



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

**Análise da Anatomia Foliar do Clado *Attalea sensu stricto*
(Arecaceae)**

Isadora Almeida Melo Santos

Salvador, BA

2018



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA

INSTITUTO DE BIOLOGIA

CURSO DE GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

**Análise da Anatomia Foliar do Clado *Attalea sensu stricto*
(Arecaceae)**

Isadora Almeida Melo Santos

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia como exigência para a obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

ORIENTADORA: Profa. Dra. KELLY REGINA BATISTA LEITE

Salvador, BA

2018

Banca Examinadora

Data da Defesa: 26 de fevereiro de 2018

Profa. Dra. Kelly Regina Batista Leite

Universidade Federal da Bahia

Orientadora e Presidente da Banca

Me. Jamile Fernandes Lima

Universidade Estadual de Feira de Santana

Me. Marcelo dos Santos Silva

Universidade Federal da Bahia

RESUMO

O clado *Attalea sensu stricto*, composto por oito espécies, pertence ao gênero *Attalea*, que se destaca por ter recente divergência evolutiva e delimitação interespecífica imprecisa, devido à hibridização e os casos de sinonímia, aliados as dificuldades de coletas em campo e as controvérsias na identificação. Esse trabalho teve como objetivos: analisar anatomicamente a lâmina dos segmentos foliares das espécies do clado *Attalea sensu stricto*, compreender se mesmo com a recente divergência filogenética e apresentação de diferenças morfológicas há diferença quanto à organização dos tecidos vegetais, além de fornecer dados para auxiliar na delimitação taxonômica das espécies e do gênero de forma geral. Para tal, foram estudadas as espécies: *A. brasiliensis*, *A. burretiana*, *A. funifera*, *A. geraensis*, *A. humilis*, *A. oleifera*, *A. pindobassu* e *A. seabrensis*, que pertencem ao clado *Attalea sensu stricto*. As amostras foram obtidas de coleções do Herbário RADAMBRASIL, do Herbário Rioclarense, do Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana e do Herbário da Universidade de Brasília, com exceção dos dados referentes à *A. oleifera*, que foram retirados de bibliografia específica. A caracterização anatômica foliar foi feita a partir da análise de segmentos foliares observados em vista transversal da região mediana sob microscopia óptica e, em vista frontal com o auxílio do microscópio eletrônico de varredura. Morfologicamente foi observada variação intraespecífica quanto ao formato do segmento foliar (nervura central e bordo). Quanto à anatomia do segmento foliar, caracteres como cutícula espessa, tamanho das células da epiderme, hipoderme e do parênquima clorofiliano, quantidade de estômatos e de feixes vasculares, foram características vistas como influenciadas por fatores ambientais. Por enquanto, apenas presença do feixe vascular terciário envolvido por bainha espessa, foi capaz de agrupar as espécies, porém este caráter não foi destacado na literatura e os grupos formados não corresponderam à filogenia do clado. Os caracteres morfológicos e alguns dos dados anatômicos qualitativos, apesar de terem sido descartados como diagnósticos, merecem atenção quanto à variação entre os espécimes. Destaca-se aqui a importância da primeira descrição anatômica de algumas das espécies do clado *Attalea sensu stricto* e a ampliação de novas perspectivas para o estudo com a anatomia foliar do gênero *Attalea*.

Palavras-chave: botânica estrutural, palmeira, Palmae

ABSTRACT

Attalea sensu stricto clade, composed of eight species, belongs to the genus *Attalea*, which stands out for having recent evolutionary divergence and inaccurate interspecific delimitation, due to hybridization and cases of synonymy, allied to the difficulties of field studies and controversies in the identification. This work had as its objectives to analyze anatomically the leaf blade of the species belonging to *Attalea sensu stricto* clade, to understand if even with the recent phylogenetic divergence and presence of morphological differences there is difference in the organization of the vegetal tissues, and also to provide data to assist in taxonomic interspecific delimitation and the genus in general. For this, the species that belongs to *Attalea sensu stricto* clade: *A. brasiliensis*, *A. burretiana*, *A. funifera*, *A. geraensis*, *A. humilis*, *A. oleifera*, *A. pindobassu* and *A. seabrensis* were studied. The material was obtained from collections preserved at HRB, HRCB, HUEFS and UB, with the exception of *A. oleifera*, which data were taken from specific bibliography. The anatomical leaf description was made from the analysis of leaflets in transversal view of the middle section under light microscopy and, in frontal view under scanning electron microscope. Morphologically, intraspecific variation was observed in the leaflet shape (midrib and leaf margin). As for the leaf anatomy, characters such as thick cuticle, cell size of epidermis, hypodermis and chlorophyll parenchyma, number of stomata and vascular bundles were considered as influenced by environmental factors. For while, only the presence of the minor vascular bundle surrounded by thick sheath was able to group the species, however this character wasn't highlighted in the literature and the groups formed didn't correspond to the phylogenetic relationships in the clade. The morphological characters and some of the qualitative anatomical data, although discarded as diagnosis, deserve some attention regarding the variation between the specimens. The importance of the first anatomical description of some of the species of the *Attalea sensu stricto* clade and the increase of new perspectives for the study with the leaf anatomy of the genus *Attalea* are highlighted here.

Keywords: structural botany, palm, Palmae

AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal da Bahia (UFBA), ao Departamento Geral de Biologia do Instituto de Biologia e ao Laboratório de Anatomia Vegetal e Identificação de Madeiras (LAVIM), pela infraestrutura disponibilizada para o desenvolvimento das atividades deste trabalho e oportunidades da conexão da universidade com a sociedade;

Ao Conselho Nacional de Pesquisa e Desenvolvimento Tecnológico (CNPq), pelas bolsas de Iniciação Científica e pelo auxílio financeiro que possibilitaram a realização deste trabalho, concedidos através do projeto “Palmeiras nordestinas” (Termo de Concessão 405811/2013-6);

À Profa. Dra. Kelly Regina Batista Leite, por ter me orientado, incentivado e ensinado sobre esse mundo, que é a anatomia vegetal. Seus conselhos, preocupação, paciência e carinho foram muito importantes para a conclusão dessa monografia e de todo o trabalho com *Attalea*. Seu cuidado com seus alunos e orientandos, mostram a admirável educadora que é;

À Prof. Dr. Lazaro B. da Silva, pela ajuda e aprendizado no dia-a-dia do laboratório, e o cuidado com a família LAVIM. E que no meu 3º semestre de curso nas aulas de morfologia e anatomia vegetal, iniciou minha certeza de que a botânica é minha área de interesse;

À Subunidade de Microscopia Eletrônica do Instituto Gonçalo Muniz (Fiocruz - BA) e o Instituto de Física Nuclear da UFBA, em especial a equipe técnica pelo auxílio com a microscopia eletrônica de varredura;

A minha família, minha vó Menininha e meus pais, pelo amor, apoio, incentivo, conselhos e momentos de alegria, que me ajudaram a passar pela vida acadêmica de uma maneira mais leve. Aos recém graduandos da família, aos amigos (de biologia e da vida) e a Wendell, pelas discussões sobre a universidade e todos os momentos vividos, sem vocês não sei como seria;

A todos os colegas (Ana Soraia, Bárbara, Danilo, Geovania, Ilona, Jocyel, Sara e Solange), pós-graduandos (Ana Angélica, Cássia, Jamile, Marcelo e Thaíla), visitantes do Lamarcos e frequentadores do LAVIM, principalmente aos usuários do micrótomo, que me fizeram ter paciência quando os resultados não eram o esperado e esperança, que no final ia dar tudo certo. A companhia, o apoio, as dicas e a amizade de vocês fizeram o trabalho se tornar mais alegre.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Árvore de Máxima Credibilidade de Clado, mostrando o MCMC cronograma para *Attalea* (especificamente pro clado *Attalea sensu stricto*).....4
- Figura 2.** Mapa indicando a localização das amostras por espécie de *Attalea*, pertencentes ao clado *Attalea sensu stricto*, coletadas para análise anatômica.....6
- Figura 3.** Representações gráficas do formato em vista transversal dos segmentos foliares na região da nervura central e do bordo de espécies do clado *Attalea sensu stricto*.....10
- Figura 4.** Eletromicrografias da epiderme em vista frontal das espécies do clado *Attalea sensu stricto*.....13
- Figura 5.** Fotomicrografias em vista transversal dos segmentos foliares na região da nervura central, das espécies do clado *Attalea sensu stricto*, demonstrando o formato da nervura e a diferença entre os ângulos.....14
- Figura 6.** Fotomicrografias em vista transversal dos segmentos foliares na região da nervura central, das espécies do clado *Attalea sensu stricto*, demonstrando o formato da nervura e a diferença entre os ângulos.....15
- Figura 7.** Fotomicrografias de cortes transversais da região do bordo foliar das espécies do clado *Attalea sensu stricto*, demonstrando a diferença entre os ângulos.....16
- Figura 8.** Fotomicrografias de cortes transversais da região do bordo foliar das espécies do clado *Attalea sensu stricto*, demonstrando a diferença entre os ângulos.....17
- Figura 9.** Fotomicrografias de cortes transversais da região do mesófilo das espécies do clado *Attalea sensu stricto*.....18
- Figura 10.** Fotomicrografias com detalhe da região da nervura central das espécies do clado *Attalea sensu stricto*.....21

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Lista das espécies do clado *Attalea sensu stricto*, com o resumo de suas características.....5

Tabela 2. Lista do material utilizado para análise anatômica das folhas das espécies de *Attalea*, pertencentes ao clado *Attalea sensu stricto*.....7

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO.....	1
2. MATERIAL E MÉTODOS	6
2.1. Coleta do material	6
2.2. Processamento anatômico para microscopia óptica.....	8
2.3. Processamento anatômico para microscopia eletrônica de varredura.....	9
3. RESULTADOS	9
3.1. Morfologia do segmento foliar	9
3.2. Lâmina foliar em vista frontal e transversal	11
4. DISCUSSÃO.....	22
5. CONCLUSÃO.....	26
6. REFERÊNCIAS	27

1. INTRODUÇÃO

Arecaceae Schultz Sch. atualmente possui 181 gêneros aceitos e cerca de 2.600 espécies (Baker e Dransfield, 2016). As estruturas vegetativas (caules, espata e folhas) e reprodutivas (cocos) dessas palmeiras são muito aproveitadas pela população (desde a alimentação até na ornamentação), e a sua comercialização contribui para a continuidade da agricultura de subsistência (Lorenzi et al., 2010).

As palmeiras apesar de serem distintas das demais monocotiledôneas por conta da aparência uniforme de suas folhas (formando uma coroa) e do hábito aparentemente arbóreo, têm uma morfologia muito variada (Noblick, 1993). O caule pode ser ramificado (raramente) ou solitário e de tamanho variado, as folhas são alternas e em espiral, apresentando mais de um tipo de segmento foliar e de prefoliação (induplicada ou reduplicada), apresenta raízes adventícias, um número variado de perfios (ou bractéolas) e de bractéas pedunculares; a planta é dióica ou monóica, tem tipos variados de inflorescência, as flores pistiladas e estaminadas podem ser distintas ou não, os frutos são indeiscentes, com uma a dez sementes por fruto. As sinapomorfias para a família Arecaceae são a presença de corpos de sílica em forma de chapéu, fruto indeiscente e endosperma com hemicelulose (Dransfield et al., 2008).

Na atual classificação, Arecaceae apresenta cinco subfamílias Arecoideae Burnett, Calamoideae Beilschm., Ceroxyloideae Drude, Coryphoideae Burnett e Nypoideae Griff., que são subdivididas em 28 tribos e 27 subtribos (Baker e Dransfield, 2016). A primeira classificação filogenética para a família foi estabelecida na segunda edição do livro *Genera Palmarum* (Dransfield et al., 2008), no qual os autores fizeram uma revisão da primeira edição (baseado apenas na taxonomia) e ampliaram com estudos de filogenia, biogeografia, registros fósseis e de pólen.

No Brasil há ocorrência de 37 gêneros e 296 espécies, considerando a atual classificação (Baker e Dransfield, 2016), que estão presentes em todas as regiões brasileiras. A região Nordeste do país possui o segundo maior registro de ocorrências de espécies de Arecaceae (17 gêneros e 96 espécies), na qual a Bahia detém o maior número desses registros apresentando 73 espécies (Flora do Brasil, 2018), dentre elas *Attalea* spp. (babaçu), *Cocos nucifera* L. (coqueiro), *Copernicia prunifera* (Mill.) H.E. Moore (carnaúba), *Elaeis guineensis* L. (dendê), *Mauritia flexuosa* L. f. (buriti) e *Syagrus coronata* (Mart.) Becc. (licuri), que possuem importância econômica e cultural especialmente nesta região.

Attalea Kunth é um dos dez gêneros da subtribo Attaleinae, também formada por *Allagoptera* Nees in M.A.P.zu Wied-Neuwied, *Butia* (Becc.) Becc., *Cocos* L. e *Syagrus* Mart.

(considerado grupo-irmão de *Attalea*) (Freitas et al., 2016). O foco desse estudo é o gênero *Attalea*, que é monofilético (Meerow et al., 2014; Freitas et al., 2016) e se destaca por ter grande amplitude de habitat, cujas espécies estão presentes no Cerrado e nas encostas mais baixas dos Andes, e por se apresentar no ambiente em conglomerados ou ocorrendo de forma solitária (Pintaud, 2008).

