

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL  
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

Análises morfológicas e moleculares dos gêneros *Galium* L.  
e *Relbunium* (Endl.) Hook. f. (Rubiaceae – Rubiaceae) no  
Estado do Rio Grande do Sul - Brasil

Karen Lúcia Gama De Toni

Porto Alegre  
2005



INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BOTÂNICA

**Análises morfológicas e moleculares dos gêneros *Galium* L.  
e *Relbunium* (Endl.) Hook. f. (Rubiaceae – Rubiaceae) no  
Estado do Rio Grande do Sul - Brasil**

**Karen Lúcia Gama De Toni**

**Orientador: Prof. Dr. Jorge Ernesto de Araujo Mariath  
Co-orientadora: Profa. Dra. Tatiana Teixeira de Souza Chies**

Tese submetida ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências – Ênfase Botânica.

Porto Alegre

2005

Aos meus pais Kátia e Amélio,  
pelo amor, carinho incondicional e incentivo  
em todos os momentos da minha vida.

## AGRADECIMENTOS

Durante o período de desenvolvimento desta Tese, tive oportunidade de expandir meus conhecimentos em Botânica e aprender novas técnicas, e na busca dessas novas informações conheci pessoas que foram importantes para que eu conseguisse alcançar meus objetivos. Expresso aqui meus agradecimentos para todas as pessoas e Instituições que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

Ao Prof. Dr. Jorge E. A. Mariath pela orientação, dedicação, amizade e confiança durante a execução desse trabalho; juntos compartilhamos o mesmo carinho por *Relbunium*.

À Profa. Dra. Tatiana Teixeira de Souza Chies, pela co-orientação, ensinamentos valiosos, amizade, dedicação, otimismo e esforço incansável na busca do DNA.

Ao Programa de Pós-graduação em Botânica / UFRGS pela atenção.

Ao Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro pela acolhida e incentivo, em especial à Coordenação do Programa Diversidade Taxonômica, pelo apoio financeiro e compreensão durante a execução desse trabalho.

Aos colegas Anatomistas do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ), Dra. Cláudia Franca Barros, Dra. Maria da Conceição Valente, Msc. Osnir Marquete, que me receberam com muita amizade e confiança, e sempre apoiaram o meu trabalho. E em especial à Dra. Cecília Gonçalves Costa, pelo carinho, atenção e valiosas sugestões.

Aos meus novos amigos e colegas, Msc. Neusa Tamaio, Dr. André Mantovani, e Msc. Claudine M. Mynssen, que compartilharam comigo momentos bons e ruins nessa fase de adaptação a uma nova vida no Rio de Janeiro. Além das importantes sugestões para este trabalho.

Aos técnicos e demais colegas do Laboratório de Botânica Estrutural / JBRJ, em especial à Biól. Elaine Zózimo de Souza, Biól. Andréa Penha, e Biól. Rogério da Costa



Figueiredo, pela amizade e dedicação durante a execução desse trabalho. E aos alunos Simone Petrucci Conceição, Priscilla Coutinho e Msc. Gabriel Araújo, pela compreensão e apoio.

À Sra. Ligioneide Marinho da Silva pela atenção e carinho.

Aos amigos e eternos colegas do Laboratório de Anatomia Vegetal, Depto. Botânica / UFRGS, em especial à Dra. Alexandra Mastroberti, Dra. Ana Cristina Mazzocato, Msc. Bibiana Cassol, Msc. Jaqueline Sarzi Sartori, Dr. João Marcelo dos Santos de Oliveira e Dra. Maria Cecília de Chiara Moço.

Aos colegas do Laboratório de Genética Vegetal, Depto. Genética / UFRGS, em especial à Dra. Alessandra S. Schnadelbach e Msc. Liliana Essi, pelos ensinamentos, paciência e dedicação na área de Biologia Molecular.

À Luciana Franco Scholte, responsável pelo Laboratório de Biologia Molecular / JBRJ e aos demais colegas do laboratório, pelo apoio na execução dos protocolos de extração do DNA das espécies consideradas problemáticas.

Ao Centro de Microscopia Eletrônica / UFRGS, ao Dr. Gilberto Menezes Amado Filho (JBRJ), ao Dr. Leonardo Andrade (UFRJ) e em especial à Dra. Maura Cunha (UENF) pelo auxílio na preparação e observação das amostras em Microscopia Eletrônica de Varredura.

Ao Dr. Bruno Irgang, Dr. Carlos Frederico Widholzer, Dra. Maria Luiza Porto e Dr. Nelson Matzembacher pelo auxílio na realização das coletas.

À todos os curadores que concederam empréstimos de material vegetal e à Curadora do Herbário do Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB), Dra. Lúcia D'Ávila F. de Carvalho pela atenção.

Ao meu pai, Amélio Antonio De Toni, pelo apoio e companheirismo nas buscas por *Relbunium*.

À minha mãe, Kátia Gama De Toni, pelo apoio, sugestões e palavras de otimismo e coragem nos momentos mais difíceis, e ao meu irmão, Cezar A. Gama De Toni.

Ao meu marido, Massimo G. Bovini, pela imensa atenção, paciência, dedicação, amor e apoio, além das sugestões botânicas e auxílio nas coletas.

Aos meus sogros Gina e Antonio Bovini, pelo carinho, compreensão e apoio.

Enfim a todos os meus familiares e amigos, pela compreensão de minhas longas ausências.

**ANÁLISES MORFOLÓGICAS E MOLECULARES DOS GÊNEROS *GALIUM* L. E *RELBUNIMUM* (ENDL.)  
HOOK. F. (RUBIEAE – RUBIACEAE) NO ESTADO DO RIO GRANDE DO SUL - BRASIL**

**Karen Lúcia Gama De Toni**

Orientador: Dr. Jorge Ernesto de Araujo Mariath

Co-orientador: Dra. Tatiana Teixeira de Souza Chies

Resumo da Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Botânica,  
Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos necessários à  
obtenção do título de Doutor em Ciências – Ênfase Botânica.

Desde o início da história taxonômica de *Relbunium*, muitos foram os trabalhos que enfatizaram sua autonomia e posição taxonômica. Atualmente, alguns estudos sugerem que as espécies pertencentes a *Relbunium* devam ser incluídas em uma seção do gênero *Galium*. Porém, recentes estudos moleculares na tribo Rubieae, destacam *Galium* como um grupo parafilético, e *Relbunium* como um gênero independente e monofilético. O problema taxonômico referente a *Galium* e *Relbunium* é de difícil solução, devido à ausência de estudos que integrem caracteres morfológicos, ecológicos e moleculares. No presente trabalho objetivou-se adicionar informações para o conhecimento básico das espécies de *Relbunium* e *Galium* para o sul do Brasil, a partir de caracteres morfológicos e moleculares, buscando responder a seguinte questão: “*Relbunium* pode ser considerado um gênero ou apenas uma seção dentro de *Galium*?”. Para atingir os objetivos, foi analisada a morfologia das espécies, com ênfase nas folhas, flores e frutos para duas espécies de *Galium* e treze de *Relbunium*: *G. latoramosum*, *G. uruguayense*, *R. equisetoides*, *R. gracillimum*, *R. hirtum*, *R. humile*, *R. humilioides*, *R. hypocarpium*, *R. longipedunculatum*, *R. mazocarpum*, *R. megapotamicum*, *R. nigro-ramosum*, *R. ostenianum*, *R. richardianum* e *R. valantioides*. Chaves de identificação foram geradas a partir dos resultados das análises morfológicas. As folhas foram analisadas quanto à forma, ápice, padrão de venação, tricomas, estômatos, distribuição de idioblastos secretores e vascularização do hidatódio. Esses caracteres não evidenciaram a separação entre os gêneros, auxiliando apenas na individualização das espécies. A morfologia das flores e frutos auxiliou na diferenciação dos gêneros e espécies estudadas. As flores são comumente bispóricas, a exceção de *G. latoramosum*. Brácteas involucrais, ausentes em *Galium*, estão presentes nas espécies de *Relbunium*, de duas a quatro; nesse gênero há presença de antopódio, ausente em *Galium*. A corola possui tricomas glandulares unicelulares na face adaxial, e na face abaxial os tricomas, quando presentes, são simples e idioblastos secretores estão presentes apenas em *R. gracillimum*. O androceu tem quatro estames alternipétalos e exsertos, com anteras dorsifixas e tetrasporangiadas, de deiscência longitudinal. O ovário é ínfero, bicarpelar, bilocular, com um rudimento seminal anátropo e unitegumentado por lóculo. O desenvolvimento dos frutos, a estrutura do pericarpo e da testa foram descritos. Os frutos são do tipo baga, em *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*, ou esquizocarpo, nas demais espécies. A consistência do pericarpo pode variar de carnosa, nos frutos do tipo baga, a levemente seca, nos frutos esquizocarpos. Entre as espécies, observou-se uma variação com relação ao exocarpo, que pode ser liso, piloso ou com idioblastos secretores. A testa é constituída por apenas uma camada de células, que em *R. hypocarpium* mostra-se descontínua. Além das descrições morfológicas, foram realizados estudos moleculares das espécies, através do seqüenciamento de fragmentos do DNA nuclear (ITS) e plastidial (*trnL-F*). A partir dos resultados obtidos foram elaborados cladogramas com base nos dados morfológicos e moleculares. O cladograma construído a partir dos dados morfológicos (vegetativos e reprodutivos) evidenciou a distinção dos dois gêneros, ou seja, sustenta *Relbunium* como táxon independente. Nesse cladograma observa-se que a

presença ou ausência de brácteas foi determinante, e proporcionou a separação dos gêneros. A uniformidade dos caracteres morfológicos vegetativos entre as espécies auxiliou apenas na distinção das espécies de *Relbunium*. Com relação aos dados moleculares, os fragmentos de DNA utilizados mostraram-se pouco informativos. A análise do fragmento ITS, em especial, contribuiu para confirmação da relação entre algumas espécies (*R. hirtum* e *R. ostenianum*, e *R. humile* e *R. mazocarpum*). A análise combinada dos dados morfológicos e moleculares não caracterizou *Relbunium* como um clado monofilético, sendo sua manutenção não sustentada, isso, principalmente, devido à falta de diferenças moleculares entre as espécies. Conclui-se que para o grupo em questão as análises morfológicas, das folhas, flores e frutos, foram suficientes para destacar *Relbunium* como um gênero autônomo e monofilético na tribo Rubieae.

**MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR ANALYSES OF GENUS *GALIUM* L. AND *RELBUNIUM* (ENDL.)  
HOOK. F. (RUBIEAE – RUBIACEAE) IN RIO GRANDE DO SUL STATE - BRAZIL**

**Karen Lúcia Gama De Toni**

Orientador: Jorge Ernesto de Araujo Mariath

Co-orientador: Dra. Tatiana Teixeira de Souza Chies

Abstract da Tese de Doutorado submetida ao Programa de Pós-Graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Doutor em Ciências – Ênfase Botânica.

Since the benning of the *Relbunium* taxonomic history many studies were realized about his autonomy and position. Actually, some analyses suggest that *Relbunium* species must be transfered to a *Galium* section. Recent molecular analyses of the tribe Rubieae, showed *Galium* as a paraphyletic group and *Relbunium* as an independent monophyletic group. In this work our attempt was to generate complementary data that could improve the knowledge of *Relbunium* and *Galium* from the south of Brazil. Our objective was produce valuable data though morphological and molecular analyzes in order to help answering this question: “Does *Relbunium* really constitute a separate genus from *Galium* or is it a section from *Galium*?”. Morphological analyzes were realized for the leaves, flowers and fruits from two *Galium* and thirteen *Relbunium* species: *G. latoramosum*, *G. uruguayense*, *R. equisetoides*, *R. gracillimum*, *R. hirtum*, *R. humile*, *R. humilioides*, *R. hypocarpium*, *R. longipedunculatum*, *R. mazocarpum*, *R. megapotamicum*, *R. nigro-ramosum*, *R. ostenianum*, *R. richardianum* e *R. valantioides*. Identification keys were generated using results from the morphological analyses. Leaf morphology was characterized based on the shape of the entire lamina and the apex, the type of venation, the presence, types and distribution of trichomes, stomata, and secretory idioblasts, and the vascularization of hydathodes. Leaf characters did not allow a clear separation among genera, only an individualization of the species. Flower and fruit morphology helped differentiating the genera and species studied. Flowers are commonly bisporic, except for *G. latoramosum*. Involucrate bracts are absent in *Galium*, but 2 to 4 bracts and an anthopodium occurred in *Relbunium*. For the studied species, unicellular glandular trichomes were presented in the adaxial surface of the corolla, but whenever present in the abaxial surface, they were always from the simple non glandular type. Secretory idioblasts are present only in *R. gracillimum*. The androecium presented four exserted stamens alternated with petals, with dorsifixed and tetrasporangiated anthers of longitudinal dehiscence. The ovary is inferior, bicarpellate and bilocular with an anatropous and unitegmic ovule per locule. The type and texture of fruits, and the anatomy of the pericarp and the seed coat also helped separation of the studied species. Almost dry schizocarp fruits occurred in all of them, except for *R. gracillimum* and *R. hypocarpium*, that presented fleshy berry fruits. The exocarp surface was glabrous or hairy, or presented secretory idioblasts. The seed coat was constituted by a monolayer epidermis, that is discontinuous in *R. hypocarpium*. Molecular analyzes were realized through DNA sequencing of nuclear (ITS) and plastidial (*trnL-F*) fragments. After that, molecular and morphological data were used to construct cladograms. When obtained only with morphological data the cladograms resulted in the separation of *Relbunium* from *Galium*, mainly based on the presence of bracts. However using only the molecular data from ITS and *trnL-F* fragments, results were poorly informative. The analyses of the ITS fragments confirmed the morphological similarities among the species as *R. hirtum* and *R. ostenianum*, *R. humile* and *R. mazocarpum*. Our results show that only morphological analyzes characterized *Relbunium* as a monophyletic group in the Rubieae tribe.

## SUMÁRIO

---

I.	Introdução	1
II.	Material & métodos	8
III.	Resultados	14
III.1.	Caracterização das espécies	14
III.1.1.	<i>Galium</i> L.	14
III.1.1.1.	<i>Galium latoramosum</i> Clos.	15
III.1.1.2.	<i>Galium uruguayense</i> Bacigalupo	15
III.1.2.	<i>Relbunium</i> (Endl.) Benth. et Hook.f.	16
III.1.2.1.	<i>Relbunium equisetoides</i> (Cham. et Schltld.) Ehrend.	18
III.1.2.2.	<i>Relbunium richardianum</i> (Gill. ex Hook. et Arn.) Hicken	18
III.1.2.3.	<i>Relbunium gracillimum</i> Ehrend.	18
III.1.2.4.	<i>Relbunium hypocarpium</i> (L.) Hemsl.	19
III.1.2.5.	<i>Relbunium nigro-ramosum</i> Ehrend.	19
III.1.2.6.	<i>Relbunium humiloides</i> M. Porto et Ehrend.	19
III.1.2.7.	<i>Relbunium valantioides</i> (Cham. et Schltld.) K.Schum.	20
III.1.2.8.	<i>Relbunium hirtum</i> (Lam.) K.Schum.	20
III.1.2.9.	<i>Relbunium longipedunculatum</i> Mariath & Ehrend.	20
III.1.2.10.	<i>Relbunium megapotamicum</i> (Spreng.) Ehrend.	21
III.1.2.11.	<i>Relbunium ostenianum</i> Standl.	21
III.1.2.12.	<i>Relbunium humile</i> (Cham. et Schltld.) K.Schum.	21
III.1.2.13.	<i>Relbunium mazocarpum</i> Greenm.	22
III.1.3.	Ilustrações	23

III.2. Caracterização foliar das espécies	40
III.2.1. Gênero <i>Galium</i> L.	40
III.2.1.1. <i>Galium latoramosum</i> Clos.	40
III.2.1.2. <i>Galium uruguayense</i> Bacigalupo	41
III.2.2. Gênero <i>Relbunium</i> (Endl.) Benth. et Hook.f.	42
III.2.2.1. <i>Relbunium equisetoides</i> (Cham. et Schltld.) Ehrend.	42
III.2.2.2. <i>Relbunium richardianum</i> (Gill. ex Hook. et Arn.) Hicken	43
III.2.2.3. <i>Relbunium gracillimum</i> Ehrend.	44
III.2.2.4. <i>Relbunium hypocarpium</i> (L.) Hemsl.	45
III.2.2.5. <i>Relbunium nigro-ramosum</i> Ehrend.	46
III.2.2.6. <i>Relbunium humilioides</i> M. Porto et Ehrend.	47
III.2.2.7. <i>Relbunium valantioides</i> (Cham. et Schltld.) K.Schum.	48
III.2.2.8. <i>Relbunium hirtum</i> (Lam.) K.Schum.	49
III.2.2.9. <i>Relbunium longipedunculatum</i> Mariath et Ehrend.	50
III.2.2.10. <i>Relbunium megapotamicum</i> (Spreng.) Ehrend.	51
III.2.2.11. <i>Relbunium ostenianum</i> Standl.	52
III.2.2.12. <i>Relbunium humile</i> (Cham. et Schltld.) K.Schum.	53
III.2.2.13. <i>Relbunium mazocarpum</i> Greenm.	54
III.2.3. Características micromorfológicas comuns às espécies	58
III.2.3.1. Vascularização nodal	58
III.2.3.2. Hidatódio	59
III.2.3.3. Células secretoras	59
III.2.4. Características micromorfológicas particulares a determinadas espécies	60
III.2.5. Ilustrações	64
III.3. Caracterização das estruturas reprodutivas	82
III.3.1. Ilustrações	94
III.4. Relações filogenéticas	111
III.4.1. Análises dos dados morfológicos	111
III.4.2. Análises dos dados moleculares	125
III.4.3. Análise combinada dos dados morfológicos e moleculares	130
IV. Discussão	133
V. Considerações finais	159
VI. Literatura citada	162
VII. Anexo I – Localidades referentes ao material coletado.	178
VIII. Anexo II - Táxons genéricos e infragenéricos citados no texto.	180
IX. Anexo III - Lista das Ilustrações e Tabelas citadas ao decorrer do texto.	183



## I - INTRODUÇÃO

A família Rubiaceae, que apresenta distribuição cosmopolita, é freqüente em regiões de clima tropical e subtropical, ocorrendo em terrenos baixos e elevados (Dillenburg 1978).

Os representantes da família são de fácil reconhecimento entre as angiospermas, devido à presença de ovário ínfero, folhas opostas decussadas com estípulas interpeciolares providas de coléteres, presença de endosperma nuclear, grande quantidade de alcalóides e ausência de floema interno (Bremer 1992, 1996). Esta combinação de caracteres morfológicos é única entre as angiospermas (Bremer 1996).

As Rubiaceae constituem uma das quatro maiores famílias, entre as angiospermas, com relação ao número de espécies são descritas 10.700 espécies em 637 gêneros (Robbrecht 1988). Apesar da ampla variação morfológica, é considerada monofilética (Judd *et al.* 1999), sendo grupo irmão das Gentianales (Bremer & Struwe 1992, Bremer 1996).

Apesar de características morfológicas bem definidas, que distinguem as Rubiaceae de outras famílias, as delimitações intrafamiliares são complexas, pois biologicamente e morfológicamente as espécies são diversas, com vários hábitos e características reprodutivas distintos (Bremer *et al.* 1995).

A primeira classificação envolvendo subfamílias em Rubiaceae foi proposta por Schumann (1891), que estabeleceu Cinchonoideae e Coffeoidae, baseando-se apenas em uma característica - o número de rudimentos seminiais (óvulos) por lóculo. Essa classificação, elaborada por Schumann (1891), foi rejeitada por diversos autores (Verdcourt 1958; Bremekamp 1966; Robbrecht 1988), por ser fundamentada em somente um caráter morfológico.

Verdcourt (1958) e Bremekamp (1966) utilizaram um número considerável de caracteres em seus sistemas, a fim de reconhecer as subfamílias; esses autores enfatizaram a biologia reprodutiva, estrutura da testa, presença de ráfides e tipos de tricomas. Verdcourt (1958) reconheceu três subfamílias – Cinchonoideae, Rubioideae e Antirheoideae; enquanto que Bremekamp (1966) distinguiu oito – Cinchonoideae, Gleasonioideae, Guettardoideae, Hillioideae, Ixoroideae, Pomazotoideae, Rubioideae e Urophyllloideae. Estudos subseqüentes (Kirkbride 1979, Robbrecht & Puff 1986, Robbrecht 1988) evidenciaram que a maioria das tribos não está bem delimitada, e alguns gêneros estão erroneamente circunscritos. Robbrecht (1988), a partir da proposta de Bremekamp (1966), apresentou um extenso trabalho sobre as Rubiaceae tropicais lenhosas, no qual apontou lacunas no conhecimento taxonômico da família. Esse autor propôs modificações na classificação intrafamiliar, a partir de dados morfológicos, estabelecendo quatro subfamílias - Ixoroideae, Cinchonoideae, Antirheoideae e Rubioideae.

Estudos com base em análises moleculares indicam a existência de três grandes clados em Rubiaceae - Cinchonoideae s.s., Ixoroideae s.l. e Rubioideae (Bremer 1992, 1996; Bremer & Jansen 1991; Bremer *et al.* 1995; Andersson & Rova 1999; Andreasen *et al.* 1999; Rova *et al.* 2002). De acordo com estes autores, sugere-se que a subfamília Antirheoideae (*sensu* Robbrecht 1988), seja destituída, por ser um grupo polifilético, e seus táxons transferidos para as outras três subfamílias. Entre os táxons já analisados, para Rubiaceae, apenas dois gêneros não têm posição definida nas três subfamílias propostas - *Coptosapelta* (Bremer *et al.* 1999) e *Luculia* (Bremer *et al.* 1995, 1999; Rova *et al.* 2002).

A escassez de estudos morfológicos, relativos à circunscrição das subfamílias e tribos em Rubiaceae, proporciona falta de consenso entre os níveis taxonômicos. Há duas razões principais para esta problemática: o desenvolvimento paralelo dos mesmos caracteres morfológicos em grupos distintos e a ausência de estudos filogenéticos, baseados em dados morfológicos, para a família (Bremer & Jansen 1991). Além dos problemas taxonômicos relacionados às subfamílias e tribos, existem, em Rubiaceae, discussões relativas a gêneros e espécies, como no complexo *Hedyotis* – *Oldenlandia*, no gênero *Psychotria* (Bremer & Jansen 1991), nos gêneros *Galium* e *Relbunium* (Dempster 1981, 1982, 1990), entre outros.

Os primeiros estudos taxonômicos no gênero *Relbunium* foram iniciados em 1830, com a publicação de *Rubia* seção *Involucratae* (De Candolle 1830), que é caracterizada pela presença do involúcro abaixo das flores sésseis. O nome *Relbunium* foi primeiramente proposto por Endlicher (1839), como uma seção do gênero *Galium*. Posteriormente, o gênero foi reconhecido por Bentham & Hooker, em 1873. Schumann (1889) cita 22 espécies para o gênero, e estabelece pela primeira vez binômios apropriados. Mais recentemente, Ehrendorfer (1955) realizou a descrição mais detalhada sobre o gênero, reconhecendo 30 espécies distribuídas em seções, subseções e séries, e seus táxons infragenéricos. De acordo com Ehrendorfer (1955), como a delimitação entre os gêneros *Relbunium* e *Rubia* foi estabelecida, devido às diferenças na forma de crescimento, corola e frutos, e principalmente quanto à distribuição geográfica, conclui-se então, que não há ligação próxima entre os gêneros citados. Ehrendorfer (1955) sugere que são muito mais estreitas as relações morfológicas entre as espécies americanas de *Galium* e *Relbunium*, e indica que *Relbunium* originou-se a partir de *Galium* no Novo Mundo.

Dempster (1978) define *Relbunium* como um grupo claramente monofilético, apesar de suas espécies serem freqüentemente confundidas com as de *Galium*. Entretanto, afirma que as espécies de *Relbunium* são de fácil distinção quando os indivíduos apresentam-se com flores e/ou frutos, pois possuem quatro brácteas involucrais abaixo de cada flor; enquanto que em *Galium* esse involúcro é ausente. Entretanto, todos os outros caracteres morfológicos são comuns às espécies dos dois gêneros, sendo assim, propõe estudos na possibilidade de *Relbunium* tornar-se uma seção de *Galium*, como já proposto por Endlicher (1839). Em 1982, Dempster questiona a segregação de *Relbunium* a partir de *Galium*. Afirma que se existe uma justificativa para que se mantenha *Relbunium* como gênero, ela deve ser baseada na presença de flores involucradas, solitárias e essencialmente sésseis. Neste estudo, Dempster (1982) transferiu para o gênero *Galium* todas as espécies que não apresentavam as características acima citadas. Em seu último trabalho com o gênero *Galium* na América do Sul, Dempster (1990) volta a validar as propostas de Endlicher (1839), definindo *Relbunium* como uma seção de *Galium*. Em 1996, Natali *et al.*, analisando seqüências de DNA do cloroplasto de espécies da tribo Rubieae mantém o nome *Relbunium*, ao mencionar a espécie *Relbunium hypocarpium*, sem entrar no mérito da discussão taxonômica. Bremer & Manen (2000) ao revisarem a classificação da subfamília Rubioideae, incluem na

tribo Rubieae 14 gêneros, dentre os quais está o gênero *Relbunium* tratado separadamente de *Galium*.

Atualmente, os especialistas em Rubiaceae não reconhecem *Relbunium* como gênero, concordando com Dempster (1990). Porém dados obtidos por uma equipe interdisciplinar, coordenada pela Profa. Dra. Helga Winge, envolvendo os Departamentos de Botânica e Genética da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, apóiam a manutenção do gênero *Relbunium* separadamente de *Galium*.

O gênero *Galium* foi repetidamente dividido em seções, a partir de De Candolle (1830) – 13 seções, e Schumann (1891) – 14 seções, com base na pilosidade dos frutos e número de folhas e de estípulas por nó, entre outras. Suas espécies apresentam ampla distribuição geográfica, com aproximadamente 90 espécies, encontradas na América do Norte, Central e do Sul, Ásia, África e Europa (Andersson 1992).

Várias pesquisas abordando o gênero *Galium* foram realizadas. Em sua maioria são trabalhos com ênfase taxonômica, como descrições de espécies e novos registros geográficos – De Candolle (1830), Greenman (1898), Ehrendorfer & Verdcourt (1973), Bacigalupo (1973, 1975), Ehrendorfer (1975), Puff (1977, 1979), Schönbeck & Ehrendorfer (1977), Puff & Mantell (1982), McGillivray (1983), Nazimuddin & Ehrendorfer (1987), Schönbeck (1991), Jung-Mendaçolli (2003), Ortega-Olivencia *et al.* (2004). Destes podemos destacar os estudos de Dempster (1958, 1962, 1968, 1970, 1971, 1973 a, 1973 b, 1973 c, 1973 d, 1974, 1975 a, 1975 b, 1978, 1980, 1981, 1982, 1990), Dempster & Ehrendorfer (1965) e Dempster & Stebbins (1965) que, além de discutir a taxonomia do gênero, destacam aspectos evolutivos, morfológicos, características cromossômicas e citológicas.

Apesar dos estudos priorizarem a taxonomia do gênero, existem dados relativos a características anatômicas e morfológicas das folhas e estípulas (Holm 1907; Takeda 1916; Nicolas 1929; Majumdar & Kumar Pal 1958; Farooq 1960; Pötter & Klopfer 1987; Rutishauser 1999); dos órgãos reprodutores (Lloyd 1902; Wasseem 1977; Weber 1988; De Toni 2000); dos grãos de pólen (Anchev 1982; Huysmans *et al.* 2003); dos frutos (De Toni & Mariath 1999 b, 1999 c); além de dados relativos à ecologia (Puntieri & Psysek 1998; Goodman 2005).

Além dos caracteres morfológicos, atualmente são usados dados moleculares para uma melhor organização taxonômica dos táxons. Para isso diferentes genes ou fragmentos de DNA podem servir como seqüência alvo para

as reconstruções filogenéticas. Estudos dessa natureza foram realizados incluindo o gênero *Galium*, como os de Bremer & Eriksson (1992), Manen *et al.* (1994), Natali *et al.* (1997), Torres *et al.* (2001), Hubner *et al.* (2003), Ziegenhagen *et al.* (2003), entre outros.

Também existem para o gênero *Galium*, estudos que caracterizam seus metabólitos e hormônios, como flavonóides (Puff 1975), análises enzimáticas (Ehrendorfer *et al.* 1996), saponinas (Rosa *et al.* 2000, Mitova *et al.* 2002), óleos essenciais (Baser *et al.* 2004) e auxinas (Hansen & Grossmann 2000). Outros estudos discutem a condição “invasora” do gênero, que afeta lavouras e pastagens (Mittnacht & Kemmer 2000; Gerber *et al.* 2000) e sua resistência a herbicidas (Van Eerd *et al.* 2005).

Tratando-se de *Relbunium*, este possui 33 espécies, é um gênero neotropical com ampla distribuição geográfica, sendo encontrado desde o sudoeste dos Estados Unidos até o sul da América do Sul. Suas espécies são encontradas em campos e beira de matas, principalmente nas regiões subtropicais e temperadas. No Estado do Rio Grande do Sul, Uruguai e nordeste da Argentina, estima-se a ocorrência de 22 espécies (Chamisso & Schlechtendal 1828; De Candolle 1830; Schumann 1891; Ehrendorfer 1955; Smith & Down 1956; Rambo 1962; Mariath 1974; Porto *et al.* 1977 e Winge *et al.* 1980).

Vários trabalhos abordando o gênero foram realizados. Destes podemos destacar os trabalhos de Detoni & Winge (1975) e Detoni (1976), que analisaram 22 espécies da tribo Rubieae com relação aos padrões de flavonóides, características morfológicas e ecológicas, além de distribuição geográfica, o que permitiu o reexame das relações taxonômicas em nível de espécies e seções, traçando a provável filogenia do gênero. Cavalli & Winge (1975) e Cavalli (1976) estudaram a variabilidade interespecífica, através da análise de isoenzimas, estimando o grau de reformulação do genótipo ao longo da evolução das seções e do gênero. Porto *et al.* (1977) descreveram três novas espécies de *Relbunium*, das quais, *R. humilioides* e *R. longipedunculatum*, foram analisadas quanto ao padrão de flavonóides e peroxidases, e estabeleceram seu inter-relacionamento e sua posição taxonômica no referido gênero.

Mariath (1979), estudando a morfologia e anatomia de *R. hypocarpium* e *R. hirtum*, evidenciou novas características possíveis de serem utilizadas na taxonomia do gênero, incluindo morfologia e anatomia de folhas, caule e raiz. Em 1994, Nunes *et al.* analisaram quali- e quantitativamente a anatomia da folha de

três espécies do gênero – *R. mazocarpum*, *R. humile*. e *R. catarinense*, concluindo que qualitativamente as espécies não se diferenciam, porém dados quantitativos indicam distinção entre as espécies.

Motta (1981) determinou o grau de modificações sofridas nos padrões de isoesterases ao longo do ciclo de desenvolvimento, em *R. hypocarpium*. Este estudo permitiu obter informações sobre os padrões de ativação e repressão gênica e contribuiu para o esclarecimento dos mecanismos envolvidos no processo de maturação e senescência da referida espécie. Foi verificado que diferenças entre indivíduos são claramente devidas ao sistema de regulação gênica, atuando tanto no tempo, ao longo do desenvolvimento, como na diferenciação tissular. Todos os estudos mais detalhados em sistemas enzimáticos de *R. hypocarpium* sugerem que a espécie é autogâmica, sem ser descartada, contudo, a possibilidade, extremamente eventual, de ocorrer fecundação cruzada, como observou Freitas (1989) e Cavalli-Molina *et al.* (1989). Mariath (1990) comprovou morfológicamente, nesta espécie, a autogamia através de estudos embriológicos. Mais recentemente, estudos embriológicos no gênero *Relbunium* têm sido desenvolvidos (De Toni & Mariath 1997, 1998a, 1998b, 1999a, 2000), estes destacam características morfológicas dos rudimentos seminiais, com o objetivo de auxiliar na filogenia da família Rubiaceae.

Apesar de trabalhos já terem sido realizados visando os gêneros *Galium* e *Relbunium*, ainda são insuficientes os estudos que enfatizem a discussão taxonômica entre estes dois táxons, devido à ausência de estudos que integrem caracteres anatômicos, morfológicos, ecológicos e moleculares, visando responder à seguinte pergunta: “*Relbunium* pode ser considerado um gênero ou apenas uma seção dentro de *Galium*?”.

Esta retomada nos estudos relacionados ao gênero *Relbunium*, e adição de dados relativos a *Galium*, pretende, além dos objetivos acima citados, dar continuidade ao projeto de pesquisa iniciado em 1974, intitulado “Sistemática, ecologia e evolução do gênero *Relbunium*”, coordenado pela Dra. Helga Winge, que foi dividido em dois subprojetos. O primeiro, “Sistemática e ecologia de *Relbunium*”, que foi desenvolvido no Departamento de Botânica da UFRGS, sob a responsabilidade da Dra. Maria Luiza Porto, em colaboração com Dr. Jorge E. A. Mariath, objetivou a determinação das espécies e subespécies do gênero, com base principalmente em dados morfológicos e ecológicos, os quais foram codificados para análise através de taxonomia numérica (Porto & Mariath 1975). O segundo subprojeto, “Evolução do gênero *Relbunium*”, foi



desenvolvido no Departamento de Genética da UFRGS, incluindo duas pesquisas distintas, que constituíram duas Dissertações de Mestrado: “Divergência isozímica e relações evolutivas entre espécies do gênero *Relbunium*” (Cavalli 1976) e “Estudo quimiotaxonômico e filogenético do gênero *Relbunium* (Detoni 1976)”.

Este estudo tem por objetivo adicionar informações para a melhor discussão do problema taxonômico evidenciado, gerando conhecimento básico das espécies de *Galium* e *Relbunium* para o Estado do Rio Grande do Sul. Para isso são realizadas análises referentes à morfologia externa, vascularização e anatomia foliar, ontogenia das flores e dos frutos, e dados macromoleculares.

## II – MATERIAL E MÉTODOS

O presente trabalho foi realizado com 13 espécies de *Relbunium* (*sensu* Ehrendorfer 1955, modificado por Porto *et al.* 1977, Tabela 01), duas espécies de *Galium* (*G. latoramosum* e *G. uruguayense*, Tabela 02), e duas outras espécies, também, da subfamília Rubioideae (*Borreria verticillata* e *Psychotria carthagenensis*, Tabela 02). Sendo as duas últimas incluídas para constituírem o grupo externo, o qual foi incluído com o objetivo de auxiliar na polarização dos estados de caracteres nas análises filogenéticas. A escolha das espécies de *Relbunium* foi feita buscando-se representar todas as subseções reconhecidas por Ehrendorfer (1955).

O material botânico analisado (Tabela 01) é proveniente de expedições a campo realizadas no período de agosto de 2001 a janeiro de 2005. Nessas expedições foram coletadas, sempre que possível, amostras férteis de representantes de *Galium* e *Relbunium*.

A preparação do material botânico, proveniente das expedições, para posterior inclusão no herbário da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (ICN) e do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RB), deu-se pelo método tradicional de herborização; o material foi identificado por meio de chaves, descrições e ilustrações em bibliografia especializada, e também através de comparações com coleções botânicas, depositadas em herbários nacionais e estrangeiros citados a seguir: A, B, F, GH, ICN, K, MA, NY, RB, S, SI, U. As siglas estão de acordo com o *Index Herbariorum* (Holmgren *et al.* 1990).

As análises morfológicas dos órgãos vegetativos e reprodutivos, os quais foram descritos ao estereomicroscópio Leica MZ8, e mensurados com auxílio de paquímetro. A terminologia utilizada nas descrições das estruturas vegetativas foi proposta por Hickey (1974), Leaf Architecture Working Group (1999) e Hickey &

King (2000). Os gêneros e as espécies são apresentados na ordem de surgimento na chave elaborada.

Além do processo de herborização, cada amostra coletada foi, em parte fixada, processo descrito a seguir, e parte preparada para procedimentos em biologia molecular.

Todas as espécies foram analisadas quanto à morfologia externa, vascularização foliar, características da anatomia da flor e ontogenia do fruto. Além disso, quatro espécies tiveram a anatomia foliar descrita (*G. uruguayense*, *R. equisetoides*, *R. gracillimum* e *R. richardianum*).

Para as análises em microscopia óptica, imediatamente após a coleta, o material foi fixado, à temperatura ambiente, em glutaraldeído 2,5% em tampão fosfato de sódio 0.1M, pH 7,2 (Gabriel 1982). Após a fixação, o material foi submetido a vácuo por um período de duas a seis horas, para facilitar a ação do fixador nos tecidos internos. As amostras selecionadas, após a fixação, foram lavadas em tampão fosfato de sódio 0.1M, pH 7.2; desidratadas em série etílica, por um período de 30 minutos em cada etapa; incluídas em hidroxietilmetacrilato (Gerrits & Smid 1983); seccionadas com auxílio de navalha de aço, perfil D, em micrótomo Shandon Hypercut, na espessura de 2-4  $\mu\text{m}$ ; aderidas às lâminas de vidro em placa aquecedora; e coradas com azul de toluidina O 0,05%, em benzoato de sódio pH 4,4 (O'Brien & McCully 1981). As observações, tanto para microscopia de campo claro, campo escuro, luz polarizada e fluorescência, foram realizadas em microscópio óptico Olympus BX-50, que possui acoplada uma câmera digital CoolSnap Pro a partir da qual foram obtidas as imagens.

Foram, também, realizados testes histoquímicos para detecção de celulose, com cloreto de zinco iodado (Jensen 1962), de lipídios totais, com sudan III (O'Brien & McCully 1981), e de polissacarídeos insolúveis, com ácido periódico/Schiff (O'Brien & McCully 1981); para observação em microscopia de campo claro; e o azul de anilina 0,05% (Ruzin 1999) foi utilizado para visualização de calose em microscopia de fluorescência.

Os procedimentos iniciais de fixação e vácuo, além de parte da dissecação, foram realizados no Laboratório de Anatomia Vegetal, Departamento de Botânica, Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul (UFRGS). O restante dos procedimentos foram executado no Laboratório de Botânica Estrutural do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ).

Além das amostras submetidas aos procedimentos usuais para obtenção de secções em anatomia vegetal, as folhas das mesmas foram submetidas ao processo de diafanização, segundo Strittmater (1973). Para realização desse experimento, foram selecionadas folhas a partir do sétimo nó, pois de acordo com Motta (1981), essas já estão completamente desenvolvidas.

Para as amostras observadas em microscopia eletrônica de varredura, após a fixação, seguiu-se o protocolo sugerido por Gersterberger & Leins (1978), no qual o material foi desidratado em série etílica até etanol 70%; transferido para dimetoximetano, durante um período de 12 horas; desidratado e seco em Ponto Crítico Balzers, CPD 030 no Centro de Microscopia Eletrônica (CME)/UFRGS e no Instituto de Biofísica Carlos Chagas Filho da Universidade Federal do Rio de Janeiro (UFRJ); metalizado do sistema "sputtering" Balzers, SCD 050 no CME/UFRGS e no Instituto de Biofísica/UFRJ; as observações foram realizadas em microscópio marca JEOL 5800, no CME/UFRGS e no microscópio DSEM 962 ZEISS CAMPOS/UENF; o registro das imagens foi feito através do sistema de captura digital.

Os caracteres moleculares foram obtidos a partir de amostras coletadas, especificamente folhas, as quais foram submetidas à desidratação na presença de sílica gel, e em alguns casos o DNA foi obtido a partir de material herborizado ou fresco.

As análises foram realizadas a partir de duas seqüências alvo diferentes. A primeira constitui-se de espaçadores internos do DNA ribossomal nuclear (ITS), pois são seqüências que evoluem rapidamente, de acordo com Baldwin (1992), Suh *et al.* (1993), Wociechowski *et al.* (1993), Baldwin *et al.* (1995), Desfeux & Lejeune (1996), Cerbah *et al.* (1998), Crisp *et al.* (1999), Mayer & Soltis (1999), Nepokroeff *et al.* (1999), Noyes & Rieseberg (1999) e Torrell *et al.* (1999). A segunda constitui uma seqüência não codificadora do genoma plastidial, tratando-se do espaçador *trnL-F*, que intercala os genes *trnL* e *trnF*. Algumas seqüências espaçadoras localizadas entre genes do genoma cloroplasmático são muito utilizadas em trabalhos de filogenia em nível taxonômico inter- e intragenérico e em níveis de tribo e família. Dentre os espaçadores mais utilizados, destacam-se aqueles que intercalam genes codificantes de RNA transportadores (*trn*), entre os quais está o espaçador gênico *trnL-F*.

**Tabela 01.** Sistemática do gênero *Relbunium*, *sensu* Ehrendorfer (1955), modificado por Porto *et al.* (1977). As espécies analisadas, neste trabalho, estão destacadas quando descritas quanto à morfologia (\*) e biologia molecular (ITS - ○; *trnL-F* - ●).

<i>Relbunium</i>			Material	
Seção I	Subseção 1	Série A	<i>R. hirsutum</i>	
			<i>R. croceum</i>	
			<i>R. nigro-ramosum</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 20, 24, 31, 32, 42, 46, 51, 62, 63, 64, 67, 70, 84, 87, 90; <b>Holótipo</b> – F(1185154)
	Subseção 2	Série A	<i>R. richardianum</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 01, 03, 08, 11, 25, 56
			<i>R. microphyllum</i>	
			<i>R. polyplocum</i>	
	Subseção 3	Série A	<i>R. diphyllum</i>	
			<i>R. equisetoides</i> *	N.I. Matzembacher s/nº, K. De Toni <i>et al.</i> 83
	Subseção 4	Série A	<i>R. vile</i>	
		Série B	<i>R. hypocarpium</i> * ○	K. De Toni <i>et al.</i> 02, 04, 09, 14, 18, 27, 28, 33, 34, 35, 38, 40, 47, 49, 53, 54, 60, 61, 68, 73, 74; <b>Holótipo</b> – F (S.Venturi 927)
			<i>R. guadalupense</i>	
			<i>R. glaberrimum</i>	
		Série C	<i>R. rupestre</i>	
			<i>R. gracillimum</i> * ○	M.G. Bovini <i>et al.</i> 2460, K. De Toni <i>et al.</i> 79, 80, 93; <b>Isótipo</b> – F (G. Janssan 156a)
		Série D	<i>R. indecorum</i>	
		Série E	<i>R. buxifolium</i>	
			<i>R. noxium</i>	
			<i>R. muelleri</i>	
	Série E	<i>R. valantioides</i> * ○	K. De Toni <i>et al.</i> 10	
		<i>R. bigeminum</i>		
Série F	<i>R. humilioides</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 30, 44, 85		
Subseção 5	Série A	<i>R. sellowianum</i>		
		<i>R. paulense</i>		
		<i>R. longipedunculatum</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 29, 39, 43, 48, 72, 81; <b>Isótipo</b> – U (6267)	
Subseção 1	Série A	<i>R. megapotamicum</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 22, 36	
	Série B	<i>R. hirtum</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 17, 55	
	Série C	<i>R. atherodes</i>		
	Série D	<i>R. ericoides</i>		
		<i>R. ostenianum</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 57	
Subseção 1	Série A	<i>R. humile</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 16, 21, 26, 41, 45, 65, 69, 71, 75	
		<i>R. mazocarpum</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 37, 82; <b>Isótipo</b> – NY (Pringle 8834)	
		<i>R. sphagnophilum</i>		
		<i>R. catarinense</i>		

O processamento das amostras para o seqüenciamento de fragmentos de DNA prosseguiu-se da seguinte forma: extração e quantificação do DNA total, amplificação do DNA por PCR, purificação do material amplificado e finalmente o seqüenciamento da região amplificada.

O DNA foi extraído de folhas através da técnica de CTAB descrita por Doyle & Doyle (1987) modificado. A quantificação do DNA extraído foi através da comparação da intensidade da sua banda com a intensidade das bandas do marcador fago- $\lambda$  em diferentes concentrações conhecidas. As análises foram feitas através da eletroforese em gel de agarose 0,8% em tampão TBE 1X (Tris-Borato EDTA).

A amplificação por PCR (Polimerase Chain Reaction - Reação da Polimerase em Cadeia) foi utilizada para os seguintes fragmentos de DNA: ITS do rDNA (nrDNA), descritos por Desfeaux & Lejeune (1996), e os *primers* E e F descritos por Taberlet *et al.* (1991) para o espaçador *trnL-F*. O primeiro fragmento foi amplificado em 35 ciclos de 94°C - 58°C - 72°C, enquanto o segundo foi amplificado em condições semelhantes, mas com temperatura de anelamento de 55°C, ao invés de 58°C. O material amplificado foi purificado com fosfatase alcalina de camarão e exonuclease I (Amersham Biosciences) e seqüenciado diretamente usando os mesmos *primers* das PCRs.

O produto de amplificação foi submetido ao seqüenciador automático ABI PRISM 3100 (Applied Biosystems do Brasil), localizado do Departamento de Biotecnologia, da Universidade Federal do Rio Grande do Sul.

As seqüências nucleotídicas foram alinhadas no programa de computador Clustal X (Thompson *et al.* 1997), e refinadas manualmente com o auxílio do programa BioEdit Sequence Alignment Editor (Hall 1999). As seqüências resultantes serão depositadas no GENBANK (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov>).

A partir das características morfológicas e moleculares foram realizadas reconstruções filogenéticas. Para as análises fenotípicas, os caracteres foram plotados numa matriz numérica. As análises macromoleculares se deram a partir de uma matriz contendo as seqüências de DNA dos fragmentos escolhidos. Essas análises, realizadas individualmente e também em conjunto, foram obtidas através da utilização do método de parcimônia, por intermédio do programa PAUP versão 4.0b10 (Swofford 2002). As árvores obtidas foram, posteriormente, visualizadas e avaliadas através do MacClade 4.0 (Maddison & Maddison 2000).

Nas análises filogenéticas realizadas a partir dos caracteres morfológicos, esses foram tratados como não-ordenados e as árvores foram calculadas através



do método de parcimônia – Neighbor-Joining. Para as análises com dados moleculares, os caracteres também foram tratados como não ordenados e a busca das árvores procedeu-se utilizando algoritmo heurístico, opções *Stepwise addition* com adição de árvores utilizando opção *Random*, além de TBR. A confiabilidade dos grupos formados nas árvores foi verificada através dos testes de reamostragem *Bootstrap* e *Jackknife*, com 1000 replicações em cada análise.

Os dois fragmentos escolhidos foram seqüenciados para as espécies de *Relbunium*, destacadas na Tabela 01, e para as de *Galium* (Tabela 02), além das espécies do grupo externo (Tabela 02). Nem todas as espécies selecionadas para as análises morfológicas foram avaliadas quanto aos dados moleculares, devido à ocorrência de problemas metodológicos. As seqüências de ITS de *Galium aparine* foram obtidas através de registros no Genbank (Hubner *et al.*2003).

Com relação ao grupo externo, as descrições das espécies (Fig. 16A-K), folhas (Fig. 32A-F), flores e frutos (Fig. 49A-O) foram incluídas diretamente na matriz numérica.

**Tabela 02.** Espécies selecionadas, com exceção as do gênero *Relbunium*, para a realização das análises morfológicas (\*) e moleculares (ITS - ○, e com *trnL-F* - ●). Encontram-se igualmente listados os materiais examinados.

Tribo	Espécie	Coletor
Rubieae	<i>Galium aparine</i> ○	Huebner,R. & Klemsdal,S.E.S. Genbank AF419191
	<i>Galium latoramosum</i> *	Rogério Bueno s/nº, A.Bornmüller 132, GH
	<i>Galium uruguayense</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 07, 50, 76 Marchesi 6493 (Isótipo – SI)
Spermacoaceae	<i>Borreria verticillata</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 05
Psychotrieae	<i>Psychotria carthagenensis</i> * ○ ●	K. De Toni <i>et al.</i> 06

## III - RESULTADOS

---

### III.1. Caracterização das espécies:

Chave para reconhecimento dos gêneros analisados.

- 1 – Indivíduos monóicos com flores perfeitas, ou dióicos com flores pistiladas ou estaminadas; sem brácteas involucrais; flores sempre pedunculadas ..... *Galium*
- 1' – Indivíduos monóicos com flores perfeitas; brácteas 2-4-involucradas; flores sésseis ou com pedúnculos curtos ..... *Relbunium*

#### III.1.1. *Galium* L., Sp. Pl. 1: 105-108. 1753.

ERVAS apoiantes. CAULE com base lenhosa; quadrangular, glabro ou piloso; entrenós 1,0 – 1,8 cm compr. NÓ com 2 verdadeiras e 2 estípulas foliares iguais às folhas. LÂMINA FOLIAR inteira; simétrica; cartácea; obovada, elíptica à oblonga; ápice agudo; base séssil; glabra em ambas as faces; margem, às vezes, pilosa; freqüentemente células secretoras reunidas no ápice e raramente dispersas no limbo, na face abaxial. FLORES mono- ou bispóricas; axilares até 3 por nó, solitárias pedunculadas, ou em pequenas panículas de dicásios; corola alva, pilosa ou glabra; 4 estames alternipétalos, exsertos, anteras dorsifixas, deiscência longitudinal, tetrasporangiada; estigma e estilete 2; ovário ínfero, bicarpelar, bilocular, um rudimento seminal por lóculo; tuberculado ou não. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, tuberculados ou não.

Chave para reconhecimento das espécies.

- 1 – Ramos muito ramificados; lâmina foliar obovada à elíptica, margem não translúcida, com tricomas retrorsos; células secretoras na face abaxial; flores 2-3 por nó ou pequenas panículas de dicásio; fruto levemente tuberculado ..... 1. *G. latoramosum*
- 1' – Ramos pouco ramificados; lâmina foliar elíptica-linear, margem translúcida, sem tricomas retrorsos; células secretoras ausentes; flores até 2 por nó, solitárias; fruto densamente tuberculado ..... 2. *G. uruguayense*

III.1.1.1. *Galium latoramosum* Clos., Flora Chilena 3: 187. 1847.

Figura 1 (A – F).

ERVA apoiante. CAULE quadrangular, raramente piloso; entrenós até 1,8 cm compr. LÂMINA FOLIAR até 0,4 cm compr. X 0,1 cm larg.; cartácea, obovada a elíptica, ápice agudo, base séssil, glabra em ambas as faces; margem com tricomas retrorsos; células secretoras reunidas no ápice e raramente dispersas na face abaxial do limbo. FLORES pistiladas e estaminadas, em indivíduos dióicos; em dicásios compostos; pedúnculo até 4 mm compr.; corola glabra; ovário glabro. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros.

III.1.1.2. *Galium uruguayense* Bacigalupo, Darwiniana 19 (2-4): 515. 1975.

Figura 2 (A – E).

ERVA apoiante. CAULE glabro; entrenós até 1,0 cm compr. LÂMINA FOLIAR até 1,0 cm compr. X 0,2 cm larg.; cartácea; oblongo-linear; ápice agudo; base séssil; glabra em ambas as faces; margens translúcidas, com emergências epidérmicas. FLORES bispóricas, axilares, até 2 por nó, solitárias; pedúnculo até 4 mm compr.; corola pilosa na face abaxial, tricomas simples; ovário tuberculado. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros, tuberculados.

III.1.2. ***Relbunium*** (Endl.) Benth. & Hook. f., Gen. Pl. 2: 149. 1873.

ERVA ou SUBARBUSTO. CAULE com base freqüentemente lenhosa; quadrangular, glabro ou piloso, tricomas simples, retrorsos ou não. NÓ com 2 folhas verdadeiras e 2 estípulas foliares idênticas às folhas, entrenós de diversos tamanhos. LÂMINA FOLIAR inteira; simétrica; de obovada, ovada a elíptica; glabra ou pilosa, tricomas simples; ápice agudo, raramente mucronulado ou acuminado; base séssil; margem às vezes revoluta, raramente translúcida; glabra ou ciliada, tricomas simples; freqüentemente células secretoras reunidas no ápice e dispersas na face abaxial. FLORES bispóricas, axilares, 1-8 por nó, solitárias, em monocásios ou dicásios; pedunculadas; brácteas 4, mesmo tamanho ou diferenciadas 2 a 2, iguais à folha na forma; antopódio curto ou longo. FLORES monoclamídeas; corola alva, glabra ou pilosa, tricomas simples; estames 4, alternipétalos, exsertos, anteras dorsifixas, deiscência longitudinal, tetrasporangiada; estigma e estilete 2; ovário ínfero, bicarpelar, bilocular, um rudimento seminal por lóculo; glabro, piloso ou tuberculado. FRUTO baga ou esquizocarpo com 2 mericarpos, glabro, às vezes pilosos ou tuberculados.

Chave para o reconhecimento das espécies.

1 - Flores 4-involucradas.

2 - Lâmina foliar com margem translúcida; flores solitárias até 2 por nó e/ou em dicásio simples.

3 - Plantas, geralmente, de locais alagados; caule com tricomas retrorsos; entrenós com até 2,0 cm de compr.; mericarpos não tuberculados ..... 1. *R. equisetoides*

3' - Plantas nunca de locais alagados; caule glabro; entrenós de até 0,6 cm comp.; mericarpos tuberculados ..... 2. *R. richardianum*

2' - Lâmina foliar com margem nunca translúcida; flores solitárias de 2 - 8 por nó; nunca em dicásios.

4 - Lâmina foliar com ápice mucronulado; fruto indeiscente do tipo baga.

5 - Lâmina foliar obovada; flores até 4 por nó; ovário glabro, levemente tuberculado ..... 3. *R. gracillimum*

5' - Lâmina foliar oblonga à elíptica; flores até 8 por nó; ovário piloso, nunca tuberculado ..... 4. *R. hypocarpium*

4' - Lâmina foliar com ápice agudo ou acuminado; fruto indeiscente do tipo esquizocarpo.

- 6 - Brácteas involucrais desiguais, 2 maiores e 2 menores .... 5. *R. nigro-ramosum*
- 6' - Brácteas involucrais iguais.
- 7 - Brácteas involucrais envolvendo flores e frutos.
- 8 - Lâmina foliar ovada a elíptica-orbicular; ápice acuminado; células secretoras reunidas no ápice da face abaxial; uma nervura principal evidente; até 2 flores por nó ..... 6. *R. humilioides*
- 8' - Lâmina foliar ovada a elíptica; ápice agudo; células secretoras ausentes; três nervuras evidentes; até 4 flores por nó ..... 7. *R. valantioides*
- 7' - Brácteas involucrais não envolvendo o fruto.
- 9 - Planta ereta; caule e lâmina foliar densamente pilosos; flores sésseis; corola ciliada; mericarpos não-tuberculados ..... 8. *R. hirtum*
- 9' - Planta nunca ereta; caule piloso, às vezes com tricomas retrorsos; lâmina foliar glabra ou esparsamente pilosa, em ambas as faces; flores pedunculadas; corola glabra; mericarpos tuberculados.
- 10 - Margem foliar com tricomas retrorsos; até 8 flores por nó; pedúnculo recurvado no fruto ..... 9. *R. longipedunculatum*
- 10' - Margem foliar ciliada; até 4 flores por nó; pedúnculo nunca recurvado no fruto.
- 11 - Caule com longos tricomas, não retrorsos, lâmina foliar pilosa, margem levemente revoluta, células secretoras presentes na região apical e dispersas na face abaxial da folha ..... 5. *R. nigro-ramosum*
- 11' - Caule sem tricomas longos, e com tricomas retrorsos, lâmina foliar freqüentemente glabra, margem revoluta, células secretoras presentes apenas na região apical da face abaxial da folha ..... 10. *R. megapotamicum*
- 1' - Flores 2-3-involucradas.
- 12 - Subarbustos a arbustos; caule circular, ramos apicais quadrangulares; antopódio curto (menores qu 0,7 cm comp.) ..... 11. *R. ostenianum*
- 12' - Ervas prostradas; caule quadrangular; antopódio longo (maiores 0,8 cm comp.).
- 13 - Entrenós até 0,4 cm compr.; caule e lâmina foliar pilosos; células secretoras reunidas no ápice, na face abaxial; flores até 2 por nó; ovário piloso, nunca tuberculado ..... 12. *R. humile*
- 13' - Entrenós até 0,7 cm compr.; caule glabro e lâmina foliar com raros tricomas, em ambas as faces; sem células secretoras; flores 1 por nó; ovário glabro, tuberculado ..... 13. *R. mazocarpum*

Descrições das espécies:

III.1.2.1. *Relbunium equisetoides* (Cham. & Schltl.) Ehrend., Bot. Jahrb. Syst. 76: 533. 1955.

Figura 3 (A – G).

ERVA apoiante. Caule com tricomas retrorsos; entrenós até 2,0 cm compr. NÓ com 4-5 folhas, sendo 2 verdadeiras e 2-3 estípulas levemente menores que as folhas verdadeiras. LÂMINA FOLIAR até 1,0 mm compr. X 0,5 mm larg.; cartácea; ovada a ovado-lanceolada; ápice agudo; séssil; glabra; margens com poucos tricomas retrorsos, translúcida; células secretoras reunidas no ápice. FLORES perfeitas, sésseis, em monocásios e dicásio; pedúnculo 4,0 mm compr.; brácteas 4, menores que 1,0 mm compr., 2 a 2; antopódio curto; corola glabra; ovário glabro. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros.

III.1.2.2. *Relbunium richardianum* (Gill. ex Hook. et Arn.) Hicken., Physis 2: 117. 1916.

Figura 4 (A – G).

ERVA apoiante. CAULE glabro; entrenós até 6,0 mm compr. LÂMINA FOLIAR até 4,0 mm compr. X 1,0 mm larg.; cartácea; oblonga a oblongo-linear; ápice obtuso; base séssil; glabra em ambas as faces; margem levemente revoluta, translúcida; células secretoras reunidas no ápice. FLORES até 2 por nó, solitárias, ou ainda em monocásios; pedúnculo até 5,0 mm compr.; brácteas 4, ca. 2,0 mm compr., todas mesmo tamanho, semelhantes às folhas; antopódio curto; corola glabra; ovário glabro, tuberculado. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros, tuberculados.

III.1.2.3. *Relbunium gracillimum* Ehrend., Bot. Jahrb. Syst. 76: 539. 1955.

Figura 5 (A – H).

ERVA apoiante. CAULE glabro; entrenós até 2,5 cm. LÂMINA FOLIAR até 1,5 cm compr. X 0,3 cm larg.; membranácea; obovada a oblanceolada; ápice mucronulado; base séssil; glabra, em ambas as faces; margem revoluta, com tricomas retrorsos; células secretoras reunidas no ápice e dispersas no limbo. FLORES até 4 por nó, solitárias; pedúnculo até 1,2 cm compr.; brácteas 4, até 4,0 mm compr., todas do mesmo tamanho, semelhantes às folhas; antopódio curto; corola glabra; ovário glabro,



levemente tuberculado. FRUTO baga ca. 5,0 mm diâm., de cor alaranjada a vermelha quando madura, glabra.

III.1.2.4. *Relbunium hypocarpium* (L.) Hemsl., Biol. Centr. Am. Bot. 2: 63. 1881.

Figura 6 (A – G).

ERVA apoiante. CAULE densamente piloso, às vezes retrorsos; entrenós até 4,5 cm compr. LÂMINA FOLIAR até 2,0 cm compr. X 1,0 cm larg.; membranácea a cartácea; oblonga a ovada, predominando a forma elíptica; ápice mucronulado; base séssil; glabras a pilosas, em ambas as faces; margem freqüentemente revoluta; células secretoras reunidas no ápice e dispersas no limbo. FLORES até 8 por nó, solitárias; pedúnculo até 13 mm compr.; brácteas 4, ca. 3,0 mm compr., todas do mesmo tamanho, semelhantes às folhas; antopódio curto; corola ciliada; ovário piloso. FRUTO baga ca. 5,0 mm diâm., de cor laranja a vermelho quando madura, pilosa.

III.1.2.5. *Relbunium nigro-ramosum* Ehrend., Bot. Jahrb. Syst. 76: 529. 1955.

Figura 7 (A – G).

ERVA apoiante. CAULE piloso; entrenós até 0,6 cm compr. LÂMINA FOLIAR até 6,0 mm compr. X 2,0 mm larg.; cartácea; oblonga a ovado-lanceolada, predominando o tipo estreitamente-elíptico; ápice agudo; base séssil; tricomas retrorsos, em ambas as faces; margem levemente revoluta; células secretoras reunidas no ápice e dispersas no limbo. FLORES até 2 por nó, solitárias; pedúnculo até 3,0 mm compr.; brácteas 4, 2 maiores e 2 menores, até 2,0 mm compr., semelhantes às folhas; antopódio curto; corola glabra; ovário glabro, levemente tuberculado. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros, tuberculados.

III.1.2.6. *Relbunium humilioides* M. Porto & Ehrend., Pl. Syst. Evol. 128(34):179. 1977.

Figura 8 (A – H).

ERVA prostrada. CAULE piloso; entrenós até 1,0 cm compr. LÂMINA FOLIAR até 4,0 mm compr. X 3,0 mm larg.; membranácea; ovada a elíptica-orbicular; ápice acuminado; base séssil; densamente pilosa em ambas as faces; células secretoras reunidas no ápice. FLORES até 2 por nó, solitárias; pedúnculo até 7,0 mm compr.; brácteas 4, ca. 2,0 mm compr., todas mesmo tamanho, envolvendo flor e fruto, ovadas;

antopódio curto; corola pilosa, face abaxial; ovário glabro. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros.

III.1.2.7. *Relbunium valantioides* (Cham. et Schlttdl.) K. Schum., Mart. Fl. Bras. 6(6):115. 1888.

Figura 9 (A – H).

ERVA apoiante. CAULE piloso; entrenós até 2,0 cm compr. LÂMINA FOLIAR até 1,5 cm compr. X 0,6 cm larg.; cartácea; ovada a elíptica; ápice agudo; base séssil; pilosa em ambas as faces; margem ciliada. FLORES até 4 por nó, solitárias; pedúnculo até 6,0 mm compr.; brácteas 4, ca. 4,0 mm compr., todas mesmo tamanho, envolvendo flor e fruto, semelhantes às folhas; antopódio curto; corola ciliada; ovário glabro. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros.

III.1.2.8. *Relbunium hirtum* (Lam.) K. Schum., Mart. Fl. Bras. 6(6):107. 1888.

Figura 10 (A – G).

ERVA ereta. CAULE densamente piloso; entrenós até 6,0 mm compr. LÂMINA FOLIAR até 5,0 mm compr. X 2,0 mm larg.; cartácea; ovado-lanceolada a elíptica; ápice agudo; base séssil; densamente pilosa, hispida em ambas as faces, tricomas levemente direcionados para o ápice; margem revoluta; células secretoras reunidas no ápice e dispersas no limbo. FLORES até 3 por nó, solitárias, sésseis; brácteas 4, até 3,0 mm compr., todas do mesmo tamanho, idênticas às folhas; antopódio curto; corola ciliada, face abaxial; ovário glabro. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros.

III.1.2.9. *Relbunium longipedunculatum* Mariath & Ehrend., Pl. Syst. Evol. 128 (34): 184. 1977.

Figura 11 (A – H).

ERVA apoiante. CAULE com tricomas retrorsos; entrenós até 2,1 cm compr. LÂMINA FOLIAR até 5,0 mm compr. X 1,0 mm larg.; cartácea; oblonga, ovado-lanceolada a elíptica; ápice agudo; base séssil; glabra em ambas as faces; margem revoluta, tricomas retrorsos; células secretoras no ápice. FLORES até 8 por nó, solitárias; pedúnculo até 5,0 mm compr., recurvado no fruto; brácteas 4, ca 1,0 mm compr, todas mesmo tamanho, semelhantes às folhas; antopódio curto; corola glabra; ovário glabro, levemente tuberculado. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros.

III.1.2.10. *Relbunium megapotamicum* (Spreng.) Ehrend., Bot. Jahrb. Syst. 76: 543. 1955.

Figura 12 (A – G).

ERVA apoiante. CAULE com tricomas retrorsos; entrenós até 1,6 cm compr. LÂMINA FOLIAR até 4,0 mm compr X 2,0 mm larg.; cartácea; oblonga a ovada; ápice agudo; base séssil; glabra em ambas as faces; margem revoluta, tricomas retrorsos; células secretoras reunidas no ápice. FLORES até 4 por nó, solitárias; pedúnculo até 4,0 mm compr.; brácteas 4, ca. 2,0 mm compr., todas do mesmo tamanho, semelhantes às folhas; antopódio curto; corola glabra; ovário glabro, tuberculado. FRUTO esquizocarpo, com mericarpos glabros, tuberculados.

III.1.2.11. *Relbunium ostenianum* Standl., Ostenia 120. 1933.

Figura 13 (A – I).

SUBARBUSTO ereto. CAULE cilíndrico, ramos apicais quadrangulares, densamente pilosos; entrenós até 3,0 mm compr. LÂMINA FOLIAR até 2,0 mm compr. X 0,8 mm larg.; cartácea; oblonga a ovada; ápice agudo; base séssil; densamente pilosa em ambas as faces; margem revoluta; células secretoras reunidas no ápice. FLORES até 3 por nó, solitárias, sésseis; brácteas 2-3, menor que 1,0 mm compr., semelhantes às folhas; antopódio curto; corola pilosa, face abaxial; ovário piloso. FRUTO esquizocarpo, com 2-3 mericarpos, pilosos.

III.1.2.12. *Relbunium humile* (Cham. et Schltl.) K. Schum., Mart. Fl. Bras. 6(6):105. 1888.

Figura 14 (A – F).

ERVA prostrada. CAULE piloso; entrenós até 4,0 mm compr. LÂMINA FOLIAR até 2,0 mm compr. X 1,0 mm larg.; membranácea; ovada a ovado-lanceolada; ápice agudo; base séssil; pilosa em ambas as faces; células secretoras reunidas no ápice. FLORES até 2 por nó, solitárias; pedúnculo até 4,0 mm compr., recurvado no fruto; brácteas 2, às vezes menor que 1,0 mm compr., semelhantes às folhas; antopódio longo; corola ciliada; ovário piloso. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, pilosos.

III.1.2.13. *Relbunium mazocarpum* Greenm., Proc. Amer. Acad. Arts 41: 250. 1905.  
Figura 15 (A – E).

ERVA prostrada. CAULE glabro; entrenós até 7,0 mm compr. LÂMINA FOLIAR até 2,0 mm compr. X 1,0 mm larg.; membranácea; ovado-lanceolada; ápice acuminado; base séssil; raros tricomas em ambas as faces; margem levemente ciliada. FLORES 1 por nó, solitárias; pedúnculo até 4,0 mm compr., recurvado; brácteas 2, menores que 2,0 mm compr, semelhantes às folhas; antopódio longo; corola pilosa, raros tricomas no ápice; ovário tuberculado, glabro. FRUTO esquizocarpo, com 2 mericarpos, glabros, tuberculados.

### III.1.3. Ilustrações

Figura 01 (A – F). Aspectos da macromorfologia de *Galium latoramosum*. A. Aspecto geral da planta. B. Folha (face abaxial). C. Pormenor do caule. D. Flor estaminada em pré-antese. E. Fruto. F. Detalhe das inflorescências. Barras de escala = 0,5 mm (D), 1 mm (B - C), 2 mm (E), 10 mm (F).

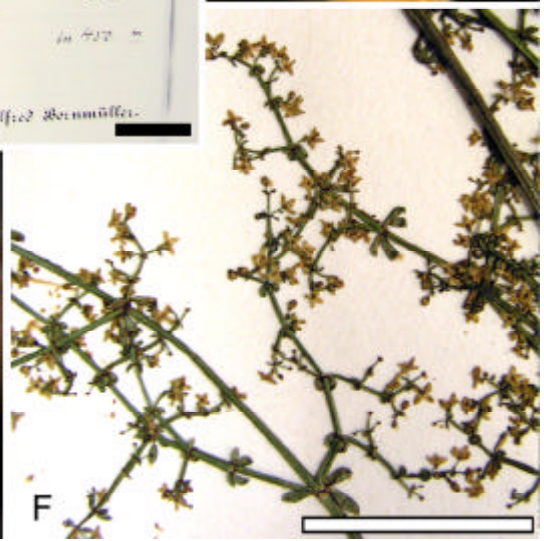
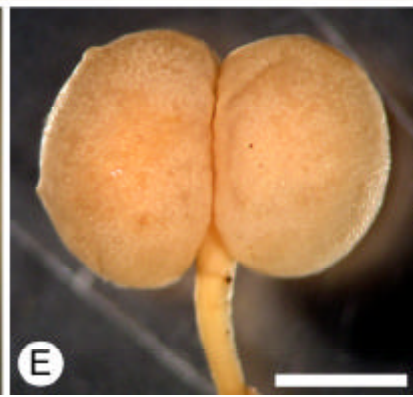
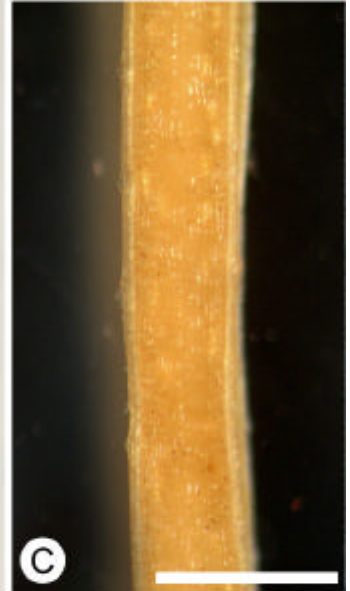
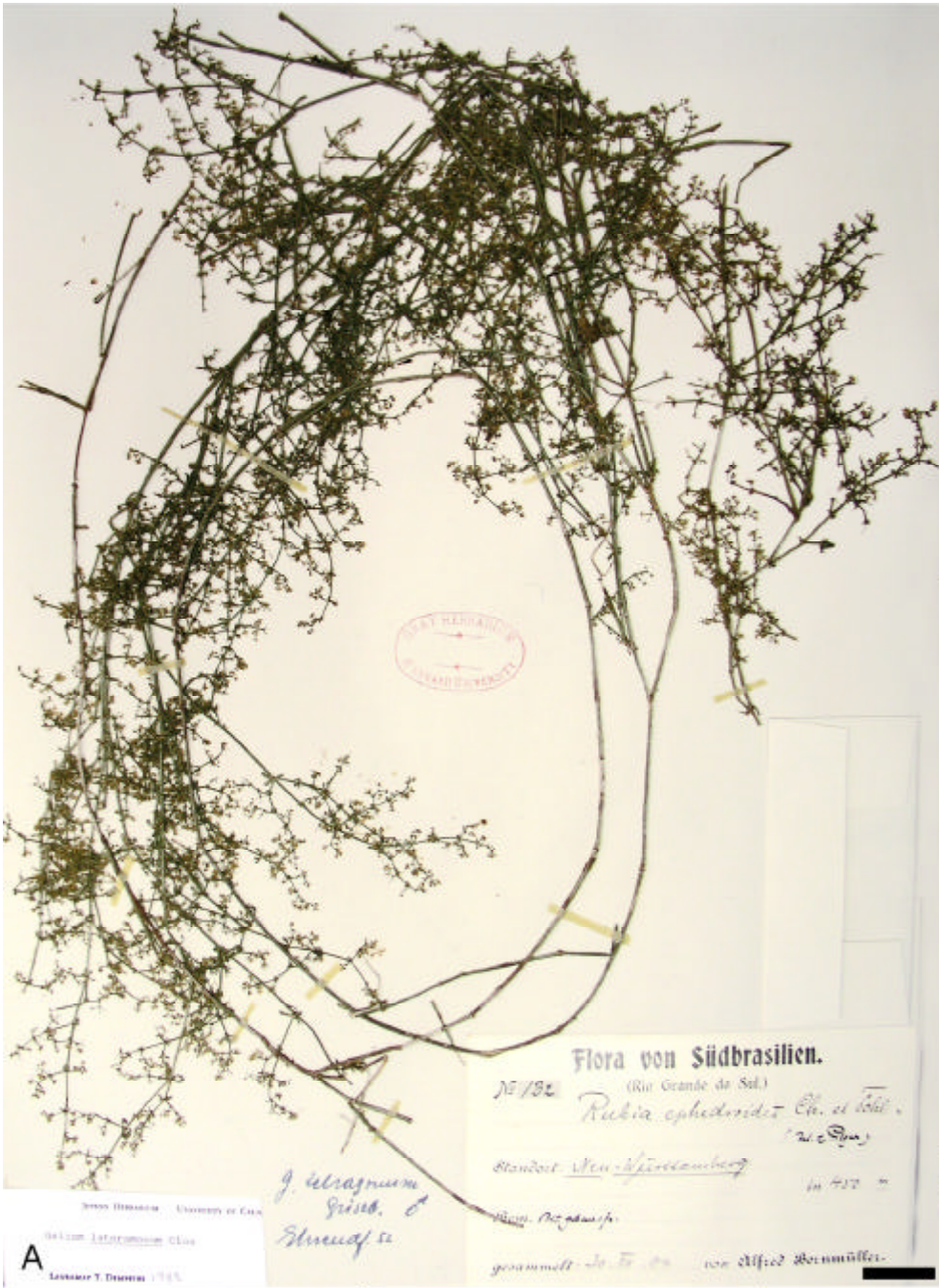


Figura 02 (A – E). Aspectos da macromorfologia de *Galium uruguayense*. A. Vista geral da planta. B Folha com margens translúcidas (setas). C. Pormenor do caule. D. Fruto. E. Detalhe do ramo, com apenas um fruto por nó. Barras de escala = 1 mm (C – D), 2 mm (B, E), 25 mm (A).



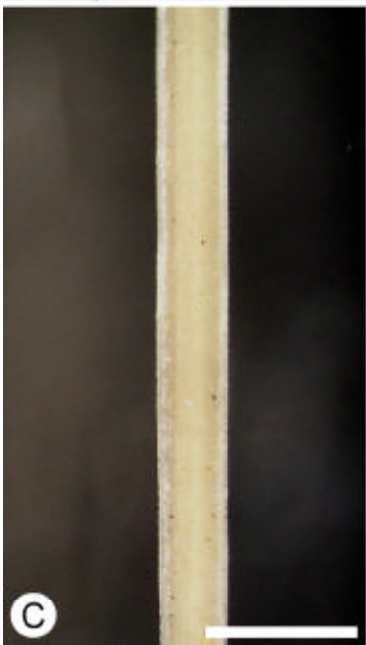
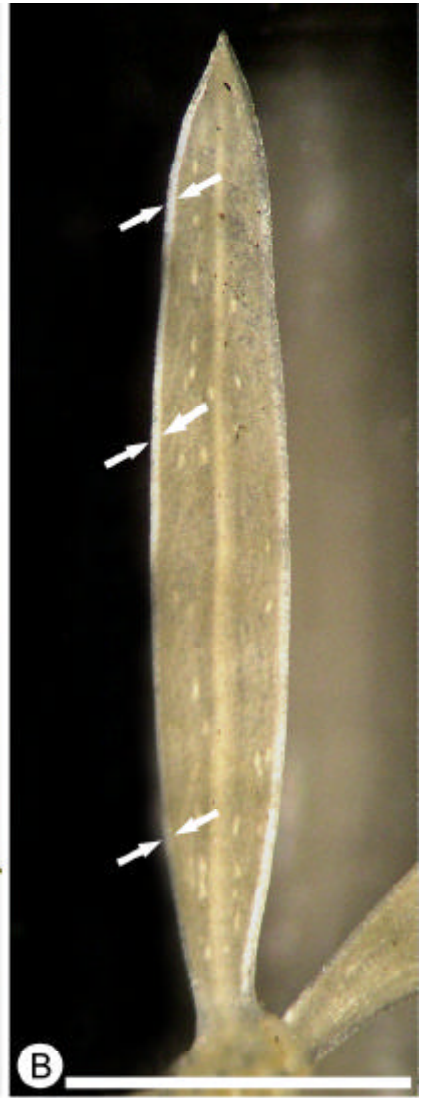


Figura 03 (A – G). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium equisetoides*. A. Aspecto geral da planta. B. Detalhe da folha com margens translúcidas (setas). C. Pormenor do caule. D. Face abaxial das brácteas - duas maiores e duas menores (setas). E. Vista lateral da flor involucrada, com brácteas indicadas por seta. F. Fruto, com antopódio em evidência. G. Detalhe da inflorescência. Barras de escala = 1 mm (B), 2 mm (C – G), 25 mm (A).



