Morfoanatomia das glândulas foliares e falicinais de *Stigmaphyllon* A.Juss. (Malpighiaceae): evidências funcionais, contribuições taxonômicas e evolutivas¹

Dafael Ribeiro de Matos², e Disiane Silva Araújo^{3,4}

Como citar: Matos, R.R. & Araújo, J.S. 2021. Morfoanatomia das glândulas foliares e falicinais de *Stigmaphyllon* A.Juss. (Malpighiaceae): evidências funcionais, contribuições taxonômicas e evolutivas. Hoehnea 48: e282021. https://doi.org/10.1590/2236-8906-28/2021

ABSTRACT - (Morphoanatomy of the Leaf and Calicinal Glands of *Stigmaphyllon* A.Juss. (Malpighiaceae): functional evidence, taxonomic and evolutionary contributions) The morphoanatomy of the leaf and calyx glands of *Stigmaphyllon* A.Juss. occurring in Brazil, was analyzed from expanded leaves collected and fixed in the field or from herbarium specimens, processed and analyzed by usual hand-free anatomical methods. The variable characters recorded in this study were related to the position of glands in the limb and petiole, shape, presence/absence of peduncles in glands, presence/absence of cuticle and subcuticular space, palisade epidermis and vascularization patterns. Leaf and calyx glands in *Stigmaphyllon* are structurally similar, corroborating previous anatomical studies in the family and reinforcing the hypothesis that calyx glands might be evolutionarily derived from leaf glands in Malpighiaceae.

Keywords: Elaiophores, extrafloral nectaries, Malpighiales, plant anatomy, Stigmaphylloid clade

RESUMO - (Morfoanatomia das glândulas foliares e falicinais de *Stigmaphyllon* A.Juss. (Malpighiaceae): evidências funcionais, contribuições taxonômicas e evolutivas) A morfoanatomia das glândulas foliares e calicinais de *Stigmaphyllon* A.Juss. ocorrentes no Brasil foi realizada a partir de folhas expandidas coletadas e fixadas no campo ou de espécimes de herbário, processadas e analisadas por métodos anatômicos usuais. Os caracteres variáveis registrados neste estudo foram relacionados à posição das glândulas na lâmina foliar e pecíolo, forma, presença/ausência de pedúnculos nas glândulas, presença/ausência de cutícula e espaço subcuticular, epiderme em paliçada e padrões de vascularização. As glândulas foliares e do cálice em *Stigmaphyllon* são estruturalmente semelhantes, corroborando estudos anatômicos anteriores na família e reforçando a hipótese de que as glândulas calicinais podem ser evolutivamente derivadas de glândulas foliares em Malpighiaceae.

Palavras-chave: Anatomia Vegetal, clado Stigmaphylloide, elaióforos, Malpighiales, nectários extraflorais

Introdução

Stigmaphyllon A.Juss. compreende cerca de 120 espécies de lianas lenhosas ocorrendo nos trópicos de todo o mundo, com a maioria das espécies (ca. 100 spp.) confinadas à região Neotropical (Anderson 1997, 2011, Almeida & Mamede 2016). O gênero é monofilético (Davis & Anderson 2010) e atualmente subdividido em dois subgêneros (Anderson 2011). O subg. Ryssopterys C.E.Anderson que está restrito às florestas tropicais do sudeste da Ásia e da Oceania, e subg. Stigmaphyllon está confinado às florestas tropicais e neotropicais, com exceção de S. bannisterioides que atinge a África Ocidental (Anderson 1997, 2011). As espécies de Stigmaphyllon são facilmente reconhecidas por seus longos pecíolos com um par de glândulas apicais, flores dispostas em dicásio de umbelas, estigmas laterais e mericarpos alados com uma asa dorsal bem desenvolvida e estreita (Anderson 1997)

As espécies neotropicais de *Stigmaphyllon* geralmente apresentam de oito a dez glândulas no cálice que secretam óleos (elaióforos) como o principal recurso para visitantes florais (Anderson 1997) e como na maioria das Malpighiaceae (Anderson 1979). Seus polinizadores mais eficazes são representados pelas abelhas Centridini especializadas (Vogel 1990, Sousa *et al.* 2021), mas as flores de Malpighiaceae neotropicais também são geralmente visitadas por várias espécies de formigas que se alimentam dos óleos secretados e, em troca, protegem a planta dos herbívoros (Anderson 1979, Rosa 2009, Torezan-Silingardi 2007).

Vários outros tipos de glândulas florais estão presentes nas flores de Malpighiaceae, como as glândulas estaminais (Possobom *et al.* 2015) e glândulas nas pétalas que secretam óleos voláteis (osmóforos) (Guesdon *et al.* 2019, Almeida *et al.* 2019), além de glândulas extraflorais nas lâminas foliares e pecíolos.Estas estruturas secretam néctar ou uma mistura de lipídios, açúcar, proteínas e polissacarídeos (Araújo & Meira 2016).

