

Leyde Nayane Nunes dos Santos Silva

**Anatomia foliar em um contexto filogenético de
Mascagnia (Bertero ex DC) Bertero
(Malpighiaceae) e gêneros segregados**

**Leaf anatomy in a phylogenetic context of *Mascagnia* (Bertero
ex DC) Bertero genera segregated**

Alicia anisopetala W. R. Anderson

São Paulo

2020

Leyde Nayane Nunes dos Santos Silva

Anatomia foliar em um contexto filogenético de *Mascagnia* (Bertero ex DC) Bertero (Malpighiaceae) e gêneros segregados

Leaf anatomy in a phylogenetic context of *Mascagnia* (Bertero ex DC) Bertero genera segregated

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Doutor em Botânica, na Área de Ciências Biológicas.

Orientador(a): Gladys Flávia de A. Melo de Pinna

Coorientador: André M. Amorim (UEFS)

São Paulo

2020

Ficha Catalográfica

SANTOS-SILVA, LEYDE NAYANE NUNES
DOS, 2020

ANATOMIA FOLIAR EM UM CONTEXTO FILOGENÉTICO
DE *MASCAGNIA* (BERTERO EX DC.) BERTERO
(MALPIGHIACEAE A. JUSS.) E GÊNEROS SEGREGADOS

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências
da Universidade de São Paulo. Departamento de
Botânica.

1. Glândulas 2. Coléteres 3. Homoplasias
morfoanatômicas.

Universidade de São Paulo. Instituto de
Biociências. Departamento de Botânica.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).
Orientador(a)

Dedico este trabalho
a todos os que lutam por seus objetivos
em uma época sombria na ciência brasileira, na busca por sabedoria.

Epígrafe

"Ainda que eu falasse as línguas dos homens e dos anjos, e não tivesse amor, seria como o metal que soa ou como o sino que tine. E ainda que tivesse o dom de profecia, e conhecesse todos os mistérios e toda a ciência, e ainda que tivesse toda a fé, de maneira tal que transportasse os montes, e não tivesse amor, nada seria."

1 Coríntios 13:1,2

Agradecimentos

À Deus por ser meu refúgio e fortaleza nos momentos mais críticos.

À Universidade de São Paulo-USP, ao Instituto de Biociências-IB, ao Departamento de Botânica, ao laboratório de Anatomia Vegetal e ao Centro de Aquisição de Imagens em Microscopia-CAIMI, pela grande oportunidade que recebi em realizar e executar meu projeto de doutorado.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) por financiar o projeto de doutorado.

À minha orientadora Gladys Flávia M. Albuquerque Melo de Pinna, que não só me orientou nesse período, mas foi e é amiga, uma pessoa humana que eu agradeço a Deus por ter conhecido e poder contar com ela em vários momentos da minha vida, por ter esse talento de ensinar, de puxar a orelha e por segurar na minha mão quando pensei em desistir.

Ao meu coorientador, André Amorim, pelo auxílio dado durante a execução do trabalho, especialmente na reta final da tese.

Aos curadores dos herbários onde os materiais herborizados foram coletados, pela autorização muito importante para o andamento da pesquisa.

À Gabriela Naomi (Gabi), que me acompanha desde o início do doutorado com a Iniciação Científica estudando a anatomia das glândula foliares em Malpighiaceae e que sempre acreditou nas minhas loucuras e por ser sempre fofoquinha entendendo meus momentos de ansiedade e por me abraçar sempre.

Aos meus pais, Eduvirgens e Nunes, por sempre me apoiarem nas minhas escolhas, mesmo significando a ausência em muitas datas comemorativas e porque me ensinaram a seguir pelo caminho em busca de sabedoria. Aos meus irmãos, Nailson e Denilson, por serem parceiros e me apoiarem também na loucura de escolher seguir na vida acadêmica, em especial ao Deni, por morar comigo nestes anos em SP e por me apoiar sempre que eu estava em crise de ansiedade e por cuidar de mim.

Aos meus avós que ficavam de longe vendo eu seguir nesse caminho e em especial à minha bisavozinha, Manoela, que partiu no fim do meu segundo ano de curso, não podendo ver esta conquista, mas que sempre me dizia que estava rezando por mim.

Aos meus tios e tias, primos e primas que me apoiaram sempre com palavras de força ou financeiramente, em especial a Maria do Socorro (Bida) sempre me dizendo para não desistir.

À professora Fátima Pires, por todo o apoio que me deu desde a graduação, por sempre acreditar no meu potencial e por ter se tornado uma amiga confiável onde eu podia me abrir. À Josi, pela amizade e por me incentivar a seguir no mundo acadêmico.

À Priscila Cortez, pela amizade e por me ensinar a acreditar que quando queremos e tentamos tudo é possível e pela força sempre dada quando eu precisei.

Aos professores doutores da Botânica, Verônica, Diego, Pirani, Maria Luiza e Antônio Salatino, Igor, Débora e Cláudia pelos ensinamentos ou conversas pelos corredores e em especial a professora Nanuza por suas histórias tanto de vida quando da vida acadêmica.

Às minhas amigas de longa data: Joira, Dayanne e Larisse, por me acompanharem e me darem apoio desde a graduação quando nos conhecemos em 2007. À Flávia Holetz, amiga que ganhei na Bahia, e que me acompanha sempre mesmo de longe. Às minhas amigas de turma do mestrado "Botânica UESC", Liliãne, Flávia Brito, Íris, Renata Fonseca, Alezânia, Thayane e Glazi, que mantêm o contato mesmo sem nos vermos com frequência e ao grupo Babados (Giovanna, Pedro, Jordany, Nathalia, Joedson, Viviane e Nairane), meus amigos agrônomos, baianos e mineiros, que estão sempre mantendo contato e me dando forças.

Ao meu "filho" e amigo Victor Santos, pelas conversas de apoio, os momentos de troca de angústias, amizade, felicidade e carinho.

Ao *Hogwarts*, grupo criado pelo Paulo Zampieri, composto por Gislaíne, Caðu, Pri, Pâmela, Andressa, Tamara, Paulo e por mim, para momentos de almoço no bandeirão e momentos de descontração no longo período que passamos nessa caminhada. Nossa amizade foi além das paredes da USP.

À Luiza Costa minha maravilhosa amiga que tá nos EUA e é inspiração de pesquisadora, pelos conselhos, dicas, loucuras, e grande ajuda na minha reta final. À Yasmim Vidal, a Min, com seu carisma e companhia de viagens, ao Rafael (Rafinha) Cruz com sua amizade e suas piadas de humor negro, ao Otávio

Marques (Oitavo) pela bondade, pela grande ajuda com interpretação das análises no começo da escrita da tese, dos almoços chiques em seu apê, por ser todo ouvido quando precisei, pela amizade e os *free hugs*, Mari Victório, a pisciane mais pisciane que conheço, à Mari Rapozo e Thaíla Vieira por serem fofas e estarem dispostas a me ouvir, José Fernandes (Zé) pelos papos de corredor e da vida, à Maria Camila, com sua autoestima e conselhos, à Erika Máximo, por momentos felizes no lab., seus conselhos loucos, suas piadas, à Erica Moniz com sua meiguice, Israel Neto pelas conversas, por ser meu irmão de fé, Júlia Pinna por sempre ter um conselho sábio embora sendo ela tão jovem. À Jenifer Lopes, pelos conselhos eficazes e pela amizade. Ao Fred e Filipe Pickart, meus amigos da fisiologia vegetal, por estarem sempre me tirando risos e falando mensagens de incentivo ou não nessa pós (risos nervosos), das idas ao “bandejão”, dos nossos cafés da tarde e reuniões terapêuticas em casa.

Aos meus ex-companheiros de casa, Priscilinha e Caçu. Nossa casa (Alerta) foi um lar harmônico durante dois anos e da grande amizade que nasceu entre a Pri e eu.

À Andressa Cabral, minha irmãzinha meiga e doce que sempre estava disposta a me dar conselhos de vida e para minha tese, e a Pâmela Tavares, pela amizade construída e pelo apoio me dados nos últimos dois anos do curso, por ser uma irmã mais velha mesmo sendo mais nova. Por dividirmos o nosso “Lar doce lar” junto com o Deni e por vivermos como verdadeiros irmãos.

Aos meus amigos da Igreja Adventista do Rio Pequeno, Socorro e seu esposo Osório, suas filhas Tina, Ana Paula e Raquel; à Raquel Teles e Felipe onde me acolheram como uma filha e que me apoiaram como família quando cheguei aqui na selva de pedras para continuar seguindo na minha fé. Aos meus outros amigos da IASD de Teresina que não esquecem da nossa amizade.

Às técnicas de laboratório Gisele Costa e a Tássia Cristina, por sempre me auxiliarem no laboratório de Anatomia Vegetal e pelos puxões de orelha quando era necessário, conselhos e os almoços na copa. Ao técnico de microscopia Irwandro, pelo auxílio dado na aquisição das belíssimas micrografias de MEV. À Susi, pelos momentos de risos, ao Norberto por sempre conversarmos sobre a vida, à Elaine e a Verônica, pelas conversas. As tias da limpeza por sempre trocarem alguma frase engraçada sobre o dia-a-dia e me tirar risos.

Aos membros e ex-membros da Equipe Melo-de-Pinna que nestes quatro anos teve muita rotatividade, mas que nas reuniões e outros eventos nos divertíamos de forma saudável (Bruna, Vinicius, Gabi, Clara, Fer Cordeiro, Rafael, Bruno, Gabi Naomi, Gabriel, Carlos Eduardo, Ricardo Vita, Arthur, Thaíla, Mariana, Renata Lemos, Karla, Karina, Diogo, Charles, Juliana). Ao Bruno Edson pelas longas conversas, pelo despertar da atenção pelas Poaceae e pela amizade.

Aos meus amigos do Jiu-jitsu, mestre Gláucio, Vitão e mestre Adriano, pelos momentos felizes onde podíamos treinar um esporte para liberar todo o estresse do dia-a-dia e pelas festinhas compartilhadas em nossas casas.

À fisioterapeuta Gisele e o médico Andrey pelo acompanhamento no meu tratamento da lesão do joelho e pelas boas conversas em dias de consulta. Aos psicólogos Luiz Biço e Soraya Biço, pelo acolhimento dado no momento mais crítico do doutorado onde a ansiedade parecia me dominar e me deixar sem saber o que fazer. Aos meus colegas de trabalho na UBS São Remo. Ao Rafael F. Almeida pelo auxílio dado no início do curso. Enfim, gratidão a todos aqueles que de forma positiva ou negativa participaram desse ciclo me ajudando no crescimento intelectual, pessoal e principalmente humano.

Índice

<i>Resumo</i>	09
<i>Abstract</i>	10
Introdução Geral	11
Considerações sobre <i>Mascagnia</i> (Bertero ex DC) Bertero	15
A utilização da anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Malpighiaceae	17
Objetivos	24
Objetivo geral:	24
Objetivos específicos:	24
Material e métodos	25
Material Botânico	25
Processamento do material	27
Resultados	31
1. Anatomia da lâmina foliar (caracteres 1 a 19)	31
2. Anatomia do pecíolo (caracteres 20 a 25)	43
3. Distribuição das glândulas foliares (caracteres 26 a 33)	44
4. Morfoanatomia das glândulas foliares	47
5. Reconstrução de estado de caráter	52
Discussão	71
Conclusões	81
Referências Bibliográficas	82

Mascagnia é um dos gêneros de Malpighiaceae que sempre apresentou divergências em sua circunscrição por causa da similaridade entre outros gêneros quando na ausência de material fértil. Especialistas clássicos em Malpighiaceae sempre associaram *Mascagnia* aos gêneros *Hiraea*, *Jubelina*, *Mezia* e *Tetrapteryx* e já em meados dos anos 1980, algumas espécies de *Mascagnia* foram transferidas para o gênero *Callaeum*. Por meio das constatações não monofiléticas realizadas nas análises filogenéticas feitas a partir de 1991, *Mascagnia* continuou a ser investigado sob o ponto de vista taxonômico e W.R. Anderson em 2006 segregou mais espécies de *Mascagnia* em sete novos gêneros: *Adelphia* W. R. Anderson, *Aenigmatanthera* W. R. Anderson, *Alicia* W. R. Anderson, *Amorimia* W. R. Anderson, *Carolus* W. R. Anderson, *Christianella* W. R. Anderson e *Niedenzuella* W. R. Anderson, restabelecendo ainda o gênero *Malpighiodes* Nied.. A partir disto realizamos o estudo da anatomia foliar em representantes de *Mascagnia* e seus gêneros relacionados, buscando possíveis sinapomorfias morfoanatômicas foliares para o grupo. O estudo foi composto por uma amostragem de espécies pertencentes aos segregados de *Mascagnia* com algumas espécies de *Tetrapteryx s.s.* e *Tetrapteryx s.l.* por conterem espécies que antes pertenciam a *Mascagnia*. O material coletado foi processado de acordo com as técnicas usuais em anatomia vegetal. Os caracteres morfoanatômicos foliares se mostraram bastante variáveis entre os grupos, condição já relatada na literatura para a família. No entanto, um primeiro registro, para Malpighiaceae, de tricoma glandular peltado foi obtido neste estudo com *Mezia araujoii* e *Tricomaria usillo*. Os resultados do mapeamento dos caracteres morfoanatômicos foliares demonstram homoplasias nos principais clados e que prováveis autapomorfias morfoanatômicas foliares são observadas em algumas espécies.

Palavras-chave: glândulas foliares, coléteres, homoplasias, autapomorfia.

Mascagnia is one of the genera in Malpighiaceae with a long-standing divergencies in its circumscription because of the similarity between genera when fertile material is absent. Classic Malpighiaceae specialists have always associated *Mascagnia* with the genera *Hiraea*, *Jubelina*, *Mezia*, and *Tetrapteryx*. In the mid-1980s, some species of *Mascagnia* were already transferred to the genus *Callaeum*. Through findings of non-monophyletic relations obtained by the phylogenetic analyzes since 1991, *Mascagnia* continued to be investigated from the taxonomic perspective. In 2006, W.R. Anderson segregated more species of *Mascagnia* in seven new genera: *Adelphia* W. R. Anderson, *Aenigmatanthera* W. R. Anderson, *Alicia* W. R. Anderson, *Amorimia* W. R. Anderson, *Carolus* W. R. Anderson, *Christianella* W. R. Anderson, and *Niedenzuella* W. R. Anderson. At the same time, W. R. Anderson reestablished the genus *Malpighiodes* Nied.. Based on these observations we have conducted a study of leaf anatomy in representatives of *Mascagnia* and its segregated genera, in search of possible leaf morphoanatomical synapomorphies for the group. The study consisted of sampling species belonging to genera segregated from *Mascagnia*, also including *Tetrapteryx* s.s. and *Tetrapteryx* s.l., as they contain species that were previously classified as *Mascagnia*. The sampled material was processed according to the usual techniques in plant anatomy. Leaf morphoanatomical characters have been observed to be quite variable among groups, a condition previously reported in the literature for the family. However, a first record for Malpighiaceae of peltated glandular trichomes was obtained in this study, with the analysis of *Mezia araujoi* and *Tricomaria usillo*. Results of mapping leaf morphoanatomical characters demonstrate that there are several cases of homoplasy in the main clades, and that probable leaf morphoanatomic autapomorphies are observed in some species.

Key words: leaf glands, colleters, homoplasy, autapomorphy.

Introdução Geral

Malpighiaceae compreende aproximadamente 77 gêneros e cerca de 1.300 espécies de distribuição pantropical (Davis e Anderson, 2010), com aproximadamente 85% de suas espécies ocorrendo na região neotropical (Anderson, 1990; Davis *et al.*, 2002). Com a comprovação de fósseis encontrados no Tennessee, Estados Unidos, e em Budapeste, Hungria (Davis *et al.*, 2002), este último tendo datação de 33 milhões de anos, foram sugeridos pelo menos sete eventos migratórios entre linhagens neo e paleotropicais na família.

Grande parte das espécies de Malpighiaceae apresentam hábito arbustivo ou escandente, sendo encontradas em ambientes abertos, como áreas savânicas (i.e. cerrado s.l.e campos rupestres) até florestas pluviais tropicais, com algumas delas tendo se adaptado também a ambientes xéricos, como a caatinga (Anderson, 1979; Almeida e Amorim, 2014). Suas espécies são facilmente reconhecidas pela presença de tricomas unicelulares, em formato de T, V ou Y, pétalas geralmente unguiculadas, sépalas com duas glândulas secretoras de óleo (elaióforos) conspícuas na face abaxial de todas as cinco sépalas, ou das quatro sépalas laterais (Anderson, 1979) e ovário trilocular, tricarpelar e uniovulado.

O posicionamento infra-familiar em Malpighiaceae passou por várias mudanças no último século. Niedenzu em 1928, ao publicar a monografia da família, a dividiu em duas subfamílias, Planitorae e Pyramitodotoraee, com tribos e subtribos, considerando principalmente a posição do receptáculo floral e a presença ou ausência de alas nos frutos. No entanto, em 1967, Hutchison tratou as Malpighiaceae apenas por tribos, em número de cinco, sem adotar a divisão em subfamílias. Após dez anos, Anderson (1977) fez um tratamento adicionando mais uma subfamília, Byrsonimoideae, com três tribos (Byrsonimeae, Galphimieae e Acmanthereae), excluindo dela os gêneros *Bunchosia*,

Clonodia, *Dicella*, *Heladena*, *Malpighia* e *Tryallis*. Taktajan (1997) considerou três subfamílias para Malpighiaceae: Malpighioideae, Gaudichaudioideae e Hiraeoideae que contém quatro tribos (Hiraeae, Banisterieae, Rhyncophoreae e Tricomarieae).

Atualmente, a classificação vigente para a família (Stevens, 2001, online) considera duas subfamílias, Byrsonimoideae e Malpighioideae (Figura 1), tendo como características principais a presença de laticíferos articulados e de monofluoroacetatos, respectivamente. No entanto, de acordo com Pace *et al.* (2019), a presença de laticíferos parece ter evoluído ao menos três vezes na família, incluindo os representantes da subfamília Malpighioideae.

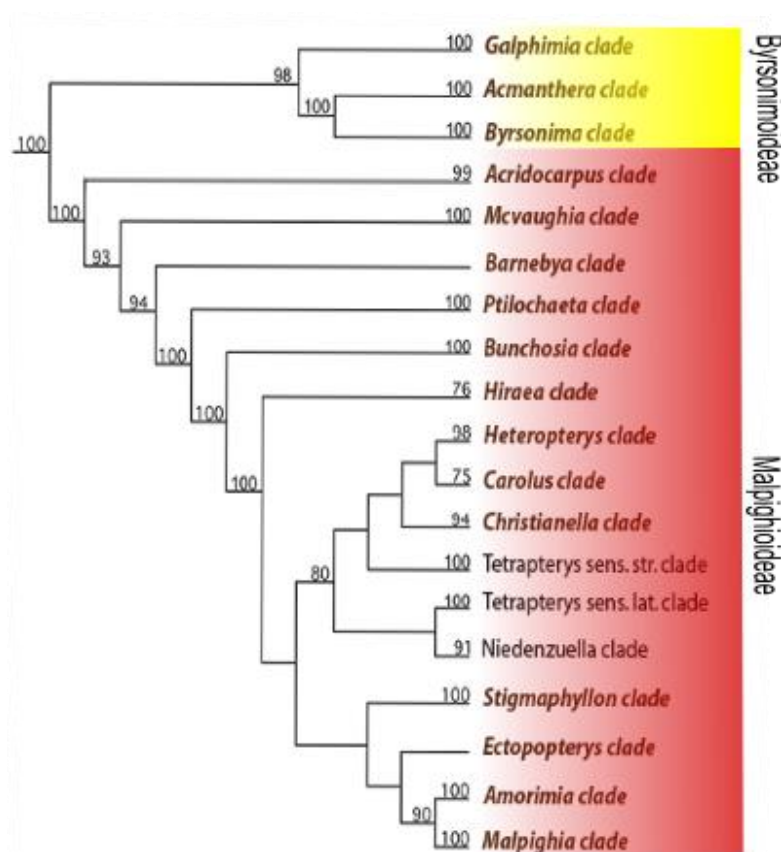


Figura 1. Árvore filogenética com suporte de *bootstrap* compilada de Davis e Anderson (2010) mostrando as subfamílias de acordo com Stevens (2001, online) com os clados tratados no site de Malpighiaceae.

Nas filogenias moleculares, Malpighiaceae aparece como um grupo monofilético (Cameron *et al.*, 2001; Davis *et al.*, 2001; Davis e Anderson, 2010). Entretanto, as tribos propostas anteriormente (exceto Gaudichaudioideae Horan.) e alguns grandes gêneros (i.e.

especialmente *Mascagnia* Bertero e *Tetrapterys* Cav.) não se mostram como grupos monofiléticos (Cameron *et al.*, 2001; Davis *et al.*, 2001). Tal fato evidenciou que a ala dos frutos, principal característica utilizada na circunscrição destes táxons, é um caráter homoplástico, tendo evoluído diversas vezes na família (Cameron *et al.*, 2001; Davis *et al.*, 2001).

A filogenia mais recente em Malpighiaceae e com maior amostragem de espécies, incluindo representantes de todos os gêneros, foi apresentada por Davis e Anderson (2010) (Figura 2), que abordaram 1) os aspectos das relações entre as 11 linhagens segregadas de *Mascagnia* no Novo Mundo; 2) a monofilia dos maiores gêneros restantes de Malpighiaceae e 3) a colocação das Malpighiaceae do Velho Mundo. Em relação aos gêneros segregados de *Mascagnia* (Figura 2), os autores constataam que, com exceção de *Niedenzuella*, os demais *Adelphia*, *Aenigmatanthera*, *Alicia*, *Amorimia*, *Callaeum*, *Carolus*, *Calcicola*, *Christianella*, *Malpighiodes* e *Psychopterys*, são monofiléticos com um suporte > 78% de bootstrap (BP) (Davis e Anderson, 2010).

Niedenzuella apresenta tanto espécies anteriormente alocadas em *Mascagnia* quanto em *Tetrapterys*. Nesta filogenia (Davis e Anderson, 2010), o clado têm um suporte de 91% de BP com *Aenigmatanthera* W. R. Anderson. No entanto, o gênero não é monofilético porque *Niedenzuella stannea* W. R. Anderson está mais relacionada a *Aenigmatanthera* W.R. Anderson do que com as demais espécies de *Niedenzuella* (Davis e Anderson, 2010). Os autores mostram que *Tryopterys* L. está bem alocado em *Mascagnia sensu stricto* (com um suporte de 86% de BP). As inferências filogenéticas utilizando evidências macromoleculares mostram que, com exceção de *Bunchosia* e *Byrsonima*, *Mascagnia s.l.* e gêneros tradicionalmente circunscritos em Malpighiaceae foram recuperados como não monofiléticos (Davis e Anderson, 2010). Estes gêneros incluem *Aspicarpa* Rich. (e seus gêneros relacionados, no clado Aspocarpoide), *Banisteriopsis* C.B. Rob., *Heteropterys* Kunth,

Malpighia Juss., *Sphedamnocarpus* Planch. ex Benth. & Hook. f. e *Stigmaphyllon* A. Juss. Em *Tetrapterys*, mesmo já possuindo espécies combinadas no clado *Niedenzuella*, a condição parafilética ficou ainda evidenciada, sugerindo a necessidade de novos ajustes nomenclaturais nesse grupo. E o terceiro ponto, em relação ao posicionamento filogenético das Malpighiaceae do Velho Mundo, os autores identificam sete clados do Velho Mundo que estão mais próximos aos do Novo Mundo com bootstrap igual ou superior a 85. Estas descobertas podem ser usadas para a discussão sobre a biogeografia e a evolução floral dentro da família (Davis e Anderson, 2010).

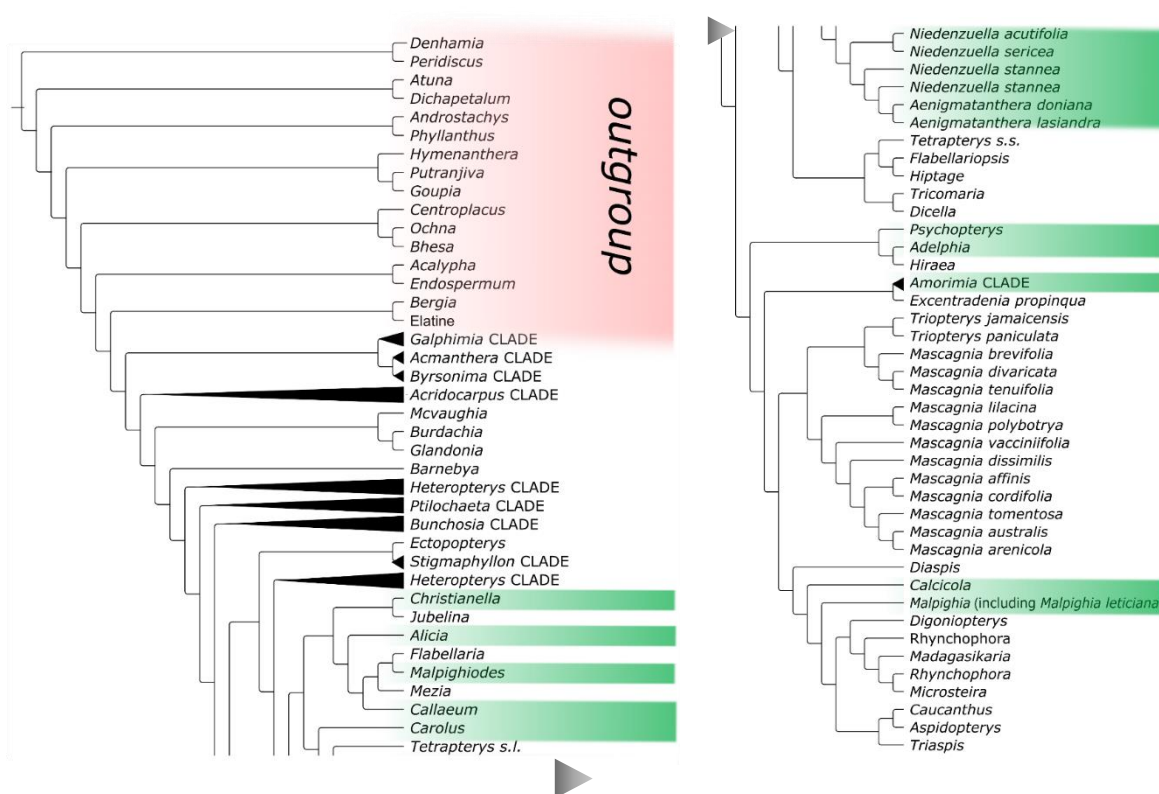


Figura 2. Filogenia com redução de clados (triângulos em negro) de Malpighiaceae, extraída de Davis e Anderson (2010) com modificações, evidenciando os gêneros segregados de *Mascagnia* (áreas em verde). Em rosa, destaca-se o grupo externo representado por espécies de famílias de Malpighiales. Triângulos em cinza indicam a orientação da visualização.

Considerações sobre *Mascagnia* (Bertero ex DC) Bertero

Historicamente, *Mascagnia* sempre foi um gênero de complexa circunscrição morfológica e conseqüentemente, interpretado com cautela pelos especialistas em Malpighiaceae. Com o surgimento das primeiras filogenias nessa família (Cameron *et al.*, 2001; Davis *et al.*, 2001; Anderson, 2006; Davis e Anderson, 2010), *Mascagnia* foi um dos gêneros mais afetados e segundo esses autores, *Mascagnia* estava estruturado por, pelo menos, oito linhagens independentes, caracterizando-o como um grupo polifilético (Davis *et al.*, 2001; Davis e Anderson, 2010).

As espécies de *Mascagnia s.l.* eram circunscritas tradicionalmente pela presença de dez estames, superfícies estigmáticas internas (estigmais laterais) e especialmente pelos samarídeos com alas laterais bem desenvolvidas e ala dorsal reduzida ou ausente, os quais se mostram como caracteres homoplásticos (Anderson, 2006). Além disso, de acordo com Anderson (2006), outras espécies foram incluídas em *Mascagnia s.l.* quando não se enquadravam na descrição de outros gêneros que também apresentam sâmaras com as alas laterais mais desenvolvidas do que a ala dorsal, como *Hiraea* Jacq., *Jubelina* A. Juss., *Mezia* Schwacke ex Nied. e *Tetrapteryx* Cav., o que resultou em um grupo polifilético. Um dos primeiros autores a segregar espécies anteriormente descritas em *Mascagnia* foi Johnson (1986), o qual fez uma revisão do gênero até então monotípico, *Callaeum*, transferindo algumas espécies anteriormente alocadas em *Mascagnia*, além de três novos táxons.

Ainda na década de 1980, Anderson já intuía a condição polifilética de *Mascagnia* e com o incentivo dos colaboradores nos estudos filogenéticos iniciais, deu especial atenção a esse gênero, inserindo nas primeiras filogenias de Malpighiaceae uma seleta e representativa amostragem do gênero (Amorim com. pess.). Assim, com os resultados das filogenias de Cameron *et al.* (2001) e Davis *et al.* (2001), Anderson (2006) segregou sete novos gêneros: *Adelphia* W. R. Anderson, *Aenigmatanthera* W. R. Anderson, *Alicia* W. R. Anderson,

Amorimia W. R. Anderson, *Carolus* W. R. Anderson, *Christianella* W. R. Anderson e *Niedenzuella* W. R. Anderson, restabelecendo formalmente o gênero *Malpighiodes* Nied., que havia sido inserido num tratamento de *Mascagnia* por Niedenzu em 1908 como uma nota de rodapé e desse modo considerado um gênero não validamente publicado (Anderson, 2006).

