

Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução
Universidade Federal da Bahia

Anatomia foliar e sua importância nas relações filogenéticas
do Clado Chapada Diamantina (Eupatorieae, Asteraceae)

Bárbara Passos da Silva Oliveira

Salvador, Bahia

2023

Bárbara Passos da Silva Oliveira

**Anatomia foliar e sua importância nas relações filogenéticas do Clado
Chapada Diamantina (Eupatorieae, Asteraceae)**

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia para a obtenção do Título de Mestre em Biodiversidade e Evolução pelo Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução.

Orientadora: Dra. Nádia Roque
Coorientadora: Dra. Kelly Regina Batista Leite
Coorientadora: Dra. Vivian Oliveira Amorim

Salvador, Bahia

2023

Ficha Catalográfica

Dados internacionais de catalogação-na-publicação
(SIBI/UFBA/Biblioteca Universitária Reitor Macedo Costa)

Oliveira, Bárbara Passos da Silva.

Anatomia foliar e sua importância nas relações filogenéticas do clado Chapada Diamantina (Eupatorieae, Asteraceae) / Bárbara Passos da Silva Oliveira. - 2023.

50 f.: il.

Orientadora: Profa. Dra. Nádia Roque.

Coorientadora: Profa. Dra. Kelly Regina Batista Leite.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2023.

1. Botânica. 2. Plantas - Anatomia. 3. Folhas - Anatomia. 4. Compostas (Botânica). I. Roque, Nádia. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia. III. Título.

CDD - 581.4

CDU - 581.45

Banca Examinadora

Aprovada por:

Em: 20 de abril de 2023.



Dra. Andrea Karla Almeida dos Santos
Universidade Federal da Bahia



Dra. Alexa Araújo de Oliveira Paes Coelho
Universidade do Estado da Bahia



Dra. Kelly Regina Batista Leite (Coorientadora)
Universidade Federal da Bahia

Agradecimentos

À Universidade Federal da Bahia e ao Instituto de Biologia pela estrutura para a realização do projeto.

Ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade e Evolução (UFBA) e a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) pelo suporte e pela bolsa de mestrado concedida para o desenvolvimento do projeto e minha formação.

À Fundação Oswaldo Cruz (FIOCRUZ) e à toda equipe do Laboratório de Microscopia Eletrônica do Instituto Gonçalo Moniz pelo auxílio para a realização da microscopia eletrônica de varredura.

A minha orientadora Dra. Nádia Roque que compartilhou seus conhecimentos, me guiando com entusiasmo sempre atenta aos detalhes e dedicada em propor uma formação de qualidade.

A minha coorientadora Dra. Kelly Regina Batista Leite, que me ensinou com carinho a Anatomia Vegetal, sempre acreditando no meu potencial.

A Dra. Vivian Oliveira Amorim pela colaboração, me ajudando em momentos importantes, sempre vibrando com cada avanço conquistado no projeto.

Sou grata a vocês pela atenção e paciência, que sempre estiveram dispostas a me escutar e guiar na minha formação.

Aos laboratórios LAVIM e Flora pela estrutura física e materiais que foram essenciais para a realização da pesquisa. Ao professor Lázaro e todos os colegas dos dois laboratórios pela companhia e conselhos valiosos.

Aos meus amigos Sayonara, Leonardo, João, Paloma, Thais e Micaele e a Cássia, Suzane, Débora e Joisilene, amigas que o mestrado me proporcionou. Obrigada pelas risadas e carinho nesse momento, vocês me ajudaram a caminhar pelo mestrado com alegria.

À toda a minha família, em especial a minha mãe Gracinilce, meu pai Robério, meus irmãos João Bosco e Vicente, meu sobrinho Gustavo (que deixava as brincadeiras para depois, entendo que a tia precisava se dedicar aos estudos), a Renata e Maria Eduarda, pelo apoio e carinho de vocês.

A todos que me apoiaram na minha jornada, muito obrigada!

Índice

Introdução geral	1
Referências	3
Capítulo único	6
Resumo	7
Abstract	8
Introdução	10
Material e Métodos	13
Amostragem	13
Coleta e conservação do material	13
Processamento das amostras.....	13
Resultados	15
Discussão	21
Conclusão.....	25
Referências.....	27
Apêndices.....	31
Tabelas	31
Figuras	39

Introdução geral

A anatomia vegetal é considerada uma ciência promissora em estudos taxonômicos, cuja riqueza de informações investigadas têm fornecido respostas consistentes na classificação das Angiospermas (Solereeder, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950).

A folha é o órgão vegetal com maior plasticidade nas plantas, uma vez que suas adaptações refletem as condições ambientais dos distintos ambientes em que ocorrem (Dickson, 2000). No entanto, estudos sobre a anatomia foliar demonstram relevância na taxonomia (Cruz *et al.*, 2017; Lusa *et al.*, 2018; Bento *et al.*, 2020) e nas hipóteses evolutivas de diferentes famílias de Angiospermas (Cetzal-IX *et al.*, 2013; Martínez-Sagarra *et al.*, 2017; Mello *et al.*, 2019).

Entre as Angiospermas estudadas, Asteraceae possui diversos caracteres anatômicos foliares comuns entre os seus representantes, como a presença de estômatos anomocíticos, diversidade de tricomas e estruturas secretoras, feixes colaterais acompanhados por fibras e a presença de ductos secretores (Solereeder, 1908; Metcalfe & Chalk, 1950). Desde então, estudos têm evidenciado os caracteres que podem auxiliar na taxonômica da família, como o contorno das células epidérmicas, tipos e distribuição dos estômatos (Adedeji & Jewoola, 2008; Bombo *et al.*, 2016; Budel *et al.*, 2018), a diversidade de tricomas tectores (Wagner *et al.*, 2014) e as características do mesofilo e do sistema fibrovascular (Melo-de-Pinna, 2004; Ruiz *et al.*, 2016). Além dos ductos secretores, os hidatódios (Lersten & Curtis, 1985) e os tricomas glandulares, que possuem diferentes compostos químicos que auxiliam na proteção contra herbívoros (Fernandes *et al.*, 2016; Muravnik *et al.*, 2016), têm se destacado como importantes marcadores taxonômicos para diferentes grupos pertencentes à família (Castro *et al.*, 1997).

Ainda mais recentemente, a anatomia foliar tem subsidiado as hipóteses filogenéticas a partir da proposição de sinapomorfias em tribos e subtribos de Asteraceae (Lusa *et al.*, 2018; Janačković *et al.*, 2019; Liesenfeld *et al.*, 2019), contribuindo para o entendimento da diversidade adaptativa das espécies (Ferraro & Scremin-Dias, 2018; Silva *et al.*, 2019; Liesenfeld *et al.*, 2019), e como essas plantas respondem aos fatores ambientais, sejam fatores bióticos ou abióticos (Castro *et al.*, 2007; Muniz *et al.*, 2018).

Amorim (2019) realizou um amplo estudo filogenético molecular com representantes do “clado Chapada Diamantina” (Asteraceae), envolvendo seis gêneros (*Agrianthus*, *Arrojadocharis*, *Bishopiella*, *Lasiolaena*, *Semiria* e *Stylotrichium*), 24 espécies e seis novos

táxons para a ciência. Este estudo revelou que, exceto por *Bishopiella* e *Semiria*, ambos monoespecíficos, os demais gêneros não são monofiléticos, formando novos agrupamentos: Eupatorieae sp. nov. como grupo irmão do clado *Stylotrichium* + *Lasiolaena*, ambos com circunscrição mais restrita, *Stylotrichium sucrei* e *Arrojadocharis santosii* formaram um agrupamento com baixo suporte, além do último ser indicado como potencial híbrido e, por fim, *Agrianthus* teve a circunscrição ampliada, incluindo *Arrojadocharis praxeloides* e duas espécies de *Lasiolaena*.

O Clado Chapada Diamantina está representado por espécies endêmicas dos campos rupestre, vegetação predominantemente herbácea-arbustiva e que ocorre sobre solos quartzíticos (geralmente ácidos, pobres em nutrientes e bem drenados), em altitudes acima 900 m e fortemente influenciada por uma estação seca com ocorrência de fogo (Giulietti *et al.*, 1987). A distribuição das espécies abrange a Cadeia do Espinhaço, mas principalmente a região da Chapada Diamantina, Bahia, que apresenta 90% das espécies do clado.

O clado tem uma história evolutiva complexa envolvendo uma diversificação recente (Pleistoceno, 2,0-2,5 ma), resultando em baixos sinais de divergência genética em alguns pontos da hipótese filogenética. Este é um fenômeno relativamente comum em grupos com diversificação recente e, uma alternativa para melhorar a resolução, é fornecer outros dados que sejam marcadores morfológicos de processos evolutivos, como por exemplo, aqueles oriundos da anatomia foliar (Lusa *et al.*, 2018; Janačković *et al.* 2019).

Desta forma, o objetivo desta dissertação foi realizar a anatomia foliar de espécies do clado Chapada Diamantina (Asteraceae) a fim de reconhecer caracteres anatômicos que possam auxiliar na delimitação do clado e dos agrupamentos propostas por Amorim (2019).

Referências bibliográficas

- ADEDEJI, O. & JEWOOLA, O.A. 2008. Importance of Leaf Epidermal Characters in the Asteraceae Family. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici* 36 (2), 7-16.
- AMORIM, V.O. 2019. Filogenia molecular do clado Chapada Diamantina (Asteraceae-Eupatorieae) e Revisão taxonômica de *Agrianthus* Mart. Ex DC. Tese (Doutorado em Botânica)–Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Brasil.
- BENTO, J.P.S.P.; SCREMIN-DIAS, E.; ALVES, F.M.; MANSANO, V.F.; SARTORI, A.L.B. 2020. Phylogenetic implications of the anatomical study of the Amburaneae clade (Fabaceae: Faboideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, XX, 1–15.
- BOMBO, A.B.; FILARTIGA, A.L.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2016. Solving taxonomic problems within the *Aldama* genus based on anatomical characters. *Australian Journal of Botany*, 64, 501-512.
- BUDEL, J.M., RAMAN V., MONTEIRO, L.M., ALMEIDA, V.P., BOBEK, V.B., HEIDEN, G., TAKEDA, I.J.M., KHAN, I.A. 2018. Foliar anatomy and microscopy of six Brazilian species of *Baccharis* (Asteraceae). *Microscopy Research & Technique*. 1-11.
- CASTRO M.M.; LEITÃO-FILHO H.F.; MONTEIRO, W.R. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Revista brasil. Bot.*, São Paulo, V.20, n.2, p.163-174.
- CASTRO, E.M.; PINTO, J.E.B.P.; SOARES, A.M.; MELO, H.C.; BERTALUCCI, S.K.V.; VIEIRA, C.V.; JÚNIOR, E.C.L. 2007. Adaptações anatômicas de folhas de *Mikania glomerata* Sprengel (Asteraceae), em três regiões distintas da planta, em diferentes níveis de sombreamento. *Revista Brasileira de Plantas Mediciniais*, v.9, n.2, p.8-16.
- CETZAL-IX, W.; NOGUEIRRA-SAVELLIA, E.; JÁUREGUI, D.; CARNEVALI, G. 2013. Anatomía foliar comparada y sistemática del clado-*Trichocentrum* con énfasis em *Cohniella* (Asparagales: Orchidaceae). *Rev. Biol. Trop.* Vol. 61 (4): 1841-1858.
- CRUZ, R.; DUARTE. M.; PIRANI, J.R.; MELLO-DE-PINNA, G.F.A. 2017. Phylogenetic analysis and evolution of morphological characters in *Metrodorea* and related species in Rutoideae (Rutaceae). *Plant Systematics and Evolution* 303:927-943.

- FERNANDES 2016; TRINDADE, L.M.P; REZENDE, M.H.; PAULA, J.R.; GONÇALVEZ, L.A. Trichomes and chemical composition of the volatile oil of *Trichogonia cinerea* (Gardner) R. M. King & H. Rob. (Eupatorieae, Asteraceae). *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 88(1): 309-322.
- FERRARO, A.; SCREMIN-DIAS, E. 2018. Structural features of species of Asteraceae that arouse discussions about adaptation to seasonally dry environments of the Neotropics. *Acta Botanica Brasilica*, 32(1): 113-127.
- GIULIETTI, A. M.; MENEZES, N.L.; PIRANI, J.R.; MEGURO, M.; WANDERLEY, M.G.L. 1987. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: caracterização e lista das espécies. *Bol. Bot. Univ. São Paulo* 9: 1–151.
- JANAČKOVIĆ, P.; SUSANNA, A.; MARIN, P.D. 2019. Micromorphology and anatomy in systematics of Asteraceae. An old-fashioned approach? *Biologica Nyssana*, 77-85.
- LERSTEN, N.R.; CURTIS, J.D. 1985. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. *Botanical Gazette*. 146(1): 106-114.
- LIESENFELD, V.; GENTZ, P.; FREITAS, E.M.; MARTINS, S. 2019. Leaf morphology and anatomy of Asteraceae of the Pampas biome (sandfields). *Flora* 258.
- LUSA, M.G.; LOEUILLE, B.F.P.; CICCARELLI, D.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2018. Evolution of Stem and Leaf Structural Diversity: a Case Study in Lychnophorinae (Asteraceae). *The Botanical Review* 84: 203–241.
- MELLO, A.C.M.P.; ALMEIDA, R.F.; AMORIM, A.M.A.; OLIVEIRA, D.M.T. 2019. Leaf structure in *Amorimia* and closely related Neotropical genera and implications for their systematics and leaf evolution in Malpighiaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 191, 102–127.
- MARTÍNEZ-SAGARRA, G.; ABAD, P.; ANTONIO DEVESA, J.A. 2017. Study of the leaf anatomy in cross-section in the Iberian species of *Festuca* L. (Poaceae) and its systematic significance. *PhytoKeys* 83: 43–74.
- MELO-DE-PINNA, G.F. 2004. Anatomia foliar de *Richterago* Kuntze (Multisieae, Asteraceae). *Acta Botanica Brasilica* 18(3): 591-600.

