



UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



UFMG

ANA CAROLINE MARQUES PEREIRA MELLO

ANATOMIA FOLIAR E FLORAL DE *AMORIMIA*
(MALPIGHIACEAE) E SUAS APLICAÇÕES
FILOGENÉTICAS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Morfologia, Sistemática e Diversidade Vegetal

BELO HORIZONTE – MG
2017



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE MINAS GERAIS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS**

Departamento de Botânica

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal



UFMG

ANA CAROLINE MARQUES PEREIRA MELLO

**ANATOMIA FOLIAR E FLORAL DE *AMORIMIA*
(MALPIGHIACEAE) E SUAS APLICAÇÕES
FILOGENÉTICAS**

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal do Departamento de Botânica do Instituto de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Minas Gerais, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Vegetal.

Área de concentração: Morfologia, Sistemática e Diversidade Vegetal

Orientadora: Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira
Universidade Federal de Minas Gerais

Coorientador: Prof. Dr. André Márcio Araújo Amorim
Universidade Estadual de Santa Cruz

**BELO HORIZONTE – MG
2017**

043

Mello, Ana Caroline Marques Pereira.

Anatomia foliar e floral de *Amorimia* (*Malpighiaceae*) e suas aplicações filogenéticas [manuscrito] / Ana Caroline Marques Pereira Mello. - 2017.

85 f. : il. ; 29,5 cm.

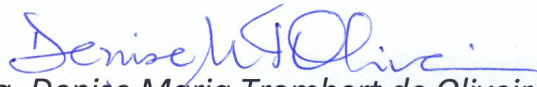
Orientadora: Profa. Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira. Coorientador: Prof. Dr. André Márcio Araújo Amorim.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas.

1. Fisiologia vegetal. 2. Morfologia vegetal. 3. Plantas - Filogenia. 4. Folhas - Anatomia. 5. Malpighiaceae. I. Oliveira, Denise Maria Trombert de. II. Amorim, André Márcio Araújo. III. Universidade Federal de Minas Gerais. Instituto de Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 581.1

**Dissertação defendida e aprovada, em 21 de fevereiro de 2017,
pela banca examinadora constituída pelos professores:**



Dra. Denise Maria Trombert de Oliveira (UFMG)



Dr. Domingos Benício Oliveira Silva Cardoso (Universidade Federal da Bahia)



Dra. Letícia Silva Souto (Universidade Federal de São Carlos)

*“Tudo é uma questão de manter
a mente quieta, a espinha ereta
e o coração tranquilo...”*

(Walter Franco)

*Aos meus pais, Márcia e José
María, por sempre me
apoiares, possibilitando que eu
chegasse até aqui. Ao meu
marido, Alexandre, por seu
companheirismo durante esta
jornada. Para vocês “todo amor
que houver nessa vida”.*

AGRADECIMENTOS

Primeiramente, agradeço à população brasileira, que com seus impostos, permitiram que eu estudasse em uma universidade pública.

Agradeço à Universidade Federal de Minas Gerais, ao Instituto de Ciências Biológicas e ao Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal, pela estrutura fornecida e pela oportunidade de cursar a graduação e a pós-graduação.

À Capes, pelo apoio financeiro ao Programa e pela bolsa de mestrado.

À minha orientadora, Profa. Denise Maria Trombert de Oliveira, por fazer muito mais do que me orientar. Obrigada pela amizade, pelos ensinamentos que levarei para sempre, tanto profissionais quanto pessoais, por aplacar minha ansiedade e pelo reforço positivo durando todo o tempo em que convivemos.

Ao meu coorientador, Prof. André Márcio Araújo Amorim, por viabilizar este trabalho e pelos ensinamentos.

Ao Rafael Felipe de Almeida, por toda a colaboração neste trabalho. Obrigada pelas coletas, pela enorme disponibilidade sempre que precisei, por me receber na sua casa e compartilhar comigo seus conhecimentos e pela amizade.

Ao Marco Otávio Pellegrini pelo auxílio e convivência durante as coletas.

Ao Wagner Afonso Rocha, técnico do laboratório de anatomia vegetal, por toda a ajuda fornecida no dia a dia.

À Denise Márcia Figueiredo Monteiro, pela assessoria fornecida nos assuntos administrativos da pós-graduação.

Ao Gustavo Santos Silva, pela assistência na deposição das exsicatas no Herbário BHCB.

Aos demais funcionários do Departamento de Botânica, por viabilizarem nossa presença e trabalho.

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

Aos professores do Departamento, pelos ensinamentos em sala de aula ou fora delas e convivência, em especial, os professores Élder Antônio Sousa Paiva, Fernando Henrique Aguiar Vale e Rosy Mary dos Santos Isaias, por todos os ensinamentos, pela convivência no laboratório de anatomia vegetal e pelos momentos de descontração.

A todos os colegas de laboratório, em especial à Anete, Camila, Deborah e Nina, pela amizade construída que tornou o dia a dia muito mais fácil. Obrigada por sempre estarem presentes e disponíveis.

À Sarah Barbosa Reis, por me mostrar a beleza da botânica, pelos primeiros ensinamentos ainda na iniciação científica, e pela amizade.

À Fabiane, Fernanda e Tharnielle pela longa amizade e companheirismo. Obrigada por sempre dizerem aquilo que preciso ouvir.

Aos amigos do grupo “Cleide” por tudo que vocês representam na minha vida. Com vocês me tornei uma pessoa muito melhor, mas a caminhada ainda é longa. Espero poder contar sempre com vocês.

Aos meus afilhados, Luccas, Gabriele, Sofia e Cecília, por fazerem minha vida mais leve.

Um agradecimento especial à minha família, ao meu marido, Alexandre, por todo companheirismo, incentivo, apoio e compreensão e aos meus pais Márcia e José Maria, por todo esforço que fizeram para que eu chegasse até aqui, por apoiarem todos os meus projetos, por acreditarem que sou capaz e pelo amor incondicional.

SUMÁRIO

	Página
RESUMO.....	1
ABSTRACT.....	2
INTRODUÇÃO GERAL.....	3
REFERÊNCIAS GERAIS.....	6
CAPÍTULO I – Anatomia foliar em espécies de <i>Amorimia</i> (Malpighiaceae) e suas aplicações filogenéticas.....	8
Resumo.....	10
Introdução.....	10
Material e métodos.....	11
<i>Grupo de estudo e Amostragem</i>	11
<i>Técnicas anatômicas</i>	12
<i>Reconstrução ancestral de caracteres</i>	13
Resultados.....	13
<i>Lista de caracteres</i>	13
<i>Anatomia foliar de Amorimia</i>	19
<i>Anatomia foliar de Mascagnia, Ectopopterys, Peixotoa, Stigmaphyllon e Diplopterys</i>	22
<i>Reconstrução ancestral de caracteres</i>	23
Discussão.....	23
Agradecimentos.....	30
Referências.....	30
Tabelas.....	33
Figuras.....	38
Material suplementar.....	44
CAPÍTULO II – Anatomia floral de <i>Amorimia</i> e espécies relacionadas (Malpighiaceae): histórias reveladas pela vascularização de sépalas e carpelos.....	58
Resumo.....	60
Introdução.....	60
Material e métodos.....	61
<i>Material botânico</i>	61

<i>Técnicas anatômicas</i>	62
<i>Reconstrução ancestral de caracteres</i>	62
Resultados.....	62
<i>Anatomia floral</i>	62
<i>Vascularização floral</i>	65
Discussão.....	67
<i>Anatomia floral</i>	67
<i>Vascularização floral</i>	69
Agradecimentos.....	71
Referências.....	71
Tabelas.....	73
Figuras.....	76
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	85

RESUMO

A família Malpighiaceae pertence à ordem Malpighiales e possui aproximadamente 1.300 espécies distribuídas em 77 gêneros. A maioria das espécies (88,5%) é encontrada nos Neotrópicos e apenas 11,5% das espécies são originárias nos Paleotrópicos. A maior diversidade das espécies está localizada na América do Sul, sendo uma das dez famílias mais importantes do cerrado brasileiro. A família é monofilética, mas as relações entre alguns gêneros ainda não estão esclarecidas. O gênero *Amorimia* W.R.Anderson foi um dos oito gêneros segregados de *Mascagnia* e está distribuído exclusivamente na América do Sul, desde a Colômbia até a Argentina. *Amorimia* conta com poucos trabalhos relacionados à taxonomia e nenhum relacionado à anatomia, sendo a delimitação entre as espécies ainda difícil. Considerando a importância da família Malpighiaceae e da compreensão de grupos recentemente segregados, bem como a escassez deste tipo de estudo, este trabalho tem como objetivo analisar e caracterizar a anatomia foliar e floral e, em especial, a vascularização, das espécies do gênero *Amorimia*, comparando-as com espécies filogeneticamente próximas, com o intuito de indicar caracteres que possam ser diagnóstico para as espécies e que possam favorecer o esclarecimento de relações filogenéticas no gênero. No Capítulo I, caracteres foliares foram indicados como novas sinapomorfias para o gênero *Amorimia* e outros grupos, reconhecidos em extensa e detalhada lista de 89 caracteres, que poderá ser usada para outros estudos tanto envolvendo grupos de Malpighiaceae quanto de outras famílias botânicas. Além disso, o Capítulo II apresenta a vascularização de botões florais, que revelou dados importantes, como a conformação de feixes ventrais de carpelos e a interpretação de distintos *status* de fusão de traços vasculares, além da vascularização de sépalas e glândulas, que fornecem dados relevantes para a compreensão do processo evolutivo na família e delimitação de espécies. Assim, considera-se que os resultados deste trabalho representam subsídios para estudos sobre anatomia vegetal, principalmente para Malpighiaceae, pois existem poucos trabalhos publicados sobre a anatomia da família e, para *Amorimia*, esta abordagem é inédita.

PALAVRAS-CHAVE: Análise filogenética, anatomia floral, anatomia foliar, clado malpighioide, Malpighiales, vascularização.

ABSTRACT

Malpighiaceae belongs to Malpighiales and comprises about 1,300 species and 77 genera. Most species (88.5%) are confined to the Neotropics and few species (11.5%) occur in the Paleotropics. The majority of its species occur in South America, being one of the ten most important families of flowering plants in the Brazilian Cerrado. The monophyly of this family is largely supported, but intergeneric relationships are still unclear. The genus *Amorimia* W.R. Anderson presents few studies regarding its taxonomy and infrageneric delimitations remain unsolved. Considering the importance of this family and the number of recent segregated genera, as well as the lack of studies focusing on these subjects, our goal was to analyze and characterize leaf and floral anatomy, especially vasculature, from all *Amorimia* species, aiming to highlight characters to help on species delimitation and on phylogenetic relationships within this genus. In Chapter I, leaf characters were indicated as new synapomorphies for the genus *Amorimia* and other groups, recognized in an extensive and detailed list of 89 characters that can be used for other studies including Malpighiaceae and other botanical families. In addition, the Chapter II presents the vasculature of floral buds, which revealed important data, for instance the conformation of carpels ventral bundles and the interpretation of different fusion of vascular traces, as well as vasculature of sepals and glands, which provide relevant data for understanding the evolutionary process in the family and the delimitation of species. Therefore, the results of this work represent subsidies for studies on anatomy, mainly for Malpighiaceae, because there are few works published on anatomy of this family and, for *Amorimia*, this approach is completely unpublished.

KEYWORDS: Flower anatomy, leaf anatomy, Malpighiales, malpighioid clade, phylogenetic analysis, vasculature.

INTRODUÇÃO GERAL

Malpighiaceae é uma família de angiospermas da ordem Malpighiales (APG, 2016), possuindo aproximadamente 1.300 espécies distribuídas em 77 gêneros (Davis & Anderson, 2010). A maioria das espécies são encontradas nos Neotrópicos e apenas 150 espécies em 17 gêneros ocorrem nos Paleotrópicos (Davis & Anderson, 2010). A maior diversidade das espécies está localizada na América do Sul (Anderson, 1979, 1981) e, no Brasil, foram descritos 38 gêneros nos mais diversos tipos de vegetação (Souza & Lorenzi, 2005), sendo uma das dez famílias mais importantes do cerrado brasileiro (Mendonça *et al.*, 1998). Em Malpighiaceae ocorrem árvores, lianas, arbustos e subarbustos. No geral, as folhas são opostas, simples, inteiras, peninérveas e muitas vezes estão presentes duas ou mais glândulas no pecíolo ou na face abaxial da folha, com estípulas usualmente presentes. Tricomas tectores unicelulares, geralmente ramificados em forma de T, V ou Y são característicos da família (Anderson, 1981), embora Souto & Oliveira (2005, 2012) tenham apontado, em órgãos reprodutivos, tricomas multicelulares, semelhantes em sua célula apical aos tricomas descritos anteriormente. As inflorescências são determinadas, de posição terminal ou axilar. As flores são muito homogêneas, bissexuais e bilaterais, com cinco sépalas conatas apenas pela base (Judd *et al.*, 2009). Glândulas calicinais podem estar ausentes ou presentes e em números variáveis (Anderson, 1979), e cinco pétalas livres, sendo uma delas geralmente maior e/ou de coloração diferenciada (Judd *et al.*, 2009). De acordo com Niedenzu (1928), Malpighiaceae apresenta androceu composto por cinco a dez estames e gineceu com três carpelos, sendo a morfologia floral considerada extremamente uniforme na família. O monofiletismo de Malpighiaceae é incontestável, mas as relações entre alguns gêneros ainda não estão esclarecidas, principalmente entre aqueles segregados de *Mascagnia* Bertero ex Colla e *Tetrapteryx* Cav. (Davis & Anderson 2010; Almeida *et al.*, 2016).

O gênero *Amorimia* W.R.Anderson foi um dos oito gêneros segregados de *Mascagnia* por Anderson (2006). Inclui plantas com hábito lianescente, folhas opostas, às vezes subopostas ou alternas, pecíolo eglandular ou biglandular próximo ao ápice, a lâmina foliar eglandular ou com duas a várias glândulas na face abaxial, entre a nervura central e a margem, estípulas muito pequenas, triangulares e inseridas no caule entre pecíolos. As flores são formadas em inflorescências terminais alongadas ou pseudoracemos axilares ou em panículas. Ocorrem brácteas grandes, normalmente

lanceoladas, podendo apresentar glândulas submarginais ou marginais próximas da base. O pedúnculo floral é bem desenvolvido, com bractéolas similares às brácteas, porém mais curtas e estreitas, com glândulas menos frequentes, inseridas próximas ao ápice do pedúnculo. A flor é zigomorfa e pentâmera, o cálice apresenta quatro pares de elaióforos e geralmente a sépala anterior é eglandular, podendo apresentar uma ou duas glândulas pequenas. As pétalas são amarelas, podendo tornar-se amarelo-alaranjadas com o envelhecimento, a face abaxial é pilosa, tomentosa ou serícea, a face adaxial varia de glabra a tomentosa (pelo menos na metade distal), a margem pode ser inteira ou ligeiramente irregular. A pétala posterior fica ereta na antese, sendo maior e mais espessa na unha. O androceu é formado por dez estames férteis, conatos pela base com anteras glabras a tomentosas. Os três carpelos são conatos na extensão do ovário, os estiletos são retos, cilíndricos ou aplainados em direção ao ápice, o estilete anterior é um pouco mais curto e delgado do que os posteriores e o estigma é intorso. O fruto é esquizocárpico e apresenta mericarpos com duas alas laterais amplas e ala dorsal pequena, mas presente. O gênero é facilmente reconhecido devido aos nectários extraflorais na face abaxial das folhas, estípulas interpeciolares, pétalas amarelas com face abaxial pilosas, brácteas grandes com nectários extraflorais, e estiletos retos (Anderson, 2006).

Amorimia está distribuído exclusivamente na América do Sul, em florestas secas e ombrófilas desde a Colômbia à Argentina (Anderson 2006, Almeida *et al.*, 2016), como pode ser visto na Figura 1. Algumas espécies são bem conhecidas pelo setor pecuário brasileiro pela alta toxicidade. Duarte *et al.*, (2013) citaram a toxicidade de várias espécies do gênero em bovinos e caprinos. A maioria das espécies de *Amorimia* apresenta monofluoroacetato de sódio principalmente nas folhas (Cunha *et al.*, 2012; Lee *et al.*, 2012). Este composto inibe a citratoaconitase por competição, bloqueando o ciclo de Krebs e, conseqüentemente, reduzindo a produção de ATP (Peters, 1952), causando um quadro de insuficiência cardíaca. Por *Amorimia* ser um grupo recentemente segregado e contar com poucos trabalhos relacionados à taxonomia, a delimitação entre as espécies ainda é difícil.

Estudos anatômicos fornecem dados que complementam os caracteres morfológicos, usualmente utilizados para a delimitação de grupos, além de serem de grande importância no reconhecimento de relações taxonômicas incertas (Judd *et al.*, 2009; Metcalfe & Chalk, 1950). Caracteres anatômicos têm sido utilizados com sucesso

junto à taxonomia desde o século XIX (Solereider, 1908). Especificamente com relação ao estudo da vascularização, Puri (1951) teceu várias considerações, como por exemplo sobre a ocorrência de similaridade na emissão de traços vasculares em grupos com morfologia externa muito parecida. Tendo em vista que a vascularização é a característica mais conservada durante o processo evolutivo (Puri, 1951), o estudo deste aspecto se justifica e é desejável em grupos onde a delimitação de espécies é difícil. Também é relevante destacar a importância do padrão de venação foliar e da conformação dos feixes vasculares do pecíolo para taxonomia, já amplamente indicada por Hickey (1979) e por Dickison (2000).

Considerando a importância da família Malpighiaceae e da compreensão de grupos recentemente segregados, bem como a escassez deste tipo de estudo, o objetivo geral do presente trabalho é analisar e caracterizar a anatomia e, em especial, a vascularização foliar e floral das espécies do gênero *Amorimia*, com o intuito de indicar caracteres que possam auxiliar na delimitação das espécies e no esclarecimento das relações filogenéticas dentro do gênero. Assim, a presente dissertação é organizada nos seguintes capítulos:

Capítulo 1 – Anatomia foliar em espécies de *Amorimia* (Malpighiaceae) e suas aplicações filogenéticas

Redigido segundo as normas do Botanical Journal of the Linnean Society

Capítulo 2 – Anatomia floral de *Amorimia* e espécies relacionadas (Malpighiaceae): histórias reveladas pela vascularização de sépalas e carpelos

Redigido segundo as normas da Plant Systematics and Evolution

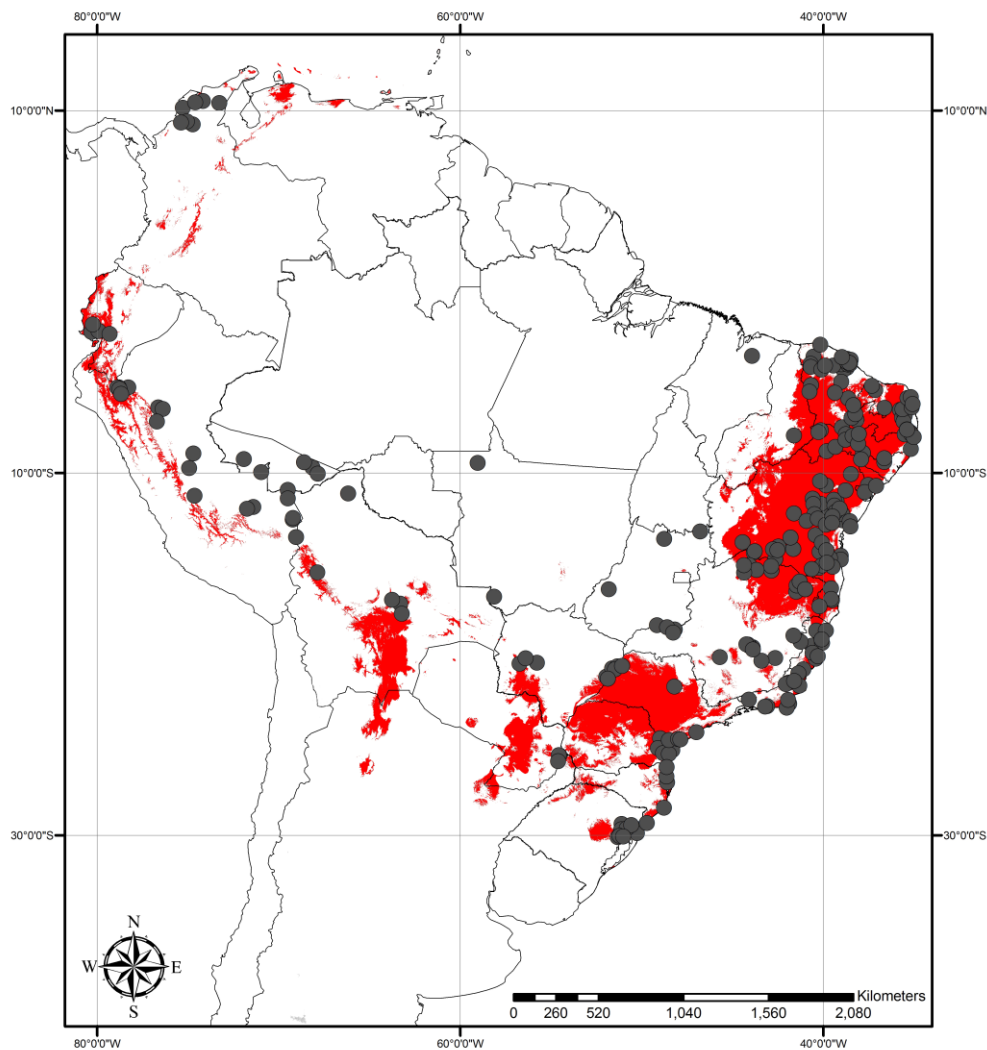


Figura 1 – Distribuição geral de *Amorimia*. Os pontos cinza indicam localização das espécies e em *vermelho*, núcleos de florestas sazonalmente secas. Mapa proveniente de Almeida, R.F.; van den Berg, C. & Amorim, A.M.A (em preparação)

REFERÊNCIAS GERAIS

- Almeida RF, van den Berg C. Amorim AMA. 2016.** Untangling the *Amorimia rigida* complex, a puzzling group of lianescent Malpighiaceae from Eastern Brazil. *Phytotaxa* 284: 1-23.
- Anderson WR. 1979.** Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223.
- Anderson WR. 1981.** Malpighiaceae. In *The botany of the Guayana Highland – Part XI. Memoirs of the New York Botanical Garden* 32: 21-305.
- Anderson WR. 2006.** Eight segregates from the neotropical genus *Mascagnia* (Malpighiaceae). *Novon* 16: 168-204.

- APG IV. 2016.** An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society* 181: 1-20.
- Cunha LC, Pípole F, Carvalho LR, Lago JHG, Górnaiak SL. 2012.** Isolation and characterization of sodium 2-fluoroacetate from *Mascagnia rigida* using chromatography and infrared spectroscopy. *Toxicon* 60: 329-332.
- Davis CC, Anderson WR. 2010.** A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* 97: 2031-2048.
- Dickison WC. 2000.** Integrative plant anatomy. Academic Press, New York.
- Duarte AL, Medeiros RMT, Riet-Correa LF. 2013.** Poisoning by *Amorimia* spp. in ruminants. *Ciência Rural* 43: 1294-1301.
- Hickey LJ. 1979.** A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalfe CR, Chalk L (1979) *Anatomy of the dicotyledons*, vol. I, Systematic anatomy of the leaf and stem, 2nd ed. Oxford Clarendon Press, Oxford 25–39.
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF. 2009.** *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. 3 ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Lee ST, Cook D, Riet-Correa F, Pfister JÁ, Anderson WR, Lima FG, Gardner DR. 2012.** Detection of monofluoroacetate in *Palicourea* and *Amorimia* species. *Toxicon* 60: 791-796.
- Mendonça RC, Felfili JM, Walter BMT, Silva Júnior MC, Rezende AV, Filgueiras TS, Nogueira PE, Fagg CW. 1998.** Flora vascular do cerrado. In: Sano SM, Almeida SP. (Eds.). *Cerrado: ambiente e flora*. Planaltina, EMBRAPA-CPAC, p. 289-556.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1950.** *Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Clarendon Press, Oxford.
- Nieden zu F. 1928.** Malpighiaceae. In *Das Pflanzenreich IV* (A. Engler) 141:1-870 *apud* Gates B. 1982. *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae). *Flora Neotropica Monographs* 30: 1-236.
- Peters RA. 1952.** Lethal synthesis. *Proceedings of the Royal Society of London B Biological Sciences* 139: 143-170.
- Puri V. 1951.** The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *The Botanical Review* 17: 471-553.
- Solereder H. 1908.** *Systematic anatomy of the dicotyledons*. Vol. I. Clarendon Press, Oxford.
- Souto LS, Oliveira DMT. 2005.** Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Byrsonima intermedia* A.Juss. (Malpighiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 28: 697-712.
- Souto LS, Oliveira DMT. 2012.** Pericarp structure in *Banisteriopsis* C.B.Rob. and *Diplopterys* A.Juss. (Malpighiaceae): new data supporting generic segregation. *Acta Botanica Brasilica* 26: 527-536.
- Souza VC, Lorenzi H. 2005.** *Botânica Sistemática: Guia ilustrado para identificação das famílias de angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II*. Nova Odessa, Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda.

CAPÍTULO I



Amorimia pelegriinii
Foto: R.F. Almeida

Anatomia foliar em espécies de *Amorimia* W.R.Anderson (Malpighiaceae) e suas aplicações filogenéticas

Ana Caroline Marques Pereira Mello¹ · Rafael Felipe de Almeida² · André Marcio Araújo Amorim³ · Denise Maria Trombert Oliveira¹

¹ Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Avenida Antonio Carlos 6627, Pampulha, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil

² Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Av. Transnordestina s/n, 44036-900, Feira de Santana, Bahia, Brasil

³ Universidade Estadual de Santa Cruz, Departamento de Ciências Biológicas, km 16 Rodovia Ilhéus-Itabuna, 45600-970, Ilhéus, Bahia, Brasil

Título resumido Anatomia foliar de *Amorimia*

RESUMO

O presente estudo teve o objetivo de descrever a anatomia foliar de *Amorimia*, gênero segregado recentemente de *Mascagnia*, e de outros gêneros, apontados em recentes filogenias, como grupos proximamente relacionados, evidenciando caracteres estruturais que possam ser informativos na delimitação do grupo e das relações filogenéticas dentro do gênero. A presença de drusas no parênquima paliçádico e a ocorrência de blocos de fibra próximos ao bordo na lâmina foliar foram caracteres que se destacaram como prováveis sinapomorfias de *Amorimia*. Foram obtidos um extenso número de caracteres anatômicos que poderão ser aplicados em estudos tanto com Malpighiaceae quanto envolvendo outras famílias botânicas. Os dados aqui obtidos são significativos para compreensão da anatomia de Malpighiaceae, acrescentando informações inéditas, especialmente em *Amorimia*.

PALAVRAS-CHAVE: Análise filogenética, anatomia foliar, clado Malpighioide, Malpighiales, venação foliar.

INTRODUÇÃO

Estudos anatômicos têm fornecido dados relevantes, que complementam os dados morfológicos, e têm revelado grande importância no reconhecimento de relações taxonômicas incertas em diversos grupos de plantas (Solereder, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950; Judd *et al.*, 2009). Na família Malpighiaceae, Souto & Oliveira (2005; 2012; 2013; 2014) publicaram uma série de trabalhos relacionados à anatomia de órgãos reprodutivos de espécies de vários gêneros de Malpighiaceae, aqui sendo destacado o trabalho sobre a estrutura do pericarpo de *Banisteriopsis* C.B.Rob. e *Diplopterys* A.Juss., que é voltado para a taxonomia dos grupos (Souto & Oliveira, 2012).

Folhas geralmente apresentam alta plasticidade fenotípica em função do ambiente ao qual se encontram adaptadas, inclusive podendo haver variações morfológicas, fisiológicas (Bradshaw, 1965) e mesmo anatômicas (Hickey, 1979). Ainda assim a anatomia das folhas vem sendo empregada para finalidades diversas em Malpighiaceae.

Ferreira (1981) estudou a anatomia de *Peixotoa hispidula* Juss., com o intuito de compreender a presença desta espécie em ambiente antropizado. Mamede (1993) usou a anatomia das folhas, além de anatomia de caule e raiz, para caracterizar e agrupar espécies de *Camarea* A.St.-Hil. Araújo *et al.* (2010) aplicaram a anatomia das folhas de 16 espécies dos gêneros *Banisteriopsis*, *Byrsonima* e *Heteropterys*, com o intuito de levantar caracteres que possam auxiliar na delimitação de grupos. Esses trabalhos se mostraram ser importantes, pois auxiliam no entendimento de espécies e suas relações dentro da família.

Considerando que em *Amorimia* não existem trabalhos relacionados à anatomia de órgãos vegetativos, o objetivo deste trabalho é caracterizar a anatomia foliar das espécies do gênero, buscando caracteres estruturais que sejam informativos para a taxonomia de *Amorimia* e de grupos proximalmente relacionados. A análise da distribuição dos estados de caracteres auxiliará na delimitação das espécies e no esclarecimento de relações intragenéricas, tanto em análises taxonômicas quanto filogenéticas.

MATERIAL E MÉTODOS

GRUPO DE ESTUDO E AMOSTRAGEM

Neste trabalho, analisaram-se todas as 14 espécies atualmente aceitas de *Amorimia* e oito espécies de grupos proximalmente relacionados (Tabela 1). *Amorimia* W.R.Anderson é um gênero monofilético (Davis & Anderson 2010) segregado de *Mascagnia* (DC.) Bertero por Anderson (2006). O gênero está distribuído pela América do Sul e pode ser encontrado desde a Colômbia até o Rio Grande do Sul, Brasil (Anderson, 2006; Davis & Anderson, 2010). Algumas espécies são importantes para o setor pecuário pela alta toxicidade das folhas, flores e sementes, devida à presença de compostos organofluorados monofluoroacetatos (Cunha *et al.*, 2012; Lee *et al.*, 2012; Duarte, Medeiros & Riet-Correa, 2013).

Foram processadas e analisadas folhas frescas, folhas fixadas provenientes de coletas em campo e folhas oriundas de exsicatas, de três a cinco indivíduos de cada espécie, exceto para *A. andersonii*, *A. camporum* (n=2), *A. kariniana* (n=2), *Mascagnia*

australis (n=1) e *Ectopopterys soejartoi* (n=2), devido à pequena disponibilidade de material, em especial das espécies não brasileiras.

TÉCNICAS ANATÔMICAS

O estudo anatômico foi realizado a partir de folhas completamente expandidas, tanto herborizadas quanto coletadas em campo. As folhas herborizadas foram hidratadas em água quente por cinco minutos, em seguida permaneceram por cerca de duas horas em hidróxido de potássio 2%. Foram, então, mantidas em água por 24 horas, sendo a água trocada por três vezes nas duas primeiras horas e duas vezes na última hora, revertendo assim o processo de herborização de acordo com Smith & Smith (1942, modificado). Estas folhas foram submetidas à desidratação etílica gradual e armazenadas em etanol 70%. Amostras de folhas coletadas a fresco foram fixadas em formaldeído-ácido acético-álcool etílico 50% (Johansen, 1940) imediatamente após a coleta e passagem a vácuo. Após 48 horas na solução fixadora, o material foi desidratado até etanol etílico 70% e armazenado.

Fragmentos do material (pecíolo no terço distal, base do limbo, nervura mediana, semilimbo, bordo e ápice), provenientes de amostras fixadas ou herborizadas, foram incluídos em (2-hidroxietil)-metacrilato Leica® (Paiva, Pinho & Oliveira, 2011). Foram confeccionadas lâminas com secções transversais e longitudinais de 6 a 8 µm de espessura, obtidas em micrótomo rotativo Zeiss® Hyrax M40. As secções foram coradas com azul de toluidina a 0,05% em tampão de acetato pH 4,7 (O'Brien, Feder & McCully, 1964, modificado) e montadas com Entellan®. Algumas amostras foram seccionadas a mão livre, clarificadas com hipoclorito de sódio (Johansen, 1940), coradas com 5 mL de solução aquosa de safranina 1% + 95 mL de solução aquosa de azul de Astra 1% e montados em gelatina glicerinada (Kraus & Arduin, 1997). Foram realizados testes histoquímicos com secções não previamente coradas: Sudan IV (Pearse, 1980) para destacar cutícula e outros lipídios; Vermelho de rutênio (Jensen 1962), para detecção de pectatos em paredes celulares e de mucilagem; Cloreto férrico (Johansen, 1940), para a identificação de compostos fenólicos.

Folhas inteiras e íntegras foram diafanizadas com hidróxido de sódio a 5%, após coloração com solução 1% de fucsina básica em álcool etílico 95%, de acordo com o proposto por Fuchs (1963). Após diafanização, as folhas foram fragmentadas e montadas entre lâmina e lamínula com gelatina glicerinada (Kraus & Arduin, 1997).

Para ampliar a amostragem disponível na análise da macromorfologia foram utilizadas excisas fotografadas, disponíveis no site SpeciesLink (2017). Para análise dos tricomas, as folhas foram levemente raspadas com lâmina de aço descartável, montando-se com água entre lâmina e lamínula.

As amostras foram analisadas e fotografadas em microscópio de luz Zeiss® Primo Star e estereomicroscópio Zeiss® Stemi 2000-C, ambos com câmera digital Canon® Power Shot A650 acoplada. A descrição do padrão de venação seguiu o proposto por Hickey (1979).

RECONSTRUÇÃO ANCESTRAL DE CARACTERES

A partir das análises dos caracteres morfoanatômicos dos sistemas dérmico, fundamental e vascular do terço distal do pecíolo e da lâmina foliar como um todo, foi elaborada uma matriz codificada de caracteres binários ou multiestados, não ordenados. A codificação dos caracteres seguiu as recomendações de Sereno (2007) para filogenias morfológicas e hipóteses de homologia primária (De Pinna, 1991) foram propostas. Os caracteres foram otimizados em uma árvore de consenso de maioria proveniente da filogenia molecular de *Amorimia*, que foi inferida com base nos marcadores *ndhF* do DNA plastidial e ETS do DNA ribossômico usando métodos de inferência bayesiana e parcimônia (R.F. Almeida; C. van den Berg & A.M.A. Amorim, dados não publicados). A evolução dos caracteres morfoanatômicos foi mapeada utilizando o programa Mesquite 3.03 (Maddison & Maddison, 2009) aplicando-se o princípio da parcimônia.

RESULTADOS

A análise realizada resultou no reconhecimento de 89 caracteres codificados, sendo 14 relativos a caracteres macromorfológicos, nove referentes à secção transversal do pecíolo, 51 a secções da lâmina foliar e 15 a venação da lâmina foliar. Os estados de caráter da lista que se segue foram compilados na Tabela 2.

LISTA DE CARACTERES

Caracteres gerais

Caráter 1– Simetria da lâmina foliar como um todo: (0) simétrica (Fig. 1A); (1) assimétrica.

Caráter 2 – Simetria da base foliar apenas: (0) simétrica (Fig. 1A); (1) assimétrica.

Caráter 3 – Forma da lâmina foliar: (0) elíptica (Fig. 1A); (1) oval (Fig. 1B); (2) oboval (Fig. 1C).

Caráter 4 – Forma do ápice foliar: (0) aguda (Fig. 1A); (1) acuminada (Fig. 1C); (2) obtusa (Fig. 1B); (3) arredondada (Fig. 1D).

Caráter 5 – Forma da base foliar: (0) aguda (Fig. 1A); (1) obtusa (Fig. 1C); (2) cordada (Fig. 1E).

Caráter 6 – Forma da margem foliar: (0) inteira (Fig. 1B); (1) recortada.

Caráter 7 – Textura da folha: (0) membranácea; (1) papirácea; (2) coriácea; (3) carnosa ou suculenta.

Caráter 8 – Ocorrência de glândulas na folha: (0) ausente; (1) presente (Fig. 1D).

Caráter 9 – Regularidade de distribuição de glândulas entre indivíduos: (0) regular (Fig. 1D); (1) irregular; (-) não aplicável.

Caráter 10 – Se distribuição de glândulas entre indivíduos regular: (0) peciolar (Fig. 1D); (1) basilaminar (Fig. 1G); (2) laminar (Fig. 1H); (3) marginal (Fig. 1I).