Figura 04 (A – G). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium richardianum*. A. Vista geral da planta. B. Folha (face adaxial). C. Pormenor do caule. D. Detalhe da inflorescência. E. Flor, em vista lateral, com brácteas evidentes. F. Fruto imaturo, com antopódio (seta). G. Brácteas (face abaxial), células secretoras no ápice. Barras de escala = 0,5 mm (C), 2 mm (B, D – G), 25 mm (A).



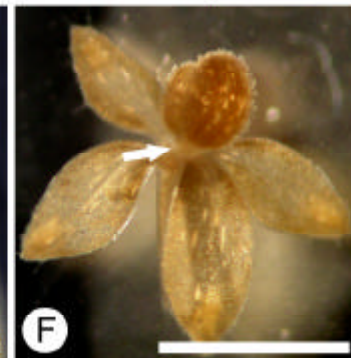
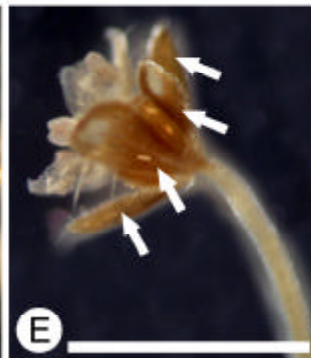
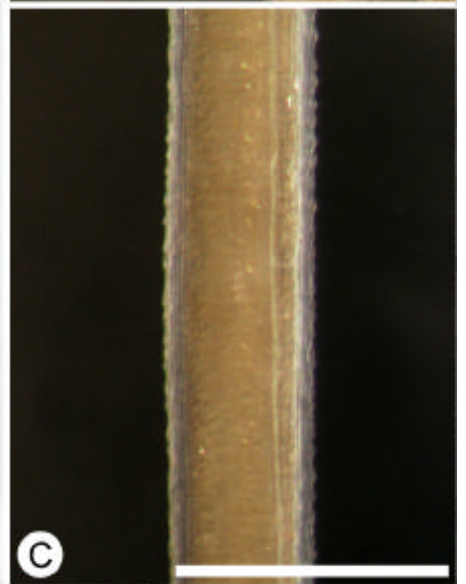


Figura 05 (A – H). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium gracillimum*. A. Aspecto geral da planta. B. Detalhe do ramo, com flores indicadas por setas. C. Face abaxial da folha, destacando as células secretoras. D. Pormenor do caule. E. Flor (vista lateral). F. Fruto maduro, com antopódio (seta) e brácteas (setas brancas). G. Brácteas com células secretoras. H. Detalhe do nó, evidenciando flores pedunculadas. Barras de escala = 1 mm (C – D), 2 mm (E – H), 25 mm (A – B).

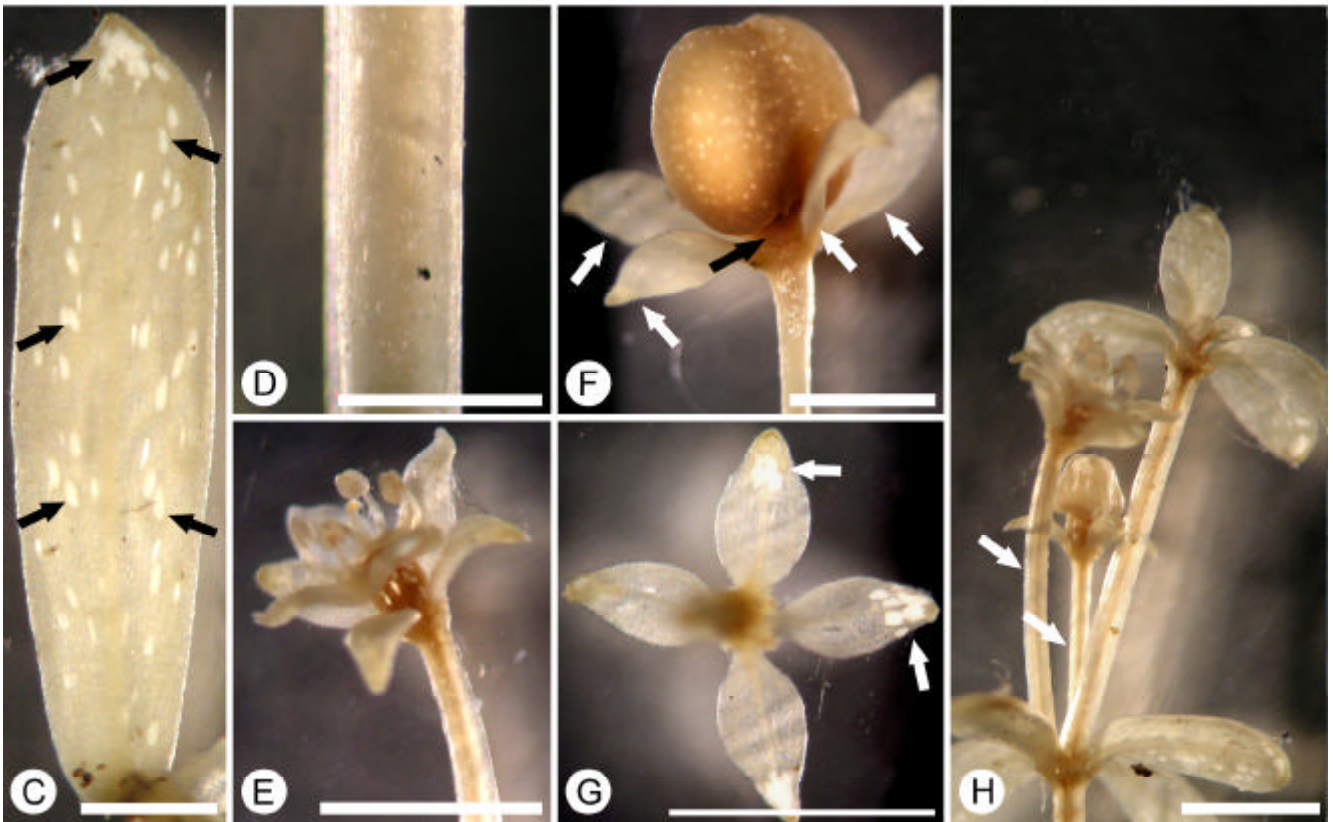


Figura 06 (A – G). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium hypocarpium*. A. Vista geral da planta. B. Pormenor do caule. C. Folha (face adaxial), com células secretoras (setas) e idioblastos com ráfides (asteriscos). D. Detalhe do nó, com flores pedunculadas. E. Flor (vista frontal). F. Fruto maduro. G. Brácteas com células secretoras (setas) e idioblastos com ráfides (asteriscos). Barras de escala = 2 mm (B – G), 25 mm (A).



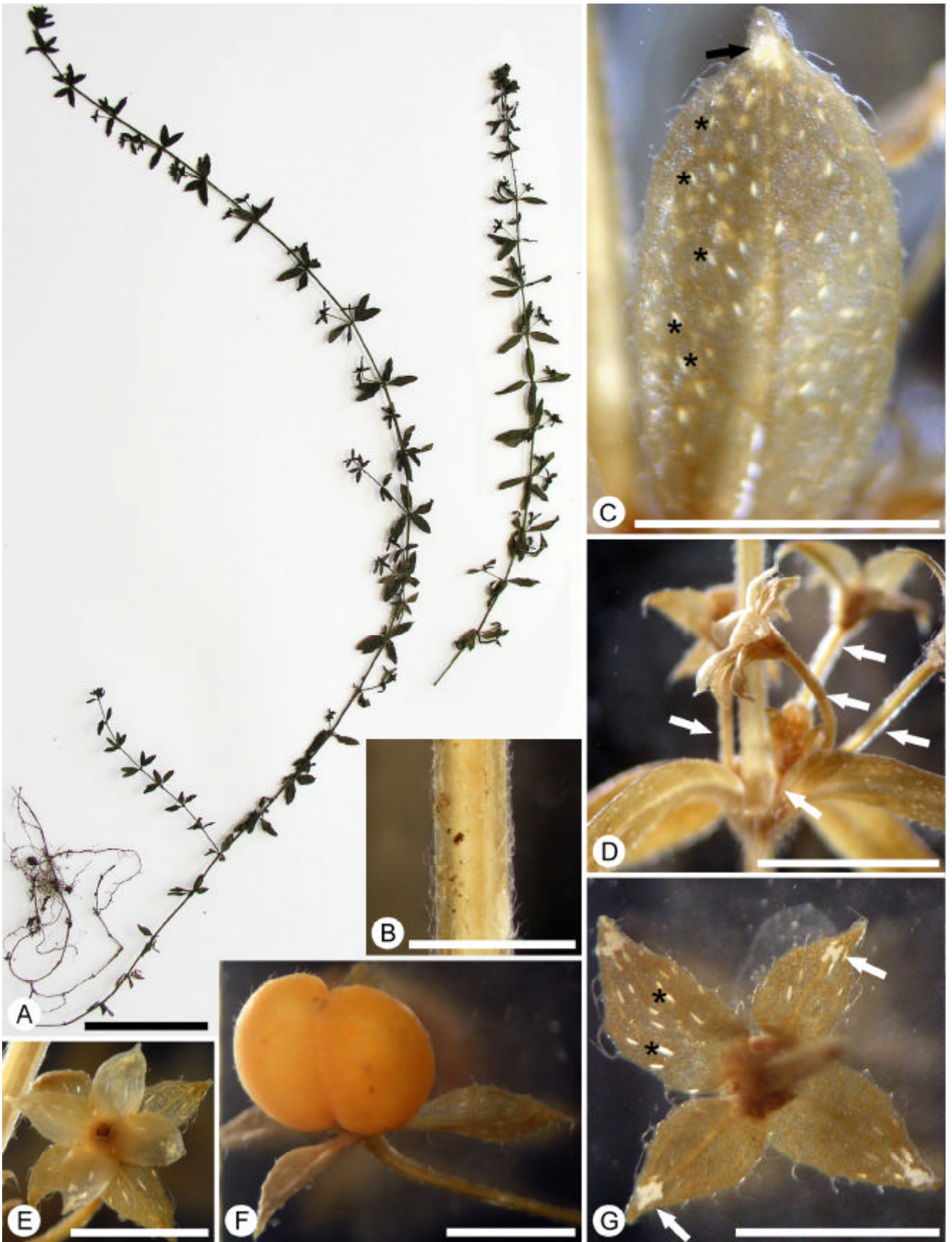


Figura 07 (A – G). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium nigro-ramosum*. A. Aspecto geral da planta. B. Detalhe do ramo, evidenciando flores e frutos pedunculados (setas). C. Folha, vista abaxial. D. Pormenor do caule. E. Flor em antese. F. Fruto com apenas uma semente. G. Brácteas, duas maiores e duas menores (setas). Barras de escala = 1 mm (E), 2 mm (B – D, F – G), 25 mm (A).

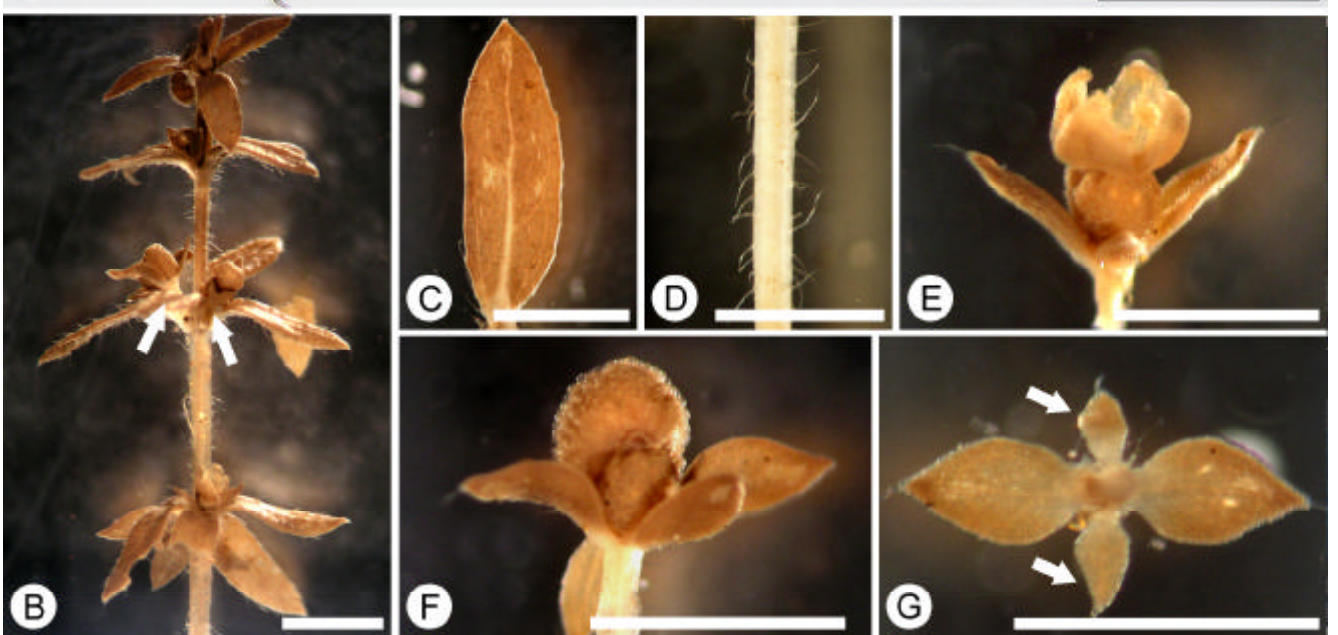


Figura 08 (A – H). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium humilioides*. A. Aspecto geral da planta. B. Detalhe do ramo, com flores pedunculadas (setas). C. Folha (face adaxial), com margem ciliada e idioblastos com ráfides. D. Pormenor do caule. E. Detalhe do ramo, com fruto pedunculado. F. Flor envolvida pelas brácteas. G. Fruto imaturo, em vista lateral. H. Brácteas (face abaxial). Barras de escala = 1 mm (D), 2 mm (C, E – H), 25 mm (A – B).





Figura 09 (A – H). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium valantioides*. A. Vista geral da planta. B. Folha (face adaxial). C. Pormenor do caule. D. Detalhe do nó, evidenciando flores pedunculadas. E. Flor, envolvida pelas brácteas (vista lateral). F. Fruto (vista lateral), com antopódio (indicado por seta) e brácteas. G. Brácteas envolvendo fruto imaturo (vista lateral). H. Brácteas (face abaxial). Barras de escala = 2 mm (B – H), 25 mm (A).



Figura 10 (A – G). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium hirtum*. A. Vista geral da planta. B. Folha (face abaxial), destacando as células secretoras (setas). C. Pormenor do caule. D. Detalhe do nó com frutos sésseis. E. Fruto, indicando os mericarpos. F. Fruto maduro, evidenciando brácteas (vista lateral). G. Brácteas (face abaxial). Barras de escala = 2 mm (B – G), 25 mm (A).



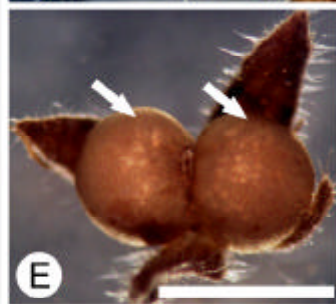


Figura 11 (A – H). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium longipedunculatum*. A. Vista geral da planta. B. Folha (face adaxial), com tricomas retrorsos nas margens (setas), e idioblastos com ráfides. C. Pormenor do caule, com tricomas retrorsos. D. Detalhe do ramo, com flores pedunculadas. E. Fruto imaturo. F. Fruto maduro, com antopódio (seta) e brácteas (asterisco), vista lateral. G. Brácteas (face abaxial). H. Detalhe do nó, evidenciando pedúnculos recurvados nos frutos. Barras de escala = 2 mm (B – H), 25 mm (A).

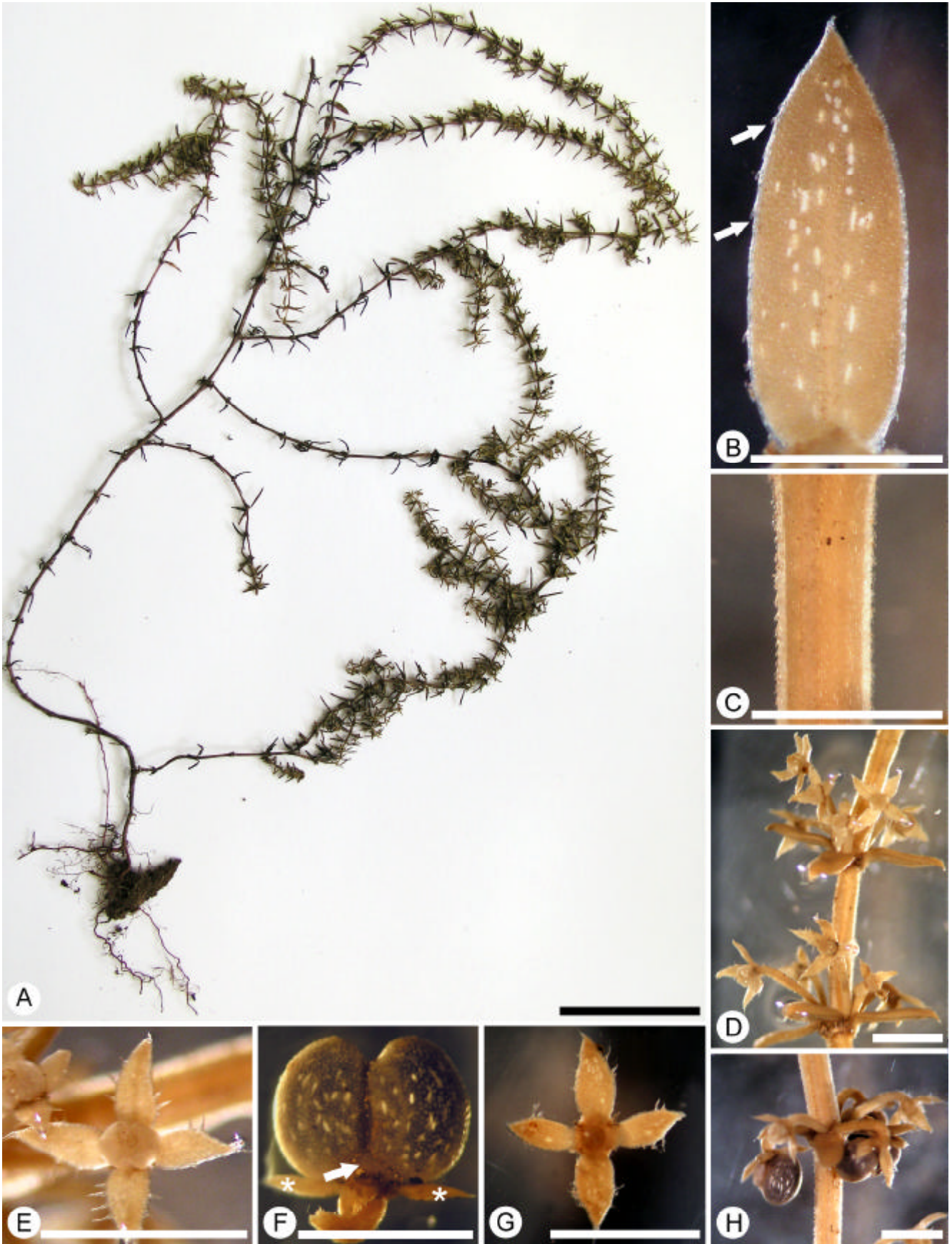


Figura 12 (A – G). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium megapotamicum*. A. Aspecto geral da planta. B. Detalhe do nó, com flores pedunculadas. C. Folha (face abaxial), com células secretoras (setas). D. Pormenor do caule, com tricomas retrorsos (indicados por setas). E. Flor (vista lateral). F. Fruto imaturo (vista lateral). G. Brácteas (face abaxial). Barras de escala = 1 mm (C), 2 mm (B, D – G), 25 mm (A).



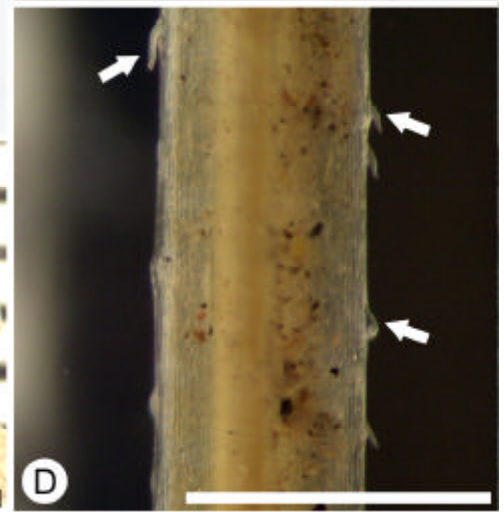
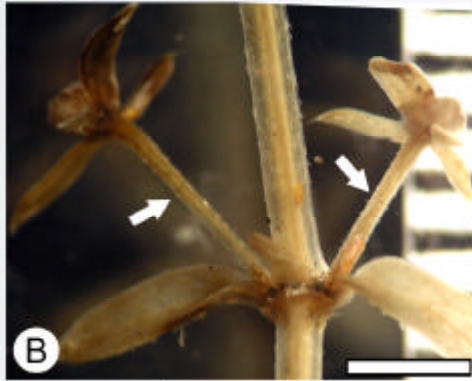


Figura 13 (A – I). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium ostenianum*. A. Aspecto geral da planta. B. Detalhe do ramo. C. Folha (face adaxial), com idioblastos com ráfides (setas). D. Pormenor do caule. E. Pormenor dos nós, com frutos sésseis. F. Botão floral (vista lateral), com três brácteas. G. Fruto maduro, com apenas uma semente (seta), e duas brácteas. H e I. Detalhe das brácteas, duas e três, respectivamente. Barras de escala = 0,5 mm (C), 1 mm (D – I), 25 mm (A – B).



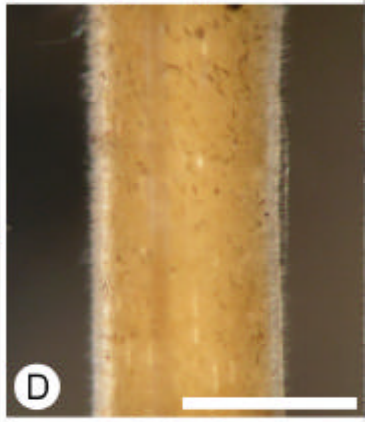


Figura 14 (A – F). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium humile*. A. Aspecto geral dos ramos. B. Folha (face adaxial). C. Pormenor do caule. D. Flor, com antopódio (seta) e brácteas (asterisco). E. Fruto, com antopódio (seta) e brácteas (asterisco). F. Detalhe do ramo, evidenciando frutos pedunculados. Barras de escala = 1 mm (D – E), 2 mm (B – C, F), 25 mm (A).



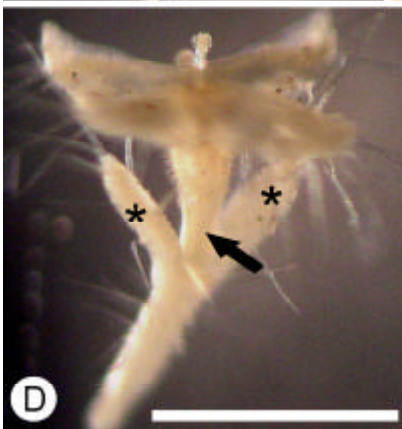
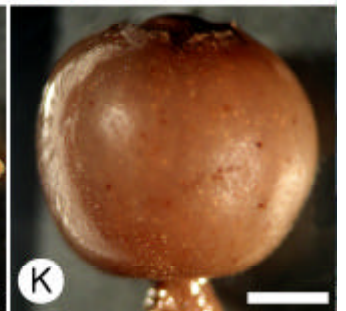
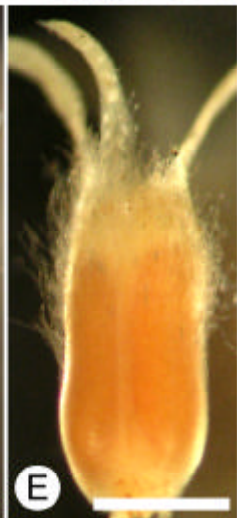
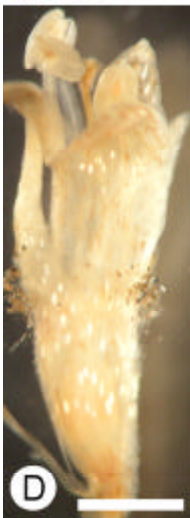
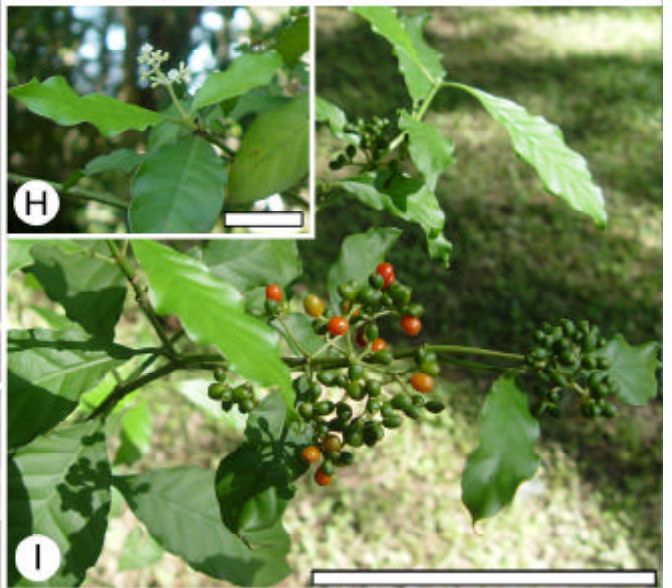


Figura 15 (A – E). Aspectos da macromorfologia de *Relbunium mazocarpum*. A. Vista geral dos indivíduos. B. Detalhe do ramo, com frutos pedunculados. C. Folha (face abaxial). D. Pormenor do caule. E. Fruto, com antopódio (seta) e brácteas (asterisco). Barras de escala = 1 mm (C –E), 2mm (B), 25 mm (A).



Figura 16 (A – K). Aspectos da macromorfologia de *Borreria verticillata* (A – F) e *Psychotria carthagenensis* (G – K). A e G. Aspecto geral da planta. B. Folha (face abaxial). C. Detalhe do caule. D e J. Flor (vista lateral). E e K. Frutos. F e H. Inflorescência. I. Ramo com frutos em diversos estádios de desenvolvimento. Barras de escala = 1 mm (D–E), 2 mm (B–C, F, J–K), 10 mm (A), 50 mm (H), 150 mm (G, I).





### III.2. Caracterização foliar das espécies:

#### III.2.1. Gênero *Galium*

##### III.2.1.1. *Galium latoramosum*

As folhas de *G. latoramosum* são de obovadas (Fig. 17B) a elípticas (Fig. 17A), textura cartácea, ápice agudo, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 1B).

As folhas (Fig. 1B) e estípulas são glabras em ambas as faces. A margem, porém, possui tricomas unicelulares, retrorsos (Fig. 17F).

Os estômatos, do tipo paracítico (Fig. 17G), estão presentes na face abaxial da folha, caracterizando-a como hipoestomática. Porém, na região apical da face adaxial, ocorrem poros aquíferos (Fig. 17D), que caracterizam um hidatódio.

As células epidérmicas apresentam, em ambas as faces, suas paredes anticlinais com contorno sinuoso (Fig. 17G), com exceção das células localizadas mais próximas às margens (Fig. 17F) e sobre a nervura central, que possuem contorno não-sinuoso.

Na porção apical da face abaxial foram observados idioblastos ou células secretoras, em número de 20 a 35 células (Fig. 17E), raramente dispersas no limbo. Além destes, também são observados idioblastos cristalíferos com ráfides, evidentes sob microscopia de luz polarizada (Fig. 17B), situados paralelamente à nervura mediana.

As folhas são trinervadas, nas quais a nervura central é de ordem primária, enquanto que as demais têm origem secundária, e partem diretamente do anel vascular do nó caulinar (Fig. 17A).

A venação foliar (Fig. 17A) é pinada, tendendo a broquidódroma. A nervura primária apresenta aspecto robusto e curso retilíneo. Observa-se no ápice uma proliferação de elementos xilemáticos, cujo padrão de deposição da parede secundária é helicoidal (Fig. 17C).

As nervuras secundárias partem da nervura primária, e do anel vascular nodal, e formam arcos proeminentes. As nervuras secundárias inicialmente têm curso descendente e a partir do terço médio da lâmina foliar, essa tendência se atenua. Partindo dos laços broquidódromos surgem nervuras terciárias, direcionadas para o interior ou para a periferia das folhas, estas podem ou não formar laços em direção à

margem, estabelecendo uma nervura marginal incompleta (Fig. 17A). Nervuras terciárias estão presentes em pouca quantidade. Há formação de aréolas com terminações vasculares ramificadas.

Não foram observadas nesta espécie distinções morfológicas quanto ao padrão de venação entre as folhas verdadeiras e as estípulas foliares. Esse padrão não é apenas aplicado à espécie em questão, mas também para todas as espécies descritas a seguir.

#### III.1.1.2. *Galium uruguayense*

Esta espécie possui folhas com forma oblongo-linear, de textura cartácea, ápice agudo, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (18A-B). A margem é translúcida, e sob microscopia de luz polarizada apresenta-se birrefringente (Fig. 18C).

Tanto as folhas como as estípulas mostram-se glabras (Fig. 2B), em ambas as faces. Na margem ocorrem células papilosas (Fig. 18D, H).

Com relação à localização dos estômatos, do tipo paracítico (Fig. 18I), a folha é hipoestomática. Na face adaxial observam-se estômatos modificados ou poros aquíferos (Fig. 18F), caracterizando o hidatódio.

A epiderme apresenta, em ambas as faces, células com paredes anticlinais de contorno sinuoso (Fig. 18E-F). Sobre a nervura central e margens (Fig. 18H), na região ativamente birrefringente (Fig. 18C), as células não têm contorno sinuoso, mas sim retilíneo.

Não foi observada a presença de células secretoras nos indivíduos dessa espécie, contudo os idioblastos com ráfides foram detectados em toda a lâmina foliar, distribuídos paralelamente à nervura principal (Fig. 2B).

As folhas são uninervadas, apresentam apenas uma nervura principal, que é de primeira ordem (Fig. 18A).

O padrão de venação foliar é pinado, tendendo a broquidódromo (Fig. 18A). A nervura primária tem aspecto maciço e curso retilíneo. No ápice percebe-se uma profusão de elementos xilemáticos, que têm padrão de deposição da parede secundária do tipo helicoidal (Fig. 18D).

As nervuras secundárias, que partem diretamente na nervura primária, raramente formam arcos proeminentes, esses são, na maioria das vezes, incompletos e descendentes. Nervuras terciárias podem surgir a partir das secundárias, em direção

à nervura principal ou à margem (Fig. 18A). Quando há formação de arcos, pode-se evidenciar a presença de aréolas com terminações vasculares ou não.

### III.2.2. Gênero *Relbunium*

#### III.2.2.1. *Relbunium equisetoides*

A espécie em questão possui folhas ovadas a ovado-lanceoladas, (Fig. 19A), com textura cartácea, ápice agudo, e base séssil (Fig. 19C). A margem é translúcida, e sob microscopia de luz polarizada mostra-se birrefringente (Fig. 19B).

Não foi registrada, em nenhuma das faces, a presença de tricomas (Fig. 19C). Porém, nas margens, foram encontrados tricomas unicelulares retrorsos, de dimensões inferiores a 100 µm de comprimento (Fig. 19F).

Ambas as faces possuem estômatos, caracterizando a folha como anfiestomática (Fig. 19D-E). Estes são do tipo paracítico (Fig. 19G). Observa-se na região apical da face adaxial uma maior concentração de poros aquíferos (Fig. 19D), que constituem parte do hidatódio.

As células epidérmicas apresentam, em ambas as faces, paredes anticlinais com contorno sinuoso (Fig. 19D), entretanto, na região marginal (Fig. 19F) e sobre a nervura centra da lâmina foliar as células têm contorno retilíneo.

As células secretoras encontram-se na face abaxial das folhas. Estas, em quantidade de 25 a 40, estão reunidas no ápice foliar (Fig. 19E). Não foi observada, nessa espécie, a presença de idioblastos cristalíferos com ráfides.

Ao observarmos as folhas, é possível evidenciá-las como univervadas (Fig. 19A).

Quanto à venação foliar (Fig. 19A, C), as folhas de *R. equisetoides* são pinadas, com tendência broquidódroma. A nervura primária apresenta-se robusta, com percurso retilíneo, tendendo a sinuoso no ápice. Na região apical há uma proliferação de elementos xilemáticos, que têm padrão de deposição da parede secundária do tipo helicoidal (Fig. 19C-D). As nervuras secundárias são descendentes e poucas vezes formam arcos completos, os quais delimitam as aréolas simples. Nervuras terciárias quando presentes são diminutas.

Em *R. equisetoides* observou-se uma distinção entre as folhas verdadeiras e as estípulas foliares, sendo que as últimas apresentam dimensões menores (Fig. 19B). Além desta, outras diferenças não foram detectadas quanto à morfologia e padrão de venação. Diferentemente das demais espécies analisadas, foram observadas,



eventualmente, a presença, de não apenas duas, mas de três a quatro estípulas por nó (Fig. 19B).

#### III.2.2.2. *Relbunium richardianum*

*R. richardianum* possui folhas de oblongas a oblongo-lineares (Fig. 4B), textura cartácea, ápice obtuso e base séssil (Fig. 20A), mas com leve constrição na porção basal. A margem é levemente revoluta e translúcida (Fig. 20B), mostrando-se birrefringente, sob microscopia de luz polarizada.

As duas faces das folhas e estípulas são glabras (Fig. 4B). As margens evidenciam pequenas papilas (Fig. 20C, F).

As folhas são anfiestomáticas (Fig. 20D-E), e os estômatos paracíticos (Fig. 20H). Na região apical da face adaxial há uma grande concentração de poros aquíferos (20D), que caracterizam o hidatódio.

As paredes anticlinais das células epidérmicas apresentam, em ambas as faces, contorno sinuoso (Fig. 20D), no entanto, as células sobre a nervura central e marginais e têm contorno retilíneo (Fig. 20F).

Foi observada a presença de células secretoras, de 25 a 40, reunidas na região apical da face abaxial, sob microscopia de campo escuro (Fig. 20G). Além destas também são observados idioblastos cristalíferos com ráfides, situados paralelamente à nervura mediana.

As folhas são, visivelmente uninervadas, ou seja, possuem apenas uma nervura evidente, que é de primeira ordem (Fig. 20A).

A venação foliar é pinada, tendendo a broquidódroma (Fig. 20A). A nervura primária tem espessura maciça, curso retilíneo, e possui no ápice uma significativa proliferação de elementos xilemáticos (Fig. 20C), formada pelas nervuras primária e secundárias (Fig. 20A). Os elementos traqueais têm padrão de deposição da parede secundária do tipo helicoidal (Fig. 20C).

As nervuras secundárias, que partem diretamente da nervura primária, formam arcos proeminentes e completos. As secundárias basais apresentam curso descendente, e a partir do terço médio essa tendência é reduzida, e as nervuras secundárias se unem às supradjacentes. A partir de alguns laços, principalmente na região apical da folha, destacam-se as nervuras terciárias que formam ou não laços, preferencialmente, em direção à margem (Fig. 20A). Há formação de aréolas com terminações vasculares ramificadas ou não.

### III.2.2.3. *Relbunium gracillimum*

As folhas de *R. gracillimum* são de obovadas a oblanceoladas (Fig. 5C), com textura membranácea, ápice mucronulado, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 21A), e margem revoluta.

As folhas são glabras (Fig. 5C), nas duas faces. A margem, porém, é levemente ciliada, com tricomas unicelulares, retrorsos (Fig. 21F).

Os estômatos do tipo paracítico estão presentes na face abaxial da folha, caracterizando-a como hipoestomática (Fig. 21G). Na região apical uma grande concentração de poros aquíferos foi observada (Fig. 21D), confirmando a presença do hidatódio.

Em ambas as faces, as células epidérmicas apresentam contorno sinuoso das paredes anticlinais (Fig. 21G), exceto as localizadas sobre as margens (Fig. 21F) e nervura central, que têm contorno retilíneo.

Células secretoras estão reunidas no ápice da face abaxial, com cerca de 15 a 25 células (Fig. 21C), e distribuídas no restante da lâmina foliar, com 30 a 45 células. Estas células, sob microscopia de campo escuro, mostram-se refringentes (Fig. 21E). Além dos idioblastos secretores, são observados, sob microscopia de luz polarizada, idioblastos cristalíferos com ráfides, paralelamente dispostos em relação à nervura mediana, além de areia cristalina (Fig. 21B).

Para esta espécie, foram observadas folhas uninervadas (Fig. 21A).

A venação foliar é pinada e broquidódroma (Fig. 21A). A nervura primária tem aspecto moderado, curso retilíneo e sinuoso na região apical. No ápice é observada proliferação dos elementos xilemáticos (Fig. 21C), cujo padrão de deposição da parede secundária é helicoidal (Fig. 21D). Não apenas a nervura primária contribui para esse acréscimo de elementos vasculares no ápice da folhas, mas também as secundárias (Fig. 21A).

As nervuras secundárias, que partem da nervura primária, formam arcos proeminentes, e sempre completos. Os arcos formados têm aspecto ascendente, por meio dos quais unem-se as supradjacentes. Partindo dos laços broquidódromos surgem nervuras terciárias, direcionadas para a nervura primária e para a periferia das folhas, quase sempre com curso descendente, e raramente formam laços completos. Poucas vezes observam-se nervuras quaternárias e de quinta ordem, cuja trajetória é irregular (Fig. 21A). A formação de aréolas com terminações vasculares ramificadas é freqüente.

#### III.2.2.4. *Relbunium hypocarpium*

A espécie em questão apresenta folhas com formato de oblongo (Fig. 6C), ovado, predominando o elíptico, textura de membranácea a cartácea, ápice mucronulado, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 22A), e margem freqüentemente revoluta.

A lâmina foliar pode apresentar-se glabra ou pilosa. Quando pilosa (Fig. 22B), a face abaxial possui tricomas, com comprimento maior que 300  $\mu\text{m}$ , principalmente sobre a nervura principal. Na face adaxial os tricomas são esparsos, curtos (menores que 300  $\mu\text{m}$ ) e voltados para o ápice da folha, ou eventualmente ausentes. As margens são ciliadas e apresentam papilas (Fig. 22F).

Apenas na face abaxial das folhas, os estômatos estão presentes, caracterizando a folha como hipoestomática, os quais se enquadram no tipo paracítico (Fig. 22G). Além dos estômatos presentes na face abaxial, são observados poros aquíferos ou estômatos modificados na porção apical da face adaxial das folhas, caracterizando o hidatódio.

As células epidérmicas apresentam, em ambas as faces, contorno sinuoso de suas paredes anticlinais (Fig. 22G), exceta aquelas que estão dispostas sobre a nervura central e margens (Fig. 22F).

Nessa espécie as células secretoras estão reunidas no ápice das folhas (Fig. 22E) e uniformemente distribuídas na lâmina foliar (Fig. 22C), são respectivamente de 30 a 50, e 20 a 100 células. As ráfides apresentam-se dispersas na lâmina foliar e dispostas paralelamente à nervura principal, destacando-se sob microscopia de luz polarizada (Fig. 22C).

As folhas de *R. hypocarpium* são uninervadas, possuem somente uma nervura evidente, que é de ordem primária (Fig. 22A).

O padrão de venação é pinado e broquidódromo. A nervura primária tem espessura moderada, curso retilíneo, e sinuoso na porção apical. Esta apresenta em seu ápice uma proliferação dos elementos xilemáticos, que possuem padrão de deposição da parede secundária helicoidal (Fig. 22D). As nervuras secundárias do ápice da folha também participam dessa profusão (Fig. 22A).

As nervuras secundárias, que se originam da nervura primária, formam arcos completos e com disposição ascendente, por meio dos quais se unem às supradjacentes. As nervuras terciárias partem desses laços em direção à nervura

central ou às margens das folhas, nesse caso estabelecendo uma nervura marginal incompleta. Esses arcos se encerram, mais freqüentemente, na porção apical da folha, e não na basal. São observadas nervuras de quarta e de quinta ordem, com percurso irregular (Fig. 22A). Aréolas com terminações vasculares ramificadas são observadas em grande quantidade na lâmina foliar.

#### III.2.2.5. *Relbunium nigro-ramosum*

Essa espécie possui folhas de oblongas (Fig. 7C) a ovado-lanceoladas, predominando o tipo elíptico, textura cartácea, ápice agudo (Fig. 23C), base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 23B), e margem levemente revoluta.

Em ambas as faces da lâmina foliar, registrou-se a presença de tricomas esparsos (Fig. 23C). Os tricomas são unicelulares, estão voltados, preferencialmente, para o ápice foliar (Fig. 23C), e medem entre 300 a 600 µm de comprimento. A margem é levemente ciliada.

Situados na face abaxial, os estômatos caracterizam a folha como hipoestomática, e, em vista frontal são do tipo paracítico. No entanto, são observadas variações quanto às células subsidiárias, além das duas células normalmente encontradas, mais uma pode ser adjacente às demais (Fig. 23H), caracterizando o estômato como do tipo paralelocítico. Além destes poros aquíferos foram observados na face adaxial, indicando a presença de hidatódio.

As paredes anticlinais das células epidérmicas, em ambas as faces da folha, possuem contorno sinuoso (Fig. 23E), a exceção das localizadas sobre a nervura central.

Células secretoras estão reunidas no ápice, de 5 a 10 células (Fig. 23F), e distribuídas na lâmina foliar, de 4 a 8 células (Fig. 23C). Estas células, sob microscopia de campo escuro, mostram-se refringentes (Fig. 23G). Também se observam idioblastos com ráfides.

Percebe-se nessa espécie a presença de folhas trinervadas, sendo a nervura central de origem primária, e as duas laterais com origem secundária, partindo diretamente do anel vascular nodal (Fig. 23A).

Quanto ao padrão de venação, as folhas são pinadas, com tendência a broquidódromas (Fig. 23B). A nervura primária, de aspecto moderado, tem curso retilíneo e, na região apical, levemente sinuoso. No ápice, juntamente com as nervuras

secundárias, há uma proliferação dos elementos xilemáticos. Esses elementos do xilema têm padrão de deposição da parede secundária do tipo helicoidal (Fig. 23D).

As nervuras secundárias, nessa espécie, partem diretamente na nervura primária, e a partir do anel vascular. Há formação de arcos proeminentes e raramente incompletos no ápice. As secundárias basais apresentam disposição ascendente, e a partir do terço médio essa tendência é reduzida, unindo-se às supradjacentes.

A partir das nervuras secundárias surgem as nervuras terciárias, que se direcionam para a nervura central ou para a periferia das folhas. Frequentemente formam arcos em direção à margem, constituindo uma nervura marginal incompleta (Fig. 23B).

#### III.2.2.6. *Relbunium humilioides*

As folhas têm formato ovado (Fig. 8C) a elíptico-orbicular (Fig. 24A), com textura membranácea, ápice acuminado e base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 24A).

Ambas as faces da lâmina foliar são densamente pilosas (Fig. 24B), com tricomas mais longos nas margens (Fig. 24F). Os tricomas são unicelulares, e medem entre 300 e 600µm.

Os estômatos são paracíticos (Fig. 24G), e as folhas hipoestomáticas. Além dos estômatos paracíticos do tipo padrão, também foram observados outros com mais uma célula subsidiária adjacente, caracterizando-os como do tipo paralelocítico (Fig. 24G). Na face adaxial a presença de poros aquíferos sugere a presença de hidatódio.

A epiderme caracteriza-se por apresentar, em ambas as faces, células com paredes anticliniais de contorno sinuoso (Fig. 24G), a exceção das que se dispõem sobre a nervura central.

Na região apical da face abaxial, estão presentes células secretoras (Fig. 24D), cerca de 5 a 12. Sob microscopia de luz polarizada, é possível ainda, observar idioblastos cristalíferos com ráfides, que se mostram birrefringentes (Fig. 24C), paralelamente dispostos em relação à nervura mediana.

As folhas desta espécie são uninervadas, ou seja, apenas uma nervura central é visível, sendo esta de primeira ordem (Fig. 24A).

A venação foliar (Fig. 24A) é pinada e broquidódroma. A nervura primária tem aspecto moderado e curso retilíneo. Observa-se no ápice uma proliferação dos

elementos xilemáticos (Fig. 24E), que se originam da nervura primária e também da secundária. Os elementos xilemáticos têm deposição helicoidal da parede secundária.

As nervuras secundárias procedem da primária, formam arcos proeminentes e completos, e têm disposição ascendente. As nervuras terciárias partem das secundárias e formam ramos em direção à nervura central e à margem. Quando direcionadas para às margens, as nervuras terciárias apresentam laços completos, constituindo a nervura marginal, raramente incompleta (Fig. 24A).

#### III.2.2.7. *Relbunium valantioides*

Em *R. valantioides* as folhas são de ovadas a elípticas, com textura cartácea, ápice agudo, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 25A).

Tanto as folhas como as estípulas mostram-se pilosas em ambas as faces. Na face adaxial longos tricomas simples e unicelulares, com comprimento superior a 600 µm, estão esparsos pela lâmina foliar, enquanto que na face abaxial estão presentes apenas sobre a nervura principal. A margem também possui longos tricomas (Fig. 25B, E). Nas margens, além dos longos tricomas, podemos observar a presença de papilas (Fig. 25F).

A lâmina foliar, por apresentar estômatos apenas na face abaxial, é hipoestomática. Os estômatos que aí ocorrem são do tipo paracítico (Fig. 25G), e apresentam-se modificados em poros aquíferos quando reunidos no ápice da face adaxial, caracterizando o hidatódio.

Em ambas as faces da folha, as células epidérmicas apresentam suas paredes anticlinais com contorno sinuoso (Fig. 25G), com exceção das células próximas às margens e sobre a nervura central, que têm suas paredes retilíneas.

Idioblastos secretores não foram observados nesta espécie. Já os cristalíferos com ráfides encontram-se uniformemente distribuídos pela lâmina foliar, posicionados quase sempre paralelamente à nervura principal, como observado através da microscopia de luz polarizada (Fig. 25B).

As folhas são trinervadas, nas quais a nervura central é de ordem primária e as demais secundárias, partindo do anel vascular nodal (Fig. 25A).

A venação foliar é do tipo pinada e broquidódroma (Fig. 25A). A nervura primária tem aspecto robusto e curso retilíneo no terço médio e sinuoso na região apical. No ápice observa-se uma profusão de elementos xilemáticos, a partir da nervura primária e

das secundárias (Fig. 25C), que apresentam padrão de deposição da parede secundária do tipo helicoidal (Fig. 25D).

As nervuras secundárias têm porte moderado, e originam-se da nervura primária e do anel vascular (Fig. 25A). A disposição dessas nervuras é ascendente, e formam arcos completos. As nervuras terciárias, com curso principalmente descendente e direcionam-se para a nervura central ou para a margem. Quando direcionadas para a margem as nervuras terciárias constituem uma nervura marginal completa. São observadas nervuras de quarta e de quinta ordem com trajetória irregular. A presença de aréolas simples e com terminações vasculares ramificadas foi verificada.

#### III.2.2.8. *Relbunium hirtum*

Em *R. hirtum* as folhas são de ovado-lanceoladas a elípticas, com textura cartácea, ápice agudo, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 26A), e margem revoluta (Fig. 10B).

As duas faces das folhas mostram-se densamente pilosas. A margem é ciliada (Fig. 26G). Os tricomas são unicelulares, hispídeos, com comprimento superior a 600 µm, discretamente direcionados para o ápice da folha (Fig. 26B).

O posicionamento dos estômatos, do tipo paracítico (Fig. 26H), caracteriza a folha como hipoestomática. Na face adaxial, porém, observa-se uma concentração de poros aquíferos no ápice (Fig. 26D), indicando o hidatódio.

As células epidérmicas apresentam paredes anticlinais com contorno sinuoso (Fig. 26H), em ambas as faces. Porém as células epidérmicas que se dispõem sobre a nervura central não apresentam tal sinuosidade, sendo consideradas de paredes retilíneas.

Os idioblastos secretores concentram-se na região apical das folhas (Fig. 26F), mas também dispersos na lâmina foliar, com cerca de 15 a 25, e de 20 a 40 células, respectivamente. Os idioblastos com ráfides estão distribuídos pela lâmina foliar, dispostos, aproximadamente, em paralelo à nervura principal.

Apesar de não visíveis a olho nu, as folhas são trinervadas, com uma nervura central de ordem primária, e as duas laterais secundárias partindo do anel vascular nodal (Fig. 26A).

A venação foliar é do tipo pinada e broquidódroma (Fig. 26A). A nervura primária é de aspecto robusto e curso levemente sinuoso. Na região apical nota-se uma proliferação de elementos xilemáticos, cujo padrão de deposição da parede secundária



é helicoidal (Fig. 26C). As nervuras secundárias são originadas a partir da nervura principal e do anel vascular nodal. As nervuras secundárias que parte da nervura central têm disposição ascendente no terço médio da folhas, enquanto que na região apical há tendência à descendentes, por meio das quais se unem às supradjacentes.

Partindo dos laços broquidódromos secundários surgem as nervuras terciárias, que se dirigem para as porção mediana da folha ou em direção à margem. Quando se dirigem para a margem, as nervuras terciárias, formam laços, freqüentemente, completos (Fig. 26A). As nervuras de quarta e de quinta ordem também foram observadas, porém com trajetória irregular. Há formação de aréolas simples e com terminações vasculares ramificadas ao longo da lâmina foliar.

#### III.2.2.9. *Relbunium longipedunculatum*

*R. longipedunculatum* possui folhas oblongas, ovado-lanceoladas a elípticas, textura cartácea, ápice agudo, e base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 27A-B), e margem revoluta.

As folhas são glabras na lâmina (Fig. 27B), em ambas as faces. A margem, porém, possui tricomas unicelulares e retrorsos, direcionados para a base da folha (Fig. 27G).

Os estômatos paracíticos (Fig. 27H) estão localizados na face abaxial da folha (Fig. 27G), caracterizando-a como hipoestomática. Uma grande concentração de poros aquíferos está presente no ápice da face adaxial (Fig. 27D), na região do hidatódio.

Em ambas as faces, as células epidérmicas apresentam contorno sinuoso de suas paredes anticlinais (Fig. 27D), com exceção das que estão nas margens, no ápice da face abaxial (Fig. 27E), e sobre a nervura central. As paredes periclinais externas demonstram estrias cuticulares que acompanham as ondulações das paredes anticlinais (Fig. 27H).

Células secretoras (Fig. 27F) estão reunidas na face abaxial das folhas, principalmente na metade superior, com cerca de 15 a 30 células (Fig. 27B). Também foram observados, eventualmente, idioblastos cristalíferos com ráfides, paralelamente dispostos em relação à nervura mediana.

Pela presença de apenas uma nervura evidente, as folhas desta espécie são uninervadas (Fig. 27A-B).

A venação foliar é pinada, com tendência a broquidódroma (Fig. 27A). A nervura primária tem espessura robusta e curso retilíneo. Na porção distal da região apical

observa-se uma discreta profusão de elementos xilemáticos, cujo padrão de deposição da parede secundária é helicoidal (Fig. 27C).

As nervuras secundárias partem da nervura primária e formam arcos completos. As nervuras secundárias basais têm curso ascendente, por meio dos quais se unem as supradjacentes, próximo ao ápice, essa tendência se atenua. Dos laços broquidódromos partem ramificações que dão origem às nervuras terciárias. Essas, raramente se projetam em direção ao centro da folha, têm percurso descendente e não formam arcos completos (Fig. 27A-B). Aréolas simples, e com terminações vasculares raramente ramificadas são formadas.

#### III.2.2.10. *Relbunium megapotamicum*

As folhas são de oblongas a ovadas (Fig. 12C), com textura cartácea, ápice agudo, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 28A), e margens revolutas.

Não foi registrada, em nenhuma das duas faces, a presença de tricomas. Porém, nas margens das folhas e estípulas, observam-se tricomas unicelulares, com dimensões entre 300 a 600  $\mu\text{m}$  de comprimento, e células papilosas (Fig. 28H).

Situados na face abaxial da folha, os estômatos caracterizam-na como hipoestomática. São, na maioria das vezes, paracíticos ou paralelocíticos (Fig. 28I).

Observa-se na região apical da face adaxial da folha, uma protrusão do ápice. Esta se assemelha a um canal constituído por células epidérmicas, apresentando um poro aquífero em sua extremidade (Fig. 28C-D), integrando parte do hidatódio.

Em ambas as faces, as células epidérmicas apresentam paredes anticlinais com contorno levemente sinuoso (Fig. 28I), exceto aqueles que localizam-se sobre a nervura central.

São percebidas na face abaxial células secretoras restritas à região apical da lâmina foliar, com cerca de 10 a 20 (Fig. 28F). Estas células mostram-se refringentes, quando observadas sob microscopia de campo escuro (Fig. 28G). A presença de idioblastos com ráfides também foi percebida, após visualização em microscopia de luz polarizada (Fig. 28B).

Em *R. megapotamicum* as folhas são trinervadas, a nervura central é de ordem primária, enquanto as outras duas têm origem secundária, e partem diretamente do anel vascular nodal (Fig. 28A).

O padrão de venação é pinado, tendendo a broquidóromo (Fig. 28A). A nervura primária, de tamanho robusto, tem curso levemente sinuoso na porção apical. No ápice observa-se uma proliferação de elementos xilemáticos com origem das nervuras primária e secundárias (Fig. 28E). Os elementos traqueais têm padrão de deposição da parede secundária do tipo helicoidal (Fig. 28E).

As nervuras secundárias originam-se a partir de ramificações da nervura primária ou do anel nodal. Na região basal da lâmina foliar formam arcos proeminentes de curso inicialmente ascendente, e próximo ao ápice essa tendência se atenua. A partir dos arcos formados pelas nervuras secundárias, surgem as nervuras terciárias, que se dirigem para a porção mediana e marginal da folha. Essas formam laços completos em direção à margem. Nervuras de quarta e de quinta ordem, com percurso irregular também são observadas. Foram observadas aréolas com terminações vasculares ramificadas e, raramente simples.

#### III.2.2.11. *Relbunium ostenianum*

Essa espécie possui folhas de oblongas (Fig. 29B) a ovadas (Fig. 13C), com textura cartácea, ápice agudo, base sésil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 29B), e margem revoluta.

As folhas, em ambas as faces, são densamente pilosas (Fig. 29B), e a margem possui tricomas (Fig. 29D). Os tricomas são unicelulares, e com comprimento de até 300 µm, direcionados, em sua maioria, para o ápice da folha (Fig. 29B).

Com relação à localização, os estômatos paracíticos encontram-se apenas na face abaxial da folha – folha hipoestomática (Fig. 29E). Diferentemente do observado até o momento para as demais espécies, essa é a única que não apresenta, na face adaxial (Fig. 29G), uma concentração de poros aquíferos no ápice da folha, mas apenas um ou dois localizados exatamente no ápice (Fig. 29H), que indicam a presença de hidatódio.

As células epidérmicas apresentam contorno levemente sinuoso de suas paredes anticlinais (Fig. 29G-H). A parede periclinal externa evidencia longas estrias cuticulares (Fig. 29E).

Na região apical, da face abaxial, são encontradas células secretoras (Fig. 29C), de 8 a 15. E paralelamente à nervura principal, são encontrados idioblastos com ráfides (Fig. 13C).

As folhas são uninervadas, ou seja, possuem apenas uma nervura central evidente, que é de ordem primária (Fig. 29A).

A venação foliar é pinada, tendendo a broquidódroma (Fig. 29A-B). A nervura primária, de tamanho moderado, tem curso retilíneo, tendendo a sinuoso. Em seu ápice há uma discreta proliferação dos elementos xilemáticos, cujo padrão de deposição da parede secundária é helicoidal (Fig. 29F).

As nervuras secundárias partem da nervura primária formando arcos completos. Na região basal da lâmina foliar, as nervuras secundárias têm curso descendente, em seguida tornam-se ascendentes, unindo-se às supradjacentes. As nervuras terciárias partem dos laços broquidódromos, formando laços em direção à margem, estabelecendo uma nervura marginal, na maioria das vezes, completa (Fig. 29A). Aréolas com terminações vasculares não-ramificadas estão presentes.

#### III.2.2.12. *Relbunium humile*

As folhas são de formato ovado a ovado-lanceolado, textura membranácea, ápice agudo, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 30A).

A lâmina foliar é pilosa, em ambas as faces, com tricomas unicelulares, medindo 300 a 600 µm de comprimento (Fig. 30B). Na face abaxial os tricomas estão apenas sobre a nervura central, e na face adaxial encontram-se dispersos na lâmina. A margem é ciliada e os tricomas estão, em sua maioria, voltados para o ápice da folha (Fig. 30B-C). As células da margem podem apresentar pequenas e eventuais papilas (Fig. 30E).

Em vista frontal os estômatos são do tipo paracítico (Fig. 30G) e a folha é hipostomática. Na porção apical da face adaxial das folhas e estípulas são observados poros aquíferos (Fig. 30D), que caracterizam o hidatódio.

A epiderme apresenta células com paredes anticlinais de contorno sinuoso (Fig. 30F-G).

As células secretoras estão reunidas no ápice, de 8 a 15 células (Fig. 30F). Já os idioblastos com ráfides são presentes apenas no terço inferior da folha (Fig. 14B).

Apenas uma nervura central evidente, que é de ordem primária, caracteriza as folhas como uninervadas (Fig. 30A).

Quanto à venação foliar, as folhas de *R. humile* são pinadas e broquidódromas (Fig. 30A). A nervura primária, de tamanho moderado, tem curso retilíneo (Fig. 30A), e

apresenta em seu ápice uma proliferação de elementos xilemáticos, cujo padrão de deposição do espessamento secundário é helicoidal (Fig. 30C).

As nervuras secundárias formam têm curso principalmente ascendente, por meio das quais se unem às supradjacentes. Partindo dos laços broquidódromos, as nervuras terciárias se dirigem para a região central ou marginal das folhas, têm percurso descendente, e nunca formam laços (Fig. 30A). Foi observada a presença de aréolas simples e com terminações vasculares ramificadas na lâmina foliar.

### III.2.2.13. *Relbunium mazocarpum*

*R. mazocarpum* apresenta folhas de ovado-lanceoladas a elípticas (Fig. 15C), com textura membranácea, ápice acuminado, base séssil, mas com leve constrição na porção basal (Fig. 31B).

Os tricomas são unicelulares e raros em ambas as faces da lâmina foliar (Fig. 31B). A margem, porém, possui papilas (Fig. 31E).

A folha é hipostomática e os estômatos são paracíticos (Fig. 31H). Poros aquíferos estão presentes no ápice da face adaxial (Fig. 31G), integrando o hidatódio.

As células epidérmicas apresentam, em ambas as faces, contorno sinuoso de suas paredes anticlinais (Fig. 31H). As paredes periclinais externas possuem estrias cuticulares (Fig. 31I).

Não foi observada a presença dos idioblastos secretores, porém muitos idioblastos com ráfides estão presentes (Fig. 31F), como observado através da microscopia de luz polarizada (Fig. 31C). Estes estão paralelamente dispostos em relação à nervura mediana (Fig. 31B).

As folhas apresentam-se uninervadas, ou seja, com apenas uma nervura central evidente (Fig. 31A).

A venação foliar é do tipo pinada, tendendo a broquidódroma (Fig. 31A). A nervura primária, de tamanho moderado, tem curso retilíneo. No ápice há uma leve proliferação de elementos xilemáticos, cujo padrão de deposição da parede secundária é do tipo helicoidal (Fig. 31D). As nervuras secundárias são pouco freqüentes. Essas se originam da nervura primária, e podem formar arcos. Poucas nervuras terciárias foram observadas, e estas se direcionam para a margem foliar.

Tabela 03. Características morfológicas das folhas, de espécies de *Galium* e de *Relbunium*.

	Forma	Textura	Ápice	Base	Margem	Nervação	Posição estômato	Células secretoras
<i>G. latoramosum</i>	<b>obovada, elíptica</b>	cartácea	agudo	séssil	-----	<b>trinervadas</b>	hipoestomática	ápice, raramente lâmina foliar
<i>G. uruguayense</i>	<b>oblongo-linear</b>	cartácea	agudo	séssil	<b>translúcida</b>	uninervadas	hipoestomática	<b>ausentes</b>
<i>R. equisetoides</i>	ovada, ovado-lanceolada	cartácea	agudo	séssil	<b>translúcida</b>	uninervadas	<b>anfiestomática</b>	ápice
<i>R. richardianum</i>	oblonga, <b>oblongo-linear</b>	cartácea	<b>obtusos</b>	séssil	<b>translúcida</b>	uninervadas	<b>anfiestomática</b>	ápice
<i>R. gracillimum</i>	<b>obovada, oblanceolada</b>	<b>membranácea</b>	<b>mucronulado</b>	séssil	revoluta	uninervadas	hipoestomática	ápice e lâmina foliar
<i>R. hypocarpium</i>	oblonga, ovada e elíptica	membranácea a cartácea	<b>mucronulado</b>	séssil	revoluta ou não	uninervadas	hipoestomática	ápice e lâmina foliar
<i>R. nigro-ramosum</i>	oblonga, ovado-lanceolada	cartácea	agudo	séssil	revoluta	<b>trinervadas</b>	hipoestomática	ápice e lâmina foliar
<i>R. humilioides</i>	<b>elíptico-orbicular</b>	<b>membranácea</b>	<b>acuminado</b>	séssil	-----	uninervadas	hipoestomática	ápice
<i>R. valantoides</i>	ovada, elíptica	cartácea	agudo	séssil	-----	<b>trinervadas</b>	hipoestomática	<b>ausentes</b>
<i>R. hirtum</i>	ovado-lanceolada, elíptica	cartácea	agudo	séssil	revoluta	<b>trinervadas</b>	hipoestomática	ápice e lâmina foliar
<i>R. longipedunculatum</i>	oblonga, ovado-lanceolada, elíptica	cartácea	agudo	séssil	revoluta	uninervadas	hipoestomática	ápice
<i>R. megapotamicum</i>	oblonga, ovada	cartácea	agudo	séssil	revoluta	<b>trinervadas</b>	hipoestomática	ápice
<i>R. ostenianum</i>	oblonga, ovada	cartácea	agudo	séssil	revoluta	uninervadas	hipoestomática	ápice
<i>R. humile</i>	ovada, ovado-lanceolada	<b>membranácea</b>	agudo	séssil	-----	uninervadas	hipoestomática	ápice
<i>R. mazocarpum</i>	ovado-lanceolada, elíptica	<b>membranácea</b>	agudo	séssil	-----	uninervadas	hipoestomática	<b>ausentes</b>

Tabela 04. Características morfológicas das folhas, de espécies de *Galium* e de *Relbunium*, enfatizando pilosidade e hidatódio.

	Tricomas, face adaxial	Tricomas, face abaxial	Margem	Hidatódio
<i>G. latoramosum</i>	<b>ausentes</b>	<b>ausentes</b>	<b>tricomas retrorsos</b>	apenas nervura primária
<i>G. uruguayense</i>	<b>ausentes</b>	<b>ausentes</b>	papilas	apenas nervura primária
<i>R. equisetoides</i>	<b>ausentes</b>	<b>ausentes</b>	<b>tricomas retrorsos</b>	apenas nervura primária
<i>R. richardianum</i>	<b>ausentes</b>	<b>ausentes</b>	papilas	<b>nervura primária e secundária</b>
<i>R. gracillimum</i>	<b>ausentes</b>	<b>ausentes</b>	<b>tricomas retrorsos</b>	<b>nervura primária e secundária</b>
<i>R. hypocarpium</i>	glabra ou pilosa, esparsos, voltados para o ápice	glabra ou pilosa, sobre nervura principal, voltados para o ápice	ciliada, papilas	<b>nervura primária e secundária</b>
<i>R. nigro-ramosum</i>	esparsos, voltados para ápice	esparsos, voltados para o ápice	ciliada	<b>nervura primária e secundária</b>
<i>R. humilioides</i>	densamente pilosa	densamente pilosa	ciliada	<b>nervura primária e secundária</b>
<i>R. valantioides</i>	pilosa, longos, dispersos na lâmina	pilosa, longos, sobre a nervura principal	ciliada	<b>nervura primária e secundária</b>
<i>R. hirtum</i>	densamente pilosas, longos, voltados para o ápice	densamente pilosas, longos, direcionados para o ápice	ciliada	apenas nervura primária
<i>R. longipedunculatum</i>	ausentes	ausentes	<b>tricomas retrorsos</b>	apenas nervura primária
<i>R. megapotamicum</i>	raros, curtos	raros, curtos	ciliada, papilas	<b>nervura primária e secundária</b>
<i>R. ostenianum</i>	densamente pilosas, curtos	densamente pilosas, curtos	ciliada	apenas nervura primária
<i>R. humile</i>	pilosa, dispersos no limbo	pilosa, nervura central, médios	ciliada, tricomas para o ápice, papilas	apenas nervura primária
<i>R. mazocarpum</i>	raros	raros	ciliada, papilas	apenas nervura primária



Tabela 05. Venação foliar das folhas, de espécies de *Galium* e de *Relbunium*.

	Padrão	Nervura primária	Nervura secundária	Nervura terciária	Nervura quaternária	Nervura quinta ordem	Nervura marginal
<i>G. latoramosum</i>	broquidódromo	robusta, retilínea	arcos completos, base descendente, ápice ascendente	arcos completos ou incompletos	<b>ausente</b>	-----	incompleta
<i>G. uruguayense</i>	broquidódromo	maciço, retilínea	arcos incompletos, descendentes	arcos incompletos	<b>ausente</b>	-----	<b>ausente</b>
<i>R. equisetoides</i>	broquidódromo	robusta, retilínea, sinuosa no ápice	arcos incompletos, descendentes	arcos incompletos	<b>ausente</b>	-----	<b>ausente</b>
<i>R. richardianum</i>	broquidódromo	maciço, retilíneo	arcos completos, base descendente, ápice ascendente	arcos incompletos	<b>ausente</b>	-----	<b>ausente</b>
<i>R. gracillimum</i>	broquidódromo	moderada, retilínea, sinuosa no ápice	arcos completos, ascendentes	arcos incompletos, descendentes	trajetória irregular	<b>presente</b>	incompleta
<i>R. hypocarpium</i>	broquidódromo	moderada, retilínea, sinuosa no ápice	arcos completos, ascendentes	arcos incompletos, descendentes	trajetória irregular	<b>presente</b>	incompleta
<i>R. nigro-ramosum</i>	broquidódromo	moderada, retilínea, sinuosa no ápice	arcos completos, base ascendente, ápice descendente	arcos completos ou incompletos	<b>ausente</b>	-----	incompleta
<i>R. humilioides</i>	broquidódromo	moderada, retilínea	arcos completos, ascendente	arcos completos ou incompletos	<b>ausente</b>	-----	completa
<i>R. valantoides</i>	broquidódromo	robusta, retilínea, sinuosa no ápice	arcos completos, ascendentes	arcos completos ou incompletos	trajetória irregular	<b>presente</b>	completa
<i>R. hirtum</i>	broquidódromo	robusta, levemente sinuosa	arcos completos, base descendente, ápice ascendente	arcos incompletos, raramente completos	trajetória irregular	<b>presente</b>	incompleta
<i>R. longipedunculatum</i>	broquidódromo	robusta, retilínea	arcos completos, base ascendentes, ápice descendente	arcos incompletos, descendente	<b>ausente</b>	-----	incompleta
<i>R. megapotamicum</i>	broquidódromo	robusta, retilínea, sinuosa no ápice	arcos completos, base ascendentes e ápice descendentes	arcos completos ou incompletos	trajetória irregular	<b>presente</b>	incompleta
<i>R. ostenianum</i>	broquidódromo	moderada, retilínea, sinuosa no ápice	arcos completos, base descendente, ápice ascendente	arcos completos	<b>ausente</b>	-----	completa
<i>R. humile</i>	broquidódromo	moderada, retilínea	arcos completos, ascendentes	arcos incompletos, descendentes	<b>ausente</b>	-----	<b>ausente</b>
<i>R. mazocarpum</i>	broquidódromo	moderada, retilínea	arcos completos e incompletos, descendentes	arcos incompletos, ascendentes	<b>ausente</b>	-----	<b>ausente</b>

### III.2.3. Características micromorfológicas comuns às espécies:

#### III.2.3.1. Vascularização nodal

O padrão de venação das folhas e das estípulas não apresenta diferenças significativas. Entretanto ocorrem variações quanto à origem das nervuras primárias e secundárias. Tais variações são percebidas quando comparamos folhas e estípulas de espécies que apresentam apenas uma nervura principal com outras que possuem três.

Nas folhas que apresentam apenas uma nervura principal, como em *G. uruguayense* (Fig. 18B), *R. equisetoides* (Fig. 19C), *R. richardianum* (Fig. 20A), *R. gracillimum* (Fig. 21A), *R. hypocarpium* (Fig. 22A), *R. humilioides* (Fig. 24A), *R. longipedunculatum* (Fig. 27B), *R. ostenianum* (Fig. 29A), *R. humile* (Fig. 30A) e *R. mazocarpum* (Fig. 31B), o traço vascular nodal dá origem a três ramos vasculares, um central e dois laterais. O mediano se estabelece como nervura primária da folha (F), e os dois laterais (F1 e F2), ainda em nível nodal, dirigem-se respectivamente um para cada estípula, e vão se encontrar com o outro ramo lateral da outra folha (F3 e F4, respectivamente), constituindo a nervura principal da estípula (Fig. 18G).

Com relação às folhas que possuem três nervuras principais, o modelo descrito é um pouco mais complexo. Nesses casos, como em *G. latoramosum* (Fig. 17A), *R. nigro-ramosum* (Fig. 23B), *R. valantioides* (Fig. 25A), *R. hirtum* (Fig. 26A) e *R. megapotamicum* (Fig. 28A), o traço nodal (T) também se divide em três ramos vasculares, sendo que o mediano estabelece-se como a nervura primária da folha (F). Os ramos laterais (F1 e F2), emitem ramificações, F1a e F2a, respectivamente, cada ramificação constituirá uma das duas nervuras secundárias laterais da folha. Antes de fazer parte da nervura central da estípula (F1 e F3, F2 e F4), F1 emite mais uma ramificação (F1b), que irá constituir uma das nervuras secundárias laterais da mesma. Esse processo se repete no que diz respeito ao ramo lateral F2 e ao traço vascular nodal da folha e estípula opostas (Fig. 23A).

Essa estrutura vascular que conecta as folhas e estípulas é aqui denominada de anel vascular nodal, para os dois modelos descritos.

### III.2.3.2. Hidatódios

Em todas as espécies de *Galium* e de *Relbunium* descritas neste trabalho, foi observada a proliferação de elementos xilemáticos na porção distal do ápice foliar. Na face adaxial dessa região percebeu-se uma grande concentração de estômatos modificados. Essa profusão de elementos do xilema, dispostos em pincel, tem origem a partir da nervura primária das folhas e das estípulas, e, em algumas espécies, a nervura secundária participa juntamente com a primária, como em *R. richardianum* (Fig. 20A, C), *R. gracillimum* (Fig. 21A, C-D), *R. hypocarpium* (Fig. 22D), *R. nigro-ramosum* (Fig. 23B, D), *R. humilioides* (Fig. 24A, E), *R. valantioides* (Fig. 25A, C-D) e *R. megapotamicum* (Fig. 28A, E).

Esse conjunto de elementos xilemáticos constitui a porção vascular do hidatódio. Os elementos traqueais, que apresentam padrão de deposição da parede secundária do tipo helicoidal, estão relacionados a estômatos modificados, não-funcionais, denominados poros aquíferos, presentes na face adaxial da lâmina foliar (Fig. 17D; 18F; 19D; 20D; 21D; 23E; 24E; 26D; 27D; 30D; 31G). Todas as espécies descritas compartilham dessas características, com exceção de *R. ostenianum*, que apresenta um ou dois estômatos no ápice foliar (Fig. 29H); e de *R. megapotamicum* que é desprovida de poros aquíferos. Nesta espécie há formação de um canal, terminado por um estômato modificado (Fig. 28C-D), como já descrito anteriormente.

### III.2.3.3. Células Secretoras

Os idioblastos ou células secretoras foram observados nas espécies dos gêneros *Galium* e *Relbunium*, à exceção de *R. valantioides*, *R. ostenianum* e *R. mazocarpum*. Essas células estão localizadas na epiderme da face abaxial das folhas e estípulas, comumente reunidas no ápice ou dispersas irregularmente na lâmina foliar, solitárias ou em grupos.

Ao observar a folha ou estípula, em corte transversal, percebe-se que as células secretoras têm maiores dimensões se comparadas às demais células epidérmicas (Fig. 33C-D, I, K), e em vista frontal, além das dimensões, elas se destacam por não apresentarem sinuosidades das suas paredes anticlinais, tendo formato aproximadamente retangular. Em *R. gracillimum* essas células, que se projetam para o interior do mesofilo, ocupam toda a espessura do parênquima esponjoso (Fig. 33I).

Nas espécies descritas foram realizados testes histoquímicos (Sudan III) que confirmam a presença de substâncias lipídicas nessas células.

#### III.2.4. Características micromorfológicas particulares a determinadas espécies:

As folhas e estípulas de *G. uruguayense*, *R. equisetoides* e *R. richardianum* apresentaram particularidades com relação à estrutura das suas margens. Estas quando observadas a olho nu, ou mesmo com auxílio de um microscópio estereoscópico, mostram-se translúcidas, e ao microscópio de luz polarizada, birrefringentes.

Observou-se nas margens a presença de colênquima do tipo anelar (Fig. 33B, D). *G. uruguayense* (Fig. 33A) e *R. richardianum* (Fig. 33G) além de apresentarem colênquima nas margens, também o possuem na porção abaxial da nervura central. A quantidade de colênquima nas margens está diretamente proporcional à idade da folhas. Nas folhas jovens (Fig. 33 E-F) as células colenquimáticas não estão completamente diferenciadas com relação ao depósito da parede primária, enquanto que nas folhas completamente expandidas percebe-se a grande quantidade de células com depósito de parede do tipo anelar já formado (Fig. 33A-D). Em *G. uruguayense* e *R. richardianum*, tais células formam cerca de até seis ou sete camadas. A margem das folhas e estípulas dessas duas espécies tem aspecto arredondado, em seção transversal, enquanto que em *R. equisetoides* (Fig. 33C- D) o formato é próximo ao triangular, com poucas camadas de células.