- METCALFE, C.F.; CHALK, L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stems and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Vol. I. Oxford, Clarendon Press. 724p.
- MUNIZ, L.F.; BOMBO, A.B.; FILARTIGA, A.L.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. 2018. Can climate and soil conditions change the morpho-anatomy among individuals from different localities? A case study in *Aldama grandiflora* (Asteraceae). Brazilian Journal of Biology. vol. 78, no. 4, pp. 706-717.
- MURAVINIK, L.E.; KOSTINA, O.V.; SHAVARDA, A.L. 2016. Glandular trichomes of *Tussilago farfara* (Senecioneae, Asteraceae). Planta.
- RUIZ, A.I.; MERCADO, M.I.; GUATANY, M.E.; PONESSA, G.I. 2016. Arquitectura y morfoanatomía foliar de *Dinoseris salicifolia* (Asteraceae). Lilloa 53 (1): 112-121.
- SILVA, C.C.S.; LEITE, K.R.B.; ROQUE, N. 2019. Leaf morphology and anatomy of *Richterago discoidea* (Asteraceae): a taxonomic and ecology approach. Feddes Repertorium, 0, 1-16.
- SOLEREDER, H. Systematic Anatomy of the Dicotyledons: A Handbook for Laboratories of Pure and Applied Botany. Vol. 2, Clarendon Press, Oxford, 1908.
- WAGNER, M.A.; LOUEUILLE, B.F.P.; SINISCALCHI, C.M.; MELO-DE-PINNA G.F.; PIRANI, J.R. 2014. Diversity of non-glandular trichomes in subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernoniae) and taxonomic implications. Plant Systematics and Evolution. 300:1219–1233.

Capítulo único

Título: Leaf anatomy supporting evolutionary relationships in a recent diversification clade of Asteraceae.

Autores: Bárbara Passos da Silva Oliveira, Kelly Regina Batista Leite, Vivian Amorim Oliveira & Nádia Roque

A ser submetido para: Acta Botânica Brasilica (**ISSN:** 1677-941X)

Resumo

Estudos moleculares recentes recuperaram o clado Chapada Diamantina (Eupatorieae-Asteraceae), endêmico da Cadeia do Espinhaço, Brasil, compreendido por 30 espécies distribuídas em seis agrupamentos. Contudo, alguns grupos obtiveram baixo suporte e cinco espécies foram segregadas de seus gêneros. Dentre as ferramentas para a resolução de problemas taxonômicos, os caracteres anatômicos de órgãos vegetativos têm se mostrado importantes marcadores morfológicos de processos evolutivos. Desta forma, este estudo tem como objetivo descrever a anatomia foliar de representantes de seis agrupamentos do clado Chapada Diamantina. Foram analisadas diferentes populações de 16 espécies distribuídas em seis gêneros pertencentes ao clado, além de duas espécies representantes do grupo externo, os materiais coletados foram depositados no Herbário ALCB e também fixados em FAA 70%, para obtenção de seções paradérmicas a partir da dissociação pelo método de Franklin e de seções transversais a partir de material incluído em Histo-resina e posterior seccionamento em micrótomo rotativo. A coloração foi feita de acordo com técnicas usuais para ambas formas de obtenção das seções, que foram posteriormente analisadas e fotomicrografadas sob microscopia óptica e eletrônica de varredura no LAVIM-UFBA e IGM-FIOCRUZ, respectivamente. Dentre os principais resultados: a) A posição dos canais secretores na nervura principal associados aos feixes vasculares é uma provável sinapomorfia para o clado (vs. canais secretores dispersos no parênquima fundamental); b) Lâminas foliares hipostomáticas e a presença de estômatos em criptas estomáticas sustentaram os gêneros *Lasiolaena* e *Stylotrichium* como grupos irmãos; c) O contorno das células epidérmicas e as lâminas anfiestomáticas corroboraram a inclusão de *Arrojadocharis praxeloides* e *Lasiolaena pereirae* no gênero *Agrianthus*; d) Tricomas tectores do tipo XI são exclusivos de *Bishopiella elegans*; e) Tricomas tectores tipo VII são exclusivos de *Lasiolaena*; f) Mesofilo isobilateral e feixes acessórios na nervura são exclusivos de *Eupatoria* sp. nov.; g) As espécies apresentaram caracteres macro e micromorfológicos que possuem valores adaptativos à vegetação de campo rupestre, como folhas coriáceas, imbricadas, área foliar reduzida, cutícula espessa, alta densidade de tricomas, estômatos em criptas, hipoderme e extensão de bainha no mesofilo. A partir da análise da anatomia foliar das espécies do clado Chapada Diamantina, concluímos que os caracteres anatômicos foliares corroboraram a maioria dos agrupamentos propostos na filogenia molecular, além de refletir importantes adaptações aos campos rupestres, vegetação em que todas as espécies são endêmicas.

Palavras-chave: Compositae, Campo rupestre, Eupatorieae, Microcaracteres

Abstract

Recent molecular studies have recovered the Chapada Diamantina clade (Eupatorieae-Asteraceae), endemic to the Espinhaço Range, Brazil, comprising 30 species distributed in six clusters. However, some clusters obtained low support and five species were segregated from their genera. Among the tools for solving taxonomic problems, the anatomical characters of vegetative organs have shown to be important morphological markers of evolutionary processes. Thus, this study aims to describe the leaf anatomy of representatives of six clusters of the Chapada Diamantina clade. Different populations of 16 species distributed in six genera belonging to the clade were analyzed, besides two species representing the external group. The collected materials were deposited in the Herbário ALCB and also fixed in 70% FAA, to obtain the paradermal sections from the dissociation by Franklin's method and transversal sections from material included in Historesin and later sectioned in rotary microtome. Staining was done according to the usual techniques for both forms of obtaining the sections, which were later analyzed and photomicrographed under light and scanning electron microscopy at LAVIM-UFBA and IGM-FIOCRUZ, respectively. Among the main results: a) The position of the secretory channels in the main vein associated with the vascular bundles is a probable synapomorphy for the clade (vs. secretory channels dispersed in the fundamental parenchyma); b) Hypoestomatic leaf blades and the presence of stomata in stomatal crypts supported the genera *Lasiolaena* and *Stylotrichium* as sister groups; c) Epidermal cell contour and amphistomatic blades corroborated the inclusion of *Arrojadocharis praxeloides* and *Lasiolaena pereirae* in the genus *Agrianthus*; d) Type XI tector trichomes are exclusive to *Bishopiella elegans*; e) Type VII tector trichomes are exclusive to *Lasiolaena*; f) Isobilateral mesophyll and accessory bundles in the vein are exclusive to Eupatorieae sp. nov.; g) The species presented macro and micromorphological characters that have adaptive values to the rupestrian field vegetation, such as coriaceous, imbricate leaves, reduced leaf area, thick cuticle, high density of trichomes, stomata in crypts, hypodermis and extension of sheath in the mesophyll. From the analysis of the leaf anatomy of the species of the Chapada Diamantina clade, we concluded that the leaf anatomical characters corroborated most of the groupings proposed in the molecular phylogeny, besides reflecting important adaptations to the campos rupestres, vegetation in which all species are endemic.

Keywords: Compositae, Campo rupestre, Eupatorieae, Microcharacters

Introdução

A família Asteraceae Bercht. & J. Presl é considerada uma das maiores entre as Angiospermas, com distribuição cosmopolita, possui 50 tribos e está representada por 1600 gêneros e ca. 24 mil espécies (Susanna *et al.*, 2020). No Brasil, ocorrem 27 tribos representadas por 278 gêneros e 2.013 espécies que estão presentes em todos os domínios fitogeográficos do país (Roque *et al.*, 2017).

A tribo Eupatorieae Cass. compreende 186 gêneros distribuídos em 20 subtribos e aproximadamente 2500 espécies, com distribuição principalmente neotropical (King & Robinson, 1987; Robinson *et al.*, 2009; Rivera *et al.*, 2016b). Na América do Sul, Eupatorieae torna-se especialmente diversa no Brasil, apresentando 88 gêneros e 607 espécies, com elevada taxa de endemismo 45% e 72%, respectivamente, podendo ser encontradas principalmente nas regiões Sul, Sudeste e Centro-Oeste do país (Nakajima *et al.*, 2017).

A partir da década de 1970 a tribo foi intensamente estudada com base em estudos dos cromossomos, grãos de pólen e, principalmente, microcaracteres florais, o que resultou em muitas mudanças nas circunscrições genéricas (Bremer, 1994; King & Robinson, 1987). Mesmo com o advento da biologia molecular, a história evolutiva da tribo tem sido recuperada como um grupo monofilético, que exibe uma hipótese evolutiva de origem recente e apresenta uma das mais altas taxas de diversificação (Panero & Crozier, 2016). Além disso, a tribo também é morfologicamente bem definida, apresentando folhas geralmente opostas, capítulos discoides, ramos do estilete com apêndice estéreis alongados, obtusos e coloridos, e cípselas com fitomelanina (Robinson *et al.*, 2009).

Nos últimos anos, estudos moleculares com representantes da tribo Eupatorieae no Brasil tem investigado o monofiletismo de subtribos (Ferreira, 2010; Hattori, 2013; Rivera *et al.*, 2016a,b) e gêneros (Fernandes, 2013; Oliveira, 2015; Roque *et al.*, 2017b). O mais amplo desses estudos foi proposto por Rivera *et al.* (2016a), que evidenciaram muitos gêneros e subtribos polifiléticos, embora grupos monofiléticos também tenham sido recuperados, envolvendo relações evolutivas inéditas na tribo. Entre esses clados, emergiu um agrupamento composto por pequenos gêneros com distribuição predominante nos campos rupestres da Chapada Diamantina, Bahia e que, posteriormente, teve sua circunscrição corroborada por Roque *et al.* (2017b). Com base na macromorfologia, as espécies do clado podem ser reconhecidas pelo hábito arbustivo ericóide, folhas espiraladas

e imbricadas, lâmina foliar com venação reticulada, receptáculo convexo a cônico e pápus cerdoso, defectivo ou ausente (Amorim & Roque, 2017; Roque *et al.*, 2017b).

Considerando que os estudos moleculares realizados no Clado Chapada Diamantina (Rivera *et al.* 2016^a; Roque *et al.* 2017b) incluíram uma amostragem parcial, Amorim (2019) representou em suas análises todos os gêneros e espécies [*Agrianthus* Mart. ex DC. (9 spp.), *Arrojadocharis* Mattf. (2 spp.), *Bishopiella* R.M.King & H.Rob. (1 sp.), *Lasiolaena* R.M.King & H.Rob. (6 spp.), *Semiria* D.J.N.Hind (1 sp.), e *Stylotrichium* Mattf. (6 spp.)], além de mais seis novos táxons, incluídos em *Agrianthus* (3 spp.), *Lasiolaena* (2 spp.) e *Eupatorieae* sp. nov.

Neste estudo surgiram hipóteses filogenéticas inéditas dentro do clado: *Bishopiella* e *Semiria* são gêneros monoespecíficos e basais, *Eupatorieae* sp. nov., um possível novo gênero, basal ao agrupamento entre *Lasiolaena* e *Stylotrichium*, grupos irmãos e em circunscrições mais restritas, *Stylotrichium sucrei* e *Arrojadocharis santosii* formaram um agrupamento com baixo suporte, além do último ser indicado como potencial híbrido e, por fim, *Agrianthus* teve a circunscrição ampliada, incluindo *Arrojadocharis praxeloides* e duas espécies de *Lasiolaena* (Amorim, 2019).

Segundo Amorim (2019), o clado Chapada Diamantina tem uma história evolutiva complexa envolvendo uma diversificação recente *in situ*, resultando em baixos sinais de divergência genética em alguns pontos da história filogenética. Segundo ainda a autora, uma alternativa para melhorar a resolução das relações evolutivas, é fornecer outros dados que sejam respostas de evolução. Desta forma, uma abordagem utilizando caracteres micromorfológicos da folha podem ser ferramentas eficientes para delimitação taxonômica (Dickison, 2000) ou ainda, serem utilizados como marcadores morfológicos de processos evolutivos entre os grupos (Lusa *et al.*, 2018; Scatena *et al.*, 2005).

Estudos anatômicos prévios em representantes do clado Chapada Diamantina evidenciaram diversos caracteres com valor taxonômico, entre eles, a espessura da epiderme, organização do mesofilo e disposição dos feixes vasculares, tipos e localização dos tricomas, principalmente glandulares (Ferreira, 2010; Amorim & Roque 2017).

Considerando a hipótese filogenética proposta por Amorim (2019), o presente trabalho tem como objetivo descrever e analisar a anatomia foliar de representantes do clado Chapada Diamantina (Asteraceae-Eupatorieae), a fim de reconhecer caracteres anatômicos

que possam auxiliar na delimitação do clado e no esclarecimento das relações filogenéticas entre os agrupamentos propostos por Amorim (2019).

Material e Métodos

Amostragem

Para compor o grupo interno, foram incluídas 16 espécies representantes dos seis gêneros e a nova linhagem (*Eupatorieae* sp. nov.) evidenciados no clado Chapada Diamantina (*Asteraceae*, *Eupatorieae*) (Amorim, 2019). Como grupo externo, foram amostrados dois gêneros e duas espécies (Figuras 1 e 2, Tabela 1).

Para cada espécie foram coletadas, quando possível, 1 indivíduo de três populações distintas. Três folhas completamente expandidas foram retiradas do ramo, no terceiro ou quarto nó a partir do ápice caulinar. Análises da superfície epidérmica e de seções transversais foram realizadas no ápice, meio e base da lâmina foliar e região mediana do pecíolo.

Coleta e conservação do material

Do material coletado no campo, parte foi fixada em FAA 70% - Formol, Ácido acético e, após 48 horas, conservado em álcool etílico 70% (Johansen, 1940), sendo destinado às análises anatômicas. O restante do material foi herborizado, cujos *vouchers* foram inseridos no Herbário Alexandre Leal Costa (ALCB) da Universidade Federal da Bahia e duplicatas foram enviadas ao Herbário HUEFS, Universidade Estadual de Feira de Santana.

Processamento das amostras

Análise sob Microscopia Óptica (MO)

Para o estudo anatômico, foram utilizadas preferencialmente amostras frescas ou fixadas em FAA% (Johansen, 1940), contudo, quando necessário, foram utilizados materiais herborizados, que passaram pelo de reversão da herborização, sendo as folhas colocadas em hidróxido de sódio 5% por dois dias, posteriormente lavadas com água destilada cinco vezes por 20 minutos cada lavagem e, em seguida, desidratadas em série etanólica crescente e estocadas em álcool etílico 70% (Anderson, 1963).