Caráter 11 – Face em que ocorrem glândulas: (0) abaxial (Fig. 2A); (1) adaxial.

Caráter 12 – Forma das células epidérmicas na glândula: (0) semelhante às outras células epidérmicas comuns; (1) células em paliçada (Fig. 2A).

Caráter 13 – Densidade do parênquima glandular em relação ao parênquima adjacente: (0) densidade igual; (1) mais denso (Fig. 2A).

Caráter 14 – Vascularização da glândula: (0) vascularizada (Fig. 2A); (1) avascularizada.

Caracteres do pecíolo, observados em seção transversal

Caráter 15 – Contorno da face adaxial-abaxial do pecíolo: (0) plano-convexo (Fig. 2B); (1) convexo-convexo (Fig. 2D); (2) côncavo-convexo (Fig. 2E).

Caráter 16 – Distribuição do espessamento parietal nas faces das células epidérmicas do pecíolo: (0) regular (Fig. 2C); (1) irregular.

Caráter 17 – Camada subepidérmica com características semelhantes à epiderme: (0) ausente (Fig. 2F); (1) presente (Fig. 2G). As características consideradas foram forma, espessura de parede celular e posição em relação a epiderme.

Caráter 18 – Se caráter 17 é camada subepidérmica presente, células subepidérmicas: (0) maiores que epidérmicas (Fig. 2G); (1) de mesmo tamanho; (-) não aplicável.

Caráter 19 – Ocorrência de colênquima: (0) ausente (Fig. 2I); (1) presente contornando todo o pecíolo (Figs 2B, C).

Caráter 20 – Contorno do feixe vascular: (0) arco aberto (Fig. 2D); (1) arco fechado (Fig. 2H).

Caráter 21 – Se caráter 20 é feixe vascular em arco aberto: (0) com extremidades não convolutas (Fig. 2B); (1) com extremidade convoluta (Fig. 2E); (-) não aplicável.

Caráter 22 – Organização da unidade vascular principal do pecíolo: (0) colateral (Fig. 2D); (1) bicolateral (Fig. 2H); (2) concêntrico anficrival (Fig. 2J).

Caráter 23 – Ocorrência de feixes acessórios: (0) ausente; (1) presente (Fig. 2H).

Caracteres da lâmina foliar, observados em secções longitudinais (paradérmicas e medianas) e transversais

Caráter 24 – Ocorrência de tricomas na folha: (0) ausente; (1) presente (Fig. 2K)

Caráter 25 – Tipo de tricoma presente: (0) glandular; (1) tector (Fig. 2K); (-) não aplicável.

Caráter 26 – Formato do tricoma presente: (0) predominantemente em forma de “T”; (1) predominantemente em forma de “V” (Fig. 2K); (2) predominantemente em forma de “Y”; (-) não aplicável.

Caráter 27 – Distribuição dos estômatos na lâmina foliar: (0) hipoestomática (Fig. 2L); (1) epiestomática; (2) anfiestomática.

Caráter 28 – Tipo de estômato de acordo com o arranjo do complexo estomático: (0) anomocítico; (1) paracítico (Fig. 2M).

Caráter 29 – Posição dos estômatos em relação às células epidérmicas comuns: (0) em depressão (Fig. 2N); (1) ao nível das células comuns (Fig. 2O); (2) elevados (Fig. 2L).

Caráter 30 – Espessura de cutícula (análise feita no semilimbo na face adaxial da folha): (0) delgada (espessura menor do que metade da célula epidérmica) (Fig. 3A); (1) espessa (espessura maior do que metade da altura da célula epidérmica) (Fig. 3B).

Caráter 31 – Ocorrência de flange cuticular: (0) ausente (Fig. 3A); (1) presente (Fig. 3B).

Caráter 32 – Extensão da flange cuticular: (0) em toda a extensão da lâmina foliar (Figs 3C, D); (1) somente na nervura central (Figs 3E, F); (-) não aplicável.

Caráter 33 – Número de camadas da epiderme: (0) uniestratificada (Fig. 3H); (1) multiestratificada.

Caráter 34 – Distribuição do espessamento parietal nas faces das células epidérmicas: (0) regular (Fig. 2L); (1) irregular.

Caráter 35 – Tamanho das células na face adaxial da epiderme: (0) regular; (1) irregular (Fig. 3G).

Caráter 36 – Se caráter 35 é irregular, distribuição das células na face adaxial da epiderme: (0) células maiores no semilimbo (Fig. 3G); (1) células maiores na nervura central; (-) não aplicável.

Caráter 37 – Tamanho das células na face abaxial da epiderme: (0) regular; (1) irregular (Fig. 3G).

Caráter 38 – Se caráter 37 é irregular, distribuição das células na face abaxial da epiderme: (0) células maiores no semilimbo (Fig. 3G); (1) células maiores na nervura central; (-) não aplicável.

Caráter 39 – Variação de tamanho entre células epidérmicas adaxiais e abaxiais: (0) ausente; (1) presente (Fig. 3G).

Caráter 40 – Se caráter 39 é presente, variação de tamanho entre células epidérmicas adaxiais e abaxiais presente: (0) adaxial maior (Fig. 3G); (1) abaxial maior; (-) não aplicável.

Caráter 41 – Epiderme com células mucilaginosas na face adaxial: (0) ausente (Fig. 3H); (1) presente (Fig. 3I).

Caráter 42 – Distribuição das células mucilaginosas na face adaxial: (0) regular; (1) irregular (Figs 3I, J); (-) não aplicável.

Caráter 43 – Se caráter 42 é células mucilaginosas com distribuição irregular na face adaxial: (0) presentes no semilimbo e ausentes sobre a nervura mediana e demais feixes (Fig. 3J); (1) ausentes no semilimbo e presentes sobre a nervura mediana e demais feixes; (-) não aplicável.

Caráter 44 – Epiderme com células mucilaginosas na face abaxial: (0) ausente (Fig. 3H); (1) presente (Fig. 3I).

Caráter 45 – Distribuição das células mucilaginosas na face abaxial: (0) todas as células mucilaginosas; (1) algumas células mucilaginosas (Fig. 3I); (-) não aplicável.

Caráter 46 – Células com compostos fenólicos na epiderme da face adaxial da lâmina foliar: (0) ausente (Fig. 3H); (1) presente (Fig. 3L).

Caráter 47 – Distribuição das células com compostos fenólicos na epiderme da face adaxial da lâmina foliar: (0) todas as células epidérmicas (Fig. 3K); (1) algumas células epidérmicas (Fig. 3L); (-) não aplicável.

Caráter 48 – Células com compostos fenólicos na epiderme da face abaxial da lâmina foliar: (0) ausente (Fig. 3H); (1) presente (Fig. 3K).

Caráter 49 – Distribuição das células com compostos fenólicos na epiderme da face abaxial da lâmina foliar: (0) todas as células epidérmicas (Fig. 3M); (1) algumas células epidérmicas (Fig. 3K); (-) não aplicável.

Caráter 50 – Bordo com camada subepidérmica com características semelhantes à epiderme da lâmina foliar: (0) ausente; (1) presente (Fig. 3N).

Caráter 51 – Organização do sistema fundamental da lâmina foliar: (0) dorsiventral (Fig. 3H); (1) isobilateral; (2) homogêneo.

Caráter 52 – Número de estratos do parênquima paliçádico: (0) um estrato (Fig. 3H); (1) dois ou mais estratos.

Caráter 53 – Extensão do parênquima paliçádico: (0) terminando antes do bordo (Fig. 3N); (1) chegando até o bordo (Fig. 3O).

Caráter 54 – Ocorrência de drusas no parênquima paliçádico: (0) ausente (Fig. 3K); (1) presente (Fig. 3H).

Caráter 55 – Ocorrência de idioblasto mucilaginoso no parênquima paliçádico: (0) ausente (Fig. 3H); (1) presente (Fig. 3P).

Caráter 56 – Ocorrência de bloco de fibra próximo ao bordo da lâmina foliar: (0) ausente (Fig. 3N); (1) presente (Fig. 3O).

Caráter 57 – Se caráter 56 é presente, posição do bloco de fibra próximo ao bordo da lâmina foliar: (0) adjacente à epiderme (Fig. 3Q); (1) adjacente à camada subepidérmica (Fig. 3R); (2) separado do bordo por algumas camadas de parênquima (Fig. 3O); (-) não aplicável.

Caráter 58 – Projeção de tecido fundamental em direção à face adaxial na região de nervura mediana: (0) ausente (Fig. 3J); (1) presente (Fig. 4A).

Caráter 59 – Colênquima adaxial ao feixe vascular principal: (0) ausente; (1) presente (Fig. 4A).

Caráter 60 – Colênquima abaxial ao feixe vascular principal: (0) ausente; (1) presente (Fig. 4A).

Caráter 61 – Curvatura do bordo: (0) ausente (Fig. 3N); (1) presente (Fig. 3O).

Caráter 62 – Se caráter 62 é presente, disposição da curvatura do bordo: (0) voltado para a face adaxial; (1) voltado para a face abaxial (Fig. 3O); (-) não aplicável.

Caráter 63 – Forma das células do parênquima lacunoso: (1) globular; (2) braciiforme (Fig. 4B); (3) cuboide.

Caráter 64 – Ocorrência de drusas no parênquima lacunoso: (0) ausente; (1) presente (Fig. 4B).

Caráter 65 – Ocorrência de idioblastos fenólicos no parênquima lacunoso: (0) ausente (Fig. 3H); (1) presente (Fig. 3M).

Caráter 66 – Ocorrência de células mucilaginosas no parênquima lacunoso: (0) ausente (Fig. 3H); (1) presente.

Caráter 67 – Ocorrência de crescimento secundário na nervura central: (0) ausente; (1) presente (Fig. 4A).

Caráter 68 – Organização da unidade vascular principal: (0) colateral (Fig. 4A); (1) bicolateral (Fig. 4C).

Caráter 69 – Fibras junto à unidade vascular principal: (0) ausentes (Fig. 4D); (1) presentes (Fig. 4A).

Caráter 70 – Disposição das fibras junto à unidade vascular principal: (0) abaxialmente (Fig. 4A); (1) adaxialmente (Fig. 4A); (-) não aplicável.

Caráter 71 – Ocorrência de idioblastos fenólicos junto à unidade vascular principal: (0) ausente (Fig. 4D); (1) presente (Fig. 4E).

Caráter 72 – Se caráter 71 é presente, disposição de idioblastos fenólicos junto à unidade vascular principal: (0) junto ao floema (Fig. 4E); (1) junto ao xilema (Fig. 4E); (-) não aplicável.

Caráter 73 – Ocorrência de células mucilaginosas próximas à unidade vascular principal: (0) ausente (Fig. 4D); (1) presente (Fig. 4F).

Caráter 74 – Se caráter 73 é presente, disposição de células mucilaginosas próximas à unidade vascular principal: (0) no polo floemático (Fig. 4F); (1) no polo xilemático (Fig. 4F); (-) não aplicável.

Caracteres de Venação

Caráter 75 – Padrão geral de venação: (0) pinado (Fig. 4G); (1) não pinado.

Caráter 76 – Tipo de venação pinada: (0) camptódroma, broquidódroma (Fig. 4G); (1) outro.

Caráter 77 – Curso da nervura primária: (0) reto não ramificado (Fig. 4G); (1) outro.

Caráter 78 – Ângulo de divergência das nervuras secundárias na região mediana da lâmina foliar: (0) 35°–50° (Fig. 3H); (1) 50°–100° (Fig. 4G).

Caráter 79 – Variações no ângulo de divergência das nervuras secundárias: (0) ângulos de divergência aproximadamente uniformes (Fig. 4H); (1) nervuras secundárias distais com ângulos mais obtusos que as proximais; (2) somente o par mais proximal de secundárias mais agudo que os pares distais (Fig. 4I); (3) somente o par mais proximal de secundárias mais obtuso que os pares distais (Fig. 4G); (4) nervuras secundárias proximais e distais mais obtusas que as medianas (Fig. 4J).

Caráter 80 – Espessura das nervuras secundárias em relação às nervuras primárias e terciárias: (0) espessa, com espessura mais próxima à da nervura primária; (1) moderada, com espessura média entre nervura primária e nervura terciária (Fig. 4G); (2) delgada, com espessura mais próxima a nervura terciária.

Caráter 81 – Padrão de ramificação das nervuras secundárias: (0) não ramificado (Fig. 4G); (1) ramificado.

Caráter 82 – Curso das nervuras secundárias: (0) curvo uniforme (Fig. 4I); (1) curvo abrupto (Fig. 4G).

Caráter 83 – Ramificações de nervuras secundárias que formam arcos: (0) unindo-se à secundária superadjacente em ângulo agudo (Fig. 4J); (1) unindo-se à secundária superadjacente em ângulo reto (Fig. 4G).

Caráter 84 – Quanto à última venação marginal: (0) aberta ou incompleta; (1) formando arcos (Fig. 4K).

Caráter 85 – Ocorrência de aréola: (0) ausente; (1) presente (Fig. 4K–N).

Caráter 86 – Desenvolvimento de aréolas: (0) bem desenvolvidas (Fig. 4L); (1) imperfeitas (Fig. 4M).

Caráter 87 – Arranjo de aréolas: (0) ao acaso (Fig. 4L); (1) orientado.

Caráter 88 – Formato de aréolas: (0) predominantemente quadrangular (Fig. 4L); (1) irregular (Fig. 4M).

Caráter 89 – Quanto às vênulas: (0) ausentes; (1) simples lineares (Fig. 4N); (2) simples curvas (Fig. 4N); (3) ramificadas (Fig. 4N).

ANATOMIA FOLIAR DE *AMORIMIA*

A distribuição dos estados de todos os caracteres analisados por espécie pode ser verificada na Tabela 2. Tricomas tectores estão presentes em todas as folhas (caracteres 24 e 25) e, predominantemente, exibem forma de “V” (caráter 26).

No pecíolo de *Amorimia*, o contorno da secção transversal pode ser côncavo-convexo ou plano-convexo (caráter 15). A distribuição do espessamento parietal nas faces das células epidérmicas é regular (caráter 16). Uma camada subepidérmica com características semelhantes à epiderme, mas com células maiores, pode estar presente ou ausente (caracteres 17 e 18). Ocorre colênquima, contornando todo pecíolo (caráter 19). A unidade vascular principal pode ser em arco aberto ou fechado (caráter 20) e quando aberto, as extremidades podem ser convolutas ou não (caráter 21). A unidade vascular principal pode ser colateral ou concêntrica anficrival (caráter 22) e um par de feixes acessórios sempre ocorre (caráter 23).

Em *Amorimia*, tanto a lâmina foliar quanto sua base são simétricas (caracteres 1 e 2). A forma da lâmina pode variar de elíptica a oboval (caráter 3), o ápice de agudo a obtuso (caráter 4) e a base de aguda a obtusa (caráter 5). Todas as espécies apresentam margem foliar inteira (caráter 6) e textura coriácea (caráter 7). Glândulas estão presentes em todas as espécies (caráter 8), com distribuição variável (caráter 9), podendo ocorrer apenas na base, ao longo da lâmina ou na margem da folha (caráter 10), sempre na face abaxial (caráter 11). Todas as glândulas analisadas têm células epidérmicas em paliçada (caráter 12) e parênquima glandular mais denso que o adjacente (caráter 13), apresentando vascularização (caráter 14).

A lâmina foliar é hipoestomática, com estômatos paracíticos e células-guardas ao nível das células epidérmicas comuns ou elevados (caracteres 27 a 29). A cutícula pode ser delgada ou espessa com ou sem flange cuticular (caracteres 30 e 31). Quando presentes, flanges podem ocorrer em toda a extensão da lâmina foliar ou somente na região da nervura central (caráter 32). A epiderme é uniestratificada com células epidérmicas com espessamento regular em todas as faces (caracteres 33 e 34). O tamanho das células epidérmicas é irregular, sendo maiores no semilimbo do que sobre a nervura central; independente da região, as células da face adaxial são maiores que as abaxiais (caracteres 35 a 40). Células mucilaginosas podem estar presentes ou ausentes na face adaxial (caráter 41); quando presentes, são encontradas apenas na região de semilimbo (caracteres 42 e 43). Em certas espécies, algumas células mucilaginosas também podem ocorrer na face abaxial (caracteres 44 e 45). Compostos fenólicos podem estar presentes ou ausentes na epiderme; se presentes, podem ocorrer em todas as células ou apenas em algumas (caracteres 46 a 49). Uma camada subepidérmica com

características semelhantes à epiderme da lâmina foliar está presente em todas as espécies de *Amorimia* (caráter 50).

O mesofilo é dorsiventral (caráter 51), com parênquima paliçádico uniestratificado (caráter 52), chegando ou não até o bordo (caráter 53); idioblastos contendo drusas estão sempre presentes (caráter 54). Idioblastos mucilaginosos no parênquima paliçádico estão presentes em apenas em *A. camporum* (caráter 55). Na maioria das espécies, um bloco de fibras está presente junto ao bordo, adjacente à epiderme ou separado por uma ou mais camadas de parênquima (caracteres 56 e 57). Adaxialmente à nervura mediana, o tecido fundamental pode apresentar maior número de camadas, projetando a superfície (caráter 58). Células de colênquima ocorrem tanto adaxial quanto abaxialmente à nervura mediana (caracteres 59 e 60). O bordo pode ser reto ou curvo para a face abaxial (caracteres 61 e 62), dependendo da espécie. O parênquima lacunoso tem células braciiformes (caráter 63) e idioblastos contendo drusas sempre estão presentes (caráter 64). Idioblastos fenólicos podem estar presentes ou ausentes no parênquima lacunoso (caráter 65), mas células mucilaginosas não foram encontradas (caráter 66).

A nervura central sempre apresenta algum crescimento secundário (caráter 67), mantendo organização colateral (caráter 68) e fibras tanto adaxial quanto abaxialmente, ou só abaxialmente (caracteres 69 e 70). Idioblastos fenólicos, quando presentes, podem ocorrer junto ao floema e ao xilema, ou apenas junto ao floema (caracteres 71 e 72). Nenhuma espécie de *Amorimia* apresenta células mucilaginosas próximas à nervura central (caracteres 73 e 74).

Em todas as espécies, o padrão de venação é pinado, camptódromo, broquidódromo (caracteres 75 e 76), com nervura primária de curso reto não ramificado (caráter 77). O ângulo de divergência das nervuras secundárias na região mediana da lâmina foliar pode variar de 35° a 100° (caráter 78) dependendo da espécie. Os ângulos de divergência das nervuras secundárias ao longo da lâmina foliar podem ser aproximadamente uniformes, podem apresentar o par mais proximal de secundárias mais agudo que os pares distais ou podem ainda ter nervuras secundárias proximais e distais mais obtusas que as medianas (caráter 79). A espessura das nervuras secundárias em relação às nervuras primárias e terciárias é sempre moderada (caráter 80). As nervuras secundárias nunca se ramificam (caráter 81), mas seu curso pode ser uniforme ou curvar-se abruptamente (caráter 82). As nervuras secundárias que formam arcos

podem unir-se à secundária superadjacente em ângulo agudo ou reto (caráter 83). A última venação marginal sempre forma arcos (caráter 84). Aréolas são encontradas em todas as espécies e podem ser bem desenvolvidas ou imperfeitas, sempre com arranjo ao acaso (caracteres 85 a 87) e formato predominantemente quadrangular (caráter 88). As vênulas variam de simples e lineares até ramificadas (caráter 89).

ANATOMIA FOLIAR DE *MASCAGNIA*, *ECTOPTERYS*, *PEIXOTOA*, *STIGMAPHYLLONE*
DIPLOPTERYS

A maior parte das características foliares de *Amorimia* ocorre também nas espécies dos grupos proximalmente relacionados, de modo que serão aqui destacados apenas os aspectos distintos. Nas espécies próximas de *Amorimia* aqui estudadas, a forma da base foliar só pode ser aguda ou obtusa (caráter 5). A textura da folha pode ser herbácea, mas há espécies coriáceas (caráter 7).

No pecíolo, o contorno da secção transversal pode ser côncavo-convexo ou convexo-convexo, mas não se encontram pecíolos plano-convexos (caráter 15). O colênquima pode contornar todo pecíolo ou ser descontínuo (caráter 19). Na unidade vascular principal, nenhuma das espécies estudadas além de *Amorimia* apresenta extremidades convolutas (caracteres 20 e 21).

Na lâmina foliar, além de células-guarda ao nível das células epidérmicas comuns, observam-se estômatos em depressão em *Peixotoa hispidula* e estômatos elevados em *Mascagnia cordifolia* (caráter 29). Células fenólicas podem ocorrer dispersas por toda a epiderme. Todas as células adaxiais possuem compostos fenólicos, vistos apenas em algumas células abaxiais (caracteres 46 a 49). Não há bloco de fibras próximo ao bordo de todas as espécies próximas a *Amorimia* aqui estudadas (caráter 56).

A nervura central, além da organização colateral, pode ser bicolateral (caráter 68). As fibras não estão presentes junto à unidade vascular principal de todas as espécies, mas, quando presentes, a distribuição é similar à de *Amorimia* (caracteres 69 e 70). Idioblastos fenólicos, quando presentes, sempre ocorrem junto ao floema e ao xilema (caracteres 71 e 72). Apenas em *Mascagnia divaricata*, foram encontradas células mucilaginosas próximas à nervura central (caracteres 73 e 74).

O padrão de venação das espécies dos grupos proximalmente relacionados a *Amorimia* estudadas neste trabalho mantém características similares descritas para *Amorimia*, exceto para o caráter 79, em que os ângulos de divergência, além de poder ser aproximadamente uniformes, podem mostrar o par mais proximal de secundárias mais obtuso que os pares distais.

RECONSTRUÇÃO ANCESTRAL DE CARACTERES

Dos 89 caracteres foliares avaliados neste trabalho, 11 foram macromorfológicos (12%), 63 anatômicos (71%) e 15 referentes à vascularização (17%). Dentre eles, 40 se mostraram constantes (45%) e 49 apresentaram algum tipo de variação (55%), aspecto que pode ser conferido Tabela 2. Os cladogramas obtidos após análise de evolução de caracteres evidenciam que 27 caracteres, dentre os que mostraram algum tipo de variação, destacaram-se por serem diagnósticos na recuperação de clados ou individualização de espécies. São eles os caracteres 7, 9, 10, 15 (Fig. S1), 19, 20, 22, 29 (Fig. S2), 31, 46, 48, 53 (Fig. S3), 54, 55, 56, 57 (Fig. S4), 61, 62, 65, 68 (Fig. S5), 69, 73, 78, 79 (Fig. S6), 82, 83 e 86 (Fig. S7). Entre os citados acima, os caracteres 19, 46, 48, 53, 54, 56, 65, 82 destacam-se por serem possíveis sinapomorfias (Fig. 5). Os caracteres não citados e que apresentam variações tiveram a distribuição de seus estados de caráter de forma menos peculiar entre as espécies, não sendo diagnósticos de nenhum agrupamento nem para espécies de modo mais restrito. São eles os caracteres 3, 4, 5, 17 (Fig. S8), 18, 21, 30, 32 (Fig. S9), 41, 42, 43, 44 (Fig. S10), 45, 47, 49, 58 (Fig. S11), 70, 71, 72, 74 (Fig. S12), 88 e 89 (Fig. S13). Os caracteres não citados anteriormente foram constantes.

DISCUSSÃO

A anatomia tem se mostrado como eficiente suporte para a taxonomia, adicionando, à morfologia dados que auxiliam na resolução de problemas taxonômicos (Metcalf, 1983; Metcalfe & Chalk 1979). No entanto, devido a sua recente segregação (Anderson, 2006; Almeida *et al.*, 2016), trabalhos relacionados ao gênero *Amorimia* são escassos. A partir das análises realizadas neste trabalho, os resultados obtidos permitiram levantar caracteres anatômicos relevantes para a taxonomia do gênero,

ampliando o conhecimento existente e contribuindo para futuros trabalhos que envolvam as Malpighiaceae.

Para o clado Malpighioide, os caracteres 19, 46, 48 e 65 foram informativos. A presença de colênquima contornando o pecíolo (caráter 19) se mostrou importante na recuperação do clado Malpighioide, mesmo registrando-se uma reversão em *Mascagnia sepium*. Porém, Ferreira (1981) relatou a presença de seis a sete camadas de colênquima no pecíolo de *Peixotoa hipidula* e Guimarães *et al.* (2016) relataram de duas a três camadas em *Stigmaphyllon paralias*, não observadas em nossa análise; como o número de camadas pode apresentar alguma plasticidade, os dados não parecem incongruentes, além dos trabalhos não especificarem a altura em que a análise foi realizada, como detalhado neste trabalho, que também interfere na descrição. A presença de idioblastos fenólicos (caracteres 46, 48 e 65) foi descrita também para espécies pertencentes ao clado Byrsonimoide, como para o mesofilo de *Byrsonima coccolobifolia* Kunth, *Byrsonima crassifolia* Kunth e *Byrsonima verbascifolia* (L.) DC. por Ferreira *et al.* (2015). Guimarães *et al.* (2016) descreveram presença de compostos fenólicos próximos aos feixes vasculares no mesofilo e no parênquima glandular das espécies de *Stigmaphyllon* por eles estudadas. A presença de compostos fenólicos em folhas é comum e largamente descrita, portanto, a ausência destes compostos na epiderme e no parênquima lacunoso foi fator importante para a delimitação do clado, mesmo ocorrendo certas reversões dentro do grupo.

Como um todo, o gênero *Amorimia* apresentou 3 caracteres informativo (9, 54 e 56) sendo os caracteres 54 e 56 prováveis sinapomorfias. Glândulas foliares, muito comuns em Malpighiaceae (Elias, 1983), foram observadas em todas as espécies deste trabalho, e também relatadas por Araújo & Meira (2016), em 29 de 38 espécies de *Banisteriopsis* C.B.Rob. (Malpighiaceae) estudadas, sempre na face abaxial. Gates (1982) usou informações de posição, tipo e tamanho destas glândulas para definir grupos em Malpighiaceae, caracterizando que as glândulas foliares possuem valor taxonômico para as espécies da família. Em *Amorimia*, as glândulas foliares podem ter distribuição variável entre indivíduos da mesma espécie (observam-se reversões em *A. septentrionalis*, *A. pellegrinii*, *A. kariniana*, e *A. coriacea*); tal variação só foi observada em duas espécies proximoamente relacionadas que foram estudadas, *Mascania australis* e *Peixotoa hispidula*. Mesmo sendo um caráter relacionado à inconstância da posição

das glândulas, pode ser útil para a diferenciação entre espécies de *Amorimia* de espécies proximamente relacionadas ou entre as *Amorimia* que apresentam ou não essa variação.

Ocorrência de drusas é muito comum em órgãos vegetativos e reprodutivos de Malpighiaceae. Paoli (1977) relatou idioblastos contendo drusas no fruto para *Lophantera lactescens* Ducke e Araújo *et al.* (2010) descreveram a presença de drusas no mesofilo das lâminas foliares de todas as espécies de *Banisteriopsis*, *Byrsonima* e *Heteropterys* por elas estudadas. Souto & Oliveira (2012) relataram a presença de drusas no ovário e frutos das espécies estudadas e Guimarães *et al.* (2016) descreveram drusas no sistema vascular, caule e raiz de três espécies de *Stigmaphyllon*. Os autores, não incluíram as folhas, de modo que o presente trabalho registra a ocorrência em *Stigmaphyllon paralias*. Drusas no parênquima paliçádico (caráter 54), presentes em todas as espécies de *Amorimia*, foi um caráter que indicou uma provável sinapomorfia, embora não seja exclusivo, visto que também foram encontradas em *Mascagnia australis*, *M. sepium* e *Peixotoa hispidula*. No trabalho publicado por Araújo *et al.* (2010), relatado acima, não foi feita distinção entre a ocorrência no parênquima paliçádico ou lacunoso, aspecto importante para a recuperação de *Amorimia* neste trabalho, o que dificulta o estabelecimento de comparações.

A presença de um bloco de fibra próximo ao bordo da lâmina foliar (caráter 56) constitui uma provável sinapomorfia de *Amorimia*, visto que não ocorreu em nenhuma das espécies dos grupos relacionados aqui analisadas. Foram observadas duas reversões deste caráter, em *A. septentrionalis* e *A. concinna*, espécies em que o bloco de fibras não foi observado. Em toda a literatura de Malpighiaceae consultada e referida neste trabalho, não se encontraram relatos prévios desse caráter que, assim como se mostrou importante para o agrupamento das espécies de *Amorimia*, pode ser diagnóstico para outros grupos de Malpighiaceae. A carência de registro desse caráter para outras Malpighiaceae não indica, necessariamente, o estado de ausência nas espécies cujas folhas já foram analisadas anatomicamente, pois muitos trabalhos não incluem amostras de bordo foliar. Assim, a ausência do registro pode significar mais uma lacuna no conhecimento que a restrição do estado de presença apenas a *Amorimia*.

O subgênero *Uncina*, que inclui seis espécies de *Amorimia* (R.F. Almeida; C. van den Berg & A.M.A. Amorim, dados não publicados) apresentou duas prováveis sinapomorfias durante as análises. Todas as espécies deste subgênero possuem parênquima paliçádico que atinge o bordo da lâmina foliar (caráter 53), exceto *A.*

kariniana, em que há uma reversão e o parênquima termina antes do bordo. Este estado de caráter também foi encontrado em três espécies do subgênero *Amorimia* (*A. coriacea*, *A. maritima* e *A. candidae*) e em *Mascagnia sepium*, *M. cordifolia*, *Ectopopterys soejartoi* e *Stigmaphyllon paralias*. Ferreira (1981) descreveu que a distribuição de parênquima paliçádico e lacunoso conserva sua característica até as proximidades do bordo para *Peixotoa hispidula*. Em análises deste trabalho, observou-se característica similar, contudo o parênquima paliçádico não chega até o bordo propriamente dito para *P. hispidula*. Em nenhum dos trabalhos analisados, a extensão do parênquima paliçádico foi descrita, mas acredita-se que é importante considerar esse caráter, uma vez que houve diferenças entre as espécies estudadas e caráter foi diagnóstico para o subgênero *Uncina* e ocorreu também em algumas outras espécies. Mais uma vez, mostra-se a relevância de avaliar a anatomia do bordo foliar, nem sempre enfatizada na literatura.

A ausência de idioblastos fenólicos no parênquima lacunoso (caráter 65), já descrita nesta análise para o clado Malpighioide, tem outro papel relevante, pois sua presença também se destaca como provável sinapomorfia do subgênero *Uncina*, estando ausente em apenas uma espécie (*A. pubiflora*).

A arquitetura foliar tem sido largamente usada na identificação de diversas espécies. Trabalhos com essa ênfase, em diferentes ordens botânicas, foram realizados por Dilcher (1974), Schadel & Dickison (1979), Martinez (1984) e Moraes & Paoli (1999), entre tantos outros. Todas as espécies estudadas neste trabalho apresentaram padrão de venação geral em comum, pinado, camptódromo e broquidódromo, corroborando Judd *et al.* (2009), que afirmaram que o padrão broquidódromo é uma das características de Malpighiaceae.

Os caracteres relativos às nervuras secundárias podem ter grande importância na identificação de espécies, uma vez que são facilmente observados a olho nu. O curso das nervuras secundárias curvando-se abruptamente (caráter 82) é provável sinapomorfia do subgênero *Amorimia*, observando-se reversões apenas em *A. velutina* e *A. pellegrinii*.

O comportamento das ramificações de nervuras secundárias formando arcos (caráter 83) foi visto no clado formado por *A. coriacea*, *A. maritima*, *A. candidae*, *A. pellegrinii*, *A. andersonii* e *A. rigida*, que apresentam nervuras secundárias unindo-se à

secundária superadjacente em ângulo agudo, estado este que também ocorre em *A. pubiflora* e *S. paralias*. Variação no ângulo de divergência das nervuras secundárias (caráter 79) foi importante para a identificação de *A. camporum* e *A. maritima*, que possuem nervuras secundárias proximais e distais mais obtusas que as medianas e para o reconhecimento de *A. septentrionalis* em que o par mais proximal de secundárias é mais agudo que os pares distais.

O desenvolvimento de aréolas (caráter 86) foi observado no clado formado por *A. pellegrinii*, *A. andersonii* e *A. rigida*, que possuem aréolas bem desenvolvidas, estado que ocorre também em *P. hispidula* e *S. paralias*. Araújo *et al.* (2010), também, descreveram aréolas bem desenvolvidas em *Banisteriopsis campestris*, *Byrsonima crassifolia* e *Heteropterys byrsonimifolia* (Malpighiaceae). Em famílias de outras ordens, como Rutaceae (Dede, 1962) e Lauraceae Bezerra (2008) foram realizados estudos que evidenciam a relevância da venação foliar. Alvarez, Potiguara & Santos (2006) usaram o padrão de venação para diferenciar espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae), levantando caracteres que possibilitaram a criação de uma chave de identificação dicotômica para as espécies estudadas. Todos esses registros de literatura evidenciam que os caracteres relacionados à venação contribuem para o reconhecimento de clados e espécies devendo ser considerados em trabalhos relacionados à taxonomia.

O bordo com curvatura voltada para a face abaxial (caráter 61) foi encontrado no clado composto por *A. maritima*, *A. candidae*, *A. pellegrinii*, *A. andersonii* e *A. rigida*. Este estado de caráter foi encontrado apenas em outras duas espécies neste trabalho, *Mascagnia australis* e *Diplopterys pubipetala*. Mamede (1993) descreveu folhas com bordo curvo para algumas espécies e com bordo reto entre as espécies de *Camarea* (Malpighiaceae). Bordo curvo também foi descrito para *Byrsonima intermedia* por Bieras (2006). Ferreira (1981) descreveu bordo ligeiramente curvo para *Peixotoa hispidula*, dado não corroborado por este trabalho. Curvaturas muito discretas não foram consideradas nessa análise, pois o processo de herborização pode provocar este tipo de artefato na folha. Portanto, nesta análise, o bordo de *P. hispidula* foi enquadrado como reto. Não foi possível reconhecer um padrão para a curvatura do em Malpighiaceae, mas esse foi um caráter diagnóstico para diferenciar o clado descrito.

A forma do contorno do pecíolo (caráter 15) côncavo-convexo foi a condição predominante nas espécies estudadas neste trabalho, porém, o contorno plano-convexo foi observado em *A. velutina* e *A. maritima* e contorno convexo-convexo a condição

descrita para *Peixotoa hispidula*. Este caráter também foi estudado por Araújo *et al.* (2010) e, entre as espécies por elas estudadas, os estados côncavo-convexo e plano-convexo variaram entre as espécies de *Banisteriopsis* C.B.Rob.; *Byrsonima* Rich. e *Heteropterys* Kunth apresentaram apenas o estado plano-convexo. Portanto, nas análises deste trabalho e na literatura consultada, não possível identificar um padrão para Malpighiaceae, mas esse caráter pode ser importante no reconhecimento de espécies.

A ocorrência de estômatos ao nível das células epidérmicas comuns (caráter 29) foi o estado predominante nas análises desse trabalho. Estômatos elevados em relação às células epidérmicas comuns foram observados em três espécies do subgênero *Amorimia*, *A. exotropica*, *A. pellegrinii*, *A. velutina*, em uma espécie do subgênero *Uncina*, *A. camporum*, e em uma espécie próxima, *Mascagnia cordifolia*. Apenas *Peixotoa hispidula*, dentre as espécie do grupo de estudo, apresentou estômatos em depressão. Mamede (1993) relatou estômatos em depressão para duas das sete espécies de *Camarea* (Malpighiaceae) por ela estudada, *C. axillaris* A.St.-Hil. e *C. sericea* A.St.-Hil., e (Ferreira *et al.*, 2015) descreveu esse mesmo estado para *Byrsonima coccolobifolia*, *B. crassifolia* e *B. verbascifolia*. A posição dos estômatos, embora não haja um padrão, pode ser usada no reconhecimento de espécies, não devendo ser descartada nas análises anatômicas voltadas para a taxonomia.

A presença de flange cuticular (caráter 31) foi comum em todas as espécies avaliadas neste trabalho e Guimarães *et al.* (2016) também, relataram a presença de flange cuticular em espécies de *Stigmaphyllon*, como corroborado neste trabalho para *S. paralias*. Como a ocorrência de flange cuticular parece ser comum em Malpighiaceae, sua ausência em *A. velutina* e *M. australis* constitui estado diagnóstico para as espécies.