Testes histoquímicos confirmaram a presença de celulose e de pectinas, e a ausência de calose, nas células colenquimáticas.

Em termos de comparação, foram realizadas observações, a partir de seções transversais das folhas de *R. gracillimum* (Fig. 33I-K), já que esta não apresenta colênquima em suas margens. Além disso, esta espécie nunca foi analisada em detalhe por nenhum trabalho anterior.

Em *G. uruguayense* observamos distinções entre as dimensões das células epidérmicas, nas duas faces. As células da face adaxial têm maiores dimensões quando comparadas às da face abaxial (Fig. 33G). Essas células possuem dimensões irregulares em sua largura, resultado das paredes anticlinais sinuosas (Fig. 33G). O mesofilo é dorsiventral. O parênquima paliçádico é uniestratificado, e entre suas células, espaços intercelulares aumentam gradativamente em direção ao parênquima esponjoso. Na região marginal da lâmina foliar, já descrita com relação ao tecido colenquimatoso, suas células atingem a face abaxial da epiderme. O parênquima esponjoso é constituído por células de formato irregular (Fig. 33G), e entre elas

grandes espaços intercelulares são observados. Idioblastos cristalíferos com ráfides estão presentes entre os dois tipos de parênquima. A nervura central, que é evidente na face abaxial, na porção mediana da folha apresenta tecido mecânico colenquimatoso, com padrão de espessamento do tipo anelar. Na face adaxial este tecido não se desenvolve. O feixe da nervura primária é do tipo colateral fechado, com bainha perivascular isenta de cloroplastídios.

As folhas de *R. equisetoides* não apresentam diferenças significativas com relação à altura de suas células epidérmicas, porém há variações referentes à largura, devido às paredes anticlinais de tais células apresentarem contorno sinuoso (Fig. 33C). As células secretoras, já descritas, estão presentes na face abaxial. O mesofilo é dorsiventral, porém algumas células do parênquima esponjoso apresentam-se semelhantes, com relação à forma, às do parênquima paliçádico. O parênquima paliçádico é uniestratificado. Nas margens colenquimatosas das folhas, também já descritas, as células paliçádicas atingem a face abaxial e contornam essa região até próximo das nervuras secundárias marginais. O parênquima esponjoso é constituído por células isodiamétricas, e entre elas existem muitos espaços intercelulares. Os idioblastos portadores de ráfides estão localizados entre o parênquima paliçádico e o esponjoso. O sistema vascular da nervura central não se mostra proeminente, ou seja, não é evidente na face abaxial da folha (Fig. 33C). A nervura primária é semelhante ao descrito para *G. uruguayense*, porém com cloroplastídios.

Nas folhas de *R. richardianum* as células epidérmicas das duas faces são distintas com relação ao tamanho, principalmente quanto às dimensões de largura. As células da face adaxial têm maiores dimensões do que as da face abaxial (33E). As células secretoras, idioblastos da epiderme foliar, foram descritas no item anterior. O mesofilo é dorsiventral, com parênquima paliçádico, uni- ou biestratificado, com células alongadas e espaços intercelulares reduzidos. Na região da margem foliar com presença de colênquima, anteriormente descrita, as células do parênquima paliçádico atingem a face abaxial da folha. As células do parênquima esponjoso são isodiamétricas, não emitem projeções, e entre elas há muitos espaços intercelulares, porém de dimensões reduzidas. Os idioblastos cristalíferos com ráfides estão localizados entre o parênquima paliçádico e o esponjoso. A nervura central é evidente na porção mediana da face abaxial da folha. O feixe da nervura primária é do tipo colateral fechado, e a bainha perivascular apresenta poucos cloroplastídios (Fig. 33E).

Em *R. gracillimum* as células epidérmicas de ambas as faces são distintas com relação às suas dimensões. As células da face adaxial são maiores em altura e em

largura quando comparadas às da face abaxial. As maiores variações são encontradas com relação à largura, como resultado das paredes anticlinais sinuosas (Fig. 33I). O mesofilo é dorsiventral. O parênquima paliçádico é uniestratificado, e os espaços intercelulares que existem entre suas células são freqüentes. As células do parênquima paliçádico atingem o bordo das folhas (Fig. 33J). O parênquima esponjoso está formado por células que emitem projeções. Na zona de contato entre os dois tipos de parênquima, encontram-se os idioblastos com ráfides (Fig. 33I, K). A nervura central, evidente na face abaxial, não apresenta colênquima. O feixe da nervura primária é do tipo colateral fechado, e a bainha perivascular possui poucos de cloroplastídios.

Na tabela a seguir (Tabela 06) foram destacadas as principais características anatômicas que diferenciam os táxons descritos.



Tabela 06. Comparação das características anatômicas das folhas.

	<i>G. uruguayense</i>	<i>R. equisetoides</i>	<i>R. richardianum</i>	<i>R. gracillimum</i>
Epiderme	células face adaxial com maiores dimensões (altura) que as da face abaxial	dimensões das células epidérmicas das duas faces da folha são semelhantes	células face adaxial com maiores dimensões (altura) que as da face abaxial	células face adaxial com maiores dimensões (altura) que as da face abaxial
Parênquima paliçádico	uniestratificado grandes espaços intercelulares	uniestratificado grandes espaços intercelulares	uni- ou biestratificado poucos espaços intercelulares	uniestratificado poucos espaços intercelulares
Parênquima esponjoso	grandes espaços intercelulares	grandes espaços intercelulares	pequenos espaços intercelulares	grandes espaços intercelulares
Idioblastos cristalíferos	ráfides	ráfides	ráfides	ráfides e areia cristalina
Nervura central	evidente colateral presença de colênquima da face abaxial	não evidente colateral presença de colênquima da face abaxial	evidente colateral presença de colênquima da face abaxial	evidente colateral ausência de colênquima da face abaxial

### III.2.5. Ilustrações

Figura 17 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Galium latoramosum*. A. Representação esquemática da venação foliar, nervura primária (F) e nervuras secundárias (F') partindo do anel vascular. B. Vista geral da folha, sob microscopia de luz polarizada, com idioblastos com ráfides (setas). C. Detalhe do ápice, destacando a profusão dos elementos vasculares do xilema. D. Poros aquíferos (indicados por setas), no ápice da face adaxial. E. Folha (face abaxial), evidenciando as células secretoras (setas). F. Detalhe da margem foliar, com tricomas retróscos. G. Folha (face abaxial), células epidérmicas com paredes anticliniais de contorno sinuoso, e estômatos (setas). Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (F – G), 100  $\mu\text{m}$  (C – E), 25 mm (A - B).

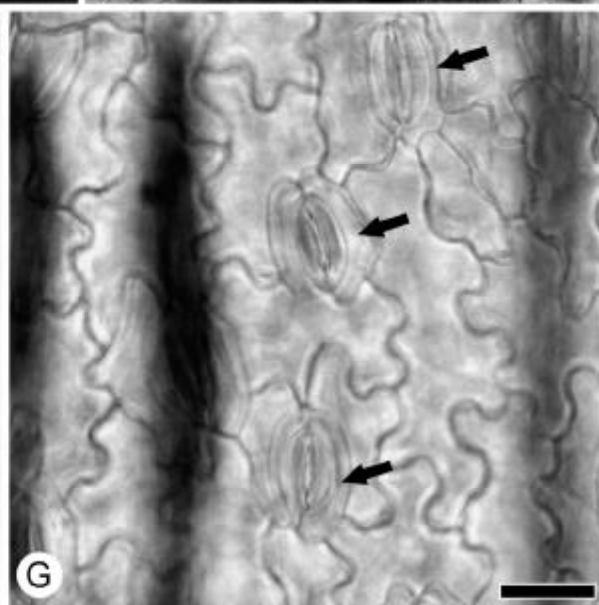
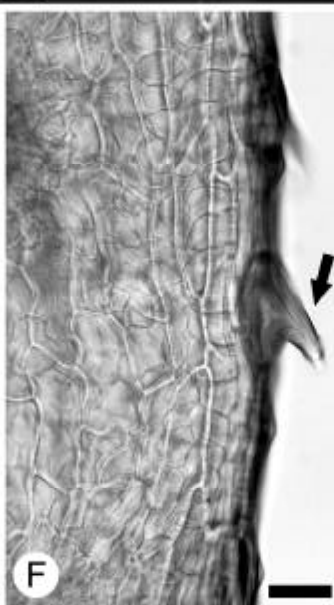
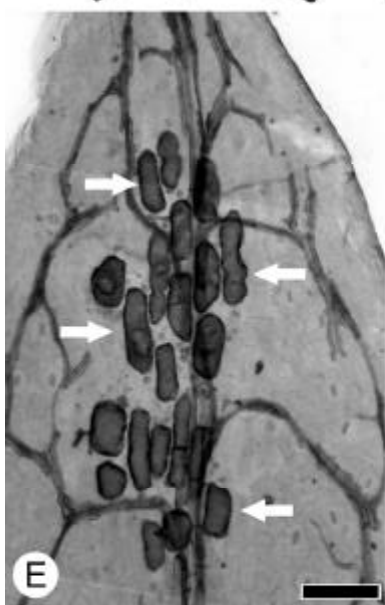
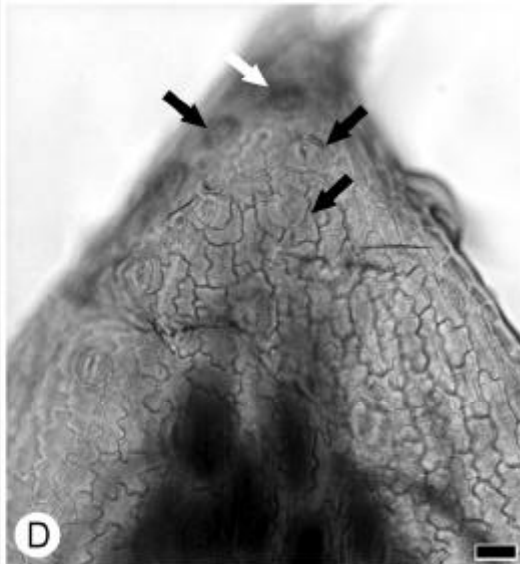
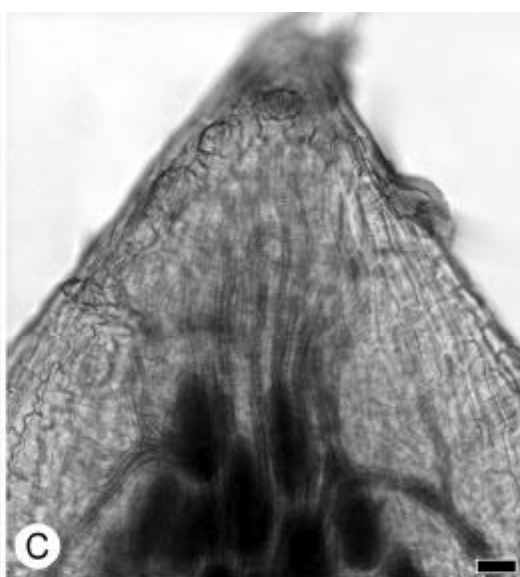
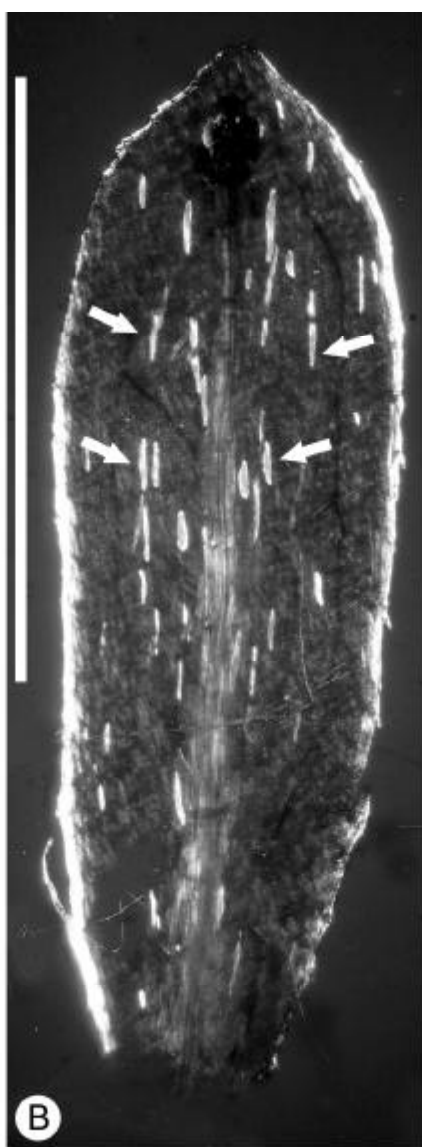
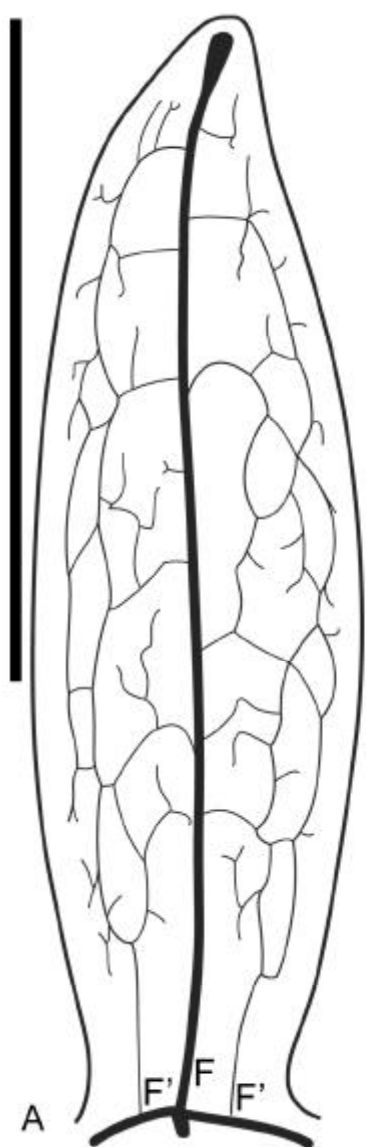


Figura 18 (A – I). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Galium uruguayense*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária – F), margens translúcidas indicadas por setas. B. Aspecto geral da folha. C. Folha sob microscopia de luz polarizada, com margens de tecido colenquimático em evidência. D. Ápice foliar demonstrando a profusão dos elementos vasculares do xilema. E. Ápice (face abaxial), com estômatos indicados por setas. F. Ápice (face adaxial), evidenciando os poros aquíferos. G. Detalhe da vascularização do nodal, destacando a nervura primária (F), os ramos vasculares laterais (F1 e F2; F3 e F4) e a nervura das estípulas (F1 F3; F2 F4). H. Pormenor da margem foliar, com papilas indicadas por setas. I. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando os estômatos. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (H – I), 100  $\mu\text{m}$  (D – G), 25 mm (A – C).

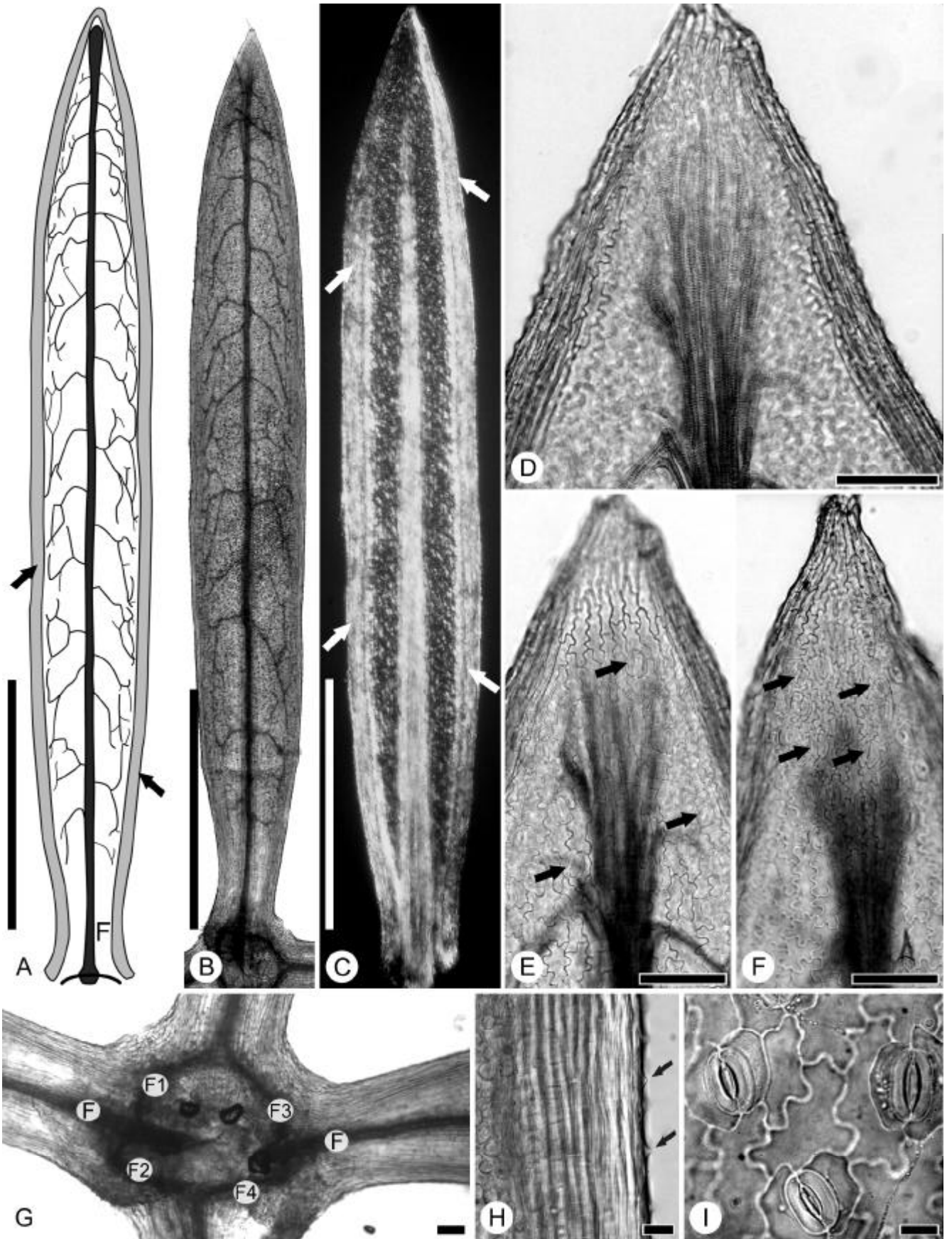


Figura 19 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium equisetoides*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Aspecto geral das folhas e estípulas (asterisco), sob microscopia de luz polarizada, evidenciando as margens de tecido colenquimático (setas). C. Folha, hidatódio na região apical. D. Ápice foliar com profusão dos elementos vasculares do xilema, evidenciando poros aquíferos (setas). E. Região apical foliar, com células secretoras (setas) e estômatos (asteriscos) na face abaxial. F. Detalhe da margem, com cordão de tecido colenquimático e tricoma retrorso (seta). G. Pormenor da epiderme, em vista frontal, com estômatos em evidência. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (F – G), 100  $\mu\text{m}$  (C – E), 15 mm (A – B).



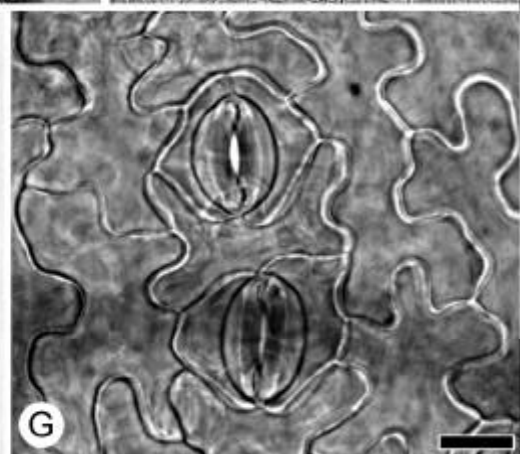
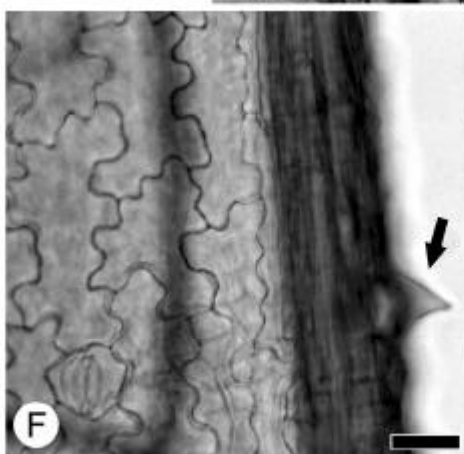
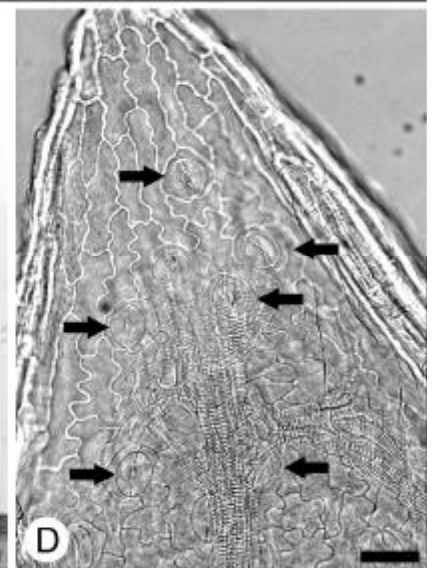
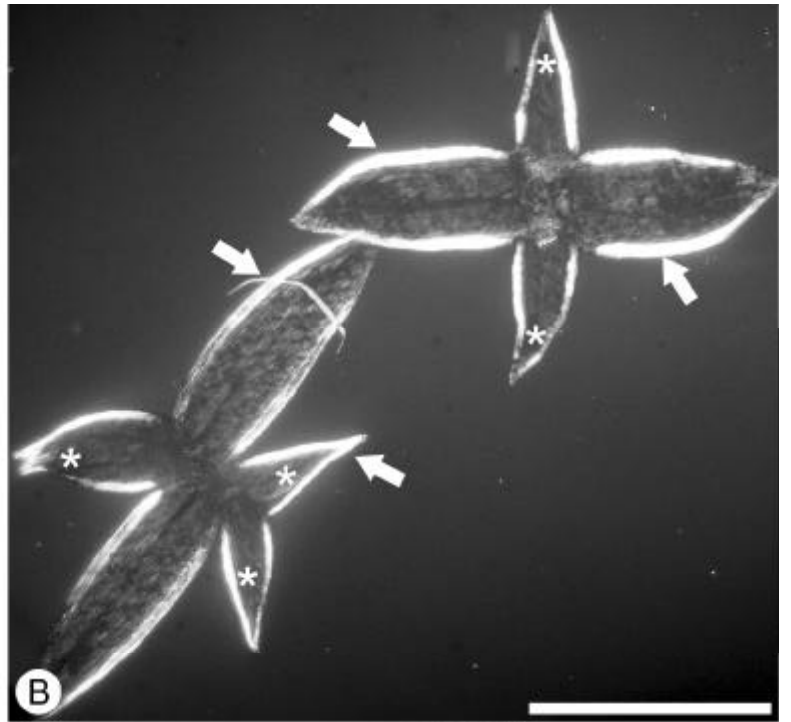
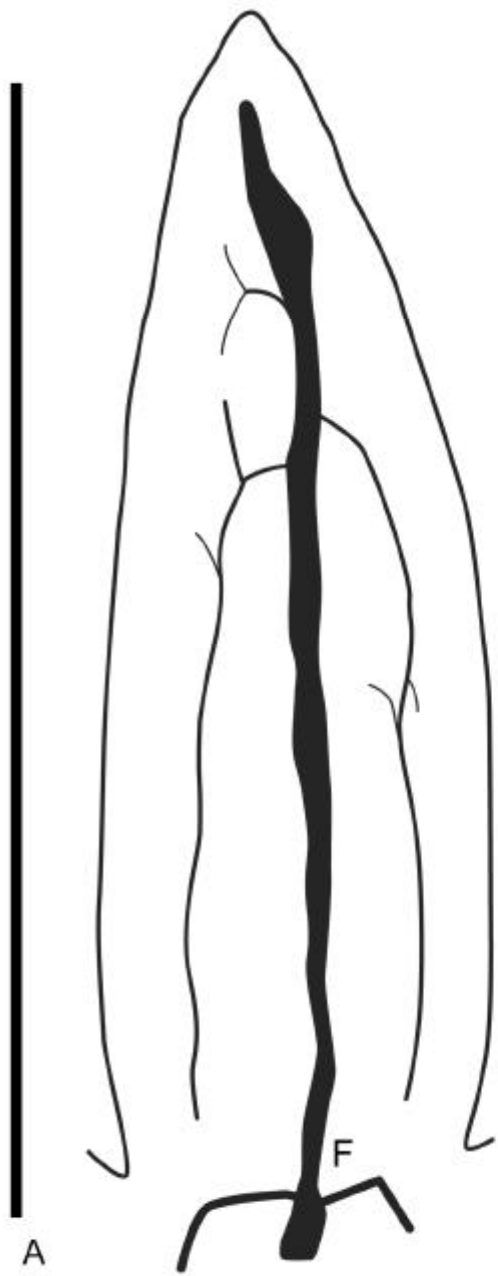


Figura 20 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium richardianum*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Aspecto geral da folha, sob microscopia de luz polarizada, com tecido colenquimático em evidência. C. Ápice, evidenciando a profusão dos elementos vasculares do xilema. D. Ápice foliar (face adaxial) com poros aquíferos (setas). E. Ápice foliar (face abaxial), com estômatos (asteriscos) e células secretoras (setas). F. Detalhe da margem, evidenciando as papilas. G. Detalhe das células secretoras, na região apical (face abaxial), sob microscopia de campo escuro. H. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando os estômatos. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (F, H), 100  $\mu\text{m}$  (C – E, G), 25 mm (A – B).

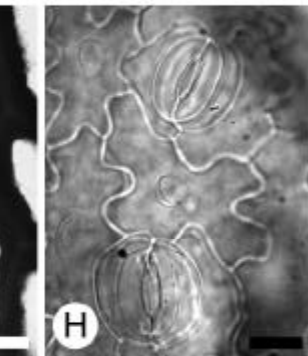
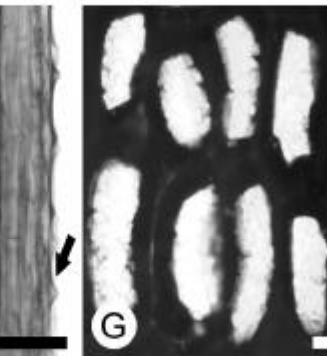
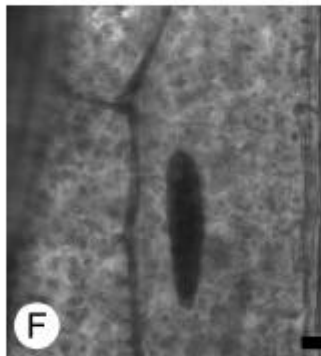
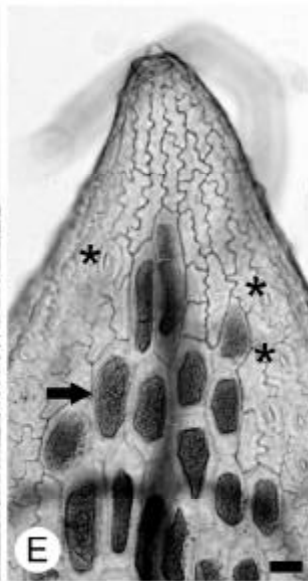
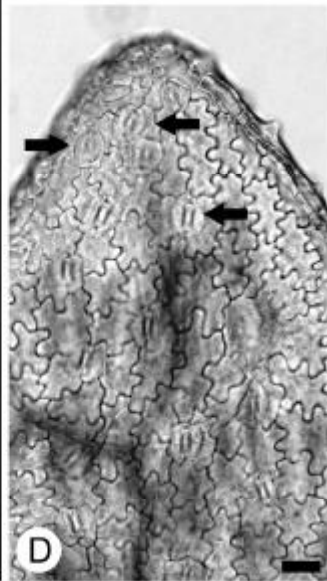
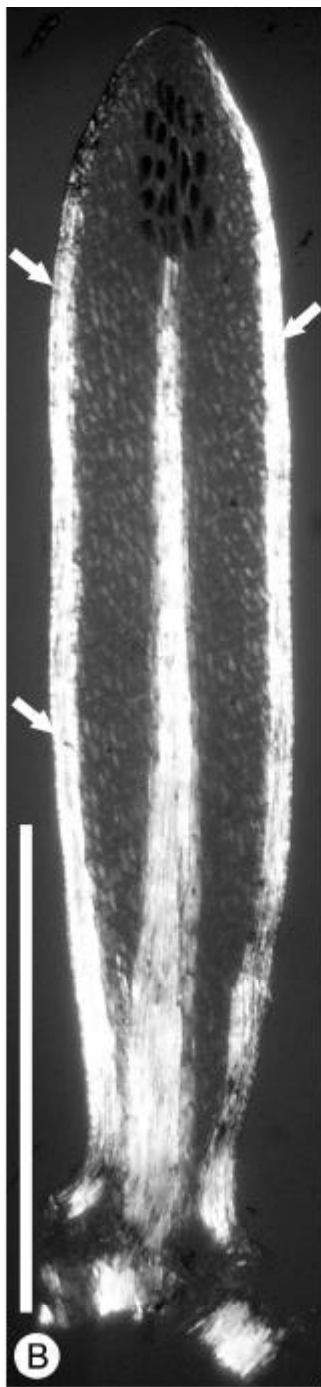
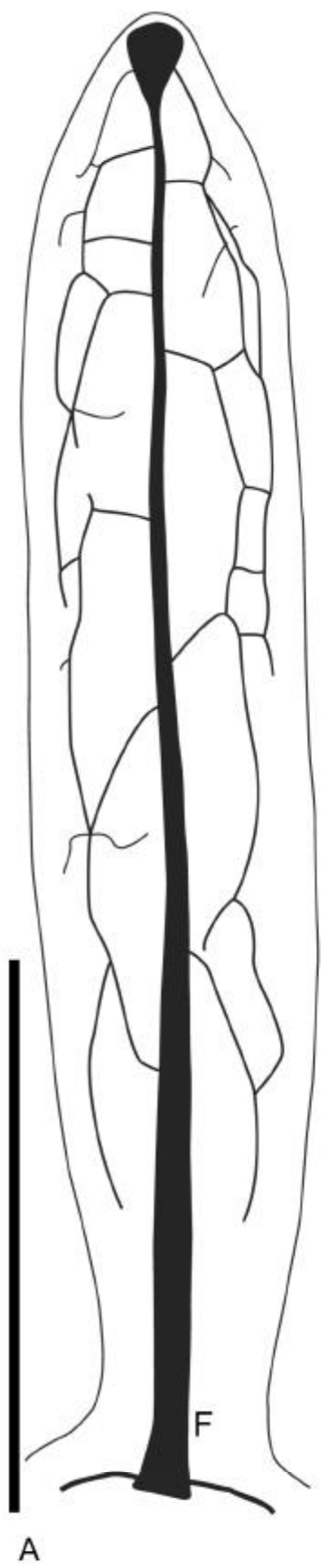


Figura 21 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium gracillimum*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Aspecto geral da folha, sob microscopia de luz polarizada, evidenciando os idioblastos com ráfides e areia cristalina. C. Folha (região apical), evidenciando hidatódio (seta), agrupamento de células secretoras (setas brancas) e idioblastos com ráfides (asteriscos). D. Ápice foliar, com profusão de elementos vasculares do xilema e poros aquíferos (setas). E. Células secretoras, agrupadas no ápice foliar (face abaxial), sob microscopia ótica de campo escuro. F. Detalhe da margem foliar, com tricoma retrorso. G. Detalhe da epiderme, em vista frontal, com estômatos indicados por setas. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D - G), 100  $\mu\text{m}$  (C), 25 mm (A – B).

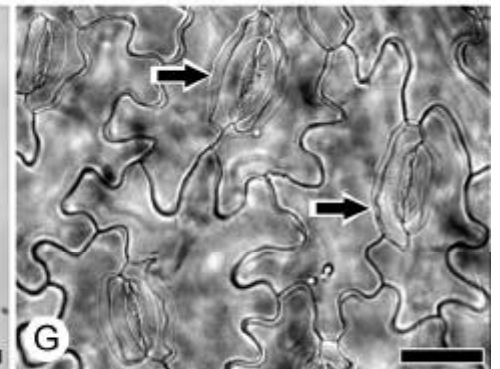
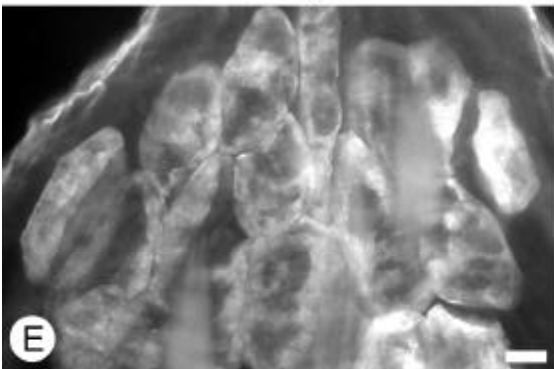
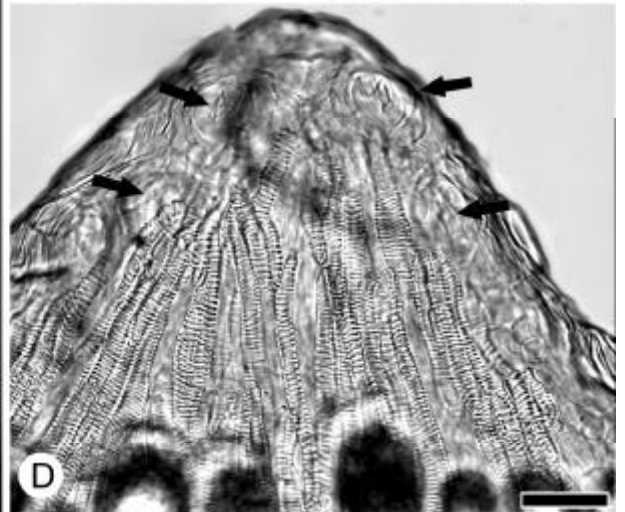
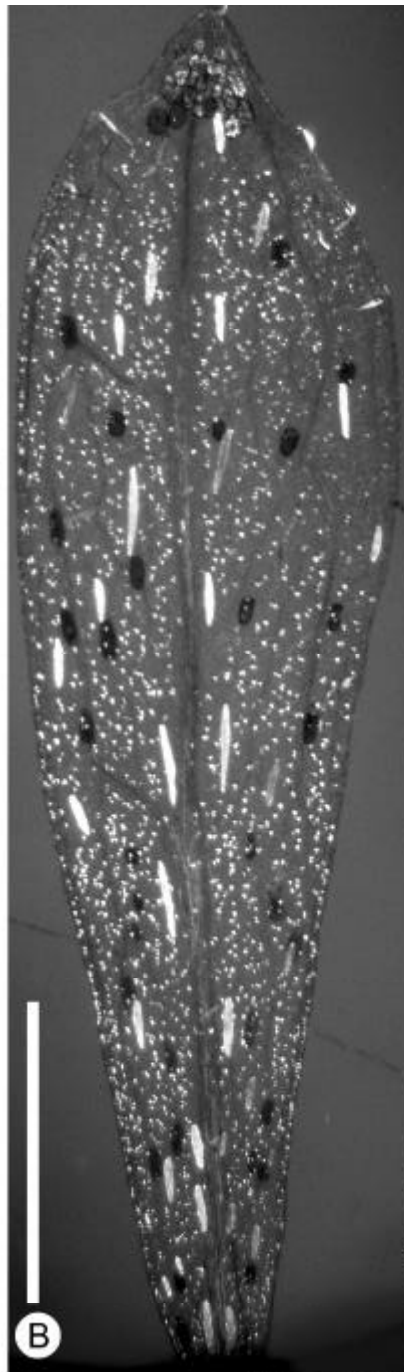
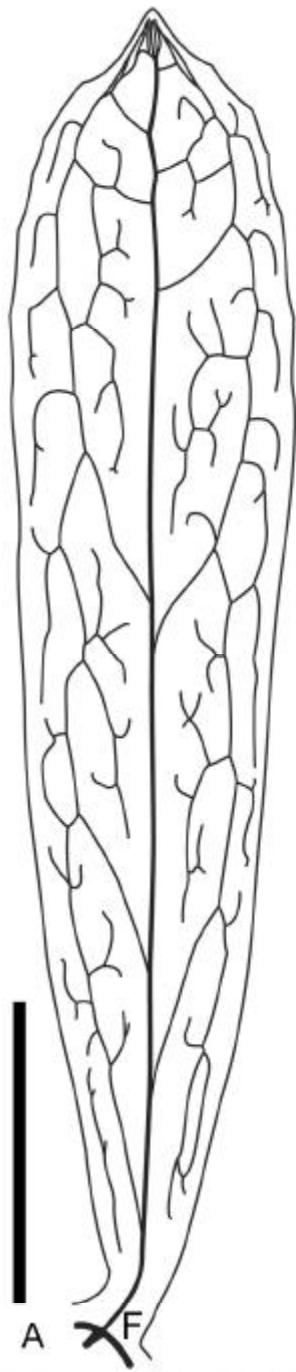


Figura 22 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium hypocarpium*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Aspecto geral foliar, sob microscopia de luz polarizada, com tricomas e idioblastos com ráfides (setas). C. Detalhe da lâmina foliar, sob microscopia de luz polarizada, evidenciando os idioblastos com ráfides (setas) e células secretoras (asteriscos). D. Ápice foliar com profusão dos elementos vasculares do xilema. E. Agrupamento de células secretoras no ápice foliar. F. Pormenor da margem foliar, papilas indicadas por setas. G. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando os estômatos. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (G), 100  $\mu\text{m}$  (C – F), 25 mm (A – B).

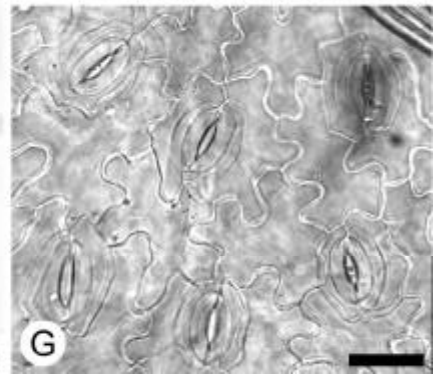
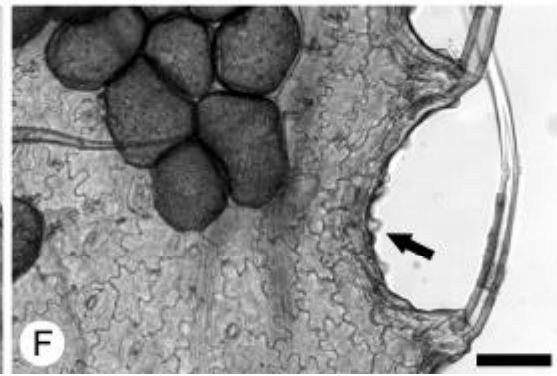
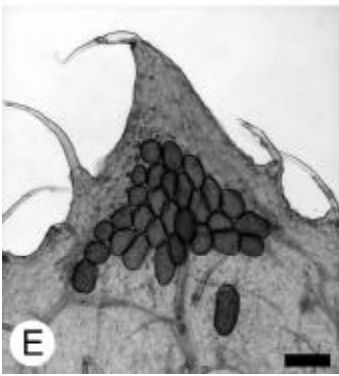
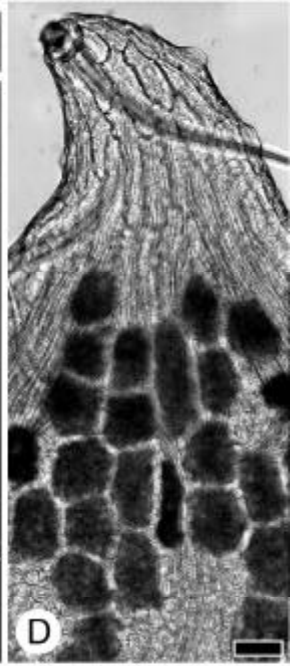
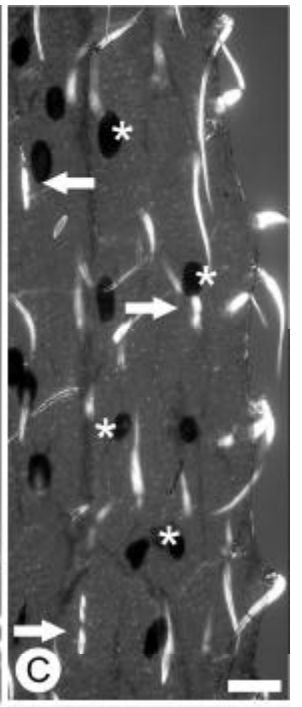
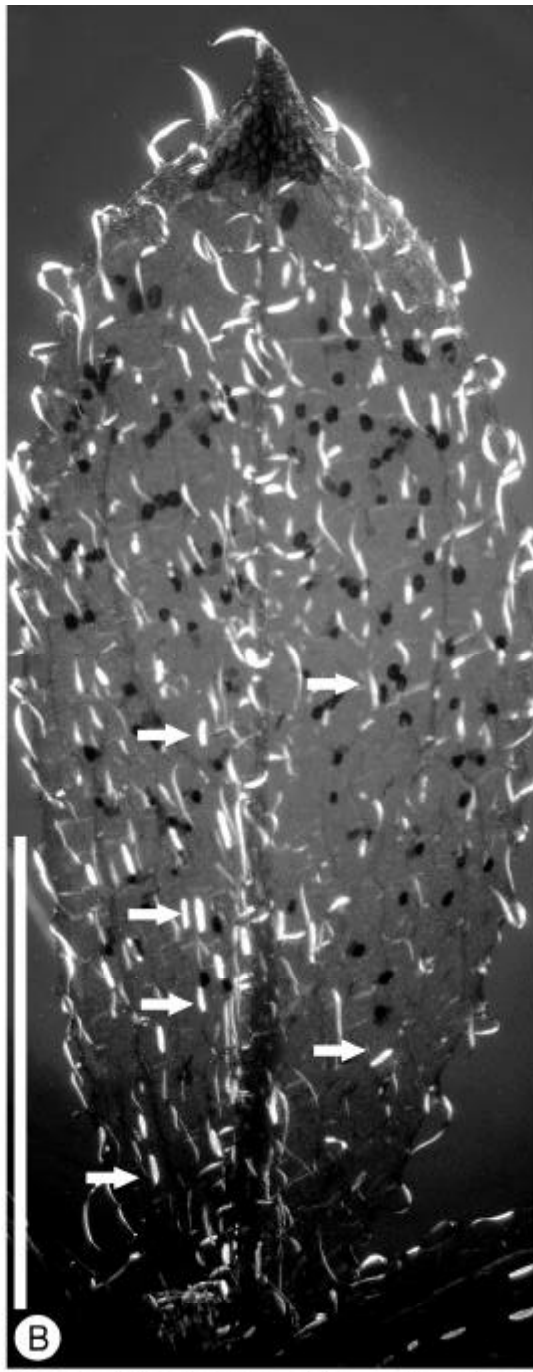
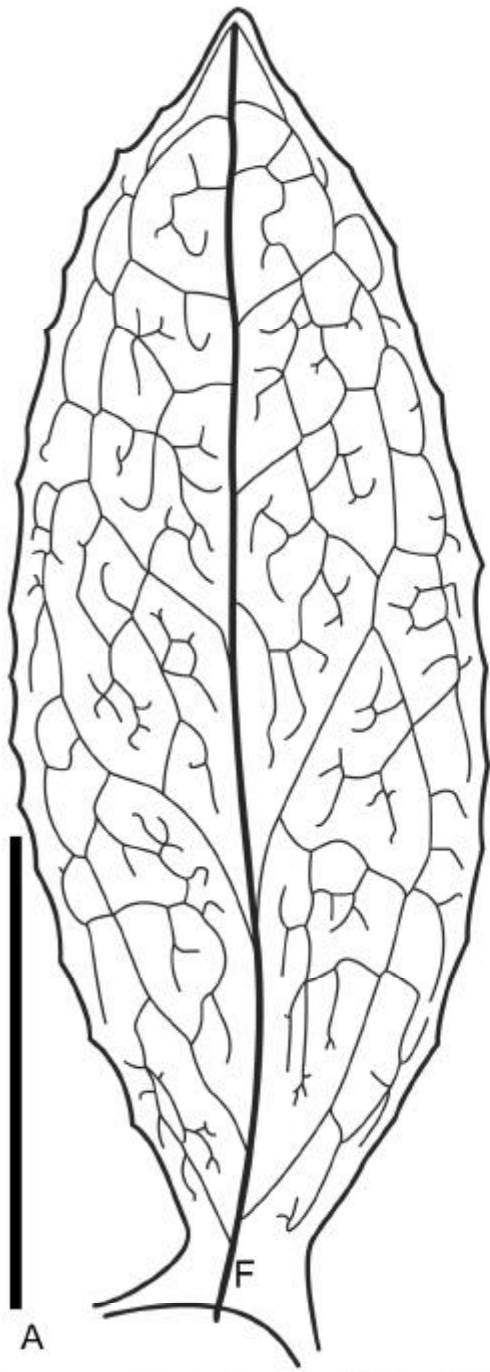




Figura 23 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium nigro-ramosum*. A. Detalhe da vascularização nodal, traço vascular (T), nervura primária da folha (F), ramos laterais (F1, F2, F3, F4), nervura secundária das folhas (F1a, F2a, F3a, F4a) e das estípulas (laterais - F1b, F2b, F3b, F4b; centrais - F1F3, F2F4). B. Representação esquemática da venação foliar das folhas e estípulas. C. Aspecto geral da folha (face abaxial), evidenciando distribuição de tricomas e células secretoras (setas). D. Região apical da folha, com profusão dos elementos vasculares do xilema. E. Ápice foliar (face adaxial), poros aquíferos (setas). F. Pormenor das células secretoras. G. Idem, sob microscopia ótica de campo escuro. H. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando estômato. Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (A, F - H), 100  $\mu\text{m}$  (C – E, G), 25 mm (B).

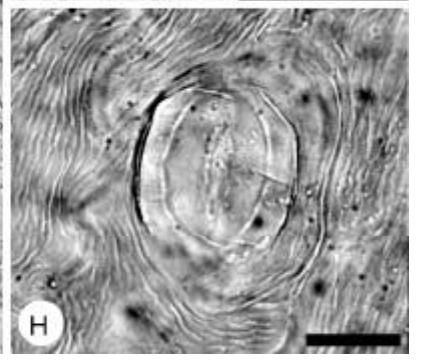
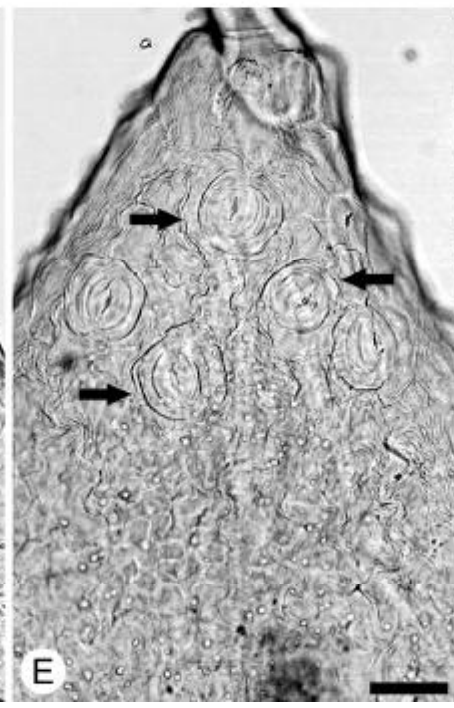
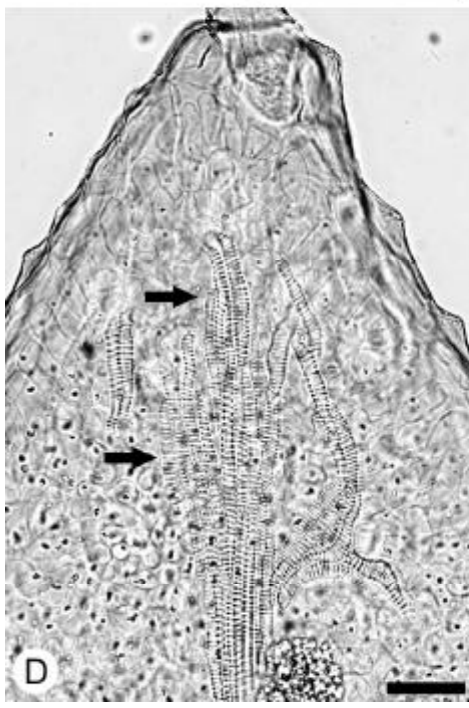
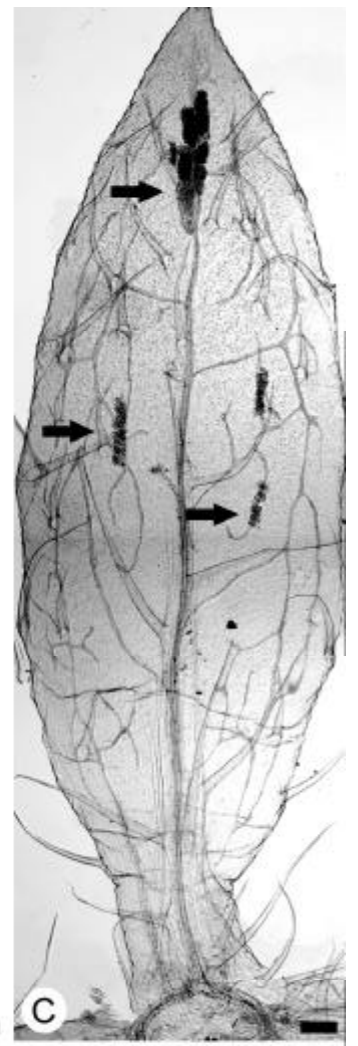
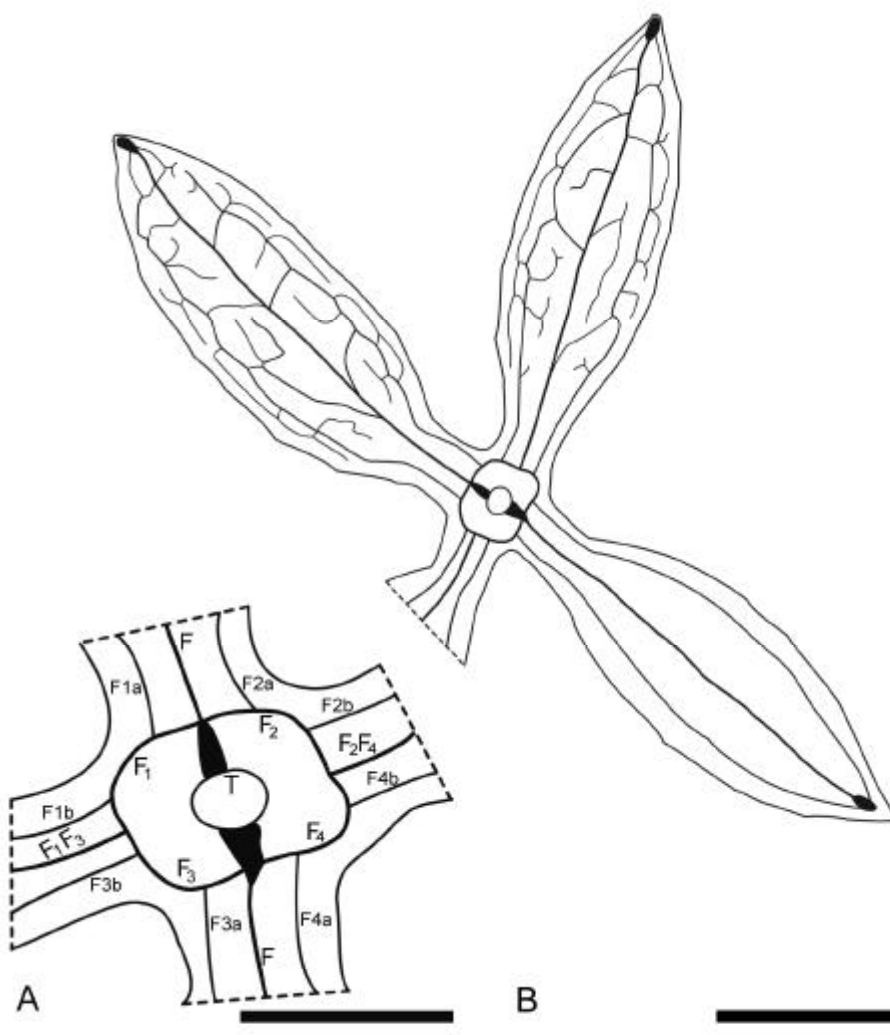


Figura 24 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium humilioides*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Aspecto geral da folha, sob microscopia de luz polarizada, evidenciando idioblastos com ráfides (setas). C. Detalhe da lâmina foliar, evidenciando idioblastos com ráfides, sob microscopia de luz polarizada. D. Pormenor do ápice foliar (face abaxial), com células secretoras. E. Ápice foliar (vista geral), com profusão de elementos do xilema, evidenciando poros aquíferos (setas). F. Detalhe da margem foliar com tricomas. G. Pormenor da epiderme, com estômatos paracíticos (seta) e paralelocíticos (seta branca), em vista frontal. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (C – D, F - G), 100  $\mu\text{m}$  (E), 25 mm (A – B).

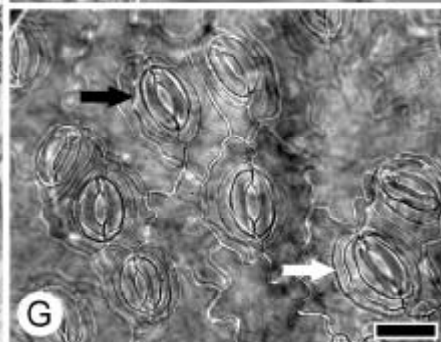
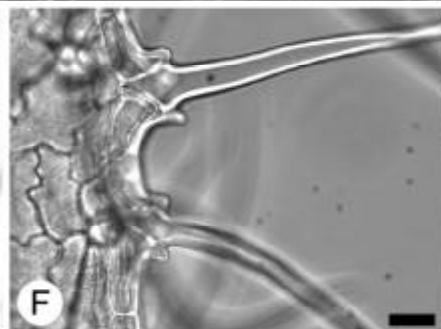
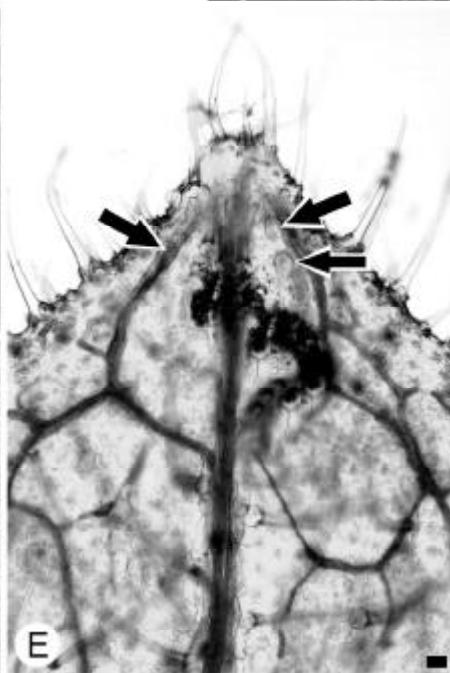
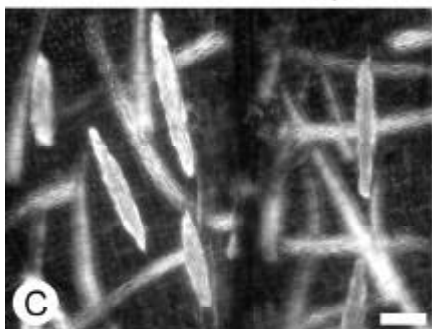
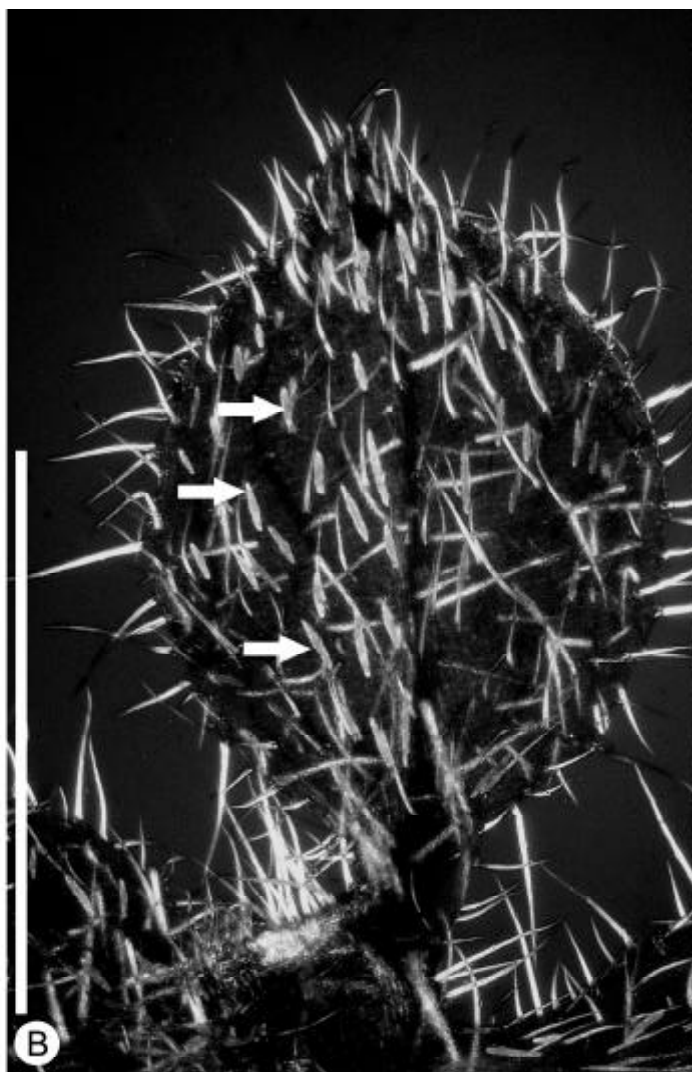
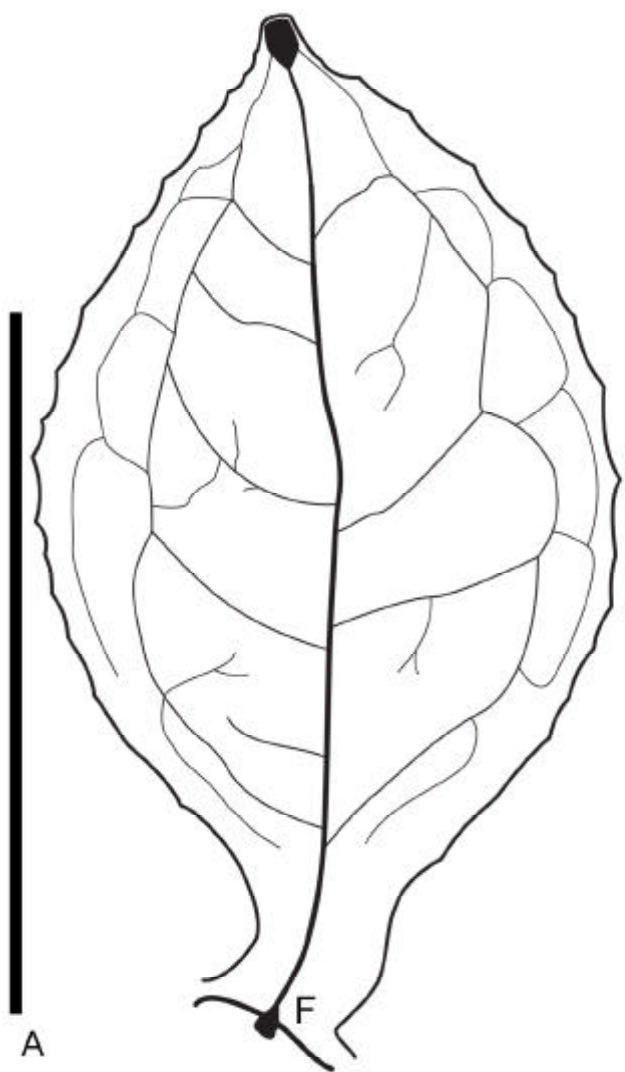


Figura 25 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium valantioides*. A. Representação esquemática da venação foliar, nervura primária (F) e nervuras secundárias (F') que partem diretamente do anel vascular. B. Aspecto geral da folha, sob microscopia de luz polarizada, com idioblastos com ráfides (setas). C. Ápice foliar, evidenciando região do hidatódio. D. Detalhe do ápice, demonstrando a profusão dos elementos vasculares do xilema. E. Margem foliar com tricomas. F. Pormenor da margem com papilas (setas). G. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando os estômatos. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D, F - G), 100  $\mu\text{m}$  (C – E), 25 mm (A - B).

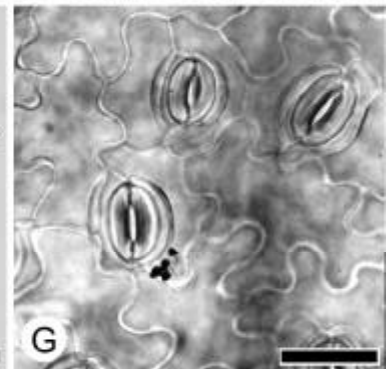
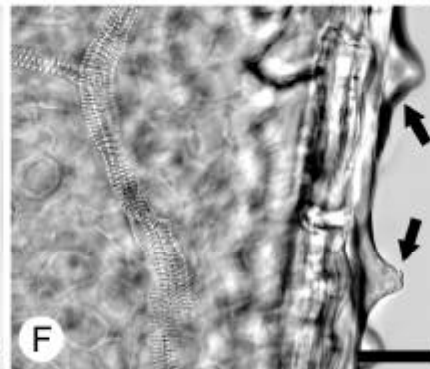
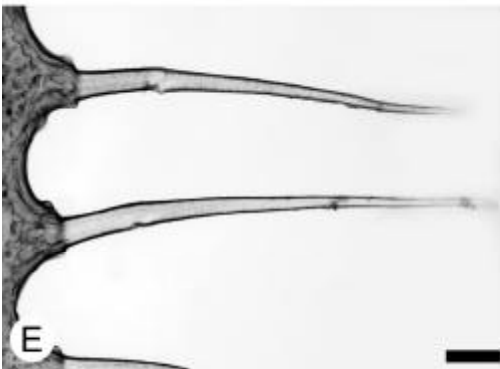
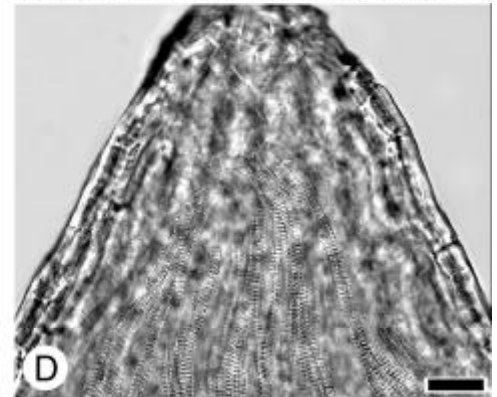
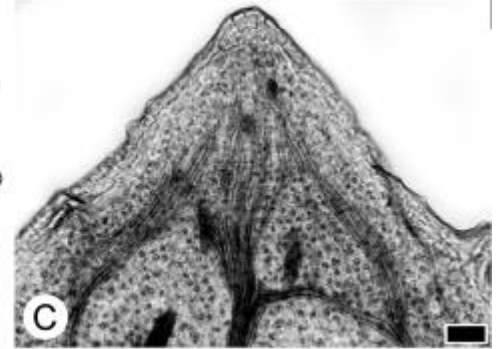
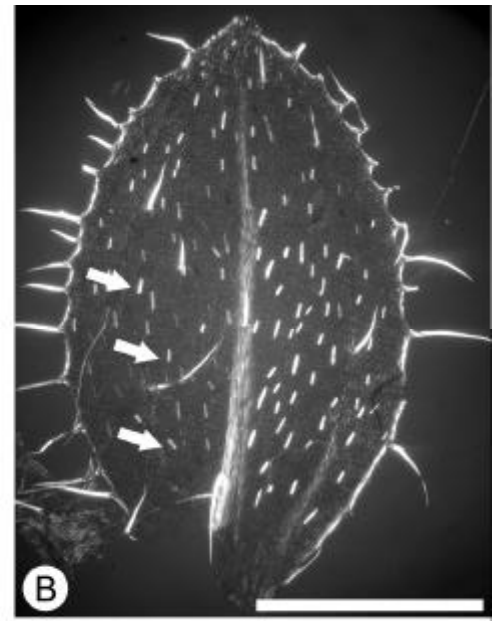
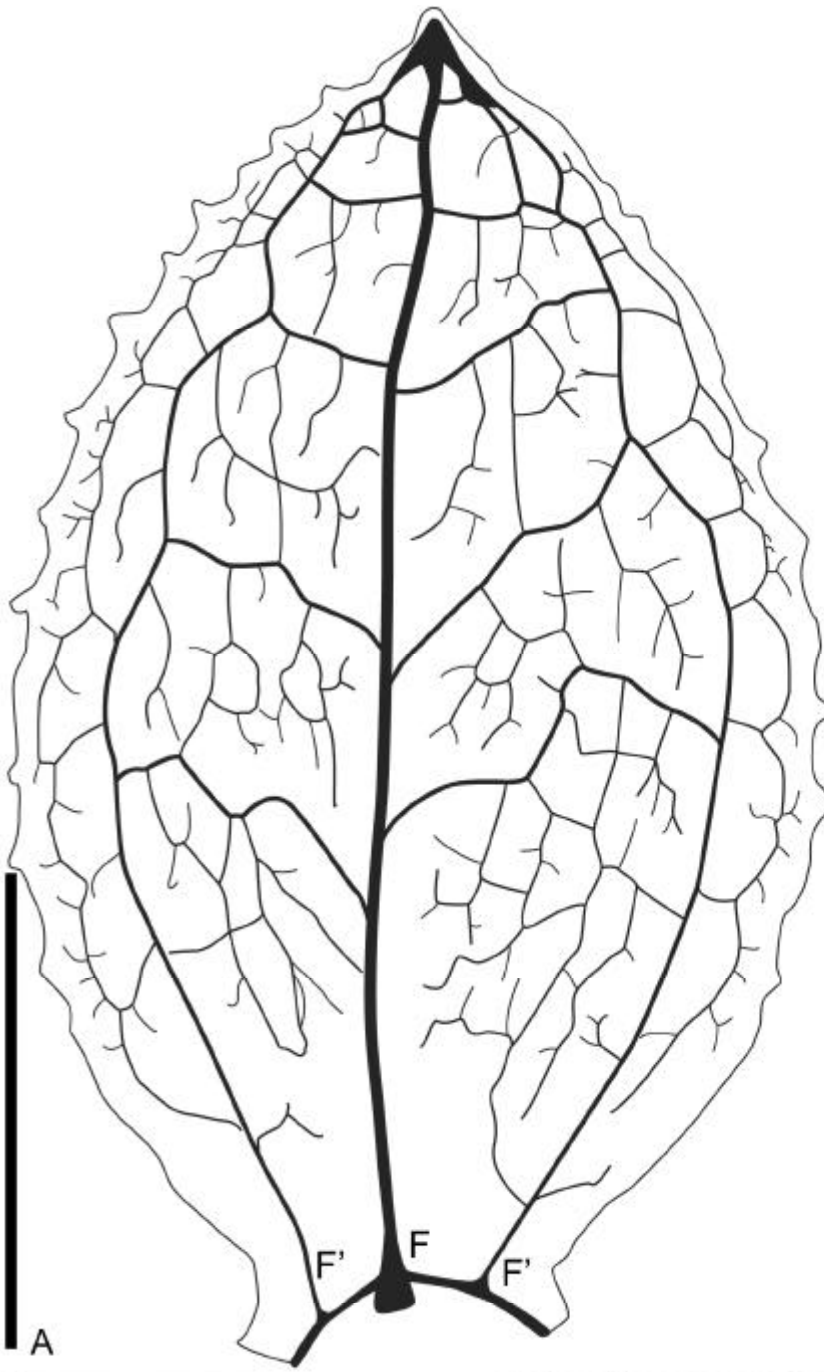


Figura 26 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium hirtum*. A. Representação esquemática da venação foliar, nervura primária (F) e nervuras secundárias (F') que partem diretamente do anel vascular. B. Aspecto geral da folha, sob microscopia de luz polarizada, com destaque para os tricomas. C. Ápice foliar, demonstrando a profusão dos elementos vasculares do xilema. D. Poros aquíferos (setas) na região apical da folha (face adaxial). E. Vista do ápice foliar (face abaxial). F. Detalhe das células secretoras, no ápice foliar (face abaxial). G. Pormenor da margem foliar com tricomas. H. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando estômatos. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (F - H), 100  $\mu\text{m}$  (C – E), 25 mm (A - B).



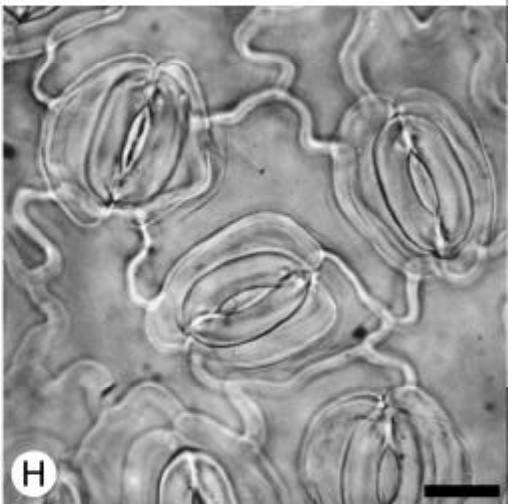
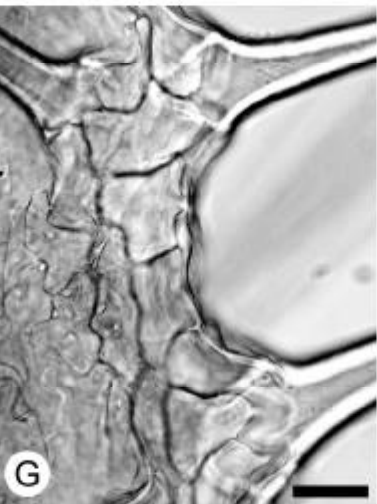
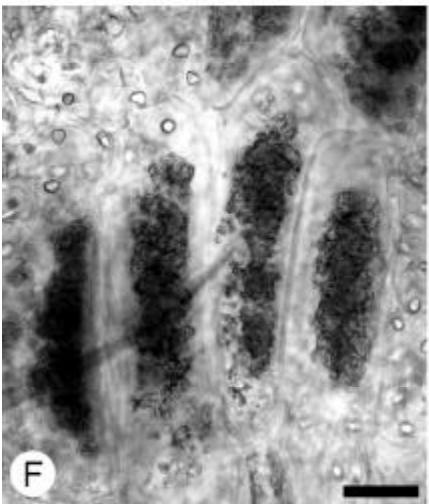
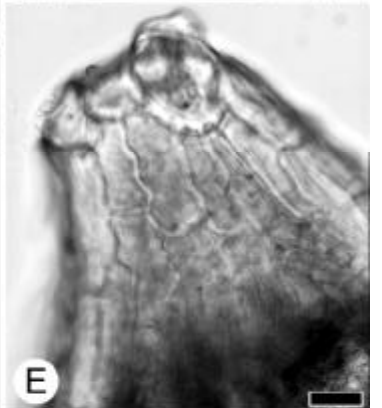
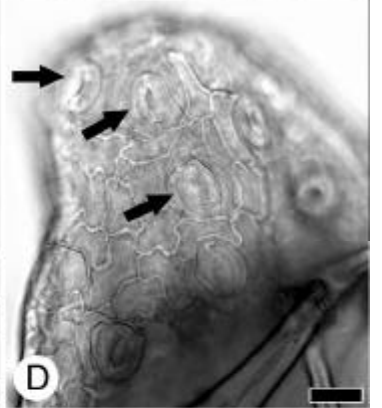
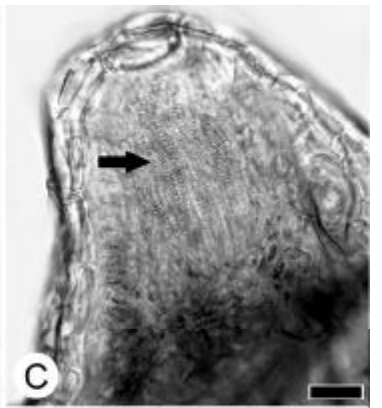
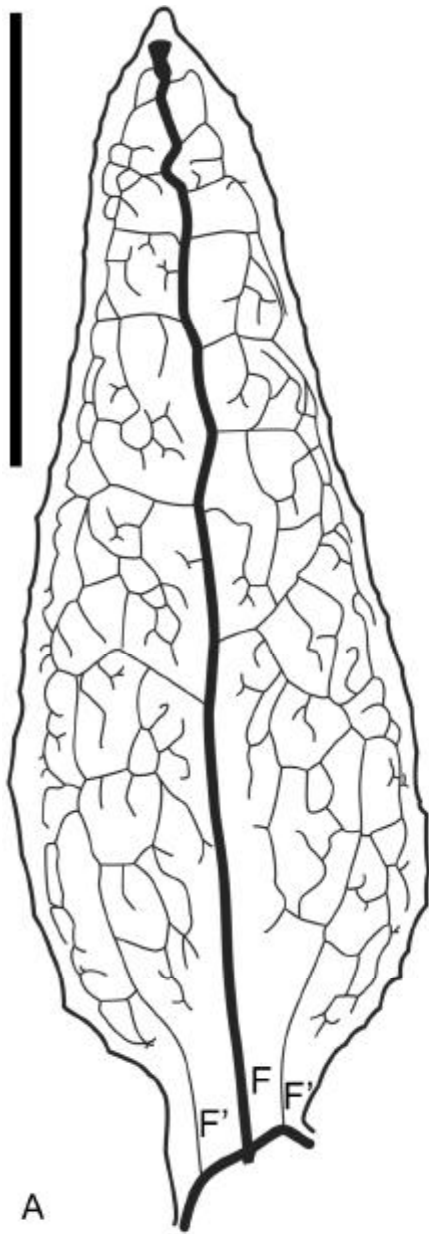


Figura 27 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium longipedunculatum*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Folha (face abaxial), evidenciando células secretoras (setas) e região do hidatódio (asterisco). C. Ápice foliar, demonstrando profusão dos elementos vasculares do xilema. D. Ápice foliar (face adaxial), com poros aquíferos (setas). E. Região apical (face abaxial) com estômato (seta). F. Detalhe da lâmina foliar (face abaxial), indicando as células secretoras. G. Margem foliar com tricomas retróscos. H. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando estômatos. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (F-H), 100  $\mu\text{m}$  (C-E), 25 mm (A-B).