Para análise das epidermes, as amostras foram submetidas à dissociação química, utilizando o método de Franklin (modificado por Kraus & Arduin, 1997). Em seguida, as

epidermes obtidas foram coradas com Safranina alcoólica 1% (Kraus & Arduin, 1997), montadas em lâminas semipermanentes com glicerina 50% e vedadas com esmalte incolor.

Cortes transversais do pecíolo e da lâmina foliar (nervura principal, mesofilo e bordo), foram realizados a partir de materiais desidratados em série etanólica e embebidos em resina sintética (Historresina, Leica®) de acordo com instruções do fabricante. O material incluído foi seccionado com 5µm de espessura em micrótomo rotativo Carl Zeiss HM325, Thermo Scientific. As seções histológicas foram coradas com Azul de Toluidina 0,05% (Sakai, 1973) e montadas em lâminas permanentes com resina sintética Entellan (Merck®).

As análises anatômicas do material e a documentação fotográfica sob microscopia de luz (MO) foram realizadas em fotomicroscópio Carl Zeiss Axio Scope A1, com câmera fotográfica digital acoplada (EOS, Canon), instalado no Laboratório de Anatomia Vegetal e Identificação de Madeira – LAVIM (Instituto de Biologia-UFBA).

As descrições das estruturas anatômicas foliares seguiram a descrições utilizada por Metcalfe & Chalk (1950) e Fahn & Cutler (1992), e a terminologia dos tricomas seguiu Payne (1978), os quais só foram considerados para efeito de descrição aqueles que se apresentavam inteiros nas seções paradérmicas e transversais.

Análise sob Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV)

Para análises dos padrões micromorfológicos das epidermes, foram utilizadas as superfícies epidérmicas foliares das 18 espécies sob Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV) (Tabela 1). Para a observação das faces adaxial e abaxial foram selecionadas amostras herborizadas e também fixadas. As amostras fixadas foram desidratadas em concentrações crescentes de álcool etílico (80%, 90% e 100%) por duas horas em cada concentração, posteriormente passaram por secagem através do CO₂ líquido até o ponto crítico (LEICA EM CPD030).

Fragmentos foliares de algumas das amostras herborizadas e/ou fixadas foram fixados em cilindros de aço (stubs) através de uma fita adesiva metálica e metalizados com ouro (DII-29010SCTR Smart Coater). As amostras preparadas foram analisadas e elétrono-fotomicrografadas em microscópio eletrônico de varredura JEOL-JSM-6390LV, da Plataforma de Microscopia Eletrônica do Centro de Pesquisa Gonçalo Muniz da Fundação Oswaldo Cruz (IGM-FIOCRUZ).

Resultados

Aspectos Anatômicos da Lâmina Foliar

Epiderme

Em visão frontal (Fig. 3, Tabela 2), as espécies apresentaram células epidérmicas de formato poligonal e contorno reto nas duas faces de *Agrianthus* (Fig. 3A-B), *Arrojadocharis* (Fig. 3C-D) e *Bishopiella elegans* (Fig. 3E-F), contorno reto na face adaxial e fortemente sinuoso na face abaxial de *Semiria viscosa* (Fig. 3G-H) e Eupatorieae sp. nov. (Fig. 3I-J) e contorno reto na face adaxial nas espécies de *Lasiolaena* (Fig. 3K) e *Stylotrichium*. Para as espécies de *Lasiolaena* e *Stylotrichium*, não foi observado o contorno das paredes anticlinais na face abaxial devido a presença de criptas estomáticas. Nos grupos externos, *Acritopappus confertus* (Fig. 3L) e *Lapidia apicifolia* (Fig. 3M-O) apresentaram contorno reto da parede celular nas duas faces epidérmicas. Em todas as espécies a cutícula possui ornamentações com estrias longitudinais acompanhando o sentido de maior comprimento da célula (Fig. 3N-M).

Em visão transversal (Fig. 4A-P, 6A-O; Tabela 2), observa-se que a cutícula é espessa na maioria das espécies, exceto em *Bishopiella elegans* (Fig. 4G, 6F), *Lasiolaena blanchetii* e *Lasiolaena lychnophorioides* cuja cutícula é fina. A epiderme é unisseriada em todas as espécies (Fig. 4A-P, 6A-O, Tabela 2), com exceção de *Acritopappus confertus* (Fig. 4O) que possui epiderme adaxial bisseriada. Todas as espécies possuem espessamento uniforme ao longo da parede periclinal externa e interna, mas diferindo entre ambas faces epidérmicas, exceto em *Bishopiella elegans* (Fig. 4G, 6F) que possui epiderme com paredes periclinais e anticlinais com espessamento uniforme.

Estômatos

O tipo estomático predominante nas espécies estudadas é o anomocítico (Fig. 3A-B, D-F, I), circundado por quatro a seis células subsidiárias de contorno reto a sinuoso, além do tipo anisocítico (Fig. 3A-B, D-F), que ocorreu de forma mais esparsa. Em *Arrojadocharis praxeloides* (Fig. 3C-D), o contorno das células subsidiárias é levemente sinuoso na face adaxial em relação às demais células epidérmicas, assim como em Eupatorieae sp. nov. (Fig. 3I-J), e em *Acritopappus confertus* (Fig. 3L) o contorno é sinuoso na face abaxial.

Transversalmente, em todas as espécies, os estômatos estão ao mesmo nível das demais células epidérmicas sendo observadas cristas estomáticas sobre os ostíolos (Fig. 4C, D, M) formadas pela projeção cuticular.

Agrianthus (Fig. 4A-B), *Arrojadocharis praxelioides* (Fig. 4D), *Bishopiella elegans* (Fig. 4G), *Lasiolaena pereirae* (Fig. 4K), *Semiria viscosa* e *Eupatorieae* sp. nov. (Fig. 4L-M) são anfiestomáticas, enquanto *Arrojadocharis santosii* apresentou populações com lâminas foliares anfiestomáticas (Fig. 4E; V.O. Amorim 465; 450) e hipoestomática (Fig. 4F; V.O. Amorim 445). *Lasiolaena* e *Stylotrichium* possuem folhas hipoestomáticas (Fig. 4I-K, N), sendo que os estômatos localizados na face abaxial se encontram em criptas estomáticas. No grupo externo, *Acritopappus confertus* é hipoestomática e *Lapidia apicifolia* é anfiestomática e não apresentam criptas (Tabela 2).

Tricomas

Diferentes tipos de tricomas (Tipos I-XI) foram reconhecidos entre as amostras estudadas, sendo descritos três tipos glandulares (Tipos I-III, Fig. 5A-D) e oito tipos não-glandulares (Tipos IV-XI, Fig. 5E-L). Os tricomas glandulares e não-glandulares apresentaram ocorrência e localização variável nas lâminas foliares entre as espécies (Tabelas 3-4).

Parênquima

Caracteres relacionados à organização dos tecidos fundamentais e vasculares na região do mesófilo, das nervuras principais e também do bordo foliar podem ser observados a partir da análise das tabelas 5,6 e 7.

A presença de hipoderme multiestratificada, composta por 1-5 camadas celulares, foi observada apenas nas espécies de *Lasiolaena* e *Stylotrichium* (Fig. 4J-L, N). *Lasiolaena blanchetii* e *Lasiolaena. duartei* apresentaram na região das nervuras a maior variação em número de camadas - até cinco camadas (Fig. 4J) e células mais fortemente espessadas, quando comparado às demais espécies. Populações distintas de *Arrojadocharis santosii* (Fig. 4F, V.O. Amorim 445) apresentaram 5 camadas de hipoderme adjacente à epiderme adaxial, enquanto *Arrojadocharis praxelioides* não apresentou hipoderme (Fig. 4D).

No mesofilo, o parênquima clorofiliano variou entre homogêneo, dorsiventral e isobilateral, os mesofilos dorsiventral e isobilateral apresentaram parênquima paliçádico atípico com células lobadas não uniformes (4A, E,L-M,O) ao longo da área foliar, com exceção da espécie *Lapidia apicifolia* (Fig. 4P). O mesofilo é isobilateral nas espécies de *Agrianthus* (Fig. 4A), *Arrojadocharis* (Fig. 4D-E) e *Eupatorieae* sp. nov. (Fig. 4H), composto por uma camada de parênquima paliçádico voltada para ambas faces epidérmicas e 3-4 camadas de parênquima lacunoso, enquanto *Lapidia apicifolia* (Fig. 4P), possui o parênquima paliçádico com 2-3 camadas voltadas para ambas às faces. Em *Lasiolaena santosii* (Fig. 4K), *Stylotrichium* (Fig. 4N) e *Semiria viscosa* (Fig. 4M), o mesofilo é dorsiventral com uma camada de parênquima paliçádico e 3-5 camadas de parênquima lacunoso. Contudo, as espécies *Lasiolaena blanchetii*, *L. duartei* (Fig. 4J), *L. lychnophorioides*, *L. pereirae* (Fig. 4L) e *Acritopappus confertus* (Fig. 4O) apresentaram algumas regiões do mesofilo com 1-3 camadas de células do parênquima paliçádico. *Bishopiella elegans* (Fig. 4G) e populações distintas de *Arrojadocharis santosii* (V.O. Amorim 445; 450) apresentaram mesofilo homogêneo composto por parênquima clorofiliano de formato arredondado (Fig. 4F) e com projeções braciformes em *Eupatorieae* sp. nov. e *Semiria viscosa* (Fig. 4H-M, respectivamente).

Colênquima

Na região da nervura principal, adjacente às epidermes, é observado colênquima angular, variando de 1-2 camadas na face abaxial das espécies de *Agrianthus* (Fig. 6B) e *Arrojadocharis* (Fig. 6D-E), contudo, em *Arrojadocharis santosii* (V.O. Amorim 445), pode ocorrer de 5-7 camadas desse tecido acompanhando a toda a epiderme adaxial (Fig. 4F). Em *Semiria viscosa* (Fig. 6K), *Eupatorieae* sp. nov. (Fig. 6G), *Acritopappus confertus* (Fig. 6N), e nas espécies de *Lasiolaena* (Fig. 6H-J) e *Stylotrichium* (Fig. 6L-M) o colênquima ocorre apenas nas regiões de nervura, apresentando de 3-5 camadas de células voltadas à face superior e 1-5 voltadas à face inferior nas espécies de *Lasiolena* (Fig. 5H-J) e de 1-2 camadas adjacentes à face superior e 1-3 adjacentes à face inferior nas espécies de *Stylotrichium* (Fig. 5L-M). Apenas em *Bishopiella elegans* (Fig. 6F) não foi evidenciada a presença de colênquima.

Esclerênquima

Em *Agrianthus* (Fig. 4A-B), *Arrojadocharis* (Fig. 4D-F) e *Acritopappus confertus* (Fig. 4O), o tecido esclerenquimático ocorre na forma de cordões de fibras, que formam

extensões de bainha em direção aos feixes vasculares do mesofilo, interligando epidermes e tecidos vasculares. Em *Agrianthus* e *Arrojadocharis* as fibras esclerenquimáticas além de formar extensões de bainha, também foram observadas circundando os feixes (Fig. 4A-E).

Lasiolaena (Fig. 4I-L), *Eupatorieae* sp. nov. (Fig. 4H), *Stylotrichium* (Fig. 4N), *Acritopappus confertus* (Fig. 4O) e *Lapidia apicifolia* (Fig. 4P) apresentam fibras provavelmente pericíclicas envolvendo os feixes vasculares ou em meio a estes. No grupo interno, a quantidade dessas células é menor em *Lasiolena santosii* (Fig. 4I), *Semiria viscosa* (Fig. 4M), e *Stylotrichium* (Fig. 4N), quando comparada a *Eupatorieae* sp. nov. (Fig. 4H) e *Lasiolaena duartei* (Fig. 4L). Em *Lasiolaena*, além das fibras foi observada a presença de esclereides assemelhando-se ao tipo braquiesclereide (Fig. 4I), encontrados dispersos na hipoderme (Fig. 4J). *Bishopiella elegans* foi a única espécie que apresentou mesofilo e nervura principal com ausência de tecido de sustentação (Fig. 4G, 6F).

Vascularização

Os feixes vasculares são do tipo colateral em todas as espécies (Fig. 6A-O). A vascularização da nervura principal nas espécies de *Agrianthus* (Fig. 6A-B), *Arrojadocharis* (Fig. 6C-E), *Semiria viscosa* (Fig. 6K) e *Lapidia apicifolia* (Fig. 6O) é formada por um único feixe central, enquanto em *Eupatorieae* sp. nov. (Fig. 6G) além do feixe central, são observados até dois feixes acessórios. Os gêneros *Bishopiella* (Fig. 6F), *Lasiolaena* (Fig. 6G-I) e *Stylotrichium* (Fig. 6L-M) possuem de um a três feixes vasculares na região da nervura principal.

Associados aos feixes vasculares da nervura principal e sempre voltados à região próxima ao xilema de todas as espécies, são observados canais secretores dispersos em diferentes quantidades em *Acritopappus confertus* (Fig. 6N) e *Lapidia apicifolia* (Fig. 6O). *Agrianthus* e *Arrojadocharis* possuem apenas um canal secretor associado ao feixe e 1-2 canais nos demais gêneros (Fig. 6A-E).

Aspectos Anatômicos do Pecíolo

O pecíolo (Fig. 7A-H) está presente nas espécies *Agrianthus luetzelburgii* (Fig. 7A), *Agrianthus microlicioides* (Fig. 7B), *Bishopiella elegans* (Fig. 7C), *Lasiolaena santosii* (Fig. 7D), *Stylotrichium corymbosum* (Fig. 7E), *Stylotrichium rotundifolium* (Fig. 7F) e nas espécies do grupo externo em *Acritopappus confertus* (Fig. 7G) e *Lapidia apicifolia* (Fig. 7H) e, em secção transversal, possuem um formato plano-convexo.