As glândulas foliares teriam surgido primeiramente no ancestral de Elatinaceae + Malpighiaceae ca. 98 milhões de anos e glândulas calicinais teriam surgido no ancestral de Malpighiaceae ca. 80 milhões de anos provavelmente derivadas de glândulas foliares (Anderson 1979, Cai *et al.*

^{1.} Parte do Trabalho de Conclusão de Curso do primeiro Autor

^{2.} Universidade Estadual do Piauí, BR-343, s/n, Campo Velho, 64800-000 Floriano, PI, Brasil

^{3.} Universidade Estadual do Piauí, Avenida Santo Antônio s/n, São Luís, 64280-000 Campo Maior, PI, Brasil

^{4.} Autor para correspondência: josianesilva@cpm.uespi.br

2016, Davis *et al.* 2014), e são hipotetizadas como homólogas ontogeneticamente, uma vez que parecem diferir apenas no conteúdo celular para produzir diferentes exsudatos (Vogel 1974).

Neste trabalho apresentamos um estudo morfoanatômico das glândulas foliares e calicinais de *Stigmaphyllon* com o objetivo de comparar estas estruturas buscando caracteres capazes de corroborar a homologia das mesmas, sua funcionalidade e aplicações taxonômicas.

Material e Métodos

Foram analisadas folhas totalmente expandidas de 20 espécies de *Stigmaphyllon* A.Juss. (tabela 1) coletadas e fixadas em FAA 50 ou reidratadas de espécimes obtidas de herbários seguindo o protocolo modificado de Smith & Smith (1942). Todos os espécimes obtidos (em campo e/ ou herbário) foram comparados entre si si com o intuito de descartar a possibilidade de erros de interpretações por artefatos de técnica por causa do processo de reidratação.

As glândulas foram seccionadas a mão livre com auxílio de lâmina de barbear para obtenção de cortes longitudinais,

clarificadas com hipoclorito de sódio à 20%, lavadas várias vezes em água destilada, coradas com fucsina básica-Azul de Astra, montadas em lâminas semipermanentes com gelatina glicerinada de Kaiser (Salgado-Labouriau 1961) e lutadas com esmalte incolor (Kraus & Arduin 1997). Foram analisados três tipos de glândulas, as do cálice, dos pecíolos foliares e as glândulas presentes na margem da lâmina foliar. As estruturas morfológicas e anatômicas analisadas foram fotografadas com câmera digital (Instrutherm ISH130 1.3m) acoplada a um estereomicroscópio e um microscópio de luz (Instrutherm MLT 300). Por fim, foi elaborada uma matriz de caracteres multiestado para comparação dos dados obtidos de cada espécie (tabela 2) e uma chave de identificação ilustrada para a morfologia das glândulas foliares, calicinais e tricomas ciliados.

Resultados

Morfologia - A análise dos resultados relacionados a morfologia das glândulas possibilitou a elaboração de uma chave de identificação ilustrada, onde é possível distinguir a maioria das espécies de *Stigmaphyllon* A. Juss. analisadas.

Chave de identificação ilustrada das glândulas foliares e calicinais de Stigmaphyllon A. Juss.

1. Um par de glândulas oblongas e sésseis em quatro das cinco sépalas (figuras 1 a, 2 a-b), glândulas ausentes na margem da lâmina foliar

