

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a)
autor(a), o texto completo desta tese
será disponibilizado somente a partir
de 28/02/2022.

DESCRIÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA FOLIAR DE *Jacaranda* Juss. (BIGNONIACEAE): UMA ABORDAGEM COMPARATIVA DOS TRICOMAS FOLIARES E FLORAIS

DAIANE MAIA DE OLIVEIRA

Tese apresentada ao Instituto de Biotecnologia,
Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção do
Título de Doutor no Programa de Pós-Graduação
em Ciências Biológicas (Botânica), Área de
concentração: Morfologia e Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU – SP
2020**

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"Julio de Mesquita Filho"
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU

DESCRIÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA FOLIAR DE
Jacaranda Juss. (BIGNONIACEAE): UMA ABORDAGEM
COMPARATIVA DOS TRICOMAS FOLIARES E FLORAIS.

DAIANE MAIA DE OLIVEIRA

ORIENTADORA

DR^a SILVIA RODRIGUES MACHADO

CO-ORIENTADORA:

DR^a ELZA MARIA GUIMARÃES SANTOS

Tese apresentada ao Instituto de Biotecnologia,
Campus de Botucatu, UNESP, para obtenção
do Título de Doutor no Programa de Pós-
Graduação em Ciências Biológicas (Botânica),
Área de concentração: Morfologia e
Diversidade Vegetal.

**BOTUCATU - SP
2020**

O48d

Oliveira, Daiane Maia de

DESCRIÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA FOLIAR DE *Jacaranda*
Juss. (BIGNONIACEAE): UMA ABORDAGEM COMPARATIVA DOS
TRICOMAS FOLIARES E FLORAIS. / Daiane Maia de Oliveira. --
Botucatu, 2020

71 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (Unesp), Instituto de
Biotecnologia, Botucatu

Orientadora: Silvia Rodrigues Machado

Coorientadora: Elza Maria Guimarães Santos

1. Botânica. 2. Anatomia vegetal. 3. Estruturas secretoras. 4. Bignoniaceae.

5. *Jacaranda*. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca do Instituto de Biotecnologia,
Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DE DAIANE MAIA DE OLIVEIRA, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA), DO INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS - CÂMPUS DE BOTUCATU.

Aos 28 dias do mês de fevereiro do ano de 2020, às 08:00 horas, no(a) Herbário do IBB, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Profa. Dra. SILVIA RODRIGUES MACHADO - Orientador(a) do(a) Departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP, Profa. Dra. BÁRBARA DE SÁ HAIAD do(a) Departamento de Botânica / Museu Nacional - UFRJ (por meio de parecer circunstanciado), Profa. Dra. TATIANE MARIA RODRIGUES do(a) Departamento de Bioestatística, Biologia Vegetal, Parasitologia e Zoologia / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP, Profa. Dra. ROSANA FARIAS SINGER do(a) Jardim Botânico / Fundação Zoobotânica de Porto Alegre (por meio de parecer circunstanciado), Profa. Dra. SIMONE DE PÁDUA TEIXEIRA do(a) Departamento de Ciências Farmacêuticas / FCFRP/USP - Ribeirão Preto/SP, sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da TESE DE DOUTORADO de DAIANE MAIA DE OLIVEIRA, intitulada **CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DE ESTRUTURAS SECRETORAS FOLIARES E FLORAIS DE Jacaranda Juss. (BIGNONIACEAE)**. Após a exposição, a discente foi arguida oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final: _____

APROVADA. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.

Profa. Dra. SILVIA RODRIGUES MACHADO

Profa. Dra. BÁRBARA DE SÁ HAIAD

Profa. Dra. TATIANE MARIA RODRIGUES

Profa. Dra. ROSANA FARIAS SINGER

Profa. Dra. SIMONE DE PÁDUA TEIXEIRA

Dedico:

Ao meu grande e poderoso Deus por mais essa conquista!

A minha mãe e ao meu pai pelo apoio incondicional!

Às minhas orientadoras e a todas as Mulheres na Ciência!

Sou grata:

A DEUS, companhia e força constante em todos os momentos.

À CAPES - O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001.

À UNESP/IBB/ PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO (Botânica), pela oportunidade, infraestrutura de qualidade, professores e funcionários qualificados.

À ORIENTADORA, Dr^a Silvia Rodrigues Machado, posso com certeza dizer: A MELHOR Orientadora do mundo, um grande exemplo de profissionalismo, dedicação e paixão pela Botânica, será sempre um modelo a ser seguido, por mim e por todas as mulheres na ciência. Grata pelos ensinamentos não só científicos, mas também da vida.

À co-ORIENTADORA, Dr^a Elza Guimaraes pelo carinho dedicação. Com sua simpatia, seu jeitinho meigo e imensa sabedoria me estimulou e me guiou no mundo da ecologia das interações das plantas com os animais, sou grata por me mostrar o lado humano de ser professora e orientadora. Grata pelo aconchego e segurança encontrados em cada conversa e, sobretudo pela inestimável amizade.

