

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(BOTÂNICA)**

ARTUR MANOEL LEITE MEDEIROS

**CARACTERES ANATÔMICOS RADICULARES E CAULINARES NO
CLADO PHILODENDRON: um suporte a recentes hipóteses filogenéticas
de *Adelonema* Schott (Araceae)**

**RIO DE JANEIRO
2020**



CARACTERES ANATÔMICOS RADICULARES E CAULINARES NO
CLADO PHILODENDRON: um suporte a recentes hipóteses filogenéticas de
Adelonema Schott (Araceae)

ARTUR MANOEL LEITE MEDEIROS

Dissertação de Mestrado apresentada ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

Orientador: Dr. Ricardo Cardoso Vieira

Coorientador: Dr. Vítor Tenorio da Rosa

RIO DE JANEIRO
MARÇO/2020

CARACTERES ANATÔMICOS RADICULARES E CAULINARES NO CLADO
PHILODENDRON: um suporte a recentes hipóteses filogenéticas de *Adelonema*
Schott (Araceae)

ARTUR MANOEL LEITE MEDEIROS

Orientadores: Dr. Ricardo Cardoso Vieira & Dr. Vítor Tenorio da Rosa

Dissertação de Mestrado submetida ao Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, da Universidade Federal do Rio de Janeiro - UFRJ, como parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Botânica).

Aprovada por:

Presidente, Prof. Dr. Vítor Tenorio da Rosa

Prof.^a Dr.^a Cássia Mônica Sakuragui

Prof.^a Dr.^a Helena Regina Pinto Lima

Prof.^a Dr.^a Bárbara de Sá Haiad

Prof.^a Dr.^a Elaine Santiago Brilhante de Albuquerque

RIO DE JANEIRO
MARÇO/2020

FICHA CATALOGRÁFICA

Não sei como o mundo me vê, mas para mim mesmo eu pareço um menino brincando na praia e me divertindo ao encontrar vez ou outra uma pedrinha mais redonda ou uma concha mais bela do que o usual, enquanto o grande oceano da verdade se encontra diante de mim sem ser descoberto (Isaac Newton).

Dedico essa dissertação aos meus orientadores:
Vitor Tenorio da Rosa, Ricardo Cardoso Vieira
e Cássia Mônica Sakuragui.

AGRADECIMENTOS

“Se pensar que a vida pertence apenas a si mesmo, ela não tem valor nenhum”¹, é uma meditação a respeito do famoso samurai Miyamoto Musashi (1584-1645). De fato, o mestrado não me habilitou exclusivamente no conhecimento técnico para produzir os dados de uma pesquisa. Ele me ensinou a ser humano, a constatar que a minha vida e o meu trabalho não pertencem somente a mim, mas também a outros. Sejam pessoas que contribuíram para essa formação, ou que dela dependeram. Durante esse tempo, passei por duros apertos na minha família, na dissertação e nos relacionamentos intrapessoais e interpessoais. Se não fosse por inestimáveis amigos e pacientes colaboradores, estaria perdido. É a eles que faço meus agradecimentos.

Ao longo desse tempo, me atentei em olhar “os lírios do campo”. Dessa forma, obtive firmeza, conforto e vigor em meus estudos. Eu atribuo essas qualidades a Deus, e por esse motivo ele é o detentor dos meus primeiros agradecimentos.

À minha família, que investiu pacientemente em mim, com a devida compreensão. Em especial, agradeço ao meu pai Sérgio de Castro Medeiros e à minha mãe Andréa da Conceição Leite Medeiros pela herança: dele, a diligência e, dela, a criatividade. Também aos meus avós Manoel Soares Medeiros (*in memoriam*), Hyldir Porto de Castro (*in memoriam*), Artur Manuel da Silva Leite (*in memoriam*) e Laura da Conceição Luiz Leite.

Agradeço à Brisa Alves pela sua fonte inesgotável de amor e carinho durante todo esse tempo. Pelas substanciais revisões feitas neste trabalho, assim como a elaboração cuidadosa das referências bibliográficas. Pela colaboração nos cortes anatômicos e nas fotomicrografias. Sempre compartilharemos nossos trabalhos e nossas vidas!

A meus amigos Arthur Henrique Pereira da Costa, Daniel Braga Galhardo, Fabíolla Bezerra Ribeiro, Lucas Mendonça Bruno, Mateus Luciano da Silva Nascimento e Michael Matos Alberto.

Aos meus orientadores Vítor Tenorio da Rosa, Cássia Mônica Sakuragui e Ricardo Cardoso Vieira. Agradeço a vocês pela confiança de aceitar a orientação. Sou muito grato pela oportunidade, paciência e atenção de todos vocês!

À professora Elaine Santiago Brilhante de Albuquerque pela esclarecedora e sempre bem recebida revisão deste trabalho.

¹ INOUE, T. **Vagabond**. Barueri, São Paulo: Panini Brasil, 2019. v. 37. cap. 317.

Ao Museu Nacional, por fornecer estrutura para elaboração desta dissertação e minha formação no mestrado.

À professora Bárbara de Sá Haiad e ao José Guilherme Ribeiro Nunes, que me acolheram no Laboratório de Anatomia Vegetal. Às sempre boas conversas e orientações da professora Bárbara.

Aos meus colaboradores e amigos inestimáveis do Laboratório de Anatomia Vegetal Bruna Gino de Araújo, Cecília Bernardo Pereira, Christian Gomes Faria, Filipe Gomes Cardoso Machado da Costa, Nathane Berg Cardim, Vinícius Caldas dos Santos e Weverson Cavalcante Cardoso.

Aos professores que acrescentaram largas doses de conhecimento e tiveram grande impacto durante as disciplinas que cursei, por toda sua dedicação e carinho.

À coordenação da pós-graduação: Andrea Ferreira da Costa, Heloísa Alves de Lima Carvalho e Luciana Brasil Sondermann.

À Universidade Iguaçu por fornecer estrutura para elaboração desta dissertação. Faço um agradecimento em especial ao Rhuan Alves Rodrigues e à Rafaela de Oliveira Ferreira.

Ao Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ) pelo fornecimento de material botânico. Em especial ao professor Marcus Alberto Nadruz Coelho, que me acompanhou durante a coleta do espécime cultivado, e à professora Rafaela Campostrini Forzza, que autorizou a coleta do material herborizado, sem o qual não haveria amostras de *Homalomena*, um gênero asiático.

Ao Sítio Roberto Burle Marx também pelo fornecimento de material botânico. Especialmente à Suzana Silva Bezerra, que autorizou as coletas, e à Sandra Regina Menezes Tofani, que me atendeu pacientemente, inclusive quando fiz a coleta dos espécimes férteis e estava chovendo.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), por fornecer o auxílio pecuniário e a todos os brasileiros.

RESUMO

A anatomia vegetal é uma ciência fundamental para a compreensão de relações sistemáticas em plantas vasculares. Na família Araceae, características anatômicas radiculares e caulinares são observadas desde o século XIX e repercutem nas recentes discussões sobre o relacionamento filogenético de suas linhagens. Atualmente, o clado *Philodendron* é formado pelos gêneros *Adelonema*, *Philodendron*, *Furtadoa*, *Homalomena* e *Thaumatococcus*. Análises anatômicas consideraram esses gêneros estreitamente relacionados e fundamentaram diversas análises filogenéticas. Após 140 anos do estabelecimento do gênero *Homalomena* como um grupo asiático-americano, recentes investigações transferiram as linhagens americanas de *Homalomena* para o gênero *Adelonema*. Essas investigações também propõem a hipótese de que *Philodendron* é parafilético devido à formação de um clado entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum*. O compartilhamento do plexo vascular da raiz com feixes simples entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum* suporta o parafiletismo. Já que o gênero *Adelonema* tem escassa representatividade na literatura, torna-se indispensável estudá-lo junto com outros representantes do clado *Philodendron*. Adicionando-se grupos externos e descrições de espécies estudadas na literatura, é possível fazer o mapeamento de caracteres anatômicos radiculares e caulinares para verificar se eles suportam as hipóteses da ressurreição de *Adelonema* e do parafiletismo de *Philodendron*. Assim, amostras obtidas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro e no Sítio Burle Marx foram investigadas através da análise de seções histológicas. Os caracteres anatômicos radiculares e caulinares descritos e obtidos por revisão de literatura foram mapeados em recentes filogenias. Os resultados revelaram que não há diferenças na anatomia radicular e caulinar de *Homalomena* e *Adelonema* que suportem a ressurreição desse último gênero. Também não foram encontrados caracteres compartilhados exclusivos entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum* que suportem a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. Em raízes, o córtex externo esclerificado é uma possível apomorfia de *P.* subg. *Pteromischum*. Observaram-se homoplasias no clado *Philodendron*, normalmente associadas à grande diversidade de *P.* subg. *Philodendron*. Cordões longos de floema em raízes são compartilhados pelos dois subgêneros de *Philodendron* e, portanto, não dão suporte ao parafiletismo no gênero. Em rizomas, feixes compostos foram classificados anteriormente como anfigasais, no entanto, em espécies terrícolas, são feixes compostos de feixes colaterais sem bainha esclerificada que podem unir-se a traços foliares. O plexo vascular da raiz com feixes simples pode ser uma reversão ou plesiomorfia em *P.* subg. *Pteromischum*, logo, esse estado de caráter não permite suportar a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. De forma inédita, foi proposto um padrão vascular em *Adelonema* e *Homalomena* e, por meio da revisão de literatura, foi encontrado um padrão exclusivo de *P.* subg. *Pteromischum* que, assim, possui dois padrões vasculares únicos que poderiam suportar essa linhagem. Logo, o presente estudo oferece novas perspectivas e incentiva novas pesquisas para esclarecer as relações filogenéticas no clado *Philodendron*.

Palavras-chave: Anatomia radicular. Anatomia caulinar. Araceae. *Adelonema*. *Philodendron*.

ABSTRACT

Plant anatomy is a fundamental area for understanding the systematic relationships in vascular plants. In the Araceae family, anatomical root and stem characteristics have been observed since the 19th century and they have repercussions in recent discussions on the phylogenetic relationship of their lineages. Nowadays, the *Philodendron* clade is formed by the genera *Adelonema*, *Philodendron*, *Furtadoa*, *Homalomena* and *Thaumatococcus*. Anatomical analyses considered these genera closely related and they based several phylogenetic analyses. After 140 years of the establishment of the genus *Homalomena* as an Asiatic-American group, recent investigations have transferred the American lineages of *Homalomena* to the genus *Adelonema*. These investigations also propose the hypothesis that *Philodendron* is paraphyletic due to the formation of a clade between *Adelonema* and *P.* subg. *Pteromischum*. The sharing of the root vascular plexus with simple bundles between *Adelonema* and *P.* subg. *Pteromischum* supports paraphyletism. Since the genus *Adelonema* has little representation in the literature, it is essential to study it together with other representatives of the *Philodendron* clade. By adding out-groups and descriptions of species already studied in the literature, it is possible to map root and stem anatomical characters to verify if they support the hypothesis of the resurrection of *Adelonema* and the hypothesis of the paraphyletism of *Philodendron*. Thus, samples obtained from the Jardim Botânico do Rio de Janeiro and the Sítio Burle Marx were investigated through the analysis of histological sections. The anatomical root and stem characters described and obtained by the literature review were mapped in recent phylogenies. The results revealed that there are no differences in the root and stem anatomy of *Homalomena* and *Adelonema* that support the resurrection of the latter genus. No unique shared characters were found between *Adelonema* and *P.* subg. *Pteromischum* to support the hypothesis of the paraphyletism of *Philodendron*. In roots, the sclerified external cortex is a possible apomorphy of *P.* subg. *Pteromischum*. Homoplasies were observed in the *Philodendron* clade, usually associated with the great diversity of *P.* subg. *Philodendron*. Long strands of phloem in roots are shared by the two sub-genera of *Philodendron* and, therefore, do not support paraphyletism in the genus. In rhizomes, compound bundles were previously classified as amphivasals, however, in terrestrial species, they are compound bundles of collateral bundles without a sclerified sheath that can be grouped to foliar traces. The root vascular plexus with single bundles may be a reversion or a plesiomorphy in *P.* subg. *Pteromischum*, therefore, this state of character does not support the hypothesis of the paraphyletism of *Philodendron*. An unprecedented vascular pattern was proposed in *Adelonema* and *Homalomena* and, through a literature review, an exclusive pattern of *P.* subg. *Pteromischum* was found, which thus has two unique vascular patterns that could support this lineage. Therefore, the present study offers new perspectives and encourages new research to clarify phylogenetic relationships in the *Philodendron* clade.

Keywords: Root anatomy. Stem anatomy. Araceae. *Adelonema*. *Philodendron*.

LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Capítulo I Mapeamento dos caracteres anatômicos radiculares no clado *Philodendron*

Figura 1 - Distribuição geográfica dos gêneros do clado <i>Homalomena</i>	22
Figura 2 - Espécimes coletados para análises estruturais das raízes adventícias.....	28
Figura 3 - Raízes em secção transversal: epiderme e exoderme.....	29
Figura 4 - Raízes em secção transversal: súber estratificado e divisões do córtex.....	30
Figura 5 - Raízes em secção transversal: ductos resiníferos.....	31
Figura 6 - Raízes em secção transversal: endoderme, periciclo e forma do estelo.....	32
Figura 7 - Árvore filogenética do clado <i>Homalomena</i>	35
Figura 8 - Mapeamento do caráter exoderme nas espécies analisadas.....	37
Figura 9 - Mapeamento do caráter córtex externo nas espécies analisadas.....	38
Figura 10 - Mapeamento do caráter súber estratificado nas espécies analisadas.....	39
Figura 11 - Mapeamento do caráter ductos resiníferos nas espécies analisadas.....	40
Figura 12 - Mapeamento do caráter endoderme madura nas espécies analisadas.....	41
Figura 13 - Mapeamento do caráter forma do estelo nas espécies analisadas.....	42
Figura 14 - Mapeamento do caráter cordões longos de floema nas espécies analisadas.....	43
Figura 15 - Representação gráfica da anatomia radicular dos gêneros estudados.....	44

Capítulo II Mapeamento dos caracteres anatômicos caulinares no clado *Philodendron*

Figura 1 - Espécimes coletados para análises estruturais dos rizomas.....	62
Figura 2 - Rizomas em secção transversal: epiderme, colênquima e súber.....	63
Figura 3 - Rizomas em secção transversal: plexo vascular e traços foliares.....	64
Figura 4 - Rizomas em secção transversal: estruturas corticais.....	65
Figura 5 - Rizomas em secção transversal: feixes compostos de <i>A. crinipes</i>	66
Figura 6 - Rizomas em secção transversal: feixes compostos de <i>A. wendlandii</i>	67
Figura 7 - Rizomas em secção transversal: feixes compostos nas demais espécies.....	68
Figura 8 - Árvore filogenética do clado <i>Homalomena</i>	71
Figura 9 - Mapeamento do caráter hipoderme esclerificada nas espécies analisadas.....	73
Figura 10 - Mapeamento do caráter súber estratificado nas espécies analisadas.....	74
Figura 11 - Mapeamento do caráter ductos resiníferos nas espécies analisadas.....	75
Figura 12 - Mapeamento do caráter plexo vascular da raiz nas espécies analisadas.....	76
Figura 13 - Mapeamento do caráter padrão vascular nas espécies analisadas.....	77
Figura 14 - Representação gráfica da anatomia caulinar dos gêneros estudados.....	78

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	12
REFERÊNCIAS.....	16
CAPÍTULO I MAPEAMENTO DOS CARACTERES ANATÔMICOS RADICULARES NO CLADO PHILODENDRON	
RESUMO.....	19
ABSTRACT.....	20
1 INTRODUÇÃO.....	21
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	23
3 RESULTADOS.....	26
3.1 ANÁLISES ESTRUTURAIS.....	26
3.2 ANÁLISES EVOLUTIVAS.....	33
4 DISCUSSÃO.....	45
5 CONCLUSÃO.....	48
REFERÊNCIAS.....	49
CAPÍTULO II MAPEAMENTO DOS CARACTERES ANATÔMICOS CAULINARES NO CLADO PHILODENDRON	
RESUMO.....	53
ABSTRACT.....	54
1 INTRODUÇÃO.....	55
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	57
3 RESULTADOS.....	60
3.1 ANÁLISES ESTRUTURAIS.....	60
3.2 ANÁLISES EVOLUTIVAS.....	69
4 DISCUSSÃO.....	79
5 CONCLUSÃO.....	82
REFERÊNCIAS.....	83
CONSIDERAÇÕES FINAIS.....	87

INTRODUÇÃO GERAL

A família Araceae contém 144 gêneros e cerca de 3.645 espécies (APG IV, 2017; BOYCE; CROAT, 2018). Embora predominante nos trópicos, contém representantes nos subtropicais e em regiões temperadas. Sua origem foi há cerca de 138 Ma nos ambientes úmidos e pantanosos do Cretáceo. A presença de ráfides e de inflorescência em espádice são exemplos de apomorfias na família, onde subfamílias são divididas pela presença de flores hermafroditas ou unissexuais separadas em zonas (NAUHEIMER; METZLER; RENNEN, 2012). Análises fenéticas e padrões morfológicos, inclusive de caracteres anatômicos radiculares e caulinares, revelaram relações entre diversas subfamílias e tribos que permanecem em recentes filogenias (GRAYUM, 1990; CUSIMANO *et al.*, 2011).