2. Um par de glândulas sésseis com superfície côncava no ápice do pecíolo (figura 1 b) S. acuminatum e S. caatingicola

3. Glândulas sésseis na margem da lâmina foliar

4. Glândulas sésseis com superfície plana na margem da lâmina foliar (figura 1 d)

5. Presenca de tricomas ciliados na margem da lâmina foliar (figura 1 e)

6. Um par de glândulas sésseis com superfície côncava no ápice do pecíolo (figura 1 b)
 5. Ausencia de tricomas ciliados na margem da lamina foliar (figura 1 d) 7. Um par de glândulas sésseis com superfície côncava no ápice do pecíolo (figura 1 b)
7. Um par de glândulas sésseis com superfície plana no ápice do pecíolo, próximas a base da lâmina foliar (figura 1 f)
4. Glândulas sésseis com superfície convexa na margem da lâmina foliar (figura 1 g)
8. Um par de glândulas sésseis com superfície côncava no ápice do pecíolo (figura 1 b)
S. convolvulifolium e S. macropodum
3. Glândulas pedunculadas na margem da lâmina foliar
9. Glândulas com pedúnculo longo na margem da lâmina foliar
10. Glândulas com pedúnculo longo e superfície convexa na margem da lâmina foliar (figuras 1 i, 2 c)
11. Um par de glândulas sésseis com superfície côncava no ápice do pecíolo (figura 1 b) S. blanchetii, S. puberulum e S. salzmannii
11. Um par de glândulas sésseis com superfície plana no ápice do pecíolo, próximas a base da
lâmina foliar (figura 1 d)
10. Glândulas com pedúnculo longo e superfície plana na margem da lâmina foliar (figura 1 h)
9. Glândulas com pedúnculo curto e superfície convexa na margem da lâmina foliar (figura 1 j)
12. Um par de glândulas sésseis com superfície convexa no ápice do pecíolo (figura 1 c)
12. Um par de glândulas sésseis com superfície côncava no ápice do pecíolo (figura 1 b)
13. Presença de tricomas ciliados na margem da lamina Ioliar (figura 1 e)
13. Ausência de tricomas ciliados na margem da lâmina foliar (figura 1 d) S. cavernulosum

3

Tabela 1. Lista de vouchers e espécies analisadas no estudo de Morfoanatomia das glândulas foliares e falicinais de *Stigmaphyllon* A.Juss. (Malpighiaceae).

Table 1. List of species and vouchers analyzed in the study of Morphoanatomy of the Leaf and Calicinal Glands of *Stigmaphyllon* A.Juss. (Malpighiaceae.

Espécies	Coletor, Número (Herbário)						
Stigmaphyllon adenodon A.Juss.	J.J. Wurdack 2239 (US)						
Stigmaphyllon acuminatum A.Juss.	R.F. Almeida 821 (HUEFS)						
Stigmaphyllon angustilobum A.Juss.	R.F. Almeida 503 (HUEFS)						
Stigmaphyllon auriculatum (Cav.) A.Juss.	R F. Almeida 781 (HUEFS)						
Stigmaphyllon bannisterioides (L.) C.E.Anderson	K.S. Saber s.n. (HUEFS) L.P. Queiroz 794 (HUEFS)						
Stigmaphyllon blanchetii C.E.Anderson	R F. Almeida 596 (HUEFS) R.F. Almeida 527 (SP) R.F. Almeida 534 (SP) R.F. Almeida 535 (SP) R.F. Almeida 537 (SP)						
Stigmaphyllon caatingicola R.F.Almeida & Amorim	R.F. Almeida 557 (HUEFS)						
Stigmaphyllon cavernulosum C.E.Anderson	T.S. Nunes 1798 (HUEFS) G. Hatschbach 46537 (HUEFS)						
Stigmaphyllon ciliatum (Lam.) A.Juss.	R.F. Almeida 541 (SP) R.F. Almeida 795 (HUEFS)						
Stigmaphyllon convolvulifolium A.Juss.	A. Francener 1330 (SP)						
Stigmaphyllon hatschbachii C.E.Anderson	A.M.A. Amorim s.n. (CEPEC) P.L.R. Moraes 2777 (HUEFS) I.G.C. Sobrinho 10 (HUEFS)						
Stigmaphyllon macropodum A.Juss.	R.F. Almeida 538 (SP)						
Stigmaphyllon occidentale R.F.Almeida	A.M. Amorim 9223 (CEPEC)						
Stigmaphyllon palmatum (Cav.) A.Juss.	M. Kuhlman 370 (SP) L.P. Queiroz 801 (HUEFS) W. Halee 3575 (US)						
Stigmaphyllon paralias A.Juss.	R.F. Almeida 509 (SP) J.A. Assis 2 (HUEFS)						
Stigmaphyllon puberum (Rich.) A.Juss.	J.A. Duke 4883 (INPA) J.J. Gralle 10006 (US)						
Stigmaphyllon puberulum (Griseb.)	R.O. Perdiz 732 (HUEFS) R.P. Belém 1794 (CEPEC) C. Urbanetz 110 (CEPEC)						
Stigmaphyllon salzmannii A.Juss.	R.F. Almeida 526 (SP) A.A. Araújo 727 (SP)						
Stigmaphyllon sinuatum (DC.) A.Juss.	B. Stugias 13493 (US)						
Stigmaphyllon urenifolium A.Juss.	R.F. Almeida 728 (HUEFS) M.L. Guedes 13932 (HUEFS)						

Anatomia - Todas as espécies de *Stigmaphyllon* A. Juss. analisadas apresentam uma cutícula espessa (figura 2a) na superfície das glândulas calicinais e foliares. Nas glândulas calicinais de todas as espécies essa cutícula apresenta-se destacada da epiderme, resultando em um espaço subcuticular (figuras 2 a-b), tal característica não foi registrada nas glândulas foliares (figuras 2 c-f).

