

RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 20/09/2025.



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JULIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU
Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal



ESTUDOS FILOGENÉTICOS, TAXONÔMICOS E
MICROMORFOLÓGICOS EM *PHYLLANTHUS* L. SECT.
PHYLLANTHUS (PHYLLANTHACEAE)

ALÍCIA MARQUES TORRES

BOTUCATU – SP

2024



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JULIO DE MESQUITA FILHO”
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS DE BOTUCATU
Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal



ESTUDOS FILOGENÉTICOS, TAXONÔMICOS E
MICROMORFOLÓGICOS EM *PHYLLANTHUS* L. SECT.
PHYLLANTHUS (PHYLLANTHACEAE)

ALÍCIA MARQUES TORRES

ORIENTADOR: PROF. DR. MARCOS JOSÉ DA SILVA

Tese apresentada ao Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de Botucatu, para a obtenção do título de Doutora em Biologia Vegetal.

BOTUCATU – SP

2024

FICHA CATALOGRÁFICA ELABORADA PELA SEÇÃO TÉC. AQUIS. TRATAMENTO DA INFORM.
DIVISÃO TÉCNICA DE BIBLIOTECA E DOCUMENTAÇÃO - CÂMPUS DE BOTUCATU - UNESP

BIBLIOTECÁRIA RESPONSÁVEL: ROSANGELA APARECIDA LOBO-CRB 8/7500

Torres, Alícia Marques.

Estudos filogenéticos, taxonômicos e micromorfológicos em
Phyllanthus L. sect. *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) / Alícia
Marques Torres. - Botucatu, 2024

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista "Júlio
de Mesquita Filho", Instituto de Biociências de Botucatu
Orientador: Marcos José da Silva
Capes: 20300000

1. Anatomia. 2. Evolução. 3. Mata Atlântica. 4. Botânica
- Classificação.

Palavras-chave: Anatomia; Evolução; Mata atlântica;
Phyllanthaceae; Sistemática.

**Estudos Filogenéticos, Taxonômicos e Micromorfológicos em *Phyllanthus* L.
sect. *Phyllanthus* (Phyllanthaceae)**

ALÍCIA MARQUES TORRES

Tese defendida e aprovada em 20 de Março de 2024

Orientador: _____

Prof. Dr. MARCOS JOSÉ DA SILVA
(Universidade Federal de Goiás-UFG)

BANCA AVALIADORA

Membros Titulares

Prof. Dr. LEONARDO BIRAL DOS SANTOS
(Universidade Federal de Goiás-UFG)

Prof. Dr. ERIC DE CAMARGO SMIDT
(Universidade Federal do Paraná-UFPR)

Profa. Dra. SARAH MARIA ATHIÊ DE SOUZA
(Universidade Federal Rural de Pernambuco-UFRPE)

Prof. Dr. ALESSANDRO OLIVEIRA DE SOUZA
(Universidade do Distrito Federal-UNDF)

Membros suplentes

Profa. Dra. PRISCILA ORLANDINI
(Universidade Federal de São Carlos-UFSCAR)

Prof. Dr. RODOLFO CARNEIRO SODRÉ
(Secretaria de Estado da Educação, Governo do estado de Goiás-SEDUC-GO)

À Deus!

*À toda minha família, em especial
aos meus pais Adeildo Lourenço
de Torres e Maria de Fatima*

Marques Torres!

Dedico!

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, por me mostrar caminhos e soluções para todas dificuldades encontradas ao longo do doutorado, por ter me dado saúde e força até hoje para lutar pelos meus objetivos, e por ter colocado pessoas excelentes na minha vida, pessoas estas que sempre depositaram confiança em mim, acreditando na minha capacidade e sempre me dando incentivo na minha trajetória acadêmica.

À Universidade Estadual Paulista (UNESP) e ao corpo docente do Programa de Pós-graduação em Biologia Vegetal Interunidades, pela oportunidade para a realização desse doutorado e ensinamentos transmitidos ao longo das disciplinas cursadas.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – código de financiamento 001.

À Universidade Federal de Goiás (UFG) por toda infraestrutura fornecida para a realização desse trabalho, especialmente aos laboratórios de Morfologia e Taxonomia Vegetal (LMTV), Microscopia e Filogenia Molecular de Plantas, onde grande parte dessa pesquisa foi desenvolvida.

Ao laboratório de Genética e Biodiversidade (LGBIO) pela realização do sequenciamento das amostras utilizadas neste estudo, especialmente as pós doutorandas Carmem, Ramilla Braga e Ariany Gonçalves pela atenção, ensinamentos, profissionalismo e rapidez.

Ao Laboratório Multiusuário de Microscopia de Alta Resolução (LabMic) pela realização das imagens dos grãos de Pólen em Microscopia Eletrônica de Varredura (MEV), especialmente às técnicas Gisane Gasparotto e Nathany Ribeiro pela gentileza, atenção e profissionalismo.

À toda minha família, em especial aos meus pais Adeildo Lourenço de Torres e Maria de Fátima Marques Torres, além de meus irmãos, por tudo que fizeram por mim, por serem a minha base, tornando-me essa pessoa que sou hoje. Sobretudo, agradeço a minha querida mãe que sempre esteve presente em todos os lados da minha vida, seja ele pessoal e profissional dando-me força e incentivo durante toda minha trajetória acadêmica.

Ao meu orientador professor Dr. Marcos José da Silva, pela orientação, ensinamentos e belíssimas contribuições para a melhoria desse trabalho. Agradeço por toda sua dedicação e comprometimento na execução desse trabalho, que por muitas vezes deixou de lado seus momentos de descanso para me ajudar e me orientar.

Aos meus colegas do Laboratório de Morfologia e Taxonomia Vegetal, que tive o grande prazer de conhecer, Gustavo Mendonça, Igor Soares, Thainara Policarpo e Rodolfo Sodré, pelas diversas ajudas na taxonomia, anatomia e filogenia, pela companhia nas viagens de campo e pelos momentos de descontrações no laboratório. Gustavo, serei eternamente grata por todo seu apoio, incentivo e diversas ajudas durante minha estadia em Goiânia, sempre estando a disposição para me

ajudar em tudo que eu precisasse. Igor, sem palavras para agradecer por toda sua gentileza e por toda sua ajuda não só no trabalho de anatomia, mas por todo seu conhecimento compartilhado, e claro pela nossa amizade construída durante estes anos do doutorado. Thainara, você é uma querida, obrigada por me socorrer em todas as minhas dúvidas, especialmente com o trabalho de filogenia, por todo apoio, carinho e incentivo. Rodolfo, obrigada pela troca de conhecimento e pelas valiosas dicas para um melhor desempenho desta tese.

Aos meus queridos amigos/colegas taxonomistas, Diego Santos, Jone Mendes, Yuri Rossine, Joesili Cristina, Karen Suarez, Vitória Lima, Priscila Orlandini, pela parceria nas coletas de campo, envio de materiais e imagens das espécies e por todo carinho e incentivo durante esta trajetória. E claro, ao meu grande amigo Wesley Cordeiro que desde o mestrado me ensina, aconselha, incentiva e me faz sorrir, obrigada por tudo.

Aos queridos coletores de *Phyllanthus*, Cihélio Amorim, Idimá Costa, Luciano Pedrosa, Paulo Sampaio, Ronielio Souza, Douglas Wandekoken, Gustavo Vieira, Igor Soares, João Paulo Zorzanelli, Lukas Daneu, Marcelo Simon, Francielle Paulina de Araujo, Edson Gasparin, Paulo Schwirkowski, Ricardo Ribeiro, que gentilmente me cederam fotos das espécies alvo desse trabalho.

As professoras Dra. Margareth Sales, Dra. Sarah Souza e Dra. Suzene Izídio, que sempre estiverem perto de mim apesar da distância. Agradeço por todas as orações, carinho e torcida.

Ao Lukas Daneu que me acompanhou em campo nas coletas da Bahia e ao Ricardo Ribeiro e Flavia Chaves, por me receber e/ou acompanhar durante as coletas e visitas aos herbários do Espírito Santo.

À todos os curadores dos herbários visitados, pelo apoio logístico nas visitas e empréstimo de materiais, em especial a equipe do herbário UFG, e as curadoras Danielle Diniz e Carmem Helena por todo suporte e solicitação dos empréstimos das coleções utilizadas neste estudo.

Aos ilustradores Felipe Martins e Cristiano Gualberto pelas belas ilustrações, eficiência e profissionalismo.

Deixo também meus singelos agradecimentos aos professores Alessandro Oliveira de Souza, Daniela Carneiro Santos Torres e Beatriz Rossi Caruso, por terem gentilmente aceitado participar do meu Exame de Qualificação, dando suas valiosas contribuições para a qualidade dessa tese.

E por fim, ao Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade/Instituto Brasileiro do Meio Ambiente e dos Recursos Naturais Renováveis (SISBIO/IBAMA) Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pelas licenças para realização de coletas em Unidades de Conservação.

A todos e a todas o meu muito obrigada!

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS.....	11
LISTA DE TABELAS.....	25
RESUMO	27
ABSTRACT.....	29
1. INTRODUÇÃO GERAL	31
2. REVISÃO DE LITERATURA	34
2.1 Histórico taxonômico de <i>Phyllanthus</i> L. com ênfase em <i>P. sect. Phyllanthus</i>	34
2.2 Estudos filogenéticos em <i>Phyllanthus</i> L.	40
2.3 Estudos palinológicos em <i>Phyllanthus</i> L.	42
2.3 Estudos anatômicos em <i>Phyllanthus</i> L.	44
3. OBJETIVOS	46
3.1 Objetivo geral	46
3.2 Objetivos específicos	46
4. HIPÓTESES.....	47
5. REFERÊNCIAS	48
6. RESULTADOS	57

CAPÍTULO 1

**Filogenia molecular de *Phyllanthus* L. sect. *Phyllanthus* (Phyllanthaceae Dumort.,
Phyllanthaceae) revela a necessidade de uma reclassificação ao nível seccional em**

<i>Phyllanthus</i> subg. <i>Phyllanthus</i>.....	60
Resumo	62
Introdução	63
Material e métodos	66
Resultados	72
Discussão	76
Conclusão	95
Agradecimentos	96
Referências	96

CAPÍTULO 2

Redefinição e revisão taxonômica de *Phyllanthus* L. seção *Phyllanthus*

(Phyllanthaceae).....	120
Resumo	121

Introdução	122
Material e métodos	123
Resultados e Discussão	125
Agradecimentos	170
Referências	171

CAPÍTULO 3

Anatomia comparada dos órgãos vegetativos aéreos de oito espécies de *Phyllanthus* L.

sect. <i>Phyllanthus</i> (Phyllanthaceae).....	211
Resumo	213
Introdução	214
Materiais e Métodos	215
Resultados	216
Discussão.....	220
Conclusão.....	228
Agradecimentos.....	228
Referências.....	229

CAPÍTULO 4

***Phyllanthus longipetiolatus* (Phyllanthaceae), a new species from São Paulo State,**

Brazil	253
Abstract	254
Introduct	254
Materials and Methods	256
Results and discussion	256
Acknowledgments	259
References	259

CAPÍTULO 5

***Phyllanthus capixaba* (Phyllanthaceae), a new species endemic to Brazil supported by macromorphological and palynological evidence**

Abstract	268
Introduct	269
Materials and Methods	271
Results.....	271
Discussão.....	274
Acknowledgments	276

Literature cited	277
------------------------	-----

CAPÍTULO 6

Anatomical and Macromorphological data support a new species of *Phyllanthus*

(Phyllanthaceae) from Southeast Brazil	285
Abstract	286
Introdução	286
Materials and Methods	287
Results	288
Discussion	291
Acknowledgments	293
References	294

CAPÍTULO 7

Novelties in *Phyllanthus* sect. *Phyllanthus* subsect. *Phyllanthus*: two new species, two new synonyms and a lectotype

Abstract	305
Abstract	306
Introdução	307
Materials and Methods	308
Results	309
Acknowledgments	318
References	318

CAPÍTULO 8

Reinstatement and lectotypification of *Phyllanthus rosellus* (Phyllanthaceae), an endemic species from the state of Minas Gerais, Brazil.....

Abstract	329
Abstract	330
Introdução	330
Materials and Methods	331
Results	332
Acknowledgments	337
References	337

7.CONSIDERAÇÕES FINAIS	347
-------------------------------------	------------

LISTA DE FIGURAS

CAPÍTULO 1

Figura 1. Árvore de consenso de maioria da Inferência Bayesiana (IB) resultante da matriz combinada (ITS + trnl-F). Números acima dos ramos indicam os valores de Probabilidade posterior em forma decimal e abaixo o suporte de bootstrap em porcentagem para os clados recuperados na IB e MV respectivamente. As infracategorias à direita dos nomes seguem a classificação de Webster (2002) e Bouman et al. (2022). Os clados A-E correspondem à maioria das espécies tradicionalmente circunscritas na seção *Phyllanthus*.....**102**

Figura 2. Caracteres morfológicos de *P. sect. Almadenses*. **A.** Hábito arbustivo de *P. Almadensis*. **B.** Ramos com um ou dois pares de folhas opostas. **C.** Inflorescência racemosa. **D.** Flores, estaminadas pediceladas. (Fotos A-D: Alícia Torres).....**103**

Figura 3. Mapa de distribuição das seções de *P. subg. Phyllanthus*. **A.** Distribuição de *P. sect. Almadensis* no domínio Mata Atlântica do estado da Bahia. **B.** Distribuição de *P. sect. Antipodanthus* na Mata Atlântica e Cerrado. **C.** Distribuição de *P. sect. Choretropsis* no Cerrado. **D.** Distribuição de *P. sect. Clausseniani* na Mata Atlântica, Caatinga e Cerrado. **E.** Distribuição de *P. sect. Gladiatus* na Mata Atlântica. **F.** Distribuição de *P. sect. Glaziovii* na Mata Atlântica.....**104**

Figura 4. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Antipodanthus*. **A.** Caule principal com folhas alternas espiraladas em *P. dictyospermus*. **B.** Hábito subarbustivo de *P. rosmarinifolius*. **C.** Ramos de *P. ramillosus*, mostrando as folhas alternas espiraladas. **D.** Ramos férteis com flores estaminadas em *P. ramillosus*. **E.** Flores estaminadas e pistiladas em *P. dictyospermus*. **F.** Frutos em *P. dictyospermus* (Fotos A, E e F: Luciano Pedrosa, B: Ricardo Ribeiro, C: Francielle Paulina de Araujo, D: Edson Gasparin).....**105**