Na classificação de Engler e Krause (1920), a subfamília Philodendroideae é composta por 17 gêneros, dentre eles *Homalomena* Schott, *Philodendron* Schott, *Aglaonema* Schott e *Schismatoglottis* Zoll. & Moritzi. Seguindo essa classificação, French e Tomlinson (1981) fizeram grandes avanços na anatomia caulinar da subfamília através dos padrões vasculares. Nesse trabalho, é mencionada a presença de feixes vasculares anfibasais de anel contínuo ou descontínuo com cordão fibroso central e de ductos resiníferos em *Homalomena* e *Philodendron*. Posteriormente, French e Tomlinson (1984), através da avaliação de 480 materiais de caules de *Philodendron*, relataram a presença de cinco padrões vasculares que enfatizaram relações infragenéricas.

French (1987a), em investigações da hipoderme esclerificada em raízes de 280 espécies de Araceae, apresentou resultados que ofereceram suporte às relações taxonômicas em Philodendroideae. Enquanto French (1987b), em análises dos ductos resiníferos radiculares de mais de 250 espécies, ofereceu suporte a um grupo formado por *Philodendron*, *Homalomena*, *Furtadoa* M.Hotta, *Cercestis* Schott e *Culcasia* P. Beauv. Posteriormente, Bogner e Nicolson (1991) transferiram gêneros de Philodendroideae para a subfamília Calloideae em uma revisão da família Araceae. Através de caracteres anatômicos vegetativos, Keating (2000) observou que trepadeiras e epífitas de subfamílias diferentes compartilham a presença de colênquima em anel descontínuo. Keating (2004), através da anatomia vegetativa, revisou as classificações taxonômicas de Araceae que haviam sido realizadas até então, o que permitiu o reconhecimento de novas relações e a inclusão de novos gêneros na família. Essa revisão ofereceu suporte e novamente propôs a subfamília Philodendroideae, em que permaneceriam na mesma tribo os gêneros *Philodendron*, *Homalomena*, *Furtadoa*, *Montrichardia* Crueg. e *Anubias* Schott.

Mais recentemente, baseados em estudos filogenéticos moleculares, Cusimano *et al.* (2011) incluem *Homalomena*, *Philodendron*, *Aglaonema* e *Schismatoglottis* na subfamília Aroideae. A subfamília é dividida nos clados Philonotion e Zantedeschia, junto com os gêneros *Calloopsis* Engl., *Anubias* e *Montrichardia*. No clado Philonotion, dentre outros, encontra-se o gênero *Schismatoglottis*. Enquanto no clado Zantedeschia, estão o gênero *Zantedeschia* Spreng., a tribo Spathicarpeae, o clado Anchomanes e o clado Homalomena, esse último suportado pela presença de hipoderme esclerificada, ductos resiníferos radiculares e ausência de espessamento endotecial, além dos dados moleculares. O gênero *Aglaonema* encontra-se no clado Anchomanes, ao passo que no clado Homalomena encontra-se a tribo Culcasieae e o clado Philodendron, que é formado pelos gêneros *Philodendron*, *Homalomena* e *Furtadoa*. O clado Philodendron é suportado pela presença de flores unissexuais em uma zonação distinta na espádice: uma zona basal de flores pistiladas, mediana de flores estéreis e apical de flores estaminadas.

O gênero *Adelonema* Schott foi sinonimizado com *Homalomena* há mais de um século, sendo colocado na seção *Curmeria* (ENGLER, 1876). O sequenciamento de dois marcadores moleculares que incluiu 33 espécies de Araceae, com apenas duas espécies do gênero *Homalomena* e seis de *Philodendron*, revelou a hipótese de que essas duas linhagens são irmãs e que, dessa forma, *Philodendron* é parafilético (BARABE *et al.*, 2002). A análise Bayesiana de três marcadores moleculares de nove espécies de *Homalomena* e 72 de *Philodendron*, junto com o mapeamento de caracteres vegetativos e reprodutivos, confirmou a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. Além disso, demonstrou que as linhagens americanas e asiáticas do gênero *Homalomena* eram distintas (GAUTHIER; BARABE; BRUNEAU, 2008).

Outra análise, com sequenciamento de dois marcadores de 10 táxons de *Homalomena* americanas e outros 92 táxons do clado Philodendron, suportou a transferência das espécies americanas de *Homalomena* para o gênero *Adelonema*. Essa transferência foi denominada pelos autores como “ressurreição de *Adelonema*”. A análise confirmou a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*, além de mencionar que *P.* subg. *Pteromischum* deve ser reconhecido como gênero *Elopium* Schott (YENG; MEEROW; CROAT, 2016). De fato, é possível fazer inferências evolutivas entre *Adelonema* e *Philodendron* devido à parcial sobreposição na distribuição geográfica desses gêneros (LOSS-OLIVEIRA *et al.*, 2016).

Tenorio (2010) observou características taxonomicamente úteis no eixo vegetativo em epífitas e trepadeiras nômades *sensu* Zotz (2013) do gênero *Philodendron*. Posteriormente, Tenorio, Sakuragui e Vieira (2012) discutiram a presença de feixes anfigasais em *Philodendron* e chegaram à conclusão de que são feixes compostos formados por feixes axiais e traços

foliares. Os autores relataram que o compartilhamento da presença do plexo vascular de traços radiculares com feixes simples entre *P. subg. Pteromischum* e *Adelonema crinipes* S.Y. Wong & Croat pode suportar a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. Nesse trabalho, também se considerou a validade taxonômica da hipoderme esclerificada, do súber estratificado, dos ductos resiníferos e do padrão vascular.

Tenorio (2010) e Tenorio, Sakuragui e Vieira (2014) discutiram a presença de hipoderme esclerificada em raízes de *Philodendron* e chegaram à conclusão de que esse tecido é exoderme esclerificada. Ductos resiníferos com bainha parenquimática foram encontrados em *Thaumatophyllum corcovadense* Sakur., Calazans & Mayo. Em *Philodendron cordatum* Kunth ex Schott, a bainha é esclerificada incompleta. Em *Philodendron ochrostemon* Schott, a bainha é esclerificada completa. Os autores também consideram a validade taxonômica da presença de súber estratificado, o estágio da endoderme *sensu* Peterson e Enstone (1996) e a forma do estelo.

A anatomia da raiz revelou que os subgêneros *Philodendron* e *Pteromischum* possuem um maior número de características comuns, tornando *Meconostigma* um subgênero com características distintas (FERREIRA, 2017). No ano seguinte, uma análise com seis marcadores moleculares e o maior número de espécies estudadas demonstrou que as espécies de *P. subg. Meconostigma* formam uma linhagem distinta. Portanto, essas espécies foram transferidas para o gênero *Thaumatophyllum* Schott (SAKURAGUI *et al.*, 2018).

Encontram-se apenas quatro espécies de *Adelonema* em estudos anatômicos radiculares e caulinares. Contudo, não foram contemplados raiz e caule concomitantemente em um mesmo estudo. Apenas duas dessas espécies são nativas do Brasil, *Adelonema erythropus* Schott e *A. crinipes*, revelando sua escassez na literatura anatômica (FRENCH, 1987a-b; KEATING, 2000; TENORIO; SAKURAGUI; VIEIRA, 2012). Do mesmo modo, as espécies representadas na literatura não apresentam a descrição de características anatômicas radiculares importantes como o estágio da endoderme, forma do estelo e caracterização do floema em cordões longos e curtos, bem como de características caulinares, como as relações com o padrão vascular de *Philodendron*.

Assim, a descrição anatômica de espécies de *Adelonema*, *Homalomena* e *Philodendron* é uma contribuição indispensável para reconhecer características importantes observadas em recentes trabalhos sobre o gênero *Philodendron*. A descrição de novas espécies do clado *Philodendron* e de grupos externos, bem como a adição de espécies do clado obtidas por meio de revisão de literatura, permitem a construção de matrizes de caracteres anatômicos radiculares e caulinares. Através do mapeamento dos caracteres, é possível verificar se eles suportam as

hipóteses da ressurreição do gênero *Adelonema* e do parafiletismo de *Philodendron*. Assim, este trabalho divide-se em dois capítulos com os seguintes objetivos:

Capítulo 1 — Mapeamento dos caracteres anatômicos radiculares no clado *Philodendron*

- Descrever a anatomia das raízes adventícias de representantes do clado *Philodendron* e de grupos externos;
- Mapear os caracteres anatômicos radiculares descritos junto com a descrição de espécies obtidas por meio de revisão de literatura;
- Verificar se o mapeamento dos caracteres anatômicos radiculares suporta as hipóteses da ressurreição do gênero *Adelonema* e do parafiletismo de *Philodendron*.

Capítulo 2 — Mapeamento dos caracteres anatômicos caulinares no clado *Philodendron*

- Descrever a anatomia dos rizomas de representantes do clado *Philodendron* e de grupos externos;
- Mapear os caracteres anatômicos caulinares descritos junto com a descrição de espécies obtidas por meio de revisão de literatura;
- Verificar se o mapeamento dos caracteres anatômicos caulinares suporta as hipóteses da ressurreição do gênero *Adelonema* e do parafiletismo de *Philodendron*.

REFERÊNCIAS

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP IV. Missouri: Missouri Botanical Garden, 2017. Version 14. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acesso em: 20 nov. 2018.
- BARABE, D. *et al.* The correlation between development of atypical bisexual flowers and phylogeny in the Aroideae (Araceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 232, n. 1-2, p. 1-19, 2002.
- BOGNER, J.; NICOLSON, D. H. (1991). A revised classification of Araceae with dichotomous keys. **Willdenowia**, [s.l.], v. 21, p. 35-50, 1991.
- CUSIMANO, N. *et al.* Relationships within the Araceae: comparisons of morphological patterns with molecular phylogenies. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 98, p. 654-668, 2011.
- ENGLER, A. **Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae**. Leipzig: Blochmann & Sohn, 1876.
- ENGLER, A.; KRAUSE, K. Additamentum ad Araceas-Philodendroideas, Araceae-Colocasioideae. **Das Pflanzenreich: regni vegetabilis conspectus**, Leipzig, v. 4, 23E, 1920.
- FERREIRA, R. F. **Anatomia das raízes adventícias de espécies do gênero *Philodendron* Schott. (Araceae): estrutura, função e correlações taxonômicas**. 2017. 108 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas (Botânica)) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.
- FRENCH, J. C. Systematic occurrence of a sclerotic hypodermis in roots of Araceae. **American Journal of Botany**, [s.l.], p. 891-903, 1987a.
- FRENCH, J. C. Systematic survey of resin canals in roots of Araceae. **Botanical Gazette**, Chicago, v. 148, p. 360-371, 1987b.
- FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Vascular patterns in stems of Araceae: subfamily Philodendroideae. **Botanical Gazette**, Chicago, v. 142, n. 4, p. 550-563, 1981.
- FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Patterns of stem vasculature in *Philodendron*. **American Journal of Botany**, v. 71, n. 10, p. 1432-1443, 1984.
- GAUTHIER, M. P. L.; BARABE, D.; BRUNEAU, A. Molecular phylogeny of the genus *Philodendron* (Araceae): delimitation and infrageneric classification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [s.l.], v. 156, p. 13-27, 2008.
- GRAYUM, M. H. Evolution and phylogeny of the Araceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 77, n. 4, p. 628-697, 1990.
- KEATING, R. C. Collenchyma in Araceae: trends and relation to classification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [s.l.], v. 134, n. 1-2, p. 203-214, 2000.

KEATING, R. C. Vegetative anatomical data and its relationship to a revised classification of the genera of Araceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, [s.l.], v. 91, n. 3, p. 485-494, 2004.

LOSS-OLIVEIRA, L. *et al.* Evolution of *Philodendron* (Araceae) species in Neotropical biomes. **PeerJ**, [s.l.], p. 1-18, 2016.

NAUHEIMER, L.; METZLER, D.; RENNER, S. S. Global history of the ancient monocot family Araceae inferred with models accounting for past continental positions and previous ranges based on fossils. **New Phytologist**, [s.l.], v. 195, n. 4, p. 938-950, 2012.

PETERSON, C. A.; ENSTONE, D. E. Functions of passage cells in the endodermis and exodermis of roots. **Physiologia Plantarum**, [s.l.], v. 97, p. 592-598, 1996.

SAKURAGUI, C. M. *et al.* Recognition of the genus *Thaumatophyllum* Schott— formerly *Philodendron* subg. *Meconostigma* (Araceae)— based on molecular and morphological evidence. **PhytoKeys**, [s.l.], n. 98, p. 51, 2018.

TENORIO, V. **Contribuição ao estudo anatômico dos órgãos vegetativos do gênero *Philodendron* Schott (Araceae)**. 2010. 118 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas (Botânica)) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2010.

TENORIO, V.; SAKURAGUI, C. M.; VIEIRA, R. C. Stem anatomy of *Philodendron* Schott (Araceae) and its contribution to the systematics of the genus. **Plant systematics and evolution**, [s.l.], v. 298, n. 7, p. 1337-1347, 2012.

TENORIO, V.; SAKURAGUI, C. M.; VIEIRA, R. C. Structures and functions of adventitious roots in species of the genus *Philodendron* Schott (Araceae). **Flora**, [s.l.], v. 209, p. 547-555, 2014.

YENG, W. S.; MEEROW, A. W.; CROAT, T. B. Resurrection and New Species of the Neotropical Genus *Adelonema* (Araceae: *Philodendron* Clade). **Systematic Botany**, [s.l.], v. 41, 2016.

ZOTZ, G. “Hemiepiphyte”: a confusing term and its history. **Annals of botany**, [s.l.], v. 111, n. 6, p. 1015-1020, 2013.