A epiderme é unisseriada, acompanhada por cutícula espessa, estômatos em toda a extensão epidérmica, assim como tricomas glandulares e tectores dos mesmos tipos presentes na lâmina foliar. *Lasiolaena santosii* (Fig. 7D) e o gênero *Stylotrichium* (Fig. 7E-F) apresentam criptas estomáticas. O parênquima fundamental é composto por células de formato circular em toda a sua extensão e com poucos espaços intercelulares. Os feixes vasculares são do tipo colateral, apresentando um feixe central e feixes laterais acessórios, com canais secretores associados que possuem variação em quantidade e tamanho do lúmen. Nas espécies *Acritopappus confertus* (Fig. 7G) e *Lapidia apicifolia* (Fig. 7H), os canais secretores também podem ser encontrados dispersos pelo parênquima fundamental. A sustentação no pecíolo é feita por fibras esclerenquimáticas que são mais evidentes nas espécies de *Agrianthus*, em *Lasiolaena santosii*, nas espécies de *Stylotrichium*, *Acritopappus confertus* (Fig. 7G) e *Lapidia apicifolia* (Fig. 7H). Em *Lapidia apicifolia* (Fig. 7H) é possível evidenciar esclereides dispersos no parênquima fundamental. Em *Bishopiella elegans* (Fig. 7C), as fibras estão ausentes sendo observadas regiões com presença de colênquima adjacente e circundando toda a epiderme.

Aspectos Morfológicos da Lâmina Foliar

Nervura principal

Os gêneros *Agrianthus* e *Arrojadocharis* apresentam a nervura principal variando de plana na face adaxial e não proeminente a levemente proeminente na face abaxial (Fig. 6A-E). Em *Bishopiella elegans* (Fig. 6F) e *Lapidia apicifolia* (Fig. 6O) a nervura é levemente proeminente em ambas as faces. Nos gêneros *Lasiolaena*, *Semiria viscosa*, *Eupatorieae* sp. nov., *Stylotrichium corymbosum* e *Stylotrichium rotundifolium* a nervura principal é proeminente na face abaxial e plana a quase plana na face adaxial (Fig. 6G-L), com exceção de *Lasiolaena pereirae* (Fig. 6I) que possui a nervura principal proeminente na face abaxial e levemente proeminente na face adaxial, enquanto *Stylotrichium sucrei* e *Acritopappus confertus* possuem uma reentrância na face adaxial (Fig. 6M-N).

Bordo

O bordo apresentou o padrão reto (Fig. 4A-B, G, L) em *Agrianthus*, *Arrojadocharis*, *Bishopiella elegans*, *Semiria viscosa*, *Eupatorieae* sp. nov., *Lasiolaena pereirae*, *Acritopappus confertus* e *Lapidia apicifolia*, e o padrão revoluto (Fig. 4N) foi observado nas

demais espécies de *Lasiolaena* e *Stylotrichium*. Foram observados ainda, hidatódios nos bordos de *Agrianthus microlicioides* (Fig. 4B).

Discussão

A partir da análise da anatomia foliar de representantes do clado Chapada Diamantina, identificamos caracteres anatômicos que podem auxiliar na delimitação dos agrupamentos propostos por Amorim (2019), além dos caracteres adaptativos à vegetação de campo rupestre, ambiente em que todas as espécies ocorrem.

O contorno das células epidérmicas corroborou os agrupamentos da hipótese filogenética proposta por Amorim (2019). Dentre elas, este caráter sustentou *Lasiolaena* e *Stylotrichium* como grupos irmãos (células com contorno reto na face adaxial) e a inclusão de *Arrojadocharis praxeloides* na linhagem de *Agrianthus*. Entre as espécies de *Aldama* (Heliantheae) o contorno das células epidérmicas variou, o que possibilitou Bombo *et al.* (2016) utilizarem na distinção das espécies do gênero, evidenciando como um importante caráter taxonômico para a família.

As lâminas hipostomáticas e a presença de estômatos em criptas estomáticas são observadas apenas em *Lasiolaena* e *Stylotrichium*, corroborando seu posicionamento como grupos irmãos. Espécies de *Agrianthus*, *Bishopiella elegans* e *Semiria viscosa* apresentaram lâminas anfiestomáticas. Da mesma forma, lâminas anfiestomáticas foram observadas em *Lasiolaena pereirae*, o que corrobora a sua exclusão dentre as espécies do gênero.

As variações nas localizações dos estômatos são comuns nas espécies de Asteraceae (Melo-de-Pinna, 2004; Budel *et al.* 2018) e podem ser estratégias adaptativas, auxiliando na redução da perda da água e aumentando a difusão do dióxido de carbono (Lusa *et al.* 2014). No entanto, como todas as espécies estudadas são restritas aos campos rupestres, acredita-se que as folhas hipostomáticas com criptas estomáticas sejam reflexo da história evolutiva comum entre *Lasiolaena* e *Stylotrichium*.

Entre os 11 tipos de tricomas descritos (3 glandulares e 8 tectores), seis espécies apresentaram tricomas exclusivos (*Bishopiella elegans*, *Semiria viscosa* e Eupatorieae sp. nov., *Lasiolaena santosii*, *Stylotrichium corymbosum* e *S. rotundifolium*), sendo, portanto, excelentes marcadores taxonômicos (Tabela 3 e 4). Castro *et al.* (1997) evidenciaram tricomas glandulares como importantes estruturas secretoras para a tribo Eupatorieae, entre eles o tricoma glandular tipo II, que está presente na maioria das espécies do estudo.

A diversidade de tricomas foi evidenciada por Liesenfeld *et al.* (2019) como importantes para a taxonomia das tribos da família Asteraceae. Os tricomas glandulares são

as estruturas secretoras com maior diversidade para a família, principalmente para tribo Eupatorieae (Martínez-Quezada *et al.* 2022). Além disso, estes tricomas podem contribuir com a proteção da planta contra transpiração excessiva durante os períodos de estiagem no cerrado rupestre e, por secretarem substâncias, podem proteger a planta de patógenos e herbívoros (Trindade *et al.* 2014).

Tricomas tectores também foram relevantes para o estudo, auxiliando na delimitação de *Lasiolaena*, pela presença exclusiva do tricoma tector tipo 4, que está ausente em *Lasiolaena santosii* e *L. pereirae*, ambas incluídas no clado *Agrianthus*. A presença de tricomas tectores foram destacados por Wagner *et al.* (2014) como importantes para a identificação de espécies de Lychnophorinae (Asteraceae), destacando também que é uma provável adaptação contra o estresse hídrico.

O mesofilo apresentou variações em sua organização corroborando com os agrupamentos apresentados. O mesofilo é isobilateral em *Agrianthus* e em *Arrojadocharis praxeloides*, incluída em *Agrianthus*, e *Eupatorieae* sp. nov. O mesofilo dorsiventral foi descrito em *Semiria viscosa*, assim como em *Lasiolaena* e *Stylotrichium*, agrupamentos recuperados como grupos irmãos. *Bishopiella elegans* apresentou mesofilo homogêneo, diferenciando da *Semiria viscosa*, espécie que pertence ao mesmo agrupamento. A organização e número de camadas do mesofilo também contribuíram para a distinção entre as seis espécies de *Baccharis* (Budel *et al.* 2018), evidenciando seu elevado potencial na taxonomia da família.

A espécie *Arrojadocharis santosii*, evidenciada como possível híbrida, mostrou variações no mesofilo das populações, sendo isobilateral (V.O. Amorim 465) e homogêneo (V.O. Amorim 445; 450). A variação de caracteres anatômicos reforça a hibridização e foi evidenciado em outros grupos de Angiospermas, como em Poaceae (Paštová, 2017).

Outro ponto sobre o mesofilo é a sua composição por um parênquima paliçádico atípico com células lobadas não uniformes e que se assemelham ao parênquima plicado encontrado em todas as espécies do clado, com exceção de *Bishopiella elegans*. Esse parênquima foi descrito anteriormente (Fahn, 1978) e recentemente, foi relatado para *Mikania glomerata* (Asteraceae) (Milan *et al.*, 2006). Este parênquima pode aumentar a área do tecido fotossintético, uma vez que as folhas das espécies do estudo possuem área foliar reduzida, sendo uma adaptação xeromórfica como indicado por Fahn & Cutler (1992).

A hipoderme multiestratificada observada apenas em *Lasiolaena* e *Stylotrichium* é mais um caráter que corrobora os gêneros como grupos irmãos. Contudo, além do valor taxonômico, esse tecido pode ser uma importante adaptação ambiental, como foi demonstrado em espécies de Eriocaulaceae presentes em campo rupestre, cuja hipoderme composta por esclerênquima confere à planta resistência ao vento, luminosidade intensa e estresse hídrico (Mascarenhas *et al.* 2020).

O tecido de sustentação de origem tanto do meristema fundamental como procambiais também foi importante na delimitação taxonômica. As fibras procambiais sustentam *Lasiolaena* e *Stylotrichium* como grupos irmãos; as fibras esclerenquimáticas apoiam a inclusão de *Arrojadocharis praxeloides* na linhagem. Em espécies de *Lasiolaena* observam-se esclereídes dispersos, o que contribui para a delimitação do gênero. A ausência dos dois tipos de fibras em *Bishopiella elegans* corrobora com a circunscrição monoespecífica. A presença de diferentes fibras, como além dos esclereídes dispersos na hipoderme, foram descritos por Lusa *et al.* (2014) em espécies do campo rupestre como adaptações a este ambiente, e podem contribuir com o aprimoramento de processos fotossintéticos e aumento da condução de água por meio de extensão de bainhas (Fahn & Cutler, 1992).

A posição dos canais secretores na nervura principal pode ser considerada uma sinapomorfia para o clado Chapada Diamantina, pois todas as espécies analisadas possuem canais associados aos feixes vasculares, diferente das espécies representantes do grupo externo, que possuem canais dispersos no parênquima fundamental. Além da posição dos canais secretores em folhas, a variação em quantidade de canais (1 vs 2) corrobora a inclusão de *Arrojadocharis praxeloides* em *Agrianthus*, uma das hipóteses indicadas por Amorim (2019), por apresentarem 1 canal e as demais linhagens 2 canais. As diferentes posições dos canais secretores em folhas de *Aldama* (Asteraceae), auxiliaram Oliveira *et al.* (2013) e Silva *et al.* (2014) na distinção das espécies.

Foram observados hidatódios em dentes foliares de *Agrianthus microlicioides*, caráter restrito para a espécie. A presença de glândulas secretoras nos dentes de bordos foliares pode ter significado taxonômico para diferentes famílias, inclusive os hidatódios para a família Asteraceae (Rios *et al.*, 2020). Segundo Melo-de-Pinna (2004), a ocorrência de hidatódios em *Richterago polymorpha* e *R. riparia* auxiliou na distinção das demais espécies do gênero. Por outro lado, a presença de hidatódios em *Aldama tenuifolia* e *A.*

kunthiana pode estar relacionada com a adaptação ao Cerrado, sendo que a gutação só ocorre na estação chuvosa, quando a umidade relativa do ar é elevada (Silva *et al.* 2014).

As espécies do clado Chapada Diamantina apresentaram caracteres macro e micromorfológicos que possuem valores adaptativos à vegetação de campo rupestre, das quais todas são endêmicas. Caracteres como folhas coriáceas, imbricadas, lâmina foliar reduzida, cutícula espessa, alta densidade de tricomas, estômatos em criptas, hipoderme e extensão de bainha, auxiliam na retenção de água nos tecidos e na otimização dos processos fotossintéticos (Fahn & Cutler, 1992; Guerra & Scremin-Dias, 2017; Ariano *et al.* 2022). Em *Bishopiella elegans* observa-se a ausência de alguns caracteres adaptativos, considerados xeromórficos, contudo, apenas esta espécie ocorre sob um solo permanentemente encharcado.

Conclusão

Dentre os principais resultados, destacamos que a posição dos canais secretores que estão associados aos feixes vasculares é a potencial sinapomorfia para o clado Chapada Diamantina.

Lâminas anfiestomáticas sustentam o agrupamento basal composto por *Semiria viscosa* e *Bishopiella elegans*, contudo, o mesofilo homogêneo e tricomas tectores do tipo XI são restritos a *B. elegans*.

O agrupamento *Eupatorieae* sp. nov. é sustentado pelos feixes vasculares compostos por um feixe central e feixes acessórios, e este não possui caracteres anatômicos que corrobore ser grupo irmão de *Stylotrichium*.

Os agrupamentos *Lasiolaena* e *Stylotrichium* podem ser delimitados como irmãos pela presença dos estômatos em criptas estomáticas, mesofilo dorsiventral, hipoderme, fibras de origem procambial e bordo revoluto. As espécies *Stylotrichium rotundifolium* e *Stylotrichium corymbosum* são reconhecidas pela presença dos tricomas dos tipos III e IX, respectivamente. O agrupamento *Lasiolaena* é sustentado pelos caracteres tricoma tector tipo VII e esclereide na hipoderme.

Stylotrichium sucrei apresenta estômatos em criptas, mesofilo dorsiventral e nervura proeminente na face abaxial com reentrância na face adaxial, diferente de *Arrojadocharis santosii*, esta, considerada potencial híbrida, que apresentou variações anatômicas nas lâminas foliares, diferenciando as três populações que ocorrem em mesmas condições ambientais, podendo ser incluída no agrupamento *Agrianthus* pelas semelhanças anatômicas que possui. Desse modo, não foi encontrado caracteres anatômicos que sustentem este agrupamento.

Lâminas anfiestomáticas corroboram a inclusão de *Arrojadocharis praxeloides* e *Lasiolaena pereirae* em *Agrianthus*. Além deste caráter, o mesofilo isobilateral, bainha de feixe, quantidade de feixe e canal secretor e o bordo reto sustentam a inclusão de *A. praxeloides* no agrupamento. *Lasiolaena santosii* pode ser identificada pelos tricomas dos tipos IV e X, não possuindo caracteres que sustentam sua inclusão em *Agrianthus*, e, evidenciamos que *Agrianthus microlicioides* como a única espécie do estudo com hidatódio presente em seu bordo.

Portanto, através da análise da anatomia foliar de espécies representantes dos agrupamentos do clado Chapada Diamantina (Asteraceae), concluímos que os caracteres anatômicos corroboraram em grande parte com os resultados encontrados por Amorim (2019), além disso, caracteres como área foliar reduzida, cutícula espessa, alta densidade de tricomas, estômatos em criptas, presença de hipoderme e extensão de bainha refletem importantes adaptações ao campo rupestre, vegetação que todas as espécies do presente estudo ocorrem.