Figura 5. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Choretropsis*. **A.** Hábito subarbustivo de *P. klotzschianus*, mostrando os ramos filocládiferos. **B.** Hábito subarbustivo, mostrando os filocládios diversificadamente ramificados em *P. chapadensis*. **C.** Hábito subarbustivo em *P. dawsonii*. **D.** Ramos férteis não modificados em filocládios em *P. fastigiatus*. **E.** Filocládios

cilíndricos em *P. chapadensis*. **F.** Flor estaminada em *P. dawsonii*, mostrando os estames unidos. **G.** Flor pistilada de *P. dawsonii*. **H.** Fruto de *P. dawsonii*. **I.** Fruto de *P. sarathamnoides* (Fotos A: Lukas Daneu, B, C, D, E, G, H: Alícia Torres F: Marcelo Simon e I: Jone Mendes).....**106**

Figura 6. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Clausseniani*. **A.** Hábito arbustivo de *P. claussenii*. **B.** Hábito subarbustivo, mostrando os filocládios em *P. flagelliformis*. **C.** Filocládios adultos, com folhas e címulas marginais em *P. flagelliformis*. **D.** Címulas pistiladas de *P. claussenii*. **E.** Flor estaminada, mostrando as tecas divergentes em *P. claussenii*. **F.** Flor estaminada mostrando as tecas divergentes e disco estaminado multiglandular em *P. hypoleucus*. **G.** Flores estaminadas e frutos de *P. claussenii* mostrando as seis sépalas. (Fotos **A** e **G**: Yuri Rossine, **B**: Ronielio Souza C: Douglas Wandekoken, **E** e **F**: Alícia Torres, **D**: Marcos Sobral).....**107**

Figura 7. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Gladiatus*. **A.** Hábito arbóreo mostrando a ramificação filantoide no ápice do caule principal de *P. dracaenoides*. **B.** Hábito arbóreo em *P. gladiatus*. Detalhe dos ramos filocladíferos mostrando a ramificação filantoide de *P. gladiatus*. **C.** Filocládio com címula estaminada em *P. dracaenoides*. **D** e **E.** Filocládio com flores marginais em *P. gladiatus*. **F.** Flor estaminada de *P. dracaenoides* mostrando as seis sépalas bisseriadas. **G.** Frutos imaturos em *P. dracaenoides*. (Fotos D, F, G: Priscila Orlandini, A, B, C e E: Alicia Torres).....**108**

Figura 8. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Glaziovii*. **A.** Hábito de *P. glaziovii*. **B.** Ramo férteis com flores pistiladas solitárias. **C.** Folhas ovais-lanceoladas com ápice acuminado. **D-E.** Frutos jovens. (Fotos A-D: BioDiversity4All).....**109**

Figura 9. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Loxopodium*. **A-C.** Hábito herbáceo de *P. pterocaulis*, *P. caroliniensis* e *P. hyssopifolioides* respectivamente, mostrando as folhas presentes no caule principal. **D.** Folha simétrica de *P. pterocaulis*. **E.** Címula bissexuada de *P. caroliniensis*, mostrando as flores de ambos os sexos com seis sépalas. **F.** Flores estaminadas, mostrando os estames livres em *P. heteradenius*. **G.** Flores pistiladas e frutos de *P. heteradenius*. **H.** Címulas bissexuadas e unissexuadas em *P. pterocaulis*. (Fotos A e H: Marcos Silva, B: Priscila Orlandini, C; Paulo Schwirkowski, D, E e H: Alicia Torres, F e G: Vitória Lima).....**110**

Figura 10. Mapa de distribuição das seções de *P. subg. Phyllanthus*. **A.** Distribuição de *P. sect. Loxopodium* no continente americano. **B.** Distribuição de *P. sect. Phyllanthus* na Mata Atlântica e

Cerrado. **C.** Distribuição de *P. sect. Choretropsis* na Mata Atlântica. **D.** Distribuição de *P. sect. Pityrocladus* nos países da América do sul, exceto o Brasil.....**111**

Figura 11. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Phyllanthus*. **A-C.** Hábito herbáceo/subarbusivo, mostrando a ramificação filantoide em *P. longipedicellatus*, *P. niruri* e *P. itamarajuensis*. **D.** Folha assimétrica de *P. niruri*. **E-G.** Ramos férteis de *P. niruri* mostrando as folhas assimétricas e cúmulas estaminadas. **H.** Flor estaminada de *P. niruri* mostrando os estames unidos até a metade dos filetes. **I.** Flor estaminada de *P. niruri* mostrando os estames totalmente livres. **J.** Flor pistilada de *P. niruri*. **K.** Frutos de *P. niruri*. (Fotos A-K: Alícia Torres).....**112**

Figura 12. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Subermaginatae*. **A-B.** Hábito subarbusivo em *P. arenicola* e *P. subermaginitus* respectivamente, note a ramificação não filantoide. **C.** Ramificação não filantoides de *P. caparaoensis*, note as folhas orbiculares. **D.** Flor estaminada de *P. subermaginitus*, mostrando as flores com cinco sépalas e estames livres. **E.** Ramo ligeiramente flactiflexo de *P. subermaginitus*, mostrando as flores pistiladas com cinco sépalas. **F.** Ramos férteis de *P. caparaoensis*. **G.** Frutos de *P. subemarginatus* (Fotos A, D e G: Alícia Torres, B e E: Cihélio Amorim, C e F: Ricardo Ribeiro).....**113**

Figura 13. Caracteres morfológicos das espécies de *P. sect. Pityrocladus*. **A.** Ramos de *P. sponiifolius*, mostrando as folhas largas e acuminadas. **B.** Ramos férteis de *P. symphoricarpoides*, mostrando as folhas estreitas. **C.** Folhas de *P. cuatrecasanus*, mostrando a nervação eucamptódroma. **D.** Cincínios em *P. cuatrecasanus*. **E.** Flores pentâmeras em *P. popayanensis*.....**114**

Apêndice S1. Árvore de consenso de maioria da Inferência Bayesiana (IB) resultante da análise isolada do marcador ITS. Números acima dos ramos indicam os valores de Probabilidade Posterior em forma decimal. Os clados A-E, correspondem à maioria das espécies tradicionalmente circunscritas na seção *Phyllanthus* de acordo com a classificação de Webster (2002) e Bouman et al. (2022).....**115**

Apêndice S2. Árvore de consenso de maioria da Inferência Bayesiana (IB) resultante da análise isolada do marcador trnl-F. Números acima dos ramos indicam os valores de Probabilidade Posterior em forma decimal. Os clados A-E, correspondem à maioria das espécies tradicionalmente circunscritas na seção *Phyllanthus* de acordo com a classificação de Webster (2002) e Bouman et al. (2022).....**116**

Apêndice S3. Árvore de Máxima Verossimilhança (MV) resultante da análise combinada (ITS + trnl-F). Números acima dos ramos indicam o suporte de bootstrap em porcentagem. Os clados A-E, correspondem à maioria das espécies tradicionalmente circunscritas na seção *Phyllanthus* de acordo com a classificação de Webster (2002) e Bouman et al. (2022).....**117**

Apêndice S4. Árvore de Máxima Verossimilhança (MV) resultante da análise isolada do marcador ITS. Números acima dos ramos indicam o suporte de bootstrap em porcentagem. Os clados A-E, correspondem à maioria das espécies tradicionalmente circunscritas na seção *Phyllanthus* de acordo com a classificação de Webster (2002) e Bouman et al. (2022).....**118**

Apêndice S5. Árvore de Máxima Verossimilhança (MV) resultante da análise isolada do marcador trnl-F. Números acima dos ramos indicam o suporte de bootstrap em porcentagem. Os clados A-E, correspondem à maioria das espécies tradicionalmente circunscritas na seção *Phyllanthus* de acordo com a classificação de Webster (2002) e Bouman et al. (2022).....**119**

CAPÍTULO 2

Figura 1. Mapa de distribuição e principais domínios e fitofisionomias de ocorrência das espécies de *Phyllanthus* sect. *Phyllanthus*. **A.** Mapa das Américas destacando os países e os domínios com a maior diversidade de espécies (Mata Atlântica [14 spp], Caatinga [1sp.], Cerrado [2]). **B.** Mata Atlântica, Floresta Ombrófila Densa (Uruçuca, Bahia). **C.** Mata Atlântica, Floresta Ombrófila Densa em afloramentos rochosos (Itamaraju, Bahia). **D.** Mata Atlântica, Floresta Ombrófila Densa em bordas de trilhas (Igrapiúna, Bahia). **E.** Cerrado típico (Belo Horizonte, Minas Gerais) (Fotografias Alícia Torres).....**177**

Figura 2. Hábito, padrão de ramificação e aspecto do caule das espécies estudadas. **A.** Hábito herbáceo em *P. niruri*. **B.** Hábito subarborescente em *P. carvalhoi*. **C.** Ramos congestos no ápice do caule principal em *P. longipedicellatus*. **D.** Ramos laxos ao longo do caule ereto em *P. niruri*. **E.** Ramos laxos ao longo do caule levemente tortuoso em *P. megastylus*. **F.** Caule principal não lignificado em *P. niruri*. **G.** Caule principal lignificado descorticante em *P. longipedicellatus*. **H.** Caule principal lignificado descorticante em *P. mineirensis* (Fotografias A e D por Igor Santos, B, C, E, F, H por Alícia Torres, C e G por Priscila Orlandini).....**178**

Figura 3. Aspecto dos ramos e catafilos nas espécies estudadas. **A.** Ramos com superfície lisa em *P. niruri*. **B.** Ramo com superfície papilosa em *P. mineirensis*. **C.** Ramo pubescente em *P.*

longipedicellatus. **D.** Catafilos oval-lanceolados com margem inteira em *P. niruri*. **E.** Catafilos triangular-lanceolados com margem serreada em *P. rosellus* (Fotografias por Alícia Torres).....179

Figura 4. Folhas nas espécies estudadas. **A.** Oblongo-elíptica, com base assimétrico-arredondada em *P. carmenluciae*. **B.** Oblonga com base assimétrico-truncada em *P. capixaba*. **C.** Oblonga com base assimétrico-obtusa em *P. itamarajuensis*. **D.** Oblonga com base assimétrico-obtusa em *P. lobatus*. **E.** Oblongo-falcada com base assimétrico-arredondada em *P. longipedicellatus*. **F.** Oblongo-elíptica com base assimétrico-obtusa em *P. longipetiolatus*. **G.** Oblongo com base assimétrico-obtusa em *P. megastylus*. **H.** Oblongo-oval com base assimétrico-cordada em *P. niruri*. **I.** Oblonga, com base assimétrico-arredondada em *P. perpusillus*. **J.** Oblonga com base assimétrico-obtusa em *P. platystigma*. **K.** Oblongo-oval com base assimétrico-cordada em *P. rosellus*. **L.** Oblongo-oval com base assimétrico-arredondada em *P. sincorensis*. (Fotografias por Alícia Torres).....180

Figura 5. Margem das folhas e estípulas nas espécies estudadas. **A.** Margem foliar hialina em *P. platystigma*. **B.** Margem foliar ligeiramente serreada em *P. longipedicellatus*. **C.** Margem foliar inteira e não hialina em *P. mineirensis*. **D.** Margem foliar inteira e hialina em *P. niruri*. **E.** Margem foliar inteira e não hialina em *P. longipetiolatus*. **F.** Estípulas oval-lanceolads em *P. capixaba*. **G.** Estípulas lanceoladas em *P. niruri*. **H.** Estípulas lanceoladas em *P. niruri*. **I.** Estípula linear-lanceolada em *P. longipedicellatus*. (Fotografias por Alicia Torres).....181

Figura 6. Organização das flores estaminadas e pistiladas em *P.* seção *Phyllanthus*. **A.** Flores ao longo dos ramos em *P. niruri*, as estaminadas proximais e as pistiladas a partir do terço médio deles. **B.** Flores estaminadas ao longo dos ramos em *P. rosellus*. **C.** Címulas estaminadas em *P. niruri*. **D.** Címulas pistiladas em *P. carvalhoi*. **E.** Flor estaminada solitária em *P. capixaba*. **F.** Flor pistilada solitária em *P. longipedicellatus* (Fotografias: A por Igor Santos, B por Paulo Sampaio C, D, E por Alicia Torres, F por Priscila Orlandini).....182

Figura 7. Diversidade nas flores estaminadas das espécies estudadas. **A.** Flor de *P. niruri*, note os estames livres e o disco 5-segmentado. **B.** Flor de *P. niruri*, note os estames unidos até a metade dos filetes. **C.** Flor de *P. perpusillus*, mostrando os estames unidos em coluna. **D.** Flor de *P. itamarajuensis*, mostrando as sépalas com uma nervura central evidente e disco com segmentos obtriangulares. **E.** Flor de *P. lobatus*, note as anteras deiscentes verticalmente. **F.** Flor de *P. carvalhoi*, note as anteras deiscentes horizontalmente e o disco com superfície verruculosa (Fotografias por Alicia Torres).....183

Figura 8. Diversidade dos grãos de pólen nas espécies estudadas. **A-B.** *P. augustinii* [L. J. C. Kollmann, et al. 11485, VIES]. **A.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata e colporos com endoporos evidentes. **B.** Aspecto geral em vista polar. **C-E.** *P. capixaba* [P.H. Labiak et al. 5126 RB]. **C.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **D-E.** Aspecto geral em vista polar, mostrando os 4 colporos. **F.** *P. itamarajuensis* [A.M. Torres 252, UFG], aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata e o colporo com endoporo evidente. **G-H.** *P. niruri* [A.M. Torres 32, PEUFR]. **G.** Aspecto geral em vista polar, mostrando os 4 colporos. **H.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata e colporos com endoporos evidentes. **I.** *P. perpusillus* [A. Kassner-Filho et al. 229, FURB], aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata e o colporo retos e estreitos. Barras de escala = 10µm.....184

Figura 9. Diversidade dos grãos de pólen nas espécies estudadas. **A-C.** *P. augustinii* [L. J. C. Kollmann, et al. 11485, VIES]. **A.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **B.** Detalhe do colporo. **C.** Detalhe da exina reticulada. **D-F.** *P. capixaba* [P.H. Labiak et al. 5126, RB]. **D.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **E.** Detalhe do colporo, evidenciando o endoporo. **F.** Detalhe da exina perforada. **G-I.** *P. itamarajuensis* [A.M. Torres 252, UFG]. **G.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **H.** Detalhe do colporo. **I.** Detalhe da exina reticulada. Barra de escala em **A, B, D, E, G, H**= 5µm, e em **C, F, I**= 1µm.....185