CAPÍTULO I
MAPEAMENTO DOS CARACTERES ANATÔMICOS RADICULARES
NO CLADO PHILODENDRON

RESUMO

Raízes adventícias estão presentes na família Araceae, assim como em todas as monocotiledôneas. Caracteres anatômicos importantes foram observados em raízes de *Philodendron*, *Homalomena* e *Furtadoa* desde o final do século XIX e início do século XX. Mais de um século depois, por meio de uma filogenia com mapeamento de caracteres morfoanatômicos, descobriu-se que esses caracteres suportam o clado *Homalomena*, formado pela tribo Culcasieae e pelo clado *Philodendron*. O gênero *Adelonema* foi sinonimizado com *Homalomena* em 1876 e, 140 anos depois, foi novamente proposto para circunscrever as linhagens neotropicais desse último gênero. Observou-se também que o reconhecimento de *Adelonema* tornou o gênero *Philodendron* parafiletico. Novas revisões anatômicas no clado *Philodendron* apresentaram repercussões taxonômicas. Já que o gênero *Adelonema* tem escassa representatividade na literatura, torna-se importante estudá-lo junto com outros representantes do clado *Philodendron*. Adicionando-se grupos externos e descrições de espécies já estudadas na literatura, é possível fazer o mapeamento de caracteres anatômicos radiculares para verificar se suportam as hipóteses da ressurreição de *Adelonema* e do parafiletismo de *Philodendron*. Assim, amostras obtidas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro e no Sítio Burle Marx foram investigadas através de secções histológicas. Os caracteres anatômicos radiculares descritos e obtidos por revisão de literatura foram mapeados em recentes filogenias. Os resultados revelaram que não há diferenças na anatomia radicular de *Homalomena* e *Adelonema* que suportem a ressurreição desse último gênero. Também que não há caracteres compartilhados exclusivos entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum* que suportem o parafiletismo de *Philodendron*. O córtex externo esclerificado é uma possível apomorfia de *P.* subg. *Pteromischum*. Observaram-se homoplasias no clado *Philodendron*, normalmente associadas à diversidade de *P.* subg. *Philodendron*, como o súber estratificado. Cordões longos de floema são compartilhados pelos dois subgêneros de *Philodendron* e, logo, suportam o presente gênero. Portanto, o presente estudo oferece novas perspectivas e incentiva novas pesquisas para esclarecer as relações filogenéticas no clado *Philodendron*.

Palavras-chave: Anatomia vegetal. Anatomia radicular. Araceae. *Adelonema*. *Philodendron*.

ABSTRACT

Adventitious roots are predominant in the Araceae family and typical of monocotyledons. Important anatomical characters have been observed in the roots of *Philodendron*, *Homalomena* and *Furtadoa* since the late 19th and early 20th centuries. More than a century later, through a phylogeny with mapping of morphoanatomical characters, it was found that these characters support the *Homalomena* clade, formed by the *Culcasieae* tribe and the *Philodendron* clade. The genus *Adelonema* was synonymized with *Homalomena* in 1876 and, 140 years later, it was again proposed to circumscribe the neotropical lineages of the latter genus. It was also observed that *Adelonema* makes the genus *Philodendron* paraphyletic. New anatomical revisions in the *Philodendron* clade had taxonomical repercussions. Since the genus *Adelonema* has little representation in the literature, it is important to study it along with other representatives of the *Philodendron* clade. By adding out-groups and descriptions of species already studied in the literature, it is possible to map root anatomical characters to verify whether they support the hypothesis of resurrection of *Adelonema* and hypothesis of paraphyletism of *Philodendron*. Thus, samples obtained from the Jardim Botânico do Rio de Janeiro and Sítio Burle Marx were investigated through histological sections. The root anatomical characters described and obtained by the literature review were mapped in recent phylogenies. The results revealed that there are no differences in the root anatomy of *Homalomena* and *Adelonema* that support the resurrection of the latter genus. Also that there are no unique shared characters between *Adelonema* and *P.* subg. *Pteromischum* that support the paraphyletism of *Philodendron*. The sclerified external cortex is a possible apomorphy of *P.* subg. *Pteromischum*. Homoplasies were observed in the *Philodendron* clade, usually associated with *P.* subg. *Philodendron*, as the stratified cork. Long strands of phloem are shared by the two *Philodendron* subgenera and therefore support the present genus. Therefore, the present study offers new perspectives and encourages further research to clarify phylogenetic relationships in the *Philodendron* clade.

Keywords: Plant anatomy. Root anatomy. Araceae. *Adelonema*. *Philodendron*.

1 INTRODUÇÃO

Raízes adventícias são predominantes na família Araceae e típicas de monocotiledôneas (TROLL, 1949). Os ductos resiníferos e a hipoderme esclerificada foram observados em raízes de *Philodendron* Schott, *Homalomena* Schott e *Furtadoa* M.Hotta desde o final do século XIX e início do século XX (TRÉCUL, 1865; LIERAU, 1888; PORSCHE, 1911; ENGLER; KRAUSE, 1912). Quase um século depois, French (1987a, 1987b) trabalhou com a anatomia das raízes adventícias de 91 gêneros e mais de 250 espécies de Araceae. Suas descobertas revelaram um grupo suportado por hipoderme esclerificada e ductos resiníferos. Cusimano *et al.* (2011) demonstraram, 24 anos depois, por meio de uma filogenia com mapeamento de caracteres morfoanatômicos na família, que esse grupo é o clado Homalomena. Esse clado é formado pela tribo Culcasieae e pelo clado *Philodendron*, que por sua vez é composto por *Philodendron*, *Homalomena* e *Furtadoa*.

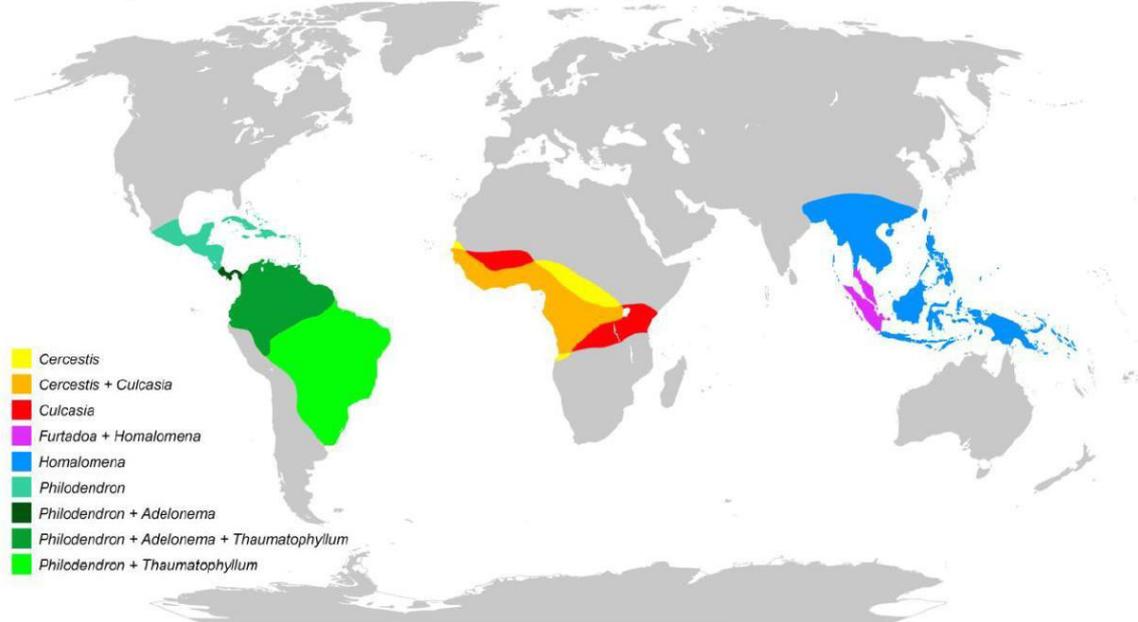
Adelonema é um gênero proposto por Schott (1860) que foi sinonimizado com o gênero *Homalomena* na seção *Curmeria* por Engler (1876). Barabe *et al.* (2002) revelaram, através do sequenciamento de dois marcadores moleculares de 33 espécies de Araceae, que *Homalomena* forma uma linhagem irmã com *Philodendron*. Gauthier, Barabe e Bruneau (2008) suportaram essa hipótese de parafiletismo de *Philodendron*, através do sequenciamento de três marcadores moleculares em nove espécies de *Homalomena* e 72 de *Philodendron*, junto com o mapeamento de caracteres morfoanatômicos. Além disso, demonstraram que as linhagens americanas e asiáticas de *Homalomena* são distintas.

Yeng, Meerow e Croat (2016), em um novo trabalho com marcadores moleculares, deram suporte à linhagem americana de *Homalomena*, cujas espécies foram transferidas para o gênero *Adelonema*. Nota-se que *Adelonema* foi sinonimizado com *Homalomena* durante 140 anos. Os autores denominaram essa transferência de “ressurreição de *Adelonema*”. A análise também confirmou a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*, além de ser sugerido que as espécies de *P.* subg. *Pteromischum* sejam transferidas para o gênero *Elopium* Schott. De fato, Loss-Oliveira *et al.* (2016) consideram possível fazer inferências evolutivas entre *Adelonema* e *Philodendron* devido à parcial sobreposição na distribuição geográfica desses gêneros (Fig. 1).

No gênero *Philodendron*, Tenorio (2010), Tenorio, Sakuragui e Vieira (2014) e Ferreira (2017) estudaram o dimorfismo radicular de epífitas e trepadeiras nômades *sensu* Zotz (2013). Os autores discutiram sobre a hipoderme esclerificada e concluíram que o tecido é uma exoderme esclerificada. Além disso, encontraram características exclusivas do subgênero *Meconostigma*: súber estratificado, bainha totalmente parenquimática em ductos resiníferos,

endoderme em estágio I *sensu* Peterson e Enstone (1996), estelo lobado e ausência de cordões longos de floema. Apenas um ano depois, uma análise com seis marcadores moleculares e o maior número estudado de espécies obtidas na literatura até então demonstrou que as espécies de *P.* subg. *Meconostigma* formam uma linhagem distinta. Logo, essas espécies foram transferidas para o gênero *Thaumatophyllum* Schott (SAKURAGUI *et al.*, 2018).

Figura 1 - Distribuição geográfica dos gêneros do clado Homalomena



Fonte: VASCONCELOS *et al.*, 2018.

Estudos envolvendo espécies de *Adelonema* apresentam escassa representatividade na literatura. O gênero possui atualmente 13 espécies (BOYCE; CROAT, 2018), sendo que quatro delas são nativas do Brasil, encontrando-se nos estados do Acre, Amazonas e Rondônia. A anatomia radicular de apenas duas espécies de *Adelonema* foi contemplada até então, sendo que dessas, apenas *Adelonema erythropus* Schott (FRENCH, 1987a, 1987b) é nativa do território brasileiro. Do mesmo modo, as espécies representadas na literatura não apresentam a descrição de características anatômicas radiculares importantes como o estágio da endoderme, súber estratificado, forma do estelo e cordões longos de floema.

Assim, um trabalho sobre a anatomia radicular de espécies de *Adelonema*, *Homalomena* e *Philodendron* é uma contribuição indispensável para reconhecer características importantes observadas em recentes trabalhos sobre *Philodendron*. A descrição de novas espécies do clado *Philodendron* e de grupos externos, bem como a adição de espécies do clado obtidas por meio de revisão de literatura, permitem a construção de uma matriz de caracteres anatômicos radiculares. Através do mapeamento dos caracteres, é possível verificar se eles suportam as hipóteses da ressurreição do gênero *Adelonema* e do parafiletismo de *Philodendron*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Foram coletadas raízes adventícias de quatro espécies do clado *Philodendron* e duas espécies de grupos externos: *Aglaonema brevispathum* Engl. como representante do clado Anchomanes e *Schismatoglottis neoguineensis* N.E. Br. como representante do clado Philonotion (Tabela 1). Consultou-se a Dr.^a Cássia Mônica Sakuragui com intuito de assegurar a identificação do material.

Raízes adventícias de um espécime cultivado de *Adelonema crinipes* S.Y. Wong & Croat foram coletadas em maio de 2018 no Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ). Na mesma instituição, foi obtido um espécime herborizado de *Homalomena griffithii* Hook.f. em fevereiro de 2019, originalmente coletado em Sungai Sepia, na Malásia, em 16 de julho de 1970. Os espécimes-testemunho encontram-se no Herbário do Jardim Botânico (RB).

Espécimes cultivados de *Adelonema wendlandii* S.Y. Wong & Croat, *Philodendron fragrantissimum* G. Don, *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* foram coletados em canteiros do Sítio Burle Marx (Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro) em julho de 2018, encontrando-se férteis para identificação botânica em novembro de 2018. Os espécimes-testemunho foram depositados no Herbário da Universidade Federal do Rio de Janeiro (RFA).

Tabela 1 - Lista de espécies empregadas para análise da anatomia radicular

Gênero	Subgênero	Espécie	Forma de vida	Voucher
<i>Adelonema</i>	-	<i>A. crinipes</i> S. Y. Wong & Croat	Terrícola	RB93529
<i>Adelonema</i>	-	<i>A. wendlandii</i> S. Y. Wong & Croat	Terrícola	RFA43457
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. fragrantissimum</i> G. Don	Terrícola	RFA43456
<i>Homalomena</i>	-	<i>H. griffithii</i> Hook. f.	Terrícola	RB223439
<i>Aglaonema</i>	-	<i>A. brevispathum</i> Engl.	Terrícola	RFA43454
<i>Schismatoglottis</i>	-	<i>S. neoguineensis</i> N.E. Br	Terrícola	RFA43455

Fonte: Elaborado pelo autor.

Os espécimes frescos passaram por um tratamento de fixação com FPA. Em seguida, foram depositados em álcool 70% (JOHANSEN, 1940; RUZIN, 1999). Foram efetuados cortes histológicos através de secções transversais com micrótomo de Ranvier. As secções buscaram abranger, quando possível, a região proximal e os dois primeiros centímetros da região distal das raízes.

Os cortes histológicos foram clarificados com hipoclorito de sódio 50%, neutralizados com água acidulada e lavados com água destilada. Depois, foram corados com azul de Astra e/ou safranina (BUKATSCH, 1972). Por fim, montou-se as lâminas histológicas com glicerina 50% (JOHANSEN, 1940). Para comprovar a presença de grânulos de amido, empregou-se o

reagente de Lugol (JOHANSEN, 1940). Confirmou-se a presença de cristais de oxalato de cálcio através da solubilidade em ácido clorídrico 2% (HOWARTH; WARNE, 1959).

Em materiais herborizados, efetuou-se o processo de hidratação por meio de fervura em água destilada e amolecimento por 8 horas em KOH 2% (SMITH; SMITH, 1942). Após esse período, estabeleceu-se a desidratação em série alcoólica crescente, durante 30 minutos em cada uma das concentrações, a saber: 7,5%, 15%, 30%, 50%, 70%, 90% e 99,9%.

As amostras foram transportadas para soluções de álcool e acetona nas proporções 3:1, 1:1 e 1:3, respectivamente. Em seguida, a série retornou na mesma gradação às proporções iniciais descritas. Depois, o conteúdo foi transferido para álcool 99,9% e imerso em uma solução de álcool absoluto e historresina. Por fim, efetuou-se a imersão em historresina pura para a formação de blocos. Eles foram seccionados em micrótomo rotativo modelo RM2255 (Leica), com navalha de vidro. Fotomicrografias foram obtidas através da câmera de vídeo *Q Color 5* acoplada ao microscópio *Olympus BX*, no Departamento de Botânica do Museu Nacional.

A matriz de caracteres anatômicos radiculares foi elaborada com a inclusão de 21 exemplares obtidos da literatura (Tabela 2). Não foi possível trabalhar com *A. erythropus* e *Adelonema peltatum* S.Y. Wong & Croat, pois French (1987a) não fez descrições ou indicações em fotomicrografias.