Referências bibliográficas

- Amorim VO. 2019. Filogenia molecular do clado Chapada Diamantina (Asteraceae-Eupatorieae) e Revisão taxonômica de *Agrianthus* Mart. Ex DC. Tese (Doutorado em Botânica) –Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Brasil.
- Amorim VO, Roque N. 2017. *Stylotrichium hortensiae* (Asteraceae—Eupatorieae): A new species from Chapada Diamantina, Bahia, Brazil. *Phytotaxa* 308 (2): 283–288.
- Anderson LC. 1963. Studies on Petradoria (Compositae): anatomy, cytology, taxonomy. *Transactions Kansas Academy of Science* 66: 632-684.
- Ariano APR, Pessoa MJG, Ribeiro-Júnior NG, Eisenlohr PV, Silva IV. 2022. Structural leaf attributes indicate different degrees of xeromorphism: New discoveries in co-occurring species of savanna and forest formations. *Flora* 286.
- Bombo AB, Filartiga AL, Appezzato-da-Glória B. 2016. Solving taxonomic problems within the *Aldama* genus based on anatomical characters. *Australian Journal of Botany*, 64, 501-512.
- Bremer, K. 1994. Asteraceae: cladistics and classification. Portland: Timber Press.
- Budel JM, Raman V, Monteiro LM, Almeida VP, Bobek VB, Heiden G, Takeda IJM, Khan IA. 2018. Foliar anatomy and microscopy of six Brazilian species of *Baccharis* (Asteraceae). *Microscopy Research & Technique*. 1-11.
- Castro MM, Leitão-Filho HF, Monteiro WR. 1997. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. *Revista brasil. Bot.*, São Paulo, V.20, n.2, p.163-174.
- Dickson WC. 2000. Integrative plant Anatomy. 1ed. Harcourt Academic Press. California.
- Fahn A. 1978. Anatomia Vegetal. H. Blume Ediciones.
- Fahn, A. & Cutler, DF. 1992. Xerophytes. Gebrüder Borntraeger, Encyclopedia of plant anatomy, Berlin, 1992.
- Fernandes AC. 2013. Posição filogenética de *Heterocondylus* R.M. King & H. Rob. (Asteraceae-Eupatorieae), com base em marcadores do DNA nuclear e plastidial. Tese (Mestrado em Biologia Vegetal) –Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.

- Ferreira SC. 2010. Filogenia Molecular da subtribo Gyptidinae R.M. King & H. Rob. (Eupatorieae-Asteraceae) e Revisão taxonômica do gênero *Lasiolaena* R.M. King & H. Rob. Tese (Doutorado em Botânica) –Universidade Estadual de Feira de Santana, Feira de Santana, Brasil.
- Guerra A, Scremin-Dias E. 2017. Leaf traits, sclerophylly and growth habits in plant species of a semiarid environment. *Brazilian Journal of Botany*, Volume 41, pages 131-144.
- Hattori EKO. 2013. Análise filogenética molecular da subtribo Disynaphiinae (Asteraceae - Eupatorieae). Tese (Mestrado em Biologia Vegetal) –Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Minas Gerais, Brasil.
- Johansen DA. 1940. Plant microtechnique. McGRAW-HILL Book Company, Inc.
- King RM, Robinson H. 1987. The genera of the Eupatorieae (Asteraceae). Missouri Botanical Garden, St Louis.
- Kraus JE, Arduin M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. Seropédica, Rio de Janeiro: Editora da Universidade Federal Rural.
- Liesenfeld V, Gentz P, Freitas EM, Martins S. 2019. Morphological diversity of foliar trichomes in Asteraceae from Sand-fields of the Pampa biome, Rio Grande do Sul State, Brazil. *Hoehnea* 46(3): e752018.
- Lusa MG, Appezzato-da-Glória B, Loeuille B, Bartoli G, Ciccarelli D. 2014. Functional groups in Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) based on morphological and anatomical traits. *Australian Journal of Botany*, 62, 150–163.
- Lusa MG, Loeuille BFP, Ciccarelli D, Appezzato-da-Glória B. 2018. Evolution of Stem and Leaf Structural Diversity: a Case Study in Lychnophorinae (Asteraceae). *The Botanical Review* 84: 203–241.
- Melo-de-Pinna GF. 2004. Anatomia foliar de *Richterago* Kuntze (Multisieae, Asteraceae). *Acta Botânica Brasilica*. 18(3): 591-600.
- Mascarenhas AAS, Harley AMG, Scatena VL. 2020. Leaf and scape anatomy of *Leiothrix* Ruhland (Eriocaulaceae) from a taxonomic and ecological perspective. *Flora* 262.

- Metcalf CF, Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons: leaves, stems and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Vol. I. Oxford, Clarendon Press. 724p.
- Milan P, Hayashi AH, Appezzato-da-Glória B. 2006. Comparative Leaf Morphology and Anatomy of Three Asteraceae Species. Brazilian Archives of Biology and Technology, Vol. 49, n. 1: pp. 135-144.
- Nakajima JN, Ferreira SC, Fernandes AC, Rivera VL, Hattori EKO, Quaresma AS, Ritter MR, Grossi MA. 2017. Tribo Eupatorieae Cass. In: ROQUE, N.; TELES, A.M.; NAKAJIMA, J.N. A família Asteraceae no Brasil: classificação e diversidade. Salvador: EDUFBA.
- Oliveira T, Bombo AB, Appezzato-da-Glória B. 2013. Anatomy of vegetative organs with an emphasis on the secretory structures of two species of *Aldama* (Asteraceae Heliantheae). Botany, Vol. 91.
- Oliveira CT. 2015. Sistemática de *Mikania* Willd. (Eupatorieae-Asteraceae). Tese (Doutorado em Botânica) –Universidade de São Paulo, Brasil.
- Panero JL, Crozier BS. 2016. Macroevolutionary dynamics in the early diversification of Asteraceae. Molecular Phylogenetics and Evolution 99: 116–132. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2016.03.007>
- Paštová L. 2017. Variation in leaf anatomy within the *Elytrigia intermedia* – *E. ×mucronata* – *E. repens* (Poaceae) hybrid complex. Phytologia Balcanica 23(2): 187-198, Sofia.
- Payne WW. 1978. A Glossary of Plant Hair Terminology. Brittonia, 30(2), pp. 239-255.
- Rios ABM, Menino GCO, Dalvi VC. 2020. Leaf teeth in eudicots: what can anatomy elucidate? Botanical Journal of the Linnean Society, XX, 1–19.
- Rivera VL, Panero JL, Schilling EE, Crozier BS, Moraes MD. 2016a. Origins and recent radiation of Brazilian Eupatorieae (Asteraceae) in the eastern Cerrado and Atlantic Forest. Molecular Phylogenetics and Evolution 97: 90–100.
- Rivera VL, Ferreira SC, Panero JL. 2016b. Trichogoniinae, a new subtribe of Eupatorieae (Asteraceae). Phytotaxa 260 (3): 296–300.

- Robinson H, Schiling E, Panero JL. 2009. Eupatorieae. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T. & Bayer, R.J. (Eds.) Systematics, evolution and biogeography of Compositae. IAPT, Vienna.
- Roque N, Teles AM, Nakajima JN. 2017a. Introdução In: Roque, N.; Teles, A.M.; Nakajima, J.N. A família Asteraceae no Brasil: classificação e diversidade. Salvador: EDUFBA.
- Roque N, Ferreira SC, Van Den Berg C. 2017b. *Lapidia*, a new monotypic genus of Asteraceae (Eupatorieae) from Brazil, and its phylogenetic placement. *Phytotaxa* 291 (1): 001–016.
- Sakai WS. 1973. Simple Method for Differential Staining of Paraffin Embedded Plant Material Using Toluidine Blue O, *Stain Technology*, 48:5, 247-249.
- Scatena V, Giulietti A, Borba E, Van Den Berg C. 2005. Anatomy of Brazilian Eriocaulaceae: correlation with taxonomy and habitat using multivariate analyses. *Plant Systematics and Evolution* 253: 1-22.
- Silva EMS, Hayashi, AH, Appezato-da-Glória, B. 2014. Anatomy of vegetative organs *in Aldama tenuifolia* and *A. kunthiana* (Asteraceae: Heliantheae). *Brazilian Journal of Botany*, volume 37, pages 505–517.
- Susanna A, Baldwin, BG, Bayer RJ, Bonifacino JM, Garcia-Jacas N, Keeley SC, Mandel JR, Ortiz S, Robinson, H, Stuessy, TF. 2020. A classificação da Compositae: Um tributo a Vicki Ann Funk (1947-2019). *Taxon*, 69: 807-814.
- Trindade LMP, Fernandes, YS, Gonçalves LA. 2014. Diversidade e desenvolvimento dos tricomas glandulares de *Lomatozona artemisiifolia* Baker (Asteraceae - Eupatorieae) - uma planta endêmica do Cerrado de Goiás. *Iheringia, Série Botânica*, v. 69, n. 2, p. 235-243.
- Wagner MA, Loueuille BFP, Siniscalchi, CM, Melo-de-Pinna GF, Pirani, JR. 2014. Diversity of non-glandular trichomes in subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) and taxonomic implications. *Plant Systematics and Evolution*. 300: 1219–1233.

Apêndice

Tabela 1. Espécies selecionadas do clado Chapada Diamantina (Eupatorieae, Asteraceae) para análise da anatomia foliar. Todas as exsicatas estão depositadas no Herbário ALCB. *Espécies que pertencem ao grupo externo. **Vouchers utilizados na análise sob MEV.

Espécie	Voucher/Populações	Tratamento	Local da Coleta	Elevação
<i>Agrianthus giuliettiae</i> D.J.N. Hind	V.O. Amorim <i>et al.</i> 480	Herborizado	Rio de Contas- Pico das Almas	1612 m
	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 448	Fixado	Abaíra-Campo do Ouro Fino	1558 m
<i>Agrianthus luetzelburgii</i> Mattf.	V.O. Amorim <i>et al.</i> 362	Herborizado	Abaíra	1068 m
	V.O. Amorim <i>et al.</i> 375	Herborizado	Ibicoara	1127 m
	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 468	Fixado	Rio de Contas	1229 m
<i>Agrianthus microlicioides</i> Mattf.	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 357	Herborizado	Abaíra-Catolés	1459 m
	V.O. Amorim <i>et al.</i> 437	Herborizado	Rio de Contas- Estrada de Arapiranga	1082 m
<i>Arrojadocharis praxeloides</i> Mattf.	V.O. Amorim <i>et al.</i> 467	Fixado	Rio de Contas- Pico do Itobira	1433 m
	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 494	Fixado	Piatã	1172 m
<i>Arrojadocharis santosii</i> R.M. King & H.Rob.	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 445	Herborizado	Abaíra-Pico do Barbado	1553 m
	V.O. Amorim <i>et al.</i> 450	Herborizado	Abaíra-Campo do Ouro Fino	1465 m
	V.O. Amorim <i>et al.</i> 465	Herborizado	Rio de Contas	1657 m
<i>Bishopiella elegans</i> R.M. King & H.Rob.	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 526	Fixado	Rio de Contas- Vale do Queiroz	1514 m
	V.O. Amorim <i>et al.</i> 527	Fixado	Rio de Contas- Catolés	1465 m
<i>Eupatorieae</i> sp. nov.	V.O. Amorim <i>et al.</i> 416	Herborizado	Palmeiras-Guiné	1058 m
	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 425	Herborizado	Palmeiras-Serra do Candombá	1151 m
<i>Lasiolaena blanchetii</i> (Ach.Bip. Ex Baker) R.M.King & H.Rob.	V.O. Amorim <i>et al.</i> 438	Herborizado	Abaíra-Catolés (Pico do Barbado)	1692 m
	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 366	Herborizado	Mucugê-Morro da Cobira	1101 m
<i>Lasiolaena duartei</i> R.M. King & H.Rob.	V.O. Amorim <i>et al.</i> 381	Herborizado	Ibicoara-Morro dos Brejões	873 m
	V.O. Amorim <i>et al.</i> 401	Herborizado	Palmeiras-Morro do Pai Inácio	982 m
	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 431	Herborizado	Rio de Contas- Pico das Almas	1814 m
<i>Lasiolaena lychnophorioides</i> Roque, S.C. Ferreira & H.Rob.	**V.O. Amorim <i>et al.</i> 399	Herborizado	Mucugê-Morro do Coleiro	1348 m
	Gandara, A. <i>et al.</i> 29	Herborizado	Mucugê-Subida da Cobira	1383 m

<i>Lasiolaena pereirae</i> R.M.King & H.Rob.	**V.O. Amorim et al. 419	Herborizado	Palmeiras-Trilha da Fumaça	1215 m
<i>Lasiolaena santosii</i> R.M. King & H.Rob.	**V.O. Amorim et al. 479	Fixado	Rio de Contas	1689 m
<i>Semiria viscosa</i> D.J.N. Hind	**V.O. Amorim et al. 447	Fixado	Abaíra	1553 m
<i>Stylotrichium corymbosum</i> Mattf.	**V.O. Amorim et al. 497	Fixado	Jacobina	717 m
<i>Stylotrichium rotundifolium</i> Mattf.	**V.O. Amorim et al. 415	Herborizado	Palmeiras-Guiné	1228 m
	V.O. Amorim et al. 491	Herborizado	Piatã-Serra de Santana	1307 m
	V.O. Amorim et al. 516	Herborizado	Palmeiras-Capão	-
<i>Stylotrichium sucrei</i> King & H.Rob.	V.O. Amorim et al. 372	Herborizado	Mucugê-Morro da Cobira	1230 m
	**V.O. Amorim et al. 409	Herborizado	Palmeiras-Serra do Esbarrancado	1537 m
* <i>Acritopappus confertus</i> (Gardner) R.M.King & H.Rob.	**Guterres, AVF. 382	Fixado	Morro do Chapéu - Monumento do Ferro Doido	903 m
	Guterres, AVF. 385	Fixado	Mucugê - Parque Sempre Viva	937 m
* <i>Lapidia apicifolia</i> Roque & S.C.Ferreira	Guterres, AVF. et al. 376	Fixado	Morro do Chapéu - Monumento do Ferro Doido	903 m
	**Staudt, MG et al. 118	Fixado	Morro do Chapéu - próximo a fazenda de plantação de uva	1013 m

Tabela 2. Caracteres anatômicos presentes na epiderme adaxial e abaxial das espécies de Asteraceae, clado Chapada Diamantina. Legenda: - Caráter não observado nas espécies; * Caráter não analisado; ani – estômatos anisocíticos; ano – estômatos anomocíticos.

