



Todo o conteúdo deste periódico, exceto onde está identificado, está licenciado sob uma Licença Creative Commons.

All the contents of this journal, except where otherwise noted, is licensed under a Creative Commons Attribution License.

Fonte: http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_serial&pid=0102-3306&lng=en&nrm=iso.

Acesso em: 25 nov. 2013.

Anatomia foliar de espécies de Myrtaceae: contribuições à taxonomia e filogenia¹

Sueli Maria Gomes^{2,4}, Nádia Sílvia Dalla Nora Somavilla³, Kadja Milena Gomes-Bezerra³,
Sabrina do Couto de Miranda³, Plauto Simão De-Carvalho³ e Dalva Graciano-Ribeiro²

Recebido em 3/01/2008. Aceito em 25/06/2008

RESUMO – (Anatomia foliar de espécies de Myrtaceae: contribuições à taxonomia e filogenia). Trabalhos taxonômicos e filogenéticos têm utilizado informações anatômicas e para contribuir com estes estudos examinaram-se cortes paradérmicos e transversais da porção mediana foliar de *Campomanesia adamantium* (Camb.) O. Berg, *Myrcia cordiifolia* DC., *M. decrescens* O. Berg e *M. torta* D.C. Os caracteres anatômicos foram comparados com os de outras espécies descritas na literatura. São características comuns às quatro espécies examinadas: epiderme uniestratificada, tricomas unicelulares, folhas hipostomáticas, estômatos paracíticos, cavidades secretoras em ambas as faces, mesófilo dorsiventral e nervura mediana com feixes bicolaterais. Destacam-se os seguintes caracteres úteis para a taxonomia da família: formato das células comuns da epiderme, tricomas dibrachiados ou não, camadas celulares incolores subepidérmicas e formato da nervura mediana. O formato e número das células teto das glândulas foliares têm utilidade taxonômica. O exame de 144 exsiccatas evidenciou que a glabrescência é um fenômeno comum. A queda dos tricomas pode ser devido à sua base estreita e à ausência de célula pedal nos mesmos. Analisaram-se os caracteres à luz de estudos filogenéticos recentes e do ponto de vista ecológico, destacando a hipótese relacionada às células epidérmicas com possível função de célula de transferência. As características anatômicas forneceram dados para análises comparativas mais amplas entre os táxons de Myrtaceae e possibilitaram a construção de um cladograma, onde espécies de *Leptospermum* e *Eucalyptus* ocuparam posição basal, em consonância com filogenias relatadas na literatura.

Palavras-chave: célula de transferência, célula teto, evolução, folha, taxonomia

ABSTRACT – (Leaf anatomy of Myrtaceae species: contributions to the taxonomy and phylogeny). Taxonomical and phylogenetical studies have used anatomical information. In order to contribute to these studies, paradermal and cross sections of the median leaf blade portion of *Campomanesia adamantium* (Camb.) O. Berg, *Myrcia cordiifolia* DC., *M. decrescens* O. Berg and *M. torta* D.C. were examined. The anatomical characters were compared to the other species described in the literature. Some characteristics were irrespective of the four examined species: unistratified epidermis, unicellular trichomes, hypostomatic leaves, paracytic stomata, oil glands on both sides, dorsiventral mesophyll and bicollateral bundles on the midrib. The following characters appear to be taxonomically useful in the family: epidermal common cell format, presence of dibrachiate trichomes, presence of colorless subepidermal cell layers and midrib shape. The morphology and number of overlying cells associated with the glands have taxonomic utility. The 144 exsiccates examination showed that the glabrescence is a widespread phenomenon in the Myrtaceae. The trichome fall can be due to its narrow base and to the foot cell absence. The characters were analyzed in the light of recent phylogenetic studies, highlighting the hypothesis related to the presence of epidermal cells with possible transfer cell function. The anatomical features provided data for wider comparative analysis amongst Myrtaceae taxa and ensured the construction of a cladogram, where *Leptospermum* and *Eucalyptus* species occupied the basal position, in line with reported phylogenies.

Key words: evolution, leaf, overlying cell, taxonomy, transfer cell

Introdução

Myrtaceae possui em torno de 140 gêneros e mais de 3.000 espécies, o que a posiciona como a maior família de Myrtales (Johnson & Briggs 1984; Watson & Dallwitz 2007). As espécies desta família têm folhas simples, com glândulas oleíferas, flores polistêmones, ovário mediano

a ínfero (Conti *et al.* 1997), floema interno e pontoações ornamentadas nos vasos do xilema (Johnson & Briggs 1984).

Estudos filogenéticos de Myrtales revelaram que a ordem é monofilética e inclui Vochysiaceae (Conti *et al.* 1997). Myrtaceae *sensu lato* - *s.l.* - abrange *Heteropyxis* e *Psiloxylon* (Schmid 1980; Wilson *et al.* 2005), que já

¹ Trabalho desenvolvido a partir de atividade da disciplina Tópicos Especiais em Anatomia Vegetal, Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade de Brasília, apresentado no XXVII Encontro Regional de Botânicos, São Mateus, ES

² Universidade de Brasília, Laboratório de Anatomia Vegetal, Departamento de Botânica, Brasil

³ Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade de Brasília, Brasil

⁴ Autora para correspondência: smgomes@unb.br

constituíram duas outras famílias monogenéricas (Vliet & Baas 1984; Johnson & Briggs 1984; Bremer *et al.* 2003). Myrtaceae *sensu stricto* - s.s. - é considerada uma família monofilética e bem delimitada, mas com considerável discordância entre os autores quanto à circunscrição de gêneros e espécies, o que tem impulsionado estudos filogenéticos recentes (Lucas *et al.* 2005; Merwe *et al.* 2005; Wilson *et al.* 2005).

No Brasil, as espécies de Myrtaceae estão restritas à tribo Myrteae, classicamente subdividida em Myrtinae, Eugeniinae e Myrciinae (Lucas *et al.* 2005; Wilson *et al.* 2005), nomeadas aqui da tribo mais basal para a mais derivada conforme filogenia com base em dados moleculares, onde clados mais basais foram ocupados por espécies de *Eucalyptus* e *Callistemon*, entre outros gêneros (Lucas *et al.* 2005). Myrciinae s.s. (incluindo *Calyptanthus* Sw., *Gomidesia* O. Berg, *Marlierea* Cambess. e *Myrcia* DC. ex Guill., mas excluindo *Luma* A.Gray e *Myrceogenia* O. Berg) é monofilética (Lucas *et al.* 2005; Proença *et al.* 2006).

Caracteres anatômicos têm sido usados na análise taxonômica e evolutiva de Myrtaceae e Myrtales como um todo (Johnson & Briggs 1984; Sajo & Rudall 2002; Cardoso & Sajo 2004; Leon & Williams 2005), mas poucos representantes da flora neotropical têm sido incluídos nestas análises, notadamente aqueles de Myrteae. Diferentes táxons de Myrtaceae foram examinados em sua anatomia foliar (Backes 1971; Behar 1971; Lucas 1971; Sousa 1971; Johnson 1980; Keating 1984; Machado *et al.* 1988; Hussin *et al.* 1992; Fontenelle *et al.* 1993; 1994; Callado 1997; Gomes & Neves 1997; Arruda & Fontenelle 1994; Jorge *et al.* 1994; 2000; Cardoso & Sajo 2004), podendo fornecer importantes dados para a construção de filogenias.

O presente trabalho tem o objetivo de descrever a estrutura anatômica foliar de quatro espécies de Myrtaceae, comparar com outras espécies da família relatadas na literatura e discutir a utilidade taxonômica e eventuais implicações evolutivas destes caracteres.

Material e métodos

Folhas das plantas estudadas foram coletadas e fixadas no campo em FAA 70 (Johansen 1940) e armazenadas posteriormente em etanol 70% (Jensen 1962). Exsicatas testemunhas do material usado: **BRASIL. Distrito Federal:** Brasília, cerrado s.s. do Centro Olímpico, Campus da Universidade de Brasília, 28/VI/2006: *Campomanesia adamantium* (Camb.) O. Berg, *Carvalho et al.* 16 (UB 23300); *Myrcia cordifolia* DC., *Miranda et al.* 1022 (UB 24044); *M. decrescens* O. Berg, *Miranda et al.* 1054 (UB 34073); *M. torta* DC., *Miranda et al.* 1055 (UB 34074).

O estudo foi feito a partir da região mediana de folhas adultas completamente expandidas de dois ou mais indivíduos de cada espécie e retiradas do terceiro ao quinto nós de entrenós expandidos. Secções transversais (ST) foram obtidas a partir do material incluído em parafina e coradas com safranina e “fast-green” (Johansen 1940). As lâminas permanentes foram montadas com verniz-vitral incolor 500® (Paiva *et al.* 2006). Secções transversais foram feitas em micrótomo de mesa, clarificadas em solução comercial de hipoclorito de sódio a 30%, lavadas em água destilada e coradas com azul de alcian 1% e safranina 1% (4:1). As secções paradermicas foram obtidas por dissociação com uso de solução aquosa de ácido nítrico a 30% (modificado de Ghouse & Yunus 1972), corados com azul de alcian 1% e safranina 1% (4:1). As lâminas semipermanentes foram montadas em gelatina glicerinada. Os resultados foram registrados através de sistema de captura de imagens, constituído por microcomputador com Software Motic 2.0 Image Plus, microscópio Axioskop/Zeiss e máquina fotográfica digital Moticam 2300.

Para o estudo em microscopia eletrônica de varredura (MEV), as secções da região mediana da lâmina foliar foram desidratadas em série etanólica (Gomes *et al.* 2008) e submetidas ao ponto crítico em evaporador (Balzers). Os espécimes foram montados em suportes de alumínio (“stubs”) e metalizados com ouro. As folhas foram examinadas em ST e em vista frontal da face abaxial no Laboratório de Microscopia Eletrônica da UnB.