Tabela 2 - Espécies da literatura analisadas no mapeamento de caracteres radiculares

Gênero	Subgênero	Espécie	Fonte
<i>Philodendron</i>	<i>Pteromischum</i>	<i>P. ochrostemon</i> Schott	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Pteromischum</i>	<i>P. oblongum</i> Kunth	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Pteromischum</i>	<i>P. propinquum</i> Schott	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. cordatum</i> Kunth ex Schott	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. pedatum</i> Kunth	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. ruthianum</i> Nadrusz	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. billietiae</i> Croat	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. glaziovii</i> Hook.f.	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. hastatum</i> K. Koch & Sellow	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. linnaei</i> Kunth	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. melinonii</i> Brongn. ex Regel	Ferreira (2017)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. pachyphyllum</i> K. Krause	Ferreira (2017)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. corcovadense</i> Sakur., Calazans & Mayo	Tenorio (2010)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. bipinnatifidum</i> Sakur., Calazans & Mayo	Ferreira (2017)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. brasiliense</i> Sakur., Calazans & Mayo	Ferreira (2017)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. solimoesense</i> Sakur., Calazans & Mayo	Ferreira (2017)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. speciosum</i> Sakur., Calazans & Mayo	Ferreira (2017)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. undulatum</i> Sakur., Calazans & Mayo	Ferreira (2017)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. williamsii</i> Sakur., Calazans & Mayo	Ferreira (2017)
<i>Homalomena</i>	-	<i>H. rubescens</i> Kunth	French (1987a, 1987b)
<i>Furtadoa</i>	-	<i>F. sumatrensis</i> M. Hotta	French (1987a, 1987b)

Fonte: Elaborado pelo autor.

O programa *Mesquite* versão 3.6 foi empregado para gerar a matriz de caracteres e as árvores filogenéticas. A parcimônia foi empregada para distribuição dos estados de caráter. O mapeamento seguiu as filogenias de Cusimano *et al.* (2011) e de Vasconcelos *et al.* (2018).

Para padronização, foram utilizados os seguintes recursos bibliográficos: ABNT (2002; 2011; 2018), para normalização de referências, citações e estrutura do trabalho; Mayo, Bogner e Boyce (1997) e Gonçalves e Lorenzi (2011), para padronização das descrições morfológicas; Tenorio (2010); Tenorio, Sakuragui e Vieira (2014) e Ferreira (2017), para padronização das descrições anatômicas; por fim, APG IV (2017), Flora do Brasil (2018), The Plant List (2018) e Tropicos (2018) para atualização dos nomes científicos.

3 RESULTADOS

3.1 ANÁLISES ESTRUTURAIS

Durante a análise das características externas, observou-se em *P. fragrantissimum* que as raízes se apresentavam rígidas, longas e finas, e o indivíduo possuía cerca de 1,50 metros de altura. *A. wendlandii* apresentava-se semelhante a *P. fragrantissimum* tanto acerca do aspecto das raízes quanto do tamanho do indivíduo; enquanto em *A. crinipes* as raízes demonstravam-se menos rígidas, mais curtas e espessas, e o indivíduo possuía cerca de 70 centímetros. Por outro lado, *A. brevispathum* apresentava raízes mais flexíveis, curtas e espessas; o indivíduo possuía cerca de 30 centímetros. As raízes de *S. neoguineensis* eram bastante flexíveis, curtas e finas; o indivíduo possuía cerca de 1,00 metro. Não foi possível analisar as características externas de *H. griffithii*, pois o indivíduo herborizado apenas permitiu a análise do tamanho, que não ultrapassou 30 centímetros. Essas informações são visíveis na Figura 2.

As espécies analisadas apresentam epiderme unisseriada, à exceção de *H. griffithii*, em que é multisseriada (Fig. 3). Em raízes maduras de *A. crinipes*, *A. wendlandii*, *H. griffithii* e *P. fragrantissimum*, a exoderme é esclerificada (Fig. 3A-D), enquanto em *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* é parenquimática (Fig. 3E-F). As células da exoderme têm formato losangular em *A. crinipes*, *A. wendlandii*, *H. griffithii* e *S. neoguineensis* (Fig. 3A-B, D, F), cilíndrico em *P. fragrantissimum* (Fig. 3C) e quadrangular em *A. brevispathum* (Fig. 3E).

Em *P. fragrantissimum*, as divisões periclinais do parênquima cortical formam o súber estratificado (Fig. 3C; 4A-B). Durante o processo, as células da epiderme e da exoderme são gradativamente obliteradas e, portanto, substituídas pelo súber na raiz diferenciada.

O córtex é dividido em externo, médio e interno (Fig. 4C-D). O primeiro possui células menores e justapostas, com formato tabular a poligonal. No córtex médio, observam-se células volumosas com amplos espaços intercelulares. Por sua vez, no córtex interno são encontradas células diminutas arranjadas em anéis concêntricos.

Drusas são encontradas no córtex de todas as espécies estudadas (Fig. 4A), enquanto ductos resiníferos ocorrem apenas em *A. crinipes*, *A. wendlandii* e *P. fragrantissimum*. Os ductos encontram-se em 2-3 anéis concêntricos (Fig. 4C) e têm bainha unisseriada e totalmente parenquimática em *A. crinipes* e *A. wendlandii* (Fig. 5A-C). As estruturas corticais de *H. griffithii* encontram-se obliteradas devido ao processo de herborização.

Os ductos de *P. fragrantissimum* apresentam a primeira série da bainha totalmente parenquimática, semelhante a *A. crinipes* e *A. wendlandii*. Entretanto, células que circundam a

primeira série tornam-se esclerificadas de forma centrífuga e gradativa, formando cerca de duas a três séries adicionais (Fig. 5D-E). Assim, os ductos constituem-se por cerca de três séries de bainha esclerificada, uma de bainha parenquimática e o epitélio secretor (Fig. 5F). Os ductos presentes entre o final do córtex médio e o início do córtex externo encontram-se com a bainha totalmente parenquimática ou esclerificada incompleta em *P. fragrantissimum* (Fig. 5D-F).

Em raízes maduras de *A. crinipes*, *A. wendlandii* e *P. fragrantissimum*, observa-se a esclerificação assincrônica da endoderme, iniciando-se nas células radialmente alinhadas com o floema. As regiões cujo desenvolvimento da exoderme é tardio são denominadas células de passagem. A endoderme, portanto, encontra-se em estágio III *sensu* Peterson e Enstone (1996) (Fig. 6A-C). Como nota-se estrias de Caspary nas paredes radiais, pode-se caracterizar o estágio I *sensu* Peterson e Enstone (1996) para *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* (Fig. 6D).

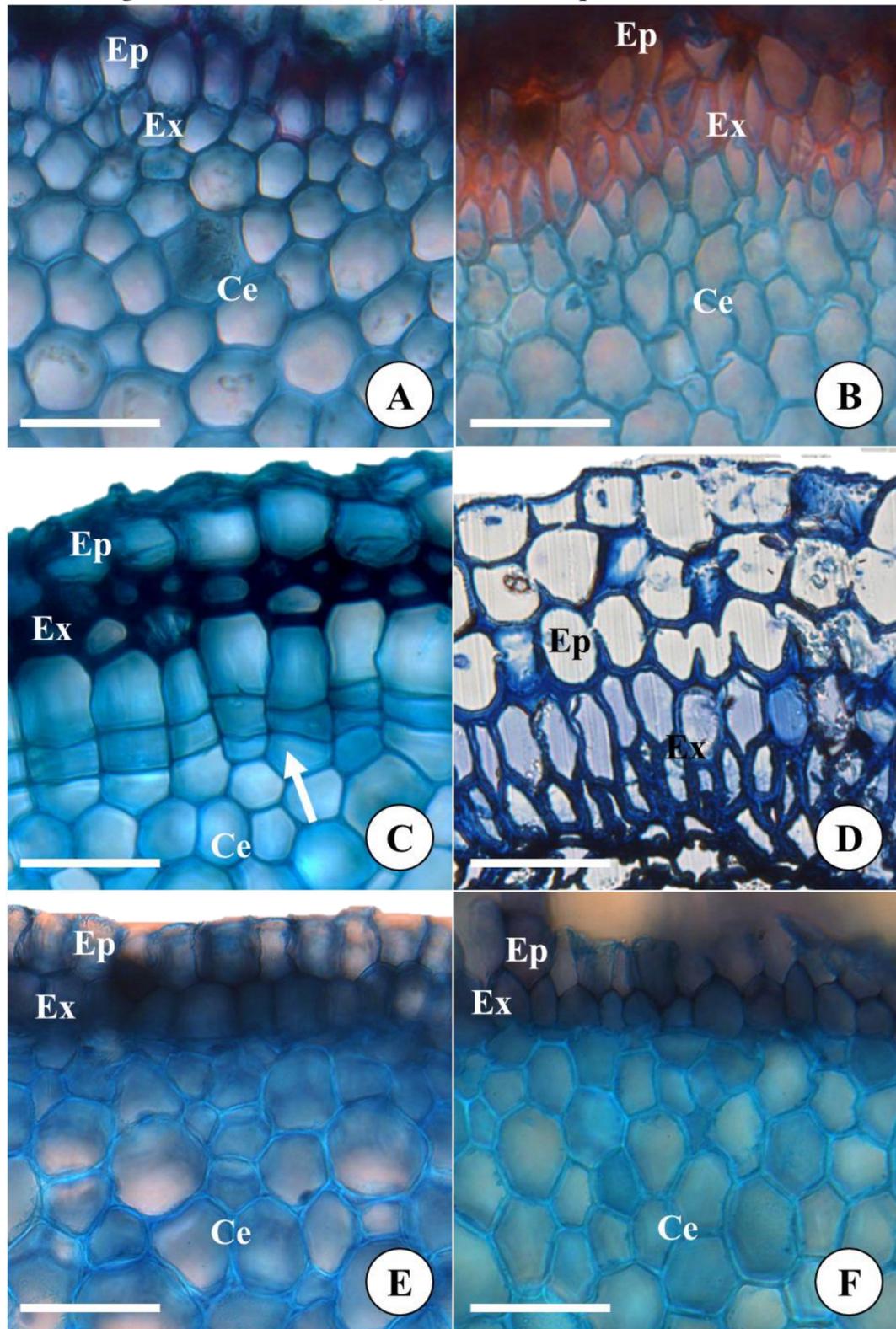
O estelo de todas as espécies estudadas é cilíndrico. Raízes maduras de *A. crinipes*, *A. wendlandii* e *P. fragrantissimum* têm periciclo e medula esclerificados (Fig. 6B-C) e, em *A. brevispathum* e *S. neoguineensis*, parenquimáticos (Fig. 6D). Em *H. griffithii*, pode-se notar a medula esclerificada, no entanto a endoderme e o periciclo encontram-se obliterados junto com o córtex, devido ao processo de herborização. Apenas *P. fragrantissimum* apresenta cordões longos e curtos de floema (Fig. 6C).

Figura 2 - Espécimes coletados para análises estruturais das raízes adventícias



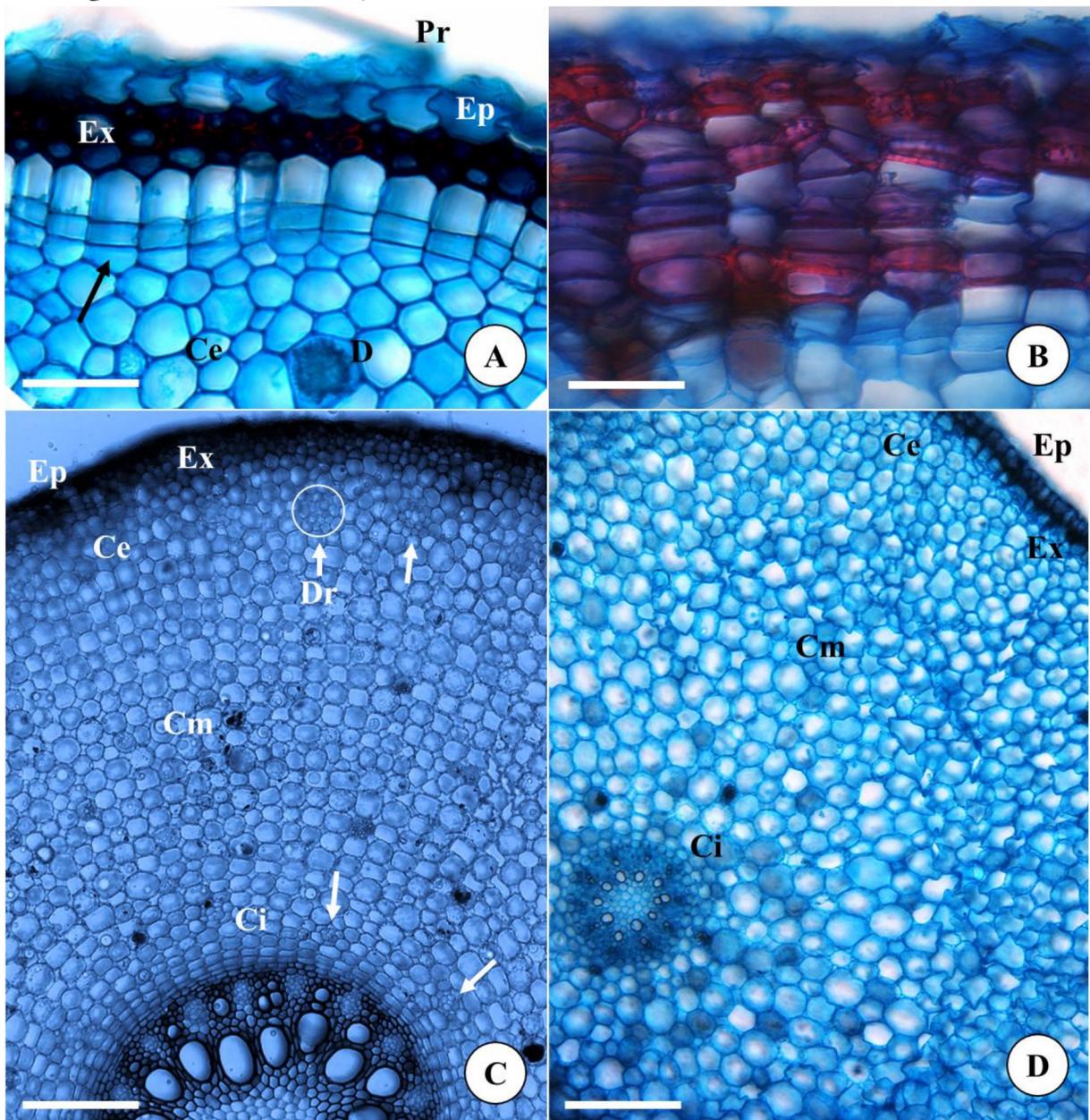
A. *A. crinipes*. Barra = 10,0 cm. B. *A. wendlandii*. Barra = 40,0 cm. C. *P. fragrantissimum*. Barra = 35 cm. D-E. *A. brevispathum*. D. Espécime no canteiro. Barra = 25,0 cm. E. Rizoma com raízes adventícias (seta). Barra = 4,5 cm. F. *S. neoguineensis*. Barra = 35,0 cm. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 3 - Raízes em secção transversal: epiderme e exoderme