AOS MEUS PAIS, IRMÃO E CUNHADA – Paulo, Delvina, Ualiston e Mirtes – “Ohana quer dizer família. Família quer dizer nunca abandonar ou esquecer.” Vocês me deram a vida e me dão forças todos os dias para continuar. Meus sonhos e planos são compartilhados com todos vocês, e portanto minha vitória é coletiva, esse trabalho também é de vocês, também é por vocês. Talvez Dona Vina mereça mais um “cadinho” que o resto, várias noites em claro, auxílio físico e psicológico em plantões incansáveis. Obrigada por serem meu porto seguro, meu alicerce, em quem eu sei que posso contar 1001%.

A FAMÍLIA SILVA – Janaína, Samuel, Diovana e Juninho – que me adotaram como parte ativa da família, obrigada por cada momento compartilhado durante esses anos de estudos em São Paulo. Obrigada pelo incentivo, pela presença, pela amizade, pelas viagens, pelas comidinhas gostosas, pelo aconchego físico e emocional em vosso lar. Amo muito cada um de vocês.

AO MEU BEM (Milson Lima) que mesmo caindo de paraquedas no último ano dessa aventura, se fez presente e paciente frente a todas alterações de humor decorrente dessa etapa estressante do projeto.

AOS COLEGAS DO LaPAV (Lab. de Pesquisas em Anatomia Vegetal) - E DO LAB. DE ECOLOGIA E EVOLUÇÃO DAS. INTERAÇÕES PLANTA-ANIMAL, grata por estarem sempre presente, e disponíveis a me ajudar.

AOS FUNCIONÁRIOS E COLABORADORES, principalmente na pessoa da Helena, Ynara e Marcelo. Obrigada pelas conversas e risadas, pelas companhias durante os plantões noturnos, vocês contribuíram para que esse trabalho fosse finalizado com excelência.

E AOS AMIGOS, que diretamente ou indiretamente contribuíram nessa jornada, seja pessoalmente ou por meio virtual, o meu mais sincero Muito Obrigada!

*Aquele que traz à existência as coisas que não existem (Rom 4:17),
e antes de todas as coisas, nele tudo subsiste (Col 1:17).*

SUMÁRIO

Resumo Geral.....	09
Abstract.....	10
Introdução Geral.....	11
Referências.....	15
Capítulo I: LEAF MORPHOLOGY AND LEAFLET MICROMORPHOLOGY AND ANATOMY OF <i>Jacaranda</i> Juss. (Jacarandaeae, Bignoniaceae) AND THEIR SYSTEMATIC AND ECOLOGICAL IMPLICATIONS	19
Abstract.....	20
Introduction.....	21
Material and Methods.....	22
Results.....	25
Discussion.....	29
References.....	42
Capítulo II. CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DE TRICOMAS GLANDULARES DE <i>Jacaranda</i> Juss. (Bignoniaceae).	46
Resumo.....	47
Abstrat.....	48
Introdução.....	49
Material e Métodos.....	50
Resultados.....	51
Discussão.....	69
Referências Bibliográficas.....	67
Considerações Finais.....	71

RESUMO GERAL

Oliveira, D.M. **DESCRIÇÃO ANATÔMICA E HISTOQUÍMICA FOLIAR DE *Jacaranda* Juss. (BIGNONIACEAE): UMA ABORDAGEM COMPARATIVA DOS TRICOMAS FOLIARES E FLORAIS.** 2020. TESE – Instituto de Biotecnologia de Botucatu, Universidade Estadual de São Paulo “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, São Paulo.