Foram plotados em uma tabela 57 caracteres anatômicos das quatro espécies estudadas e de 68 outras espécies de Myrtaceae. Os caracteres seguiram relato de Keating (1984) com modificações, ou com caracteres aqui testados em sua utilidade taxonômica. Os dados que não constavam nas descrições sempre que possível foram inferidos a partir das ilustrações; se não puderam ser inferidos, foram deixados em branco, assim como as informações imprecisas. A estimativa do diâmetro das glândulas foi obtida a partir de cortes medianos que passam no ponto de união da glândula com o restante da epiderme e mostram as células teto. Consideraram-se estômatos anomoestaurocíticos (Machado *et al.* 1988) como de dois tipos: anomocíticos e estaurocíticos; anomoparacíticos (Tantawy 2004): anomocíticos e paracíticos. Os gêneros das plantas foram agrupados dentro das respectivas subtribos segundo as filogenias apresentada por Lucas *et al.* (2005) e Wilson *et al.* (2005).

A presença ou não de indumento nos primórdios foliares e nas faces adaxial e abaxial da folha adulta foi analisada em 144 exsicatas, abrangendo 44 espécies de *Myrcia*, além de *Campomanesia adamantium* e *Marlierea bipennis* (O. Berg) McVaugh. As exsicatas selecionadas

são parte do acervo do Herbário da Universidade de Brasília (UB), foram identificadas por especialistas em Myrtaceae e são oriundas de doze unidades federativas do Brasil: Bahia, Distrito Federal, Goiás, Maranhão, Mato Grosso, Mato Grosso do Sul, Minas Gerais, Paraná, Piauí, Rio de Janeiro, São Paulo e Tocantins.

A análise de agrupamento cladística foi feita considerando 21 caracteres anatômicos selecionados entre os 57 analisados. Os critérios de seleção foram: informações completas e consolidadas para a maioria das espécies, caracteres descontínuos e independentes entre si, com estados de caracteres sem sobreposições. Utilizou-se o programa computacional PAST - PAleontological STatistics, versão 1.81 (Hammer *et al.* 2001). Os dados foram processados dez vezes neste programa, com 500 replicações, utilizando o método Heurístico NNI (Nearest Neighbour Interchange), com otimização de Fitch, sendo selecionado o cladograma de consenso estrito.

Resultados

Descrição anatômica: Figuras 1-23.

Epiderme – A lâmina foliar em ST apresenta células epidérmicas uniestratificadas e retangulares tanto na face adaxial como na abaxial (Fig. 1-4). Introjeções da parede celular acompanhadas por projeções do protoplasto ocorrem na face interna das paredes periclinais externas da epiderme em *Myrcia cordiifolia* (Fig. 3) e *M. torta* (Fig. 7); células comuns adjacentes apresentam sobreposições digitiformes entre si, que são muito pronunciadas na folha de *M. cordiifolia* (Fig. 3-4). Em vista frontal, nas duas faces foliares, as células epidérmicas comuns são poligonais e com paredes anticlinais retas em *Campomanesia adamantium* (Fig. 13-14), apresentando-se sinuosas e com pontos claros nas três espécies de *Myrcia* (Fig. 15-23).

As folhas são glabrescentes em *C. adamantium* e esparsos tricomas tectores unicelulares não-ramificados (Fig. 17) ou suas cicatrizes (Fig. 20) ocorrem nas folhas das três espécies de *Myrcia*. Em *M. cordiifolia*, eles são abundantes na face abaxial foliar, esparsos na face adaxial, sendo mais densos na região da nervura mediana (Fig. 10). Em *M. decrescens* e *M. torta*, os tricomas são esparsos nas duas faces e há cicatrizes oriundas da queda dos mesmos.

As folhas das espécies estudadas são hipoestomáticas, sendo que as de *Myrcia* apresentam estômatos paracíticos (Fig. 17, 20, 23) ou ocasionalmente anomocíticos, distribuídos de maneira uniforme, sem agrupamentos. Em *C. adamantium*, os estômatos anomocíticos predominam em relação aos paracíticos e estão agrupados entre as nervuras (Fig. 14).

As cavidades (= bolsas) secretoras distribuem-se ao longo de toda a extensão da lâmina foliar, indistintamente adjacentes às faces abaxial e adaxial (Fig. 1, 6, 8-9, 11-12). Nestes locais, a epiderme pode apresentar uma elevação em relação ao restante de sua superfície.

Em todas as espécies estudadas observam-se células epidérmicas associadas às cavidades secretoras, que se distinguem das células comuns quanto ao formato, tamanho e/ou coloração (Fig. 13, 16, 19, 22), sendo denominadas de células teto das cavidades secretoras. Elas ocorrem nas duas faces foliares, aos pares ou, menos freqüentemente, em número de três (*C. adamantium*) ou quatro (*M. decrescens*). O par de células teto apresenta contorno e paredes anticlinais contíguas retos em ambas as faces da epiderme em *C. adamantium* (Fig. 13) e contorno reto em *M. cordiifolia* (Fig. 16). Suas paredes anticlinais contíguas apresentam uma sinuosidade em *M. cordiifolia* (Fig. 16) e *M. decrescens* (Fig. 19), sendo em forma de ziguezague em *M. torta* (Fig. 22). As cavidades secretoras possuem uma camada de tecido epitelial e altura do lume de ca. 140 µm em *C. adamantium*, 80 µm em *M. cordiifolia*, 130 µm em *M. decrescens* e 75 µm em *M. torta*. Nas espécies de *Myrcia* estudadas, as células epidérmicas comuns contíguas às células teto apresentam disposição radial; em *C. adamantium*, algumas destas células não têm este tipo de arranjo (Fig. 13).

Mesofilo – As folhas das quatro espécies apresentam mesofilo dorsiventral (1-2, 6, 8). O parênquima paliçádico é composto por 1-2 camadas, chegando até 3 em *M. torta* (Fig. 12). O parênquima lacunoso tem 6-8 camadas de células, exceto em *M. decrescens*, onde varia de 3-5 camadas (Fig. 6); os espaços intercelulares são mais amplos em *M. torta*, seguida por *M. decrescens* e *M. cordiifolia*, e são mais reduzidos em *C. adamantium*.

Idioblastos contendo cristais poliédricos e drusas ocorrem nas adjacências da epiderme abaxial em *M. decrescens*. Não foram localizadas drusas no mesofilo de *C. adamantium*, cujos cristais poliédricos apresentam-se nas adjacências do parênquima paliçádico. Idioblastos secretores são abundantes no mesofilo, notadamente em *C. adamantium* (Fig. 1) e *M. decrescens* (Fig. 6).

Sistema Vascular – Feixes vasculares colaterais de calibre pequeno e médio estão dispostos ao longo do mesofilo, apresentando fibras pericíclicas em *M. cordiifolia* (Fig. 2) e *M. torta* (Fig. 8). A endoderme é pouco diferenciada, exceto em *M. decrescens* onde constitui uma bainha conspícua (Fig. 6), com pequenos e abundantes cristais prismáticos. Em *C. adamantium* e *M. decrescens*, 1-3 camadas subepidérmicas e descontínuas de células maiores do que as células

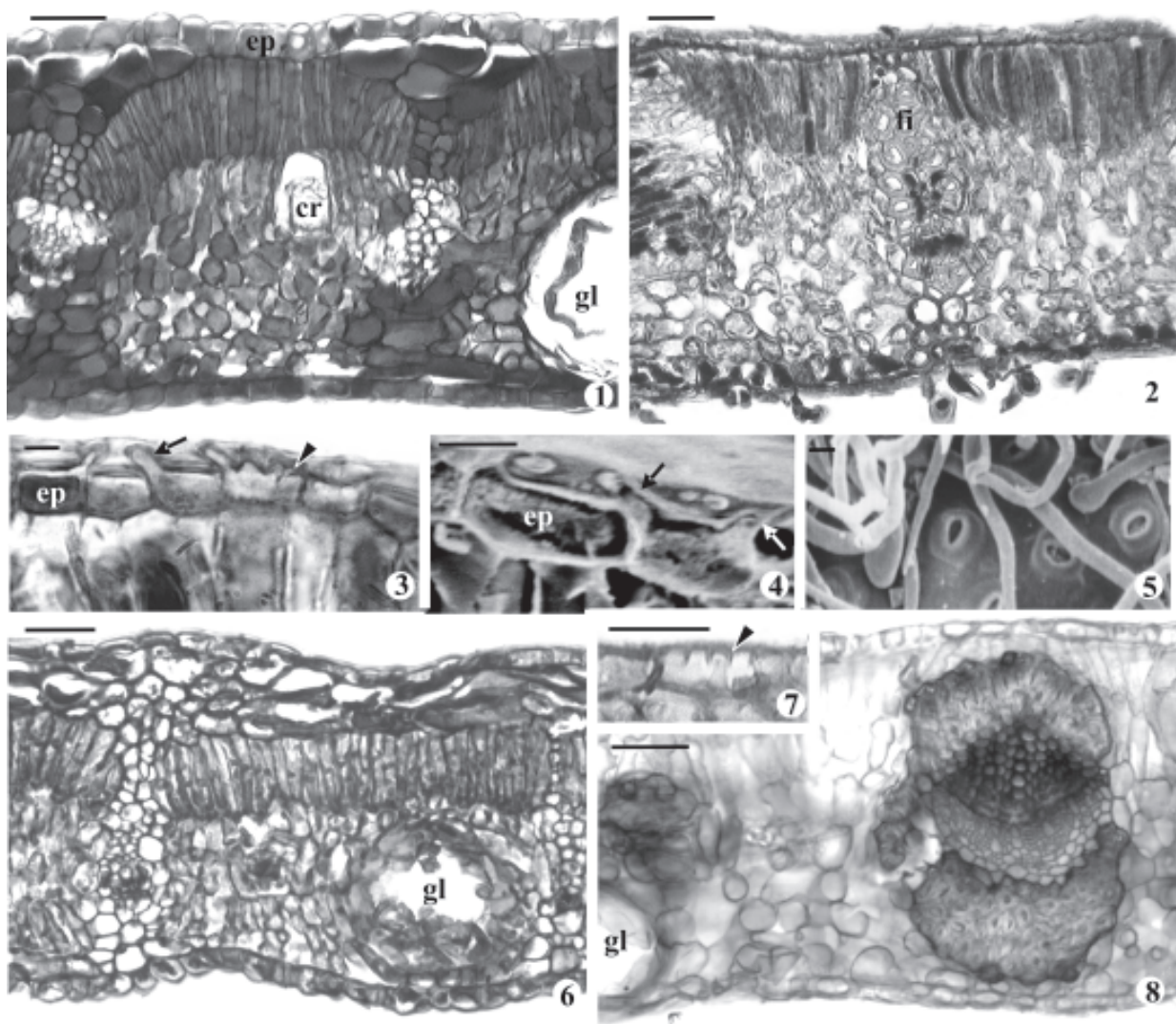
epidérmicas comuns simulam uma hipoderme e estão em contato com os feixes vasculares (Fig. 1, 6).