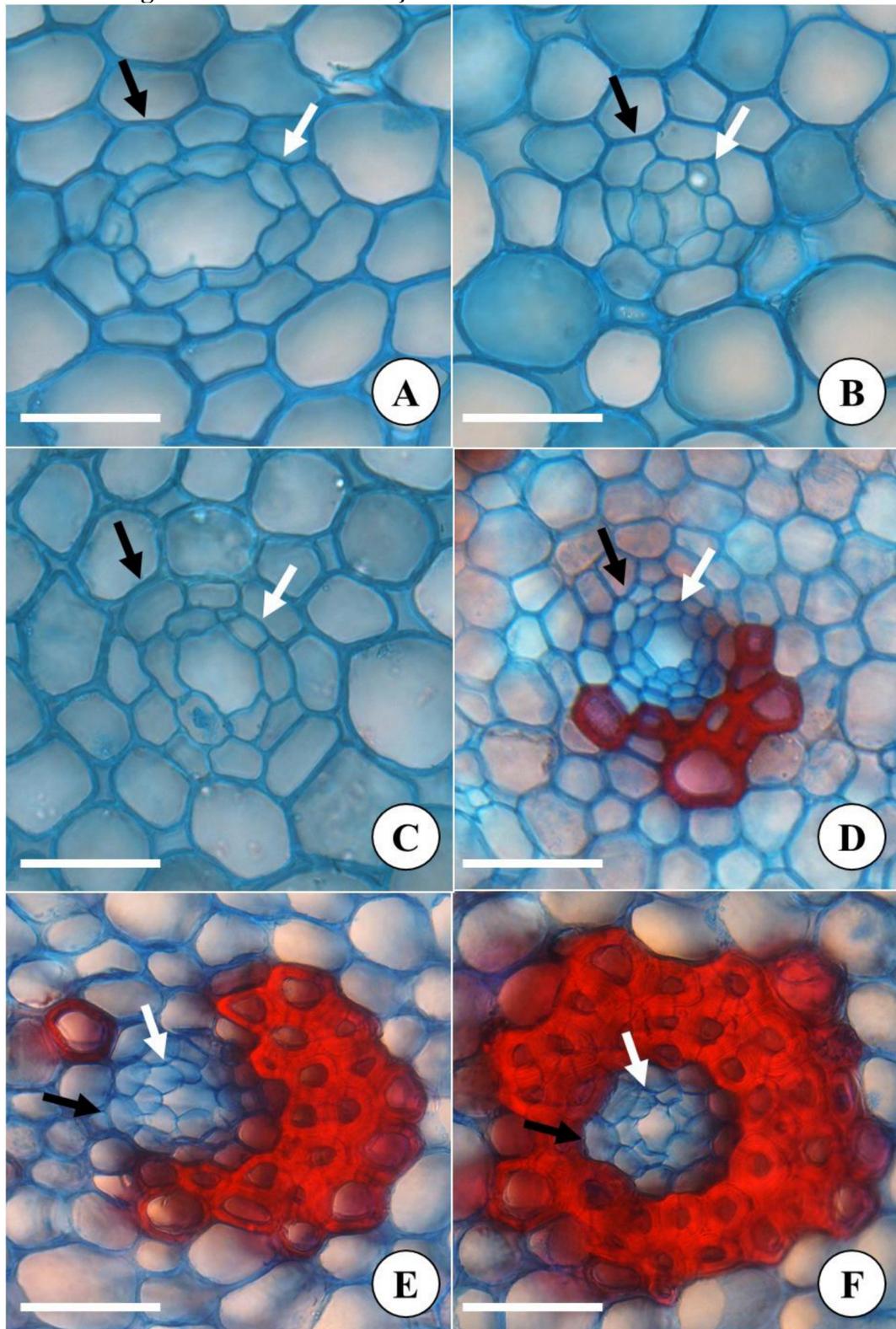
A-F. Região distal, a cerca de 1,5 cm do ápice radicular. Todos os exemplares têm epiderme unisseriada, com exceção de *H. griffithii*. Barra = 50 μ m. A. *A. wendlandii*. Início da esclerificação da exoderme, sem forma ainda definida. B. *A. crinipes*. Exoderme esclerificada com células losangulares. C. *P. fragrantissimum*. Exoderme esclerificada com forma cilíndrica e início da formação do súber estratificado por divisões periclinais (seta). D. *H. griffithii*. Exoderme esclerificada com células losangulares. E. *A. brevispathum*. Exoderme parenquimática com células quadrangulares. F. *S. neoguineensis*. Exoderme parenquimática com células losangulares. Ce = córtex externo; Ep = epiderme; Ex = exoderme. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 4 - Raízes em secção transversal: súber estratificado e divisões do córtex



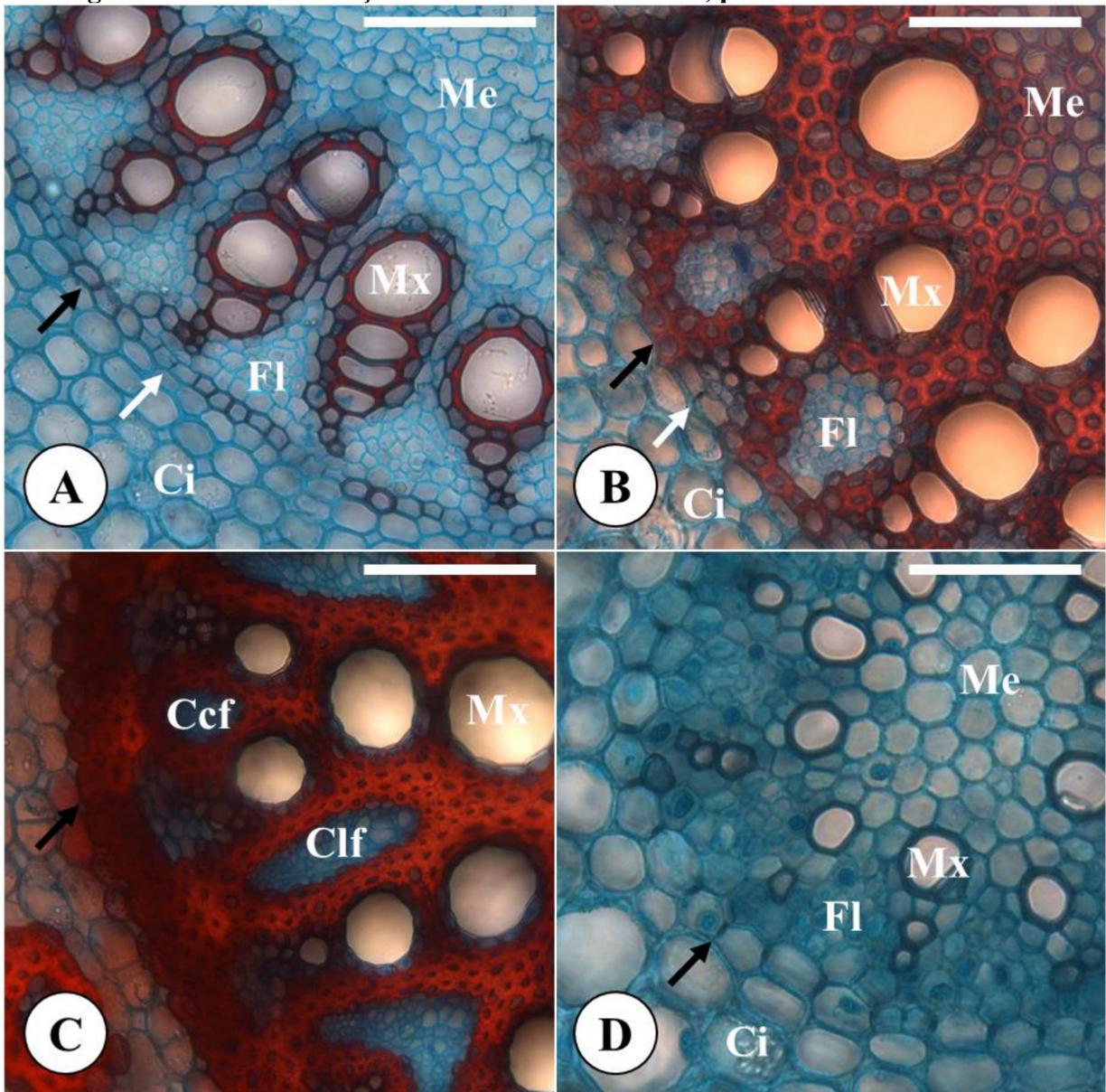
A-B. *P. fragrantissimum*. A. Região distal, a cerca de 2,0 cm do ápice radicular. Formação do súber estratificado (seta). Barra = 100 μ m. B. Região proximal ao caule. Observa-se o súber estratificado. Barra = 50 μ m. C-D. Divisões do córtex na região distal da raiz, a cerca de 1,0 cm do ápice radicular. Barra = 250 μ m. C. *A. crinipes*. Notar os ductos resiníferos em dois anéis concêntricos (setas). D. *A. brevispathum*. Ductos resiníferos ausentes. Ce = córtex externo; Cm = córtex médio; Ci = córtex interno; D = drusa; Dr = ducto resinífero; Ep = epiderme; Ex = exoderme; Pr = pelo radicular. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 5 - Raízes em secção transversal: ductos resiníferos



A-C. *A. wendlandii*. Epitélio secretor (setas brancas) e bainha parenquimática (setas pretas). Barra = 50 μm . A. Ducto resinífero do córtex externo. B. Ducto resinífero do córtex médio. C. Ducto resinífero do córtex interno. D-F. *P. fragrantissimum*. Epitélio secretor (setas brancas) e bainha parenquimática (setas pretas). Barra = 100 μm . D. Ducto resinífero do córtex externo, onde se observa as células que circundam o ducto iniciando a esclerificação. E. Ducto do córtex externo com a bainha esclerificada incompleta. F. Ducto do córtex médio com a bainha esclerificada completa. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 6 - Raízes em secção transversal: endoderme, periciclo e forma do estelo



A. *A. crinipes*. Região distal, a cerca de 2,0 cm do ápice radicular. Barra = 100 μ m. Endoderme com início da esclerificação nas células radialmente alinhadas com o floema (seta preta), que dará origem ao estágio III. Células de passagem com estrias de Caspary (seta branca). Periciclo e medula parenquimáticos. B-D. Região proximal, a cerca de 1,0 cm de distância do caule. B-C. Barra = 100 μ m. B. *A. wendlandii*. Endoderme em estágio III, esclerificada nas células radialmente alinhadas com o floema (seta preta). Células de passagem com estrias de Caspary (seta branca). Periciclo e medula esclerificados. C. *P. fragrantissimum*. Endoderme em estágio III totalmente esclerificada (seta preta). Periciclo e medula esclerificados. Cordões longos e curtos de floema visíveis. D. *A. brevispathum*. Endoderme em estágio I com estrias de Caspary nas paredes radiais (seta preta). Periciclo e medula parenquimáticos. Barra = 50 μ m. Ccf = cordão curto de floema; Clf = cordão longo de floema; Ci = córtex interno; Fl = floema; Me = medula; Mx = metaxilema. Fonte: Elaborado pelo autor.

3.2 ANÁLISES EVOLUTIVAS

Os caracteres analisados e seus estados foram selecionados de recentes revisões da anatomia radicular, a saber: Tenorio (2010); Tenorio, Sakuragui e Vieira (2014) e Ferreira (2017). Esses caracteres encontram-se listados na Tabela 3.

Tabela 3 - Caracteres analisados e seus estados

1. Exoderme
Parenquimática (0)
Esclerificada (1)
2. Córtex externo
Parenquimático (0)
Esclerificado (1)
3. Súber estratificado
Ausente (0)
Presente (1)
4. Ductos resiníferos
Ausentes (0)
Com bainha totalmente parenquimática (1)
Com bainha esclerificada incompleta (2)
Com bainha esclerificada completa (3)
5. Endoderme madura
Estágio I (0)
Estágio II (1)
Estágio III (2)
6. Forma do estelo
Cilíndrico (0)
Lobado (1)
7. Cordões longos de floema
Ausentes (0)
Presentes (1)

Fonte: Elaborado pelo autor.

Não foi possível observar a endoderme madura em *Furtadoa sumatrensis sensu* French (1987a, 1987b), que foi considerada como “?”.

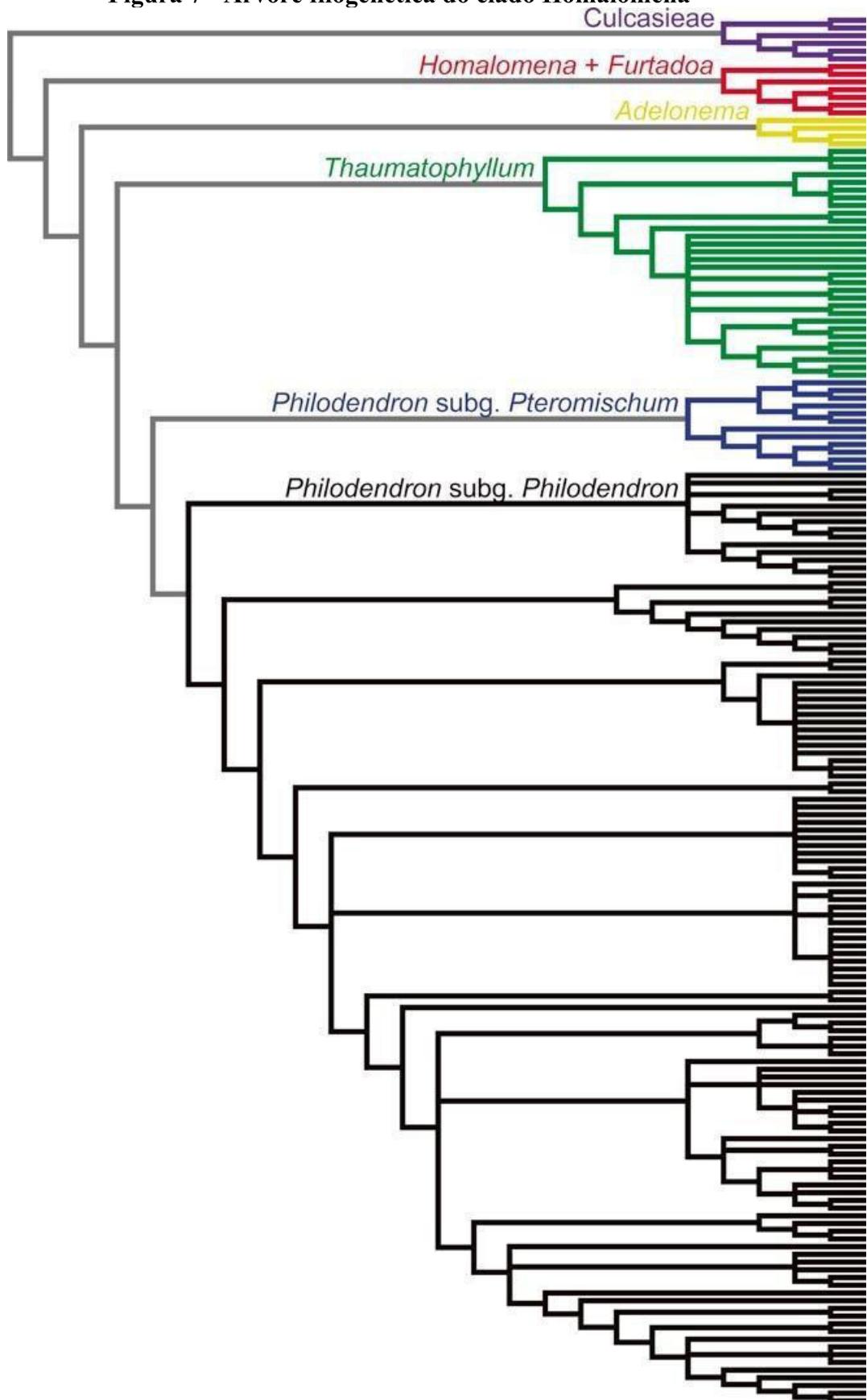
Após a construção da matriz de caracteres anatômicos (Tabela 4), cada caráter foi mapeado de acordo com a filogenia de Cusimano *et al.* (2011) e a recente filogenia (Fig. 7) de Vasconcelos *et al.* (2018). Relações filogenéticas entre espécies foram tratadas como politomias.