O gênero *Jacaranda* Juss. (Bignoniaceae), um representante da tribo Jacarandae, é constituído por 47 espécies, das quais 39 são endêmicas para o Brasil. Este gênero se destaca dos demais gêneros de Bignoniaceae principalmente por apresentar estaminódio alongado glandular e forte potencial etnobotânico e fitoquímico em várias espécies ocorrentes no Brasil. Estruturas secretoras são sítios de produção de substâncias bioativas, estudos sobre distribuição, morfologia e organização anatômica e sua composição química podem contribuir para conhecimento de *Jacaranda* no âmbito biológico, químico e farmacológico. Neste contexto, o objetivo deste estudo foi realizar uma descrição anatômica foliar de 24 espécies de *Jacaranda* ressaltando características capazes de agrupar espécies e comparar com ambientes de ocorrência e evidenciar características diagnósticas para as espécies. Dentre elas, também foi objetivo desse estudo, realizar uma prospecção das estruturas secretoras foliares e florais em seis espécies associando o morfotipo das glândulas com sua localização, organização anatômica e as principais classes de compostos produzidos. Para isso, usamos técnicas rotineiras para o processamento de material herborizado e material coletado fresco para estudos anatômicos, micromorfológicos de superfície, histoquímicos e análises de agrupamento. Características morfológicas e anatômicas foliares, tais como, o tamanho, forma, tipo da margem e textura dos foliólulos, assim como a estrutura da ala e do bordo, bem como o tipo de aparelho estomático, morfologia de tricomas, ornamentação cuticular, presença e arranjo de fibras do esclerênquima, presença de colênquima na nervura principal, tipo de mesofilo e forma do sistema vascular da nervura mediana, quando utilizadas em conjunto, podem ser de importância diagnóstica para algumas espécies. A análise de agrupamento distribuiu as espécies estudadas em cinco grupos, sendo dois com maior representatividade (onze e oito espécies) apresentando distribuição geográfica e características muito próximas com relação ao espessamento de parede, cutícula e parênquima paliádico; um grupo menor, com três espécies, em que a principal característica responsável pelo agrupamento foi a cutícula na face abaxial ser mais espessa, e por fim, dois grupos compostos por espécies isoladas, que se distanciaram dos demais, um devido ao maior espessamento da cutícula em ambas as superfícies foliares e, o outro, pelo maior espessamento da cutícula na face abaxial e maior espessura do parênquima paliádico. Foram descritos cinco morfotipos de tricomas glandulares: estipitado, capitado, peltado, cupuliforme e pateliforme. Terpenos, lipídios totais e proteínas totais foram as principais classes de metabólitos presentes nos tricomas glandulares, independentemente da localização dos mesmos. Grande parte das espécies tiveram suas características anatômicas foliares e prospecção dos tricomas glandulares descritas pela primeira vez nesse trabalho, contribuindo com informações para estudos futuros sobre a evolução das características foliares, dos tricomas no gênero e as interações das secreções com animais visitantes. Tais informações, quando combinadas com dados de genética, ecologia e taxonomia, entre outros, poderão contribuir com estudos futuros sobre farmacologia, biologia reprodutiva e filogenia de *Jacaranda*. Ademais, o conhecimento aprofundado das estruturas secretoras de *Jacaranda* traz a possibilidade de desenvolver novas tecnologias para a exploração do potencial farmacológico e uso sustentável de suas espécies.

Palavras chave: Anatomia, Bignoniaceae, tricoma glandular, secreção.

ABSTRACT

Oliveira, D.M. **ANATOMIC AND FOLIAR HISTOCHEMICAL DESCRIPTION OF *Jacaranda* Juss. (BIGNONIACEAE): A COMPARATIVE APPROACH TO FOLIAR AND FLORAL TRICHOMES. 2020.** DOCTORAL THESIS - Institute of Biosciences of Botucatu, State University of São Paulo "Júlio de Mesquita Filho", Botucatu, São Paulo.

The genus *Jacaranda* Juss. (Bignoniaceae), a representative of the Jacarandaeae tribe, consists of 47 species, 39 of which are endemic to Brazil. This genus stands out from the other genera of Bignoniaceae mainly for presenting elongated glandular staminode and strong ethnobotanical and phytochemical potential in several species occurring in Brazil. Secretory structures are sites of production of bioactive substances, studies on distribution, morphology and anatomical organization and their chemical composition can contribute to *Jacaranda* knowledge in the biological, chemical and pharmacological fields. In this context, the objective of this study was to perform a leaf anatomical description of 24 species of *Jacaranda* highlighting characteristics capable of grouping species and comparing with occurrence environments and highlighting diagnostic characteristics for the species. Among them, it was also the aim of this study, to prospect for leaf and floral secretory structures in six species associating the gland morphotype with its location, anatomical organization and the main classes of compounds produced. For this, we use routine techniques for the processing of herborized material and fresh collected material for anatomical, surface micromorphological, histochemical and cluster analysis studies. Leaf morphological and anatomical characteristics, such as the size, shape, type of margin and texture of the leaflets, as well as the structure of the wing and edge, as well as the type of stomatal system, trichome morphology, cuticular ornamentation, presence and arrangement sclerenchyma fibers, presence of collenchyma in the main vein, type of mesophyll and shape of the vascular system of the median vein, when used together, may be of diagnostic importance for some species. The cluster analysis distributed the species studied in five groups, two with greater representativeness (eleven and eight species) presenting geographic distribution and very close characteristics in relation to wall thickness, cuticle and palisade parenchyma; a smaller group, with three species, in which the main characteristic responsible for the grouping was the thicker cuticle on the abaxial face, and finally, two groups composed of isolated species, which distanced themselves from the others, one due to the greater thickening of the cuticle on both leaf surfaces and, the other, due to the greater thickening of the cuticle on the abaxial face and greater thickness of the palisade parenchyma. Five morphotypes of glandular trichomes have been described: stipulated, capitulated, pelted, cupuliform and patelliform. Terpenes, total lipids and total proteins were the main classes of metabolites present in glandular trichomes, regardless of their location. Most of the species had their leaf anatomical characteristics and prospecting for glandular trichomes described for the first time in this work, contributing with information for future studies on the evolution of leaf characteristics, trichomes in the genus and the interactions of secretions with visiting animals. Such information, when combined with data on genetics, ecology and taxonomy, among others, may contribute to future studies on *Jacaranda* pharmacology, reproductive biology and phylogeny. In addition, the in-depth knowledge of *Jacaranda* secretory structures brings the possibility of developing new technologies for the exploration of the pharmacological potential and sustainable use of its species.