A nervura mediana é biconvexa em *C. adamantium* (Fig. 9) e *M. decrescens* (Fig. 11), plano-convexa em *M. cordiifolia* (Fig. 10) e *M. torta* (Fig. 12). A endoderme é pouco diferenciada na nervura mediana das quatro espécies; há grande quantidade de fibras pericíclicas nesta região em *M. cordiifolia* (Fig. 10) e *M. torta* (Fig. 12). Os feixes vasculares são bicollaterais e únicos, exceto em *M. decrescens*, em que há feixes menores em posição adaxial (Fig. 11). O formato do feixe mediano é em arco quase plano em *C. adamantium*, apresentando-se em arco semi-fechado nas três espécies de *Myrcia*. Idioblastos com drusas ocorrem na nervura mediana,

nas 2-3 camadas de colênquima e no parênquima adjacente.

Discussão

A epiderme unisseriada, tricomas unicelulares e presença de cavidades secretoras são características anatômicas que ocorrem em Myrtaceae (Metcalf & Chalk 1979) e que foram também constatadas nas quatro espécies aqui examinadas. Folhas de *Psidium guayava* Raddi foram descritas com epiderme multisseriada (Tantawy 2004) ou unisseriada com 2-3 camadas subepidérmicas (Sousa 1971). O estudo ontogenético foliar pode esclarecer se os estratos celulares



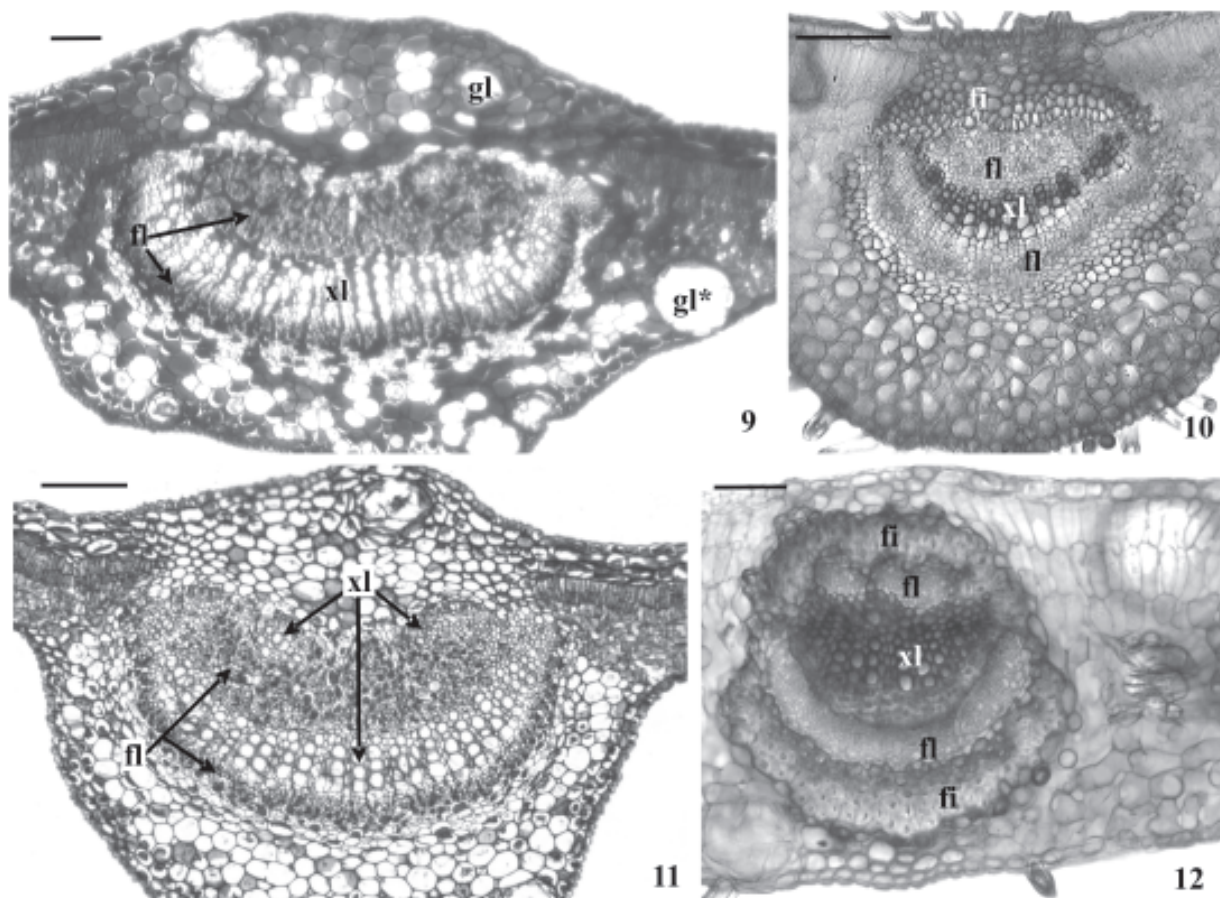
Figuras 1-7. Região mediana da lâmina foliar (1-4, 6-7: secção transversal; 5: vista frontal; 4-5: microscopia eletrônica de varredura). 1. *Campomanesia adamantium* (Camb.) O. Berg. 2-5. *Myrcia cordiifolia* DC.: introjeções na face interna da parede periclinal externa das células epidérmicas (3, cabeça-de-seta), sobreposições entre células (3-4 seta) e estômatos com cristas (5). 6. *Myrcia decrescens* O. Berg. 7-8. *Myrcia torta*: projeções protoplasmáticas (7, cabeça-de-seta). Legenda: cr = cristal; ep = epiderme; fi = fibras; gl = glândula). Barras = 50 μm (1, 2, 6-8); 10 μm (3-5).

subepidérmicos contínuos nesta espécie podem constituir uma epiderme multisseriada ou uma hipoderme, conforme se originem da protoderme ou do meristema fundamental, respectivamente (Fahn 1990); enquanto esta origem não for estabelecida, o conceito de hipoderme *s.l.* pode ser útil (Gomes 2008). Embora a origem deste tecido não tenha sido estabelecida, a presença ou não de hipoderme foi usada na distinção de espécies de *Eugenia* por Hussin *et al.* (1992).

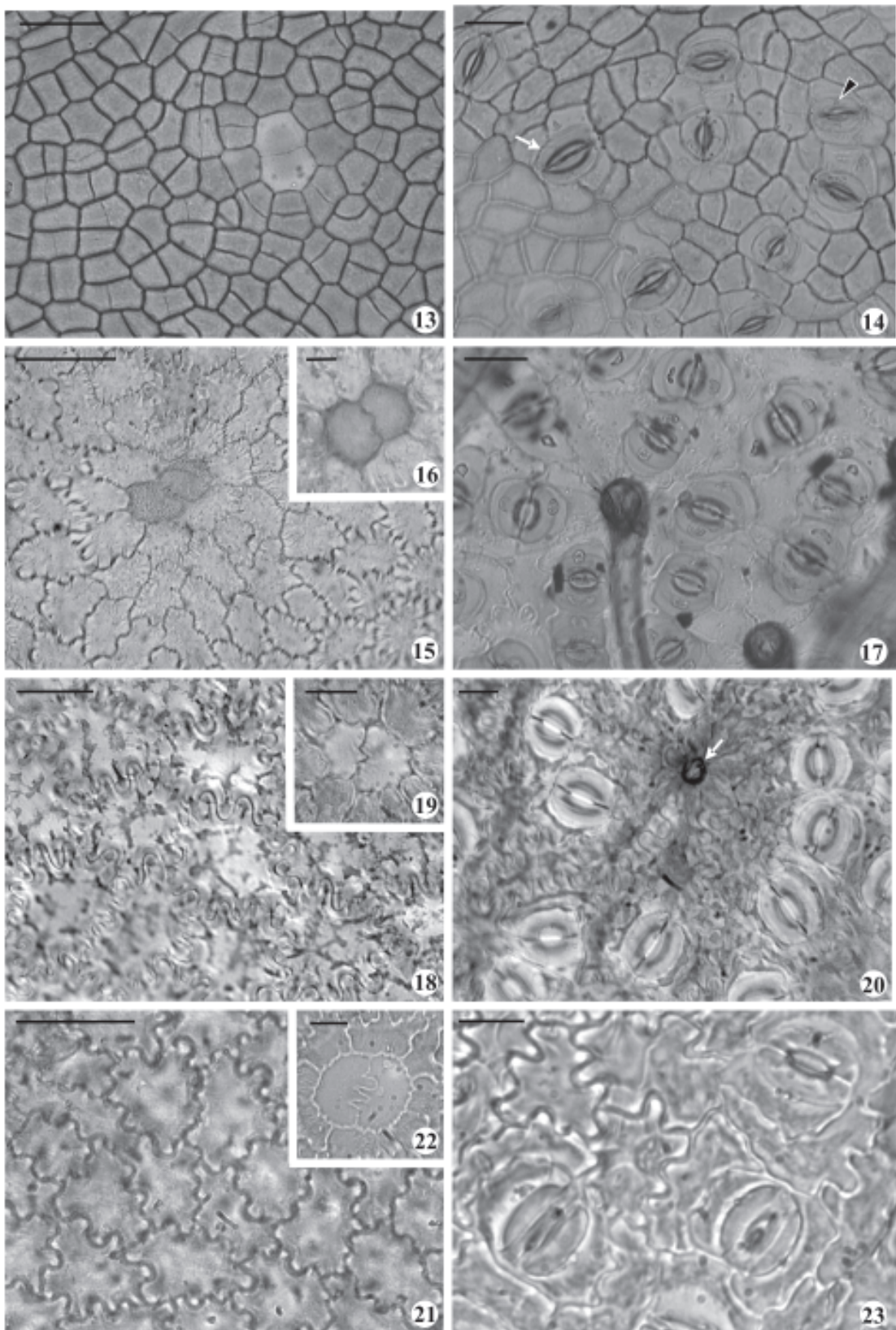
Os estratos celulares aclorofilados subepidérmicos em *Campomanesia adamantium* (Fig. 1) e *Myrcia decrescens* (Fig. 6) são descontínuos e apresentam-se muito extensos, simulando uma hipoderme *s.l.* Trata-se de grupos de células de parênquima que se prolongam lateralmente e contactam a extensão da bainha do feixe vascular, sem chegar a caracterizar uma hipoderme, tampouco uma epiderme multisseriada. Especula-se sobre a possível ocorrência destes estratos descontínuos em outras espécies de Myrtaceae e que possam ser eventualmente interpretados como hipoderme. Camadas