O gênero se caracteriza morfológicamente por ter caule solitário, colunar, de acaulescente a 30m de altura, com folhas pinadas, inflorescências estaminadas e andróginas às vezes na mesma planta, e fruto (o coco) ovóide com endocarpo muito duro e rico em óleo (Lorenzi et al., 2010). Mais recentemente, além destas características, especialistas consideraram que folhas fortemente ascendentes, com cutícula tão espessa ou mais espessa que a epiderme, inflorescência geralmente unissexual, normalmente duas ou mais sementes, estigma com formato recurvado e presença de um “callus” marginal avermelhado na borda da margem do segmento foliar foram consideradas sinapomorfias do gênero (Noblick et al., 2013).

Apesar de ser bem caracterizado morfológicamente, o número de espécies ainda é incerto, variando de 20 a 66 espécies (65 segundo Govaerts et al., 2018). Em estudo taxonômico de Attaleinae, Glassman (1999) propôs 66 espécies pertencentes aos gêneros *Attalea*, *Maximiliana* Mart., *Orbygnia* Mart. ex Endl., e *Scheelea* H. Karst., que formam atualmente *Attalea sensu lato* (Dransfield et al., 2008). Na revisão de Pintaud (2008), o autor identificou 20 espécies que são aceitas em consenso na literatura e a formação de 13 complexos de espécies. Essa dificuldade na delimitação intraespecífica é causada pela dificuldade de identificação e de coleta em campo, da controvérsia nas identificações (casos de sinônimos heterotípicos), do pouco material representativo nos herbários e da alta taxa de hibridização (Pintaud, 2008; Martins, 2012).

A fim de minimizar as dificuldades de identificação, a anatomia foliar tem sido bastante utilizada com fins taxonômicos em Arecaceae, em estudos feitos com representantes das subfamílias de Arecoideae Burnett (Glassman, 1972; Skov e Balslev, 1989; Henderson, 1990; Pintaud e Baker, 2008; Silva e Potiguara, 2008; Millán e Kahn, 2010; Noblick, 2013; Noblick et al., 2013; Sant’anna-Santos et al., 2015; Pinedo et al., 2016; Noblick, 2017), Calamoideae Beilschm. (Passos e Mendonça, 2006), Ceroxyloideae Drude (Barfod, 1988) e Coryphoideae Burnett (Zona, 1990; Bayton, 2007; Noraini et al., 2012). O principal referencial é o estudo de Tomlinson (1961) com a anatomia de Arecaceae, o qual analisou a lâmina foliar, pecíolo, caule, raiz, inclusões celulares e elementos vasculares de cerca de 200 espécies (133 gêneros) e foi usado, por exemplo, para caracterizar a lâmina foliar nas revisões dos gêneros *Borassus* L. (Bayton, 2007) e *Hyospathe* Mart. (Skov e Balslev, 1989).

Estudos com anatomia foliar podem ser usados para compreender as relações e distinguir os gêneros, como feito com as palmeiras da tribo Phytelephee Horan. (Barfod, 1988), da subtribo

Attalaleinae Drude in Mart. (Noblick et al., 2013), da subtribo Iriateinae Benth. & Hook.f. (Henderson, 1990), entre os gêneros *Astrocaryum* G. Mey. e *Hexopetion* Burret (Millán e Kahn, 2010), e para entender a evolução da lâmina foliar na família (Horn et al., 2009). Podem ainda ser utilizados em níveis mais específicos, para análises de relações interespecíficas, como em estudos com as espécies de *Allagoptera* Nees in M.A.P.zu Wied-Neuwied (Pinedo et al., 2016), *Butia* (Becc.) Becc. (Sant'anna-Santos et al., 2015), *Cyphokentia* Brongn. e *Cyphophoenix* H. Wendl. ex Hook.f. (Pintaud e Baker, 2008), *Johannesteijsmannia* H. E. Moore (Noraini et al., 2012), *Oenocarpus* Mart. (Silva e Potiguara, 2008), *Sabal* Adans. (Zona, 1990) e *Syagrus* Mart. (Glassman, 1972; Noblick, 2013; Noblick, 2017), tornando-se evidente a importância da análise estrutural da lâmina foliar para a família.

Em estudos filogenéticos, o gênero *Attalea* é subdividido em três a quatro clados (Meerow et al., 2009; Freitas et al., 2016), cujas espécies estão divididas de acordo com a anterior classificação taxonômica proposta por Glassman (1999), em *Attalea*, *Orbygnia*, e *Scheelea*. O clado *Attalea sensu stricto* (ou *Attalea-like* segundo Freitas et al., 2016) é composto por oito espécies: *A. brasiliensis* Glassman, *A. burretiana* Bondar, *A. funifera* Mart., *A. geraensis* Barb. Rodr., *A. humilis* Mart., *A. oleifera* Barb. Rodr., *A. pindobassu* Bondar e *A. seabrensis* Glassman, que teriam tido como área de distribuição o Brasil Central e Oriental (Meerow et al., 2009). Porém em estudo mais recente com biogeografia histórica, foi criada a hipótese que este grupo teria se originado mais especificamente na região da Mata Atlântica Costeira, distribuiu-se pela região do Brasil Central através da dispersão e posteriormente passou pelo processo de vicariância entre as duas regiões (Meerow et al., 2014).

As espécies do clado apesar de apresentarem caracteres morfológicos diferentes quanto às estruturas reprodutivas (inflorescências e frutos) e hábito variado (acaulescente e caules com até 30 metros) (Lorenzi et al., 2010), algumas delas não são aceitas em consenso pelos especialistas (Tab. 1). Por exemplo, *A. brasiliensis*, forma um complexo de espécies junto com *A. apoda* Burret. E as espécies *A. burretiana* e *A. seabrensis* pertencem ao complexo *A. oleifera*, composto também por *A. compta* Mart., *A. pindobassu* e *A. salvadorensis* (Pintaud, 2008). No caso de *A. burretiana*, esta já é considerada como sinônimo de *A. oleifera* por L. Noblick (especialista no grupo), resolução trazida através de comunicação pessoal (dados não publicados).

Os dados filogenéticos estão de acordo com a formação dos complexos de espécies, pois o clado *Attalea sensu stricto* não é monofilético (Meerow et al., 2009; Freitas et al., 2016). Nestas duas filogenias atuais há formação de dois grupos irmãos: *A. brasiliensis* com *A. pindobassu*, e *A. burretiana* com *A. oleifera*; as espécies mais distantes filogeneticamente das demais são *A. funifera*

e *A. seabrensis*; e *A. geraensis* e *A. humilis* apresentam posições incertas (Fig. 1) (Meerow et al., 2014; Freitas et al., 2016).

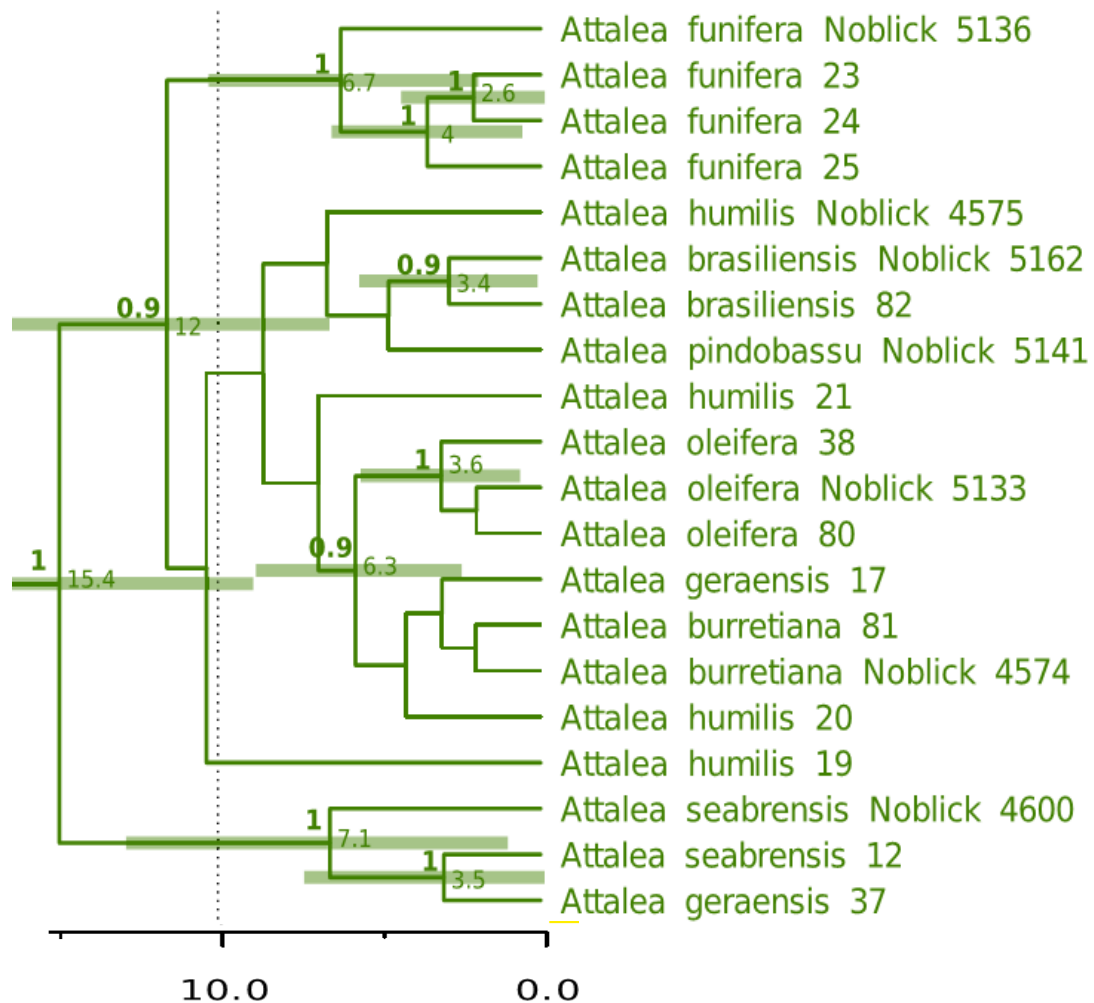


Figura 1. Árvore de Máxima Credibilidade de Clado, mostrando o cronograma MCMC para *Attalea* (especificamente pro clado *Attalea sensu stricto*). Os números acima dos ramos são as posteriores probabilidades, e os valores nos nós são os tempos estimados. As densidades acima de 95% são mostradas como barras em cada nó. (Fonte: Freitas et al., 2016).

A maior parte das espécies do clado *Attalea sensu stricto* é ocorrente no estado da Bahia (com exceção de *A. brasiliensis* e *A. oleifera*) (Tab. 1), cujo estado tem também a maior diversidade de espécies de *Attalea* no Brasil (Glassman, 1999), apresentando 14 das 36 espécies com ocorrência registrada no país (Lorenzi et al., 2010; Govaerts et al., 2018). Uma explicação para a maior ocorrência de espécies nesse estado é a presença dos domínios ecogeográficos da Caatinga, do Cerrado e da Mata Atlântica, que tiveram influência significativa no aumento da divergência entre os clados e nos processos de especiação (Meerow et al., 2014; Freitas et al., 2016).

Tabela 1. Lista das espécies do clado *Attalea sensu stricto*, com o resumo de suas características, de acordo com Pintaud (2008) e Lorenzi et al. (2010). A ocorrência está indicada de acordo com as siglas das respectivas Unidades Federativas (UF).

Espécies	Complexo de espécies	Hábito	Ocorrência	Status taxonômico
<i>A. brasiliensis</i>	<i>A. apoda</i>	Caule longo	DF, GO	Nome aceito
<i>A. burretiana</i>	<i>A. oleifera</i>	Caule longo	BA, ES	Sinônimo de <i>A. oleifera</i> Nome aceito*
<i>A. funifera</i>	-	Variado	AL, BA, SE	Nome aceito
<i>A. geraensis</i>	-	Acaulescente	BA, GO, MS, MT, MG, SP	Nome aceito
<i>A. humilis</i>	-	Acaulescente	BA, ES, MG, RJ, SP	Nome aceito
<i>A. oleifera</i>	<i>A. oleifera</i>	Caule longo	AL, PB, PE, ES, MG	Nome aceito
<i>A. pindobassu</i>	<i>A. oleifera</i>	Caule longo	BA	Nome aceito
<i>A. seabrensis</i>	<i>A. oleifera</i>	Caule longo	BA	Nome aceito Incluída em <i>A. pindobassu</i> **
			*Glassman (1999)	**Henderson (1995)

Devido às espécies estudadas possuírem delimitação taxonômica imprecisa, *status* de endemismo e sofrerem forte pressão para o extrativismo vegetal (Pintaud, 2008; Lorenzi et al., 2010) e também por não apresentarem descrições da anatomia foliar para cada espécie (Tomlinson, 1961; Glassman, 1999; Alvarado e Jáuregui, 2011; Da Mata, 2016), faz-se necessário a obtenção de mais informações sobre a organização dos tecidos vegetais e as estruturas anatômicas foliares que as compõem.

Assim, o presente trabalho tem como objetivos analisar anatomicamente a lâmina foliar das espécies de *Attalea* Kunth que pertencem ao clado *Attalea sensu stricto*, compreender se mesmo com a recente divergência filogenética e apresentação de diferenças morfológicas há diferença quanto a organização dos tecidos vegetais, além de também fornecer dados para auxiliar na delimitação taxonômica das espécies (ocorrentes sobretudo no Estado) e do gênero de forma geral.