Keywords: Anatomy, Bignoniaceae, glandular trichome, secretion.

INTRODUÇÃO GERAL

Bignoniaceae é uma família de plantas pantropical, predominantemente neotropical, inclui aproximadamente 82 gêneros e 840 espécies de árvores, lianas e arbustos (Gentry 1980; Judd et al. 1999; Zuntini & Lohmann 2016; Olmstead et al. 2009; Lohmann & Ulloa 2019; Rasgsac et al. 2019).

O Brasil aporta a maior diversidade de espécies da família Bignoniaceae com 33 gêneros e 413 espécies, sendo que dessas, 199 espécies são endêmicas (Olmstead et al. 2009; Alcantara & Lohmann 2010) e ocorrem em florestas úmidas, ou secas, em áreas abertas ou afloramentos rochosos (Lohmann 2004). Suas espécies são facilmente reconhecidas pelo porte lenhoso, folhas opostas, compostas, flores hermafroditas e gamopétalas, com quatro estames férteis e a presença de um estaminódio, podendo ser alongado ou reduzido (Lohmann & Ulloa 2019; Olmstead et al. 2009). Atualmente, Bignoniaceae possui seis tribos monofiléticas (Bignonieae, Catalpeae, Jacarandaeae, Oroxyleae, Tecomeae e Tourrettieae) e dois clados denominados informalmente de aliança Tabebuia e clado Paleotropical (Olmstead et al. 2009). Aliança Tabebuia (14 gêneros e 147 espécies) e a tribo Jacarandaeae (2 gêneros e 50 espécies) são os maiores clados de árvores e arbustos da família (Lohmann & Ulloa 2019).

A tribo Jacarandaeae possui 50 espécies de árvores e arbustos, inclui os gêneros *Digomphia* Benth e *Jacaranda* Juss. distribuídos da Guatemala à Argentina (Olmstead et al. 2009) sendo que destas, 39 são endêmicas do Brasil (Alcantara & Lohmann 2010; Olmstead et al. 2009). Análises filogenéticas moleculares indicaram que Jacarandaeae é a primeira linhagem a se diferenciar da família, sendo irmã das demais Bignoniaceae (Spangler & Olmstead 1999; Olmstead et al. 2009). Recentemente, um estudo filogenético realizado por Ragsac et al. (2019), subdividiu o gênero *Jacaranda* em quatro seções: (1) *Jacaranda* seção *Nematopogon*, consiste em três espécies do gênero *Digomphia* e distingue-se morfologicamente do resto do gênero pela presença de estaminódios com ápices profundamente divididos e cálices espatáceos; (2) *Jacaranda* seção *Copaia* compreende apenas de *J. copaia* (Aubl.) D.Don. sustentada pela distribuição da espécie e morfologia intermediária entre as seção *Jacaranda* e seção *Dilobos* como por exemplo os a madeira apresenta raios multiseriados e homocelulares, nas floras as anteras são monotecas e cálices cupuliformes; (3) *Jacaranda* seção *Jacaranda cuja espécies apresentam* combinação de anteras monotecas e um cálice campanulado, às vezes profundamente lobulado e (4) *Jacaranda* seção *Dilobos* a maior seção cujas espécies compartilham a presença de anteras ditecas, estaminódio indiviso e cálices cupulares e persistentes.

O gênero *Jacaranda* é caracterizado por apresentar espécies de vários hábitos, possuindo desde grandes árvores, arbustos e subarbustos com espécies xilopodíferas ou não

(Morawetz 1982; Gentry 1992; Farias 2000; Sampaio 2010). Morfologicamente são espécies que apresentam folhas opostas geralmente bipinadas, por vezes pinadas e raramente simples (Lohmann & Pirani 1996); flores com cálice amplamente campanulado a cupular, truncado a profundamente partido, geralmente 5-denticulado, e corola tubular-campanulada ou infundibuliforme, variando da cor violeta ao lilás e de magenta até púrpura; as anteras são bitecas, divaricadas com as duas tecas bem desenvolvidas (*Jacaranda* secção *Dilobos*) ou com uma das tecas reduzida (*Jacaranda* secção *Monolobos*) [Rasgsac et al. 2019] o estaminódio é alongado, acima dos estames, é conspicuo, colorido, com tricomas glandulosos; o ovário bicarpelar e bilocular é súpero, geralmente achatado, sendo base para o disco nectarífero, que se apresenta na forma elipsoide ou aneliforme; o fruto é capsular, oblongo a arredondado, glabro, perpendicularmente comprimido em direção ao septo; as valvas são glabras ou lepidotas, coriáceas a lenhosas, podendo as margens serem onduladas ou não; as sementes são finas, aladas, membranáceas, hialinas ou ligeiramente castanhas (Gentry 1992; Farias 2000; Olmstead et al. 2009).