Espécie/Caracteres	Epiderme					Estômatos			
	Contorno adaxial	Contorno abaxial	Camadas	Espessura da cutícula	Tipos	Contorno adaxial	Contorno abaxial	Lâmina foliar	Criptas
<i>Agrianthus giuliettiae</i>	Reto	Reto	Unisseriada	Espessa	Ano	Reto	Reto	Anfiestomática	ausente
<i>A. luetzelburgii</i>	Reto	Reto	Unisseriada	Espessa	Ani/ano	Reto	Reto	Anfiestomática	ausente
<i>A. microlicioides</i>	Reto	Reto	Unisseriada	Espessa	Ani/ano	Reto	Reto	Anfiestomática	ausente
<i>Arrojadocharis praxeloides</i>	Reto	Reto	Unisseriada	Espessa	Ani/ano	Sinuoso	Reto	Anfiestomática	ausente
<i>A. santosii</i>	Reto	Reto	Unisseriada	Espessa	Ani/ano	Reto	Reto	Anfiestomática/ hipoestomática	ausente
<i>Bishoepiella elegans</i>	Reto	Reto	Unisseriada	Fina	Ani/ano	Reto	Reto	Anfiestomática	ausente
<i>Eupatorieae sp. nov.</i>	Reto	Sinuoso	Unisseriada	Espessa	Ani/ano	Sinuoso	Sinuoso	Anfiestomática	ausente
<i>Lasiolaena blanchetii</i>	Reto	*	Unisseriada	Fina	Ano	-	*	Hipoestomática	presente
<i>L. duartei</i>	Reto	*	Unisseriada	Espessa	Ano	-	*	Hipoestomática	presente
<i>L. lychnophorioides</i>	Reto	*	Unisseriada	Fina	Ano	-	*	Hipoestomática	presente
<i>L. pereirae</i>	Reto	Reto	Unisseriada	Espessa	Ano	*	*	Anfiestomática	presente
<i>L. santosii</i>	Reto	*	Unisseriada	Espessa	Ano	-	*	Hipoestomática	presente
<i>Semiria viscosa</i>	Reto	Sinuoso	Unisseriada	Espessa	Ano	Reto	Sinuoso	Anfiestomática	ausente
<i>Stylotrichium corymbosum</i>	Reto	*	Unisseriada	Espessa	Ano	-	*	Hipoestomática	presente
<i>S. rotundifolium</i>	Reto	*	Unisseriada	Espessa	Ano	-	*	Hipoestomática	presente
<i>S. sucrei</i>	Reto	*	Unisseriada	Espessa	Ano	-	*	Hipoestomática	presente
Grupo externo									
<i>Acritopappus confertus</i>	Reto	Reto	Bisseriada na adaxial	Espessa	Ano	-	Sinuoso	Hipoestomática	ausente
<i>Lapidia apicifolia</i>	Reto	Reto	Unisseriada	Espessa	Ano	Reto	Reto	Anfiestomática	ausente

Tabela 3. Descrição dos tipos de tricomas glandulares observados nas epidermes adaxial e abaxial das espécies de Asteraceae, clado Chapada Diamantina.

Tipo	Espécies	Ocorrência	Descrição	Referência
Tipo I	 <p><i>Arrojadocharis</i> (2 spp.), <i>Eupatorieae</i> sp. nov, <i>Semiria viscosa</i> e <i>Stylotrichium sucrei</i></p>	Em toda a lâmina foliar (faces abaxial e adaxial)	Estipitado: corpo bisseriado com 6-8 células, alongado, cabeça ovoide com 8 células apicais de conteúdo denso nas células terminais.	Matínez-Quezada <i>et al.</i> 2022
Tipo II	 <p><i>Agrianthus giuliettiae</i>, A. <i>luetzelburgii</i>, <i>Semiria viscosa</i>, <i>Acritopappus confertus</i>, <i>Lapidia apicifolia</i></p>	Em toda a lâmina foliar (faces abaxial e adaxial).	Vesicular: corpo bisseriado com 8-10 células, cabeça globoide unicelular.	Matínez-Quezada <i>et al.</i> 2022
Tipo III	 <p><i>Lasiolaena</i> e <i>Stylotrichium</i></p> <p><i>Stylotrichium rotundifolium</i></p>	São encontrados em criptas estomáticas na face abaxial e escassos na face adaxial.	Estipitado: corpo bisseriado, pluricelular com 3-5 células e duas células apicais de conteúdo denso formando a cabeça.	

Tabela 4. Descrição dos tipos de tricomas não-glandulares observados nas epidermes adaxial e abaxial das espécies de Asteraceae, clado Chapada Diamantina.

Tipo	Espécies	Ocorrência	Descrição	Referência
Tipo IV	 <i>Lasiolaena santosii</i>	Face abaxial da lâmina foliar, mais externo às criptas.	Bífido: corpo unisseriado, pluricelular com duas células, bifurcado na célula terminal com braços pluricelulares compostos de 2-5 células de ápice agudo.	Payne 1978, adaptado.
Tipo V	 <i>Arrojadocharis</i> (2 spp.), <i>Eupatorieae</i> sp. nov. e <i>Semiria viscosa</i>	Em ambas faces da lâmina foliar, com predominância nos bordos.	Corpo unisseriado, pluricelular de 3-10 células longas, reto e de ápice agudo.	
Tipo VI	 <i>Eupatorieae</i> sp. nov. e <i>Semiria viscosa</i>	Faces adaxial e abaxial, com predominância nas nervuras.	Corpo unisseriado, pluricelular com 3-6 células, curvo e de ápice agudo.	
Tipo VII	 <i>Lasiolaena blanchetii</i> , L. <i>duartei</i> e L. <i>lychnophorioides</i>	Em toda a face abaxial	Filiforme: corpo unicelular, alongado e de ápice agudo. São numerosos e vistos como um emaranhado de tricomas devido ao comprimento.	Silva <i>et al.</i> 2019; Liensefeld <i>et al.</i> 2019
Tipo VIII	 <i>Lasiolaena santosii</i> , <i>Stylotrichium corymbosum</i> e <i>S. rotundifolium</i>	Em toda a face abaxial	Corpo unisseriado, pluricelular de 5-7 células curtas, reto e de ápice agudo.	
Tipo IX	 <i>Stylotrichium corymbosum</i>	Face abaxial, dentro das criptas estomáticas.	Corpo unisseriado, pluricelular com 6-7 células, reto com célula apical arredondada.	
Tipo X	 <i>Lasiolaena santosii</i>	Em toda a face adaxial	Unisseriado: corpo unisseriado, pluricelular com 3-5 células, sendo a célula basal alargada e a apical aguda. São numerosos e podem ser vistos recurvados.	Ferreira <i>et al.</i> 2010; Matínez-Quezada <i>et al.</i> 2022
Tipo XI	 <i>Bishopiella elegans</i>	Em ambas faces da lâmina foliar, agrupados em cavidades	Moniliforme: corpo unisseriado, pluricelular com 3-6 células, com célula apical arredondada.	

Tabela 5. Caracteres anatômicos presentes no mesofilo das espécies de Asteraceae, clado Chapada Diamantina. Legenda: - Caráter não observado.

Espécies/caracteres	Mesofilo			Hipoderme	Parênquima clorofiliano na nervura
	Organização	Paliádico atípico	Número de camadas		
<i>Agrianthus giuliettiae</i>	Isobilateral	Presente	1 camada	Ausente	Ausente
<i>A. luetzelburgii</i>	Isobilateral	Presente	1 camada	Ausente	Ausente
<i>A. microlicioides</i>	Isobilateral	Presente	1 camada	Ausente	Ausente
<i>Arrojadocharis praxeloides</i>	Isobilateral	Presente	1 camada	Ausente	Ausente
<i>A. santosii</i>	Homogêneo/isobilateral	-/Presente	-/1 camada	Ausente/presente	Ausente
<i>Bishopiella elegans</i>	Homogêneo	-	-	Ausente	Ausente
<i>Eupatorieae</i> sp. nov.	Isobilateral	Presente	1 camada	Ausente	Presente
<i>Lasiolaena blanchetii</i>	Dorsiventral	Presente	1-3 camadas	Presente	Ausente
<i>L. duartei</i>	Dorsiventral	Presente	1-3 camadas	Presente	Ausente
<i>L. lychnophorioides</i>	Dorsiventral	Presente	1-3 camadas	Presente	Ausente
<i>L. pereirae</i>	Dorsiventral	Presente	1-3 camadas	Presente	Ausente
<i>L. santosii</i>	Dorsiventral	Presente	1 camada	Presente	Ausente
<i>Semiria viscosa</i>	Dorsiventral	Presente	1 camada	Ausente	Presente
<i>Stylotrichium corymbosum</i>	Dorsiventral	Presente	1 camada	Presente	Ausente
<i>S. rotundifolium</i>	Dorsiventral	Presente	1 camada	Presente	Ausente
<i>S. sucrei</i>	Dorsiventral	Presente	1 camada	Presente	Ausente
Grupo externo					
<i>Acritoppapis confertus</i>	Dorsiventral	Presente	1-3 camadas	Ausente	Ausente
<i>Lapidia apicifolia</i>	Isobilateral	Ausente	2-3 camadas	Ausente	Ausente

Tabela 6. Caracteres anatômicos presentes no mesofilo e nervuras das espécies de Asteraceae, clado Chapada Diamantina.

Espécies/caracteres	Tecido de sustentação			
	Colênquima	Fibras procambiais	Fibras esclerenquimáticas	Esclereídes
<i>Agrianthus giuliettiae</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente
<i>A. luetzelburgii</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente
<i>A. microlicioides</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Arrojadocharis praxeloides</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente
<i>A. santosii</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Bishopiella elegans</i>	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente
<i>Eupatorieae</i> sp. nov.	Presente	Presente	Ausente	Ausente
<i>Lasiolaena blanchetii</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>L. duartei</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>L. lychnophorioides</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>L. pereirae</i>	Presente	Presente	Ausente	Presente
<i>L. santosii</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente
<i>Semiria viscosa</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente
<i>Stylotrichium corymbosum</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente
<i>S. rotundifolium</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente
<i>S. sucrei</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente
Grupo externo				
<i>Acritopappus confertus</i>	Presente	Ausente	Presente	Ausente
<i>Lapidia apicifolia</i>	Presente	Presente	Ausente	Ausente

Tabela 7. Caracteres anatômicos presentes nas nervuras das espécies de Asteraceae, clado Chapada Diamantina.

Espécies/caracteres	Vascularização			Proeminência da nervura central		Bordo	
	Tipo	Quantidade de feixes	Feixes acessórios	Adaxial	Abaxial	Padrão	Hidatódio
<i>Agrianthus giuliettiae</i>	Colateral	1	Ausente	Plana	Levemente proeminente	Reto	Ausente
<i>A. luetzelburgii</i>	Colateral	1	Ausente	Plana	Levemente proeminente	Reto	Ausente
<i>A. microlicioides</i>	Colateral	1	Ausente	Plana	Levemente proeminente	Reto	Presente
<i>Arrojadocharis praxeloides</i>	Colateral	1	Ausente	Plana	Levemente proeminente	Reto	Ausente
<i>A. santosii</i>	Colateral	1	Ausente	Plana	Levemente proeminente	Reto	Ausente
<i>Bishopiella. elegans</i>	Colateral	1-3	Ausente	Levemente proeminente	Levemente proeminente	Reto	Ausente
<i>Eupatorieae sp. nov.</i>	Colateral	1	Presente	Plana	Proeminente	Reto	Ausente
<i>Lasiolaena blanchetii</i>	Colateral	1-3	Ausente	Plana	Proeminente	Revoluto	Ausente
<i>L. duartei</i>	Colateral	1-3	Ausente	Plana	Proeminente	Revoluto	Ausente
<i>L. lychnophorioides</i>	Colateral	1-3	Ausente	Plana	Proeminente	Revoluto	Ausente
<i>L. pereirae</i>	Colateral	1-3	Ausente	Levemente proeminente	Proeminente	Reto	Ausente
<i>L. santosii</i>	Colateral	1-3	Ausente	Plana	Proeminente	Revoluto	Ausente
<i>Semiria viscosa</i>	Colateral	1	Ausente	Plana	Proeminente	Reto	Ausente
<i>Stylotrichium corymbosum</i>	Colateral	1-3	Ausente	Plana	Proeminente	Revoluto	Ausente
<i>S. rotundifolium</i>	Colateral	1-3	Ausente	Plana	Proeminente	Revoluto	Ausente
<i>S. sucrei</i>	Colateral	1-3	Ausente	Plana	Proeminente	Revoluto	Ausente
Grupo externo							
<i>Acritopappus confertus</i>	Colateral	1-3	Ausente	Plana	Proeminente	Reto	Ausente
<i>Lapidia apicifolia</i>	Colateral	1	Ausente	Levemente proeminente	Levemente proeminente	Reto	Ausente