Em toda a literatura analisada para esse trabalho, não foram encontrados relatos sobre a presença de idioblasto mucilaginoso no parênquima paliçádico (caráter 55), o que não significa que este caráter não possa estar presente em Malpighiaceae, e sim que, provavelmente, este caráter está subamostrado na família. No entanto, Metcalfe & Chalk (1979) generalizaram que a presença de mucilagem nas células epidérmicas é comum para Malpighiaceae. Idioblastos mucilaginosos foram observados no parênquima paliçádico de *A. camporum* e *Mascagnia divaricata*. Esse estado de caráter pode ser diagnóstico para essas duas espécies.

A maioria das espécies analisadas neste trabalho apresentaram organização da unidade vascular principal em arco aberto, assim como relatado por Araújo *et al.* (2010) e Guimarães *et al.* (2016) nas espécies de Malpighiaceae estudadas. No entanto, *Amorimia septentrionalis* apresentou contorno do feixe vascular em arco fechado (caráter 20) compartilhado com *Mascagnia sepium*. Este estado de caráter, também, foi relatado por Bieras (2006) em *Byrsonima intermedia* A.Juss. Esse estado não é comum, podendo ser diagnóstico na identificação das espécies mencionadas. Outra característica exclusiva de *A. septentrionalis*, de acordo com as análises deste trabalho, foi à organização vascular principal do pecíolo, concêntrico anficrival (caráter 22), estado não observado em nenhum dos trabalhos analisados, sendo importante para o reconhecimento dessa espécie.

Além dos caracteres discutidos juntamente com as espécies de *Amorimia*, o gênero *Mascagnia*, apresentou textura da folha herbácea (caráter 7), exclusiva para *M. australis* e *M. cordifolia*. A presença de células mucilaginosas próximas a unidade vascular principal (caráter 73) ocorreu exclusivamente, em *M. divaricata*. A organização da unidade vascular principal do pecíolo e da unidade vascular principal da lâmina foliar bicolateral (caracteres 22 e 68) foram exclusivos para *M. sepium*. A ocorrência de fibras junto à unidade vascular principal (caráter 69) é comum entre as espécies estudadas, porém está ausente *M. australis*, *M. cordifolia* e *M. divaricata*, além de *Stigmaphyllon paralias*. No clado Stigmaphylloide, alguns caracteres foram diagnósticos das espécies estudadas, como a variação no ângulo de divergência das nervuras secundárias (caráter 79), em que somente o par mais proximal de secundárias foi mais obtuso que os pares distais, que ocorre somente em *Diplopterys pubipetala* e *Peixotoa hispidula*. É importante ressaltar que, nos grupos relacionados a *Amorimia* aqui estudados, o número de espécies analisadas é pequeno, não podendo ser considerado representativo de cada gênero, exceto para *E. soejartoi* que é monoespecífico. Portanto, as conclusões discutidas para estes grupos devem ser tomados com cautela, uma vez que representam pequena amostra de cada gênero.

Além de todo o discutido previamente, o conjunto de caracteres elencados aqui, em especial aqueles que já evidenciaram seu potencial na recuperação de clados, gêneros, subgêneros ou espécies, permitirá a aplicação futura a outros grupos de Malpighiaceae, favorecendo a compreensão da complexa filogenia de Malpighiales.

AGRADECIMENTOS

À CAPES, pela bolsa de mestrado concedida a ACMP Mello. À FAPESB pela bolsa de doutorado de R.F. Almeida. Ao CNPq, pelas bolsas de produtividade em pesquisa de DMT Oliveira (processo 308117/2014-0) e de AMA Amorim (processo 306992/2012-4). O trabalho de campo foi apoiado pela CAPES, no projeto Refflora Malpighiales (processo 563548/2010-0) e pelo CNPq, no projeto Universal Malpighiales (processo 486079/2013-9).

REFERÊNCIAS

- Almeida RF, van den Berg C, Amorim AMA. 2016.** Untangling the *Amorimia rigida* complex, a puzzling group of lianescent Malpighiaceae from Eastern Brazil. *Phytotaxa* 284: 001–023.
- Alvarez AS, Potiguara RCV, Santos UMS. 2006.** Arquitetura foliar de espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae), da restinga de Algodual, Maiandeuá, Pará. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi* 2: 29–36.
- Anderson WR. 1979.** Floral conservatism in neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219–223.
- Anderson WR. 2006.** Eight segregates from the neotropical genus *Mascagnia* (Malpighiaceae). *Novon* 16: 168–204.
- Araújo JS, Azevedo A, Silva LC, Meira RMSA. 2010.** Leaf anatomy as an additional taxonomy tool for 16 species of Malpighiaceae found in the Cerrado area (Brazil). *Plant Systematics and Evolution* 286:117–131.
- Araújo JS, Meira RMSA. 2016.** Comparative anatomy of calyx and foliar glands of *Banisteriopsis* C.B.Rob. (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 30: 112–123.
- Bezerra KMG. 2008.** Padrão de venação e epiderme foliar de espécies de Lauraceae do Distrito Federal, Brasil. Dissertação de Mestrado, Universidade de Brasília, Brasília.
- Bieras AC. 2006.** Morfologia e anatomia foliar de dicotiledôneas arbóreo-arbustivas do Cerrado de São Paulo, Brasil. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro
- Bradshaw AD. 1965.** Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115–155.
- Cunha LC, Pípole F, Carvalho LR, Lago JHG, Górnaiak SL. 2012.** Isolation and characterization of sodium 2-fluoroacetate from *Mascagnia rigida* using chromatography and infrared spectroscopy. *Toxicon* 60: 329–332.
- Davis CC, Anderson WR. 2010.** A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *American Journal of Botany* 97: 2031–2048.

- Dede RA. 1962.** Foliar patterns in the Rutaceae. *American Journal of Botany* 49: 490–497.
- De Pinna MGG. 1991.** Concepts and tests of homology in the cladistic paradigm. *Cladistics* 7: 367–394.
- Dilcher DL. 1974.** Approaches to the identification of angiosperm leaf remains. *The Botanical Review* 40: 1–157.
- Duarte AL, Medeiros RMT, Riet-Correa F. 2013.** Intoxicação por *Amorimia* spp. em ruminantes. *Ciência Rural* 43: 1294–1301.
- Elias TS. 1983.** Extrafloral nectaries: their structure and distribution. In: Bentley B, Elias T. *The biology of nectaries*. New York, Columbia University Press 174–203.
- Ferreira C S, Carmo WS, Graciano-Ribeiro D, Oliveira JMF, Melo RB, Franco A C. 2015.** Anatomia da lâmina foliar de onze espécies lenhosas dominantes nas savanas de Roraima. *Acta Amazonica* 45: 337–346.
- Ferreira GL. 1981.** Anatomia foliar de *Peixotoa hispidula* A. Juss. (Malpighiaceae). *Arquivos do Jardim Botânico do Rio de Janeiro* 25: 45–53.
- Fuchs CH. 1963.** Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plants or plants organs. *Stain Technology* 38: 141–144.
- Gates, B. 1982.** *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (Malpighiaceae). *Flora Neotropica Monographs* 30: 1–236.
- Guimarães ALA, Costa RPC, Cabral LM, Vieira ACM. 2016.** Comparative anatomy and chemical analysis of the vegetative organs of three species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). *Flora* 224: 30–41.
- Hickey LJ. 1979.** A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In: Metcalfe CR, Chalk L (1979) *Anatomy of the dicotyledons*, vol. I, Systematic anatomy of the leaf and stem, 2nd ed. Oxford Clarendon Press, Oxford 25–39.
- Jensen WA. 1962.** *Botanical histochemistry: principle and practice*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Johansen DA. 1940.** *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book, New York.
- Judd WS, Campbell CS, Kellog EA, Stevens PF. 2009.** *Plant Systematics: a phylogenetic approach*. 3 ed. Sinauer Associates, Sunderland.
- Kraus JE, Arduin M. 1997.** *Manual básico de métodos em morfologia vegetal*. Seropédica: UFRRJ, 198p.
- Lee ST, Cook D, Riet-Correa F, Pfister JÁ, Anderson WR, Lima FG, Gardner DR. 2012.** Detection of monofluoroacetate in *Palicourea* and *Amorimia* species. *Toxicon* 60: 791–796.
- Maddison WP, Maddison DR. 2009.** A modular system for evolutionary analysis, version 3.0.
- Mamede MCH. 1993.** Anatomia dos órgãos vegetativos de *Camarea* (Malpighiaceae). *Acta Botanica Brasilica* 7: 3–19
- Martinez, S. 1984.** Arquitectura foliar de las especies del género *Prosopis*. *Darwiniana* 25: 279–297.
- Metcalfe CR, Chalk L. 1950.** *Anatomy of the dicotyledons: leaves, stem and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses*. Clarendon Press, Oxford.

- Metcalf CR, Chalk L. 1979.** Anatomy of the dicotyledons: systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject. 2nd edn. Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf CR. 1983.** Ecological anatomy and morphology general survey. In: Metcalfe, C. R.; Chalk. L. Anatomy of the dicotyledons, 2nd edn. Clarendon Press, Oxford 126–149.
- Moraes PLR; Paoli AAS. 1999.** Epiderme e padrão de venação foliar de espécies de Lauraceae. Acta Botanica Brasilica 13: 87–97.
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME. 1964.** Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. Protoplasma 59: 368–373.
- Paiva EAS, Pinho SZ, Oliveira DMT. 2011.** Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: Chiarini-Garcia H and Melo RCN (Eds.), Methods in Molecular Biology, v.689. Light microscopy: methods and protocols. New York, Springer/Humana Press 37–49.
- Paoli AAS. 1977.** Morfoanatomia de frutos e sementes de *Lophantera lactescens* Ducke (Malpighiaceae). Revista Brasileira de Sementes 19: 238–244.
- Pearse AGE. 1980.** Histochemistry: theoretical and applied: preparative and optical technology 4rd ed. Churchill Livingstone, Edinburgh.
- Schadel W, Dickinson W. 1979.** Leaf anatomy and venation pattern of the Styraceae. Journal Arnold Arboretum 60: 8–37.
- Sereno PC. 2007.** Logical basis for morphological characters in phylogenetics. Cladistics 23: 565–587.
- Smith FH, Smith EC. 1942.** Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. American Journal of Botany 29: 464–471.
- Solereder H. 1908.** Systematic anatomy of the dicotyledons. Vol. I. Clarendon Press, Oxford.
- Souto LS, Oliveira DMT. 2005.** Morfoanatomia e ontogênese do fruto e semente de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae). Revista Brasileira de Botânica 28: 697–712.
- Souto LS, Oliveira DMT. 2012.** Pericarp structure in *Banisteriopsis* C.B.Rob. and *Diplopterys* A.Juss. (Malpighiaceae): new data supporting generic segregation. Acta Botanica Brasilica 26: 527–536.
- Souto LS, Oliveira DMT. 2013.** Evaluation of the floral vasculature of the *Janusia*, *Mascagnia* and *Tetrapteryx* species as a tool to explain the decrease of floral organs in Malpighiaceae. Flora 208: 351–359.
- Souto LS, Oliveira DMT. 2014.** Seed development in Malpighiaceae species with an emphasis on the relationships between nutritive tissues. Competes Rendus Biologies 337: 62–70.
- SpeciesLink. 2017.** <https://sblink.org.br/index?lang=pt>

TABELAS

Tabela 1. Espécies estudadas. As divisões em subgêneros das espécies e *Amorimia* são provenientes de R.F. Almeida; C. van den Berg & A.M.A. Amorim, (dados não publicados). Coletores marcados com (*) indicam espécies coletadas em campo.

Clado	Subg.	Espécies	Coletor/ Herbario
Malpighioide	Uncina	<i>Amorimia amazonica</i> (Nied.) W.R.Anderson	R.B Foster 11965 (INPA); P. Acevedo - Rdgz (US); IC: R Rojas, R Vasquez 753 (MO); Roy F. Steinbach (NY); H.H Rusby, M.D. (NY)
		<i>Amorimia camporum</i> W.R.Anderson	G. Klug 4259 (NY); José Campos; Pacifico Diaz 3266(MO)
		<i>Amorimia concinna</i> (C.V.Morton) W.R.Anderson	R. Romero-Castaneda 9292/ 9252/ 9646 (NY)
		<i>Amorimia kariniana</i> W.R.Anderson	O. Haught 3070 (NY); Oscar Haught s/n (NY)
		<i>Amorimia pubiflora</i> (A.Juss.) W.R.Anderson	A.A Arantes 28889 (HUEFS); A. Pott; V.J Pott 10411 (HUEFS); W. Garcez 8570 (HUEFS); S. Malheiros s.n (HUEFS); Pott; V.J Pott 13270 (HUEFS)
		<i>Amorimia septentrionalis</i> W.R.Anderson	R. Lima 1763 (HUEFS); A. Ducke 1960 (HUEFS); Coelho, P 47896 (HUEFS); Martins, P. 8652 (HUEFS); Lira, O.C 217 (HUEFS); *Marques, A.C. 4 (BHCB)
		Amorimia	<i>Amorimia andersonii</i> R.F.Almeida
	<i>Amorimia candidae</i> R.F.Almeida		E. Melo 8557 (HUEFS); E. Melo 8563 (HUEFS); H. H. S. Moura 3 (HUEFS); *Marques, A.C. 13 (BHCB)
	<i>Amorimia coriacea</i> (Griseb.) R.F.Almeida		P.R.C. Farág 309 (HUEFS); H.G. Dantas 176 (HUEFS); J.G. Jardim 4228 (HUEFS); J.G. Kuhlmann 3534 (HUEFS); D. Fernandes, A. Oliveira 403 (HUEFS)
	<i>Amorimia exotropica</i> (Griseb.) W.R.Anderson		R.F Almeida 549 (HUEFS); J. Cordeiro 1217 (MBM); A. C. Ceni 8134 (MBM); A. Krapovickas, C. L. Cristóbal 39599 (MO); G. Hatschbach 18685 (MO)
	<i>Amorimia maritima</i> (A.Juss.) W.R.Anderson		Oliveira, R.P 751 (HUEFS); Barros, P.H.D. 160 (HUEFS); V. Demuner 1101 (SP); A.M. Amorim 4127 (SP); L.A Mattos Silva 3136 (NY); *Marques, A.C. 5 (BHCB)
	<i>Amorimia pellegrinii</i> R.F.Almeida		D. Cardoso 493 (HUEFS); A.S. Queiroz 54 (HUEFS); J.G.A Nascimento 38 (HUEFS); *Marques, A.C. 16 (BHCB); *Marques, A.C. 15 (BHCB)
	<i>Amorimia rigida</i> (A.Juss.) W.R.Anderson		R.F Almeida 559/ 556/ 557 (HUEFS); *Marques, A.C. 7 (BHCB)
	<i>Amorimia velutina</i> W.R.Anderson		L.C Marinho 396 (HUEFS); G.J Shepherd 4409 (UEC); Aona, L.Y.S 3852 (HURB); J.R. Pirani s.n (HUEFS); *Marques, A.C. 6 (BHCB)
		<i>Ectopopterys soejartoi</i> W.R.Anderson	J.J. Wurdack (US); Holguer Lugo S. (MO)
		<i>Mascagnia australis</i> C.E.Anderson	Arakiki, L.M.M 68 (HUEFS)
		<i>Mascagnia cordifolia</i> (A.Juss.) Griseb.	R.F,Almeida 354 (SP); Francener, A 1172 (SP); Guilherme FAG. 1523 (HUEFS)
		<i>Mascagnia divaricata</i> (Kunth) Nied.	Almeida, R.F 547 (HUEFS); E. Melo 7797 (HUEFS); E.M. Francisco s.n (SP)
		<i>Mascagnia sepium</i> (A.Juss) Griseb.	IA: E. Melo 3189 (HUEFS); L.P Queiroz 5808 (HUEFS); Miranda E.B 605 (HUEFS); Costa G 806 (HUEFS)
	Stigma - phylloide	<i>Diplopterys pubipetala</i> (A.Juss.) W.R.Anderson & C.Davis	*Marques, A.C. 9/ 10/ 11 (BHCB)
		<i>Peixotoa hispidula</i> A.Juss.	L. Mautone 107 (CEPEC); Queiroz, L.P 15710 (HUEFS); M.L. Guedes s.n (CEPEC)
		<i>Stigmaphyllon paralias</i> A.Juss.	Chamusca, C. 19 (HUEFS); Rezende, SG 1750 (BHCB); Mendes, M.S. 484 (HUEFS); *Marques, A.C. 1 (BHCB)

FIGURAS

Figura 1. Morfologia foliar. A, H, *Amorimia pellegrinii*. B, *Amorimia candidae*. C, *Amorimia kariniana*. D, *Stigmaphyllon paralias*; no destaque, observar glândula. E, *Amorimia pubiflora*. F, G, *Amorimia candidae*; em F, observar glândulas no destaque. I, *Mascagnia sepium*. J, *Diplopterys pubipetala*; no destaque, observar glândula. Círculos pontilhados indicam a posição das glândulas foliares. $cn(n)$ indica o número do caráter e, entre parênteses, o número do estado de caráter ilustrado, conforme a relação de caracteres analisados neste trabalho.

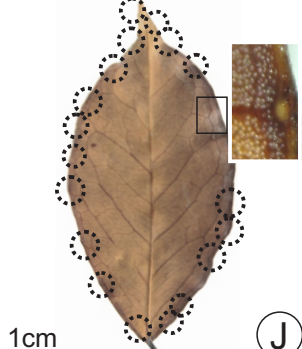
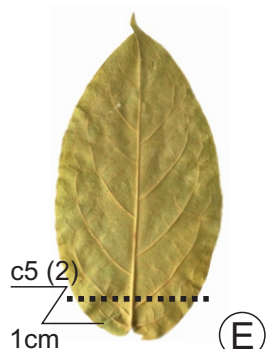
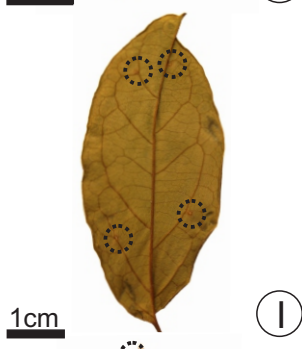
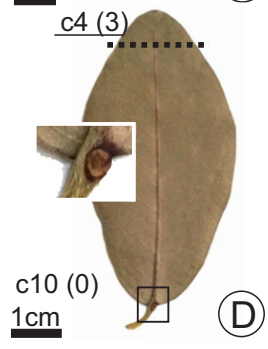
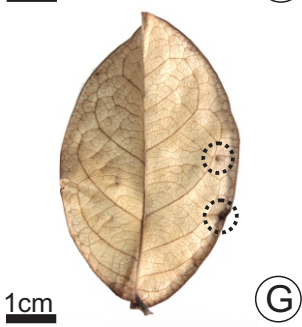
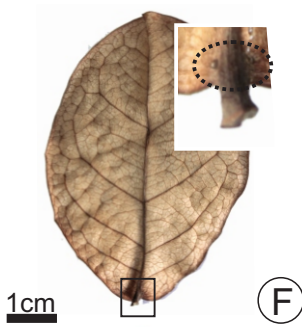
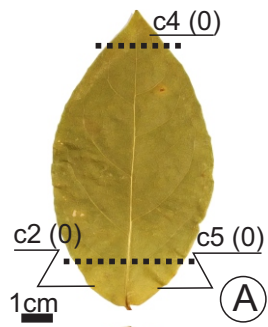


Figura 2. Anatomia de glândulas, pecíolos e lâminas foliares, vistos em secções transversais (A–N) e longitudinal (O). A, glândula foliar de *Amorimia rigida*. B–I, pecíolo: B, C, G, *Amorimia maritima*; D, *Peixotoa hispidula*; E, *Amorimia candidae*; F, *Amorimia velutina*; H, I, *Mascagnia sepium*. J, unidade vascular principal do pecíolo de *Amorimia septentrionalis*. K, tricomas de *Mascagnia cordifolia*. L, lâmina foliar de *Amorimia pellegrinii* na região de semilimbo. M–O, estômato: M, *Amorimia velutina*; N, *Peixotoa hispidula*; O, *Amorimia rigida*.

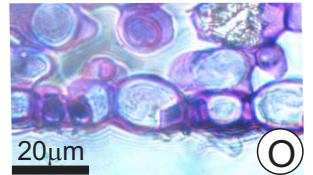
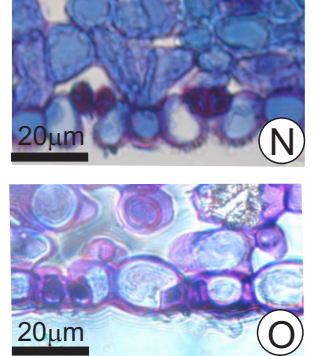
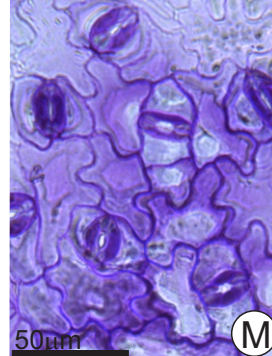
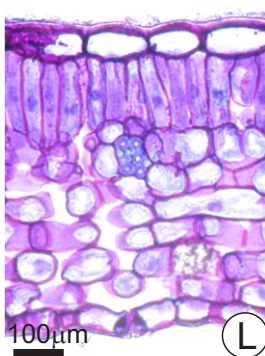
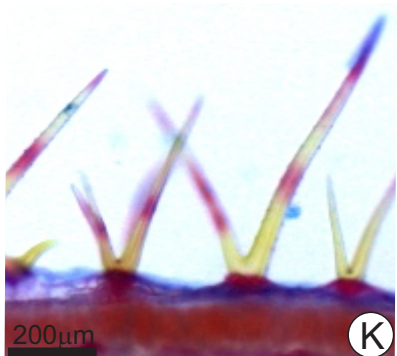
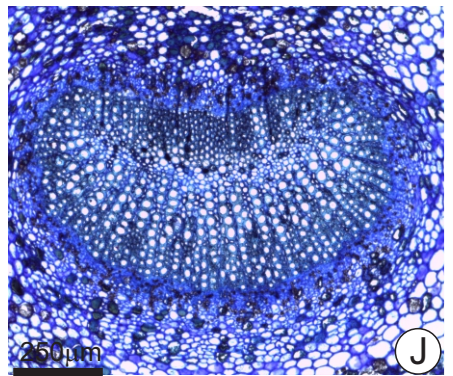
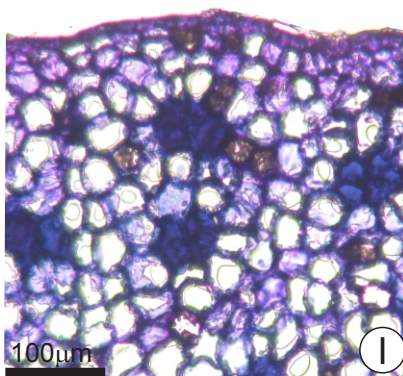
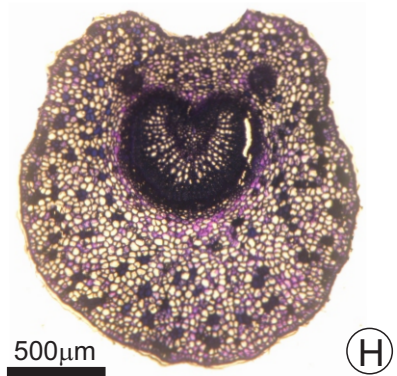
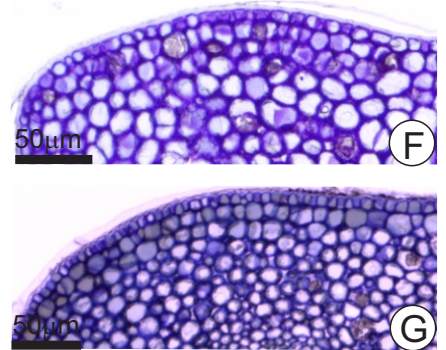
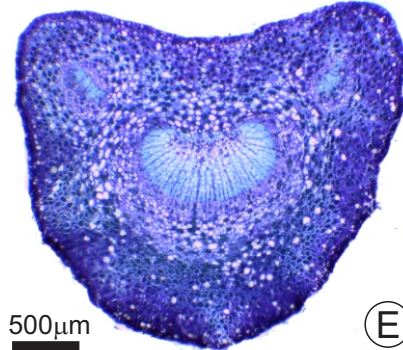
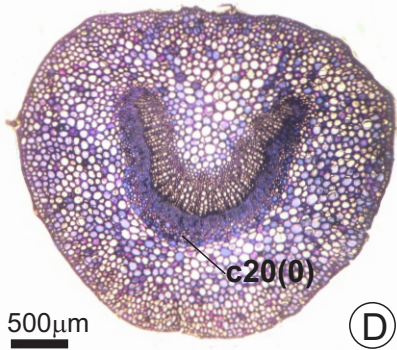
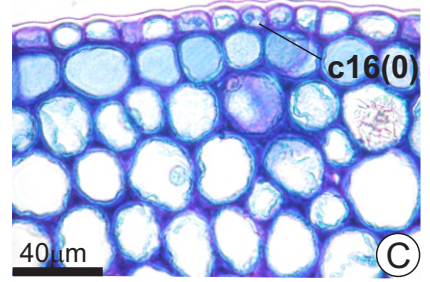
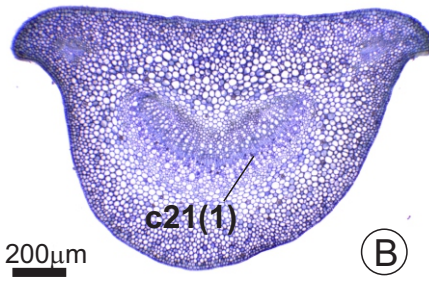
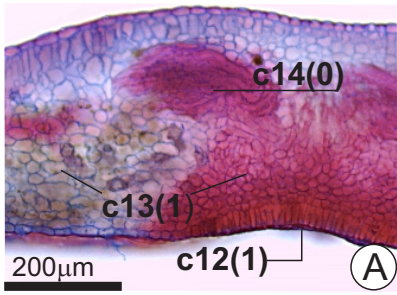


Figura 3. Anatomia de lâminas foliares em secções transversais. A–F, Cutícula: A, *Amorimia septentrionalis*; B, *Amorimia coriacea*; C, D, região de nervura mediana e de semilimbo, respectivamente, de *Amorimia rigida*; E, F, região de nervura mediana e de semilimbo, respectivamente, de *Amorimia maritima*. G, nervura mediana e semilimbo de *Amorimia andersonii*. H, I, respectivamente, semilimbo de *Amorimia velutina* e de *Stigmaphyllon paralias*. J, região de nervura mediana de *Stigmaphyllon paralias*. K, semilimbo de *Diplopterys pubipetala*. L, epiderme na face adaxial de *Amorimia coriacea*. M, detalhe do parênquima lacunoso e epiderme na face abaxial de *Amorimia septentrionalis*. N, O, respectivamente, bordo da lâmina foliar de *Peixotoa hispidula* e de *Amorimia candidae*. P, semilimbo de *Amorimia camporum*. Q, R, respectivamente, bordo da lâmina foliar de *Amorimia velutina* e de *Amorimia rigida*.

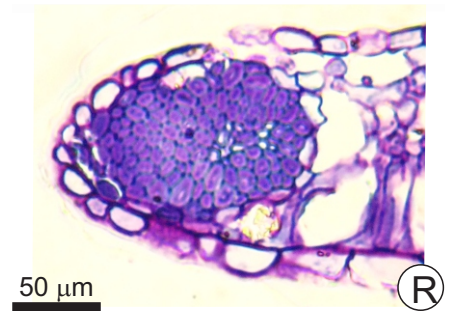
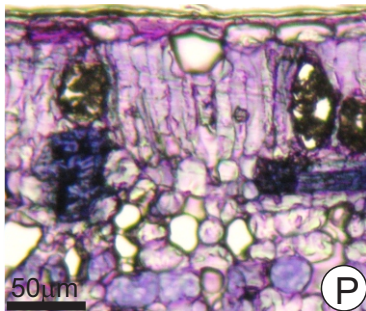
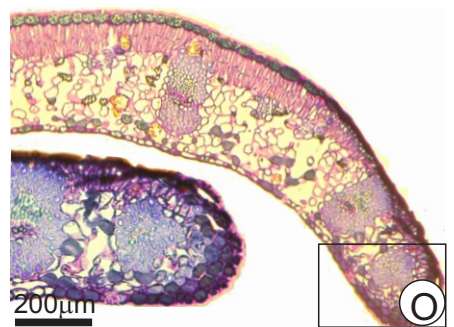
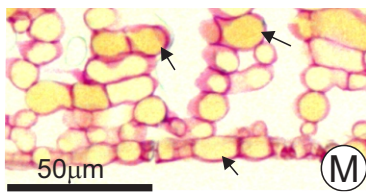
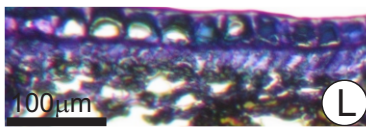
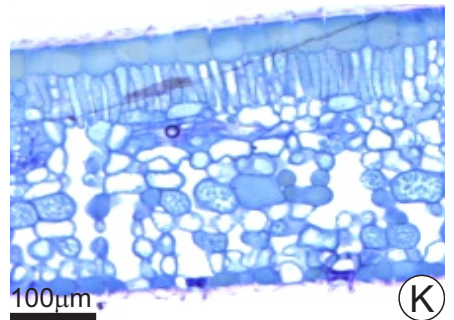
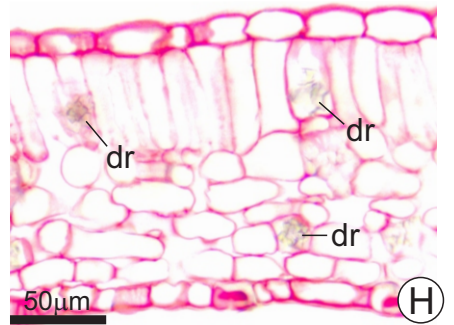
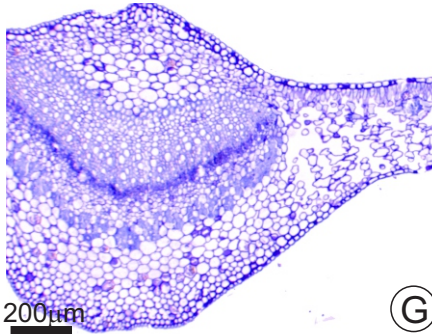
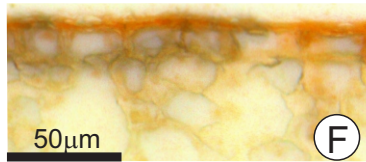
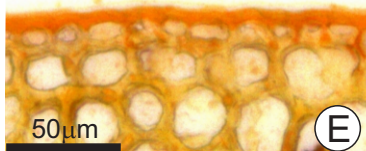
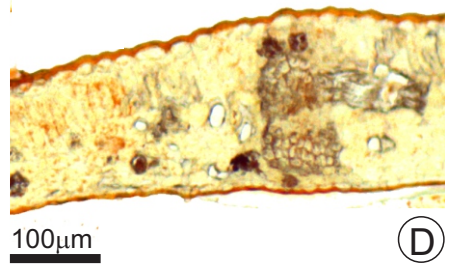
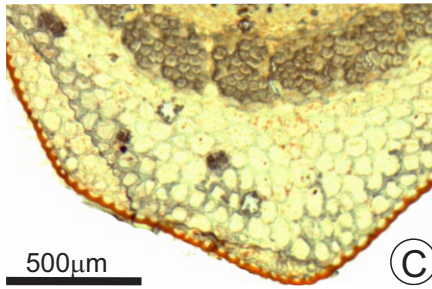
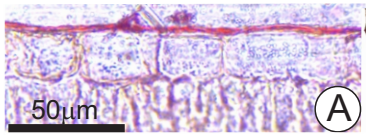


Figura 4. Anatomia da lâmina foliar em secções transversais (A, C-F) e longitudinal (B). A, Feixe vascular principal de *Amorimia maritima*. B, tecido lacunoso de *Amorimia rigida*. C-F, Feixe vascular principal: C, *Mascagnia sepium*; D, *Mascagnia australis*; E, *Stigmaphyllon paralias*; F, *Mascagnia divaricata*. G-N, Venação foliar: G, *Peixotoa hispidula*; H, *Amorimia kariniana*; I, *Amorimia septentrionalis*; J, *Amorimia maritima*; K, *Amorimia maritima*; L, *Stigmaphyllon paralias*; M, *Amorimia candidae*; N, *Stigmaphyllon paralias*.