Considerando que nos últimos anos aumentaram os estudos para o gênero *Jacaranda*, inclusive taxonômicos e filogenéticos (Spangler & Olmstead 1999; Olmstead et al. 2009; Rasgsac et al. 2019), ainda existe o fato da semelhança morfológica entre algumas espécies de *Jacaranda* serem evidente tanto nos caracteres vegetativos quanto reprodutivos, o que dificulta a delimitação específica (Morawetz 1982; Gentry 1992; Lohmann & Pirani 1996; Farias-Singer 2007). Para melhor compreensão do grupo, é necessário estudos combinados das estruturas vegetativas, reprodutivas (Farias 2000) e por vezes o local de ocorrência (Gentry 1992).

A anatomia foliar pode servir como um indicador seguro para a identificação de espécies (Metcalf & Chalk 1950; Stace 1965), e pode ajudar a entender os processos fisiológicos e adaptativos das plantas, especialmente em ambientes em mudança (Lindorf 1997; Hlwatika & Bhat 2002; Herrera et al. 2009). Segundo Carlquist (1961), diferenças em relação a algumas características anatômicas das folhas, por exemplo, a altura das células epidérmicas e a profundidade dos estômatos podem ser causadas pela pressão ambiental e resultar da adaptação das espécies às variações climáticas. Em toda a família Bignoniaceae, os caracteres anatômicos foliares significativos para a delimitação das espécies incluem estriação cuticular, tipos de estômatos e tricomas, presença de pregas peristomais, tipo de sinuosidade das paredes epidérmicas, presença de idioblastos, esclerênquima e fibras no mesofilo, presença de hipoderme e colênquima (Ogundipe & Wujek 2004; Pereira & Mansano 2008; Silva et al. 2009; Gonzalez 2013) no entanto, faltam estudos anatômicos foliares do gênero *Jacaranda*. Através de métodos histoquímicos é possível localizar diferentes substâncias nos estratos teciduais com base em reações químicas específicas, ou em interações macromoleculares de alta afinidade

(Jensen 1962; Pearse 1980). As reações histoquímicas também são promovidas com o objetivo de caracterizar classes gerais de metabólitos primários e secundários auxiliares na identificação das estruturas anatômicas de plantas com interesse farmacológico (Farias 2000).

Os representantes de Bignoniaceae apresentam uma notável diversidade de estruturas secretoras presentes em órgãos vegetativos e reprodutivos (Metcalf & Chalk 1979; Rivera 2000), sendo os tricomas glandulares as estruturas secretoras mais estudadas e seus morfotipos reportados para 21 gêneros (Seibert 1948; Mehra & Kulkarni 1989; Machado et al. 1995, 2006; Mauro et al. 2007; Guimarães et al. 2008; Martins et al. 2008; Zatta et al. 2009; Gonzalez 2013; Nogueira et al. 2013; Ugbabe et al. 2014; Fróes et al. 2015). Estruturas secretoras nos vegetais compreendem desde células isoladas (idioblastos secretores) ou estruturas multicelulares (tricomas glandulares) envolvidas na produção de substâncias específicas, muitas delas com atividades biológica, farmacológica e medicinal (Fahn 1979; Gachet & Schuhly 2009; Castro & Machado 2012). A origem ontogenética, localização (na superfície da planta ou embutida nos tecidos), formato e organização anatômica incluindo a presença ou ausência de vascularização são critérios utilizados para classificar determinada estrutura secretora, bem como, para a caracterização de diferentes taxa (Fahn 1979; Evert 2006).

As principais estruturas secretoras descritas para *Jacaranda* são os tricomas glandulares, osmóforos e os nectários (florais e extraflorais), cuja morfologia e distribuição são extremamente variáveis no corpo vegetal. Suas secreções têm sido relacionadas com atração, defesa e comunicação química (Pichersky & Gershenzon 2002; Nishida 2002; Possobom et al. 2015). De um modo geral, compostos químicos secretados pelos tricomas glandulares possuem atividade biológica diversa, possivelmente como resultado de co-adaptação de plantas e patógenos, herbívoros, polinizadores e outros organismos.