celulares subepidérmicas em folhas coriáceas são consideradas como uma proteção do tecido fotossintético, especialmente quando a taxa de metabolismo é limitada pela deficiência de nutrientes e luz excessiva (Feller 1996), condições ambientais estas presentes no habitat das plantas aqui estudadas.

As paredes anticlinais das células epidérmicas comuns podem ser retas ou sinuosas em Myrtaceae (Gomes & Neves 1997), formando células poligonais (Fig. 13-14) ou de contorno levemente a acentuadamente sinuoso (Fig. 15, 18, 21). Essas células têm formato poligonal em espécies de gêneros basais como *Leptospermum* (Johnson 1980) e *Eucalyptus* (Tuffi-Santos *et al.* 2006) e paredes sinuosas ao menos em uma face foliar em todas as espécies de Myrceinae analisadas (Tab. 1), exceto em espécime com identidade duvidosa, ora designada como *Myrcia sphaerocarpa*, ora como *M. multiflora* (Jorge *et al.* 2000) e que foi excluída da análise geral. Conforme estudos filogenéticos de Myrtaceae feitos por Conti *et al.* (1997) e Lucas *et al.*



Figuras 9-12. Nervura mediana foliar (secção transversal). 9. *Campomanesia adamantium* (Camb.) O. Berg: glândulas na nervura. 10. *Myrcia cordifolia* DC. 11. *Myrcia decrescens* O. Berg. 12. *Myrcia torta* DC. Legenda: fi = fibras; fl = floema; gl = glândula, secção transversal tangencial; gl* = glândula, secção transversal mediana; xl = xilema. Barras= 100 µm (9-10, 12); 50 µm (11).



Figuras 13-23. Epiderme foliar (vista frontal; 13, 15-16, 18-19, 21-22: face adaxial; 14, 17, 20, 23: face abaxial). 13-14. *Campomanesia adamantium* (Camb.) O. Berg: estômadados anomocíticos (14, seta) e paracíticos (14, cabeça-de-seta). 15-17. *Myrcia cordifolia* DC. 18-20. *Myrcia decrescens* O. Berg: cicatriz de tricoma (20, seta). 21-23. *Myrcia torta* DC. 16, 19, 22. Detalhes das células teto das glândulas oleíferas. Barras = 50 μ m (13, 15, 17-19, 21); 20 μ m (14, 16, 20, 22-23).

(2005; 2007), clados mais basais são ocupados por espécies de *Leptospermum* e *Eucalyptus*, entre outras, e os demais clados derivados sequencialmente conforme as circunscricções das subtribos Myrtinae, Eugeniinae e Myrciinae. Estes dois gêneros também ocupam clados basais no cladograma aqui obtido (Fig. 24). Esses dados sugerem que paredes anticlinais retas constituem um estado plesiomórfico em relação ao apomórfico traçado sinuoso das paredes anticlinais das células epidérmicas comuns. Metcalfe & Chalk (1979) consideraram que esta característica é influenciada pelo ambiente, mas em treze espécies de Celastraceae ela permaneceu constante independentemente do local de coleta das plantas (Gomes *et al.* 2005). Em espécies de *Hibiscus* (Malvaceae), o formato das células comuns foi considerado geneticamente fixado e não uma expressão à variação do ambiente (Rocha & Neves 2000), o que constitui um bom caráter taxonômico. Esta premissa parece aplicável para Myrtaceae.

As introjeções da parede periclinal externa nas células epidérmicas comuns em folhas de *Myrcia cordifolia* (Fig. 3) e *M. torta* (Fig. 7) também estão presentes em outras espécies de *Myrcia* (Callado 1997), em certas espécies de *Gomidesia* (Fontenelle *et al.* 1993) e de *Eugenia* (Machado *et al.* 1988; Fontenelle *et al.* 1994). Reforços na parede periclinal externa da epiderme foram denominados de contrafortes em folhas de Lauraceae (Marques *et al.* 2004). Com base em filogenia de Myrtaceae (Lucas *et al.* 2005; 2007), esse estado de caráter parece apomórfico, tendo surgido em momentos diferentes e de modo independente ao longo da evolução da família, enquanto que a ausência dessas introjeções evidencia-se plesiomórfica. O protoplasto pode penetrar na parede periclinal externa, projetando-se em geral lateralmente sobre as células vizinhas e formando sobreposições digitiformes (Fig. 15, 18, 21), que não são acompanhadas pela camada cuticular (Fig. 3-4).

As projeções protoplasmáticas não geram alterações topográficas na folha, pois não há pontos bulados na superfície foliar que possam ser associados às mesmas (Fig. 3-4, 7). Estudos em microscopia eletrônica de transmissão (MET) demonstraram que nessas regiões a cutícula permanece com espessura uniforme, mas a parede periclinal externa apresenta variações de espessura (Machado *et al.* 1988). Tais projeções do protoplasto parecem ser exclusivas da epiderme na face adaxial. Elas constituem invaginações da membrana plasmática que se assemelham àquelas encontradas em células de transferência, sendo acompanhadas pela correspondente deposição de parede celular, as chamadas introjeções da parede (“wall ingrowths”, conforme Gunning & Pate 1969; Talbot *et al.* 2001; 2002; Offler *et al.* 2002). Estudos complementares são necessários para esclarecer

se as células epidérmicas com projeções protoplasmáticas funcionam ou não como células de transferência, investigando se haveria troca de substâncias através das mesmas.

As áreas claras nas células comuns, especialmente perto das sinuosidades, em espécies de *Myrcia* (Fig. 15, 18, 21) também ocorrem em *Eugenia sulcata*, em que estudo em MET demonstrou que a parede periclinal externa é menos espessa e composta por três camadas, com uma variação topográfica restrita à face interna e associada às projeções do protoplasto (Machado *et al.* 1988), como também observado em *Eugenia brasiliensis* (Donato & Morretes 2007). Aparentemente, estes pontos claros ocorrem apenas em células comuns sinuosas (Fig. 15, 18, 21), não sendo encontrados em células comuns poligonais (Fig. 13; Tab. 1). Cada área clara corresponde a uma projeção protoplasmática que penetrou na parede periclinal externa tornando-a mais delgada (Callado 1997; Fontenelle *et al.* 1993). Acredita-se que a descrição da parede anticlinal em forma de contas em espécie de *Myrcia* (Jorge *et al.* 2000) corresponde a estes pontos mais claros concentrados nas sinuosidades de células epidérmicas comuns.

A deposição de cutícula em maior ou menor grau pode constituir flanges nas paredes anticlinais das células comuns em espécies de Myrtaceae (Arruda & Fontenelle 1994), característica esta associada a estresse hídrico (Fahn 1990). A classificação da cutícula em fina, média ou espessa, lisa ou ornamentada foi usada em abordagem sobre Myrtales por Keating (1984).

O tamanho relativo das células epidérmicas comuns nas duas faces foliares foi apontado como um caráter útil do ponto de vista taxonômico de Myrtaceae (Keating 1984). No cladograma obtido no presente trabalho (Fig. 24), células comuns na face adaxial menores ou com a mesma altura do que na face abaxial mostrou ser um estado de caráter plesiomórfico, tendo agrupado espécies de *Leptospermum* e *Eucalyptus* nos clados mais basais, sendo células comuns mais altas na face adaxial um estado apomórfico para Myrteae. Este caráter refletiu a evolução do grupo, conforme as filogenias já relatadas (Conti *et al.* 1997; Lucas *et al.* 2005; Wilson *et al.* 2005; Lucas *et al.* 2007).

Os tricomas geralmente são unicelulares e não-ramificados em Myrtaceae (Metcalfe & Chalk 1979), salvo em poucos gêneros do velho mundo que apresentam tricomas pluricelulares (Johnson & Briggs 1984). Eles são dibraquiados em alguns grupos (*Calyptanthus*, *Marlierea*, *Myrceugenia* e algumas espécies de *Myrcia* e *Eugenia*), constituindo um importante caráter para a identificação das espécies do Brasil (Landrum & Kawasaki 1997). Espécies amazônicas de *Marlierea* agrupam-se conforme a

presença ou ausência de indumento (Rosario & Secco 2006). As quatro espécies aqui estudadas apresentam tricomas simples, que são considerados plesiomórficos para a família, em contraposição aos apomórficos tricomas dibráquiados (Johnson & Briggs 1984).