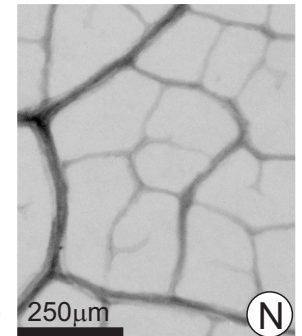
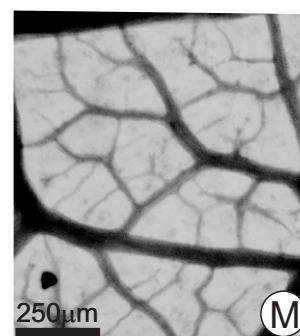
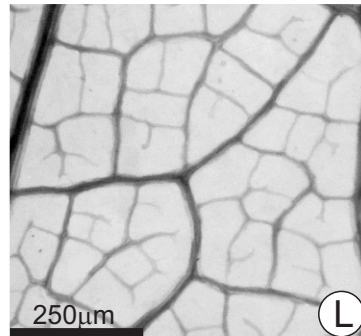
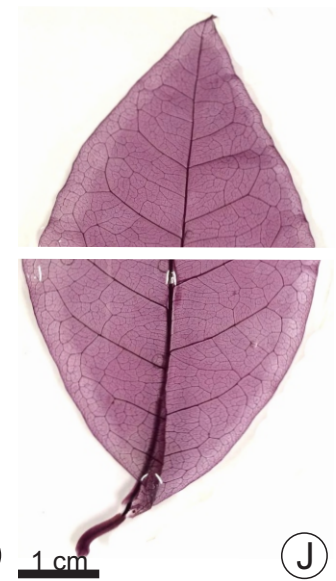
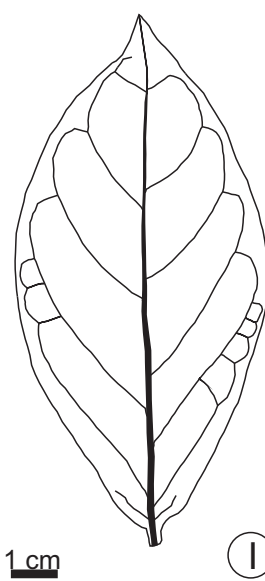
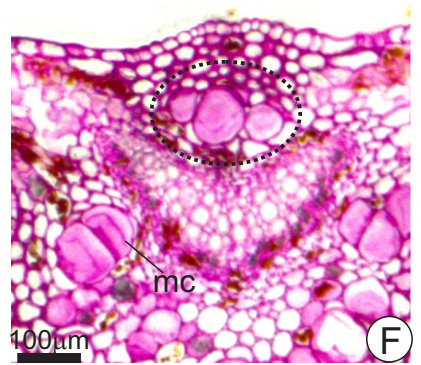
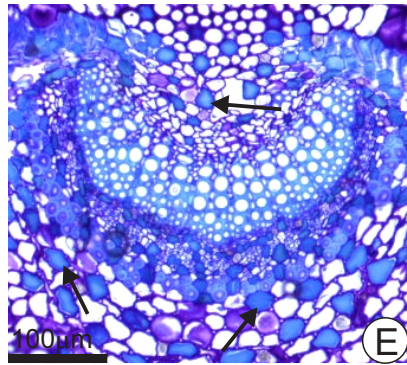
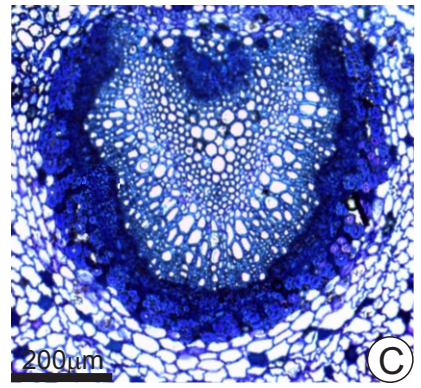
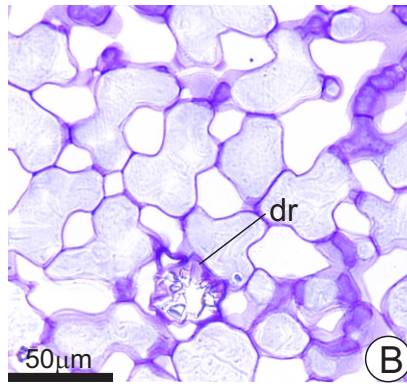
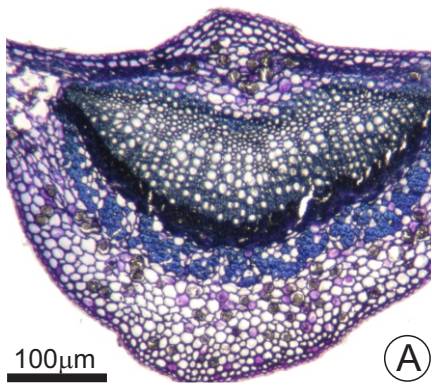
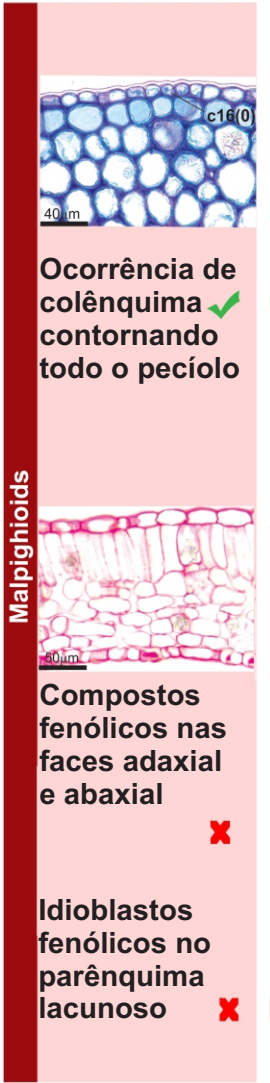
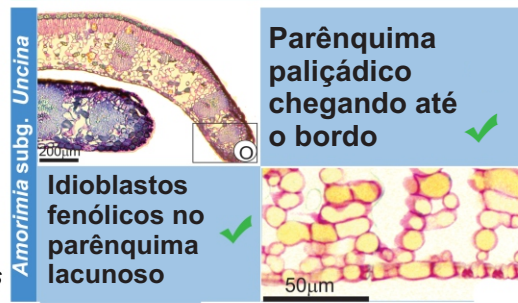
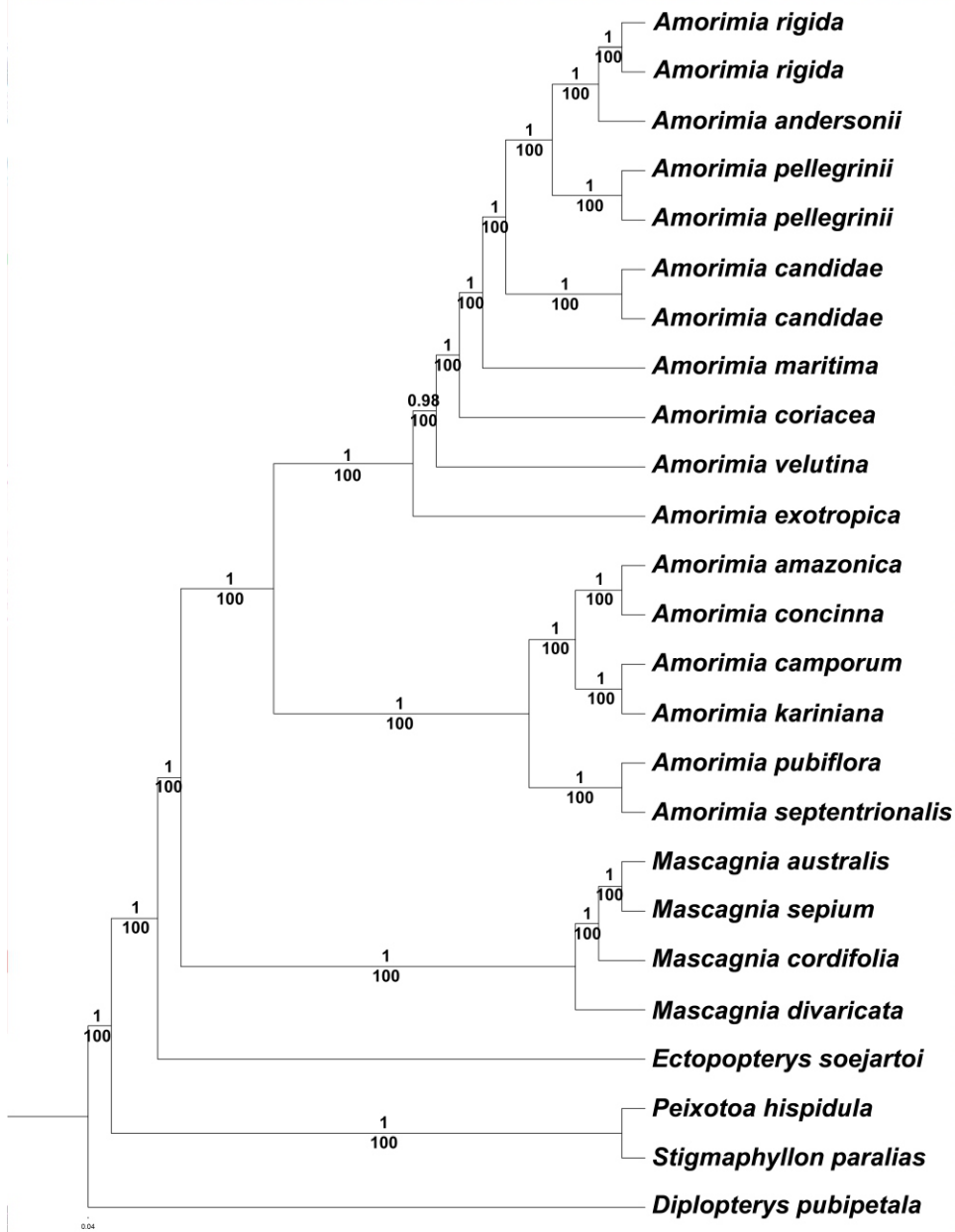


Figura 5. Infográfico representando as sinapomorfias anatômicas recuperadas neste trabalho para *Amorimia*. Topologia recuperada através de inferência bayesiana e análise de parcimônia, baseada em cinco regiões (3 plastidiais e 2 nucleares), apresentada por Almeida, R.F.; van den Berg, C. & Amorim, A.M.A (dados não publicados).



MATERIAL SUPPLEMENTAR

Figura S1. Árvore mostrando a evolução de caracteres informativos. A, caráter 7: textura da folha. Em verde, estado 1: herbácea; em preto, estado 2: coriácea. B, caráter 9: regularidade de distribuição de glândulas entre indivíduos. Em branco, estado 0: regular; em preto, estado 1: irregular. C, caráter 10: local de ocorrência, se a distribuição de glândulas entre indivíduos é regular. Em branco, estado 0: peciolar; em azul, estado 1: basilaminar; em verde, estado 2: laminar; em preto, estado 3: marginal. D, caráter 15: contorno da face adaxial-abaxial do pecíolo. Em branco, estado 0: plano-convexo; em verde, estado 1: convexo-convexo; em preto, estado 2: côncavo-convexo.

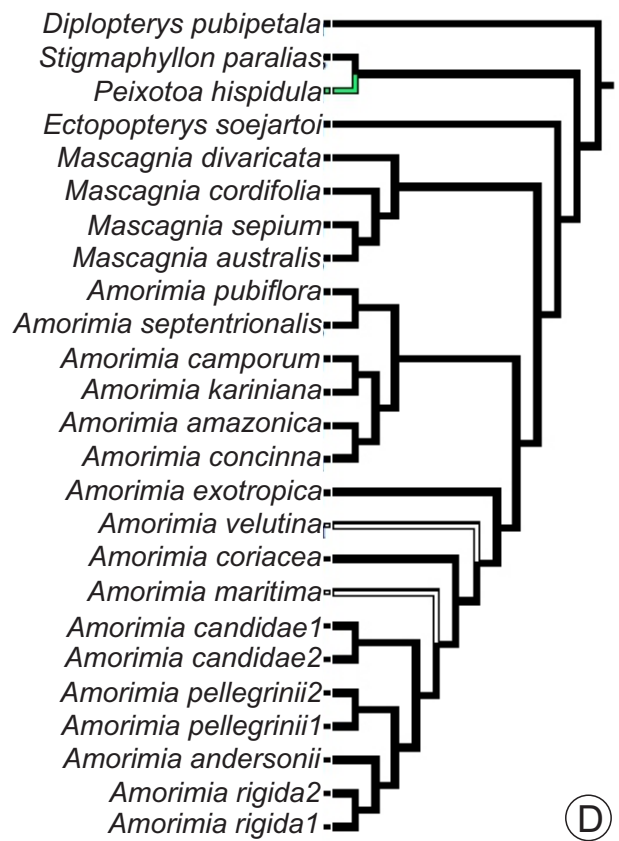
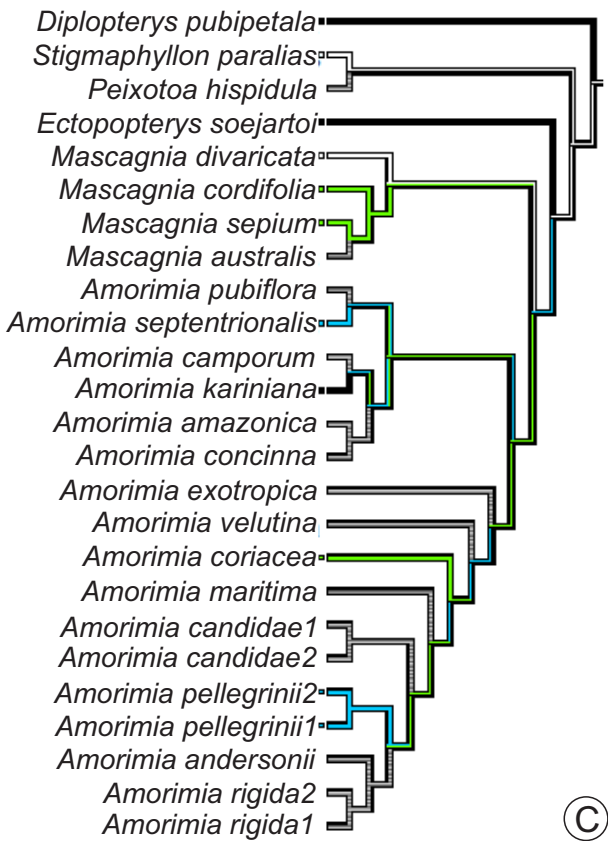
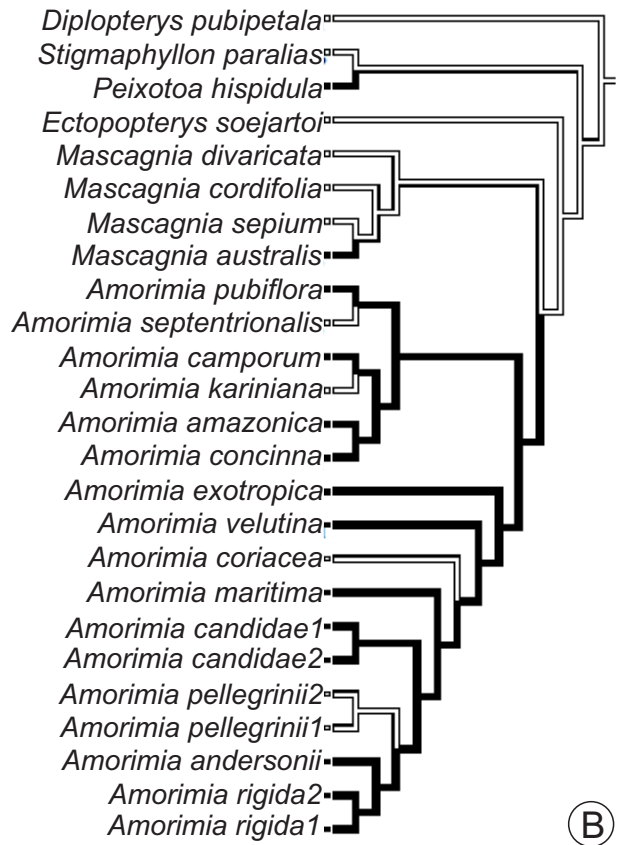
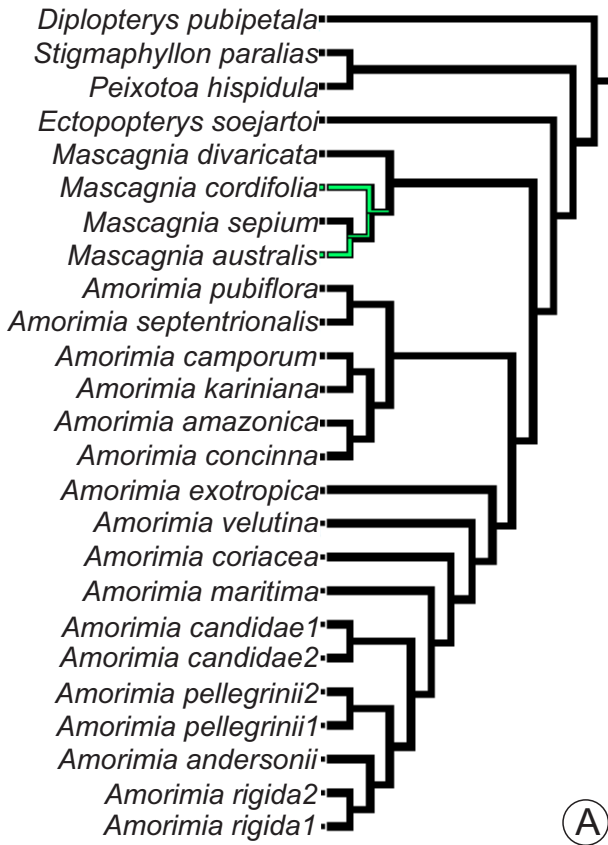


Figura S2. Árvore mostrando a evolução de caracteres informativos. A, caráter 19: ocorrência de colênquima. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente, contornando todo o pecíolo. B, caráter 20: contorno do feixe vascular. Em branco, estado 0: arco aberto; em preto, estado 1: arco fechado. C, caráter 22: organização da unidade vascular principal do pecíolo. Em branco, estado 0: colateral; em verde, estado 1: bicolateral; em preto, estado 2: concêntrico anfigasal. D, caráter 29: posição dos estômatos em relação às células epidérmicas comuns. Em branco, estado 0: em depressão; em verde, estado 1: ao nível das células comuns; em preto, estado 2: elevados.

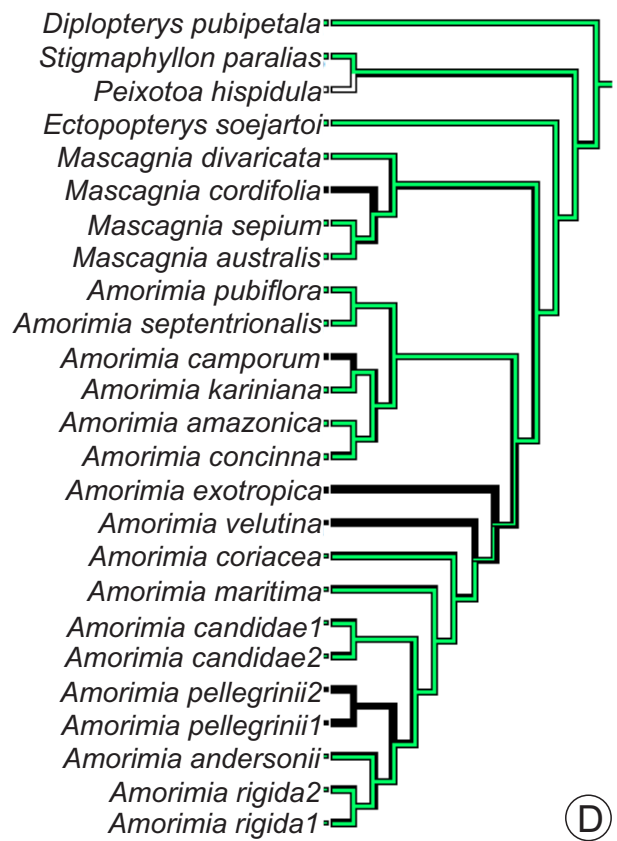
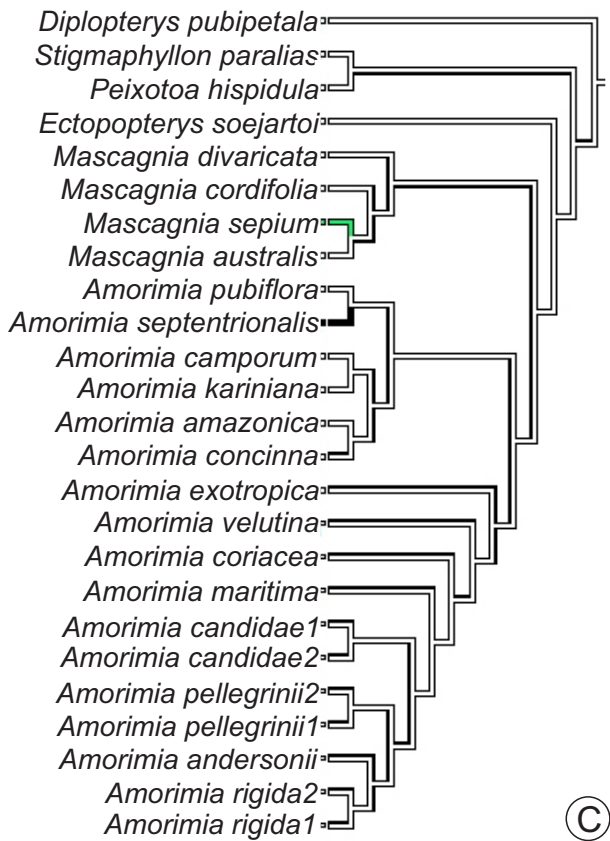
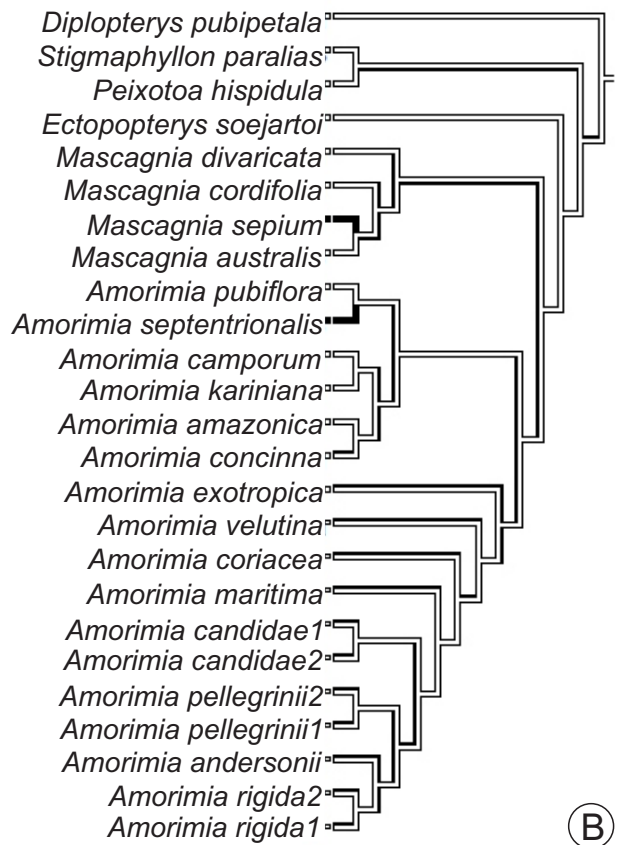
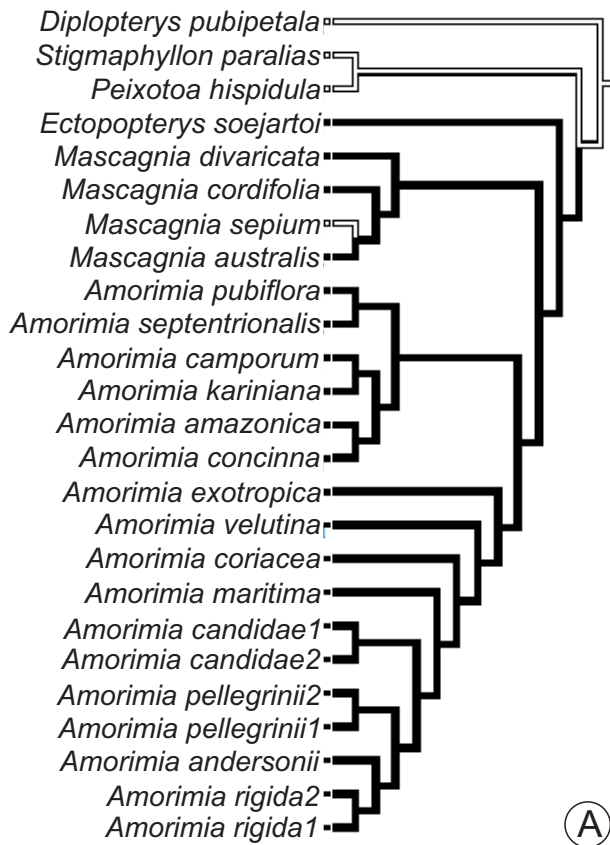


Figura S3. Árvore mostrando a evolução de caracteres informativos. A, caráter 31: ocorrência de flange cuticular. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. B, caráter 46: células com compostos fenólicos na epiderme da face adaxial da lâmina foliar. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. C, caráter 48: células com compostos fenólicos na epiderme da face abaxial da lâmina foliar. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. D, caráter 53: extensão do parênquima paliçádico. Em branco, estado 0: terminando antes do bordo; em preto, estado 1: chegando até o bordo.

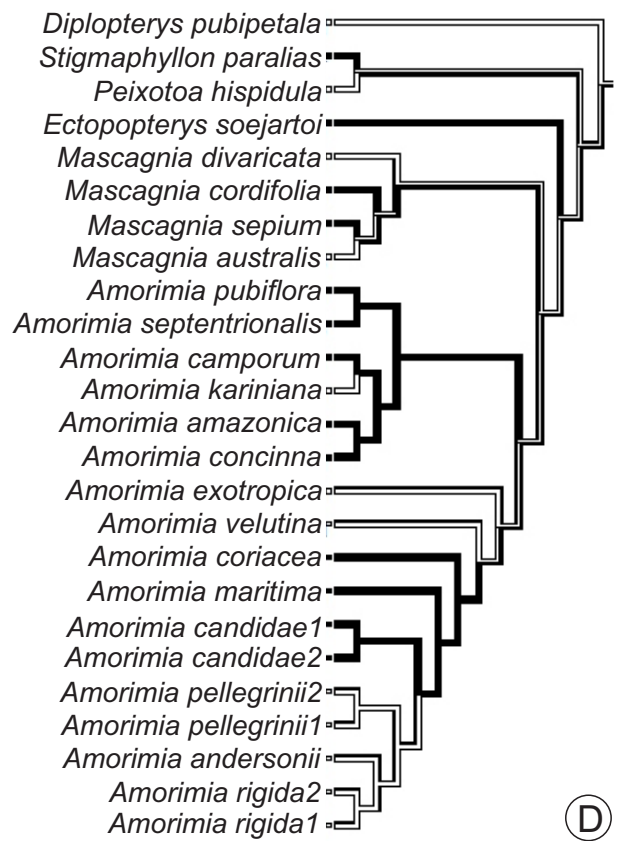
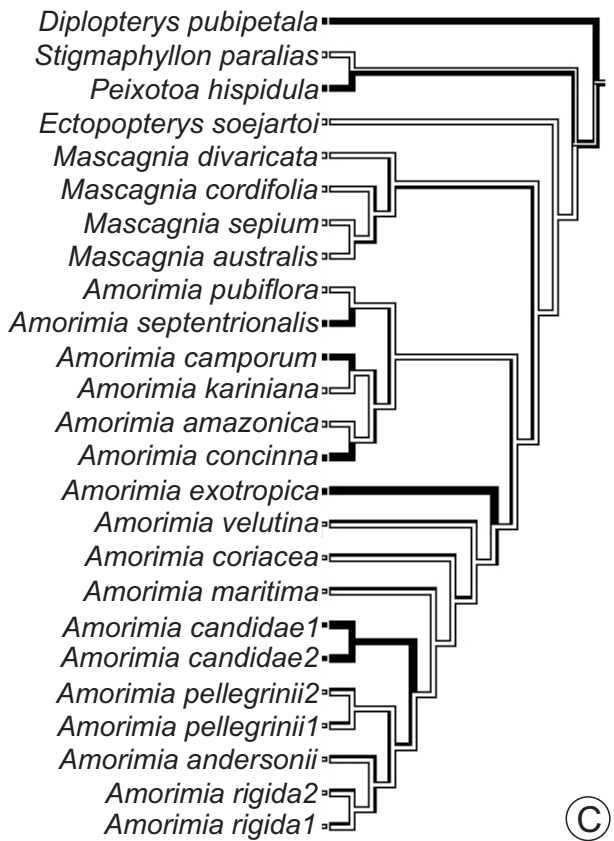
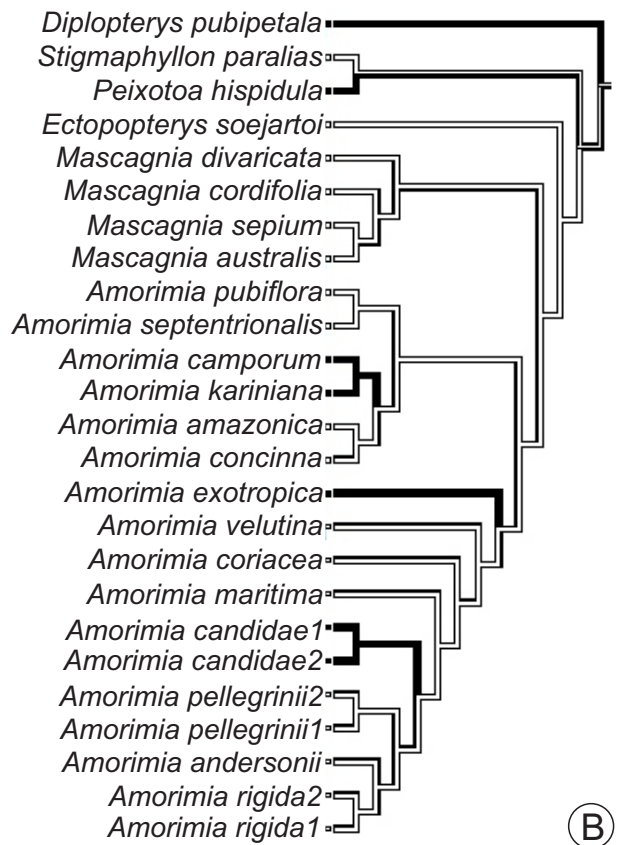
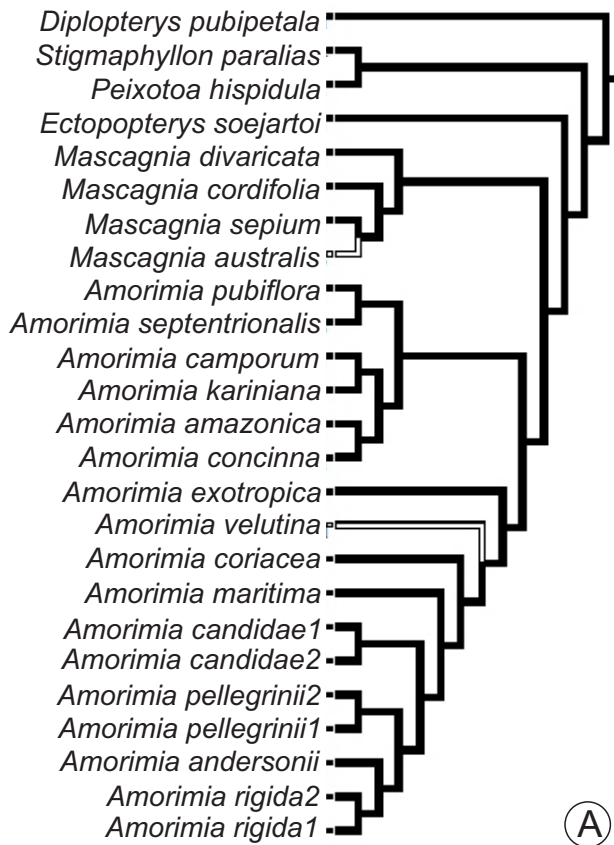


Figura S4. Árvore mostrando a evolução de caracteres informativos. A, caráter 54: ocorrência de drusas no parênquima paliçádico. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. B, caráter 55: ocorrência de idioblasto mucilaginoso no parênquima paliçádico. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. C, caráter 56: ocorrência de bloco de fibra próximo ao bordo da lâmina foliar. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. D, caráter 57: posição do bloco de fibra próximo ao bordo da lâmina foliar. Em braço, estado 0: adjacente à epiderme; em verde, estado 1: adjacente à camada subepidérmica; em preto, estado 2: separado do bordo por algumas camadas de parênquima.

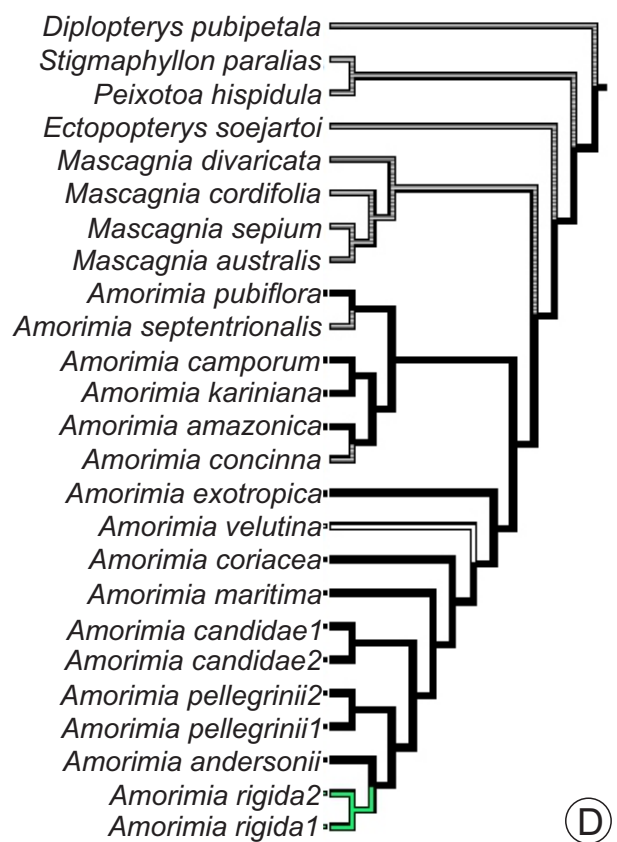
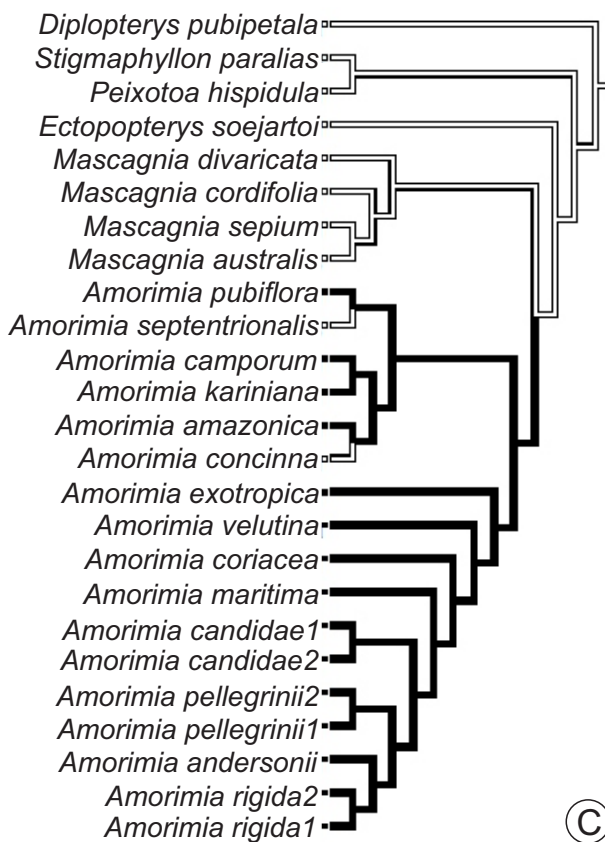
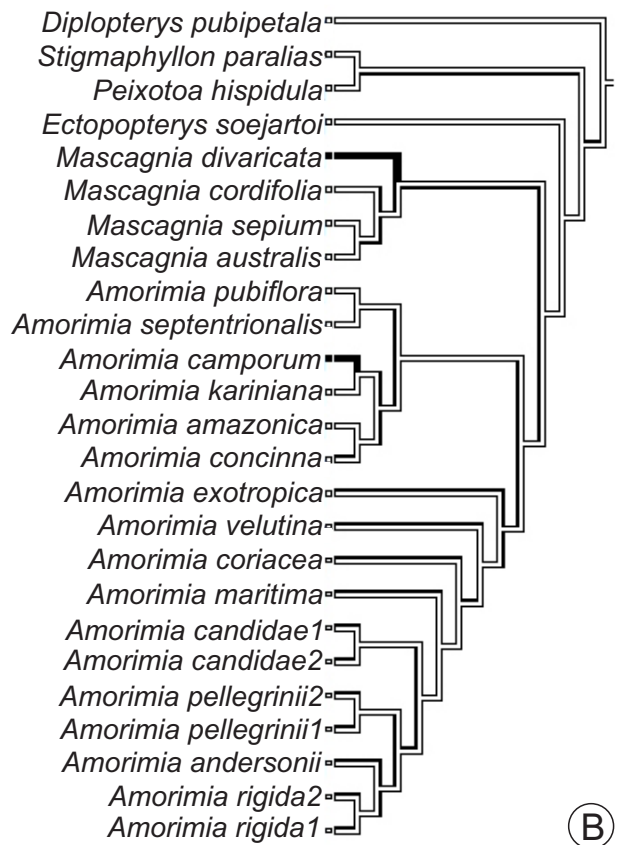
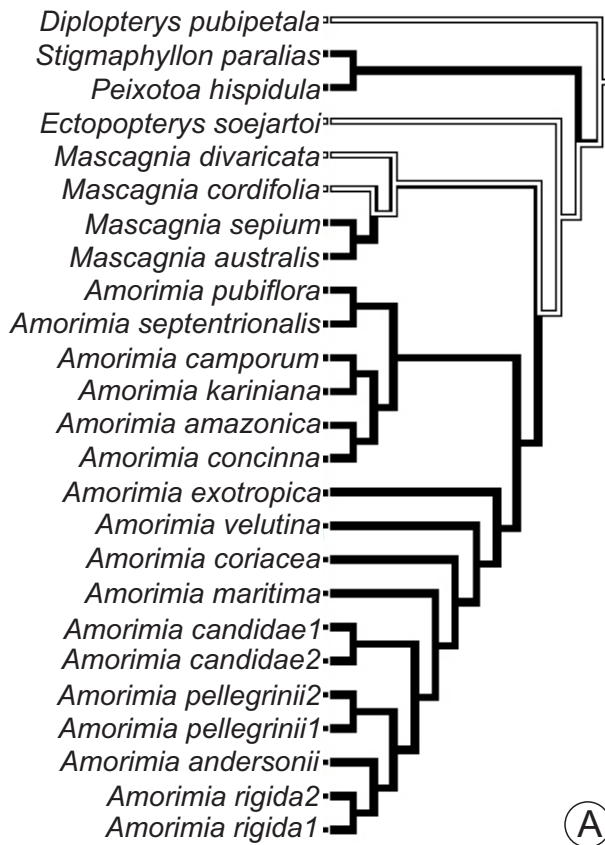


Figura S5. Árvore mostrando a evolução de caracteres informativos. A, caráter 61: curvatura do bordo. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. B, caráter 62: disposição da curvatura do bordo. Em preto, estado 1: voltado para a face abaxial. C, caráter 65: ocorrência de idioblastos fenólicos no parênquima lacunoso. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. D, caráter 68: organização da unidade vascular principal na lâmina foliar. Em branco, estado 0: colateral; em preto, estado 1: bicolateral.