As glândulas foliares e calicinais possuem uma epiderme secretora em paliçada (figuras 2 a-f), com invaginações sendo observadas apenas nas glândulas do cálice (figuras 2 a-b). Nas regiões laterais das glândulas foliares e calicinais, a epiderme é uniestratificada e o formato de suas células variam de quadrangulares à retangulares (figuras 2 c-d). As glândulas calicinais apresentam um parênquima subepidérmico com 9-11 camadas de células alongadas (figuras 2 a-b). Enquanto as glândulas foliares é observado um parênquima subepidérmico com 4-6 camadas de células arredondadas (figuras 2 c-f). Nos dois tipos de estrutura o parênquima subepidérmico apresenta núcleo bastante evidente e protoplasto denso.

Outra característica importante é a presença de vascularização nas glândulas (figuras 2 b-d, f), que geralmente se estendia até o parênquima subepidérmico.

Foi comum a presença de drusas tanto no parênquima subepidérmico como próximo ao tecido vascular (figura 2 c). Todas as glândulas calicinais e foliares estudadas se apresentam glabras. Tabela 2. Matriz de caracteres multiestado. A. Superfície das glândulas foliares no ápice do pecíolo: (0) côncava, (1) convexa, (2) plana. B. Reentrâncias na epiderme das glândulas foliares: (0) ausentes, (1) presentes. C. Parênquima subepidérmico nas glândulas foliares e calicinais: (0) não diferenciado, (1) diferenciado; D. Conteúdo no parênquima subepidérmico das glândulas foliares e calicinais: (0) ausente, (1) presente. E. Morfologia das glândulas foliares nas margens do limbo: (0) séssil e plana, (1) séssil e convexa, (2) pedúnculo longo e convexa, (3) pedúnculo curto e convexa, (4) pedúnculo longo e plana, (5) ausentes. F. Drusas nas glândulas foliares e calicinais: (0) ausente, (1) ausentes e calicinais: (0) ausente, (1) presente. I. Reentrâncias na epiderme das glândulas calicinais: (0) ausentes, (1) presentes. I. Espessura da cutícula nas glândulas foliares e calicinais: (0) delgada, (1) espessa. J. Tipo de epiderme nas glândulas foliares e calicinais: (0) não em paliçada, (1) em paliçada. K. Vascularização das glândulas foliares e calicinais: (0) ausente, (1) presentes. (1) presentes. (1) presentes. (1) presentes. (1) presentes. (2) ausentes; (1) presentes. (3) pedindulas foliares e calicinais: (3) ausentes, (4) pedinculo longo e convexa, (5) ausentes, (1) presentes. (1) presentes. I. Espessura da cutícula nas glândulas foliares e calicinais: (3) delgada, (1) espessa. J. Tipo de epiderme nas glândulas foliares e calicinais: (3) ausentes; (4) ausente, (4) presentes. (4) presentes. (5) ausentes; (5) ausentes; (6) ausentes; (7) presentes. (6) ausente; (7) presentes. (7) presen

Table 2. Multistate characters matrix. A. Surface of leaf glands at the apex of the petiole: (0) concave (1) convex (2) flat. B. Recesses in the epidermis of the leaf glands: (0) present (1) absent. C. Subepidermal parenchyma in foliar and calycin glands: (0) undifferentiated, (1) differentiated. D. Contents in the subepidermal parenchyma of the foliar and calycin glands: (0) absent, (1) presente. E. Morphology of leaf glands on the limb margins: (0) sessile and flat, (1) sessile and convex, (2) long and convex peduncle, (3) short and convex peduncle, (4) long and flat peduncle, (5) absent. F. Drusen in foliar and calycin glands: (0) absent, (1) presente. G. Number of glands in the sepals: (0) absent, (1) 4 pairs. H. Indentations in the epidermis of the goblet glands: (0) absent, (1) presente. I. Cuticle thickness in the foliar and calicinal glands: (0) thin, (1) thick. J. Type of epidermis in foliar and calycin glands: (0) not palisade, (1) palisade. K. Vascularization of foliar and calycin glands: (0) absent, (1) presente. L. Ciliate trichomes: (0) absent; (1) present.