2. MATERIAL E MÉTODOS

2.1. Coleta do material

Foram estudadas e coletadas amostras de sete das oito espécies do clado *Attalea sensu stricto*, com registro de ocorrência para a Bahia (BA), Distrito Federal (DF), Goiás (GO) e Minas Gerais (MG), segundo os dados de Lorenzi et al. (2010), Meerow et al. (2014) e Freitas et al. (2016) (Fig. 2). Amostras dos segmentos foliares de *Attalea brasiliensis* Glassman, *A. burretiana* Bondar, *A. funifera* Mart., *A. geraensis* Barb. Rodr., *A. humilis* Mart., *A. pindobassu* Bondar e *A. seabrensis* Glassman, foram obtidos das coleções do Herbário RadamBrasil – HRB, do Herbário Rioclarense – HRCB, do Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana – HUEFS e do Herbário da Universidade de Brasília - UB (siglas de acordo com Thiers, 2018) (Tab. 2).

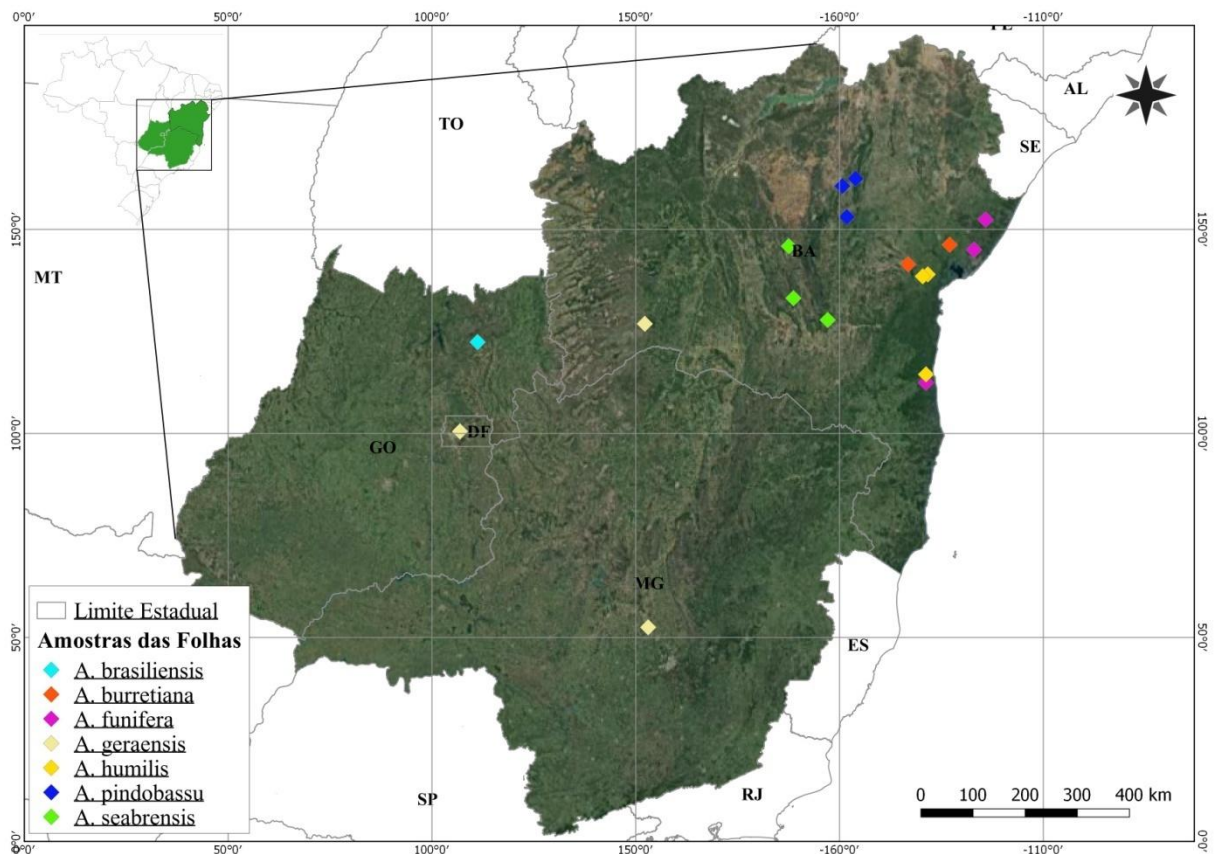


Figura 2. Mapa indicando a localização das amostras por espécie de *Attalea*, pertencentes ao clado *Attalea sensu stricto*, coletadas para análise anatômica. Fonte: QGIS 2.14.

Tabela 2. Lista do material utilizado para análise anatômica das folhas das espécies de *Attalea*, pertencentes ao clado *Attalea sensu stricto*.

Espécie	Voucher	Localidade	Número na coleção	Ambiente
<i>A. brasiliensis</i>	<i>Soares-Silva, et al. 1194</i>	Alto Paraíso - GO	UB 10683-6	Cerrado
	<i>Martins, R.C. et al. 203</i>	Brasília - DF	HRCB 39205	Cerrado
<i>A. burretiana</i>	<i>Araújo, A. P. 202</i>	Amélia Rodrigues - BA	HRB 578	Mata Atlântica
	<i>Noblick, L.R. 3733</i>	Amélia Rodrigues - BA	HUEFS 4507	Mata Atlântica
	<i>Noblick, L.R. 3810</i>	Dom Macedo Costa - BA	HUEFS 4584	Mata Atlântica
	<i>Noblick, L.R. 4537</i>	Santa Terezinha - BA	HUEFS 5648	Mata Atlântica
<i>A. funifera</i>	<i>Noblick, L.R. 2226</i>	Camaçari - BA	HUEFS 1685	Mata Atlântica
	<i>Noblick & Soeiro 4697</i>	Entre Rios - BA	HRB 28039	Restinga
	<i>Noblick, L.R. 4245</i>	Ilhéus - BA	HUEFS 5215	Mata Atlântica
<i>A. geraensis</i>	<i>Martins e Alvarenga 207</i>	Brasília - DF	UB 8093	Cerrado
	<i>Noblick, L.R. 4524</i>	Coribe - BA	HUEFS 5635	Cerrado
	<i>Heringer, E.P. 8998</i>	Paraopeba - MG	UB 33646	Cerrado
<i>A. humilis</i>	<i>Noblick, Lemos & Lobo 4511</i>	Dom Macedo Costa - BA	HRB 29625	Mata Atlântica
	<i>Noblick, L.R. 4403</i>	Ilhéus - BA	HUEFS 5442	Restinga brejosa
	<i>Noblick, L.R. & Macedo 5142</i>	Santo Antônio de Jesus - BA	HRB 37778	Sem informação
<i>A. pindobassu</i>	<i>Fernandez, I.V.N. 3</i>	Jacobina - BA	ALCB 121628	Mata Atlântica
	<i>Noblick, L.R. 4532</i>	Miguel Calmon - BA	HRB 29631	Mata Atlântica
	<i>Noblick, L.R. 4535</i>	Tapiramutá - BA	HUEFS 5646	Mata Atlântica
<i>A. seabrensis</i>	<i>Noblick, Glassman & Silva 4590</i>	Contendas do Sincorá - BA	HRB 29627	Mata Atlântica
	<i>Noblick, L.R. 4518</i>	Jussiape - BA	HUEFS 5629	Mata Atlântica
	<i>Noblick, L.R. & Macedo 5140</i>	Seabra - BA	HRB 37777	Área de transição do Cerrado

Os espécimes identificados pelos especialistas L. Noblick (*Noblick 4524*), R. C. Martins (*Martins & Alvarenga 207*) e J. T. M. Costa (*Heringer 8998*) como *A. geraensis*, seriam na verdade *A. exigua* Drude, equívoco causado pelo especialista Glassman (1999), ao designar um espécime de *A. eichleri* como lectótipo para *A. geraensis*, segundo A. Henderson em comunicação pessoal com R. C. Martins (Martins, 2012). Porém, em comunicação pessoal com L. Noblick, ele acredita que esses espécimes sejam realmente *A. geraensis* (dados não publicados).

2.2. Processamento anatômico para microscopia óptica

As análises e registros foram realizados no Laboratório de Anatomia Vegetal e Identificação de Madeiras (LAVIM), localizado no Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia (UFBA). Para análise da seção transversal, a nervura central e o bordo, mais próximos à nervura mediana dos segmentos foliares foram seccionados, após passarem pelo processo de reversão da herborização em hidróxido de sódio (NaOH) 5% e armazenamento em álcool etílico 70% (Anderson, 1963). Após o armazenamento, as amostras foram desidratadas em série etílica, e incluídas em historesina.

Os blocos de historesina de cada espécime, um com a nervura central e um com o bordo, foram seccionados transversalmente, com espessura variável (7-8µm), em micrótomo rotativo modelo Thermo Scientific HM 325, com lâminas de aço descartáveis, perfil baixo. Posteriormente, os cortes foram corados com Azul de Toluidina 0,05% e Fucsina Básica 0,05% (Luque et al., 1996), montados em lâminas permanentes com Verniz Vitral Incolor® (Paiva et al., 2006). A análise anatômica foi realizada através do uso do microscópio óptico Olympus BX 41 e fotomicrografias em microscópio Carl Zeiss, AxioScope A1, com câmera digital Canon acoplada.

Devido algumas amostras não terem atingido a qualidade necessária para descrição estrutural em vista transversal, pois os métodos aplicados precisariam de adaptações, fez-se necessário o uso de cortes a mão livre. O método de corte a mão livre foi feito com o auxílio de isopor e de lâminas de barbear de aço, cujos cortes obtidos passaram por clarificação com hipoclorito de sódio 50%, coloração com safranina e azul de astra - 1:9 (modificado de Bukatsch, 1972) e posterior preparação de lâminas semipermanentes com glicerina 50% (Purvis et al., 1964).

A análise anatômica das regiões do mesofilo e da nervura central de *A. oleifera*, baseou-se nas pranchas de seções transversais feitas por Glassman (1999) para esta espécie. Isso foi necessário, devido a não obtenção de amostras das coleções dos herbários solicitados.

A terminologia utilizada para descrição anatômica seguiu o que foi estabelecido para Arecaceae, Arecoideae e para *Attalea* a partir dos trabalhos de Cheadle e Uhl (1948) para o tipo do

feixe vascular, e Tomlinson (1961), Horn et al. (2009) e Tomlinson et al. (2011) para descrição dos componentes da lâmina foliar.

2.3. Processamento anatômico para microscopia eletrônica de varredura (MEV)

Para análise da epiderme em seção paradérmica, duas porções de 0,5cm² da região mediana do segmento foliar foram selecionadas, para vista da superfície adaxial e abaxial. Para facilitar a visualização das células epidérmicas, algumas amostras foram lavadas com Xilol, para que assim o excesso de cera epicuticular fosse removido (adaptado de Dávila e Clark, 1990).

Após a retirada do Xilol e a secagem das amostras em temperatura ambiente, elas foram montadas em *stubs* com fita adesiva dupla face, cada uma devidamente identificada e revestidas com ouro no Denton Vacuum Desk IV. A metalização das amostras foi realizada na subunidade de Microscopia Eletrônica do Instituto Gonçalo Moniz da Fundação de Oswaldo Cruz (Fiocruz).

As seções epidérmicas foram eletromicrografadas em microscópio eletrônico de varredura JEOL JSM-6390LV e JEOL JSM-6610LV, da Fundação de Oswaldo Cruz e do Laboratório Multiusuário de Microscopia Eletrônica (LAMUME) da Universidade Federal da Bahia, respectivamente.

A terminologia utilizada para descrição anatômica seguiu o que foi estabelecido para Arecaceae e Arecoideae a partir dos trabalhos de Tomlinson et al. (2011) para descrição dos componentes da lâmina foliar, e o de Barthlott et al. (1998) para classificação da cera epicuticular.

3. RESULTADOS

3.1. Caracterização da morfologia do segmento foliar

Os segmentos foliares apresentaram comprimento e largura diferenciados entre as espécies e espécimes obtidos, não sendo possível a medição de tais caracteres devido às amostras terem sido obtidas de coleções de herbário. Contudo durante a análise dos materiais sob a lupa, verificou-se que havia uma projeção da nervura principal voltada à face adaxial.

Todas as espécies apresentaram a lâmina plana com a nervura central proeminente, voltada à face adaxial – reduplicada (Fig. 3A-B), cujo contorno variava de retangular em *A. burretiana*, *A. funifera*, *A. geraensis*, *A. oleifera* e *A. seabrensis* (Fig. 3A) à trapezóide em *A. brasiliensis*, *A. humilis* e *A. pindobassu* (Fig. 3B). Os ângulos da nervura principal, formados pela angulação das faces laterais desta região passavam de reto nas espécies *A. burretiana*, *A. funifera*, *A. geraensis*, *A.*

oleifera e *A. seabrensis* (Fig. 3A), a obtuso como em *A. brasiliensis*, *A. humilis* e *A. pindobassu* (Fig. 3B).

Morfológicamente, nas sete espécies analisadas o bordo foliar se diferenciou, podendo ser observadas variações na inclinação, entre a face adaxial e a lateral, dos segmentos das diferentes espécies e espécimes de uma mesma espécie como em *A. brasiliensis* (Fig. 7A, C), *A. funifera* (Fig. 7E, F) e *A. geraensis* (Fig. 8A, B). Foram observados ângulos agudo (Fig. 3C), reto (Fig. 3D) e obtuso (Fig. 3E) nas margens dos segmentos foliares.