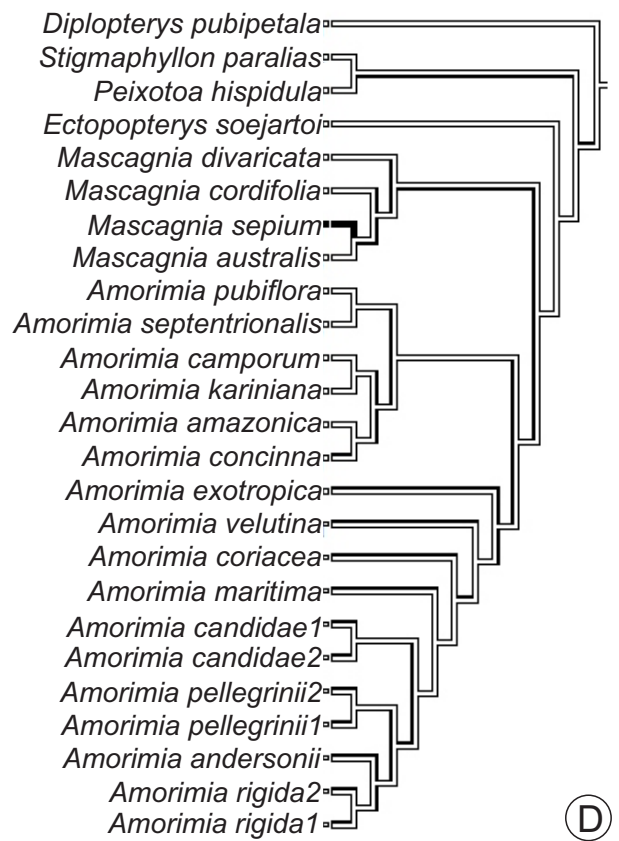
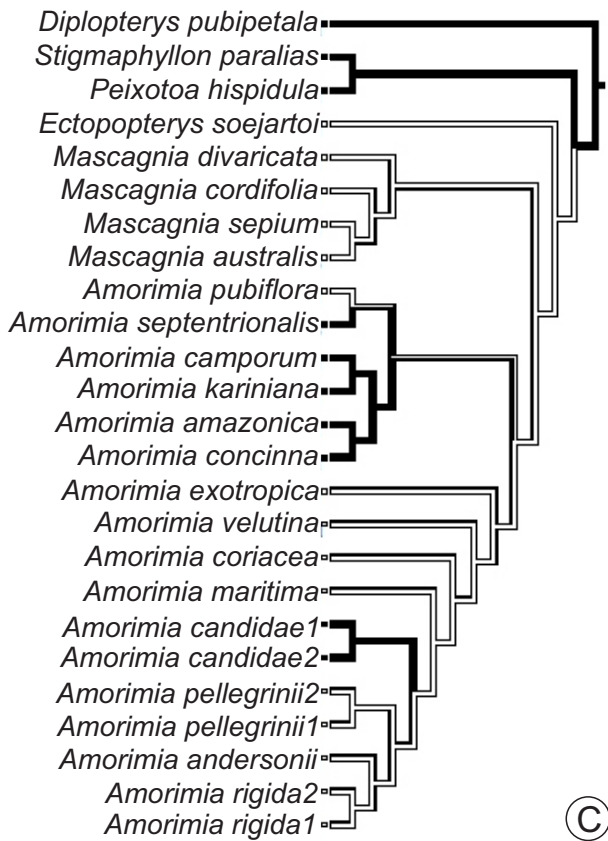
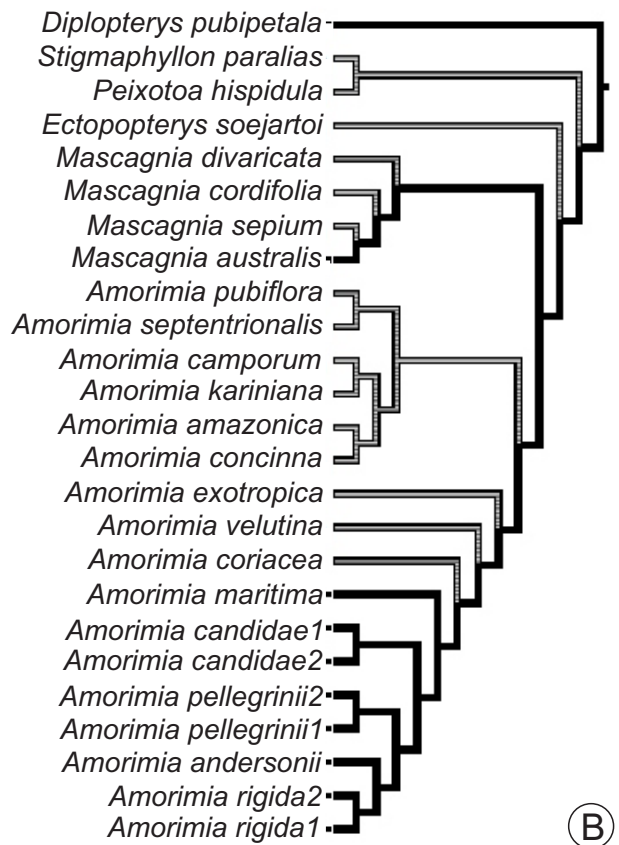
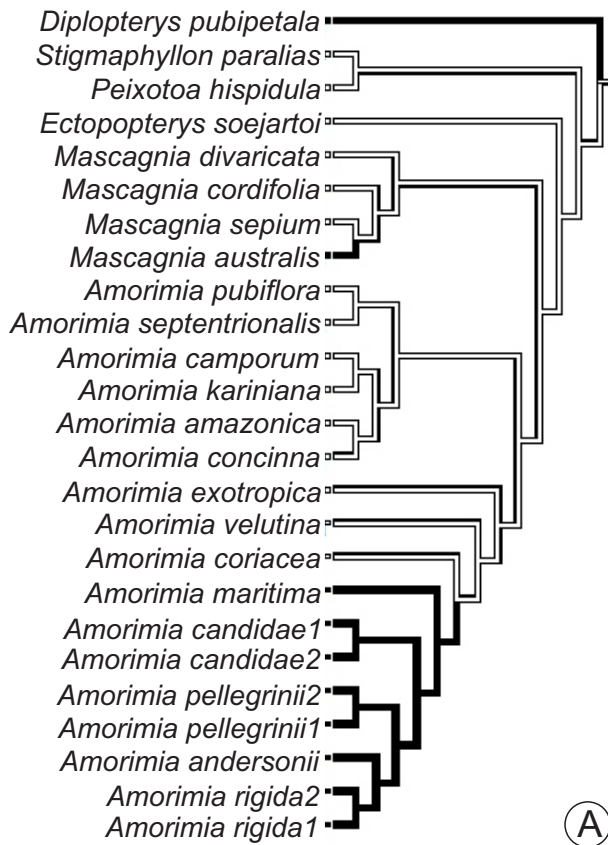


Figura S6. Árvore mostrando a evolução de caracteres informativos. A, caráter 69: fibras junto à unidade vascular principal. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. B, caráter 73: ocorrência de células mucilaginosas próximas à unidade vascular principal. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. C, caráter 78: ângulo de divergência das nervuras secundárias na região mediana da lâmina foliar. Em branco, estado 0: 35° – 50° ; em preto, estado de caráter 1: 50° – 100° . D, caráter 79: variações no ângulo de divergência das nervuras secundárias. Em branco, estado 0: ângulos de divergência aproximadamente uniformes; em verde, estado 2: somente o par mais proximal de secundárias mais agudo que os pares distais; em amarelo, estado 3: somente o par mais proximal de secundárias mais obtuso que os pares distais; em preto, estado 4: nervuras secundárias proximais e distais mais obtusas que as medianas.

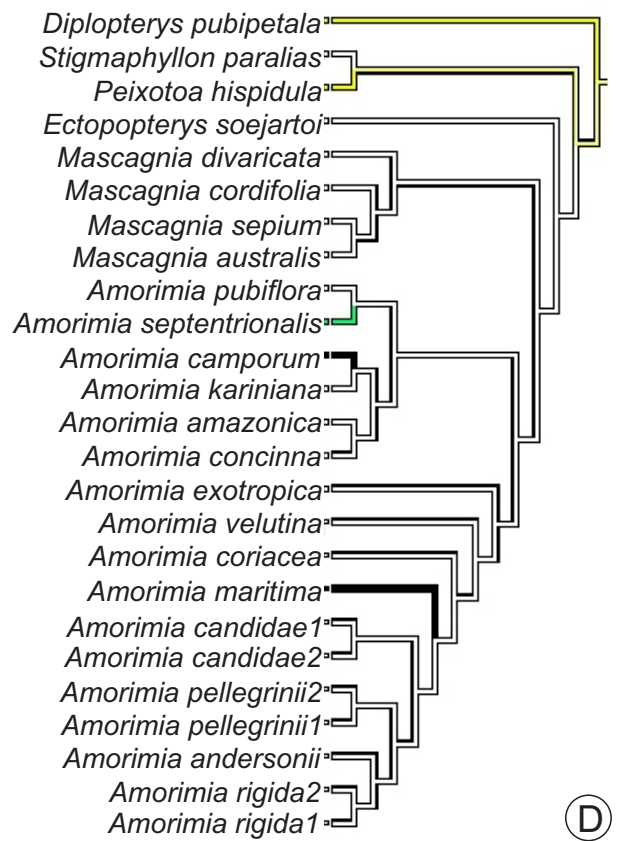
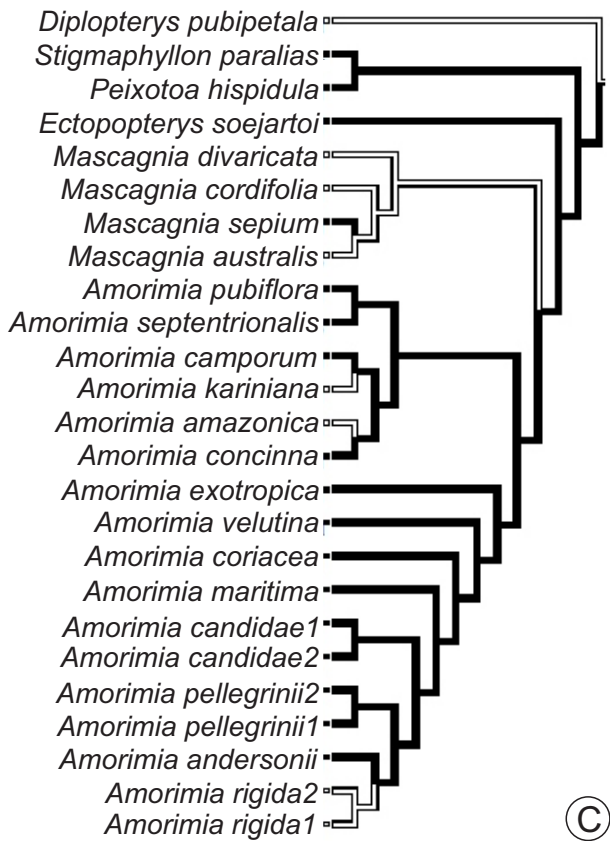
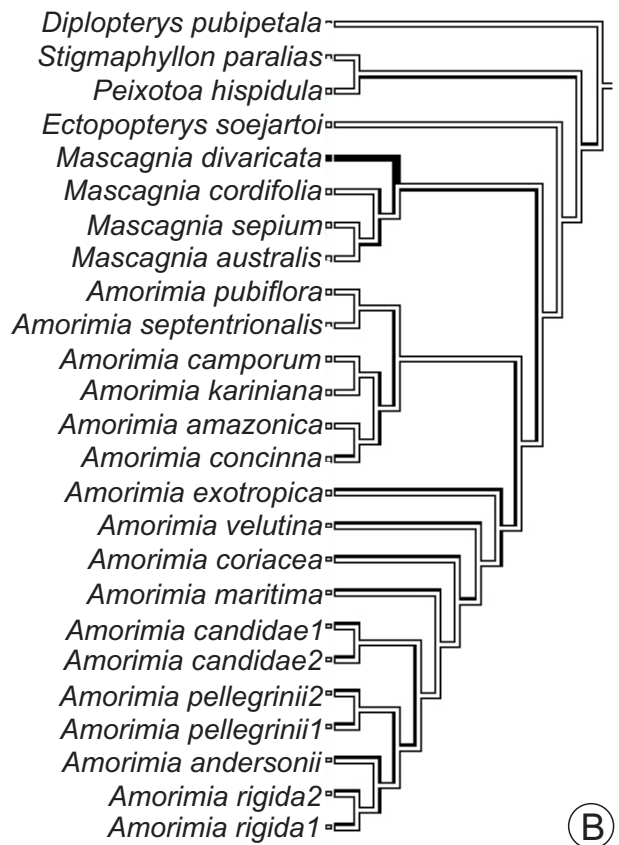
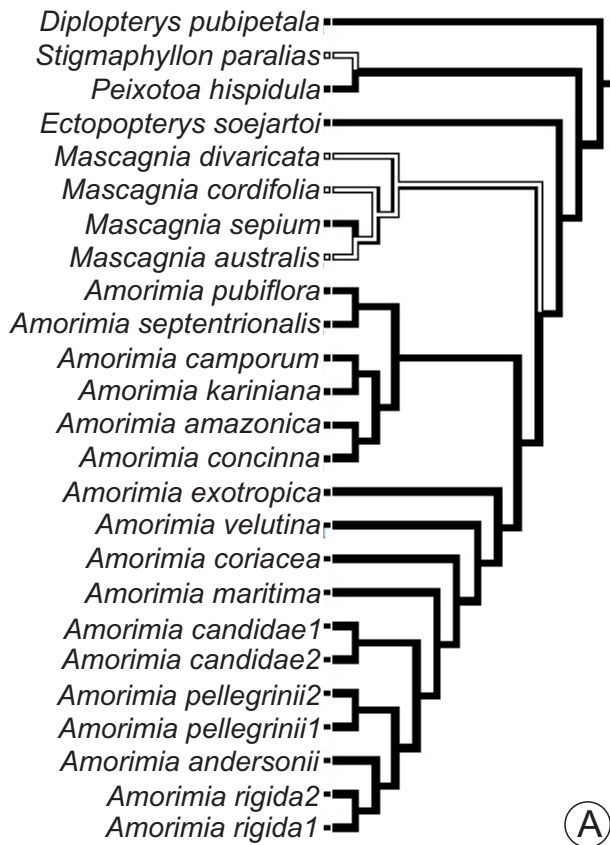


Figura S7. Árvore mostrando a evolução de caracteres informativos. A, caráter 82: curso das nervuras secundárias. Em branco, estado 0: curvo uniforme; em preto, estado 1: curvo abrupto. B, caráter 83: ramificações de nervuras secundárias que formam arcos. Em branco, estado 0: unindo-se à secundária superadjacente em ângulo agudo; em preto, estado 1: unindo-se à secundária superadjacente em ângulo reto. C, caráter 86: desenvolvimento de aréolas. Em branco, estado 0: bem desenvolvidas; em preto, estado 1: imperfeitas.

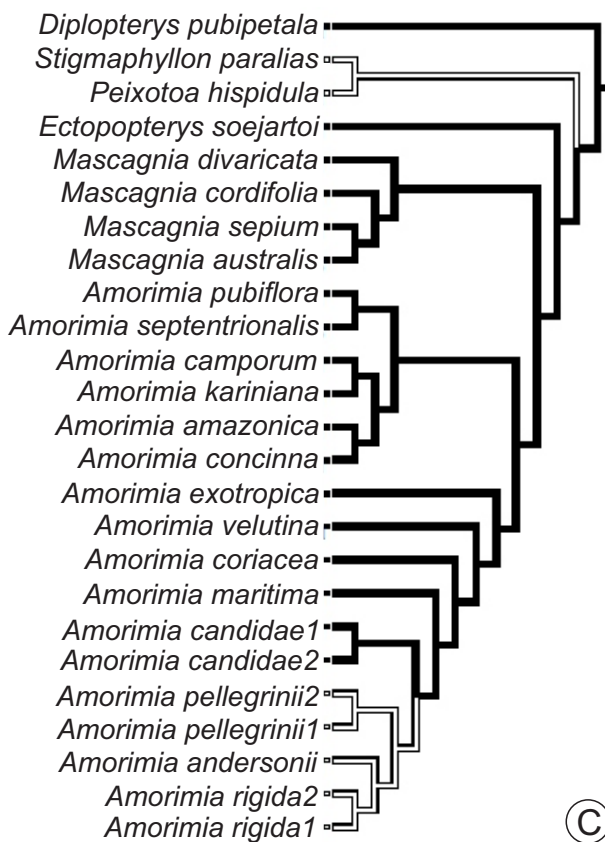
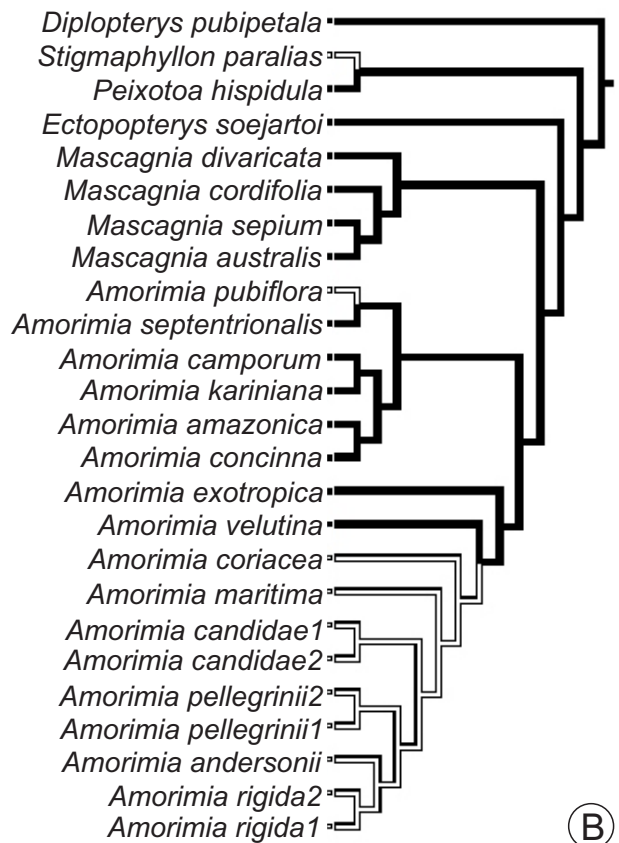
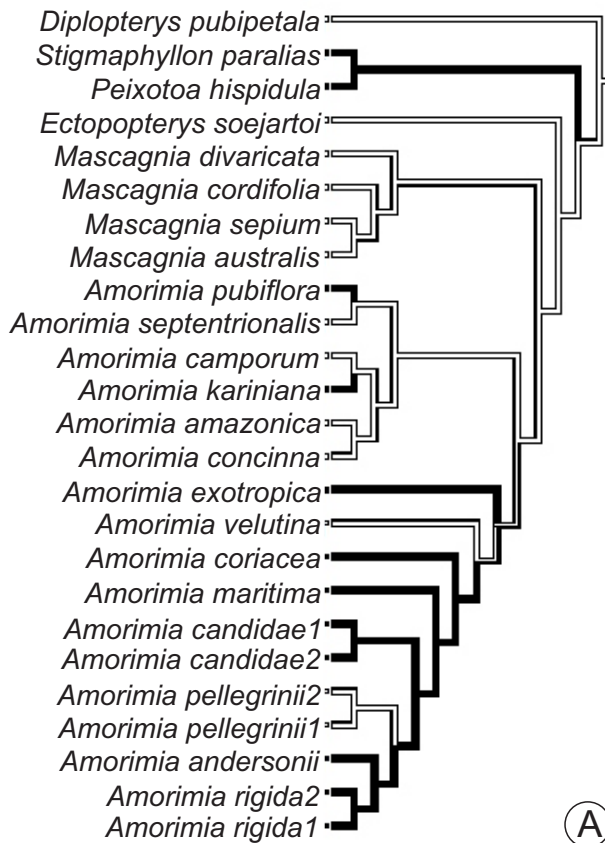


Figura S8. Árvore mostrando a evolução de caracteres não informativos. A, caráter 3, forma da lâmina foliar: Em branco, estado 0: elíptica; em verde, estado 1: ovada; em preto, estado 2: oboval. B, caráter 4: forma do ápice foliar. Em branco, estado 0: aguda; em azul, estado 1: acuminada; em verde, estado 2: obtusa; em preto, estado 3: arredondada. C, caráter 5: forma da base foliar. Em branco, estado 0 aguda; em verde, estado 1: obtusa; em preto, estado 2: cordada. D, caráter 17: Camada subepidérmica com características semelhantes à epiderme. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente.

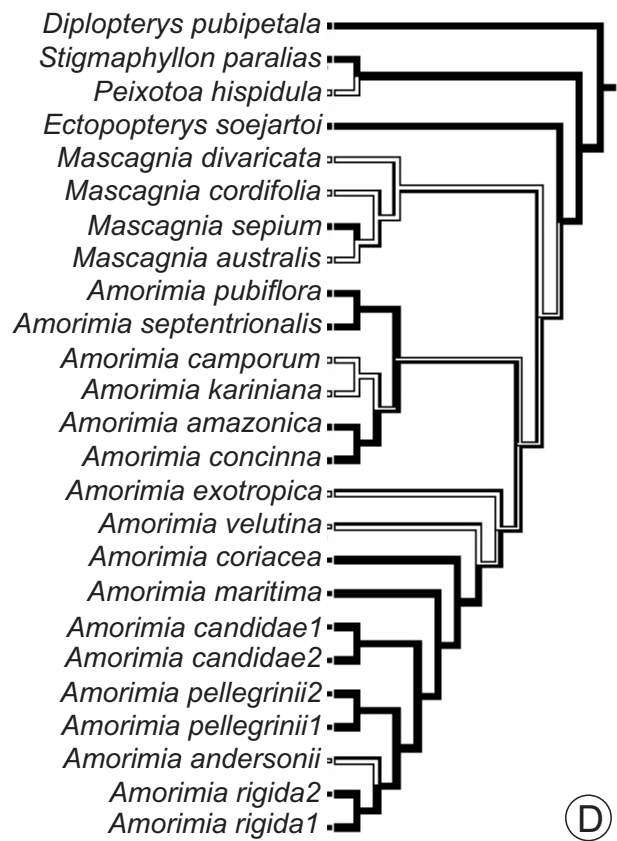
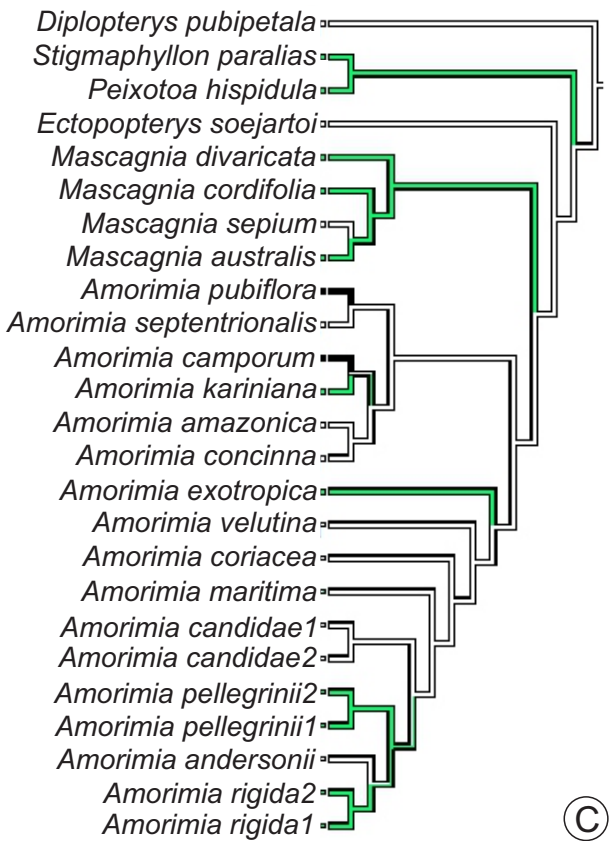
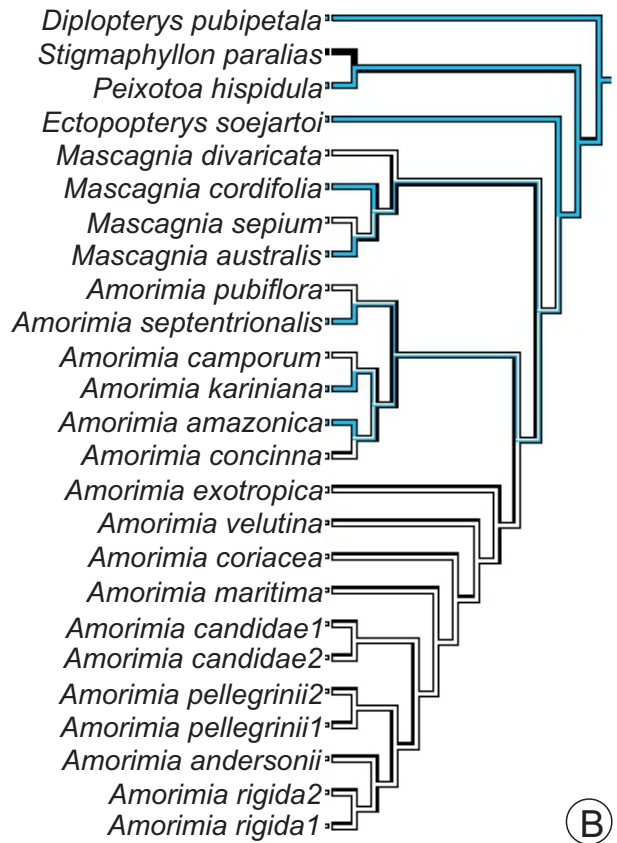
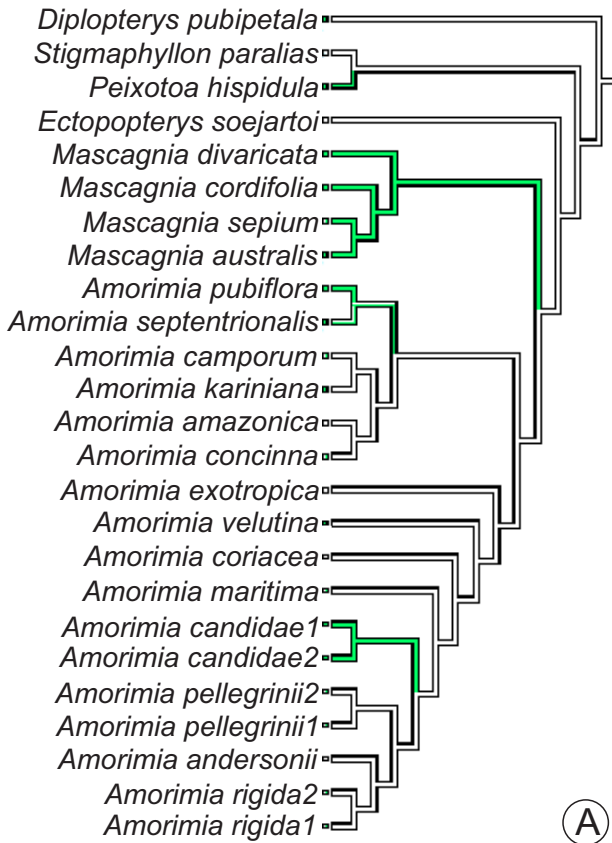


Figura S9. Árvore mostrando a evolução de caracteres não informativos. A, caráter 18: se camada subepidérmica com características semelhantes a epiderme presente, tamanho das células subepidérmicas. Em branco, estado 0: maiores que epidérmicas. B, caráter 21: se feixe vascular em arco aberto. Em branco, estado 0: com extremidades não convolutas; em preto, estado 1: variando de extremidade convoluta a não convoluta. C, caráter 30: espessura de cutícula. Em branco, estado 0: delgada; em preto, estado 1: espessa. D, caráter 32: extensão da flange cuticular presente. Em branco, estado 0: em toda a extensão da lâmina foliar; em preto, estado 1: somente na nervura central.

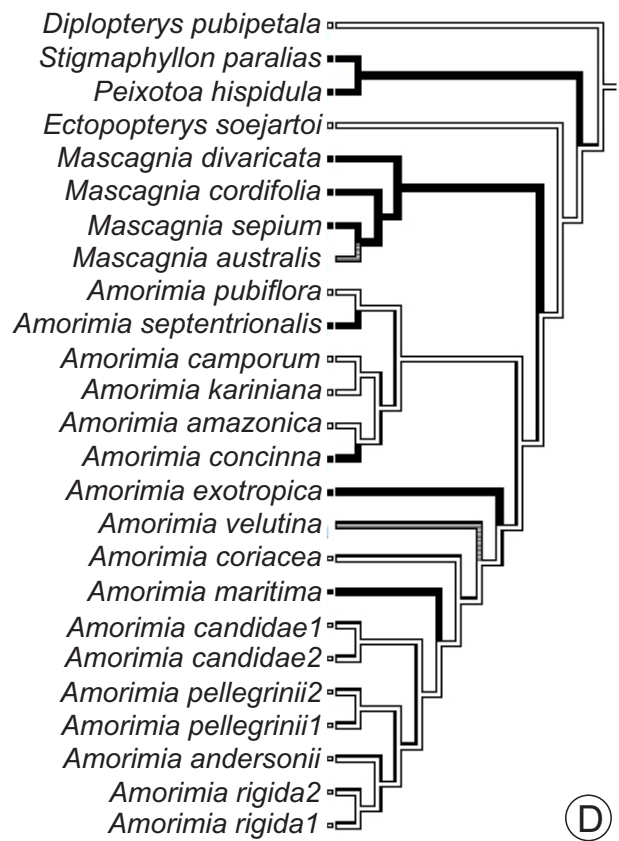
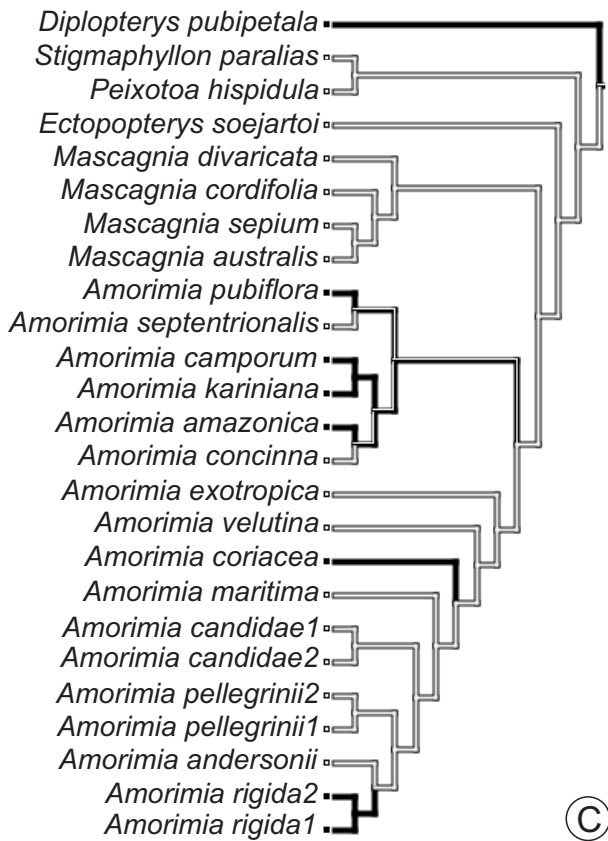
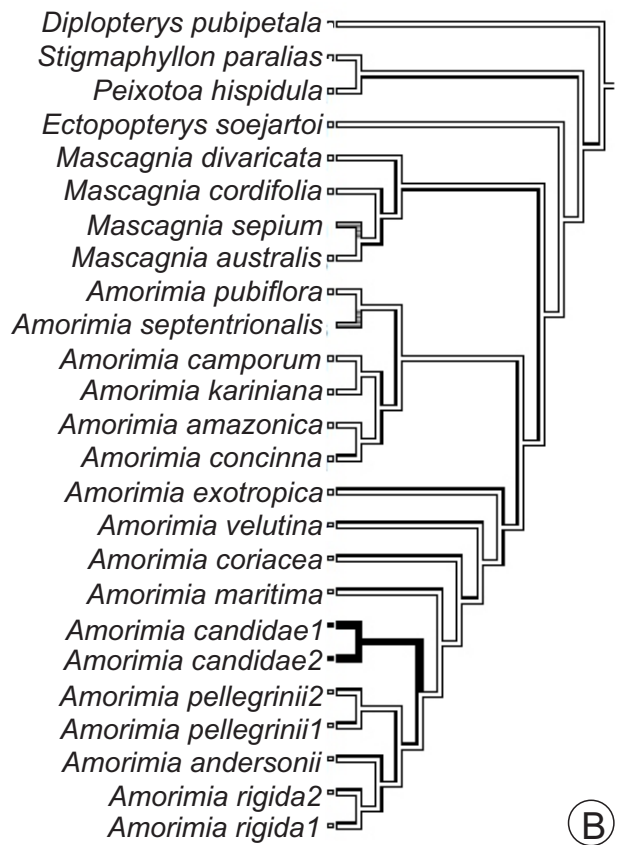
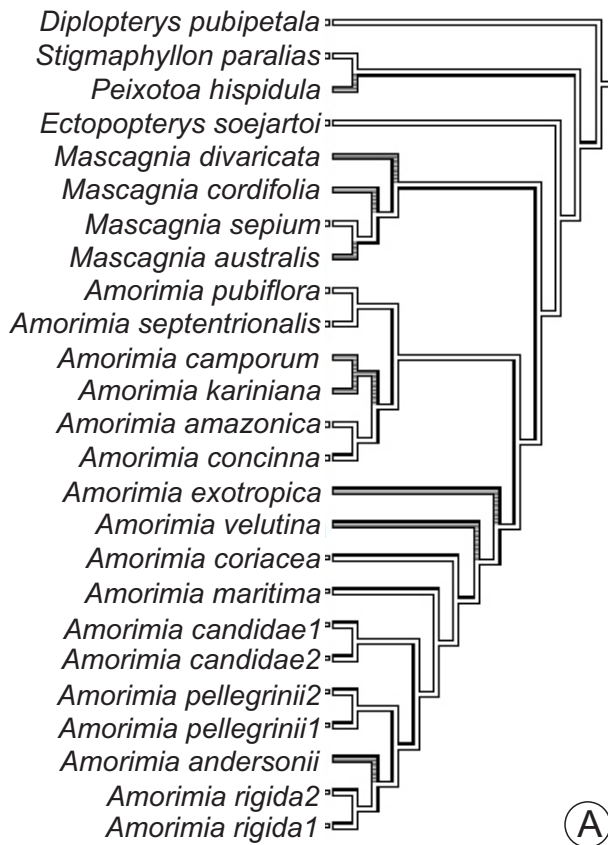


Figura S10. Árvore mostrando a evolução dos caracteres não informativos. A, caráter 41: epiderme com células mucilaginosas na face adaxial. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente. B, caráter 42: distribuição das células mucilaginosas na face adaxial. Em preto, estado 1: irregular. C, caráter 43: se células mucilaginosas tiverem distribuição irregular na face adaxial. Em branco, estado 0: presentes no semilimbo e ausentes sobre a nervura mediana e demais feixes. D, caráter 44: epiderme com células mucilaginosas na face abaxial. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente.