Figura 10. Diversidade dos grãos de pólen nas espécies estudadas. **A-C.** *P. lobatus* [P. Schwirkowski 1104, FURB]. **A.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **B.** Detalhe do colporo. **I.** Detalhe da exina reticulada. **D-F.** *P. megastylus* [A.M. Torres 236, UFG]. **D.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **E.** Detalhe do colporo. **F.** Detalhe da exina microreticulada. **G-I.** *P. mineirensis* [L. C.S. Viana & G.M. Maciel s.n, BHCB]. **G.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **H.** Detalhe do colporo. **I.** Detalhe da exina perforada. Barra de escala em **A, B, D, E, G, H**= 5µm, e em **C, F, I**= 1µm.....186

Figura 11. Diversidade dos grãos de pólen nas espécies estudadas. **A-C.** *P. niruri* [A.M. Torres 32, PEUFR]. **A.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **B.** Detalhe do colporo, evidenciando o endoporo com formato lalongado. **C.** Detalhe da exina microreticulada. **D-F.** *P. perpusillus* [A. Kassner-Filho et al. 229, FURB]. **D.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma prolata. **E.** Detalhe do colporo. **F.** Detalhe da exina microreticulada. **G-I.** *P. rosellus* [A.M. Torres 274, UFG]. **G.** Aspecto geral em vista equatorial, mostrando a forma

prolata. **H.** Detalhe do colporo. **I.** Detalhe da exina microreticulada. Barra de escala em **A, B, D, E, G, H**= 5µm, e em **C, F, I**= 1µm.....187

Figura 12. Diversidade nas flores pistiladas das espécies estudadas. **A.** Flor de *P. niruri*, note o disco inteiro e os estiletes bífidos e curvados com estigmas capitados. **B.** Flor de *P. platystigma*, note os estiletes bilobados e eretos com estigmas achatados dorsiventralmente. **C.** Flor de *P. perpusillus*, note os estiletes bífidos e curvados com estigmas punctiformes. **D.** Flor de *P. sincorensis*, mostrando os estiletes unidos. **E.** Flor de *P. itamarajuensis*, note os estiletes longos. **F.** Flor de *P. itatiaiensis*, note o disco cupuliforme. **G.** Flor de *P. lobatus*, note o disco lobado (Fotografias por Alicia Torres).....188

Figura 13. Frutos e sementes nas espécies estudadas. **A.** Frutos de *P. niruri* localizados na face inferior do ramo. **B.** Detalhe do fruto de *P. niruri*, note o formato globoso, a superfície lisa, os estiletes e as sépalas persistentes. **C.** Frutos com longos pedicelos em *P. longipedicellatus*. **D.** Vista frontal da semente de *P. niruri*, note as verrugas organizadas em fileiras. **E.** Semente de *P. longipetiolatus*, note a superfície lisa. **F.** Superfície ventral da semente de *P. perpusillus*, note o hilo terminal. **G.** Superfície ventral e lateral da semente de *P. lobatus*, note as verrugas distribuídas aleatoriamente. **H.** Vista frontal da semente de *P. rosellus*, note as verrugas discretas. **I.** Regiões laterais da semente de *P. niruri*, mostrando as verrugas distribuídas em fileiras (Fotografias por Alícia Torres).....189

Figura 14. *Phyllanthus augustinii*. **A.** Hábito. **B.** Ramos, note as folhas largamente elípticas. **C.** Flor estaminada, note os longos pedicelos verdes ligeiramente uncinados ou retos, e as anteras amarelas. **D.** Flores pistiladas, mostrando as sépalas pinatinervadas e o disco com margem ondulada, note os pedicelos longos (Fotografias A-C por Idimá Costa, D por Alicia Torres).....190

Figura 15. *Phyllanthus augustinii* (**A-G**). **A.** Hábito. **B.** Folha. **C.** Címula estaminada. **D.** Sépala estaminada. **E.** Androceu e disco. **F.** Flores pistilada. **G.** Fruto (*E. M. Carneiro* 375 ASE; *M. J. Silva* 202 PEUFR). *Phyllanthus carmenluciae* (**H-N**). **H.** Ramo estéril. **I.** Ramo fértil. **J.** Detalhe a superfície do ramo. **K.** Folha. **L.** Flor pistilada. **M.** Fruto. **N.** Semente. (**A-G**, *E. M. Carneiro* 375 (ASE) e *M. J. Silva* 202, (PEUFR); **H-N**, *A.P. Silveira* 855, (UFG), ilustração de Cristiano Gualberto).....191

Figura 16. Distribuição de *P. augustinii* (**A**), *P. capixaba* (**B**), *P. carmenluciae* (**C**) e *P. carvalhoi* (**D**).....192

Figura 17. *Phyllanthus carvalhoi* G. L. Webster. **A.** Hábito. **B.** Porção distal do caule, note os ramos férteis. **C.** Flor estaminada, note os longos pedicelos verdes ligeiramente uncinados ou retos,

e as anteras amarelas. **D-E.** Flores pistiladas, note os pedicelos longos, vináceos e as sépalas bisseriadas brancas (Fotografias por Alicia Torres).....**193**

Figura 18. *Phyllanthus carvalhoi* (A-G). **A.** Hábito. **B.** Folha. **C.** Címula estaminada. **D.** Sépala estaminada. **E.** Androceu e disco. **F.** Címula pistilada, note a flor longamente pedicelada em antese. **G.** Fruto. *Phyllanthus itamarajuensis* Marques-Torres & M. J. Silva (H-M). **H.** Hábito. **I.** Folha. **J.** Flor estaminada em címulas. **K.** Sépalas estaminadas. **L.** Detalhe do disco e estames. **M.** Flor pistilada. (A-G, A. M. Torres 213 (PEUFR); A. M. Torres et al. 252 (UFG), ilustração de Cristiano Gualberto).....**194**

Figura 19. *Phyllanthus itamarajuensis*. **A.** Hábito. **B.** Aspecto dos ramos congestionadamente dispostos no ápice do caule. **C.** Superfície adaxial das folhas verde-clara. **D.** Superfície abaxial das folhas verde-opacas e flores estaminadas na região proximal. **E.** Ramo fértil, note as flores pistiladas a partir da região mediana. **F.** Flores pistiladas solitárias. **G.** Címulas estaminadas. **H.** Flor pistilada em vista frontal, note os longos estiletes (Fotografias por Alicia Torres).....**195**

Figura 20. Distribuição de *P. itamarajuensis* (A), *P. itatiaiensis* (B), *P. lobatus* (C) e *P. longipedicellatus* (D).....**196**

Figura 21. *Phyllanthus itatiaiensis* Brade (A-F). **A.** Hábito. **B.** Detalhe do ramo. **C.** Folha. **D.** Címula estaminada. **D.** Sépala estaminada. **E.** Flor pistilada. **F.** Fruto. *Phyllanthus longipedicellatus* M. J. Silva (G-N). **G.** Hábito. **H.** Detalhe do ramo. **I.** Folha. **J.** Detalhe da margem foliar serreada. **K.** Flor estaminada. **L.** Flor pistilada. **M.** Fruto. **N.** Semente (A-F, J.M. Silva 7550 (HUUS, UFG); G-N, A. M. Torres et al. 260 (UFG, BOTU), ilustração de Cristiano Gualberto).....**197**

Figura 22. *Phyllanthus lobatus* Marques-Torres & M. J. Silva. **A.** Hábito subarborescente. **B.** Ramo fértil, note as folhas com base assimétrico-obtusas, as flores estaminadas na região proximal e as pistiladas a partir da região mediana. **C.** Porção distal do caule, note as flores pistiladas na face inferior dos ramos. **D.** Flor estaminada, note o disco lobado. **E.** Flor estaminada. **F.** Frutos, note as sépalas e estiletes persistentes. **G.** Sementes verruculosas. (Fotografias A, B, C e F por Paulo Schwirkowski D, E, G por Alícia Torres).....**198**

Figura 23. *Phyllanthus longipedicellatus* M.J. Silva. **A.** Hábito subarborescente, note os ramos alongados. **B.** Ramos congestionadamente dispostos no caule principal com flores estaminadas longamente pediceladas na face inferior. **C.** Detalhe da face superior dos ramos, note as folhas conspicuamente lustrosas com nervuras evidentes. **D.** Face inferior dos ramos, note as folhas verde-opacas na superfície abaxial com nervuras evidentes. **E.** Flores estaminadas na face superior

dos ramos. **F-G.** Flores pistiladas, com longos pedicelos rosados e sépalas unisseriadas. **H.** Futos desenvolvidos, com sépalas persistentes e estiletes reduzidos (Fotografias A, B, D, E e H, por Alícia Torres, C, F e G, por Priscila Orladini).....**199**

Figura 24. Distribuição de *P. longipetiolatus* (A), *P. megastylus* (B), *P. mineirensis* (C), e *P. niruri* (D).....**200**

Figura 25. *Phyllanthus megastylus* Marques-Torres & M. J. Silva. **A.** Hábito, note o caule levemente tortuoso. **B.** Detalhe da superfície descorticante do caule. **C.** Face superior dos ramos, mostrando as folhas verde-lustrosas. **D.** Face inferior dos ramos, mostrando as folhas assimétricas verde-opacas e flor pistilada jovem. **E-F.** Ramo fértil, mostrando as flores estaminadas esbranquiçadas jovens, com três estames conspícuos. **G-H.** Flores pistiladas jovens de coloração rosada, mostrando os longos estiletes (Fotografias por Alícia Torres)..... **201**

Figura 26. *Phyllanthus mineirensis* sp. nov. **A.** Hábito. **B.** Detalhe da superfície dos ramos e estípulas persistentes. **C.** Catafilo. **D.** Estípula. **E.** Folha. **F.** Címula estaminada. **G.** Flor estaminada. **H.** Flor pistilada. **I.** Fruto. (Ilustração de Felipe Martins do Holótipo).....**202**

Figura 27. *Phyllanthus niruri* L. **A-B.** Hábito, mostrando os ramos distribuídos ao longo do caule principal. **C.** Folhas com base assimétrico-cordadas. **D.** Címulas estaminadas na região proximal dos ramos. **E.** Flor estaminada com os estames unidos até a metade dos filetes. **F.** Flor estaminada, com estames livres. **G.** Flor pistilada esverdeada. **H.** Frutos globosos. **I.** Sementes verruculosas (Fotografias A e D por Igor Santos, B, por Priscila Orladini, C, E, F, G e I, por Alícia Torres e H, por Gustavo Vieira).....**203**

Figura 28. *Phyllanthus niruri*. **A.** Hábito. **B.** Catafilo. **C.** Estípulas. **D-F.** Variação das Folhas. **G.** Címula estaminada. **H.** Flor estaminada. **I.** Sépala estaminada. **J-K.** Detalhe do androceu e disco. **L.** Flor pistilada. **M.** Sépala pistilada. **N.** Gineceu e disco. **O.** Fruto. **P.** Semente (A. M. Torres 203 (PEUFR), A. M. Torres et al. 251 (BOTU; UFG), A. M. Torres et al. 230, 273 (BOTU; UFG), ilustração de Cristiano Gualberto).....**204**

Figura 29. *Phyllanthus perpusillus* Baill. **A-B.** Hábito, mostrando os ramos distribuídos ao longo do caule principal. **C.** Folha com base assimétrico-obtusa. **D.** Ramos férteis, note as flores pistiladas e frutos desenvolvidos. **E.** Flor pistilada esbranquiçada, note os curtos estiletes. **F.** Semente verruculosa. (Fotografias A, B, e D, por Luciano Pedrosa, C, E e F por Alícia Torres).....**205**

- Figura 30.** *Phyllanthus perpusillus*. **A.** Hábito. **B.** Folha. **C.** Címula estaminada. **D.** Flor estaminada. **E.** Sépala estaminada. **F.** Androceu e disco. **G.** Flor pistilada. **H.** Fruto. **I.** Semente (A. Kassner-Filho et al. 229 (FURB), ilustração de Cristiano Gualberto).....206
- Figura 31.** Distribuição de *P. perpusillus* (A), *P. platystigma* (B), *P. rosellus* (C), e *P. sincorensis* (D).....207
- Figura 32.** *Phyllanthus platystigma* Marques-Torres & M. J. Silva. **A.** Hábito, note os ramos distribuídos ao longo do caule principal. **B.** Detalhes dos ramos descorticantes. **C.** Folhas assimétricas, verde-lustrosas. **D.** Ramos férteis, note as flores pistiladas na região distal. **E.** Flor pistilada, note os estigmas achatados. **F.** Fruto (Fotografias por Alícia Torres).....208
- Figura 33.** *Phyllanthus rosellus*. **A-B.** Hábito. **C.** Ramos férteis em vista frontal, mostrando as folhas diminutas com margem vinácea e as flores estaminadas uniformemente rosadas. **D.** Flor estaminada, note os pedicelos rosados e os estames livres. **E-F.** Flor pistilada, note os estigmas capitados. **H** Semente ligeiramente verruculosa (Fotografias A e C por João Paulo Zorzanelli, B, E, F, e G por Alícia Torres e D, por Paulo Sampaio).....209
- Figura 34.** *Phyllanthus sincorensis* G. L. Webster (A-E). **A.** Hábito. **B.** Folha. **C.** Címula estaminada, com uma flor em antese e duas em botões. **D.** Címula pistilada, com uma flor em antese e outra em botão. **E.** Fruto (R. L. Froes 20172 (NY), ilustração de Cristiano Gualberto).....210

CAPÍTULO 3

- Figure 1.** Espécies estudadas: *P. carvalhoi* (a, b). *P. itamarajuensis* (c, d). *P. lobatus* (e). *P. longipedicellatus* (f-h). *P. megastylus* (i). *P. niruri* (j, k). *P. platystigma* (l). *P. rosellus* (m, n). **a, f, j.** Hábito, **a, b, d, e, g, h, k, l, m, n.** Ramos férteis. (Fotos **a-j:** Alícia Torres, **k:** Igor Santos, **m, n:** Paulo Sampaio).....234
- Figure 2.** Seções transversais dos caules de *Phyllanthus carvalhoi* (a-c), *P. itamarajuensis* (d-f), *P. lobatus* (g-i) e *P. longipedicellatus* (j-l). **a, d, g, j.** Aspecto geral. **b, e, h, k.** Detalhe da epiderme, cortex e cilindro vascular. **c, e, i, l.** Detalhe da medula. **c.** cutícula. **co** = córtex. **ep** = epiderme. **fi** = fibras. **pi** = medula. **ph** = floema. **sc** = esclerênquima. **tr** = tricoma. **xy** = xilema. **Escala:** a, d, g, j = 200 µm. b, c, e, f, h, i, k, l = 50 µm..... 235