Grande parte dos gêneros segregados de *Mascagnia* tiveram sua circunscrição baseada em caracteres reprodutivos como a arquitetura das inflorescências, posição das sépalas na pré-antese e antese, presença de glândulas na margem das sépalas, formato e coloração das pétalas e formato, textura e disposição das alas nos frutos (Anderson, 2006). Porém, em relação aos caracteres vegetativos, somente a presença de estípelas rudimentares nos pecíolos e a presença e posição de glândulas laminares são usados na caracterização de alguns gêneros como por exemplo *Callaeum* (Johnson, 1986) e *Niedenzuella* (Anderson, 2006).

Na continuidade da busca de uma resolução taxonômica mais adequada ao restante das espécies que compunham *Mascagnia*, Anderson e Corso (2007) propuseram o gênero *Psychopterys*, para acomodar espécies anteriormente descritas em *Mascagnia* ou *Hiraea* com inflorescências de pétalas brancas. Ainda no mesmo ano, Anderson e Davis (2007) segregaram mais duas espécies de *Mascagnia* (*M. parvifolia* (A. Juss.) Nied. e *M. sericea* Nied.) em um novo gênero, *Calcicola* W. R. Anderson e C. Davis. Segundo os autores, a principal característica morfológica que agrupa essas espécies é a presença de glândulas cilíndricas nas margens da lâmina foliar.

Destarte, após a remoção de espécies e a combinação com o pequeno gênero do Caribe, *Tryopterys*, *Mascagnia sensu stricto* chega mais próximo de um grupo monofilético, com suporte de 86% de bootstrap (Anderson e Davis, 2013), ainda que as amostragens incluídas nos estudos citados não contemplem todas as espécies desse grupo.

Portanto, *Mascagnia* s.s. atualmente compreende cerca de 40 espécies ocorrendo desde o norte do México ao norte da Argentina e sudeste do Brasil e Caribe e que habitam diversos habitats (Anderson e Davis, 2013). Morfologicamente, *Mascagnia* s.s. após todas as segregações fica caracterizado morfologicamente por lianas com estípulas interpeciolares, glândulas impressas na face abaxial da lâmina foliar, pétalas glabras e expostas na pré-antese, frutos samaróides subtendidos por uma estrutura trilobada e disciforme e sâmaras com alas laterais membranáceas e orbiculares (Amorim com. pess.; Anderson e Davis, 2005a; Anderson e Davis, 2005b; Anderson, 2006). Na mais recente filogenia para as Malpighiaceae (Davis e Anderson, 2010), os gêneros que foram segregados a partir de *Mascagnia*, emergem em clados onde se posicionam os gêneros *Hiraea*, *Carolus*, *Christianella*, *Niedenzuella*, *Amorimia* e *Malpighia* (ver Figura 1).

A utilização da anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Malpighiaceae

A utilização de caracteres vegetativos na delimitação e circunscrição de gêneros em Malpighiaceae foi mantida como um dos grandes desafios à taxonomia da família (Araújo *et al.*, 2010) e por isso, diferentes estudos utilizando a anatomia vegetal aplicada à taxonomia surgiram nos últimos anos para tentar melhorar a circunscrição vegetativa de alguns gêneros da família.

Dentre os trabalhos realizados com espécies de Malpighiaceae, Ferreira (1981), descreve a presença de uma cutícula espessa nas paredes das células epidérmicas da face adaxial de folhas de *Peixotoa hispidula*, feixes vasculares com disposição distinta quando relacionadas à base, ao terço-médio e ao ápice, além da presença de uma bainha parenquimática envolvendo as nervuras e a presença de estiloides no parênquima paliçádico como características morfoanatômicas para auxiliar na identificação da espécie.

Mamede (1993) apresenta dados referentes à anatomia da raiz, caule e folha em sete espécies de *Camarea*, indicando caracteres informativos que são discutidos quanto ao seu valor taxonômico e adaptativo no gênero. A presença de estômatos na superfície epidérmica da folha separa as espécies de *Camarea* em dois grupos: um com estômatos presentes em ambas as superfícies (*C. affinis*, *C. hirsuta*, *C. affinis* x *hirsuta* e *C. sericea*) e o outro com estômatos apenas na superfície abaxial (*C. ericoides*, *C. linearifolia*, *C. axillaris* e *C. elongata*). A autora ainda descreve características foliares em comum a todas as espécies de *Camarea*, como: a presença de duas glândulas vascularizadas, pediceladas e cupuliformes na base da face abaxial, próximas à margem; epiderme revestida por tricomas; cutícula espessa; estômatos paracíticos; mesofilo dorsiventral e parênquima paliçádico com uma camada de células bastante alongadas.

Para *Malpighia*, alguns trabalhos foram feitos com o intuito de descrever a anatomia foliar em algumas espécies como o de Soares *et al.* (1997) que descrevem a anatomia foliar de *Malpighia glabra* L. e Laskowski (2000) sobre a anatomia da folha e do caule de *Malpighia emarginata*. Recentemente, Barcenás-López *et al.* (2019) descrevem caracteres anatômicos que distinguem *Malpighia mexicana* A. Juss de outras espécies do gênero, como disposição e tipo de tricomas e estômatos, além destes, os autores também correlacionam determinados caracteres ao ambiente, sendo comuns aos ambientes méxicos folha dorsiventral, espaços intercelulares no mesofilo, ausência de esclerênquima, e em ambientes xéricos, epiderme com células grandes e a maior concentração de estômatos na superfície abaxial.

Banisteriopsis C. B. Rob. ex Small, foi também estudado quanto à anatomia foliar por Attala (1997) que estabelece critérios para facilitar a identificação taxonômica de *Banisteriopsis anisandra* (A. Juss.) B. Gates e *B. gardneriana* (A. Juss) W. R. Anderson empregando evidências morfoanatômicas. Attala (2004) acrescenta características a

distinção de espécies de *Banisteriopsis*, tais como: as folhas dorsiventrais, hipoestomáticas, com estômatos do tipo paracíticos, e com células na face adaxial alongadas anticlinalmente. Ainda neste trabalho, são destacadas características anatômicas que podem separar duas espécies: *B. gardneriana* que apresenta fibras esclerenquimáticas enquanto este caráter é ausente em *B. anisandra*. Estômatos localizados no mesmo nível das células epidérmicas em *B. gardneriana* e em *B. anisandra*, os estômatos acima do nível das demais células epidérmicas. Araújo *et al.* (2010) focam a anatomia da lâmina foliar e de pecíolos de espécies de *Banisteriopsis* e dois outros gêneros, e mencionam novos caracteres úteis a uma melhor circunscrição dos grupos analisados, tais quais a presença e localização de glândulas; presença de floema na região medular da nervura mediana; tipo de mesofilo; presença e tipo de tricomas; e presença, quantidade e disposição de feixes acessórios no pecíolo.

Araújo *et al.* (2010) descrevem a anatomia de espécies de três gêneros, incluindo *Byrsonima* no qual todas as espécies analisadas apresentam um contorno do pecíolo plano-convexo, o sistema vascular em forma de arco aberto com extremidades convolutas, esclereídes espalhados pelo parênquima cortical e cutícula bem desenvolvida nas células-guarda. Na nervura mediana, o sistema vascular é formado por dois arcos, um curvado em direção à superfície adaxial e o outro em direção à abaxial. Silva *et al.* (2011) descrevem a anatomia foliar em três espécies de *Byrsonima* que ocorrem em restingas do Estado do Piauí e como critérios utilizam o tipo de mesofilo, o contorno do pecíolo, a conformação do feixe vascular e a presença de feixes colaterais circundados ou não por uma bainha. Silva (2013) caracteriza a anatomia foliar e dos elaióforos de *Byrsonima crassifolia*, *B. pachyphylla* e *B. verbascifolia* encontrando caracteres que puderam auxiliar na distinção das espécies estudadas. Silva (2014) observa também caracteres anatômicos para a distinção de seis espécies de *Byrsonima*, no estado da Bahia, como contorno do pecíolo e da nervura mediana,

presença de feixes acessórios, presença de esclereides no parênquima cortical, tipo de mesofilo, conformação do feixe vascular, além do padrão de venação.

Guesdon *et al.* (2018) descrevem dados morfoanatômicos úteis para espécies de *Glandonia*, tais como o contorno das paredes celulares epidérmicas da folha, a disposição do sistema vascular peciolar, a superfície da glândula, a bractéola e a distribuição das glândulas na lâmina e nas pétalas.

Para *Amorimia*, Almeida *et al.* (2017) descrevem uma espécie nova, *Amorimia tumida*, por meio da anatomia foliar aliada à taxonomia, sendo diferenciada das demais espécies pela ausência de glândulas nas lâminas foliares assim como forma, ângulo e padrão das nervuras secundárias. Ainda em *Amorimia*, Mello *et al.* (2019) incluem em seus estudos todas as 15 espécies, e destacam dados morfológicos e anatômicos úteis para a identificação do gênero como a presença de drusas no parênquima paliçádico, a posição das fibras ao lado do feixe vascular e a ocorrência de blocos de fibras próximos à margem da lâmina foliar.

Embora a anatomia seja usada para separar espécies, em alguns casos, isso não ocorre devido à semelhança anatômica entre as espécies de um mesmo gênero. Tal fato foi observado por Almeida *et al.* (2019) ao revisar a taxonomia do pequeno gênero *Mcvaughia*, utilizando dados da anatomia foliar, anatomia do lenho e anatomia floral. Os autores descrevem para as três espécies de *Mcvaughia*, uma delas descrita ali como nova, a semelhança anatômica entre elas como por exemplo: o mesofilo dorsiventral, os estômatos paracíticos e hipoestomáticos. Os autores utilizaram como mais marcante, para diferenciar cada espécie, o padrão da distribuição das glândulas na lâmina foliar.

Ao mesmo tempo em que a anatomia foliar é utilizada como ferramenta para auxiliar no posicionamento e identificação taxonômica (Metcalf e Chalk, 1950), ela pode ainda ser utilizada em conjunto com a sistemática filogenética. Um dos primeiros trabalhos realizados sob essa ótica nas Malpighiaceae foi o estudo de Vega *et al.* (2002) sobre a evolução de

canais laticíferos em gêneros basais da família, propondo que este caráter represente uma simplesiomorfia compartilhada entre o ancestral comum de Malpighiaceae e Euphorbiaceae. Recentemente, Pace *et al.* (2019) relatam como novidade, a presença de laticíferos em folhas e caules de *Stigmaphyllon* e *Tetrapterys* (subfamília Malpighioideae), diferentemente dos já relatados como exclusivos para a subfamília Byrsonimoideae.

Estruturas secretoras foliares em Malpighiaceae

A presença de glândulas (nectários extraflorais, NEFs) na superfície foliar de Malpighiaceae tem grande importância na delimitação de alguns gêneros, principalmente na ausência de material fértil (Johnson, 1986; Anderson, 2006). Na família, a distribuição desses nectários extraflorais pode ocorrer pelas margens foliares, principalmente em *Callaeum* e *Niedenzuella* (Johnson, 1986; Anderson, 2006), pela superfície abaxial, como em *Banisteriopsis* e *Heteropterys* e/ou ainda pelo pecíolo, como em *Stigmaphyllon*, variando quanto ao número conforme os gêneros e as espécies.

Os NEFs são definidos como estruturas secretoras presentes em órgãos aéreos vegetativos (Caspary, 1848). Anatomicamente, o nectário tem a estrutura anatômica composta por uma epiderme secretora, geralmente multisseriada, parênquima nectarífero, composto por várias camadas de células isodiamétricas, com vacúolos maiores e citoplasma mais denso, podendo conter inúmeros cristais de oxalato de cálcio e parênquima subnectarífero, formado por uma região com células maiores e mais justapostas, onde há conexão dentre os feixes vasculares, compostos por células do xilema e floema, ou apenas floema (Rocha *et al.*, 2009).

Dentro das angiospermas, os NEFs ocorrem em 110 famílias (Weber *et al.*, 2015), destacando Passifloraceae (Malpighiales) pela importância tanto taxonômica (Killip, 1938; López-Meruvia *et al.*, 1993; Vanderplank, 2000; Cervi, 1997; Ulmer e MacDougal 2004;

Krosnick *et al.*, 2009; Souza e Lorenzi, 2012; Mezzonato-Pires *et al.*, 2013, Farias *et al.*, 2016; Lemos *et al.*, 2017) como ecológica (Cardoso-Gustavson *et al.*, 2013). Dentre esses trabalhos, Lemos *et al.* (2017) destaca-se pelo estudo extenso das glândulas extraflorais de *Passiflora* com a análise combinada da morfologia, anatomia e presença de carboidratos no exsudato em diferentes subgêneros (*Astrophea*, *Decaloba*, *Deidamioides* e *Passiflora*), sugerindo a ocorrência de duas categorias de glândulas, os nectários e as glândulas de resina, que diferem não só pelos produtos, néctar e resina respectivamente, mas também pelas características morfológicas e anatômicas.

Ainda em Malpighiales, as famílias Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Clusiaceae, Dichapetalaceae, Euphorbiaceae, Humiriaceae, Ixonanthaceae, Ochnaceae, Phyllanthaceae, Rhizophoraceae, Salicaceae, Turneraceae e Violaceae apresentam NEFs, incluindo as Malpighiaceae.

Dentre as espécies de Malpighiaceae, os NEFs ocorrem em cerca de 30 gêneros e 186 espécies, com poucas referências quanto a sua anatomia e desenvolvimento. Um dos destaques é o trabalho de Subramanian *et al.* (1990) com o estudo anatômico e ultraestrutural das glândulas secretoras de *Hiptage sericea* Hook.f. tanto nas flores quanto na folha. Na folha, os autores observaram um par de glândulas no pecíolo formadas a partir de um grupo de células iniciais compostas por células epidérmicas e subepidérmicas. Quando maduro, três regiões são claramente distinguíveis no nectário: o tecido secretor, composto por células em paliçada escuras; o tecido subsecretor, composto por parênquima isodiamétrico e o tecido vascularizado.

Em *Galphimia brasiliensis*, Castro *et al.* (2001) descrevem a organização da estrutura e ultraestrutura dos nectários extraflorais nas folhas e nas flores. Os nectários apresentam uma cutícula fina e delgada com parênquima subglandular suprido por tecido vascularizado

e tecido secretor composto por células em paliçada. Este tecido está envolvido na síntese e secreção do exsudato e apresenta células de citoplasma denso.

A anatomia e a histoquímica das estruturas secretoras florais e foliares (folhas vegetativas) de *Heteropterys chrysophylla* e *Peixotoa hispidula* são descritas por Vieira (2005). Neste trabalho, as espécies descritas possuem epiderme unisseriada, revestida por uma cutícula espessa formando flanges, mesofilo dorsiventral, com drusas de oxalato de cálcio, os tecidos vasculares dispõem-se em arco e um periciclo envolvendo o sistema vascular. Outro trabalho que também descreve a anatomia de glândulas foliares em Malpighiaceae, foi realizado por Possobom *et al.* (2010) em *Diplopterys pubipetala*, os quais descrevem como glândulas sésseis, parcialmente inseridas no mesofilo, apresentam epiderme unisseriada seguida, internamente, pelo parênquima nectarífero e o subnectarífero que é vascularizado.

Araújo e Meira (2016) comparam a anatomia e histoquímica das glândulas foliares e calicinais de espécies de *Banisteriopsis*. As glândulas calicinais diferem das glândulas foliares por possuírem uma superfície irregular coberta por uma cutícula espessa que é liberada da epiderme pelo acúmulo de secreção. As glândulas são semelhantes em todas as outras características anatômicas e ambos os tipos das glândulas produzem secreções compostas por uma mistura de grânulos de proteínas, lipídios e polissacarídeos. As autoras ainda reforçam a hipótese de que as glândulas foliares deram origem às glândulas calicinais em resposta às interações com os polinizadores.

Diante do reconhecido valor da anatomia foliar em grupos de Malpighiaceae, somado a necessidade de uma melhor caracterização de representantes de *Mascagnia* e seus gêneros segregados, este estudo se propôs a investigar a morfoanatomia foliar, em um contexto evolutivo, destacando possíveis caracteres sinapomórficos e discutindo sobre a circunscrição do grupo.

Objetivos

Objetivo geral:

Realizar um estudo comparativo da morfoanatomia foliar em *Mascagnia* e gêneros associados e segregados, buscando possíveis sinapomorfias morfoanatômicas foliares para o grupo.

Objetivos específicos:

- ✓ Levantar caracteres anatômicos da lâmina foliar e do pecíolo em espécies de *Mascagnia* e gêneros associados e segregados;
- ✓ Realizar um estudo das glândulas foliares a partir dos principais morfotipos registrados na família (marginais, peciolares e laminares);
- ✓ Realizar o mapeamento dos caracteres morfoanatômicos foliares a partir da proposta filogenética de Davis e Anderson (2010);
- ✓ Discutir possíveis casos de sinapomorfias morfoanatômicas foliares para o grupo selecionado, que possam corroborar a segregação dos gêneros estabelecidos a partir de *Mascagnia*.

Material e métodos

Material Botânico

Para o estudo da anatomia foliar foram analisadas pelo menos uma espécie pertencente a cada um dos gêneros segregados de *Mascagnia*, totalizando 16 espécies: *Adelphia* W. R. Anderson, *Aenigmatanthera* W. R. Anderson, *Alicia* W. R. Anderson, *Amorimia* W. R. Anderson, *Calcicola* W. R. Anderson & C. Davis, *Callaeum* (A. Juss.) D. M. Johnson, *Carolus* W. R. Anderson, *Christianella* W. R. Anderson, *Malpighiodes* Nied. *Niedenzuella* W. R. Anderson, *Psycopterys* W. R. Anderson & S. Corso (Tabela 1). Além dos representantes desses gêneros foram selecionadas 34 espécies a partir da proposta filogenética de Davis e Anderson (2010), totalizando 50 espécies de Malpighiaceae (46/Malpighioideae e 4/Byrsonimoideae) e 01 espécie como grupo externo (*Ochna serrulata* Walp, Ochnaceae).

Tabela 1. Espécies de Malpighiaceae e grupo externo utilizados neste estudo e seu respectivo voucher.

Subfamília	Clados/Espécies	Voucher
Byrsonimoideae	Clado Galphimia	
	<i>Lophanthera lactescens</i> Ducke	*Silva (43, 44)
	<i>Galphimia brasiliensis</i> (L.) A. Juss.	*Silva (36, 37, 38)
	<i>Verrucularia glaucophylla</i> A.Juss	TS Nunes 52, LP Queiroz 5050
	Clado Byrsonima	
	<i>Byrsonima coccolobifolia</i> Kunth.	Francener 1424
Malpighioideae	Clado Bunchosia	
	<i>Bunchosia glandulifera</i> (Jacq.) Kunth	*Pace 267
	<i>Echinopterys eglandulosa</i> (A. Juss.) Small	*Acevedo-Rodríguez 16232
	<i>Heladena multiflora</i> (Hook. & Arn.) Nied.	Francener 1181
	<i>Henleophytum echinatum</i> (Griseb.) Small	Jack 5888
	Clado Hiraea	
	<i>Adelphia hiraea</i> W.R. Anderson	Caxambu 5409
	<i>Psychopterys dipholiphylla</i> (Small) W.R. Anderson & S. Corso	Sanchez 580
	<i>Hiraea cuiabensis</i> Griseb.	Francener 1218

Clado Heteropterys

- Heteropterys byrsonimifolia* A. Juss. *Almeida 723
Heteropterys pauciflora A. Juss. *Silva 41

Clado Carolus

- Flabellariopsis acuminata* R. Wilczek Eggeling 3202
Hiptage benghalensis (L.) Kurz *Silva 45
Carolus chasei (W.R. Anderson) W.R. Anderson Guedes 14049 Costa
 16 Queiroz 9390
Carolus chlorocarpus (A. Juss.) W.R. Anderson *Amorim (10604,
 10605, 10607)
Carolus sinemariensis (Aubl.) W.R. Anderson Fróes 20428
Tricomaria usillo Hook. & Arn. Palacios 1620
Dicella bracteosa (A. Juss.) Griseb. Melo 406
Dicella macroptera A. Juss. Hatschbach 70769
Dicella nucifera Chodat Sekine 87

Clado Christianella

- Callaeum antifebrile* (Griseb.) D.M. Johnson *Silva (46)
Callaeum psilophyllum (A. Juss.) D.M. Johnson Moura 5, Guedes
 13945
Alicia anisopetala (A. Juss.) W.R. Anderson Rosetto 430
Flabellaria paniculata Cav. Cheek 7154
Malpighiodes bracteosa (Griseb.) W.R. Anderson Hopkins 1518,
 Marinho 1354
Malpighiodes guianensis (W.R. Anderson) W.R. Anderson Redden 4263
Mezia araujoi Schwacke ex Nied. Martinelli 9983
Jubelina rosea (Miq.) Nied. Poncy 2934
Christianella multiglandulosa (Nied.) W.R. Anderson Guilherme 789,
 Ramos 2353
Christianella surinamensis (Kosterm.) W.R. Anderson Almeida 817

Clado Tetrapteryx

- Tetrapteryx ambigua* (A. Juss.) Nied. Almeida 1165
Tetrapteryx goudotiana Triana & Planch. Mori 7901
Tetrapteryx microphylla Nied. Almeida 835
Tetrapteryx phlomoides (Spreng) Nied. Pace 235
Tetrapteryx schiedeana Schltld. & Cham. Fay 771

Clado Niedenzuella

- Niedenzuella sericea* (A. Juss.) W.R. Anderson Almeida 823
Niedenzuella stannea (Griseb.) W.R. Anderson *Marinho 1255

Clado Stigmaphyllon

- Banisteriopsis membranifolia* (A. Juss.) B. Gates Pellegrini 494
Janusia guaranítica (A. St.-Hil.) A. Juss. *Silva 34, 35
Stigmaphyllon ciliatum (Lam.) A. Juss. Pace 397, *Silva 42
Diplopteryx pubipetala (A. Juss.) W.R. Anderson & C.C. Almeida 622, *Silva
 Davis

Clado Amorimia

- Amorimia exotropa* (Griseb.) W.R. Anderson Caxambu 7035

Clado Malpighia

- Mascagnia divaricata* (Kuth) Nied. E.L. Siqueira 1852
Mascagnia lilacina (S. Watson) Nied. Muller 2964
Mascagnia vacciniifolia Nied. Purpus 8913

	<i>Calpicola parvifolia</i> (A. Juss.) W.R. Anderson & C.C. Davis	Rose 5895
	<i>Malpighia coccigera</i> L.	Lhogier 16484, *Silva 39
	<i>Malpighia glabra</i> L.	Lundell 12688
Grupo externo		
Ochnaceae	<i>Ochna serrulata</i> Walp.	*Silva 90

* - espécies que foram coletadas para o estudo. As demais foram obtidas de material herborizado.

Para o estudo da morfoanatomia das glândulas foliares foram coletados os ápices caulinares e as folhas expandidas de seis espécies (Tabela 2), representando as principais variações quanto a distribuição das glândulas foliares encontradas na família.

Tabela 2. Lista de espécies utilizadas no estudo das glândulas foliares; distribuição das glândulas na folha e respectivo voucher. A terminologia utilizada na distribuição das glândulas foi retirada de Lemos *et al.* (2017).

Subfamília	Espécies	Distribuição das glândulas	Voucher
Byrsonimioideae Clado Byrsonimoide	<i>Galphimia brasiliensis</i> (L.) A. Juss.	Basilaminar/Base da lâmina	Silva 36, 37, 38
	Malpighioideae Clado Tetrapterioide	<i>Heteropterys intermedia</i> (A. Juss.) Griseb.	Superfície abaxial próximo a margem e pecíolo
	<i>Heteropterys pauciflora</i> A. Juss.	Superfície abaxial próximo a nervura mediana e demais	Silva 41
	<i>Tetrapteryx xylosteifolia</i> A. Juss.	Acropeciolar/Pecíolo	Cunha Neto 11
Clado Stigmaphylloide	<i>Janusia guaranítica</i> (A. St.-Hil.) A. Juss.	Acropeciolar/Pecíolo e base da lâmina foliar	Silva 34, 35
	<i>Stigmaphyllon tomentosum</i> A. Juss.	Acropeciolar/Pecíolo	Cunha Neto 10, 13

Processamento do material

Microscopia óptica - Para cada espécie, foram analisadas três folhas completamente expandidas. O material proveniente de herbário foi reidratado de acordo com a técnica de Smith e Smith (1942). Os cortes histológicos transversais foram feitos à mão livre, corados

com azul de astra e safranina (Bukatsch 1972, modificado) e as lâminas semipermanentes foram montadas com glicerina a 50% de acordo com a técnica de Purvis *et al.* (1964).

Para a análise das glândulas, amostras coletadas de ápices caulinares e fragmentos de folhas totalmente expandidas contendo as glândulas foram fixados por 48h em solução contendo formaldeído, ácido acético e etanol 50% (FAA) segundo a técnica de Johansen (1940) e/ou em solução fixadora contendo formaldeído em tampão fosfato de sódio em pH 7,2 (FNT) de acordo com a técnica de Lillie (1965) e estocados em etanol 70%. Em seguida, foram desidratados em série butílica e incluídos em parafina Paraplast (Ruzin, 1999). Cortes histológicos transversais e longitudinais seriados foram obtidos em micrótomo rotativo (Leica DM) e montados em lâminas histológicas. O material foi desparafinado com acetato de butila, hidratado em etanol, corado com Safranina a 1% em etanol a 50% e azul de astra a 1% aquoso (Bukatsch, 1972) e vedado com bálsamo do Canadá para a montagem de lâminas permanentes. As imagens foram documentadas no microscópio (Leica DMLB) equipado com câmera digital (DFC 310 FX), pertencente ao Laboratório de Anatomia Vegetal do IB/USP.

Para a visualização da superfície epidérmica foliar foi feita a dissociação da lâmina foliar de acordo com a técnica de Franklin (1945) utilizando solução contendo peróxido de hidrogênio e ácido acético na proporção 1/1 (v/v). Em seguida, o material foi lavado várias vezes em água destilada e corado com safranina a 1%. Os fragmentos de epiderme foram separados quanto à superfície foliar (abaxial e adaxial) e montados com glicerina a 50%, cobertas com lamínula e vedadas em esmalte incolor.

Os caracteres anatômicos como contorno da nervura central da lâmina foliar e do pecíolo, bem como o arranjo dos feixes vasculares foram classificados de acordo com Howard (1979) e os tipos de tricomas de acordo com Theobald *et al.* (1979). A descrição sobre a ocorrência de laticíferos foi realizada com base na literatura (Vega *et al.*, 2002 e Pace

et al., 2019), e para *Galphimia brasiliensis* e *Lophanthera lactescens* foram realizados testes com Lugol para amido (Johansen, 1940), Sudan IV para lipídios (Pearse, 1985), Reagente de Wagner para alcaloides (Furr e Malberg, 1981) e azul do Nilo para lipídios (Cain, 1947).

Microscopia eletrônica de varredura (MEV) -Análises em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) foram feitas para observação da epiderme, dos tricomas e das glândulas foliares. Ápices e fragmentos de folhas das regiões do segundo ao quinto nó foram fixados em FAA e estocados em etanol 70% foram desidratados em série etanólica e submetidos ao ponto crítico com gás carbônico (CPD 030, Balzer). Algumas amostras não passaram pelo ponto crítico, sendo tratados com o vapor de ácido sulfúrico para secagem das amostras (Barthlott e Neinhuis, 1997), pois quando passava pelo ponto crítico a superfície epidérmica ficava toda retraída dificultando a visualização. Os fragmentos secos foram aderidos a suportes de metal com fita dupla face adesiva de carbono, metalizadas com ouro (Sputter Coater SCD 050, Balzers) (Silveira, 2011). As amostras foram observadas e documentadas no microscópio Zeiss (DSM 940, Σigma VP), no Centro de Aquisição de Imagens e Microscopia do Instituto de Biociências (CAIMI-IB), pertencente ao Laboratório de Microscopia Eletrônica do IB/USP.

Mapeamento dos caracteres – Foi feita a delimitação dos caracteres anatômicos e morfológicos, sendo selecionados 33 (Tabela 3) para a construção da matriz de caracteres de presença e ausência/ou multiestado (Tabela 4). A filogenia apresentada por Davis e Anderson (2010) foi utilizada como base para o mapeamento dos caracteres. Em seguida, localizamos a árvore filogenética de Malpighiaceae disponível no banco de dados do TreeBase (<https://www.treebase.org/treebase-web/search/treeSearch.html>) sob o número de registro 11008. Inserimos a árvore no programa Mesquite 3.61 (Maddison e Maddison, 2019) e

mapeamos os dados da matriz construída. Retiramos da filogenia aqueles terminais não amostrados em nossa análise com a função `drop.tip` do pacote Ape (Paradis e Schliep, 2018). Para as espécies dos gêneros *Banisteriopsis* e *Hiraea* usamos espécies próximas para englobar a amostragem. As reconstruções dos caracteres ancestrais foram realizadas por análise de Parcimônia utilizando o programa Mesquite (Maddison e Maddison, 2019)

Codificamos 33 caracteres (Tabela 3), sendo 19 relacionados a anatomia da lâmina foliar, cinco com a anatomia do pecíolo e oito com a distribuição e morfologia da glândula foliar. Os resultados obtidos quanto aos aspectos morfoanatômicos foliares estão descritos seguindo a matriz de caracteres obtida (Tabela 4).