As espécies deste gênero também apresentam uma variedade de usos, especialmente na farmacologia e etnobotânica, pelo potencial biológico, químico e ecológico (Gentry & Morawetz 1992; Gachet & Schuhly 2009). Apesar do potencial farmacológico de *Jacaranda*, como amplamente ressaltado na revisão de Gachet & Schuhly (2009) e da importância dos tricomas glandulares como fonte de substâncias biologicamente ativas (Roschina & Roshchina 1993), estudos associando diversidade morfoanatômica com distribuição topológica e natureza química da secreção ainda são escassos em representantes de *Jacaranda*. Sabe-se porém que o gênero possui atividades antidepressivas, antioxidantes, antimicrobianas, anticancerígenas, anti-leishmanias, antiprotozoárias e anti-hipertrigliceridêmicas, podendo ser explorado como fonte potencial de produtos farmacêuticos à base de plantas (Mostafa et al. 2014).

Sendo assim, a presente Tese teve por objetivo principal, realizar uma descrição anatômica foliar de 24 espécies de *Jacaranda* ressaltando características capazes de agrupar espécies e comparar com ambientes de ocorrência e evidenciar características diagnósticas para as espécies. Dentre elas, também foi objetivo desse estudo, realizar uma prospecção das estruturas secretoras foliares e florais em seis espécies associando o morfotipo das glândulas com sua localização, organização anatômica e as principais classes de compostos produzidos.

A presente tese é composta por dois capítulos com os seguintes títulos:

I: LEAF MORPHOLOGY AND LEAFLET MICROMORPHOLOGY AND ANATOMY OF *Jacaranda* Juss. (Jacarandaeae, Bignoniaceae) AND THEIR SYSTEMATIC AND ECOLOGICAL IMPLICATIONS. [**Submetido até a data da defesa para a revista “*Plant Systematics and Evolution*”, qualis: B1/A3, fator de impacto: 1,34**]

II: CARACTERIZAÇÃO MORFOANATÔMICA E HISTOQUÍMICA DE TRICOMAS GLANDULARES DE *Jacaranda* Juss. (Bignoniaceae). [**Em processo de escolha de periódico.**]

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alcantara S, Lohmann LG (2010). Evolution of floral morphology and pollination system in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *American Journal of Botany*, United States, v. 97, p. 782-796.
- Carlquist S (1961). *Comparative plant anatomy. A Guide to Taxonomic and Evolutionary*. Holt, Rinehart and Winston (New York) At Jodrell Lab.
- Castro MM, Machado SR (2012). Células e Tecidos secretores. In: Apazzato-da-Glória, B, Carmello-Guerreiro, SM. (eds). *Anatomia Vegetal*. 3th edn. Viçosa, UFV, pp 179-203.
- Evert RF (2013). *Anatomia das Plantas de Esau*. Trad. Carmen Regina Marcati. Blücher, São Paulo
- Fahn A (1979). *Secretory tissues in plants*. Academic Press Inc., London.
- Farias R. Fitogeografia dos gêneros *Jacaranda* Juss. e *Tabebuia* Gomes ex DC. no bioma Cerrado. 2000. Dissertação (Mestrado em) - Instituto de Biologia da UnB, Universidade de Brasília, Brasília, Distrito Federal.
- Farias-Singer RF (2007). Estudos ontogenéticos de flor e fruto em espécies de Bignoniaceae com ênfase na taxonomia. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas – SP, Brasil.
- Fróes FFPDC, Gama TDSS, Feio AC, Demarco D (2015). Estrutura e distribuição de tricomas glandulares em três espécies de Bignoniaceae. *Acta Amazonica*, Manaus, v. 45, n. 4, p. 347-354.
- Gachet MS, Schühly W (2009). *Jacaranda* - an ethnopharmacological and phytochemical review. *Journal of Ethnopharmacology*, South Africa, v. 121, p. 14-27.
- Gentry AH (1980). Anti-pollinators for mass flowering plants? *Biotropica*, v. 10, n. 1, p. 68-69.
- Gentry AH (1992). Bignoniaceae. *Flora Neotropica*, Monographs. part II. Missouri Botanical Garden, v. 25, n. 2, p. 51-105.
- Gonzalez AM (2013). Indumento, nectarios extraflorales y anatomía foliar en Bignoniáceas de la Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, Caba, v. 48, p. 221-245.
- Guimarães E, Di Stasi LC, Maimoni-Rodella RCS (2008). Pollination biology of *Jacaranda oxyphylla* with an emphasis on staminode function. *Annals of Botany*, United Kingdom, v. 102, p. 699-711.

