of three species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Flora* 224: 30–41.
- Johansen D.A. 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Books, New York.
- Judd W.S.; Campbell C.S.; Kellogg E.A.; Stevens P.F. 2009. *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. 3 ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Maddison W.P.; Maddison D.R.; 2009. A modular system for evolutionary analysis, version 3.0. <http://www.mesquiteproject.org>
- Mamede M.C.H. 1993. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Camarea* (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 7: 3–19
- Mello A.C.M.P.; Almeida R.F.; Amorim A.M.A.; Oliveira D.M.T. 2019. Leaf structure in *Amorimia* and closely related Neotropical genera and implications for their systematics and leaf evolution in Malpighiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 191: 102-127.

- Metcalf C.R.; Chalk L. 1950. Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Clarendon Press, Oxford.
- O'Brien T.P.; Mccully M.E. 1981. The study of plant structure: principles and selected methods. Termarcaphi Pty, Melbourne.
- Pace M.R.; Cunha Neto I.L.; Santos-Silva L.N.; Melo-de-Pinna G.F.; Acevedo-Rodríguez P.; Almeida R.F.; Amorim A.; Angyalossy V. 2019. First report of laticifers in lianas of Malpighiaceae and their phylogenetic implications. American Journal of Botany 106: 1156-1172.
- Proença S.L.; Sajo, M.D.G. 2007. Anatomia foliar de bromélias ocorrentes em áreas de cerrado do Estado de São Paulo, Brasil. Acta Botanica Brasilica 3: 657-673.
- Santos J.V.C.; Araújo J.S.; Meira R.M.S.A. Contribuições da anatomia foliar para taxonomia de Byrsonimoide: reconhecendo caracteres úteis para distinguir táxons em Malpighiaceae. Capítulo 1. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa.
- Santos J.V.C.; Guesdon I.R.; Amorim A.M.A.; Meira R.M.S.A. Capítulo 2. Anatomia foliar de *Acridocarpus* Guill. & Perr. (Malpighiaceae): aplicações taxonômicas e ecológicas. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal de Viçosa.
- Sereno P.C. 2007. Logical basis for morphological characters in phylogenetics. Cladistics 23: 565–587.
- Silva L.N.N.S. 2014. Aspectos da anatomia foliar de espécies de *Byrsonima* Rich ex Kunth (Malpighiaceae A. Juss) ocorrentes em diferentes tipos de vegetação no Estado da Bahia. Dissertação de Mestrado, Universidade Estadual de Santa Cruz.
- Smith F.H.; Smith E.C. 1942. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. American Journal of Botany 29: 464–471.
- Solereider H.; 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons, vol I. Claredon, Oxford.
- Vasconcelos-Filho S.C. 2008. Caracterização anatômica e histoquímica das folhas, calogênese e fitoquímica dos calos de murici [*Byrsonima verbascifolia* (L.) Rich. ex Juss]. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa.
- Vega, A.S.; Castro M.A.; Anderson W.R. 2002. Occurrence and phylogenetic significance of latex in the Malpighiaceae. American Journal of Botany 89: 1725-1729.

CONCLUSÕES GERAIS

Os caracteres anatômicos descritos no presente trabalho foram informativos para a delimitação de espécies, gêneros e, especialmente, de grupos ainda informais reconhecidos em Malpighiaceae. Dentre estes caracteres, merecem destaque as estruturas secretoras foliares. A presença e a posição dos nectários; a ocorrência e tipos de idioblastos secretores e presença de laticíferos, foram informativos e puderam ser recuperados como prováveis sinapomorfias nas linhagens basais de Malpighiaceae, podendo também ser subsídios numa abordagem filogenética para linhagens mais derivadas da família em futuros estudos.

Os caracteres relacionados a epiderme (tipos de tricomas e presença e localização dos estômatos), pecíolo (contorno, conformação do sistema vascular e quantidade de feixes acessórios) e nervura mediana (contorno e conformação do sistema vascular) representam homoplasias nas linhagens avaliadas, sendo pouco informativos numa abordagem filogenética em Malpighiaceae. Entretanto, estes caracteres podem contribuir para distinguir espécies na família.

A presença de folhas ericoides, densidade de tricomas, epiderme com células altas e mesofilo compacto são caracteres xeromórficos observados nas espécies de *Acridocarpus* que podem ter sido selecionados em resposta as condições de déficit hídrico e alta luminosidade, condições típicas dos ambientes de ocorrência das espécies. Estes achados corroboram as hipóteses da história biogeográfica quanto aos eventos de dispersão e diversificação relacionados ao aumento de áreas áridas na África.

Por fim, os caracteres anatômicos aqui elencados permitiram a elaboração de matrizes binárias e multiestado, assim como chaves de identificação para as espécies estudadas e, representam uma base de dados para novas abordagens no intuito de contribuir para a elaboração de um novo sistema de classificação para as Malpighiaceae.