	А	В	С	D	Е	F	G	Н	Ι	J	K	L
S. acuminatum A.Juss.	0	0	1	1	5	1	1	1	1	1	1	0
S. adenodon A.Juss.	2	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0
S. angustilobum A.Juss.	1	0	1	1	5	1	1	1	1	1	1	0
S. auriculatum (Cav.) A.Juss.	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
S. bannisterioides (L.) C.E.Anderson	2	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
S. blanchetii C.E.Anderson	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0
S. caatingicola R.F.Almeida & Amorim	0	0	1	1	5	1	1	1	1	1	1	0
S. cavernulosum C.E.Anderson	0	0	1	1	3	1	1	1	1	1	1	0
S. ciliatum (Lam.) A.Juss.	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1
S. convolvulifolium A.Juss.	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
S. hatschbachii C.E.Anderson	1	0	1	1	3	1	1	1	1	1	1	0
S. macropodum A.Juss.	1	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
S. occidentale R.F.Almeida	2	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0
S. palmatum (Cav.) A.Juss.	0	0	1	1	4	1	1	1	1	1	1	0
S. paralias A.Juss.	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
S. puberum (Rich.) A.Juss.	0	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0
S. puberulum (Griseb.)	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0
S. salzmannii A.Juss.	0	0	1	1	2	1	1	1	1	1	1	0
S. sinuatum (DC.) A.Juss.	0	0	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0
S. urenifolium A.Juss.	0	0	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1

Discussão

Glândulas calicinais e foliares são estruturas conhecidas e comuns nos órgãos vegetativos e reprodutivos de Malpighiaceae, os quais podem também variar quanto à localização, sendo observadas em folhas, estípulas, brácteas e cálice (Metcalf & Chalk 1979, Anderson 1990).

A análise das glândulas calicinais de *Stigmaphyllon* A. Juss. não mostrou variação morfológica e anatômica significativa, sendo o mesmo padrão também observado em outros gêneros de Malpighiaceae como *Banisteriopsis* (Araújo & Meira 2016), *Byrsonima* (Possobom & Machado 2017), *Diplopterys* (Possobom *et al.* 2015), *Dinemandra* (Coccuci *et al.* 1996), *Galphimia* (Castro *et al.* 2001), *Hiptage* (Subramanian *et al.* 1990), *Mcvaughia* (Almeida *et al.* 2019) e *Peixotoa* (Possobom & Machado 2017), esses resultados refletem o alto grau de conservação floral dentro da família, visto que seus polinizadores são muito bem adaptados à morfologia floral de Malpighiaceae (Anderson 1979, Vogel 1990, Sousa *et al.* 2021).

A diversidade morfológica nas glândulas foliares já era relatada para a família (Araújo & Meira 2016, Guimarães



Figura 1. Glândulas calicinais, foliares e tricomas ciliados em *Stigmaphyllon* A. Juss.: a. *S. urenifolium* A.Juss. b. *S. cavernulosum* C.E.Anderson. c. *S. hatschbachii* C.E.Anderson. d. *S. bannisterioides* (L.) C.E.Anderson. e. *S. paralias* A.Juss. f. *S. macropodum* A.Juss. g. *S. blanchetii* C.E.Anderson. h. *S. hatschbachii* C.E.Anderson. i. *S. palmatum* (Cav.) A.Juss. j. *S. ciliatum* (Lam.) A.Juss. Setas: Glândulas, Elipses vermelhas: Pares de glândulas por sépala, Co: Concavidade, Arcos: Delimitação dos pedúnculos, Tc: Tricomas ciliados.

Figure 1. Calicinal glands, leaf glands and ciliated trichomes in *Stigmaphyllon* A. Juss.: a. *S. urenifolium* A.Juss. b. *S. cavernulosum* C.E.Anderson. c. *S. hatschbachii* C.E.Anderson. d. *S. bannisterioides* (L.) C.E.Anderson. e. *S. paralias* A.Juss. f. *S. macropodum* A.Juss. g. *S. blanchetii* C.E.Anderson. h. *S. hatschbachii* C.E.Anderson. i. *S. palmatum* (Cav.) A.Juss. j. *S. ciliatum* (Lam.) A.Juss. Arrows: Glands, Red ellipses: Pairs of glands per sepal, Co: Concavity, Arches: Delimitation of the peduncles, Tc: Ciliate trichomes.



Figura 2. Cortes anatômicos das glândulas calicinais e foliares de *Stigmaphyllon* A. Juss.: a. Glândula calicinal *S. acuminatum* A.Juss. b. Glândula calicinal *S. acuminatum* A.Juss. c. Glândula foliar *S. puberulum* (Griseb.). d. Glândula foliar *S. urenifolium* A.Juss. e. Glândula foliar *S. occidentale* R.F.Almeida. f. Glândula foliar *S. angustilobum* A.Juss. C: Cutícula, Ep: Epiderme em paliçada, Pse1: Parênquima subepidérmico com células arredondadas, Fv: Feixe vascular, Eu: Epiderme uniestratificada, Setas: Drusas, *: Compostos no parênquima subepidérmico.