1. Anatomia da lâmina foliar (caracteres 1 a 19)

Epiderme (caracteres 1 a 11)

Todas as espécies de Malpighiaceae estudadas apresentam epiderme foliar uniformemente unisseriada em ambas as faces (Figura 3A), exceto *Ochna serrulata* (grupo externo) que apresentou epiderme com regiões bisseriadas. As paredes anticlinais (Figura 3), em vista frontal, das faces adaxial e abaxial apresentam tanto contorno reto (Figuras 3B, 3D) como sinuoso (Figuras 3C, 3E). Todas as espécies analisadas apresentam folhas hipostomáticas, com cristas estomáticas (Figura 3F) (caráter 4) ocorrendo em *Byrsonima coccolobifolia*, *Galphimia brasiliensis* (clado Byrsonimoide), *Bunchosia glandulifera* (clado Bunchosioide), *Hiraea cuiabensis* (clado Hiraeoide), *Diplopterys pubipetala*, *Janusia guaranitica* (clado Stigmaphylloide), *Calpicola sericea*, *Malpighia coccigera* (clado Malpighioide), *Christianella surinamensis*, *Flabellaria paniculata*, *Malpighioides guianensis* (clado Christianella), *Tetrapterys ambigua* (*Tetrapterys s.l.*), *Tetrapterys schiedeana* (*Tetrapterys s.s.*) e *Dicella bracteosa* (clado Carolus). Apenas nas espécies de *Christianella* foram observados estômatos com uma extensa deposição de cera nas células-guarda.

Células subsidiárias se projetando sobre o estômato (Figura 3G) são observadas em espécies dos clados Stigmaphylloide, Malpighioide e Tetrapteroide. Células epidérmicas

papilosas são registradas na face abaxial apenas em *Christianella surinamensis*, *Malpighioides bracteosa* e *Verrucularia glaucophylla* (Figura 3H).

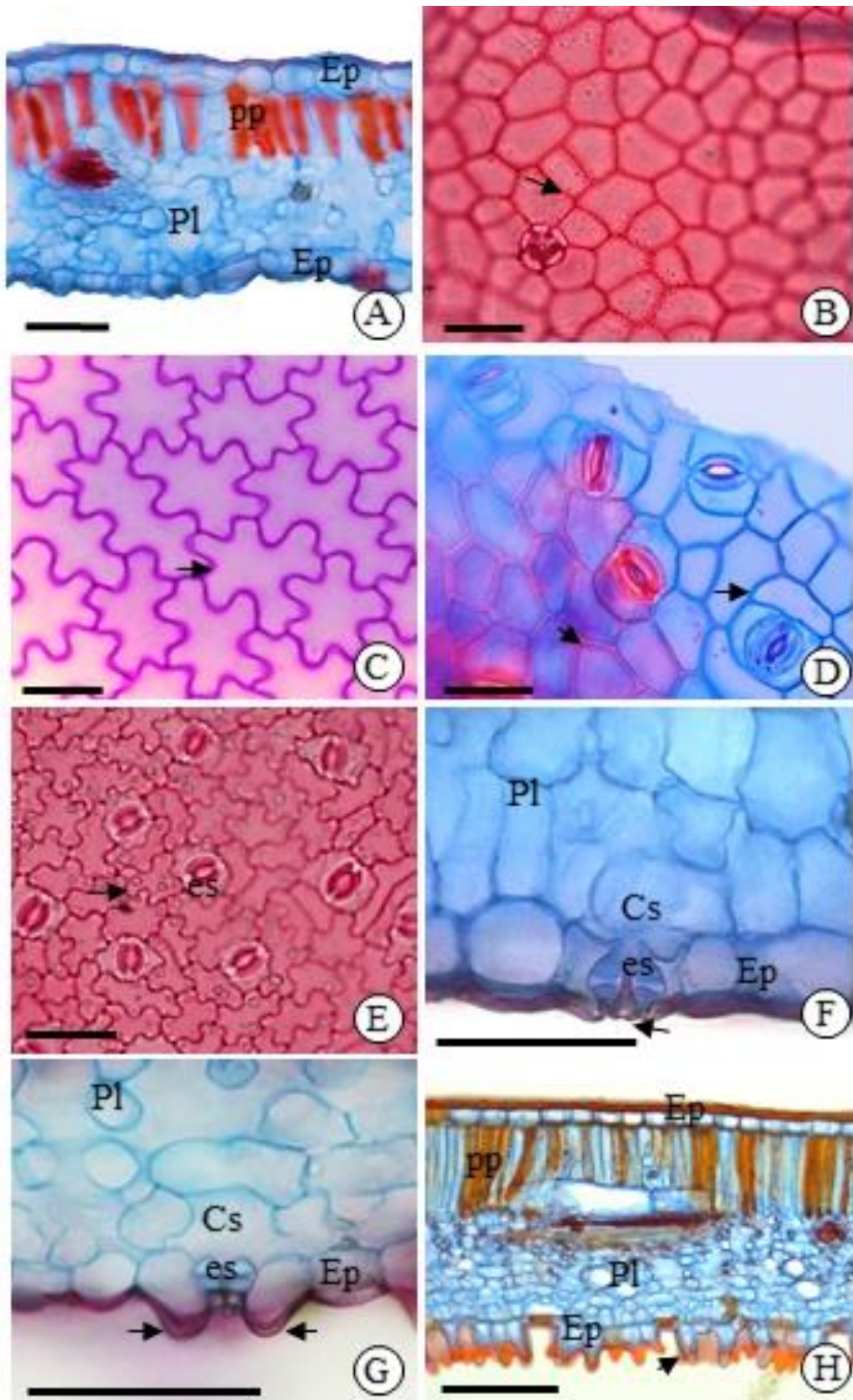


Figura 3. Secções transversais e paradérmicas de folhas de espécies de Malpighiaceae. **A.** *Galphimia brasiliensis* mostrando a epiderme unisseriada em ambas as faces **B.** *Tetrapteryx ambigua*. Vista frontal da face adaxial da epiderme evidenciando paredes anticlinais com contorno reto (setas). **C.** *Malpighioides bracteosa* em vista frontal da face adaxial da epiderme, evidenciando as células com paredes anticlinais de contorno sinuoso (setas). **D.** *Henleophyllum echinatum*. Vista frontal da face abaxial da epiderme, evidenciando as paredes anticlinais das células com contorno reto (setas). **E.** *Mascagnia vacciniifolia*. Vista frontal da face abaxial da epiderme, evidenciando as paredes anticlinais das células com contorno sinuoso (setas). **F.** *Malpighia coccigera*. Secção transversal da lâmina foliar, mostrando a crista estomática (seta). **G.** *Christianella surinamensis*. Secção transversal da lâmina foliar, mostrando detalhe da superfície abaxial com célula subsidiária se projetando sobre o estômato (setas). **H.** *Verrucularia glaucophylla*. Secção transversal da lâmina foliar, evidenciando células epidérmicas papilosas na face abaxial (seta). Cs. Câmara subestomática; Es. Estômato; Ep. Epiderme; Pl. Parênquima lacunoso; Pp. Parênquima paliçádico; Barras: a. 100µm; b, c, d, e, f, g. 50µm; h. 200µm.

Na maioria das espécies, o indumento é seríceo com tricomas que podem ser caducos e/ou persistentes, sendo a maioria persistentes. Tricomas tectores do tipo malpighiáceo ocorrem em todas as espécies. *Mezia araujoii* (Figura 4A) e *Tricomaria usillo* apresentam tricomas glandulares do tipo peltado, sendo este o primeiro registro para Malpighiaceae, ainda observamos nestas espécies tricomas filiformes.

A maioria das espécies têm tricomas exclusivamente do tipo T (Figura 4b), o tipo V aparece em *Callicola parvifolia* e *Janusia guaranitica* (Figura 4C), e o tipo Y em *Heteropteryx byrsonimifolia*, *Psycopteryx dipholiphylla* e *Tetrapteryx phlomoides*. *Christianella surinamensis* e *Hiraea cuiabensis* (Figura 4d) apresentam tanto tricomas do tipo T como Y.

Várias espécies dentro dos diferentes clados apresentam deposição de cera na forma de espículas, na parede dos tricomas (Figura 4E). No clado Byrsonimoide, apenas *Lophanthera lactescens* tem deposição de cera. Nenhuma das espécies de *Carolus* apresenta deposição de cera na parede do tricoma (Figura 4F).

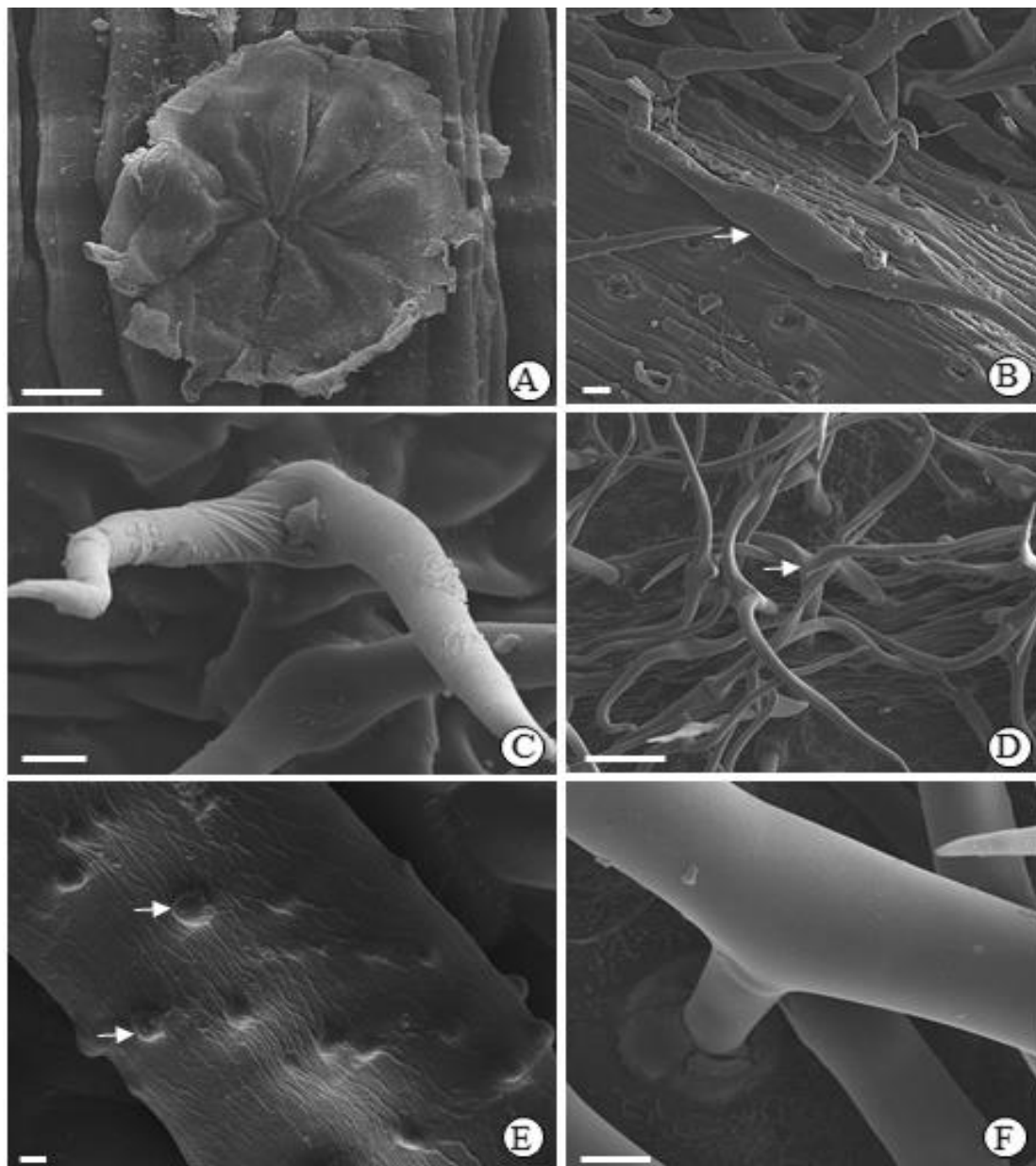


Figura 4. Microscopia Eletrônica de Varredura da superfície foliar das espécies analisadas de Malpighiaceae. **A.** Vista frontal do tricoma peltado em *Mezia araujoi*. **B.** Seta indicando o tricoma do tipo T em *Hiraea cuiabensis*. **C.** Vista frontal do tricoma do tipo V em *Callicola parvifolia*. **D.** Seta indicando um dos tricomas do tipo Y em *Tetrapteryx phlomoides*. **E.** Parede do tricoma de *Hiptage benghalensis* evidenciando (setas) a ornamentação com as espículas. **F.** Parede do tricoma de *Carolus chasei* evidenciando a parede lisa com a ausência de espículas. Barras: a, b, c, d, 10 μ m; e, 2 μ m; f, 20 μ m.

Tabela 3. Lista de caracteres analisados e seus respectivos estados de caráter.

Caráter 1	Epiderme, número de camadas: (0) uniformemente unisseriada em ambas as faces; (1) bisseriada em algumas regiões da face adaxial
Caráter 2	Epiderme, contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas em vista frontal na face adaxial: (0) com paredes retas; (1) com paredes sinuosas
Caráter 3	Epiderme, contorno das paredes anticlinais das células epidérmicas em vista frontal na face abaxial: (0) com paredes retas; (1) com paredes sinuosas
Caráter 4	Epiderme, cristas estomáticas: (0) ausente (1) presente
Caráter 5	Epiderme, células subsidiárias projetadas sobre o estômato: (0) ausente (1) presente
Caráter 6	Epiderme com células papilosas na face abaxial: (0) ausente (1) presente
Caráter 7	Epiderme, indumento: (0) tricomas tectores exclusivamente caducos; (1) tricomas tectores caducos e outros persistentes
Caráter 8	Epiderme, indumento: (0) tricomas tectores exclusivamente do tipo malpighiáceo; (1) tricomas tectores malpighiáceos e peltados
Caráter 9	Epiderme, indumento: (0) tricomas malpighiáceos exclusivamente de um único tipo T, Y ou V; (1) tricomas malpighiáceos de mais de um tipo Y e T
Caráter 10	Epiderme, indumento: (0) tricomas malpighiáceos exclusivamente do tipo T; (1) tipo Y; (2) tipo V
Caráter 11	Epiderme com deposição de cera na parede do tricoma malpighiáceo: (0) sem deposição de cera; (1) com deposição de cera
Caráter 12	Hipoderme na face adaxial: (0) ausente (1) presente
Caráter 13	Mesofilo, tipo: (0) dorsiventral; (1) isobilateral
Caráter 14	Mesofilo, parênquima paliçádico, número de camadas na face adaxial: (0) 1 camada; (1) mais de 1 camada
Caráter 15	Mesofilo, nervuras laterais, extensão da bainha: (0) ausente; (1) presente
Caráter 16	Mesofilo, tipo de cristais: (0) drusas; (1) drusas+prismático
Caráter 17	Nervura mediana, contorno em secção transversal na face adaxial: (0) côncava; (1) plana; (2) convexa
Caráter 18	Nervura mediana, laticíferos: (0) ausente; (1) presente
Caráter 19	Nervura mediana, fibras pericíclicas: (0) ausente; (1) presente
Caráter 20	Pecíolo, contorno em secção transversal: (0) côncavo-convexo; (1) plano-convexo; (2) biconvexo; (3) circular
Caráter 21	Pecíolo, sistema vascular: (0) disposto em arco aberto; (1) disposto em arco fechado
Caráter 22	Pecíolo, sistema vascular em arco aberto: (0) em arco aberto simples; (1) com extremidades convolutas
Caráter 23	Pecíolo, feixes acessórios: (0) ausente; (1) presente
Caráter 24	Pecíolo, laticíferos associados ao floema: (0) ausente; (1) presente
Caráter 25	Pecíolo, fibras pericíclicas: (0) ausente; (1) presente
Caráter 26	Glândulas foliares: (0) ausente; (1) presente
Caráter 27	Glândulas foliares no pecíolo: (0) ausente; (1) presente

- Caráter 28** Glândulas foliares no pecíolo, localização: No ápice do pecíolo (0), na base do pecíolo (1), ao longo do pecíolo (2) ausente (3)
- Caráter 29** Glândulas laminares: (0) ausente; (1) presente
- Caráter 30** Glândulas laminares marginais: (0) ausente; (1) presente
- Caráter 31** Distribuição das glândulas laminares marginais: por toda a margem (0), restritas à base da lâmina (1), ausentes (2)
- Caráter 32** Glândulas laminares abaxiais: (0) ausente; (1) presente
- Caráter 33** Glândulas laminares abaxiais, localização: Apenas próximos à base (0), apenas próximos ao ápice (1), ambos (2), próximos à margem (3), ausentes (4)
-

Tabela 4. Matriz de caracteres levantados para espécies analisadas de Malpighiaceae e do grupo externo (*Ochna serrulata*, Ochnaceae). (0) Caráter ausente. (1) Caráter presente. (?) sem dados.

Espécies/Caracteres avaliados	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33
<i>Adelphia hiraea</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0/1	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	4	
<i>Aenigmathantera lasiandra</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	?	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	1	1	0	0	4	
<i>Alicia anisopetala</i>	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	1	0	2	1	1	
<i>Amorimia exotropica</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	1	0	0	1	1	2	1	1	1	1	
<i>Banisteriopsis membranifolia</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	2	1	0
<i>Bunchosia glandulifera</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	3	1	0	2	1	1
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	?	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	?	0	0	2	0	4
<i>Calcolola parvifolia</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0/1	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	3	1	1	1	0	4	
<i>Callaeum antifebrile</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0/1	0	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	1	1	0	0	4	
<i>Callaeum psilophyllum</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	3	1	1	0	1	3	
<i>Carolus chasei</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	1	0	0	4
<i>Carolus chlorocarpus</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0/1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	1	1	1	1	2
<i>Carolus sinemariensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	1	0	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	?	0	0	1	1	0	1	1	0	0	4
<i>Christianella multiglandulosa</i>	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	0	1	1	0	0	4	
<i>Christianella surinamensis</i>	0	0	0	1	1	1	1	0	1	?	1	0	0	0	1	0	2	0	1	1	0	0	1	0	1	1	1	2	1	1	0	0	4
<i>Dicella bracteosa</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0/1	1	0	1	3	1	?	1	0	1	1	1	0	3	1	0	2	1	1
<i>Dicella macroptera</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0/1	2	0	1	1	0	0	1	0	1	1	0	3	1	1	0	0	4	
<i>Dicella nucifera</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	2	1	0	2	1	1	
<i>Diplopterys pubipetala</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	3	1	1	0	0	4	
<i>Echinopterys eglandulosa</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	0	0	0	1	0/1	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Flabellaria paniculata</i>	0	?	?	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	0	4
<i>Flabellariopsis acuminata</i>	0	?	?	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	3	1	0	1	1	3	
<i>Galphimia brasiliensis</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0/1	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	0	3	1	1	1	0	4	
<i>Heladena multiflora</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	3	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	3	
<i>Henleophytum echinatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	1	?	0	0	1	1	0	3	1	1	1	1	3	
<i>Heteropterys byrsonimifolia</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	1	1	0	0	1	1	0/1	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	1	1	0	2	1	1
<i>Heteropterys pauciflora</i>	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	1	
<i>Hiptage benghalensis</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	1	3	
<i>Hiraea cuiabensis</i>	0	1	1	1	0	0	1	0	?	1	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	1	1	3	1	0	0	0	4	
<i>Janusia guaranitica</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0/1	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	4	
<i>Jubelina rosea</i>	0	?	?	0	0	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	2	0	1	2	0	0	1	0	1	1	1	0	3	1	0	2	1	1
<i>Lophanthera lactescens</i>	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	1	3	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	2	1	3	
<i>Malpighia coccigera</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0/1	2	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	3	1	0	2	1	1	
<i>Malpighia glabra</i>	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	0	3	1	0	2	1	1	
<i>Malpighiodes bracteosa</i>	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	3	1	0	2	1	1	
<i>Mascagnia divaricata</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0/1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	3	1	0	2	1	1	

<i>Mascagnia lilacina</i>	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	3	1	1	1	0	4					
<i>Mascagnia vacciniifolia</i>	0	0	0	0	0	0	10	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	1	1	0	0	1	0	3	1	0	2	1	1		
<i>Mezia araujoii</i>	0	1	1	0	0	0	11	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	1	0	0	1	1	1	0	1	0	2	1	1			
<i>Niedenzuella sericea</i>	0	?	?	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	?	0	1	1	2	1	1	0	0	4				
<i>Niedenzuella stannea</i>	0	1	1	0	1	0	10	0	0	1	0	0	0	1	0/1	2	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	1	1	0	0	4			
<i>Ochna serrulata</i>	1	1	1	1	1	0	0	?	?	?	0	0	0	0	0	0	0/1	2	0	0	3	0	0	0	0	0	0	?	0	0	2	0	4	
<i>Psycopterys diphlophylla</i>	0	?	?	0	0	0	00	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	1	2	0	0	2	0	4
<i>Stigmaphyllon ciliatum</i>	0	1	1	0	1	0	10	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	3	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0	2	0	4		
<i>Tetrapterys ambigua</i>	0	0	1	1	1	0	10	0	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	3	1	1	0	0	4		
<i>Tetrapterys goudotiana</i>	0	?	?	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	1	0	2	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0	3	1	1	0	1	3	
<i>Tetrapterys microphylla</i>	0	1	1	0	1	0	10	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	1	0	0	0	1	0	1	1	1	1	2	1	1	1	0	4	
<i>Tetrapterys phlomoides</i>	0	1	0	0	1	0	10	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1	1	1	0	1	1	1	0	4		
<i>Tetrapterys schiedeana</i>	0	?	?	1	0	0	00	0	?	0	0	1	1	1	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	3	1	1	0	0	4		
<i>Tricomaria usillo</i>	0	0	1	0	0	0	11	0	?	0	0	1	0	0	0	0	0	0	?	?	?	?	0	0	1	0	3	1	1	1	0	4		
<i>Verrucularia glaucophylla</i>	0	0	0	0	1	1	10	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1	0	0	?	0	0	2	0	4		

Hipoderme e mesofilo (caracteres 12 a 16)

Apenas *Carolus sinemariensis* e *Jubelina rosea* apresentam hipoderme diferenciada na face adaxial. Mesofilo do tipo dorsiventral (Figura 5A) ocorre em todas as espécies analisadas, exceto em *Tetrapteryx ambigua*, *T. schiedeana* e *Tricomaria usillo* apresentam mesofilo isobilateral (Figura 5B). Parênquima paliçádico com mais de uma camada (Figura 5C) foi observado em *Adelphia hiraea*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Heteropteryx byrsonimifolia* e *H. pauciflora*, *Jubelina rosea*, *T. microphylla* e *T. schiedeana*. Nas demais espécies, apenas uma única camada de parênquima paliçádico foi observada (Figura 5D).

Extensão de bainha parenquimática (Figura 5E) no feixe vascular ocorre nas espécies de *Aenigmatanthera lasiandra*, *Carolus chasei* e *C. chlorocarpus*, *Christianella multiglandulosa* e *C. surinamensis*, *Dicella macroptera* e *D. nucifera*, *Echinopteryx eglandulosa*, *Heladena multiflora*, *Heteropteryx byrsonimifolia*, *Hiraea cuiabensis*, *Malpighia glabra*, *Mascagnia divaricata*, *Niedenzuella stannea*, *Tetrapteryx goutotiana*, *T. microphylla* e *T. schiedeana*.

Cristais do tipo drusas e/ou cristais prismáticos (Figura 5F) ocorrem em todas as espécies, mas a ocorrência dos dois tipos juntos (cristais prismáticos e drusas) na mesma espécie foram observados em *Adelphia hiraea*, *Calcicola parvifolia*, *Callaeum antifebrile*, *Carolus chasei*, *C. chlorocarpus*, *Dicella bracteosa*, *D. macroptera*, *Flabellaria paniculata*, *Heteropteryx byrsonimifolia*, *Hiraea cuiabensis* (Figura 5F), *Janusia guaranitica*, *Malpighia coccigera*, *Mascagnia divaricata*, *Niedenzuella sericea* e *Niedenzuella stannea*.

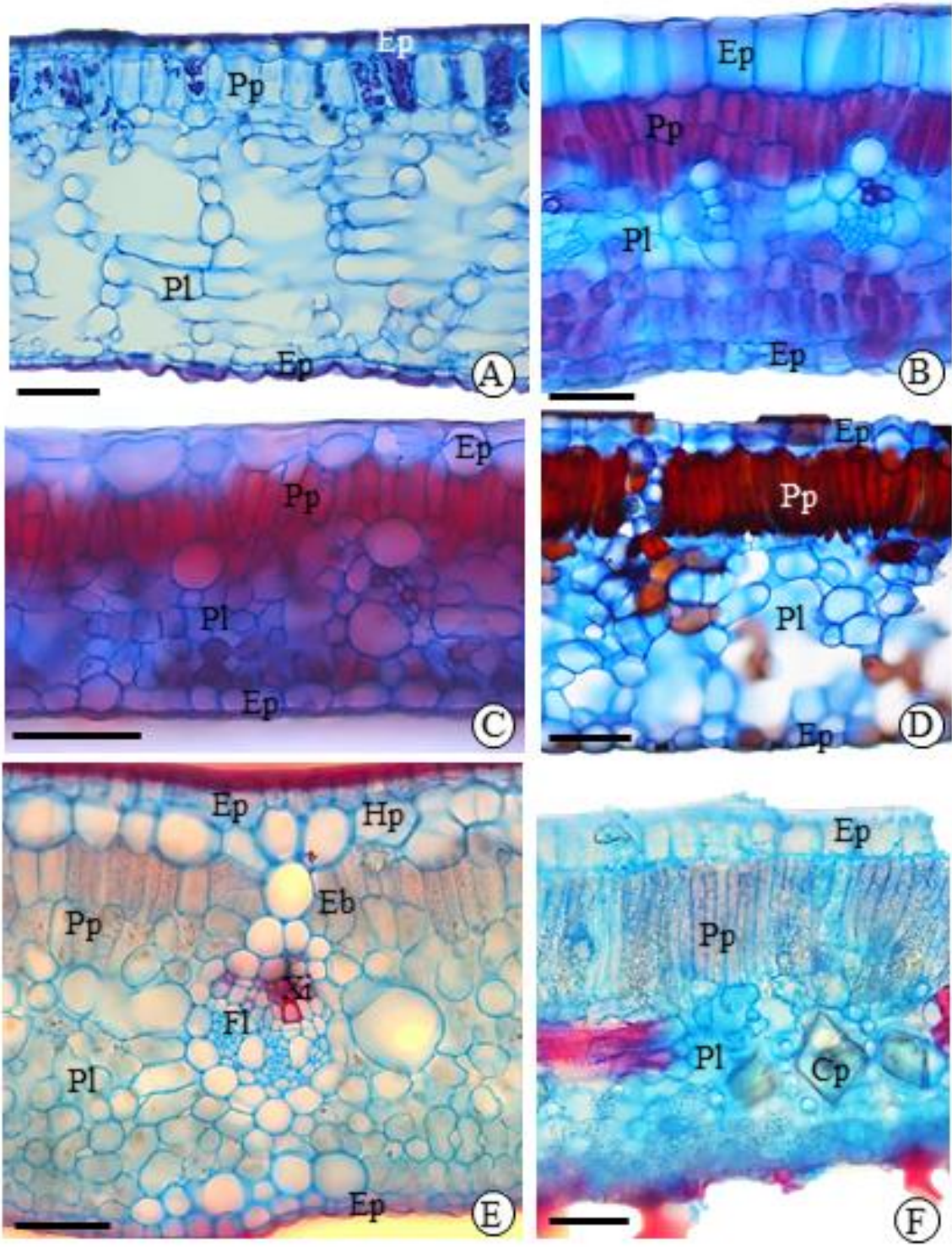


Figura 5. Secções transversais da lâmina foliar das espécies de Malpighiaceae. **A.** Mesofilo dorsiventral em *Malpighioides bracteosa*. **B.** Mesofilo isobilateral em *Tetrapteryx ambigua* com mais de uma camada de parênquima paliçádico. **C.** Mesofilo dorsiventral *Tetrapteryx schieldeana* com células epidérmicas maiores na face adaxial. **D.** Mesofilo dorsiventral em *Stigmaphyllon ciliatum* com parênquima paliçádico contendo uma camada na superfície adaxial. **E.** *Tetrapteryx phlomoides* com extensão de bainha com células parenquimáticas em direção à face adaxial. **F.** Mesofilo com cristais prismáticos em *Hiraea cuiabensis*. Os cristais estão espalhados pelo parênquima lacunoso. Cp=Cristal prismático; Ep=Epiderme; Hp=Hipoderme; Eb=Extensão de bainha; Pp=Parênquima paliçádico; Pl=Parênquima lacunoso; Fl=Floema; Xi=Xilema. Barras: a. 100µm; b, c, d, e, f. 50 µm.

Nervura mediana (caracteres 17 a 19)

Em relação ao contorno da região da nervura mediana, em secção transversal, as espécies dos clados Bunchosioide e Stigmaphylloide variam de plana (Figura 6A) a convexa (Figura 6B), enquanto as espécies dos clados Hireaeoide e Tetrapterioide apresentam as formas plana, convexa e côncava. O clado Christianella apresenta espécies com pecíolos que variam entre côncavo (Figura 6C) e convexo.

Na região da nervura mediana da lâmina foliar, são observados laticíferos em *Galphimia brasiliensis*, *Lophanthera lactescens*, *Verrucularia glaucophylla* (Figura 6D), e *Tetrapteryx s. s.*

Fibras pericíclicas envolvendo o sistema vascular em maior ou menor extensão foram observadas nas espécies analisadas (Figura 6E), com exceção de *Byrsonima coccolobifolia*, nas espécies de *Carolus*, *Echinopteryx eglandulosa*, *Flabellaria paniculata*, *Flabellariopsis acuminata*, *Galphimia brasiliensis* (Figura 6F), *Hiptage benghalensis*, *Hiraea cuiabensis*, *Mascagnia lilacina*, *Mezia araujoi*, *Niedenzuella sericea*, *Stigmaphyllon ciliatum* e *Tricomaria usillo*.