Tabela 4 - Matriz de caracteres anatômicos radiculares

Espécie	Caráter 1	Caráter 2	Caráter 3	Caráter 4	Caráter 5	Caráter 6	Caráter 7
<i>A. crinipes*</i>	1	0	0	1	2	0	0
<i>A. wendlandii*</i>	1	0	0	1	2	0	0
<i>P. oblongum</i>	1	1	0	3	2	0	1
<i>P. ochrostemon</i>	1	1	0	3	2	0	1
<i>P. propinquum</i>	1	1	0	3	2	0	1
<i>P. billietiae</i>	1	0	0	2	2	0	1
<i>P. cordatum</i>	1	0	0	2	2	0	1
<i>P. fragrantissimum*</i>	1	0	1	2	2	0	1
<i>P. glaziovii</i>	1	0	0	2	2	0	1
<i>P. hastatum</i>	1	0	0	2	2	0	1
<i>P. linnaei</i>	1	0	0	2	2	0	1
<i>P. melinonii</i>	1	0	0	2	2	0	1
<i>P. pachyphyllum</i>	1	1	0	2	0	0	1
<i>P. pedatum</i>	1	0	0	2	2	0	1
<i>P. ruthianum</i>	1	0	0	2	2	0	1
<i>T. solimoesense</i>	1	0	0	1	0	1	0
<i>T. bipinnatifidum</i>	1	0	1	1	0	1	0
<i>T. brasiliense</i>	1	0	1	1	0	1	0
<i>T. corcovadense</i>	1	0	1	1	0	1	0
<i>T. speciosum</i>	1	0	1	1	0	1	0
<i>T. undulatum</i>	1	0	1	1	0	1	0
<i>T. williamsii</i>	1	0	1	1	0	1	0
<i>F. sumatrensis</i>	1	0	0	1	?	0	0
<i>H. rubescens</i>	1	0	0	1	2	0	0
<i>H. griffithii*</i>	1	0	0	1	2	0	0
<i>A. brevispathum*</i>	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. neoguineensis*</i>	0	0	0	0	0	0	0

Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 7 - Árvore filogenética do clado Homalomena



Fonte: VASCONCELOS *et al.*, 2018.

A exoderme parenquimática foi encontrada apenas nos grupos externos, o que permite inferir que a exoderme esclerificada é uma possível apomorfia do clado *Philodendron* (Fig. 8).

O córtex externo parenquimático foi compartilhado pelos gêneros analisados, com exceção de *Philodendron*. O córtex externo esclerificado foi compartilhado por *P.* subg. *Pteromischum* e por apenas uma espécie de *P.* subg. *Philodendron*, revelando uma possível homoplasia no clado *Philodendron* (Fig. 9).

O súber estratificado encontra-se ausente pelos gêneros analisados, com exceção de *Thaumatophyllum* e *Philodendron*. Em *Thaumatophyllum*, o súber estratificado está ausente apenas em *T. solimoense*, revelando uma possível reversão. Enquanto em *Philodendron*, o súber estratificado encontra-se presente apenas em uma espécie de *P.* subg. *Philodendron*, revelando uma possível homoplasia no clado *Philodendron* (Fig. 10).

Ductos resiníferos encontram-se ausentes apenas nos grupos externos, o que permite inferir que a presença de ductos resiníferos é uma possível apomorfia do clado *Philodendron*. A bainha totalmente parenquimática foi compartilhada por *Furtadoa*, *Homalomena*, *Adelonema* e *Thaumatophyllum*. Enquanto ductos com a bainha esclerificada, seja completa ou incompleta, foram compartilhados pelos atuais subgêneros de *Philodendron*. Não foi possível determinar qual estado agrupa as linhagens de *P.* subg. *Philodendron* e *P.* subg. *Pteromischum*. Observa-se que a bainha esclerificada incompleta é uma possível apomorfia de *P.* subg. *Philodendron*, enquanto a bainha esclerificada completa é uma possível apomorfia de *P.* subg. *Pteromischum*. Nota-se que os estados mencionados dão suporte ao gênero *Philodendron* e ao subgênero *Pteromischum* independentemente de *Adelonema* (Fig. 11).

A endoderme madura em estágio I é compartilhada por *Schismatoglottis*, *Aglaonema* e *Thaumatophyllum*. O estado em estágio III é uma possível apomorfia do clado *Philodendron* e, portanto, o estágio I de *Thaumatophyllum* é uma possível reversão (Fig. 12).

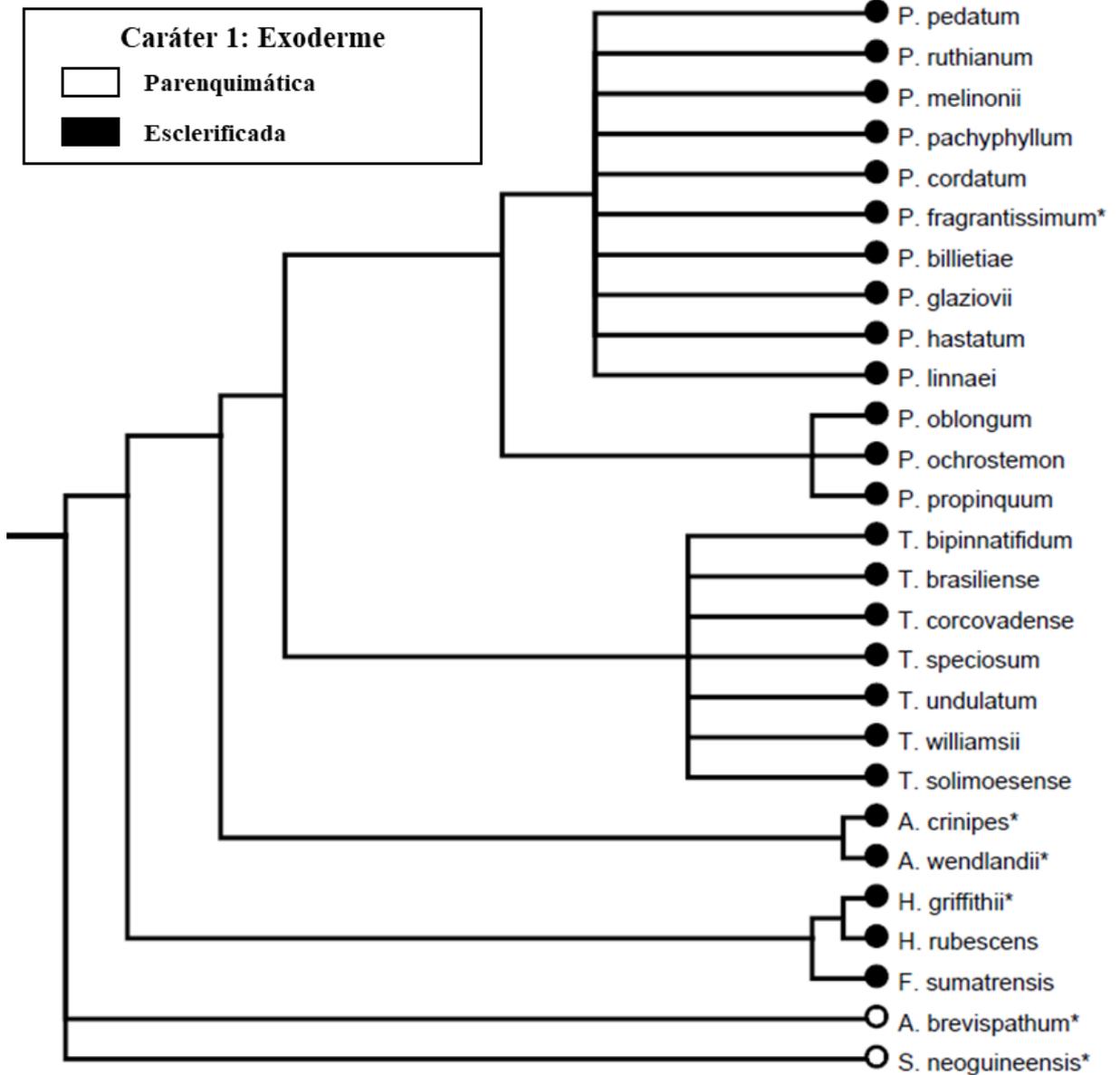
O estelo cilíndrico foi compartilhado pelos gêneros analisados, com exceção de *Thaumatophyllum*. Portanto, o estelo lobado é uma possível apomorfia desse gênero (Fig. 13).

Cordões longos de floema encontram-se ausentes pelos gêneros analisados, com exceção de *Philodendron*. Portanto, a presença de cordões longos de floema é uma possível apomorfia de *Philodendron* (Fig. 14).

Adelonema e *Homalomena* compartilharam todos os estados de caracteres estudados, portanto, a anatomia radicular não oferece suporte à ressurreição de *Adelonema*. Não houve caracteres compartilhados exclusivos entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum*, o que também não oferece suporte ao parafiletismo de *Philodendron* através da anatomia radicular.

Observa-se uma representação que resume os caracteres analisados na Figura 15.

Figura 8 - Mapeamento do caráter exoderme nas espécies analisadas



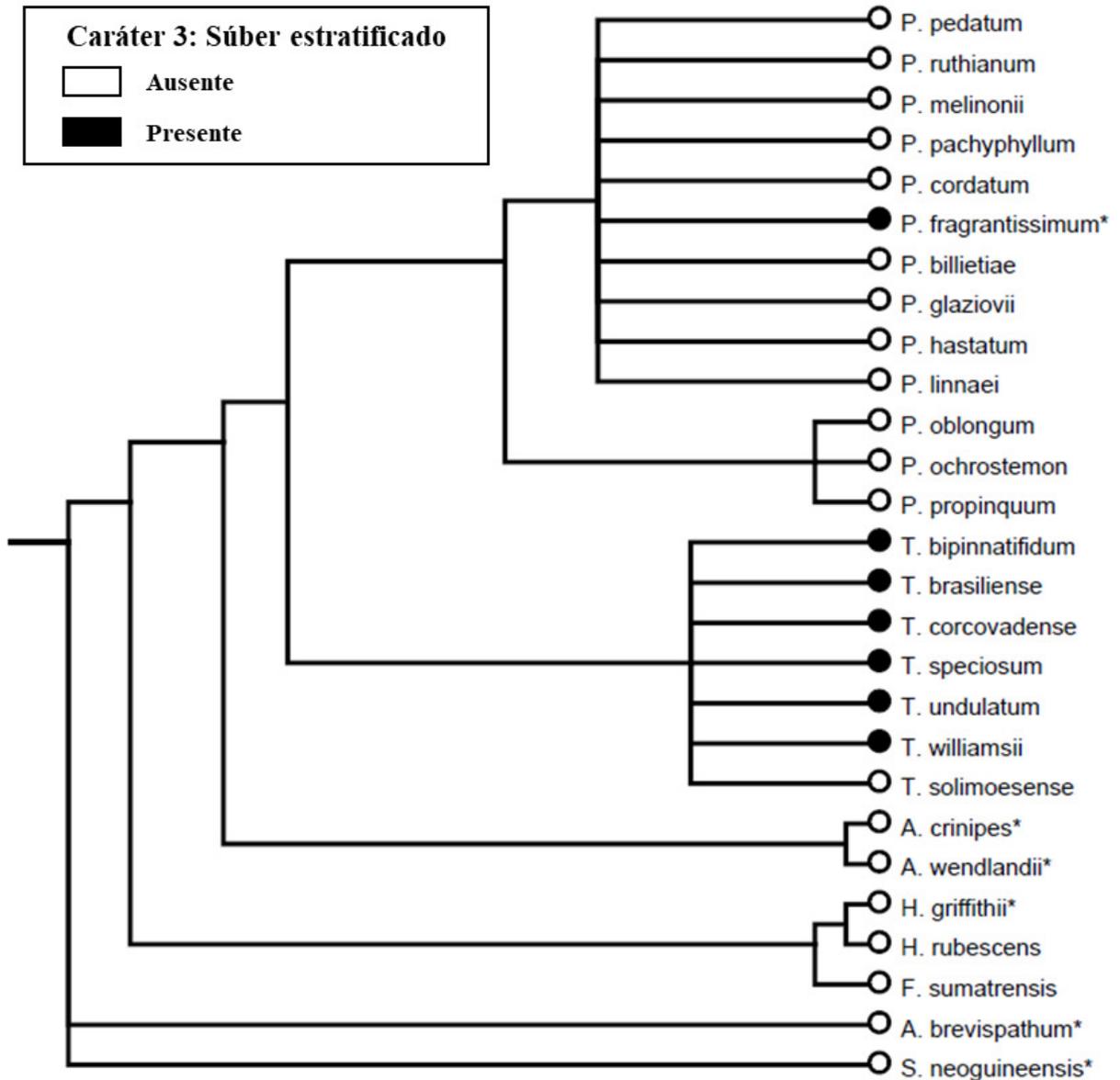
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 9 - Mapeamento do caráter córtex externo nas espécies analisadas



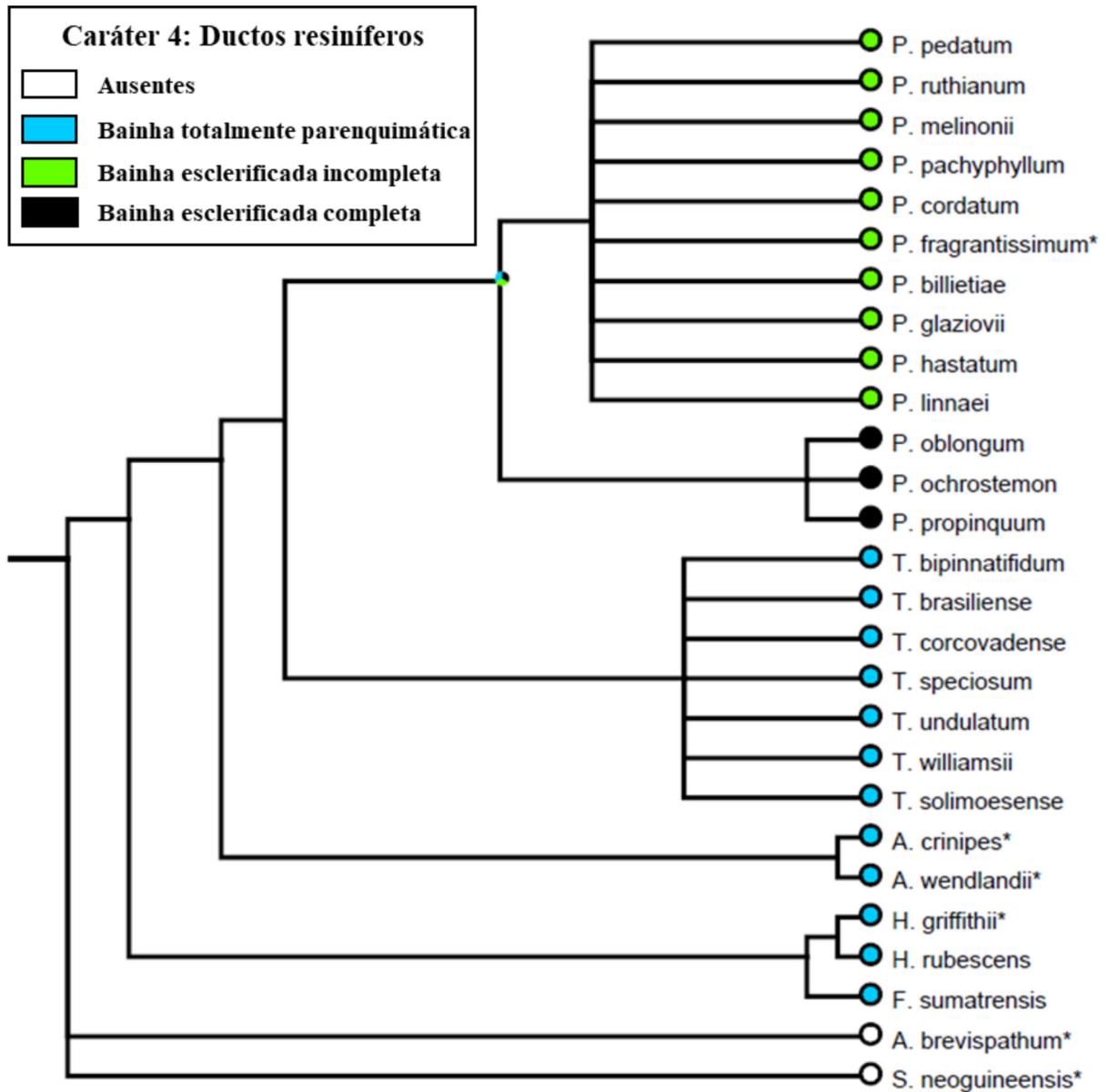
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 10 - Mapeamento do caráter súber estratificado nas espécies analisadas