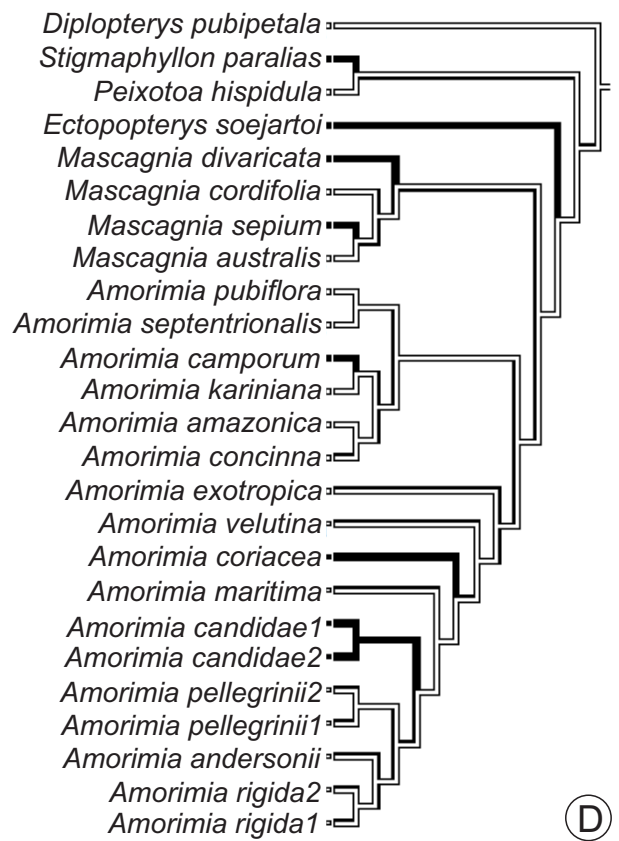
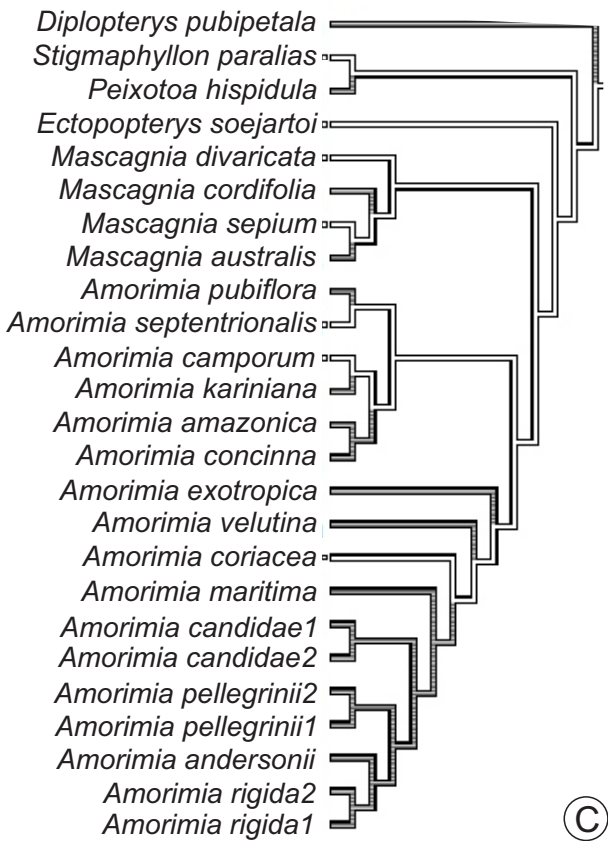
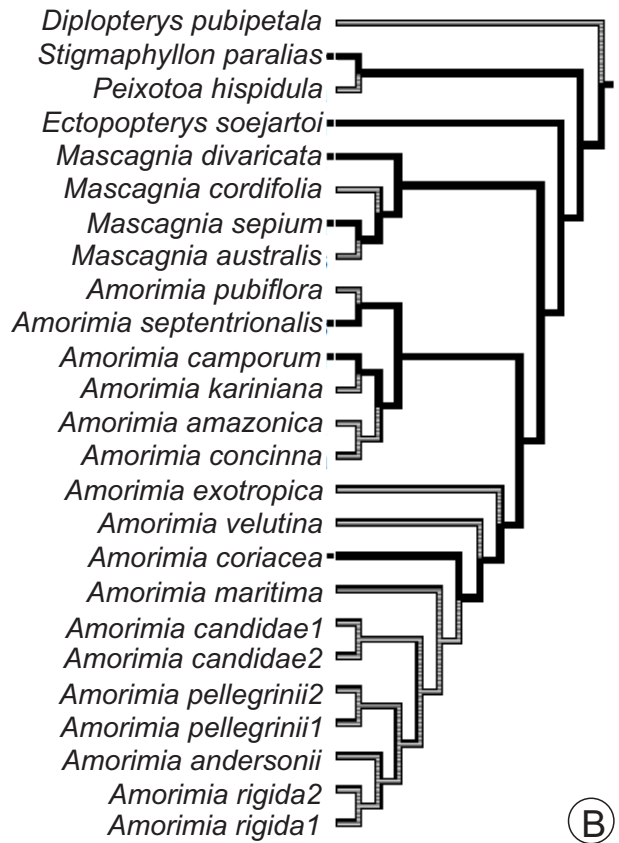
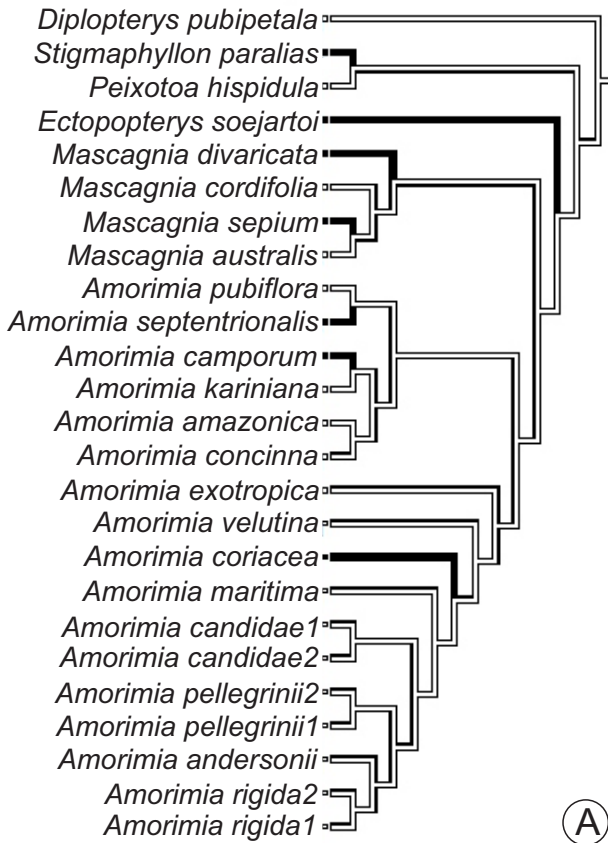


Figura S11. Árvore mostrando a evolução dos caracteres não informativos. A, caráter 45: distribuição das células mucilaginosas presentes na face abaxial. Em preto, estado 1: algumas células mucilaginosas. B, caráter 47: distribuição das células com compostos fenólicos na epiderme da face adaxial da lâmina foliar. Em branco, estado 0: todas as células epidérmicas; em preto, estado 1: algumas células epidérmicas. C, caráter 49: distribuição das células com compostos fenólicos na epiderme da face abaxial da lâmina foliar. Em branco, estado 0: todas as células epidérmicas; em preto, estado 1: algumas células epidérmicas. D, caráter 58: projeção de tecido fundamental em direção à face adaxial na região de nervura mediana. Em branco, estado 0: ausente; em preto, estado 1: presente.

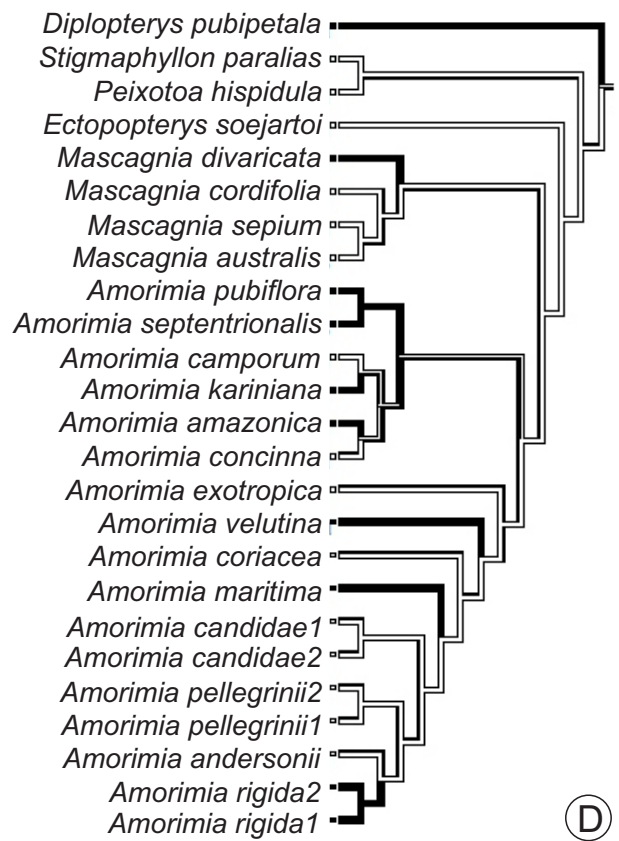
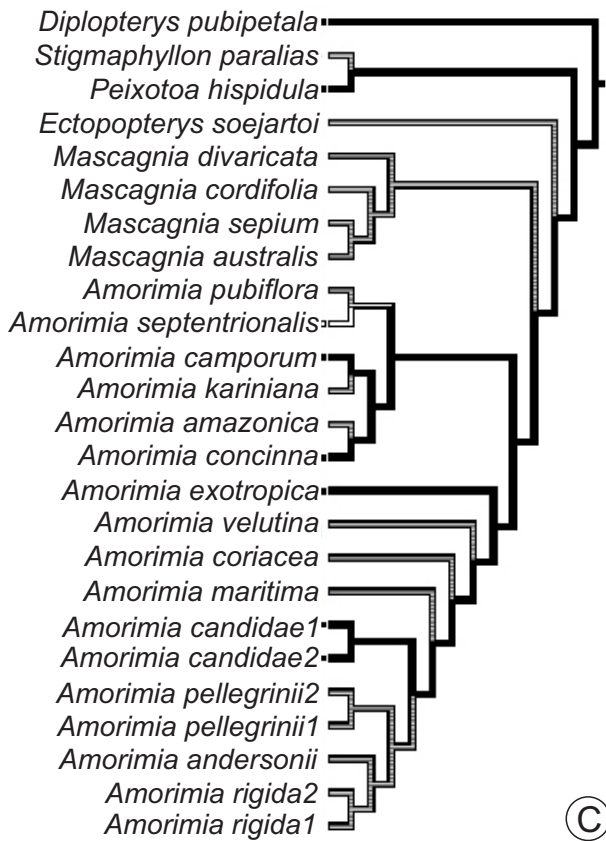
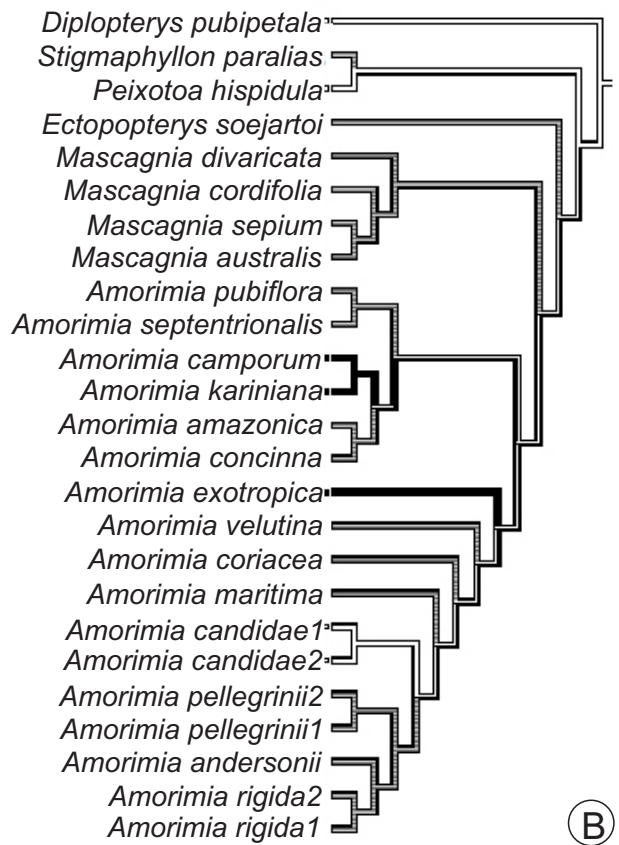
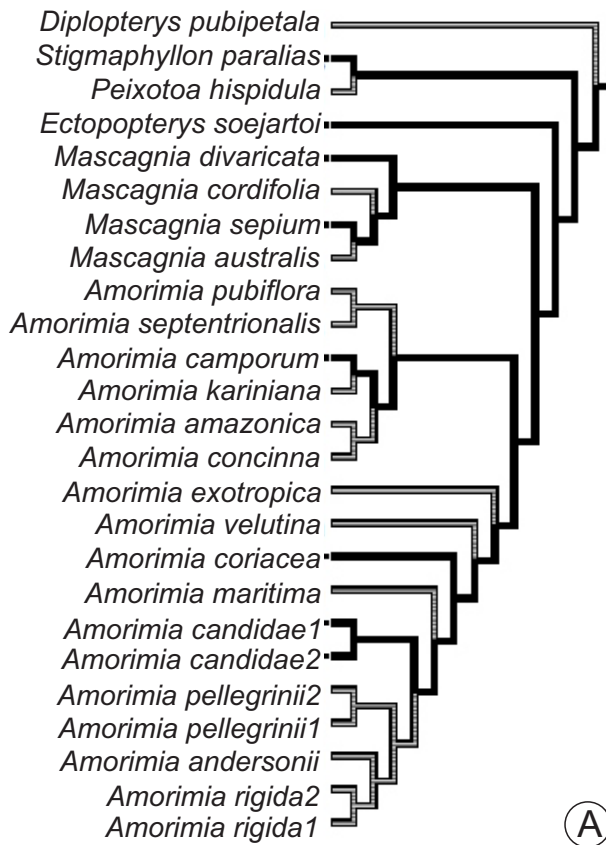


Figura S12. Árvore mostrando a evolução dos caracteres não informativos. A, caráter 70: disposição das fibras junto à unidade vascular principal. Em branco, estado 0: apenas abaxialmente; em preto, estado 1: apenas adaxialmente. B, caráter 71: ocorrência de idioblastos fenólicos junto à unidade vascular principal. Em branco, estado 0: ausente; em preto: estado 1: presente. C, caráter 72: disposição de idioblastos fenólicos junto à unidade vascular principal. Em branco, estado 0: junto ao floema; em preto, estado 1: junto ao xilema. D, caráter 74: disposição de células mucilaginosas próximas à unidade vascular principal. Em branco, estado 0: no polo floemático; em preto, estado de caráter 1: no polo xilemático.

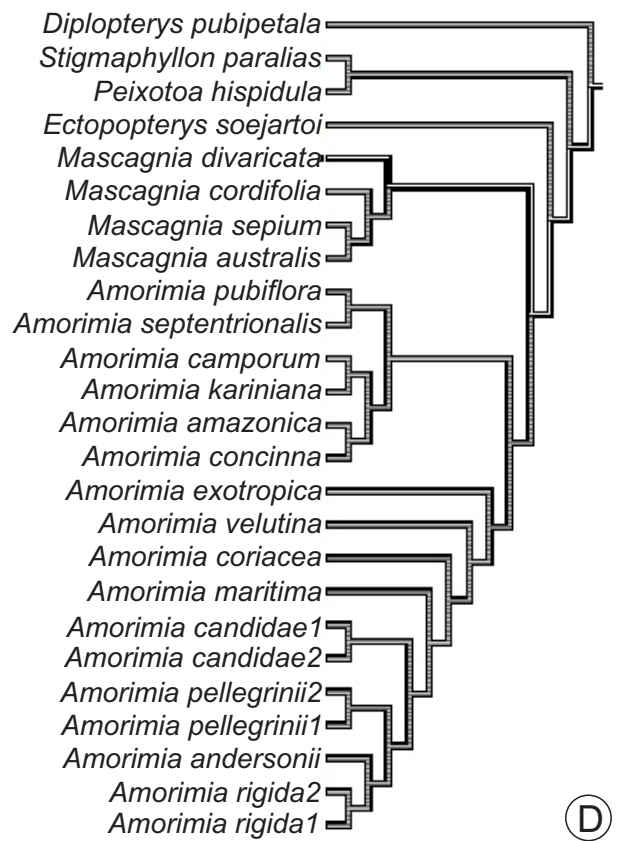
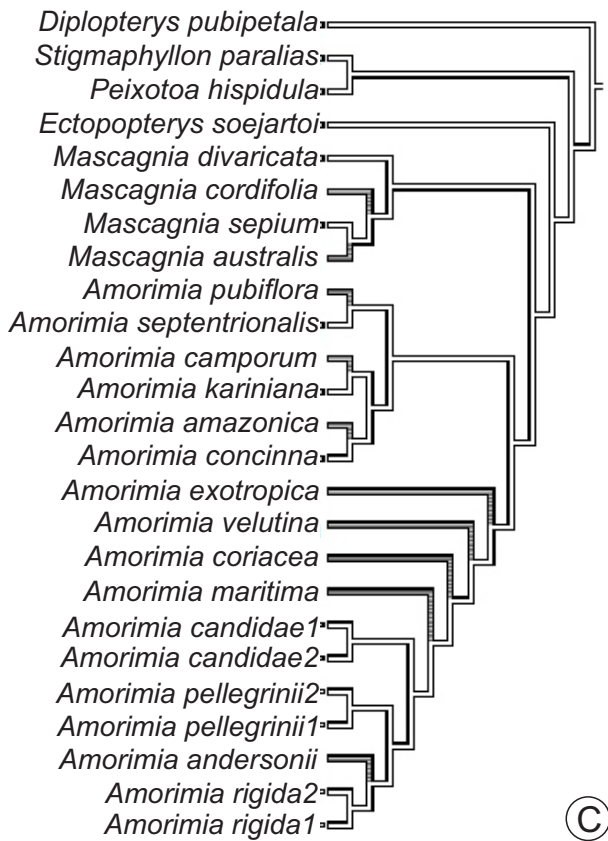
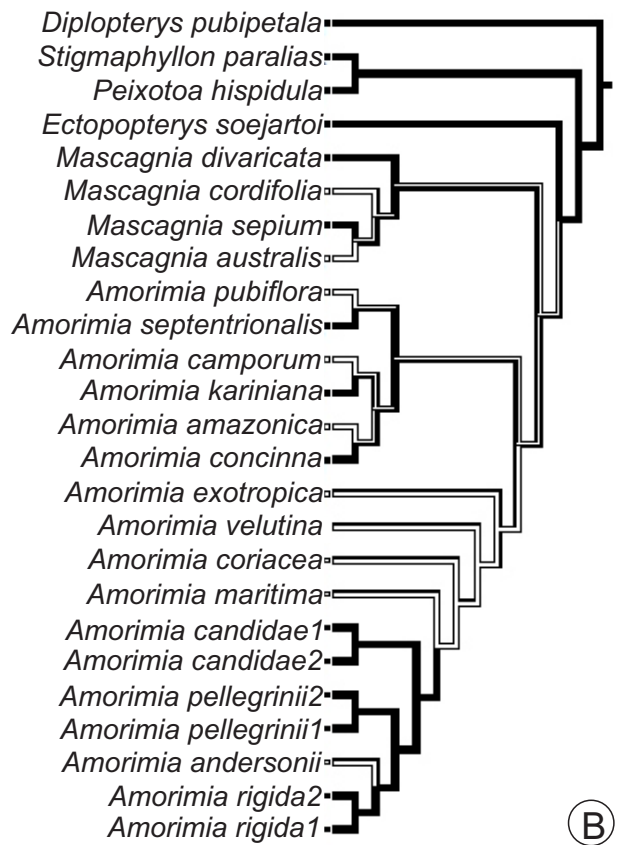
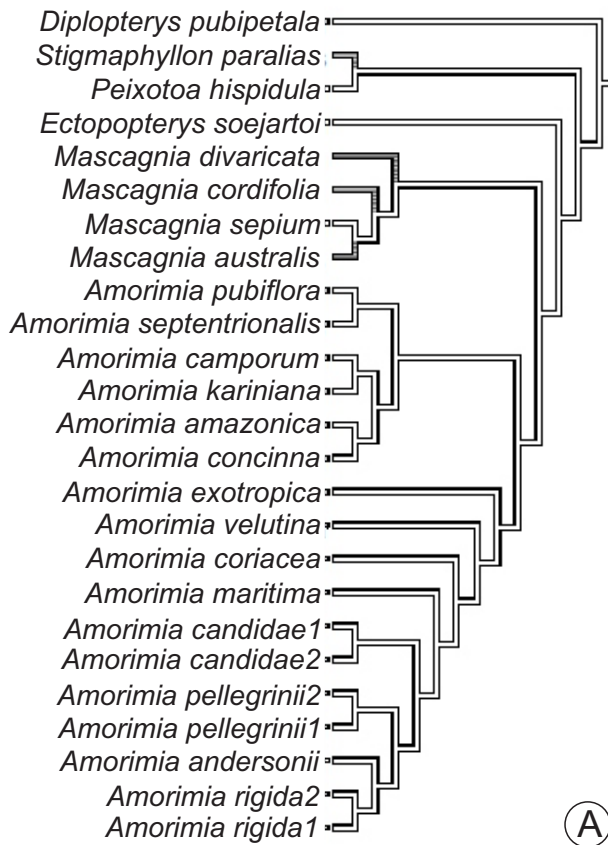
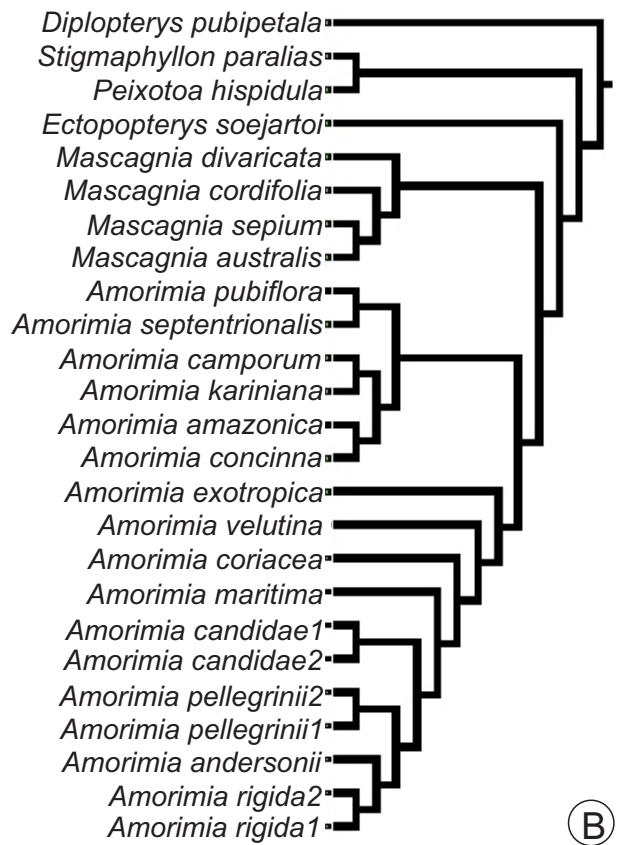
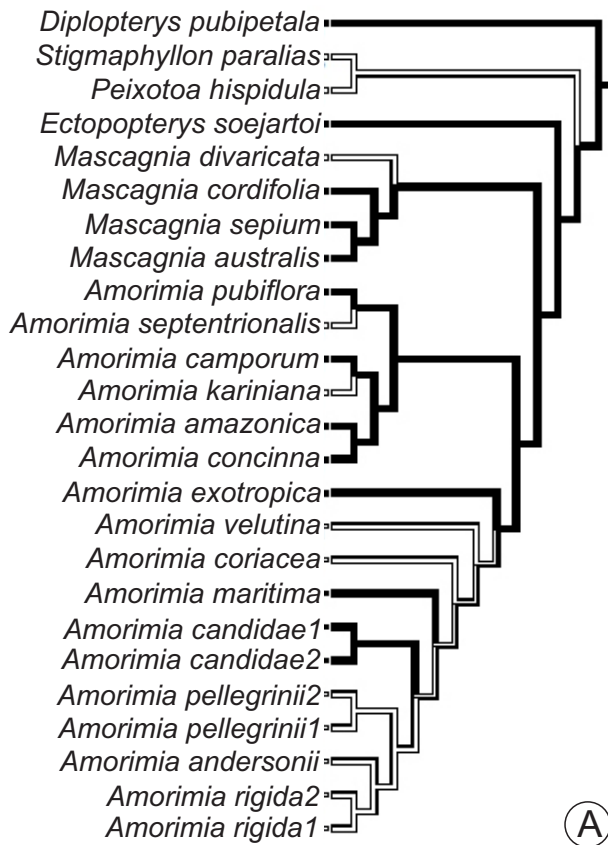


Figura S13. Árvore mostrando a evolução dos caracteres não informativos. A, caráter 88: formato de aréolas: Em branco, estado 0: predominantemente quadrangular; em preto, estado 1: irregular. B, caráter 89: quanto à vênula. Os três estados de caráter podem aparecer em uma mesma espécie. Em preto, estado 3: ramificada.



CAPITULO II



Amorimia candida
Foto: R.F. Almeida

Anatomia floral de *Amorimia* e gêneros relacionadas (Malpighiaceae): histórias reveladas pela vascularização de sépalas e carpelos

Ana Caroline Marques Pereira Mello¹ · Rafael Felipe de Almeida² · André Marcio Araújo Amorim³ · Denise Maria Trombert Oliveira¹

✉ Denise M.T. Oliveira

dmtoliveira@icb.ufmg.br

Telefone: 55 031 34094468

Fax: 55 031 34092671

¹ Universidade Federal de Minas Gerais, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Avenida Antonio Carlos, 6627, Pampulha, 31270-901, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil

² Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Av. Transnordestina s/n, 44036-900, Feira de Santana, Bahia, Brasil

³ Universidade Estadual de Santa Cruz Departamento de Ciências Biológicas, Rodovia Ilhéus-Itabuna, km 16, 45600-970, Ilhéus, Bahia, Brasil

Título resumido Anatomia floral de *Amorimia* (Malpighiaceae)

Resumo

As flores da família apresentam arquitetura muito homogênea, que tem sido relacionada à pressão de seleção exercida pelos visitantes florais. *Amorimia* é um gênero monofilético, pertencente à Malpighiaceae. Estudos de anatomia floral de *Amorimia* são inexistentes. Diante disto, este estudo analisou a anatomia e a vascularização floral das espécies de *Amorimia* e de grupos proximalmente relacionados, com o objetivo de responder as seguintes questões: 1) a anatomia e vascularização floral dessas Malpighiaceae acompanham a homogeneidade morfológica evidenciada nas flores? 2) Há, na anatomia e vascularização floral, caracteres diagnósticos, para gêneros, subgêneros ou espécies aqui amostrados? Ambas as respostas são relevantes para a compreensão das relações filogenéticas nesta importante família da complexa ordem Malpighiales. A anatomia das espécies de estudo se revelou bastante homogênea, assim como a morfologia. Alguns caracteres se destacaram e permitiram o reconhecimento de espécies como, por exemplo, a presença de células com conteúdo mucilaginoso em *Stigmaphyllon paralias*. Para a vascularização, observou-se que, mesmo havendo um padrão entre as espécies, a conformação de feixes ventrais de carpelos é um caráter importante para a compreensão do processo de fusão de feixes vasculares, além da vascularização de sépalas e glândulas, relevante para a compreensão do processo evolutivo na família e delimitação de espécies.

Palavras-chave: Anatomia floral, clado Malpighioide, Malpighiales, vascularização.

Introdução

Malpighiaceae é uma família que possui aproximadamente 1.300 espécies distribuídas em 77 gêneros (Davis e Anderson 2010). O hábito, tipos de fruto, morfologia polínica e número de cromossomos presentes na família são bastante diversos, mas as flores apresentam arquitetura muito homogênea, que tem sido relacionada à atração, orientação e recompensa aos visitantes florais (Vogel 1990). Esta evidente uniformidade floral pode ser resultante da pressão de seleção exercida pelos polinizadores especializados na coleta de óleos presentes nas glândulas calicinais (Anderson 1979).

Amorimia é um gênero monofilético (Davis e Anderson 2010), pertencente à Malpighiaceae, que foi recentemente segregado de *Mascagnia*, de acordo com o trabalho de Anderson (2006). Composto por 14 espécies, este gênero é estritamente sul-americano

(Anderson 2006; Almeida et al. 2016). Estudos de anatomia floral de *Amorimia* são inexistentes e mesmo em Malpighiaceae eles se resumem a menos de uma dezena. Dentre as referências encontradas, Lorenzo (1981) descreveu a vascularização floral de *Janusia guaranítica* (A.St.-Hil.) A.Juss. e Mamede (1993) estudou a anatomia de flores de *Camarea* A.St.-Hil. A anatomia das glândulas calicinais de *Diplopterys pubipetala* (A.Juss.) W.R.Anderson & C.Davis foi detalhada e descrita por Possobom et al. (2015). Souto (2011) analisou a anatomia floral de cinco espécies de quatro gêneros de Malpighiaceae. E, finalmente, a vascularização floral das espécies de *Janusia* A.Juss, *Mascagnia* (DC.) Bertero e *Tetrapteryx* A.Juss. foi descrita por Souto e Oliveira (2013).

Diante deste panorama, este estudo analisou a anatomia e a vascularização floral das espécies de *Amorimia* e de grupos proximalmente relacionados, com o objetivo de responder as seguintes questões: 1) a anatomia e vascularização floral dessas Malpighiaceae acompanham a homogeneidade morfológica evidenciada nas flores? 2) Há, na anatomia e vascularização floral, caracteres diagnósticos, para gêneros, subgêneros ou espécies aqui amostrados? Ambas as respostas são relevantes para a compreensão das relações filogenéticas nesta importante família da complexa ordem Malpighiales.

Material e Métodos

Material botânico

Para as análises anatômicas, exceto vascularização, foram selecionadas aleatoriamente duas espécies de *Amorimia* (*A. coriacea* e *A. pubiflora*), uma de cada das duas linhagens recuperadas por Anderson (2006) e por Almeida, R.F.; van den Berg, C. & Amorim, A.M.A, (in prep.) (Tabela 1, Fig. 1d, h). Analisaram-se ainda as espécies dos grupos proximalmente relacionados: *D. pubipetala*, *E. soejartoi*, *M. sepium*, *P. hispidula* e *S. paralias* (Tabela 1, Fig 2a–i).

Nas análises de vascularização, foram incluídas todas as 14 espécies de *Amorimia* (Tabela 1, Fig. 1a–k) e seis espécies distribuídas em cinco gêneros relacionados a *Amorimia* (Tabela 1, Fig 2a–i). *Amorimia camporum*, *A. concinna* e *A. kariniana* não foram ilustradas devido à falta de material fresco.

Botões florais próximos à antese, provenientes de três indivíduos de cada espécie, coletados em campo ou herborizados, foram processados e analisados, exceto para *Amorimia andersonii* (n=1), *Amorimia camporum* (n=1), *Amorimia kariniana* (n=1), *Amorimia pellegrinii* (n=2), *Mascagnia australis* (n=1), *Mascagnia sepium* (n=2) e *Ectopopteryx soejartoi* (n=2), para os quais houve restrição de disponibilidade de amostras.

Técnicas anatômicas

Os botões florais provenientes de exsicatas foram hidratados em água quente por cinco minutos e mantidos em hidróxido de potássio 2% por duas horas. Em seguida, foram lavados em água corrente por 24 horas, sendo a água trocada por três vezes nas duas primeiras horas e duas vezes na última hora, revertendo assim o processo de herborização de acordo com Smith e Smith (1942 modificado). Os botões florais foram, então, submetidos à desidratação em série gradual etflica, iniciada em etanol 10% e armazenados em etanol 70%. Amostras coletadas a fresco foram fixadas em formaldeído-ácido acético-álcool etílico 50% (Johansen 1940) imediatamente após a coleta, procedendo-se a uma passagem a vácuo. Após 48 horas na solução fixadora, o material foi desidratado até etanol 70% e armazenado.

Amostras provenientes de ambos os tratamentos foram incluídas em (2-hidroxietil)-metacrilato Leica[®] (Paiva et al. 2011). Foram confeccionadas lâminas com séries de secções transversais e longitudinais com 8 µm de espessura, obtidas em micrótomo rotativo Zeiss[®] Hyrax M40. As secções foram coradas com azul de toluidina a 0,05% em tampão de acetato pH 4,7 (O'Brien et al. 1964 modificado) e montadas com Entellan[®].

As secções foram analisadas e fotografadas em microscópio de luz Zeiss[®] Primo Star e em estereomicroscópio Zeiss Stemi 2000-C, ambos com câmera digital Canon[®] Power Shot A 650 acoplada. Diagramas ilustrativos da vascularização foram produzidos em programa de ilustração vetorial (Corel Draw[®] X6).

Reconstrução ancestral de caracteres

A evolução do caráter relativo a vascularização ventral foi mapeado, sob parcimônia, em árvore de consenso de maioria proveniente da filogenia molecular de *Amorimia*, inferida com base nos marcadores *ndhF* do DNA plastidial e ETS do DNA ribossômico usando métodos de inferência bayesiana e parcimônia (R.F. Almeida; C. van den Berg & A.M.A. Amorim, dados não publicados). O mapeamento foi feito, sob parcimônia, utilizando o programa Mesquite 3.03 (Maddison & Maddison, 2009).

Resultados

Anatomia floral

As flores das espécies estudadas são pentâmeras, zigomorfas, heteroclamídeas e monoclinas (Figs. 1, 2). O cálice é composto por cinco sépalas, sendo que as quatro sépalas

laterais apresentam um par de glândulas cada e uma sépala eglandular (Fig. 3a), exceto *Ectopopterys soejartoi* que não possui glândulas calicinais (Fig. 2b, c). Durante o processamento do material observou-se um indivíduo de *A. septentrionalis* com nove glândulas (Fig. 3b), os outros dois indivíduos seguiram o padrão de quatro pares de glândulas. A corola é composta por cinco pétalas unguiculadas (Figs. 3a, c). O androceu é composto por dez estames férteis que são conatos na base (Fig. 3a) e livres no ápice (Fig. 3c). A antera é biteca e tetraesporangiada (Fig. 3c) e os grãos de pólen são esféricos (Fig. 3d). O gineceu possui ovário súpero, tricarpelar, trilocular com um óvulo por lóculo (Fig. 3a). Os carpelos são conatos na base (Fig. 3a) com os três estiletos livres no ápice, ligados a um carpelo cada (Fig. 3c).

A anatomia floral de *Amorimia* e das demais Malpighiaceae estudadas será apresentada em relato único, estando às diferenças destacadas no texto, em negrito e compiladas na Tabela 2.

As sépalas podem apresentar tricomas em ambas as faces (Fig. 4a) **ou apenas na face abaxial** (Fig. 4b) e estômatos sempre abaxialmente (Fig. 4c). A epiderme é sempre uniestratificada, com células de parede delgada em todas as faces (Fig. 4a). **A face abaxial pode exibir células maiores** (Fig. 4a) **ou menores que a adaxial** (Fig. 4c), variando de cuboides a globoides em ambas as faces (Fig. 4a–c). **Células mucilaginosas podem estar ausentes** (Fig. 4a) **ou presentes na face abaxial** (Fig. 4b) e **células mucilaginosas e idioblastos fenólicos podem estar ausentes** (Fig. 4a) **ou presentes na face adaxial** (Fig. 4b). **O mesofilo pode apresentar uma a duas camadas de célula menores e justapostas, subjacentes à face adaxial da epiderme** (Fig. 4a), **ou não haver tal diferença** (Fig. 4b). As células de parênquima são maiores próximo à face adaxial e diminuem de tamanho em direção à face abaxial (Fig. 4a). **Idioblastos contendo drusas podem estar ausentes** (Fig. 4d) **ou presentes, neste caso dispersos pelo mesofilo** (Fig. 4a). **Idioblastos fenólicos podem estar ausentes** (Fig. 4c) **ou presentes, quando se mostram dispersos pelo mesofilo** (Fig. 4b). **Células mucilaginosas podem estar ausentes** (Fig. 4a, c) **ou presentes, podendo ser vistos pelo mesofilo** (Fig. b, d). Feixes vasculares colaterais estão dispostos em uma faixa central do mesofilo (Fig. 4a).