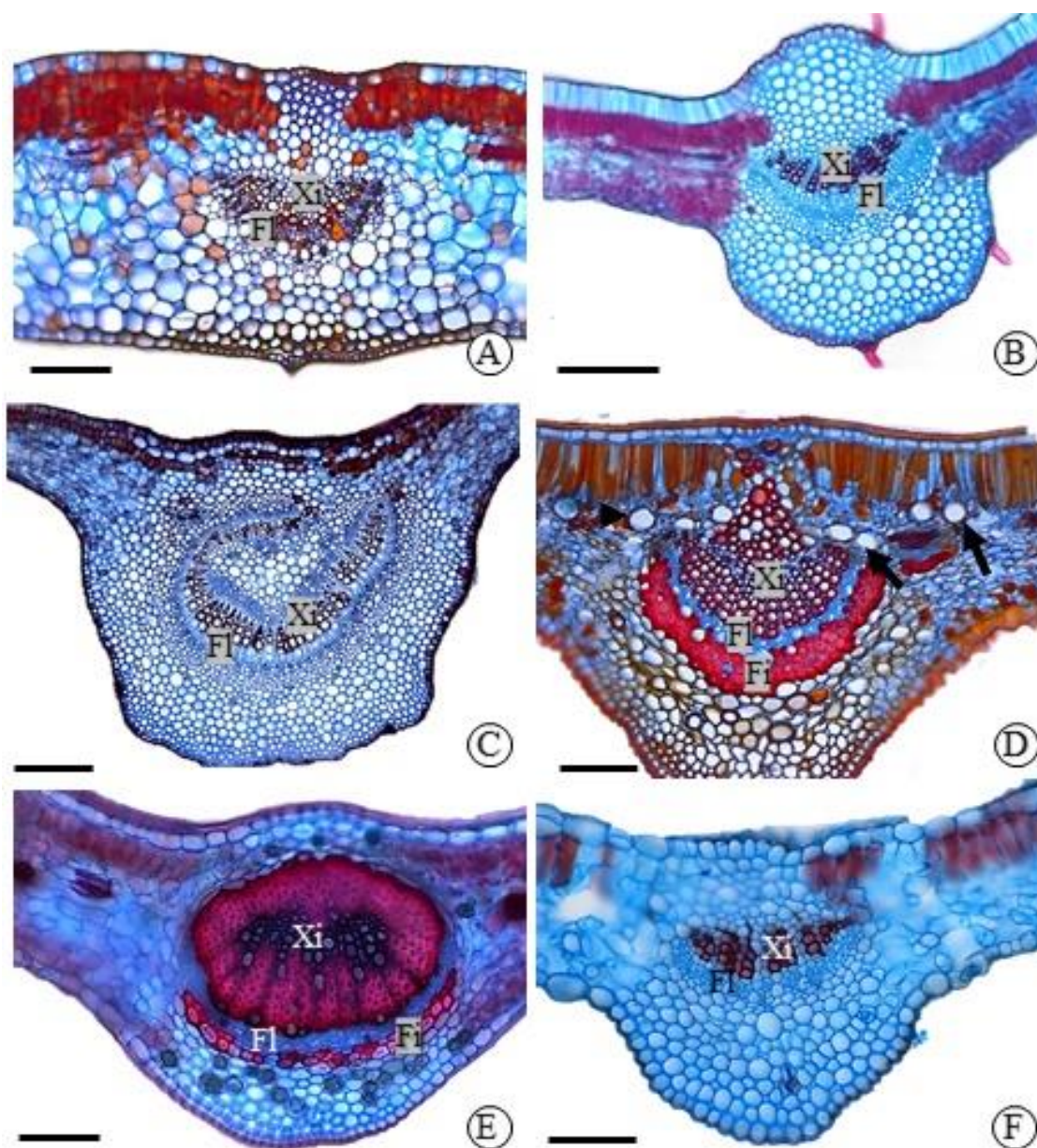


Figura 6. Secções transversais da região da nervura mediana em espécies de Malpighiaceae. **A.** Contorno transversal da região da nervura mediana plano em *Stigmaphyllon ciliatum*. **B.** Contorno transversal da região da nervura mediana convexo em *Tetrapteryx ambigua*. **C.** Contorno transversal da região da nervura mediana côncavo em *Mezia araujoii*. **D.** Laticíferos (setas pretas) na nervura mediana de *Verrucularia glaucophylla*. **E.** Fibras pericíclicas envolvendo, em parte, o sistema vascular em *Henleophytum echinatum*. **F.** Ausência de fibras pericíclicas na região da nervura central em *Galphimia brasiliensis*. Fl=Floema; Xi=Xilema; Fi=Fibras pericíclicas. Barras: a, c, e. 200µm; b, d, f. 100µm.

2. Anatomia do pecíolo (caracteres 20 a 25)

Os contornos do pecíolo, em secção transversal, são do tipo côncavo-convexo, como em *Galphimia brasiliensis* (Figura 7A), plano-convexo, como em *Bunchosia glandulifera* (Figura 7B), biconvexo, como em *Lophanthera lactescens* (Figura 7C), e circular, como em *Mezia araujoi* (Figura 7D). O sistema vascular em forma de arco aberto foi o mais comum para as espécies e em forma de arco fechado apenas para *Dicella bracteosa*, *Henleophytum echinatum* (Figura 7E) e *Lophanthera lactescens*. Dentre as espécies que apresentam a forma de arco aberto, foram vistos os do tipo aberto simples e com extremidades convolutas. Dentre elas, apenas *Bunchosia glandulifera*, *Byrsonima coccolobifolia*, *Callaeum psilophyllum*, *Hiptage benghalensis*, *Mascagnia vacciniifolia* e *Niedenzuella stannea* (Figura 7F), formam um arco aberto com extremidades convolutas. Os feixes acessórios estão ausentes em *Carolus chasei*, *C. chlorocarpus*, *Flabellaria paniculata*, *Flabelariopsis acuminata*, *Heladena multiflora*, *Henleophytum echinatum*, *Hiptage benghalensis* (Figura 7G), *Malpighia coccigera*, *Mezia araujoi*, *T. goudotiana* e *T. schiedeana*.

Foram observados laticíferos (Figura 7H) em *Galphimia brasiliensis*, *Lophanthera lactescens*, *Verrucularia glaucophylla* e *Tetrapteryx s. s.* Fibras pericíclicas no pecíolo (Figura 7I) ocorrem em *Adelphia hiraea*, *Aenigmatanthera lasiandra*, *Alicia anisopetala*, *Bunchosia glandulifera*, *Callaeum antifebrile*, as espécies de *Christianella*, as espécies de *Dicella*, *Heladena multiflora*, *Henleophytum echinatum*, *Heteropteryx byrsonimifolia*, *Jubelina rosea*, *Lophanthera lactescens*, *Malpighia glabra*, *Mezia araujoi*, *Verrucularia glaucophylla* além das espécies de *Tetrapteryx*, exceto *T. ambigua*.

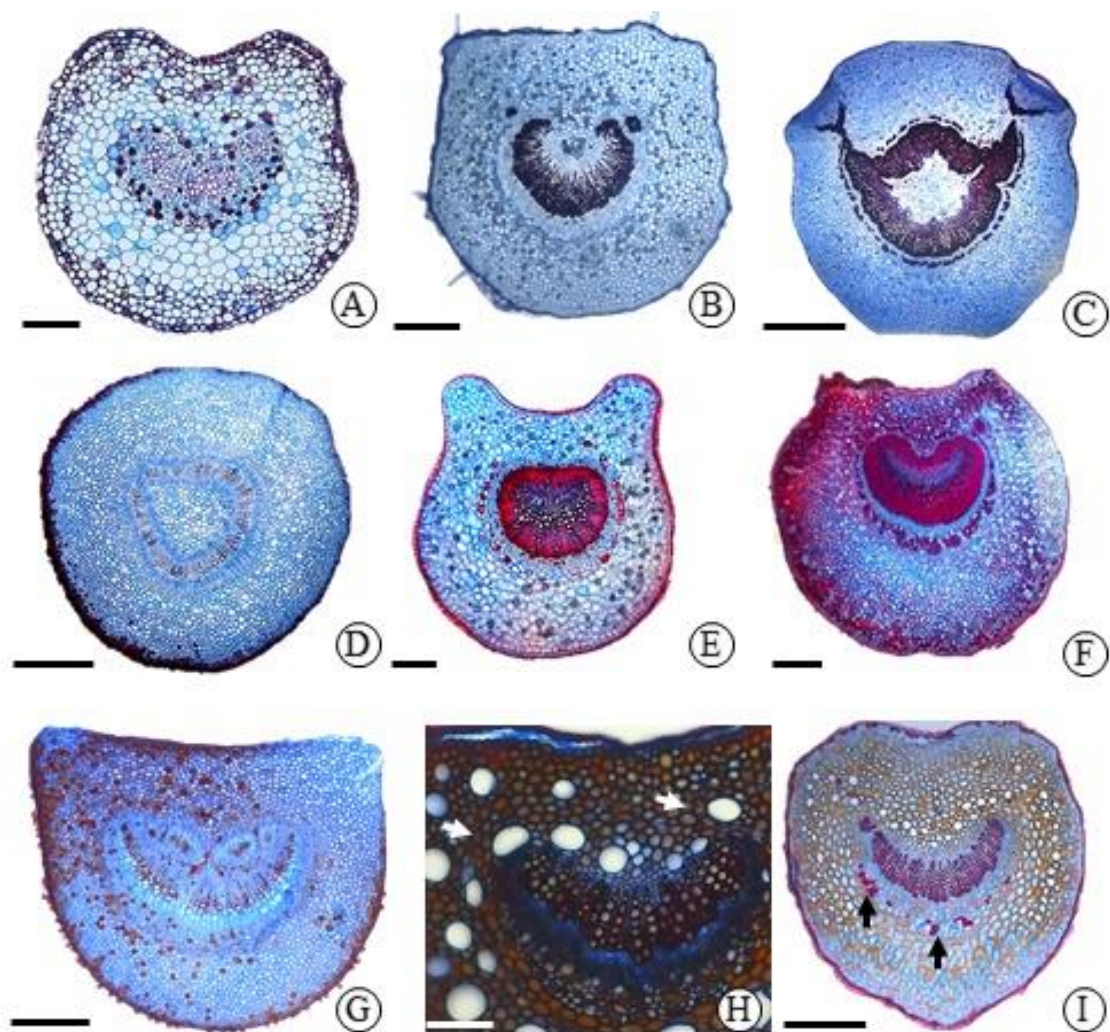


Figura 7. Secção transversal do pecíolo em espécies de Malpighiaceae **A.** Pecíolo em *Galphimia brasiliensis* com contorno côncavo-convexo. **B.** Contorno do pecíolo plano-convexo em *Bunchosia glandulifera*. **C.** Pecíolo com contorno biconvexo em *Lophanthera lactescens*. **D.** Contorno do pecíolo circular em *Mezia araujoi*. **E.** Sistema vascular em forma de arco fechado em *Henleophyllum echinatum* com ausência de feixes acessórios. **F.** Sistema vascular do pecíolo em arco aberto com extremidades convolutas em *Niendenzuella stannea*. Um par de feixes acessórios são observados logo acima da curva do arco formado. **G.** *Hiptage benghalensis*. **H.** Laticíferos (setas) por todo o pecíolo em *Tetrapterys schiedeana*. **I.** Fibras pericíclicas (setas) próximas ao sistema vascular em forma de arco aberto simples em *Verrucularia glaucophylla*. Barras: a, e. 200µm; b, c, d, f, g, i. 500 µm;

3. Distribuição das glândulas foliares (caracteres 26 a 33)

Verrucularia (clado Galphimioide), *Byrsonima* (clado Byrsonimoide) e *Echinopterys* (clado Bunchosioide) não apresentam glândulas em suas folhas. Nas demais espécies, as

glândulas foliares podem ocorrer na lâmina foliar e/ou no pecíolo, com vários padrões de distribuição (Figura 8).

A distribuição das glândulas foliares pode ser dorsolaminar, quando distribuída na face abaxial, como nos gêneros *Adelphia*, *Aenigmatanthera*, *Alicia*, *Carolus*, *Callaeum*, *Christianella*, *Heteropterys*, *Banisteriopsis*, *Malpighia*, *Mascagnia* e *Bunchosia* e nas margens, definidas deste modo como marginais, como em *Galphimia* e *Amorimia*. No pecíolo, as glândulas podem ser do tipo acropeciolar, isto é, no ápice como em *Janusia*, *Stigmaphyllon* e *Tetrapteryx*, ao longo dele, como em *Aenigmathantera*, *Alicia*, *Amorimia*, *Christianella*, *Dicella* e *Banisteriopsis* ou pode ser ainda na base, dita basipeciolar, como em *Heteropteryx* e *Niedenzuella*.

Quanto a localização, quando presentes no pecíolo, as glândulas podem estar na base, como em *Niedenzuella stannea* (Figura 8A), ao longo do pecíolo, como em *Lophanthera lactescens* (Figura 8B), ou no ápice como em *Mezia araujoii* (Figura 8C).

Quando presentes na lâmina foliar, as glândulas podem ser laminares marginais distribuídas por toda a margem em *Adelphia hiraea*, *Aenigmathantera lasiandra*, *Callaeum antifebrile*, *C. psilophyllum*, *Carolus chasei*, *C. sinemariensis* (Figura 8D), *Christianella multiglandulosa*, *C. surinamensis*, *Dicella macroptera*, *Diplopteryx pubipetala*, *Flabellaria paniculata*, *Hiptage benghalensis*, *Hiraea cuiabensis*, *Niedenzuella sericea*, *N. stannea*, *Tetrapteryx ambigua*, *T. goudotiana* e *T. schiedeana* ou restritas a base da lâmina como em *Amorimia exotropica*, *Callicola parvifolia*, *Carolus chlorocarpus*, *Flabellariopsis acuminata*, *Galphimia brasiliensis* (Figura 8E), *Henleophytum echinatum*, *Janusia guaranitica*, *Mascagnia lilacina*, *Tetrapteryx microphylla*, *T. phlomoides* e *Tricomaria usillo*. As glândulas laminares abaxiais, quando presentes, podem se localizar apenas próximo a base como em *Banisteriopsis membranifolia* (Figura 8F), apenas próximos ao

ápice como em *Mascagnia vacciniifolia* (Figura 8G), no ápice e na base como em *Carolus chlorocarpus* (Figura 8H) ou próximos à margem como em *Heladena multiflora* (Figura 8I).

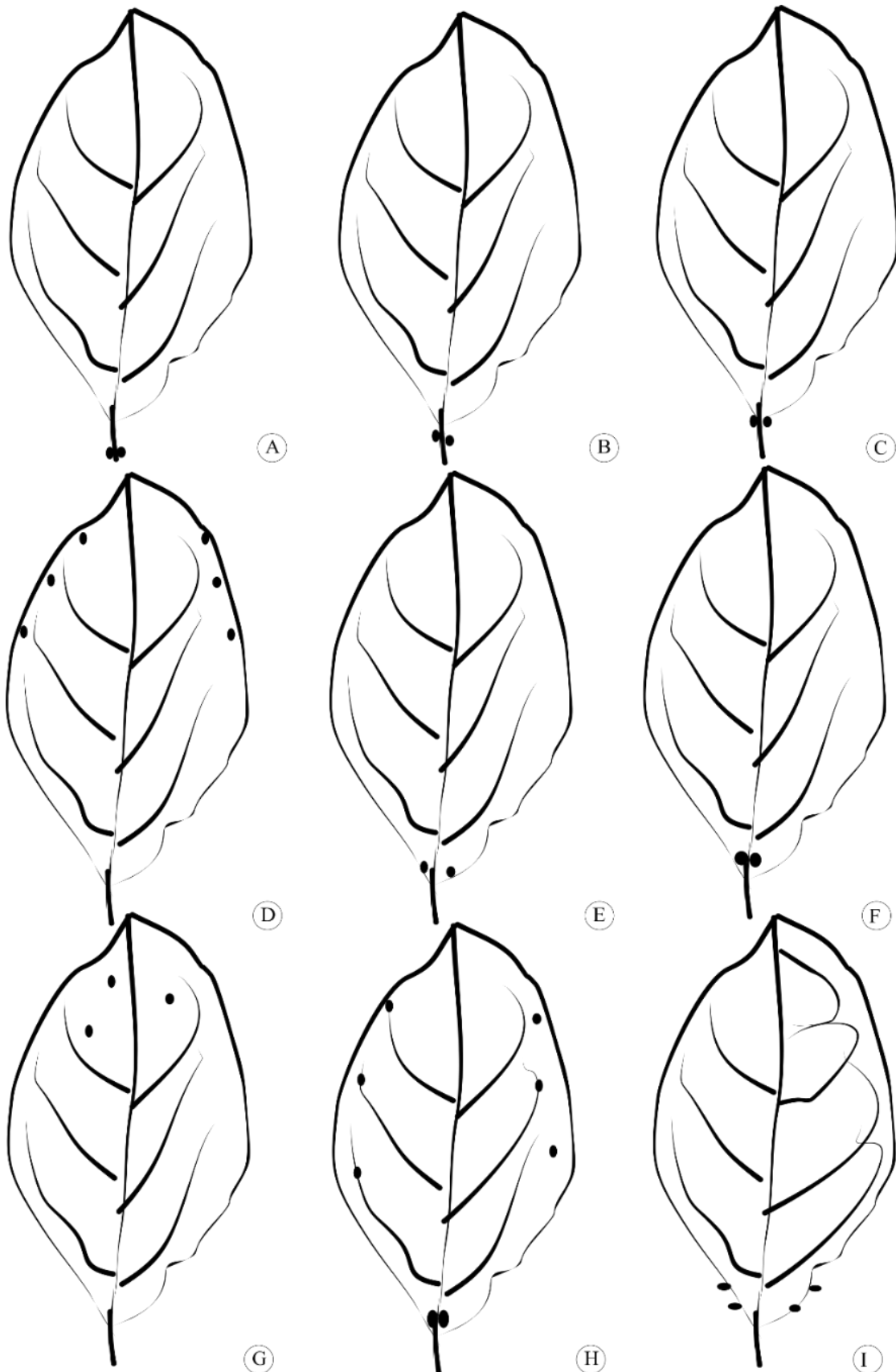


Figura 8. Representação esquemática da localização das glândulas foliares na superfície abaxial em espécies de Malpighiaceae. **A.** *Niedenzuella stannea*. Glândulas na base do pecíolo. **B.** *Lophanthera lactescens*. Glândulas na região mediana do pecíolo. **C.** *Mezia araujoii*. Glândulas no ápice do pecíolo próxima a base da lâmina. **D.** *Carolus sinemariensis*. **E.** Glândulas distribuídas pela base da lâmina foliar em *Galphimia brasiliensis*. **F.** *Banisteriopsis membranifolia*. Glândulas na base da lâmina foliar próxima a nervura principal. **G.** *Mascagnia vacciniifolia*. Glândulas na superfície abaxial próximas ao ápice da lâmina foliar. **H.** *Carolus chlorocarpus*. Glândulas próximas a terminação das nervuras e na base da lâmina foliar. **I.** *Heladena multiflora*. Glândulas marginais na região da base da lâmina foliar. As glândulas são representadas pelos pontos pretos.

4. Morfoanatomia das glândulas foliares

Utilizamos seis espécies que representam os principais padrões de distribuição de glândulas de Malpighiaceae: *Galphimia brasiliensis* com glândulas marginais na base da lâmina foliar, *Heteropterys intermedia* com glândulas na face abaxial e peciulares, *H. pauciflora* com glândulas elevadas próximas a nervura mediana, *Tetrapteryx xylosteifolia*, com glândulas acropiulares, *Janusia guaranitica* com glândulas acropiulares e na base da lâmina foliar, e *Stigmaphyllon tomentosum* com um par de glândulas no ápice do pecíolo. Secreção foi visualizada nas glândulas de *Galphimia brasiliensis*, *Heteropterys intermedia*, *Stigmaphyllon tomentosum* e *Tetrapteryx xylosteifolia*, mas não foram obtidas quantidades suficientes para ser detectada a presença de açúcares por meio de teste da glicofita.

As glândulas das seis espécies analisadas são elevadas (Figura 9), variando quanto à forma em convexo ocelar (Figura 9A) em *Heteropterys intermedia*, semi-esferoide em *Galphimia brasiliensis* (Figura 9B), obcônica, ou seja, séssil, afilada ou levemente afilada em direção à sua inserção em *Janusia guaranitica* (Figura 9C), *Stigmaphyllon tomentosum* (Figura 9D) e *Tetrapteryx phlomoides* apresentam uma forma elipsoide, isto é, séssil e elíptica em secção longitudinal e, finalmente, cupuliformes em *Heteropterys pauciflora* (Figura 9E).

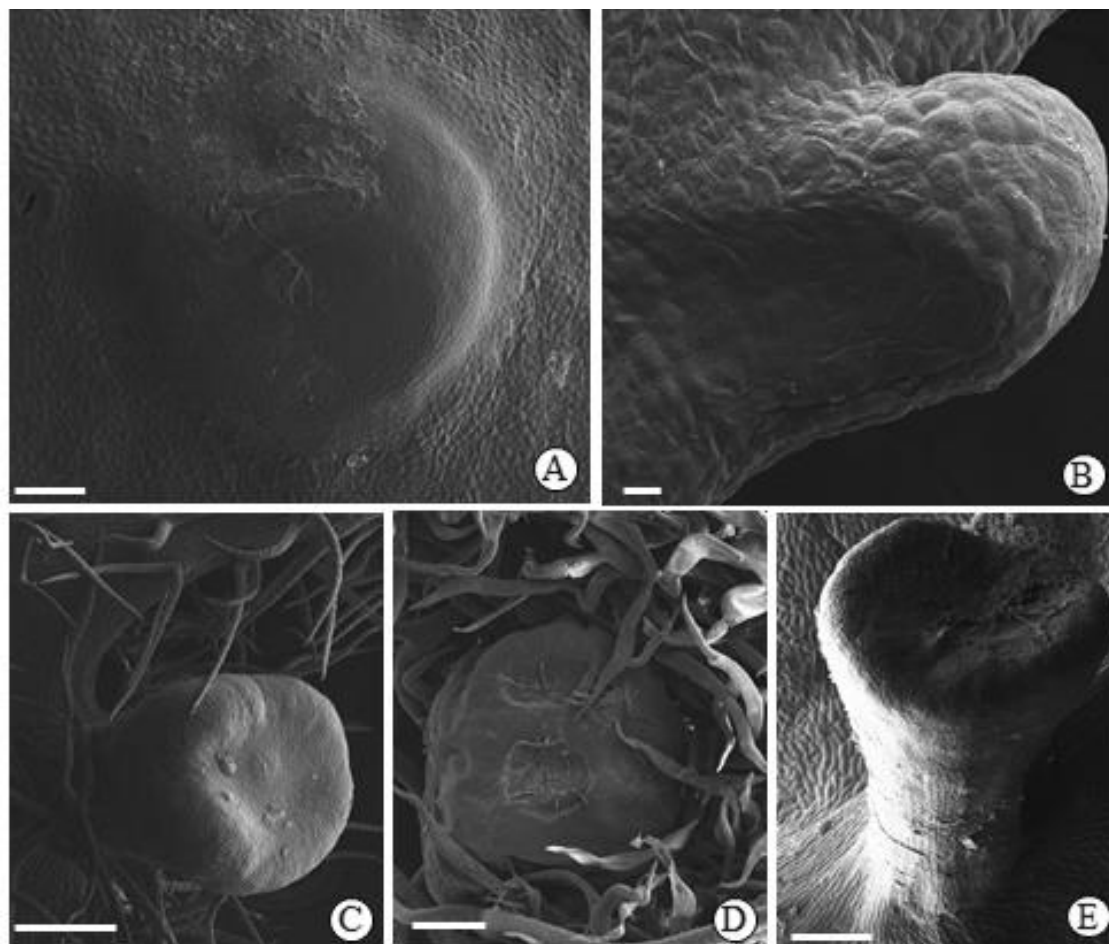


Figura 9. Glândulas foliares em espécies de Malpighiaceae, vistas em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV). **A.** *Heteropteryx intermedia*. Glândula com forma convexo ocelar. **B.** *Galphimia brasiliensis*. Base da lâmina foliar destacando a glândula semi-esferoide. **C.** *Janusia guaranítica*. **D.** *Tetrapteryx xylosteifolia*. Glândulas na base da folha mostrando sua forma elipsoide. **E.** *Heteropteryx pauciflora*. Glândula cupuliforme na lâmina foliar. Barras: a, d, e. 100 μm ; b. 20 μm ; c. 200 μm .

Quanto à anatomia das glândulas, tanto as peciolares quanto as laminares apresentam o mesmo padrão de organização (Figuras 10A-D). Epiderme em paliçada constituída por uma única camada, como em *Tetrapteryx xylosteifolia* (Figura 10A) ou duas camadas como em *Heteropteryx intermedia* (Figura 10B).. Internamente à epiderme, o parênquima nectarífero com duas ou mais camadas de células, seguido do parênquima subnectarífero onde é possível observar as terminações dos tecidos vasculares e idioblastos contendo substância fenólica, além de idioblastos contendo cristais em forma de drusas, geralmente próximas aos tecidos

vasculares. Quando em estágio de desenvolvimento mais avançado, as glândulas apresentam uma grande quantidade de células contendo compostos fenólicos, como visto em *Stigmaphyllon tomentosum* (Figura 10D)

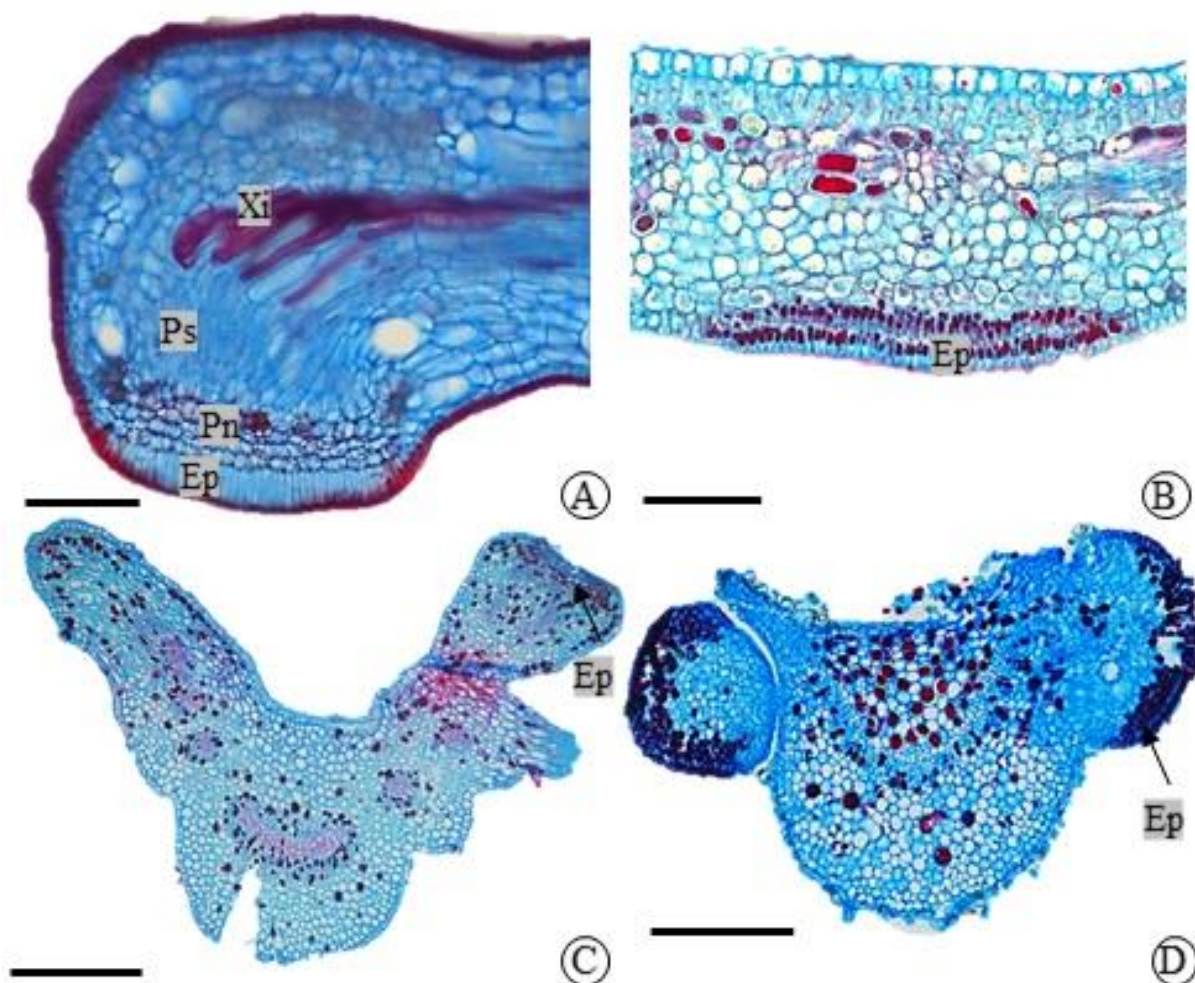


Figura 10. Secções transversais foliares das espécies de Malpighiaceae na região da glândula foliar. **A.** *Tetrapterys xylosteifolia*. Detalhe da glândula na margem da folha evidenciando a epiderme em paliçada na região da glândula e o parênquima nectarífero logo após a epiderme e o subnectarífero logo acima do parênquima nectarífero. **B.** *Heteropterys intermedia*. Detalhe da glândula na face abaxial da epiderme com epiderme em paliçada apenas na região correspondente a glândula. **C.** *Janusia guaranitica*. A glândula localizada na região da base da lâmina foliar apresenta um formato obcônico. É visto ainda que a epiderme em paliçada (seta) ocorre na porção apical da glândula. **D.** *Stigmaphyllon tomentosum*. Glândulas no pecíolo também com epiderme em paliçada na região onde a secreção é liberada. Ep=Epiderme; Pn=Parênquima nectarífero; Ps=Parênquima subnectarífero; Xi=Xilema. Barras: a, 100 µm; b, 50µm; c, d, 200µm.