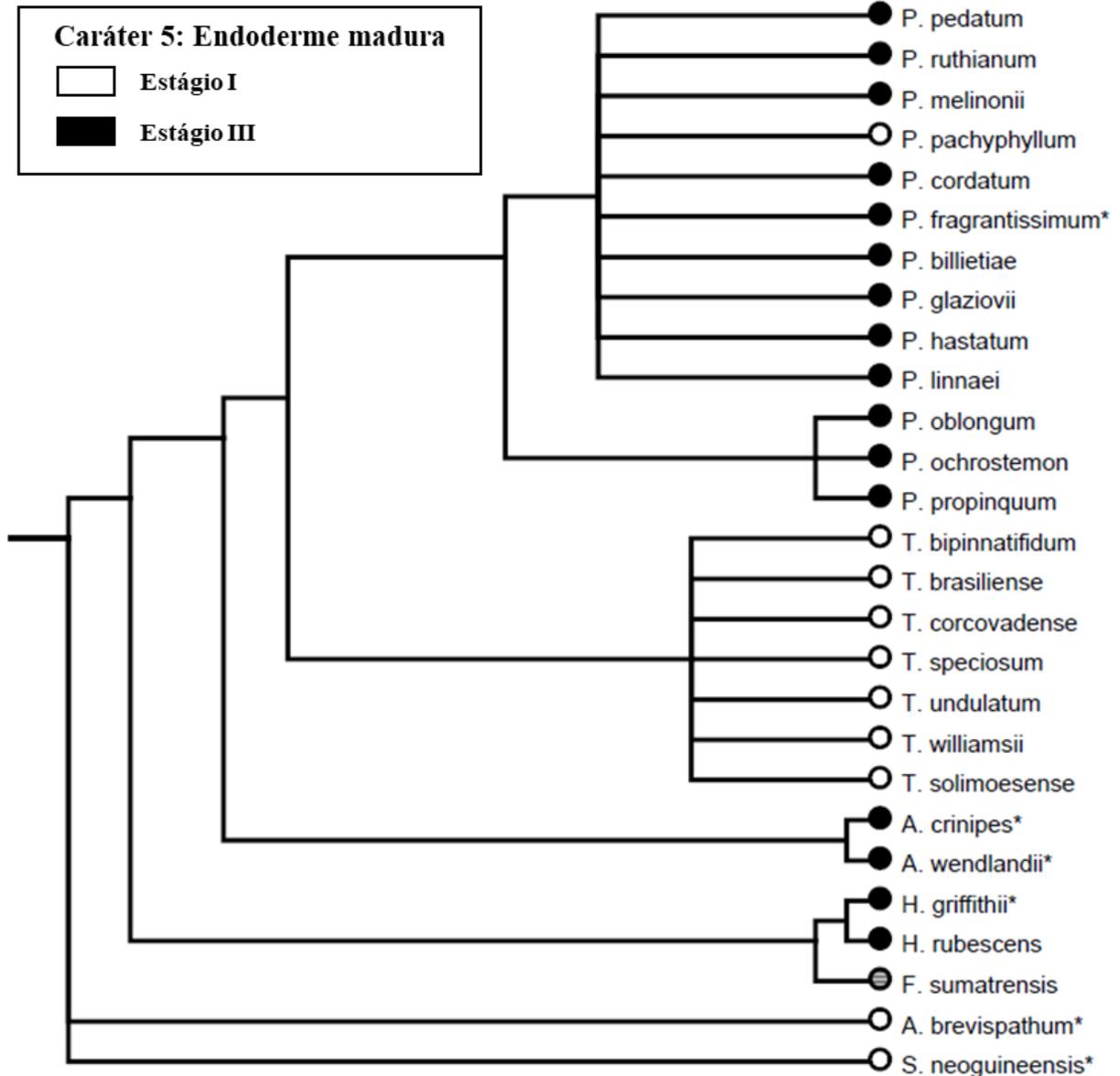
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 11 - Mapeamento do caráter ductos resiníferos nas espécies analisadas



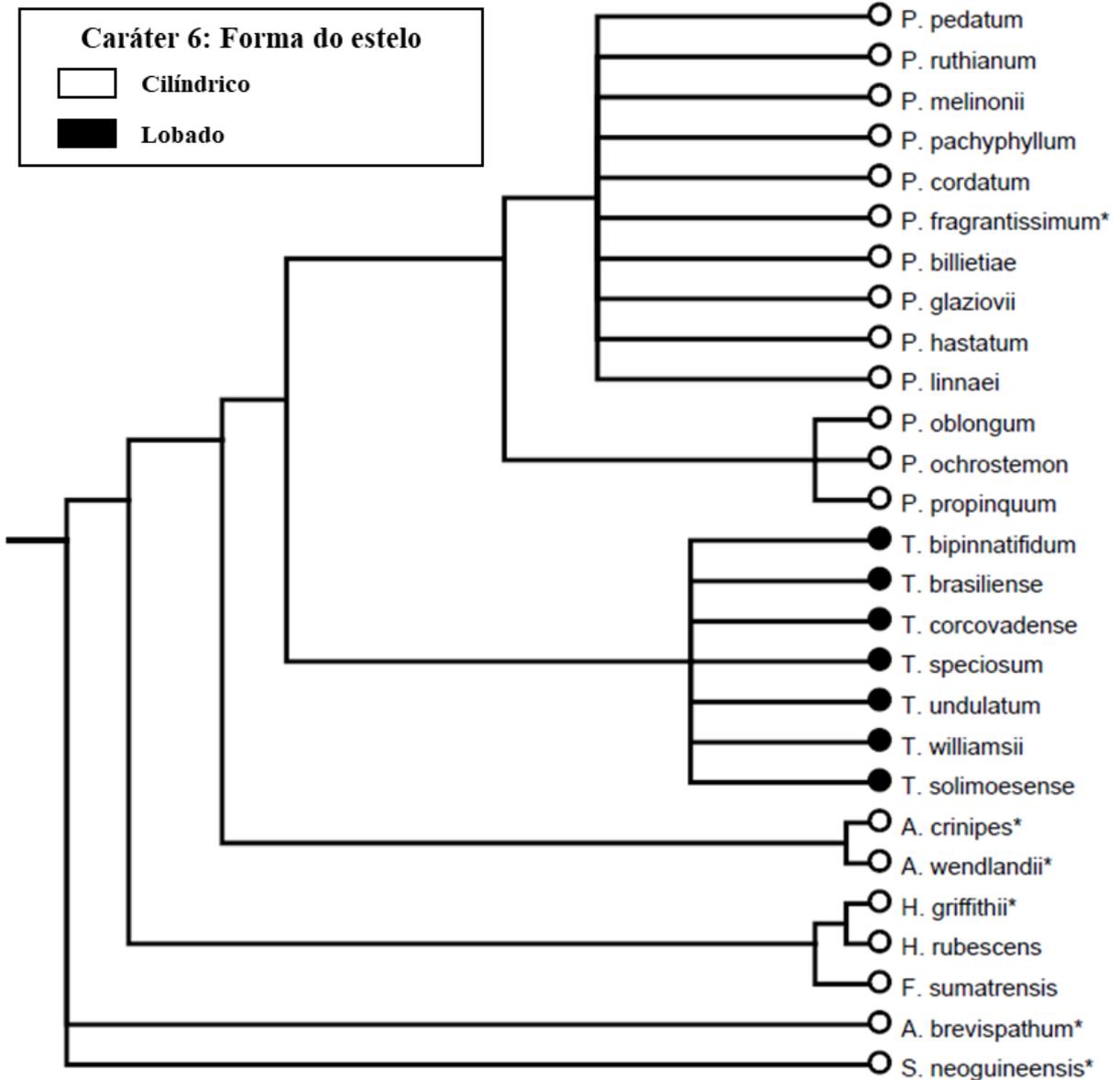
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 12 - Mapeamento do caráter endoderme madura nas espécies analisadas



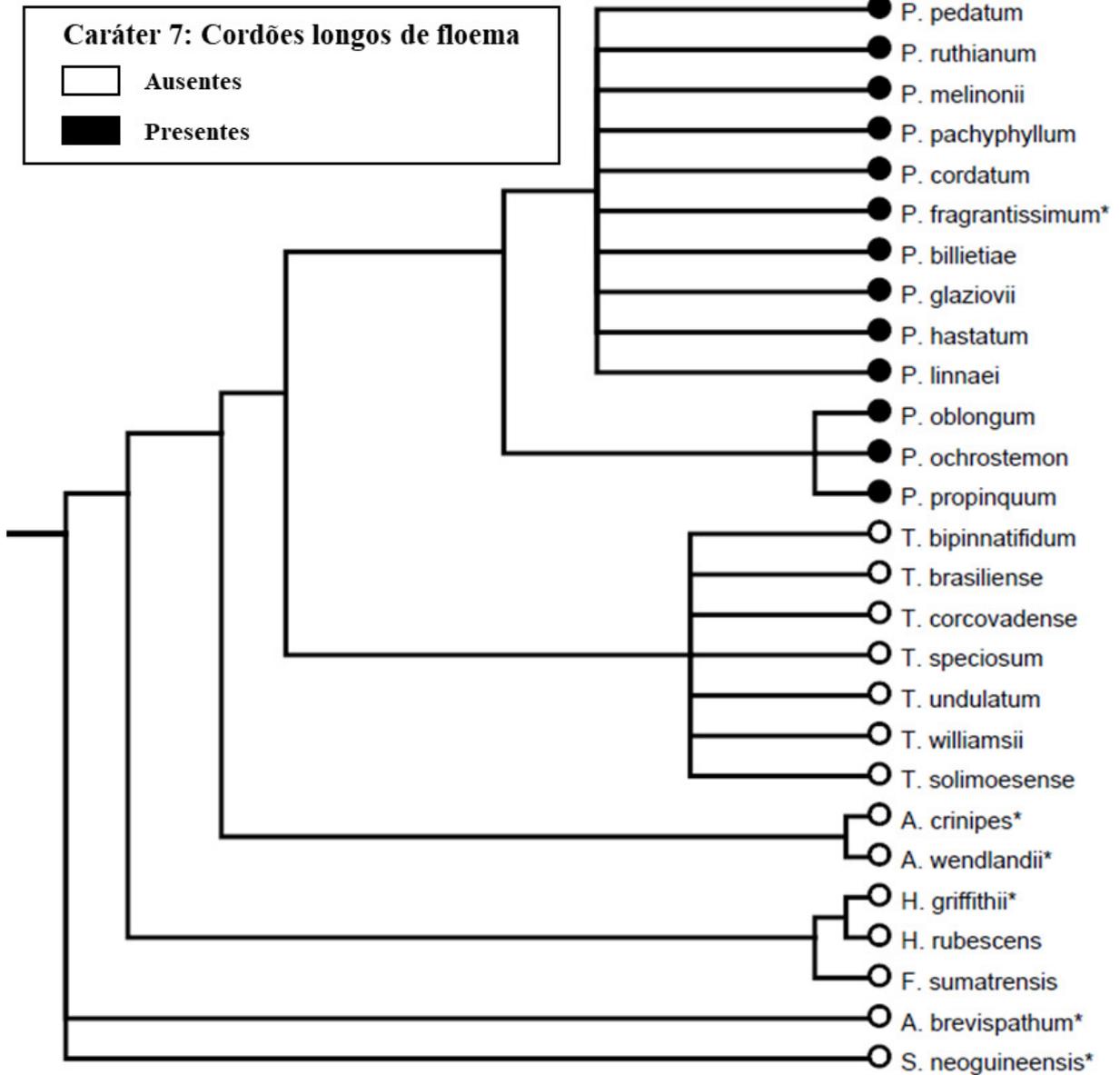
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 13 - Mapeamento do caráter forma do estelo nas espécies analisadas



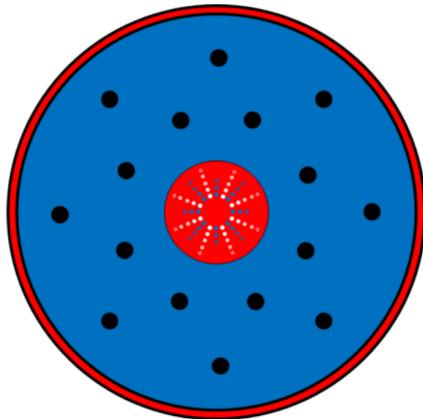
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 14 - Mapeamento do caráter cordões longos de floema nas espécies analisadas

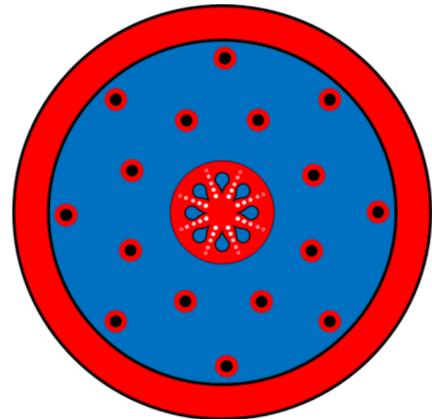


Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

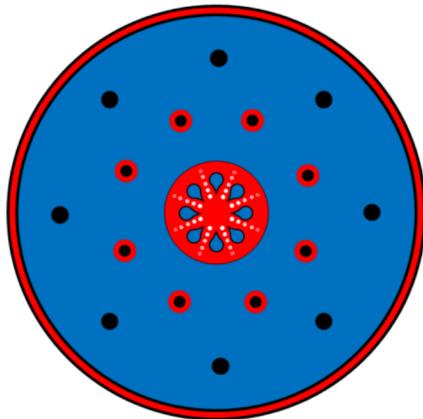
Figura 15 - Representação gráfica da anatomia radicular dos gêneros estudados



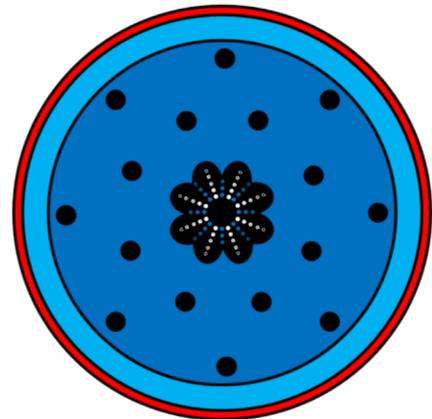
*Adelonema**, *Homalomena** e *Furtadoa*



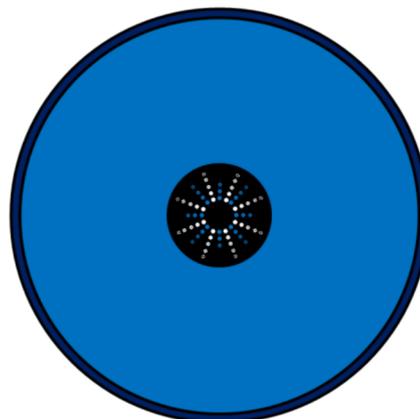
Philodendron subg. *Pteromischum*



Philodendron subg. *Philodendron**



Thaumatophyllum



*Aglaonema** e *Schismatoglottis**

Em *Adelonema*, *Homalomena* e *Furtadoa* observam-se: exoderme esclerificada (vermelho), córtex externo parenquimático (azul), ductos resiníferos com bainha totalmente parenquimática (preto), endoderme em estágio III (vermelho) e cordões longos de floema ausentes. Em *P.* subg. *Pteromischum*: córtex externo esclerificado (vermelho), ductos resiníferos com bainha esclerificada completa (vermelho) e cordões longos de floema presentes (ilustração). Em *P.* subg. *Philodendron*: ductos resiníferos do córtex externo com bainha esclerificada incompleta (preto). Em *Thaumatophyllum*: súber estratificado (turquesa), estelo lobado (ilustração) e endoderme em estágio I. Em *Aglaonema* e *Schismatoglottis*: exoderme parenquimática (azul escuro). Coloração com fim ilustrativo. As estruturas não se encontram em escala. As análises estruturais deste trabalho foram efetuadas nos gêneros marcados com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

4 DISCUSSÃO

Em *Homalomena*, observa-se a possibilidade de considerar a epiderme multisseriada como uma característica que diferencia este gênero do gênero *Adelonema*, visto que se encontra presente em *H. griffithii*, mas ausente em *A. crinipes* e *A. wendlandii*. Porém, ao realizar uma comparação com os resultados observados em French (1987b), observou-se que *Homalomena* também possui epiderme unisseriada. Logo, não é possível determinar que essa característica possa suportar a ressurreição de *Adelonema*. Além disso, o compartilhamento de todos os caracteres anatômicos mapeados entre esses gêneros impossibilita qualquer suporte da anatomia radicular a essa hipótese.