Na glândula a epiderme é uniestratificada, com células em paliçada e parede delgada (Fig. 4e, f). O mesofilo apresenta duas a três camadas de células menores e mais justapostas que as células das camadas adjacentes, subjacentes à epiderme (Fig. 4e, f), **nas quais conteúdo fenólico pode estar presente** (Fig. 4f) **ou ausente** (Fig. 4e). **Idioblastos contendo**

fenólicos podem estar ausentes (Fig. 4e) ou presentes, ocorrendo dispersos pelo mesofilo (Fig. 4f). Vários feixes vasculares colaterais são observados no mesofilo (Fig. 4e).

As pétalas podem apresentar tricomas na face abaxial (Fig. 4G) ou ainda serem glabras (Fig. 4h, i). A epiderme é unisseriada, com células cuboides a globoides, e parede celular delgada (Fig. 4g, h) **com (Fig. 4i) ou sem (Fig. 4g) conteúdo fenólico** em algumas células. **Células mucilaginosas podem estar presentes (Fig. 4i) ou ausentes na epiderme (Fig. 4g).** **As células epidérmicas podem ser menores próximas à unha e maiores no limbo (Fig. 4g) ou terem tamanhos semelhantes (Fig. 4h).** **As células epidérmicas da unha podem ser maiores na face adaxial e menores abaxialmente (Fig. 4i) ou apresentarem tamanhos semelhantes (Fig. 4h).** As células epidérmicas do limbo da pétala possuem tamanho semelhante em ambas as faces (Fig. 4g–h). **Na unha, o mesofilo pode possuir células menores na face adaxial, que mostram maior tamanho em direção à face abaxial (Fig. 4g–i) ou podem ser menores na periferia e maiores no centro (Fig. 3e).** O mesofilo do limbo possui células de tamanho semelhante (Fig. 4g, h). **Idioblastos fenólicos podem estar ausentes (Fig. 3e) ou presentes, sempre dispersos pelo mesofilo (Fig. 4i).** **Células mucilaginosas podem estar ausentes (Fig. 4g, h) ou presentes e dispersas no mesofilo (Fig. 4i).** Um feixe vascular central, organizado em arco aberto, está presente na unha, e vários pequenos feixes vasculares são vistos ao longo do limbo (Fig. 4g).

Nos estames, filetes apresentam epiderme unisseriada com células levemente em paliçada (Fig. 5a) **com (Fig. 5b) ou sem conteúdo fenólico (Fig. 5a).** No conectivo, a epiderme tem células cuboides, grandes como as do mesofilo (Fig. 5d), **com (Fig. 5c) ou sem (Fig. 5d) conteúdo fenólico nas células epidérmicas (Fig. 5C).** No filete, o parênquima apresenta células de tamanho variável (Fig. 5a) com **idioblastos fenólicos presentes e dispersos no mesofilo (Fig. 5b) ou ausentes (Fig. 5a).** No conectivo, o mesofilo possui células de tamanho variável, agrupadas em 10 a 14 camadas de parênquima (Fig. 5d, e). **Idioblastos contendo drusas estão presentes e dispersos no mesofilo (Fig. 5e) ou ausentes (Fig. 5d).** **Idioblastos contendo substâncias fenólicas podem estar ausentes (Fig. 5d) ou presentes, ocasião em que estão dispersos no mesofilo (Fig. 5c).** Os microsporângios (sacos polínicos) estão em estágio final de maturação. A epiderme possui células de tamanhos variados (Fig. 5d, e). O endotécio é facilmente reconhecido pelo espessamento filiforme e posição subjacente à epiderme (Fig. 5e). Na fase analisada, as camadas médias e o tapete já foram absorvidos ou rompidos (Fig. 5c–e). Os grãos de pólen são esféricos (Fig. 5d, e). Um feixe vascular colateral está presente no conectivo (Fig. 5c–e).

O ovário pode ser tricomatoso (Fig. 5f) **ou glabro** (Fig. 5g). A epiderme externa possui células cuboides e homogêneas em tamanho (Fig. 5h), **com** (Fig. 5i) **ou sem** (Fig. 5h) **conteúdo fenólico**. A epiderme interna possui alongamento periclinal em alguns pontos (Fig. 5h) e **conteúdo fenólico pode estar presente** (Fig. 5f) **ou ausente** (Fig. 5h) **em algumas células**. O mesofilo mostra células parenquimáticas de tamanho variado e justapostas (Fig. 5i). Subjacente à epiderme interna, de uma a quatro camadas alongadas periclinalmente podem estar presentes, acompanhando a epiderme (Fig. 5h). **Idioblastos fenólicos podem estar presentes e, dispersos por todo o ovário** (Fig. 5g) **ou ausentes** (Fig. 5H). **Idioblastos contendo drusas podem estar ausentes** (Fig. 5f) **ou presentes, neste caso dispersos pelo mesofilo** (Fig. 5g). Feixes colaterais ocorrem nas laterais e na região ventral do lóculo (Fig. 5f, g, i). Somente um óvulo está presente por carpelo (Fig. 5f–i).

Vascularização floral

O estudo da vascularização de todas as espécies deste trabalho revela um padrão estrutural típico para o cálice, corola e androceu. Quanto ao gineceu, três variações foram observadas na região ventral, as quais serão detalhadas a seguir.

Nos ovários, a vascularização foi analisada em secções da região mediana, proximalmente à emissão dos traços para óvulos. *Amorimia kariniana* não foi incluída na análise do gineceu, pois os materiais disponíveis não possibilitaram a observação adequada da estrutura.

A base do receptáculo é organizada em um sifonostelo (Fig. 6a). Ao longo do receptáculo, as glândulas projetam-se e são livres na base; nesta altura, inicia-se a individualização de unidades vasculares e cinco traços começam a se destacar (Fig. 6b). As glândulas apresentam vascularização independente e são adnatas às sépalas, sendo um par de glândulas por sépala, exceto a sépala anterior que é eglândular, totalizando oito glândulas (Fig. 6c). Os cinco traços que se destacaram inicialmente, nesta altura, migram para a periferia em direção as sépalas em formação. Um pouco mais internamente, cinco complexos vasculares são individualizados entre os que se separaram inicialmente (Fig. 6c). À medida que os traços externos migram em direção as sépalas, os cinco complexos relatados anteriormente ultrapassam os traços do círculo externo. A partir de cada um desses complexos, serão emitidos dois traços que migram em direção às laterais de sépalas adjacentes, próximo às glândulas (Fig. 6d), e um traço que continuará sem desviar a posição; que irriga uma pétala (Fig. 6e). Todas as sépalas irão receber dois feixes laterais que chegam na direção das glândulas, cada um desse feixes proveniente de complexos adjacentes.

Concomitantemente, os traços que ficaram no círculo interno se dividem novamente e mais 10 traços são emitidos, ocupando o local em que posteriormente, será formado o tubo estaminal. Os primeiros cinco traços emitidos na base do pedúnculo chegam à sépala, totalizam-se três feixes (dois laterais e um mediano) em cada sépala, os quais ramificam-se distalmente (Fig. 6e–f). A esta altura, é possível observar o início da individualização entre tubo o estaminal e o gineceu, cujo ovário inicia a individualização de três lóculos. Quando os lóculos estão visíveis, é possível distinguir dois traços, migrando para cada uma dessas regiões. Estes traços posicionam-se lateralmente aos lóculos, totalizando dois feixes laterais em cada carpelo. A vascularização restante organiza-se em três complexos, localizados no centro do botão floral, em posição intercarpelar (Fig. 6g). Cada um destes complexos divide-se em dois traços e cada um deles migra para a região ventral de carpelos adjacentes. Portanto, a vascularização ventral de cada carpelo é formada por dois feixes provenientes de complexos adjacentes (Fig. 6h).

Entre as espécies amostradas, verifica-se que os feixes ventrais podem apresentar três diferentes condições, observando-se a região mediana do ovário, proximal à inserção do óvulo: 1) permanecem como dois feixes separados, porém próximos (Fig. 7a, b); 2) fundem-se parcialmente, formando um feixe achatado (Fig. 7c, d); 3) fundem-se completamente, formando um feixe cilíndrico (Fig. 7e, f).

Os feixes ventrais vascularizam os óvulos logo acima da região mediana, altura na qual os verticilos estéreis e tubo estaminal iniciam sua individualização, à qual se segue a individualização dos estames (Fig. 6i). Os feixes das sépalas e os das pétalas ramificam-se várias vezes, irrigando toda a largura das peças. As anteras, agora se mostram completamente individualizadas. Os três estiletos individualizam-se, cada um sendo vascularizado pelos dois feixes laterais do ovário correspondente (Fig. 6j). Não foi observado feixe dorsal diferenciado em nenhuma das amostras, apenas um conjunto de células procambiais dorsalmente dispostos.

A primeira configuração descrita acima para feixes ventrais (dois feixes que permanecem separados, embora próximos) (Fig. 7a, b) foi observada em *A. amazonica* e *A. camporum*. A segunda configuração (feixes parcialmente fundidos, formando um feixe achatado) (Fig. 7c, d) foi descrita em: *A. concinna*, *A. exotropa*, *A. maritima*, *A. pubiflora*, *A. rigida*, *A. septentrionalis*, *A. velutina*, *Diplopterys pubipetala*, *Ectopopterys soejartoi* e *Stigmaphyllon paralias*. A terceira configuração (feixes fundidos em um feixe cilíndrico) (Fig. 7e, f) foi registrada em *A. candidae*, *A. coriacea*, *A. pellegrinii*, *A. andersonii*, *Mascagnia australis*, *M. sepium* e *Peixotoa hispidula*. A evolução deste estado de caráter foi mapeada e apresentada na Figura 8.

Ectopopterys soejartoi, única espécie eglandular do grupo de estudo, apresenta o mesmo padrão de vascularização descrito para as demais espécies. Os complexos vasculares que se dividem para irrigar as laterais de sépalas exibem o mesmo padrão daquelas que apresentam glândulas.

Discussão

Anatomia floral

O padrão morfológico descrito neste trabalho está de acordo com o descrito por Anderson (1979) para a família. Anderson (2006) afirma que em *Amorimia* é possível encontrar uma ou duas glândulas pequenas na sépala que deveria ser eglandular, como corroborado neste trabalho para um indivíduo de *A. septentrionalis*, mas que esta é uma condição rara no gênero. Carvalho et al. (2005) avaliaram uma população inteira de *Stigmaphyllon paralias* e descreveram cálice com oito, nove e dez glândulas, com diferenças de número inclusive entre flores de mesmo indivíduo. Possobom et al. (2015) descreveram uma variação de sete a dez glândulas para espécies de *Diplopterys pubipetala*. Outros autores também relataram variações no número de glândulas calicinais em uma mesma espécie, como Vogel (1990), Teixeira e Machado (2000) e Costa et al. (2006).

O estudo da anatomia das espécies selecionadas revelou algumas diferenças que podem ser usadas na determinação de certas espécies ou grupos. Na sépala, a epiderme mostra-se relativamente homogênea, porém a presença de tricomas nas faces adaxial e abaxial separa as *Amorimia* e *Mascagnia sepium* das demais espécies dos grupos proximalmente relacionados que apresentam tricomas apenas abaxiais. A presença de células epidérmicas abaxiais maiores que adaxiais, registrada para todas as espécies exceto *M. sepium*, parece promissora para *Mascagnia*, visto que o caráter também foi descrito por Souto (2011) para *Janusia mediterranea* e *J. occhionii* embora ocorrente também em *Mascagnia cordifolia*. A presença de células com conteúdo fenólico e células mucilaginosas foi um estado útil para o reconhecimento de *S. paralias*. A ocorrência de camadas adaxiais diferenciadas nas sépalas das espécies estudadas, exceto em *E. soejartoi* e *S. paralias*, também foi descrita por Souto (2011) para espécies de *Janusia*, nos quais esta camada tem aspecto colenquimatoso. A presença de drusas foi observada em todas as espécies, exceto *D. pubipetala* e *E. soejartoi*, assim como, células fenólicas estiveram presentes apenas em *D. pubipetala*, *S. paralias* e *A. pubiflora*, sendo este único caráter visto na sépala que a diferencia de *A. coriacea*. Por fim, células mucilaginosas só foram observadas no mesofilo das sépalas de *E. soejartoi* e *S. paralias*. A presença de células mucilaginosas tanto na epiderme quanto no mesofilo da

sépala, e nas folhas (Mello et al. Capítulo I, neste volume) de *S. paralias* indica que esta estrutura é um caráter diagnóstico da espécie.

Nas glândulas, diferenças entre as espécies são escassas, como já registrado em *Camarea affinis* St.-Hil (Mamede 1993), *Diplopterys pubipetala* (Possobom et al. 2015), *Mascagnia cordifolia* e *Tetrapteryx chamaecerasifolia* (Souto 2011). Neste trabalho, a única diferenciação é a ausência de células fenólicas em *M. sepium* e *P. hispidula*, mas como Souto (2011) relatou a presença de idioblastos fenólicos para todas as espécies de Malpighiaceae por ela estudadas, incluindo *Mascagnia cordifolia*, o caráter não é conservado em *Mascagnia*.

No que diz respeito às características anatômicas das pétalas, há maior variação nos caracteres analisados. Os caracteres relacionados à epiderme variaram mesmo entre as *Amorimia*, não sendo, portanto relevante para o agrupamento destas espécies. No entanto, mostrou-se importante na identificação das espécies do grupo aqui estudado. Dentre esses caracteres, destacaram espécies que possuem tricomas e espécies de pétalas glabras. Souto (2011) também relatou a variação anatômica em pétalas das espécies estudadas, interpretando que caracteres tão variáveis não possuem valor taxonômico, mas podem refletir adaptações relacionadas à atração de polinizadores ou ao meio em que as plantas estão inseridas.

Como esperado, as variações na epiderme de estames são raras. No filete, células com fenólicos, foram observadas apenas na epiderme de *A. pubiflora*, *M. sepium* e *P. hispidula*, ou seja, o caráter variou inclusive entre espécies do mesmo gênero. Variação específica foi reconhecida em, *A. pubiflora*, única espécie com células fenólicas na antera. *Amorimia coriaceae*, *A. pubiflora* e *E. soejartoi* foram as únicas espécies em que drusas foram reconhecidas nos estames.

No ovário, a presença de tricomas é um caráter promissor para futuros estudos. *Diplopterys pubipetala* e *Stigmaphyllon paralias*, que são as espécies mais distantes filogeneticamente de *Amorimia* de acordo coma filogenia publicada por Davis e Anderson (2010), possuem ovário glabro enquanto as demais apresentaram ovário tricomatoso. Souto (2011) relatou ovário tricomatoso para as *Janusia* estudadas e para *Mascagnia cordifolia* bem como ovário glabro para *Camarea linearifolia*.

Ectopopteryx soejartoi não possui células fenólicas nas sépalas, em nenhuma estrutura dos estames, e no ovário, caráter comum as outras espécies, indicando aspecto importante para a identificação da mesma. As demais espécies apresentam a situação mais frequente, pois observam-se células fenólicas em outros verticilos além das pétalas.

Vascularização Floral

Puri (1951) descreveu um padrão geral de vascularização floral, no qual cada sépala receberia três traços individuais, um mediano e dois laterais e cada pétala receberia um traço cada. Para os estames, também foi descrito um traço para cada, condição encontrada neste trabalho. Para o ovário, seria emitido um traço dorsal seguido por dois traços ventrais por carpelo. Nas análises deste trabalho, as sépalas receberam três traços, porém apenas o mediano foi emitido individualmente. Os traços laterais provieram de um complexo sépalas-pétalas, situação descrita por Puri (1951) como comum em casos de redução numérica de traços por adnação. Adnação de natureza similar também foi relatada por Souto e Oliveira (2013) em *Janusia occhionii* W.R. Anderson e pode ser subamostrada em Malpighiaceae em função do pequeno número de espécies detalhadas, e descritas quanto à vascularização floral.

Um dos aspectos que merece atenção é a vascularização das glândulas calicinais, que fornece dados para a compreensão do grupo e da família. Neste trabalho, registrou-se que a sépala eglandular, assim como as demais, recebe os traços das sépalas adjacentes, corroborando o observado por Souto e Oliveira (2013) em espécies de *Janusia* e *Tetrapteryx* estudadas. Durante o processo evolutivo, é comum ocorrer a fusão externa dos órgãos, em seguida a fusão dos tecidos imediatamente internos e, por fim, a fusão vascular, sendo este o último passo evolutivo de redução (Puri 1951; Fahn 1990). Souto e Oliveira (2013) relataram a possibilidade do ancestral de *Mascagnia* apresentar cinco pares de glândulas e que o par da sépala eglandular tenha sido perdido durante o processo evolutivo. De fato, esta sugestão procede, visto que, nas coletas de indivíduos de *Amorimia*, encontraram-se flores com quatro pares de glândulas regularmente, embora uma amostra tenha mostrado quatro pares típicos e mais uma glândula menor na sépala que seria eglandular de *Amorimia septentrionalis*. É interessante ressaltar que a vascularização desta amostra não apresentou nenhuma diferença para as demais, reforçando a condição conservativa do sistema vascular, já referida por Puri (1951).

Outro resultado obtido neste trabalho foi a descrição da vascularização de *Ectopopteryx soejartoi*. Anderson (1979) afirmou que a perda das glândulas calicinais em Malpighiaceae tropicais é uma condição derivada. Segundo o autor as únicas recompensas florais oferecidas pelas flores da família são óleo e pólen, de modo que a perda das glândulas pode ter sido selecionada por abelhas coletoras de pólen ou até mesmo vespas. O gênero *Lasiocarpus* Liebm. por exemplo, é eglandular e visitado apenas por vespas. Anderson (2007) publicou extensa revisão sobre o gênero *Galphimia* Cav., em que a maior parte das espécies não apresentam glândulas calicinais; nas que apresentam, estas glândulas são bem reduzidas e

assemelham-se às glândulas foliares. Estas espécies eglandulares de *Galphimia* possuem zigomorfia reduzida e anteras grandes que reforçam a síndrome de polinização na qual o pólen é a recompensa (Anderson 1979, Anderson 2007). Portanto, o resultado obtido para *Ectopopterys soejartoi* constitui uma comprovação da perda das glândulas como caráter secundário e enfatiza a vascularização como a característica anatômica mais conservada no processo evolutivo. Estas observações evidenciam que o processo de perda das glândulas calicinais está em curso na história dessas Malpighiaceae.

Na vascularização do gineceu, três condições diferentes para os feixes ventrais foram observadas. Não foi observada emissão de feixe dorsal, mas, na região dorsal, foi possível identificar um conjunto de células meristemáticas. Souto e Oliveira (2013) relataram situação similar para todas as espécies estudadas e consideraram que esse conjunto de células meristemáticas são provenientes do meristema fundamental e do procâmbio e que formarão as alas dos frutos, justificando a ausência de feixe vascular dorsal diferenciado. Como todas as espécies estudadas neste trabalho também formam frutos alados, interpretação semelhante pode ser feita. Em relação aos feixes ventrais, os três complexos intercarpelares que se dividem formando seis feixes ventrais também foram observados por Souto e Oliveira (2013), porém as autoras descreveram apenas uma condição para a vascularização ventral: feixes ventrais por carpelo, que se fundem para formar um feixe ventral por unidade. Neste trabalho, observamos três condições ventrais, feixes livres, parcialmente fundidos ou completamente fundidos em uma só unidade. Segundo Fahn (1990), quando uma grande parte do carpelo é dobrado com placentação axial, os feixes ventrais ocupam a região central do ovário, podendo se fundir a partir da base ou mais apicalmente, além de poderem ser fundidos ao longo do carpelo ou apenas em parte dele. Neste trabalho, todas as espécies mostram feixes ventrais não fundidos na base. Em todas elas seis traços ventrais são emitidos, dois por carpelo, e ao longo do gineceu, ocorreu ou não o processo de fusão, que pode ser parcial ou total, permitindo o acompanhamento do status evolutivo das espécies do grupo de estudo quanto à fusão dos feixes. Apenas no gênero *Amorimia*, foi possível observar feixes que continuam separados até a vascularização do óvulo. Observando-se a Fig. 8, é possível notar a distribuição das configurações entre as espécies estudadas, caráter promissor para Malpighiaceae e para Malpighiales como um todo.

A anatomia das espécies estudadas é heterogênea, o oposto da morfologia, que é bastante homogênea. Sendo assim, seria interessante que caracteres anatômicos fossem estudados de forma mais abrangente, em distintos grupos de Malpighiaceae, para um melhor levantamento daqueles caracteres que possam ser relevantes para o reconhecimento do maior

número possível de táxons. Quanto à vascularização, observou-se que, mesmo sendo similar entre as espécies, é um conjunto de caracteres importante para a compreensão do processo evolutivo na família e para a delimitação de espécies, destacando-se a vascularização de sépalas, das glândulas e dos carpelos. Para a vascularização de sépalas e glândulas, seriam interessantes novas análises incluindo espécies eglandulares e espécies com número variável de glândulas, para que se possa acompanhar com se dá o processo de perda das glândulas calicinais em Malpighiaceae.

Agradecimentos Gostaríamos de agradecer a D.C. Daily, F. Michelangeli, M.O.O. Pellegrini, A. Gava, P.H. Dettman, E. Moleta, M. Alvez, L.C. Marinho, D.D. Soejartoi, A. Francener, pelas fotos cedidas das plantas estudadas. À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), Brasil, pela bolsa de mestrado concedida a ACMPM. À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB), Brasil, pela bolsa de doutorado de RFA. Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), Brasil, pelas bolsas de produtividade em pesquisa de DMTO (processo 308117/2014-0) e de AMAA (processo 306992/2012-4). O trabalho de campo foi apoiado pela CAPES, no projeto Re flora Malpighiales (processo 563548/2010-0) e pelo CNPq, no projeto Universal Malpighiales (processo 486079/2013-9).

Conformidade com padrões éticos.

Conflito de interesses Os autores declaram não ter conflitos de interesses.

Declaração ética Os autores cumpriram todas as regras da revista seguindo as diretrizes da COPE; Todos os autores contribuíram e aprovaram o manuscrito final.

Referências

- Almeida RF, van den Berg C, Amorim AMA (2016) Untangling the *Amorimia rigida* complex, a puzzling group of lianescent Malpighiaceae from Eastern Brazil. *Phytotaxa* 284: 1–23.
- Anderson C (2007) Revision of *Galphimia* (Malpighiaceae). *Contr. Univ. Michigan Herb* 25: 1–82.
- Anderson WR (1979) Floral conservatism in Neotropical Malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219–223.
- Anderson WR (2006) Eight segregates from the Neotropical genus *Mascagnia* (Malpighiaceae). *Novon* 16: 168–204.

- Carvalho PD, Borba EL, Lucchese AM (2005) Variação no número de glândulas e produção de óleo em flores de *Stigmaphyllon paralias* A. Juss. (Malpighiaceae). *Acta Bot. Bras.* 19 (2): 209–214.
- Costa CNB, Costa JAS, Ramalho M (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Rev. Bras. Bot.* 29: 103–114.
- Davis CC, Anderson WR (2010) A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. *Am. J. Bot.* 97: 2031–2048.
- Fahn A (1990) *Plant Anatomy*. Pergamon Press, New York, 588 pp.
- Johansen DA (1940) *Plant microtechnique*. McGraw-Hill Book, New York, 523 pp.
- Lorenzo E (1981) Sobre la inflorescencia, morfologia floral y embriologia de *Janusia guaranítica* (Malpighiaceae). *Kurtziana* 14: 101–124.
- Maddison WP, Maddison DR (2009) A modular system for evolutionary analysis, version 3.0.
- Mamede MCH (1993) Estudo comparativo de flores casmógamas e cleistógamas e de frutos de *Camarea affinis* St. Hil. (Malpighiaceae). *Acta Bot. Bras.* 7: 21–31
- O'Brien TP, Feder N, McCully ME (1964) Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. *Protoplasma* 59: 368–373.
- Paiva EAS, Pinho SZ, Oliveira DMT (2011) Large plant samples: how to process for GMA embedding? In: Chiarini-Garcia H and Melo RCN (Eds.), *Methods in Molecular Biology*, v.689. Light microscopy: methods and protocols. New York, Springer/Humana Press. p.37–49.
- Possobom CCF, Guimarães E, Machado SR (2015) Structure and secretion mechanisms of floral glands in *Diplopterys pubipetala* (Malpighiaceae), a Neotropical species. *Flora* 211: 26–39.
- Puri V (1951) The role of floral anatomy in the solution of morphological problems. *Bot. Rev* 17: 471–553.
- Smith FH and Smith EC (1942) Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. *Am. J. Bot.* 29: 464–471.
- Souto LS (2011) Anatomia floral comparada de cinco espécies de Malpighiaceae. Ph.D. thesis. São Paulo State University, Botucatu, São Paulo, Brazil.
- Souto LS, Oliveira DMT (2013) Evaluation of the floral vasculature of the *Janusia*, *Mascagnia* and *Tetrapterys* species as a tool to explain the decrease of floral organs in Malpighiaceae. *Flora* 208: 351–359.
- Teixeira LAG, Machado IC (2000) Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericeae* DC (Malpighiaceae). *Acta. bot.bras* 14 (3): 347–357.
- Vogel S (1990) History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Mem. New York Bot. Gard* 55: 130–142.

TABELA

Tabela 1. Espécies analisadas neste estudo. Espécies marcadas com (*) foram coletadas em campo.

Espécies	Coletor/Herbário
<i>Amorimia amazonica</i> (Nied.) W.R.Anderson	R.B Foster 11965 (INPA); P. Acevedo - Rdgz (US); Roy F. Steinbach (NY)
<i>Amorimia andersonii</i> R.F.Almeida	L.C. Marinho 676 (CEPEC)
<i>Amorimia camporum</i> W.R.Anderson	G. Klug 4259 (NY)
<i>Amorimia candidae</i> R.F.Almeida	E. Melo 8557 (HUEFS); H.H.S. Moura 3 (HUEFS); *Marques, A.C. 13 (BHCB)
<i>Amorimia concinna</i> (C.V.Morton) W.R.Anderson	R. Romero-Castaneda 9292/ 9252/ 9646 (NY)
<i>Amorimia coriacea</i> (Griseb.) R.F.Almeida	P.R.C. Farág 309 (HUEFS); J.G. Jardim 4228 (HUEFS); D. Fernandes
<i>Amorimia exotropa</i> (Griseb.) W.R.Anderson	R.F Almeida 549 (HUEFS); A. Krapovickas, C. L. Cristóbal 39599 (MO); G. Hatschbach 18685 (MO)
<i>Amorimia kariniana</i> W.R.Anderson	Oscar Haught s/n (NY)
<i>Amorimia maritima</i> (A. Juss.) W.R.Anderson	Barros, P.H.D. 160 (HUEFS); H.C de Lima 2877 (CEPEC); L.A Mattos Silva 3136 (NY)
<i>Amorimia pellegrinii</i> R.F.Almeida	*Marques, A.C. 15/ 16 (BHCB)
<i>Amorimia pubiflora</i> (A. Juss.) W.R.Anderson	Pott; V.J Pott 13270 (HUEFS); Mendes, P.T. s/n (HUEFS); Arbocz, G. 656 (HUEFS)
<i>Amorimia rigida</i> (A. Juss.) W.R.Anderson	R.F Almeida 557/ 559; *Marques, A.C. 7 (BHCB);
<i>Amorimia septentrionalis</i> W.R.Anderson	A. Ducke 1960 (HUEFS); Martins, P. 8652 (HUEFS); Lira, O.C 217 (HUEFS)
<i>Amorimia velutina</i> W.R.Anderson	L.C Marinho 396 (HUEFS); J.R. Pirani s.n (HUEFS); Araújo, G.M. 838 (HUFU)
<i>Diplopterys pubipetala</i> (A. Juss.) W.R.Anderson & C.Davis	*Marques, A.C. 9/ 10/ 11 (BHCB)
<i>Ectopopterys soejartoi</i> W.R.Anderson	J.J. Wurdack (US); Holguer Lugo S. (MO)
<i>Mascagnia australis</i> C.E.Anderson	Arakiki, L.M.M 68 (HUEFS)
<i>Mascagnia sepium</i> (A. Juss) Griseb.	L.P Queiroz 5808 (HUEFS); Miranda E.B 605 (HUEFS)
<i>Peixotoa hispidula</i> A. Juss.	L. Mautone 107 (CEPEC); Queiroz, L.P 15710 (HUEFS); Guedes, M.L.S 8134 (HUEFS)
<i>Stigmaphyllon paralias</i> A.Juss.	*Marques, A.C. 1 (BHCB); Melo, E. 7324 (HUEFS); Oliveira-Rebouças, P. 16 (HUEFS)

Tabela 2. Compilação de caracteres anatômicos variáveis entre espécies estudadas (+ presente, - ausente). *Ac* – *Amorimia camporum*; *Ap* – *Amorimia pubiflora*; *Dp* – *Diplopterys pubipetala*; *Es* – *Ectopopterys soejartoi*; *Ms* – *Mascagnia sepium*; *Ph* – *Peixotoa hispidula*; *Sp* – *Stigmaphyllon paralias*.

Órgão	Caracteres anatômicos	<i>Ac</i>	<i>Ap</i>	<i>Dp</i>	<i>Es</i>	<i>Ms</i>	<i>Ph</i>	<i>Sp</i>
Sépalas	Tricomas em ambas as faces	+	+	-	-	+	-	-
	Tricomas somente na face abaxial	-	-	+	+	-	+	+
	Epiderme com células maiores na face abaxial	+	+	+	+	-	+	+
	Epiderme com células menores na face abaxial	-	-	-	-	+	-	-
	Epiderme com células mucilaginosas	-	-	-	-	-	-	+
	Epiderme com células fenólicas na face adaxial	-	-	-	-	-	-	+
	1 a 2 camadas de células menores e justapostas subjacentes à face adaxial	+	+	+	-	+	+	-
	Idioblastos contendo drusas no pelo mesofilo	-	+	+	-	-	-	+
	Idioblastos fenólicos dispersos pelo mesofilo	-	+	+	-	-	-	+
Células mucilaginosas dispersas pelo mesofilo	-	-	-	+	-	-	+	
Glândulas	Camadas de células subjacentes à epiderme com conteúdo fenólico	-	-	+		-	-	-
	Idioblastos fenólicos dispersos pelo mesofilo	+	+	+		-	-	+
Pétalas	Tricomas em ambas as faces	+	+	+	-	-	-	-
	Epiderme com células com conteúdo fenólico na unha e no limbo	-	+	-	+	-	-	+
	Epiderme com células mucilaginosas	-	-	-	-	-	-	+
	Epiderme com células menores na unha e maiores no limbo	+	-	+	+	-	-	-
	Epiderme com células de tamanho semelhante na unha e no limbo	-	+	-	-	+	+	+
	Epiderme da unha com células da face abaxial menores que células da face adaxial	+	-	+	-	-	-	+
	Epiderme da unha com células de tamanho semelhante em ambas as faces	-	+	-	+	-	-	-
	Unha com células de parênquima maiores abaxialmente e menores adaxialmente	+	+	+	+	+	-	+
	Unha com células de parênquima menores na periferia e maiores no centro	-	-	-	-	-	+	-
	Idioblastos fenólicos dispersos pelo mesofilo	-	+	+	+	-	-	+
	Células mucilaginosas dispersas pelo mesofilo	-	-	-	+	-	-	-
Células mucilaginosas subepidermicamente	-	-	-	-	-	-	+	
Estames	Epiderme com células fenólicas no filete	-	+	-	-	+	+	-
	Epiderme com células fenólicas no conectivo	-	+	-	-	-	-	-
	Idioblastos fenólicos no mesofilo do filete	-	+	+	-	+	+	+
	Idioblastos contendo drusas no mesofilo do conectivo	+	+	-	+	-	-	-
	Idioblastos fenólicos no mesofilo do conectivo	-	-	+	-	-	+	+
Ovário	Ovário tricomatoso	+	+	-	+	+	+	-
	Algumas células da epiderme externa com conteúdo fenólico	-	-	-	-	+	-	-
	Algumas células da epiderme interna com conteúdo fenólico	-	+	-	-	-	-	-
	Idioblastos fenólicos dispersos pelo mesofilo	+	+	+	-	+	-	+
	Idioblastos contendo drusas no mesofilo	+	-	-	+	-	+	+

FIGURAS

Fig. 1 Flores das espécies de *Amorimia*. **a** *Amorimia amazonica* (foto cedida por D.C. Daily). **b** *Amorimia andersonii* (foto cedida por F. Michelangeli). **c** *Amorimia. candidae* (foto cedida por R.F. Almeida). **d** *Amorimia coriacea* (foto cedida por M.O.O. Pellegrini). **e** *Amorimia exotropicalis* (foto cedida por A. Gava). **f** *Amorimia maritima* (foto cedida por P.H. Dettman). **g** *Amorimia pellegrinii* (foto cedida por R.F. Almeida). **h** *Amorimia pubiflora* (foto cedida por E. Moleta). **i** *Amorimia rigida* (foto cedida por M. Alves). **j** *Amorimia septentrionalis* (foto cedida por M.O.O. Pellegrinii). **k** *Amorimia velutina* (foto cedida por L.C. Marinho)

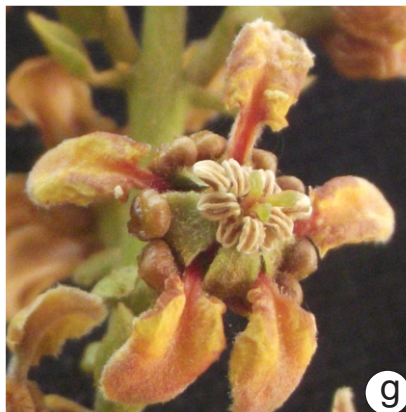


Fig. 2 Flores das espécies analisadas dos gêneros proximamente relacionados. **a** *Diplopterys pubipetala* (foto cedida por M.O.O. Pellegrinii). **b–c** *Ectopopterys soejartoi* (foto cedida por D.D. Soejarto). **d** *Mascagnia australis* (foto cedida por A. Francener). **e–f** *Mascagnia sepium* (foto cedida por M.O.O. Pellegrini). **g** *Peixotoa hispidula* (foto cedida por R.F. Almeida). **h–i** *Stigmaphyllon paralias* (foto cedida por M.O.O. Pellegrini)

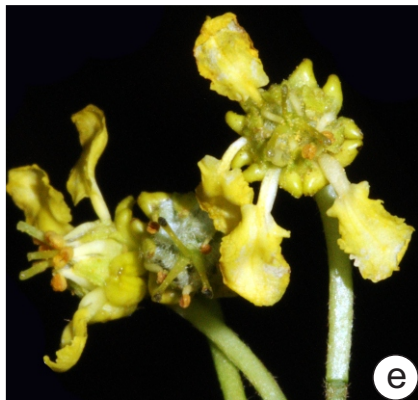
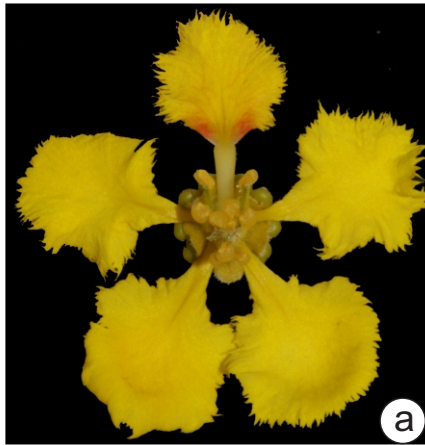


Fig. 3 Anatomia floral de *Amorimia coriacea* (**a**, **c**, **d**), *Amorimia septentrionalis* (**b**) e *Peixotoa hispidula* (**e**) em secções transversais. **a** anatomia floral em vista geral; **b** glândula extra na sépala que seria eglandular; **c** região apical do botão floral; **d** grãos de pólen; **e** unha petalar. *es* sépala eglandular, *gl* glândula, *oa* ovário, *pe* pétala, *se* sépala, *tu* tubo estaminal