As estípulas das espécies *Galphimia brasiliensis* (Figuras 11A, 11D, 11G), *Heteropterys intermedia* (Figuras 11B, 11E, 11H) e *Janusia guaranitica* (Figuras 11C, 11F, 11I) tem formato triangular. Em *G. brasiliensis* e *J. guaranitica* as estípulas são persistentes, enquanto em *H. intermedia*, elas caem no momento da senescência foliar por estarem inseridas na base do pecíolo (epipeciolares).

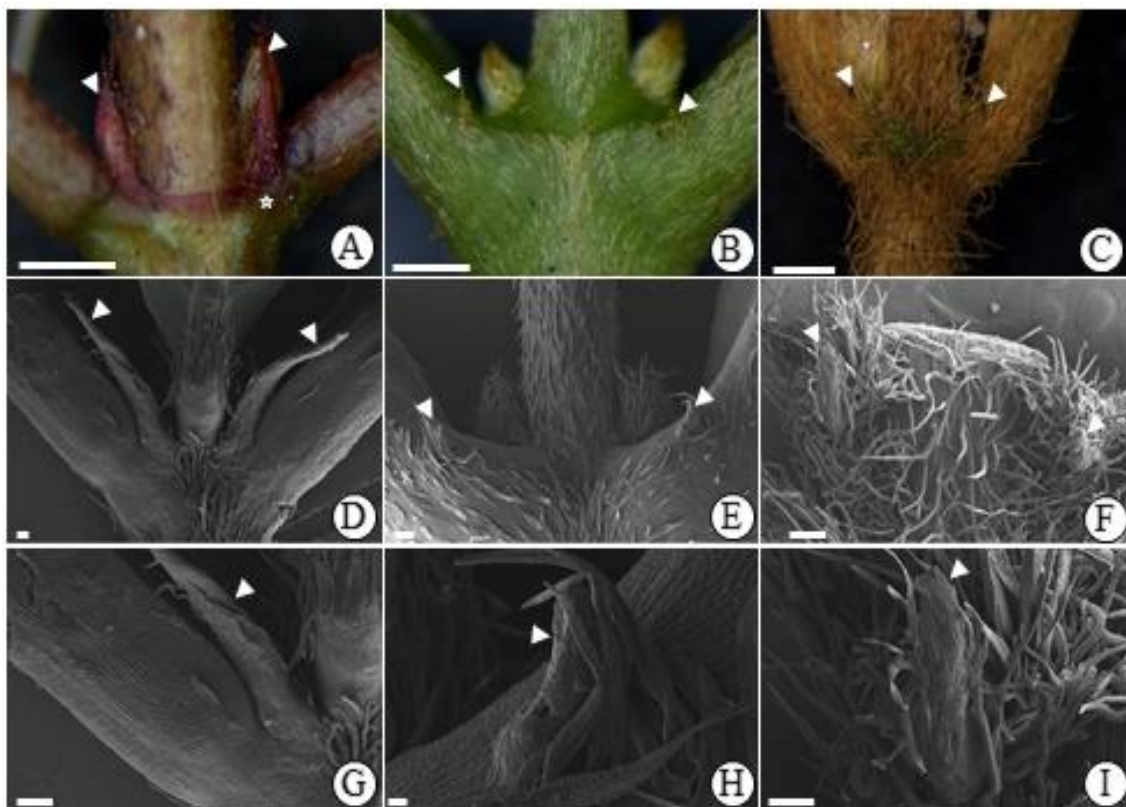


Figura 11. Morfologia das estípulas (setas) nas espécies analisadas de Malpighiaceae. **A, D e G.** *Galphimia brasiliensis* a. Estípulas interpeciolares em sua coloração original. **D.** Vista em microscopia eletrônica de varredura do ápice foliar mostrando as duas estípulas e em **G.** estípula com o tricoma em sua superfície. **B, E e H.** *Heteropterys intermedia*. **B.** Estípulas diminutas indicadas pelas setas. **e.** detalhe para as estípulas localizadas acima dos pecíolos. **H.** detalhe para a estípula com tricomas encobrindo-a. **C, F e I.** *Janusia guaranitica*. **c.** Visão geral das estípulas no ápice foliar. **F.** detalhe em microscopia eletrônica de varredura das estípulas encobertas por tricomas malpighiáceos. **I.** Detalhe da estípula. Barras a. 2 mm; b, c. 500 μ m; d, e, i. 100 μ m; f, g. 200 μ m; h. 20 μ m. Setas apontando para as estípulas.

Anatomicamente, as estípulas apresentam uma região glandular caracterizada por uma epiderme em paliçada, seguida de tecido secretor (Figura 12). Dentre as três espécies analisadas, esta região glandular está restrita à base da estípula em *Galphimia brasiliensis* (Figuras 12A, D, G) ou pode ocorrer ao longo de toda a superfície das estípulas, como nas outras duas espécies (Figuras 12B, C, E, F, H, I).

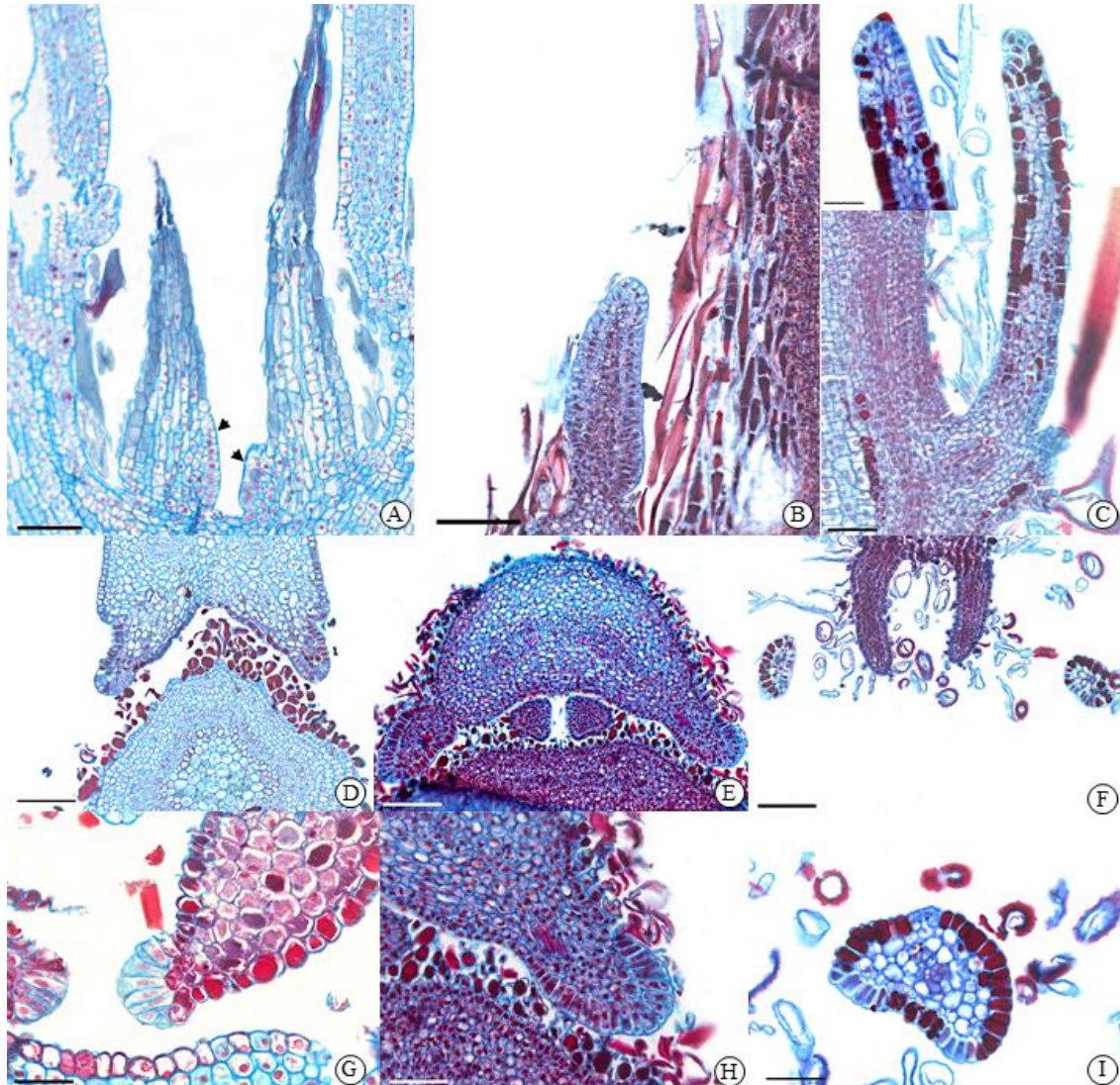


Figura 12. Região apical do caule de espécies de Malpighiaceae, mostrando a estípulas. **A-C.** Secções longitudinais e **D-I** seções longitudinais da região apical caulinar. **A, D e G.** Estípulas de *Galphimia brasiliensis*, mostrando as glândulas localizadas em sua base (A, setas). Notar émulas epidérmicas secretoras em paliçada na glândula (G). **B, E e H.** Estípula de *Heteropterys intermedia*. Notar que toda a extensão da estípula apresenta uma organização anatômica semelhante à glândula de *G. brasiliensis*. **C, F e I.** Estípula de *Janusia guaranitica* em estágio de desenvolvimento avançado, caracterizado pela presença de células epidérmicas contendo compostos fenólicos. Barras: a, d, e, h. 100µm; b. 200µm; c, f, g, i. 50µm.

5. Reconstrução de estado de carácter

Anatomia da lâmina foliar (caracteres 1 a 19)

O único carácter comum a todas as espécies analisadas de Malpighiaceae e que difere da espécie utilizada como grupo externo foi a epiderme unisseriada (carácter 1, Figura 13A).

Em relação aos caracteres 2 e 3 (Figuras 13B e 14A), *Ochna serrulata* apresenta paredes sinuosas em ambas as faces, com paredes sinuosas surgindo várias vezes em Malpighiaceae. Em relação a face adaxial, no clado Malpighia, apenas as espécies de *Malpighia* apresentam paredes sinuosas e já no clado Christianelloide, apenas as espécies de *Christianella*, *Alicia* e *Callaeum* apresentam paredes retas. No clado Galphimioide, apenas *Lophanthera* e *Galphimia* apresentam paredes sinuosas. Para a face abaxial a situação é bastante semelhante, com transformações ocorrendo dentro de diversos clados. Em particular nos clados Malpighioide e Bunchosioide apenas uma espécie apresenta parede sinuosa, respectivamente *Malpighia glaba* e *Heladena multiflora*.

Quando analisamos o caráter 4 (Figura 14B) é possível observar que a presença de crista estomática, muito provavelmente, é um caráter compartilhado entre o ancestral da família e a subfamília Byrsonimoideae.

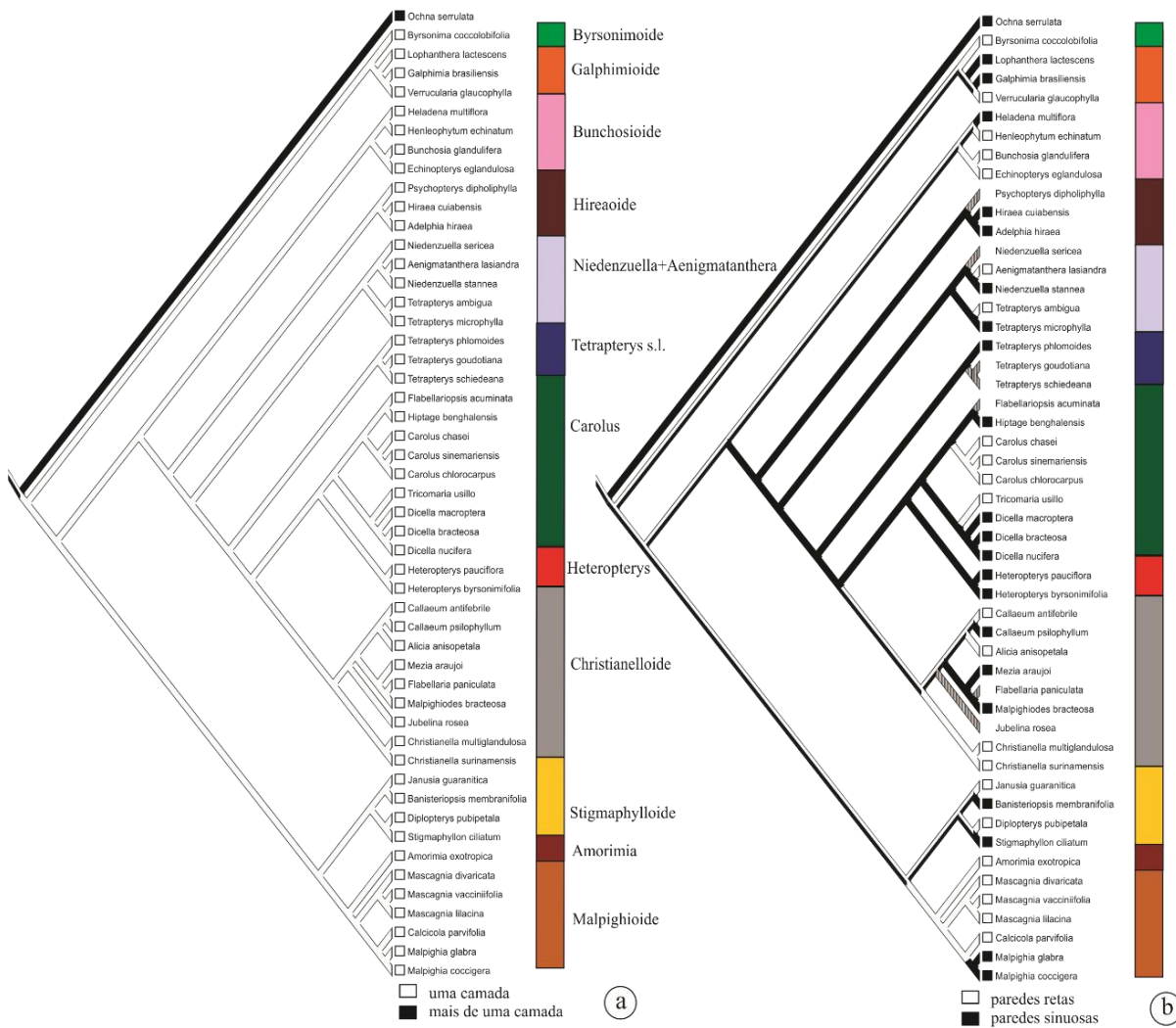


Figura 13. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 1.** Número de camadas da epiderme. **b. Caráter 2.** Contorno das paredes anticlinais em vista frontal da epiderme na face adaxial. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

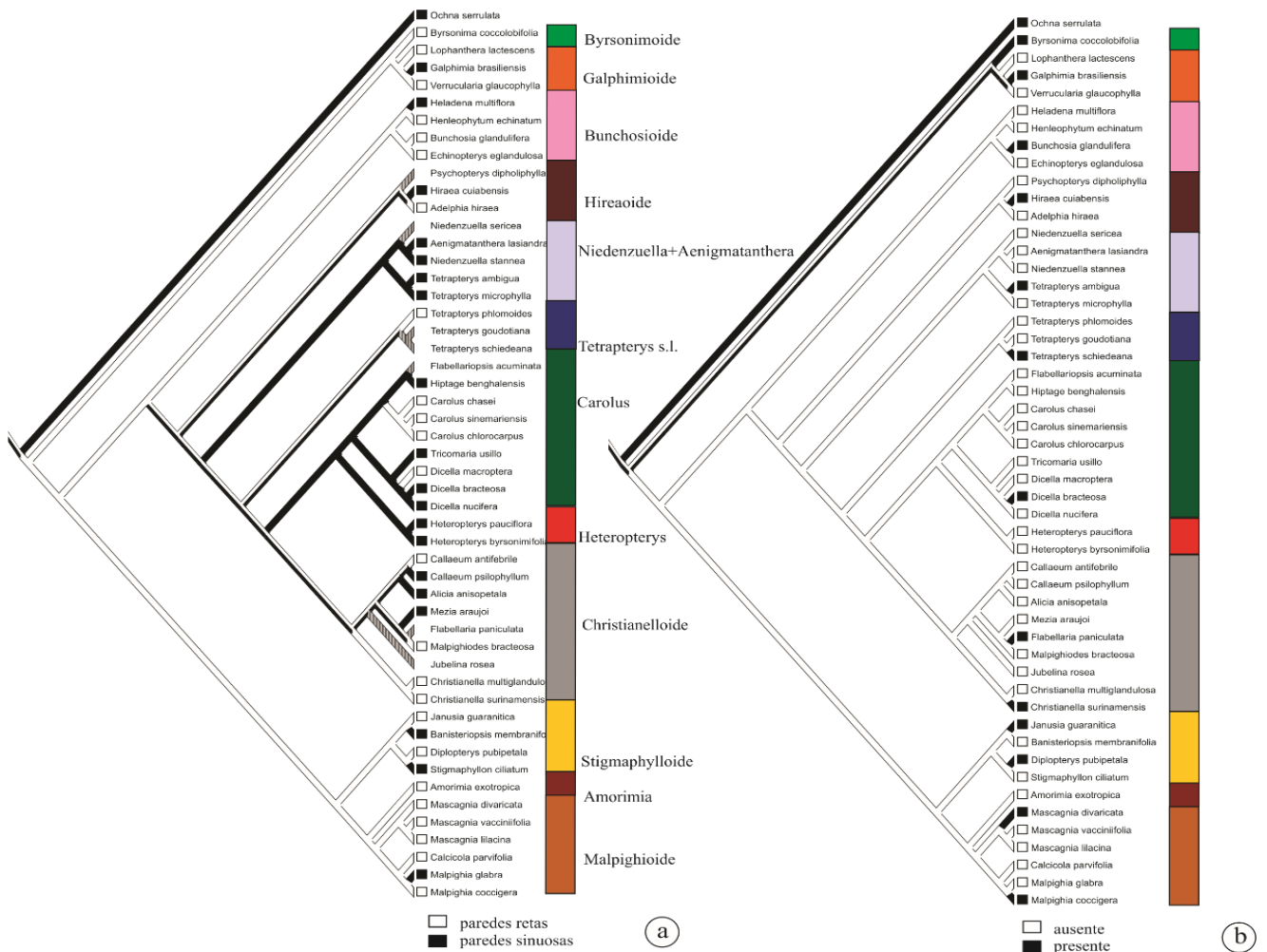


Figura 14. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 3.** Contorno das células epidérmicas da face abaxial. **b. Caráter 4.** Presença de crista estomática. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

A projeção das células subsidiárias sobre os estômatos, configurado no caráter 5 (Figura 15A), teve transformações dentro de Malpighiaceae várias vezes e o grupo formado por *Aenigmatanthera-Christianella* é o que foi representativo para o estado citado. Em relação ao caráter 6 (Figura 15b), muito provavelmente surgiu de forma independente ao menos 3 vezes dentro de Malpighiaceae nos clados Galphinioide e Christianelloide.

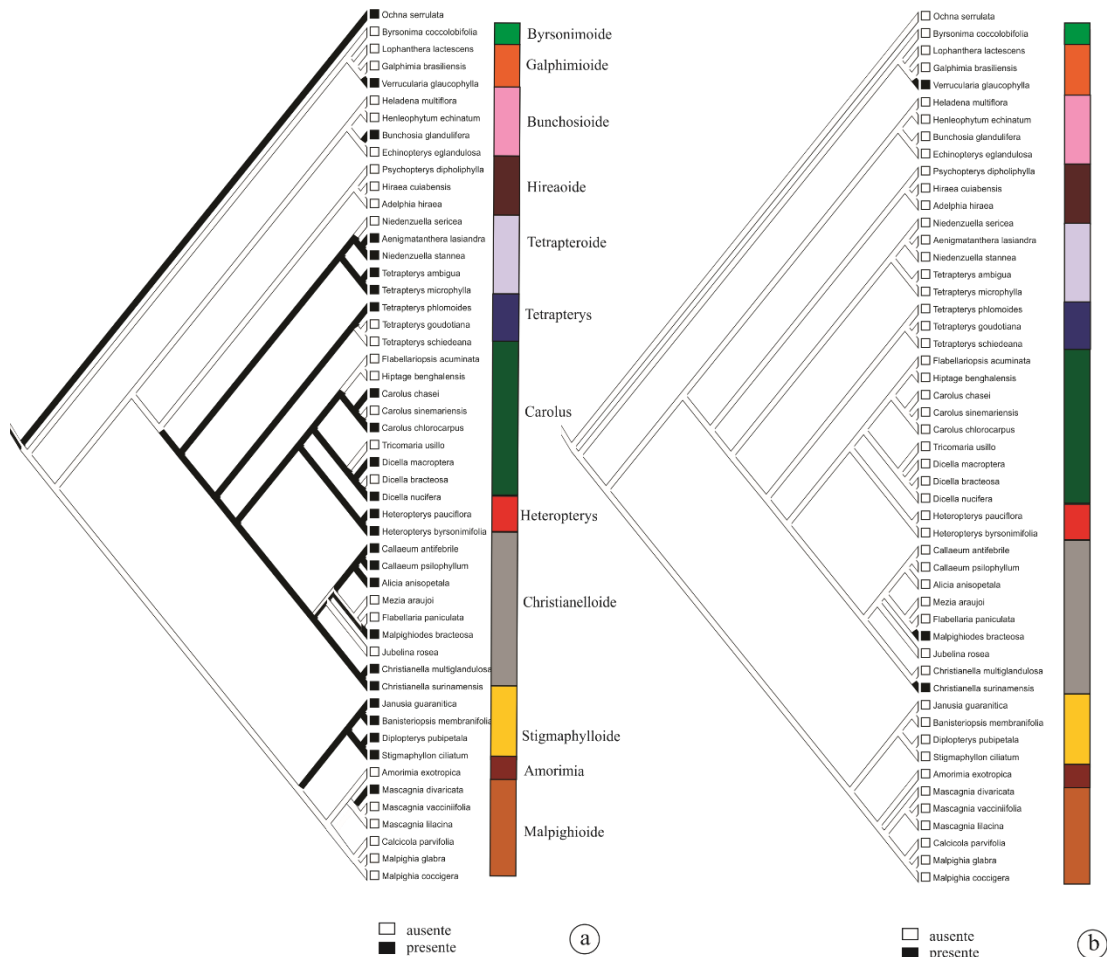


Figura 15. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 5.** Projeção das células subsidiárias sobre os estômatos. **b. Caráter 6.** Presença de células papilosas na superfície abaxial da epiderme. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

Em relação a ocorrência de tricomas exclusivamente caducos (caráter 7, Figura 16A) é possível observar que esse não é o estado de caráter mais frequente no grupo analisado considerando as duas subfamílias de Malpighiaceae. Tricomas exclusivamente caducos ocorre no grupo externo, em uma das quatro espécies analisadas de Byrsonimioideae e de forma pontual em espécies de quatro clados representados em Malpighioideae.

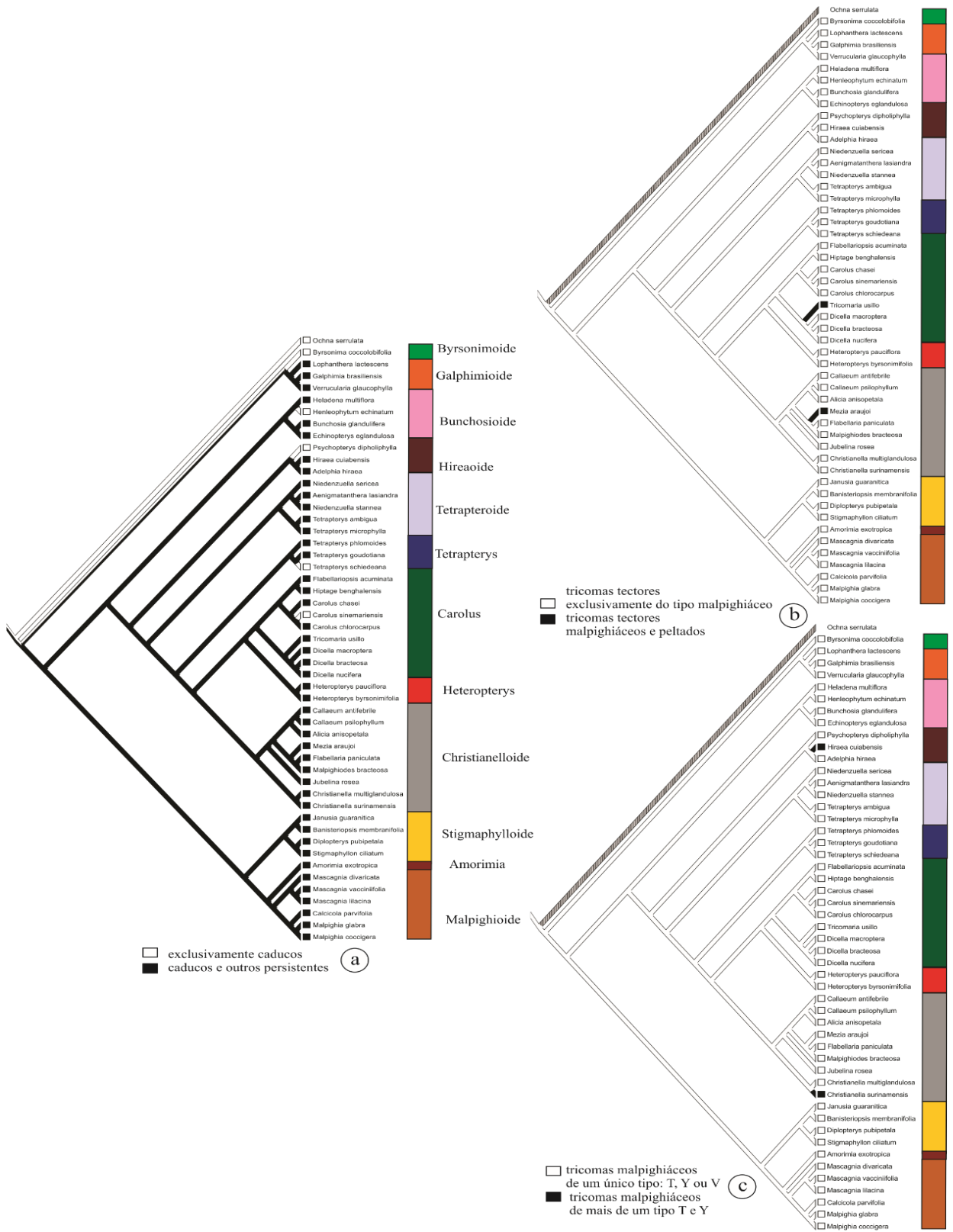


Figura 16. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 7.** Tricomas exclusivamente caducos e caducos e persistentes. **b. Caráter 8.** Presença de tricoma do tipo malpighiáceo. **c. Caráter 9.** Ocorrência dos tipos de tricomas malpighiáceos. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

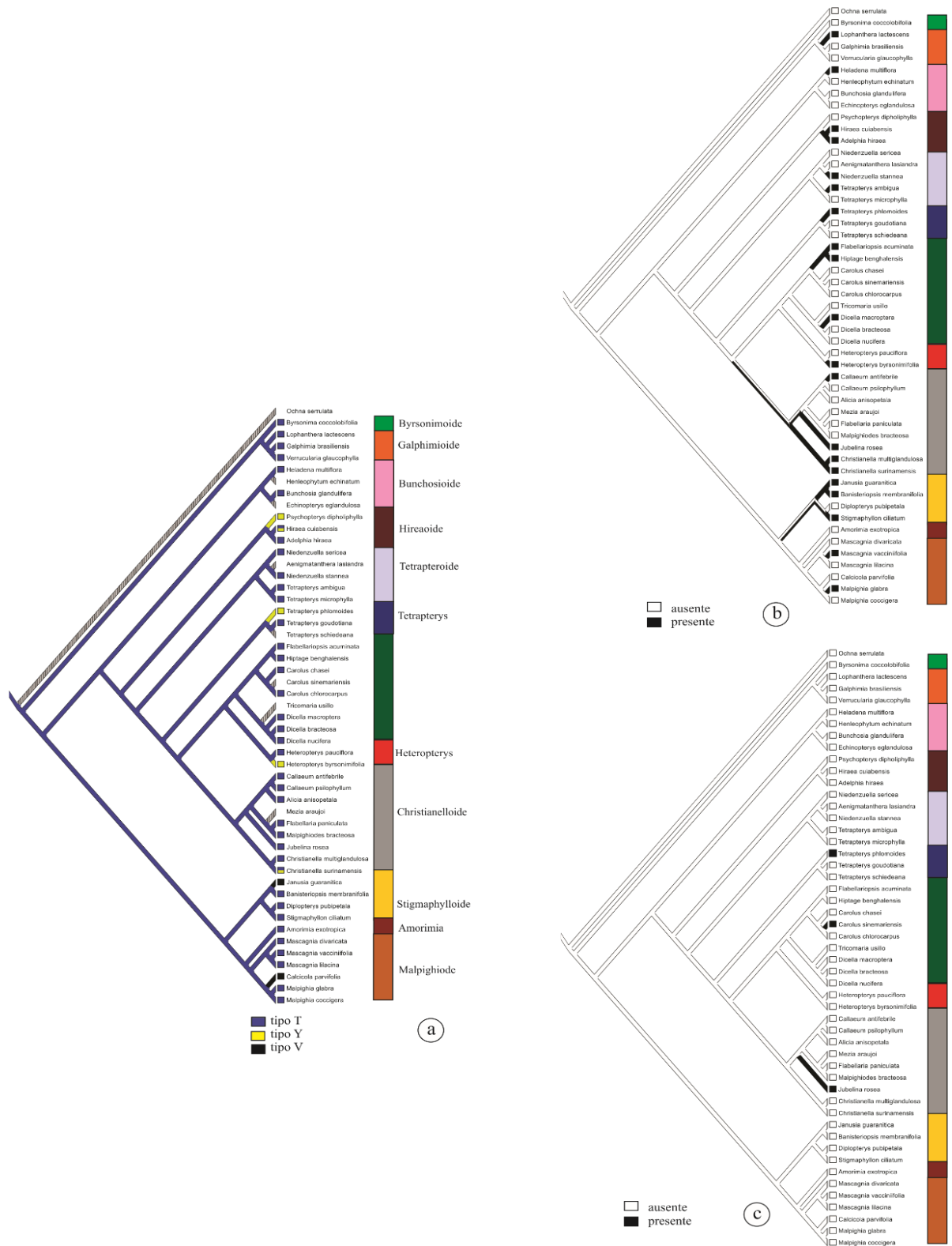


Figura 17. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 10.** Tipos de tricomas. **b. Caráter 11.** Deposição de cera na parede dos tricomas. **c. Caráter 12.** Presença de hipoderme. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

Tricomas exclusivamente do tipo malpighiáceos (caráter 8, Figura 16B) ocorrem na maioria das espécies, exceto em *Tricomaria usillo* e *Mezia araujoi*, que apresentam além de apresentar tricomas tectores malpighiáceos, apresentam tricomas glandulares peltados. Apenas *Hiraea cuiabensis* e *Christianella sinemariensis* apresentam mais de um tipo de tricoma (T e Y) (caráter 9, Figura 17C).