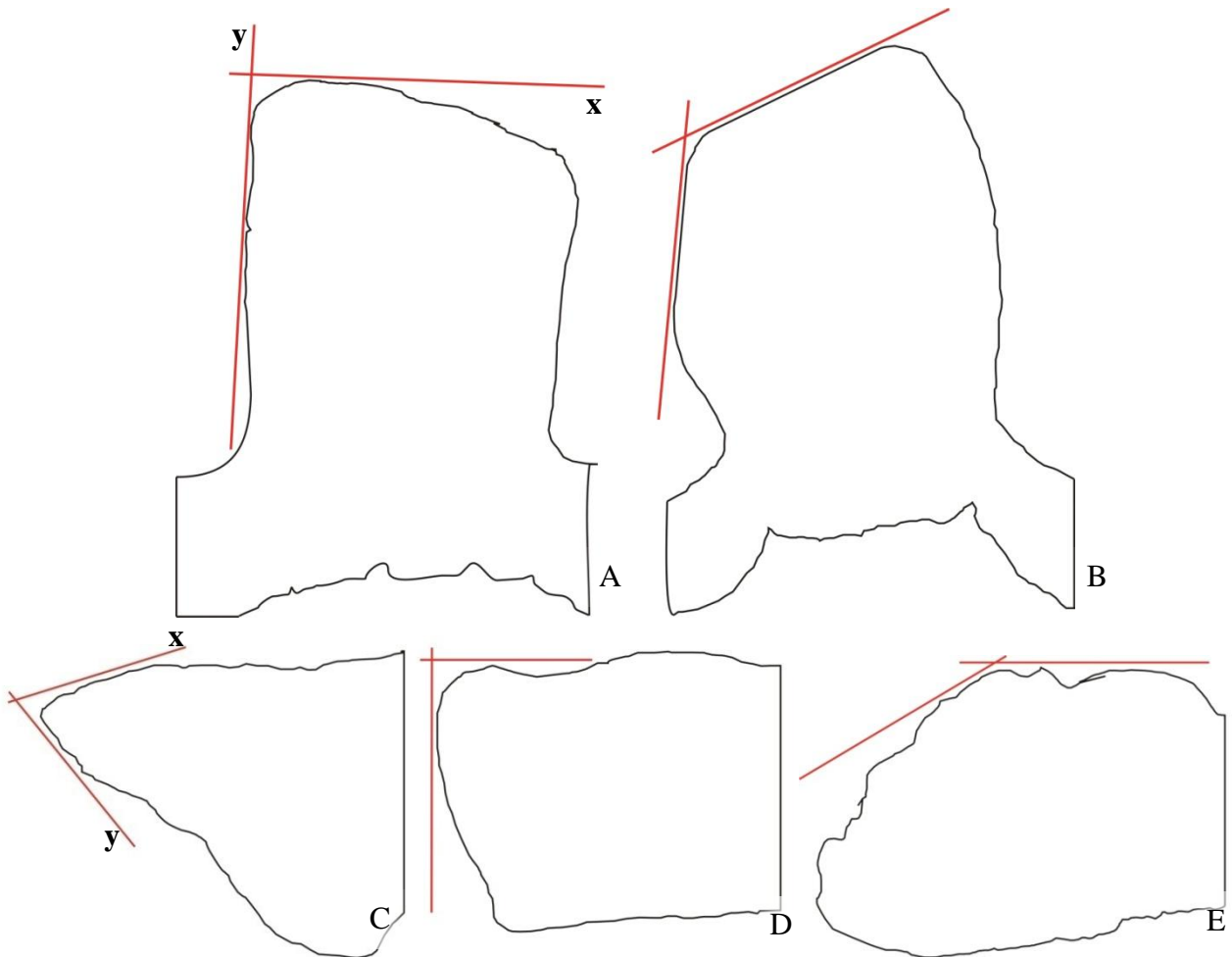


Figura 3. Representações gráficas do formato em vista transversal dos segmentos foliares na região da nervura central e do bordo de espécies do clado *Attalea sensu stricto*, demonstrando o contorno e a diferença entre os ângulos da face adaxial com a face lateral. A-B) Variações no formato e ângulos da nervura central. A) Formato retangular, ângulo reto. B) Formato trapezóide, ângulo obtuso. C-E) Variações nos ângulos do bordo. C) Ângulo agudo. D) Ângulo reto. E) Ângulo obtuso. Linhas vermelhas indicando o ponto de encontro da face adaxial (x) e uma das faces laterais (y).

3.2. Lâmina foliar em vista frontal e transversal

Seções transversais da lâmina foliar poderão ser observadas nas figuras 5 a 10, e em vista frontal na figura 4.

3.2.1. Cutícula

Em vista frontal foi observada ornamentação da cutícula em todas as espécies, que se depositava sob a forma de placas cristalóides de tamanho e formato irregular e por toda a epiderme (Fig. 4A-B, E) dificultando, inclusive, a identificação do formato das células epidérmicas e tipos estomáticos (Fig. 4C, D, F-H). Tanto em vista frontal quanto transversal, a cutícula formava uma cobertura contínua em ambas as faces epidérmicas, sendo possível observar diferentes níveis de espessamento entre as espécies analisadas (Fig. 5A, 6C, 7A, C, F, 8B, E).

3.2.2. Epiderme

Ainda em vista frontal, a epiderme apresentou células de formato quadrangular (Fig. 4B) a retangular (Fig. 4C, F). As paredes anticlinais das células epidérmicas eram retas e não apresentaram diferenciação de contorno entre as faces abaxial e adaxial (Fig. 4C, E).

Em vista transversal, a epiderme era unisseriada, com células de formato retangular a quadrangular, em ambas as faces e variando entre os espécimes de cada espécie (Fig. 9B, F). Foi observada ainda nas espécies, pouca variação de tamanho entre as células epidérmicas da face adaxial e abaxial, exceto nas espécies *A. funifera* (Fig. 5B, 9C) e *A. pindobassu* (Fig. 9G), nas quais as células da face adaxial eram maiores. Na região do mesofilo de *A. burretiana* (Fig. 9B), *A. geraensis* (Fig. 9E) e *A. seabrensis* (Fig. 9H) as células da face abaxial apresentavam maior altura em relação à epiderme adaxial.

3.2.3. Complexo estomático

Estômatos do tipo tetracítico (Fig. 4C, F) foram observados em todas as espécies, localizados na face abaxial das lâminas foliares (Fig. 4C, D, G) e na face adaxial presentes apenas na região da nervura central (Fig. 4F). Estavam organizados em fileiras que acompanhavam o eixo longitudinal da lâmina foliar e ocorriam em séries de três a cinco estômatos ao longo das linhas intercostais do segmento foliar (Fig. 4D), sendo evidenciada a distinção entre regiões costais e intercostais.

Em vista transversal, os estômatos estavam localizados ao mesmo nível das demais células epidérmicas ou em leves depressões, e ocorriam predominantemente na face abaxial (Fig. 9I, J). Na face adaxial, eles foram observados na região da nervura central em algumas das espécies (Fig. 10A-C), e no bordo foliar como evidenciado em *A. brasiliensis* (Fig. 7B), *A. geraensis* e *A. humilis* (Fig. 8D). As câmaras subestomáticas estavam presentes em todas as espécies na face abaxial, porém em *A. humilis* (Fig. 9F), *A. pindobassu* (Fig. 9G) e *A. seabrensis* não foram tão evidentes (Fig. 9H-J).

3.2.4. Tricomas

Em vista paradérmica, foi possível observar que os tricomas eram do tipo glandular, com porção distal pluricelular, que era formado por uma cabeça com mais de quatro células (Fig. 4B, H).

Quando observados transversalmente, eles estavam localizados em depressões epidérmicas e ao longo de todo o segmento foliar, mas distribuídos em maior quantidade na face abaxial (Fig. 8C, 9A, E-H), aproximadamente ao nível do parênquima clorofiliano. Em todos os vouchers de *A. brasiliensis* (Fig. 9A), *A. burretiana*, *A. geraensis* (Fig. 9D, E), *A. pindobassu* (Fig. 9G) e *A. seabrensis* (Fig. 9H) as cicatrizes ou os próprios tricomas estavam presentes em ambas as faces da lâmina foliar.

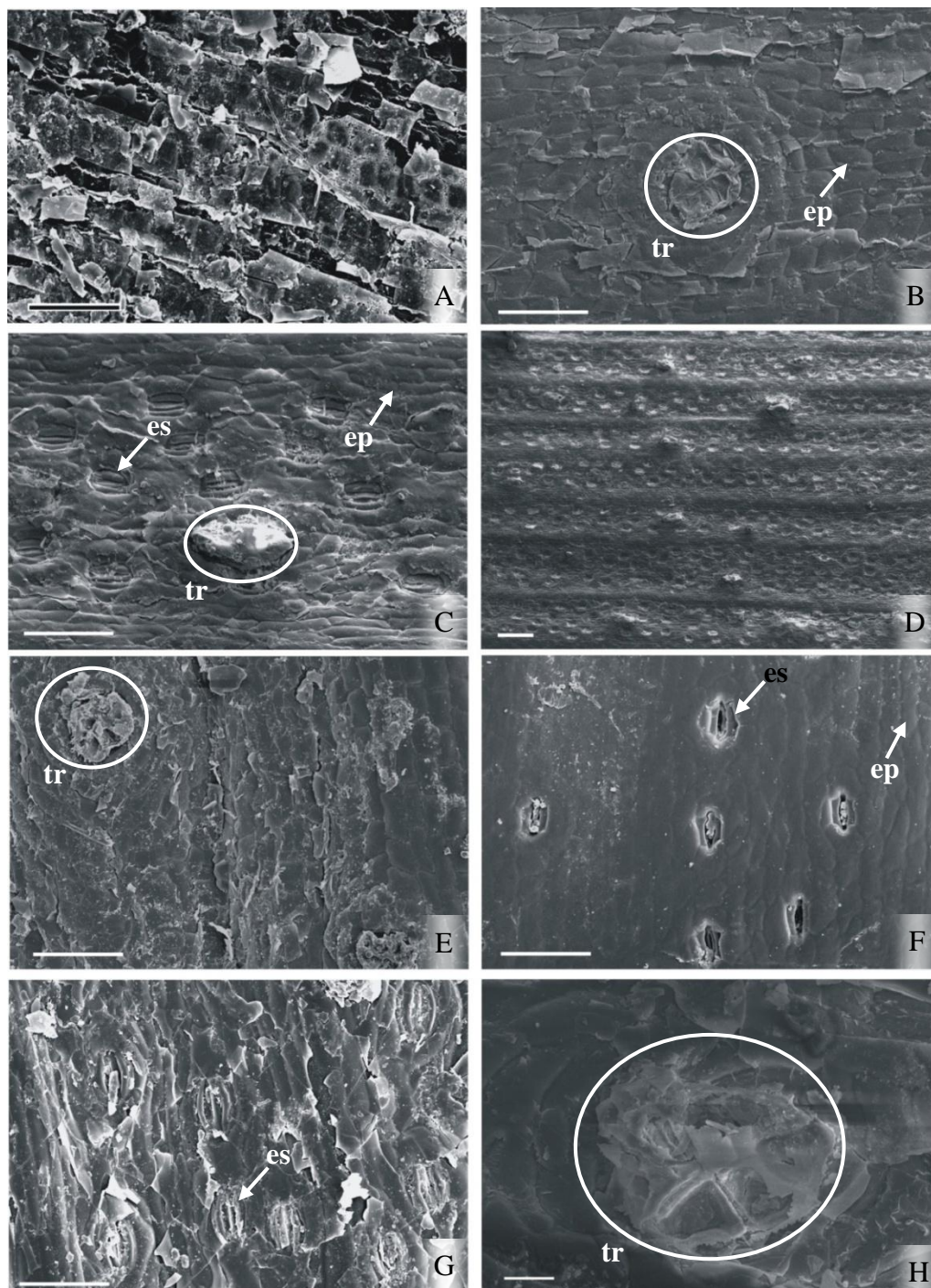


Figura 4. Eletromicrografias da epiderme em vista frontal de espécies do clado *Attalea sensu stricto*. A) *A. brasiliensis*: face adaxial depois de retirada a cera. B-D) *A. burretiana*. B) Presença de células epidérmicas quadrangulares e tricoma na face adaxial. C) Presença de células epidérmicas retangulares, estômatos e tricoma na face abaxial. D) Forma de organização na face abaxial dos estômatos. E-F) *A. geraensis*. E) Face adaxial com presença de tricoma, sem a retirada do xilol. F) Face adaxial na região da nervura central, com presença de estômatos e células epidérmicas retangulares. G) *A. funifera*: face abaxial com presença de estômatos. H) *A. humilis*: em detalhe da epiderme, tricoma glandular na face adaxial. Método de agitação com xilol em agitador Vortex (A, F-H), em centrífuga com agitador (B-D) e sem xilol (E). Células epidérmicas (ep); estômatos (es); tricomas (tr). Escala 10 μ m (H), 50 μ m (A-C, E-G) e 100 μ m (D).