Os tricomas agudos, unicelulares e sem célula pedal constituem uma sinapomorfia entre Myrtaceae e Vochysiaceae (Conti *et al.* 1997). A ausência de célula pedal e uma base muito estreita tornam frágil a inserção desta estrutura na epiderme e contribuem para a glabrescência foliar. A queda natural dos tricomas ficou evidenciada através da análise do indumento nos primórdios foliares e nas folhas adultas de 46 espécies de Myrtaceae (Tab. 2); ca. 74% das espécies mostraram-se glabrescentes ao menos em uma das faces, sendo este um caráter variável apenas em *Myrcia rorida*. As cicatrizes oriundas da queda de tricomas são inconspícuas sob lupa.

Eventualmente, folhas glabrescentes podem ser interpretadas como glabras, quando é analisado o indumento apenas no limbo expandido. Algumas espécies de Myrtaceae são descritas como glabras, tais como *C. adamantium*, *Myrcia variabilis* (Arantes & Monteiro 2002) e *Eugenia puniceifolia* (Braz *et al.* 2004), mas apresentam indumento nas gemas e o perdem com o desenvolvimento da folha (Tab. 1). *Marlierea bipennis*, embora apresente indumento (Tab. 2), é descrita como glabra (Rosario & Secco 2006). *Eugenia uniflora* possui folhas glabras segundo Behar (1971) e Auricchio & Bacchi (2003), mas Jorge *et al.* (1994) constataram a ocorrência de tricomas tectores esparsos nessas espécies. A sutileza da aplicação dos dois conceitos (glabrescente versus glabro) é seguida na descrição das folhas de *Myrceugenia* (Lima & Guedes-Bruni 2004). O termo “glabrescente” traduz com objetividade e precisão a condição de folhas com indumento quando jovens e que os perdem ao longo de seu desenvolvimento.

Espécies de *Leptospermum* (Johnson 1980) e de *Eucalyptus* (James *et al.* 1999), que são os gêneros mais basais na filogenia de Myrtaceae *s.l.* (Conti *et al.* 1997), apresentam folhas anfiestomáticas. As quatro espécies aqui estudadas são hipostomáticas, característica predominante na família (Watson & Dallwitz 2007) e que corresponde à condição mais comum entre as plantas terrestres (Boeger & Wisniewski 2003). As evidências são que folhas anfiestomáticas constituem condição plesiomórfica, enquanto as folhas hipostomáticas constituem uma apomorfia em Myrtaceae *s.l.* Em espécies de *Eucalyptus*, a presença de folhas anfiestomáticas parece estar associada ao mesofilo isobilateral (James *et al.* 1999).

O conteúdo das células-guarda em muitas espécies de Myrtaceae concentra-se em suas extremidades, com

maior espessamento e lume reduzido na região equatorial, sendo referidas como em formato de telefone (Backes 1971), ou navicular (Machado *et al.* 1988; Fontenelle *et al.* 1993). Espécies de diferentes famílias que ocorrem no Cerrado apresentam estômatos com estas características (Morretes & Ferri 1959; Gavilanes 1999).

Diferentes tipos de complexos estomáticos têm sido atribuídos a espécies de Myrtaceae, que geralmente apresentam células-guarda no nível da epiderme (Tab. 1). Segundo Arruda & Fontenelle (1994), a família não apresenta um tipo estomático característico e geralmente as células-guarda situam-se no mesmo nível das células epidérmicas comuns, com as subsidiárias muitas vezes posicionadas parcialmente abaixo das primeiras. Isto dificulta a identificação do tipo de complexo estomático em cortes paradérmicos, gerando a impressão da falta de células subsidiárias, ou dificultando sua distinção em relação às células comuns. Tal dificuldade explicaria controvérsias na literatura sobre os tipos estomáticos encontrados na mesma espécie. Estômatos paracíticos e anomocíticos são apontados para *Psidium guayava* (Sousa 1971; Tantawy 2004), enquanto paracíticos e anomoparacíticos são descritos para *Eugenia uniflora* (Auricchio & Bacchi 2003; Tantawy 2004).

Estudos ontogenéticos estabeleceram a origem das glândulas oleíferas em Myrtaceae a partir de meristemóides epidérmicos (Fahn 1979) ou células protodérmicas (Arruda & Fontenelle 1994), inequivocadamente sem a participação de meristema fundamental. Divisões periclinais originam células mais internas, as quais se dividem e se diferenciam no tecido epitelial da cavidade secretora (Fahn 1979), enquanto que as células externas (células teto) permanecem no nível das células comuns, mas assumem um formato distinto das mesmas (Fig. 13, 16, 19, 22).

As células teto das glândulas em Myrtaceae e as células epidérmicas comuns diferem quanto ao formato e em sua afinidade por corantes histológicos. Cada glândula pode ter entre 1-4 células teto em vista frontal e até quatro camadas celulares de altura (Callado 1997), o que pode ser atribuído ao número de divisões anticliniais e periclinais, respectivamente, que ocorrem na célula mãe e suas derivadas. Células teto com mais de uma camada foram constatadas apenas entre representantes de Myrciinae (Tab. 1).

As células teto das glândulas de Myrtaceae situam-se no mesmo nível das células comuns, mantêm a ligação da glândula com o restante da epiderme e posicionam o tecido secretor epitelial e o lume glandular mergulhados no mesofilo (Fig. 1, 6, 9). Secções anatômicas que tangenciam estas glândulas podem dar a impressão equivocada de que elas estão separadas da epiderme (Fig. 9); em alguns trabalhos elas são descritas

Tabela 2. Tricomas nos primórdios foliares (PF) e nas faces adaxial (AD) e abaxial (AB) de folhas adultas em espécies de Myrtaceae: + presença; - ausência.

Espécie	Exsicatas	Tricomas		
		PF	AD	AB
1. <i>Campomanesia adamantium</i> (Cambess.) O. Berg	B.A.S. Pereira 2027; C. Munhoz <i>et al.</i> 522; C. Proença <i>et al.</i> 1517; G. Pereira-Silva <i>et al.</i> 4361; J. Ordone BHZB2633; R.C. Mendonça <i>et al.</i> 4096	+	-	-
2. <i>Marlierea bipennis</i> (O. Berg) McVaugh	P.L.R. Moraes 268; P.L.R. Moraes 1058	+	+	+
3. <i>Myrcia arborescens</i> O. Berg	A.C. Cervi 3989; G. Hatsbach 20799 & J. Fontella 367; M.R.B. Carmo 285; M.R.B. Carmo 412	+	+	+
4. <i>Myrcia arrudeana</i> Glaziou	C. Proença & L.R. Landrum 1289	+	-	-
5. <i>Myrcia bella</i> Cambess.	C. Proença <i>et al.</i> 1546; I. Gottsberger 16-121085	+	+	+
6. <i>Myrcia canescens</i> O. Berg	C. Proença <i>et al.</i> 2110; D.S. Brito <i>et al.</i> 69	+	-	+
7. <i>Myrcia capitata</i> O. Berg	B.A.S. Pereira & D. Alvarenga 2369; C. Proença <i>et al.</i> 1673; D.S. Brito <i>et al.</i> 120; G. Pereira-Silva <i>et al.</i> 868	+	+	+
9. <i>Myrcia castrensis</i> (O. Berg) D. Legrand	E.C.L. Oliveira <i>et al.</i> 29	+	-	-
10. <i>Myrcia cordiifolia</i> DC.	J.R.R. Pinto 322; M.A. Silva <i>et al.</i> 1786; M. Brito <i>et al.</i> 30; M. Brito <i>et al.</i> 49	+	+	+
11. <i>Myrcia decrescens</i> O. Berg	A.A.A. Barbosa 426; C. Proença & R.S. Oliveira 183; G.L. Moretto <i>et al.</i> 10; H.S. Irwin & T.R. Soderstrom 6246	+	-	-
12. <i>Myrcia deflexa</i> (Poir.) DC.	E.P. Heringer 9047; H.S. Irwin <i>et al.</i> s.n.	+	-	+
13. <i>Myrcia dictyophylla</i> (O. Berg) Mattos & D. Legrand	H.S. Irwin <i>et al.</i> 9238; E.P. Heringer <i>et al.</i> 691	+	-	+
14. <i>Myrcia fallax</i> (Rich.) DC.	H.S. Lima <i>et al.</i> BS-541; L.H.S. Silva <i>et al.</i> 893; M.F. Simon <i>et al.</i> 34; M. Schessl 6252	+	-	+
15. <i>Myrcia gardneriana</i> O. Berg	F. Vieira 354; G. Eiten & I. Mimura 5751; G. Pereira-Silva & J.B. Pereira 4451;	+	-	+
16. <i>Myrcia goyazensis</i> Cambess.	C. Proença <i>et al.</i> 2679; E.S.G. Guarino & J.B. Pereira 456; K. Calago 254	+	-	-
17. <i>Myrcia guajavifolia</i> O. Berg	F.M. Caldeira BHZB-1980; M.G. Carvalho BHZB-1686; M.G. Carvalho BHZB-2588; M.G. Carvalho BHZB-2592	+	-	+
18. <i>Myrcia laruotteana</i> Cambess.	A. Carvalho <i>et al.</i> 30; J.A. Ratter <i>et al.</i> R7037; J.A. Ratter <i>et al.</i> R8159V; J.E. Paula 3326; M.A. Assis & A.P. Teixeira 1685; M.L. Fonseca <i>et al.</i> 5865	+	-	-
19. <i>Myrcia lasiantha</i> DC.	M.L. Fonseca <i>et al.</i> 1178; R.C. Mendonça <i>et al.</i> 2682	+	+	+
20. <i>Myrcia lasiopus</i> DC.	C. Proença & L.R. Landrum 1287; C. Proença & L.R. Landrum 1298; J.H. Kirkbride Jr. 4473	+	-	-
21. <i>Myrcia linearifolia</i> Cambess.	A.P. Duarte & A. Matos 8326; C. Proença <i>et al.</i> 1637; H.S. Irwin <i>et al.</i> 9622	+	-	-
22. <i>Myrcia lingua</i> (O. Berg) Mattos & D. Legrand	C. Proença 922; J.A. Ratter R7182; J.A. Ratter <i>et al.</i> R7837; J.A. Ratter <i>et al.</i> R8084	+	-	-
23. <i>Myrcia magnoliifolia</i> DC.	E.C.L. Oliveira 28	+	-	+
24. <i>Myrcia multiflora</i> (Lam.) DC.	J.A. Ratter <i>et al.</i> s.n.; J.M. Costa s.n.; M. Barbosa 489; R.F. Vieira <i>et al.</i> 1333; T.B. Cavalcanti 2626	+	-	-
25. <i>Myrcia mutabilis</i> (O. Berg) N. Silveira	E.P. Heringer 8702; E.P. Heringer 8781	+	+	+
26. <i>Myrcia nivea</i> Cambess.	C. Proença & J.H. Kirkbride Jr. 199; E.P. Heringer 8963; E.P. Heringer 12903; S.P. Almeida 527	+	-	+
27. <i>Myrcia obtecta</i> (O. Berg) Kiaersk.	J.C. Lindeman & J.H. Haas 1307; J.M. Silva & J. Cordeiro 1573; M.C. Guedes & E. Soares 3660; M.R.B. Carmo 423	+	-	-
28. <i>Myrcia pallens</i> DC.	H.S. Irwin <i>et al.</i> 16203; J.A. Ratter <i>et al.</i> R7397; J.E. Paula 3328; MB. Alcântara & R. César 7	+	-	-
29. <i>Myrcia piauhyensis</i> O. Berg	C. Proença <i>et al.</i> 1527; C. Proença <i>et al.</i> 1989; P. Gibbs <i>et al.</i> 2838;	+	-	+
30. <i>Myrcia pinifolia</i> Cambess.	E.P. Heringer 12262; H.S. Irwin <i>et al.</i> 8246; H.S. Irwin <i>et al.</i> 9123	+	-	-
31. <i>Myrcia pubipetala</i> Miq.	D. Sucre 7987	+	-	+
32. <i>Myrcia rhodosepala</i> Kiaersk.	A.A. Arantes & R. Scabbia 425; C. Proença <i>et al.</i> 1658; R.C. Mendonça <i>et al.</i> 2096; R.C. Mendonça <i>et al.</i> 3289	+	-	-
33. <i>Myrcia rorida</i> (O. Berg) Kiaersk.	B.M. Gomes <i>et al.</i> 145	+	+	+
	J.A. Ratter <i>et al.</i> R-8139	+	-	+
	B.M. Gomes <i>et al.</i> 129; J.A. Ratter <i>et al.</i> R-8120; S. Bridgewater <i>et al.</i> S-1076	+	-	-