- Herrera A, Escala M, Rengifo E (2009). Leaf anatomy changes related to physiological adaptations to flooding in Amazonian tree species. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, Rio de Janeiro, v. 21, n. 4, p. 301-308.
- Hlwatika CNM, Bhat RB (2002). An ecological interpretation of the difference in leaf anatomy and its plasticity in contrasting tree species in Orange Kloof, Table Mountain, South Africa. *Annals of Botany, United Kingdom*, v. 89, p. 109-114.
- Jensen WA (1962). *Botanical histochemistry: principles and practice*. San Francisco, CA. Freeman Press
- Judd WS, Campbell CS, Kellogg EA, Stevens PF (1999). *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland, v. 25, p. 215-216.
- Lindorf H (1997). Wood and leaf anatomy in *Sessea corymbiflora* from an ecological perspective. *International Association of Wood Anatomists, Netherlands*, v. 18, n. 2, p. 157-168
- Lohmann LG (2004). Bignoniaceae. In *Flowering Plants of the Neotropics* (N. Smith, S.A. Mori, A. Henderson, D. Wm. Stevenson & S. Heald, eds.) Princeton University Press, Princeton, p. 51-53
- Lohmann LG, Pirani JR (1996). Tecomeae (Bignoniaceae) da Cadeia do Espinhaço, Minas Gerais e Bahia, Brasil. *Acta Botanica Brasilica, Mato Grosso*, v. 10, p. 103-138.
- Lohmann LG, Ulloa C (2019). Bignoniaceae em: iPlants Prototype Checklist. Disponível em: <http://www.iplants.org>, acessado em 03 de outubro de 2019
- Machado SR, Gregório EA, Guimarães E (2006). Ovary peltate trichomes of *Zeyheria montana* (Bignoniaceae): developmental ultrastructure and secretion in relation to function. *Annals of Botany, United Kingdom*, v. 97, p. 357-369.
- Machado SR, DP Barreiro, JF Rocha, TM Rodrigues (2012). Dendroid colleters on vegetative and reproductive apices in *Alibertia sessilis* (Rubiaceae) differ in ultrastructure and secretion. *Flora, Germany*, v. 207, p. 868– 877.
- Machado SR, Gregório EA, Guerreiro SMC (1995). Ultrastructural aspects of the peltate glandular trichomes of the gynoecium in *Zeyheria digitalis* (Vell.) Hoehne (Bignoniaceae). *Revista Brasileira de Botânica, São Paulo*, v.18, p. 197-205.
- Martins MBG, Castro AA, Cavalheiro AJ (2008). Caracterização anatômica e química de folhas de *Jacaranda puberula* (Bignoniaceae) presente na Mata Atlântica. *Revista Brasileira de Farmacognosia, Curitiba*, v. 18, p. 600-607.
- Mauro C, Pereira MAS, Silva CDP, Missima J, Ohnuki T, Rinaldi RB (2007). Estudo anatômico das espécies de cerrado *Anemopaegma arvense* (Vell.) Stehlé ex de Souza (catuaba),

- Zeyheria montana* Mart.(bolsa-de-pastor) e *Jacaranda decurrens* Chamisso (caroba)-
Bignoniaceae. Revista Brasileira de Farmacognosia, Curitiba, v 17, p. 262-265.
- Mehra KR, Kulkarni AR. (1989). Floral trichomes in some members of Bignoniaceae. Indian
Academy of Sciences (Plant Sciences), v. 99, p. 97-105.
- Metcalf CR, Chalk L (1950). Anatomy of the dicotyledons leaves, stem and wood in relation
to taxonomy with notes on economic uses. 1 ed., 2 v., Clarendon Press, Oxford.
- Metcalf CR, Chalk L (1979). Anatomy of the dicotyledons; systematic anatomy of leaf and
stem, with a brief history of the subject. 2nd ed., v.1, Clarendon Press, Oxford.
- Morawetz W (1982). Morphologisch-ökologische Differenzierung, Biologie, Systematik und
Evolution der neotropischen Gattung *Jacaranda* (Bignoniaceae). Österr. Akad. Wiss.
Math - Naturwiss. Denkschr, v. 123, p. 1-184.
- Mostafa NM, Eldahshan OA, Singab ANB (2014). The genus *Jacaranda* (Bignoniaceae): an
updated review. Pharmacognosy Communications, v. 4, n. 3, p. 31-39.
- Nishida R (2002). Sequestration of defensive substances from plants by Lepidoptera. Annual
Review of Entomology, Palo Alto-USA, v. 47, p. 57-92.
- Nogueira A, Ottra JHLE, Guimarães E, Machado SR, Lohmann LG (2013). Trichome structure
and evolution in Neotropical lianas. Annals of Botany, United Kingdom, v. 112, p. 1331-
1350.
- Ogundipe OT, Wujek DE (2004). Foliar anatomy on twelve genera of Bignoniaceae (Lamiales).
Acta Botanica Hungarica, v. 46, p. 337-361.
- Olmstead RG, Zjhra ML, Lohmann LG, Grose SO, Eckert AJ (2009). A molecular phylogeny
and classification of Bignoniaceae. American Journal of Botany, United States, v. 96,
p.1731-1743.
- Pearse AGE (1980). Histochemistry theoretical and applied. 4th ed.Churchill Livingstone,
Edinburgh.
- Pereira PH, Mansano VF (2008). Estudos taxonômicos da tribo Tecomeae (Bignoniaceae) no
Parque Nacional do Itatiaia, Brasil. Rodriguésia, Rio de Janeiro, v. 59, n. 2, p.265-289.
- Pichersky E, Gershenzon J (2002). The formation and function of plant volatiles: perfumes for
pollinator attraction and defense. Current Opinion in Plant Biology, v. 5, n. 3, p. 237-243.
- Possobom CCF, Guimarães E, Machado SR (2015). Structure and secretion mechanisms of
floral glands in *Diplopterys pubipetala* (Malpighiaceae), a neotropical species." Flora,
Germany, v. 211, p. 26-39.
- Ragsac AC, Farias-Singer R, Freitas LB, Lohmann LG, Olmstead RG (2019). Phylogeny of the
Neotropical tribe Jacarandae (Bignoniaceae). American Journal of Botany, United
States, v. 106, p. 1589-1601.