Figure 2. Anatomical sections of the calycinal and leaf glands of *Stigmaphyllon* A. Juss.: a. Calicinal gland *S. acuminatum* A.Juss. b. calicinal gland *S. acuminatum* A.Juss. c. Leaf gland *S. puberulum* (Griseb.). d. Leaf gland *S. urenifolium* A.Juss. e. Leaf gland *S. occidentale* R.F.Almeida. f. Leaf gland *S. angustilobum* A.Juss. C: Cuticle, Ep: Palisade epidermis, Pse1: Subepidermal parenchyma with long cells, Pse: Subepidermal parenchyma with rounded cells, Fv: Vascular bundle, Me: Unistratified epidermis, Arrows: Druse, *: Compounds in the subepidermal parenchyma.

et al. 2016), caracteres como forma, localização, superfície e ausência/presença de pedúnculo apresentaram grande valor taxonômico, e aliados a outros dados anatômicos e micromorfológicos serão capazes de delimitar táxons a nível específico dentro de *Stigmaphyllon*. Assim como a morfologia das glândulas calicinais acreditamos que essa diversidade morfológica nas glândulas foliares deve possuir papel ecológico, estando relacionadas à uma interação entre a planta e seus visitantes (Araújo & Meira 2016).

A presença de cutícula nas glândulas calicinais e foliares já foi observada em outros gêneros de Malpighiaceae, como Banisteriopsis Araújo & Meira (2016), e a presença de um espaço subcuticular possui relação com o acúmulo de substâncias secretadas por estas glândulas, promovendo assim a expansão da cutícula, tais substâncias podem ser ricas em lipídios, açúcares, proteínas, compostos fenólicos e estão relacionadas à recompensa dada aos seus polinizadores/ visitantes que atuam na polinização e defesa contra herbivoria, principalmente por abelhas da tribo Cetridini que possuem patas especializadas para a obtenção dessas substâncias e se nutrem delas, por possuírem baixa síntese de aminoácidos assim constituindo uma importante fonte de energia e nitrogênio (Baker 1977, Anderson 1979, Paiva & Machado 2006, Nicolson & Thornburg 2007, Torezan-Silingardi 2007, Rosa 2009, Araújo & Meira 2016).

Acredita-se que a presença de reentrâncias nas glândulas calicinais esteja relacionada com o aumento da área de secreção, ofertando maior quantidade de recompensa aos seus polinizadores/visitantes (Araújo & Meira 2016). A existência de compostos na região subcuticular e no parênquima subepidérmico, o formato diferenciado desse parênquima, e a presença de epiderme secretora em paliçada vista nas espécies de *Stigmaphyllon* analisadas no presente trabalho, está em consonância com os dados citados na literatura para outros gêneros de Malpighiaceae (Araújo & Meira 2016, Guimarães *et al.* 2016). O protoplasto mais denso e núcleo evidenciado nas células do parênquima subepidérmico remetem a alta atividade celular e metabolismo desempenhado por esse tecido (Fahn 1979, 1988, Durkee 1983).

A presença de vascularização nos nectários indica que eles possuem um alto nível de especialização e permanecem ativos por um curto período (Elias *et al.* 1975), fato semelhante encontrado por Possobom *et al.* (2015) e Paiva & Machado (2006), e observado nas glândulas das espécies de *Stigmaphyllon* analisadas neste estudo, esses juntamente com outros dados na literatura sugerem que glândulas foliares são mais ativas durante a fase de expansão foliar, quando a folha ainda é jovem e mais suscetível a herbivoria (Calixto *et al.* 2015, Dáttilo *et al.* 2015, Calixto *et al.* 2020).

A descrição dos tricomas ciliados encontrados nas margens do limbo foliar de *S. auriculatum, S. ciliatum* e *S. urenifolium* confirmam as análises em microscopia eletrônica de varredura realizadas por Almeida & Mamede (2016). Estes autores evidenciaram que as glândulas filiformes ou ciliadas relatadas na literatura taxonômica clássica apresentam estrutura de tricomas e não de glândulas. Dessa forma, nossos resultados corroboram pela primeira vez estes dados do ponto de vista anatômico.

Através das análises o presente trabalho pôde demostrar semelhanças estruturais nas glândulas calicinais e foliares, reafirmando dados encontrados na literatura para outros gêneros da família Malpighiaceae como *Acridocarpus, Diplopterys, Banisteriopsis* e *Galphimia* (Castro *et al.* 2001, Souto 2015, Araújo & Meira 2016, Possobom *et al.* 2015, Guesdon *et al.* 2019). As semelhanças morfológicas entre as glândulas calicinais e foliares reforçam a hipótese de Vogel (1990) sobre a origem das glândulas calicinais a partir das foliares em *Stigmaphyllon*, fato semelhante foi observado por Araújo e Meira (2016) para o gênero *Banisteriopsis*.