Figure 3. Seções transversais dos caules de *Phyllanthus megastylus* (a-c), *P. niruri* (d-f), *P. platystigma* (g-i) e *P. rosellus* (j-l). **a, d, g, j.** Aspecto geral. **b, e, h, k.** Detalhe da epiderme, cortex e cilindro vascular. **c, e, i, l.** Detalhe da medula. **c.** cutícula. **co** = córtex. **ep** = epiderme. **fi** = fibras. **pi** = medula. **ph** = floema. **sc** = esclerênquima. **tr** = tricoma. **xy** = xilema. **setas pretas** = drusas. **setas cinzas** = grãos de amido. **Escala:** a, d, g, j = 200 µm. b, c, e, f, h, i, k, l = 50 µm..... 236

Figure 4. Epiderme foliar da superfície abaxial em vista frontal de *Phyllanthus carvalhoi* (a). *P. itamarajuensis* (b). *P. lobatus* (c). *P. longipedicellatus* (d). *P. megastylus* (e). *P. niruri* (f). *P. platystigma* (g). *P. rosellus* (h). **setas** = estômatos. **Escala:** a-h = 50 µm..... 237

Figure 5. Seções transversais do limbo foliar de *Phyllanthus carvalhoi* (a-d), *P. itamarajuensis* (e-h), *P. lobatus* (i-j) e *P. longipedicellatus* (m-p). **a, e, i, m.** Aspecto geral. Detalhe da superfície adaxial. **b, f, j, n.** Detalhe da superfície abaxial. **c, g, k, o.** bordo. **d, h, l, p.** **c.** cutícula. **ep** = epiderme. **pa** = papilas. **pp** = parênquima paliçádico. **sp** = parênquima esponjoso. **vb** = feixes vasculares. **setas cinzas** = estômatos. **setas pretas** = drusas. **Escala:** a, d, e, f, g, h, i, l, m, p = 50 µm. b, c, f, g, j, k, m, n = 20 µm..... 238

Figure 6. Seções transversais do limbo foliar de *Phyllanthus megastylus* (a-d), *P. niruri* (e-h), *P. platystigma* (i-l) e *P. rosellus* (m-p). **a, e, i, m.** Aspecto geral. Detalhe da superfície adaxial. **b, f, j, n.** Detalhe da superfície abaxial. **c, g, k, o.** bordo. **d, h, l, p.** **c.** cutícula. **ep** = epiderme. **pa** = papilas. **pp** = parênquima paliçádico. **sp** = parênquima esponjoso. **vb** = feixes vasculares. **setas cinzas** = estômatos. **setas pretas** = drusas. **Escala:** a, d, e, f, g, h, i, l, m, p = 50 µm. b, c, f, g, j, k, m, n = 20 µm..... 239

Figure 7. Seções transversais da nervura central de *Phyllanthus carvalhoi* (a-d), *P. itamarajuensis* (e-h), *P. lobatus* (i-l) e *P. longipedicellatus* (m-p). **a, e, i, m.** Aspecto geral. Detalhe da superfície adaxial. **b, f, j, n.** Detalhe da superfície abaxial. **c, g, k, o.** Detalhe dos feixes vasculares. **d, h, l, p.** **c.** cutícula. **co** = colênquima. **ep** = epiderme. **pa** = parênquima. **pp** = parênquima paliçádico. **ph** = floema. **sc** = esclerênquima. **vb** = feixes vasculares. **xy** = xilema. **setas** = drusas. **Escala:** a, i = 200 µm. b, c, e, g, j, k, l, m, n, o, p = 50 µm. h = 20 µm..... 240

Figure 8. Seções transversais da nervura central de *Phyllanthus megastylus* (a-d), *P. niruri* (e-h), *P. platystigma* (i-l) e *P. rosellus* (m-p). **a, e, i, m.** Aspecto geral. Detalhe da superfície adaxial. **b, f, j, n.** Detalhe da superfície abaxial. **c, g, k, o.** Detalhe dos feixes vasculares. **d, h, l, p.** **c.** cutícula. **ep** = epiderme. **fi** = fibras. **pa** = parênquima. **pp** = parênquima paliçádico. **ph** = floema. **sc** = esclerênquima. **vb** = feixes vasculares. **xy** = xilema. **setas pretas** = drusas. **setas cinzas** = estômatos. **Escala:** a, b, d-l = 50, c = 20..... 241

Figure 9. Seções transversais dos pecíolos de *Phyllanthus itamarajuensis* (a-c), *P. megastylus* (d-f), *P. niruri* (g-i) e *P. platystigma* (j-l). a, d, g, j. Aspecto geral. b, e, h. Detalhe da epiderme, cortex e feixes vasculares. d. Detalhe da epiderme e cortex. c, e, i, l. Detalhe dos feixes vasculares. c. cutícula. co = córtex. ep = epiderme. fi = fibras. ph = floema. vb = feixe vascular. xy = xilema. seta preta = drusas. Escalas: a, b, d-l = 50 µm. c = 20 µm..... 242

Figure 10. Dendrograma, baseado no algoritmo de Jaccard (UPGMA), mostrando as relações de semelhanças macro e micromorfológicas dos órgãos vegetativos aéreos das espécies de *Phyllanthus* estudadas..... 243

CAPÍTULO 4

Figure 1. *Phyllanthus longipetiolatus* Marques-Torres & M.J. Silva, A. Habit. B. Cataphyll. C. Stipule. D. Leaf. E. Inflorescence in cincinni. F. Staminate flower. G. Staminate sepal. H. Pistillate flower. I. Pistillate sepal. J. fruit. K. Seed. [Drawings by Felipe Martins, from the holotype and Paratype L. S. Kinoshita, C. Urbanetz, F. T. Farah & S. H. Obando-Polo 302, UEC]264

Figure 2. Distribution map of *Phyllanthus longipetiolatus* Marques-Torres & M.J. Silva. Abbreviations for the Brazilian states (PR, Paraná; SC, Santa Catarina and SP, São Paulo)..... 265

CAPÍTULO 5

Figure 1. *Phyllanthus capixaba*, A. Habit. B. Detail of the stem showing papillae. C. Cataphyll. D. Stipules. E. Leaf. F. Staminate bract. G. Staminate flower. H. Pistillate bract. I. Pistillate flower. [Drawings by Felipe Martins, from the Paratype P.H. Labiak, P.B.S chawartsburd, A. P. Fontana & L. J. C. Kollmann 5126, RB]282

Figure 2. *Phyllanthus capixaba* [P.H. Labiak, et al. 5126, RB (a, b, c, d)] and *Phyllanthus longipedicellatus* [A. M. Torres et al. 260, UFG (e, f, g, h)], a, e. Pollen grain, in equatorial view. Scale bar = 5µm. b, f. View of colpus. Scale bar = 1µm. c, g. View of colpus with pore. Scale bar = 1µm. d, h. Exine detail. Scale bar = 1µm.....283

Figure 3. Distribution of *Phyllanthus capixaba* in Brazil. A. Brazil map with detail of the southeast region. B. Southeast region showing its states. C. Occurrence of *Phyllanthus capixaba* in the state of Espírito Santo.....284

CAPÍTULO 6

Figure 1. *Phyllanthus megastylus*, A. Habit. B. Detail of the stem showing papillae. C. Stipules. D. Leaf. E. Staminate cymule. F. Staminate flower. G. Pistillate bract. H. Pistillate flower. I. Fruit. J. Immature seed [Drawings by Felipe Martins, from the holotype and Paratype A. M. Torres & R. S. Ribeiro 237 UFG]300

Figure 2. *Phyllanthus megastylus*, A and B. Habit. C. Stem. D. Fertile branch with young pistillate flower. E. Fertile branch with pistillate flower. F. Staminate flower. G and. H. Pistillate flower. [Photos A, B, F and G by Ricardo Ribeiro and C, D, E and H by Alícia Torres] 301

Figure 3. Distribution of *Phyllanthus megastylus* in Brazil. A. Brazil map with detail of the southeast region. B. Southeast region showing its states. C. Occurrence of *Phyllanthus megastylus* in the state of Espírito Santo. Abbreviations for the Brazilian states: ES= Espírito Santo; MG=Minas Gerais; SP =São Paulo; RJ= Rio de Janeiro.....302

Figure 4. Cross sections in the leaf blade and petiole of *Phyllanthus megastylus* (A, B, C, D, E, F) and *P. itamarajuensis* (G, H, I, J, K, L, M). A, G, H. Mesophyll; B, I. border; C, J. Midrib; D, K. Vascular bundle; E, L. General aspect of the petiole; E, M. Vascular bundle of the petiole. co—cortex, d—druses, ep—epidermis, fi—fibers, p—papillae, pa—ground parenchyma, pp—palisade parenchyma. sp—spongy parenchyma, vb—vascular bundle. Gray arrows show druses and black arrows indicate stomata. Scale bars (A, B, C, G, H, I, J= 40 µm, D, E, F, K, L, M = 20 µm).....303

Figure 5. Cross sections of the stem of *Phyllanthus megastylus* (A, B, C, D) and *P. itamarajuensis* (E, F, G, H). A, E. General aspect; B, F. Epidermis, Cortex and Vascular system; C, G. Vascular system and Pith; D, H. Pith. co—cortex, d—druse, ep—epidermis, fi—fibers, ph—phloem, pi—pith, xy - xylem. Black arrows indicate druses. Scale bars (A, E = 200 µm, B, C, D, F, G, H = 50 µm)304

CAPÍTULO 7

Figure 1. *Phyllanthus lobatus* sp. nov. (a) Sterile branchlet, (b) cataphyll, (c) leaf, (d) leaf base, (e) staminate cymule, (f) staminate flower, (g) pistillate flower, (h) detail of the pistillate disk, (i) fruit, (j) seed.....322

Figure 2. *Phyllanthus lobatus* sp. nov. (a) Habit, (b) fertile branchlets, (c) fertile branchlet (showing the staminate cymules in the basal portion and solitary flowers from the median and distal portion), (d) staminate flower, (f) pistillate flowers (note the long pedicels), (g) detail of the

pistillate disk in lateral view, (g) detail of the pistillate disk in top view, (h) fruiting branch, (i) seed. Photos a, b, c, e and h by Paulo Schwirkowski and d, f, g and i by Alícia Torres.....323

Figure 3. Distribution of *Phyllanthus lobatus* sp. nov and *P. platystigma* sp. nov. in Brazil. Abbreviations for the Brazilian states (BA = Bahia; MG = Minas Gerais; ES = Espírito Santo; RJ = Rio de Janeiro; SP = São Paulo; PR = Paraná and SC = Santa Catarina).324

Figure 4. *Phyllanthus platystigma* sp. nov. (a) Habit, (b) cataphyll, (c) leaf, (d) detail of the hyaline leaf margin, (e) staminate cymule, (f) staminate flower, (g) pistillate flower, (h) fruit, (i) seed....325

Figure 5. *Phyllanthus platystigma* sp. nov. (a and b) Habit, (c) phyllanthoid branchlet (note the asymmetric leaves), (d) fertile branchlet (showing the staminate cymules in the basal portion of the branches and solitary flowers in the distal portion), (e) fruiting branchlet, (f) pistillate flower, (g) immature fruits, (h) immature seed. Photos a, b, c, d and e by Jone Mendes and f, g and h by Alícia Torres.326

Figure 6. Lectotype of *Phyllanthus bolivianus*, specimen L0158996. Used with permission from Naturalis Biodiversity Center.327

Figure 7. Holotype of *Phyllanthus mimicus*, specimen G00435044. Used with permission from © : Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève.328

CAPÍTULO 8

Figure. 1. *Phyllanthus rosellus*, A. Habit. B. Cataphylls. C. Leaf. D. Staminate flower. E. Pistillate flower. F. Fruit. G. Seed [Drawings by Cristiano Gualberto, from A. M. Torres et al. 274 (UFG) and R. C. Forzza, et al. 3115 (RB)].343

Figure 2. *Phyllanthus rosellus*. A. Habit. B. Stem. C. Cataphylls. D and E. Fertile branches, showing small leaves and male flowers on the adaxial surface. F and G. Detail of the unisexual branch, showing the pink staminate flowers, with three free stamens. H. Pistillate flower. I. Detail of the pistillate disk and styles J. Seed [Photos A, and F by João Paulo Zorzanelii, B, D, E and G by Paulo Sampaio and C, H, I and J by Alícia Torres].344

Figure 3. Lectotype of *Phyllanthus rosellus*, specimen G00435075. Used with permission from ©: Conservatoire et Jardin Botaniques de la Ville de Genève.345

Figure 4. Distribution of *Phyllanthus rosellus* in Brazil. A. Map of Brazil highlighting the state of Minas Gerais in gray. B. Map of the state of Minas Gerais, showing its border states. C. Map of

the state of Minas Gerais, showing the distribution points of the species. State abbreviations: ES= Espírito Santo; GO=Goiás; MG= Minas Gerais; SP= São Paulo; RJ= Rio de Janeiro.....346

LISTA DE TABELAS

CAPÍTULO 1

Tabela 1. Espécies de <i>Phyllanthus</i> amostradas, seus posicionamentos sistemáticos, vouchers e números de acessos no Genbank.....	66
Tabela 2. Regiões gênicas, primers, sequências e referências utilizadas neste estudo.	71
Tabela 3. Conjunto de dados, e parâmetros estatísticos para os marcadores estudados.	72

CAPÍTULO 2

Tabela 1. Morfologia comparativa entre <i>P. niruri</i> e espécies com as quais já foram equivocadamente relacionadas.....	162
---	------------

CAPÍTULO 3

Tabela 1. Material testemunho das espécies de <i>Phyllanthus</i> sect. <i>Phyllanthus</i> estudadas com suas respectivas localizações e vouchers.	244
Tabela 2. Caracteres anatômicos foliares e caulinares distintivos entre as espécies estudadas. - = Ausente. + = Presente.	245
Tabela 3. Índice de similaridade e distâncias entre as espécies de <i>Phyllanthus</i> estudadas com base no algoritmo de Jaccard.	249