continua

Tabela 2 (continuação)

Espécie	Exsiccatas	Tricomas		
		PF	AD	AB
34. <i>Myrcia rostrata</i> DC.	A.L. Cavalheiro <i>et al.</i> 19; H.S. Lima <i>et al.</i> 578; M.R.B. Carmo 624; V.M. Carvalho <i>et al.</i> 3	+	-	+
35. <i>Myrcia rubella</i> Cambess.	L. Coradin <i>et al.</i> 2319; L.M. Fonseca <i>et al.</i> 4892; L.S. Caldas s.n.; M.F. Simon & M.F. Amaral 292; S. Splett 67	+	+	+
36. <i>Myrcia rufulla</i> Miq.	G. Martinelli <i>et al.</i> 11642	+	-	-
37. <i>Myrcia schottiana</i> O. Berg	D. Philcox <i>et al.</i> 3032; G. Eiten & L.T. Eiten 9767; S. Splett s.n.	+	+	+
38. <i>Myrcia scutulifera</i> DC.	G.P. Silva <i>et al.</i> 3119; L.M. Fonseca <i>et al.</i> 5597; W.E. Anderson <i>et al.</i> 36759	+	-	-
39. <i>Myrcia sellowiana</i> O. Berg	B.A.S. Pereira & D. Alvarenga 3132; B.A.S. Pereira & D. Alvarenga 3165; C. Proença 947; J.A. Ratter <i>et al.</i> R-7438	+	-	+
40. <i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.	C. Proença <i>et al.</i> 1843; C. Proença 1883; J.A. Ratter <i>et al.</i> R-7874-V; J.A. Ratter <i>et al.</i> R-7930	+	+	+
41. <i>Myrcia stricta</i> (O. Berg) Kiaersk.	F.H.F. Oldenburger & V.V. Mecnas 1737; L. Cobra & J. Oliveira 143; M.C. Assis & D.L. Teixeira 295; P.C.M. Ramos 259	+	-	-
42. <i>Myrcia suffruticosa</i> O. Berg	C. Proença <i>et al.</i> 2101; G.L. Moretto <i>et al.</i> 18; R.S. Oliveira & C. Proença 196	+	-	+
43. <i>Myrcia tomentosa</i> (Aubl.) DC.	I.S. Gottsberger 692; I.S. Gottsberger 709; I.S. Gottsberger 2192; R. Goodland 3909; R. Goodland 4096	+	+	+
44. <i>Myrcia torta</i> DC.	C. Proença & R.S. Oliveira 171; C. Proença <i>et al.</i> 2304; E.P. Heringer 9752; H.S. Irwin & T.R. Soderstron 5544	+	-	-
45. <i>Myrcia uberavensis</i> O. Berg	A.A.A. Barbosa 741; C. Proença <i>et al.</i> 1449; C. Proença <i>et al.</i> 2105; Flora da E.E. do Panga 258	+	-	-
46. <i>Myrcia variabilis</i> DC.	F. Bucci & C. Verano 1862; Flora da E.E. do Panga 381; J.A. Ratter <i>et al.</i> R-1853	+	-	+
47. <i>Myrcia venulosa</i> DC.	F.C. Silva & E.M. Francisco 2190; L.H.S. Silva & F.C. Silva 662; L.H.S. Silva & F.C. Silva 734; R.L. Volpi <i>et al.</i> 790	+	-	+
Subtotal		11	+	+
		15	+	-
		19	+	-
		1	variável	-

como internas no mesofilo ou subepidérmicas (Callado 1997), imersas no parênquima (Medeiros 2000; Palhares 2003), ou separadas da epiderme pelo parênquima paliçádico (Gomes & Neves 1997). Ilustrações destas glândulas muito afastadas da epiderme no pecíolo e caule de algumas espécies de Myrtaceae (Metcalf & Chalk 1979) indicam que sua ontogênese merece ser investigada nestas regiões.

A densidade dos estômadás, das células comuns e das glândulas nas folhas de Myrtaceae podem ter utilidade taxonômica, conforme resultados obtidos para espécies de *Eucalyptus* (Tuffi-Santos *et al.* 2006).

Os mesofilos isobilateral e homogêneo só ocorrem em grupos mais basais, como espécies de *Callistemon*, *Eucalyptus* (Metcalf & Chalk 1979; James & Bell 1995; Tantawy 2004) e *Leptospermum* (Johnson 1980). Todas as espécies analisadas de Eugeniinae e Myrciinae apresentam mesofilo dorsiventral (Tab. 1), indicando que

se trata de uma característica apomórfica.

As esclereídes têm distribuição restrita a poucas espécies de Myrtaceae (Tab. 1), tendo valor diagnóstico para espécies de *Eugenia* (Hussin *et al.* 1992).

Idioblastos secretores, possivelmente com compostos fenólicos, estão ausentes nos táxons mais basais de Myrtaceae (Tab. 1) e sua presença pode ser considerada como um estado de caráter apomórfico; seu conteúdo tanífero foi comprovado em algumas espécies (Metcalf & Chalk 1979; Donato & Morretes 2007).

Espécies de Myrtaceae podem apresentar a nervura mediana biconvexa, plano-convexa ou côncavo-convexa, com o feixe vascular geralmente único, em formato de arco quase plano ou semifechado (Tab. 1). Estas características são úteis na distinção do gênero *Siphoneugena* (Proença 1990), espécies de *Eugenia* (Cardoso & Sajo 2004) e de *Psidium* (Rotman 1976). O

formato do feixe vascular na nervura mediana em espécies de Hippocrateoideae (Celastraceae) foi considerado o mais facilmente identificável entre os caracteres anatômicos com valor taxonômico (Gomes *et al.* 2005), o que se repete em Myrtaceae. Os feixes vasculares em arco semifechado estão presentes na nervura mediana de táxons mais derivados, enquanto que feixes em arco quase plano podem ser considerados um estado de caráter plesiomórfico.

Myrtaceae tem estrutura nodal unilacunar (Sinnott 1914) e seu feixe vascular mediano é único na maioria das espécies analisadas (Tab. 1), exceto em *Myrcia decrescens* (Fig. 11) e *Psidium multiflorum* (Backes 1971), que apresentam grupos de feixes menores adicionais. Feixes vasculares bicolaterais nas nervuras medianas foram encontrados nas espécies estudadas (Fig. 9-12) que, juntamente com pontoações areoladas ornamentadas, caracterizam Myrtales (Vliet & Baas 1984). O floema adaxial e abaxial quase se tocam (Fig. 10). O floema abaxial nem sempre é bem definido (Metcalf & Chalk 1979).

Optou-se por uma análise cladística para o agrupamento das espécies (Fig. 24), tendo em vista que algumas relações filogenéticas entre os táxons já são conhecidas (Conti *et al.* 1997; Lucas *et al.* 2005; Wilson *et al.* 2005; Lucas *et al.* 2007). A comparação do cladograma com as filogenias existentes possibilitou identificar alguns caracteres morfológicos gerais que refletem a evolução de espécies de *Psidium*, destacando células comuns sem sinuosidade, estômatos geralmente paracíticos, hipoderme geralmente presente e parênquima lacunoso pouco ou não diferenciado. *Leptospermum* e *Eucalyptus* derivaram em clados mais basais, definidos por folhas anfiestomáticas, com mesofilo isobilateral e

células epidérmicas comuns na face adaxial com altura menor ou igual às da face abaxial. Espécies de *Myrcia* estão em clados diferentes (Fig. 24), o que também ocorreu em filogenias da família, refletindo a complexidade deste gênero que necessita ser mais bem analisado.

