

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

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 araujoii* 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.

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 Tennesse, 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.

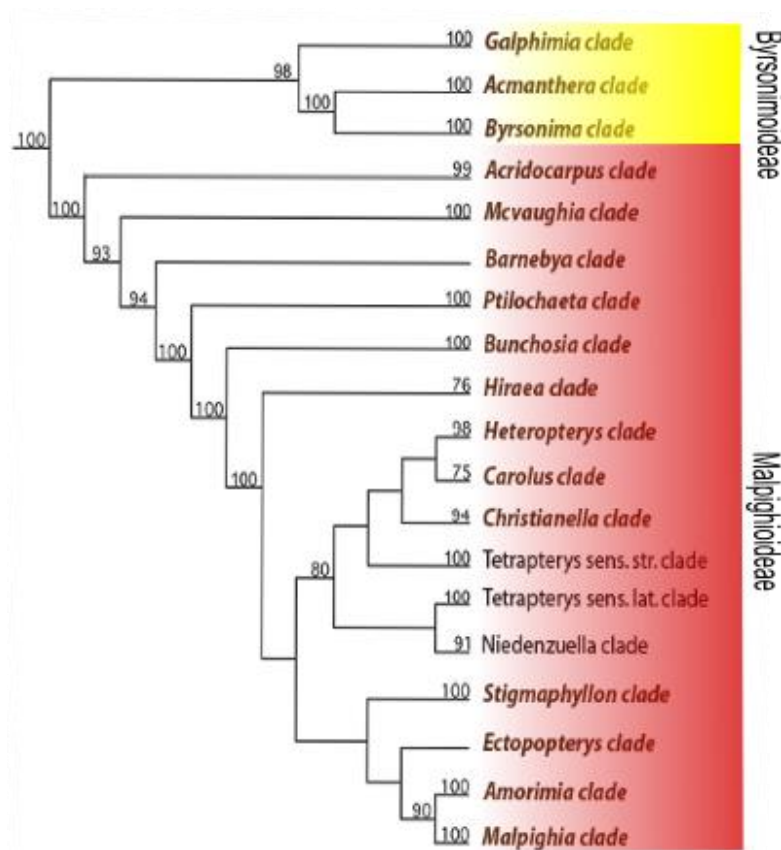


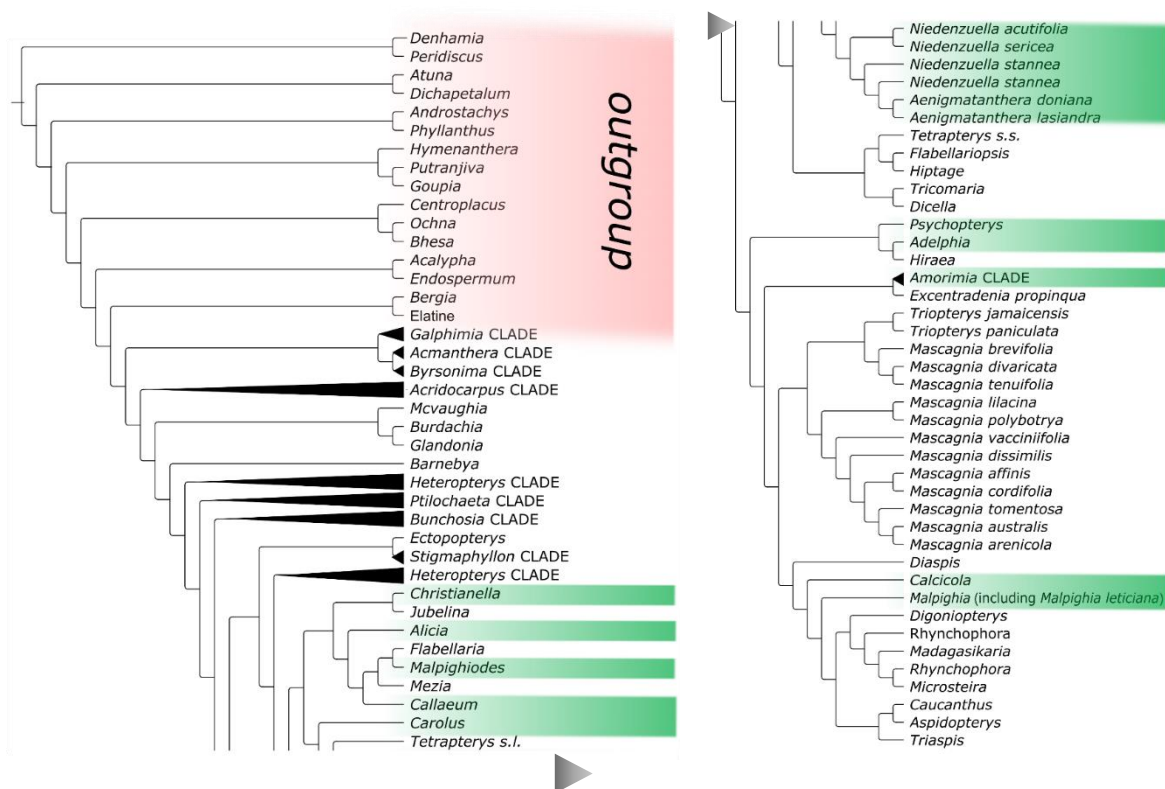
Figura 1. Árvore filogenética com suporte de *bootstrap* compilada de Davis e Anderson (2010) mostrando as subfamílias de acordo com Stevens (2001, online) com os clados tratados no site de Malpighiaceae.

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 Gaudichaudieae Horan.) e alguns grandes gêneros (i.e. especialmente *Mascagnia* Bertero e *Tetrapteryx* 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 constatam que, com exceção de *Niedenzuella*, os demais *Adelphia*, *Aenigmatanthera*, *Alicia*, *Amorimia*, *Callaeum*, *Carolus*, *Calpicola*, *Christianella*, *Malpighiodes* e *Psychopteryx*, são monofiléticos com um suporte > 78% de bootstrap (BP) (Davis e Anderson, 2010).

Niedenzuella apresenta tanto espécies anteriormente alocadas em *Mascagnia* quanto em *Tetrapteryx*. 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 *Tryopteryx* 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 Aspicarpoide), *Banisteriopsis* C.B. Rob., *Heteropterys* Kunth, *Malpighia* Juss., *Sphegamnocarpus* Planch. ex Benth. & Hook. f. e *Stigmaphyllon* A. Juss. Em *Tetrapteryx*, 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 (estigmas 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, *Tryopteris*, *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 morfológicamente 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 (Metcalfe 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 *Tetrapteryx* (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 *Heteropteryx* 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.

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 araujoii* 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. Anatomía 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 coca. **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 Congresso Latinoamericano de Botânica, 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.** 2ª 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.