O tipo de tricoma em forma de T (caráter 10, figura 17A) parece ser o estado ancestral em Malpighiaceae, porém com duas transformações (tricoma do tipo V) isoladas nos terminais correspondentes a *Janusia guaranitica* e *Callicola parvifolia*. A deposição de cera (caráter 11, figura 17B) nos tricomas parece ter surgido posteriormente e reaparece em várias espécies de forma isolada. Pode ser tratado como um caráter homoplástico, porém com transformações isoladas. Hipoderme diferenciada não ocorre no grupo externo e em nenhum representante analisado da subfamília Byrsonimoideae (caráter 12, figura 17c). Apenas três espécies analisadas, *Tetrapterys phlomoides*, *Carolus sinemariensis* e *Jubelina rosea* apresentam hipoderme diferenciada.

O estado ancestral para o mesofilo (caráter 13, Figura 18a) é o tipo dorsiventral com alguns terminais apresentando homoplasias em relação ao tipo isobilateral. Provavelmente o estado ancestral em relação a quantidade de camadas do parênquima paliçádico (caráter 14, Figura 18b) seja de apenas uma camada e pode ter aparecido de forma isolada em várias espécies.

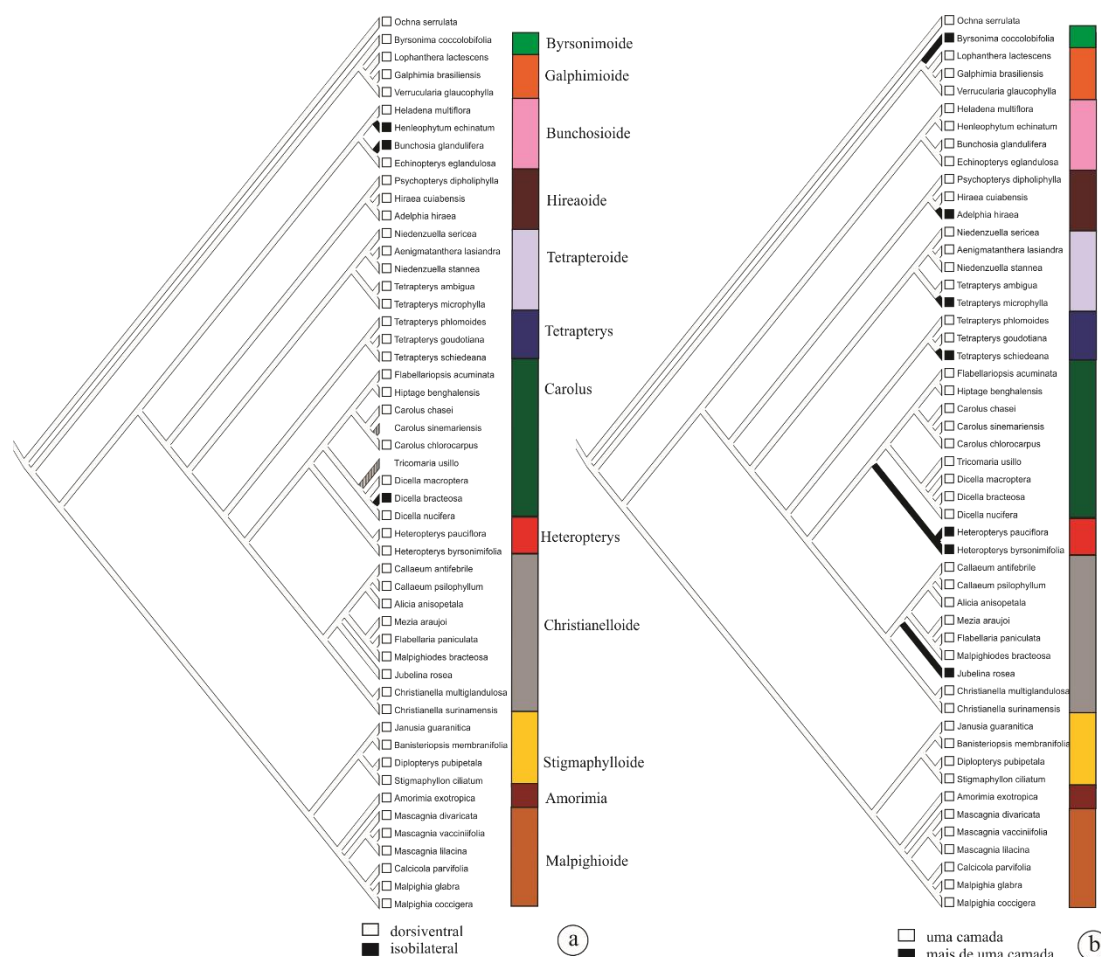


Figura 18. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 13.** Tipo de mesofilo. **b. Caráter 14.** Quantidade de camadas do parênquima paliçádico. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

Extensão de bainha dos feixes vasculares (caráter 15, Figura 19A) não foi visualizada em *Ochna serrulata* e nas espécies analisadas de Byrsonimoideae. Sugerindo que, muito provavelmente, o ancestral da família não apresenta este caráter, que deve ter surgido de forma independentes diversas vezes na subfamília Malpighioideae.

Já em relação aos tipos de cristais, o estado predominante no grupo estudado é a presença de drusas (caráter 16, Figura 19B). A ocorrência de cristais prismáticos + drusas ocorre no grupo externo e diversas vezes em Malpighioideae e dentro de Byrsonimioideae,

apenas em *Galphimia brasiliensis*. O único clado com mais de uma espécie analisada que não apresentou cristais prismático é o clado *Tetrapteryx s.s.*

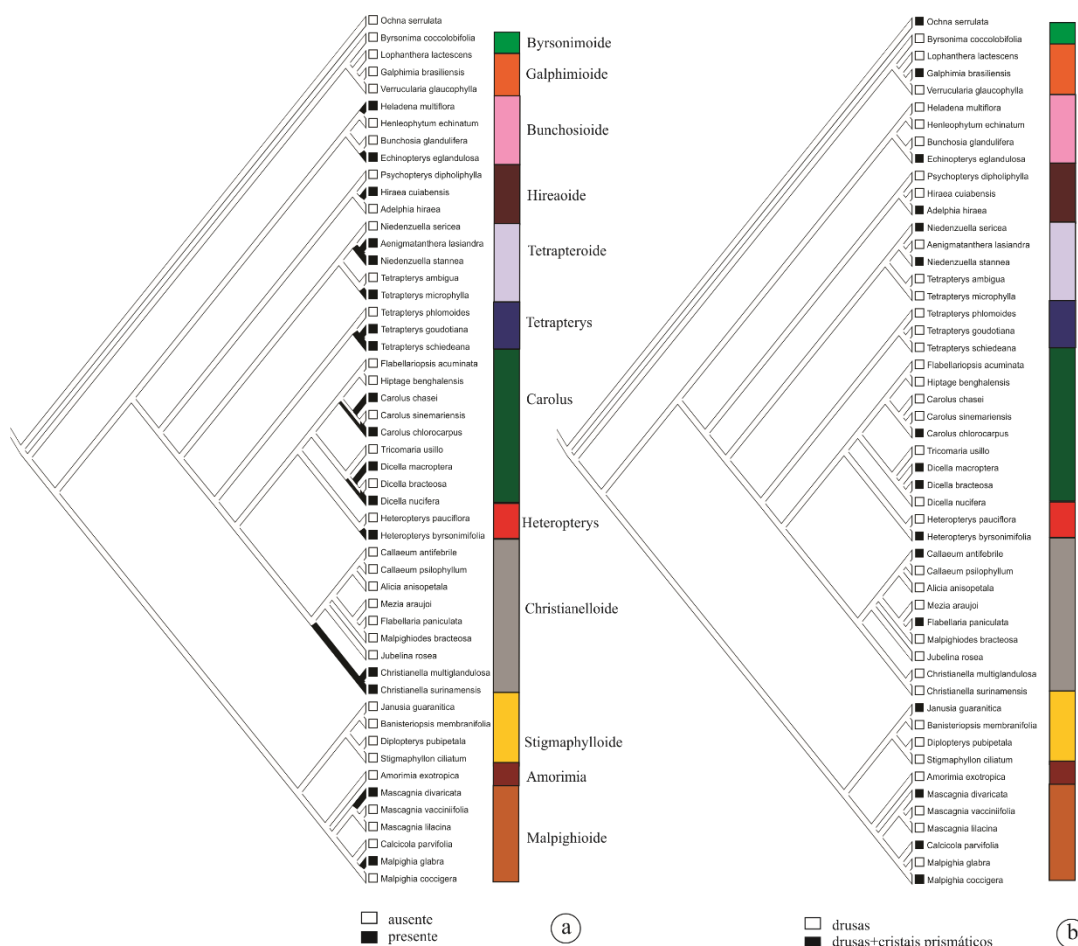


Figura 19. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 15.** Extensão de bainha no feixe vascular do mesofilo. **b. Caráter 16.** Presença de cristais. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

Para toda a família o estado ancestral do contorno da nervura mediana em secção transversal (caráter 17, Figura 20A) parece ter sido o do tipo convexo, que tem transformações isoladas em vários terminais. Na nervura mediana, a presença de laticíferos (caráter 18, Figura 20B) está restrita a dois clados: Galphimioide e o clado formado por

Tetrapterys s.s. Sugerimos que o ancestral, provavelmente, não apresenta laticífero, tendo este surgido de forma isolada em ambos os clados.

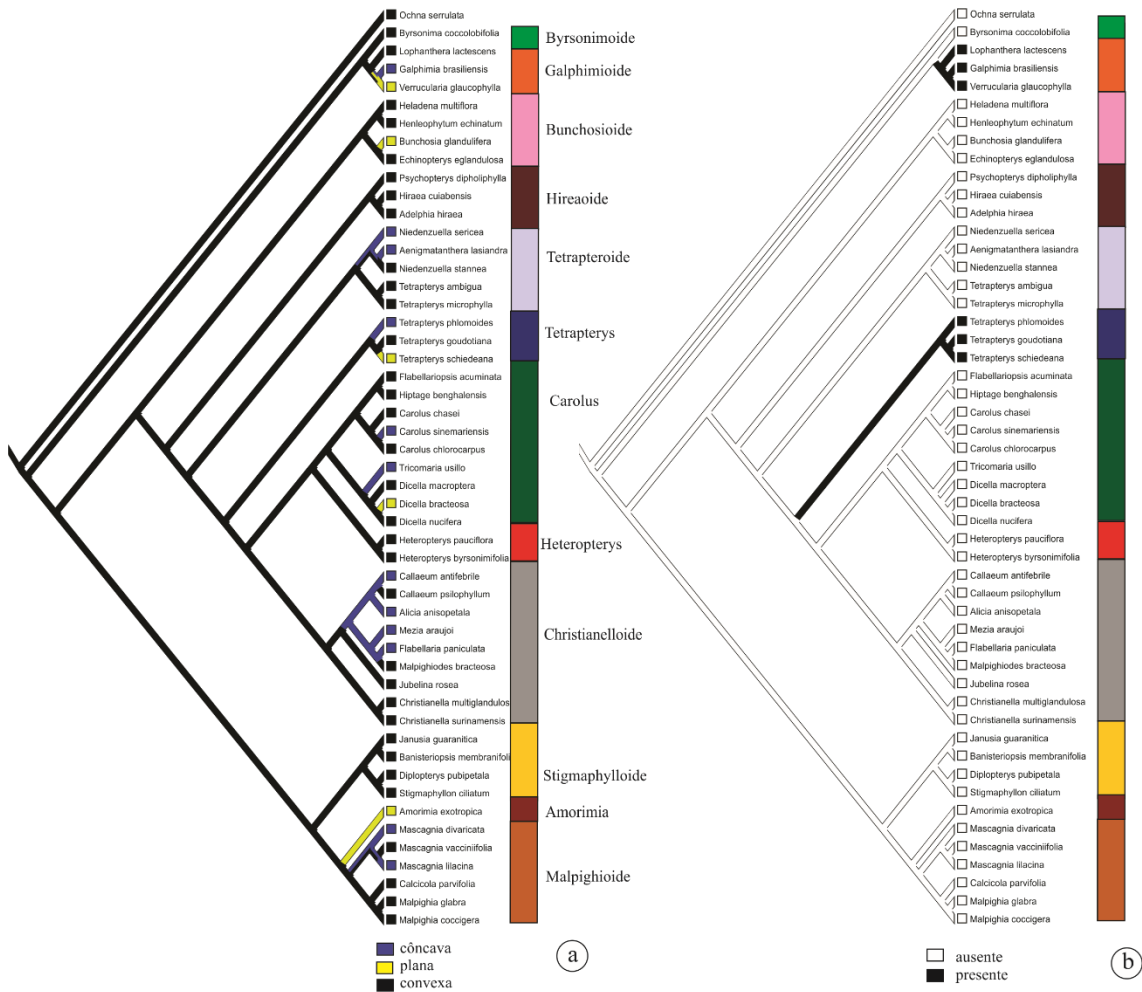


Figura 20. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 17.** Contorno da nervura mediana. **b. Caráter 18.** Laticíferos na nervura mediana. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

A presença de fibras pericíclicas (caráter 19, Figura 21) na nervura mediana parece ser o estado ancestral comum para a subfamília Malpighioideae, enquanto que para a família Malpighiaceae como um todo é incerto. São observadas ainda prováveis reversões, sendo uma dentro do clado Carolus formado pelas espécies dos gêneros *Carolus*, *Hiptage* e

Flabellariopsis e outra no clado Christianelloide formado pelas espécies dos gêneros *Mezia* e *Flabellaria*.

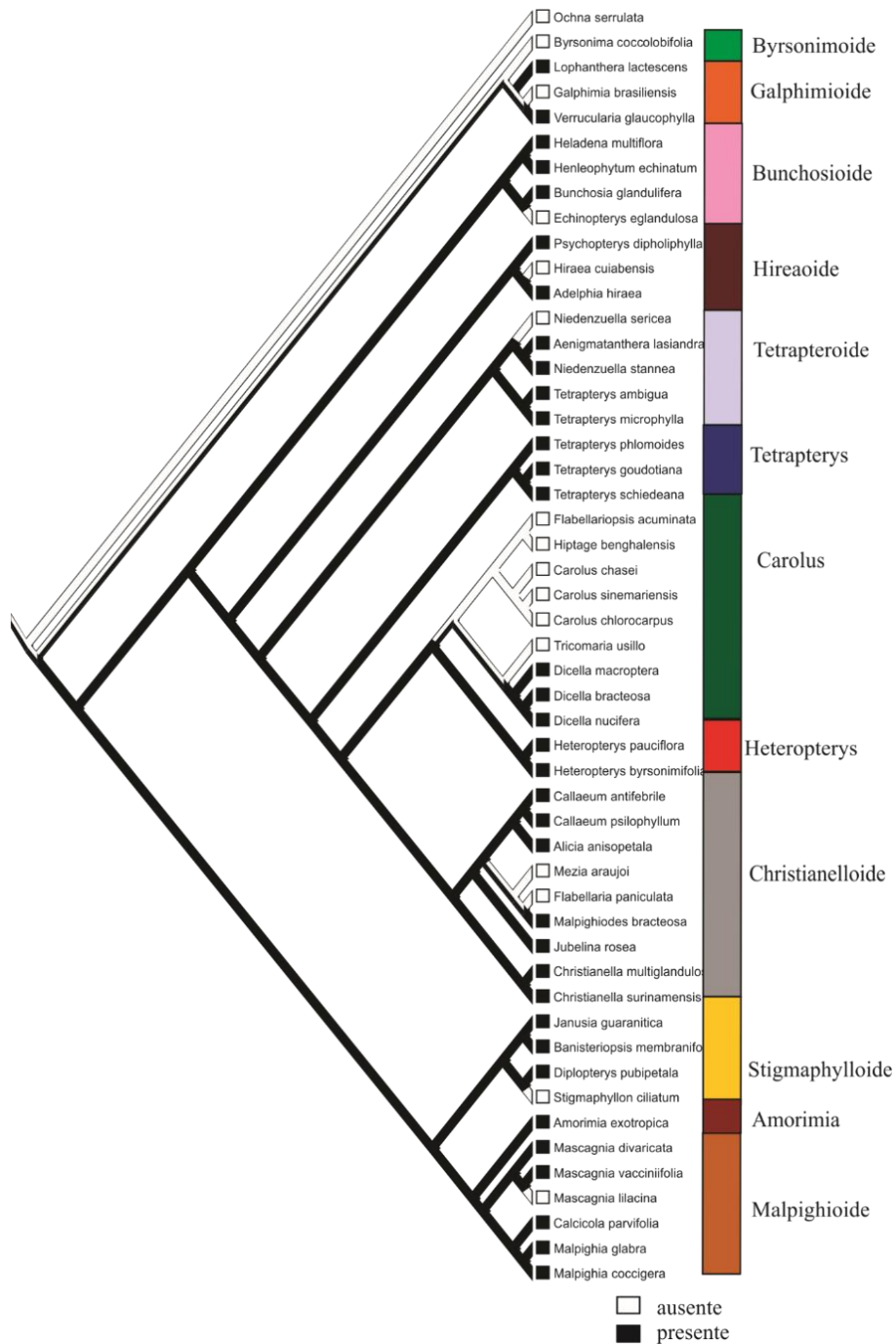


Figura 21. Reconstrução dos estados de caracteres. **Caráter 19.** Fibras pericíclicas na nervura mediana nas espécies de Malpighiaceae. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

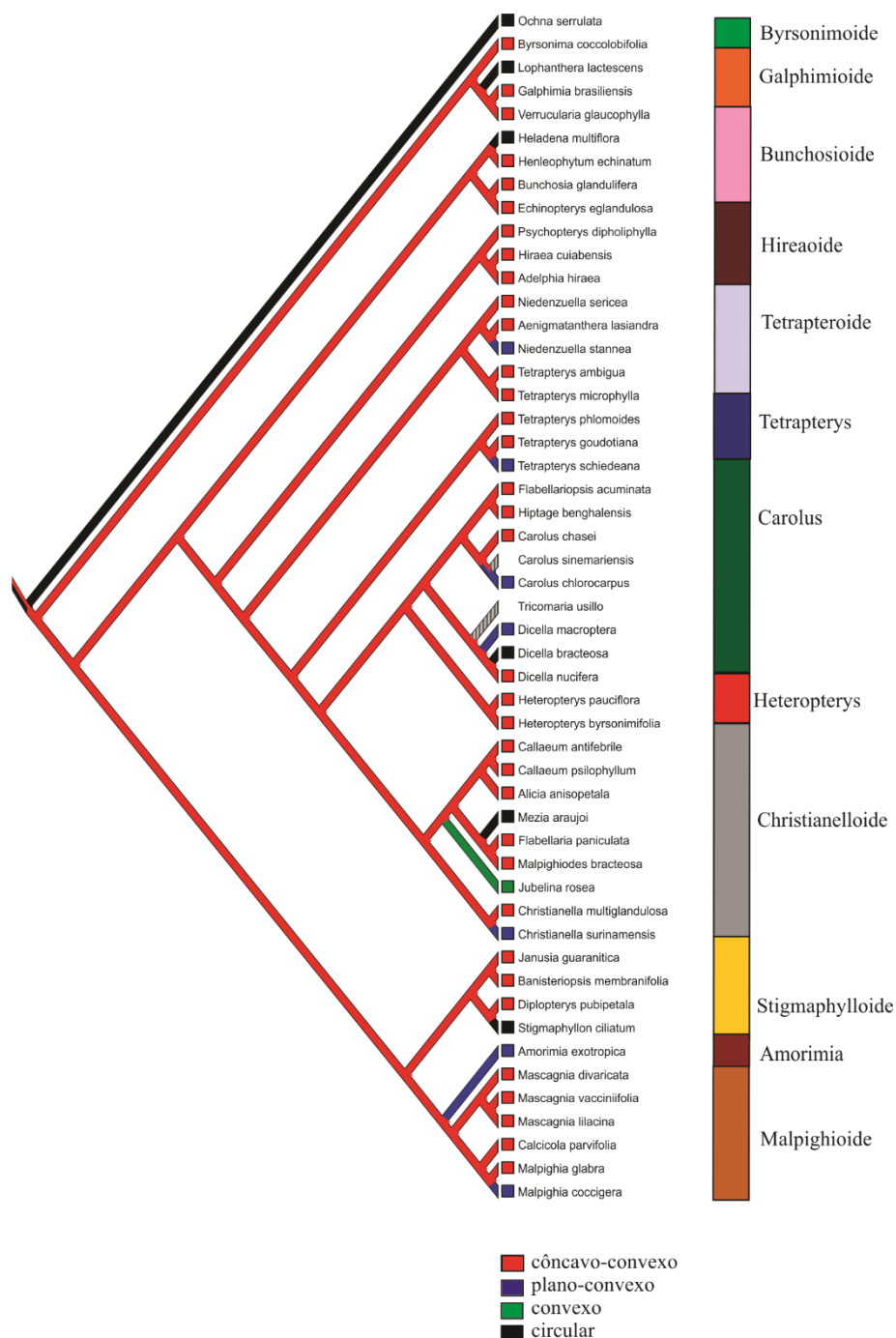


Figura 22. Reconstrução dos estados de caracteres. **Caráter 20.** Contorno do pecíolo em secção transversal. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

Anatomia do pecíolo (caracteres 20 a 25)

Para o pecíolo, o estado ancestral mais provável, quanto ao contorno do pecíolo (caráter 20, Figura 22), é o côncavo-convexo, com com transformações isoladas em vários

terminais, com uma provável autapomorfia (contorno biconvexo do pecíolo) em *Jubelina rosea*.

A disposição do sistema vascular em forma de arco aberto provavelmente é o estado ancestral em Malpighiaceae (caráter 21, Figura 23A), sendo o estado predominante no grupo analisado. Dentre os tipos de arco aberto, os que apresentam extremidades convolutas, muito provavelmente, surgiu diversas vezes em Malpighioideae e ao menos uma vez em Byrsonimoideae (caráter 22, Figura 23B).

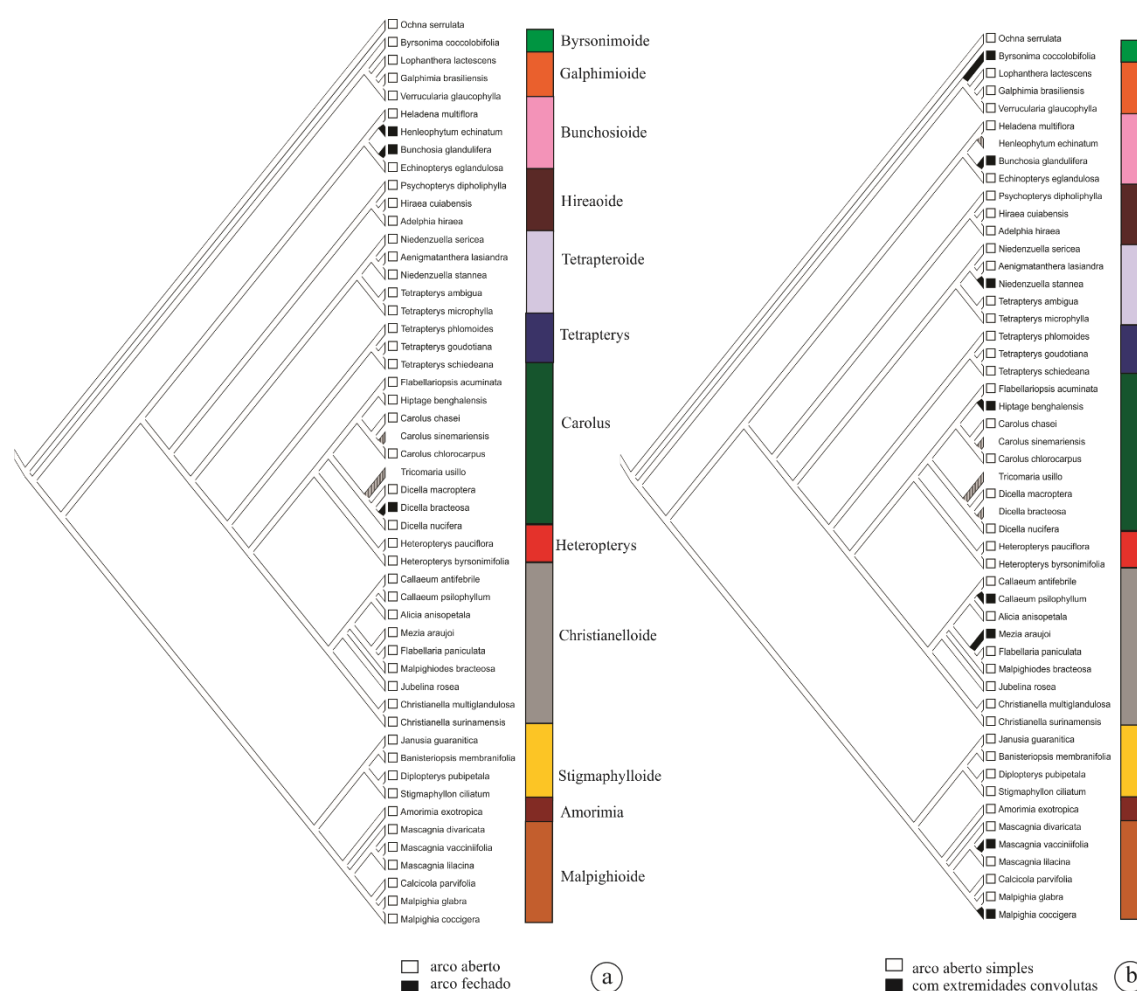


Figura 23. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 21.** Conformação do sistema vascular do pecíolo. **b. Caráter 22.** Tipo de arco aberto. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

Em relação aos feixes acessórios no pecíolo (caráter 23, Figura 24), esses estão presentes em todas as espécies analisadas de Byrsonimoideae, provavelmente ocorrendo no ancestral da família, mas com possíveis perdas em Malpighioideae. Os laticíferos no pecíolo (caráter 24, Figura 24) parecem ter surgido em Byrsonimoideae (clado Galphimioide), com provável perda em Malpighioideae e reversão no clado *Tetrapterys s.l.*

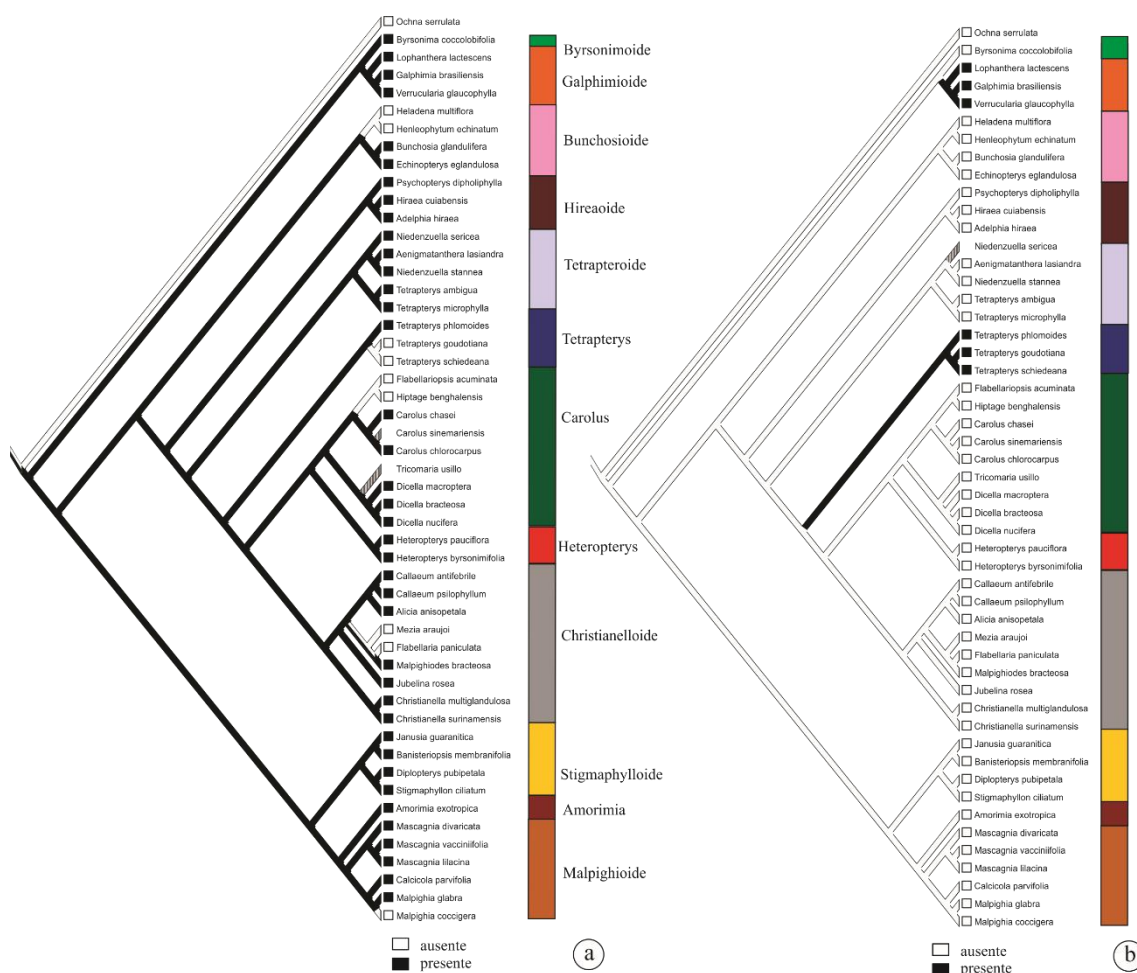


Figura 24. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 23** Feixes acessórios no pecíolo. **b. Caráter 24.** Laticíferos no pecíolo. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

De acordo com a reconstrução de caráter o ancestral provavelmente não possuía fibras pericíclicas (caráter 25, Figura 25). Este caráter mostra ainda que é provável que haja uma reversão no clado Malpighioide, onde apenas *Malpighia glabra* possui fibras pericíclicas no pecíolo.