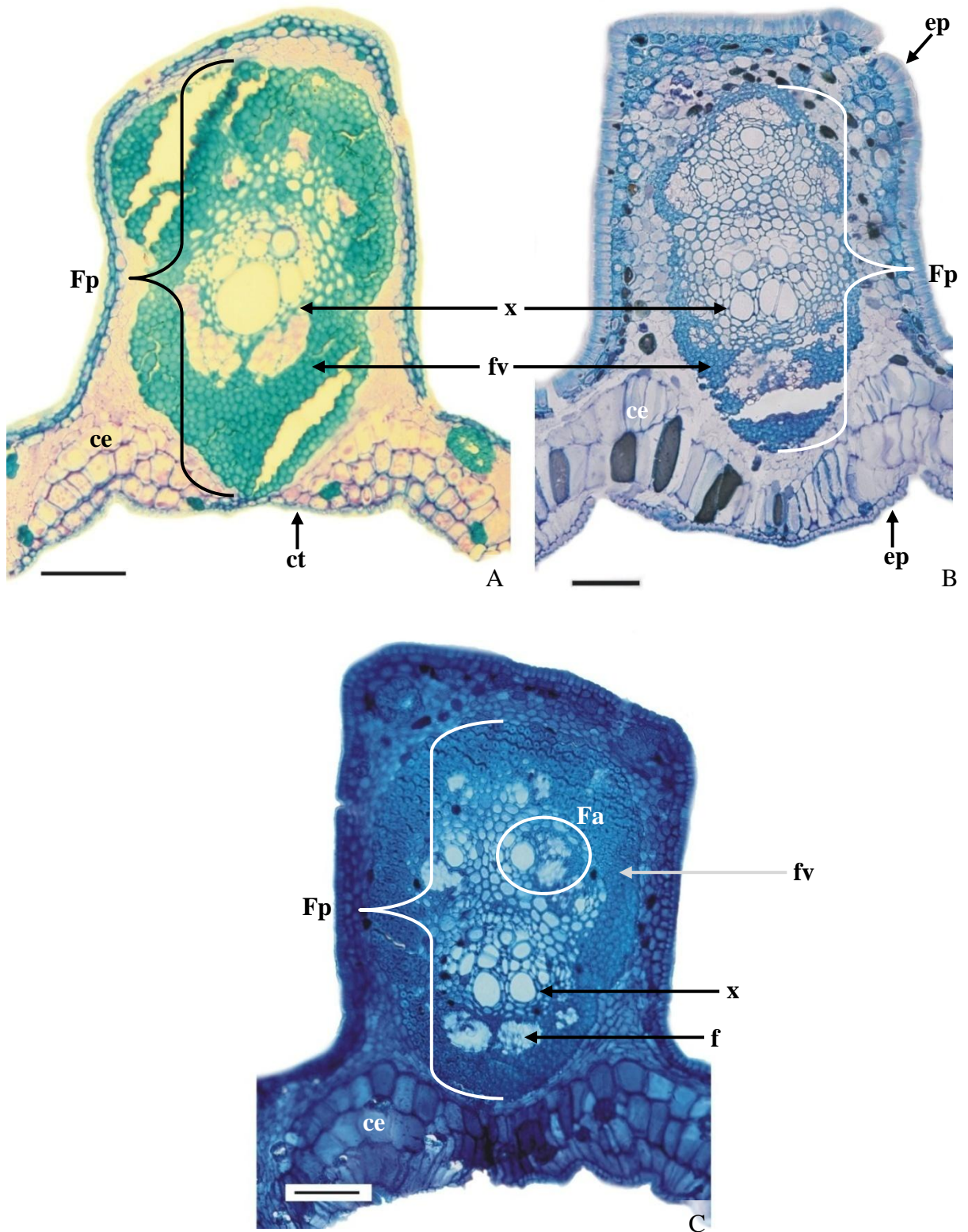


Figura 5. Fotomicrografias em vista transversal dos segmentos foliares na região da nervura central de espécies do clado *Attalea sensu stricto*, demonstrando o formato da nervura e a diferença entre os ângulos da face adaxial da nervura com as faces laterais. A) *A. brasiliensis*: formato trapezóide, ângulo obtuso. B) *A. funifera*: formato retangular, ângulo reto. C) *A. geraensis* (Noblick 4524): formato retangular, ângulo reto. Células epidérmicas (ep); células em expansão (ce); cutícula (ct); feixe acessório (Fa); feixe vascular primário (Fp); fibras vasculares (fv); floema (f); xilema (x). Escala 100µm.

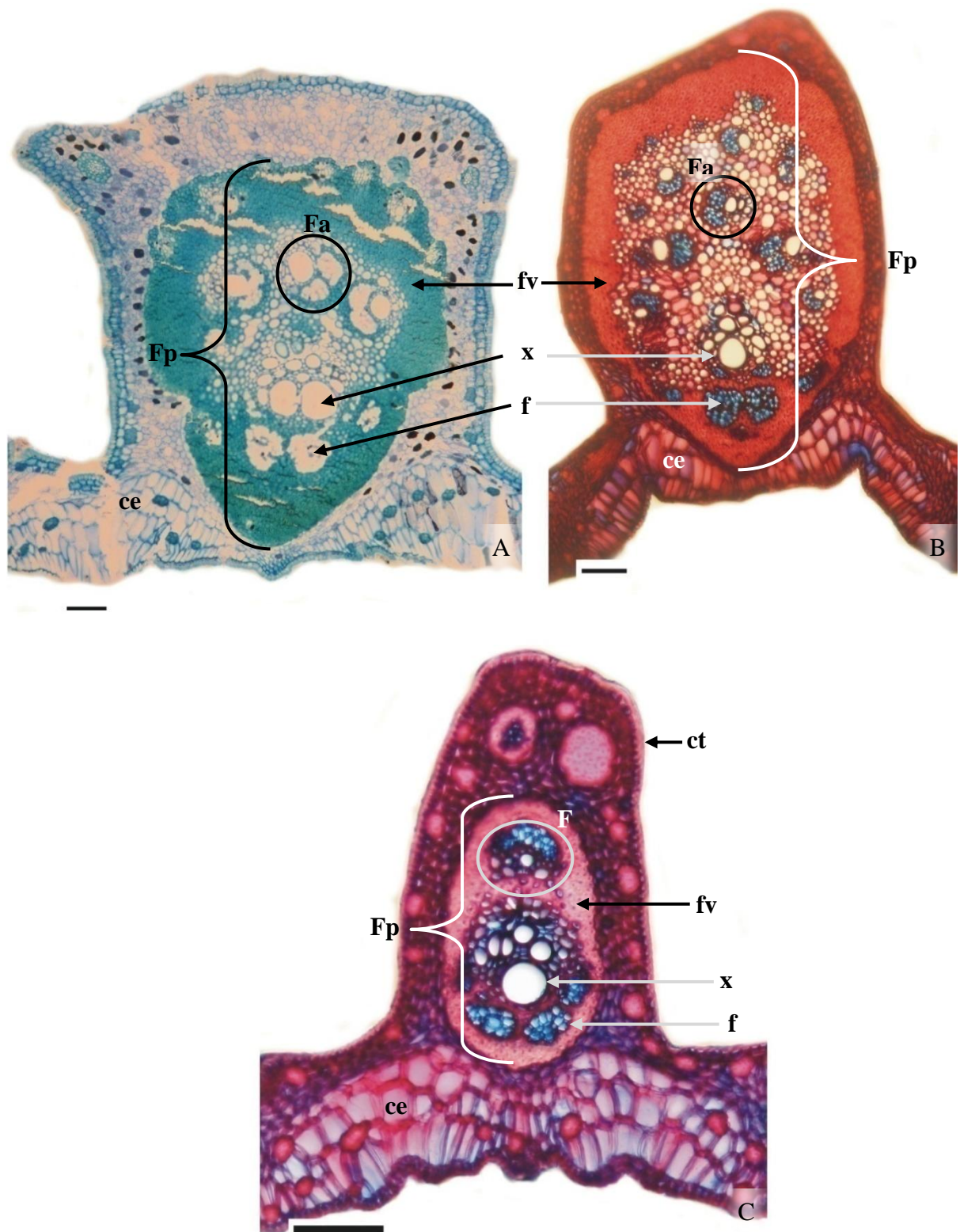


Figura 6. Fotomicrografias em vista transversal dos segmentos foliares reduplicados na região da nervura central de espécies do clado *Attalea sensu stricto*, demonstrando o formato da nervura e a diferença entre os ângulos da face adaxial da nervura com as faces laterais. A) *A. geraensis*: formato trapezóide, ângulo reto. B) *A. humilis*: formato trapezóide, ângulo obtuso. C) *A. pindobassu*: formato trapezóide, ângulo obtuso. Células em expansão (ce); cutícula (ct); feixe (F); feixe acessório (Fa); feixe vascular primário (Fp); fibras vasculares (fv); floema (f); xilema (x). Escala 100µm.

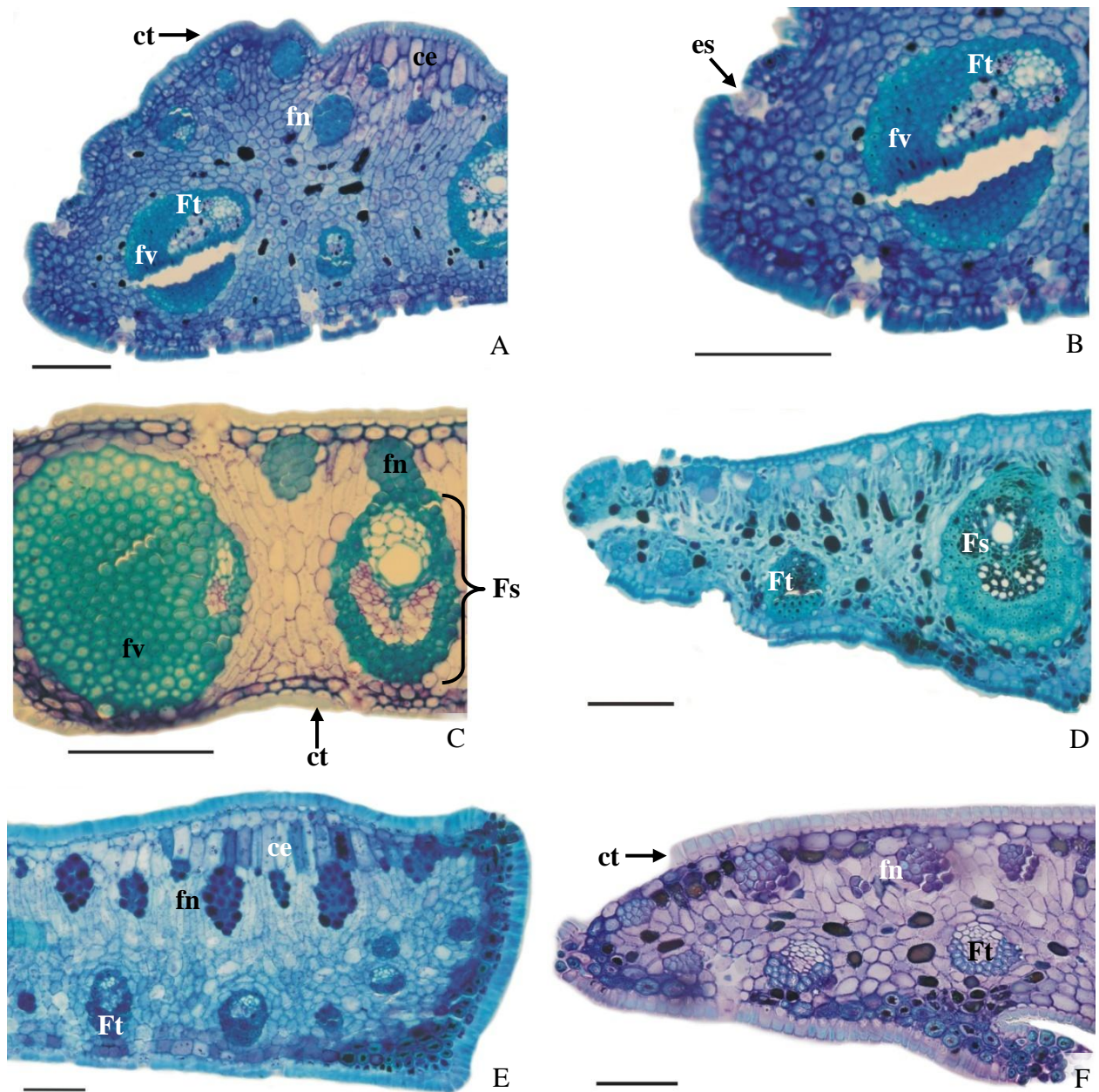


Figura 7. Fotomicrografias de cortes transversais da região do bordo foliar de espécies do clado *Attalea sensu stricto*. A-C) *A. brasiliensis*: ângulo obtuso. B-C) Em detalhe, o feixe vascular terciário com fibras vasculares ao redor, no bordo de *A. brasiliensis*. D) *A. burretiana*: ângulo agudo. E-F) *A. funifera*: ângulo reto e agudo, respectivamente. Células em expansão (ce); cutícula (ct); estômatos (es); feixe vascular secundário (Fs) e terciário (Ft); fibras não vasculares (fn); fibras vasculares (fv). Escala 100µm.