Conclusões

É importante ressaltar que as glândulas calicinais de *Stigmaphyllon* A. Juss. quando comparadas entre si exibem em geral um padrão muito semelhante, evidenciando a alta conservação floral em Malpighiaceae.

As glândulas foliares encontradas no pecíolo apresentavam superfície distinta, e as encontradas na margem da lâmina foliar diferiam com relação à presença / ausência de pedúnculo, superfície e posição, acreditamos que a variedade morfológica dessas estruturas possui funções ecológicas e está relacionado a interação entre a planta e seus visitantes. Demonstramos ainda que essa variedade morfológica é útil e importante de uma perspectiva taxonômica em *Stigmaphyllon*, sobretudo na identificação de material fragmentar e não reprodutivo, por ser de difícil identificação para essa família. Por fim corroboramos através dos nossos dados a hipótese de homologia entre as glândulas calicinais e foliares.

Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo financiamento parcial (Código Financeiro 001); aos Curadores e funcionários dos Herbários HUEFS, CEPEC, INPA, US e SP, por sua assistência; e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) Universal (processo nº 422747 / 2016-5), pelo financiamento.

Contribuição dos Autores

Rafael Ribeiro de Matos: Retirada de material em herbario; processamento do material; análise e interpretação dos dados; preparação do manuscrito.

Josiane Silva Araújo: Análise e interpretação dos dados; preparação do manuscrito; revisão do manuscrito.

Conflitos de Interesse

Não há conflito de interesses.

Literatura Citada

- Almeida, R.F., Mamede, M.C.H. 2016. Sinopse de Malpighiaceae no Estado do Espírito Santo, Brasil: *Stigmaphyllon* A.Juss. Hoehnea 43(4): 601-633.
- Almeida, R.F., Guesdon, I.R., Pace, M.R., Meira, R.M.S. 2019. Taxonomic revision of *Mcvaughia* W.R.Anderson (Malpighiaceae): notes on vegetative and reproductive anatomy and the description of a new species. PhytoKeys 117: 45-72.
- Anderson, C.E. 1997. Monograph of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). Systematic Botany Monographs 51: 1-313.
- Anderson, C.E. 2011. Revision of *Ryssopterys* and transfer to *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). Blumea 56: 73-104.
- Anderson, W.R. 1979. Floral Conservatism in Neotropical Malpighiaceae. Biotropica 11(3): 219-223.
- Anderson, W.R. 1990. The Origin of the Malpighiaceae-The Evidence from Morphology. Memoirs of the New York Botanical Garden 64: 21-224.
- Araújo, J.S., Meira, R.M.S.A. 2016. Comparative anatomy of calyx and foliar glands of *Banisteriopsis* C. B. Rob. (Malpighiaceae). Acta Botanica Brasilica 30(1): 112-123.
- Baker, H.G. 1977. Non-sugar chemical constituents of nectar. Apidologie 8: 349-356.
- **Bozzola, J.J., Russel, L.D.** 1992. Interpretation of microphotographs. In: Electron microscopy; principles and techniques for biologists. Jones and Bartlett Publishers, Boston, pp. 377-404.
- Cai, L., Xi, Z., Peterson, K., Rushworth, C., Beaulieu, J., Davis, C.C. 2016. Phylogeny of Elatinaceae and the tropical Gondwanan origin of the Centroplacaceae (Malpighiaceae, Elatinaceae) clade. PLOS ONE 11: 1-21.
- Calixto, E.S., Lange, D., Bronstein, J., Torezan-Silingardi, H.M., Del-Claro, K. 2020. Optimal Defense Theory in an ant-plant mutualism: extrafloral nectar as an induced defense is maximized in the most valuable plant structures. Journal of Ecology 109: 167-178.
- Calixto, E.S.E.S., Lange, D., Del-Claro, K. 2015. Foliar anti-herbivore defenses in *Qualea multiflora* Mart. (Vochysiaceae): Changing strategy according to leaf development. Flora 212, 19-23.
- Castro, M.A., Vega, A.S., Múlgura, ME. 2001. Structure and ultrastructure of leaf and calyx glands in *Galphimia brasiliensis* (Malpighiaceae). American Journal of Botany 88: 1935-1944.
- **Cocucci, A.A., Holgado, A.M., Anton, A.M.** 1996. Estudio morfologico y anatomico de los eleoforos pedicelados de *Dinemandra ericoides*, Malpighiacea endemica del desierto de Atacama, Chile. Darwiniana 34:183-192.
- **Davis, C.C., Anderson, W.R.** 2010. A complete generic phylogeny of Malpighiaceae inferred from nucleotide sequence data and morphology. American Journal of Botany 97(12): 2031-2048.