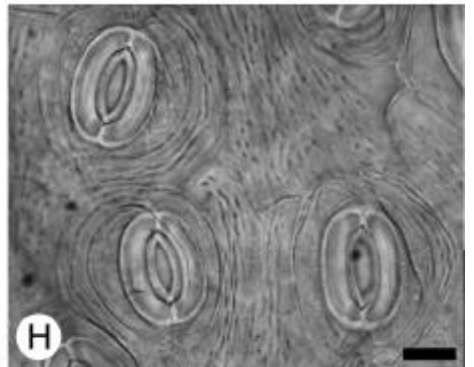
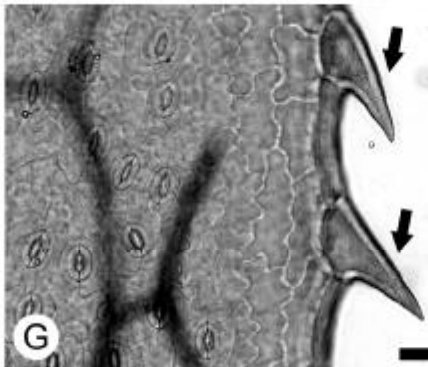
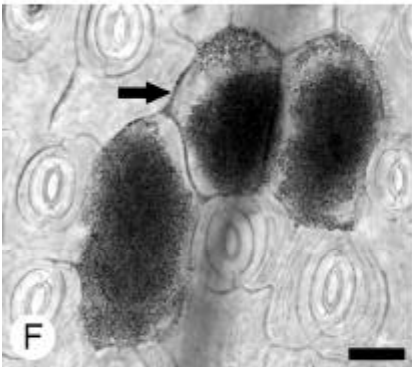
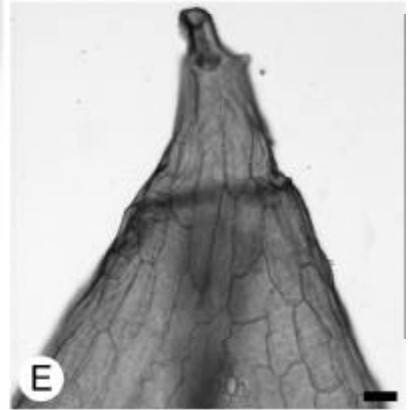
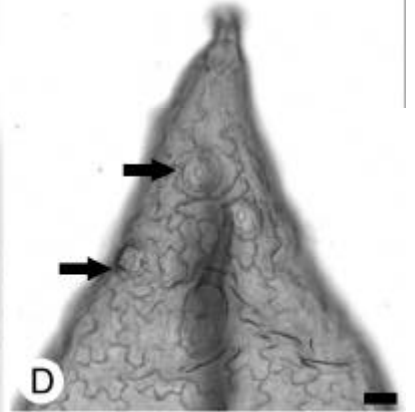
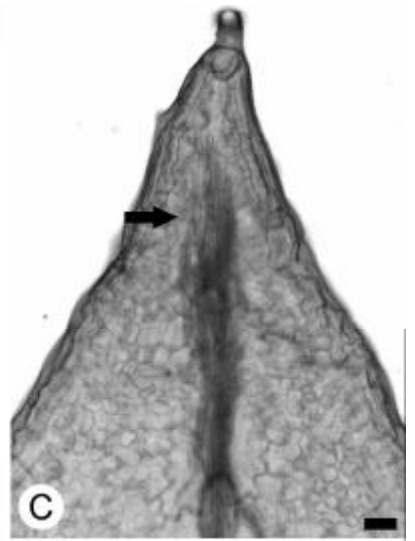
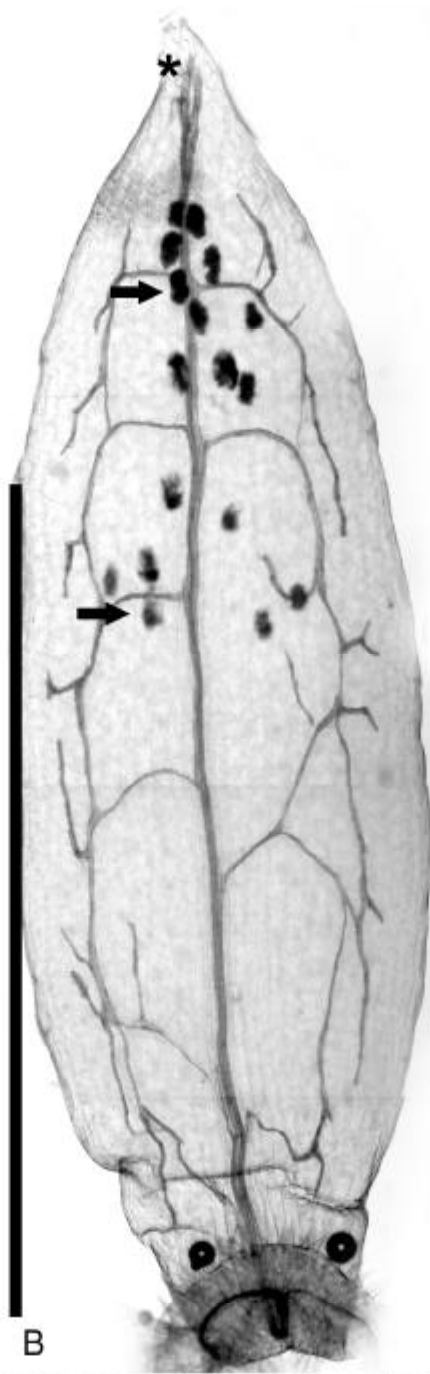
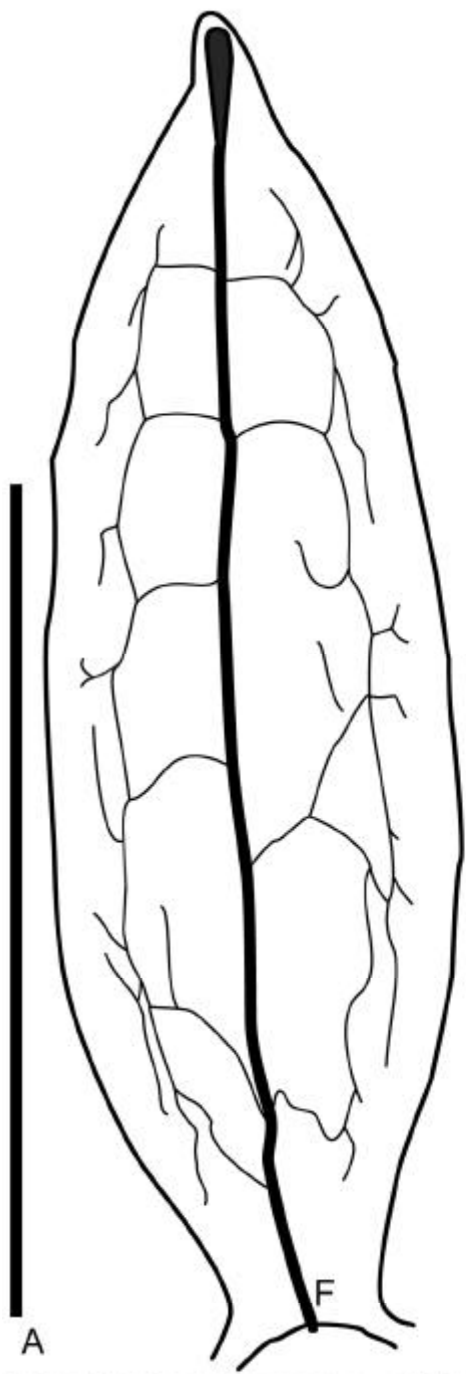


Figura 28 (A – I). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium megapotamicum*. A. Representação esquemática da venação foliar, nervura primária (F) e nervuras secundárias (F') que partem diretamente do anel vascular. B. Aspecto geral da folha, sob microscopia de luz polarizada, com idioblastos com ráfides indicados por setas. C e D. Detalhe do ápice, evidenciando canal (seta branca) e poro aquífero (seta). E. Ápice foliar com profusão de elementos vasculares do xilema. F. Detalhe das células secretoras, em vista frontal (face abaxial). F. O mesmo que o anterior, sob microscopia ótica de campo escuro. H. Detalhe da margem foliar com papilas. I. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando os estômatos. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (F-I), 100  $\mu\text{m}$  (C–E), 25 mm (A-B).

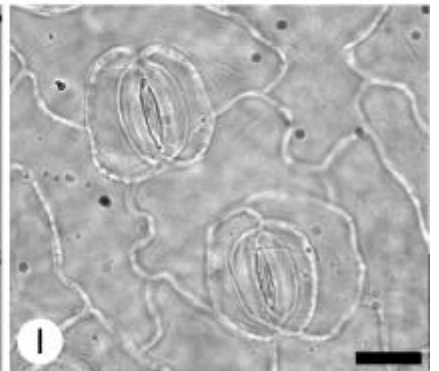
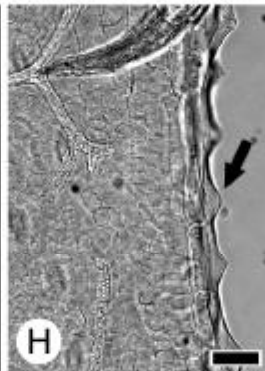
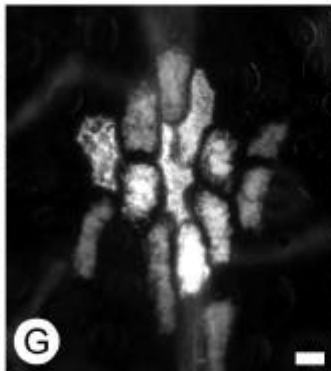
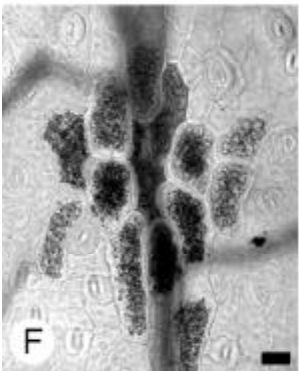
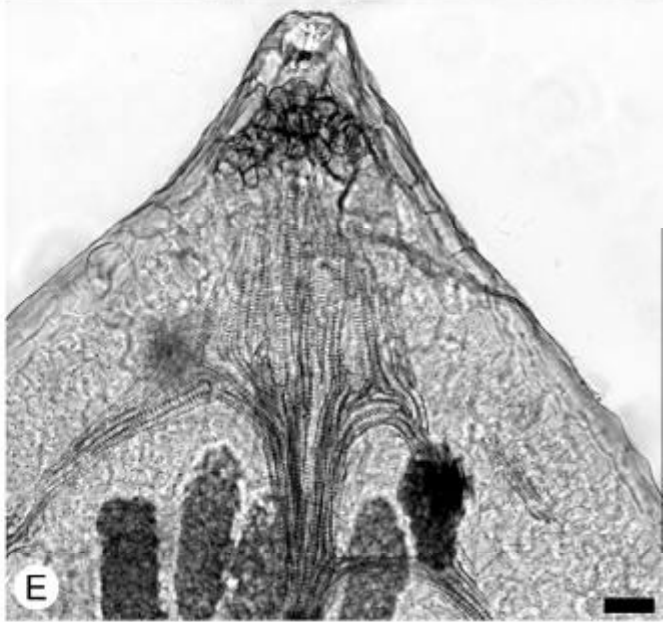
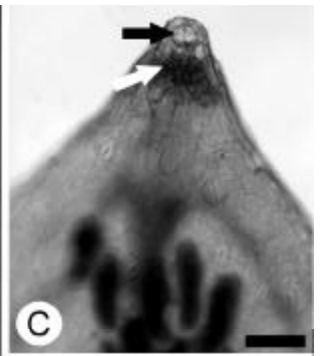
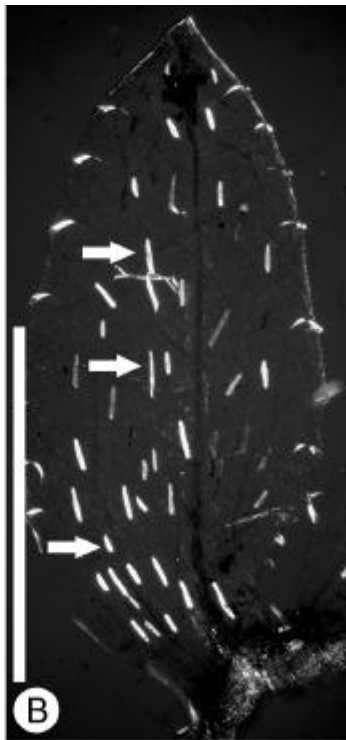
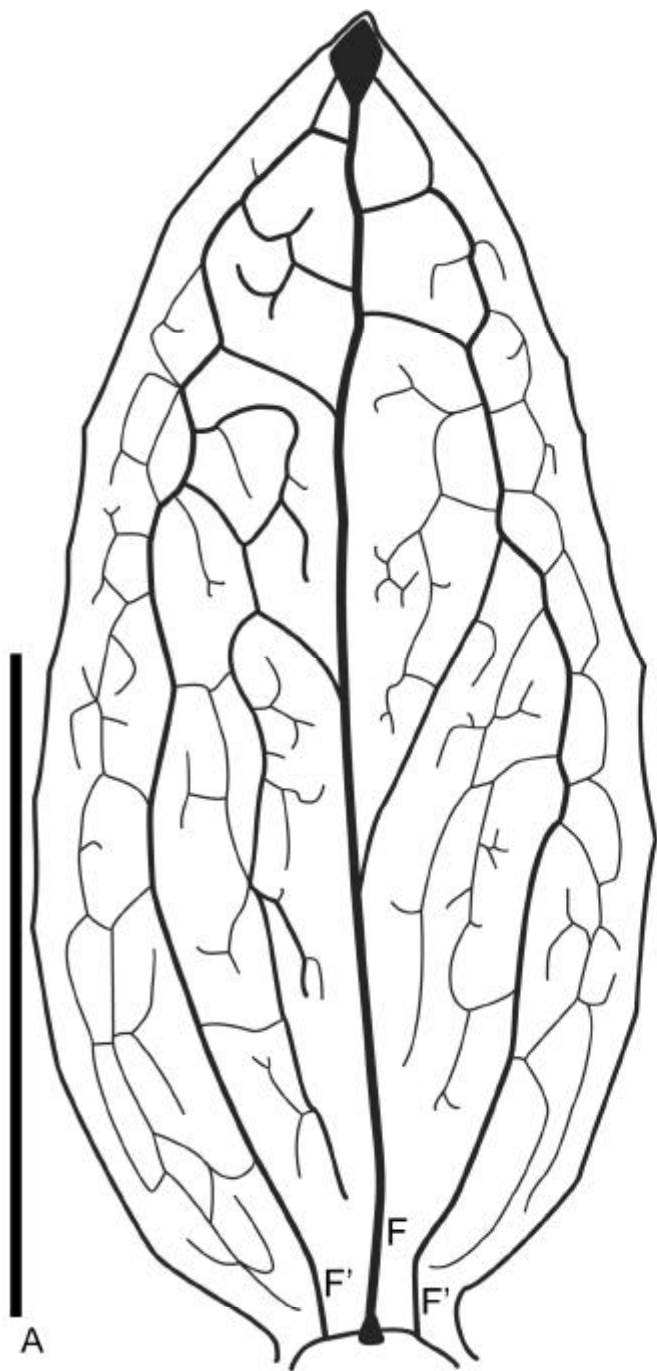


Figura 29 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium ostenianum*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Aspecto geral da folha, com tricomas evidentes. C. Detalhe do ápice foliar (face abaxial) com células secretoras, sob microscopia de campo escuro. D. Margem foliar com tricomas. E. Detalhe da lâmina foliar (face abaxial) com estômatos, em vista frontal. F. Ápice foliar com profusão dos elementos xilemáticos. G. Região apical da folha (face adaxial). H. Ápice foliar (face abaxial), evidenciando o poro aquífero na extremidade (seta) e estômatos (setas brancas). Barras de escala = 50  $\mu$ m (C - H), 10 mm (A - B).

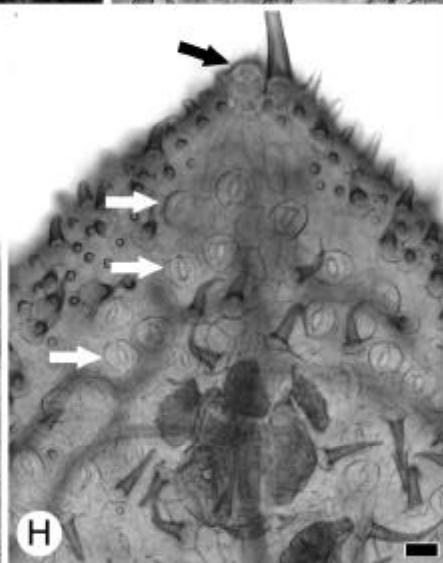
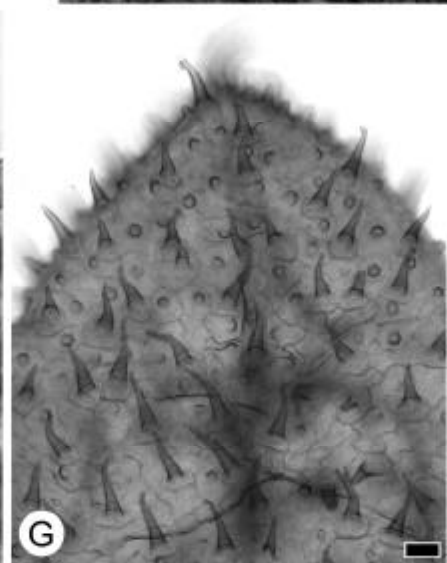
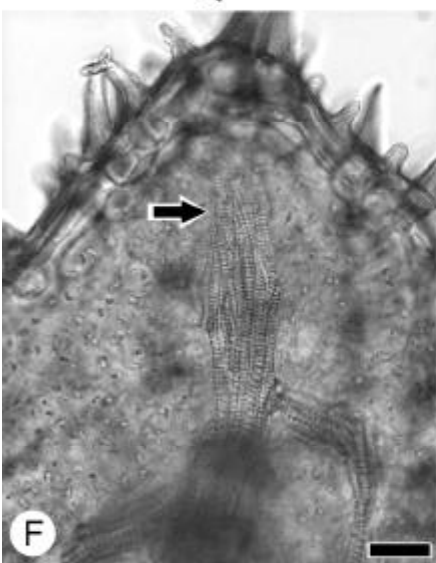
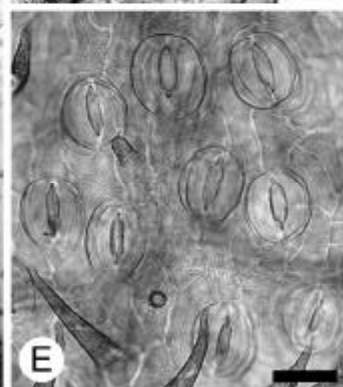
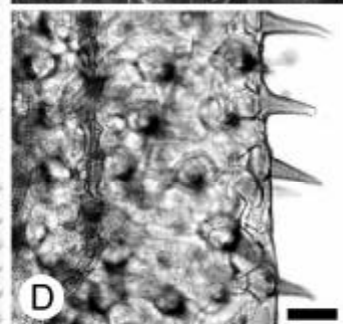
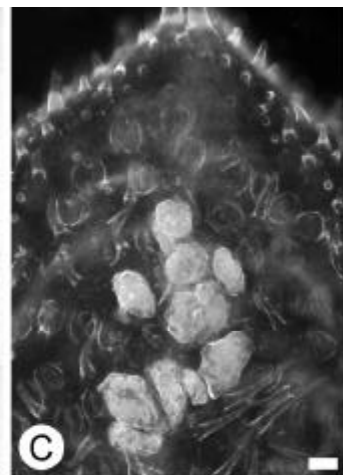
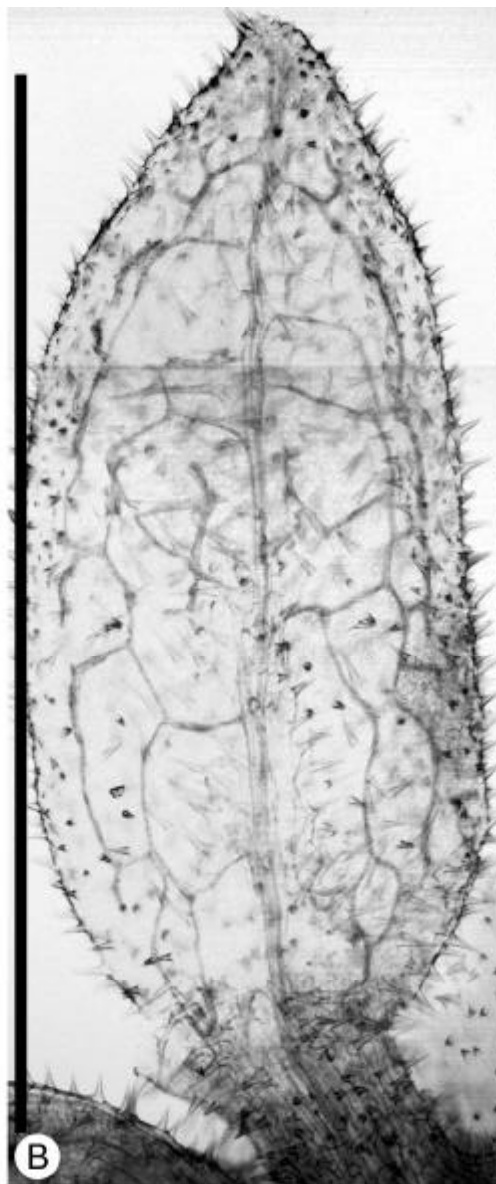
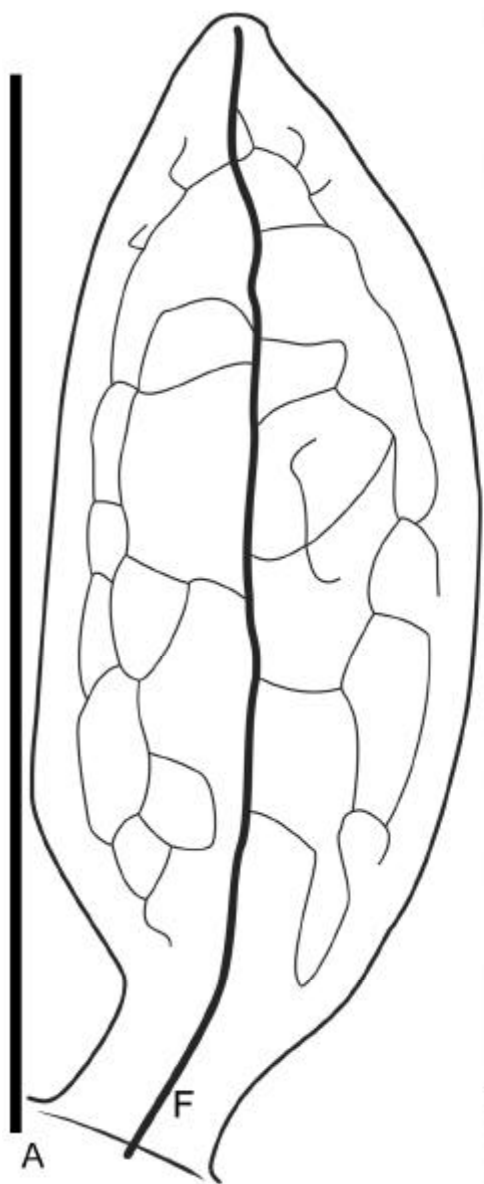




Figura 30 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium humile*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Aspecto geral das folhas e estípulas, sob microscopia de luz polarizada, destacando os tricomas. C. Detalhe do ápice foliar, evidenciando a profusão dos elementos condutores do xilema. D. Poros aquíferos (setas), na região apical da folha (face adaxial). E. Pormenor da margem foliar com papilas. F. Detalhe do ápice foliar (face abaxial) com células secretoras. G. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando um estômato. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (E, G), 100  $\mu\text{m}$  (C – D, F), 25 mm (A - B).

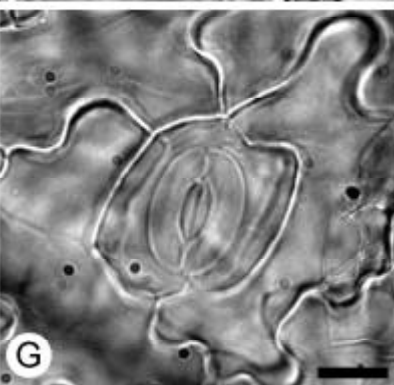
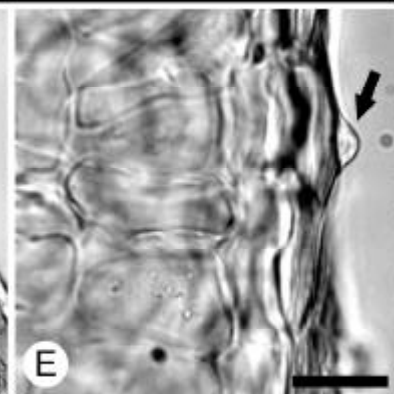
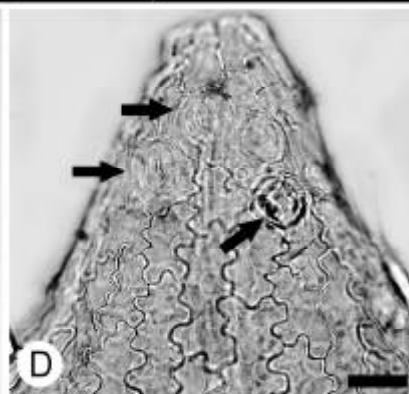
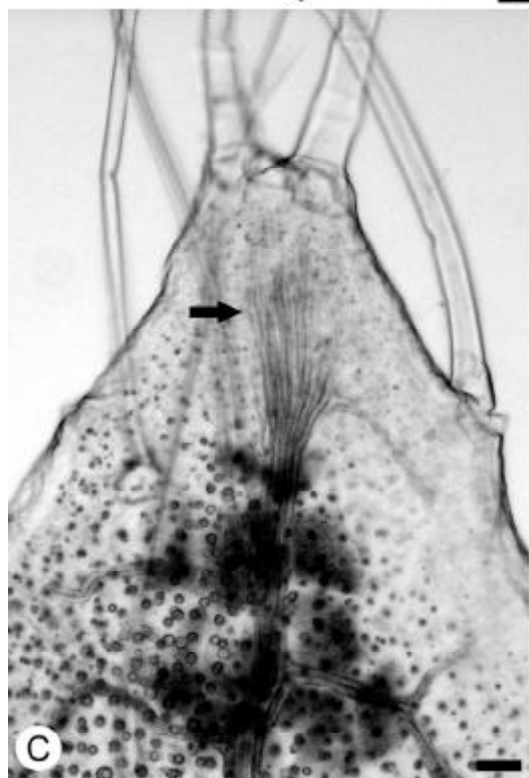
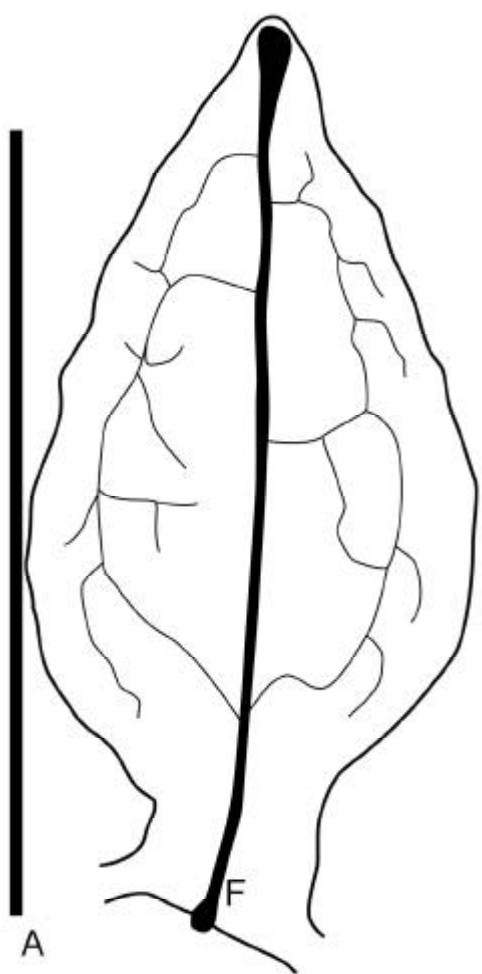


Figura 31 (A – I). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Relbunium mazocarpum*. A. Representação esquemática da venação foliar (nervura primária - F). B. Aspecto geral da folha. C. Idem, sob microscopia de luz polarizada, com idioblastos com ráfides indicados por setas. D. Pormenor do ápice foliar, com profusão dos elementos vasculares do xilema. E. Detalhe da margem foliar com papilas. F. Detalhe de um idioblasto de ráfides. G. Ápice foliar (face adaxial), evidenciando os poros aquíferos. H. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando os estômatos. I. Detalhe do ápice foliar, destacando estrias epicuticulares. Barras de escala = 50  $\mu$ m (D - I), 25 mm (A - C).

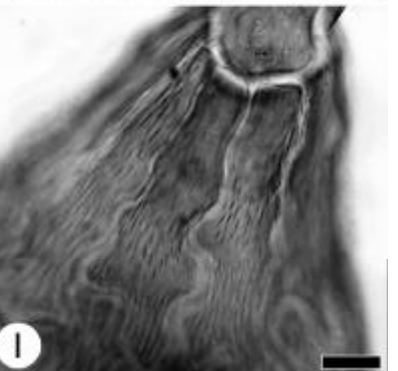
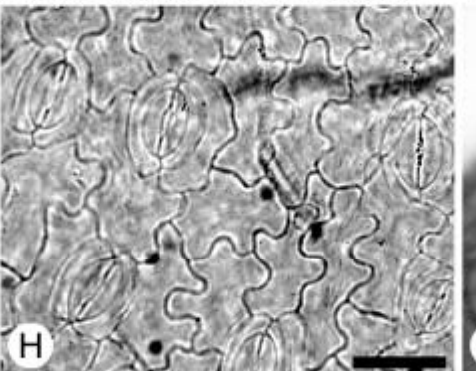
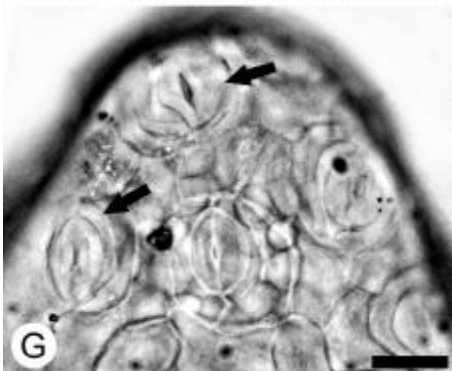
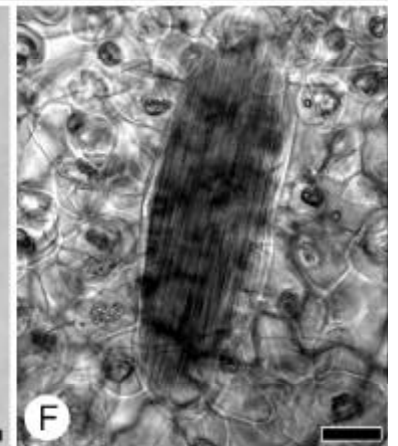
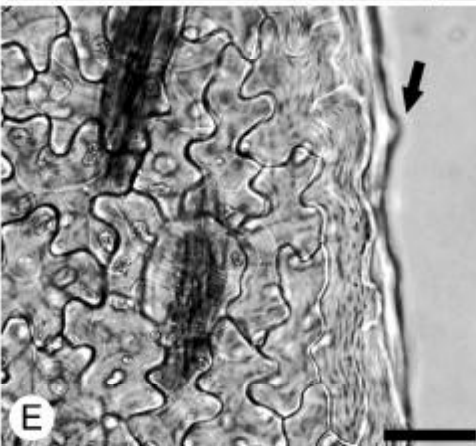
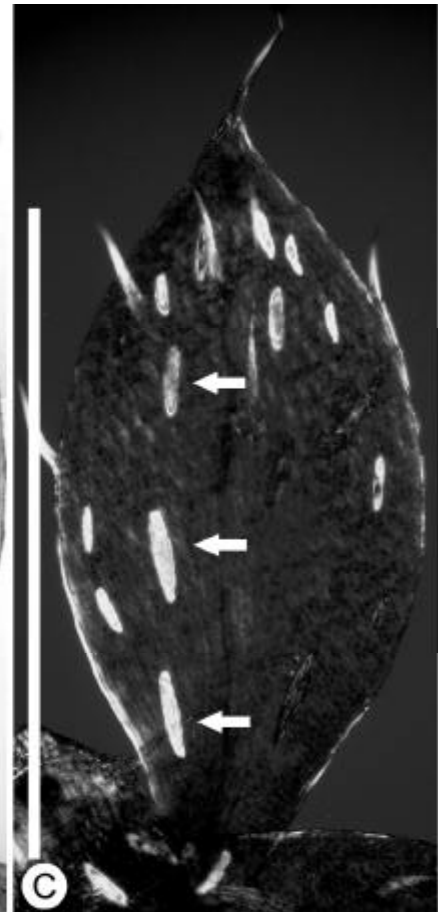
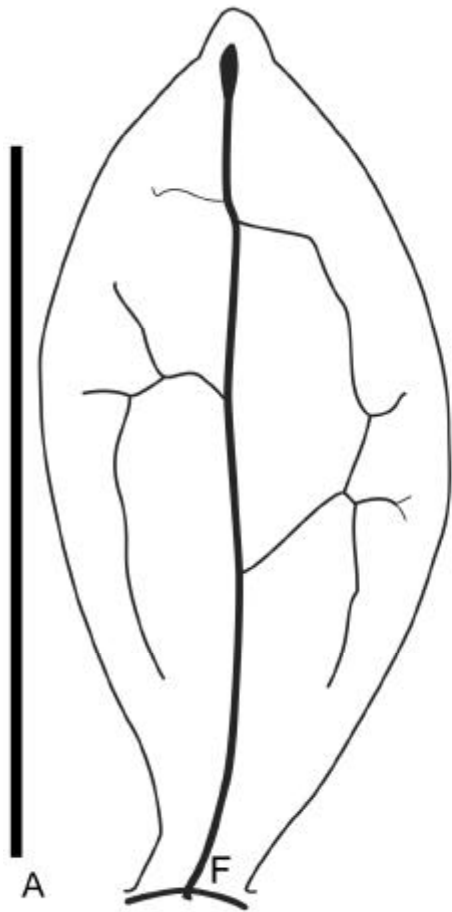


Figura 32 (A – F). Aspectos da micromorfologia das folhas de *Borreria verticillata* (A – C) e *Psychotria carthagenensis* (D – F). A. e D. Representação esquemática da venação foliar. B. Pormenor da epiderme, em vista frontal, evidenciando os estômatos. C. e F. Margem foliar. E. Mesófilo da folha, sob microscopia de luz polarizada, evidenciando os idioblastos com ráfides. Barras de escala = 50  $\mu\text{m}$  (B – C, E - F), 25 mm (A, D).



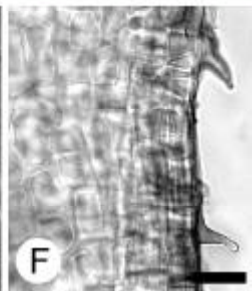
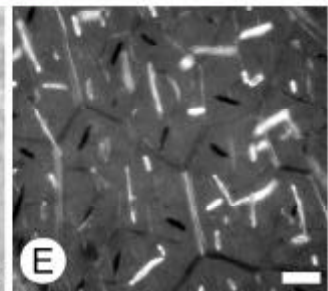
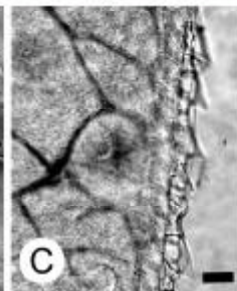
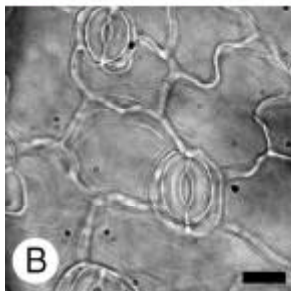
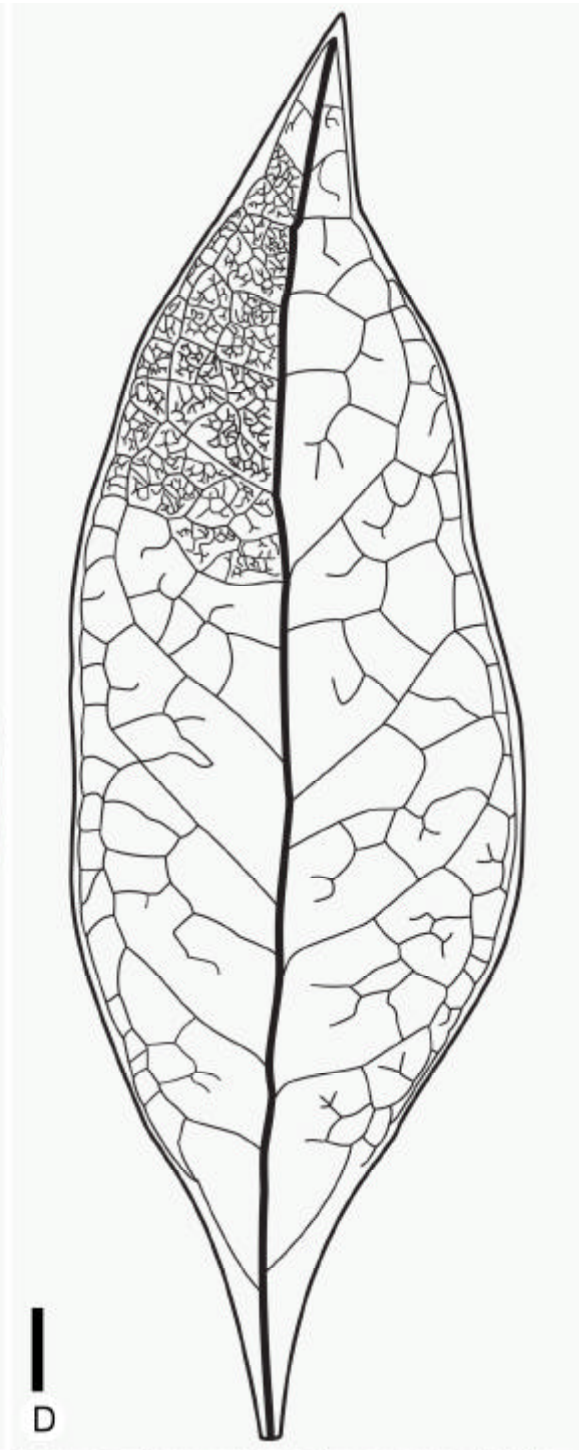
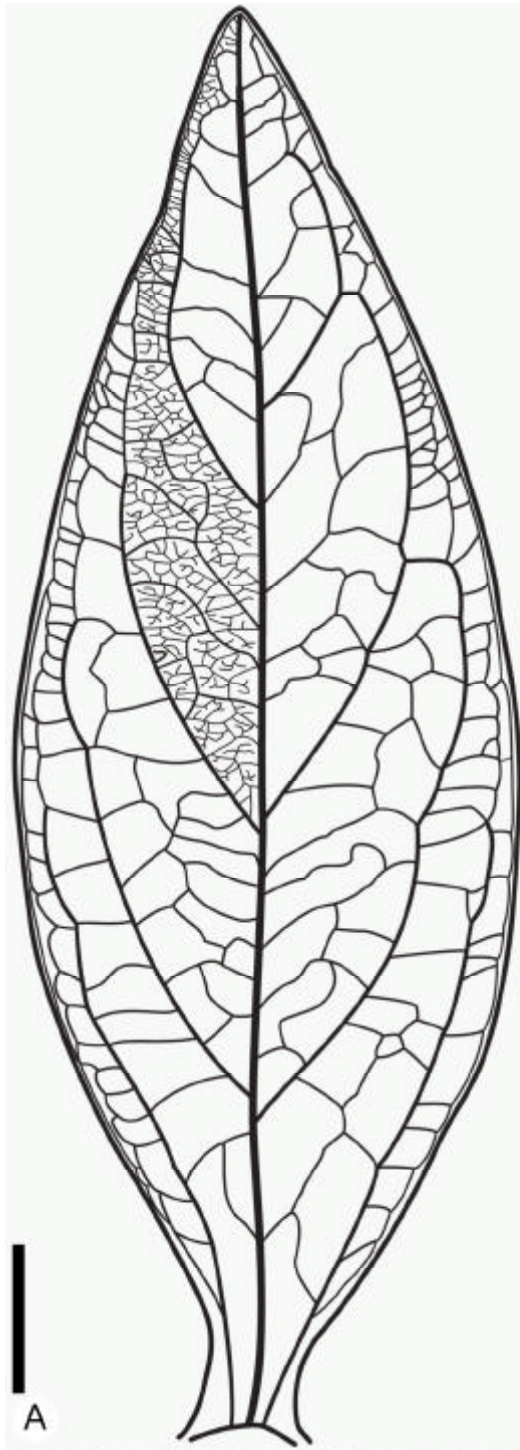
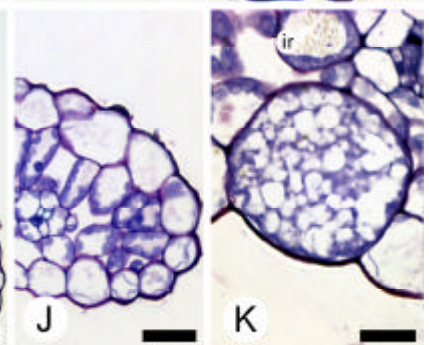
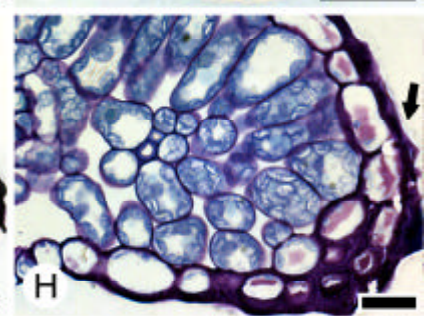
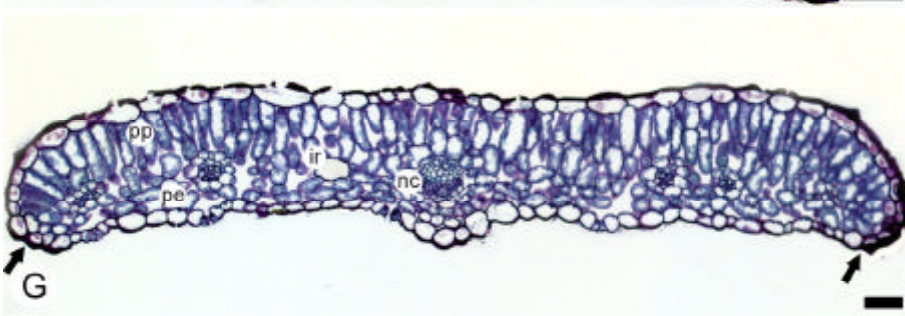
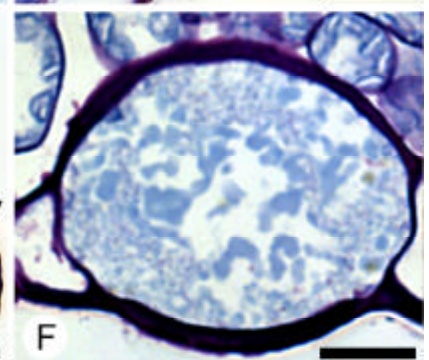
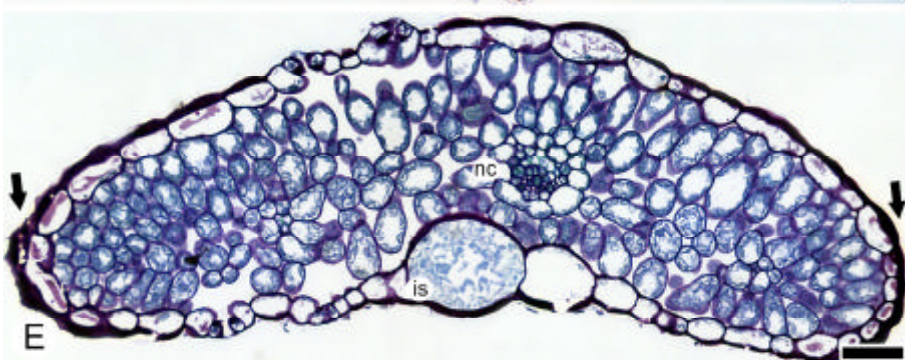
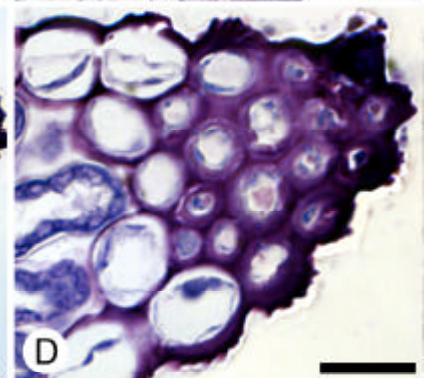
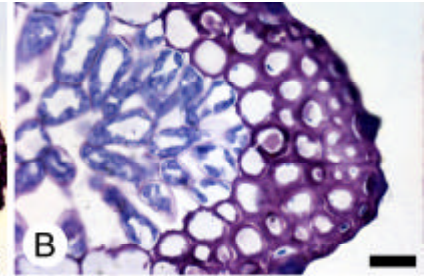


Figura 33 (A – K). Características micromorfológicas das folhas de *Galium uruguayense* (A – B), *Relbunium equisetoides* (C – D), *R. richardianum* (E – H) e *R. gracillimum* (I – K). A, C, G, I. Aspecto geral da folha em seção transversal (ST), evidenciando parênquima paliçádico (pp), parênquima esponjoso (pe), nervura central (nc), idioblastos com ráfides (ir), tecido colenquimático (indicado por setas) e idioblastos secretores (is). E. Vista geral da folha em estádios precoces do desenvolvimento (ST). B, D, H. Detalhe da margem foliar (ST), com células do colênquima em destaque. J. Margem foliar sem a presença de tecido colenquimático. F, K. Pormenor da epiderme foliar (face abaxial), evidenciando os idioblastos secretores. Barra de escala = 10  $\mu\text{m}$  (F – G), 50  $\mu\text{m}$  (B, D, H, J), 100  $\mu\text{m}$  (A, C, E, G, I).





### III.3. Caracterização das estruturas reprodutivas:

Entre as duas espécies de *Galium* analisadas perceberam-se comportamentos distintos com relação à esporidade das flores. Em *G. latoramosum* não existem flores bisporangiadas, mas sim flores pistiladas e estaminadas ocorrendo em indivíduos separados; diferindo do encontrado em *G. uruguayense*, o qual apresenta apenas flores bisporangiadas. Analisando as espécies de *Relbunium*, observou-se que todas possuem flores bisporangiadas.

A corola das flores de *G. latoramosum* (Fig. 34A), *R. equisetoides* (Fig. 36F), *R. richardianum* (Fig. 37A), *R. gracillimum* (Fig. 38A), *R. nigro-ramosum* (Fig. 40A), *R. longipedunculatum* e *R. megapotamicum* (Fig. 45A) mostra-se glabra na face abaxial. Em *G. uruguayense* (Fig. 35A), *R. humilioides* (Fig. 41A), *R. hirtum* (Fig. 43A-F) e *R. ostenianum* (Fig. 46B), a corola, na face abaxial, é pilosa, com tricomas esparsos; e em *R. hypocarpium* (Fig. 39A), *R. valantioides* (Fig. 42A), *R. humile* (Fig. 47A) e *R. mazocarpum* (Fig. 48A), a corola apresenta tricomas apenas nas margens; nos dois casos, os tricomas são unicelulares e longos.

A corola, na face adaxial, apresenta células epidérmicas com formato isodiamétrico e revestidas por cutícula formando projeções epicuticulares isoladas. Essas saliências mostram-se proeminentes e distribuídas paralelamente ao longo do maior comprimento da célula, como observado em *G. latoramosum* (Fig. 34E), *G. uruguayense* (Fig. 35F, H), *R. equisetoides* (Fig. 36G, I), *R. richardianum* (Fig. 37F), *R. hypocarpium* (Fig. 39E-F), *R. humilioides* (Fig. 41E, G), *R. valantioides* (Fig. 42E, H), *R. longipedunculatum* (Fig. 44F), *R. megapotamicum* (Fig. 45F), *R. ostenianum* (Fig. 46F-G), *R. humile* e *R. mazocarpum* (Fig. 48E). Além desse padrão, estrias longas e grossas estão posicionadas paralelamente, em *R. nigro-ramosum* (Fig. 40E-F) e *R. hirtum* (Fig. 43G, I).

Além das células epidérmicas, estômatos e tricomas também estão presentes na face adaxial das pétalas.

Os estômatos, pouco freqüentes, são do tipo paracítico e estão localizados, preferencialmente, na região apical da pétala (Fig. 34E; 36G; 44F).

Os tricomas são unicelulares glandulares, e estão dispostos próximos às margens e na porção central da face adaxial das pétalas, sempre sobre os feixes vasculares ou dispersos por toda a pétala, como em *G. uruguayense* (Fig. 35A, H). Em

*R. equisetoides* (Fig. 36A, F), *R. richardianum* (Fig. 37F), *R. nigro-ramosum*, *R. humilioides* (Fig. 41A), *R. valantioides*, *R. megapotamicum*, *R. humile* (Fig. 47A) e *R. mazocarpum* (Fig. 48E) observa-se de duas a três fileiras de tricomas glandulares nas margens e uma sobre a região mediana das pétalas. Nas espécies *R. hypocarpium* (Fig. 39A) e *R. ostenianum* (Fig. 46F), os tricomas estão organizados em, duas ou três fileiras nas margens e na porção central. Já, para *G. latoramosum* (Fig. 34E) e *R. longipedunculatum* (Fig. 44A), observa-se nas margens de três a cinco fileiras, enquanto na região mediana da pétala, duas fileiras. Apenas uma fileira de tricomas glandulares está presente sobre as margens e região mediana de *R. hirtum* (Fig. 43F-G).

Esses tricomas são unicelulares e de formato claviforme (Fig. 34E-F; 35G-H; 36G-H; 37E-F; 38G-H; 39E, G; 40F-G; 41E-F; 42F-G; 43G-H; 44G-H; 45E; 46F, H; 47D-F; 48E-F). A cutícula, nos tricomas maduros, apresenta saliências pouco proeminentes e orientadas aleatoriamente, com exceção da região do pedúnculo (Fig. 36G; 37F; 39E; 41E; 44G; 47F; 48E). Em estádios precoces do desenvolvimento, o tricoma possui um grande vacúolo na porção apical e núcleo proeminente (Fig. 43H; 45E). Em estádios tardios, este grande vacúolo se fragmenta em vários vacúolos de dimensões reduzidas (Fig. 37E). A realização de testes histoquímicos evidenciou a presença de lipídios e de polissacarídeos no conteúdo citoplasmático dos tricomas. Não foi registrado o deslocamento da cutícula da parede periclinal externa do tricoma, provocado pela secreção, notou-se apenas um leve aumento na espessura da mesma cutícula (Fig. 38H).

O número de camadas de células parenquimáticas do mesofilo das pétalas, na região do terço médio, varia entre duas a quatro camadas, como em *G. latoramosum* (Fig. 34F), *G. uruguayense* (Fig. 35G), *R. equisetoides*, *R. gracillimum* (Fig. 38G), *R. hypocarpium* (Fig. 39F), *R. humile* (Fig. 47D) e *R. mazocarpum* (Fig. 48F); e de quatro a seis camadas em *R. richardianum* (Fig. 37A), *R. nigro-ramosum* (Fig. 40A), *R. humilioides* (Fig. 41H), *R. valantioides*, *R. hirtum*, *R. longipedunculatum*, *R. megapotamicum* (Fig. 45E) e *R. ostenianum* (Fig. 46G). Essas células, em vista longitudinal, mostram-se alongadas, e entre elas estão presentes uma grande quantidade de espaços intercelulares, como visualizado para *R. equisetoides*, *R. hypocarpium* (Fig. 39F), *R. humilioides* (Fig. 41H), *R. humile* (Fig. 47D) e *R. mazocarpum* (Fig. 48F), e espaços intercelulares quase ausentes (*G. latoramosum* - Fig. 34A, F; *G. uruguayense* - Fig. 35B, F-G; *R. richardianum* - Fig. 37A, E; *R. gracillimum* - Fig. 38A, G; *R. nigro-ramosum* - Fig. 40A; *R. valantioides*, *R. hirtum*, *R.*

*longipedunculatum* *R. megapotamicum* - Fig. 45F e *R. ostenianum* - Fig. 46G-H). A presença de idioblastos cristalíferos com ráfides foi evidenciada, junto à face adaxial da epiderme ou na camada celular adjacente a essa, como em *R. humiloides* (Fig. 41H) e *R. ostenianum* (Fig. 46G).

A face abaxial da pétala apresenta, quando glabras, apenas células epidérmicas pavimentosas e estômatos; quando pilosas, tricomas unicelulares estão presentes nas margens ou dispersos pela lâmina. Nessa face as células têm cutícula finamente estriada, que acompanha a maior dimensão da célula. Em *R. gracillimum* (Fig. 38A, G, I) foram observadas células ou idioblastos secretores que se localizam, principalmente, a partir do terço médio, em direção ao ápice da pétala. Essas células, que possuem citoplasma muito denso e núcleo proeminente, são muito semelhantes às células secretoras já descritas para as folhas, mas diferem principalmente em relação à forma, apresentando-se mais retangulares.

O androceu está constituído por quatro estames (Fig. 35A; 36A; 41A; 44A). Estes possuem filetes e anteras dorsifixas, de disposição alternipétala, sendo parcialmente nelas fixados. As anteras são bitecas e tetrasporangiadas (Fig. 48C). No momento da deiscência, os estratos parietais estão reduzidos apenas à epiderme e endotécio (Fig. 34C; 35D; 36C; 37C; 38C; 39C; 40C, 41C; 42C; 43C; 44C; 45C; 46C; 47C; 48C). O endotécio, com células alongadas, possui espessamento desigual de suas paredes, que são constituídas, preferencialmente, por lignina. As células do endotécio apresentam barras em forma de “U” sobre as paredes anticlinais (Fig. 38E, 40D) e estas barras, sobre a parede periclinal interna, fundem-se apresentando um formato estrelado em vista frontal (Fig. 34C; 38D; 40D; 41C; 42D; 43E; 44C). No momento da abertura da antera, os grãos de pólen encontram-se bi- ou tricolulares, de simetria isopolar, de formato prolato-esferoidal ou subprolato, penta- ou hexacolpados (Fig. 34D; 35E; 36D-E; 37D; 38F; 39D; 40D; 41D; 42D; 43D; 44D-E; 45D; 46D-E; 47C; 48D).

O gineceu apresenta um ovário ínfero, bicarpelar (Fig. 34H), bilocular, com um rudimento seminal por lóculo (Fig. 35A; 37A; 38A; 40A; 45A; 46B); porém *R. ostenianum* eventualmente apresenta ovários tricarpelares (Fig. 46A). O rudimento seminal, quando maduro, é anátropo e unitegumentado (Fig. 34B; 35C; 36B; 37B; 38B; 39B; 40B; 41B; 42B; 43B; 44B; 45B; 46B; 47B; 48B).

Flores e frutos apresentam uma estrutura semelhante a um “pedúnculo” entre as brácteas involucrais e o ovário, denominada antopódio. Na maioria das espécies observadas, o antopódio, no estágio floral, mede de 0,2 a 0,4 mm de comprimento,



sendo imperceptível a olho nu (Fig. 37G; 40I; 43L; 45A; 46J). Em *R. gracillimum* (Fig. 38J-K), *R. humilioides* (Fig. 41K) e *R. longipedunculatum* (Fig. 44I-J) o antopódio mede entre 0,4 a 0,55 mm, e em *R. valantioides* (Fig. 42I-K) alcança cerca de 0,5 a 0,7mm. Porém, em *R. humile* (Fig. 47A) e *R. mazocarpum* (Fig. 48A), esta estrutura torna-se muito alongada, com cerca de 0,9 a 1,1 mm de comprimento. Nas espécies de *Galium* essa estrutura não pode ser observada, já que suas flores não possuem brácteas involucrias.

A parede do ovário está constituída pelo mesofilo carpelar, revestido pela epiderme, com uma face voltada para o exterior e uma para o lóculo do carpelo. A epiderme da face externa pode apresentar, além das células pavimentosas, idioblastos secretores, tricomas unicelulares e papilas. As células de revestimento têm formato isodiamétrico e, na parede periclinal externa, são revestidas por cutícula, que apresenta diversos padrões de ornamentação.

Em algumas espécies, a face externa da parede do ovário apresenta células epidérmicas de aspecto arredondado, como em *R. gracillimum* (Fig. 38B), *R. nigro-ramosum* (Fig. 40B), *R. humilioides* (Fig. 41B), *R. hirtum* (Fig. 43B) e *R. longipedunculatum* (Fig. 44B). Em *R. hirtum* a epiderme externa mostra-se secretora, pois foi observado o deslocamento da cutícula devido ao acúmulo de secreção entre a cutícula e a parede externa (Fig. 44B). Em *R. equisetoides*, as células que constituem a epiderme externa têm grandes dimensões quando comparadas às demais células do ovário, atingindo mesma altura que a espessura total do mesofilo carpelar (Fig. 36B).

Os idioblastos secretores mostram-se dispersos na face externa da epiderme, com exceção da região próxima ao septo, de algumas espécies - *G. uruguayense* (Fig. 35A), *R. richardianum* (Fig. 37A), *R. gracillimum* (Fig. 38A), *R. nigro-ramosum* (Fig. 40B), *R. megapotamicum* (Fig. 45A) e *R. mazocarpum* (Fig. 48A). Em *R. gracillimum* (Fig. 38A) os idioblastos estão presentes apenas na porção superior do ovário, próximo à corola.

A presença de tricomas unicelulares foi observada em *R. hypocarpium* (Fig. 39A), *R. ostenianum* (Fig. 46B) e *R. humile* (Fig. 47A).

Em *G. latoramosum* foi observada, tanto na face externa da epiderme, como no mesofilo carpelar, a ocorrência de divisões periclinais e anticlinais. Algumas células da face externa da epiderme dividem-se periclinalmente, apenas uma vez, contudo não constituem uma epiderme biestratificada, pois as divisões ocorrem em vários pontos da parede do ovário, não caracterizando uma nova camada de origem epidérmica. As novas células formadas têm a mesma altura que uma célula epidérmica que não sofreu

divisão periclinal; portanto, a epiderme de *G. latoramosum* é uniestratificada, porém com a existência de muitas divisões periclinais sem alteração da camada original.

O mesofilo carpelar apresenta de quatro a sete camadas de células parenquimáticas, de aspecto isodiamétrico, como em *G. latoramosum* (Fig. 34G), *G. uruguayense* (Fig. 35I), *R. richardianum* (Fig. 37J), *R. nigro-ramosum* (Fig. 40J) e *R. ostenianum* (Fig. 46J-L); e de três a cinco camadas em *R. gracillimum* (Fig. 38L), *R. hypocarpium* (Fig. 39J), *R. humilioides* (Fig. 41J, L), *R. valantioides* (Fig. 42L), *R. hirtum* (Fig. 43M-N), *R. longipedunculatum* (Fig. 44L-M), *R. megapotamicum* (Fig. 45G), *R. humile* (Fig. 47G) e *R. mazocarpum* (Fig. 48J). Em *R. equisetoides* as células constituintes do mesofilo têm morfologia semelhante às do parênquima paliçádico das folhas (em vista longitudinal), entre as quais muitos espaços intercelulares (Fig. 36L). Em todas as espécies foi observada a presença de cloroplastídios, e de idioblastos cristalíferos de ráfides junto à epiderme interna.

A epiderme da face interna do ovário apresenta-se sempre uniestratificada, e possui células semelhantes às da epiderme da face externa, porém com menores dimensões. Essa camada mantém-se adjacente ao rudimento seminal. Entre a epiderme da face interna e o mesofilo carpelar, são formadas, por lise de algumas células do parênquima, lacunas no pericarpo (Fig. 34G; 35I; 36L; 38L; 42I; 44I; 45G; 47G).

O processo da fecundação, a exemplo de *G. latoramosum*, pode ocorrer simultaneamente nos dois rudimentos seminais (Fig. 34I), ou em apenas um (Fig. 34J); em ambos os casos há formação de frutos.

Para as espécies analisadas, dois tipos de frutos são descritos, fruto do tipo esquizocarpo e baga, este último encontrado apenas em *R. gracillimum* (Fig. 38J) e *R. hypocarpium* (Fig. 39H). As fases iniciais de desenvolvimento dos dois tipos de fruto são semelhantes, divergindo na maturidade dependendo o fruto considerado.

Logo após a fecundação, inicia-se o desenvolvimento das estruturas do rudimento seminal para formação da semente, ao mesmo tempo que este preenche o lóculo do carpelo, diminuindo o volume das lacunas do pericarpo formadas anteriormente.

Durante esse processo o fruto vai aumentando de tamanho e, por conseguinte, seus tecidos acompanham esse crescimento. As células da face externa e interna da epiderme do ovário, agora denominadas exo- e endocarpo, respectivamente, não se dividem anticlinalmente, tornando-se então distendidas, a exceção do observado em *G. latoramosum*, como anteriormente descrito.

As pavimentosas do exocarpo apresentam variações quanto ao padrão de ornamentação da cutícula. Em *R. equisetoides* (Fig. 36O) a cutícula apresenta saliências diminutas e esparsas; o mesmo padrão de projeções também foi encontrado em *R. hypocarpium* (Fig. 39N) e *R. hirtum* (Fig. 43R), porém em maior densidade e orientadas paralelamente. Essas saliências podem formar estrias epicuticulares, evidenciadas em muitas espécies. Em *R. richardianum* (Fig. 37P) e *R. humilioides* (Fig. 41O) percebeu-se estrias curtas, sem padrão de orientação definido; *G. latoramosum* (Fig. 34L), *G. uruguayense* (Fig. 35Q), *R. valantioides* (Fig. 42O), *R. longipedunculatum* (Fig. 44J), *R. humile* (Fig. 47N) e *R. mazocarpum* (Fig. 48M) possuem longas estrias orientadas paralelamente; e em *R. nigro-ramosum* (Fig. 40M), *R. megapotamicum* (Fig. 45O) e *R. ostenianum* (Fig. 46O), delgadas estrias estão orientadas em direção ao centro da células, constituindo uma saliência.

O aspecto tuberculado dos frutos é dado pela presença dos idioblastos ou células secretoras (Fig. 35N), e são revestidos por estrias curtas de espessuras variadas. Em *R. nigro-ramosum* (Fig. 40J-K) e *R. megapotamicum* (Fig. 45L-M) os idioblastos estão proeminentes em relação à epiderme, sendo sustentados por duas à três células epidérmicas. Estes ocorrem isoladamente ou reunidos em, no máximo, cinco (*R. nigro-ramosum* – Fig. 40H) ou dez células (*R. megapotamicum* - Fig. 45H). Por outro lado, foram observadas papilas do tipo domo de circunscrição central ou envolvendo toda a parede periclinal externa das células epidérmicas. O padrão domo central foi encontrado no exocarpo de *R. richardianum* (Fig. 37J), *R. hirtum* (Fig. 43N) e *R. megapotamicum* (Fig. 45G), enquanto que o domo formado por toda a parede periclinal externa ocorre em *R. longipedunculatum* (Fig. 44M).

O mesocarpo apresenta células semelhantes às descritas para o ovário maduro, com exceção de *G. latoramosum* (Fig. 34K, M) e *R. longipedunculatum* (Fig. 44M), que apresentam um incremento no número de células, alcançando entre 5 a 8 camadas.

Nessa fase o antopódio encontra-se semelhante ao descrito para a flor nas espécies de *Relbunium*, exceto em *R. humile* e *R. mazocarpum* que se apresentam mais alongados.

Até esse estágio, o desenvolvimento dos frutos, esquizocarpos e bagas das espécies analisadas, são semelhantes. Com a maturação dos frutos diferenças estruturais são perceptíveis e constituem-se atributos importantes para a separação das espécies.



Nos frutos **esquizocarpos** (34I; 35J; 36J; 37H; 40H; 41I; 42J; 43J; 44K; 45H; 46I; 47H; 48H), as células do exo- e endocarpo mostram-se ainda mais distendidas e comprimidas.

No exocarpo observa-se, com relação à cutícula, que as saliências e estrias descritas anteriormente (Fig. 44J) estão com dimensões reduzidas e mais dispersas (Fig. 44P). Em *G. latoramosum* as células do exocarpo não apresentam cutícula ornamentada (Fig. 34N).

Com relação aos idioblastos secretores, estes apresentam citoplasma muito denso (35P; 37M-O; 45L-M). Observou-se, em *R. richardianum*, o deslocamento da cutícula causado pelo acúmulo de secreção entre a cutícula e a parede externa (37N). Em *G. uruguayense* (35Q) e *R. richardianum* (37P) os idioblastos são revestidos por saliências ou estrias muito curtas e espessas dispostas em grande densidade. Em *R. nigro-ramosum* (40M), *R. megapotamicum* (45N) e *R. mazocarpum* (48M) os idioblastos tem ornamentação com estrias finas.

O mesocarpo do fruto maduro possui apenas de duas a três camadas de células parenquimáticas em *G. uruguayense* (35O), *R. equisetoides* (36N), *R. richardianum* (37K-L), *R. humilioides* (41M-N), *R. valantioides* (42M-N), *R. hirtum* (43O-P), *R. megapotamicum* (45J-M), *R. humile* (47L-M) e *R. mazocarpum* (48K-L); de três a seis camadas em *R. nigro-ramosum* (40L), *R. longipedunculatum* (44O) e *R. ostenianum* (46M-N); e de 6 a 10 camadas em *G. latoramosum* (34M). Os espaços intercelulares são grandes e freqüentes em *R. equisetoides* (36M-N) e *R. humilioides* (41M-N); e quase ausentes em *G. latoramosum* (34M), *G. uruguayense* (35O), *R. richardianum* (37L), *R. valantioides* (42N), *R. hirtum* (43O), *R. longipedunculatum* (44N), *R. ostenianum* (46N), *R. humile* (47L-M) e *R. mazocarpum* (48K-L).

Neste estágio de desenvolvimento, o mesocarpo tem células parenquimáticas alongadas, com paredes primárias muito finas, freqüentemente obliteradas (35O; 37L; 40L; 42N; 45L; 46N). Idioblastos cristalíferos com ráfides são observados junto ao endocarpo (36M; 41N; 43M). Em *R. equisetoides* o mesocarpo continua a apresentar características semelhantes a parênquima paliçádico (36M-N) e, em *R. hirtum*, as células do mesocarpo aumentam em tamanho (43O-P). *G. latoramosum* apresenta as células do mesocarpo não-alongadas e obliteradas (34M) e, nessa espécie, o pericarpo tem aspecto suculento.

Além das células do exocarpo e do mesocarpo serem gradativamente alongadas durante a maturação do fruto, as do endocarpo também se tornam muito distendidas ao final do desenvolvimento do embrião. Em *R. equisetoides* (36M-N), *R. nigro-ramosum*

(40L) e *R. ostenianum* (46N), o endocarpo, apesar de íntegro, torna-se quase que imperceptível entre a testa e o mesocarpo. Em *G. uruguayense* (35O), *R. humilioides* (41M), *R. valantioides* (42N), *R. longipedunculatum* (44N) e *R. megapotamicum* (45L) o endocarpo apresenta-se fortemente distendido, porém é de fácil localização. Em *G. latoramosum* (34M), *R. richardianum* (37K-L), *R. hirtum* (43P-Q), *R. humile* (47L-M) e *R. mazocarpum* (48L) se observa a descontinuidade do endocarpo, ou seja, este se rompe devido ao crescimento do fruto e oblitera-se, tornando-se imperceptível entre a testa e o mesocarpo.

Durante o desenvolvimento da semente, observa-se a atividade de digestão celular do endosperma sobre o tegumento, e do embrião sobre o endosperma (Fig. 36K; 37I; 43K; 45K). O tegumento é consumido quase em sua totalidade, restando apenas uma camada de células, que corresponde à face externa da epiderme do tegumento, no rudimento seminal (35L, N; 36M; 40K; 41N; 42M; 43N-O; 47K). Essa única camada celular residual dá origem à testa. Em *R. hirtum* (43Q), *R. longipedunculatum* (44N) e *R. ostenianum* (46M-N) as células da testa apresentam compostos fenólicos em seu citoplasma. Na maturidade do embrião, a testa está representada apenas por esta uma camada celular, porém de maiores dimensões de quando constituía a face externa da epiderme do rudimento seminal (34M; 35O; 36N; 37L; 40L; 41N; 42N; 43Q; 44N; 45M; 46N; 47L; 48L).

O endosperma, em seção transversal, apresenta-se composto por células de aspecto homogêneo (Fig. 35K; 45I), com paredes espessadas e constituídas, preferencialmente, por celulose e pectinas, porém na sua periferia essas apresentam paredes ainda mais espessas (35O; 36N; 37K; 43Q; 47L). Observa-se claramente um gradiente na espessura das paredes celulares do endosperma. As paredes celulares das células próximas à testa são mais espessas do que as células próximas ao embrião. Através de testes histoquímicos observaram-se lipídios no citoplasma de suas células e a ausência de amido. O endosperma de *G. latoramosum* não foi observado, devido a dificuldades técnicas.

Após a maturação do embrião dá-se a deiscência do fruto esquizocarpo quando ocorre a separação dos mericarpos. Nesse estágio, os dois mericarpos se separam através da linha de abscisão existente entre os carpelos (35M; 40I; 42K; 47H). Essa região forma-se durante o estabelecimento do ovário, na zona de contato entre os dois carpelos. Suas células são parenquimáticas e de paredes finas, e percebe-se uma linha de fragilidade, composta por células mais alongadas, correspondendo à zona de separação dos mericarpos (48G).

Assim como nos frutos esquizocarpos, os frutos do tipo **baga**, também apresentam distensões nas células do exo- e endocarpo, ao longo do desenvolvimento e maturação.

No exocarpo os idioblastos presentes na face externa da epiderme do ovário e em fases jovens do fruto de *R. gracillimum* não estão presentes no fruto maduro (38J, O), pois o crescimento exagerado do fruto acarreta uma grande distensão de todas as células do exocarpo. Porém em *R. hypocarpium* os tricomas presentes no ovário e no fruto jovem permanecem no fruto maduro (39H, N).

O mesocarpo possui de duas a quatro camadas de células parenquimáticas grandes, isodiamétricas, com paredes muito finas, grandes vacúolos, e aspecto suculento (38L-N; 39J-M). Espaços intercelulares se desenvolvem em *R. hypocarpium* (39K-M), sendo ausentes em *R. gracillimum* (38M-N). Não foram observadas divisões periclinais nas células do mesocarpo dessas espécies, portanto não há proliferação de suas camadas. Porém, divisões anticlinais foram detectadas, a fim de acompanhar o crescimento do fruto. A ocorrência dessas divisões periclinais faz com que as células do mesocarpo não se distendem tanto, mantendo sua suculência. No momento em que o embrião atinge, o estágio de torpedo tardio o mesocarpo apresenta cerca de três a cinco camadas de células (38K, N; 39K-M). Idioblastos cristalíferos com ráfides foram encontrados junto ao endocarpo.

O endocarpo, no fruto maduro, mesmo após ter sofrido distensões, permanece íntegro (38N; 39 M).

Durante a atividade de digestão celular do endosperma sobre o tegumento, observamos a formação da testa (38M; 39J; 47I). Nesse processo as camadas celulares pertencentes ao rudimento seminal são digeridas, restando apenas uma em *R. gracillimum* (38N) que permanece íntegra e envolve as faces dorsal e ventral da semente. Em *R. hypocarpium*, a testa, também com apenas uma camada de células (39K-L), por não apresentar divisões anticlinais no intuito de acompanhar o crescimento do fruto, se rompe, permanecendo seus fragmentos sobre o endocarpo (39M). Essa é a única semente, entre as espécies de *Relbunium*, que não é completamente envolvida pela testa.

Diferente da testa dos frutos esquizocarpos, nos frutos tipo baga, estas células não apresentam acréscimo em suas dimensões durante a formação do embrião, mostrando-se semelhantes às dimensões das células do endocarpo.

As sementes, nos dois tipos de frutos, apresentam contorno elíptico a esférico, com leves sinuosidades nos frutos esquizocarpos (Fig. 45I). Uma depressão é

observada na porção ventral, resultante do tecido funicular residual não-digerido, quando o endosperma está em formação (Fig. 35K). O embrião na fase de torpedo tardio é curvo, e encontra-se completamente circundado pelo endosperma (39I; 47J; 48I).

As Tabelas 07 e 08 foram elaboradas a fim de facilitar a comparação entre as variações morfológicas encontradas nas flores (Tabela 07) e frutos (Tabela 08) das espécies analisadas de *Galium* e *Relbunium*.

Tabela 07. Variações morfológicas encontradas entre as flores de *Galium* e *Relbunium*.

	Flores	Brácteas	Pedúnculo	Corola	Células epidérmicas (cutícula)	Ovário epiderme externa	Parede do ovário	Antopódio
<i>G. latoramosum</i>	<b>monospóricas</b>	<b>ausentes</b>	curto (2 mm)	<b>face abaxial glabra</b>	saliências	estrias longas, paralelas	glabra	<b>ausente</b>
<i>G. uruguayense</i>	bispóricas	<b>ausentes</b>	curto (2 mm)	face abaxial pilosa	saliências	estrias longas, paralelas	<b>idioblastos isolados</b>	<b>ausente</b>
<i>R. equisetoides</i>	bispóricas	4, desiguais	curto (2 mm)	<b>face abaxial glabra</b>	saliências	saliências diminutas	glabra	imperceptível
<i>R. richardianum</i>	bispóricas	4	médio (4 mm)	<b>face abaxial glabra</b>	saliências	estrias curtas, sem orientação definida	<b>idioblastos isolados</b> , papilas	imperceptível
<i>R. gracillimum</i>	bispóricas	4	longo (12 mm)	<b>face abaxial glabra</b>	-----	-----	<b>idioblastos isolados</b>	curto
<i>R. hypocarpium</i>	bispóricas	4	longo (13 mm)	face abaxial tricomas nas margens	saliências	saliências proeminentes	tricomas	imperceptível
<i>R. nigro-ramosum</i>	bispóricas	4, desiguais	curto (3 mm)	face abaxial glabra	estrias	estrias finas orientadas para o centro, espinho	<b>idioblastos isolados e em reunidos</b>	imperceptível
<i>R. humiloides</i>	bispóricas	4	médio (7 mm)	face abaxial pilosa	saliências	estrias curtas, sem orientação definida	glabra	curto
<i>R. valantioides</i>	bispóricas	4	médio (4 mm)	face abaxial tricomas nas margens	saliências	estrias longas, paralelas	glabra	médio
<i>R. hirtum</i>	bispóricas	4	<b>séssil</b>	face abaxial pilosa	estrias	saliências proeminentes	papilas	imperceptível
<i>R. longipedunculatum</i>	bispóricas	4	médio (5 mm)	<b>face abaxial glabra</b>	saliências	estrias longas, paralelas	células com domo	curto
<i>R. megapotamicum</i>	bispóricas	4	médio (4 mm)	<b>face abaxial glabra</b>	saliências	estrias finas orientadas para o centro, espinho	<b>idioblastos isolados e em reunidos</b> , papilas	imperceptível
<i>R. ostenianum</i>	bispóricas	2-3	<b>séssil</b>	face abaxial pilosa	saliências	estrias finas orientadas para o centro, espinho	tricomas, células com papilas	imperceptível
<i>R. humile</i>	bispóricas	2	médio (4 mm)	face abaxial tricomas nas margens	saliências	estrias longas, paralelas	tricomas	<b>longo</b>
<i>R. mazocarpum</i>	bispóricas	2	médio (4 mm)	face abaxial tricomas nas margens	saliências	estrias longas, paralelas	<b>idioblastos isolados</b>	<b>longo</b>

Tabela 08. Características comuns entre os frutos de *Galium* e *Relbunium*.