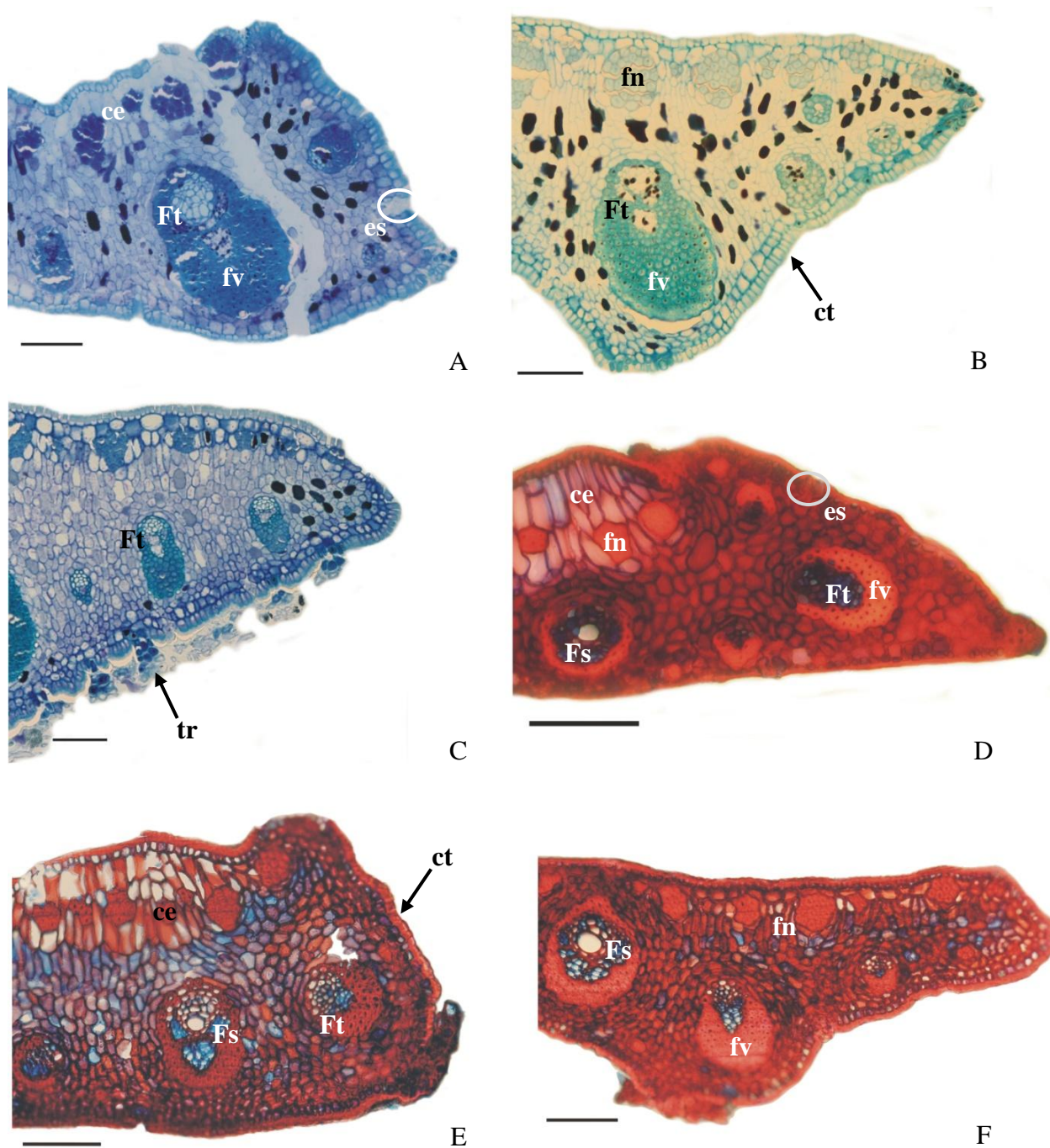


Figura 8. Fotomicrografias de cortes transversais da região do bordo foliar de espécies do clado *Attalea sensu stricto*. A-C) *A. geraensis*: ângulo obtuso (A) e agudo (B-C). D) *A. humilis*: ângulo obtuso. E) *A. pindobassu*: ângulo obtuso. F) *A. seabrensis*: ângulo agudo. Células em expansão (ce); cutícula (ct); estômatos (es); feixe vascular secundário (Fs) e terciário (Ft); fibras não vasculares (fn); fibras vasculares (fv); tricomas (tr). Escala 100µm.

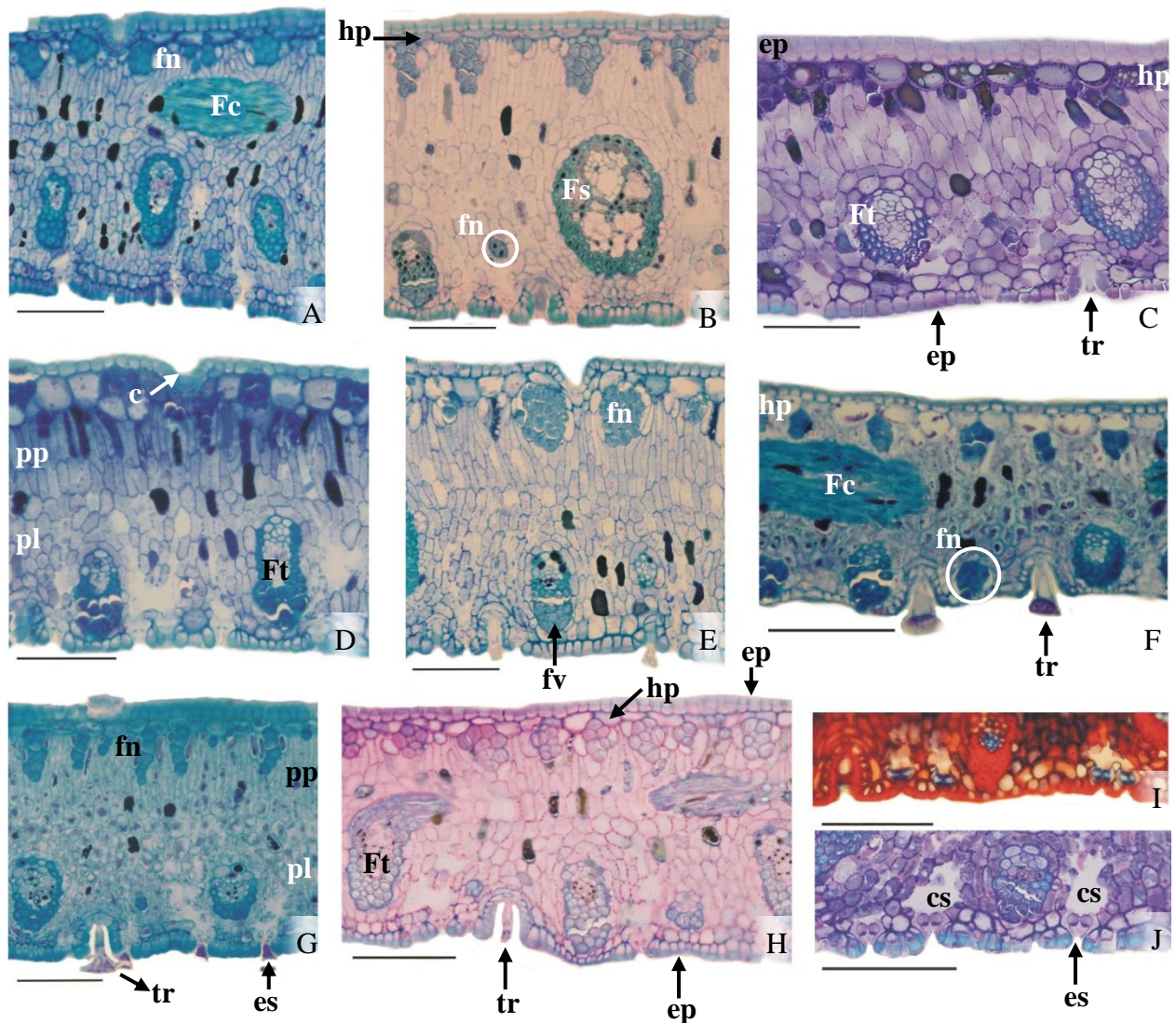


Figura 9. Fotomicrografias de cortes transversais da região do mesofilo de espécies do clado *Attalea sensu stricto*. Os estômatos estavam presentes apenas na face abaxial, em todas as espécies: A. *brasiliensis* (A), *A. burretiana* (B), *A. funifera* (C), *A. geraensis* (Noblick 4524) (D), *A. geraensis* (E), *A. humilis* (F), *A. pindobassu* (G) e *A. seabrensis* (H). Os tricomas estavam presentes em ambas as faces, na adaxial (A, C e E) e na abaxial (B, D-H). Em maior detalhe, os estômatos na face abaxial de *A. seabrensis*, com a presença de câmaras subestomáticas (I e J). Câmaras subestomáticas (cs); células epidérmicas (ep); cicatriz de tricoma glandular (c); estômatos (es); feixes comissurais (Fc); feixe vascular secundário (Fs) e terciário (Ft); fibras não vasculares (fn); fibras vasculares (fv); hipoderme (hp); parênquima lacunoso (pl); parênquima paliçádico (pp); tricomas (tr). Escala 100µm.

3.2.5. Hipoderme

Adjacente às células epidérmicas foi observada uma hipoderme contínua em *A. funifera* e *A. geraensis* na região do mesofilo de ambas as faces do segmento foliar (Fig. 9C, D) e descontínua nas demais espécies, em função da presença de fibras esclerenquimáticas (Fig. 9E, H) ou de câmaras subestomáticas (Fig. 9B, G). A hipoderme era bastante distinta das demais células pela presença das paredes celulares, anticlinal e periclinal, espessas (Fig. 9A-H).

As células hipodérmicas da face adaxial eram alongadas horizontalmente, intercaladas por cordões de fibras esclerenquimáticas, e maiores em relação as da face abaxial, sendo a diferença entre as faces mais marcante em *A. burretiana* (Fig. 9B), *A. geraensis* (Fig. 9D) e *A. humilis* (Fig. 9F). Enquanto que as células da face abaxial eram mais arredondadas e menores. A hipoderme era uniestratificada, exceto em *A. geraensis* que apresentou duas camadas (Fig. 9E). Em *A. funifera* foi notada a presença de substâncias ergásticas nessas células da face adaxial (Fig. 9C).

Na face abaxial da nervura central havia um conjunto de células translúcidas, originado das células da hipoderme e denominado parênquima aquífero ou células em expansão, que se estendiam após o limite da região da nervura central (Fig. 5, 6). Esse mesmo conjunto também foi observado na face adaxial do bordo foliar nas espécies *A. brasiliensis* (Fig. 7A), *A. funifera* (Fig. 7E), *A. geraensis* (Fig. 8A), *A. humilis* (Fig. 8D), *A. pindobassu* (Fig. 8E) e *A. seabrensis*.

3.2.6. Parênquima clorofiliano

Na região do mesofilo, o parênquima clorofiliano apresentava organização do tipo dorsiventral (Fig. 9A-H), no qual as células de parênquima paliádico variavam de uma a duas camadas de células, alongadas, estreitas e justapostas chegando até menos de 1/3 da espessura do mesofilo, enquanto o parênquima lacunoso era denso, formado de células de formato irregular e com poucos espaços intercelulares. O número de camadas de parênquima lacunoso foi diversificado, *A. funifera* (Fig. 9C) e *A. humilis* (Fig. 9F) apresentaram de quatro a cinco camadas de parênquima lacunoso, quatro a seis camadas em *A. geraensis* (Fig. 9D, E), seis camadas em *A. burretiana* (Fig. 9B), cinco a sete camadas em *A. brasiliensis* (Fig. 9A) e *A. seabrensis* (Fig. 9H), e sete camadas em *A. pindobassu* (Fig. 9G).

3.2.7. Fibras não-vasculares e vasculares

As fibras não-vasculares, que constituem o esclerênquima, formavam cordões, que na face adaxial partiam da epiderme em direção ao parênquima paliádico, ou ainda formavam pequenos feixes, dispersos pelo parênquima lacunoso (Fig. 9A, B, F-H). Em *A. burretiana* as fibras não-

vasculares ocorriam em faixas ou formavam cordões de até três células (Fig. 9B), em *A. humilis* os cordões tinham de duas até cinco células (Fig. 9F), em *A. funifera* tinha a partir de três células até feixes de seis células (Fig. 9C), *A. seabrensis* apresenta duas células até feixes de seis células (Fig. 9H), e em *A. brasiliensis* (Fig. 9A), *A. geraensis* (Fig. 9D, E) e em *A. pindobassu* (Fig. 9G) as fibras ocorriam em faixas com até duas células e também formando feixes de seis células.

As fibras vasculares, apesar de origem distinta em relação às fibras não vasculares, também constituíam a sustentação da lâmina foliar, formando bainhas ao redor dos feixes vasculares presentes no mesofilo e bordo e também circundando o sistema vascular na nervura central (Fig. 10D). No bordo foliar, o feixe vascular terciário era envolvido por grande quantidade de fibras esclerenquimáticas (formando uma bainha) na face abaxial. Esta característica diferenciou as espécies *A. brasiliensis* (Fig. 7A-C), *A. burretiana*, *A. geraensis* (Fig. 8A, B), *A. humilis* (Fig. 8D) e *A. seabrensis* (Fig. 8F).

3.2.8. Feixes vasculares

Os feixes vasculares eram do tipo colateral, organizados em feixe primário (ou de primeira ordem) localizado na região da nervura central, e feixes secundários e terciários distribuídos ao longo do mesofilo. Na região do mesofilo, foram observados nos feixes vasculares um elemento maior de xilema no centro do feixe e a presença de outros elementos menores próximos a ele, formando um conjunto. Fibras foram observadas circundando totalmente os feixes vasculares na nervura central (Fig. 5, 6), e parcialmente no mesofilo (Fig. 9B) e no bordo (Fig. 8E).

O feixe primário, além de ter um conjunto de elementos de xilema e de três a quatro pólos de floema voltados à face abaxial em todas as espécies (Fig. 5, 6), havia a presença de feixes secundários acessórios (em número variado) acima do feixe principal (Fig. 10D). Os feixes na nervura central estavam unidos por tecido parenquimático e internos a um anel de fibras vasculares, como pode ser visto em *A. funifera* (Fig. 5B), *A. geraensis* (Fig. 6A) e *A. humilis* (Fig. 6B). Diferente das demais espécies, em *A. pindobassu* havia um feixe menor na parte superior do feixe principal (Fig. 6C), que eram separados por uma camada de fibras, mas ainda eram circundados pelo mesmo anel de fibras vasculares.

Feixes vasculares secundários e terciários estavam distribuídos por todo o parênquima clorofiliano na região do mesofilo, os de menor calibre (terciários) posicionados mais próximos à face inferior (Fig. 9B-D, H) e os de maior calibre (secundários) geralmente mais centralizados (Fig. 7C, D, 8F e 9B). Foram observados também fitólitos ao redor dos feixes comissurais (Fig. 9A, F) e transversais, porém a composição e o formato não foram verificados neste trabalho.