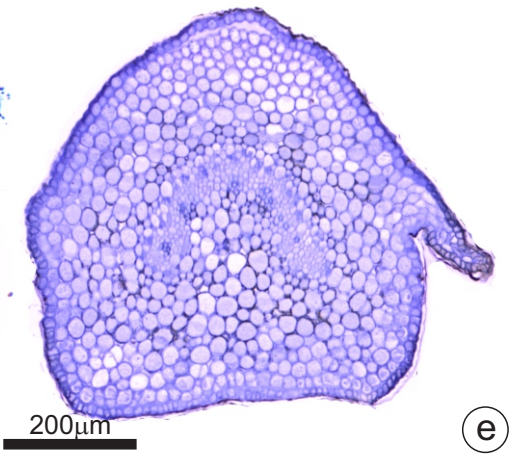
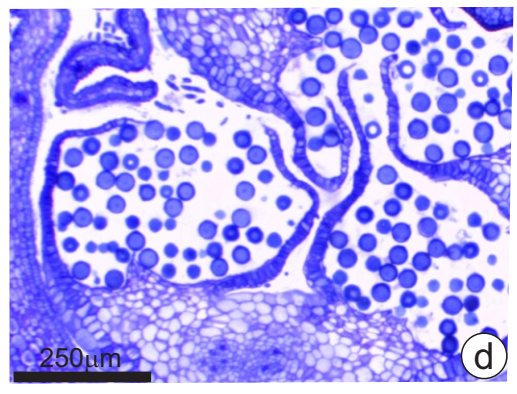
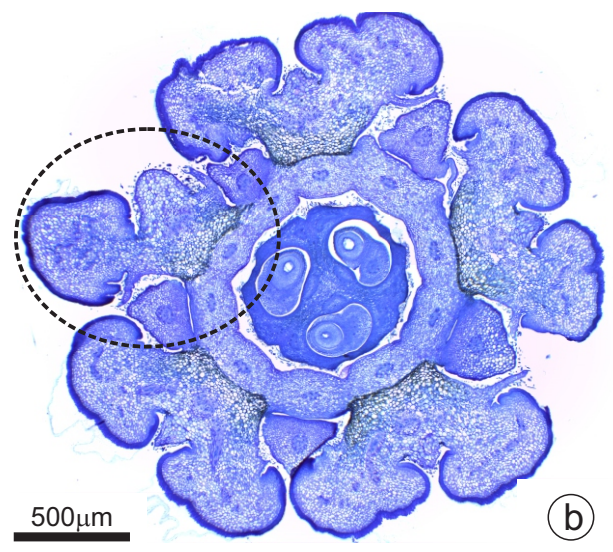
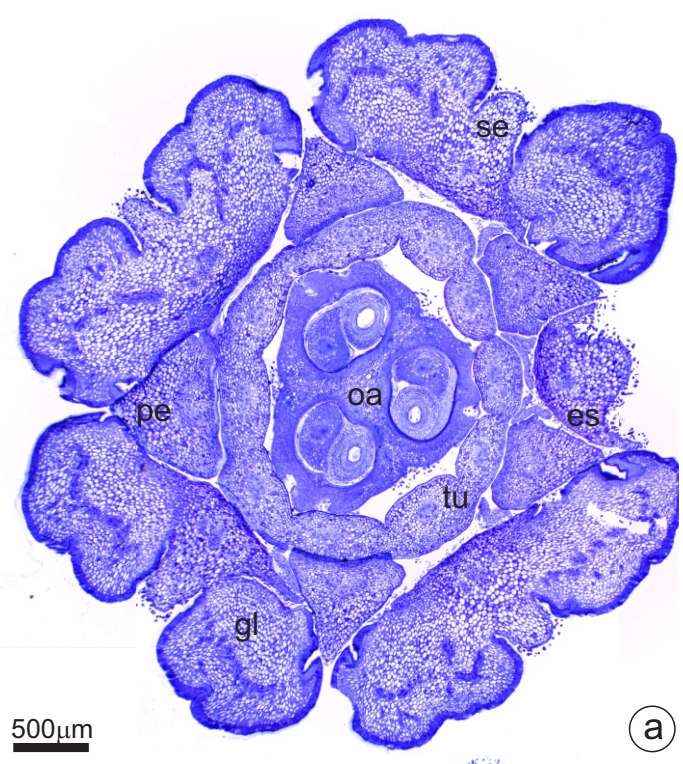


Fig. 4 Anatomia de sépalas e pétalas de *Amorimia coriacea* (**a, e, g**), *Stigmaphyllon paralias* (**b, i**), *Mascagnia sepium* (**c, h**), *Ectopopterys soejartoi* (**d**) e *Diplopterys pubipetala* (**f**) em secções transversais. **a–d** Sépala; em **a**, o destaque evidencia drusas dispersas no mesofilo e em **c**, as setas apontam para os estômatos. **e–f** Glândula; em **e**, o destaque mostra a epiderme glandular em paliçada. **g–i** Pétala. *dr* drusa, *ge* epiderme glandular, *mu*: idioblasto mucilagem, *ph* idioblasto fenólico, *tr*: tricoma

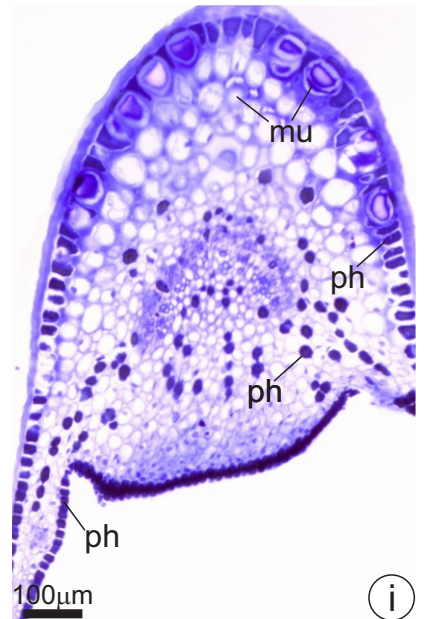
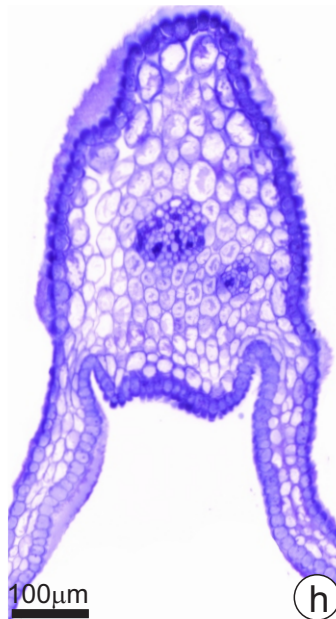
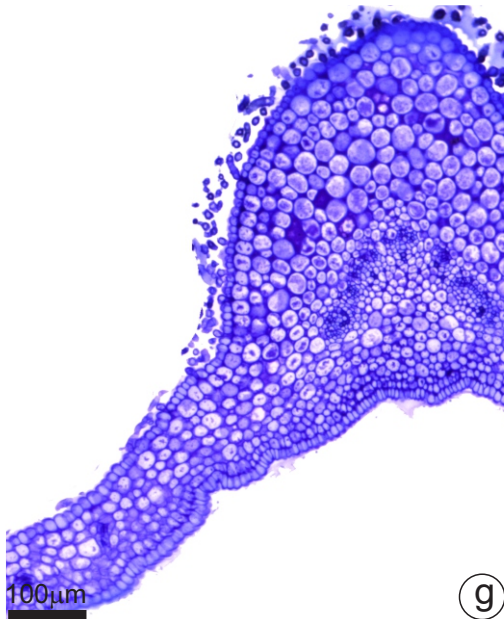
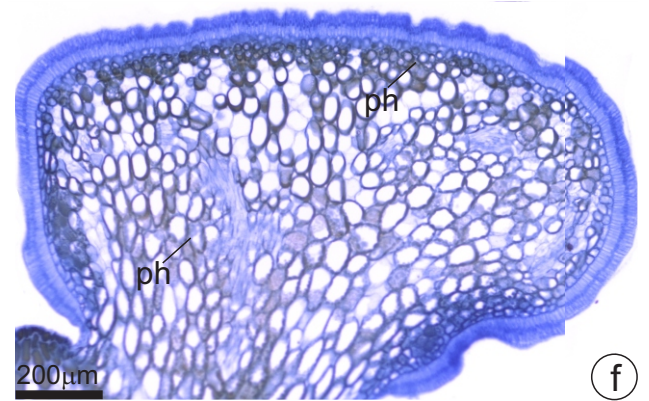
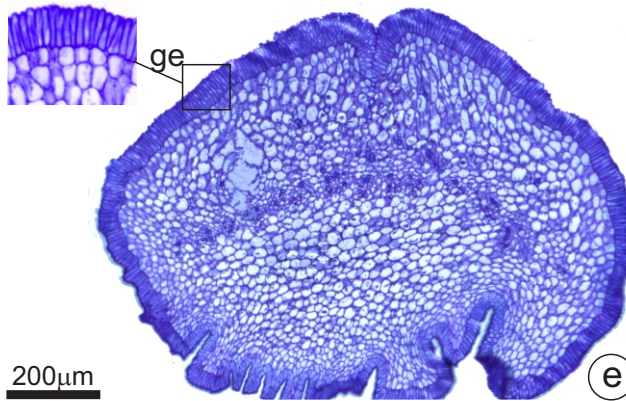
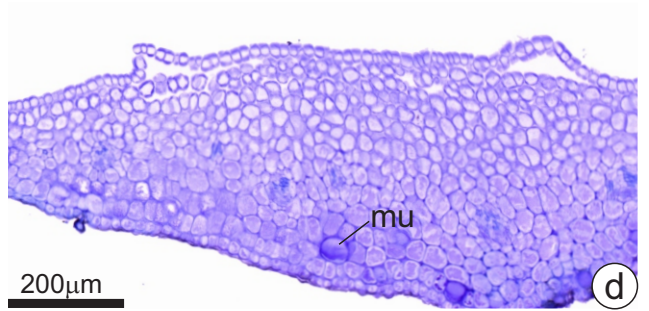
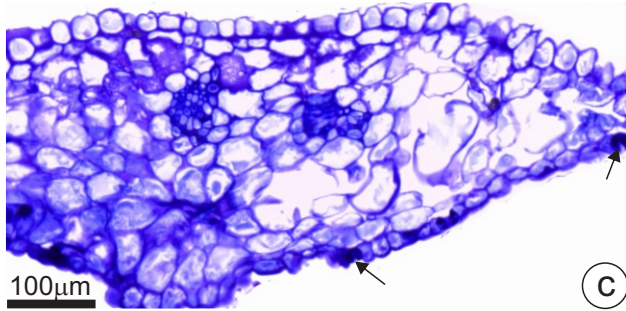
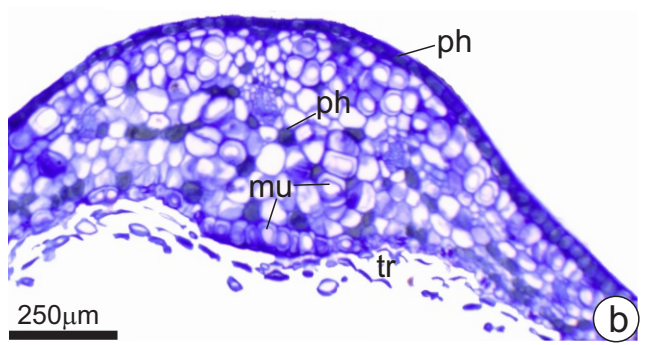
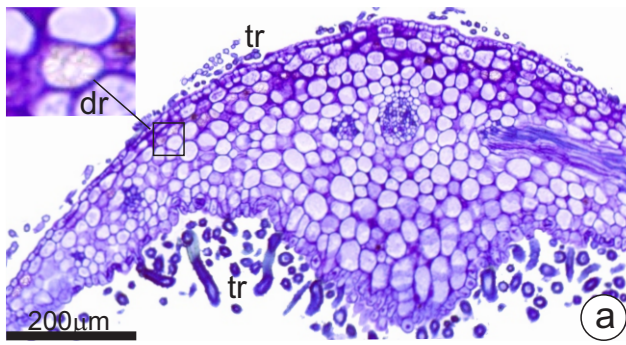
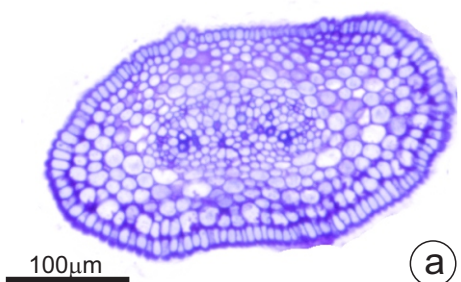


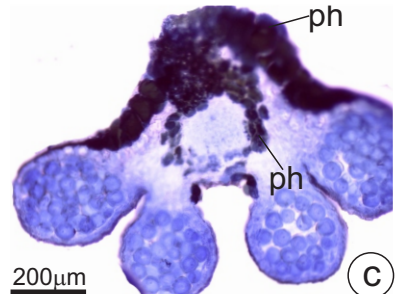
Fig. 5 Anatomia de estames e ovários de *Amorimia coriacea* (**a, e**), *Amorimia pubiflora* (**b, f**), *Stigmaphyllon paralias* (**c, g**), *Peixotoa hispidula* (**d, h**) e *Mascagnia sepium* (**i**) em secções transversais. **a–b** Filete. **c–e** Antera; em **e**, no destaque, notar o espessamento filiforme do endotécio. **f–i** Ovário; em **f**, o destaque evidencia a epiderme interna com compostos fenólicos; em **g**, notar idioblastos fenólicos e idioblastos contendo drusas no destaque; em **h**, os destaques evidenciam epiderme externa e epiderme interna e em **i**, no destaque, notar a epiderme externa contendo fenólicos. *dr* drusa, *ie* epiderme interna, *oe* epiderme externa, *ph* idioblasto fenólico



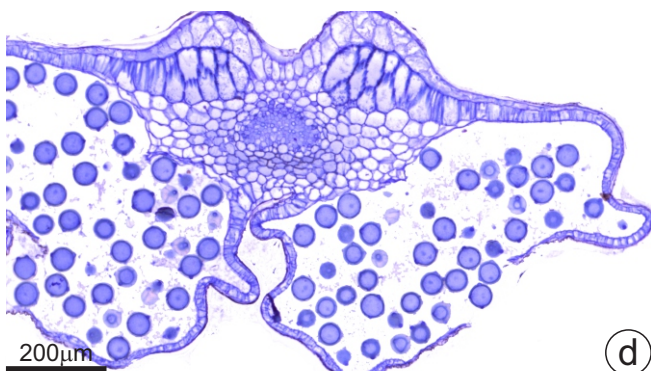
(a)



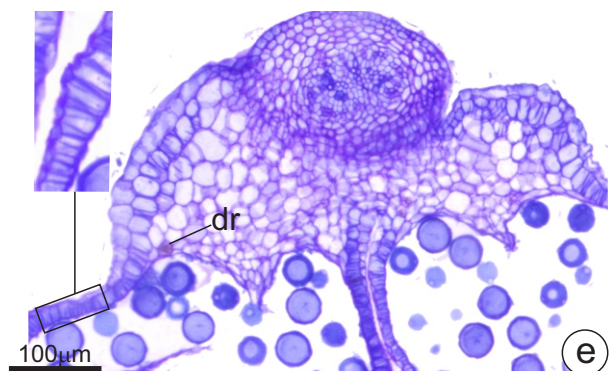
(b)



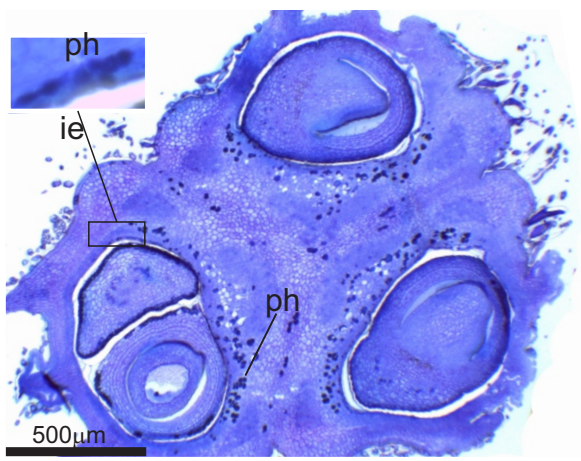
(c)



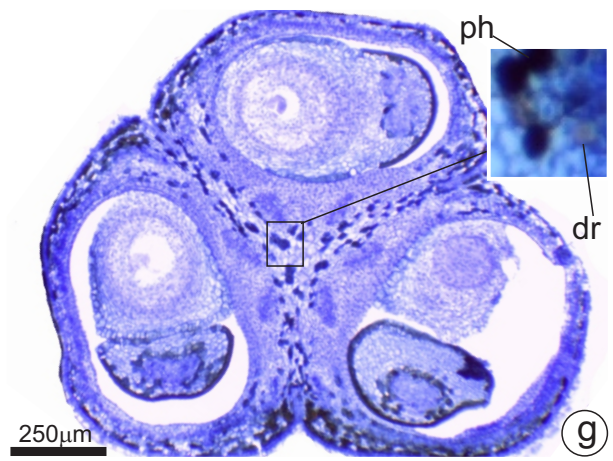
(d)



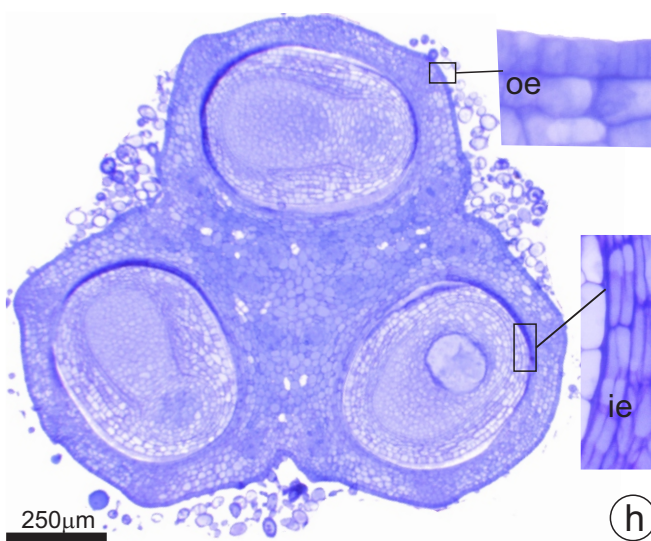
(e)



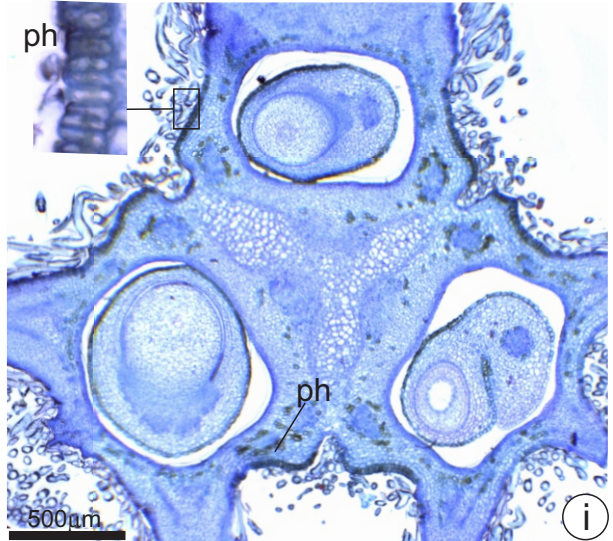
(f)



(g)



(h)



(i)

Fig. 6 Diagrama da vascularização padrão observada nas espécies de *Amorimia* e dos demais gêneros estudados. Os valores entre as figuras indicam a distância entre as mesmas (em μm) e as cores aplicadas indicam: *em vermelho* traço para sépala, *em cinza* complexo pétala-sépala, *em verde* traço de pétala, *em amarelo* traço para estame, *em azul* traço para ovário. **a** Receptáculo com sifonostelo, previamente ao início da emissão de traços vasculares. **b** Início da emissão dos traços que irão irrigar as sépalas. **c** Início da emissão dos complexos que irão irrigar pétalas e as laterais de sépalas. **d** Divisão dos complexos em traços de pétalas e traços laterais de sépalas. **e** Traços individuais de sépalas e pétalas e emissão de traços para tubo estaminal. **f** Emissão dos traços laterais de carpelos. **g** Início da individualização dos complexos intercarpelares que irão formar os feixes ventrais. **h** Emissão dos traços ventrais. **i** Peças florais em individualização e feixes vasculares ventrais iniciando a irrigação dos óvulos. **j** feixes vasculares na região apical da flor. *es* sépala eglandular, *gl* glândula, *lb* feixe lateral, *oa* ovário, *ot* traço para óvulo, *ov* óvulo, *pe* pétala, *pt*: traço de pétala, *se* sépala, *set* traço de sépala, *sp* complexo sépala-pétala, *st* estame, *tt*: traço de estame, *vc* complexo ventral, *vt* traço ventral

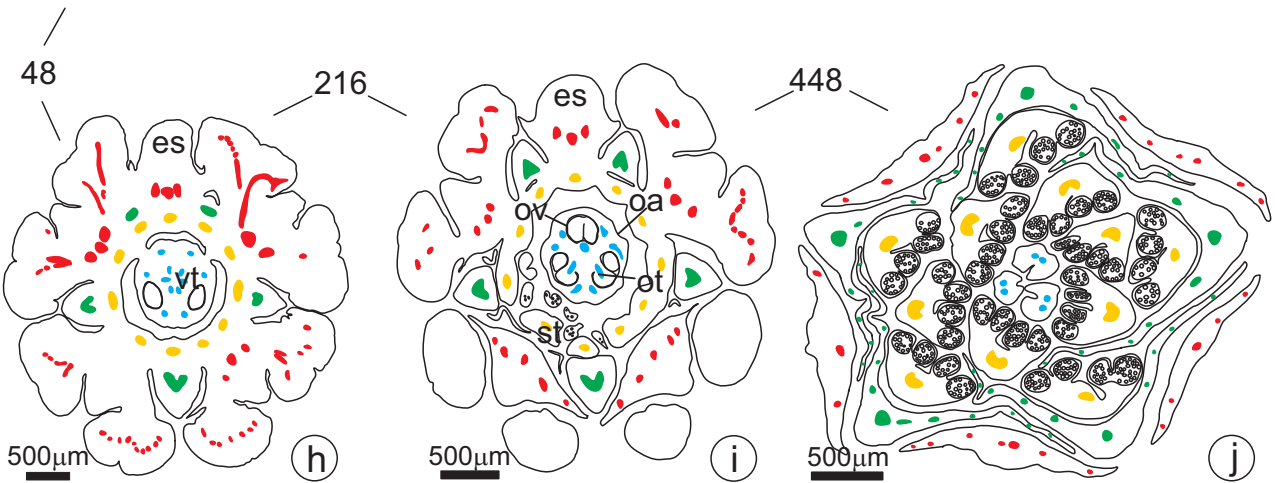
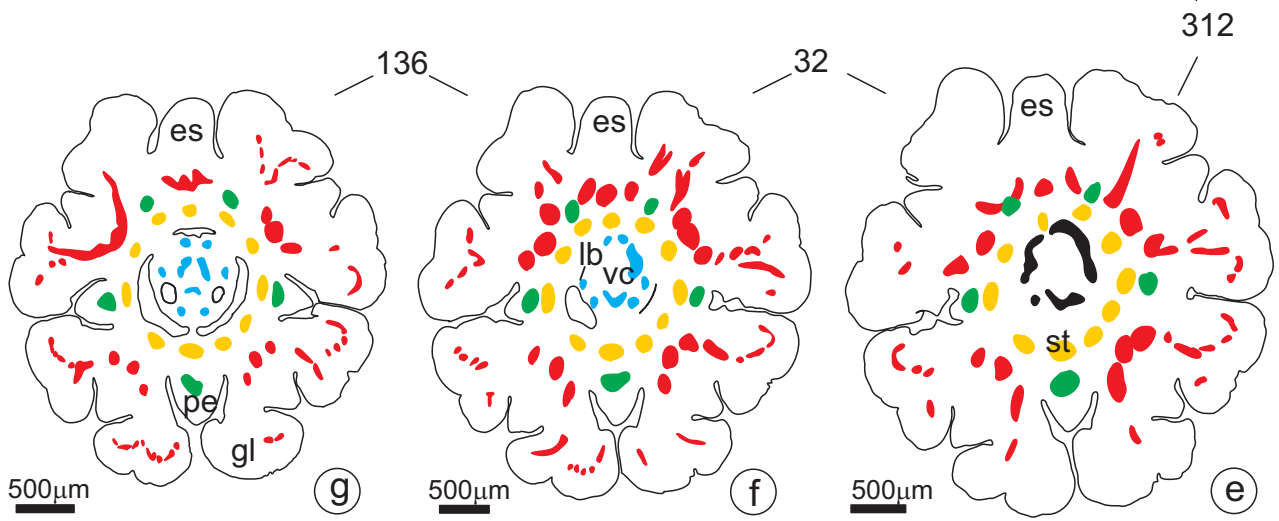
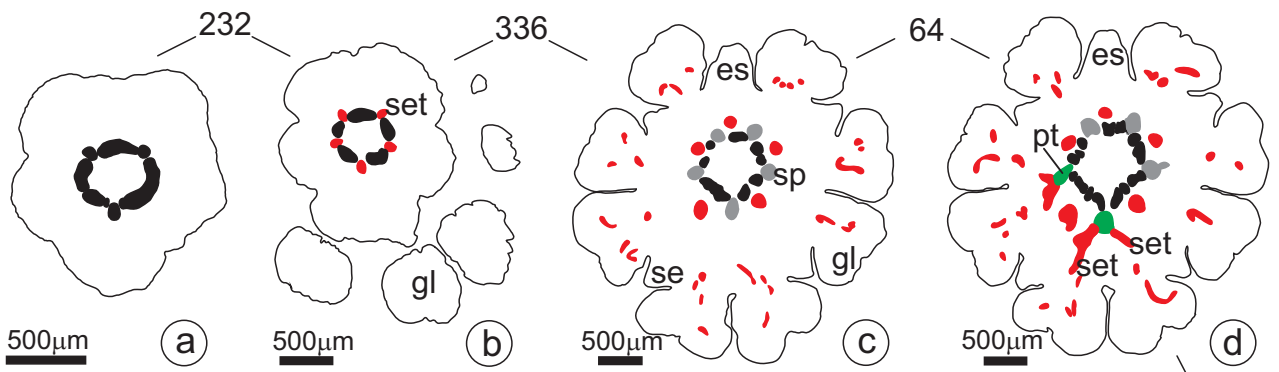
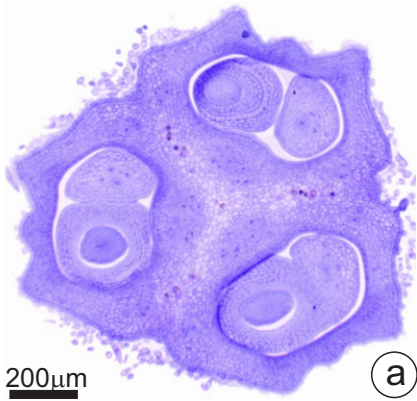


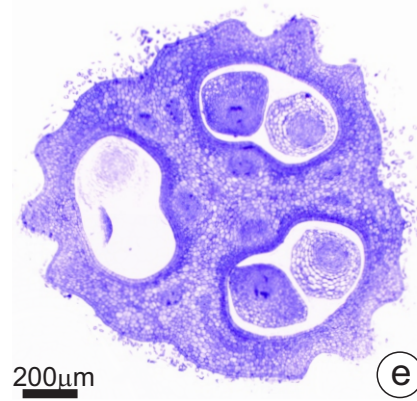
Fig. 7 Anatomia do ovário das Malpighiceae estudadas, analisada em secções transversais. Respectivamente, são apresentados vista geral do ovário e detalhe de sua região ventral. **a–b** *Amorimia amazonica*, com feixes ventrais que se mantêm separados em das unidades (conformação 1). **c–d** *Amorimia septentrionalis*, que exhibe feixes parcialmente fundidos, formando uma unidade achatada (conformação 2). **e–f** *Amorimia pellegrinii*, que mostra um único feixe ventral cilíndrico, resultado de fusão (conformação 3)



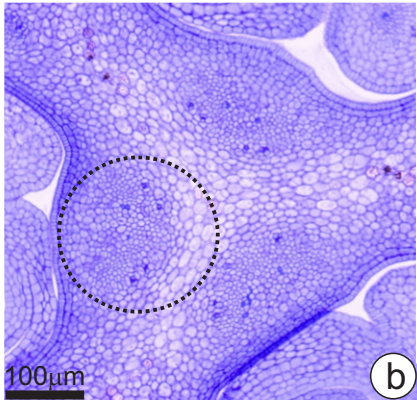
(a)



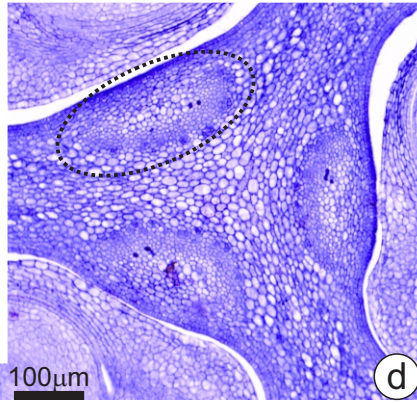
(c)



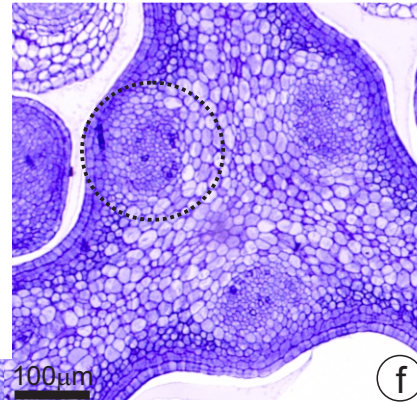
(e)



(b)

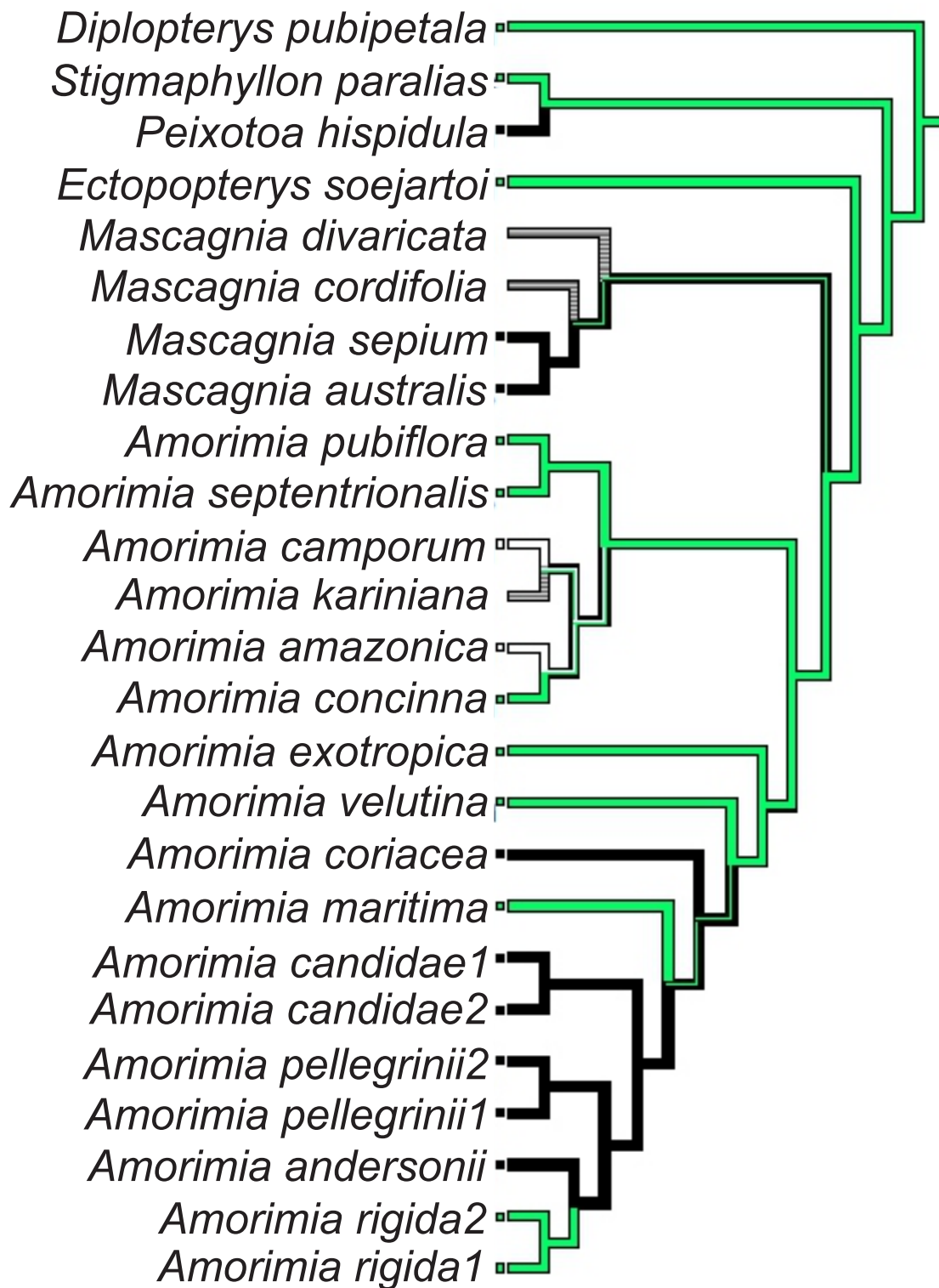


(d)



(f)

Fig. 8 Cladograma com a distribuição das três variações apresentadas pela vascularização ventral das espécies estudadas. *Em branco* conformação 1, *em verde* conformação 2, *em preto* conformação 3



CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho, foram indicados caracteres estruturais de folhas e flores, que podem ser úteis a taxonomia, sistemática e filogenia do gênero *Amorimia* e da família Malpighiaceae, além de poderem ser estendidos para outras famílias botânicas. Para a folha, destacaram-se 89 caracteres, dos quais dois se mostraram como sinapomorfias para o gênero *Amorimia*, dois para o subgênero *Uncina* e um para o subgênero *Amorimia*, além de sinapomorfias que foram propostas para outros clados. Diante do resultado positivo na aplicação da lista de caracteres, é promissora a ampliação deste estudo para outros grupos de Malpighiaceae e para outras famílias, especialmente em Malpighiales, a fim de ampliar a amostragem e identificar possíveis sinapomorfias morfoanatômicas.

Com relação às flores, a anatomia das espécies do grupo de estudo revelou-se bastante heterogênea, ao contrário do que a literatura registra para a morfologia. Contudo, alguns caracteres destacaram-se, permitindo o reconhecimento de certas espécies, como as células com conteúdo mucilaginoso para *Stigmaphyllon paralias* e ausência de idioblastos fenólicos nas sépalas, estames e ovário de *Ectopopterys soejartoi* por exemplo. Contudo, até o momento, não foi possível reconhecer uma sinapomorfia anatômica floral para *Amorimia*, devido à homogeneidade observada em muitos caracteres e à variação irregular em muitos dos caracteres não constantes. Ainda assim, a vascularização de botões florais forneceu dados importantes, como a conformação de feixes ventrais de carpelos e a vascularização de sépalas e glândulas, que evidenciam processos de fusão de traços vasculares ou a produção de complexos vasculares que irrigam mais de um órgão, favorecendo a compreensão do processo evolutivo na família. Para a vascularização, seria interessante dar continuidade aos estudos com Malpighiaceae, pois há relatos, encontrados na literatura, de vascularização diversa da encontrada neste trabalho.

Assim, considera-se que os resultados deste trabalho representam importantes subsídios para estudos sobre anatomia vegetal, principalmente para a família, pois existem poucos trabalhos publicados sobre a anatomia de Malpighiaceae e, para *Amorimia*, esta abordagem é inédita.

Este trabalho integra um projeto mais amplo sobre *Amorimia* e, além dos resultados obtidos aqui, também foi possível a colaboração na identificação de uma nova espécie de *Amorimia*, com artigo já submetido à revista *Phytotaxa*.