- Davis, C.C., Schaefer, H., Xi, Z., Baum, D.A., Donoghue, M.J., Harmon, L.J. 2014. Long-term morphological stasis maintained by a plant-pollinator mutualism. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 111: 5914-5919.
- Dáttilo, W., Aguirre, A., Flores-Flores, R.V., Fagundes, R., Lange, D., García-Chávez, J., Del-Claro, K., Rico-Gray, V. 2015. Secretory activity of extrafloral nectaries shaping multitrophic antplant-herbivore interactions in an arid environment. Journal of Arid Environments 114: 104-109.
- **Durkee, L.T.** 1983. The ultrastructure of floral and extrafloral nectaries. In: Bentley, B. & Elias, T. (eds). The biology of nectaries. Columbia University Press, New York, pp. 1-29.
- Elias, T.S., Rozich, W.R., Newcombe, L. 1975. The foliar and floral nectaries of *Turnera ulmifolia* L. American Journal of Botany 62(6): 570-576.
- Fahn, A. 1979. Secretory tissues in plants. Academic Press. New York.
- Fahn, A. 1988. Secretory tissues in vascular plants. New Phytologist 108: 229-257.
- Guesdon, I.R., Amorim, A.M.A., Meira, R.M.S.A. 2019. Functional role and evolutionary contributions of floral gland morphoanatomy in the Paleotropical genus *Acridocarpus* (Malpighiaceae). PLOS ONE 14(9): 1-25.
- Guimarães, A.L.A., Costa, R.P.C., Cabral, L.M., Vieira, A.C.M. 2016. Comparative anatomy and chemical analysis of the vegetative organs of three species of *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae). Flora 224: 30-41.
- Kraus, J.E., Arduim, M. 1997. Manual básico de métodos em morfologia vegetal. v1. Edur. Rio de Janeiro.
- Metcalf, C.R., Chalk, L. 1979. Anatomy of the dicotyledons. Vol 1. 2° ed. Systematic anatomy of the leaf and stem. Oxford Clarendon press.
- Nicolson, S.W., Thornburg, R.W. 2007. Nectar chemistry. In: Nectaries and Nectar. Springer, Dordrecht, pp. 215-264.
- Paiva, E.A.S., Machado, S.R. 2006. Ontogenese, anatomia e ultra-estrutura dos nectários extraflorais de *Hymenaea stigonocarpa* Mart. *ex* Hayne (Fabaceae, Caesalpinioideae). Acta Botanica Brasilica 20(2): 471-482.
- **Possobom, C.C.F., Guimarães, E., Machado, S.R.** 2015. Structure and secretion mechanisms of floral glands in *Diplopterys pubipetala* (Malpighiaceae), a neotropical species. Flora 211: 26-39.
- **Possobom, C.C.F., Machado, S.R.** 2017. Elaiophores in three Neotropical Malpighiaceae species: a comparative study. Plant Systematics and Evolution 304: 15-32.
- Rosa, J.F. 2009. Dinâmica Espacial na Diversidade de Abelhas Centridini: Oferta de Óleos Florais como Medida da Qualidade do Habitat. Dissertação de Mestrado, Universidade Federal da Bahia, Salvador.
- Salgado-Labouriau, M.L. 1961. Palinologia: fundamentos, técnicas e algumas perspectivas. Revista Brasileira de Geografia 23(4): 695-717.

- Smith, F.H., Smith, E.C. 1942. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. American Journal of Botany 29: 464-471.
- Sousa, L.C.F., Araújo, N.M., Sousa, L.F., Lira, A.G.S., Abreu, V.H.R. 2021. Morfologia polínica e visitantes florais de duas espécies simpátricas de Malpighiaceae Juss. no Parque da Cidade em Santarém, Pará. Paubrasil 4: 1-13.
- Souto, L.S. 2015. Morfoanatomia de Órgãos Reprodutivos de Cinco Espécies de Malpighiaceae. Tese de Doutorado, Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Botucatu, Botucatu.
- Subramanian, R.B., Arumugasamy, K., Inamdar, J.S. 1990. Studies in secretory glands of *Hiptage sericea* (Malpighiaceae). Nordic Journal of Botany 10: 57-62.

- **Torezan-Silingardi, H.M.** 2007. A influência dos herbívoros florais, dos polinizadores e das características fenológicas sobre a frutificação de espécies da família Malpighiaceae em um cerrado de Minas Gerais. Tese de Doutorado, Universidade de São Paulo, São José do Rio Preto.
- Vogel, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. Tropische und subtropische Pflanzenwelt. F. Steiner, Wiesbaden.
- **Vogel, S.** 1990. History of Malpighiaceae in the light of pollination ecology. Memoirs of the New York Botanical Garden. 55: 130-142.

Recebido: 23.05.2021 Aceito: 15.09.2021 Editor Associado: Juliana Leite El Ottra