- Rivera GL (2000). Nectarios extranupciales florales em espécies de Bignoniaceae de Argentina. *Darwiniana: Revista Del Instituto de Botánica Darwinion*, San Isidro, v. 16, p.125-126.
- Roshchina VV, Roshchina VD (1993). The excretory function of higher plants. Springer-Verlag, New York.
- Sampaio DS (2010). Biologia reprodutiva de espécies de Bignoniaceae ocorrentes no Cerrado e variações no sistema de auto-incompatibilidade. Tese. Universidade Federal de Uberlândia.
- Seibert RJ (1948). The use of glands in a taxonomy consideration of the family Bignoniaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, St. Louis, v. 35, p. 123-137.
- Silva AML, Costa MFB, Leite VG, Rezende AA, Teixeira SP (2009). Anatomia foliar com implicações taxonômicas em espécies de ipês. *Hoehnea*, São Paulo, v. 36, p. 329-338.
- Spangler R, Olmstead R (1999). Phylogenetic analysis of Bignoniaceae based on the cpDNA gene sequences *rbcl* and *ndhF*. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, St. Louis, v. 86, p. 33-46.
- Stace CA (1965). *Cuticular Studies as an Aid to Plant Taxonomy*. London: British Museum, 1965.
- Ugbabe GE, Ayodele AE, Kalpana SJ, Okogun JI (2014). Ultrastructure of the leaf surfaces of the family Bignoniaceae Juss. in Nigeria. *Global Journal of Botanical Science*, Turquia, v. 02, p. 47-44.
- Zatta DT, Oliveira FNM, Bara MTF, Rezende MH (2009). Morfoanatomia foliar e parâmetros de qualidade da *Jacaranda decurrens* (Bignoniaceae). *Latin American Journal of Pharmacy*, Buenos Aires, v. 28, p. 358-365.
- Zuntini AR, Lohmann LG. Levantamento e distribuição das Bignoniaceae na Reserva Natural Vale. In: Rolim SG, Menezes LFT, Srbek-Araujo AC. (org.). *Floresta Atlântica de Tabuleiro: Diversidade e endemismos na Reserva Natural Vale*. Belo Horizonte: Rona, 2016, p 259- 268.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante dos resultados obtidos no presente trabalho, concluímos que:

- (1) Vários caracteres morfológicos e anatômicos foliares, como por exemplo, o tamanho, a forma, tipo da margem e textura dos foliólulos, assim como a estrutura da ala e do bordo, bem como o tipo de aparelho estomático, morfologia de tricomas, ornamentação cuticular, presença e arranjo de fibras do esclerênquima, presença de colênquima na nervura principal, tipo de mesofilo e forma do sistema vascular da nervura mediana, quando utilizados em conjunto, podem contribuir com a diagnose de algumas espécies de *Jacaranda*.
- (2) Características micromorfológicas e anatômicas do limbo foliolular foram responsáveis por agrupar as 24 espécies estudadas em cinco grupos, sendo dois com maior representatividade (onze e oito espécies), com distribuição geográfica e métricas muito próximas em relação ao espessamento de parede, cutícula e parênquima paliçádico; um grupo menor, com três espécies onde a principal métrica responsável pelo agrupamento foi a cutícula na face abaxial ser mais espessa e, por fim, dois grupos compostos por espécies isoladas, que se distanciaram dos demais, um por maior espessamento da cutícula em ambas as faces e o outro pelo espessamento da cutícula da face abaxial e maior espessura do parênquima paliçádico.
- (3) O morfotipo peltado ocorre no folíolo em todas as espécies, além da flor em *J. oxyphylla* e *J. rufa*. O morfotipo capitado e estipitado é restrito a flor. O morfotipo cupuliforme é restrito ao limbo foliolular. O morfotipo pateliforme ocorre em ambas as partes, porém em espécies diferentes.
- (4) O mesmo morfotipo de tricoma glandular pode conter as mesmas classes de substâncias, independente do órgão e da espécie de *Jacaranda*.
- (5) A presença de lipídeos neutros, compostos fenólicos, alcaloides e terpenoides diversos nos tricomas glandulares ressalta o potencial biológico, ecológico e farmacológico dos representantes de *Jacaranda*.