	Tipo de fruto	Exocarpo	Mesocarpo	Endocarpo	Testa
<i>G. latoramosum</i>	esquizocarpo	superfície lisa	divisões periclinais, <b>6-10 camadas</b>	não íntegro	uma camada íntegra
<i>G. uruguayense</i>	esquizocarpo	<b>idioblastos isolados</b>	2-3 camadas	<b>íntegro</b>	uma camada íntegra
<i>R. equisetoides</i>	esquizocarpo	superfície lisa	2-3 camadas	<b>íntegro</b> , imperceptível	uma camada íntegra
<i>R. richardianum</i>	esquizocarpo	<b>idioblastos isolados</b>	2-3 camadas	não íntegro	uma camada íntegra
<i>R. gracillimum</i>	<b>baga</b>	superfície lisa	2-3 camadas	<b>íntegro</b>	uma camada íntegra
<i>R. hypocarpium</i>	<b>baga</b>	tricomas	2-3 camadas	<b>íntegro</b>	<b>uma camada descontínua</b>
<i>R. nigro-ramosum</i>	esquizocarpo	<b>idioblastos isolados, reunidos, proeminentes</b>	3-6 camadas	<b>íntegro</b> , imperceptível	uma camada íntegra
<i>R. humilioides</i>	esquizocarpo	superfície lisa	2-3 camadas	<b>íntegro</b>	uma camada íntegra
<i>R. valantioides</i>	esquizocarpo	superfície lisa	2-3 camadas	<b>íntegro</b>	uma camada íntegra
<i>R. hirtum</i>	esquizocarpo	superfície lisa	2-3 camadas	não íntegro	uma camada íntegra, <b>tanino</b>
<i>R. longipedunculatum</i>	esquizocarpo	superfície lisa	<b>6-10 camadas</b>	<b>íntegro</b>	uma camada íntegra, <b>tanino</b>
<i>R. megapotamicum</i>	esquizocarpo	<b>idioblastos isolados, reunidos, proeminentes</b>	2-3 camadas	<b>íntegro</b>	uma camada íntegra
<i>R. ostenianum</i>	esquizocarpo	tricomas	3-6 camadas	<b>íntegro</b> , imperceptível	uma camada íntegra, <b>tanino</b>
<i>R. humile</i>	esquizocarpo	tricomas	2-3 camadas	não íntegro	uma camada íntegra
<i>R. mazocarpum</i>	esquizocarpo	<b>idioblastos isolados</b>	2-3 camadas	não íntegro	uma camada íntegra

### III.3.1. Ilustrações



Figura 34 (A – N). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Galium latoramosum*. A. Botão floral, em seção longitudinal (SL). B. Detalhe do rudimento seminal (SL). C. Antera, em seção transversal (ST), com células do endotécio indicadas por setas. D. Pormenor do grão de pólen, com aberturas indicadas por setas. E. Corola (face adaxial), em microscopia eletrônica de varredura (MEV), com tricomas glandulares (setas) e estômatos (asteriscos). F. Detalhe da corola (ST), face adaxial, com tricomas glandulares. G. Fruto em estágio precoce do desenvolvimento (SL), mesocarpo com lacunas. H. Aspecto geral do fruto imaturo (MEV). I. Fruto maduro, com duas sementes. J. Fruto com apenas uma semente (MEV). K. Pericarpo imaturo (ST), com divisões periclinais no mesocarpo (seta). L. Exocarpo (MEV), com finas estrias epicuticulares (vista frontal). M. Pericarpo maduro (ST), exocarpo (ex), mesocarpo (ms) com divisões periclinais (setas), endocarpo (en) e testa (ts). N. Exocarpo, vista frontal (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D, F), 100  $\mu\text{m}$  (B - C, K - N), 200  $\mu\text{m}$  (E, I), 500  $\mu\text{m}$  (A, G - H), 1 mm (J).

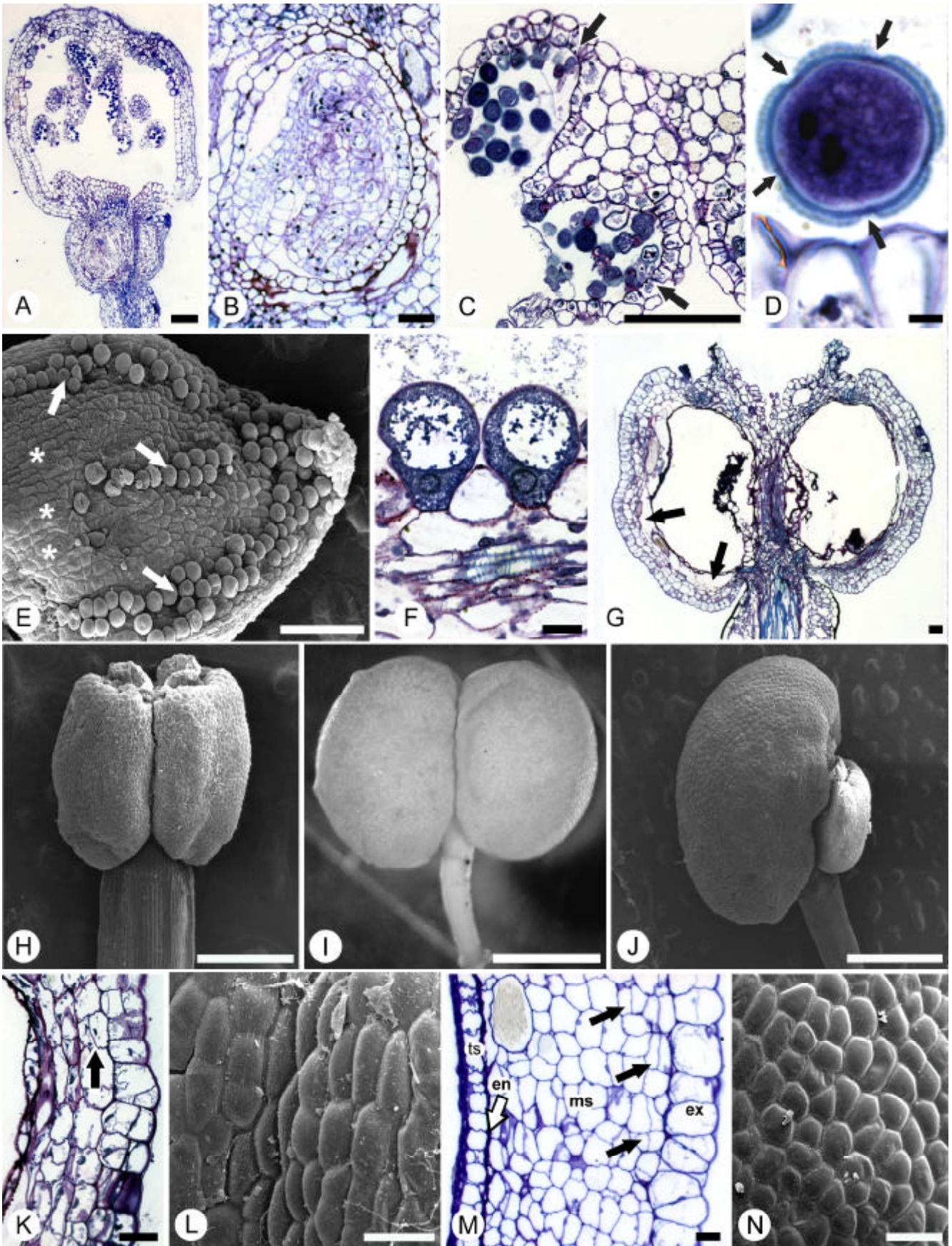


Figura 35 (A – Q). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Galium uruguayense*. A. Flor, em microscopia eletrônica de varredura (MEV), idioblastos secretores (setas). B. Botão floral, em seção longitudinal (SL), com idioblastos secretores no ovário. C. Detalhe do rudimento seminal (SL). D. Antera (SL), com endotécio (seta). E. Pormenor do grão de pólen, com aberturas indicadas. F. Corola, em seção transversal (ST), evidenciando ornamentações epicuticulares das células epidérmicas. G. Corola (ST), com tricoma glandular em detalhe. H. Corola, vista frontal, destacando os tricomas glandulares (MEV). I. Aspecto geral do fruto imaturo (SL), exocarpo com idioblastos secretores (setas), mesocarpo com lacunas (asteriscos) e idioblastos com ráfides (ir). J. Fruto maduro, apenas uma semente (MEV) e idioblastos secretores (setas). K. Fruto (ST), pericarpo (pr), endosperma (ed), embrião (eb), funículo (fn) e linha de abscisão (seta), MEV. L. Detalhe do pericarpo (ST), com testa indicada por seta (MEV). M. Fruto maduro (SL), testa (ts) e linha de abscisão (seta). N. Pericarpo imaturo (ST), exocarpo (ex) com idioblastos secretores (setas), mesocarpo (ms) com idioblasto de ráfides (asterisco), endocarpo (en) e tegumento em digestão (tg). O. Detalhe do pericarpo maduro. P. Detalhe do idioblasto secretor. Q. Pormenor do exocarpo, células pavimentosas com longas estrias epicuticulares e idioblasto secretor com projeções (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (E, P–Q), 100  $\mu\text{m}$  (C–D, F–G, L, N–O), 200  $\mu\text{m}$  (A, H, K), 500  $\mu\text{m}$  (B, I–J, M).



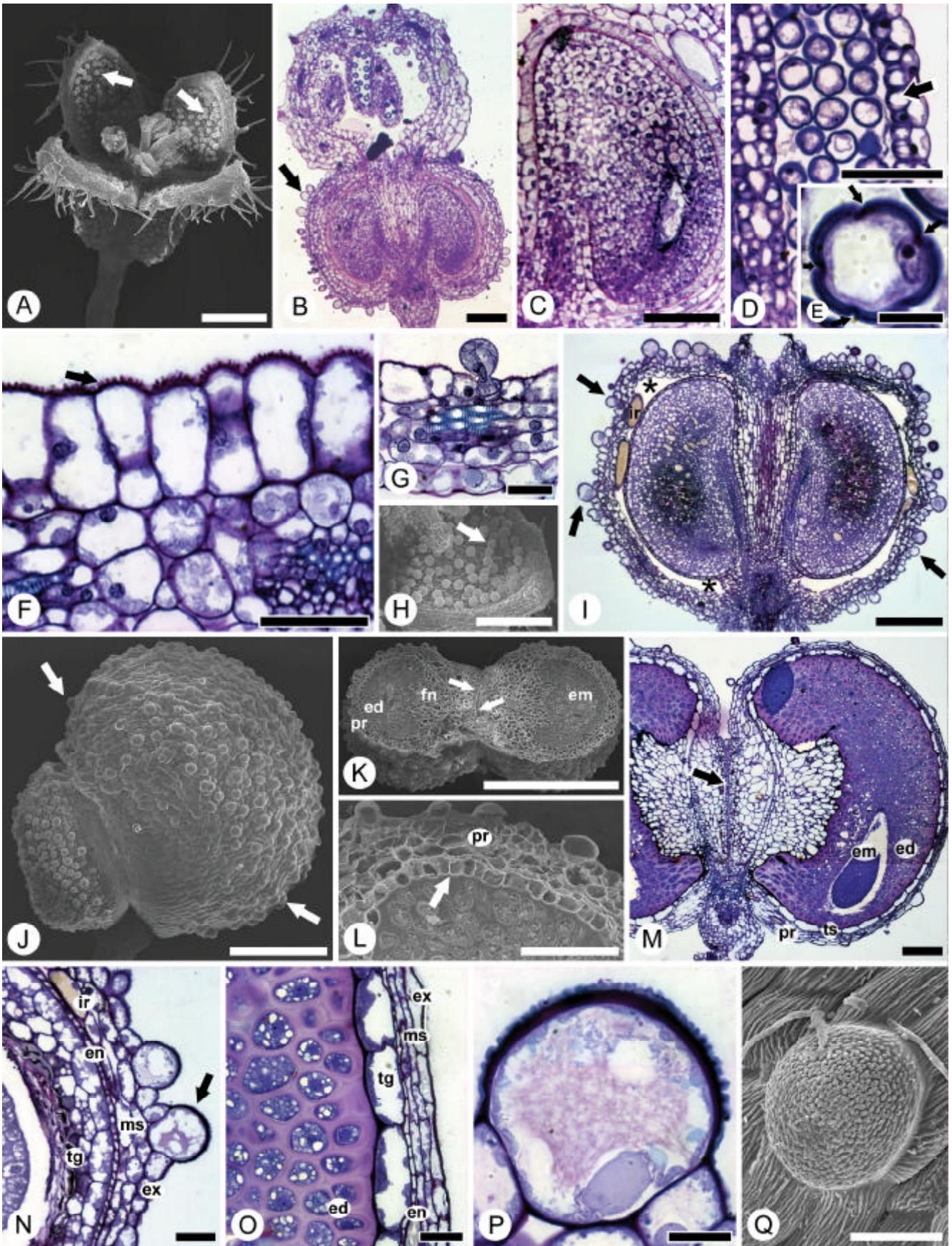


Figura 36 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium equisetoides*. A. Flor, em microscopia eletrônica de varredura (MEV). B. Detalhe do rudimento seminal, em seção longitudinal (SL). C. Antera (SL), com endotécio indicado por setas. D. Pormenor do grão de pólen, aberturas indicadas. E. Detalhe do grão de pólen, endotécio com espessamento irregular (setas). F. Corola, face adaxial, com tricomas glandulares indicados por setas (MEV). G. Corola, com tricomas glandulares e estômato (seta) em detalhe (MEV). H. Detalhe da face adaxial da corola, em seção transversal (ST), tricomas glandulares. I. Pormenor das células epidérmicas da corola (face adaxial), ST. J. Fruto maduro (MEV). K. Aspecto geral do mericarpo (SL), pericarpo (pr), testa (ts), endosperma (ed) e embrião (em). L. Detalhe do pericarpo em estágio precoce do desenvolvimento do fruto (ST), com exocarpo (ex), mesocarpo (ms) com lacunas (asteriscos), endocarpo (en) e tegumento (tg). M. Pericarpo (ST), mesocarpo com idioblastos com ráfides (ir). N. Pericarpo maduro (ST). O. Exocarpo, vista frontal, com projeções epicuticulares (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D-E, H-I, O), 100  $\mu\text{m}$  (B-C, F-G, L-N), 200  $\mu\text{m}$  (A), 500  $\mu\text{m}$  (J-K).



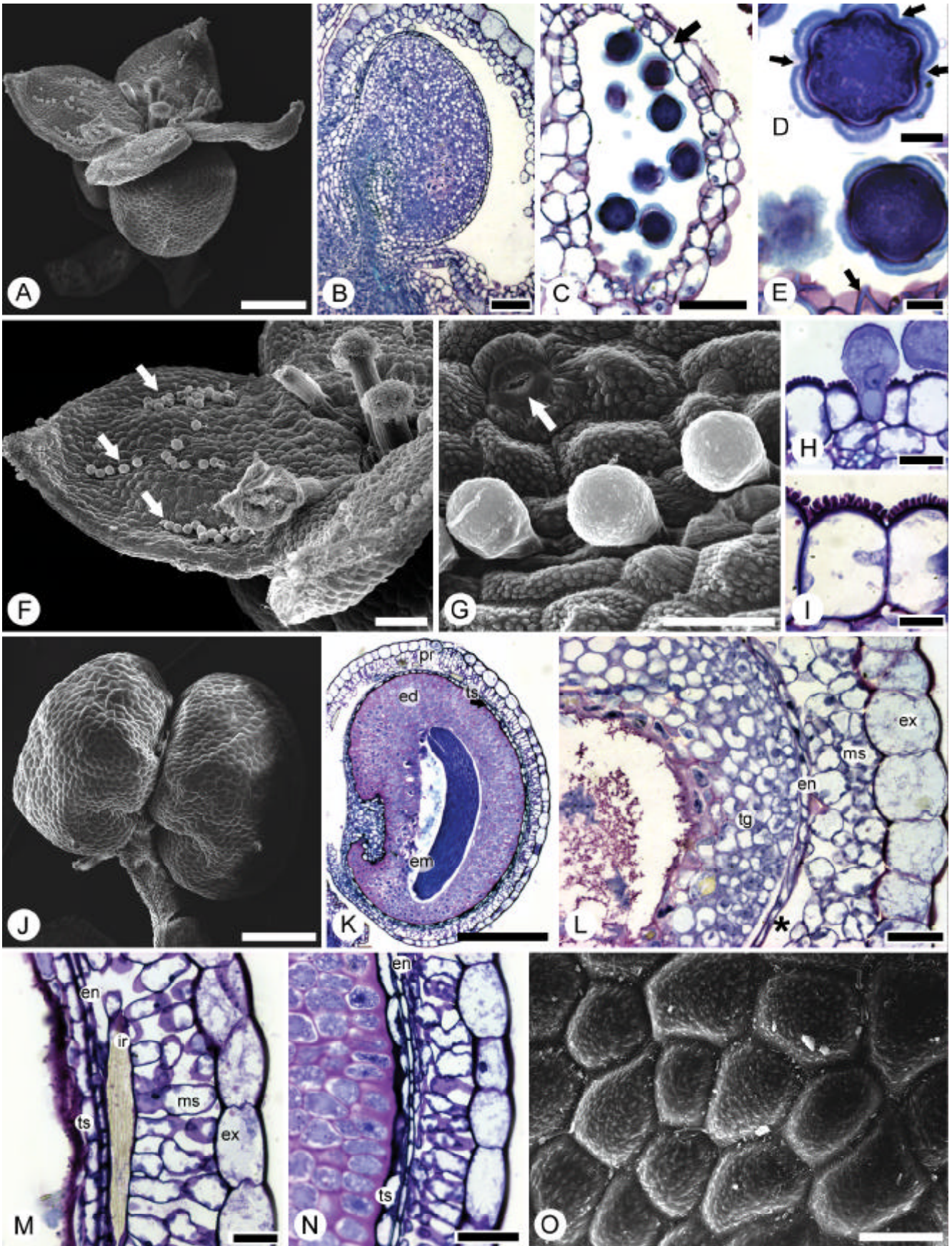


Figura 37 (A – P). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium richardianum*. A. Botão floral em seção longitudinal (SL), ovário com idioblastos secretores indicados por setas. B. Detalhe do rudimento seminal (SL). C. Antera (SL), linha de deiscência indicada por seta. D. Pormenor dos grãos de pólen (SL), aberturas evidenciadas por setas. E. Corola (face adaxial), detalhe da epiderme, em seção transversal (ST), com tricomas glandulares. F. Vista frontal da corola, com tricomas glandulares (MEV). G. Região do antopódio (seta), com pedúnculo (pd) e brácteas (bc), (SL). H. Aspecto geral do fruto, evidenciando os idioblastos secretores (MEV). I. Mericarpo (SL), idioblastos secretores (seta), e atividade de digestão do endosperma (ed) sobre tegumento (tg). J. Pericarpo imaturo (SL), exocarpo (ex), mesocarpo (ms) com idioblasto de ráfides (ir), endocarpo (en) e tegumento. K. Pericarpo de fruto maduro (SL), endocarpo com células distendidas, testa (ts) e endosperma (ed). L. Detalhe do pericarpo. M. Idioblasto secretor (SL). N. Idioblasto secretor (SL), com acúmulo de secreção (seta). O. Detalhe das células pavimentosas do exocarpo (ST). P. Pormenor do exocarpo, células pavimentosas e idioblastos secretores com curtas estrias epicuticulares (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D - F, L - P), 100  $\mu\text{m}$  (B - C, G, J - K), 200  $\mu\text{m}$  (A), 500  $\mu\text{m}$  (H - I).



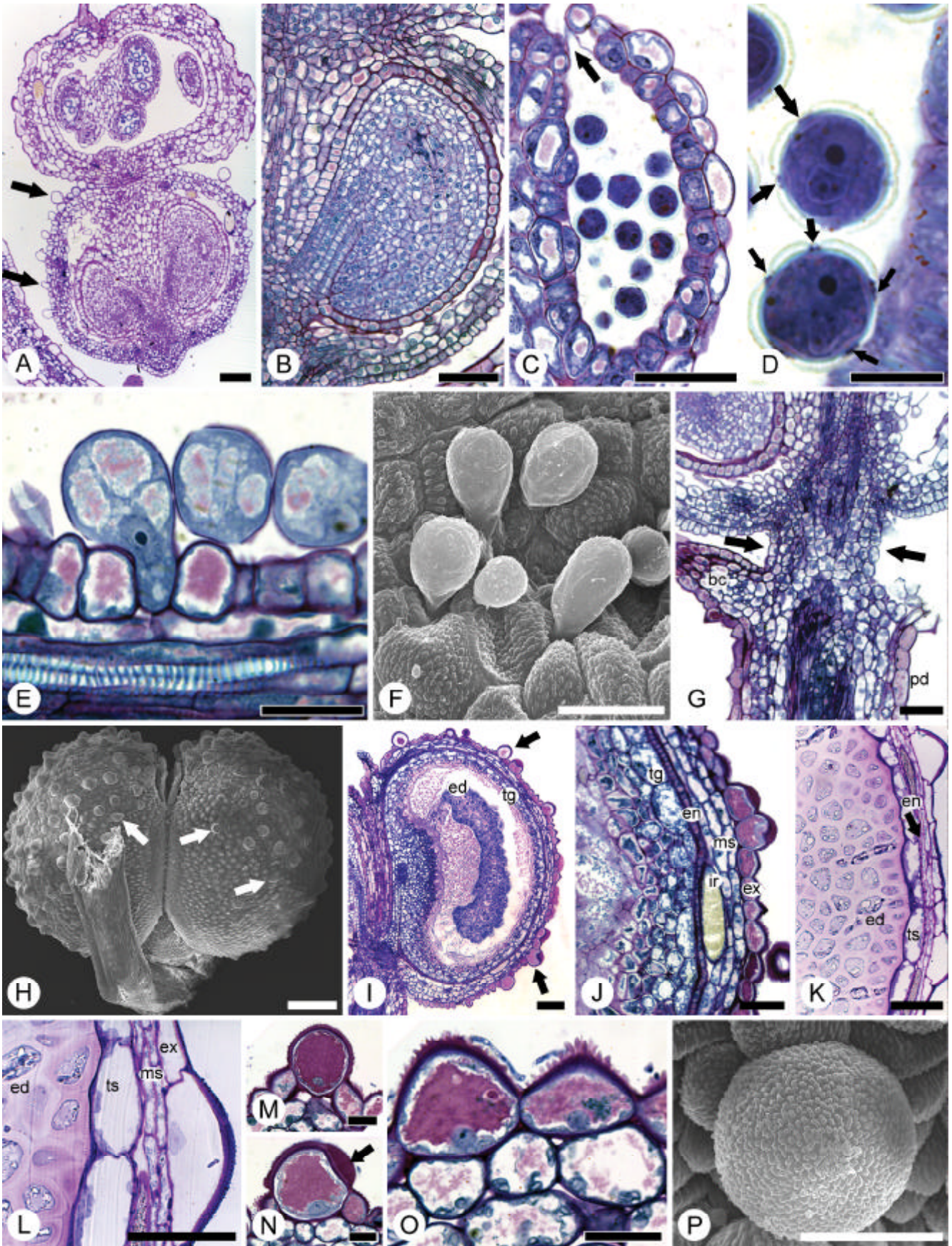


Figura 38 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium gracillimum*. A. Botão floral, em seção longitudinal (SL), ovário com idioblastos secretores (setas). B. Detalhe do rudimento seminal (SL). C. Antera (SL). D. Pormenor de célula do endotécio (vista frontal), espessamento da parede periclinal interna (setas). E. Célula do endotécio (SL), espessamento indicado por setas. F. Detalhe dos grãos de pólen (SL), com aberturas indicadas por setas. G. Corola, em seção transversal (SL), com tricoma glandular (seta) e idioblastos secretores (asteriscos). H. Corola (face adaxial), detalhe dos tricomas glandulares (SL). I. Detalhe do idioblasto secretor, corola, face abaxial (SL). J. Aspecto geral do fruto, antopódio (seta) e brácteas (bc). K. Fruto maduro (SL), pericarpo (pr), endosperma (ed) e embrião (em) e antopódio (seta). L. Pericarpo imaturo (SL), exocarpo (ex), mesocarpo (ms) com lacunas (asterisco), endocarpo (en) e tegumento (tg). M. Detalhe do pericarpo (SL), testa (ts). N. Pericarpo maduro, endocarpo e testa. O. Exocarpo (vista frontal). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D - F, H - I), 100  $\mu\text{m}$  (B - C, G, L - N), 500  $\mu\text{m}$  (A, K, O), 2 mm (J).



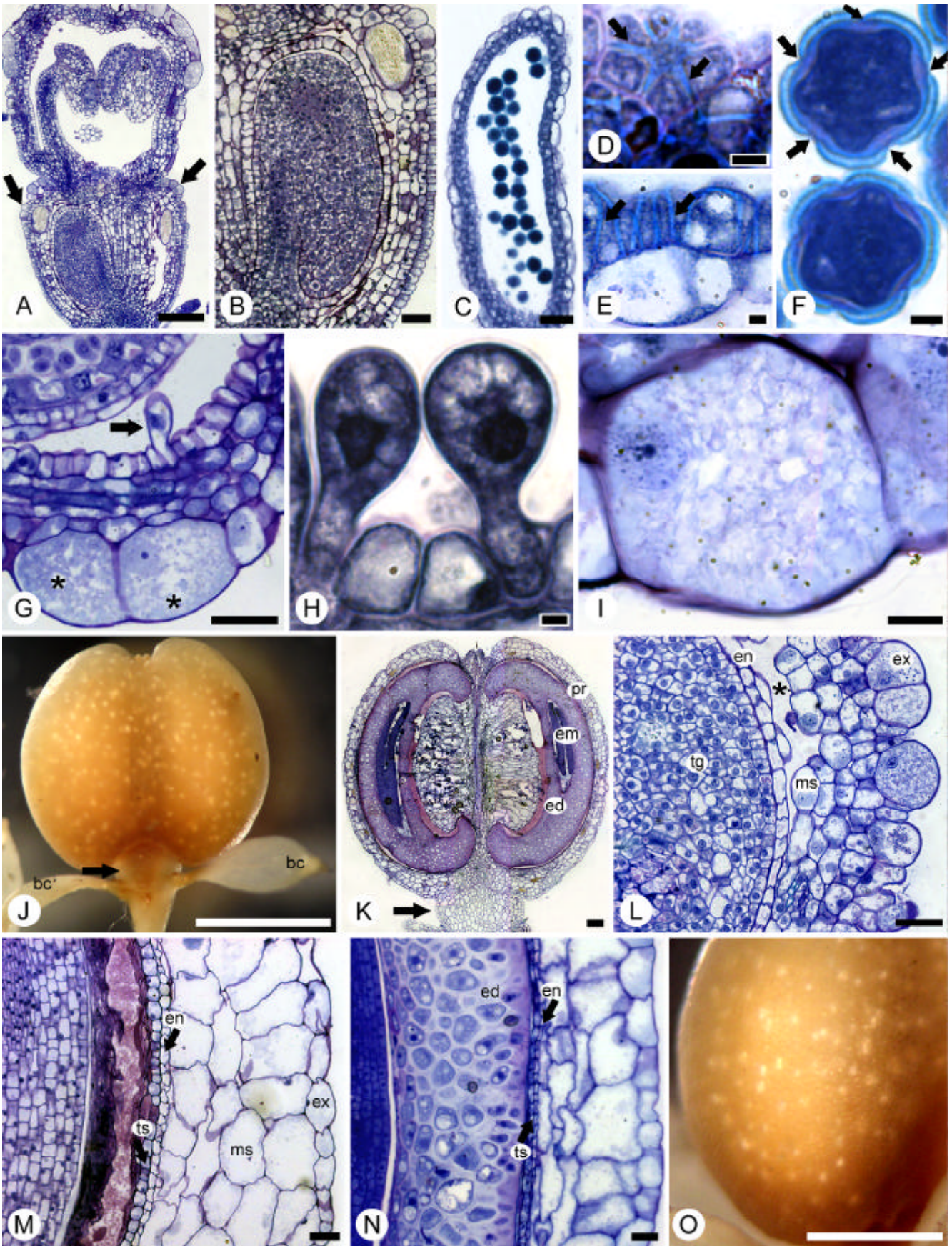


Figura 39 (A – N). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium hypocarpium*. A. Flor, ovário piloso (MEV). B. Detalhe do rudimento seminal, em seção longitudinal (SL). C. Antera (SL), células do endotécio indicadas por setas. D. Pormenor dos grãos de pólen, com aberturas evidenciadas por setas. E. Corola, vista frontal, com tricomas glandulares em destaque (MEV). F. Corola, em seção transversal (ST). G. Corola (face adaxial), detalhe dos tricomas glandulares (SL). H. Aspecto geral do fruto maduro (MEV). I. Fruto (MEV), ST, com apenas uma semente, pericarpo (pr), funículo (fn), endosperma (en) e embrião (em). J. Pericarpo em maturação, com atividade de digestão celular do endosperma (ed) sobre o tegumento (tg). K. Pericarpo maduro (SL), testa (ts). L. Detalhe da testa (SL). M. Testa (setas) fragmentada. N. Exocarpo (vista frontal), projeções epicuticulares nas células pavimentosas e tricomas. Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D - E, G, M - N), 100  $\mu\text{m}$  (B - C, F, I - L), 500  $\mu\text{m}$  (A, H).



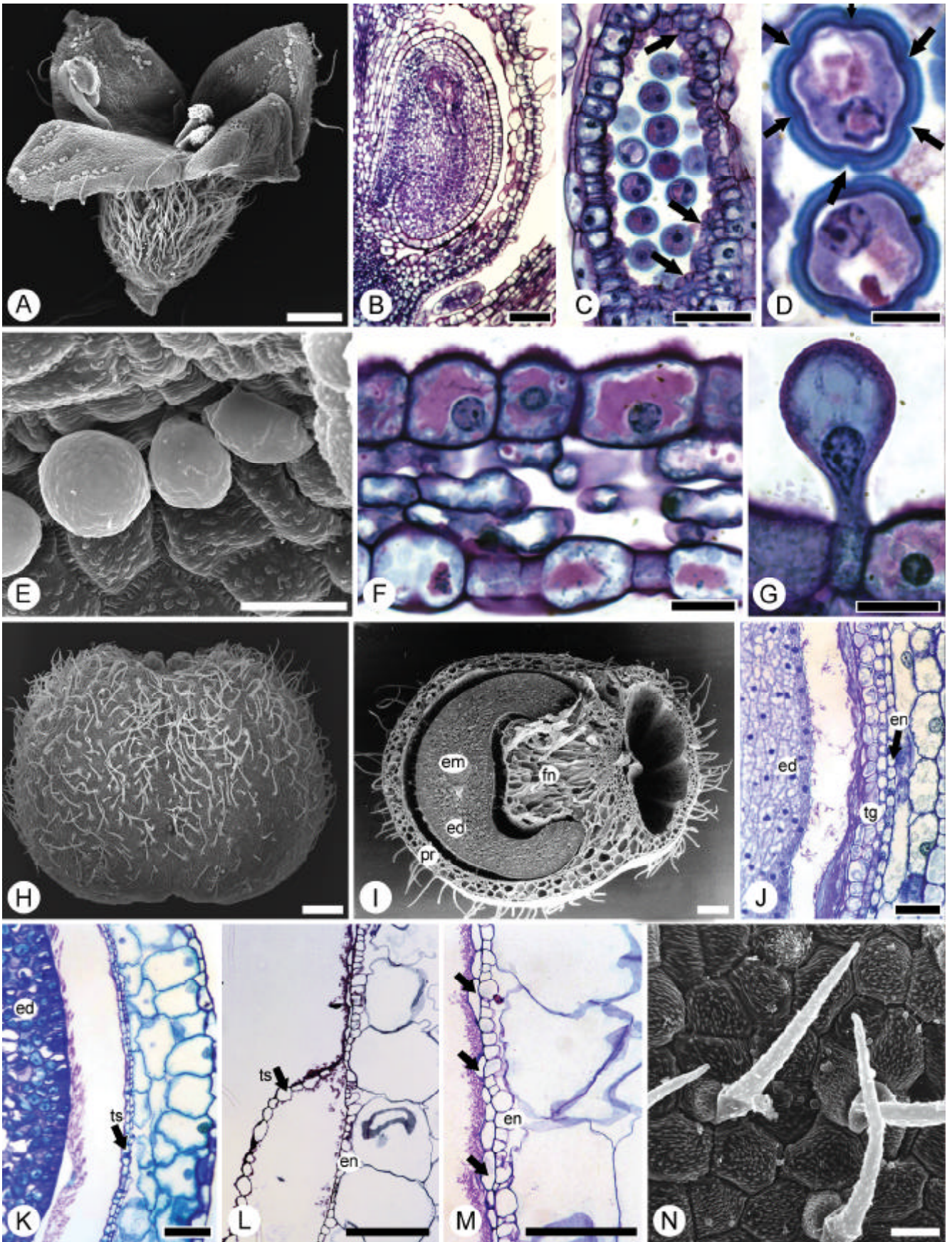


Figura 40 (A – M). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium nigro-ramosum*. A. Botão floral, em seção longitudinal (SL), ovário com idioblastos secretores (setas). B. Detalhe do rudimento seminal (SL). C. Antera (SL), células do endotécio (setas). D. Pormenor dos grãos de pólen, aberturas (setas), e espessamento das células do endotécio (setas brancas), SL. E. Corola, em seção transversal (ST), com células epidérmicas em detalhe. F. Corola (vista frontal), evidenciando os tricomas glandulares, em microscopia eletrônica de varredura (MEV). G. Detalhe do tricoma glandular (ST). H. Vista geral do fruto maduro, evidenciando os idioblastos secretores (MEV). I. Fruto maduro (SL), pericarpo (pr), endosperma (ed), embrião (em), linha de abscisão (setas brancas), antopódio (setas) e brácteas (bc). J. Pericarpo imaturo (SL), exocarpo com idioblastos secretores (setas). K. Pericarpo em maturação (SL), exocarpo (ex) com idioblastos secretores, mesocarpo (ms), endocarpo (en) e testa (ts). L. Pericarpo maduro, endocarpo com células distendidas. M. Detalhe do exocarpo, células pavimentosas com estrias epicuticulares formando uma saliência central (seta), e idioblastos secretores com finas estrias (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D-G, M), 100  $\mu\text{m}$  (B-C, J-L), 500  $\mu\text{m}$  (A, H-I).



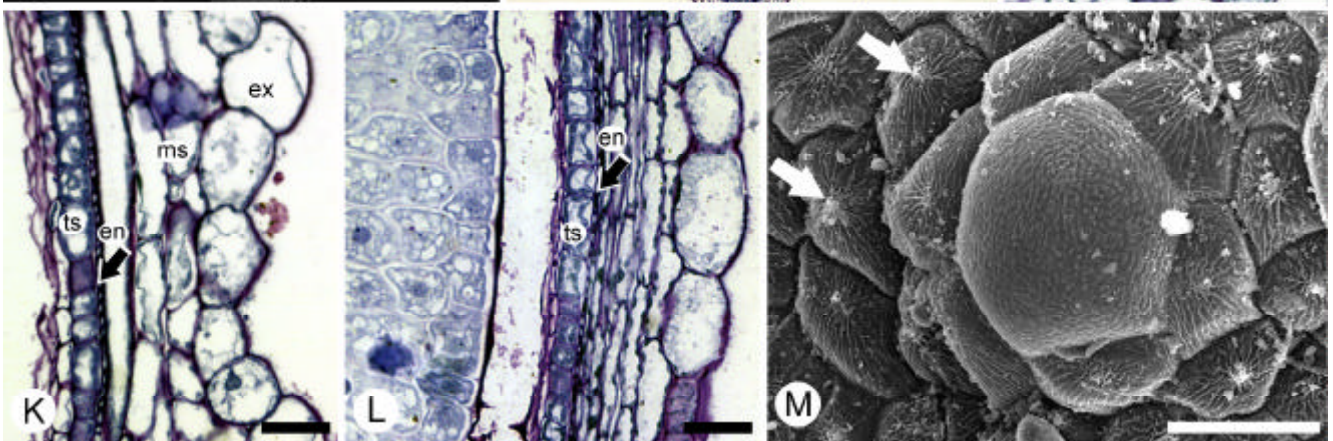
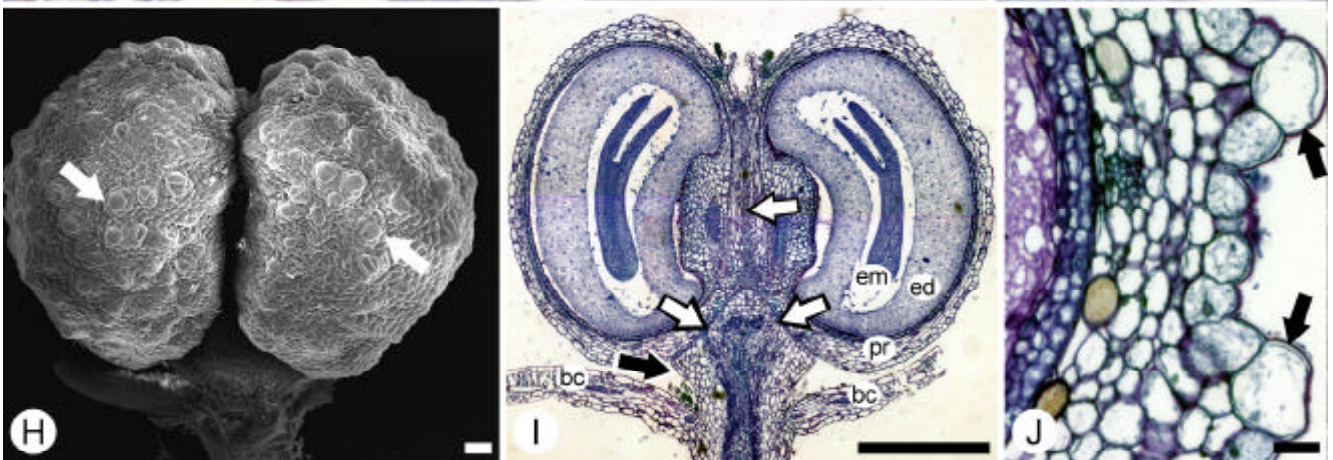
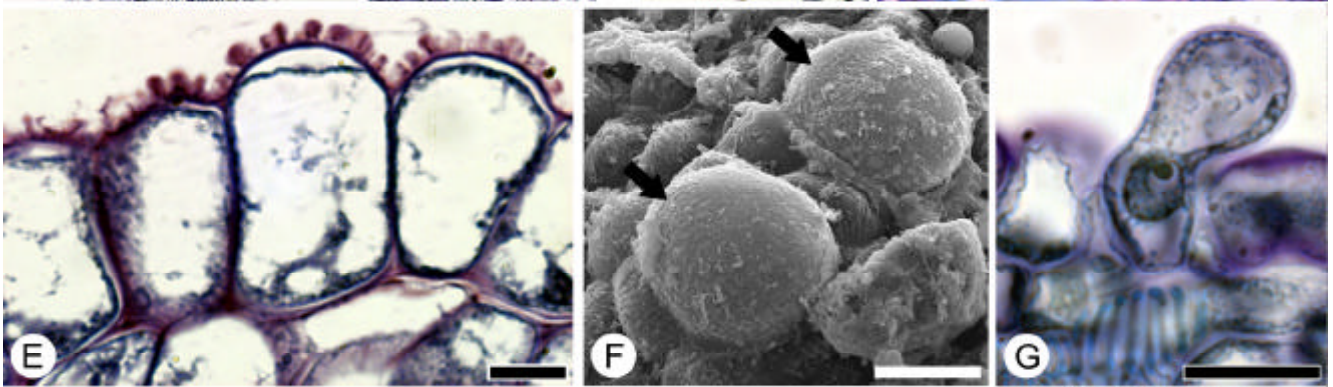
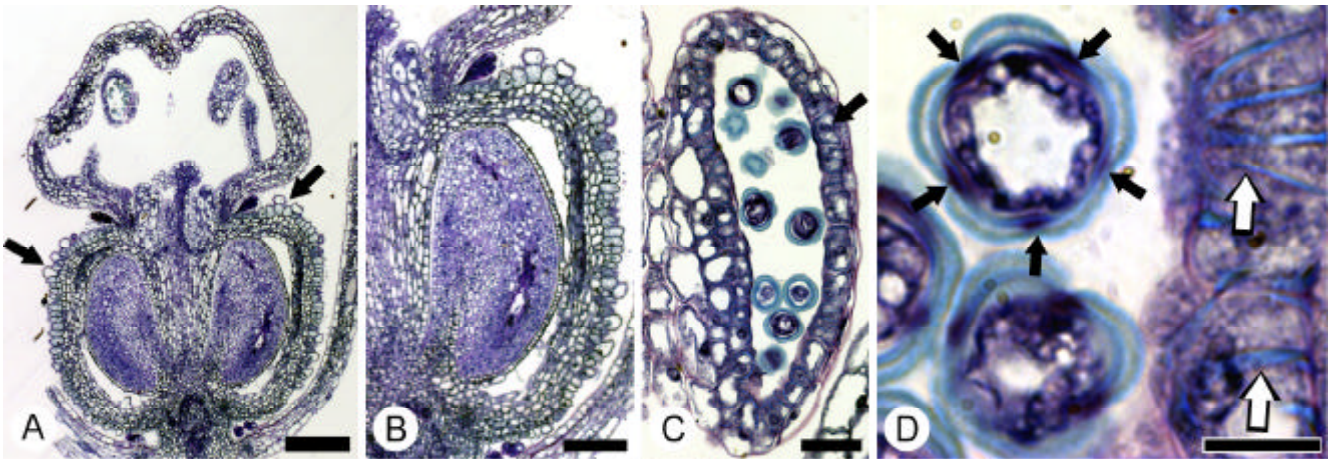




Figura 41 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium humilioides*. A. Flor, em microscopia eletrônica de varredura (MEV). B. Detalhe do rudimento seminal, em seção longitudinal (SL). C. Antera (SL), com espessamento desigual das células do endotécio (setas). D. Pormenor do grão de pólen, com aberturas evidenciadas por setas. E. Corola (MEV), tricomas glandulares (setas) e estômatos (asterisco). F. Corola (face adaxial), detalhe das células epidérmicas, em seção transversal (ST), com tricoma glandular (seta). G. Células epidérmicas com cutícula em detalhe, corola (face adaxial), ST. H. Aspecto geral da corola (ST), com idioblasto de ráfides (ir) e tricomas glandulares (setas). I. Aspecto geral do fruto (MEV). J. Fruto maduro (SL), com pericarpo (pr), testa (ts), endosperma (ed), antopódio (seta) e brácteas (bc). K. Região do antopódio (seta), SL. L. Detalhe do pericarpo em estágio precoce do desenvolvimento do fruto (ST), com exocarpo (ex), mesocarpo (ms), endocarpo (en) e testa em formação (ts). M. Pericarpo (ST). N. Pericarpo maduro (ST). O. Exocarpo, vista frontal, células pavimentosas com estrias epicuticulares (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D, F-G, O), 100  $\mu\text{m}$  (B-C, E, H, K-N), 500  $\mu\text{m}$  (A, I-J).

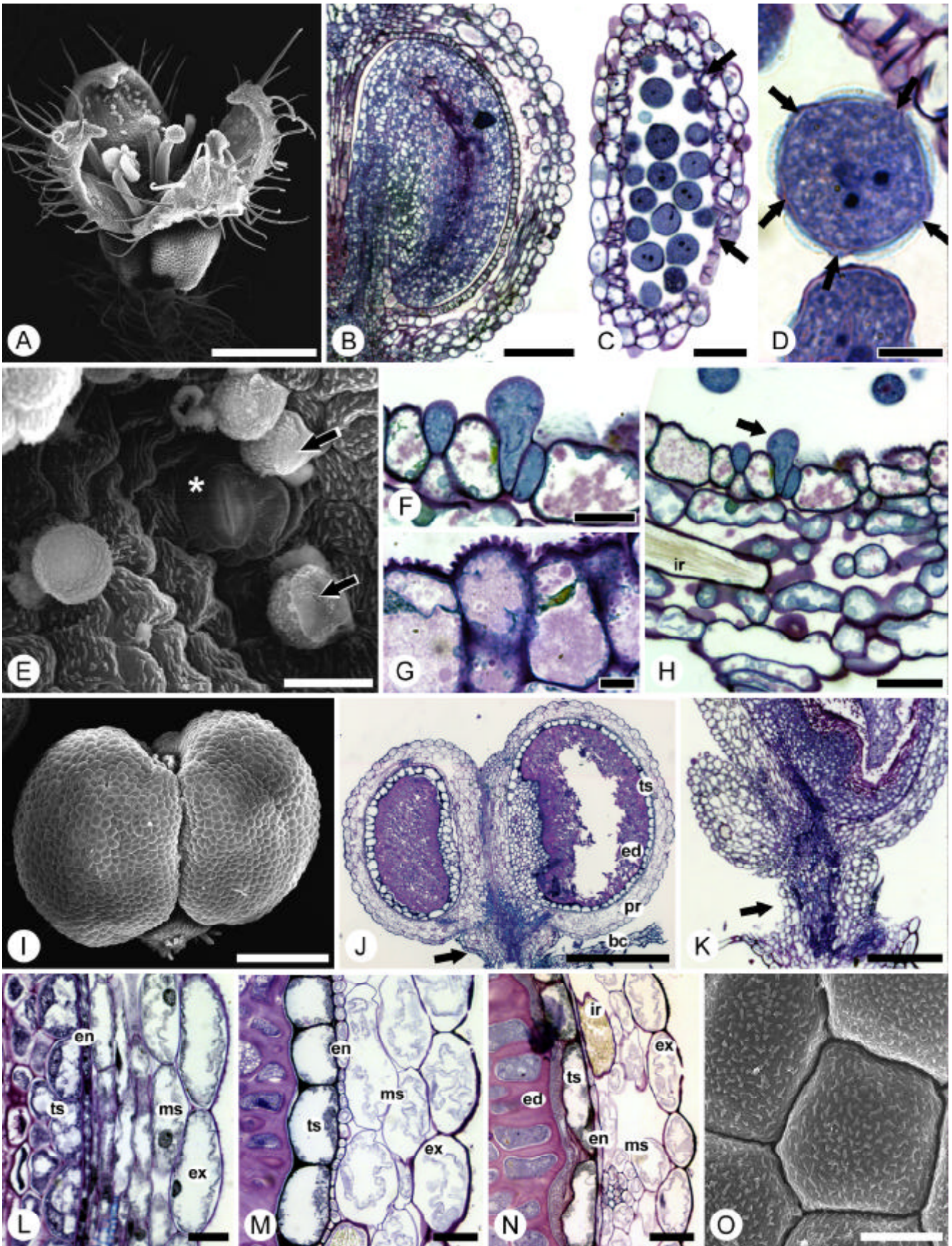


Figura 42 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium valantioides*. A. Botão floral em antese (MEV). B. Detalhe do rudimento seminal, em seção longitudinal (SL). C. Antera (SL), linha de deiscência indicada por seta. D. Pormenor do grão de pólen, aberturas indicadas por setas, e endotécio indicado por setas brancas. E. Corola (face adaxial), em seção transversal (ST), detalhe das células epidérmicas. F. Tricoma glandular, corola (face adaxial), ST. G. Corola (MEV), com tricomas glandulares (setas). H. Detalhe da ornamentação epicuticular das células pavimentosas, corola (face adaxial), MEV. I. Fruto imaturo (SL), mesocarpo com lacunas (asteriscos), antopódio (seta) e brácteas (bc). J. Fruto maduro (MEV), com antopódio (seta). K. Aspecto geral do fruto (SL), com pericarpo (pr), endosperma (ed), embrião (em) e linha de abscisão (setas). L. Detalhe do pericarpo, em estágio precoce do desenvolvimento (ST), exocarpo (ex), mesocarpo (ms), endocarpo (en), tegumento em digestão (tg) e endosperma (ed). M. Pericarpo (ST) com testa em formação (ts). N. Pericarpo maduro (ST). O. Exocarpo (vista frontal), células pavimentosas com estrias epicuticulares (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D – H, O), 100  $\mu\text{m}$  (B - C, L - N), 500  $\mu\text{m}$  (A, I - K).



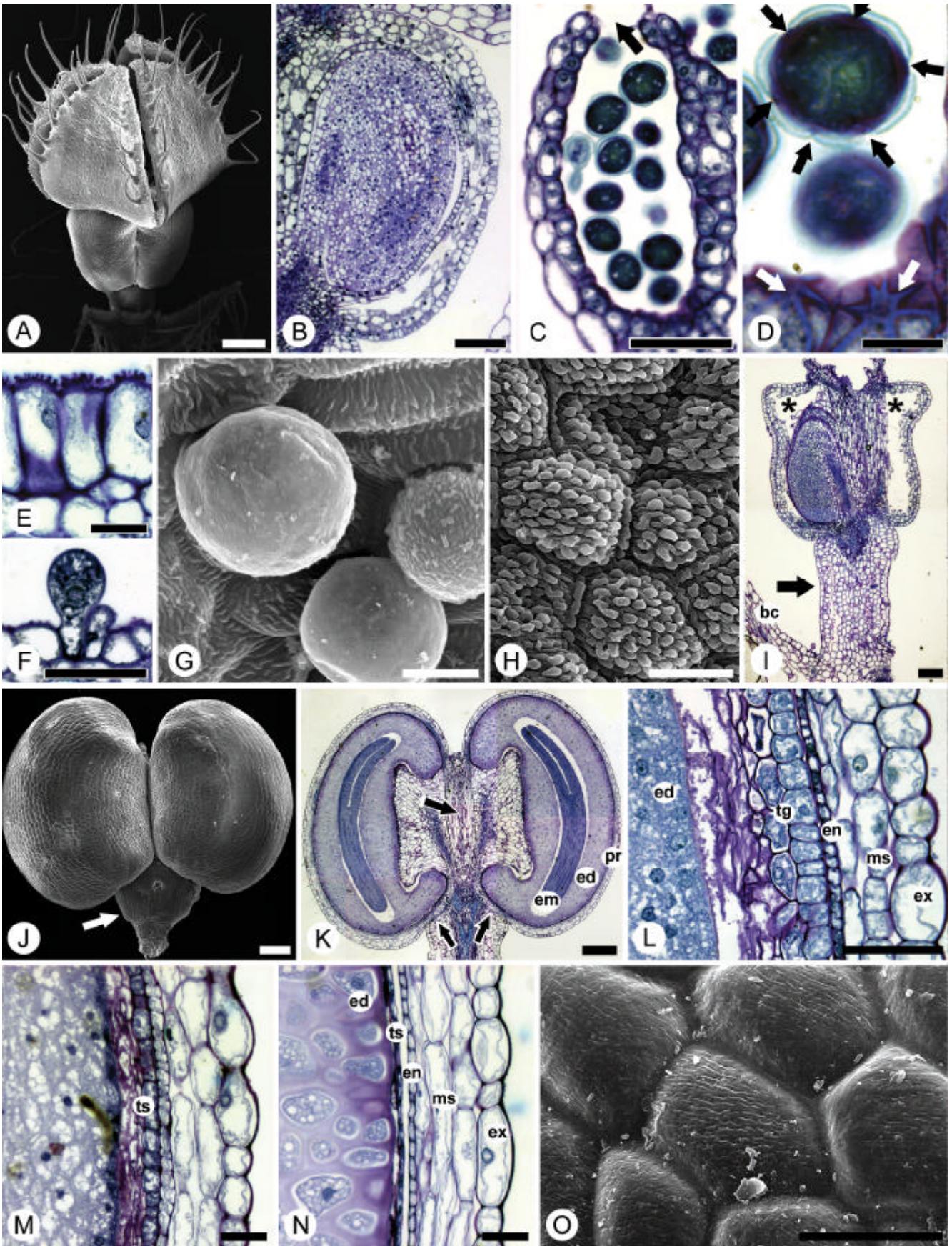


Figura 43 (A – R). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium hirtum*. A. Botão floral, em seção longitudinal (SL). B. Detalhe do rudimento seminal (SL). C. Antera, em seção transversal (ST), esporângios com linhas de deiscências indicadas por setas. D. Pormenor dos grãos de pólen, com aberturas indicadas. E. Vista frontal das células do endotécio, espessamento (setas). F. Corola (MEV), com tricomas glandulares (setas). G. Detalhe da corola, evidenciando os tricomas glandulares (MEV). H. Corola (face adaxial), detalhe dos tricomas glandulares (SL). I. Pormenor das células epidérmicas da corola (ST). J. Aspecto geral do fruto (MEV). K. Mericarpo (ST), pericarpo (pr), endosperma (ed), embrião (em) e testa (ts). L. Região do antopódio (seta), brácteas (bc) e linhas de abscisão (seta branca). M. Pericarpo imaturo (SL), exocarpo (ex), mesocarpo (ms) com idioblasto de ráfides (ir), endocarpo (en) e tegumento (tg). N. Pericarpo (SL), detalhe do exocarpo com secreção dos idioblastos (setas) entre a parede celular e a cutícula. O. Detalhe do pericarpo, células do endocarpo distendidas (setas), e testa (ts). P. Pericarpo maduro (SL). Q. Vista de parte do mericarpo, células do endocarpo (setas). R. Exocarpo (vista frontal), células pavimentosas com projeções epicuticulares (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D-E, H-I, R), 100  $\mu\text{m}$  (B-C, G, L-Q), 200  $\mu\text{m}$  (A, F), 500  $\mu\text{m}$  (J-K).



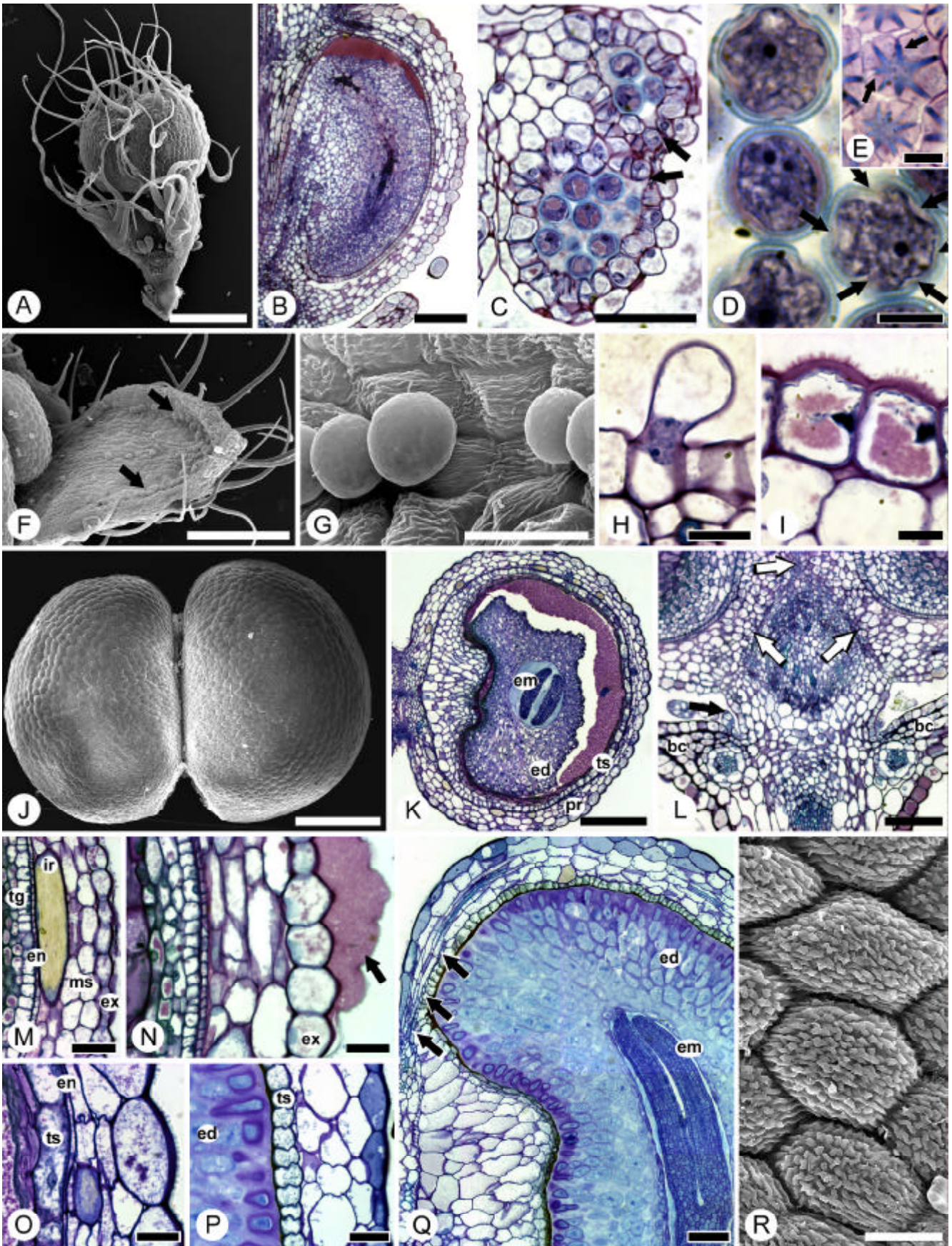




Figura 44 (A – P). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium longipedunculatum*. A. Flor em antese, tricomas glandulares indicados por setas (MEV). B. Detalhe do rudimento seminal, em seção longitudinal (SL). C. Antera em deiscência, em seção transversal (ST), com espessamento das células do endotécio indicados por setas. D. e E. Pormenor dos grãos de pólen, aberturas indicadas por setas. F. Detalhe da corola, em vista frontal, com estômato (MEV). G. Corola (vista frontal), evidenciando os tricomas glandulares (MEV). H. Corola (face adaxial), detalhe dos tricomas glandulares, seção transversal (ST). I. Fruto em estágio precoce do desenvolvimento, mesocarpo (ms) com lacunas (asteriscos), região do antopódio (setas) e brácteas (br) evidentes. J. Detalhe do exocarpo de fruto imaturo (vista frontal), detalhe das estrias epicuticulares (MEV). K. Vista geral do fruto, com antopódio (seta) e brácteas (MEV). L. Fruto maduro (SL), pericarpo (pr), testa (ts), endosperma (ed) e linha de abscisão (setas). M. Pericarpo imaturo (SL), exocarpo (ex), mesocarpo (ms) com divisões periclinais (setas). N. Detalhe do pericarpo maduro (ST), exocarpo, mesocarpo, endocarpo (en), testa e endosperma. O. Detalhe da célula do exocarpo (ST). P. Exocarpo, vista frontal, com estrias epicuticulares (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D- E, G - H, O - P), 100  $\mu\text{m}$  (B - C, F, J, M - N), 500  $\mu\text{m}$  (A, I, K - L).

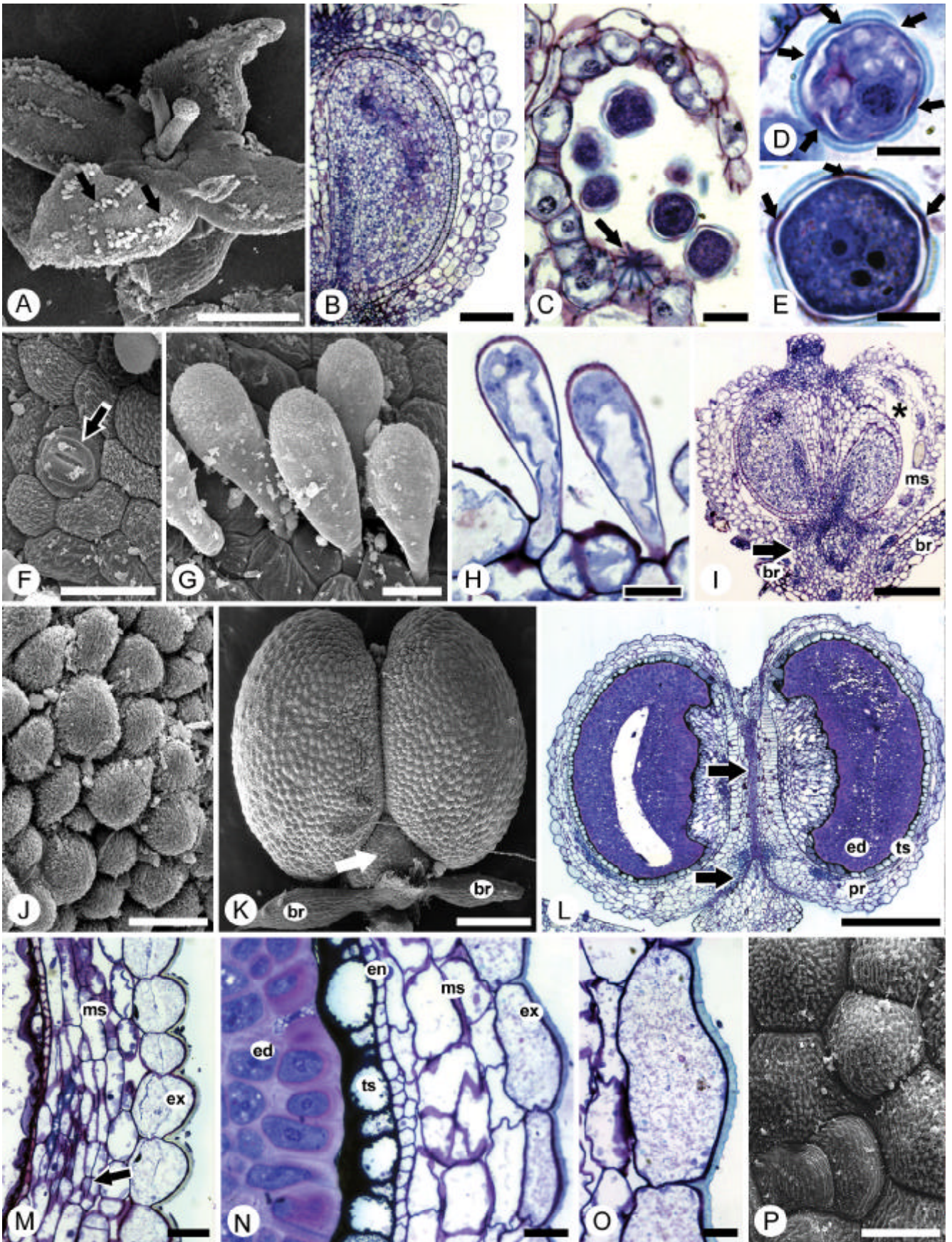


Figura 45 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium megapotamicum*. A. Botão floral, em seção longitudinal (SL), ovário com idioblastos secretores (asteriscos), antopódio (seta) e brácteas (br). B. Detalhe do rudimento seminal (SL). C. Antera (SL), com células do endotécio indicadas por setas. D. Pormenor do grão de pólen. E. Corola, em seção transversal (ST), tricoma glandular. F. Detalhe das células epidérmicas da corola (ST), face adaxial. G. Fruto em estágio precoce do desenvolvimento (ST), exocarpo (ex) com idioblastos secretores (setas), mesocarpo (ms) com lacunas (asteriscos). H. Aspecto geral do fruto maduro (MEV). I. Unidade de dispersão (ST), pericarpo (pr), funículo (fn), endosperma (ed) e embrião (em). J. Detalhe do pericarpo (ST), com testa (ts). K. Aspecto geral do mericarpo (SL), linha de abscisão (setas). L. Detalhe do pericarpo maduro, exocarpo com idioblastos secretores (setas) e endocarpo (en). M. Detalhe do pericarpo maduro. N. Detalhe idioblasto secretor, exocarpo (MEV). O. Detalhe do exocarpo, células pavimentosas com estrias epicuticulares formando projeção central (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D, F, N-O), 100  $\mu\text{m}$  (B-C, E, J, L-M), 200  $\mu\text{m}$  (A, G), 500  $\mu\text{m}$  (H-I, K).



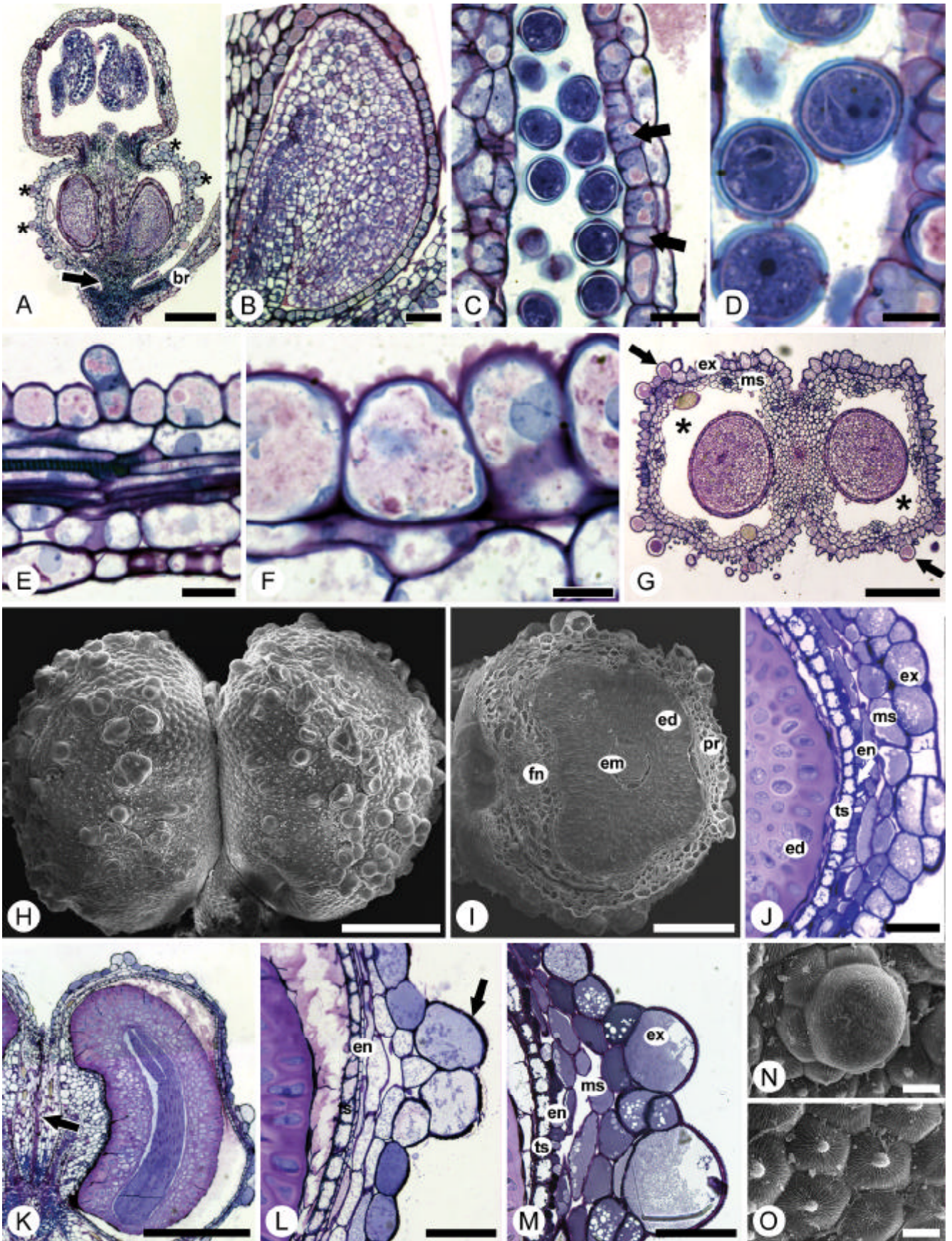


Figura 46 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium ostenianum*. A. Ovário tricarpelar (MEV). B. Botão floral, em seção longitudinal (SL). C. Antera, em seção transversal (ST), com endotécio indicado por seta. D. e E. Pormenor dos grãos de pólen, com aberturas evidenciadas por setas. F. Aspecto geral da corola, com tricomas glandulares (setas). G. Corola (ST), mesofilo com idioblastos com ráfides (ir). H. Detalhe das células epidérmicas da corola (ST), face adaxial, com destaque para tricoma glandular. I. Vista geral do fruto maduro (MEV). J. Aspecto geral do fruto (SL), pericarpo (pr), endosperma (ed), linha de abscisão (setas brancas), região do antopódio (setas) e brácteas (br). K. Detalhe do pericarpo em estágio precoce do desenvolvimento do fruto (ST), exocarpo (ex), mesocarpo (ms) e endocarpo (en). L. Pericarpo imaturo. M. Detalhe do pericarpo (ST), testa (ts). N. Pericarpo maduro (ST). O. Vista frontal do exocarpo (MEV), tricomas (asterisco), e estrias epicuticulares formando uma projeção central (setas). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D - E, H, O), 100  $\mu\text{m}$  (C, F – G, K - N), 500  $\mu\text{m}$  (A – B, I - J).



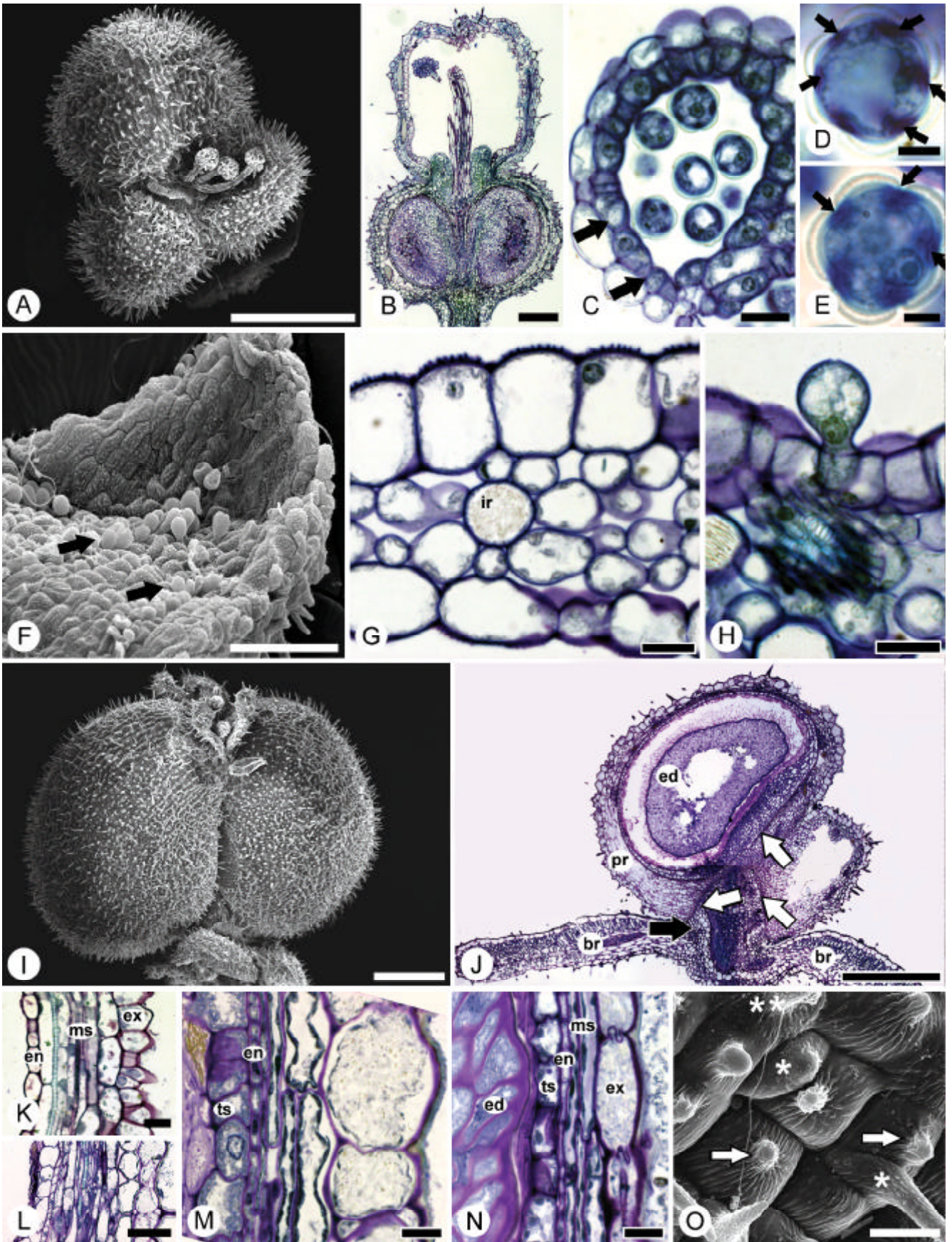




Figura 47 (A – N). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium humile*. A. Flor (MEV), tricomas glandulares na corola (seta) e antopódio longo (seta branca). B. Detalhe do rudimento seminal, em seção longitudinal (SL), idioblasto de ráfides (ir). C. Antera (SL), com aberturas do grão de pólen indicadas por setas. D. Aspecto geral da corola (SL), com tricomas glandulares (setas) e secreção sob a cutícula (asterisco). E. Detalhe do tricoma glandular (SL). F. Vista frontal do tricoma glandular (MEV). G. Fruto em estágio precoce do desenvolvimento, em seção transversal (ST), exocarpo (ex), mesocarpo (ms) com idioblastos com ráfides (ir) e lacunas (asteriscos). H. Vista geral do fruto maduro, linha de abscisão indicada por seta (MEV). I. Mericarpo (SL) imaturo, testa (ts) e endosperma (ed) em formação. J. Unidade de dispersão (SL), pericarpo (pr), endosperma (ed) e embrião (em). K. Pericarpo imaturo (ST), exocarpo (ex), mesocarpo (ms), endocarpo (en), testa e endosperma. L. Detalhe do pericarpo maduro (ST). M. Detalhe do pericarpo (ST), mesocarpo com idioblasto de ráfides (ir). N. Vista frontal do exocarpo, células pavimentosas com estrias epicuticulares (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (E-F, N), 100  $\mu\text{m}$  (B - D, G, I, K - M), 500  $\mu\text{m}$  (A, H, J).