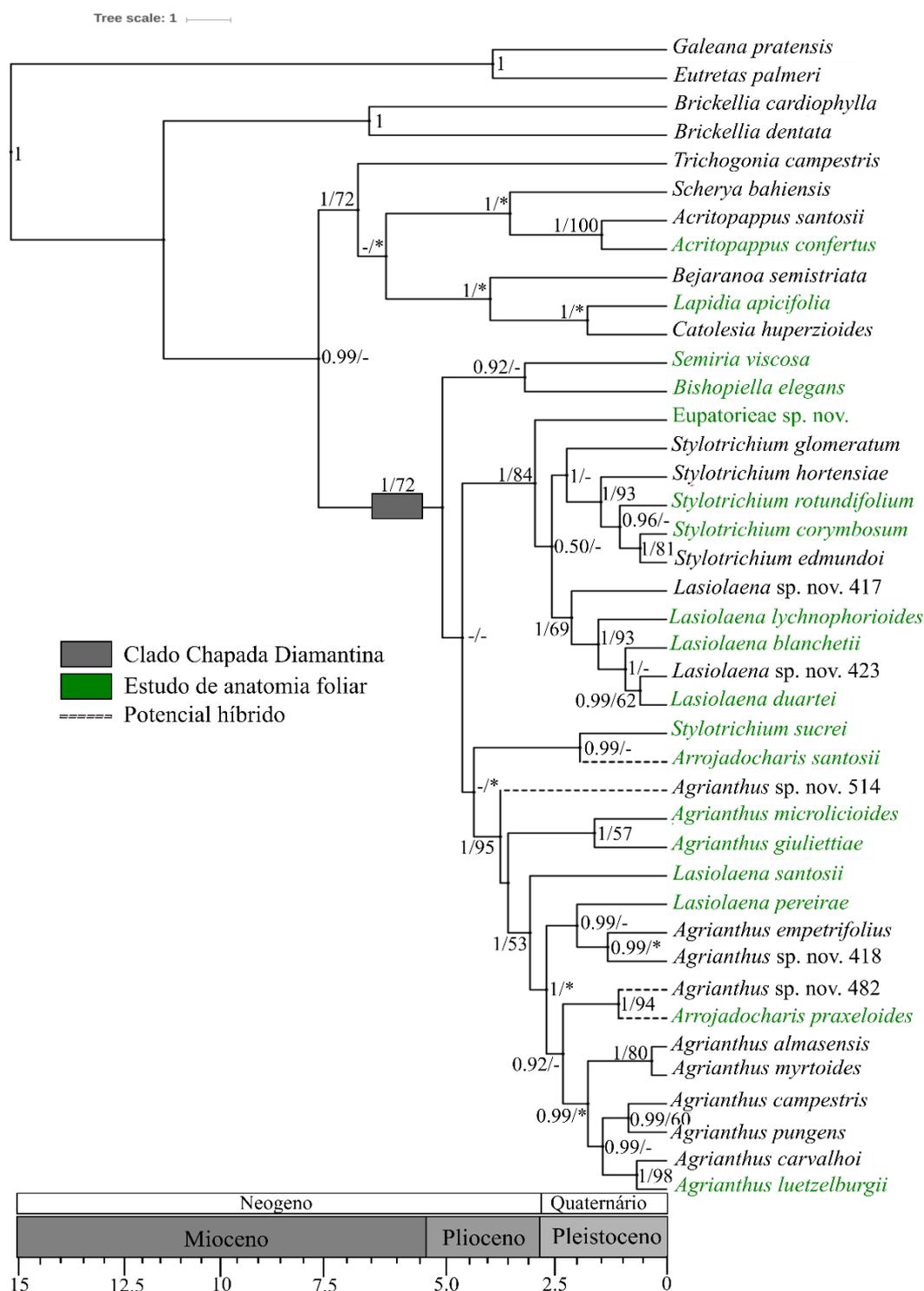


Figura 1. Filogenia do clado Chapada Diamantina usando dados combinados (nuclear e plastidial) de Amorim (2019), modificado. As 18 espécies utilizadas no estudo estão destacadas em verde. A topologia representa a árvore consenso obtida da inferência bayesiana do Beast. Os valores nos ramos indicam as probabilidades posteriores (PP) seguidas por valores de bootstrap (BS) de máxima verossimilhança $\geq 50\%$, traços (-) indicam suporte de $\leq 50\%$ (PP ou BS). Os asteriscos indicam diferentes relações em Máxima parcimônia ou Máxima verossimilhança.



Figura 2. Inflorescências das espécies de Asteraceae, clado Chapada Diamantina (A-P) e dos representantes do grupo externo (Q-R). **A.** *Agrianthus giuliettiae* **B.** *Agrianthus luetzelburgii* **C.** *Agrianthus microlicioides* **D.** *Arrojadocharis praxeloides* **E.** *Arrojadocharis santosii* **F.** *Bishopiella elegans* **G.** *Eupatorieae* sp. nov. **H.** *Lasiolaena blanchetii* **I.** *Lasiolaena duartei* **J.** *Lasiolaena lychnophorioides* **K.** *Lasiolaena pereirae* **L.** *Lasiolaena santosii* **M.** *Semiria viscosa* **N.** *Stylotrichium corymbosum* **O.** *Stylotrichium rotundifolium* **P.** *Stylotrichium sucrei* **Q.** *Acritopappus confertus* **R.** *Lapidia apicifolia*. Fotos: Amorim, V.O. (A-P); Guterres, A.V.F. (Q); Roque, N. (R).

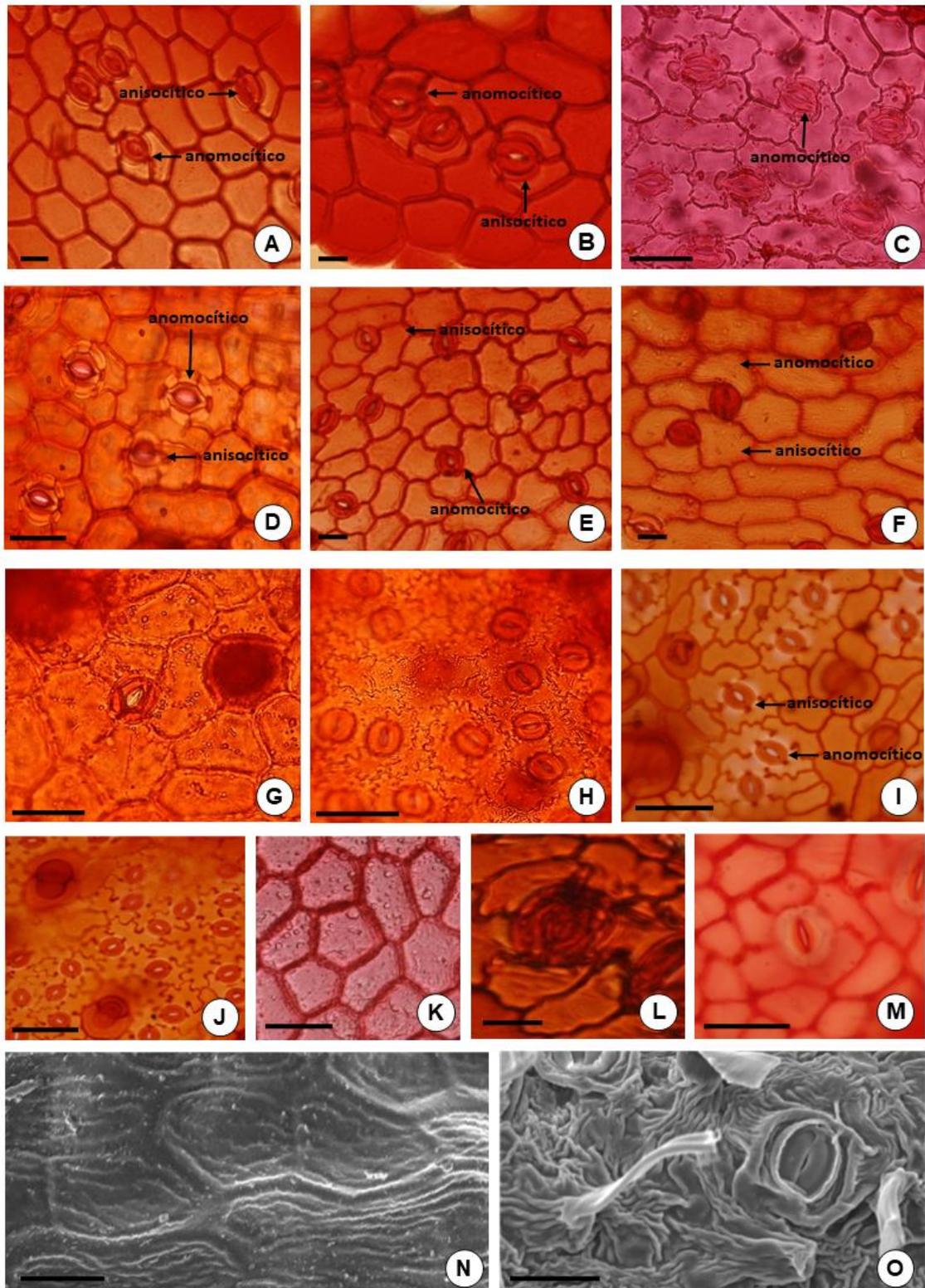


Figura 3. Visão frontal das epidermes de espécies de Asteraceae, clado Chapada Diamantina, obtidas sob microscopia óptica (A-M) e microscopia eletrônica de varredura (N-O). *Agrianthus microlicioides*: **A.** Face adaxial **B.** Face abaxial. *Arrojadocharis praxeloides*: **C.** Face adaxial **D.** Face abaxial. *Bishopiella elegans*: **E.** Face adaxial **F.** Face abaxial. *Semiria viscosa*: **G.** Face adaxial. **H.** Face abaxial. *Eupatorieae* sp. nov.: **I.** Face adaxial. **J.** Face abaxial. *Lasiolaena duartei*: **K.** Face adaxial. *Acritopappus confertus*: **L.** Face abaxial. *Lapidia apicifolia*: **M.** Face abaxial **N.** Face adaxial evidenciando estrias cuticulares **O.** Face abaxial evidenciando estrias cuticulares. Barras: 50µm (M-O); 100µm (A-N).

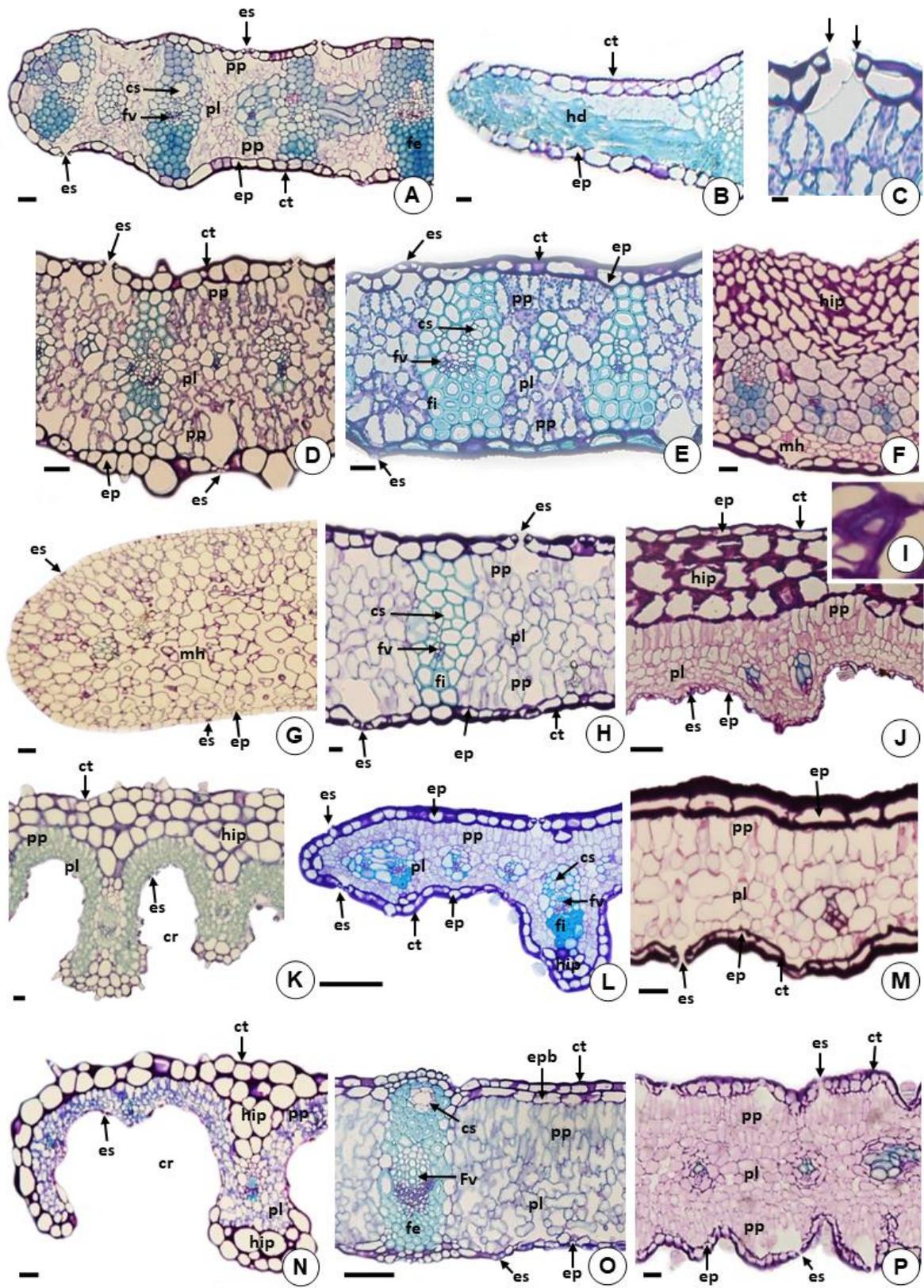


Figura 4. Secções transversais do mesofilo e bordo obtidos por microscopia óptica. **A.** *Agrianthus luetzelburgii* **B.** *Agrianthus microlicioides* **C.** Detalhe da crista estomática formada por projeção cuticular em um estômato na face adaxial em *Arrojadocharis santosii* **D.** *Arrojadocharis praxeloides* **E.** *Arrojadocharis santosii* (V.O.Amorim 465). **F.** *Arrojadocharis santosii* (V.O.Amorim 445). **G.** *Bishopiella elegans* **H.** *Eupatorieae* sp. nov. **I.** escleride na hipoderme de *Lasiolaena duartei* **J.** *Lasiolaena duartei* **K.** *Lasiolaena santosii* **L.** *Lasiolaena pereirae* **M.** *Semiria viscosa* **N.**

Stylotrichium rotundifolium O. *Acritopappus confertus* P. *Lapidia apicifolia*. Legenda: cr – criptas; cs – canal secretor; nct – cutícula espessa; ep – epiderme unisseriada; Epb – epiderme bisseriada; es – estômatos; fe – fibras esclerenquimáticas; fi – fibras pericíclicas; fv – feixes vasculares; hd – hidatódio; hd – hidatódio; hip – hipoderme; mh – mesofilo homogêneo; pl – parênquima lacunoso; pp – parênquima paliçádico. Barras: 100µm (A-P).