CAPÍTULO 4

Table 1. Differential characters of <i>Phyllanthus longipetiolatus</i> and <i>P. niruri</i>	263
--	------------

CAPÍTULO 5

Table 1. Differential characters between <i>P. capixaba</i> , <i>P. longipedicellatus</i> e <i>P. niruri</i>	281
---	------------

CAPÍTULO 6

Table 1. Differential morphological characters of <i>Phyllanthus megastylus</i> and <i>P. itamarajuensis</i>	299
---	-----

Table 2. Differential anatomical characters of <i>Phyllanthus megastylus</i> and <i>P. itamarajuensis</i>	299
--	-----

CAPÍTULO 7

Table 1. Differential morphological characters of <i>Phyllanthus lobatus</i> sp. nov., <i>P. platystigma</i> sp. nov., <i>P. longipetiolatus</i> and <i>P. niruri</i>	321
---	-----

CAPÍTULO 8

Table 1. Differential morphological characters of <i>Phyllanthus rosellus</i> and <i>P. niruri</i>	342
---	-----

RESUMO

Phyllanthus L., possui distribuição americana e inclui cerca de 220 espécies, cinco subgêneros, 25 seções e cinco subseções. É o segundo maior gênero de Phyllanthaceae e o maior desta família na flora brasileira, onde está representado por cerca de 100 espécies distribuídas em todos os domínios fitogeográficos. Embora o gênero seja monofilético, muitas de suas infracategorias são pobremente amostradas em filogenias, o que compromete a compreensão das relações filogenéticas de suas infracategorias. *Phyllanthus* subg. *Phyllanthus* repete a distribuição do gênero e compreende cerca de 76 espécies, distribuídas em seis seções e três subseções, dentre as quais destaca-se *P. sect. Phyllanthus* como a mais diversa. Esta seção possui 37 espécies, três delas não posicionadas em nenhuma subseção e as demais circunscritas nas subseções: *Almadenses* G. L. Webster (1 sp.), *Clausseniani* G. L. Webster (22 spp.) e *Phyllanthus* (11 spp.), sendo as duas primeiras endêmicas do Brasil. *Phyllanthus* sect. *Phyllanthus*, embora recentemente definida como monofilética, tem sido amostrada em filogenias apenas por *P. clausenii* e *P. niruri*, espécies tipos das subseções *Clausseniani* e *Phyllanthus*, que emergem relacionadas a táxons das seções *Choretropsis* e *Antipodanthus*. Além disso, as subseções previamente citadas, apresentam morfologias diagnósticas sobrepostas, e, incluem espécies pouco conhecidas taxonomicamente, escassamente ilustradas, sem status de conservação conhecidos, com problemas nomenclaturais e de tipificação e, em alguns casos, polimórficas, a exemplo de *P. niruri* L. Esta tese teve como principais objetivos: a) reconstruir uma filogenia para *P. sect. Phyllanthus* a partir de uma amostragem que contemple sua distribuição e diversidade morfológica, visando averiguar o seu monofiletismo e de suas infracategorias, bem como compreender sua relação com demais seções de *P. subg. Phyllanthus*; e, entender as relações entre as subseções e espécies; b) revisar a taxonomia das espécies de *P. sect. Phyllanthus*; c) descrever a anatomia dos órgãos vegetativos aéreos de espécies que exemplifiquem a diversidade morfológica da seção, e, d) estudar a morfologia polínica das espécies da seção *Phyllanthus*. Os resultados da tese são apresentados sob a forma de oito capítulos. O primeiro, trata da filogenia de *P. sect. Phyllanthus* que foi baseada em análises isoladas e combinadas usando os métodos de Máxima Verossimilhança (MV) e Inferência Bayesiana (IB) para os marcadores moleculares ITS e trnl-F, contemplando suas três subseções e 26 espécies. Recuperamos, em ambos os métodos, a seção como polifilética e as subseções *Phyllanthus* e *Claussenianii* como para -e polifiléticas, respectivamente. Tais resultados, permitiram-nos o reconhecimento de cinco principais clados A (subclados A1, A2 e A3), B, C D e E, três dos quais, por nós tratados como seções sob os nomes *Phyllanthus* (clado C, 1PP e 100% BT), *Submarginatae* (Clado A_Subclado A1 1PP e 100% BT), *Glaziovii* (Clado A_Subclado A3) e *Clausseniani* (clado D, 1PP e 100% BT), assim como, uma reclassificação no subgênero

Phyllanthus, incluindo a redefinição de suas seções. O segundo capítulo trata da revisão taxonômica das espécies de *P.* sect. *Phyllanthus*, na qual foram reconhecidas 16 espécies, distribuídas predominantemente na Mata Atlântica. Neste capítulo, descrevemos uma nova espécie (*P. mineirensis*), propomos sete lectotipificações e três novos sinônimos para *P. niruri*. Descrições formais são apresentadas para a seção e todas as espécies, incluindo atualização dos cabeçalhos e das tipificações. Adicionalmente, são fornecidas chave de identificação, comentários de afinidades morfológicas, histórico taxonômico, status de conservação, distribuição geográfica, épocas de floração e frutificação, além de representadas por imagens em seus habitats. Neste fornecemos ainda, informações sobre a morfologia polínica para 10 espécies da seção. No terceiro capítulo, descrevemos a anatomia dos órgãos vegetativos aéreos de oito espécies da seção, o que nos permitiu reconhecer caracteres úteis na diferenciação das espécies, assim como marcar anatomicamente os táxons da seção. O quarto capítulo, já publicado, trata da descrição de uma nova espécie (*P. longipetiolatus*), escrito nos moldes tradicionais. No quinto e sexto capítulos, já publicados, *P. capixaba* e *P. megastylus* foram estabelecidas, além da macromorfologia, com base nos dados de grãos de pólen e anatomia, respectivamente. O sexto capítulo, já publicado, compreende a descrição de duas novas espécies (*P. lobatus* e *P. platystigma*), a proposição de dois novos sinônimos para *P. niruri* e um lectótipo para *P. bolivianus*. No último capítulo, já publicado, compreende o reestabelecimento e a lectotipificação de *P. rosellus*.

Palavras-chave: Evolução, Sistemática, Anatomia, Phyllanthaceae, Mata Atlântica.

ABSTRACT

Phyllanthus L., has an american distribution and includes about 220 species, five subgenera, 25 sections and five subsections. It is the second largest genus of Phyllanthaceae and the largest in this family in the Brazilian flora, where it is represented by around 100 species distributed across all phytogeographical domains. Although the genus is monophyletic, many of its infracategories are poorly sampled in phylogenies, which compromises its current infrageneric classification. *Phyllanthus* subg. *Phyllanthus* repeats the distribution of the genus and comprises around 76 species, distributed in six sections and three subsections, among which *P.* sect. *Phyllanthus* stands out as the most diverse. This section has 37 species, three of which are not placed in any subsections and the others are distributed to subsections: *Almadenses* G. L. Webster (1 sp.), *Clausseniani* G. L. Webster (22 spp.) and *Phyllanthus* (11 spp.), the first two being endemic to Brazil. *Phyllanthus* sect. *Phyllanthus*, although recently defined as monophyletic, has been sampled in phylogenies only by *P. clausenii* and *P. niruri*, type species from subsections *Clausseniani* and *Phyllanthus*, which emerge related to taxa from sections *Choretropsis* and *Antipodanthus*. Furthermore, the previously mentioned subsections present overlapping diagnostic morphologies, and include taxonomically little-known species, poorly illustrated, with no known conservation status, with nomenclatural and typification problems and, in some cases, polymorphic, such as *P. niruri* L. This thesis had as main objectives: a) reconstruct a phylogeny for *P.* sect. *Phyllanthus* from a sampling that encompasses its distribution and morphological diversity, aiming to test its monophyleticism and its infracategories; understand its relationship with other sections of *P.* subg. *Phyllanthus*; and, understand the relationships between subsections and species; b) review the taxonomy of *P.* sect. *Phyllanthus*; c) describe the anatomy of the aerial vegetative organs of species that exemplify the morphological diversity of the section, and, d) study the pollen morphology of species from the *Phyllanthus* section. The results of the thesis are presented in the form of eight chapters. The first deals with the phylogeny of *P.* sect. *Phyllanthus* which was based on isolated and combined analyzes using Maximum Likelihood (ML) and Bayesian Inference (BI) methods for the molecular markers ITS and trnL-F, covering its three subsections and 26 species. We recovered, in both methods, the section as polyphyletic and the subsections *Phyllanthus* and *Clausseniani* as para and polyphyletic, respectively. Such results allowed us to recognize five main clades A (subclades A1, A2 and A3), B, C D and E, three of which we treated as sections under the names *Phyllanthus* (clade C, 1PP and 100% BT), *Submarginatae* (Clade A, Subclade A1, 1PP and 100% BT), *Glaziovii* (Clade A, Subclade A3) and *Clausseniani* (clade D, 1PP and 100% BT), as well as a reclassification in the subgenus *Phyllanthus*, including the redefinition of its sections. The second chapter deals with the taxonomic

review of the species of *P.* sect. *Phyllanthus*, in which 16 species were recognized, predominantly distributed in the Atlantic Forest. In this chapter, we describe a new species (*P. mineirensis*), we propose seven lectotypes and three new synonyms for *P. niruri*. Formal descriptions are presented for the section and all species, including updated headings and typifications. Additionally, an identification key, comments on morphological affinities, taxonomic history, conservation status, geographic distribution, flowering and fruiting times are provided, as well as represented by images in their habitats. We also provide information on pollen morphology for 10 species in the section. In the third chapter, we described the anatomy of the aerial vegetative organs of eight species in the section, which allowed us to recognize characters useful in differentiating species, as well as anatomically marking the taxa in the section. The fourth chapter, already published, deals with the description of a new species (*P. longipetiolatus*), written in traditional ways. In the fifth and sixth chapters, already published, *P. capixaba* and *P. megastylus* were established, in addition to macromorphology, based on data on pollen grains and anatomy, respectively. The sixth chapter, already published, includes the description of two new species (*P. lobatus* and *P. platystigma*), the proposal of two new synonyms for *P. niruri* and a lectotype for *P. bolivianus*. The last chapter, already published, covers the reinstatement and lectotyping of *P. rosellus*.

Keywords: Evolution, Systematic, Anatomy, Phyllanthaceae, Atlantic Forest.

1. INTRODUÇÃO GERAL

Phyllanthaceae Martinov, cuja distribuição é tropical, pertence a ordem Malpighiales (clado Rosídeas) e circunscreve 59 gêneros e 2.000 espécies (APG IV, 2016; Chase *et al.*, 2002; Samuel *et al.*, 2005), reconhecidas pela ausência de látex, flores diclinas, em geral, com disco, gineceu 3–4-carpelar, 3–4-locular com lóculos usualmente biovulados, frutos capsulares e sementes sem carúncula (Hoffman *et al.*, 2006). Esta família, compreende as subfamílias Phyllanthoideae Kostel. e Antidesmatoideae Hurus. e 10 tribos (Poranthereae Grüning, Brideliaceae Müll. Arg., Wielandiae Baill. ex Hurus., Phyllanthaceae Dumort., Antidesmateae Benth., Jabloskieae Petra Hoffm., Scapeae Horan., Spondiantheae G.L. Webster, Uapaceae Hutch. e Bischofieae Hurus (Webster, 1994; Govaerts *et al.*, 2000), dentre as quais se destaca Phyllanthaceae com cerca de 1200 espécies (Govaerts *et al.*, 2000; Wurdack *et al.*, 2004; Hoffmann *et al.*, 2006).

Estudos filogenéticos realizados por Wurdack *et al.* (2004), Samuel *et al.* (2005), Kathriarachchi *et al.* (2005, 2006) e Bouman *et al.* (2020) comprovaram o monofiletismo da tribo Phyllanthaceae e o parafiletismo de *Phyllanthus* L., devido a inclusão dos gêneros *Breynia* J.R. Forst. & G. Forst., *Glochidion* J.R. Forst. & G. Forst., *Reverchonina* A. Gray e *Sauropus* Blume emergirem dentro dele, o que levou, Bouman *et al.* (2022), reduzirem drasticamente a circunscrição do gênero de 880 espécies, oito subgêneros, 70 seções e 14 subseções, para 215 espécies, 5 subgêneros, 24 seções e 7 subseções, sendo a maioria das seções e subseções pouco amostradas.

Phyllanthus sensu stricto distribui-se especialmente pelas Américas, sendo a América do Sul, e, especialmente, o Brasil seus principais centros de diversidade com 150 e 100 espécies, respectivamente (Bouman *et al.*, 2022; Orlandini *et al.*, 2023). O gênero, em sua atual circunscrição, reúne espécies principalmente, herbáceas ou arbustivas, com ramos normais ou modificados em filocládios organizados em um padrão filantoide ou não filantoide, flores monoclamídeas, com cálice uni ou bisseriado, 4–6-mero, com disco, geralmente, segmentado e alternissépalo nas estaminadas, e inteiros nas pistiladas, além de sementes trígonas com testas variadamente ornamentadas (Silva & Sales, 2007; Bouman *et al.*, 2022).

Phyllanthus inclui espécies conhecidas tradicionalmente como quebra-pedras ou erva-pombinhas, haja vista deterem de propriedades diuréticas, e, portanto, comumente utilizadas na eliminação de cálculos renais. Dentre estas, destacam-se *P. niruri* L., pelas suas propriedades medicinais cientificamente comprovadas para a finalidade previamente citada (Lorenzi & Matos, 2002; Matos & Lopes, 2004), assim como, atividade antiviral e, por essa razão, tem sido utilizada no combate à Hepatite-B (Lorenzi & Matos, 2002). Similarmente, *P. acuminatus* Vahl., apresenta

flavonoides, taninos, saponinas, esteroides, triterpenoides, cumarinas e outros terpenoides (Cárdenas-López *et al.*, 2002), com ação antitumoral e antimicrobiana (Duarte, 2013).

Os primeiros estudos taxonômicos direcionados a *Phyllanthus* foram elaborados por Linnaeus (1738, 1753), Vahl (1791), Kunth (1817) e Jussieu (1824) onde diversas espécies foram descritas. As primeiras propostas de classificações infragenéricas (seções) a *Phyllanthus* foram baseadas, preponderantemente, em caracteres florais e elaboradas por Baillon (1858), Grisebach (1859) e Müller Argoviensis (1863, 1866, 1873). No entanto, Webster (1955-1958) reuniu, além dos caracteres florais tipicamente usados na subdivisão de *Phyllanthus*, informações advindas da anatomia, citogenética, palinologia, biogeografia, e padrões de ramificação, o que subsidiou uma classificação composta por oito subgêneros, 24 seções, seis subseções e cerca de 800 espécies.