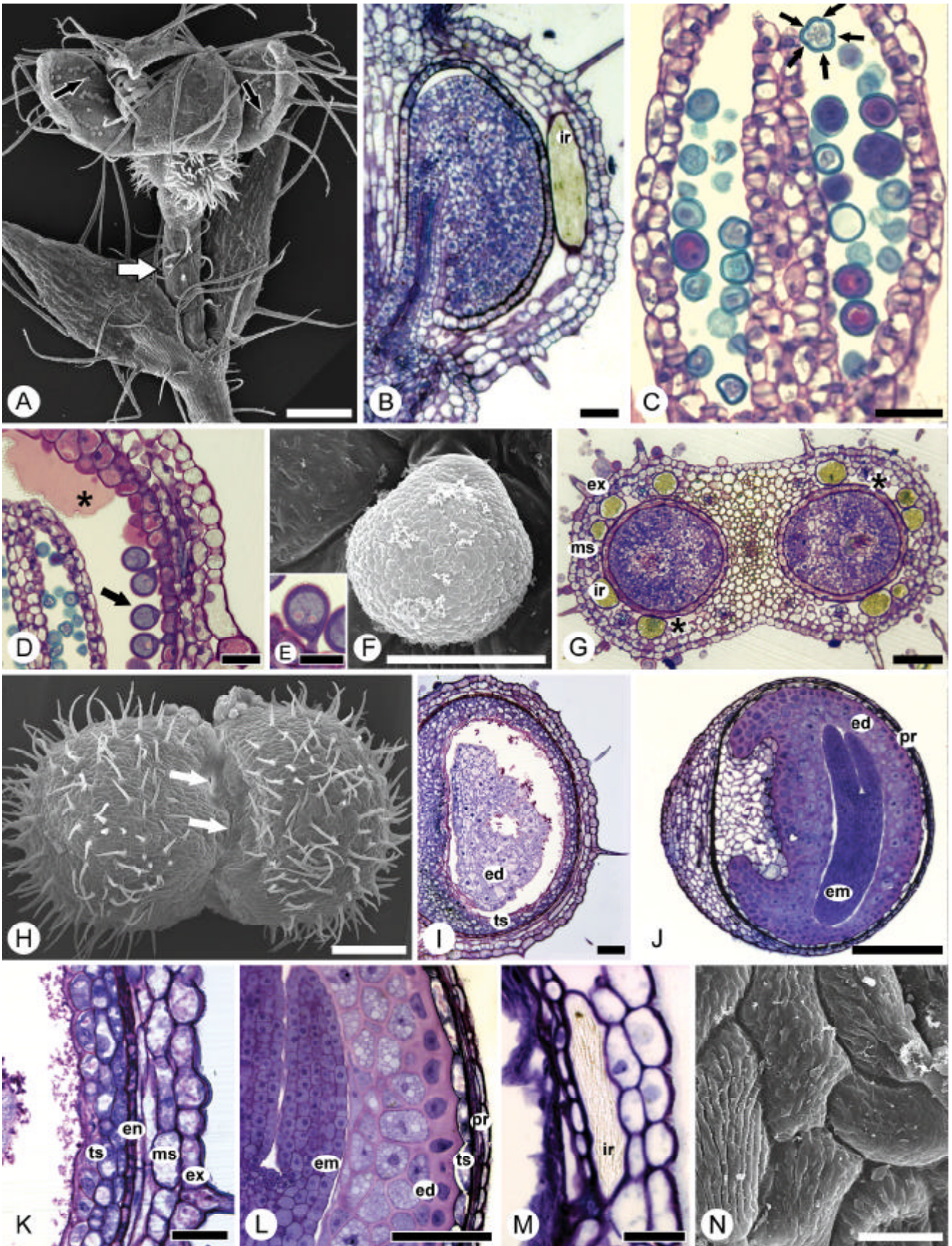


Figura 48 (A – M). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Relbunium mazocarpum*. A. Botão floral em antese (MEV), com antopódio (seta). B. Detalhe do rudimento seminal, em seção longitudinal (SL). C. Antera tetrasporangiada, em seção transversal (ST). D. Pormenor do grão de pólen, com aberturas evidenciadas por setas. E. Face adaxial da corola, com tricoma glandular (MEV). F. Corola (ST), tricoma glandular indicado por seta. G. Fruto (SL), detalhe da região de abscisão dos mericarpos (seta). H. Aspecto geral do fruto maduro, com região de fragmentação dos mericarpos indicada por seta (MEV). I. Fruto maduro (SL), pericarpo (pr), testa (ts), endosperma (ed) e embrião (em). J. Pericarpo imaturo, exocarpo (ex), mesocarpo (ms) e endocarpo (en). K. Detalhe do pericarpo, com células do mesocarpo e endocarpo distendidas. L. Pormenor do pericarpo (ST). M. Vista frontal das células do exocarpo (MEV). Barra de escala = 50  $\mu\text{m}$  (D, M), 100  $\mu\text{m}$  (B - C, E - F, J - L), 500  $\mu\text{m}$  (A, G - I).



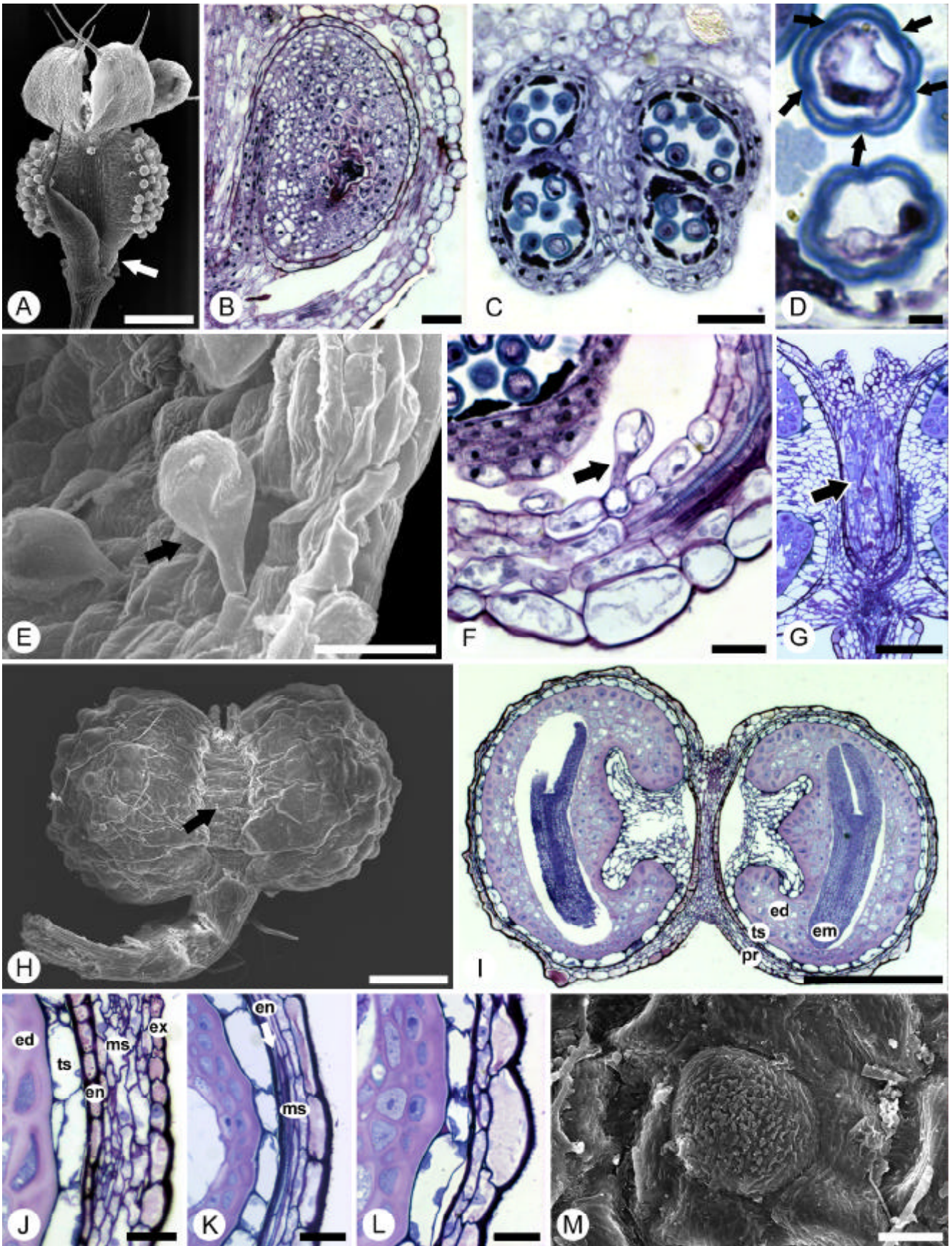
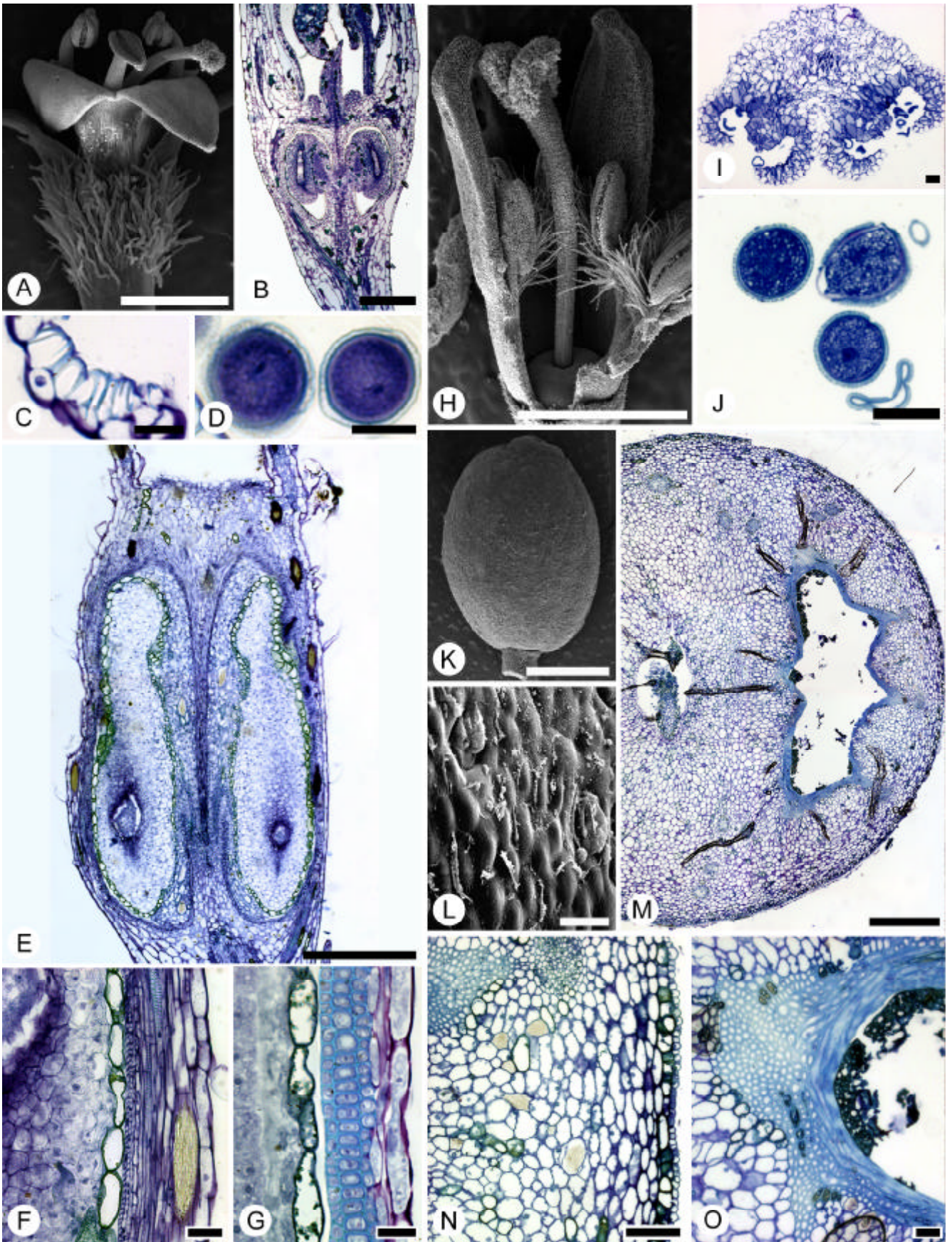


Figura 49 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de *Borreria verticillata* (A – G) e *Psychotria carthagenensis* (H – O). A, H. Aspecto geral da flor, em vista lateral. B. Flor, em seção longitudinal. C. Detalhe do endotécio (ST). D. e J. Pormenor dos grãos de pólen. E. e K. Fruto maduro. F. Pericarpo em estádios iniciais de desenvolvimento. G. Pericarpo maduro. I. Antera tetrasporangiada, seção transversal (ST). L. Detalhe (vista lateral) do exocarpo. M. Fruto maduro (ST). N. Detalhe das células do exocarpo e mesocarpo. O. Detalhe do mesocarpo e endocarpo. Barra de escala = 20  $\mu\text{m}$  (L), 50  $\mu\text{m}$  (C-D, J), 100  $\mu\text{m}$  (F–G, I, O), 250  $\mu\text{m}$  (N), 500  $\mu\text{m}$  (B), 1 mm (A, E, M), 2 mm (H, K).





### III.4. Relações filogenéticas:

#### III.4.1. Análise dos dados morfológicos:

A partir das análises dos dados morfológicos descritos (Tabela 09), foi produzida uma matriz (Tabela 10) para as 15 espécies em questão, e para o grupo externo (duas espécies). A matriz possui 96 caracteres, dos quais 11 foram variáveis, porém não-informativos filogeneticamente, e 85 foram filogeneticamente informativos para a análise de parcimônia. A análise pelo método de parcimônia produziu uma árvore com 531 passos, com índice de consistência (CI) de 0,48 e índice de retenção (RI) de 0,41. A árvore é mostrada na Figura 50.

No cladograma gerado (Fig. 50) o gênero *Relbunium* aparece como grupo monofilético, e *Galium* forma o grupo irmão a este. Esses dois clados possuem em comum características como ápice foliar agudo, ausência do cálice, corola rotada, tricomas glandulares na face adaxial da corola, frutos secos do tipo esquizocarpo, a exceção de *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*, e lacunas no pericarpo. *Galium* e *Relbunium* divergem, principalmente, com relação à presença de quatro brácteas involucrais em *Relbunium*, e ausência das mesmas em *Galium*.

As espécies do gênero *Galium* diferem pela presença de inflorescências em *G. latoramosum*, enquanto que *G. uruguayense* apresenta apenas flores solitárias, e as folhas da última espécie possuem margem translúcida.

No clado formado pelas espécies de *Relbunium* percebemos a formação de dois grandes grupos, denominados A e B, para facilitar a descrição e posterior discussão. O grupo A é constituído por apenas duas espécies - *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*. Estas divergem do grupo B pela presença de frutos carnosos do tipo baga e ápice foliar mucronulado; e diferem entre si pela presença de folhas obovadas e exclusivamente membranáceas, areia cristalina nas folhas, ovário tuberculado e face abaxial da corola glabra em *R. gracillimum*, enquanto que em *R. hypocarpium* as folhas nunca são obovadas, não há registros quanto à presença de areia cristalina, o ovário é piloso e a face abaxial da corola é pilosa.

O clado B, que reúne todas as demais espécies de *Relbunium*, difere de A pela presença de frutos secos esquizocarpos. Neste grupo surgem três agrupamentos – B1, B2 e B3.

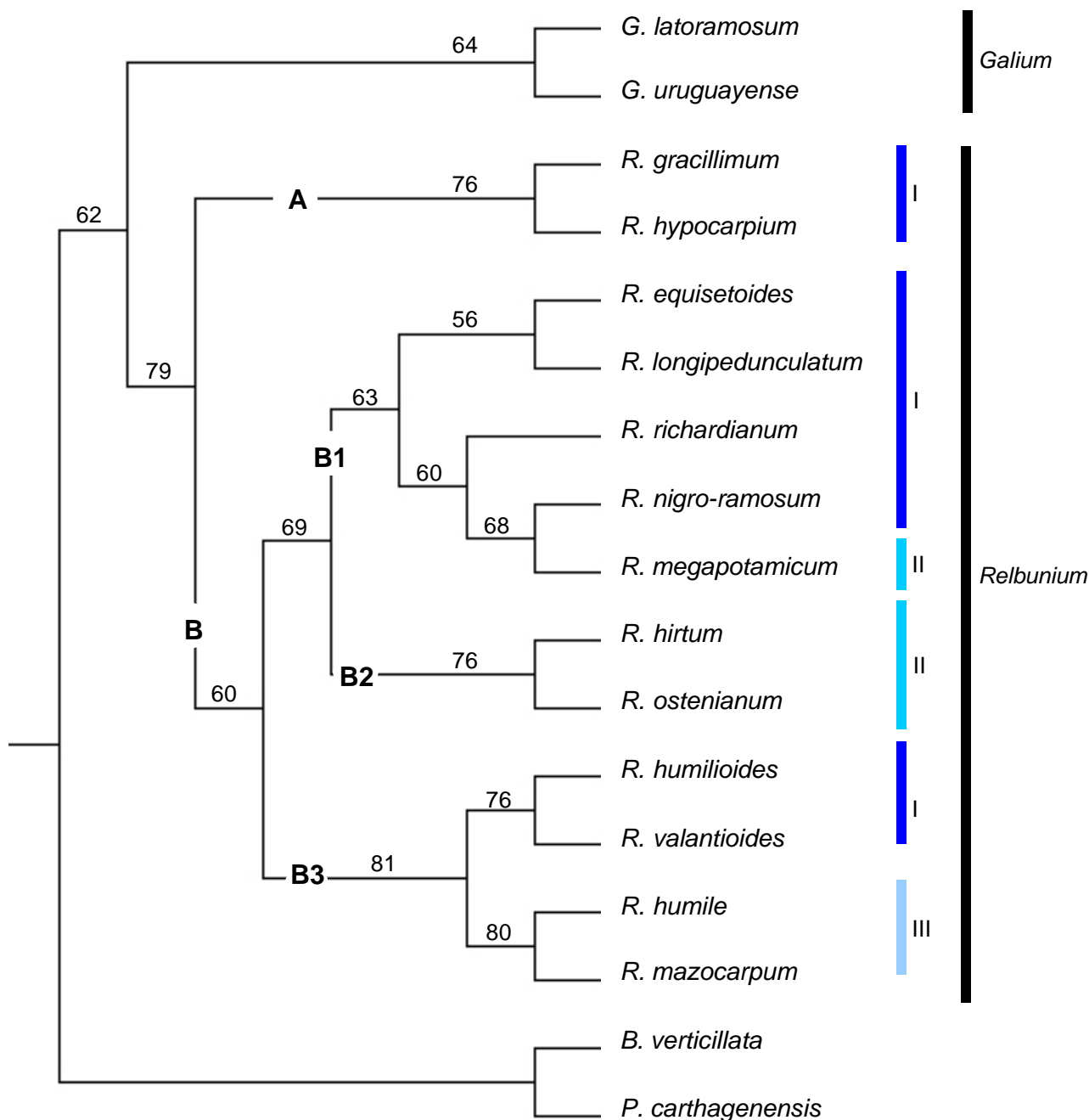


Figura 50. Árvore obtida a partir de dados morfológicos vegetativos e reprodutivos. Valores de Bootstrap (2000 replicações) indicados sobre os ramos. As barras coloridas indicam as seções de *Relbunium*, segundo Ehrendorfer (1955).

O primeiro (B1), que diverge dos demais por apresentar corola glabra na face abaxial, agrupou cinco espécies. Estas cinco espécies estão reunidas em dois outros grupos, um deles se distingue por possuir, tricomas retrorsos no caule e tendência a diferenciação de tamanho entre as brácteas, duas maiores e duas menores, no qual incluímos *R. equisetoides* e *R. longipedunculatum*. Estes dois táxons apresentam grande variação morfológica, sendo facilmente distintos pela presença de margem foliar translúcida, inflorescências com flores sésseis e antopódio imperceptível em *R.*



*equisetoides*, enquanto que em *R. longipedunculatum* as flores são solitárias com pedúnculos recurvados, e antopódio curto. O outro grupo de espécies, formado no clado B1, distinguiu-se do anterior por apresentar, principalmente, frutos tuberculados. Este inclui três espécies, das quais *R. richardianum* é considerada basal, e a única que apresenta folhas com ápice obtuso, margens translúcidas e flores reunidas em inflorescências. *R. nigro-ramosum* e *R. megapotamicum*, espécies muito próximas morfológicamente, agrupam-se, além da semelhança entre as folhas, pelo padrão da cutícula na parede externa do ovário, pouco comum entre as espécies de *Relbunium*, o qual é constituído por finas estrias orientadas em direção ao centro na células, no qual reúnem-se e formam uma protuberância, como uma papila, e pela disposição dos idioblastos no exocarpo do fruto, que o definem como tuberculado, os quais ocorrem isolados ou reunidos em até 10 células. Apesar da uniformidade morfológica dessas duas espécies, *R. nigro-ramosum* possui brácteas involucrais de tamanho desigual, ou seja, duas maiores e duas menores, tratando-se de um caso de convergência, em relação ao primeiro clado de B1, enquanto que em *R. megapotamicum* todas as quatro brácteas têm o mesmo tamanho.

O segundo grupo (B2) agrupa apenas duas espécies (*R. hirtum* e *R. ostenianum*), devido à presença de hábito ereto, flores sésseis, e gotículas de tanino na testa; porém estas se individualizam pelas diferenças existentes nas suas brácteas, em *R. hirtum* são quatro com igual tamanho, enquanto que em *R. ostenianum* pode variar entre duas a três. Além disso, *R. ostenianum* possui na parede externa do ovário o mesmo tipo de ornamentação da cutícula descrito para *R. nigro-ramosum* e *R. megapotamicum*.

As espécies que constituem o grupo B3 apresentam folhas com margem foliar não revoluta e tricomas longos. Este clado está segmentado em dois outros, cada um com duas espécies. Um deles, constituído por *R. humilioides* e *R. valantioides*, é sustentado por apresentar brácteas mais largas que longas que envolvem as flores e os frutos. Enquanto que o outro, formado por *R. humile* e *R. mazocarpum*, tem indivíduos com hábito prostrado, folhas membranáceas, apenas duas brácteas involucrais e longos antopódios; e estas duas espécies se diferenciam com relação à presença de frutos tuberculados em *R. mazocarpum*.

A Figura 50 mostra a árvore resultante da análise realizada com base em características morfológicas vegetativas e reprodutivas reunidas. Porém outras duas análises foram elaboradas com o objetivo de comprovar a inconsistência dos dados

vegetativos em oposto aos reprodutivos, ou seja, evidenciar que os dados vegetativos são insuficientes para diferenciar *Galium* e *Relbunium*, e suas espécies.

A partir das análises dos dados morfológicos vegetativos (Tabela 09 – caracteres de 1 a 44) foi produzida uma matriz com 44 caracteres (Tabela 10 – caracteres de 1 a 44) para a análise de parcimônia, destes 5 foram constantes, 8 variáveis, porém não-informativos filogeneticamente, e 31 foram filogeneticamente informativos. A análise pelo método de parcimônia produziu uma árvore com 268 passos, com índice de consistência (CI) de 0,45, e índice de retenção (RI) de 0,40. A árvore é mostrada na Figura 51.

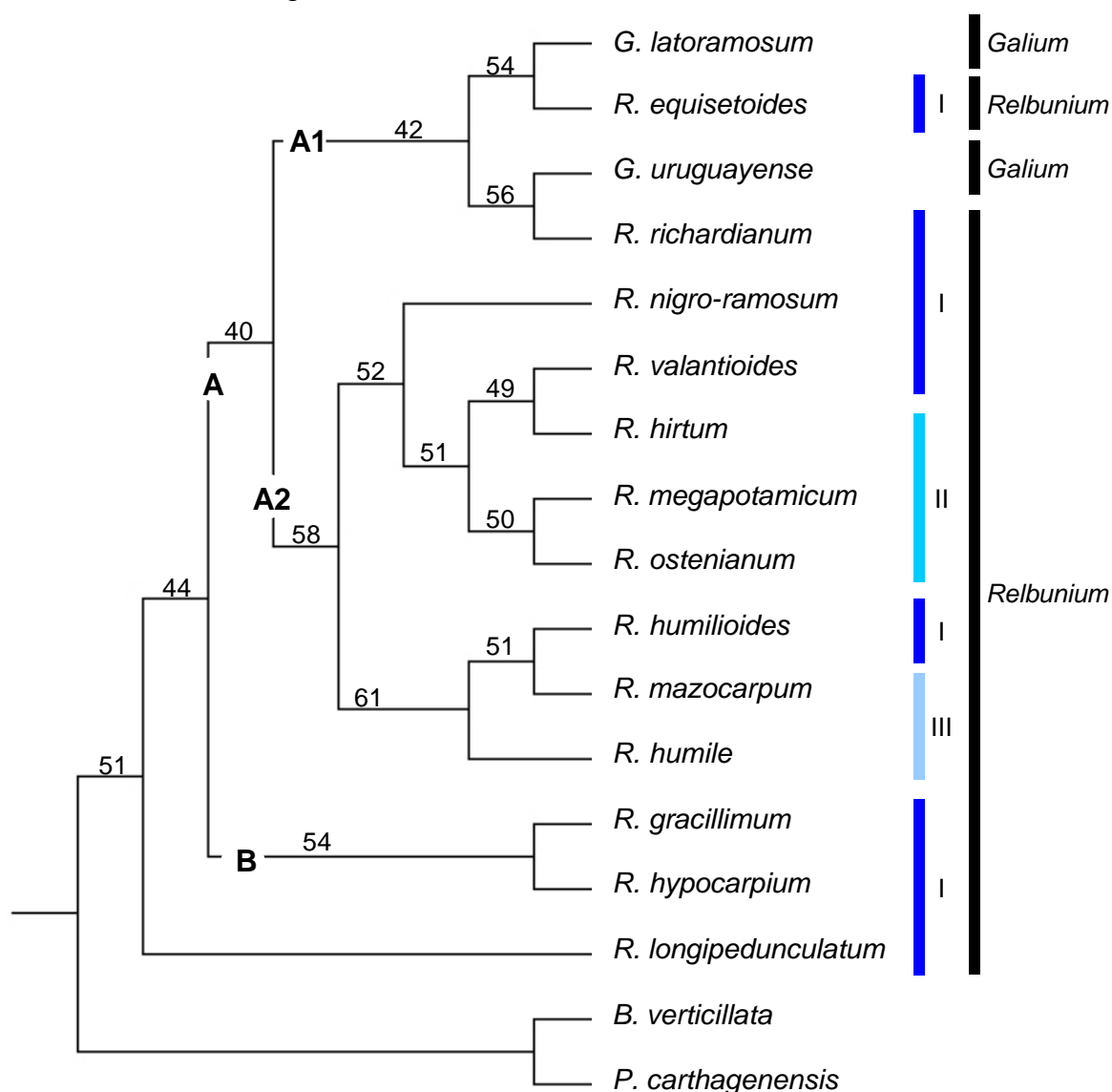


Figura 51. Árvore gerada a partir de dados vegetativos. Valores de Bootstrap (2000 replicações) indicados sobre os ramos. As barras coloridas indicam as seções do gênero *Relbunium* instituídas por Ehrendorfer (1955).

No cladograma gerado (Fig. 51) não houve a formação de um grupo exclusivo para as espécies de *Galium* e outro para *Relbunium*. Este cladograma apresenta *R. longipedunculatum* como o grupo irmão das demais espécies em questão, sendo a



espécie mais basal. Esta espécie possui em comum com as demais, hábito escandente, muitas ramificações na base, folha com ápice agudo, base séssil, margem ciliada e células secretoras presentes apenas no ápice foliar, distingue-se pela presença de pedúnculo floral recurvado. Observa-se na árvore (Fig. 51) um grande clado formado pelas demais espécies, que apresentam em comum a presença de margem revoluta. Neste percebe-se dois grupos, A e B.

O grupo A não possui espécies com nervuras quaternárias, e está constituído por dois outros grupos – A1 e A2. O grupo A1 é formado por quatro espécies, que se diferenciam das demais pela presença de poucas ramificações na base, folhas glabras e com margem translúcida. Este clado agrupa *G. latoramosum*, *R. equisetoides*, pois possuem caule e margem foliar com tricomas retrorsos, e *G. uruguayense* e *R. richardianum*, que possuem caule e margem foliar glabros. Estas espécies se diferenciam quanto à presença de três nervuras principais e ausência de margem translúcida em *G. latoramosum*; folhas muito pequenas em *R. equisetoides*; ausência de células secretoras em *G. uruguayense*; e ápice foliar obtuso em *R. richardianum*.

O grupo A2, o qual possui espécies com folhas pilosas, divide-se em dois outros cladros. O primeiro deles apresenta cinco espécies, que se agrupam por possuir folhas com três nervuras principais. A partir desse, *R. nigro-ramosum* aparece como espécie basal. As demais espécies apresentam poucas ramificações na base, ao contrário de *R. nigro-ramosum*, e novamente há a formação de dois outros grupos. Um deles, no qual está incluso *R. valantoides* e *R. hirtum*, possui folhas com nervuras quaternárias; e suas espécies se diferenciam pela ausência de células secretoras e margem foliar inteira em *R. valantoides*, e indivíduos eretos em *R. hirtum*. O outro agrupamento não apresenta espécies com nervuras quaternárias, e está constituído por *R. megapotamicum*, que possui folhas com três nervuras principais, e *R. ostenianum*, no qual as folhas são uninervadas. Ainda no clado A2, observa-se outro grupo constituído por três espécies - *R. humilioides*, *R. mazocarpum* e *R. humile*, este se sustenta pela presença de folhas com textura exclusivamente membranácea, hábito prostrado e margem foliar não revoluta. Neste clado, *R. humile* pode ser considerada a espécie mais basal, ou seja, grupo-irmão de *R. humilioides* e *R. mazocarpum*, pois apresenta ápice agudo e não acuminado como as demais espécies. Estas duas últimas espécies se diferenciam pela ausência de células secretoras em *R. mazocarpum*.

O grupo B distingue-se por possuir folhas com ápice mucronulado, e com nervuras quaternárias, e está constituído por *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*, que se

distinguem por *R. gracillimum* possuir folhas com textura membranácea, enquanto que em *R. hypocarpium* as folhas têm textura, principalmente cartáceas.

A partir das análises dos dados morfológicos reprodutivos (Tabela 09 – caracteres de 45 a 96) foi gerada uma matriz com 52 caracteres (Tabela 10 – caracteres de 45 a 96) para a análise de parcimônia. Destes, 6 foram variáveis, porém não-informativos filogeneticamente, e 46 foram filogeneticamente informativos. A análise pelo método de parcimônia produziu uma árvore com 262 passos, com índice de consistência (CI) de 0,47, e índice de retenção (RI) de 0,51. A árvore é ilustrada na Figura 52.

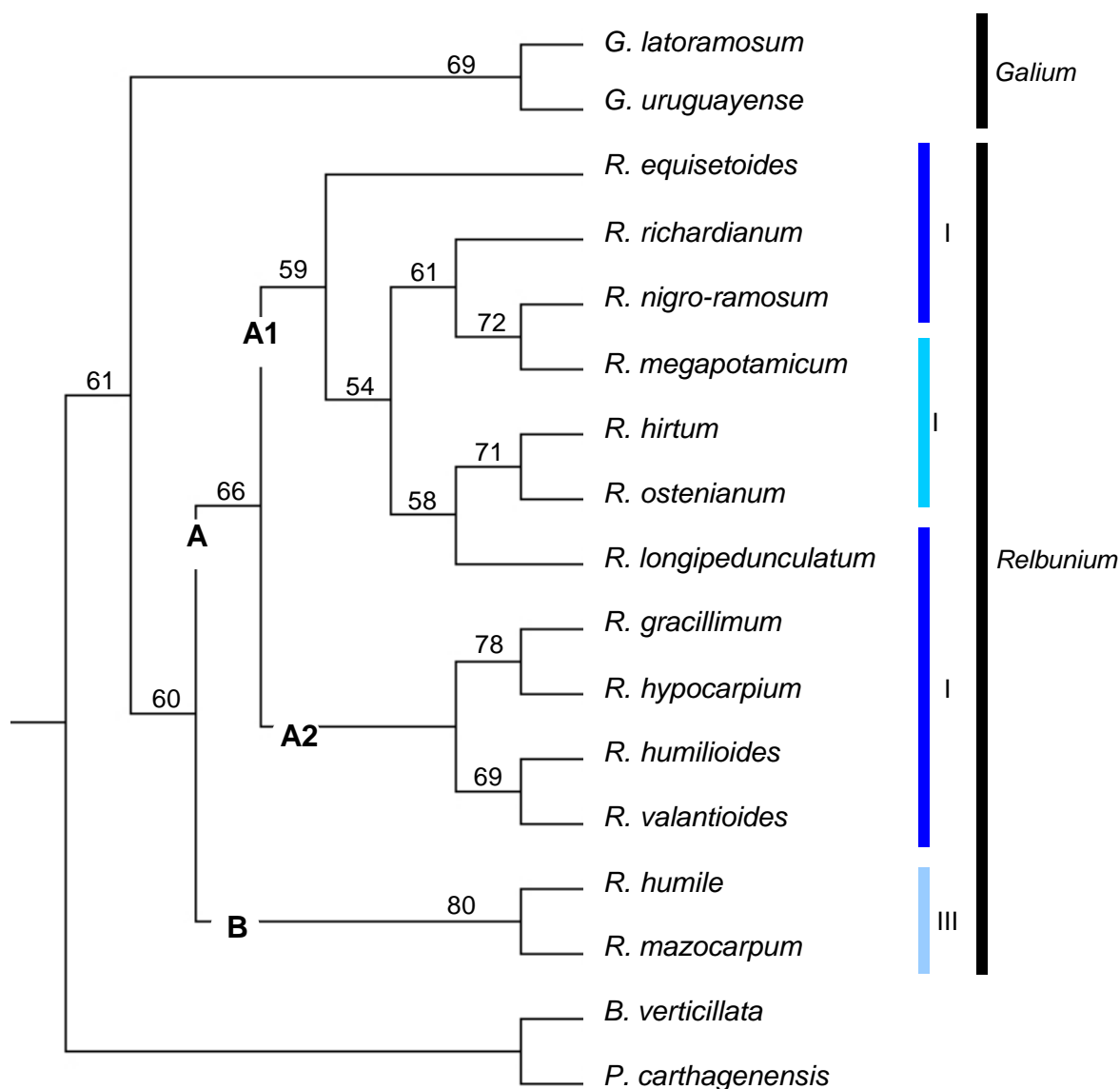


Figura 52. Árvore gerada a partir de dados exclusivamente reprodutivos. Valores de Bootstrap (2000 replicações) indicados sobre os ramos. As barras indicam as seções de *Relbunium*, definidas por Ehrendorfer (1955).

O cladograma produzido a partir de dados exclusivamente reprodutivos (Fig. 52) evidencia, assim como no cladograma que reúne todos os dados morfológicos, a

distinção das espécies de *Galium* e de *Relbunium*. Da mesma maneira, o ramo que inclui as espécies de *Galium* estabelece-se como grupo-irmão de *Relbunium*. Estes dois clados possuem em comum características como: tricomas glandulares na face adaxial da corola, frutos secos do tipo esquizocarpos, e com lacunas no pericarpo. E novamente a presença/ausência de brácteas separa os dois gêneros.

O clado que reúne todas as espécies de *Relbunium* é sustentado pela presença de antopódio imperceptível. Este clado é constituído por dois grandes grupos, A e B. A presença de quatro ou duas brácteas involucrais separa as espécies nos grupos A e B, respectivamente.

O clado A, por conseguinte, mostra-se constituído por dois grupos – A1 e A2. O clado A1, o qual inclui as espécies que apresentam antopódio imperceptível, tem como espécie basal *R. equisetoides*. Esta espécie diferencia-se das demais pela presença de face abaxial da corola glabra e fruto com exocarpo ornamentado com cutículas em pequenas saliências. O agrupamento formado pelas demais espécies A1 é sustentado por possuir exocarpo com cutícula estriada. Este clado formado por seis espécies mostra-se novamente ramificado em dois grupos. No primeiro deles são agrupadas três espécies - *R. richardianum*, *R. nigro-ramosum* e *R. megapotamicum*. Nos frutos, a presença de estrias cuticulares orientadas paralelamente em direção ao centro da célula epidérmica, no qual se observa uma saliência, e de idioblastos secretores do exocarpo ocorrendo isoladamente e reunidos em grupos, define *R. richardianum* como grupo-irmão das outras duas espécies, já que esta não apresenta o mesmo padrão de estriação e de disposição dos idioblastos secretores no exocarpo. As duas espécies agrupadas - *R. nigro-ramosum* e *R. megapotamicum* se distinguem pela presença de brácteas involucrais de tamanho desigual para a primeira espécie, enquanto que a segunda possui todas as brácteas com mesmo tamanho. O segundo grupo reuniu-se devido à presença de gotículas de tanino na testa, e também é constituído por três espécies – *R. hirtum*, *R. ostenianum* e *R. longipedunculatum*. *R. longipedunculatum* se diferencia das demais por apresentar flores pedunculadas e frutos com endocarpo contínuo, ou seja, o endocarpo permanece íntegro durante todo o desenvolvimento da semente. *R. hirtum* e *R. ostenianum* agrupam-se no mesmo clado por apresentar flores sésseis e endocarpo descontínuo, e diferenciam-se devido à presença de duas ou três brácteas em *R. ostenianum*, enquanto que *R. hirtum* possui quatro brácteas involucrais.

As espécies que constituem o clado A2 apresentam antopódio evidente, e estão organizadas em dois grupos. O primeiro formado por *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*, individualiza-se pela presença de frutos carnosos do tipo baga, enquanto que *R.*

*humilioides* e *R. valantioides* apresentam frutos secos e esquizocarpos. *R. gracillimum* diferencia-se de *R. hypocarpium* por possuir na face abaxial das pétalas, idioblastos secretores. *R. humilioides* separa-se de *R. valantioides* por apresentar na face abaxial da corola tricomas dispersos, mesocarpo com amplos espaços intercelulares e exocarpo com estrias curtas e sem padrão de orientação definido; enquanto que em *R. valantioides* os tricomas, na face abaxial da corola, restringem-se às margens, os espaços intercelulares no mesocarpo são reduzidos e pouco freqüentes, e com relação à cutícula do exocarpo, é organizada em longas estrias orientadas de forma paralela umas as outras.

O grupo B, constituído apenas por duas espécies - *R. humile* e *R. mazocarpum* atua como grupo-irmão das demais espécies de *Relbunium*, devido basicamente à presença de apenas duas brácteas involucrais e antopódio longo. E as duas espécies diferenciam-se entre si por *R. mazocarpum* apresentar fruto tuberculado, enquanto que em *R. humile* o exocarpo é piloso.

Tabela 09. Caracteres utilizados na análise fenotípica.

Caracteres	estados			
1. Subarbustos	(0) ausência	(1) presença		
2. Ervas	(0) ausência	(1) presença		
3. Hábito	(0) apoiante	(1) prostrado	(2) ereto	
4. Ramificações na base	(0) pouco ramificada	(1) muito ramificada		
5. Base lenhosa	(0) ausência	(1) presença		
6. Caule com formato	(0) quadrangular	(1) cilíndrico	(2) cilíndrico, quadrangular ramos jovens	
7. Pilosidade caulinar	(0) ausente	(1) pouco densa	(2) densa	(3) muito densa
8. Tricomas retrorsos no caule	(0) ausentes	(1) presentes		
9. Tricomas do caule	(0) ausentes	(1) curtos	(2) médios	(3) longos
10. Distância entrenós	(0) até 5 mm	(1) até 10 mm	(2) até 20 mm	(3) até 25 mm (4) mais 25 mm
11. Estípulas	(0) fimbriares	(1) foliares		
12. Área foliar	(0) leptófilas	(1) nanófilas	(2) micrófilas	(3) notófilas
13. Textura da folha	(0) membranácea	(1) cartácea		
14. Folha oblonga	(0) ausente	(1) estreitamente oblonga	(2) oblonga	(3) linear
15. Folha ovada	(0) ausente	(1) lanceolada (3:1)	(2) estreitamente ovada	
16. Folha elíptica	(0) ausente	(1) estreitamente elíptica	(2) elíptica	(3) orbiculada
17. Folha obovada	(0) ausente	(1) oblanceolada	(2) estreitamente oblanceolada a oblanceolada	
18. Base foliar	(0) peciolada	(1) séssil		
19. Base séssil	(0) ausente	(1) presente		
20. Ápice foliar	(0) obtuso	(1) acuminado	(2) agudo	(3) mucronulado (4) mucronado
21. Margem foliar	(0) não revoluta	(1) revoluta		
22. Margem ciliada	(0) ausente	(1) presente		
23. Margem - tricomas retrorsos	(0) ausente	(1) presente		
24. Margem - células papilosas	(0) ausentes	(1) presentes		
25. Margem translúcida	(0) ausente	(1) presente		
26. Folhas	(0) glabras	(1) pilosa face adaxial	(2) pilosa face abaxial	(3) pilosa ambas faces
27. Tricomas na face adaxial	(0) ausentes	(1) sem direção definida	(2) preferencialmente direcionados para o ápice	
28. Tricomas na face abaxial	(0) ausentes	(1) dispersos lâmina foliar	(2) sobre nervuras medianas	
29. Orientação dos tricomas na face abaxial	(0) ausentes	(1) sem direção definida	(2) em direção ao ápice	
30. Tricomas nas folhas	(0) ausentes	(1) curtos	(2) médios	(3) longos
31. Folhas – estômatos	(0) anfiestomáticas	(1) hipostomáticas		



continuação					
Caracteres	estados				
32. Células secretoras	(0) ausentes	(1) reunidas no ápice foliar	(2) dispersas na lâmina foliar	(3) dispersas na lâmina foliar e reunidas no ápice	
33. Nervuras principais	(0) uma	(1) três			
34. Padrão de venação	(0) não definido	(1) definido			
35. Nervura primária	(0) moderada	(1) robusta	(2) maciça		
36. Nervura primária retilínea	(0) nunca porção sinuosa	(1) porção sinuosa no ápice			
37. Profusão de elementos xilemáticos no ápice da folha	(0) ausente	(1) presente			
38. Arcos das nervuras secundárias	(0) incompletos	(1) completos	(2) incompletos e completos		
39. Nervuras secundárias	(0) ascendentes	(1) descendentes	(2) ascendentes e descendentes		
40. Nervuras terciárias	(0) ausentes	(1) arcos incompletos	(2) arcos completos	(3) arcos incompletos e completos	
41. Nervura marginal	(0) ausente	(1) incompleta	(2) completa		
42. Nervura quaternária	(0) ausentes	(1) presentes			
43. Aréolas	(0) ausentes	(1) presentes			
44. Hidatódio	(0) ausente	(1) sem participação da nervura secundária	(2) com participação da nervura secundária		
45. Indivíduos com flores	(0) bispóricas	(1) monospóricas			
46. Flores, agrupamento	(0) apenas solitárias	(1) apenas reunidas em inflorescências	(2) inflorescências e flores solitárias no mesmo indivíduo		
47. Morfologia da inflorescência	(0) ausente	(1) dicásio simples	(2) dicásio composto	(3) paniculada	(4) glomérulo
48. Flores com pedúnculo	(0) ausente	(1) ereto	(2) recurvado		
49. Pedúnculo	(0) ausente	(1) até 5 mm	(2) até 10 mm	(3) até 15 mm	(4) até 20mm
50. Número de brácteas	(0) ausentes	(1) duas brácteas	(2) duas a três brácteas	(3) quatro brácteas	
51. Tamanho das brácteas	(0) ausentes	(1) todas de mesmo tamanho	(2) duas maiores e duas menores		
52. Brácteas, proporção	(0) ausentes	(1) mais largas que longas	(2) mais longas que largas		
53. Brácteas	(0) ausentes	(1) não envolvendo flores e frutos	(2) envolvendo as flores e frutos		
54. Antopódio	(0) ausente	(1) imperceptível	(2) curto	(3) longo	
55. Cálice	(0) evidente	(1) reduzido	(2) ausente		
56. Corola do tipo forma	(0) hipocrateriforme	(1) campanulada	(2) infundibuliforme	(3) rotada	
57. Células epidérmicas da corola com cutícula	(0) saliências	(1) estrias			
58. Face abaxial da corola com tricomas simples	(0) ausentes	(1) nas margens	(2) dispersos no limbo		
59. Face adaxial da corola com tricomas	(0) simples	(1) glandulares			
60. Tricomas glandulares na corola	(0) ausentes	(1) dispersos no limbo	(2) nas margens e sobre a nervura central		

continuação

Caracteres	estados			
61. Tricomas glandulares orientados sobre as margens	(0) ausentes	(1) uma coluna	(2) duas a três colunas	(3) três a cinco colunas
62. Tricomas glandulares sobre a nervura central	(0) ausentes	(1) uma coluna	(2) duas a três colunas	
63. Corola com células grandes na face abaxial da corola	(0) ausentes	(1) presentes		
64. Mesofilo da corola	(0) duas a quatro camadas	(1) quatro a seis camadas	(2) mais que seis	
65. Mesofilo da corola com espaços intercelulares	(0) reduzidos	(1) abundantes		
66. Idioblastos com ráfides no mesofilo da corola	(0) junto a epiderme adaxial	(1) interior do mesofilo		
67. Células da epiderme externa do ovário com células de formato	(0) plano	(1) arredondado		
68. Células da epiderme do ovário com cutícula	(0) em saliências	(1) em estrias		
69. Estrias orientadas	(0) sem orientação definida	(1) paralelas ao longo maior dimensão das células	(2) em direção ao centro da célula - espinho	
70. Ovário	(0) glabro	(1) piloso		
71. Parede do ovário tuberculada	(0) ausente	(1) presente		
72. Parede do ovário com células papilosas	(0) ausentes	(1) presentes		
73. Antopódio nos frutos	(0) ausente	(1) idêntico às flores	(2) mais longo do que nas flores	
74. Fruto	(0) carnoso	(1) seco		
75. Fruto carnoso do tipo	(0) ausente	(1) baga	(2) drupa	
76. Frutos secos	(0) ausentes	(1) cápsula septicida	(2) esquizocarpo	
77. Pericarpo	(0) glabro	(1) piloso		
78. Fruto tuberculado	(0) ausente	(1) presente		
79. Células do exocarpo com divisões periclinais	(0) ausentes	(1) presentes		
80. Exocarpo maduro com células papilosas	(0) ausentes	(1) presentes		
81. Exocarpo com idioblastos	(0) ausentes	(1) com cutícula em saliências ou estrias curtas	(2) com cutícula em estrias longas e finas	
82. Idioblastos dos frutos	(0) ausentes	(1) apenas isolados	(2) isolados e em grupos	
83. Mesocarpo com células	(0) grandes, isodiamétricas	(1) alongdas		

continuação				
Caracteres	estados			
84. Camadas celulares no mesocarpo jovem	(0) três a cinco	(1) quatro a sete	(2) mais que sete	
85. Número de camadas no mesocarpo maduro	(0) duas a três	(1) três a seis	(2) seis a dez	(3) mais que dez
86. Mesocarpo com divisões periclinais	(0) ausentes	(1) presentes		
87. Tecido do mesocarpo	(0) células isodiamétricas	(1) aspecto de paliçada		
88. Mesocarpo com lacunas	(0) ausentes	(1) presentes		
89. Espaços intercelulares no mesocarpo	(0) pouco freqüentes	(1) muito freqüentes		
90. Mesocarpo com suculência	(0) ausente	(1) presente		
91. Endocarpo uniestratificado	(0) ausente	(1) presente		
92. Endocarpo	(0) descontínuo	(1) contínuo		
93. Endocarpo íntegro	(0) visível	(1) não visível		
94. Testa	(0) uma camada de células	(1) mais de uma camada de células		
95. Camada celular da testa	(0) íntegra	(1) com porções fragmentadas		
96. Testa com uma camada	(0) sem gotículas de tanino	(1) com gotículas de tanino		

Tabela 10. Matriz de dados fenotípicos das espécies de *Galium*, *Relbunium* e grupo externo.

Espécies	Caracteres																																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	
<i>G.latoramosum</i>	1	1	0	0	1	0	1	0	1	2	1	1	1	0	0	1	1	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3
<i>G.uruguayense</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	3	0	0	0	1	1	2	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>R.equisetoides</i>	0	1	0	0	1	0	1	1	1	2	1	0	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	
<i>R.richardianum</i>	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	
<i>R.gracillimum</i>	1	1	0	1	1	0	0	0	0	3	1	2	0	0	0	0	2	1	1	3	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	3	
<i>R.hypocarpium</i>	1	1	0	1	1	0	2	1	2	1	1	2	1	2	2	2	0	1	1	3	1	1	0	1	0	3	2	1	1	1	1	3	
<i>R.nigro-ramosum</i>	1	1	0	1	1	0	2	0	2	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1	2	1	1	0	0	0	3	2	1	2	2	1	3	
<i>R.humilioides</i>	0	1	1	1	1	0	2	0	2	1	1	1	0	0	2	3	0	1	1	1	0	1	0	0	0	3	1	1	1	3	1	1	
<i>R.valantioides</i>	1	1	0	0	1	0	2	0	3	2	1	2	1	0	2	2	0	1	1	2	0	1	0	1	0	3	1	2	1	3	1	0	
<i>R.hirtum</i>	1	1	2	0	1	0	3	0	3	1	1	2	1	0	1	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	3	2	1	1	3	1	3	
<i>R.longipedunculatum</i>	1	1	0	1	1	0	2	1	1	3	1	1	1	0	0	1	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
<i>R.megapotamicum</i>	0	1	0	0	1	0	2	1	1	2	1	1	1	2	2	0	0	1	1	2	1	1	1	1	0	3	1	2	1	1	1	1	
<i>R.ostenianum</i>	1	0	2	0	1	2	3	0	1	0	1	0	1	2	2	0	0	1	1	2	1	1	0	0	0	3	2	1	1	1	1	1	
<i>R.humile</i>	0	1	1	0	0	0	2	0	2	0	1	1	0	0	2	0	0	1	1	2	0	1	0	1	0	3	1	2	1	2	1	1	
<i>R.mazocarpum</i>	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	2	0	1	1	1	0	1	0	1	0	1	2	0	0	1	1	0	
<i>B.verticillata</i>	1	1	1	1	1	2	2	0	1	3	0	2	1	0	0	1	0	1	1	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
<i>P.carthagenensis</i>	0	0	2	0	1	1	0	0	0	4	0	3	1	0	0	2	0	0	0	4	0	0	0	1	0	2	0	2	1	1	1	0	

Espécies	Caracteres																																	
	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64		
<i>G.latoramosum</i>	1	1	1	0	1	2	2	3	1	0	0	1	1	2	1	1	1	0	0	0	0	0	2	3	0	0	1	2	3	2	0	0		
<i>G.uruguayense</i>	0	1	2	1	1	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	0	0	2	3	0	2	1	1	0	0	0	0			
<i>R.equisetoides</i>	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	1	3	2	2	1	1	2	3	0	0	1	2	2	1	0	0		
<i>R.richardianum</i>	0	1	2	0	1	1	2	3	0	0	0	2	0	2	1	1	1	3	1	2	1	1	2	3	0	0	1	2	2	1	0	1		
<i>R.gracillimum</i>	0	1	0	1	1	1	0	1	0	1	0	2	0	0	0	1	3	3	1	2	1	2	2	3	?	0	1	2	?	?	1	0		
<i>R.hypocarpium</i>	0	1	0	1	1	1	0	3	1	1	0	2	0	0	0	1	2	3	1	1	1	1	2	3	0	1	1	2	2	0	0			
<i>R.nigro-ramosum</i>	1	1	0	1	1	2	2	2	1	0	0	2	0	0	0	1	1	3	2	2	1	1	2	3	1	0	1	2	2	1	0	1		
<i>R.humilioides</i>	0	1	0	0	1	1	0	2	2	0	0	2	0	0	0	1	2	3	1	1	2	2	2	3	0	2	1	2	2	1	0	1		
<i>R.valantioides</i>	1	1	1	1	1	1	0	2	2	1	0	2	0	0	0	1	2	3	1	1	2	2	2	3	0	1	1	2	2	1	0	1		
<i>R.hirtum</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	0	1	0	2	0	0	0	0	0	3	1	2	1	1	2	3	1	2	1	2	1	1	0	1		
<i>R.longipedunculatum</i>	0	1	1	0	1	1	2	1	0	0	0	1	0	0	0	2	1	3	2	2	1	2	2	3	0	0	1	2	3	2	0	1		
<i>R.megapotamicum</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	0	0	0	2	0	0	0	1	1	3	1	2	1	1	2	3	0	0	1	2	2	1	0	1		
<i>R.ostenianum</i>	0	1	0	1	1	1	2	2	2	0	0	1	0	0	0	0	0	2	1	2	1	1	2	3	0	2	1	2	2	2	0	1		
<i>R.humile</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	1	2	1	3	2	3	0	1	1	2	2	1	0	0		
<i>R.mazocarpum</i>	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	2	1	1	1	2	1	3	2	3	0	1	1	2	2	1	0	0		
<i>B.verticillata</i>	0	1	1	0	0	1	0	2	2	1	1	0	0	1	3	0	0	3	1	2	1	0	0	2	?	2	0	0	0	0	0	2		
<i>P.carthagenensis</i>	0	1	1	1	0	1	0	2	2	1	1	0	0	1	2	1	4	1	1	2	1	0	1	1	?	2	0	0	0	0	0	2		

continuação

Espécies	Caracteres																																
	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	
<i>G.latoramosum</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	0	0	1	2	1	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0
<i>G.uruguayense</i>	0	0	0	1	1	0	1	0	0	1	0	2	0	1	0	0	1	1	1	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0	0	
<i>R.equisetoides</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	1	1	1	0	0	0		
<i>R.richardianum</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	0	2	0	1	0	1	1	1	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0		
<i>R.gracillimum</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0		
<i>R.hypocarpium</i>	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	1	0	0	1		
<i>R.nigro-ramosum</i>	0	0	1	1	2	0	1	0	1	1	0	2	0	1	0	0	2	2	1	1	1	0	0	1	1	0	1	1	1	0	0		
<i>R.humilioides</i>	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0		
<i>R.valantioides</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	0	2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	1	0	0	0		
<i>R.hirtum</i>	0	0	1	0	0	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	1		
<i>R.longipedunculatum</i>	0	0	1	1	1	0	0	1	1	1	0	2	0	0	0	1	0	0	1	0	2	0	0	1	0	0	1	1	0	0	1		
<i>R.megapotamicum</i>	0	0	0	1	2	0	1	1	1	1	0	2	0	1	0	1	2	2	1	0	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	0		
<i>R.ostenianum</i>	0	1	0	1	2	1	0	1	1	1	0	2	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	0	1	0	0	1	1	1	0	1		
<i>R.humile</i>	1	0	0	1	1	1	0	0	2	1	0	2	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0		
<i>R.mazocarpum</i>	1	0	0	1	1	0	1	0	2	1	0	2	0	1	0	0	2	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0		
<i>B.verticillata</i>	1	0	0	?	?	1	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1		
<i>P.carthagenensis</i>	1	0	0	?	?	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	0	0	0	1	0	1	0	1	0		



### III.4.2. Análise dos dados moleculares:

Foram analisados dois fragmentos de DNA, correspondendo aos espaçadores ITS (ITS1 + ITS2) do rRNA nuclear e ao espaçador intergênico *trnL-F* do genoma plastidial.

As seqüências de ITS apresentaram variação de comprimento, entre 577-612 pares de base (pb) para as espécies do gênero *Galium* analisadas, e de 610-656 pb para as de *Relbunium*. Foi avaliado um total de 745 caracteres, dos quais 413 foram constantes, 203 variáveis, sendo que 129 mostraram-se filogeneticamente informativos. A análise pelo método de parcimônia produziu 7366 árvores, das quais foi calculado um consenso estrito (Fig. 53) com 572 passos, com índice de consistência (CI) de 0,75, e índice de retenção (RI) de 0,43.

A Figura 53 mostra um grande clado formado por todas as espécies de *Relbunium*, incluindo *Galium uruguayense*, e como grupo irmão a esse está *G. aparine*. O clado formado pelas demais espécies, sustentado pelo valor 82 de *bootstrap*, subdivide-se em um clado que reúne cinco espécies de *Relbunium* e *G. uruguayense*, e o restante das espécies aparecem em uma politomia. O grupo sustentado com valor 60 de *bootstrap*, reuniu *R. nigro-ramosum*, *R. megapotamicum*, *R. hirtum*, *R. ostenianum*, *R. humile*, *R. mazocarpum* e *G. uruguayense*. Este clado é constituído por dois pequenos grupos: um deles, com valor de *bootstrap* 57, reúne quatro espécies, nesse grupo *R. hirtum* e *R. ostenianum* encontram-se fortemente relacionadas, cuja relação apresenta o suporte com valor 97 de *bootstrap*. Porém neste clado A, outras duas espécies apresentam relações filogenéticas ambíguas - *R. nigro-ramosum* e *R. megapotamicum*. O segundo pequeno clado, sustentado com valor 66 de *bootstrap*, é constituído por *R. humile*, *R. mazocarpum* e *G. uruguayense*. Neste clado observa-se a estreita relação de *R. humile* e *R. mazocarpum*, fortemente sustentada com valor 100 de *bootstrap*. A este grupo une-se *G. uruguayense* como grupo irmão.

As seqüências correspondentes ao espaçador *trnL-F* também apresentaram variação de comprimento, sendo esta de 400 a 432 pb. Foram analisados 480 caracteres, dos quais 324 foram constantes, 137 variáveis porém não-informativos filogeneticamente, e apenas 19 foram informativos filogeneticamente. A análise pelo método de parcimônia produziu 8452 árvores, das quais foi calculado um consenso estrito (Fig. 54) com 478 passos, índice de consistência (CI) de 0,75 e índice de retenção (RI) de 0,62. A pequena quantidade de caracteres informativos proporcionou

a formação de uma árvore que não acrescentasse muitas informações com relação ao grupo em questão. A árvore apresenta, quase que em sua totalidade, uma politomia. Contudo, apenas duas espécies formaram um clado – *R. humile* e *G. uruguayense*, com valor de bootstrap 60.

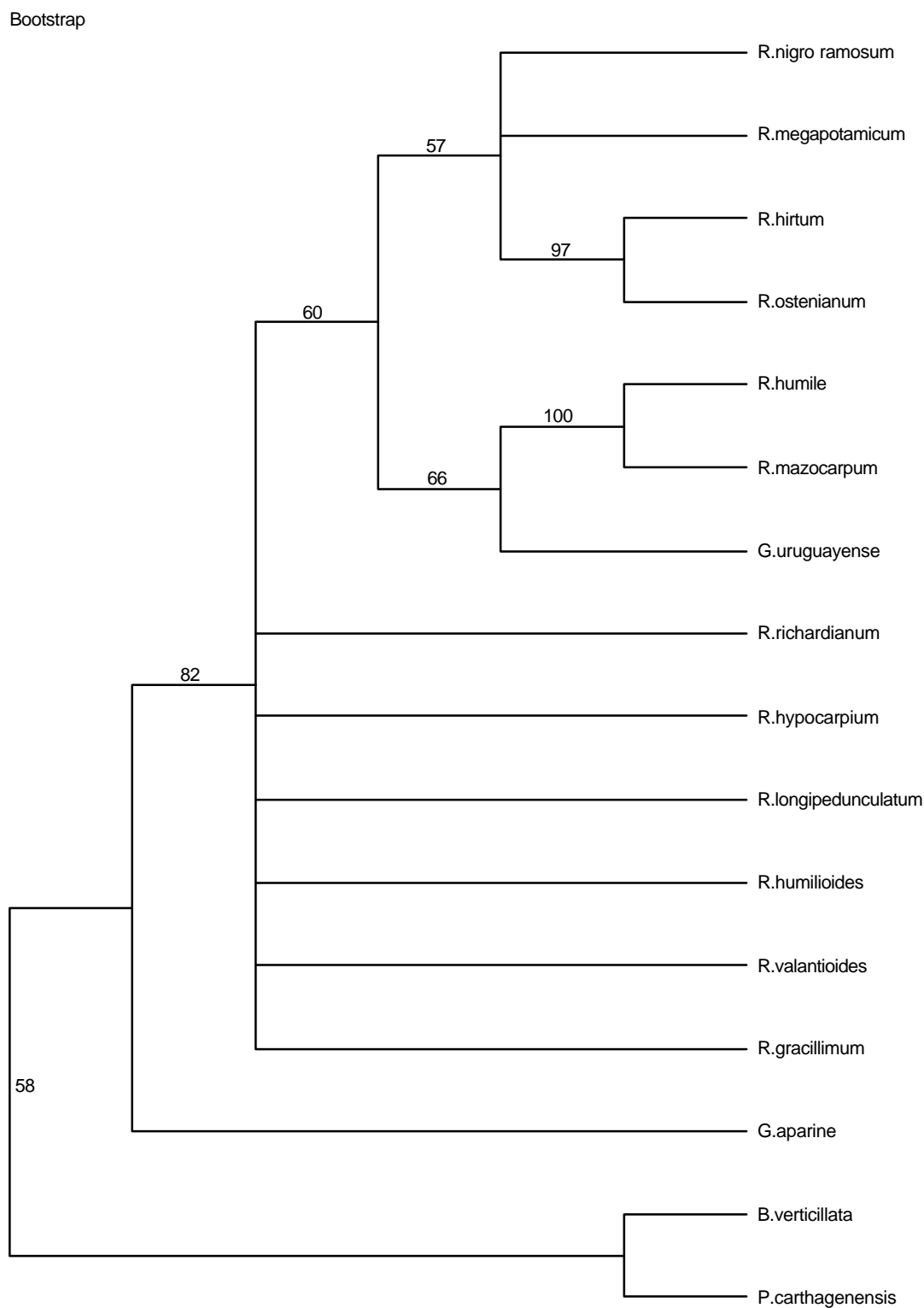


Fig. 53. Consenso estrito calculado a partir da análise de seqüências de ITS. Grupo externo constituído por *Borreria verticillata* e *Psychotria carthagenensis*. Valores de bootstrap (1000 replicações) indicados sobre os ramos.

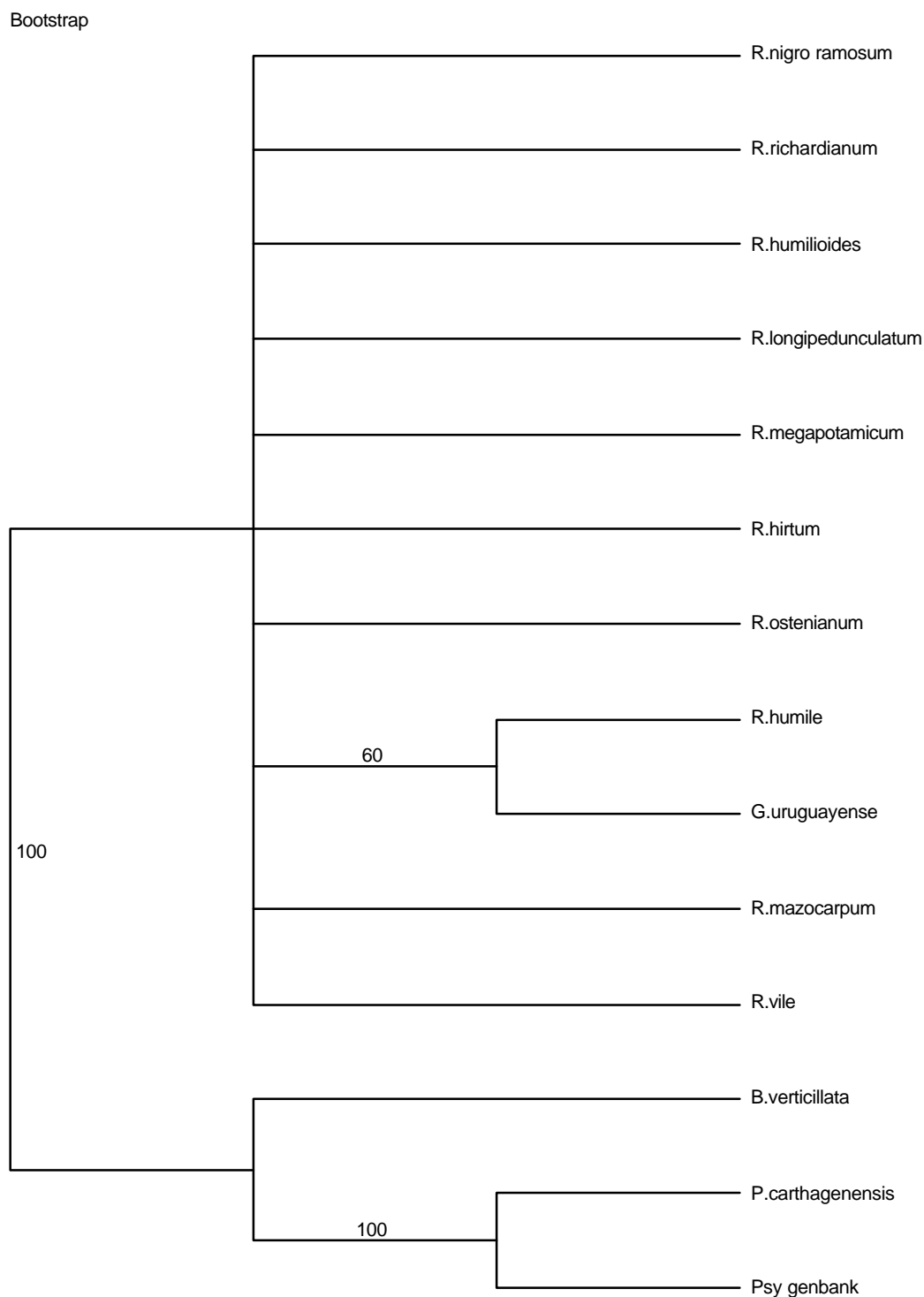


Fig. 54. Árvore consenso estrito a partir da análise de seqüências de *trnL-F*. Grupo externo constituído por *B. verticillata* e *P. carthagenensis*. Valores de bootstrap (1000 replicações) indicados sobre os ramos.

A baixa resolução das árvores geradas a partir dos caracteres de *trnL-F*, não propiciou, quando combinado ao ITS, grandes diferenças quando comparada à árvore obtida exclusivamente com o ITS. Nessa análise foram observados 1230 caracteres, dos quais 742 constantes, 339 não-informativos filogeneticamente, e 149 filogeneticamente informativos. A análise pelo método de parcimônia produziu 7944

árvores, das quais foi calculado um consenso estrito (Fig. 55) com 849 passos. Como já mencionado, a árvore gerada pela combinação dos dois fragmentos (ITS e *trnL-F*) assemelha-se muito à árvore gerada a partir da matriz de ITS, porém, ao invés de dois cladogramas, observa-se a formação de apenas um, sendo *G. aparine* posicionado na base desse.

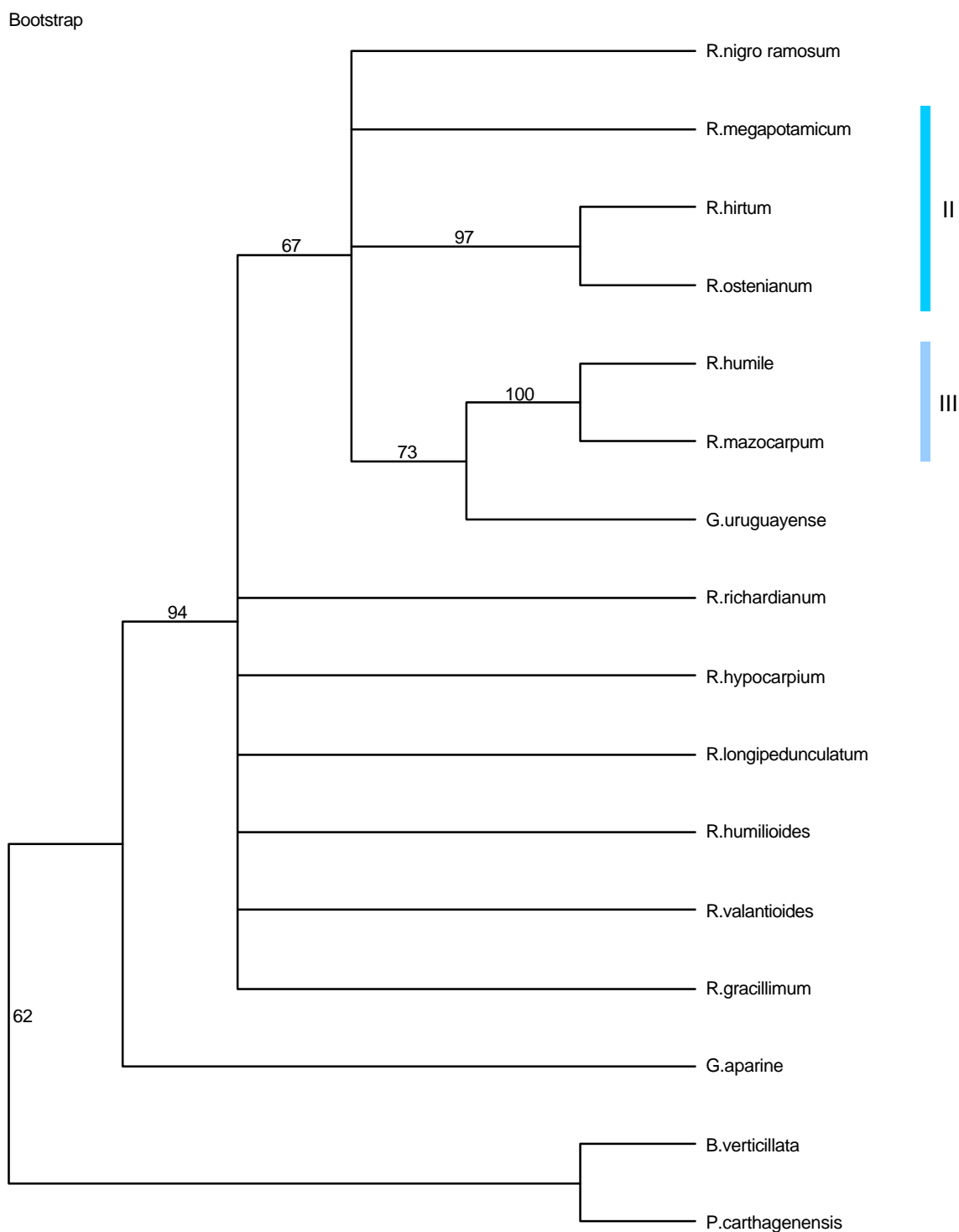


Fig. 55. Árvore consenso estrito calculada a partir da análise de seqüências de ITS e *trnL-F* combinados. Grupo externo constituído por *B. verticillata* e *P. carthagenensis*. Valores de bootstrap (1000 replicações) indicados sobre os ramos. As barras coloridas indicam duas das três seções criadas para o gênero *Relbunium* (Ehrendorfer 1955).

O clado que agrupa a totalidade das espécies de *Relbunium* analisadas e igualmente *G. uruguayense*, mostra que sete espécies relacionam-se entre si em um grupo sustentado com o valor 67 de Bootstrap e as demais encontram-se politomizadas na árvore consenso. Nesse grupo, observa-se a forte relação entre *R. humile*, *R. mazocarpum* e *G. uruguayense*, sendo esse grupo sustentado com o valor 73 de Bootstrap, observa-se que a relação entre *R. humile*, *R. mazocarpum* é extremamente robusta (valor 100 de Bootstrap). O outro grupo observado reúne *R. hirtum* e *R. ostenianum* igualmente bem sustentado (97).



### III.4.3. Análises combinada dos dados morfológicos e moleculares:

Além das árvores geradas a partir dos dados morfológicos e moleculares em separado, foram geradas árvores que reúnem os dois tipos de caracteres. Para tanto, foram analisados 1326 caracteres, dos quais 744 foram constantes, 354 variáveis porém não-informativos filogeneticamente, e 228 variáveis e filogeneticamente informativos. A análise de parcimônia produziu 5199 árvores, das quais foi calculado um consenso estrito (Fig. 56) com 975 passos, índice de consistência (CI) de 0,72 e índice de retenção (RI) de 0,43. A partir desses dados foram geradas duas análises distintas, na primeira delas (Fig. 56), assim como em todas as outras análises realizadas, todos os caracteres tiveram o mesmo peso. Enquanto que na segunda análise (Fig. 57) foi estabelecido um peso distinto para apenas um caráter. O caráter escolhido foi aquele que nas análises morfológicas mostrou-se significativo para separar as espécies de *Galium* das de *Relbunium* – ausência ou presença de brácteas involucrais (caráter 50 da matriz morfológica).

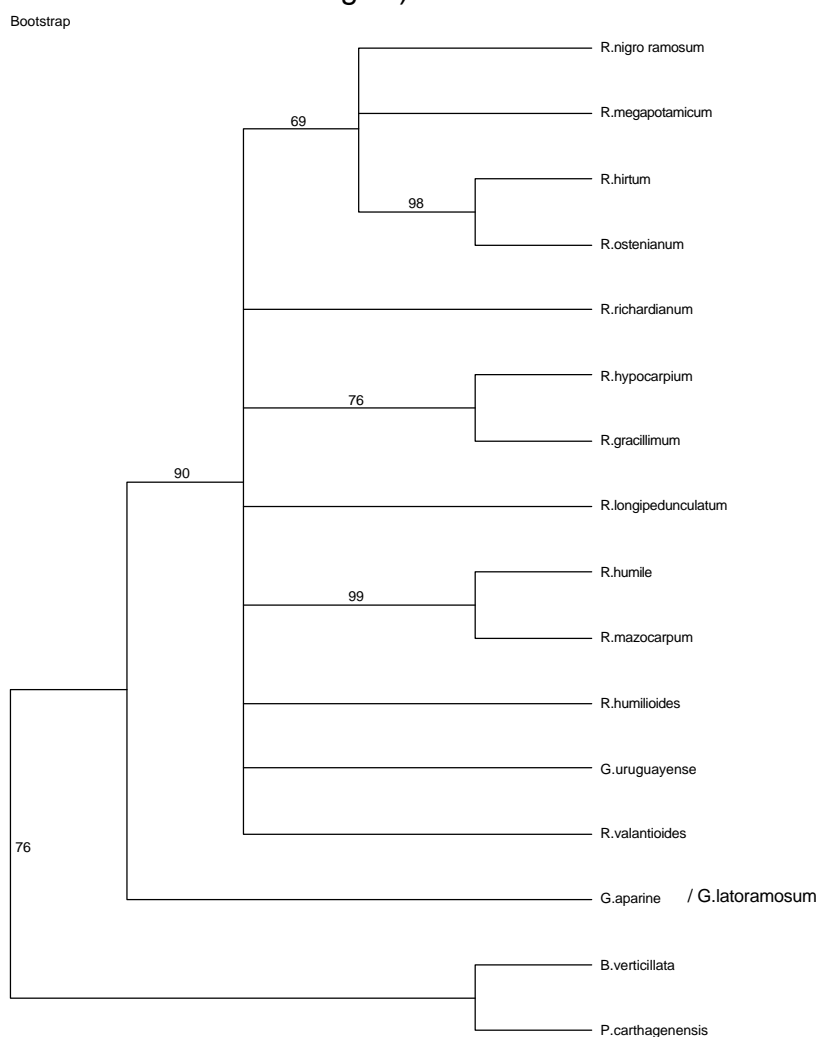


Figura 56. Árvores consenso estrito calculada a partir das análises de dados morfológicos e moleculares, seqüências de ITS e *trnL-F* combinados. Valores de bootstrap (1000 replicações) indicados sobre os ramos. Análise com caracteres apresentando pesos iguais.