Na comparação anatômica dos táxons, foi necessária a padronização das informações tomadas a partir da região mediana das folhas adultas, pois a anatomia da folha pode ter variações significativas conforme seu estágio de desenvolvimento e a região do limbo (James *et al.* 1999). Uma dificuldade encontrada foi a falta de padronização das escalas nos trabalhos analisados, o que gerou divergências significativas quanto a alguns parâmetros (Tab. 1). Por exemplo, a altura do parênquima paliçádico em *Psidium cattleianum* variou de 80-120 µm (Arruda & Fontenelle 1994) até 154 µm (Boeger & Wisniewski 2003). A comparação de parâmetros quantitativos de fontes diferentes contém mais imprecisões do que os dados qualitativos.

A despeito das limitações impostas pela falta de padronização e imprecisões contidas em alguns trabalhos, a análise de descrições da lâmina foliar de espécies de Myrtaceae possibilitou a compilação de caracteres anatômicos, com algumas inferências sobre sua evolução e importância taxonômica, refletindo o estado da arte no momento. Os caracteres compilados eventualmente podem ser úteis em estudos comparativos que tenham uma padronização melhor.

Não se identificou utilidade taxonômica para alguns caracteres analisados que foram mantidos no quadro comparativo, os quais eventualmente podem não ter relevância taxonômica, ou o número de táxons analisados foi tão pouco representativo que não possibilitou agrupamentos dos táxons, o que pode ser corrigido em

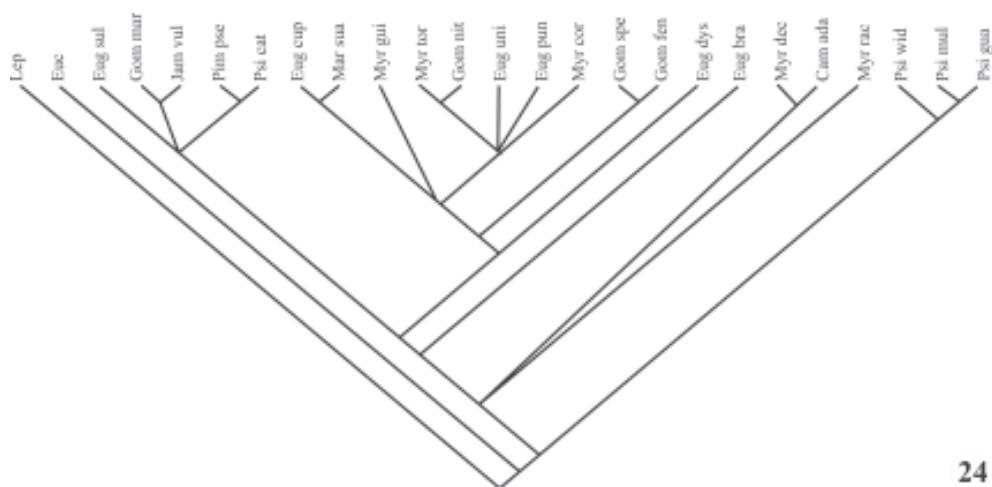


Figura 24. Cladograma de consenso estrito considerando 21 caracteres anatômicos de 68 espécies de Myrtaceae.

estudos posteriores. Vliet & Baas (1984) consideraram que a maioria dos caracteres anatômicos da madeira não são avaliáveis em uma abordagem cladística para Myrtales, pois têm uma alta probabilidade de linhagens com especializações paralelas em cada família. Eventualmente, o mesmo pode estar ocorrendo com alguns caracteres anatômicos foliares, mas a anatomia foliar deve ser considerada em filogenias, pois há caracteres promissores, tais como o formato das células comuns da epiderme, número de células teto das cavidades secretoras, tricomas dibráquiados ou não, as camadas celulares incolores subepidérmicas, tipo de mesofilo, o formato do feixe vascular na nervura mediana, entre outros. A ampliação do número de espécies analisadas anatomicamente é necessária para que se verifique a maior confiabilidade das inferências taxonômicas e filogenéticas aqui lançadas, as quais poderão ou não ser confirmadas, mas se faziam necessárias no estágio atual do conhecimento.

Agradecimentos

Agradecemos à Professora Dra. Carolyn Elinore Barnes Proença do Herbário da Universidade de Brasília, pela leitura do manuscrito e identificação das espécies aqui estudadas.

Referências bibliográficas

- Arantes, A.A. & Monteiro, R. 2002. A família Myrtaceae na Estação Ecológica do Panga, Uberlândia, Minas Gerais, Brasil. **Lundiana** 3: 111-127.
- Arruda, R.C.O. & Fontenelle, G.B. 1994. Contribuição ao estudo da anatomia foliar de *Psidium cattleianum* Sabine (Myrtaceae). **Revista Brasileira de Botânica** 17: 25-35.
- Auricchio, M.T. & Bacchi, E.M. 2003. Folhas de *Eugenia uniflora* L. (pitanga): propriedades farmacobotânicas, químicas e farmacológicas. **Revista do Instituto Adolfo Lutz** 62: 55-61.
- Backes, A. 1971. Contribuição ao estudo da anatomia foliar e da fisiologia de *Psidium multiflorum* Camb. **Ciência e Cultura** 23: 297-303.
- Behar, L. 1971. Dados sobre transpiração e anatomia foliar de *Eugenia uniflora* L. **Ciência e Cultura** 23: 273-284.
- Boeger, M.R.T. & Wisniewski, C. 2003. Comparação da morfologia foliar de espécies arbóreas de três estádios sucessionais distintos de floresta ombrófila densa (Floresta Atlântica) no Sul do Brasil. **Revista Brasileira de Botânica** 26: 61-72.
- Braz, D.M.; Moura, M.V.L.P. & Rosa, M.M.T. 2004. Chave de identificação para as espécies de dicotiledôneas arbóreas da Reserva Biológica de Tingüá, RJ, com base em caracteres vegetativos. **Acta Botanica Brasílica** 18: 225-240.
- Bremer, B.; Bremer, K.; Chase, M.W.; Reveal, J.L.; Soltis, D.E.; Soltis, P.S.; Stevens, P.F. (coord.); Anderberg, A.A.; Fay, M.F.; Goldblatt, P.; Judd, W.S.; Källersjö, M.; Karehed, J.; Kron, K.A.; Lundberg, J.; Nickrent, D.L.; Olmstead, R.G.; Oxelman, B.; Pires, J.C.; Rodman, J.E.; Rudall, P.J.; Savolainen, V.; Sytsma, K.J.; Bank, M.Van Der; Wurdack, K.; Xiang, J.Q.-Y. & Zmarzty, S. 2003. APG II (Angiosperm Phylogeny Group). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society** 141: 399-436.
- Callado, C.H. 1997. Anatomia foliar de *Eugenia cuprea* (Berg) Ndz. e *Marlierea suaveolens* Gard. (Myrtaceae). **Rodriguésia** 45/49: 25-37.
- Cardoso, C.M.V. & Sajo, M.G. 2004. Vascularização foliar e a identificação de espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae) da bacia hidrográfica do Rio Tibagi, PR. **Revista Brasileira de Botânica** 27: 47-54.
- Conti, E.; Litt, A.; Wilson, P.G.; Graham, S.A.; Briggs, B.G.; Johnson, L.A.S. & Sytsma, K.J. 1997. Interfamilial relationships in Myrtales: molecular phylogeny and patterns of morphological evolution. **Systematic Botany** 22: 629-647.
- Donato, A.M. & Morretes, B.L. 2005. Estudo anatômico das folhas de *Psidium widgeonianum* Berg (Myrtaceae) uma espécie com potencial medicinal. **Revista Brasileira de Farmácia** 86: 65-70.
- Donato, A.M. & Morretes, B.L. 2007. Anatomia foliar de *Eugenia brasiliensis* Lam. (Myrtaceae) proveniente de áreas de restinga e de floresta. **Revista Brasileira de Farmacognosia** 17: 426-443.
- Fahn, A. 1979. **Secretory tissues in plants**. London, Academic Press.
- Fahn, A. 1990. **Plant Anatomy**. Oxford, Pergamon Press.
- Feller, L.C. 1996. Effects of nutrient enrichment on leaf anatomy of dwarf *Rhizophora mangle* L. (red mangrove). **Biotropica** 28: 13-22.
- Fontenelle, G.B.; Costa, C.G. & Machado, R.D. 1994. Foliar anatomy and micromorphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society** 115: 111-133.
- Fontenelle, G.B.; Gomes, D.M.S. & Machado, R.D. 1993. Anatomia foliar de *Gomidesia mariana* Berg e *Gomidesia fenzliana* Berg (Myrtaceae). **Revista Brasileira de Botânica** 16: 17-30.
- Gavilanes, M.L. 1999. Estudo anatômico do eixo vegetativo de plantas daninhas que ocorrem em Minas Gerais. I. Anatomia foliar de *Gomphrena celosoides* Mart. (Amaranthaceae). **Revista Ciência e Agrotecnologia** 23: 882-899.
- Ghouse, A.K.M. & Yunus, M. 1972. Preparation of epidermal peels from leaves of gymnosperms by treatment with hot 60% HNO₃. **Stain technology** 47: 322-324.
- Gomes, D.M.S. & Neves, L.J. 1997. Anatomia foliar de *Gomidesia spectabilis* (DC) Berg e *Gomidesia nitida* (Vell.) Legr. (Myrtaceae). **Rodriguésia** 45/49: 51-70.
- Gomes, S.M. 2008. Morfo-anatomia de frutos secos em espécies de Apocynaceae: significado ecológico e evolutivo. **Acta Botanica Brasílica** 22: 517-530.
- Gomes, S.M.; Kinoshita, L.S. & Castro, M.M. 2008. Hemisyncarpy and appendicular nectary approached by floral ontogeny of *Mandevilla velame* (A. St.-Hil.) Pichon, Apocynoideae. **Revista Brasileira de Botânica** 31: 81-93.
- Gomes, S.M.A.; Silva, E.A.M.; Lombardi, J.A.; Azevedo, A.A. & Vale, F.H.A. 2005. Anatomia foliar como subsídio à taxonomia de Hippocrateoideae (Celastraceae) no Sudeste do Brasil. **Acta Botanica Brasílica** 19: 945-961.
- Gunning, B.E.S. & Pate, J.S. 1969. "Transfer cells": plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes - their occurrence, structure, and development. **Protoplasma** 68: 1615-16102.
- Hammer, O.; Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. **Palaeontologia Electronica** 4: 9p. <<http://folk.uio.no/ohammer/past>>
- Hussin, K.H.; Cutler, D.F. & Moore, D.M. 1992. Leaf anatomical studies of *Eugenia* L. (Myrtaceae) species from the Malay Peninsula. **Botanical Journal of the Linnean Society** 110: 137-156.
- James, S.A. & Bell, D.T. 1995. Morphology and anatomy of leaves of *Eucalyptus camaldulensis* clones: variation between geographically separated locations. **Australian Journal of Botany** 43: 415-433.