Bouman *et al.* (2022) reconheceram *Phyllanthus* subg. *Phyllanthus* como monofilético e subdividido em cinco seções: *Antipodanthus* (G.L.Webster) R. W. Bouman, *Choretropsis* Müll.Arg., *Loxopodium* G. L. Webster, *Pityrocladus* (G.L.Webster) R. W. Bouman e *Phyllanthus*. Recentemente, Orlandini *et al.* (2023) aumentaram a circunscrição do subgênero ao estabelecerem *P. sect. Gladius*. Na classificação proposta por Bouman *et al.* (2022), *Phyllanthus* sect. *Phyllanthus* é composta por 31 espécies americanas, herbáceas ou subarborescentes, com ramificação filantoide ou não filantoide, flores em cimas axilares, sépalas 5 ou 6, androceu composto por 2 ou 3 estames, livres ou unidos, grãos de pólen prolatos ou subprolatos, 4 ou 5 colporados com exina reticulada ou tectado-perforada e sementes com ornamentação estriadas ou verruculosas. Estes autores, concordaram com algumas infracategorias da seção *Phyllanthus* propostas por Webster (2002a), que, por exemplo, subdividiu *P. sect. Phyllanthus*, em três subseções (*Almadenses* G.L. Webster, *Clausseniani* G.L.Webster e *Phyllanthus*), todas representadas no Brasil, sendo as duas primeiras endêmicas, porém amostradas em seus estudos apenas pelas suas espécies tipos, isto é, duas espécies, o que compromete, não apenas a circunscrição filogenética pelos autores, proposta para a seção, mas também ao subgênero *Phyllanthus*.

Phyllanthus sect. *Phyllanthus* subsect. *Phyllanthus* foi descrita por Webster (1955) sob o nome *Niruri*, abrigando cinco espécies (*P. augustinii* Baillon, *P. bolivianus* Pax & K. Hoffm, *P. mimicus* G. L. Webster, *P. niruri* e *P. perpusillus* Baillon). Webster (2002) a caracterizou pelas folhas com base assimétrica, cimas unissexuais, androceu com três estames livres ou parcialmente livres, grãos de pólen 4-colporado, com exina reticulada e sementes verruculosas; enquanto as subseções *Almadenses* e *Clausseniani* foram descritas pelo mesmo autor 47 anos depois (Webster, 2002a). A primeira sendo monoespecífica (*P. almadensis*) e endêmica da Mata Atlântica brasileira e a subseção *Clausseniani* composta por 17 espécies distribuídas na Caatinga, Cerrado e Mata Atlântica. Webster (*l.c.*) caracterizou a subseção *Almadenses* pelas folhas opostas e racemos terminais, e, *Clausseniani* pelo padrão de ramificação não filantoide, anteras com

conectivos expandidos ou com tecas divergentes. Todavia, não atentou a sobreposição morfológica entre os caracteres diagnósticos de suas subseções, especialmente daqueles propostos para *P. subsect. Clauseniani*, os quais são compartilhados com membros da subseção típica.

Silva (2009), Torres *et al.* (2020) e Torres & Silva (2022, 2023a, b, c, 2024) concordaram com a classificação de Webster (2002) para a seção *Phyllanthus*, e estabeleceram para a subseção típica, sete novas espécies, propuseram a sinonimização de *P. bolivianus* Pax and K. Hoffm., e *P. mimicus* G.L.Webster sob *P. niruri* e o reestabelecimento de *P. rosellus* (Müll. Arg.) Müll. Arg., ampliando assim seu número de espécies de 5 para 11. Enquanto Mendes *et al.* (2022) ampliaram a circunscrição da subseção *Clauseniani* ao lhe subordinarem duas novas espécies (*P. lilliputianus* J.C.R.Mendes, J.M.A.Braga & Fraga e *P. sobralii* J.C.R.Mendes, J.M.A.Braga & Fraga).

Apesar dos estudos dos três parágrafos anteriores, as espécies de *P. sect. Phyllanthus* são pouco conhecidas taxonomicamente, escassamente ilustradas, sem status de conservação, com problemas nomenclaturais e de tipificação e, em alguns casos, com circunscrição duvidosa, como é o caso de *P. niruri* L., que já foi tratado como *P. lathyroides* (vide Kunth, 1817), e durante muitos anos incluiu diversas variedades e formas (vide Müller Argovienensis, 1863, 1866, 1873). Além disso, *P. niruri* já foi tratada como distinta de *P. rosellus* (vide Müller Argovienensis, 1873), ou incluindo a mesma em sua circunscrição (vide Allem, 1977; Martins *et al.*, 2014), além de ter sido ainda subdividida em subespécies (vide Webster 1955; Govaerts *et al.*, 2020). De fato, este táxon, embora secularmente conhecido, reúne morfotipos com variação no hábito (e.g. herbáceo, subarborescente ou arbustivo), na superfície das folhas (lisa ou papilosa) e apresentação das flores estaminadas (e.g. curto ou longo pediceladas, sépalas esbranquiçadas, rosadas ou avermelhadas com formatos variados, estames livres ou unidos até a metade dos filetes e grãos de pólen 4 ou 5 colporados) e pistiladas (e.g. curto ou longo pediceladas, sépalas esbranquiçadas, rosadas ou avermelhadas com formatos variados). Além disso, seus morfotipos podem ser encontrados associados a diferentes domínios fitogeográficos (e.g. Caatinga, Cerrado, Mata Atlântica e/ou amplamente distribuídos) e corresponderem provavelmente a um complexo poliploide com número cromossômico variável ($2n = 14, 26, 36$), os quais se repetem em outras espécies de sua subseção e de outras seções do gênero (Martins *et al.*, 2014; 2017; Müller Argovienensis, 1874; Silva & Sales, 2007; Webster, 1970, 2002a, b)

Diante dos problemas expostos, estudos voltados a filogenia e a revisão taxonômica de *Phyllanthus* sect. *Phyllanthus*, especialmente, direcionados a sua circunscrição taxonômica e filogenética, e ao entendimento da circunscrição de *P. niruri*, são promissores. Associados a isso, diversas espécies de *P. seção Phyllanthus*, relacionadas ou não a *P. niruri* são encontradas em

herbários americanos, não ou equivocadamente identificadas, sem falar que a identidade dessa última se faz crucial haja vista sua importância medicinal acima relatada.

5. REFERÊNCIAS

- ALBERTA, M.; MENNEGA, W. Wood anatomy of the Euphorbiaceae, in particular of the subfamily Phyllanthoideae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 94, n. 1, p.11-126, 1987.
- ALLEM, A. A. Notas sistemáticas y nuevos sinónimos en Euphorbiaceae de América del Sur III. **Revista Brasileira de Biologia**, v. 37, p. 103-109, 1977.
- AWOMUKWU D.A.; NYANANYO B. L.; UKA C. J.; OKEKE C. U. Identification of the Genus *Phyllanthus* (Family Phyllanthaceae) in Southern Nigeria Using Comparative Systematic Morphological and Anatomical Studies of the Vegetative Organs. **Journal of Plant Sciences**, v. 3, n. 3, p. 137-149, 2015.
- ARIOLI, T. **Morfo-anatomia foliar de três espécies reófitas arbustivas do Vale do Itajaí, Santa Catarina**. 2006. 121f. Dissertação (Mestrado em Biologia Vegetal) – Universidade Federal de Santa Catarina, Centro de Ciências Biológicas.
- AUBLET, J. B. C. F. **Histoire des plantes de la Guiane française: rangées suivant la méthode sexuelle, avec plusieurs mémoires sur différens objets intéressans, relatifs à la culture & au commerce de la Guiane Française**. 1775.
- BAILLON, H. **Etude générale du groupe des Euphorbiacées**. Libraire De Victor Masson, Paris. 1858.
- BAILLON, H. Species Euphorbiacearum. Euphorbiacées Américaines. Première partie: Amérique austro-orientale. **Adansonia**, v. 5, p.351-360, 1864-1865.
- BARRETT R.L.; TELFORD I.R. H. Two new species of *Phyllanthus* from northern Australia and notes on *Phyllanthus*, *Sauropus* and *Synostemon* (Phyllanthaceae) in Western Australia. **Nuytsia**, v. 26, p. 149-166, 2015.
- BOR J. Pollen morphology and the bi-reticulate exine of the *Phyllanthus* species (Euphorbiaceae) from Mauritius and Reunion. **Review of Paleobotany and Palynology**, v. 27, n. 2, p. 149-172, 1979.
- BOUMAN, R.W.; KEBLER, P.J.A.; TELFORD, I. R. H.; BRUHL, J.J.; VAN WELZEN P.C. Subgeneric delimitation of the plant genus *Phyllanthus* (Phyllanthaceae). **Blumea**, v. 63, n.2, p. 167-198, 2018.
- BOUMAN R.; W, VAN WELZEN P. C.; SUMAIL S. *Phyllanthus rufuschaneyi*: a new nickel hyperaccumulator from Sabah (Borneo Island) with potential for tropical agromining. **Botanical studies**, v.59, n.9, p. 1-12, 2018.
- BOUMAN, R.W.; KEBLER, P.J.A.; TELFORD, I. R. H.; BRUHL, J.J.; STRIJK, J. S.; SAUNDERS, R. M. K.; VAN WELZEN, P.C. Molecular phylogenetics of *Phyllanthus* sensu

- lato (Phyllanthaceae): Towards coherent monophyletic taxa. **Taxon**, v. 70, n. 1, p.1-27, 2021.
- BOUMAN, R.W.; KEBLER, P.J.A.; TELFORD, I. R. H.; BRUHL, J.J.; STRIJK, J. S.; SAUNDERS, R. M. K., ESSER H.J., FALCON-HIDALGO V. & VAN WELZEN, P.C. A revised phylogenetic classification of tribe Phyllanthae (Phyllanthaceae). **Phytotaxa**, v. 540, n.1 p.001-100, 2022.
- BRUNEL, J. F.; ROUX, J. *Phyllanthus* subsect. *Odontadenii* (Euphorbiaceae) au nord du fleuve Congo (Afrique de l'Ouest). **Willdenowia**, v.11, p. 69-90, 1981.
- BRUNEL J. F. **Sur le genre *Phyllanthus* L. et quelques genres de la Tribu des Phyllanthae Dumort. (Euphorbiaceae, Phyllanthae) en Afrique intertropicale et à Madagascar.** (Tese) Doutorado em Sciences biologiques et fondamentales appliquées. Université Louis Pasteur, Strasbourg. 1987.
- CÁRDENAS-LÓPEZ, D.; MARÍN CORBA, C. A.; SUÁREZ SUÁREZ, L. S.; TREJO, A.C. G.; BARRERA, P.N. **Plantas útiles de Lagarto Cocha y Serranía de Churumbelo en el departamento de Putumayo.** Bogotá, D.C., Colombia, Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas, SINCHI, 40 p. 2002.
- CHANTARANOTHAI P. Taxonomic notes on the genus *Phyllanthus* L. (Euphorbiaceae) in Thailand. **Thai Forest Bulletin (Botany)**, v. 33, p 16-20, 2005.
- CHASE, M. W.; ZMARZTY, S. M.; D.; WURDACK, K. J.; SWENSEN, S. M.; FAY, M. F. When in doubt, put it in Flacourtiaceae: a molecular phylogenetic analysis based on plastid rbcL DNA sequences. **Kew Bulletin**, v. 57, p. 141-181, 2002.
- CHEN S-H.; WU, M. J. A revision of the herbaceous *Phyllanthus* L. (Euphorbiaceae) in Taiwan. **Taiwania**, v. 42, p.239-261, 1997.
- CHEN Y.J.; CHEN S.H.; HUANG, T. C.; WU M. J. Pollen morphology of Philippine species of *Phyllanthus* (Phyllanthaceae, Euphorbiaceae s.l.). **Blumea**, v. 54, n. 1-2, p. 47-58, 2009.
- CONCEIÇÃO, L.O.; AOYAMA, E.M. Anatomia e histoquímica da lâmina foliar de espécies conhecidas por quebra-pedra (*Euphorbia prostrata* Aiton, *Euphorbia hyssopifolia* L., *Phyllanthus amarus* Schumach. & Thonn e *Phyllanthus tenellus* Roxb.). **Revista Brasileira de Plantas Mediciniais**, Campinas, v.18, n.2, supl. I, p.571-581, 2016.
- DILLENIUS, J. J. **Hortus Elthamensis**. Londini: Sumptibus auctoris, v. 01. 1732.
- DUARTE, S.L.F. **Constituintes químicos de *Phyllanthus acuminatus* Vahl (Phyllanthaceae):** Isolamento, caracterização estrutural e atividades biológicas. 2013. 115f. (Dissertação). Mestrado em Produtos naturais e sintéticos bioativos. Universidade Federal da Paraíba-UEPB, João Pessoa.