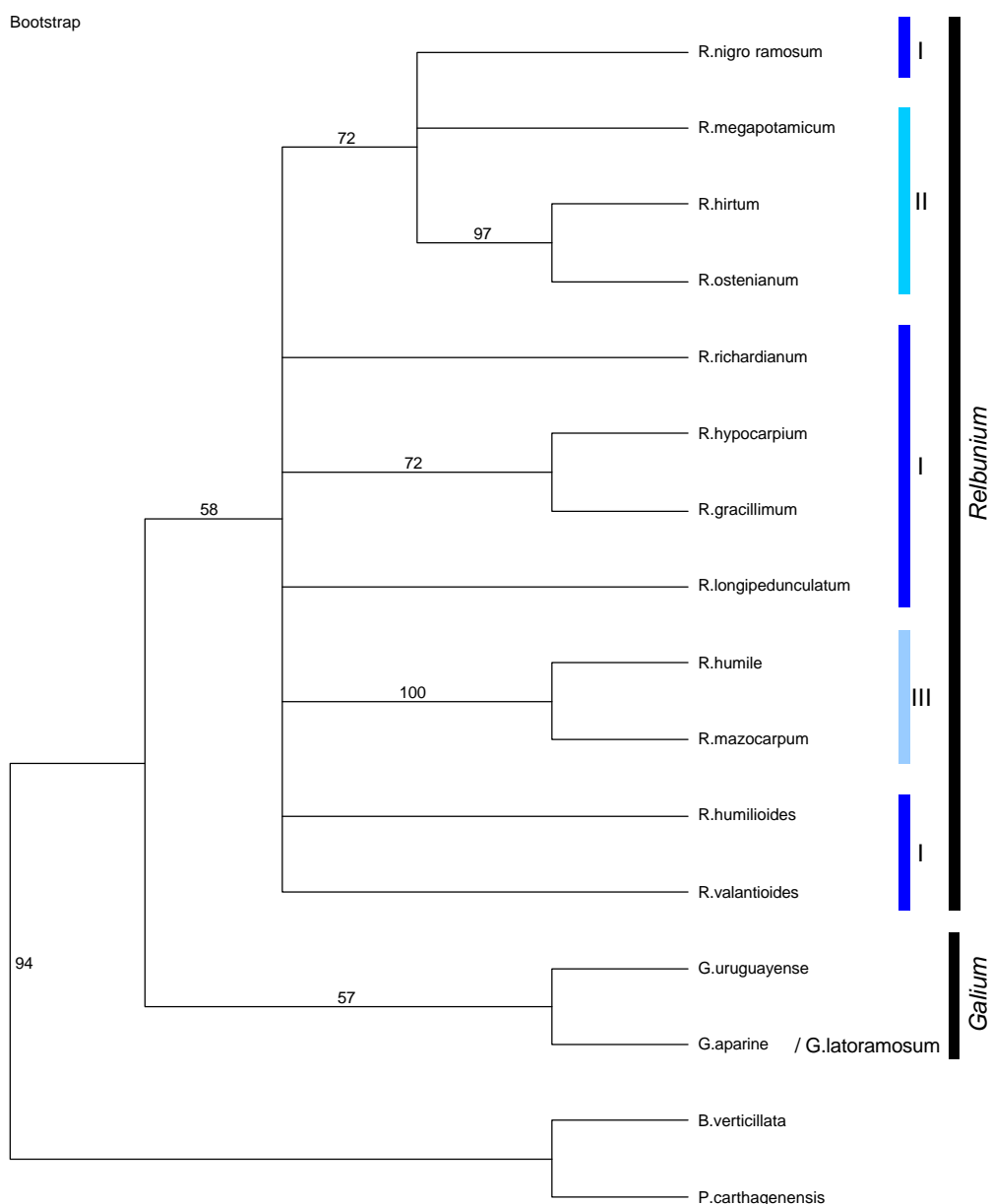


Figura 57. Árvores consenso estrito calculada a partir das análises de dados morfológicos e de moleculares, seqüências de ITS e *trnL-F* combinados. Valores de bootstrap (1000 replicações) indicados sobre os ramos. Análise com caracteres apresentando pesos distintos. As barras coloridas indicam as seções segundo Ehrendorfer (1955).

Conforme o esperado, quando comparamos os caracteres moleculares analisados em comparação aos caracteres morfológicos, as árvores geradas apresentam uma menor resolução ao confrontarmos com aquelas obtidas exclusivamente por características morfológicas, pois as árvores obtidas a partir dos dados moleculares, evidenciaram, em sua maioria, muitas politomias.

Na primeira árvore (Fig. 56) da análise combinada, na qual todos os caracteres têm pesos iguais, *G. aparine* / *G. latoramosum*, como em todas as outras análises realizadas surge como grupo irmão das demais espécies. O único grande clado

formado reúne três pequenos clados e algumas politomias. O primeiro clado mostra-se muito semelhante ao clado formado na análise exclusiva para ITS, pois reúne *R. nigro-ramosum*, *R. megapomicum*, *R. hirtum* e *R. ostenianum*; as únicas diferenças encontradas são com relação aos valores de bootstrap, que em ITS é de 57 e na combinada é de 69, e de 97 para 98 para o clado que aproxima *R. hirtum* e *R. ostenianum*. O segundo e o terceiro clados confirmam as relações sugeridas pela análise morfológica entre *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*, e *R. humile* e *R. mazocarpum*, com valores de bootstrap de 76 e 99, respectivamente.

A segunda árvore (57), a qual tem peso diferenciado para o caráter morfológico presença/ausência de brácteas, manteve-se muito semelhante à primeira, com exceção da posição de *G. uruguayense* que antes fazia parte do grande clado que reunia as espécies de *Relbunium*, e que agora faz parte do grupo irmão juntamente com *G. aparine*. Além disso, os valores de bootstrap também sofreram algumas alterações. Essa segunda árvore foi gerada no intuito de evidenciar a importância da ausência ou presença das brácteas na filogenia dos gêneros.

## IV - DISCUSSÃO

A partir de 1949, com o trabalho de Ehrendorfer, os gêneros *Galium* e *Relbunium* vêm recebendo maior atenção dos morfologistas e taxonomistas. Contudo a delimitação desses dois gêneros, e de suas espécies, é ainda discutida. A morfologia desses táxons é muito semelhante, e as características morfológicas utilizadas para separá-los são, em grande parte, muito plásticas, variando de acordo com o ambiente (Puff 1975).

O gênero *Galium* distingue-se dos demais gêneros da família Rubiaceae por apresentar características como: indivíduos herbáceos a subarborescentes, caule quadrangular, folhas com textura cartácea a membranácea, de margens revolutas ou não (Dempster & Ehrendorfer 1965), nó com duas folhas opostas e duas ou mais estípulas foliares (Dempster 1982), tricomas diminutos, retróscios, mais ou menos aculeados no caule e nas folhas, e tricomas uncinados nos frutos (Dempster 1981). Com relação ao gênero *Relbunium*, esses caracteres vegetativos citados são comuns, sendo necessária a utilização de dados a partir dos órgãos reprodutivos, como por exemplo, a presença de brácteas involucrais e flores séssis (Schumann 1891, Ehrendorfer 1955, Dempster 1978).

Os resultados direcionados à morfologia das porções vegetativas das espécies de *Galium* e *Relbunium*, aqui estudadas, não contribuíram para sua distinção, ou seja, há uma uniformidade nos caracteres da morfologia vegetativa das espécies. A partir das análises cladísticas com base em caracteres morfológicos vegetativos (Fig. 50 e 51), observamos que os dois gêneros analisados são semelhantes em relação ao hábito, pilosidade caulinar, número de folhas e estípulas por nó, ápice e base foliar, distribuição das células secretoras na lâmina foliar e padrão de nervação. Porém, algumas características foliares revelam-se úteis para auxiliar na separação de táxons

infragenéricos, como por exemplo: forma, pilosidade, textura, ápice, base, posição dos estômatos e margem das folhas.

A forma da lâmina foliar mais freqüente entre as espécies de Rubiaceae é a aproximadamente elíptica (Robbrecht 1988), como nas espécies de *Joosia* (Andersson 1997) e de *Ernodea* (Negron-Ortiz & Hickey 1996). Contudo, as espécies da tribo Rubieae apresentam folhas de lineares a lanceoladas (Rutishauser 1999). Em *Relbunium* percebe-se uma ampla variação com relação ao formato foliar, que varia de oblongo, elíptico, ovado a obovado, ou seja, são registradas para o gênero todas as formas básicas de folhas descritas por Hickey (1974). Além disso, em algumas espécies, são encontradas de duas a três formas distintas de folhas, como observado em *R. hypocarpium* e *R. longipedunculatum*. Porém algumas espécies do gênero, além de apresentarem apenas um tipo de folha, esta se mostra exclusiva ao respectivo táxon, como em *R. richardianum*, *R. gracillimum* e *R. humilioides*, que possuem folhas oblongo-lineares, obovadas e elíptico-orbiculares, respectivamente, evidenciando autapomorfias.

Com relação ao ápice foliar, em Rubiaceae, o tipo agudo é de ocorrência mais freqüente (Robbrecht 1988), e o mesmo se repete para as espécies de *Galium* e *Relbunium*. Entretanto, repetindo as observações para o formato das folhas, autapomorfias também são reconhecidas em *R. richardianum* e *R. humilioides*, que apresentam ápice obtuso e acuminado, respectivamente. Já em *R. gracillimum* e *R. hypocarpium* o ápice foliar é do tipo mucronulado, caracterizando, para esses táxons, uma sinapomorfia (Fig. 50 e 51).

Dentre as espécies analisadas, apenas as folhas de *G. uruguayense*, *R. richardianum* e *R. equisetoides* apresentam margens translúcidas, pela presença de cordões de tecido colenquimático. No cladograma construído a partir de caracteres vegetativos observamos a formação de um clado – A1 (Fig. 51), constituído por *G. latoramosum*, *R. equisetoides*, *G. uruguayense* e *R. richardianum*, o qual agrupa as espécies que possuem as margens translúcidas. Com base nessa observação podemos inferir que a presença de margem translúcida é uma sinapomorfia comum às espécies que o constituem, à exceção de *G. latoramosum*, que não apresenta essa característica, estabelecendo então, um caso de reversão. Porém, quando analisamos a árvore construída a partir de dados combinados (vegetativos e reprodutivos) (Fig. 50), não observamos a formação de um clado que agrupa as espécies que possuem esse caráter, mas sim o surgimento independente desse caráter em três eventos distintos.



De acordo com Esau (1976), o colênquima pode se diferenciar ao longo do bordo foliar, e tem como função auxiliar na sustentação do órgão, acompanhando o crescimento da lâmina foliar, devido à maleabilidade das paredes de suas células. Bressan (1997) ao descrever a morfologia das folhas de espécies de *Relbunium*, não menciona a presença das margens translúcidas e de cordões de tecido colenquimático. Essa diferenciação no mesófilo das margens das folhas e estípulas foi percebida por Dempster (1973b, 1982), no caso de *G. aschenbornii* e *R. richardianum*, não havendo registros para outras espécies da tribo Rubieae. Vieira *et al.* (1992) descreve a presença de colênquima para o bordo foliar de *Psychotria nuda* – tribo Psychotrieae, sem evidenciar o aspecto translúcido das margens das folhas a olho nu. Dempster (1973b) sugere que as células que constituem a margem das folhas de algumas espécies de *Galium* contêm células com incrustações de calose em suas paredes. A presença de calose nessa região da folha não foi observada nos indivíduos aqui analisados e, além disso, não há registros na literatura da ocorrência deste tipo de carboidrato em células do colênquima.

Metcalf & Chalk (1979) descreveram para as Rubiaceae estômatos do tipo paracítico, com duas a quatro células subsidiárias. Accorsi (1949), ao analisar 601 espécies de Rubiaceae, não registra estômatos com mais de duas células subsidiárias para espécies de *Galium* e *Relbunium*, diferindo do observado em *R. nigro-ramosum*, *R. humilioides* e *R. megapotamicum*. Accorsi (1949) e Robbrecht (1988) constataram que a maioria das folhas das espécies de Rubiaceae são hipoestomáticas, como confirmado para a tribo Knoxieae (Puff & Robbrecht 1989), Psychotrieae (Piesschaert *et al.* 2001), gênero *Rondeletia* (Kocsis *et al.* 2004), entre outros. Apesar da uniformidade na morfologia dos estômatos, a presença destes em apenas uma ou nas duas faces da lâmina foliar, auxilia na separação das espécies de *Relbunium*. Entretanto, em *R. equisetoides* e *R. richardianum* as folhas apresentam-se anfiestomáticas, caracterizando um aparecimento independente desta característica nas duas espécies (Fig. 50 e 51), provavelmente como adaptação ao ambiente ensolarado das mesmas.

Os idioblastos secretores são células que diferem consideravelmente das demais células epidérmicas, e encontram-se em todas as partes da planta, tanto em órgãos vegetativos como reprodutivos. Tais células são consideradas isodiamétricas ou alongadas, com conteúdo citoplasmático diverso: resinas, óleos, taninos, mucilagem, etc. (Esau 1976). Na família Rubiaceae, as primeiras menções dessas células foram para espécies de *Rubia*, *Anthospermum* e *Nenax* (Solleder 1899). Holm (1907) ao

perceber a presença desses idioblastos em *Galium pilosum*, *G. circaezans* e *G. latifolium*, os descreveram como grandes células resiníferas ou secretoras, presentes na face abaxial das folhas. As células ou idioblastos secretores estão presentes na porção apical, ou também dispersas na lâmina foliar da face abaxial das folhas e estípulas das espécies aqui estudadas, com exceção de *G. uruguayense*, *R. valantioides* e *R. mazocarpum*. A presença desses idioblastos nas espécies da tribo Rubieae pode ser considerada uma sinapomorfia nesse grupo. A ausência dessas células em algumas espécies – *Galium uruguayense*, *Relbunium valantioides* e *R. mazocarpum*, caracteriza retorno ao estado plesiomórfico, ou seja, define um caso de reversão.

Apesar da grande variação no número das células secretoras presentes na face abaxial das folhas, esta não foi considerada um caráter informativo para a taxonomia do grupo; somente dados relativos ao posicionamento dessas células na lâmina foliar mostraram-se úteis. Essa constatação diverge das observações de Dempster (1990), que ao transferir as espécies de *Relbunium* para *Galium*, destaca que essa distribuição não é caráter informativo para taxonomia do grupo, contudo auxilia na distinção de espécies. Porém, a presença e distribuição dos idioblastos secretores foram utilizadas a fim de auxiliar na taxonomia de *Galium* (Dempster & Ehrendorfer 1965, Dempster & Stebbins 1971, Dempster 1978) e *Relbunium* (Porto & Mariath 1975, Mariath 1979).

De acordo com Dempster & Stebbins (1971), no gênero *Galium* as células secretoras estão presentes apenas em espécies que possuem duas folhas e duas estípulas, e ocorrem na Europa ou América do Norte. Nicolas (1929) as identificou em *Galium boreale*, *G. cruciata*, *G. hirsutum*, *G. pedemontanum*, *G. rotundifolium*, *G. rubioides*, *G. vernum*, *Rubia indecora*, *Relbunium valantioides*, *R. relbum*; Accorsi (1949) em *Hilia parasitica*, *Relbunium ovale*, *R. buxifolium* e *R. hirtum*; e Vieira (1986) em *Diodia radula*.

Esses idioblastos secretores, de acordo com Nicolas (1929), têm função desconhecida. Dempster (1968) sugere que estas células estão diretamente relacionadas à curvatura do ápice das folhas de *G. serpenticum*, e atuam contra o frio. Em 1978, Dempster indica que além da proteção contra o frio, as células secretoras têm a função de proteger os tecidos da folha contra altas taxas de evaporação e herbivoria. Através de testes histoquímicos confirmou-se a presença de substâncias lipídicas nos idioblastos secretores. Esta constatação mostra-se de acordo com as observações de Nicolas (1929), que afirma que a substância encontrada nas células secretoras tem natureza lipídica, e enquadra-se nas fitosterinas; enquanto que Metcalfe

& Chalk (1979) afirmaram que o conteúdo desses idioblastos é não-específico. Vieira *et al.* (2001), analisando a composição química presente nas cavidades secretoras de *Rustia formosa*, reativas ao sudan III, citam que 75 diferentes componentes de terpenos foram detectados através de estudos cromatográficos. A fitosterina, mencionada por Nicolas (1929) enquadra-se na classe dos terpenos, que é a maior família de produtos naturais entre a angiospermas, com cerca de 22.000 compostos descritos (Connolly & Hill 1991). Os terpenos exercem diversas funções nas plantas, atuando como hormônios – giberilinas e ácido abscísico, pigmentos fotossintéticos - carotenóides, carregadores de elétrons - plastoquinonas (McGarvey & Croteau 1995). De acordo com esses autores as fitosterinas são o principal constituinte de componentes estruturais de membranas, e, segundo Dey & Harborne (1997), são substâncias importantes para o crescimento vegetativo para produção de novas membranas por divisão celular e como fator de estímulo específico.

Em contraste com muitos outros grupos de Euasterids I (*sensu* APG 2003), em Rubiaceae os tricomas têm estrutura simples, e apresentam pouca diversidade morfológica; mostram-se unicelulares, unisseriados e não-ramificados (Robbrecht 1988), como observado nas espécies aqui analisadas. Verdcourt (1958) ao examinar tricomas de muitas espécies de Rubiaceae, e sugerir que esse caráter é muito subjetivo para separar táxons, separou os tricomas em dois grupos – indumento interno e indumento externo. Os tricomas do indumento interno são necessariamente unicelulares com paredes delgadas. O indumento externo é mais variável, e nesse grupo, Verdcourt (1958) reconhece dois tipos de tricomas: articulados e cilíndricos, que correspondem a tricomas pluricelulares e unicelulares, respectivamente, como descritos por Robbrecht (1988). Para Robbrecht (1988) os tricomas unicelulares podem ser longos e cilíndricos, curtos com paredes espessas, curtos com paredes delgadas, ou em forma de “T”. Nos grupos em estudo os tricomas, quando presentes, tanto no caule como nas folhas, mostraram-se sempre unicelulares, longos ou curtos, e com paredes espessas. O indumento externo de um táxon particular em Rubiaceae é considerado um caráter uniforme, ou seja, em todas as partes da planta não há variações com relação a sua caracterização, diferindo apenas com relação ao tamanho do tricoma (Robbrecht 1988). O mesmo foi observado para as espécies de *Galium* e *Relbunium* analisadas, porém, variações com relação à densidade de tricomas foi observada. Em muitas espécies de Rubiaceae, as paredes dos tricomas possuem incrustações de sílica, mostrando-se birrefringentes sob a microscopia de luz polarizada (Uphof 1962), não sendo observado em *G. latoramosum*, *R. hypocarpium*,

*R. humilioides*, *R. valantoides*, *R. hirtum*, *R. longipedunculatum*, *R. humile* e *R. mazocarpum*, apesar da polarização de suas paredes.

Os tricomas dispersos na lâmina foliar de *R. hypocarpium*, *R. nigro-ramosum* e *R. hirtum*, orientam-se, preferencialmente, em direção ao ápice da folha, isto é, têm orientação acroscópica (Uphof 1962). Esse tipo de orientação já foi descrita para espécies de *Galium* (Dempster 1973c, 1978, 1982) e de *Relbunium* (Mariath 1979). Além dos tricomas dispersos na lâmina foliar, observamos, no bordo da folha de *G. uruguayense*, *R. richardianum*, *R. hypocarpium*, *R. megapotamicum*, *R. humile* e *R. mazocarpum* a presença de tricomas com protuberâncias conspícuas, denominados tricomas papilosos (Uphof 1962), ou papilas (Metcalf & Chalk 1979); e de tricomas retrorsos em *G. latoramosum*, *R. equisetoides*, *R. gracillimum* e *R. longipedunculatum*. Os tricomas retrorsos orientam-se em direção à base do órgão em que estão inseridos, ou seja, tem orientação basiscópica (Uphof 1962), e possuem formato de gancho. Tricomas com orientação basiscópica e em forma de ganchos, presentes em espécies do gênero *Galium*, estão relacionados ao hábito escandente de seus indivíduos (Uphof 1962).

Com relação à venação foliar, muitos autores utilizaram-na com sucesso a fim de auxiliar nos estudos taxonômicos e facilitar a identificação de espécies (Felippe & Alencastro 1966; Matos 1969; Menezes *et al.* 1969, Arbo 1977 e Yi *et al.* 1998). No presente trabalho foi utilizada a classificação de Hickey (1974), como em Girardi (1973, 1975) e Girardi-Deiro (1975), que analisaram a venação foliar de espécies de Meliaceae do Estado do Rio Grande do Sul. Na família Rubiaceae são poucos os trabalhos que enfatizam a vascularização foliar das espécies. Dillenburg (1978) ao revisar as espécies da tribo Psychotrieae para o Estado do Rio Grande do Sul, menciona apenas a robustez das nervuras primárias e secundárias das folhas; Mariath (1979) detalha a vascularização de *Relbunium hypocarpium* e *R. hirtum*; Cunha & Vieira (1993/1997) definem o padrão de vascularização como do tipo broquidódromo, para *Psychotria velloziana*; Andersson (1997) ao analisar o gênero *Joosia* descreve suas folhas como de venação broquidódroma, com nervuras secundárias anastomosadas e nervuras terciárias com nervação paralela. Assim como registrado nos trabalhos citados, todas as espécies analisadas nesse trabalho têm padrão de venação do tipo pinado, broquidódromo.

De acordo com Takeda (1916), Majumdar & Kumar Pal (1958), Mariath (1979), Pötter & Klopfer (1987), Rutishauser (1999), entre outros, as folhas e as estípulas foliares de espécies pertencentes a Rubieae são morfológicamente idênticas. Dempster

(1982) registra para espécies norte-americanas de *Galium*, diferenças significativas de tamanho entre elas, o mesmo foi observado em *R. equisetoides*, no qual as estípulas são menores quando comparadas às folhas.

Existem duas maneiras de distinguirmos as folhas das estípulas foliares de Rubiaceae. As folhas possuem gemas axilares, ao contrário das estípulas, e a origem da nervura mediana é distinta (Sinnott & Bailey 1914). De acordo com esses autores, as plantas que apresentam nó trilacunar, na maioria das vezes, possuem estípulas; no entanto, quando o nó é unilacunar, essas estão ausentes. Essa afirmação contraria as observações em espécies de Rubiaceae, as quais têm nó unilacunar e estípulas, isso se deve à subdivisão em três do traço vascular, relacionando-se, dois às estípulas e um à folha (Sinnott & Bailey 1914). Majumdar & Kumar Pal (1958), concordam com Sinnott & Bailey (1914), e sugerem que o traço vascular, antes de deixar o estelo, está organizado em três cordões vasculares: um central e dois laterais, no qual o central direciona-se para a folha, na qual constituirá sua nervura mediana; enquanto que os dois laterais divergem ao redor do caule até encontrar seu correspondente, que provêm da folha oposta, encerrando o “anel completo” (*complete girdle*). Mariath (1979) descreve o mesmo padrão de vascularização nodal para *R. hypocarpium* e *R. hirtum*, porém utiliza o termo “cintura estipular”, com base nos estudos de Colomb (1887). Rutishauser (1999), ao analisar várias espécies de angiospermas, dá atenção especial para as espécies da tribo Rubieae, define que há dois traços vasculares por nó, e que as estípulas são supridas por ramos originados desses traços, os quais formam o “anel de feixes vasculares” (*girdling vascular bundle*). Dentre as espécies até hoje analisadas, apenas *Galium rubioides* e *G. kinuta*, têm suas estípulas vascularizadas por traços que partem diretamente do estelo (Rutishauser 1999).

Os conceitos de Majumdar & Kumar Pal (1958) e Rutishauser (1999) são muito semelhantes; para os primeiros, o anel vascular nodal é consequência do direcionamento dos traços vasculares laterais para a nervação das estípulas, enquanto que, para o segundo, o anel é a primeira estrutura formada, a partir do qual os feixes vasculares direcionam-se para as estípulas. Com base nos dados analisados, percebe-se que o anel vascular nodal não é contínuo ao redor do caule, ou seja, após a saída do traço vascular os feixes que o compõe direcionam-se para a estípula, não se estendendo no nó até a folha oposta, concordando com a proposta de Majumdar & Kumar Pal (1958).

A maior parte das descrições realizadas para a vascularização nodal aplica-se a espécies com folhas uninervadas, ou seja, aquelas com apenas uma nervura principal,



como observado em *Galium uruguayense*, *Relbunium equisetoides*, *R. richardianum*, *R. gracillimum*, *R. hypocarpium*, *R. humilioides*, *R. longipedunculatum*, *R. ostenianum*, *R. humile* e *R. mazocarpum*. Porém são também observadas espécies com folhas trinervadas, como *G. latoramosum*, *R. nigro-ramosum*, *R. valantioides*, *R. hirtum* e *R. megapotamicum*, no qual as três nervuras são consideradas principais, porém a central é de ordem primária, enquanto que as laterais têm origem secundária. A presença de três nervuras principais nas espécies de *Relbunium* pode ser evidenciada, no cladograma da Figura 51, como uma sinapomorfia para um dos ramos do clado A2, o qual apresenta uma reversão para *R. ostenianum*, e uma convergência em *G. latoramosum*. No cladograma que reúne dados vegetativos e reprodutivos (Fig. 50), essa característica não agrupa tantas espécies, apenas define uma sinapomorfia para *R. nigro-ramosum* e *R. megapotamicum*, enquanto que nas demais espécies caracteriza-se como paralelismos.

De acordo com essa definição Colomb (1887) e Mariath (1979), para *Galium aparine* e *Relbunium hirtum*, respectivamente, referem-se às nervuras laterais das folhas e estípulas como nervuras secundárias. Apesar do gênero *Galium* ter sido descrito com folhas uninervadas, folhas trinervadas foram descritas para as espécies do complexo *Galium multiflorum* (Dempster & Ehrendorfer 1965), do complexo *G. angustifolium* (Dempster & Stebbins 1971), *G. collomae*, *G. coronadoense*, *G. fendleri*, *G. fuscum*, *G. hystricocarpum*, *G. parishii*, *G. wigginsii*, *G. wrightii* (Dempster 1973c), *G. trifidum*, *G. iltisii*, *G. fuscum*, *G. pendulum*, *G. uncinulatum*, *G. orizabense*, *G. pennellii* (Dempster 1978), *G. ecuadoricum*, *G. eriocarpum*, *G. gilliesii*, *G. ovalleanum*, *G. philippianum*, *G. plumosum*, *G. reynoldsii*, *G. trichocarpum* (Dempster 1980), *G. boyacanum*, *G. canescens*, *G. weberbaueri*, *G. huancavelicum* (Dempster 1981), *G. aschenbornii*, *G. galapagoense*, *G. magellanicum* (Dempster 1982), *G. ankaratrense*, *G. andringitrense*, *G. chloroionanthum*, *G. polyacanthum* (Puff & Mantel 1982), *G. gymnopetalum*, *G. lahulense* e *G. saipalense* (Schönbeck-Temesy & Ehrendorfer 1987). A presença de folhas com uma ou três nervuras principais foi utilizada, com ênfase taxonômica, na separação das espécies de *Galium*, como observado nas revisões taxonômicas de Dempster & Ehrendorfer (1965), Dempster & Stebbins (1971), Dempster (1973c, 1978, 1980, 1981, 1982), Puff & Mantel (1982), e Schönbeck-Temesy & Ehrendorfer (1987).

A anatomia foliar foi realizada em algumas espécies de Rubiaceae, como descrito por Metcalfe & Chalk (1979) a partir de uma compilação de dados que reúne descrições de cerca de 200 gêneros; por Vales (1983) analisando a tribo Rondeletieae,

destaca a importância da epiderme foliar para a taxonomia do gênero *Neomazaea*; Vieira (1986) ao descrever a anatomia de *Diodia radula* enfatiza a ocorrência de idioblastos com óleos essenciais no mesófilo foliar; Tilney *et al.* (1990) ao analisar o gênero *Canthium s.l.*, definem caracteres úteis para a taxonomia do grupo – pilosidade, distribuição e presença de taninos, localização do colênquima, espessura da cutícula e distinção do mesófilo. Estes autores dividem o gênero *Canthium s.l.* em três novos gêneros – *Canthium s. str.*, *Psydrax* e *Keetia*; Tavares & Vieira (1994) caracterizam a hipoderme de *Coussarea meridionalis* e *C. graciliflora*, e acrescentam informação para facilitar a distinção destas; Assis & Giulietti (1999) descrevem a morfologia externa e interna de *Psychotria ipecacuanha*, observando suas variações ao longo de sua distribuição geográfica; Vieira *et al.* (2001), em um dos primeiros trabalhos a descrever estruturas secretoras em Rubiaceae, avalia além da anatomia, a composição química dos terpenos produzidos pelas estruturas secretoras descritas; Piesschaert *et al.* (2001) com objetivo de acrescentar dados para auxiliar na separação das espécies de *Pagameopsis* (tribo Psychotrieae), as diferencia, principalmente, com relação às camadas da hipoderme; e Kocsis *et al.* (2004) ao analisar a anatomia da folha das 10 seções do gênero *Rondeletia* afirmam que as variações morfológicas foram insuficientes para suportá-las.

As descrições da anatomia da folha foram baseadas em quatro espécies (*G. uruguayense*, *R. equisetoides*, *R. richardianum* e *R. gracillimum*), pois já existem registros para *R. hypocarpium* e *R. hirtum* realizados por Mariath (1979), *R. catarinense*, *R. humile* e *R. mazocarpum* realizadas por Nunes *et al.* (1994), e *R. buxifolium*, *R. equisetoides*, *R. gracillimum*, *R. hypocarpium*, *R. indecorum*, *R. nigro-ramosum*, *R. noxium*, *R. paulense*, *R. richardianum*, *R. rupestre*, *R. valantioides* e *R. vile* (Bressan 1997). Todas estas espécies analisadas apresentam morfologia interna muito semelhante, principalmente com relação ao parênquima paliçádico, esponjoso e distribuição de idioblastos cristalíferos de ráfides. Em todas as espécies foi observada epiderme uniestratificada, porém existe uma distinção de altura das células epidérmicas, as quais são maiores na face adaxial, com exceção de *R. equisetoides*. O mesófilo, sugerido por Metcalfe & Chalk (1979) como um caráter taxonômico importante para a família, não se mostrou útil para a separação dos gêneros e espécies em questão. O parênquima paliçádico é sempre uniestratificado com espaços intercelulares, que variam de reduzidos, como em *R. richardianum*, a muito amplos nas demais espécies. No parênquima esponjoso percebem-se diferenças com relação ao formato das células, as quais assemelham-se à braciiformes, pois apresentaram

discretas projeções, em *G. uruguayense* e *R. gracillimum*, *R. humile* (Nunes *et al.* 1994), *R. hypocarpium*, *R. hirtum* (Mariath 1979), e nas demais tem contorno irregular porém sem projeções. A nervura principal mostra-se evidente na face abaxial, com exceção de *R. catarinense* (Nunes *et al.* 1994), *R. mazocarpum* e *R. equisetoides*. Ainda com relação à nervura central, observa-se a presença de tecido colenquimático em *R. hirtum* (Mariath 1979), *R. catarinense* (Nunes *et al.* 1994), *R. hypocarpium*, *R. mazocarpum*, *R. humile*, *G. uruguayense*, *R. equisetoides* e *R. richardianum*. Dentre as espécies de *Relbunium*, apenas *R. gracillimum* apresentou areia cristalina em seu mesofilo; esses cristais também foram descritos para o gênero *Rondeletia* (Kocsis *et al.* 2004).

Em todas as espécies analisadas percebe-se a presença de hidatódio no ápice das folhas e estípulas, com proliferação de elementos xilemáticos da nervura primária e, eventualmente, com participação das secundárias. Essa profusão de feixes vasculares também foi observada em *R. hypocarpium* e *R. hirtum* por Mariath (1979) e por Bressan (1997) ao analisar 12 espécies de *Relbunium*. Robbrecht (1988), com relação às estruturas secretoras, menciona apenas a presença de idioblastos e cavidades secretoras para a família. Os trabalhos de Mariath (1979) e Bressan (1997) parecem ser os únicos que citam a presença de hidatódio para Rubiaceae. Além desta família, Metcalfe & Chalk (1979) registram a presença de hidatódio em outras 34 famílias de dicotiledôneas; Reams (1953) em Acanthaceae; Lersten & Peterson (1974) em Crassulaceae e Moraceae; Dieffenbach *et al.* (1980) em Poaceae; Lersten & Curtis (1985) em Asteraceae; e Smith & Watt (1986) e Galatis (1988) em Urticaceae.

De acordo com Lersten & Peterson (1974) e Lersten & Curtis (1991) o hidatódio típico ocorre nas margens das folhas, preferencialmente sobre as projeções das margens denteadas. Esta estrutura é constituída por um feixe vascular terminal, tecido parenquimático modificado - epitema, bainha epitemática e poros aquíferos na epiderme adjacente ao epitema. Nas espécies analisadas de *Galium* e *Relbunium*, apenas um hidatódio foi encontrado, de localização apical; sendo distinta das descrições para outras espécies, as quais apresentam hidatódios em vários pontos da lamina foliar.

Segundo Elias & Gelband (1977) os hidatódios auxiliam na regulação da quantidade de água absorvida pelas raízes, e em ambientes com elevada umidade, atuam no processo da gutação. Dieffenbach *et al.* (1980) distinguem os hidatódios em dois tipos: ativos e passivos. De acordo com esses autores, os hidatódios ativos são caracterizados por tricomas glandulares, que secretam fluido semelhante ao da

gutação, o qual é constituído por água pura, sais e solutos orgânicos. Já os hidatódios passivos são aqueles que apresentam, na epiderme, estômatos modificados, diretamente associados a um tecido epitemático e terminações vasculares cuja secreção ocorre via espaços intercelulares.

Observando as características relacionadas aos órgãos reprodutivos, podemos diferenciar os gêneros *Galium* e *Relbunium*, a partir da presença ou ausência de brácteas involucrais, flores sésseis ou com pedúnculo curto, ou pedunculadas, e tipos de tricomas nos frutos. As espécies de *Galium* não apresentam brácteas involucrais, suas flores são pedunculadas, e os frutos possuem, em muitos casos, tricomas especializados; enquanto que em *Relbunium*, as flores têm de duas a quatro brácteas involucrais, são sésseis ou apresentam curtos pedúnculos, e não são visualizados tricomas especializados nos frutos (Ehrendorfer 1955). A partir das observações realizadas neste trabalho foi confirmada a presença de pedúnculos florais longos, e não apenas de pedúnculos curtos, como descrito por Ehrendorfer (1955) em *R. richardianum*, *R. gracillimum*, *R. hypocarpium*, *R. humilioides*, *R. valantioides*, *R. megapotamicum*, *R. humile* e *R. mazocarpum*. Já as espécies *R. hirtum* e *R. ostenianum* apresentam flores sésseis, e nos cladogramas construídos com dados relativos aos órgãos reprodutivos (Fig. 50 e 52) e/ou moleculares (Fig. 53, 55-57) estas duas espécies sempre constituem um clado, confirmando então a importância dessa característica morfológica para a filogenia do gênero *Relbunium*.

Na família Rubiaceae são percebidas muitas variações relacionadas às inflorescências, que podem ser terminais ou axilares (Robbrecht 1988). Weberling (1977) ao revisar as inflorescências de Rubiaceae considerou o tirso, com uma flor terminal, como o tipo central das inflorescências da família; além de constatar modificações no tipo básico, como redução no número de flores e brácteas, conduzindo a inflorescências unifloras, e redução dos pedicelos formando inflorescências congestas, como glomérulos e capítulos. Em *Scyphiphora* (Puff & Rohrhofer 1993) se observa tirsos típicos, como descritos por Weberling (1977). Algumas alterações nas inflorescências foram encontradas em espécies da tribo Knoxiaceae, as quais variam de laxas a congestas (Puff & Robbrecht 1989); tirsos congestos estão presentes em *Pagameopsis*, porém com tricotomia ainda visível (Piesschaert *et al.* 2001); em *Mitchella* e *Damnacanthus* os tirsos não apresentam brácteas e evidencia-se a redução total da flor terminal (Robbrecht *et al.* 1991); em *Joosia oligantha* as inflorescências reduziram-se à apenas uma flor, porém nas demais espécies do gênero apenas as brácteas dos tirsos típicos estão ausentes (Andersson 1997). Nas espécies de *Galium*

(Troll 1969 *apud* Weberling 1977) as inflorescências tirsóides apresentam uma flor terminal e duas ramificações que podem ou não se proliferar, constituindo dicásios ou monocásios, respectivamente. Nas espécies observadas neste trabalho, inflorescências tirsóides estão presentes em *G. latoramosum*, *R. equisetoides* e *R. richardianum*. Estas variaram de monocásios, em *R. equisetoides* e *R. richardianum*, a dicásios, como observado em *G. latoramosum* e *R. equisetoides*.

A partir do tipo básico de inflorescências das Rubiaceae, proposto por Weberling (1977), sugere-se que a inflorescência tirsóide corresponda a um caráter plesiomórfico na família e que flores solitárias como as encontradas em *Relbunium* constituam uma sinapomorfia (Fig. 50 e 52). Porém, em *R. equisetoides* e *R. richardianum* constata-se uma reversão desse caráter, pois essas apresentam inflorescências em dicásios e monocásios, respectivamente.

Segundo Robbrecht (1988), as inflorescências de Rubiaceae apresentam em sua maioria brácteas. As espécies de *Galium* que ocorrem na Europa possuem inflorescências não-involucradas (Ehrendorfer 1955), porém algumas espécies Norte Americanas apresentam, ocasionalmente, inflorescências com brácteas. De acordo com os estudos de Dempster (1968, 1970, 1980, 1981), algumas vezes, espécies de *Galium* podem apresentar de uma a duas brácteas como em *G. correllii* (Dempster 1968), *G. wigginsii* (Dempster 1970), *G. ecuadoricum*, *G. ovalleanum*, *G. trichocarpum*, *G. philippianum*, (Dempster 1980), *G. peruvianum*, *G. ferrugineum* (Dempster 1981), *G. araucanum* e *G. suffruticosum* (Dempster 1982). Estas espécies ocorrem na América do Norte e Central, e parte acompanha a porção ocidental da Cordilheira dos Andes, em direção ao sul da América do Sul.

Neste trabalho confirma-se a ausência de brácteas em *G. latoramosum* e *G. uruguayense*, e sua presença em *Relbunium*, e variações com relação a essa característica não foram observadas, ou seja, todos os indivíduos analisados de *Galium* não são involucrados, enquanto que *Relbunium* o são. Como já sugerido por Ehrendorfer (1955) e Detoni (1976), as espécies do gênero *Relbunium* originaram-se a partir de espécies de *Galium* do Novo mundo. Com base nessa hipótese, podemos inferir que os ancestrais de *Relbunium* não possuíam brácteas, e as espécies que se diferenciaram ao longo da Cordilheira dos Andes foram as adquirindo, pois observamos um gradiente no número de brácteas à medida que estas vão se dirigindo ao sul. Algumas das espécies presentes no norte do Estado da Califórnia, nos Estados Unidos, podem apresentar, eventualmente, nenhuma ou apenas uma bráctea (Dempster 1968), algumas espécies mais ao sul da Califórnia (Dempster 1970, 1975a)

e norte do México (Dempster 1978) tem de uma a duas brácteas; e ao longo da Cordilheira dos Andes, em direção ao sul, percebemos que o número de brácteas aumenta, variando de duas a quatro (Dempster 1980, 1981, 1982). As espécies de *Relbunium* apresentam quatro brácteas, porém em *R. ostenianum*, *R. humile*, *R. mazocarpum* foram observadas apenas duas, característica já descrita por Ehrendorfer (1955).

Com base das descrições de Robbrecht (1988), a presença de inflorescências involucradas, ou seja, a presença de brácteas é comum às espécies de Rubiaceae. Com base nessa afirmação, e ao observarmos os cladogramas das Figuras 50 e 52, percebe-se que a ausência de brácteas para as espécies de *Galium* seria uma sinapomorfia, e a presença das brácteas teria ocorrido no ancestral comum às espécies de *Relbunium*, caracterizando uma reversão para esse grupo.

A presença de brácteas, logo abaixo das flores, implica na presença de uma estrutura denominada antopódio. O antopódio, descrito por Briggs & Johnson (1978), é o inter-nó entre a flor e o último nó do eixo, que é terminal, ou seja, é a estrutura semelhante a um pedúnculo existente entre as brácteas e a flor. Schmid (1972) refere-se ao antopódio como um pseudopécíolo. No gênero *Galium* essa estrutura é mencionada por Dempster (1970) como um falso pedúnculo, pois de acordo com essa autora o pedúnculo não tem brácteas, e quando isso acontece deve ser denominado como uma outra estrutura. O antopódio foi observado em todas as espécies de *Relbunium*, e variações com relação ao seu comprimento foram observadas, em *R. humile* e *R. mazocarpum*.

Com base nos cladogramas (Fig. 50 e 52) observamos que a presença do antopódio é uma sinapomorfia compartilhada entre as espécies de *Relbunium*. Na análise combinada dos dados morfológicos observamos uma tendência ao alongamento do antopódio no clado formado pelas espécies *R. humile* e *R. mazocarpum* (Fig. 50), indicando uma novidade para o gênero. No entanto, a árvore construída apenas com base nos dados reprodutivos (Fig. 52) indica essas duas espécies citadas como grupo basal de *Relbunium*, indicando que a tendência ao alongamento do antopódio não é uma condição derivada, mais sim um caráter plesiomórfico no gênero. Dessas duas hipóteses a primeira nos parece mais parcimoniosa.

Com relação às flores, as espécies de Rubiaceae apresentam simetria actinomorfa, estames epipétalos igual ao número de lobos da corola e ovário ínfero (Robbrecht 1988), sendo que o mesmo também foi visualizado nas espécies de *Galium*



e *Relbunium* analisadas. O cálice pode ser bem desenvolvido, como em *Hymenocoleus scaphus*, *Chimarrhis cymosa*, *Guettarda parviflora*, *Tarenna jolinonii* e *Pentas spp.*; reduzido, como em *Coffea* e *Spermacoce*; ou completamente ausente, como em *Theligonum*, *Neogaillonia* (Robbrecht 1988), e em *Galium* e *Relbunium*. A corola do tipo rotada é característica das espécies da tribo Rubieae (Ehrendorfer 1982), na qual se incluem as espécies de *Galium* e *Relbunium* aqui descritas. No entanto, em Rubiaceae, observa-se com maior freqüência à corola do tipo hipocrateriforme com tubo longo (Robbrecht 1988). Variações com relação ao indumento da corola podem também ser visualizadas na família. Robbrecht (1988) registra tricomas simples e papilas alongadas em ambas as faces da corola em espécies de *Fadogia*, *Mussaenda* e *Psychotria*. Neste trabalho observamos, além de tricomas unicelulares na face abaxial, a presença de tricomas glandulares na face adaxial da corola, ainda não descritos para a família. Entre as espécies analisadas, a variação na disposição dos tricomas glandulares sobre a corola mostrou-se um bom caráter taxonômico, além de constituir uma sinapomorfia para as mesmas (Fig. 50 e 52).

Os tricomas glandulares da corola, em geral ausentes em Rubiaceae, foram descritos para *Leonotis leonurus* (Ascensão *et al.* 1995), *Plectranthus ornatus* (Ascensão *et al.* 1999), *Nepeta sibthorpii* (Rapisarda *et al.* 2001), todas as espécies da família Lamiaceae; em espécies de *Lundia*, família Bignoniaceae (Lopes *et al.* 2002), entre outros. Nestes trabalhos além da caracterização dos tricomas, o processo de secreção também foi descrito minuciosamente, e estabelecida a relação desses tricomas e a atração de polinizadores ou proteção contra insetos.

Nas espécies de *Galium* e *Relbunium* analisadas, a relação entre os tricomas glandulares da corola e qualquer processo de polinização é de difícil correlação, pois a presença de secreção sobre os tricomas nunca foi observada, e o processo de fecundação foi pouco analisado nesses gêneros. Mariath (1990) descreve a fecundação e a biologia da polinização de *R. hypocarpium*, caracterizando as flores dessa espécie como autógamas ou cleistógamas; porém, discute a possibilidade da ocorrência de geitonogamia e alogamia facultativa eventual. Esse autor menciona a visitação de formigas às flores dessa espécie, sugerindo que estas foram atraídas por gotas de secreção produzidas pelo disco nectarífero presente na base do estilete. Nesse caso as formigas, apesar de poucos registros na literatura, atuam como agentes polinizadores, embora não apresentando estruturas para o transporte de grãos de pólen. Porém esse transporte ocorre mediante adesão dos grãos de pólen às suas antenas.

Assim como na maioria das Rubiaceae, as espécies de *Galium* e *Relbunium* analisadas nesse trabalho possuem ovário ínfero, bicarpelar, bilocular com um rudimento seminal por lóculo. De acordo com Robbrecht (1988), a condição ínfera é uma das características mais confiáveis para definirmos e reconhecermos espécies da família Rubiaceae. Porém existem exceções, como nos gêneros *Gaertnera*, *Pagamea*, *Coryphothamnus* e *Astiella*, que apresentam ovário súpero (Robbrecht 1988). O ovário com dois carpelos é predominante na família, caracterizando um grande número de tribos, como Naucleaeae, Cinchoneae, Hypobathreae, Chiococceae, Hedyotideae, Anthospermeae e Rubieae (Robbrecht 1988). Apesar disso, há tendência à redução no número de carpelos, como observado, em estádios precoces do desenvolvimento floral, em *Otiophora lebruniana* (Robbrecht & Puff 1981), no gênero *Calanda* (Puff & Robbrecht 1989) e *Rutidea* (De Block 1995); mas é somente em *Theligonum* que as flores têm ovário unicarpelar, sem traços de um segundo carpelo (Rutishauser *et al.* 1998). Segundo Svoma (1991), em Rubiaceae, o alto grau de similaridade ontogenética com relação ao número de carpelos; a inserção, posição e estrutura da placenta; e ao número e orientação de rudimentos seminais por lóculo, impossibilita a utilização dessas para caracterização de táxons.

Apesar de caracteres relacionados à formação dos carpelos não evidenciar diferenças entre os grupos taxonômicos de Rubiaceae, características do desenvolvimento dos frutos demonstraram variações entre as espécies de *Galium* e *Relbunium* analisadas.

O fruto é uma estrutura originada a partir do desenvolvimento do gineceu de uma flor, por fecundação ou partenocarpia (Barroso *et al.* 1999). Mais especificamente, são unidades propagativas desenvolvidas a partir de uma ou mais oosferas (ou raramente por partenocarpia), envoltas pelo(s) tegumento(s), e protegidas pelo megasporófilo, que quando maduras disseminam suas sementes (Spjut 1994). Com o desenvolvimento do fruto, a parede do ovário, denominada pericarpo, é constituída por exo-, meso- e endocarpo.

O pericarpo tem como função proteger o embrião contra injúrias e dessecação; em alguns casos, armazenar substâncias para nutrição do mesmo, e também facilitar a dispersão das sementes (Roth 1977). A proteção do embrião se dá quando o pericarpo é fortemente desenvolvido, e passa a assumir o papel de testa, estabelecendo um caso de transferência de função, pois a proteção que deveria ser exercida pela testa é realizada pelo pericarpo (Roth 1977). Esse tipo de transferência de função foi observada nas espécies de *Galium* e *Relbunium*, pois a testa, por ser

débil, não protege sozinha o embrião, e o pericarpo mais ou menos suculento garante a proteção e dispersão das sementes. Para essas espécies, além da proteção do embrião ser realizada pelo pericarpo, o endosperma também o faz, como observado em *Anotis lancifolia* (Ahmad 1978) e *Rubia cordifolia* (Venkateswarlu & Rajeswara Rao 1958). Nessas espécies o endosperma apresenta duas zonas distintas, uma periférica constituída por células de paredes espessas e outra, mais interna, com células de paredes finas, sendo essa região celular a consumida pelo embrião, caracterizando uma cavidade digestora, como descrito por Mariath (1990). Essa porção do endosperma com células de paredes espessadas é responsável pela proteção do embrião, complementando o papel do pericarpo e da testa, caracterizando, também, uma transferência de função.

São descritos para os frutos, por diversos autores, dois tipos de pericarpo - carnosos e os secos. Os frutos com pericarpo carnosos apresentam, segundo Font Quer (1985) consistência carnosa, e segundo Eames & MacDaniels (1953) são suculentos, com células parenquimáticas de paredes delgadas, e acumulam água em seus vacúolos, ou melhor, têm células túrgidas. A presença de substâncias ergásticas, como amido, óleo e proteínas são freqüentes, além da presença de cristais de oxalato de cálcio e taninos (Roth 1977). Com base nessas características, *G. latoramosum*, *R. gracillimum* e *R. hypocarpium* apresentam pericarpo do tipo carnosos, ao contrário das demais que não compartilham dessas características. Já os frutos com pericarpo seco são aqueles que não apresentam consistência carnosa (Font Quer 1985), e apresentam células parenquimáticas esclerenquimáticas (Eames & MacDaniels 1953), e na maturidade possuem células mortas (Roth 1977).

De acordo com a definição de pericarpo seco, o mesocarpo de *G. uruguayense* e das espécies de *Relbunium* não pode ser assim definido, pois não é constituído por células com paredes lignificadas ou mortas. Percebe-se, porém células muito alongadas e com paredes delgadas, as quais permanecem vivas e não apresentam qualquer tipo de espessamento secundário, não apresentando aspecto de suculência evidente. Ao compararmos o pericarpo dos frutos das espécies analisadas com os de frutos carnosos ou secos, tem-se dificuldades em adequá-los a um dos dois tipos, pois possuem características de ambos, ou seja, poderia ser estabelecido como pericarpo do tipo intermediário. Essa problemática não é exclusiva da tribo Rubieae, pois já foi descrita para *Pagameopsis* que, segundo Piesschaert *et al.* (2001), apresenta pericarpo mais ou menos carnosos; para espécies de *Holocarpa*, as quais têm pericarpo com suculência semelhante, contudo apresentam porções lignificadas (Puff &

Robbrecht 1989). Segundo Spjut (1994) o pericarpo dos frutos pode, por vezes, ser levemente seco. Dempster (1990) ao analisar taxonomicamente as espécies de *Relbunium*, indica que os frutos não são verdadeiramente secos, mas relativamente secos. Acredita-se que o observado em *G. uruguayense* e nas espécies de *Relbunium*, sejam deste tipo intermediário, exceto *G. latoramosum*, *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*, que apresentam frutos carnosos.

Verdcourt (1958) questiona, para Rubiaceae, a importância da natureza dos frutos como ponto central para definição de tribos, já que em *Pentanisia*, por exemplo, um grupo considerado monofilético, tem frutos secos e indeiscentes, frutos secos deiscentes em mericarpos e drupas carnosas. As tribos Vanguerieae, Pavetteae, Psychotrieae e outras são caracterizadas por apresentarem frutos carnosos, enquanto que Cinchoneae, Rondeletieae, Hedyotideae os frutos são secos.

Estudos filogenéticos sugerem, para Rubiaceae, que possuem frutos com pericarpo seco ou carnosos, que o tipo de fruto plesiomórfico para família é a cápsula com muitas sementes (Bremer & Eriksson 1992). Neste estudo propõe-se a partir de um ancestral com fruto seco do tipo cápsula, que os frutos carnosos tenham surgido, no mínimo, 12 vezes, ao longo do processo de diferenciação da família Rubiaceae. Dessas 12 vezes, quatro delas ocorreram na subfamília Rubioideae, e uma na tribo Rubieae. Na tribo Rubieae, essa tendência “carnosa” ocorre em *Didymaea*, *Rubia* e em algumas espécies de *Galium*, como observado nas hipóteses cladísticas sugeridas por Bremer & Eriksson (1992), e também nas descrições dos pericarpos das espécies aqui analisadas. No gênero *Galium*, e nos gêneros relacionados, os frutos carnosos podem ter sido originados a partir dos frutos secos, após a redução do número de sementes (Bremer & Eriksson 1992).

O exocarpo, camada celular mais externa da parede do fruto, apresenta-se, freqüentemente, uniestratificado e com células isodiamétricas, as quais têm suas paredes periclinais externas recobertas por cutícula (Roth 1977). De acordo com a mesma autora, o pericarpo tem como função a proteção mecânica e fisiológica do embrião, principalmente através da redução da perda de água pela presença da cutícula nas paredes de suas células. O exocarpo pode se apresentar liso, como em *G. latoramosum*, *R. equisetoides*, *R. gracillimum*, *R. humilioides*, *R. valantioides*, *R. hirtum*, *R. longipedunculatum*, e também em *Pagameopsis* spp. (Piesschaert et al. 2001), *Scyphiphora* (Puff & Rohrhofer 1993), *Mitchella*, *Damnacanthus* (Robbrecht et al. 1991), *Rennellia* e *Prismatomeris* (Igersheim & Robbrecht 1993); com tricomas unicelulares, como em *R. hypocarpium*, *R. ostenianum* e *R. humile*, e do mesmo

modo em *Joosia* spp. (Andersson 1997), em algumas espécies da tribo Knoxieae, em *Pentanisia prunelloides*, em algumas espécies de *Paraknoxia* (Puff & Robbrecht 1989) e em espécies da tribo Vanguerieae (Lantz & Bremer 2004); ou com idioblastos secretores, como em *G. uruguayense*, *R. richardianum*, *R. nigro-ramosum*, *R. megapotamicum* e *R. mazocarpum*. Além dessas espécies citadas, o aspecto tuberculado também foi descrito para *Paraknoxia parviflora* (Puff & Robbrecht 1989). Nesta espécie foi observada uma base multicelular que projeta uma célula em forma de “balão” (Puff & Robbrecht 1989), o mesmo tipo de morfologia foi observada em *Galopina* spp. (Puff 1986), *Richardia* spp. (Lewis & Oliver 1974), e também para *R. nigro-ramosum* e *R. megapotamicum*. Segundo esses autores, a função desses idioblastos não está esclarecida, porém muitos a relacionam à dispersão das sementes.

Entre as espécies de *Relbunium* observamos duas origens independentes dos idioblastos secretores, uma no clado formado por *R. richardianum*, *R. nigro-ramosum* e *R. megapotamicum*, caracterizando-se como uma sinapomorfia e a outra como uma convergência em *R. mazocarpum* (Fig. 50).

Diferente do observado para o mesocarpo das espécies de *Galium* e *Relbunium*, *R. equisetoides* possui as células com formato e disposição semelhantes às do parênquima paliçádico das folhas. De acordo com Roth (1977) esse tipo de mesocarpo é observado principalmente em plantas aquáticas, mas não exclusivamente. A grande quantidade de espaços intercelulares nesse tecido faz com que o peso do fruto seja reduzido, facilitando sua dispersão (Roth 1977, Spjut 1994). Além dos espaços intercelulares presentes no mesocarpo, a presença de grandes lacunas entre o mesocarpo e o endocarpo nas demais espécies de *Galium* e *Relbunium*, também podem exercer papel na dispersão das sementes, como já descrito para *Carpacoce spermacocea* (Levyns 1937) e para espécies de *Scyphiphora*, que apresentam lacunas entre o mesocarpo e o exocarpo, e, as últimas, são dispersas pelas correntes marítimas (Puff & Rohrhofer 1993).

O endocarpo apresenta células menores que as do exocarpo, especialmente no pericarpo dos frutos carnosos (Roth 1977), como também observado nas espécies aqui analisadas. As células dessa camada podem dividir-se periclinamente e apresentar várias camadas celulares, muitas vezes esclerificadas, como observado, também, para espécies de Rubiaceae - *Joosia dichotoma*, *J. pulcherrima*, *J. oligantha*, *J. standleyana* (Andersson 1997), espécies de *Rutidea* (De Block 1995), de *Mitchella* e de *Damnacanthus* (Robbrecht *et al.* 1991). Além de o endocarpo estabelecer-se com

mais de uma camada de células em Rubiaceae, também existem espécies nas quais o endocarpo é uniestratificado. Nesses casos o endocarpo pode apresentar células muito alongadas, com textura papirácea ou membranácea (Robbrecht 1988). Essa descrição confirma o observado para *Galium* e *Relbunium*, que possuem endocarpo com células muito alongadas pela ausência de atividade de divisão celular à medida que o embrião se desenvolve. Em alguns casos, no fruto maduro, o endocarpo torna-se imperceptível entre a semente e o mesocarpo, e também se observa em algumas espécies seu rompimento, como já descrito por Roth (1977) para as cariopses das Asteraceae, por Lonay (1907) para *Clematis* (Ranunculaceae), e por Borgardt & Nixon (2003) para *Quercus acutissima* (Fagaceae).

Na família Rubiaceae são encontrados frutos carnosos e secos, do tipo cápsulas, drupas, bagas e esquizocarpos (Barroso *et al.* 1999). Roth (1977) classifica os frutos pertencentes ao gênero *Galium* de esquizocarpos, pela presença de ovário ínfero bicarpelar, deiscente na maturidade em dois mericarpos. Este tipo de fruto foi descrito pela primeira vez por Schleiden (1837) para os frutos de Apiaceae. No entanto Spjut (1994) define os frutos de *Galium* como do tipo *Achenarium*, e cita esse termo como sinônimo de esquizocarpo, os quais são originados a partir de gineceu esquizocarpo, com carpelos indeiscentes que se separam, sendo cada um uma unidade de dispersão – mericarpo. O pericarpo é delgado, contíguo à semente, e usualmente seco, como observado em *G. aparine* e *G. spurium*. Muitos autores definem os frutos esquizocarpos como deiscentes, porém essa afirmação é conceitualmente equivocada, pois não há rompimento do pericarpo, apenas a separação dos carpelos, caracterizando-os como indeiscentes (Spjut 1994).

Entre as angiospermas, frutos do tipo esquizocarpos são encontrados em espécies da família Apiaceae, Brassicaceae, Leguminosae e Malvaceae, além de Rubiaceae. Na família Rubiaceae os frutos esquizocarpos são encontrados, em espécies da tribo Knoxieae, como em *Neopentanisia* (Puff & Robbrecht 1989), e em espécies do gênero *Sciphyphora* (Puff & Rohrhofer 1993).

Além dos frutos esquizocarpos, também foi observada para *Relbunium* a presença de frutos do tipo baga, porém apenas em *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*. O fruto do tipo baga, segundo Roth (1977), é um fruto indeiscente, com pericarpo carnoso. Bremer & Eriksson (1992) caracterizam uma baga como um fruto carnoso sem endocarpo pétreo. Spjut (1994) complementa essa definição afirmando que os frutos podem ter uma ou mais sementes, pericarpo não-diferenciado internamente e endocarpo com células esclerenquimáticas.



Ao compararmos o pericarpo dos frutos das espécies de *Relbunium* aqui analisadas com o de *Rubia peregrina*, *R. tinctorum*, *Galium aparine* e *G. mollugo*, descritos por Goursat & Guignard (1975), podemos inferir a respeito de uma transição do pericarpo carnoso para o seco, pois nas espécies de *Rubia*, considerada como grupo irmão dos demais gêneros da tribo Rubieae (Manen *et al.* 1994), o mesocarpo apresenta-se com muitas camadas celulares e aspecto carnoso, enquanto que em *Relbunium* o número de camadas do mesocarpo é menor, e o aspecto de suculência não é evidente. Em *G. aparine* e *G. mollugo* o número de camadas do mesocarpo é ainda mais reduzido, não passando de três, e os seus frutos semelhantes ao tipo esquizocarpo, porém com pericarpo carnoso.

Com relação às sementes, são grandes as diferenças quanto ao número de sementes por lóculo na família Rubiaceae (Robbrecht 1988).

De acordo com Corner (1976), para a maioria das angiospermas que apresentam rudimento seminal unitegmentado, parte da porção interna e mediana do tegumento é consumida ou esmagada pelo endosperma em desenvolvimento, e as camadas mais externas, juntamente com a epiderme, formam a testa. Nas Rubiaceae, assim como na maioria das famílias de Asteridae, a testa das sementes apresenta-se constituída pela exotesta. A exotesta, formada apenas pela epiderme externa do tegumento, tem como função a proteção mecânica das sementes, devido ao espessamento de suas paredes celulares. Apenas em algumas espécies de *Paragenipa* e *Didymosalpinx* a exotesta é composta por mais de uma camada de células. Além disso, alguns gêneros apresentam exotesta reduzida ou ausente. Nesses casos a exotesta apresenta-se como uma fina e membranácea camada de células com paredes não espessadas, presente entre o pericarpo e o endosperma, como em *Callipeltis cucullaris* e *Sherardia arvensis* (Lloyd 1902), *Oldenlandia alata* e *Dentella repens* (Raghavan & Rangaswamy 1941), *Borreria hispida* (Farooq 1952), *Oldenlandia corymbosa* e *O. nudicaulis* (Farooq 1953), *Randia malabarica* (Periasamy 1962), *Tarenna asiatica* (Periasamy 1964), *Anotis lancifolia* (Ahmad 1978), *Dentella repens* e *D. serpyllifolia* (Maheswari & Raju 1980), tribo Aulacocalyceae, *Macrosphyra*, *Argocoffeopsis*, *Calycosiphonia* e *Craterispermum* (Robbrecht 1986). Mariath (1990) descreve a semente de *R. hypocarpium* como destituída de tegumento, porém De Toni (1998a) descreve, para o mesmo táxon, uma fina camada celular, às vezes descontínua, correspondente à exotesta. Ao analisar as espécies de *Galium* e *Relbunium*, nesse estudo, confirma-se a presença de apenas uma camada de células

sobre o endosperma de *Galium* e *Relbunium*, caracterizando a testa como exotesta, concordando com as descrições feitas por De Toni (1998a).

Cocucci (2005) propõe uma nova classificação para as sementes, caracterizando-as de acordo com alguns padrões morfogênicos observados durante sua ontogenia, baseando-se, principalmente, no tipo de tecido de reserva e embrião. De acordo com essa classificação podemos determinar que a fórmula das sementes dos táxons em questão é 32, devido seu embrião ser do tipo uninodal, o qual passa pelas fases de linear, quadrante, globular, trapezoidal, coração e torpedo, e o tecido de reserva ser o endosperma. Essa fórmula é comum para a maioria das espécies da família.

A utilização dos caracteres vegetativos detalhados anteriormente na construção da árvore filogenética (Fig. 51) não se mostraram informativos para a distinção dos gêneros *Galium* e *Relbunium*. Por outro lado, o acréscimo dos caracteres reprodutivos propiciou a evidência de diferentes topologias nas árvores, caracterizando-os como clados distintos. Assim, segundo as análises realizadas, os caracteres reprodutivos têm um papel preponderante para esclarecer as relações filogenéticas do grupo. O mesmo foi observado por De Craene *et al.* (2004) destacando que apenas a morfologia das flores, frutos e sementes foi útil para esclarecer a posição do gênero *Polygonella* (Polygonaceae) em relação a *Polygonum*.

A família Rubiaceae vem sendo alvo de muitos estudos moleculares, desde Bremer & Jansen (1991), Bremer (1991, 1992), entre outros, utilizando a análise de sítios de restrição. Já Bremer & Struwe (1992) iniciaram os estudos com base em sequenciamento de porções do DNA nuclear ou plastidial, e associando os resultados a dados morfológicos. No intuito de verificar a confiabilidade dos trabalhos realizados com sítios de restrição e com sequenciamento de fragmentos de DNA, Ehrendorfer *et al.* (1994) comparam os resultados obtidos a partir dessas duas análises. Os autores concluem que os resultados não só confirmaram a confiabilidade das análises dos sítios de restrição, mas também ratificaram as análises morfológicas, palinológicas e fitoquímicas, quando utilizadas na separação de tribos e subfamílias.

Um dos primeiros fragmentos do DNA utilizado nos estudos de Rubiaceae foi o gene *rbcL* do DNA plastidial, como no trabalho de Bremer *et al.* (1995). Nesse estudo, a autora constata que a subfamília Antirheoideae não é um grupo natural, ou seja, não é um grupo monofilético, e que a subfamília Rubioideae é o grupo irmão das demais Rubiaceae. Utilizando o mesmo fragmento de DNA, Bremer & Thulin (1998), confirmam

as análises de Bremer *et al.* (1995), e verificam a monofilia de algumas tribos, deslocando-as para as três subfamílias válidas na família.

Além dos estudos com o gene *rbcl*, outros fragmentos foram utilizados para os estudos moleculares em Rubiaceae. Tais como em Bremer *et al.* (1999), que avalia a monofilia das três subfamílias, a partir da combinação de *rbcl* com o gene *ndhF*, que constitui igualmente uma região codificadora do DNA plastidial. Utilizando os mesmos fragmentos Backlund *et al.* (2000) confirmaram a origem monofilética das Rubiaceae e seu posicionamento como grupo irmão das Gentianaceae, Apocynaceae, Gelseminaceae e Loganiaceae, que constituem a ordem Gentianales das Euasterids I (*sensu* APG 2003).

Outros fragmentos do DNA vegetal foram incluídos nas análises da família, como a região ITS, espaçadores que intercalam os genes que codificam o RNA ribossomal do DNA nuclear. Estes estudos se iniciaram com McDowell & Bremer (1998), que avaliaram a filogenia, diversidade e distribuição do gênero *Exostema* (Cinchonoideae), confirmando sua monofilia, e estabelecendo três seções infragenéricas. Combinando os fragmentos de DNA nuclear com o plastidial, ITS e *rbcl*, respectivamente, Nepokroeff *et al.* (1999) delimitaram o gênero *Psychotria* (tribo Psychotrieae), pois as análises isoladas dos caracteres morfológicos foram insuficientes. Além de análises entre táxons próximos, ou melhor, entre espécies do mesmo gênero, a região dos ITS também foi utilizada na família para elucidar as relações da subfamília Ixoroideae (Andreasen & Bremer 2000). Recentemente Razafimandimbison *et al.* (2005) utilizaram os ITS para verificar a monofilia do gênero *Neonauclea* (Cinchonoideae), porém não obtiveram resultados muito informativos, pois se observa na árvore filogenética construída a presença de muitas politomias.

Com relação ao fragmento *trnL-F*, que constitui uma região não-codificadora do DNA do cloroplasto, poucos são os estudos realizados, até o momento, em Rubiaceae. Persson (2000) analisou as relações filogenéticas da tribo Gardenieae, e assim como nos resultados obtidos por Razafimandimbison *et al.* (2005), para outro grupo, as árvores obtidas mostraram pouca resolução filogenética, no entanto, alguns clados foram estabelecidos. Andersson *et al.* (2002) conseguiram bons resultados com a utilização do espaçador *trnL-F*, ao realizar uma análise combinada com outro fragmento de DNA plastidial, o íntron do gene *rps16*. Somente após essa combinação dos dados é que foi possível determinar o grupo irmão do gênero *Arcytophyllum* e estabelecer a filogenia do gênero. No complexo Catesbaeeae-Chiococceae a utilização do *trnL-F* auxiliou no esclarecimento das relações entre os gêneros e nas análises dos

caracteres morfológicos envolvidos na evolução das flores e frutos, essas mostram-se muito semelhantes às análises com ITS (Motley *et al.* 2005).

Analisando os trabalhos realizados com os fragmentos ITS e *trnL-F* para os diferentes grupos de Rubiaceae, observamos que houve variações com relação ao seu poder informativo. Nas análises moleculares realizadas nesse estudo, tanto para o fragmento ITS, como para o *trnL-F*, percebemos que esses fragmentos não foram tão informativos quanto o esperado. Pode-se então concluir, que para o gênero *Relbunium*, ambos os fragmentos não acumulam uma quantidade suficiente de mutações para diferenciar suas espécies das do gênero *Galium*. Uma das explicações possíveis para essa falta de resolução filogenética obtida a partir de caracteres moleculares no presente trabalho, pode ser a recente separação dos gêneros *Relbunium* e *Galium*. Se compararmos os dois fragmentos, percebe-se que os ITS geraram melhores resultados que o espaçador *trnL-F*, pois o primeiro permitiu a formação de clados agrupando as espécies, que confirmaram grupos sugeridos pelas análises morfológicas, tais como as relações entre *R. hirtum* e *R. ostenianum*, e entre *R. humile* e *R. mazocarpum*. Os melhores resultados foram encontrados quando foi realizada uma análise combinada dos dados moleculares com os morfológicos, porém a análise exclusivamente morfológica distinguiu melhor as espécies e os dois gêneros em questão.

Para a subfamília Rubioideae alguns trabalhos utilizando caracteres moleculares foram realizados, como Manen *et al.* (1994), Manen & Natali (1995), Natali *et al.* (1995), Natali *et al.* (1996), Bremer (1996), Bremer & Manen (2000), Piesschaert *et al.* (2000) e Anderson *et al.* (2001), alguns enfatizam principalmente a tribo Rubieae.

Manen *et al.* (1994) caracterizaram a tribo Rubieae como monofilética, após análises do *atpB-rbcL*, e evidenciaram a formação de cinco clados – *Rubia*, *Sherardia*, *Asperula* seção *Glabella*, *Cruciata* e *Galium* seção *Galium*. Além de estabelecer *Rubia* como o grupo irmão das demais Rubieae e sua relação com o gênero *Galium*, anteriormente proposta por Schumann (1891), baseado na presença comum de frutos carnosos, não foi confirmada pela referida análise, pois apesar de estarem distantes no cladograma, a tribo apresenta muitas reversões com relação à evolução dos frutos, não sendo esse um bom caráter de comparação de táxons. Nessa análise observou-se que as espécies de *Galium* estão presentes em três dos cinco clados estabelecidos para a tribo. De acordo com Manen *et al.* (*l.c.*) e Bremer & Manen (2000), foi possível constatar que a origem do gênero é parafilética. Manen & Natali (1995) consideram *Galium* como um gênero polifilético. Essa diferença de opinião, com relação à origem desses táxons, transcende as dificuldades encontradas em tratar filogeneticamente um

gênero que é constituído por mais de 600 espécies. Divergindo da incerteza com relação a origem de *Galium*, Bremer & Manen (2000) definem o gênero *Relbunium* como um grupo monofilético entre as Rubieae, o que corrobora com os resultados morfológicos encontrados nesse trabalho.

Natali *et al.* (1995) destaca a disparidade entre os dados moleculares e os morfológicos da tribo Rubieae, e menciona que isso pode ter sido causado por problemas metodológicos, pois a tribo apresenta diferentes taxas de evolução morfológica, o que obscurece as relações filogenéticas e, mais do que isso, a ocorrência de altas taxas de hibridação e poliploidia.

Até o momento apenas o estudo de Natali *et al.* (1996) inclui uma espécie do gênero *Relbunium*. Este trabalho analisa as relações filogenéticas entre os gêneros e espécies de Rubieae, e apresenta *Relbunium* entre as espécies japonesas de *Galium*. Mais uma vez é destacado pelos autores a discrepância entre os dados morfológicos e moleculares, e sugerem a realização de estudos direcionados a pontos problemáticos evidenciados pelos estudos moleculares.

Dempster dedicou vários anos de sua vida profissional ao estudo do gênero *Galium*, sendo que, de 1978 a 1990, fez uma ampla revisão de suas espécies na América do Norte, Central e do Sul. Nos trabalhos envolvendo a América do Sul (Dempster 1982, 1990) discute a validade de *Relbunium* como gênero, indicando-o como uma seção no gênero *Galium*.

Endlicher (1839) propôs o nome *Relbunium* como uma seção de *Galium*, baseando-se nas palavras de De Candolle (1830) para seção *Involucratae* do gênero *Rubia*, *in verbis*: “...*Peduncululi axillares apice gerentes bracteas quatuor verticillatas, involucrem constituentes, flores intra involucrem solitarri v. terni, sessiles v. pedicellati*”. Dempster (1982) afirma que essa definição permite a inclusão não apenas de flores involucradas sésseis, mas também de inflorescências involucradas no gênero, entretanto assegura que Endlicher, ao fazer alusão às flores pediceladas, estava se referindo aos ramos (“branchlets”), ao invés dos pedicelos verdadeiros. Nesse momento vale a pena comentar que Dempster não se refere ao pedicelo das flores de *Relbunium* como um pedicelo verdadeiro, pois a presença das brácteas faz com que ela o defina como um falso pedicelo. Com base nessa afirmação se entende porque Dempster menciona que Endlicher não se refere aos pedicelos com brácteas como pedicelos verdadeiros, e supõe que Endlicher permitiu a inclusão de flores com pedicelos verdadeiros, ou seja, sem brácteas, em *Relbunium*. Porém não se percebe na descrição de Endlicher qualquer menção a flores pediceladas sem brácteas,

condição essa definida por Dempster como crucial na decisão da validade de *Relbunium*.

Bentham & Hooker (1873) ao elevar *Relbunium* a gênero, o descrevem como: “...*Herbae habitu follis floribusque Galli, flores bracteas 4 involucrati, sed inflorescentia involucrata, fructuque saepissime carnosos, pedicello cum calyce articulato...*”, e de acordo com Dempster (1982) esses autores continuam a aceitar a definição permissiva de Endlicher, para incluir em *Relbunium* flores sem brácteas. Ehrendorfer (1955), em sua monografia sobre *Relbunium*, dá uma descrição mais detalhada, sem alterar os significados anteriormente propostos: “...*Flores sessiles vel rarius brevissime pedicellati, bracteas quaternis vel binis involucrati; bracteae involucrales nonnunquam ipsae pedunculos gerentes*”. Sobre essa descrição Dempster (1982) afirma que Ehrendorfer ao usar a palavra “*pedunculos*”, enfatiza que as espécies possuem ramos (“branchlets”) verdadeiramente pedicelados. Porém neste trabalho ficou evidente a uniformidade na presença das brácteas para a sustentação de *Relbunium*, e a importância desse caráter para a delimitação do grupo.

De acordo com Dempster (1982), se por definição, *Relbunium* é restrito apenas a espécies com flores solitárias, sésseis e involucradas, resulta num gênero que é no mínimo não-monofilético. Por outro lado se as inflorescências involucradas são incluídas, o problema deve ser examinado com mais cuidado.

Dempster (1982), determina que essas características não são constantes no gênero, ou seja, nem todas as flores são individualmente involucradas e/ou sésseis, diferindo das observações aqui realizadas. A partir dessa hipótese, transfere as espécies de *Relbunium* que possuem inflorescências involucradas, *R. richardianum*, *R. equisetoides* e *R. diphyllum*, para *Galium*, pois afirma que essas espécies são muito similares a *G. suffruticosum*, *G. araucanum* (Dempster 1982), *G. microphyllum* e *G. corymbosum* (Dempster 1990). Nestas espécies de *Galium*, Dempster (1982) define a presença de aberrações, pois observou, não freqüentemente a presença de brácteas involucrais apenas na base das inflorescências, e sugere o complexo *G. richardianum* (Dempster 1982). Esse complexo parece esclarecer, de acordo com a autora, a lacuna existente entre os gêneros *Relbunium* e *Galium*, pois todos os indivíduos de *G. suffruticosum* têm suas flores pediceladas, enquanto que em *G. araucanum*, espécie muito similar, as flores são sésseis, como ocorre em algumas espécies de *Relbunium*. Porém *G. araucanum* tem poucas flores com brácteas involucrais, como em *G. richardianum*. São muitas as semelhanças entre *G. araucanum* e *G. richardianum*, diferindo principalmente quanto à superfície dos frutos, que em *G. richardianum* é



tuberculada e em *G. araucanum* é lisa. A partir disso, flores involucradas, sésseis e solitárias se originaram da condição pedicelada, cimosa, provavelmente primitiva em *Galium* (Dempster 1982). Já em 1990, Dempster com base nas propostas de 1982, altera a posição taxonômica das espécies de *Relbunium*, incluindo-as em *Galium*, estabelecendo novas combinações.

A segregação genérica de *Relbunium* a partir de *Galium* está mais do que confirmada pelos trabalhos de Detoni (1976) e de Cavalli (1976), através de análises de flavonóides e isoenzimas, cuja proposta indica *R. hypocarpium* como a espécie mais basal do gênero. Esta afirmação de Detoni (1976) e Cavalli (1976) está de acordo com os resultados obtidos a partir da filogenia morfológica construída para o gênero, ou seja, as análises filogenéticas morfológicas confirmam *R. hypocarpium*, e também *R. gracillimum*, como o grupo basal no gênero, sustentando-o como um táxon distinto de *Galium*.