Figura 25. Reconstrução dos estados de caracteres. **Caráter 25.** Fibras pericíclicas pelo pecíolo. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

Distribuição e morfologia das glândulas foliares (caracteres 26 a 33)

A ausência de glândulas foliares (caráter 26, Figura 26A) ocorre apenas em dois gêneros de Byrsonimoideae (*Byrsonima* e *Verrucularia*) e um de Malpighioide (*Echinopterys eglandulosa*). A presença de glândulas nas folhas possivelmente é o estado de caráter ancestral para as Malpighiaceae e sua ausência provavelmente seja uma homoplasia por paralelismo dentro de Bunchosioide e Galphimioide.

Em relação a presença das glândulas peciolares (caráter 27, Figura 26B), houve uma transformação de forma isolada em vários terminais. Dentre as espécies analisadas da subfamília Byrsonimoideae, as glândulas ocorrem apenas em *Lophanthera lactescens*.

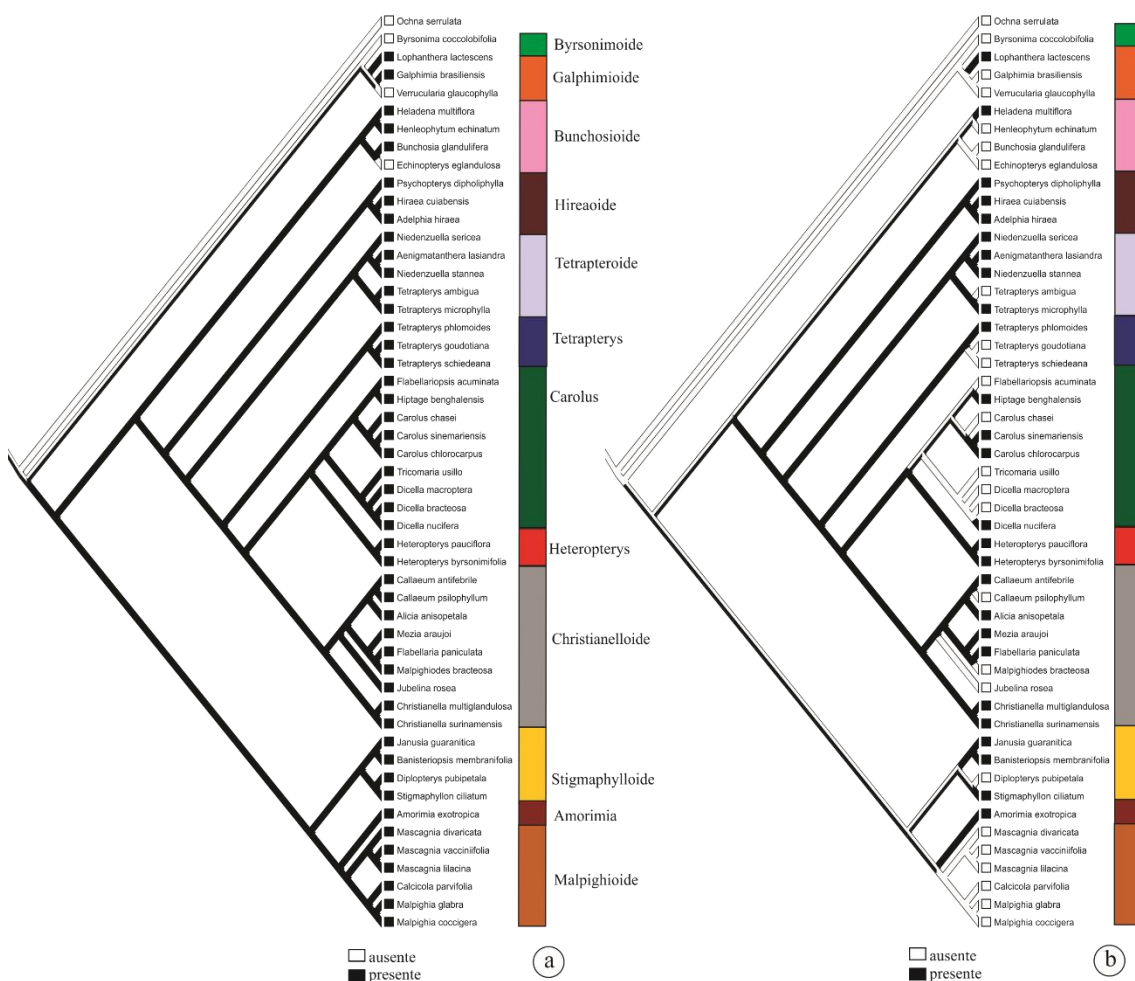


Figura 26. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 26.** Presença de glândulas foliares **b. Caráter 27.** Presença de glândulas peciolares. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

No que se refere a distribuição das glândulas foliares (caráter 28, Figura 27A) quando presentes no pecíolo, provavelmente o ancestral não apresenta glândulas em suas folhas, e os estados de caráter surgiram várias vezes dentro de Malpighiaceae como, por exemplo, as glândulas ao longo do pecíolo. Em relação a ocorrência das glândulas na lâmina foliar, consideramos que este caráter predomina dentre as espécies analisadas, com ausência apenas em *Byrsonima coccolobifolia*, *Verrucularia glaucophylla*, *Echinopterys eglandulosa*, *Psychopterys dipholiphylla*, *Banisteriosis membranifolia* e *Stigmaphyllon ciliatum* (caráter 29, Figura 27B).

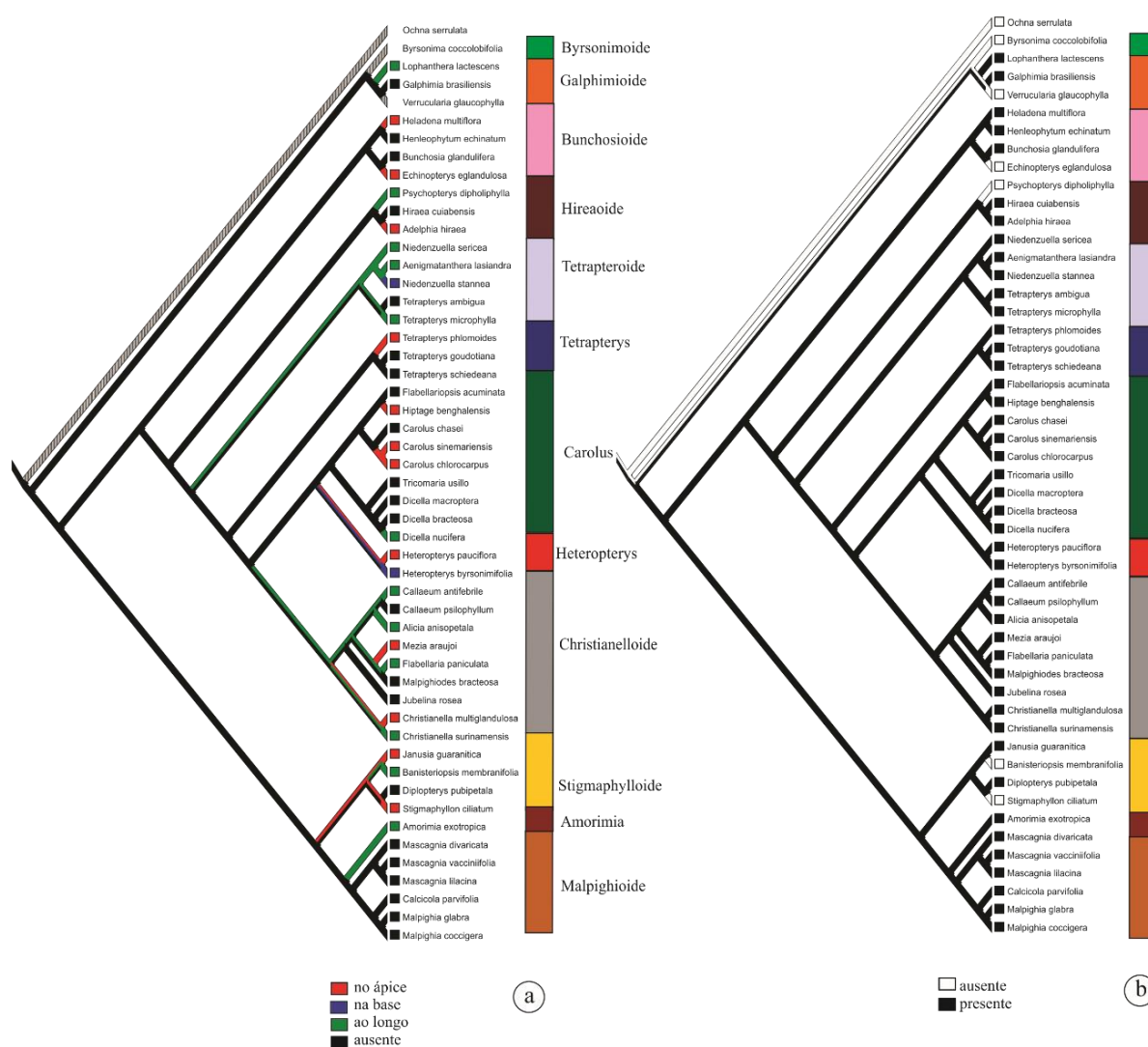


Figura 27. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 28.** Distribuição das glândulas no pecíolo. **b. Caráter 29.** Glândulas na lâmina foliar. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

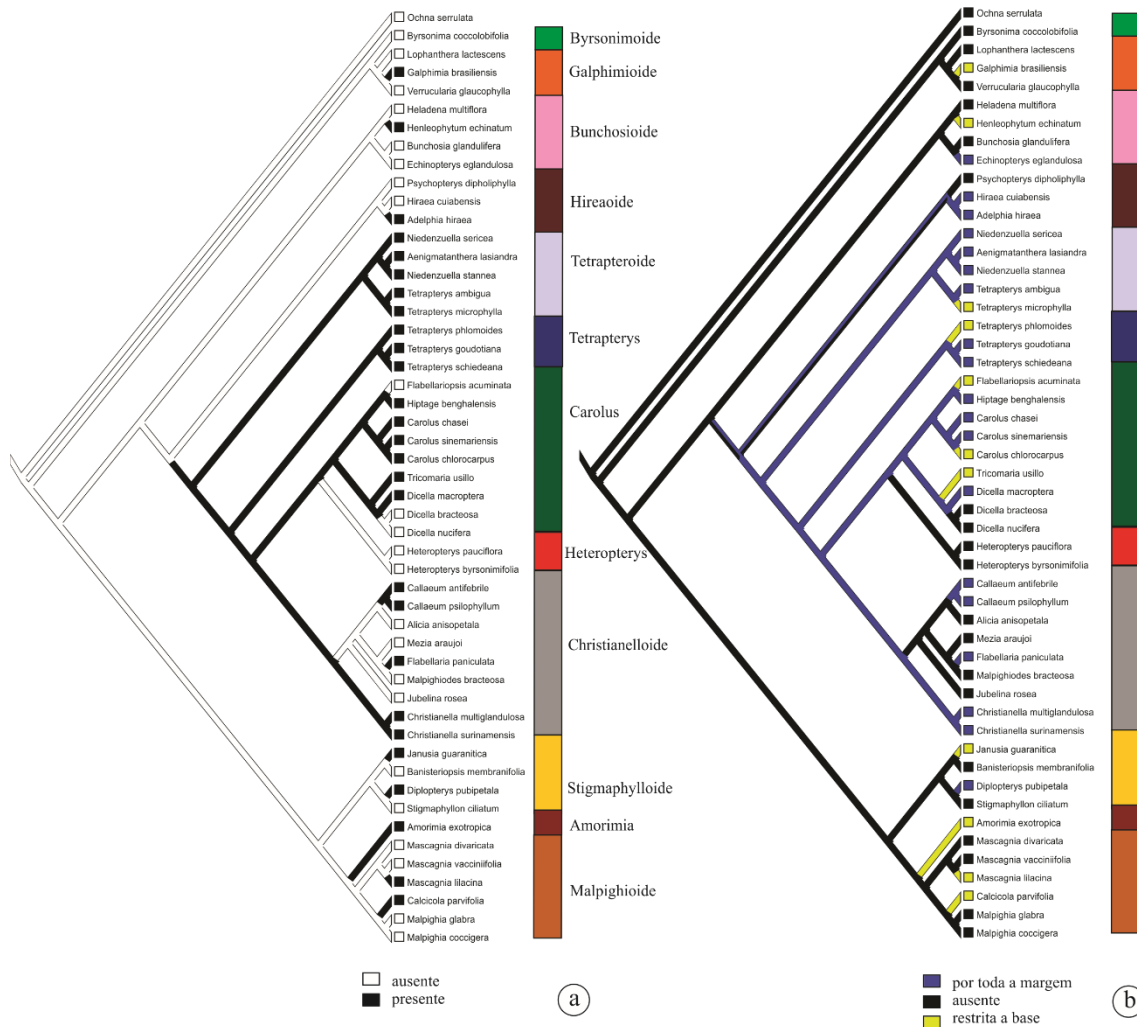


Figura 28. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 30.** Ocorrência das glândulas laminares marginais. **b. Caráter 31.** Distribuição das glândulas laminares marginais. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

Em relação as glândulas laminares marginais (caráter 30, Figura 28A), provavelmente surgiram várias vezes dentro de Malpighiaceae com divergências quanto a sua distribuição. Glândulas laminares marginais restrita a base, surgiu diversas vezes dentro da família e em Byrsonimoide (clado Galphimioide) apenas há glândulas na base de *Galphimia brasiliensis*. Nos demais clados, o estado de caráter restrito a base aparece apenas nas extremidades dos clados com algumas reversões nos clados Tetrapteroide e Carolus.

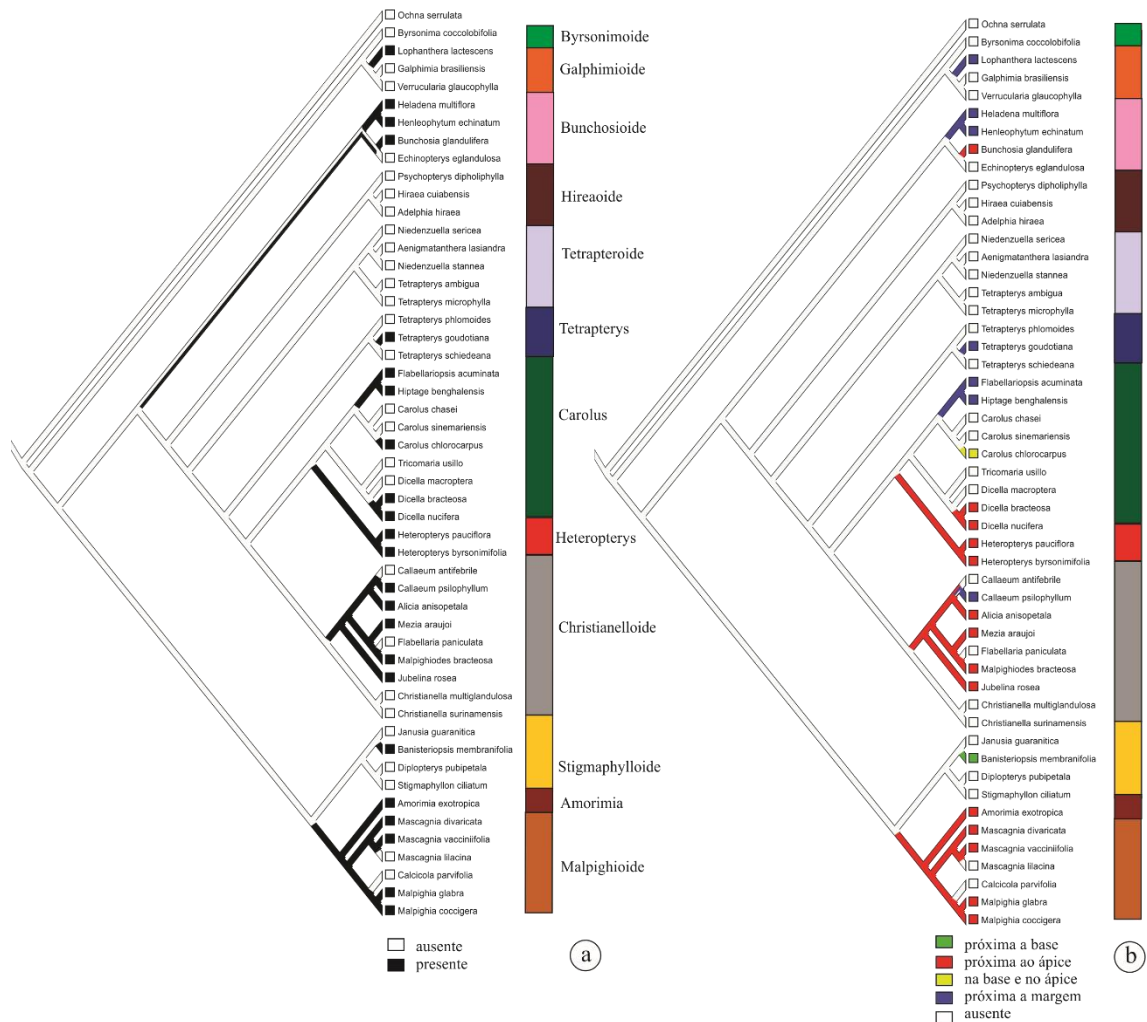


Figura 29. Reconstrução dos estados de caracteres. **a. Caráter 32.** Glândulas laminares abaxiais. **b. Caráter 33.** Distribuição das glândulas laminares abaxiais. A barra com diferentes cores corresponde aos clados utilizados aqui para facilitar o entendimento.

A presença de glândulas por toda a margem é um caráter comum aos segregados de *Mascagnia* (caráter 31, Figura 28B).

As glândulas laminares abaxiais provavelmente não estavam presentes no ancestral comum. No clado Galphimioide está presente apenas em *Lophanthera lactescens*. No caráter 33, foi observado uma maior variação nos estados de caracteres para a distribuição das glândulas pela lâmina foliar e uma autapomorfia foi observada em *Carolus chlorocarpus* que apresenta a glândula tanto na base como no ápice.

Caracteres anatômicos foliares e suas implicações taxonômicas no grupo

A partir dos resultados obtidos neste estudo foi possível registrar alguns caracteres anatômicos potencialmente úteis na caracterização a nível específico, representando prováveis autapomorfias. Os principais caracteres serão discutidos abaixo considerando sua ocorrência, principalmente, nos grupos segregados de *Mascagnia*.

Dos 33 caracteres levantados, apenas um se mostrou divergente entre o grupo externo e as espécies de Malpighiaceae analisadas, a epiderme bisseriada surgindo em algumas regiões na face adaxial presente apenas em *Ochna serrulata* (Ochnaceae). No entanto, em estudos realizado com espécies de Malpighiaceae, as descrições foram sempre de epiderme unisseriada ou bisseriada descontínua (Silva *et al.* 2011; Araújo *et al.*, 2010; Silva, 2014; Mello *et al.*, 2019). Por exemplo, Araújo *et al.* (2010) utilizam a ocorrência de epiderme bisseriada em algumas regiões da folha de *Byrsonima verbascifolia*, *B. crassifolia* e *B. lancifolia* e epiderme unisseriada em *B. coccolobifolia*, como observado no presente estudo. Dentre as as espécies de *Banisteriopsis*, os autores citam *B. anisandra*, *B. gardneriana* e *B. laevifolia* como tendo epiderme bisseriada e o resultado da única espécie do gênero estudada por nós revela epiderme unisseriada. Por fim, das espécies de *Heteropterys* que Araújo *et al.* (2010) analisaram, *H. byrsonimimifolia* é unisseriada, corroborado em nosso estudo, e apenas em *H. tomentosa* é bisseriada. Desta forma, apesar deste caráter se mostrar informativo a partir dos resultados obtidos neste estudo, quando incluímos espécies de Malpighiaceae estudadas por outros autores, verificamos que o caráter é variável na família a nível genérico.

A ocorrência de epiderme bisseriada em determinadas regiões já foi relatada em outras famílias, como por exemplo Erythroxylaceae e Rutaceae. Segundo Rury (1981) subdivisões em algumas células da superfície adaxial da epiderme ocorre em espécies de

Erythroxyllum (Erythroxyllaceae, Malpighiales). No entanto, o autor destaca que possíveis interpretações equivocadas da condição bisseriada da epiderme podem ser geradas devido às técnicas utilizadas. Já para algumas espécies em Rutaceae (Sapindales), Muntoreanu *et al.* (2011) relatam, pela primeira vez na família, a ocorrência de epiderme bisseriada em algumas regiões da folha de *Helietta apiculata*.

Em vista frontal, a epiderme da lâmina foliar nas superfícies adaxial e abaxial podem apresentar, em suas paredes anticlinais, dois tipos de contornos: reto ou sinuoso. Em nossas análises, observando a superfície adaxial, vimos que algumas espécies de gêneros segregados de *Mascagnia* (*Aenigmatanthera*, *Alicia*, *Amorimia*, *Carolus*, *Calcicola*, *Callaeum antifebrile* e *Christianella*) apresentam o contorno reto, enquanto outras como *Adelphia hiraeta* e *Malpighiodes bracteosa*, *Niedenzuella stannea* e *Callaeum psilophyllum* o contorno é sinuoso. Nos demais grupos, este caráter também se mostrou variável, exceto em *Mascagnia* onde as três espécies analisadas apresentam contorno reto em ambas as faces. Interessante destacar que a diferença entre o contorno da parede entre as duas espécies de *Callaeum* pode auxiliar na distinção das mesmas, como já proposto por Guimarães *et al.* (2016) em espécies de *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae).

Células papilosas na superfície abaxial da epiderme foram observadas em *Christianella surinamensis* e *Malpighiodes guianensis*, pertencentes ao clado Tetrapterioide, além de *Verrucularia glaucophylla*. Apesar de Metcalfe e Chalk (1950) relatarem a presença de células papilosas em outras Malpighiaceae pertencentes aos gêneros *Burdachia*, *Heteropterys* e *Stigmaphyllon*, nos dois últimos gêneros que também foram estudados no presente trabalho, não observamos o caráter. No caso de *Verrucularia glaucophylla*, em que foram observadas células papilosas, Vega *et al.* (2002) também já haviam relatado este caráter para a espécie, demonstrando ser, a princípio, um caráter conservado para a espécie. Observamos ainda que *Christianella surinamensis* apresenta papilas alongadas

periclinalmente, formando estruturas pontiagudas e afiladas semelhantes às observadas por Farias *et al.* (2016) em *Passiflora vespertilio* (Passifloraceae, Malpighiales) e Guesdon *et al.* (2018) em *Glandonia* (Malpighiaceae).

Um outro caráter ainda em *Christianella* que poderia separar as duas espécies estudadas é a presença de cristas estomáticas apenas em *C. surinamensis*. A presença de crista estomática é relatada por diversos autores em Malpighiaceae, como Ferreira (1981) para a espécie *Peixotoa hispidula* e Araújo *et al.* (2010) para todas as espécies de *Byrsonima* que analisaram, incluindo *B. coccolobifolia* que também analisamos e observamos as cristas. No presente estudo, observamos que a ocorrência de cristas estomáticas é uma sinapomorfia homoplástica para 14 espécies, tendo surgido, provavelmente, várias vezes dentro de Malpighiaceae de forma independente.

Um outro caráter ainda relacionado aos estômatos e que foi citado por Mello *et al.* (2019) em *Peixotoa hispidula* e Araújo *et al.* (2020) para as espécies de *Banisteriopsis* (Malpighiaceae) é a ocorrência de células subsidiárias encobrindo os estômatos, quando vistos em secção transversal. No presente estudo, observamos que este caráter ocorre em 24 espécies que compreendem os clados *Byrsonima*, *Christianella*, *Malpighia*, *Stigmaphyllon* e *Tetrapteryx* e teria surgido, provavelmente, pelo menos cinco vezes. Para os segregados, ocorre em *Aenigmatanthera*, *Alicia anisopetala*, *Callaeum*, *Carolus chasei* e *C. chrolocarpus*, *Christianella*, *Niedenzuella sericea*, *Malpighiodes guianensis*. Nos demais grupos estudados, o caráter ocorre em *Mascagnia divaricata*, *Tetrapteryx ambigua* e *T. microphylla*.

Quanto ao indumento, os segregados de *Mascagnia* apresentam tricomas do tipo T, com exceção dos gêneros *Callicola* que apresenta o tricoma do tipo V e *Psychopteryx* com tricomas do tipo Y. Ainda em relação aos tricomas, observamos que *Adelphia*, *Niedenzuella*, *Callaeum* e *Christianella* apresentam uma deposição de cera nas paredes dos tricomas, mas

que não é exclusiva para os segregados, uma vez que tal característica é observada ocorrendo pontualmente em pelo menos um gênero de cada clado analisado na família. Exceção ocorre no clado formado pelos gêneros *Mezia*, *Flabellaria* e *Malpighiodes* e com as espécies de *Carolus* cujos tricomas apresentam paredes lisas, ou seja, sem deposição de cera. Segundo Rao e Sarma (1992), a deposição de cera na parede dos tricomas em *Malpighia coccigera* ocorre ao longo do desenvolvimento do tricoma. Por tanto, a presença de cera nos tricomas, se utilizado como caráter diagnóstico, deve ser cuidadosamente analisado nas diferentes fases do desenvolvimento dos tricomas ou o material analisado deve ser padronizado quanto ao desenvolvimento da folha, como foi feito neste estudo em que todas as folhas analisadas eram completamente expandidas.

Ainda se tratando do sistema de revestimento, quanto ao indumento, observamos que o tipo seríceo é o mais comum entre as espécies, embora não tenham sido observados em *Byrsonima coccolobifolia*, *Carolus sinemariensis*, *Henleophyllum echinatum*, *Psychopterys dipholiphylla* e *Tetrapteryx schiedeana*. Isso pode ter ocorrido devido à quebra ou queda do tricoma na folha durante os procedimentos metodológicos utilizados na coleta ou durante o processamento das amostras, já que as cicatrizes de tricomas foram observadas. Uma outra possibilidade para a não visualização dessas estruturas é o tricoma ser caduco e cair logo após o desenvolvimento da folha. Os tricomas exclusivamente malpighiáceos (T, Y ou V) são comuns para a maioria das espécies estudadas, corroborando os resultados obtidos em análises de vários gêneros de Malpighiaceae como *Camarea* (Mamede, 1993), *Banisteriopsis*, *Byrsonima* e *Heteropterys* (Araújo *et al.*, 2010), *Stigmaphyllon* (Guimarães *et al.*, 2016), *Amorimia* (Almeida *et al.*, 2017; Mello *et al.*, 2019), *Malpighia* (Bárcenas-Lopez *et al.*, 2019) e *Mcvaughia* (Almeida *et al.*, 2019). Quanto a ocorrência dos tricomas malpighiáceo (T, Y ou V), observamos que uma única espécie pode apresentar mais de um tipo como ocorre em *Christianella surinamensis*.

Observamos ainda que o tricoma do tipo T ocorre em todos os clados, mas é de ocorrência comum entre as espécies do clado *Christianella*. Exclusivamente tricomas do tipo Y foram observados apenas em *Psychopterys dipholiphylla* (clado *Hiraea*) e em *Tetrapterys phlomoides* (clado *Tetrapterys s.s.*). O tipo V ocorre apenas em *Janusia guaranitica* e *Callicola parviflora*, mas de acordo com Francener (2016), este tipo também ocorre em *Byrsonima*. Tricomas unicelulares, não glandulares e não ramificados semelhantes aos observados por Rao e Sarma (1992) em *Stigmaphyllon littorale* e *Thryallis glauca*, foram registrados em *Mezia araujoi*. Tricomas pluricelulares, glandulares do tipo peltado foram observados em *Mezia araujoi* e *Tricomaria usillo*, representando o primeiro relato para *Malpighiaceae*. Estes tricomas têm uma cabeça com cerca de oito células, semelhantes, morfologicamente, aos observados por Nogueira *et al.* (2013) nas espécies de *Bignoniaceae*.

Em relação a presença de hipoderme estruturalmente diferenciada, apenas três espécies apresentam este caráter: *Jubelina rosea*, *Carolus sinemariensis* e *Tetrapterys phlomoides*. No caso do gênero *Carolus*, este caráter pode ser utilizado na distinção entre as duas espécies analisadas, provavelmente, representando autapomorfia para as espécies.