- ERDTMAN, G. Pollen morphology and plant taxonomy. IV. Lamiaceae, Verbenaceae and Avicenniaceae. **Svensk Botanisk Tidskrift**, v. 39, n.3, p. 279-285, 1945.
- FALCÓN-HIDALGO, B.; BAZAN, F. S.; ITURRALDE, R. B.; BORSCH, T. Phylogenetic Relationships and Character Evolution in Neotropical *Phyllanthus* (Phyllanthaceae), with a focus on the Cuban and Caribbean taxa. **International Journal Plants Science**, v.181, n.3, p. 284-305, 2020.
- FORSTER, J. R.; G. FORSTER. **Characteres generum plantarum** .150 pp., London. 1776.
- FROEMLING, W. **Anatomisch-systematische Untersuchung von Blatt und Axe der Crotoneen und Euphyllantheen**. 76 pp. Dissertação de mestrado. Gebruder Gotthelft, Cassel. Bot. Centralhl. vol. 65. 1896.
- FUNEZ, L. A.; FERREIRA, J.P.R.; HASSEMER, G. *Phyllanthus timboënsis* (Phyllanthaceae), a new species from Santa Catarina, Southern Brazil. **Webbia**, v. 73, n.1, p. 63-69, 2018.
- GAERTNER, J. **De fructibus et seminibus plantarum**, 2 (3). Stuttgart/Tiibingen, 1791.
- GARCIA, C. M.; ZANETT, G. D. I.; ZAGO, A. M.; BITTENCOURT, C. F.; HEINZMANN, B. M. Estudo Morfo-Anatômico de *Phyllanthus niruri* L. e *Phyllanthus tenellus* Roxb. **Acta Farmaceutica Bonaerense**, v. 23, n. 1, p. 67-70, 2004.
- GOVAERTS, R., D. G. FRODIN, AND A. RADCLIFFE-SMITH. **World checklist and bibliography of Euphorbiaceae (with Pandaceae)**, vols. 1-4. Royal Botanic Gardens, Kew, UK. 2000.
- GOVAERTS, R.; BARKER, C.; CARTER, S.; DAVIES, S.; ESSER, H.-J.; FERNÁNDEZ CASAS, F. J.; GILBERT, M.; HOFFMANN, P.; RADCLIFFE-SMITH, A.; STEINMANN, V.; van WELZEN, P.; WHITMOORE, T. **World checklist of Euphorbiaceae**. Royal Botanic Gardens, Kew. 2020. Disponível em <http://apps.kew.org/wcsp/>. Acesso em 21 junho 2020.
- GRISEBACH, A.H.R. **Flora of the British West Indian Islands**. London: Reeve & Co. 1859.
- HARRIS, J.G.; HARRIS, M.W. **Plant identification terminology**. An illustrated glossary. Spring Lake. 2ª ed. 1994, 216pp.
- HERMANN, P. **Paradisi Batavi Prodrum**. p. 301-386 ed. Simon Warton. Amsterdam, 1689.
- HERMANN, P. **Musaeum zeylanicum**, v. 24, 1717.
- HOFFMANN, P., KATHRIARACHCHI, H.; WURDACK, K.J. A phylogenetic classification of Phyllanthaceae (Malpighiales; Euphorbiaceae s.l.). **Kew Bulletin**, v. 61, p.37-53, 2006.
- JUSSIEU, A. L. **De Euphorbiacearum generibus medicisque earumdem viribus tentamen**. Didot, Paris. 118 pp. 1824.
- KATHRIARACHCHI, H; HOFFMANN, P; SAMUEL, R; WURDACK, K.J; CHASE, M.W. Molecular phylogenetics of Phyllanthaceae inferred from 5 genes (plastid atpB, matK, 3'

- ndhF, rbcL) and nuclear PHYC. **Molecular Phylogenetics and Evolution**, v. 36, n. 1, p. 112-134, 2005.
- KATHRIARACHCHI, H; SAMUEL, R; HOFFMANN, P; MLINAREC, J; WURDACK, K.J; RALIMANANA, H; STUESSY, T.F; CHASE, M.W. Phylogenetics of tribe Phyllanthae (Phyllanthaceae; Euphorbiaceae sensu lato) based on nrITS and plastid matK DNA sequence data. **American Journal of Botany**, v. 93, n. 4, p. 637-655, 2006.
- KOHLER E. Die Pollenmorphologie der biovulaten Euphorbiaceae und ihre Bedeutung für die Taxonomie. **Grana**, v. 6, n. 1. p. 26-120, 1965.
- KUNTH, C. S. Euphorbiaceae. **Nova genera et species plantarum**, v. 2, p. 41-93, 1817.
- LINNAEUS, C. V. **Systema Naturae**. 1 ed, 1735.
- LINNAEUS, C. V. **Genera Plantarum** 1 ed. 282, 1737.
- LINNAEUS, C V. **Classes plantarum**. Leiden: W isholff, 1738.
- LINNAEUS, C. V. *Phyllanthus*. **Species Plantarum**, v. 2, p. 981-982, 1753.
- LINNAEUS, C. V. **Mantissa plantarum altera**. Laurentius Salvius, Stockholm, 1771.
- LONG H.; YU, C.H. Intrageneric variation of pollen types in the genus *Phyllanthus* L. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 26, n. 3, p. 247-251, 1984.
- LORENZI, H; MATOS, F.J.A. **Plantas Medicinais no Brasil Nativas e Exóticas**. Instituto Plantarum, Nova Odessa. 2002.
- MARTINS, E. R.; LIMA, L. R.; CORDEIRO, I. *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) no estado do Rio de Janeiro. **Rodriguésia**, v. 65, n.2, p. 405-424, 2014.
- MARTINS, E.R; LIMA, R.L; CORDEIRO, I. Flora do Espírito Santo: *Phyllanthus* (Phyllanthaceae). **Rodriguésia**, v. 68, n.5, p.1813-1828, 2017.
- MATOS, F.J.A.; LOPES, A.E.C. **Guia fitoterápico**. Prefeitura Municipal – Programa Farmácias Vivas, Fortaleza, 2004.
- MEEWIS B; PUNT W. Pollen morphology and taxonomy of the subgenus Kirganelia (Jussieu) Webster (genus *Phyllanthus*, Euphorbiaceae) from Africa. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 39, n. 1-2, p.131-160, 1983.
- MENDES, J.C.R.; SILVA, M.J.; ATHIÊ-SOUZA, S.M.; SALES, M.F. *Phyllanthus dardanoi*, a New Species of Phyllanthaceae from Northeastern Brazil. **Systematic Botany**, v. 46, n. 1, p. 96-101, 2021.
- MENDES, J.C.R.; BRAGA, J.M.A.; FRAGA, C.N.; PEREIRA-SILVA R.A.; SALES M.F.; ATHIÊ-SOUZA, S.M. Two New Species of the *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) from Southeastern Brazil. **Systematic Botany** v. 47, n. 3, p. 853–860, 2022.
- MORI, S.A.; SILVA, L.A.M.; LISBOA, G., CORANDIN, L. **Manual de Manejo do Herbário Fanerogâmico**. Centro de Pesquisas do Cacau, Ilhéus. 103p, 1989.

- MÜLLER, J.A. *Phyllanthus*. In: de Candolle AP, ed. Vorläufige Mitteilungen aus dem für de Candolle's Prodomus bestimmten Manuscript über diese Familie. **Linnaea**, v. 32, p.1-57, 1863.
- MÜLLER, J.A. *Phyllanthus*. In: de Candolle AP, ed. Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis, Vol. 15. Paris: Victor Masson, 274–436, 1866.
- MÜLLER, J.A. Euphorbiaceae. In: MARTIUS, C.F.P.; EICHLER, A.G. (eds.). **Flora Brasiliensis**. Typographia Regia, Monachii, v. 11, p. 1-752, 1873.
- NASCIMENTO, J.E. **Estudo comparativo de três espécies de *Phyllanthus* (Phyllanthaceae), conhecidas como Quebra-pedra (*Phyllanthus niruri* L., *Phyllanthus amarus* Schum. & Thonn., e *Phyllanthus tenellus* Roxb).** 105 p. Tese (Doutorado em Ciências Farmacêuticas). Universidade Federal de Pernambuco. Recife. 2008.
- ORLANDINI, P., TORRES, A.M., MENDES, J.C.R. & SILVA, M.J. *Phyllanthus* in Flora do Brasil 2020. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <https://floradobrasil.jbrj.gov.br/FB24160>. 2020a. Acesso em 20 Novembro 2022.
- ORLANDINI, P.; CORDEIRO, I.; CAMPOS-ROCHA, A.; SOUZA, V. C. A new species of *Phyllanthus* L. (Phyllanthaceae) with phylloclades from Minas Gerais, Brazil. **Phytotaxa**, v. 455, n. 2, p. 167-172, 2020b.
- ORLANDINI, P.; CORDEIRO, I.; MENDES, J.C.R.; CAMPOS-ROCHA, A.; SOUZA, V.C. A New Species of Phyllocladiferous *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) from the Atlantic Rain Forest. **Systematic Botany**, v. 46, n. 4, p. 1011-1015, 2021.
- ORLANDINI, P.; CORDEIRO, I.; SILVA, M.J.; SOUZA, V.C. *Phyllanthus chapadensis*, a new phyllocladiferous *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) from the Chapada dos Veadeiros, Goiás, Brazil. **Phytotaxa**, v. 532, n.2, p. 169-175, 2022.
- ORLANDINI, P.; DA SILVA, O. L. M., CORDEIRO, I., & SOUZA, V. C. Phylogenetics of Brazilian phyllocladiferous *Phyllanthus* (Phyllanthaceae): a new section exclusive from the Atlantic Rain Forest, with morphological and molecular support. **Plant Systematics and Evolution**, v. 309, n.5, p. 1-36, 2023.
- PAX F, HOFFMANN K. *Phyllanthus*. In: Engler A, ed. Die Natürliche Pflanzenfamilien, edn. 2. 19, p. 60-66, 1931.
- PAX F, HOFFMANN K. *Phyllanthus*. In: Mededeelingen van's Rijks-Herbarium, v. 40, p.18-19, 1921.
- PUNT, W. Pollen morphology of the Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. **Wentia**, v. 7, v. 1, p. 1-116, 1962.
- PUNT, W. Pollen morphology of the genus *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 3, n. 1-4, p. 141-150, 1967.

- PUNT, W. Pollen morphology and taxonomy of section *Ceramanthus* Baillon s.l. of the genus *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 13, n. 3-4, p. 213-228, 1972.
- PUNT, W.; RENTROP J. Pollen morphology of the *Phyllanthus* species occurring in the continental United States. **Review of Paleobotany and Palynology**, v. 16, n. 4, p. 243-261, 1973.
- PUNT W. Pollen morphology of the *Phyllanthus* species (Euphorbiaceae) occurring in New Guinea. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 31, p. 155-177, 1980.
- PUNT, W. Convergence in some interesting pollen types of *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). **Canadian Journal of Botany**, v. 64, n. 12, p. 3127–3129, 1986.
- PUNT, W. A survey of pollen morphology in Euphorbiaceae with special reference to *Phyllanthus*. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 94, n. 1-2, p. 127-142, 1987.
- PUNT, W.; HOEN, P.P.; BLACKMORE, S.; NILSSON, S. & LE THOMAS, A. Glossary of pollen and spores terminology. **Review of Palaeobotany and Palynology**, v. 143, n.1-2, p. 1-81, 2007.
- PRUESPAN K.; TELFORD, I.R.H.; BRUHL, J. J.; VAN WELZEN, P. C. Phylogeny and proposed circumscription of *Breynia*, *Sauropus* and *Synostemon* (Phyllanthaceae), based on chloroplast and nuclear DNA sequences. **Australian Systematic Botany**, v. 25, n. 5, p. 313-330, 2012.
- RADFORD, A.E.; DICKISON, W.C.; MASSEY, J.R.; BELL, C.R. **Vascular Plant Systematics**. Harper & Row Publishers, New York, 891 pp. 1974.
- RALIMANANA, H.; HOFFMANN, P. Taxonomic revision of *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) in Madagascar and the Comoro Islands I: Synopsis and subgenera *Isocladus*, *Betsileani*, *Kirganelia* and *Tenellanthus*. **Kew Bulletin**, v. 66, p. 331-365, 2011.
- RALIMANANA H.; HOFFMANN, P. Taxonomic revision of *Phyllanthus* L. (Phyllanthaceae) in Madagascar and the Comoro Islands II: subgenera *Anisonemoides* (Jean F.Brunel) Ralim. & Petra Hoffm., stat. nov. and *Menarda* (Müll.Arg.) Ralim. & Petra Hoffm., stat. nov. **Adansonia**, v. 36, n.2 p. 265-301, 2014.
- RALIMANANA, H.; HOFFMANN, P.; RAJERIARISON, C. Taxonomic revision of *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) in Madagascar and the Comoro Islands III: subgenera *Swartziani*, *Afroswartziani* and *Emblica*. **Kew Bulletin**, v. 68, p. 535-558, 2013.
- RHEEDE-TOT-DRAKENSTEIN, H. V. **Hortus Indicus Malebaricus** 2. 110p. 1679.

- RIBEIRO, R. T. M.; NETO, R. L. S.; LOIOLA, M. I. B. *Phyllanthus carmenluciae*, a supreme species of *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) from Brazil. **Phytotaxa**, v. 305, n. 1, p. 35-40, 2017.
- ROSSIGNOL, L., ROSSIGNOL, M., HAICOUR, R. A systematic revision of *Phyllanthus* subsection *Urinaria* (Euphorbiaceae). **American Journal of Botany**, v. 74, n.12. p. 1853-1862, 1987.
- SAGUN V.G.; VAN DER HAM R.W.J.M. Pollen morphology of the Flueggeinae (Euphorbiaceae, Phyllanthoideae). **Grana**, v. 42, n.4, p. 193-219, 2003.
- SAMUEL, R.; K. H; HOFFMANN, P; BARFUSS, M.H.J; WURDACK, K.J; DAVIS, C.C; CHASE, M.W. Molecular phylogenetics of Phyllanthaceae: evidence from plastid *MATK* and nuclear *PHYC* sequences. **American Journal of Botany**, v. 92, n. 1, p. 132-141, 2005.
- SANTIAGO, L. J. M.; LOURO, R. P.; EMMERICH.; BARTH O. M. The pollen morphology of *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) section *Choretropsis*. **Botanical Journal of the Linnean Society** v. 144, n. 2, p. 243-250, 2004.
- SANTIAGO, L. J. M.; LOURO, R. P.; EMMERICH, M. *Phyllanthus* section *Choretropsis* (Euphorbiaceae) in Brazil. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 150, n. 2, p. 131-164, 2006.
- SANTIAGO, L. J. M.; LOURO, R. P.; EMMERICH, M. Phylloclade anatomy in *Phyllanthus* section *Choretropsis* (Phyllanthaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 157, n. 1, p. 91-102, 2008.
- SILVA, M.J; SALES, M.F. *Phyllanthus* L. (Phyllanthaceae) em Pernambuco, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**. São Paulo Jan./Mar. 2007.
- SILVA, M.J.; SALES, M.F. Sinopse do gênero *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) no Nordeste do Brasil. **Rodriguésia**, v. 59, n. 2, p. 407-422, 2008.
- SILVA, M. J. Two new Brazilian Species of *Phyllanthus* (Phyllanthaceae). **Novon**, v. 19, n. 2, p.229-233, 2009.
- SILVA, E. L. **Estudo polínico das espécies de *Phyllanthus* L. subgen. *Conami* (Aubl.) G.L. Webster, subgen. *Isocladus* G.L. Webster e subgen. *Phyllanthus* no Brasil.** 2008. 91f. (Dissertação) mestrado em Biodiversidade vegetal e Meio ambiente. Instituto de Botânica da Secretaria do Meio Ambiente. São Paulo.
- SIMPSON, M. G.; LEVIN, G. A. Pollen ultrastructure of the biovulate Euphorbiaceae. **International Journal of Plant Sciences**, v.155, p. 313-341, 1994.
- SWARTZ, O. **Nova genera et species plantarum seu prodromus.** Bibliopoliis Acad. M. Swederi, Holmiae, Upsaliae & Aboae, v. 97, 152pp. 1788.