- James, S.A.; Smith, W.K. & Vogelmann, T.C. 1999. Ontogenetic differences in mesophyll structure and chlorophyll distribution in *Eucalyptus globulus* ssp. *globulus* (Myrtaceae). **American Journal of Botany** **86**: 198-207.
- Jensen, W.A. 1962. **Botanical histochemistry: principles and practice**. San Francisco, W.H. Freeman.
- Johansen, D.A. 1940. **Plant microtechnique**. New York, McGraw-Hill Book Co.
- Johnson, C.T. 1980. The leaf anatomy of *Leptospermum* Forster. (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany** **28**: 77-104.
- Johnson, L.A.S. & Briggs, B.G. 1984. Myrtales and Myrtaceae - a phylogenetic analysis. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **71**: 700-756.
- Jorge, L.I.F.; Aguiar, J.P.L. & Silva, M.L. 2000. Anatomia foliar de pedra-hume-caá (*Myrcia sphaerocarpa*, *Myrcia guianensis*, *Eugenia puniceifolia* - Myrtaceae). **Acta Amazonica** **30**: 49-57.
- Jorge, L.I.F.; Oliveira, F.; Kato, E.T.M. & Oliveira, I. 1994. Caracterização farmacognóstica das folhas e dos frutos de *Eugenia uniflora* L. Myrtaceae. **Lecta** **2**: 103-120.
- Keating, R.C. 1984. Leaf histology and its contribution to relationships in the Myrtales. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **71**: 801-823.
- Landrum, L.R. & Kawasaki, M.L. 1997. The genera of Myrtaceae in Brazil: an illustrated synoptic treatment and identifications keys. **Brittonia** **49**: 508-536.
- Leon, H. & Williams, J. 2005. Estudio anatómico de la madera de 21 especies del género *Vochysia* Poir. (Vochysiaceae). **Acta Botánica Venezolana** **28**: 213-232.
- Lima, W.G. & Guedes-Bruni, R.R. 2004. *Myrcogenia* (Myrtaceae) ocorrentes no Parque Nacional do Itatiaia, Rio de Janeiro. **Rodriguésia** **55**: 73-94.
- Lucas, E.J.; Belsham, S.R.; NicLughadha, E.M.; Orlovich, D.A.; Sakuragui, C.M.; Chase, M.W. & Wilson, P.G. 2005. Phylogenetic patterns in the fleshy-fruited Myrtaceae – preliminary molecular evidence. **Plant Systematics and Evolution** **251**: 35-51.
- Lucas, E.J.; Harris, S.A.; Mazine, F.F.; Belsham, S.R.; Lughadha, E.M.N.; Telford, A.; Gasson, P.E. & Chase, M.W. 2007. Suprageneric phylogenetic of Myrtales, the generically richest tribe in Myrtaceae (Myrtales). **Taxon** **56**: 1105-1128.
- Lucas, N.M.C. 1971. Contribuição ao estudo da anatomia e fisiologia de *Jambosa vulgaris* Mill. **Ciência e Cultura** **23**: 305-311.
- Machado, R.D.; Costa, C.G. & Fontenelle, G.B. 1988. Anatomia foliar de *Eugenia sulcata* Spring. ex Mart. (Myrtaceae). **Acta Botanica Brasilica** **1**: 275-285.
- Marques, C.A.; Barros, C.F. & Costa, C.G. 2004. *Beilschmiedia rigida* (Mez) Kosterm. (Lauraceae): diferenciação e desenvolvimento da lâmina foliar. **Rodriguésia** **55**: 89-100.
- Medeiros, J.D. 2000. Anatomia foliar de *Eugenia umbelliflora* Berg (Myrtaceae). **Biotemas** **13**: 7-20.
- Merwe, M.M.; Wyk, A.E. & Botha, A.M. 2005. Molecular phylogenetic analysis of *Eugenia* L. (Myrtaceae), with emphasis on southern African taxa. **Plant Systematics and Evolution** **251**: 21-34.
- Metcalf, C.R. & Chalk, L. 1979. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford, Clarendon Press.
- Morretes, B.L. & Ferri, M.G. 1959. Contribuição ao estudo da anatomia das folhas de plantas dos cerrados. I. **Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP (Botânica)** **243**: 7-70.
- Offler, C.E.; McCurdy, D.W.; Patrick, J.W. & Talbot, M.J. 2002. Transfer cells: cells specialized for a special purpose. **Annual Review of Plant Biology** **54**: 431-54.
- Paiva, J.G.A.; Fank-de-Carvalho, S.M.; Magalhães, M.P. & Graciano-Ribeiro, D. 2006. Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. **Acta Botanica Brasilica** **20**: 257-264.
- Palhares, D. 2003. Caracterização farmacognóstica das folhas de *Eugenia dysenterica* DC. (Myrtaceae Jussieu). **Revista Lecta** **21**: 29-36.
- Paula, J.A.M.; Bara, M.T.F.; Rezende, M.H.; Ferreira, H.D. & Paula, J.R. 2005. Estudo farmacognóstico das folhas de *Pimenta pseudocaryophyllus* (Gomes) L.R. Landrum - Myrtaceae. **Revista Eletrônica de Farmácia** **2**: 153-156.
- Proença, C.E.B. A revision of *Siphoneugenia* Berg (Myrtaceae, Myrtales). 1990. **Edinburgh Journal of Botany** **47**: 239-271.
- Proença, C.E.B.; Lughadha, E.N.; Lucas, E.J. & Woodgyer, E.M. 2006. *Algrizea* (Myrtales, Myrtaceae) a new genus from the highlands of Brazil. **Systematic Botany** **31**: 320-326.
- Rocha, J.E. & Neves, L.J. 2000. Anatomia foliar de *Hibiscus tiliaceus* L. e *Hibiscus pernambucensis* Arruda (Malvaceae). **Rodriguésia** **51**: 113-132.
- Rosario, A.S. & Secco, R.S. 2006. Sinopse das espécies de *Marlierea* Cambess. (Myrtaceae) na Amazônia brasileirahttp://www.scielo.br/ - nt1. **Acta Amazonica** **36**: 37-51.
- Rotman, A.D. 1976. Revisión del género *Psidium* em la Argentina (Myrtaceae). **Darwiniana** **20**: 418-443.
- Sajo, M.G. & Rudall, P.J. 2002. Leaf and stem anatomy of Vochysiaceae in relation to subfamilial and suprafamilial systematics. **Botanical Journal of the Linnean Society** **138**: 339-364.
- Schmid, R. 1980. Comparative anatomy and morphology of *Psiloxylon* and *Heteropyxis*, and the subfamilial and tribal classification of Myrtaceae. **Taxon** **29**: 559-595.
- Sinnot, E.W. 1914. Investigations on the phylogeny of the angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms. **American Journal of Botany** **1**: 303-322.
- Sousa, A.V.G. 1971. Contribuição ao estudo da anatomia foliar e da fisiologia de *Psidium guayava* Raddi. **Ciência e Cultura** **23**: 373-382.
- Talbot, M.J.; Franceschi, V.R.; McCurdy, D.W. & Offler, C.E. 2001. Wall ingrowth architecture in epidermal cells of *Vicia faba* cotyledons. **Protoplasma** **215**: 191-203.
- Talbot, M.J.; Offler, C.E. & McCurdy, D.W. 2002. Transfer cell wall architecture: a contribution towards understanding localized wall deposition. **Protoplasma** **219**: 197-209.
- Tantawy, M.E. 2004. Morpho-anatomical study on certain taxa of Myrtaceae. **Asian Journal of Plant Sciences** **3**: 274-285.
- Tuffi-Santos, L.D.; Iarema, L.; Thadeo, M.; Ferreira, F.A. & Meira, R.M.S.A. 2006. Características da epiderme foliar de eucalipto e seu envolvimento com a tolerância ao glyphosate. **Planta Daninha** **24**: 513-520.
- Vliet, G.J.C.M. & Baas, P. 1984. Wood anatomy and classification of the Myrtales. **Annals of the Missouri Botanical Garden** **71**: 783-800.
- Watson, L. & Dallwitz, M.J. 2007. **The families of flowering plants: descriptions, illustrations, identification, and information retrieval**. http://delta-intkey.com Version: 1st June 2007.
- Wilson, P.G.; O'Brien, M.M.; Heslewood, M.M. & Quinn, C.J. 2005. Relationships within Myrtaceae *sensu lato* based on a matK phylogeny. **Plant Systematics and Evolution** **251**: 3-19.