Com base nestes resultados a hipótese de Dempster de que a lacuna entre *Galium* e *Relbunium* seria preenchida pelo complexo *G. richardianum*, aqui tratado como *R. richardianum*, não seria aceitável. Por outro lado, o fato de *R. hypocarpium* ser considerado o remanescente do ancestral e apresentar uma “inflorescência” na axila das suas folhas, reforça definitivamente as tendências evolutivas na morfologia da tribo Rubieae, em concordância com as idéias de Stebbins (1974) e Weberling (1977). Stebbins (1974) sugere que a redução de inflorescências para flores solitárias está freqüentemente associada a idéia de que um ciclo de florescimento mais rápido tem uma vantagem adaptativa, e nas espécies em questão, justificam o surgimento posterior e independente de inflorescências em *R. richardianum* e *R. equisetoides*.

## V – CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados obtidos a partir das análises nas espécies de *Galium* e *Relbunium* permitiram concluir que:

- A análise morfológica combinada das folhas, flores e frutos caracterizou a distinção dos gêneros *Galium* e *Relbunium*.

- As características morfológicas estabelecidas por Dempster, para inclusão de *Relbunium* no gênero *Galium*, não confirmam a situação taxonômica citada. De acordo com essa autora, foi observada, para os indivíduos de *Relbunium*, uma variação com relação à quantidade e presença de brácteas involucrais. Nesse estudo nunca foi percebido esse tipo de alteração, ou seja, em todos os indivíduos, inclusive nos materiais-tipo analisados, as brácteas sempre foram visualizadas.

- Além das brácteas, Dempster sugere que a presença de inflorescências é um caráter diagnóstico do gênero *Galium*, porém, sua presença também foi registrada para duas espécies de *Relbunium* aqui analisadas - *R. equisetoides* e *R. richardianum*. Para as duas espécies de *Relbunium*, essa característica é considerada como um surgimento independente no gênero, no entanto, comparando-se com *Galium*, pode ser definida como um retorno ao estado plesiomórfico, caracterizando um caso de reversão.

- A presença de inflorescências, em *R. equisetoides*, sugere uma adaptação a garantia do processo de fecundação. De acordo com Ehrendorfer (1955) essa espécie possui indivíduos com flores perfeitas, contudo indivíduos monóicos, ou raramente dióicos, também podem ser observados. Nos indivíduos com flores perfeitas a existência de apenas uma flor pode garantir o sucesso da fecundação, no entanto, em indivíduos monóicos, há necessidade de mais de uma flor para assegurá-la, e nesse caso, a presença de inflorescências facilita o processo de fecundação.

- Em *Relbunium* as seções I, II e III, sugeridas por Ehrendorfer (1955), não caracterizaram grupos monofiléticos, de acordo com as análises morfológicas realizadas nesse trabalho. De acordo com Ehrendorfer (1955), a seção I, que possui indivíduos com brácteas involucrais de dimensões similares, flores com pedúnculo mais longo que as brácteas involucrais, e ervas usualmente perenes, apresenta suas espécies dispostas em três cladogramas distintos no cladograma (Fig. 50). O primeiro é constituído por *R. gracillimum* e *R. hypocarpium*, considerado o grupo basal do gênero, e, de acordo com Detoni (1976) e Cavalli (1976), *R. hypocarpium* é definida como a espécie ancestral. O segundo clado reúne *R. equisetoides*, *R. longipedunculatum*, *R. richardianum* e *R. nigro-ramosum*, e o terceiro *R. humilioides* e *R. valantioides*. Tanto no segundo como no terceiro clado, espécies das demais seções estão a eles agrupados. A seção II caracterizada morfológicamente por apresentar brácteas involucrais de tamanho desigual, pedúnculo mais curto que as brácteas, e ervas anuais ou perenes com base lenhosa (Ehrendorfer 1955), a semelhança do ocorrido na seção I, não constitui um grupo monofilético. Apesar de *R. hirtum* e *R. ostenianum* formarem um clado, e atuarem como grupo irmão de um dos cladogramas da seção I, a espécie *R. megapotamicum*, classificada como pertencente a seção II, aproxima-se morfológicamente das espécies que compõem a seção I, como observado na Figura 50. Já a seção III, constituída por *R. humile* e *R. mazocarpum*, possui flores com apenas duas brácteas involucrais e antopódio longo, mostra-se monofilética, e relaciona-se com o terceiro clado da seção I.

- Para as espécies de *Galium* e *Relbunium* analisadas nesse trabalho, os fragmentos de DNA nuclear e plastidial, ITS e *trnL-F*, respectivamente, mostram-se pouco informativos; entretanto, os mesmos já foram utilizados para outros grupos de Rubiaceae, sendo bastante informativos. Porém, os resultados obtidos confirmam a origem monofilética do clado que inclui duas das três espécies que compõem a seção II - *R. hirtum* e *R. ostenianum*, sugerindo que *R. megapotamicum* seja transferido para seção I; e das espécies incluídas na seção III - *R. humile* e *R. mazocarpum*.

- Com objetivo de expandir as análises morfológicas com relação aos órgãos vegetativos e reprodutivos, e moleculares, a fim de auxiliar na confirmação dos resultados aqui obtidos são incentivadas. Como por exemplo:

- A inclusão de mais espécies do gênero *Galium* e *Relbunium*, buscando contemplar, com relação ao último, todos os nomes propostos por Ehrendorfer (1955).

- Realizar análises com caracteres moleculares, adicionando outros fragmentos de DNA que possam acrescentar mais informações ao grupo, e incluir outros gêneros da tribo Rubieae, além de *Galium* e *Relbunium*.

- Visando à taxonomia de *Relbunium*, sugere-se uma nova organização das seções de *Relbunium*, com atenção especial à seção I, que poderá ser desmembrada em mais seções. Além disso, essas seções, que foram instituídas informalmente por Ehrendorfer (1955), devem ser descritas formalmente.

- Incentiva-se, ainda, o estudo das estruturas secretoras observadas nas espécies de *Relbunium*, através de análises minuciosas de microscopia óptica, e, principalmente, da microscopia eletrônica de transmissão, pois estas estruturas são, em parte, descritas pela primeira vez para a família Rubiaceae.

## VI – LITERATURA CITADA

---

- ACCORSI, W. R. 1949. Características morfológicas, anatômicas e citológicas da epiderme inferior da folha das rubiáceas. *Lilloa* 16: 5-59.
- AHMAD, B. 1978. Embryogeny and seed of *Anotis lancifolia* Hook. *Canadian Journal of Botany* 42: 793-803.
- ANCHEV, M. E. 1982. Taxonomic study of genus *Galium* L. in Bulgaria. II. Karyological and pollen structural investigation. *Phytology* 19: 43-68.
- ANDERSON, C.L.; ROVA, J.H.E. & ANDERSSON, L. 2001. Molecular phylogeny of the tribe Anthospermeae (Rubiaceae): systematic and biogeographic implications. *Australian Systematic Botany* 14: 231-244.
- ANDERSSON, L. 1992. A provisional checklist of Neotropical Rubiaceae. *Scripta Botanica Belgica* 1: 1-199.
- ANDERSSON, L. 1997. A new revision of *Joosia* (Rubiaceae - Cinchoneae). *Brittonia* 49: 24-44.
- ANDERSSON, L. & ROVA, J. H. E. 1999. The *rps16* intron and the phylogeny of the Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 214: 161–186.
- ANDERSSON, L.; ROVA, J.H.E. & GUARIN, F.A. 2002. Relationships, circumscription and biogeography of *Arcytophyllum* (Rubiaceae) based on evidence from *cpDNA*. *Brittonia* 54: 40-49.
- ANDREASEN, K., BALDWIN, B. G. & BREMER, B. 1999. Phylogenetic utility of the nuclear *rDNA* ITS region in subfamily Ixoroideae (Rubiaceae): comparisons with *cpDNA rbcL* sequence data. *Plant Systematics and Evolution* 217: 119-135.
- ANDREASEN, K. & BREMER, B. 2000. Combined phylogenetic analysis in the Rubiaceae - Ixoroideae: morphology, nuclear and chloroplast DNA data. *American Journal of Botany* 87(11): 1731-1748.
- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP (APG). 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 141: 399–436.
- ARBO, M. M. 1977. Venacion foliar menor en *Byttneria* (Sterculiaceae). *Bonplandia* 15(3): 211-267.

- ASCENSÃO, L.; MARQUES, N. & PAIS, M. S. 1995. Glandular trichomes on vegetative and reproductive organs of *Leonotis leonurus* (Lamiaceae). *Annals of Botany* 75: 619-626.
- ASCENSÃO, L.; MOTA, L. & CASTRO, M. M. 1999. Glandular trichomes on the leaves and flowers of *Plectranthus ornatus*: morphology, distribution and histochemistry. *Annals of Botany* 84: 437-447.
- ASSIS, M. C. & GIULIETTI, A. M. 1999. Diferenciação morfológica e anatômica em populações de "ipecacuanha" - *Psychotria ipecacuanha* (Brot.) Stokes (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 22: 205-216.
- BACIGALUPO, N. 1973. Una nueva especie de *Galium* Sect. *Lophogalium* de los Andes Argentinos. *Darwiniana* 18: 27-30.
- BACIGALUPO, N. 1975. Rubiaceas nuevas para la flora Argentina y Uruguay. *Darwiniana* 19: 510-519.
- BACKLUND, M.; OXELMAN, B. & BREMER, B. 2000. Phylogenetic relationships within the Gentianales based on *ndhF* and *rbcl* sequences, with particular reference to the Loganiaceae. *American Journal of Botany* 87(7): 1029-1043.
- BALDWIN, B. G. 1992. Phylogenetic utility of the internal transcribed spacers of nuclear ribosomal DNA in plants: an example from the Compositae. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 1: 3-16.
- BALDWIN, B. G.; SANDERSON, M. J.; PORTER, J. M.; WOJCIECHWSKI, M. F.; CAMPBELL, C. S.; DONOGHUE, M. J. 1995. The ITS region of nuclear ribosomal DNA: a valuable source of evidence on angiosperm phylogeny. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 247-277.
- BARROSO, G. M.; MORIM, M. P.; PEIXOTO, A. L. & ICHASO, C. L. F. 1999. Frutos e Sementes: Morfologia aplicada à Sistemática de Dicotiledôneas. Viçosa: Universidade Federal de Viçosa.
- BASER, K. H. C.; OZEK, T.; KIRIMER, N.; DELIORMAN, D. & ERGUN, F. 2004. Composition of the essential oils of *Galium aparine* L. and *Galium odoratum* (L.) Scop. from Turkey. *Journal of Essential Oil Research* 16:305-307.
- BENTHAM, G. & HOOKER, J. D. 1873. *Genera plantarum* 2(1). London.
- BORGARDT, S. J. & NIXON, K. C. 2003. A comparative flower and fruit anatomical study of *Quercus acutissima*, a biennial-fruited oak from the *Cerris* group (Fagaceae). *American Journal of Botany* 90: 1567-1584.
- BREMEKAMP, C. E. B. 1966. Remarks on the position, the delimitation and the subdivision of the Rubiaceae. *Acta Botanica Neerlandica* 15: 1-33.
- BREMER, B. 1991. Restriction data from chloroplast DNA for phylogenetic reconstruction: is there only one accurate way of scoring? *Plant Systematics and Evolution* 175: 39-54.
- BREMER, B. 1992. Phylogeny of the Rubiaceae (Chiococceae) based on molecular and morphological data - useful approaches for classification and comparative ecology. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 79: 380-387.
- BREMER, B. 1996. Phylogenetic studies within Rubiaceae and relationships to other families based on molecular data. *Opera Botanica Belgica* 7:33-50.



- BREMER, B. & JANSEN, R. K. 1991. Comparative restriction site mapping of chloroplast DNA implies new phylogenetic relationships within Rubiaceae. *American Journal of Botany* 78:198-213.
- BREMER, B. & ERIKSSON, O. 1992. Evolution of fruit characters and dispersal modes in the tropical family Rubiaceae. *Biological Journal of the Linnean Society* 47: 79-95.
- BREMER, B. & STRUWE, L. 1992. Phylogeny of the Rubiaceae and the Loganiaceae: congruence or conflict between morphological and molecular data? *American Journal of Botany* 79: 1171-1184.
- BREMER, B., ANDREASEN, K. & OLSSON, D. 1995. Subfamilial and tribal relationships in the Rubiaceae based on *rbcL* sequence data. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82(3): 383-397.
- BREMER, B. & THULIN, M. 1998. Collapse of Isertieae, re-establishment of Mussaendeae, and a new genus of Sabiceae (Rubiaceae); phylogenetic relationships based on *rbcL* data. *Plant Systematics and Evolution* 211: 71-92.
- BREMER, B.; JANSEN, R. K.; OXELMAN, B.; BACKLUND, M.; LANTZ, H. & KIM, K. J. 1999. More characters or more taxa for a robust phylogeny — case study from the coffee family (Rubiaceae). *Systematic Biology* 48: 413–435.
- BREMER, B. & MANEN, J.F. 2000. Phylogeny and classification of the subfamily Rubioideae (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 225: 43-72.
- BRESSAN, C. R. 1997. Morfologia e anatomia foliar de algumas espécies do gênero *Relbunium* (Rubiaceae – Rubiaceae) – Seção I (*sensu* Ehrendorfer). . Porto Alegre, 55p. Trabalho de Conclusão (Curso Ciências Biológicas) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- BRIGGS, B. G. & JOHNSON, L. A. S. 1978. Evolution in the Myrtaceae - evidence from inflorescence structure. *Proceedings of the Linnean Society of New South Wales* 102 (452): 157-257.
- CAVALLI, S. S. 1976. Divergências isozímicas e relações evolutivas entre espécies do gênero *Relbunium* (Rubiaceae). Porto Alegre, 141p. Dissertação (Mestrado em Genética) - Universidade Federal do Rio Grande do Sul.
- CAVALLI, S. S & WINGE, H. 1975. Evolução do gênero *Relbunium*: análise de isozimas. *Ciência e Cultura* 27: 259-60.
- CAVALLI-MOLINA, S.; MOTTA, V. E.P.; SCHIENGOLD, M. & WINGE, H. 1989. Identical isoenzyme patterns in sib plants of *Relbunium hypocarpium* (Rubiaceae). *Revista Brasileira de Genética* 12(2): 361-368.
- CERBAH, M.; CHIES, T. T. S.; JUBIER, M. F.; LEJEUNE, B. & SILJAK-YAKOVLEV, S. 1998. Molecular phylogeny of the genus *Hypochaeris* using internal transcribed spacers of nuclear rDNA: inference for chromosomal evolution. *Molecular Biology and Evolution* 15 (3): 345-354.
- CHAMISSO, L. C & SCHLECHTENDAL, D. 1828. *De plantis in expeditione specularotia Romanzoffiana observatis*. *Linnaea* 3 (Rubiaceae p. 220-33; 309-66).
- COCUCCI, A. E. 2005. Morphogenetic seed types of Spermatophyta. *Plant Systematics and Evolution* 250 (1-2): 1-6.

- COLOMB, M. G. 1887. Recherches sur les stipules. Ann. Sci. Nat. Bot. 16: 1-76.
- CONNOLLY, J. D. & HILL, R. A. 1991. Dictionary of Terpenoids. v. 1. London, Chapman & Hall. 182p.
- CORNER, E. J. H. 1976. The seeds of Dicotyledons. Vol. 1. Cambridge, Cambridge University Press: p. 311.
- CRISP, M. D.; GILMORE, S. R. & WESTON, P. H. 1999. Phylogenetic relationships of two anomalous species of *Pultenaea* (Fabaceae: Mirbelieae), and description of a new genus. Taxon 48: 701-714.
- CUNHA, M. & VIEIRA, R. C. 1993/1997. Anatomia foliar de *Psychotria velloziana* Benth. (Rubiaceae). Rodriguésia 45/49 (71/75): 39-50.
- DE BLOCK, P. 1995. Ovary, seed and fruit of *Rutidea* (Rubiaceae, Pavetteteae). Plant Systematics and Evolution 196: 1-17.
- DE CANDOLLE, A. P. 1830. *Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis* 4. Paris, Treuttel et Würtz.
- DE CRAENE, L. P.; HONG, S. P. & SMETS, E. F. 2004. What is the taxonomic status of *Polygonella*? Evidence of floral morphology. Annals of the Missouri Botanical Garden 91: 320-345.
- DE TONI, K. L. G. 2000. O desenvolvimento do rudimento seminal na família Rubiaceae (Juss.). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: p. 87.
- DE TONI, K. L. G. & MARIATH, J. E. A. 1997. Análise Comparativa do Desenvolvimento do Tegumento e do Nucelo em *Borreria verticillata* (L.) Mey e *Relbunium hypocarpium* (L.) Hemsl. na Família Rubiaceae. In: IX SALÃO DE INICIAÇÃO CIENTÍFICA. Resumos... Porto Alegre: p. 182.
- DE TONI, K. L. G. & MARIATH, J. E. A. 1998 a. A Unidade de Dispersão de *Relbunium hypocarpium* (L.) Hemsl. Rubieae – Rubiaceae. In: Resumos X – Salão de Iniciação Científica. 19 – 23 Outubro 1998. Porto Alegre/RS – UFRGS: 203.
- DE TONI, K. L. G. & MARIATH, J. E. A. 1998 b. Estudo do Desenvolvimento do Envoltório Esporofítico e a Formação do Esporângio no Rudimento Seminal de *Borreria verticillata* (L.) Mey e *Relbunium hypocarpium* (L.) Hemsl. na Família Rubiaceae. In: XLIX – Congresso Nacional de Botânica, Salvador. Resumos... Salvador: p. 13.
- DE TONI, K. L. G. & MARIATH, J. E. A. 1999 a. The Dispersal Unit of *Relbunium hypocarpium* (L.) Hemsl. Rubieae – Rubiaceae. Anais da Academia Brasileira de Ciência 71 (3 – I): 477 – 478.
- DE TONI, K. L. G. & MARIATH, J. E. A. 1999 b. Morfologia Comparada dos Frutos de *Relbunium hypocarpium* (L.) Hemsl. e *Galium uruguayense* Bacig. – Rubieae – Rubiaceae. In: Resumos 50º Congresso Nacional de Botânica. 50º Congresso Nacional de Botânica. 18 – 23 Julho 1999. Blumenau – SC. URB / FURB / UFSC: 12.
- DE TONI, K. L. G. & MARIATH, J. E. A. 1999 c. The Dispersal Unit of *Galium uruguayense* Bacig. – Rubieae – Rubiaceae. Acta Microscopica 8(C): 791–792.

- DE TONI, K. L. G. & MARIATH, J. E. A. 2000. Desenvolvimento do Rudimento Seminal na Família Rubiaceae. In: Resumos 51º Congresso Nacional de Botânica. 23 – 28 Julho 2000. Brasília/DF: 101.
- DEMPSTER, L. T. 1958. new names and combinations in the genus *Galium*. Brittonia 10: 181-192.
- DEMPSTER, L. T. 1962. A new species of *Galium* in California. Madroño 16(5): 165-168.
- DEMPSTER, L. T. 1968. A new species of *Galium* (Rubiaceae) from Texas. Sida 3(4): 249-251.
- DEMPSTER, L. T. 1970. Three new species of *Galium* (Rubiaceae) from Baja California. Brittonia 22: 184-190.
- DEMPSTER, L. T. 1971. The *Galium angustifolium* complex (Rubiaceae) of California and Baja California. Madroño 21(2): 70-94.
- DEMPSTER, L. T. 1973 a. A new species of *Galium* (Rubiaceae) from Guatemala. Phytologia 26(1): 12-14.
- DEMPSTER, L. T. 1973 b. The Fleshy-Fruited *Galium* (Rubiaceae) of Mexico and Central America. Brittonia 25: 15-20.
- DEMPSTER, L. T. 1973 c. The Polygamous Species of the Genus *Galium* (Rubiaceae) Section *Lophogalium*, of Mexico and Southwestern United States. University of California Publications in Botany 64: 1-36.
- DEMPSTER, L. T. 1973 d. Transfer of *Relbunium sphagnopilum* (Rubiaceae) and *R. mazocarpum* to *Galium*. Phytologia 26(4): 221-223.
- DEMPSTER, L. T. 1974. A new name for a well-known California *Galium* (Rubiaceae). Madroño 22: 312-313.
- DEMPSTER, L. T. 1975 a. A new species of *Galium* (Rubiaceae) from San Luis Potosi (Mexico). Boletim de La Sociedad Botanica de Mexico 35: 13-15.
- DEMPSTER, L. T. 1975 b. A new species of *Galium* (Rubiaceae) from the Sierra Madre Oriental. Madroño 23: 108-110.
- DEMPSTER, L. T. 1978. The genus *Galium* (Rubiaceae) in Mexico and Central America. University of California Publications in Botany 73: 1-33.
- DEMPSTER, L. T. 1980. The genus *Galium* section *Lophogalium* (Rubiaceae) in South América. Allertonia 2(4): 247-279.
- DEMPSTER, L. T. 1981. The genus *Galium* (Rubiaceae) in South America. II. Allertonia 2(8): 393-426.
- DEMPSTER, L. T. 1982. The genus *Galium* (Rubiaceae) in South America III. Allertonia 3: 211-258.
- DEMPSTER, L. T. 1990. The genus *Galium* (Rubiaceae) in South America IV. Allertonia 5(3): 283-343.

- DEMPSTER, L. T. & EHRENDORFER, F. 1965. Evolution of the *Galium multiflorum* complex in western north America. II. Critical taxonomic revision. *Brittonia* 17(4): 289-334.
- DEMPSTER, L. T. & STEBBINS, L. 1965. The fleshy-fruited *Galium* species of California (Rubiaceae). 1. Cytological findings and some taxonomic conclusions. *American Journal of Botany* 18(4): 105-113.
- DEMPSTER, L. T. & STEBBINS, L. 1971. The *Galium angustifolium* complex (Rubiaceae) of California and Baja California. *Madroño* 21(2): 70-95.
- DESFEUX, C. & LEJEUNE, B. 1996. Systematic of euromediterranean *Silene* (Caryophyllaceae): evidence from a phylogenetic analysis using ITS sequences. *Comptes rendus de l'Académie des sciences Paris* 319: 351-358.
- DETONI, M. L. & WINGE, H. 1975. Estudos sobre a filogenia do gênero *Relbunium* (Endl.) Hook. F. (Rubiaceae). *Ciência e Cultura* 27: 260.
- DETONI, M. L. 1976. Estudo quimiotaxonômico e filogenético do gênero *Relbunium* (Rubiaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: p. 130.
- DEY, P. M. & HARBORNE, J. B. 1997. *Plant Biochemistry*. , San Diego, CA: Academic Press.
- DIEFFENBACH, H.; KRAMER, D. & LÜTTGE, U. 1980. Release of guttation fluid from passive hydathodes of intact barley plants. I. Structural and cytological aspects. *Annals of Botany* 45: 397-401.
- DILLENBURG, C. R. 1978. A tribo Psychotrieae (Rubiaceae) no Rio Grande do Sul. Tese de Doutorado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Botânica, Universidade Federal do Rio grande do Sul – Porto Alegre/RS. 112p.
- DOYLE, J. D. & DOYLE, J. L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemistry Bulletin* 19: 11-15.
- EAMES, A. & MaCDANIELS, L. 1953. *An introduction to plant anatomy*. 2. ed. New York, Mc Graw-Hill. 427p.
- EHRENDORFER, F. 1949. Zur Phylogenie der Gattung *Galium*. I. *Österreichische botanische Zeitschrift*. 96: 109-138.
- EHRENDORFER, F. 1955. Revision of the genus *Relbunium* (Endl.) Benth. et. Hook. (Rubiaceae – Galieae). *Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 76: 516-553.
- EHRENDORFER, F. 1975. Flora Europaea. Notulae Systematicae ad Floram Europaeam spectantes - Infrageneric taxa in European Rubiaceae: *Asperula* and *Galium*. *Botanical Journal of Linnean Society* 70: 1-19.
- EHRENDORFER, F. 1982. Rubiaceae. *Flora d'Italia Bd. II* , PIGNATTI, S. Bologna, Edagricole: 353-379.
- EHRENDORFER, F., VERDCOURT, B. 1973. Two new species of *Galium* (Rubiaceae-Rubieae) from tropical east Africa. *Kew Bulletin* 28(3): 485-489.

- EHRENDORFER, F.; MANEN, J. F. & NATALI, A. 1994. *cpDNA* intergene sequences corroborate restriction site data for reconstructing Rubiaceae phylogeny. *Plant Systematics and Evolution* 190: 245-248.
- EHRENDORFER, F.; SAMUEL, R. & PINSKER, W. 1996. Enzyme analysis of genetic variation and relationships in diploid and polyploid taxa of *Galium* (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 202: 121-135.
- ELIAS, T.S. & GELBAND, H. 1977. Morphology, anatomy, and relationships of extrafloral nectaries and hydathodes in two species of *Impatiens* (Balsaminaceae). *Botanical Gazette* 138(2): 206-212.
- ENDLICHER, S. L. 1839. *Genera Plantarum secundum ordines naturales disposita*. Vol. 2. Wien.
- ESAU, K. 1976. *Anatomía Vegetal*. Barcelona: Ediciones Omega.
- FAROOQ, M. 1952. The embryology of *Borreria hispida* (*Spermacoce hispida*): a reinvestigation. *Current Science* 21: 252-253.
- FAROOQ, M. 1953. Endosperm and seed structure of *Oldenlandia corymbosa*. *Current Science* 22: 280-282.
- FAROOQ, M. 1960. The embryology of *Galium asperifolium*. *Journal of Indian Botanical Society* 39: 171-5.
- FELIPPE, G. M. & ALENCASTRO, F. M. M. R. 1966. Contribuição ao estudo da nervação foliar das Compositae dos Cerrados: I – Tribus Helenieae, Heliantheae, Inuleae, Mutisieae e Senecionae. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* 38: 125-157. Suplemento.
- FONT QUER, P. 1985. *Diccionario de Botanica*. Barcelona, Editorial Labor: p. 1244.
- FREITAS, L. B. 1989. Contribuição da regulação gênica para a variabilidade isoenzimática de GOT (Glutamato-oxaloacetato Transaminase) em *Relbunium hypocarpium* (Rubiaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: p. 115.
- GABRIEL, B. L. 1982. *Biological Electron Microscopy*. New York: Van Nostrand Reinhold. 264 p.
- GALATIS, B. 1988. Microtubules and epithem-cell morphogenesis in hydathodes of *Pilea cadierei*. *Planta* 176: 287-297.
- GERBER, M.; NUYKEN, W.; SCHONHAMMER, A.; SCHMIDT, O. & LANDES, M. 2000. Influence of timing and conditions on *Galium* activity with Lotus (R) combinations in small grain cereals. *Journal of Plant Diseases And Protection* S7: 517-523.
- GERRITS, P. O & SMID, L. 1983. A new, lesstoxic polymerization system for the embedding of soft tissues in glycol methacrylate and subsequent preparing of serial sections. *Journal of Microscopy* 132: 81-85.
- GERSTERBERGER, P. & LEINS, P. 1978. Rasterelektronmikroskopische Untersuchungen na Blütenknospen von *Physalis philadelphica* (Solanaceae). *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft* 91: 381-387.

- GIRARDI, A. M. 1973. Contribuição ao estudo da venação e anatomia foliar das meliáceas do Rio Grande do Sul: I. *Guarea lessoniana* Juss. (Camboatá). Iheringia, Série Botânica 18: 38-47.
- GIRARDI, A. M. 1975 Contribuição ao estudo da venação e anatomia foliar das meliáceas do Rio Grande do Sul: II. *Trichilia elegans* Juss. (Pau-de-ervilha). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica 16(3): 183-196.
- GIRARDI-DEIRO, A. M. 1975. Contribuição ao estudo da venação e anatomia foliar das meliáceas do Rio Grande do Sul: III. *Trichilia catigua* Juss. (Catiguá). Iheringia. Série Botânica 20: 91-104.
- GOODMAN, A. M. 2005. Mechanical adaptations of cleavers (*Galium aparine*). Annals of Botany 95(3): 475-480.
- GOURSAT, M.J.; GUIGNARD, J.L. 1975. Le fruit chez quatre rubiacees françaises. In: Form, Structure and Function in Plants. (Ed.) Mohan Ram, H.Y. Sarita Prakashan: NAUCHANDI, India. p. 317-325.
- GREENMAN, J. M. 1898. Revision of the Mexican and Central American Species of *Galium* and *Relbunium*. Contributions from the Gray Herbarium of Harvard University XIV: 455-470.
- HALL, T. A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. Nucleic Acids Symposium Series 41:95-98.
- HANSEN, H. & GROSSMANN, K. 2000. Auxin-induced ethylene triggers abscisic acid biosynthesis and growth inhibition. Plant Physiology 124(3): 1437-1448.
- HICKEY, L. J. 1974. A revised classification of the architecture of dicotyledonous leaves. In METCALFE, C. R. & CHALK, L. eds. Anatomy of the Dicotyledons, Volume I, Second Edition. Clarendon Press, Oxford. Pp. 25-39.
- HICKEY, M. & KING, C. 2000. Illustrated glossary of botanical terms. Cambridge, United Kingdom. 208 p.
- HOLM, T. 1907. Rubiaceae: Anatomical studies of North American representatives of *Cephalanthus*, *Oldenlandia*, *Houstonia*, *Mitchella*, *Diodia*, and *Galium*. Botanical Gazette 43(3): 153-189.
- HOLMGREN, P. K.; HOLMGREN, N. H. & BARNET, L. C. 1990. Index Herbariorum Part 1. The herbaria of the world. New York Botanical garden, New York, 8 ed. 452p.
- HUBNER, R.; FYKSE, H.; HURLE, K. & KLEMSDALE, S. S. 2003. Morphological differences, molecular characterization, and herbicide sensitivity of catchweed bedstraw (*Galium aparine*) populations. Weed Science 51 (2): 214-225.
- HUYSMANS, S.; DESSEIN, S.; SMETS, E. & ROBBRECHT, E. 2003. Pollen morphology of NW European representatives confirms monophyly of Rubieae (Rubiaceae). Review of Palaeobotany and Palynology 127: 219-240.
- IGERSHEIM, A. & ROBBRECHT, E. 1993. The character states and relationships of the Prismatomerideae (Rubiaceae – Rubioideae). Comparisons with *Morinda* and Comments on the circumscription of the Morindeae s.str. Opera Botanica Belgica 6: 61-79.



- JENSEN, W. A. Botanical histochemistry, principles and practice. San Francisco, W.H. Freeman, 408 p. 1962.
- JUDD, W.; CAMPBELL, C. S.; KELLOG, E. A.; STVENS, P. F. & DONOGHUE, M. J. 1999. Plant Systematics: a phylogenetic approach. Sunderland, MA: Sinauer Assoc.
- JUNG-MENDACOLLI, S. L. 2003. A new species of *Galium* L. (Rubiaceae) from São Paulo State, Brazil. Acta Botanica Brasilica 17(4): 605-608.
- KIRKBRIDE, J. H. 1979. *Raritebe*, an overlooked genus of the Rubiaceae. Brittonia 31(2): 299-312.
- KOCSIS, M.; DARÓK, J. & BORHIDI, A. 2004. Comparative leaf anatomy and morphology of some neotropical *Rondeletia* (Rubiaceae) species. Plant Systematics and Evolution 248 (1-4): 205-218.
- LANTZ, H. & BREMER, B. 2004. Phylogeny inferred from morphology and DNA data: characterizing well-supported groups in Vanguerieae (Rubiaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 146: 257–283.
- LEAF ARCHITECTURE WORKING GROUP. 1999. Manual of leaf architecture. Morphological description and categorization of dicotyledonous and net-veined monocotyledonous angiosperms. 65p. Disponível em: < <http://www.peabody.yale.edu/collections/pb/MLA.pdf> > Acesso em 01 jul. 2005.
- LERSTEN, N. R. & CURTIS, J. D. 1985. Distribution and anatomy of hydathodes in Asteraceae. Botanical Gazette 146(1): 106-114.
- LERSTEN, N. R. & CURTIS, J. D. 1991. Laminal hydathodes in Urticaceae: survey of tribes and anatomical observations on *Pilea pumila* and *Urtica dioica*. Plant Systematics and Evolution 176: 179-203.
- LERSTEN, N. R. & PETERSON, W. H. 1974. Anatomy of hydathodes and pigment disks in leaves of *Ficus diversifolia* (Moraceae). Botanical Journal of Linnean Society 68: 109-113.
- LEVYNS, M. R. 1937. The ovary and fruit of *Carpacoce*. Journal of South African Botany 3: 117-122.
- LEWIS, W. H. & OLIVER, R. L. 1974. Revision of *Richardia* (Rubiaceae). Brittonia 26: 271-301.
- LLOYD, F. E. 1902. The comparative embryology of the Rubiaceae. Memoirs of the Torrey Botanical Club 8: 27-111.
- LONAY, H. 1907. Structure anatomique du péricarpe et du spermoderme chez les Renonculacées – Recherches complémentaires. Arch. Inst. Bot. Liège 4: 1-33.
- LOPES, A. V.; VOGEL, S. & MACHADO, I. C. 2002. Secretory trichomes, a substitutive floral nectar source in *Lundia* A. DC. (Bignoniaceae), a genus lacking a functional disk. Annals of Botany 90: 169-174.
- MADDISON, W. P. & MADDISON, D. R. 2000. MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution. Version 4.0 - Sunderland, Massuchets: Sinauer Associates.
- MAHESHWARI, D. H. & RAJU, K. P. V. 1980. Embryology of *Dentella repens* and *Dentella serpyllifolia*. Proceedings of the Indian Academy of Science 89(3): 312-318.

- MAJUMDAR, G. P. & KUMAR PAL, P. 1958. The stipules of Rubiaceae - A Review. Transactions of Bose Research Institut 22: 57-68.
- MANEN, J. F., NATALI, A. & EHRENDORFER, F. 1994. Phylogeny of Rubiaceae-Rubieae inferred from the sequence of a DNA intergene region. Plant Systematics and Evolution 190: 195-211.
- MANEN, J.F. & NATALI, A. 1995. Comparison of the evolution of ribulose-1,5-biphosphate carboxylase (*rbcl*) and *atpB-rbcl* noncoding spacer sequences in a recent plant group, the tribe Rubieae (Rubiaceae). Journal of Molecular Evolution 41: 920-927.
- MARIATH, J. E. A. 1974. Nota prévia sobre o gênero *Relbunium* (Endl.) Hook.f. (Rubiaceae) no Rio Grande do Sul. In: Semana Universitária Gaúcha de Debates Biológicos, 15a, Porto Alegre, 14-20 out. 1974. Anais...Porto Alegre. Sociedade de Biologia do Rio Grande do Sul: 14-22.
- MARIATH, J. E. A. 1979. Morfologia e anatomia de *Relbunium hypocarpium* (L.)Hemsl. e *Relbunium hirtum* (Lam.) K. Schum. (Rubieae – Rubiaceae) do Morro Santana, Porto Alegre, RS, Brasil. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: p. 134.
- MARIATH, J. E. A. 1990. Ontogenia, Embriologia e Biologia Floral de *Relbunium hypocarpium* (L.)Hemsl. Rubieae – Rubiaceae. Tese de Doutorado. Universidade de São Paulo. São Paulo: p. 161.
- MATOS, M. E. R. 1969. Contribuição ao estudo da nervação foliar das plantas de Cerrado Labiatae. Pesquisa Agropecuária Brasileira 4: 23-27.
- MAYER, M. S. & SOLTIS, P. S. 1999. Intraespecific phylogeny analysis using ITS sequences: insights from studies of the *Streptanthus glandulosus* complex (Cruciferae). Systematic Botany 24(1): 47-61.
- MCDOWELL, T. & BREMER, B. 1998. Phylogeny, diversity, and distribution in *Exostema* (Rubiaceae): implications of morphological and molecular analyses. Plant Systematics and Evolution 212: 215-246.
- McGARVEY, D. J. & CROTEAU, R. 1995. Terpenoid metabolism. The Plant Cell 7: 1015-1026.
- McGILLIVRAY, D. J. 1983. A revision of *Galium* (Rubiaceae) in Australia and New Zealand. Telopea 2(4): 355-377.
- MENEZES, N. L.; HANDRO, W. & MELLO CAMPOS, J. F. B. 1969. Estudos anatômicos em *Pfaffia jubata* Mart. Boletim da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras da USP 331, Botânica 24: 195-238.
- METCALFE, C. R. & CHALK, L. 1979. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, Claredon Press. v. 2, p. 759-776.
- MITOVA, M.; ANCHEV, M.E. & HANDJIEVA, N.V. 2002. Iridoid patterns in *Galium* L. and some phylogenetic considerations. Zeitschrift fur Naturforschung 57C: 226-234
- MITTNACHT, A. & KEMMER, A. 2000. Control of black grass (*Alopecurus myosuroides* Huds.) and cleavers (*Galium aparine*) in winter cereals. Journal of Plant Diseases And Protection 57: 439-446.

- MOTLEY, T. J.; WURDACK, K. J. & DELPRETE, P. G. 2005. Molecular systematics of the Catesbaeeae-Chiococceae complex (Rubiaceae): flower and fruit evolution and biogeographic implications. *American Journal of Botany* 92: 316-329.
- MOTTA, V. E. P. 1981. Desenvolvimento ontogenético e modificações dos padrões isoesterásicos de *Relbunium hypocarpium* (Rubiaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre: p. 123.
- NATALI, A.; MANEN, J. F. & EHRENDORFER, F. 1995. Phylogeny of the Rubiaceae - Rubioideae, in particular the tribe Rubieae: evidence from a non-coding chloroplast DNA sequence. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 82: 428-439.
- NATALI, A.; MANEN, J. F.; KIEHN, M. & EHRENDORFER, F. 1996. Tribal, generic and specific relationships in the Rubioideae - Rubieae (Rubiaceae) based on sequence data of a cpDNA intergene region. *Opera Botanica Belgica* 7: 193-203.
- NATALI, A.; MANEN, J. F.; KIEHN, M. & EHRENDORFER, F. 1997. Tribal, generic and specific relationships in the Rubioideae - Rubieae (Rubiaceae) based on sequence data of a cpDNA intergene region. *Opera Botanica Belgica* 7: 193-203.
- NAZIMUDDIN, S. & EHRENDORFER, F. 1987. Three new species of *Galium* (Rubiaceae) from Pakistan. *Plant Systematics and Evolution* 155: 71-75.
- NEGRON-ORTIZ, V. & HICKEY, R. J. 1996. The genus *Ernodea* (Rubiaceae) in the Caribbean Basin. II. Morphological analyses and systematics. *Systematic Botany* 21(3): 445-458.
- NEPOKROEFF, M.; BREMER, B. & SYTSMA, K. J. 1999. Reorganization of the genus *Psychotria* and tribe Psychotrieae (Rubiaceae) inferred from ITS and *rbcL* sequence data. *Systematic Botany* 24(1): 5-27.
- NICOLAS, G. 1929. Remarques sur l'épidermis des feuilles de quelques *Galium*. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* 58: 45-46.
- NOYES, R. D. & RIESEBERG, L. H. 1999. ITS sequence data support a single origin for North American Astereae (Asteraceae) and reflect deep geographic divisions in *Aster* S.L. *American Journal of Botany* 86(3): 398-412.
- NUNES, E. C. M.; MARIATH, J. E. A. & OLIVEIRA, P. L. 1994. Morfologia e anatomia da folha de espécies da secção III (*sensu* Ehrendorfer) do gênero *Relbunium* (Rubieae - Rubiaceae). *Iheringia, série Botânica* 44: 113-149.
- O'BRIEN, T. P. & McCULLY, M. E. 1981. The study of structure principles and selected methods. Melbourne, Termarcarphi Pty. LTD, 280p.
- ORTEGA-OLIVENCIA, A.; DEVESA, J. A.; RODRIGUEZ-RIANO, T. 2004. A new *Galium* species from NW Portugal. *Botanica Helvetica* 114(1): 1-6.
- PERIASAMY, K. 1962. The ruminant endosperm: development and typus of rumination. In: plant embryology; a symposium. C S I R, New Delhi. 62-74.
- PERIASAMY, K. 1964. Studies on seed with ruminant endosperm. V. Seed development and rumination in two genera of the Rubiaceae. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences B.* 60: 351-360.
- PERSSON, C. 2000. Phylogeny of the neotropical *Alibertia* group (Rubiaceae), with emphasis on the genus *Alibertia*, inferred from ITS and 5S ribosomal DNA sequences. *American Journal of Botany* 87(7): 1018-1028.

- PIESSCHAERT, F.; ANDERSSON, L.; JANSEN, S.; DESSEIN, S.; ROBBRECHT, E. & SMETS, E. 2000. Searching for the taxonomic position of the African genus *Colletoeccema* (Rubiaceae): morphology and anatomy compared to an *rps16*-intron analysis of the Rubioideae. *Canadian Journal of Botany* 78: 288-304.
- PIESSCHAERT, F.; JANSEN, S.; JAIMES, I.; ROBBRECHT, E. & SMETS, E. 2001. Morphology, anatomy and taxonomic position of *Pagameopsis* (Rubiaceae - Rubioideae). *Brittonia* 53(4): 490-504.
- PORTO, M. L. & MARIATH, J. E. A. 1975. Taxonomia numérica de algumas entidades do gênero *Relbunium* (Endl.) Hook. (Rubiaceae). *Iheringia, Série Botânica* 20: 3-16.
- PORTO, M. L.; MARIATH, J. E. A.; DETONI, M. L.; CAVALLI, S. S.; WINGE, H. & EHRENDORFER, F. 1977. The systematics and evolution of the genus *Relbunium* (Rubiaceae) from Brazil, with notes on flavonoid and peroxidase patterns. *Plant Systematic and Evolution* 128: 177-93.
- PÖTTER, U. & KLOPFER, K. 1987. Studies on the leaf and flower development in *Galium aparine* L. (Rubiaceae). *Flora* 179: 305-314.
- PUFF, C. 1975. Leaf flavonoids of *Galium* sect. *Aparinoides* (Rubiaceae). *Plant Systematics and Evolution* 124: 57-66.
- PUFF, C. 1977. The *Galium obtusum* group (*Galium* sect. *Aparinoides*, Rubiaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 104(3): 202-208.
- PUFF, C. 1979. The distribution of *Galium* L. (Rubiaceae) in Africa south of the Sahara. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 49: 361-382.
- PUFF, C. 1986. A biosystematic study of the African and Madagascan Rubiaceae-Anthospermeae. *Plant Systematics and Evolution*, Suppl. 3: 1-535.
- PUFF, C. & MANTELL, D. E. 1982. Revision and affinities of *Galium* (Rubiaceae) in Madagascar. *Plant Systematics and Evolution* 140: 57-73.
- PUFF, C. & ROBBRECHT, E. 1989. A survey of the Knoxieae (Rubiaceae-Antirheoideae). *Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 110: 511-558.
- PUFF, C. & ROHRHOFER, U. 1993. The character states and taxonomy position of the monotypic mangrove genus *Scyphiphora* (Rubiaceae). *Opera Botanica Belgica* 6: 149-161.
- PUNTIERI, J. & PYSEK, P. 1998. Branching and competitive hierarchies in populations of *Galium aparine*. *Canadian Journal of Botany* 76: 63-74.
- RAGHAVAN, T. S. & RANGASWAMY, K. 1941. Studies in the Rubiaceae. Part I. Development of female gametophyte and embryo formation in *Dentella repens* Forst. and *Oldenlandia alata* Koch. and some cytotaxonomical considerations. *Journal Indian Botanical Society* 20(5): 341-356.
- RAMBO, B. 1962. Rubiaceae rio-grandenses. *Pesquisas, Série Botânica* 6: 5-74.
- RAPISARDA, A.; GALATI, E. M.; TZAKOU, O. FLORES, M. & MICELI, N. 2001. *Nepeta sibthorpii* Bentham (Lamiaceae): micromorphological analysis of leaves and flowers. *II Farmaco* 56: 413-415.

- RAZAFIMANDIMBISON, S. G.; MOOG, J.; LANTZ, H.; MASCHWITZ, U. & BREMER, B. 2005. Re-assessment of monophyly, evolution of myrmecophytism, and rapid radiation in *Neonauclea* s.s. (Rubiaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34 (2005): 334–354.
- REAMS, W. M. 1953. The occurrence and ontogeny of hydathodes in *Hygrophila polysperma* T. Anders. *New Phytologist* 52: 8-13.
- ROBBRECHT, E. 1986. Studies in tropical African Rubiaceae (7-12). 12. Further notes on *Argocoffeopsis*. *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 56: 157-161.
- ROBBRECHT, E. 1988. Tropical Woody Rubiaceae. Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification. *Opera Botanica Belgica* 1: 1-271.
- ROBBRECHT, E. & PUFF, C. 1981. *Mericocalyx* Bamps, synonymous with *Otiophora* Zucc. (Rubiaceae). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* 51: 143-151.
- ROBBRECHT, E. & PUFF, C. 1986. A survey of the Gardenieae and related tribes (Rubiaceae). *Botanische Jahrbücher für Systematik Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 108(1): 63-137.
- ROBBRECHT, E.; PUFF, C. & IGERSEIM, A. 1991. The genera *Mitchella* and *Damnacanthus*, Evidence for their close alliance; comments on the campylotropy in the Rubiaceae and the circumscription of the Morindeae. *Blumea* 35: 307-345.
- ROSA, S.; IODICE, C. & MITOVA, M. 2000. Triterpene saponins and iridoid glucosides from *Galium rivale*. *Phytochemistry* 54(8): 751-756.
- ROTH, I. 1977. Fruits of Angiosperms - Handbuch der Pflanzenanatomie. Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Science Publishers, Stuttgart. 675p.
- ROVA, J. H. E.; DELPRETE, P. G.; ANDERSSON, L. & ALBERT, V. A. 2002. A *trnL-F* cpDNA sequence study of the Condamineae-Rondeletieae-Sipaneeae complex with implications on the phylogeny of the Rubiaceae. *American Journal of Botany* 89: 145–159.
- RUTISHAUSER, R. 1999. Polymerous leaf whorls in vascular plants: developmental morphology and fuzziness of organ identities. *International Journal of Plant Science* 160(6 Suppl.): S81-S103.
- RUTISHAUSER, R.; RONSE DECRAENE, L. P.; SMETS, E. & MENDOZA-HEUER, I. 1998. *Theligonum cynocrambe*: developmental morphology of a peculiar rubiaceous herb. *Plant Systematics and Evolution* 210: 1-24.
- RUZIN, S. E. 1999. *Plant Microtechnique and microscopy*. New York, Oxford University Press.
- SCHLEIDEN, M. J. 1837. Einige Blicke auf die Entwicklungsgeschichte des vegetabilischen Organismus bei den Phanerogamen. *Archiv für Natur Geschichte* 1(3): 289-414.
- SCHMID, R. 1972. A resolution of the *Eugenia-Syzygium* controversy (Myrtaceae). *American Journal of Botany* 59: 423-436.
- SCHÖNBECK, E. T. 1991. New taxa of Rubiaceae - Rubieae from Iran. *Plant Systematics and Evolution* 174: 197-211.
- SCHÖNBECK, E. T. & EHRENDORFER, F. 1977. New taxa of Rubiaceae-Rubieae from Iraq. *Plant Systematics and Evolution* 127: 299-305.

- SCHÖNBECK-TEMESY, E. & EHRENDORFER, F. 1987. The vicarious differentiation of the *Galium serylloides* group (Rubiaceae), endemic to the W. Himalaya. *Plant Systematics and Evolution* 155: 77-87.
- SCHUMANN, K. 1889. Rubiaceae. Tribus Paederieae, Spermaceae, Stellatae. In: Martius, C. F. P. *Flora brasiliensis* 6 pt. 6: 1-123.
- SCHUMANN, K. 1891. Rubiaceae. Pflanzenfamilien 4(4): 148-154.
- SINNOTT, E. W. & BAILEY, I.; W. 1914. Investigations on the phylogeny of the Angiosperms. III. Nodal anatomy and the morphology of stipules. *American Journal of Botany* 1(9): 441-453.
- SMITH, D. L. & WATT, W. M. 1986. Distribution of lithocysts, trichomes, hydathodes and stomata in leaves of *Pilea cadierei* Gagnep. & Guill. (Urticaceae). *Annals of Botany* 58: 155-166.
- SMITH, L. B. & DOWN, R. J. 1956. Resumo preliminar das Rubiaceae de Santa Catarina. *Sellowia* 7/8: 13-86.
- SOLEREDER, H. 1899. Systematische Anatomie der Dicotyledonen (Ergänzungsband). Enke, Stuttgart. 984p.
- SPJUT, R. W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden* 70: 1-182.
- STEBBINS, G. L. 1974. *Flowering Plants: evolution above the species level*. Cambridge: The Belknap press of Harvard University Press. 397p.
- STRITTMATTER, C. G. D. 1973. Nueva técnica de diafanización. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 15(10):126-129.
- SUH, Y.; THIEN, L.B.; REEVE, H.E. & ZIMMER, E.A. 1993. Molecular evolution and phylogenetic implications of internal transcribed spacer sequences of ribosomal DNA in Winteraceae. *American Journal of Botany* 80: 1042-1055.
- SVOMA, E. 1991. The development of the bicarpellate gynoecium of *Paederia* L. species (Rubiaceae - Paederieae). *Opera Botanica Belgica* 3: 77-86.
- SWOFFORD, D. 2002. *Phylogenetic analysis using parsimony*. PAUP Version 4.0b10 Sinauer Associates, Sunderland.
- TABERLET, P.; GIELLY, L.; PAUTOU, G. & BOUVET, J. 1991. Universal primers for amplification of 3 noncoding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* 17 (5): 1105-1109.
- TAKEDA, H. 1916. Some points in the morphology of the stipules in the *Stellatae*, with special reference to *Galium*. *Annals of Botany* 30: 197-214.
- TAVARES, E. S. & VIEIRA, R. C. 1994. Anatomia foliar de *Coussarea meridionalis* (Vell.) Muell. Arg. e *Coussarea graciliflora* Benth. & Hook. (Rubiaceae). *Bradea* 6(39): 320-330.
- THOMPSON, J. D.; GIBSON, T. J.; PLEWNIAK, F.; JEANMOUGIN, F. & HIGGINS, D. G. 1997. The ClustalX windows interface: flexible strategies for multiple sequence alignment aided by quality analysis tools. *Nucleic Acids Research*, 24:4876-4882.



- TILNEY, P. M.; KOK, P. D. F. & WYN, A. E. 1990. The taxonomic significance of anatomical characters of the leaf in the southern African species of *Canthium* s.l. (Rubiaceae). South African Journal of Botany 56(3): 363-382.
- TORREL, M.; GARCIA-JACAS, N.; SUSANNA, A. & VALLÈS, J. 1999. Phylogeny in *Artemisia* (Asteraceae, Anthemideae) inferred from nuclear ribosomal DNA (ITS) sequences. Taxon 48: 721-736.
- TORRES, N.; SAEZ, L.; MUS, M. & ROSSELLO, J. A. 2001. The taxonomy of *Galium crespianum* JJ Rodr. (Rubiaceae), a Balearic Islands endemic revisited. Botanical Journal of the Linnean Society 136(3): 313-322.
- UPHOF, J. C. 1962. Plant Hairs - Handbuch der Pflanzenanatomie. Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Science Publishers, Stuttgart. 292p.
- VALES, M. A. 1983. Studies in Rondeletieae (Rubiaceae), VII. The significance of leaf epidermis for taxonomy in *Neomazaea sensu lato*. Acta Botanica Hungarica 29 (1-4): 43-53.
- VAN EERD, L. L.; STEPHENSON, G. R.; KWIATKOWSKI, J.; GROSSMANN, K. & HALL, J. C. 2005. Physiological and biochemical characterization of quinclorac resistance in a false cleavers (*Galium spurium* L.) biotype. Journal of Agricultural and Food Chemistry 53(4):1144-1151.
- VENKATESWARLU J. & RAJESWARA RAO, G. 1958. A contribution to the life history of *Rubia cordifolia*. Journal of Indian Botany Society 37: 442-454.
- VERDCOURT, B. 1958. Remarks on the classification of the Rubiaceae. Bulletin du Jardin Botanique de L'état Bruxelles 28: 209-290.
- VIEIRA, R. C. 1986. *Diodia radula* (Will. et Hoffm.) Cham. et Schlecht. (Rubiaceae). Anatomia foliar. Revista Brasileira de Biologia 46(3): 667-674.
- VIEIRA, R. C.; DELPRETE, P. G. LEITÃO, G. G. & LEITÃO, S. G. 2001. Anatomical and chemical analyses of leaf secretory cavities of *Rustia formosa* (Rubiaceae). American Journal of Botany 88(12): 2151-2156.
- VIEIRA, R. C.; GOMES, D. M. S. & FERRAZ, C. L. A. 1992. Anatomia foliar de *Psychotria nuda* Wawra e *Psychotria leiocarpoa* Mart. (Rubiaceae). Hoehnea 19(1/2): 185-195.
- WASSEM, T. 1977. The Embryogeny of *Galium tricornis*. Geobios 4: 76-78.
- WEBER, M. 1988. Formation of sperm cells in *Galium mollugo* (Rubiaceae), *Trichodiadema setuliferum* (Aizoaceae), and *Avena sativa* (Poaceae). Plant Systematics and Evolution 161: 53-64.
- WEBERLING, F. 1977. Beiträge zur Morphologie der Rubiaceen-Infloreszenzen. Berichte der Deutschen botanischen Gesellschaft. 90: 191-209.
- WINGE, H.; MOTTA, V. P.; MOLINA, S. C.; MARIATH, J. E. A.; GUS, R. & MORALES, N. B. 1980. Estudos ontogenéticos e populacionais em *Relbunium hypocarpium* (Rubiaceae). In: Acta... IV Congresso Latino-americano de Genética, Mendonça, Chile: 303-12.
- WOJCIECHOWSKI, M. F.; SANDERSON, M. J.; BALDWIN, B. G. & DONOGHUE, M. J. 1993. Monophyly of aneuploid *Astragalus* (Fabaceae): evidence from nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. American Journal of Botany 80: 711-722.

- YI, R.; YA-PIN, X. & ZHENG-HAI, H. 1998. The morphological nature of the open dichotomous leaf Venation of *Kingdonia* and *Circaeaster* and its systematic implication. *Journal of Plant Research* 111: 225-230.
- ZIEGENHAGEN, B.; BIALOZYT, R.; KUHLENKAMP, V.; SCHULZE, I.; ULRICH, A. & WULF, M. 2003. Spatial patterns of maternal lineages and clones of *Galium odoratum* in a large ancient woodland: inferences about seedling recruitment. *Journal of Ecology* 91(4): 578-586.

## VII. Anexo I

Localidades referentes ao material coletado.

Espécie	Localização	Registro
<i>R. nigro-ramosum</i>	Caçapava do Sul / RS, Pedra do Segredo	K. De Toni <i>et al.</i> 51
	Cambará do Sul / RS, Prox. PARNA Aparados da Serra	K. De Toni <i>et al.</i> 31, 46, 67, 87,
	Campos do Jordão / SP	F(1185154)
	Jaquirana / RS, Estrada de Acesso	K. De Toni <i>et al.</i> 42
	Lagoa Vermelha / RS, dist. Burro Novo	K. De Toni <i>et al.</i> 84, 90
	Praia Grande / SC, Serra do Faxinal (SC – 450)	K. De Toni <i>et al.</i> 62, 63, 64
	São Francisco de Paula / RS, RS-020	K. De Toni <i>et al.</i> 20
	São Francisco de Paula / RS, Serra Umbu (prox. FLONA)	K. De Toni <i>et al.</i> 70
	São José dos Ausentes / RS, Sítio Vale das Trutas	K. De Toni <i>et al.</i> 32
	Tainhas / RS, Rota do Sol (Serra do Pinto)	K. De Toni <i>et al.</i> 24
<i>R. richardianum</i>	Cristal / RS, BR-116 junto Rio Camaquã	K. De Toni <i>et al.</i> 08
	Lavras do Sul/ RS, Vale do Seival	K. De Toni <i>et al.</i> 56
	Porto Alegre / RS, Campus do Vale UFRGS (Informática)	K. De Toni <i>et al.</i> 01, 03
	Santo Antônio da Patrulha / RS	K. De Toni <i>et al.</i> 11
	São Francisco de Paula / RS, RS-020	K. De Toni <i>et al.</i> 25
<i>R. equisetoides</i>	Guaíba / RS, BR – 116 km 308, Fazenda Prof. N. I. Matzembacher	N.I. Matzembacher s/nº, K. De Toni <i>et al.</i> 83
<i>R. hypocarpium</i>	Caçapava do Sul / RS, Pedra do Segredo	K. De Toni <i>et al.</i> 53, 54
	Cambará do Sul / RS, Prox. PARNA Aparados da Serra	K. De Toni <i>et al.</i> 27, 28, 38, 40, 47, 49,
	Cristal / RS, BR-116 junto Rio Camaquã	K. De Toni <i>et al.</i> 09
	Porto Alegre / RS, Campus do Vale UFRGS	K. De Toni <i>et al.</i> 02, 04
	Praia Grande / SC, Serra do Faxinal (SC – 450)	K. De Toni <i>et al.</i> 60, 61
	Prov. Tucuman / Argentina	F (S.Venturi 927)
	Santo Antônio da Patrulha / RS	K. De Toni <i>et al.</i> 14
	São Francisco de Paula / RS, Serra Umbu	K. De Toni <i>et al.</i> 68, 73, 74
	São Joaquim / SC, Rio Pelotas	K. De Toni <i>et al.</i> 35
	São José dos Ausentes / RS, Sítio Vale das Trutas	K. De Toni <i>et al.</i> 33
	São José dos Ausentes / RS, Morro Negro	K. De Toni <i>et al.</i> 34
	Tainhas / RS, Rota do Sol (Serra do Pinto)	K. De Toni <i>et al.</i> 18

continuação

Espécie	Localização	Registro
<i>R. gracillimum</i>	Angra dos Reis / RJ, Reserva Ambiental Eletronuclear	M.G. Bovini <i>et al.</i> 2460, K. De Toni <i>et al.</i> 93
	Itatiaia / RJ, prox. PARNA Itatiaia	K. De Toni <i>et al.</i> 79, 80
	Serrinha / PR	F (G. Janssan 156a)
<i>R. valantioides</i>	Santo Antônio da Patrulha / RS	K. De Toni <i>et al.</i> 10
<i>R. humilioides</i>	Cambará do Sul / RS, Prox. PARNA Aparados da Serra	K. De Toni <i>et al.</i> 30, 44, 45
<i>R. longipedunculatum</i>	Cambará do Sul / RS, Prox. PARNA Aparados da Serra	K. De Toni <i>et al.</i> 29, 39, 48, 72, 81
	Cambará do Sul / RS, PARNA Aparados da Serra, prox. Cânion Itaimbezinho	U (6267)
	Jaquirana / RS, Estrada de Acesso	K. De Toni <i>et al.</i> 43
<i>R. megapotamicum</i>	São Francisco de Paula / RS, RS - 020	K. De Toni <i>et al.</i> 36
	Tainhas / RS, RS – 020, junto Rio Pinto	K. De Toni <i>et al.</i> 22
<i>R. hirtum</i>	Lavras do Sul/ RS, Vale do Seival	K. De Toni <i>et al.</i> 55
	Pelotas / RS, BR – 492, dist. Eulália	K. De Toni <i>et al.</i> 17
<i>R. ostenianum</i>	Lavras do Sul/ RS, estrada para São Gabriel	K. De Toni <i>et al.</i> 57
<i>R. humile</i>	Cambará do Sul / RS, Prox. PARNA Aparados da Serra	K. De Toni <i>et al.</i> 26, 45, 65, 71
	Guaíba / RS, BR – 116 km 308, Fazenda Prof. N. I. Matzembacher	K. De Toni <i>et al.</i> 75
	Jaquirana / RS, Estrada de Acesso	K. De Toni <i>et al.</i> 41
	Maquiné / RS, Serra Umbu	K. De Toni <i>et al.</i> 69
	Porto Alegre / RS, Campus do Vale UFRGS (base escadaria)	K. De Toni <i>et al.</i> 16
	Tainhas / RS, RS – 020, junto Rio Pinto	K. De Toni <i>et al.</i> 21
<i>R. mazocarpum</i>	Cambará do Sul / RS, Prox. PARNA Aparados da Serra	K. De Toni <i>et al.</i> 37, 82
	Hidalgo / México	NY (Pringle 8834)

## VIII. Anexo II

---

Táxons genéricos e infragenéricos citados no texto, com seus respectivos autores.

- Anotis lancifolia* Hook.  
*Anthospermum* L.  
*Arcytophyllum* Willd. ex Schult. et Schult. f.  
*Argocoffeopsis* Lebrun  
*Astiella* Jovet  
*Borreria hispida* Spruce ex K. Schum.  
*Borreria verticillata* (L.) G. Mey.  
*Calanda* K. Schum.  
*Callipeltis cucullaris* (L.) Rothm.  
*Calycosiphonia* Robbr.  
*Canthium* Lam.  
*Carpacoce spermacocea* (Reichb. f.) Sond.  
*Chimarrhis cymosa* Jacq.  
*Clematis* L.  
*Coffea* L.  
*Coptosapelta* Korth.  
*Coryphothamnus* Steyerl.  
*Coussarea graciliflora* (Mart.) Benth. et Hook. f.  
*Coussarea meridionalis* (Vell.) Müll. Arg.  
*Craterispermum* Benth.  
*Damnacanthus* C.F. Gaertn.  
*Dentella repens* (L.) J.R. Forst.  
*Dentella serpyllifolia* Wall. ex Craib  
*Didymaea* Hook. f.  
*Didymosalpinx* Keay  
*Diodia radula* (Will. et Hoffm.) Cham. et Schldl.  
*Ernodea* Sw.  
*Exostema* (Pers.) Bonpl.
- Fadogia* Schweinfurth  
*Gaertnera* Lam.  
*Galium andringitrense* Homolle ex Puff  
*Galium angustifolium* Nutt. ex A. Gray  
*Galium ankaratrense* Homolle ex Puff  
*Galium aparine* L.  
*Galium araucanum* Philib.  
*Galium aschenbornii* Nees et S. Schauer  
*Galium boreale* L.  
*Galium boyacanum* Dempster  
*Galium canescens* Kunth  
*Galium chloroionanthum* K. Schum.  
*Galium circaezans* Michx.  
*Galium collomae* J.T. Howell  
*Galium coronadoense* Dempster  
*Galium correllii* Dempster  
*Galium corymbosum* Ruiz et Pav.  
*Galium cruciata* (L.) Scop.  
*Galium ecuadoricum* Dempster  
*Galium eriocarpum* Bartl. ex DC.  
*Galium fendleri* A. Gray  
*Galium ferrugineum* K. Krause  
*Galium fuscum* M. Martens et Galeotti  
*Galium gymnopetalum* Ehrend. et  
E.Schönbeck-Temesy  
*Galium gilliesii* Hook. et Arn.  
*Galium galapagoense* Wiggins  
*Galium hirsutum* Ruiz et Pav.

<i>Galium huancavelicum</i> Dempster	<i>Guettarda parviflora</i> Vahl
<i>Galium hystricocarpum</i> Greenm.	<i>Hilia parasitica</i> K. Schum.
<i>Galium iltisii</i> Dempster	<i>Holocarpa</i> Baker
<i>Galium</i> L.	<i>Hymenocoleus scaphus</i> (K. Schum.) Robbr.
<i>Galium lahulense</i> Ehrend. et E.Schönbeck- Temesy	<i>Joosia dichotoma</i> (Ruiz et Pav.) H. Karst.
<i>Galium latifolium</i> Michx	<i>Joosia</i> H. Karst.
<i>Galium latoramosum</i> Clos	<i>Joosia oligantha</i> L. Andersson
<i>Galium magellanicum</i> Hook. f.	<i>Joosia pulcherrima</i> Steere
<i>Galium microphyllum</i> A. Gray	<i>Joosia standleyana</i> Steyererm.
<i>Galium mollugo</i> L.	<i>Keetia</i> E. P. Phillips
<i>Galium multiflorum</i> Kellogg	<i>Leonotis leonurus</i> (L.) R. Br.
<i>Galium orizabense</i> Hemsl.	<i>Luculia</i> Sweet
<i>Galium ovalleanum</i> Phil.	<i>Lundia</i> DC.
<i>Galium parishii</i> Hilend et J.T. Howell	<i>Macrosphyra</i> Hook. f.
<i>Galium pedemontanum</i> (Bellardi) All.	<i>Mitchella</i> L.
<i>Galium pendulum</i> Greenm.	<i>Mussaenda</i> L.
<i>Galium pennellii</i> Dempster	<i>Nenax</i> Gaertn.
<i>Galium peruvianum</i> Dempster et Ehrend.	<i>Neogaillonia</i> Lincz.
<i>Galium philippianum</i> Dempster	<i>Neomazaea</i> Krug. et Urb.
<i>Galium pilosum</i> Aiton	<i>Neonauclea</i> Merr.
<i>Galium plumosum</i> Rusby	<i>Neopentania</i> Verdc.
<i>Galium polyacanthum</i> (Baker) Puff	<i>Nepeta sibthorpii</i> Benth.
<i>Galium reynoldsii</i> Dempster	<i>Oldenlandia alata</i> Roxb.
<i>Galium rotundifolium</i> L.	<i>Oldenlandia corymbosa</i> L.
<i>Galium rubioides</i> L.	<i>Oldenlandia nudicaulis</i> Roth
<i>Galium saipalense</i> Ehrend. et E.Schönbeck- Temesy	<i>Otiophora lebruniana</i> (Bamps) Robbr. et Puff
<i>Galium serpenticum</i> Dempster	<i>Pagamea</i> Aubl.
<i>Galium spurium</i> L.	<i>Pagameopsis</i> Steyererm.
<i>Galium suffruticosum</i> Hook. et Arn.	<i>Paragenipa</i> Baill.
<i>Galium trichocarpum</i> DC.	<i>Paraknoxia</i> Bremek.
<i>Galium trifidum</i> L.	<i>Pentania</i> Harv.
<i>Galium uncinulatum</i> DC.	<i>Pentania prunelloides</i> (Klotzsch ex Eckl. et Zeyh.) Walp.
<i>Galium uruguayense</i> Bacigalupo	<i>Pentas</i> Benth.
<i>Galium verum</i> Scop.	<i>Plectranthus ornatus</i> Codd
<i>Galium weberbaueri</i> Krause	<i>Polygonella</i> Michx.
<i>Galium wigginsii</i> Dempster	<i>Prismatomeris</i> Thwaites
<i>Galium wrightii</i> A. Gray	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.
<i>Galopina</i> Thunb.	<i>Psychotria ipecacuanha</i> (Brot.) Stokes
	<i>Psychotria</i> L.



- Psychotria nuda* (Cham. et Schltld.) Wawra  
*Psychotria velloziana* Benth.  
*Psydrax* Gaertn.  
*Quercus acutissima* Carruth.  
*Randia malabarica* Lam.  
*Relbunium* (Endl.) Benth. et Hook.f.  
*Relbunium atherodes* (Spreng.) K. Schum.  
*Relbunium bigeminum* (Griseb.)  
*Relbunium buxifolium* K. Schum.  
*Relbunium catarinense* Ehrend.  
*Relbunium croceum* (Ruiz et Pav.) K. Schum.  
*Relbunium diphyllum* K. Schum.  
*Relbunium equisetoides* (Cham. et Schltld.)  
 Ehrend.  
*Relbunium ericoides ericoides* (Lam.) K.  
 Schum.  
*Relbunium glaberrimum* Standl.  
*Relbunium gracillimum* Ehrend.  
*Relbunium guadalupense* (Spreng.) Urb.  
*Relbunium hirsutum* (Ruiz et Pav.) K. Schum.  
*Relbunium hirtum* (Lam.) K. Schum.  
*Relbunium hirtum* K. Schum.  
*Relbunium humile* (Cham. et Schltld.) K.  
 Schum.  
*Relbunium humilioides* M. Porto et Ehrend.  
*Relbunium hypocarpium* (L.) Hemsl.  
*Relbunium indecorum* (Cham. et Schltld.)  
 Ehrend.  
*Relbunium longipedunculatum* Mariath et  
 Ehrend.  
*Relbunium mazocarpum* Greenm.  
*Relbunium megapotamicum* (Spreng.)  
 Ehrend.  
*Relbunium microphyllum* (A. Gray) Hemsl.  
*Relbunium muelleri* K. Schum.  
*Relbunium nigro-ramosum* Ehrend.  
*Relbunium noxium* (A. St.-Hil.) K. Schum.  
*Relbunium ostenianum* Standl.  
*Relbunium ovale* K. Schum.  
*Relbunium paulense* Standl.  
*Relbunium polyplocum* Hemsl.  
*Relbunium relbum* Cham. et Schltld.  
*Relbunium richardianum* (Gillies ex Hook. et  
 Arn.) Hicken  
*Relbunium rupestre* (Gardner) Ehrend.  
*Relbunium sellowianum* Cham. et Schltld.  
*Relbunium sphagnophilum* Greenm.  
*Relbunium valantioides* (Cham. et Schltld.) K.  
 Schum.  
*Relbunium valantioides* Cham. et Schltld.  
*Relbunium vile* (Cham. et Schltld.) K. Schum.  
*Rennellia* Korth.  
*Richardia* L.  
*Rondeletia* L.  
*Rubia cordifolia* L.  
*Rubia indecora* Cham. et Schltld.  
*Rubia* L.  
*Rubia peregrina* L.  
*Rubia tinctorum* L.  
*Rustia formosa* (Cham. et Schltld. ex DC.)  
 Klotzsch  
*Rutidea* DC.  
*Scyphiphora* Gaertn.  
*Sherardia arvensis* L.  
*Spermacoce* L.  
*Tarenna asiatica* Kuntze  
*Tarenna jolinonii* N. Hallé  
*Theligonum* L.

---

## IX. Anexo III

---

### Lista das Ilustrações e Tabelas citadas ao decorrer do texto.

Figura 01 (A – F). Aspectos da macromorfologia de <i>Galium latoramosum</i> .	24
Figura 02 (A – E). Aspectos da macromorfologia de <i>Galium uruguayense</i> .	25
Figura 03 (A – G). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium equisetoides</i> .	26
Figura 04 (A – G). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium richardianum</i> .	27
Figura 05 (A – H). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium gracillimum</i> .	28
Figura 06 (A – G). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium hypocarpium</i> .	29
Figura 07 (A – G). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium nigro-ramosum</i> .	30
Figura 08 (A – H). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium humilioides</i> .	31
Figura 09 (A – H). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium valantioides</i> .	32
Figura 10 (A – G). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium hirtum</i> .	33
Figura 11 (A – H). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium longipedunculatum</i> .	34
Figura 12 (A – G). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium megapotamicum</i> .	35
Figura 13 (A – I). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium ostenianum</i> .	36
Figura 14 (A – F). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium humile</i> .	37
Figura 15 (A – E). Aspectos da macromorfologia de <i>Relbunium mazocarpum</i> .	38
Figura 16 (A – K). Aspectos da macromorfologia de <i>Borreria verticillata</i> (A – F) e <i>Psychotria carthagenensis</i> (G – K).	39
Figura 17 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Galium latoramosum</i> .	65
Figura 18 (A – I). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Galium uruguayense</i> .	66
Figura 19 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium equisetoides</i> .	67
Figura 20 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium richardianum</i> .	68
Figura 21 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium gracillimum</i> .	69
Figura 22 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium hypocarpium</i> .	70
Figura 23 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium nigro-ramosum</i> .	71

Figura 24 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium humilioides</i> .	72
Figura 25 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium valantioides</i> .	73
Figura 26 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium hirtum</i> .	74
Figura 27 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium longipedunculatum</i> .	75
Figura 28 (A – I). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium megapotamicum</i> .	76
Figura 29 (A – H). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium ostenianum</i> .	77
Figura 30 (A – G). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium humile</i> .	78
Figura 31 (A – I). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Relbunium mazocarpum</i> .	79
Figura 32 (A – F). Aspectos da micromorfologia das folhas de <i>Borreria verticillata</i> (A – C) e <i>Psychotria carthagenensis</i> (D – F).	80
Figura 33 (A – K). Características micromorfológicas das folhas de <i>Galium uruguayense</i> (A – B), <i>Relbunium equisetoides</i> (C – D), <i>R. richardianum</i> (E – H) e <i>R. gracillimum</i> (I – K).	81
Figura 34 (A – N). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Galium latoramosum</i> .	95
Figura 35 (A – Q). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Galium uruguayense</i> .	96
Figura 36 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium equisetoides</i> .	97
Figura 37 (A – P). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium richardianum</i> .	98
Figura 38 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium gracillimum</i> .	99
Figura 39 (A – N). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium hypocarpium</i> .	100
Figura 40 (A – M). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium nigro-ramosum</i> .	101
Figura 41 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium humilioides</i> .	102
Figura 42 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium valantioides</i> .	103
Figura 43 (A – R). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium hirtum</i> .	104
Figura 44 (A – P). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium longipedunculatum</i> .	105
Figura 45 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de <i>Relbunium megapotamicum</i> .	106

Figura 46 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de 107 <i>Relbunium ostenianum</i> .	
Figura 47 (A – N). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de 108 <i>Relbunium humile</i> .	
Figura 48 (A – M). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de 109 <i>Relbunium mazocarpum</i> .	
Figura 49 (A – O). Aspectos micromorfológicos das estruturas reprodutivas de 110 <i>Borreria verticillata</i> (A – G) e <i>Psychotria carthagenensis</i> (H – O).	
Figura 50. Árvore obtida a partir de dados morfológicos vegetativos e reprodutivos.	112
Figura 51. Árvore gerada a partir de dados vegetativos.	114
Figura 52. Árvore gerada a partir de dados exclusivamente reprodutivos.	116
Fig. 53. Consenso estrito calculado a partir da análise de seqüências de ITS.	126
Fig. 54. Árvore consenso estrito a partir da análise de seqüências de <i>trnL-F</i> .	127
Fig. 55. Árvore consenso estrito calculada a partir da análise de seqüências de ITS e <i>trnL-F</i> combinados.	128
Figura 56. Árvores consenso estrito calculada a partir das análises de dados morfológicos e moleculares, seqüências de ITS e <i>trnL-F</i> combinados.	130
Figura 57. Árvores consenso estrito calculada a partir das análises de dados morfológicos e de moleculares, seqüências de ITS e <i>trnL-F</i> combinados.	131
Tabela 01. Taxonomia do gênero <i>Relbunium</i> , <i>sensu</i> Ehrendorfer (1955), modificado por Porto <i>et al.</i> (1977).	11
Tabela 02. Espécies selecionadas, com exceção as do gênero <i>Relbunium</i> , para a realização das análises morfológicas e moleculares.	13
Tabela 03. Características morfológicas das folhas, das espécies de <i>Galium</i> e de <i>Relbunium</i> .	55
Tabela 04. Características morfológicas das folhas, das espécies de <i>Galium</i> e de <i>Relbunium</i> , enfatizando pilosidade e hidatódio.	56
Tabela 05. Venação foliar das folhas, das espécies de <i>Galium</i> e de <i>Relbunium</i> .	57
Tabela 06. Comparação das características anatômicas das folhas.	63
Tabela 07. Variações morfológicas encontradas entre as flores de <i>Galium</i> e <i>Relbunium</i> .	91
Tabela 08. Características comuns entre os frutos de <i>Galium</i> e <i>Relbunium</i> .	92
Tabela 09. Caracteres utilizados na análise fenotípica.	119
Tabela 10. Matriz de dados fenotípicos das espécies de <i>Galium</i> , <i>Relbunium</i> e grupo externo.	123