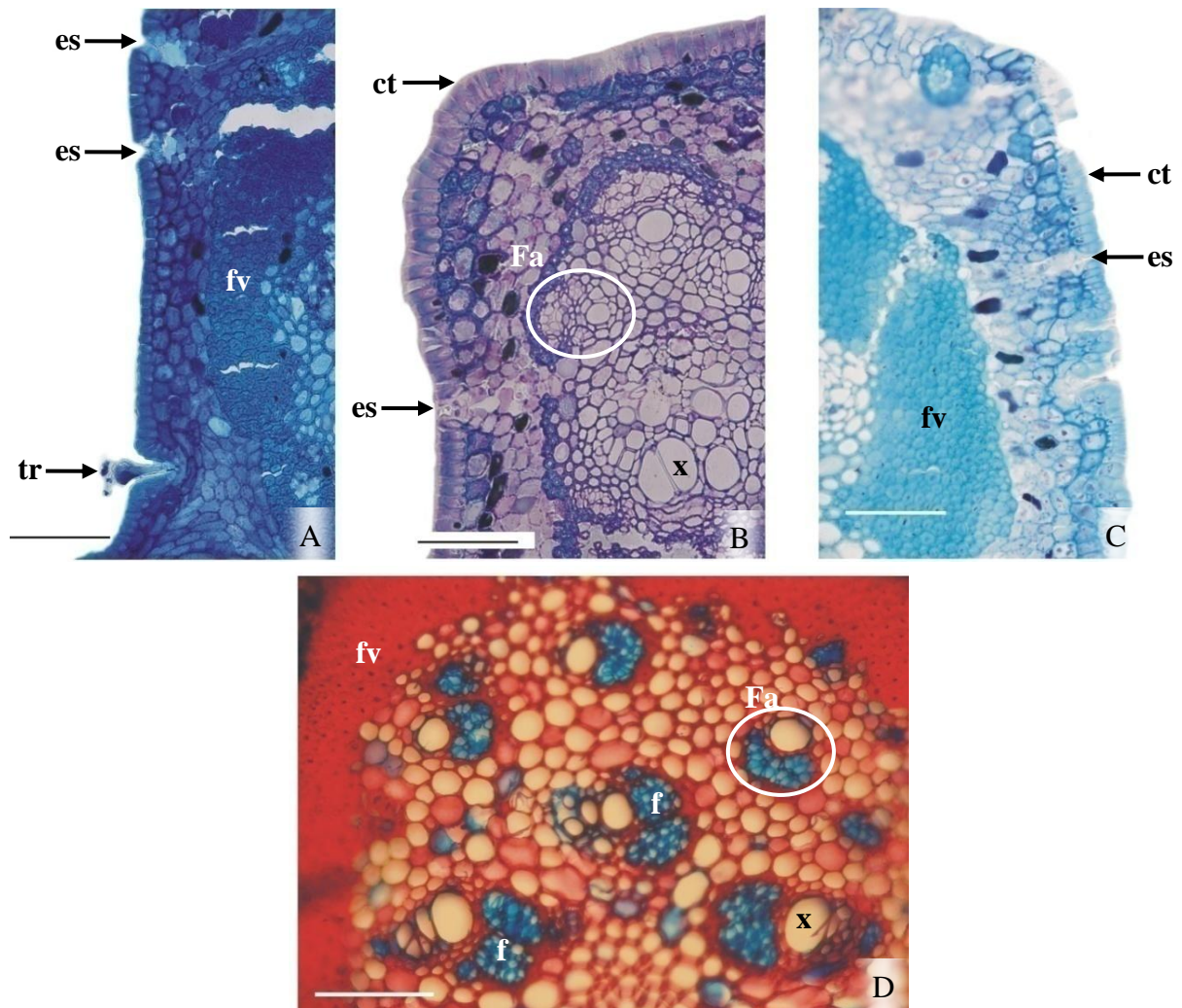


Figura 10. Fotomicrografias com detalhe da região da nervura central em espécies do clado *Attalea sensu stricto*. A) *A. geraensis*: presença de estômatos ao mesmo nível das células epidérmicas com formação de câmara subestomática e tricomas glandulares em depressões da epiderme. B) *A. funifera*: detalhe da epiderme, com estômato ao mesmo nível das demais células epidérmicas. C) *A. geraensis*: detalhe da nervura central, evidenciando as câmaras subestomáticas mais profundas em relação à figura 8A e hipoderme com uma a duas camadas de células. D) *A. humilis*: Detalhe do feixe vascular primário com feixes vasculares colaterais. Cutícula (ct); estômatos (es); feixe acessório (Fa); fibras vasculares (fv); floema (f); tricomas (tr); xilema (x). Escala 100µm.

4. DISCUSSÃO

As espécies pertencentes ao clado *Attalea sensu stricto* foram consideradas semelhantes anatomicamente, quanto aos caracteres qualitativos estudados. Demonstrando que as características anatômicas dos segmentos foliares se conservaram, provavelmente devido a divergência evolutiva recente (menos de 10 mil anos) (Meerow et al., 2014; Freitas et al. 2016) e por habitarem ambientes semelhantes (Lorenzi, 2010).

O único caráter visto como diagnóstico neste trabalho foi a ausência ou presença do feixe vascular terciário envolvido por bainha espessa de fibras vasculares na face abaxial do bordo, que agrupou *A. funifera* e *A. pindobassu* (caráter foi ausente), e as separou das demais espécies. Porém esse caráter não foi destacado como diagnóstico nos outros estudos com *Attalea* (Alvarado e Jáuregui, 2011; Da Mata, 2016) e os grupos formados também não seguiram a proximidade filogenética indicada nas duas filogenias atuais (Meerow et al., 2014; Freitas et al., 2016).

Quanto ao contorno da morfologia externa do segmento foliar, houve variação intraespecífica, tanto para a região da nervura central como para a região do bordo foliar. Em pranchas de seções transversais confeccionadas por Glassman (1999) nota-se também que há variação entre as espécies, mas em seu trabalho o autor traz apenas a ilustração de um espécime de cada espécie estudada, não havendo como concluir que em seu trabalho este seria um caráter taxonomicamente importante.

Em cortes feitos com as espécies do clado, em especial *A. funifera* (que pertence ao complexo Babaçu e ao clado *Attalea sensu stricto*), não houve formação de grupos quanto ao contorno externo e por isso este não foi considerado um caráter diagnóstico para as espécies do clado *Attalea sensu stricto* por nós analisadas. Porém no estudo de Da Mata (2016) com o complexo Babaçu (composto por *A. barreirensis* Glassman, *A. eichleri* (Drude) A. J. Hend, *A. funifera*, *A. maripa* (Aubl.) Mart., *A. phalerata* Mart. ex Spreng., *A. speciosa* Mart. ex Spreng. e *A. vitrivir* Zona), o formato da nervura central foi descrito como um caráter de alto valor taxonômico, ao contrário do formato do bordo que foi muito variável.

Avaliando-se o tipo de ornamentação cuticular evidenciou-se que todas as espécies apresentavam a deposição da cutícula em placas cristalóides, conforme a terminologia adotada por Barthlott et al. (1998). Os autores referem à importância da cutícula como importância ecológica além do valor diagnóstico para a taxonomia, ressaltando que a forma de deposição das ceras não se altera com mudanças ambientais,

como corroborado nas observações feitas neste estudo. A aparência lisa em algumas espécies ocorreu devido ao espessamento da cera, e após sucessivas tentativas de retirada desta, parecia se desprender de cada célula, como as placas cristalóides observadas.

Na epiderme, a descrição do tipo e formato dos estômatos tetracíticos, dos tricomas glandulares e das células epidérmicas propriamente ditas, além dos tipos celulares que formam os tecidos, como hipoderme e parênquima clorofiliano, estão de acordo com as descrições para a subtribo *Attaleinae* realizadas por Tomlinson et al. (2011), e para o gênero *Attalea* (Alvarado e Jáuregui, 2011; Da Mata, 2016).

Os caracteres relacionados ao tamanho das células e das camadas dos tecidos da epiderme, da hipoderme e do parênquima clorofiliano, variaram em comparação com os resultados obtidos neste trabalho e com outras espécies de *Attalea* (Alvarado e Jáuregui, 2011; Da Mata, 2016). Porém mesmo com variação interespecífica, e de haver formação de grupos, de acordo com Silva e Potiguara (2008) estes caracteres variam de acordo com o ambiente em que a planta se encontra. Vários autores, dentre eles Tomlinson et al. (2011), referem que é comum para as espécies de palmeira a variação de estados de caráter nesses tecidos ser de acordo com condição ambiental que a espécie está inserida.

O conjunto de células, denominado neste trabalho parênquima aquífero ou células em expansão, é alvo de discussões na literatura. O termo células buliformes é adotado por Pinedo et al. (2016) e Da Mata (2016) nos seus trabalhos, que associam esse tipo de células ao mecanismo de flexibilidades das pinas e ao armazenamento de água. O termo mais usual geralmente está associado à característica de expansão, seja como “células de expansão”, nomenclatura utilizada em: Millán e Kahn, 2010; Alvarado e Jáuregui, 2011; Tomlinson et al., 2011; e Defaveri et al., 2015; ou “células de tecido de expansão”, nos trabalhos de: Glassman, 1972; e Noblick, 2013; ou “tecido de expansão”, adotado por: Silva e Potiguara, 2008; Martins, 2012.

Leite e Scatena (2001), em estudo com espécies de *Syagrus*, consideraram o parênquima de expansão, como um tecido capaz de reservar água e proveniente das células da hipoderme, que se estende até a região da nervura central, podendo ou não apresentar feixes de fibras como observado nas espécies analisadas em nosso estudo. Consideramos que esta região, presente também em outros gêneros de *Attaleinae*, assim como descrito por Leite e Scatena (2001), desempenha papel importante no suprimento de água à planta, protegendo-a contra a dessecação.

De acordo com Tomlinson et al. (2011), essas células atuam no movimento de expansão desempenhado pelos segmentos foliares, de abertura e fechamento do limbo, movimentos esses que acreditamos estar relacionado às condições de estresse hídrico. Tomlinson e colaboradores (2011) associaram essa movimentação externa a um movimento celular geral, mais precisamente nas células da hipoderme das nervuras associadas às dobras, e que as folhas reduplicadas teriam geralmente duas bandas paralelas desse tecido na face abaxial da região da nervura central.

Quanto ao tipo do feixe vascular colateral, esse foi semelhante ao descrito por Cheadle e Uhl (1948) para a família Arecaceae, em que o feixe apresenta um elemento maior de metaxilema ao centro e presença de outros elementos menores, e com o xilema geralmente em contato com o floema ao longo de uma borda invertida, em forma de U. Este tipo foi classificado como feixe vascular tipo IV, segundo a terminologia de Cheadle e Uhl (1948). E que também foi corroborado com a descrição feita nos estudos de Alvarado e Jáuregui (2011) e Da Mata (2016) para outras espécies de *Attalea*, Defaveri et al. (2015) e Pinedo et al. (2016) para espécies de *Allagoptera*, por Santanna-Santos (2015) para *Butia* e por Noblick (2013, 2017) para *Syagrus*, todos pertencentes à subtribo Attaleinae.

A predominância de cutícula espessa, de estômatos na face abaxial, maior vascularização (com presença de feixes vasculares secundários e terciários) foram características vistas como influenciadas por um ambiente mais seco (Alvarado e Jáuregui, 2011). Essa influência foi perceptível nos espécimes estudados do clado *Attalea sensu stricto*, que podem ser agrupados pelos ambientes Cerrado (*A. brasiliensis* e *A. geraensis*) e Mata Atlântica (*A. burretiana*, *A. funifera*, *A. pindobassu* e *A. seabrensis*), e *A. humilis* que ocorreu em ambos. Esta divisão apesar de confirmada em nossos estudos, não pode ser generalizada devido à necessidade de ampliação da área de amostragem, uma vez que as amostras estudadas não representam a totalidade de área de abrangência das espécies.

Dentre as espécies do clado *Attalea sensu stricto* aqui estudadas, três das sete espécies apresentam *status* taxonômico incerto (Pintaud, 2008), sendo elas *A. brasiliensis*, *A. burretiana* e *A. seabrensis*. Devido à obtenção das amostras terem sido exclusivamente de coleções científicas, não foi possível o estudo com materiais de *A. oleifera* dos estados de Alagoas, Espírito Santo, Minas Gerais, Paraíba e Pernambuco, pois até o momento do fechamento deste trabalho, não os havíamos recebido dos herbários solicitados.

Os espécimes identificados como *A. geraensis* apresentam, segundo os especialistas, identificação dúbia entre *A. geraensis* e *A. exigua*. Apesar de termos utilizado amostras de *Noblick 4524*, *Martins & Alvarenga 207*, *Heringer 8998* que são *A. geraensis* segundo L. Noblick, em sua tese R. C. Martins refere que estes materiais seriam na verdade *A. exigua*. O fato é que as espécies coletadas nos estados da Bahia, Distrito Federal e Minas Gerais mostraram a existência de um padrão anatômico, talvez confirmando a identificação desses materiais como *A. exigua*. Contudo, ainda é preciso analisar materiais referentes aos estados do Mato Grosso, Mato Grosso do Sul e São Paulo.