- SWARTZ, O. **Observationes botanicae**. 424 pp., 11 fold. pis. Palmius, Erlangen. 180. 1791.
- SWARTZ, O. **Dianome epidendri generis**. 2: 641-1230. Palmius, Erlangen. 1800.
- TORRES, D.S.C.; CORDEIRO, I.; GIULIETTI, A.M. O gênero *Phyllanthus* L. (Euphorbiaceae) na Chapada Diamantina, Bahia, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 17, n. 2, p. 265-278, 2003.
- TORRES, A.M.; SILVA, M.J.; CORDEIRO, W. P. F. S.; ATHIÊ-SOUZA, S. M.; SALES, M. F. Two new species of *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) endemic to the Brazilian Atlantic Rainforest. **Phytotaxa**, v. 458, n. 2, p. 173-181, 2020.
- TORRES A.M.; SILVA M.J. *Phyllanthus longipetiolatus* (Phyllanthaceae), a new species from São Paulo State, Brazil. **Phytotaxa** v. 567, n. 3, p. 287-293, 2022
- TORRES A.M.; SILVA M.J. *Phyllanthus capixaba* (Phyllanthaceae), A New Species Endemic to Brazil Supported by Macromorphological and Palynological Evidence. **Systematic Botany** v. 48, n. 2, p. 307-312, 2023a
- TORRES A.M.; SILVA M.J. Anatomical and macromorphological data support a new species of *Phyllanthus* (Phyllanthaceae) from Southeastern Brazil. **Phytotaxa** v. 601, n. 2, p. 185-196, 2023b.
- TORRES A.M.; SILVA M.J. Novelties in *Phyllanthus* sect. *Phyllanthus* subsect. *Phyllanthus* (Phyllanthaceae): two new species, two new synonyms, and a lectotype. **Nordic Journal of Botany** v. 2023, p 1-10, 2023c.
- TORRES A.M.; SILVA M.J. Reinstatement and lectotypification of *Phyllanthus rosellus* (Phyllanthaceae), an endemic species from the state of Minas Gerais, Brazil. **Phytotaxa** v. 645, n.3, p. 259-269, 2024.
- VAHL, M. **Symbolae botanicae** 2: 79. N. Möller et filius, Copenhagen. 1791.
- VAN WELZEN, P.C.; PRUESAPAN, K.; TELFORD I.R.H, ESSER, H.J., BRUHL. J. J. Phylogenetic reconstruction prompts taxonomic changes in *Sauropus*, *Synostemon* and *Breynia* (Phyllanthaceae tribe Phyllanthaeae). **Blumea**, v. 59, n. 2, p. 77-94, 2014.
- WAGNER, W.L, LORENCE D.H. A nomenclator of Pacific oceanic island *Phyllanthus* (Phyllanthaceae), including *Glochidion*. **Phytokeys** v. 4, p. 67-94, 2011.
- WEBSTER, G. L. Studies of the Euphorbiaceae, Phyllanthoideae I. Taxonomic notes on the West Indian species of *Phyllanthus*. **Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University**, n. 176, p. 45-63, 1955.
- WEBSTER, G. L. A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 37 p. 91–122, 217–268, 340–359, 1956.
- WEBSTER, G. L. A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 38, p. 51–80, 170–198, 295–373, 1957.

- WEBSTER, G. L. A monographic study of the West Indian species of *Phyllanthus*. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 39, p. 49–100, 111–212, 1958.
- WEBSTER, G. L. The genera of the Euphorbiaceae in the Southeastern United States. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 48, n.4, p. 303–431, 1967.
- WEBSTER, G.L. Revision of the *Phyllanthus* (Euphorbiaceae) in the continental United States. **Brittonia**, v. 22, p. 44–76, 1970.
- WEBSTER, G.L. Systematics of the Euphorbiaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 81, n.1, p. 1–144, 1994.
- WEBSTER, G.L. A synopsis of the Brazilian taxa of *Phyllanthus* section *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). **Lundelia**, v. 5, n. 5, p. 1–26, 2002a.
- WEBSTER, G.L. Outline of the Neotropical infrageneric taxa of *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). Disponíbel em: <https://herbarium.ucdavis.edu/manuscripts/webster/New%20World/2002%20Outline%20neotropical%20Phyllanthus%202.pdf>. 2002b
- WEBSTER, G. L.; CARPENTER, K. J. Pollen morphology and phylogenetic relationships in neotropical *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 138, n. 3, p. 325–338, 2002.
- WEBSTER, G. L.; CARPENTER, K. J. Pollen morphology and systematics of palaeotropical *Phyllanthus* and related genera of subtribe Phyllanthinae (Euphorbiaceae). **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 157, n. 4, p. 591–608, 2008.
- WEI, W.Z.; KIU, H.S.; ZHOU, L.H. Pollen morphology of *Phyllanthus* (Euphorbiaceae). **Acta Botanica Yunnan**, v. 24, p. 253–259, 2002.
- WURDACK, K. J.; HOFFMANN, P.; SAMUEL, R.; BRUIJN, A.; BANK, M.V.D.; CHASE, M.W. Molecular phylogenetics analysis of Phyllanthaceae (Phyllanthoideae pro parte, Euphorbiaceae sensu lato) using plastid rbcL DNA sequences. **American Journal of Botany**, v. 91, n. 11, p. 1882–1900, 2004.
- YENNY, G., GARCÍA, M. G. DE., ROJAS, G. D. DE., ROSA DEGEN DE ARRÚA, R. D. DE., Morfología y anatomía de *Phyllanthus orbiculatus* (Phyllanthaceae) comercializada como «para para'í» en Paraguay y sus posibles sustituyentes. **Lilloa**, v. 53, n.2, p. 217–228, 2016.

7. CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente tese de doutorado contribuiu significativamente com avanços no conhecimento da diversidade macro e micromorfológica, bem como das relações evolutivas não apenas na seção *Phyllanthus*, mais também dentro de *P.* subg. *Phyllanthus*. Em termos filogenéticos, apontou, especialmente, para necessárias mudanças na circunscrição de táxons no gênero, e, em termos taxonômicos, solucionou problemas nomenclaturais e de tipificação de algumas espécies, algumas delas, *P. niruri*, interpretadas secularmente como complexas, mas que na verdade, correspondiam a um conjunto de espécies, relativamente homogêneas. Assim, fica evidente que estudos taxonômicos integrativos e filogenéticos, são essenciais para compreensão, não apenas, da real diversidade específica de *Phyllanthus*, mas para as relações evolutivas entre suas atuais subdivisões (e.g. subgêneros, seções e subseções), estas últimas imprescindíveis para a circunscrição genérica em *Phyllanthaceae*.

Em relação aos estudos filogenéticos, este trabalho contemplou a maior amostragem da seção *Phyllanthus* (26 spp.), e forneceu uma compreensão sobre as relações evolutivas entre suas espécies, assim como, da seção com as demais do subgênero *Phyllanthus*. Ele baseou-se em dois marcadores moleculares, *trnL-F* e ITS, sendo o primeiro usado pela primeira vez no gênero e demonstrando sua promissoriedade. Nossas filogenias, isoladas ou combinadas, revelaram o polifiletismo de *P.* sect. *Phyllanthus*, o parafiletismo da subseção *Phyllanthus* e o polifiletismo de *P.* subsect. *Clausseniani*. Além disso, revelamos o parafiletismo de *P.* sect. *Antipodanthus*, *P.* sect. *Choretropsis* e *P.* sect. *Loxopodium*. Tais resultados, são inéditos, expressivos e nos levaram a propor uma nova classificação para o subgênero *Phyllanthus*, que passa a compreender 10 seções (*P.* sect. *Almadenses*, *P.* sect. *Antipodanthus*, *P.* sect. *Choretropsis*, *P.* sect. *Clausseniani*, *P.* sect. *Gladiatus*, *P.* sect. *Glaziovii*, *P.* sect. *Loxopodium*, *P.* sect. *Phyllanthus*, *P.* sect. *Subermaginatae*, *P.* sect. *Pityrocladus*), algumas das quais (e.g. *Phyllanthus*, *Choretropsis*, *Loxopodium* e *Antipodanthus*) com novas circunscrições, sendo todas contrastadas primeiramente em uma chave, e compostas por descrições diagnósticas, composição específica, distribuição e histórias taxonômicas, além de imagens de sua morfologia diagnóstica.

Todas as decisões tomadas de cunho taxonômico foram respaldadas com base em suportes estatísticos juntamente com evidências morfológicas e geográficas. Destacamos ainda, além do previamente citado, a redução de *P.* sect. *Phyllanthus* de 36 para 16 espécies, de *P.* sect. *Antipodanthus* que passou a abrigar quatro espécies com a exclusão de *P. dawsonii* e *P. salesiae*, a ampliação da circunscrição de *P.* sect. *Loxopodium* que passa de nove para 14 espécies com a inclusão de *P. heteradenius* (*P.* subsect. *Clausseniani*), *P. compressus*, *P. leptocaulos*, *P. pohlianus* e *P. simplicicaulis* (não posicionadas em nenhuma seção do subgênero *Phyllanthus*) e *P. pterocaulis* teve sua posição confirmada.

Em termos taxonômicos, foram reconhecidas 16 espécies para *P. sect. Phyllanthus*, sendo seis propostas como novas durante esse estudo (*P. longipetiolatus*, *P. capixaba*, *P. lobatus*, *P. megastylus*, *P. platystigma* e *P. mineirensis*), sendo as cinco primeiras já publicadas e a última em fase de publicação; esclarecemos melhor a identidade de *P. niruri*, o que é de suma importância haja vista, ela ser a espécie mais destacada em estudos farmacológicos, por possuir inúmeros compostos químicos; propomos cinco novos sinônimos para *P. niruri*; nove lectotipificações, assim como, o reestabelecimento de *P. rosellus*, espécie previamente interpretada como parte de *P. niruri* por diversos autores.

A conservação das espécies estudadas, apresentadas na tese, constituem informações inéditas, e revelamos quatro (*P. augustinii*, *P. niruri*, *P. perpusillus* e *P. rosellus*) delas enquadradas na categoria Pouco Preocupante (LC), duas (*P. longipedicellatus* e *P. itatiaiensis*) em Perigo (EN), duas (*P. longipetiolatus*, *P. platystigma*) Criticamente Ameaçada (CR), e as demais (8) na categoria Dados Deficientes (DD), devido ao fato de serem representadas apenas por suas coleções tipos ou até três coleções de uma mesma localidade. Por fim, as espécies tratadas taxonomicamente seguem com suas distribuições mapeadas e atualizadas e com suas tipificações atualizadas, descritas, e comentadas quanto as suas relações morfológicas, épocas de floração e frutificação e distribuição, incluindo mapas, além de pranchas de ilustrações e 10 delas representadas por imagens primeiramente em seus habitats, o que facilita suas corretas determinações.

Quanto aos estudos micromorfológicos, foram investigados os grãos de pólen de 10 espécies, os quais exibiram formas prolatas, 4 colporos com ornamentação da exina perforada, microreticulada ou reticulada. Com base nesses resultados, foi possível utilizar dados palinológicos para diferenciar espécies dentro da seção *Phyllanthus*, a exemplo, de *P. capixaba*, que foi descrita e suportada por caracteres polínicos. Além disso, permitiu separar as espécies em três grupos: as que possuem pólen com exina perforada (*P. capixaba* e *P. mineirensis*), microreticulada (*P. longipedicellatus*, *P. megastylus*, *P. niruri*, *P. perpusillus* e *P. rosellus*) e reticulada (*P. augustinii* e *P. itamarajuensis*), resultados estes importantes para o conhecimento palinológico de *Phyllanthus* e, que alertam para o uso dos grãos de pólen como marcadores taxonômicos de infracategorias no gênero, como vinha sendo usado por alguns autores.

Adicionalmente, foi realizado um estudo sobre a anatomia foliar e caulinar para oito espécies da seção *Phyllanthus*, o qual demonstrou que anatomia foliar e caulinar das espécies estudadas constitui uma importante ferramenta para diferenciação delas, especialmente, no que tange à aspectos caulinares, tais como: a) presença ou ausência de alas laterais, b) presença ou ausência de tricomas; c) número de camadas do córtex, e d) presença ou ausência de espessamento das células medulares e foliares; e) contorno das células epidérmicas em vista frontal; f) disposição e tipos de estômatos; g) presença ou ausência de papilas na epiderme; h) contorno das nervuras; i) presença ou ausência de

colênquima nas nervuras; j) presença ou ausência de fibras e/ou esclereídes associadas aos feixes vasculares do pecíolo e nervuras; k) proporção do parênquima paliádico no mesofilo, e, se o mesmo é contínuo ou interrompido por parênquima na região das nervuras; l) formato, composição e orientação do bordo.

Em termos de produção bibliográfica, os resultados deste estudo geraram oito artigos científicos, sendo cinco já publicados e três a serem submetidos, bem como divulgados três resumos, sendo um deles “Sinopse taxonômica do gênero *Phyllanthus* L. (Phyllanthaceae) no Sertão do estado de Alagoas” no Simpósio digital de Sistemática e Evolução de Plantas e os outros dois “Anatomia foliar comparada de três espécies de *Phyllanthus* L. seção *Phyllanthus* subseção *Phyllanthus* e Revisão taxonômica de *Phyllanthus* L. seção *Phyllanthus* subseção *Phyllanthus*” no 72º Congresso Nacional de Botânica.

Ainda, durante o desenvolvimento desta tese, foram realizadas 12 expedições de campo, contemplando sete estados e as principais áreas de ocorrência das mesmas, o que permitiu a coleta de cerca de 130 espécimes do grupo estudado, o que incrementou os acervos dos Herbários UFG e BOTU.

Finalmente, os resultados aqui apresentados contribuem para o conhecimento das relações evolutivas no subgênero *Phyllanthus*, um dos táxons mais diversos no país, e permite um maior conhecimento sobre a macro e micromorfologia das espécies, sobretudo, àquelas com delimitação problemática e que são usadas em estudos fitoquímicos, por serem medicinalmente importantes. Além disso, subsidia novos estudos evolutivos e micromorfológicos no gênero, bem como dados que auxiliem em estratégias para a conservação de suas espécies, algumas delas com conservação comprometida.