O mesofilo do tipo dorsiventral é comum em *Malpighiaceae* e menos frequente o do tipo isobilateral (Metcalf e Chalk, 1950; Ferreira, 1981; Mamede, 1993; Araújo *et al.*, 2010, Bárcenas-López *et al.*, 2019). Muitas vezes dentro de um mesmo gênero é possível observar mesofilo do tipo dorsiventral e isobilateral. O tipo isobilateral foi observado apenas em três espécies: *Tetrapterys ambigua* (*Tetrapterys s.l.*), *T. schiedeana* (*Tetrapterys s.l.*) e *Tricomaria usillo*, nas demais é dorsiventral. Este caráter pode ser diagnóstico para reconhecer espécies, mas a nível genérico não mostra ser eficaz uma vez que um mesmo gênero pode apresentar os dois tipos, como por exemplo em espécies de *Byrsonima*, *B. verbascifolia* tem mesofilo isobilateral (Araújo *et al.*, 2010; Silva, 2014) enquanto *B. intermedia* tem mesofilo dorsiventral. Outro caráter comum aos segregados de *Mascagnia* é o tipo dorsiventral do

mesofilo com apenas três espécies apresentando mesofilo do tipo isobilateral, *Henleophytum echinatum*, *Bunchosia glandulifera* e *Dicella bractosa*. Alguns gêneros apresentam variação entre os tipos de mesofilo em suas espécies, por exemplo, em 32 das 42 espécies de *Banisteriopsis* analisadas por Araújo *et al.* (2020), o mesofilo era do tipo isobilateral e nas demais do tipo dorsiventral. Variações como esta também foram observadas no presente trabalho em *Tetrapteryx*, em que *Tetrapteryx ambigua* (*Tetrapteryx s.l.*), *T. schiedeana* (*Tetrapteryx s.l.*) apresentam mesofilo isobilateral, diferindo das outras três espécies do gênero que apresentam mesofilo dorsiventral.

O número de camadas do parênquima paliçádico varia de uma a várias camadas, sendo mais frequente a presença de uma camada com células justapostas. Nas espécies analisadas no presente trabalho, este caráter varia entre os grupos sendo a maioria com apenas uma camada de parênquima paliçádico. Variação intragenérica foi observada apenas em *Tetrapteryx microphylla*, que tem ocorrência no Cerrado brasileiro, e *T. schiedeana*, que tem ocorrência na América Central, principalmente em áreas de florestas tropicais, apresentam mais de uma camada. Variações entre espécies do mesmo gênero foram descritas em *Byrsonima* por Silva (2014). Segundo o autor, o parênquima paliçádico apresenta uma única camada nas espécies de área de mata, enquanto naquelas que ocorrem com uma distribuição vegetacional mais ampla, podem apresentar mais de uma camada. Por conta da plasticidade que a folha pode apresentar de acordo com a quantidade de luminosidade do ambiente que a planta vive, o ideal seria comparar indivíduos vindos dos mais variados ambientes a fim de diagnosticar se este caráter é ou não informativo do ponto de vista taxonômico.

Entre os grupos segregados de *Mascagnia* há presença de fibras circundando o feixe vascular em *Adelphia*, *Aenigmatanthera*, *Alicia*, *Amorimia*, *Callaeum*, *Christianella* e *Malpighiodes*. Araújo *et al.* (2010) utilizam este caráter para fins taxonômico em espécies de *Banisteriopsis*, *Byrsonima* e *Heteropteryx* Comparando as espécies analisadas pelos autores

com as estudadas no presente trabalho, observamos que em *Banisteriopsis membranifolia* ambos estudos não registraram fibras pericíclicas no pecíolo, em *Byrsonima coccolobifolia* este caráter foi registrado apenas por Araújo *et al.* (2010) e em *Heteropterys byrsonimifolia* ambos estudos registraram a presença do caráter.

A ocorrência de laticíferos nas lâminas foliares era relatada até então apenas para os gêneros *Galphimia*, *Lophanthera*, *Spachea* e *Verrucularia*, do clado *Galphimia*, subfamília *Byrsonimoideae* (Anderson, 1977; Vega *et al.*, 2002). No entanto, Pace *et al.* (2019) demonstraram a ocorrência de laticíferos em folhas de espécies de *Tetrapterys s. s.* e *Stigmaphyllon*, pertencentes a subfamília *Malpighioideae*. Corroboramos a presença dos laticíferos em espécies do clado *Galphimia* com *Galphimia brasiliensis*, *Lophanthera lactescens* e *Verrucularia glaucophylla*, além das espécies do clado *Tetrapterys s. s.* (*Tetrapterys goudotiana*, *T. phlomoides* e *T. schiedeana*). Desta forma, a presença de laticíferos, antes restrita às espécies de *Byrsonimoideae*, é um caráter que também se estende nas *Malpighioideae* e pode ser um caráter a ser analisado para fins taxonômicos na família. Na região cortical do pecíolo próximo ao sistema vascular, observamos ainda que estes laticíferos têm associação com o tecido floemático tendo a mesma formação que em *Galphimia brasiliensis* (Santos-Silva e Melo-de-Pinna, 2018) e *Lophanthera lactescens*, observado no presente estudo.

Um caráter comum a todos os representantes dos segregados em *Mascagnia* foi a organização do sistema vascular aberto no pecíolo. Apesar de se mostrar presente em todos os gêneros segregados, também ocorre em algumas outras espécies, demonstrando ser um caráter comum em *Malpighiaceae*. Outro caráter comum na família é a presença de feixes acessórios, comumente utilizado para distinguir espécies na família como proposto por Araújo *et al.* (2010) e Araújo *et al.* (2020). No presente estudo, todos os segregados que

analisamos apresentam feixes acessórios no pecíolo, podendo ser um caráter útil na caracterização dos segregados de *Mascagnia*.

Distribuição e morfologia das glândulas foliares

A ocorrência de glândulas foliares em Malpighiaceae é ampla, podendo estar presente no pecíolo e/ou pela lâmina foliar. Apenas três das 50 espécies analisadas não apresentam glândulas, além de *Ochna serrulata* (grupo externo). Interessante destacar que essas três espécies não fazem parte dos gêneros segregados de *Mascagnia*.

O que diferencia entre alguns gêneros é a localização e a distribuição das glândulas. Glândulas laminares localizadas na margem da folha são observadas em todos os segregados, com exceção de *Psychopterys dipholiphylla*. Glândulas na superfície abaxial próximo a margem da folha são encontradas em *Alicia anisopetala*, *Amorimia exotropica*, *Callaeum psilophyllum* e *Malpighiodes guianensis*. Apenas *Carolus chlorocarpus* apresenta ao mesmo tempo glândulas próximas da base e do ápice da lâmina foliar. *Amorimia exotropica* e *Calcicola parvifolia* tem glândulas na base da lâmina. Estes caracteres são úteis na classificação a nível genérico e são importantes para a identificação quando na ausência de material fértil.

Quando presente no pecíolo, a localização da glândula nos gêneros segregados de *Mascagnia* analisados se dá na base, ao longo ou no ápice do pecíolo. Podemos aqui, sob a óptica da morfologia, utilizar este estado de caráter como um valor taxonômico para determinas espécies, por exemplo apenas *Niedenzuella stannea* apresenta glândula na base do pecíolo, enquanto *Adelphia hiraëa*, *Carolus chrolocarpus* e *Christianella multiglandulosa* apresentam no ápice. Para as espécies de *Amorimia*, Mello *et al.* (2019) descrevem glândulas presentes na lâmina foliar, na superfície abaxial, próximas a margem, característica que também observamos em *Amorimia exotropica*. Dentre os gêneros analisadas neste estudo, apenas *Calcicola* e *Malpighiodes* não apresentam glândulas no pecíolo.

Ao observarmos as secções transversais do ápice foliar, percebemos que as estípulas das espécies apresentam uma estrutura anatômica diferente de uma estípula comum, possuindo epiderme constituída por células alongadas, semelhantes a epiderme em paliçada das estruturas secretoras nas plantas (Fahn, 1979). Estípulas são estruturas que se desenvolvem na base de uma folha, frequentemente, pareadas em lados opostos no ponto de inserção do pecíolo ao eixo caulinar (Weberling, 2006). Em Malpighiaceae, as estípulas quando persistentes, podem estar posicionadas no caule entre o pecíolo ou acima, na margem ou mesmo na face interna (Anderson *et al.*, 2006). Em *Heteropterys intermedia* e *Janusia guaranítica*, as estípulas interpeciolares são persistentes e muito pequenas (Anderson *et al.*, 2006). Em *Galphimia brasiliensis* as estípulas são amplas, lineares ou triangulares com tricomas espalhados ao longo da margem e persistentes no caule (Anderson, 2007).

Sabe-se que a ocorrência de estípulas em eudicotiledôneas são bem relatadas para Gentianales, principalmente em Rubiaceae, que contém estípulas interpeciolares, consideradas como sinapomorfia para essa família (Robbrecht, 1988; Bremer e Struwe, 1992; Weberling, 2006). Endress e Bruyns (2000) reportam a ausência de estípulas na maioria das espécies de Apocynaceae, com rara ocorrência de pequenas e decíduas estípulas em alguns representantes. Capelli *et al.* (2017) demonstram que a condição em Apocynaceae, talvez seja revertida com a presença de estípulas modificadas em coléteres interpeciolares em muitos representantes da família e sua perda secundária pode ter ocorrido em vários gêneros.

Não há relatos da existência de coléteres em Malpighiaceae e por isso sugerimos mais investigações em relação a composição química do exsudato da estípula, pois ela apresenta uma estrutura anatômica muito semelhante à de um coléter estipular. Os coléteres são estruturas secretoras multicelulares que produzem uma secreção pegajosa composta por vários tipos de substâncias, como mucilagem, substâncias lipofílicas ou uma mistura de ambas, com a principal função de proteger e lubrificar os meristemas (Fahn, 1979, 1990;

Thomas, 1991; Castro e Demarco, 2008). Em famílias de eudicotiledôneas, os coléteres, geralmente, são persistentes e mantêm sua forma em Apocynaceae e Rubiaceae e geralmente consistem em um núcleo central de células parenquimáticas alongadas, e uma epiderme secretora paliçádica (Castro e Demarco, 2008).

Os coléteres também foram relatados para diversas famílias dentro de Malpighiales, como Euphorbiaceae, Erythroxylaceae, Passifloraceae, Rhizophoraceae, Turneraceae (Thomas, 1991), Caryocaraceae (Paiva e Machado, 2006) e Salicaceae (de Faria *et al.*, 2019). Desta forma, sugerimos que novos esforços sejam dados ao estudo de coléteres em Malpighiaceae.

1. Este estudo levantou trinta e três caracteres morfoanatômicos foliares mais relevantes para as espécies de Malpighiaceae com a inclusão dos gêneros segregados de *Mascagnia*.
2. Diversos caracteres se mostraram homoplásticos para o grupo, e nenhuma sinapomorfia morfoanatômica foi observada nos clados dos grupos segregados.
3. Apesar das diversas homoplasias registradas, alguns caracteres se mostraram como potencialmente autapomorfias, sugerindo sua utilização na caracterização de algumas espécies delas.
4. Além de mostrar que diversos caracteres morfoanatômicos foliares são homoplásticos no grupo, com alguns representando autapomorfias de espécies, este trabalho contribui também no entendimento da anatomia de Malpighiaceae com o primeiro registro para a família de tricoma glandular do tipo peltado em *Mezia araujoi* e *Tricomaria usillo*.
5. Com a análise anatômica das glândulas foliares observamos que a morfologia e a anatomia entre elas são semelhantes aos nectários extraflorais foliares de Passifloraceae. Destacamos também que os resultados da análise das glândulas nas estípulas sugerem a ocorrência de coléteres estipulares, como descritos para outras famílias de angiospermas.
6. Como uma conclusão geral do estudo, os caracteres morfoanatômicos foliares analisados podem ser utilizados na caracterização de espécies, mas são pouco informativos no que se refere a sinapomorfias anatômicas dos segregados de *Mascagnia*.

Referências Bibliográficas

- ALMEIDA, R. F.; AMORIM, A. M. 2014. *Stigmaphyllon caatingicola* (Malpighiaceae), a new species from Seasonally Dry Tropical Forests in Brazil. **Phytotaxa** 174 (2): 082–088.
- 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(3): 179–190.
- ALMEIDA, R. F.; GUESDON, I. R.; PACE, M. R.; MEIRA R. M. S. 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. 1977. Byrsonimoideae, a new subfamily of the Malpighiaceae. **Leandra**, 5–18.
- ANDERSON, W. R. 1979. Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. **Biotropica**, 11: 219-223.
- ANDERSON, W. R. 1990. The Origin of the Malpighiaceae-The Evidence from Morphology. **Memories of the New York Botanical Garden**. 64: 210-224.
- ANDERSON, W. R.; DAVIS, C. C.. 2005a. The *Mascagnia cordifolia* group (Malpighiaceae). **Contributions of University of Michigan Herbarium**, 24: 33–44.
- ANDERSON, W. R.; C. C. DAVIS. 2005b. Transfer of *Mascagnia leticiana* to *Malpighia* (Malpighiaceae). **Contributions of University of Michigan Herbarium**. 24: 45–49.
- ANDERSON, W. R. 2006. Eight segregates from the Neotropical genus *Mascagnia* (Malpighiaceae). **Novon**. 16: 168-204.

- ANDERSON, W. R.; ANDERSON, C.; DAVIS, C. C. 2006. Malpighiaceae. disponível em: <https://www.lsa.umich.edu/herb/malpigh/HetClade/HetCad.html> Acesso em 17 fev. 2017.
- ANDERSON, W. R.; C. C. DAVIS. 2007. Generic adjustments in neotropical Malpighiaceae. **Contributions of University of Michigan Herbarium**. 25: 142–157.
- ANDERSON, W. R.; S. CORSO. 2007. *Psychopterys*, a new genus of Malpighiaceae from Mexico and Central America. **Contributions of University of Michigan Herbarium**, 25: 113–135.
- ANDERSON, C. 2007. Revision of *Galphimia* (Malpighiaceae). **Contribution of University of Michigan Herbarium**, 25 (1): 1-82.
- ANDERSON, W. R.; DAVIS, C. C. 2013. Combination of *Mascagnia* and *Triopterys* (Malpighiaceae). **Memories New York Botanical Garden** 108: 191-203.
- ANDERSON, W. R.; C. C. DAVIS. 2013. Combination of *Mascagnia* and *Triopterys*. **Memories New York Botanical Garden**, 108: 191–203.
- ARAÚJO, J. S.; ALMEIDA, R. F.; MEIRA, R. M. S. A. 2020. Taxonomic relevance of leaf anatomy in *Banisteriopsis* C.B. Rob. (Malpighiaceae). *Acta Bot. Brasilica* 34(1):
- 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 Systematic and Evolution**. 286:117–131.
2016. Comparative anatomy of calyx and foliar glands of *Banisteriopsis* C. R. Rob. (Malpighiaceae). **Acta Botanica Brasilica**, 30(1): 112–123.
- ATTALA, N. C. 1997. **Fitografia e morfoanatomia de *Banisteriopsis anisandra* e *B. gardneriana* (Malpighiaceae): estudo comparativo**. 1997. 100p. Dissertação (Mestrado). Instituto de Ciências Biológicas). Universidade de Brasília. Brasília.

- ATTALA, N. C. 2004. Morfoanatomia da lâmina foliar, estrutura e histoquímica das glândulas foliares e calicinais em espécies de Malpighiaceae de cerrado. Tese (Pós-doutorado). Instituto de Biociências. Universidade Estadual de São Paulo “Júlio de Mesquita Filho”. Botucatu, São Paulo. 2004.
- BÁRCENAS-LÓPEZ, L. Y.; MONTAÑO-ARIAS, S. A.; LÓPEZ-SANDOVAL, J. A.; GONZÁLEZ HUERTA, A.; RUBÍ-ARRIAGA, M.; VARGAS SIMÓN, G. 2019. Anatomía foliar de *Malpighia mexicana* (Malpighiaceae). **Acta Botanica Mexicana**, (126), e1404.
- BARTHLOTT, W.; NEINHUIS, C. 1997. Purity of the sacred lotus or escape from contamination in biological surfaces. **Planta** 202: 1-8.
- BREMER, B.; STRUWE, L. 1992. Phylogeny of the Rubiaceae and the Loganiaceae; congruence or conflict between morphological and molecular data. **American Journal of Botany** 79. 1171-1184.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen Zur Doppelfärbung Astrablau-Safranin. **Mikrokosmos**, v.61, n. 8, p. 33-36.
- CAIN, A. J. 1947. The use of Nile Blue in the examination of lipids. **Quarterly Journal of Microscopical Science**, 88: 383-392.
- CAMERON, K. M., CHASE, M. W., ANDERSON, W. R., HILLS, H. G. 2001. Molecular systematics of Malpighiaceae: Evidence from plastid *rbcL* and *matK* sequences. *American Journal of Botany*. 88: 1847–1862.
- CAPELLI, N. V.; RODRIGUES, A. B.; DEMARCO, D. 2017. Stipules in Apocynaceae: an ontogenetic perspective. **AoB Plants**, 9(1).
- CARDOSO-GUSTAVSON, P.; ANDREAZZA, N. L.; SAWAYA, A. C. H. F.; CASTRO, M. M. 2013. Only attract ants? The versatility of petiolar extrafloral nectaries in *Passiflora*. **American Journal of Plant Sciences**, 4: 460-469.

- CASPARY, J. X. R. 1848. **De nectariis**. Elberfeld: Eschellhoff.
- 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(11): 1935–1944.
- CASTRO, M. M.; DEMARCO, D. 2008. Phenolic compounds produced by secretory structures in plants: a brief review. **Natural Product Communications**, 3(1): 1205-1376.
- CERVI, A. C. 1997. *Passifloraceae* do Brasil: estudo do gênero *Passiflora* L., subgênero *Passiflora*. **Cyanus**.
- DAVIS, C. C.; ANDERSON, W. R.; DONOGHUE, M. J. 2001. Phylogeny of Malpighiaceae: Evidence from chloroplast *ndhF* and *trnL-F* nucleotide sequences. **American Journal of Botany**, 88: 1830–1846.
- DAVIS, C. C.; BELL, C. D.; MATHEWS, S.; DONOGHUE, M. J. 2002. Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae. **Proc. National Acad. Sci. USA** 99: 6833–6837.
- 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(12): 2031–2048.
- de FARIA, D. N. S.; FERNANDES, V. F.; MARQUETE, R.; MEIRA, R. M. S. A. 2019. Morphology, Anatomy, and Exudates of Stipular Colleters in *Casearia* Jacq. (Salicaceae) across Two Tropical Plant Communities. **International Journal of Plant Sciences**, 180(2), 141-152.
- ENDRESS, M. E.; BRUYNS, P.V. 2000. A revised classification of the Apocynaceae s.l. **The Botanical Review**, 66, 1–56.

- FAHN, A. 1990. **Plant Anatomy**. 4th ed. Oxford: Pergamon Press.
- FAHN, A. 1979. **Secretory tissues in plants**. Academic Press Inc, London.
- FARIAS, V. D.; MARANHO, L. T.; MUSHNER, V. C.; SOFFIATTI, P. 2016. Leaf anatomy of *Passiflora* subgenus *Decaloba* (Passifloraceae): taxonomic implications. **Rodriguesia**, 67(1), 29-44.
- FERREIRA, G. L. 1981. Anatomia foliar de *Peixotoa hispidula* Juss. (Malpighiaceae). **Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro** 25:45–53.
- FRANCENER, A. 2016. **Estudos taxonômicos em *Byrsonima* sect; *Eriolepis* Nied; (Malpighiaceae)**. 2016. Tese (Doutorado em Biodiversidade Vegetal e Meio Ambiente). Instituto de Botânica, São Paulo.
- FRANKLIN, G.L. 1945. Preparation of Thin Sections of Synthetic Resins and Wood-Resin Composites, and a New Macerating Method for Wood. **Nature** 155
- FURR, M.; MAHLBERG, P.G. 1981. Histochemical analyses of laticifers and glandular trichomes in *Cannabis sativa*. **Journal of Natural Products**, 44, 153–159.
- GUESDON, I. R.; AMORIM, A. M. A.; MEIRA, R. M. S. A. 2018. The hydrochorous Amazonian genus *Glandonia* (Malpighiaceae): New records, morphoanatomy update, and taxonomic contributions. **Phytotaxa**, 345(1): 13–25.
- GUIMARÃES, A. L. A; COSTA, R. P. C.; CABRAL, L. M.; DE MACÊDO VIEIRA, A. C. 2016. Comparative anatomy and chemical analysis of the vegetative organs of three species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). **Flora**, 224, 30-41.
- HOWARD, R. A. 1979. The petiole. In: METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. 2^a ed. Vol 1. Clarendon Press. Oxford. Cap. 9. p. 88-96.

- HUTCHINSON, J. 1967. **The genera of flowering plant (Angiospermae)**. Oxford: Clarendon, 516p. Based principally on the GENERA PLANTARUM of G. Bentham and J. D. Hooker. V.1: Dicotyledones.
- JOHANSEN, D. 1940. **Plant Microtechnique**. McGraw Hill Book Company, New York. 523p.
- JOHNSON, D.M. 1986. Revision of the Neotropical genus *Callaeum* (Malpighiaceae). **Systematic Botany**, 11: 335–353.
- KILLIP, E. P. 1938. The American species of Passifloraceae. **Publications of the Field Museum of Natural History**, 19: 1-613.
- KROSNICK, S. E.; FORD, A. J.; FREUDENSTEIN, J. V. 2009. Taxonomic Revision of *Passiflora* Subgenus *Tetrapathea* Including the Monotypic Genera *Hollrungia* and *Tetrapathea* (Passifloraceae), and a New Species of *Passiflora*. **Systematic Botany** 34 (2): 375±385.
- LASKOWSKI, LE. 2000. Características anatómicas de la hoja y el tallo del semeruco (*Malpighia emarginata* DC) cultivado en dos localidades del Estado Lara. **Bioagro**, 12(2):33-40.
- LEMOS, R. C. C.; SILVA, D. C.; MELO-DE-PINNA, G. F. A. 2017. A structural review of foliar glands in *Passiflora* L. (Passifloraceae). **PloS one**, v. 12, (11), e0187905.
- LILLIE, R. D. 1965. **Histopathologic technic and practical histochemistry**. 3^a Ed. McGraw-Hill Book Company, New York. 751 p.
- LÓPEZ-MERUVIA, M. Y.; PALACIOS, V.; CERVI, A. C. 1993. Anatomia foliar de *Passiflora capsularis* L. (Passifloraceae). **Acta Biologica Paranaense**, 22: 34-44.
- MADDISON, W. P.; MADDISON, D. R. 2019. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.61. Disponível em: <<http://www.mesquiteproject.org>>. Acesso em: 05 Nov.

- MAMEDE, M. C. H. 1993. Anatomia dos órgãos vegetativos de *Camarea* (Malpighiaceae). **Acta Botanica Brasilica**. 7(1).
- 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(1): 102–127.
- METCALFE, C. R., CHALK. L. 1950. **Anatomy of the Dicotyledons**. Clarendon Press: Oxford, Vol.I.
- MEZZONATO-PIRES, A. C.; SALIMENA, F. R. G.; & BERNACCI, L. C. 2013. Passifloraceae na Serra Negra, Minas Gerais, Brasil. **Rodriguesia** 64: 123±136.
- MUNTOREANU, T. G.; CRUZ, R. S.; MELO-DE-PINNA, G. F. 2011. Comparative leaf anatomy and morphology of some neotropical Rutaceae: *Pilocarpus* Vahl and related genera. **Plant Systematic and Evolution**, 296:87-99.
- NIEDENZU, F. Malpighiaceae. 1928. In: **Das Pflanzenreich**, ed. A. Engler. IV. 141: 1–870.
- NOGUEIRA, A.; EL OTTRA, J. H. L.; GUIMARAES, E.; MACHADO, S. R.; LOHMANN, L. G. 2013. Trichome structure and evolution in Neotropical lianas. **Annals of Botany**, 112(7), 1331-1350.
- PACE, M. R.; CUNHA NETO, I. L.; SANTOS-SILVA, L. N. N.; MELO-DE-PINNA, G. F. A.; ACEVEDO-RODRIGUEZ, 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(9): 1156–1172.
- PAIVA, E. A. S.; MACHADO, S. R. 2006. Colleters in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) ontogenesis, ultrastructure and secretion. **Brazilian Journal of Biology**, 66(1b), 301-308.

- PARADIS E.; SCHLIEP, K. 2018. Ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. **Bioinformatics** 35: 526-528.
- PEARSE, A. G. E. 1985. **Histochemistry theoretical and applies**. Vol. 2. C. Livingstone, Edinburg. 624p.
- POSSOBOM C. C. F.; GUIMARÃES, E.; MACHADO, S. R. 2010. Leaf glands act as nectaries in *Diplopterys pubipetala* (Malpighiaceae). **Plant Biology** 12(6): 863–870.
- PURVIS, M. J.; COLLIER, D. C.; WALLS, D. 1964. Laboratory techniques in botany. **Laboratory techniques in botany**. Sem numeração.
- RAO, S. R. S.; SARMA, V. 1992. Morphology of 2-armed trichomes in relation to taxonomy: Malpighiales. **Feddes Repertorium**, 103(7-8), 559-565.
- ROBBRECHT, E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. **Opera Botanica Belgica**. 1: 1–271.
- ROCHA, D. I.; DA SILVA, L. C.; VALENTE, V. M. M.; FRANCINO, D. M. T.; MEIRA, R. M. S. A. 2009. Morphoanatomy and development of leaf secretory structures in *Passiflora amethystina* Mikan (Passifloraceae). **Australian Journal of Botany**, v. 57, n. 7, p. 619-626.
- RURY, P. M. 1981. Systematic anatomy of *Erythroxylum* P. Browne: practical and evolutionary implications for the cultivated cocas. **Journal of Ethnopharmacology**, 3: 229-63.
- RUZIN, S. E. 1999. **Plant Microtechnique and Microscopy**. Oxford University Press, New York.
- SANTOS-SILVA, L. N. N.; MELO-DE-PINNA, G. F. A. 2018. **Formação dos laticíferos em *Galphimia brasiliensis* Cav. (Malpighiaceae)**. Trabalho apresentado ao XII

Congreso Latinoamericano de Botánica, Quito. Memorias la botánica en latinoamerica: realidad y desarrollo virtual. Quito, v. 1. p. 1-691.

SILVA, D. S. 2013. **Anatomia da folha e dos elaióforos de três espécies de *Byrsonima* (Malpighiaceae) ocorrentes no Cerrado**. Dissertação (Mestrado). Universidade Federal do Tocantins- UFT. 77p.

SILVA, L. N. N. S.; COSTA, J. M. F. P.; FILHO, F. S. S.; ARAÚJO, J. S. 2011. Aspectos da anatomia foliar de três espécies de *Byrsonima* Rich. ex. Kunth. (Malpighiaceae) ocorrentes nas restingas do Piauí (Nordeste, Brasil). In: SANTOS-FILHO, F. S.; SOARES, A. F. C. L. (org.). **Biodiversidade do Piauí: pesquisas e perspectivas**. 1 ed. Curitiba: Editora CRV, v.1, 190 p.

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 (Mestrado em Botânica). Universidade Estadual de Santa Cruz. Ilhéus, São Paulo.

SILVEIRA, M. 2011. Preparo de Amostras Biológicas para Microscopia Eletrônica de Varredura. In: SOUZA, W. **Técnicas Básicas de Microscopia Eletrônica aplicada às Ciências Biológicas**. Rio de Janeiro: Sociedade Brasileira de Microscopia Eletrônica. 420p.

SMITH, F. H; SMITH, E. C. 1942. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **American Journal of Botany**, 29(6): 464–471.

SOARES, M. I.; SERVIN, L. F. V.; APPEZZATO-DA-GLORIA, B. 1997. Anatomia foliar de *Malpighia glabra* L. (Malpighiaceae). **Arquivos de Biologia e Tecnologia**. Curitiba. Paraná. 40(338). 738-746.

- SOUZA, V. C., LORENZI, H. 2012. **Botânica Sistemática: guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG III**. Ed. 3. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 768p.
- STEVENS, P. F. (2001 onwards). Angiosperm Phylogeny Website. Version 14, July 2017 [and more or less continuously updated since]." will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/> .
- SUBRAMANIAN, R. B.; ARUMUGASAMY, K.; INAMDAR, J. S. 1990. Studies in secretory glands of *Hiptage sericea* (Malpighiaceae). **Nordic Journal of Botany** 10: 57-62.
- TAKHTAJAN, A. 1997. **Diversity and Classification of flowering plants**. New York, Columbia University Press: 643p.
- THEOBALD, W. L.; KRAHULIK, J. L.; ROLLINS, R. C. 1979. Trichome description and classification. In: METCALFE, C. R., CHALK, L. **Anatomy of the Dicotyledons**. 2^a ed. Vol 1. Clarendon Press. Oxford. Cap. 5. p. 40-53.
- THOMAS, V. 1991. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter. **Annals of Botany**. 68:287-305.
- ULMER, T.; MACDOUGAL, M. J. 2004. **Passiflora: Passion flowers of the world**. Timber Press, Inc., Portland. 430p.
- VANDERPLANK, J. 2000. **Passion flowers**. The MIT Press, Cambridge. 224p.
- VEGA, A. S.; CASTRO, M. A.; ANDERSON, W. R. 2002. Occurrence and phylogenetic significance of latex in the Malpighiaceae. **American Journal of Botany**,. 89(11): 1725–1729.
- VIEIRA, A. C. M. 2005. **Estudos em espécies de Malpighiaceae de restingas do Rio de Janeiro: estruturas secretoras em folhas e flores e biologia floral**. Tese (Doutorado) – USP. São Paulo, São Paulo.

WEBER, M. G.; PORTURAS, L. D.; KEELER, K.H. 2015. World list of plants with extrafloral nectaries. Disponível em: www.extrafloralnectaries.org. Acesso em 12 Nov. 2019.

WEBERLING, F. 2006. Las estípulas como caracteres sistemáticos confiables. **Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica**, 41: 127-150.