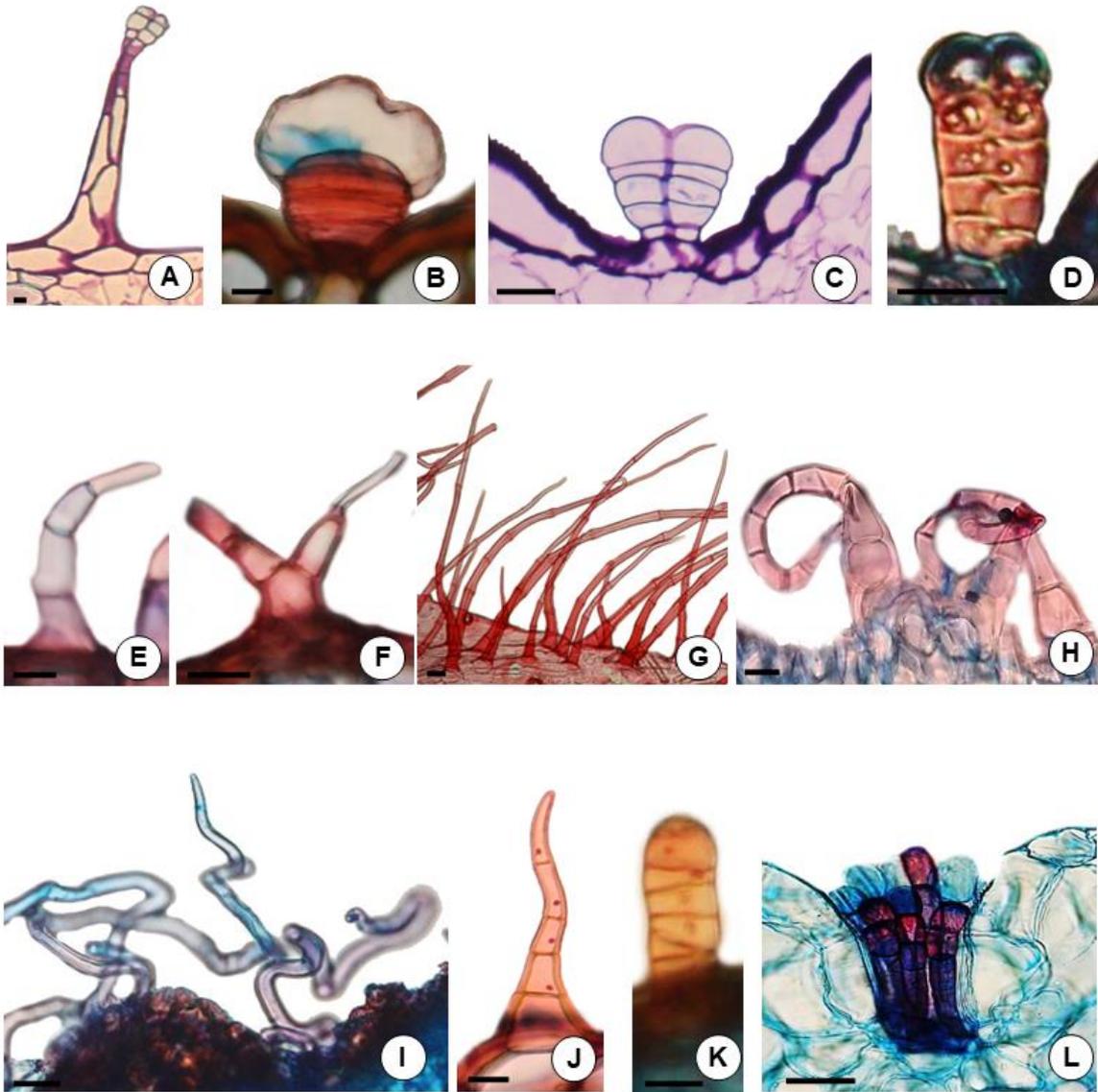


Figura 5. Tricomas glandulares (A-E) e não glandulares (F-L) sob microscopia óptica. **A.** Glandular tipo 1 em *Semiria* sp. nov. **B.** Glandular tipo 2 em *Stylotrichium corymbosum* **C.** Detalhe da divisão celular do Glandular tipo 2 em *Semiria viscosa* **D.** Glandular tipo 3 em *Stylotrichium rotundifolium* **E.** Glandular tipo 4 em *Lasiolaena santosii* **F.** Tector tipo 1 em *Lasiolaena santosii* **G.** Tector tipo 2 em *Arrojadocharis santosii* **H.** Tector tipo 3 em *Eupatorieae* sp. nov. **I.** Tector tipo 4 em *Lasiolaena duartei* **J.** Tector tipo 5 em *Stylotrichium rotundifolium* **K.** Tector tipo 6 em *Stylotrichium corymbosum*. **L.** Tector tipo 7 em *Bishopiella elegans* Barras: 100µm (A-K) e 50µm (L).

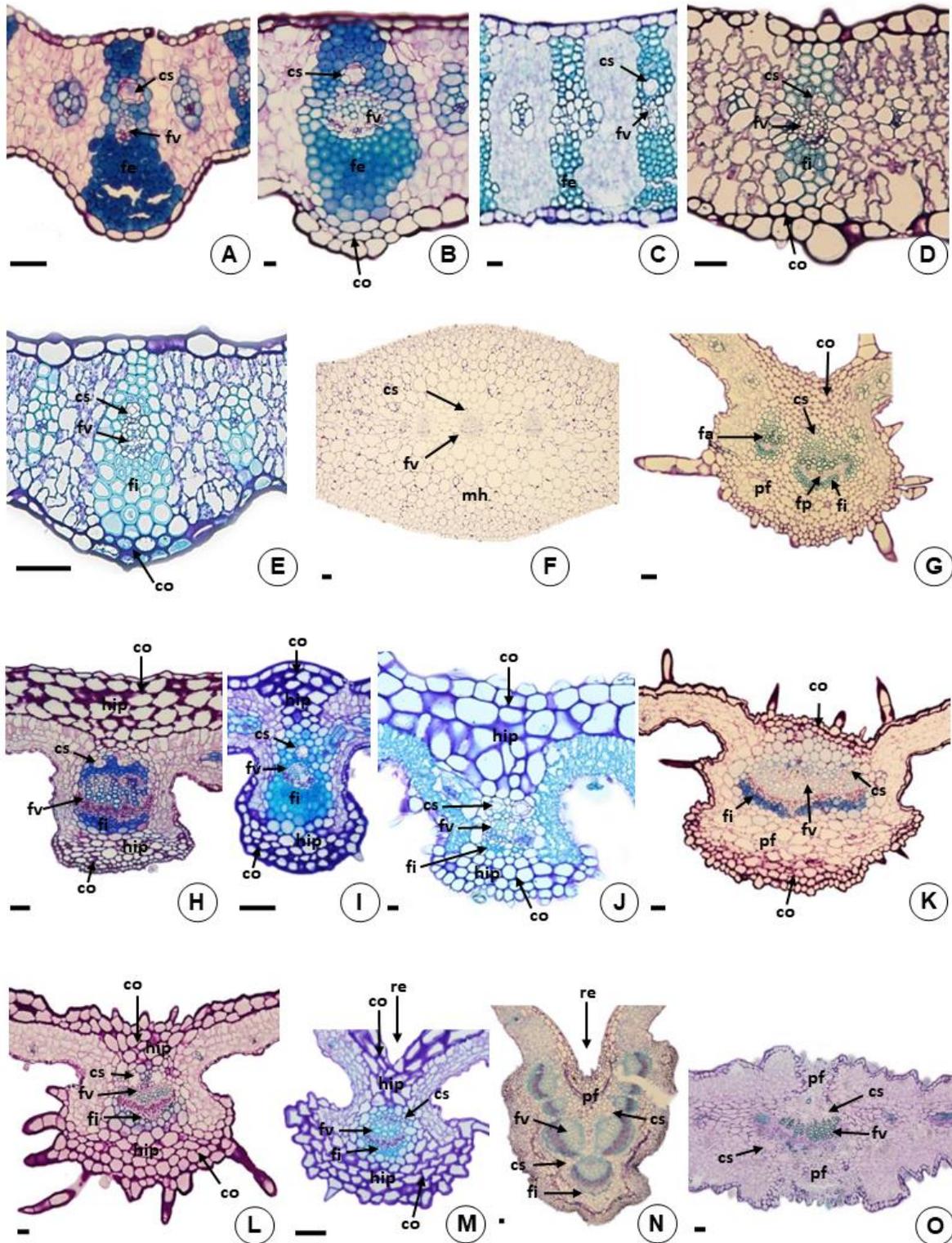


Figura 6. Secções transversais da nervura central obtidos por microscopia óptica. **A.** *Agrianthus giuliettiae* **B.** *Agrianthus luetzelburgii* **C.** *Agrianthus microlicioides* **D.** *Arrojadocharis praxeloides* **E.** *Arrojadocharis santosii* **F.** *Bishopiella elegans* **G.** *Eupatorieae* sp. nov. **H.** *Lasiolaena duartei* **I.** *Lasiolaena pereirae* **J.** *Lasiolaena santosii* **K.** *Semiria viscosa* **L.** *Stylotrichium rotundifolium* **M.** *Stylotrichium sucrei* **N.** *Acritopappus confertus* **O.** *Lapidia apicifolia*. Legenda: co – colênquima angular; cs – canal secretor; fa – feixes acessórios; fe – fibras esclerenquimáticas; fi – fibras pericíclicas; fp – feixe principal; fv – feixe vascular; hip – hipoderme; mh – mesofilo homogêneo; pf – parênquima fundamental; re – reentrância na face adaxial. Barras: 100µm (A-O).

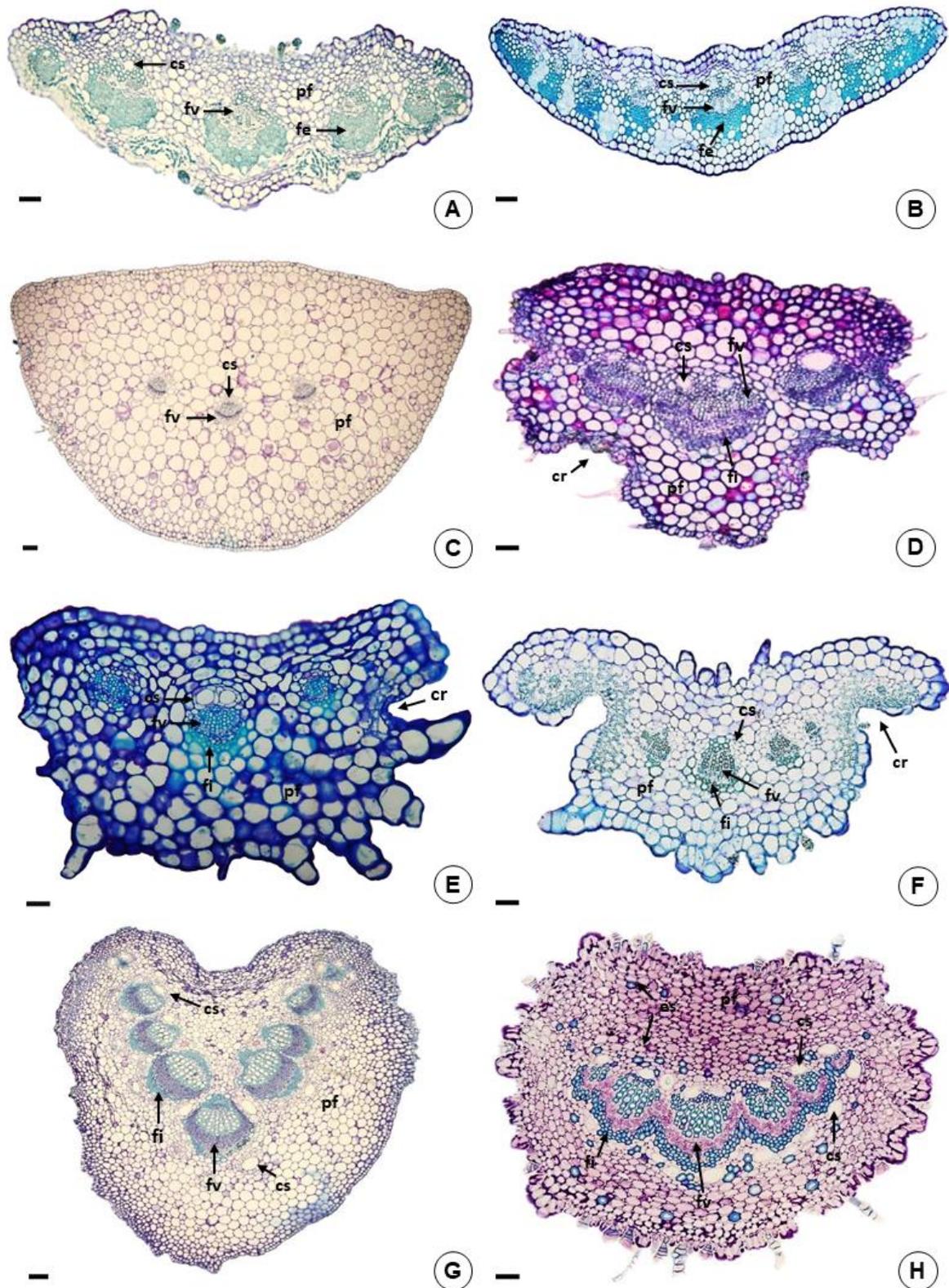


Figura 7. Secções transversais do pecíolo obtidos por microscopia óptica. **A.** *Agrianthus luetzelburgii* **B.** *Agrianthus microlicioides* **C.** *Bishopiella elegans* **D.** *Lasiolaena santosii* **E.** *Stylotrichium corymbosum* **F.** *Stylotrichium rotundifolium* **G.** *Acritopappus confertus* **H.** *Lapidia apicifolia* Legenda: cr – criptas; cs – canal secretor; es – esclereídes; fe – fibras esclerenquimáticas; fi – fibras; fv – feixes vasculares; pf – parênquima fundamental. Barras: 100µm (A-H).