A identificação é difícil em campo para as espécies dos complexos *A. oleifera* e *A. apoda*, e que também pertencem ao clado *Attalea stricto sensu*, essas palmeiras apesar de apresentarem diferenças morfológicas (quanto aos frutos, hábito e inflorescências) (Lorenzi et al., 2010), os segmentos foliares delas não se diferenciaram anatomicamente. Essas incertezas nos *status* são corroboradas por estudos taxonômicos, filogenéticos e de revisão para *Attalea*, que mostram que o gênero está em pleno processo de evolução (com caracteres e delimitações interespecíficas indefinidas), o que justifica a existência de casos de sinonímia, hibridizações e de complexos de espécies no gênero (Pintaud, 2008; Lorenzi et al., 2010; Baker e Dransfield, 2016; Freitas et al., 2016).

Apesar de não ter sido possível separar grupos de espécies dentro do clado *Attalea sensu stricto*, é importante destacar a realização da primeira descrição anatômica do segmento foliar feita para as espécies *A. brasiliensis*, *A. burretiana*, *A. geraensis*, *A. humilis*, *A. pindobassu* e *A. seabrensis*. Concordamos com Alvarado e Jáuregui (2011), que em estudos futuros é preciso verificar se há diferenciação significativa em dados quantitativos da densidade de tricomas e estômatos, tamanho da camada de células de expansão na nervura central, tamanho e quantidade dos feixes vasculares.

Visto a escassez de estudos sobre a anatomia foliar das espécies do gênero, acreditamos que este trabalho preenche lacunas de conhecimento no gênero e incentiva novas pesquisas, como por exemplo, comparar através da anatomia o clado *Attalea sensu stricto* com outros clados pertencentes a *Attalea sensu lato* (Freitas et al., 2016). Acreditamos ainda que a descrição anatômica e resolução de problemas taxonômicos nos complexos de *Attalea* já identificados forneçam dados mais robustos sobre as espécies, uma vez que será estudado um menor número de espécies, mas com amostragem mais abrangente.

5. CONCLUSÃO

Os nossos dados demonstraram que caracteres morfológicos do segmento foliar, como formatos da nervura e do bordo, apesar de não terem sido diagnósticos em nosso trabalho, merecem maior atenção. Assim, como os caracteres anatômicos: forma de deposição cuticular, número de camadas dos componentes celulares (epiderme, hipoderme e parênquima clorofiliano), tipos estomáticos, continuidade da hipoderme, presença de células em expansão no bordo e tamanho dos cordões de fibra, que também não foram considerados diagnósticos.

Até o momento, foi reconhecido como caráter diagnóstico entre as espécies do clado *Attalea sensu stricto* o feixe vascular terciário envolvido por bainha espessa de fibras vasculares na face abaxial do bordo, que formou grupos dentro do clado. Porém esse caráter além de não ter sido destacado como diagnóstico nos outros estudos com *Attalea*, também não segue a proximidade filogenética indicada em trabalhos existentes.

Destaca-se a importância desse trabalho com a realização da primeira descrição anatômica do segmento foliar feita para as espécies *A. brasiliensis*, *A. burretiana*, *A. geraensis*, *A. humilis*, *A. pindobassu* e *A. seabrensis*, ampliando assim o conhecimento da anatomia foliar do gênero *Attalea* e possibilitando novas perspectivas de estudo.

6. REFERÊNCIAS

- ALVARADO, G.; JÁUREGUI, D. 2011. Anatomía Del raquis y la lámina foliar de *Attalea butyracea* (Mutis ex L.F) Wess. Boer y *Attalea maripa* (Aubl.) Mart. (Arecaceae, Arecoideae). **Pittieria**, 35: 71-83.
- ANDERSON, L.C. 1963. Studies on *Petradoria* (Compositae): anatomy, cytology, taxonomy. **Transactions of the Kansas Academy of Science**, 66: 632-684.
- BAKER, W. J.; DRANSFIELD, J. 2016. Beyond Genera Palmarum: progress and prospects in palm systematics. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 182(2): 207-233.
- BARFOD, A. 1988. Leaf anatomy and its taxonomic significance in phytelephantoid palms (Arecaceae). **Nordic Journal of Botany**, 8(4): 341-348.
- BARTHLOTT, W.; NEINHUIS, C.; CUTLER, D.; DITSCH, F.; MEUSEL, I.; THEISEN, I.; WILHELMI, H. 1998. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. **Botanical Journal Of The Linnean Society**, 126(3): 237-260.
- BAYTON, R. P. 2007. A revision of *Borassus* L. (Arecaceae). **Kew Bulletin**, 62(4): 561-585.
- BUKATSCH, F. 1972. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau safranin. **Mikrokosmos**, 61(8): 255 p.
- CHEADLE, V. I.; UHL, N. W. 1948. Types of vascular bundles in the Monocotyledoneae and their relation to the late metaxylem conducting elements. **American Journal of Botany**, 35(8): 486-496.
- DÁVILA, P.; CLARK, L. G. 1990. Scanning Electron Microscopy survey of leaf epidermis of *Sorghastrum* (Poaceae: Andropogoneae). **American Journal of Botany**, 77(4): 499-511.
- DA MATA, L. R. 2016. **Caracterização molecular e anatômica do complexo babaçu**. Dissertação (Mestrado) - Curso de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, 149 p.

- DEFAVERI, A. C. A.; BARROS, C. F.; OLIVEIRA ARRUDA, R. D. C.; SIMAS, N. K.; SATO, A. 2015. *Allagoptera arenaria* (Arecaceae): Leaf anatomy of a palm from the Brazilian shore. **Brittonia**, 67(4), 336-349.
- DRANSFIELD, J.; UHL N.W.; ASMUSSEN C.B.; BAKER W.J.; HARLEY, M.M.; LEWIS, C.E. 2008. **Genera Palmarum – the evolution and classification of palms**. Kew: Royal Botanic Gardens, 732 p.
- FLORA DO BRASIL. 2018. **Arecaceae in Flora do Brasil 2020 em construção**. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: reflora.jbrj.gov.br/reflora/floradobrasil/FB53. Acesso em: jan. 2018.
- FREITAS, C.; MEEROW, A. W.; PINTAUD, J. C.; HENDERSON, A.; NOBLICK, L.; COSTA, F. R.; BARBOSA, C. E.; BARRINGTON, D. 2016. Phylogenetic analysis of *Attalea* (Arecaceae): insights into the historical biogeography of a recently diversified Neotropical plant group. **Botanical Journal of the Linnean Society**, 182(2): 287-302.
- GLASSMAN, S. F. 1972. Systematic studies in the leaf anatomy of palm genus *Syagrus*. **American Journal of Botany**, 59(8): 775-788.
- GLASSMAN, S.F. 1999. **A taxonomic treatment of the palm subtribe Attaleinae (tribe Cocoeae)**. Urbana: University of Illinois Press, v. 59, 440 p.
- GOVAERTS R.; DRANSFIELD, J.; ZONA, S.; HODEL, D.R.; HENDERSON, A. 2018. **World Checklist of Arecaceae**. Royal Botanic Gardens, Kew. Disponível em: wesp.science.kew.org. Acesso em: jan. 2018.
- HENDERSON, A. 1990. Arecaceae. Part I. Introduction and the Iriarteinae. **Flora Neotropica**, 53: 1-100.
- HORN, J.W., FISHER, J.B.; TOMLINSON, P.B.; LEWIS, C.E.; LAUBENGAYER, K. 2009. Evolution of lamina anatomy in the palm family (Arecaceae). **American Journal of Botany**, 96: 1462-1486.
- KRAUS, J.E.; ARDUIN, M. 1997. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica, Rio de Janeiro: Editora da Universidade Federal Rural, 198 p.
- LEITE, K. R. B.; SCATENA, V. L. 2001. Anatomia do segmento foliar de espécies de *Syagrus* Mart (Arecaceae) da Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Sitientibus**, 1 (1): 3-14.

- LORENZI, H.; KAHN, F.; NOBLICK, L.R.; FERREIRA, E. 2010. **Flora Brasileira: Areaceae (Palms)**. Nova Odessa: Instituto Plantarium, 384 p.
- LUQUE, R.; SOUSA, H. C.; KRAUS, J. E. 1996. Métodos de coloração de Roeser (1972), visando a substituição do azul de astra pelo azul de alcião 8GS ou 8GX. **Acta Botânica Brasílica**, 10(2): 199-212.
- MARTINS, R. C. 2012. **A família Areaceae (Palmae) no estado de Goiás: florística e etnobotânica**. Tese (Doutorado) - Curso de Ciências Biológicas, Departamento de Botânica, Universidade de Brasília, Brasília, 292 p.
- MEEROW, A.W.; NOBLICK, L.; BORRONE, J.W.; COUVREUR, T.L.; MAUROHERRERA, M.; HAHN, W.J.; KUHN, D.N.; NAKAMURA, K.; OLEAS, N.H.; SCHNELL, R.J. 2009. Phylogenetic analysis of seven WRKY genes across the palm subtribe Attaleinae (Areaceae) identifies *Syagrus* as sister group of the coconut. **PLoS ONE**, 4: e7353.
- MEEROW, A.W.; NOBLICK, L.; SALAS-LEIVA, D.E.; SANCHEZ, V.; FRANCISCO-ORTEGA, J.; JESTROW, B.; NAKAMURA, K. 2014. Phylogeny and historical biogeography of the cocosoid palms (Areaceae, Arecoideae, Cocoseae) inferred from sequences of six WRKY gene family loci. **Cladistics**, 31: 1-26.
- MILLÁN, B.; KAHN, F. 2010. Characterization of leaf anatomy in species of *Astrocaryum* and *Hexopetion* (Areaceae). **Revista Peruana de Biología**, 17(1): 81-94.
- NOBLICK, L. R. 1993. The morphology and taxonomy of the Areaceae (Palmae). **Acta Horticulturae 360: I International Symposium on Ornamental Palms**, 19-26.
- NOBLICK, L. R. 2013. Leaflet anatomy verifies relationships within *Syagrus* (Areaceae) and aids in identification. **PhytoKeys**, 26: 75–99.
- NOBLICK, L. R. 2017. Key to *Syagrus* identification using leaflet margin anatomy: Supplement to “A revision of *Syagrus* (Areaceae)”. **PhytoKeys**, 81: 19-43.
- NOBLICK, L. R.; HAHN, W.; GRIFFITH, M. P. 2013. Structural cladistic study of Cocoseae, subtribe Attaleinae (Areaceae): Evaluating taxonomic limits in Attaleinae and the neotropical genus *Syagrus*. **Brittonia**, 65 (2): 232–261.

- NORAINI, T.; RUZI, A. R.; NURNIDA, M. K.; HAJAR, N. R. 2012. Systematic significance of leaf anatomy in *Johannesteijsmannia* H. E. Moore (Arecaceae). **Pertanika Journal of Tropical Agricultural Science**, 35(2): 223 – 235.
- PAIVA, J. G. A.; FANK-DE-CARVALHO, S. M.; MAGALHÃES, M. P.; GRACIANO-RIBEIRO, D. 2006. Verniz vitral incolor 500®: uma alternativa de meio de montagem economicamente viável. **Acta Botânica Brasileira**, 20(2): 257-264.
- PASSOS, M. A. B.; MENDONÇA, M. D. 2006. Epiderme dos segmentos foliares de *Mauritia flexuosa* L. f. (Arecaceae) em três fases de desenvolvimento. **Acta Amazônica**, 36(4): 431-436.
- PINEDO, A. S.; MARTINS, R. C.; OLIVEIRA, R. C.; GOMES, S. M. 2016. Leaf anatomy in *Allagoptera* (Arecaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, 182(2): 361–375.
- PINTAUD, J. C. 2008. An overview of the taxonomy of *Attalea* (Arecaceae). **Revista Peruana de Biología**, 15(1): 55-63.
- PINTAUD, J. C.; BAKER, W. 2008. A revision of the palm genera (Arecaceae) of New Caledonia. **Kew Bulletin**, 63: 61–73.
- PURVIS, M. J.; COLLIER, D. C.; WALLS, D. 1964. **Laboratory techniques in botany**. Londres: Butterwoths, 371 p.
- QGIS Development Team. 2018. **QGIS Geographic Information System**. Open Source Geospatial Foundation Project. Disponível em: <http://qgis.osgeo.org>. Acesso em: fev. 2018.
- SANT'ANNA-SANTOS, B. F.; CARVALHO JÚNIOR, W. G. O.; AMARAL, V. B. 2015. *Butia capitata* (Mart.) Becc. lamina anatomy as a tool for taxonomic distinction from *B. odorata* (Barb. Rodr.) Noblick comb. nov (Arecaceae). **Anais da Academia Brasileira de Ciências**, 87(1): 71-81.
- SILVA, R. J. F.; POTIGUARA, R. C. V. 2008. Aplicações taxonômicas da anatomia foliar de espécies amazônicas de *Oenocarpus* Mart. (Arecaceae). **Acta Botânica Brasileira**, 22 (4): 999-1014.
- SKOV, F.; BALSLEV, H. 1989. A revision of *Hyospathe* (Arecaceae). **Nordic Journal of Botany**, 9: 189-202.

THIERS, B. 2018. **Index Herbariorum: A global directory of public herbaria and associated staff**. New York Botanical Garden's Virtual Herbarium. Disponível em: <http://sweetgum.nybg.org/science/ih/>. Acesso em: jan. 2018.

TOMLINSON, P.B. 1961. **Anatomy of the Monocotyledons – II Palmae**. Oxford University Press, 453 p.

TOMLINSON, P.B.; HORN J.W.; FISHER, J.B. 2011. **The anatomy of palms**. Oxford: Oxford University Press, 251 p.

ZONA, S. 1990. A Monograph of *Sabal* (Arecaceae: Coryphoideae). **Aliso: A Journal of Systematic and Evolutionary Botany**, 12(4): 583-666.