Em raízes maduras do clado *Philodendron*, forma-se um tecido esclerificado em cilindro perivascular. Essas camadas subepidérmicas foram caracterizadas como hipoderme (ENGLER; KRAUSE, 1912; FRENCH, 1987a) ou exoderme (TENORIO; SAKURAGUI; VIEIRA, 2014) esclerificada. Esse tecido tem por finalidade sustentar mecanicamente as estruturas radiculares, protegê-las contra condições de estresse promovidas pela qualidade do solo e de sua microbiota, bem como prevenir a desidratação (YAMAUCHI; PARDALES; KONO, 1996). Igualmente pode estar associado com a estruturação para o hábito epifítico e proteção contra deflexão de raízes aéreas (TENORIO, 2010). A exoderme esclerificada também é compartilhada pela tribo *Culcasieae* e pelos gêneros *Montrichardia* Crueg. e *Anubias* Schott (FRENCH, 1987a). Logo, trata-se de uma possível homoplasia em *Aroideae* (CUSIMANO *et al.*, 2011).

Geralmente, espécies do clado *Philodendron* possuem o córtex externo parenquimático. Entretanto, observou-se nesta análise que o córtex externo esclerificado é compartilhado pelos indivíduos de *P.* subg. *Pteromischum*. É possível que a esclerificação cortical esteja relacionada funcionalmente com a exoderme, pois seus registros são exclusivos em *P.* subg. *Pteromischum*, que agrupa ervas predominantemente epífitas (GRAYUM, 1996). A ausência desse caráter em *Adelonema* não dá suporte à hipótese do parafiletismo de *Philodendron*.

No clado *Philodendron*, o súber estratificado é um tecido subexodérmico com registros até então exclusivos para *Thaumatophyllum* (FERREIRA, 2017). O tecido substitui a epiderme e a exoderme, que se colapsam durante o desenvolvimento. O súber estratificado promove a sustentação mecânica e a proteção contra avarias e deflexão, similar à exoderme (VIANNA; SOARES; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, 2001; TENORIO, 2010). Esse tecido diferencia-se da exoderme, pois é um mecanismo leve e flexível de sustentação, além de ser capaz de impedir a desidratação e o aquecimento (HABERLANDT, 1928; ZAJĄCZKOWSKA, 2016).

Por meio da revisão de literatura, pode-se inferir a importância do súber em indivíduos de *Thaumatophyllum*, pois normalmente são trepadeiras nômades com tamanho e diâmetro elevados (SAKURAGUI *et al.*, 2018). Em indivíduos do gênero *Philodendron*, em que um dos subgêneros é formado predominantemente por epífitas, o investimento em tecidos compactos, rígidos e densos, como exoderme e córtex externo esclerificados, pode ter sido uma estratégia alternativa para o epifitismo. Como os ancestrais de *Adelonema* e *Philodendron* divergiram na floresta Amazônica estruturada do Mioceno, supõe-se que presença de exoderme esclerificada foi vantajosa para as primeiras espécies epífitas e trepadeiras nômades. Pelo contrário, as linhagens de *Thaumatophyllum* só divergiram de *Philodendron* na floresta Atlântica do Plioceno (LOSS-OLIVEIRA *et al.*, 2016). Isso pode justificar o fato de que a exoderme esclerificada seja uma possível apomorfia do clado *Philodendron*, enquanto o súber estratificado surja posteriormente em espécies de *Thaumatophyllum*.

Porém, este trabalho registra o súber estratificado também em *P.* subg. *Philodendron*. A grande diversidade desse subgênero aumenta a possibilidade de compartilhar caracteres com outras linhagens do clado *Philodendron* por paralelismo (LOSS-OLIVEIRA *et al.*, 2016; BOYCE; CROAT, 2018). Portanto, o subgênero compartilha caracteres inicialmente tratados como exclusivos de outras linhagens, como foi observado para o caso do caráter súber estratificado.

Ductos resiníferos são observados no corpo vegetativo e reprodutivo de representantes do clado *Philodendron*, exceto em *Furtadoa*, em que os ductos estão ausentes do caule e não há registros para a inflorescência (MAYO; BOGNER; BOYCE, 1997; GAUTHIER; BARABE; BRUNEAU, 2008). As resinas vegetais estão funcionalmente associadas à proteção (DELL; McCOMB, 1978). A alta viscosidade das resinas gera uma barreira física e a polimerização auxilia na cicatrização de injúrias (LANGENHEIM, 1990).

Além disso, ductos resiníferos ocorrem na tribo *Culcasieae*, sendo uma apomorfia do clado *Homalomena* (CUSIMANO *et al.*, 2011). Como os ductos em *Cercestis* Schott e *Culcasia* P. Beauv. têm a bainha esclerificada completa, semelhante a *P.* subg. *Pteromischum*, trata-se de uma possível homoplasia no clado *Homalomena* (MAYO; BOGNER; BOYCE, 1997). Esse fator não invalida que o estado de caráter suporte o subgênero *Pteromischum*, ao se considerar o clado *Philodendron*. Porém, não pode ser tratado como apomorfia ao se considerar a história evolutiva do clado *Homalomena*. A bainha totalmente parenquimática de *Adelonema* não dá suporte ao parafiletismo de *Philodendron*.

A endoderme em estágio I torna as raízes suscetíveis ao estresse hídrico do solo e de sua microbiota (PETERSON; ENSTONE, 1996; ENSTONE; PETERSON; MA, 2003). No clado

Philodendron, esse caráter é exclusivo de *Thaumatococcus*. No trabalho de Ferreira (2017) observa-se uma correlação entre o estágio I da endoderme e a presença de medula e periciclo parenquimáticos, o que pode indicar uma pressão por tecidos flexíveis. Essa é uma plausível convergência de trepadeiras, pois apresentam tecido parenquimático abundante, possibilitando rápido crescimento e regeneração (SMITHSONIAN, 2019). Como no presente estudo o estágio III da endoderme é uma possível apomorfia do clado Philodendron, o compartilhamento desse estado entre *P. subg. Pteromischum* e *Adelonema* não suporta o parafiletismo de *Philodendron*.

O estelo lobado foi considerado um artifício para aumentar a área superficial, proporcionando melhor absorção dos nutrientes (VIANNA; SOARES; APPEZZATO-DAGLÓRIA, 2001; FERREIRA, 2017). No clado Philodendron, é exclusivo de *Thaumatococcus*. Esse caráter pode suportar o gênero citado, entretanto, não se trata de uma apomorfia, pois também ocorre em *Cercestis* (MAYO; BOGNER; BOYCE, 1997).

Interpretações taxonômicas dos cordões longos de floema foram exploradas em revisões sobre a anatomia de raízes dimórficas em *Philodendron*, tratando-se de uma característica compartilhada por representantes dos subgêneros *Philodendron* e *Pteromischum* (TENORIO, 2010; FERREIRA, 2017). De fato, a presença desse caráter suporta o relacionamento entre essas linhagens. Como observado no presente trabalho, esse estado de caráter não permite suportar o parafiletismo de *Philodendron*, assim como nos outros caracteres analisados.

5 CONCLUSÃO

Através dos tratamentos anteriormente realizados, não foram encontradas diferenças na anatomia radicular de *Homalomena* e *Adelonema* que suportem a ressurreição desse último gênero. Também não foram encontrados caracteres compartilhados exclusivos entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum* que suportem a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*.

Neste trabalho, discutiu-se que, na subfamília Aroideae, a exoderme esclerificada trata-se de uma possível homoplasia, pois ocorre no clado *Homalomena* e nos gêneros *Montrichardia* e *Anubias*. Por sua vez, o córtex externo esclerificado é uma possível apomorfia de *P.* subg. *Pteromischum*. No clado *Philodendron*, o súber estratificado é uma possível homoplasia, pois foi registrado nos gêneros *Philodendron* e *Thaumatophyllum*.

Observou-se que as linhagens com espécies predominantemente epífitas de *P.* subg. *Pteromischum*, *Cercestis* e *Culcasia* têm a bainha dos ductos resiníferos esclerificada completa em comum e pode revelar uma possível homoplasia no clado *Homalomena*. Nota-se que ductos resiníferos de bainha esclerificada incompleta são uma possível apomorfia de *P.* subg. *Philodendron*. Em *Thaumatophyllum*, a presença de endoderme em estágio I associada com periciclo e medula parenquimáticos é uma provável convergência de trepadeiras. No clado *Philodendron*, o estelo lobado é exclusivo de *Thaumatophyllum*, entretanto, ao considerar-se o clado *Homalomena*, ocorre também em *Cercestis*, o que pode indicar uma homoplasia. Cordões longos de floema tratam-se de uma possível apomorfia de *Philodendron* que claramente não oferece suporte ao parafiletismo no gênero.

Logo, este capítulo gera novas perspectivas, hipóteses e interpretações para a anatomia das raízes adventícias, o que incentiva novas pesquisas para esclarecer as relações filogenéticas no clado *Philodendron*.

REFERÊNCIAS

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP IV. Missouri: Missouri Botanical Garden, 2017. Version 14. Disponível em: <http://www.mobot.org>. Acesso em: 20 nov. 2018.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 10520**: informação e documentação: citações em documentos. Rio de Janeiro, 2002. 7 p.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 14724**: informação e documentação: trabalhos acadêmicos. Rio de Janeiro, 2011. 11 p.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 6023**: informação e documentação: referências. Rio de Janeiro, 2018. 68 p.
- BARABE, D. *et al.* The correlation between development of atypical bisexual flowers and phylogeny in the Aroideae (Araceae). **Plant Systematics and Evolution**, v. 232, n. 1-2, p. 1-19, 2002.
- BOYCE, P. C.; CROAT, T. B. The Überlist of Araceae: totals for published and estimated number of species in Aroid Genera. **International Aroid Society**, South Miami, 11 Feb. 2018. Disponível em: <http://www.aroid.org/genera>. Acesso em: 28 nov. 2019.
- BUKATSCH, F. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. **Mikrokosmos**, [s.l.], v. 61, n. 8, p. 255, 1972.
- CUSIMANO, N. *et al.* Relationships within the Araceae: comparisons of morphological patterns with molecular phylogenies. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 98, p. 654-668, 2011.
- DELL, B.; McCOMB, A. J. Plant resins-their formation, secretion and possible functions. *In*: WOOLHOUSE, H. W. (ed.). **Advances in botanical research VI**. New York: Academic Press, 1978. p. 277-316.
- ENGLER, A. **Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae**. Leipzig: Blochmann & Sohn, 1876.
- ENGLER, A.; KRAUSE, K. Araceae-Philodendroideae-Philodendreae allgemeiner teil Homalomeninae und Schismatoglottidinae. **Das Pflanzenreich: regni vegetabilis conspectus**, Leipzig, v. 4, 23 Da, 1912.
- ENSTONE, D. E; PETERSON, C. A; MA, F. Root endodermis and exodermis: structure, function, and responses to the environment. **Journal of Plant Growth Regulation**, [s.l.], v. 21, p. 335-351, 2003.
- FERREIRA, R. F. **Anatomia das raízes adventícias de espécies do gênero *Philodendron* Schott. (Araceae)**: estrutura, função e correlações taxonômicas. 2017. 108 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas (Botânica)) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2017.

- FLORA do Brasil [database]. **Flora do Brasil 2020**: algas, fungos e plantas. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2018. Disponível em: <http://floradobrasil.jbrj.gov.br>. Acesso: 20 nov. 2018.
- FRENCH, J. C. Systematic occurrence of a sclerotic hypodermis in roots of Araceae. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 74, n. 6, p. 891-903, 1987a.
- FRENCH, J. C. Systematic survey of resin canals in roots of Araceae. **Botanical Gazette**, [s.l.], v. 148, n. 3, p. 360-371, 1987b.
- GAUTHIER, M. P. L.; BARABE, D.; BRUNEAU, A. Molecular phylogeny of the genus *Philodendron* (Araceae): delimitation and infrageneric classification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [s.l.], v. 156, p. 13-27, 2008.
- GONÇALVES, E. G.; LORENZI, H. **Morfologia vegetal**: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares. 2. ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 2011. 512 p.
- GRAYUM, M. H. Evolution and phylogeny of the Araceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, [s.l.], v. 77, p. 628-697, 1990.
- HABERLANDT, G. **Physiological plant anatomy**. London: Macmillan & Co., 1928. 777 p.
- HOWARTH, W.; WARNE, L. G. G. **Practical botany for the tropics**. London: University of London Press, 1959.
- JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. London: Hill Book Company, 1940.
- LANGENHEIM, J. H. Plant resins. **American Scientist**, [s.l.], v. 78, n. 1, p. 16-24, 1990.
- LIERAU, M. Über die Wurzeln der Araceen. **Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie**, [s.l.], v. 9, p. 1-38, 1888.
- LOSS-OLIVEIRA, L. *et al.* Evolution of *Philodendron* (Araceae) species in Neotropical biomes. **PeerJ**, [s.l.], p. 1-18, 2016.
- MAYO, S. J.; BOGNER, J.; BOYCE., P. C. **The genera of Araceae**. Richmond: Royal Botanic Gardens, 1997.
- PETERSON, C. A.; ENSTONE, D. E. Functions of passage cells in the endodermis and exodermis of roots. **Physiologia Plantarum**, [s.l.], v. 97, p. 592-598, 1996.
- PORSCH, O. Die Anatomie der Nähr - und Haftwurzeln von *Philodendron selloum* C. Koch. **Denkschriften der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften: Mathematisch-Naturwissenschaftliche Classe**, [s.l.], v. 79, p. 390-451, 1911.
- RUZIN, S. E. **Plant microtechnique and microscopy**. New York: Oxford University Press, 1999.
- SAKURAGUI, C. M. *et al.* Recognition of the genus *Thaumatophyllum* Schott - formerly *Philodendron* subg. *Meconostigma* (Araceae) - based on molecular and morphological evidence. **PhytoKeys**, [s.l.], n. 98, p. 51, 2018.

SCHOTT, H. **Prodromus systematis aroidearum**. Vindobonae: Typis Congregationis Mechitaristicae, 1860.

SMITH, F. H.; SMITH, E. C. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 29, n. 6, p. 464-471, 1942.

SMITHSONIAN INSTITUTION. **Lianas - Introduction**: terminology. Washington, DC: National Museum of Natural History, Department of Botany, 2019. Disponível em: <https://naturalhistory.si.edu/research/botany/research/lianas-and-climbing-plants-neotropics/lianas-introduction>. Acesso em: 25 mar. 2019.

TENORIO, V. **Contribuição ao estudo anatômico dos órgãos vegetativos do gênero *Philodendron* Schott (Araceae)**. 2010. 118 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas (Botânica)) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro. 2010.

TENORIO, V.; SAKURAGUI, C. M.; VIEIRA, R. C. Structures and functions of adventitious roots in species of the genus *Philodendron* Schott (Araceae). **Flora**, [s.l.], v. 209, p. 547-555, 2014.

THE PLANT List: a working list of all plant species [database]. Version 1.1. [s.l.], 2013. Disponível em: <http://www.theplantlist.org/>. Acesso em: 20 nov. 2018.

TRÉCUL, A. Des vaisseaux propres dans les Aroïdées. **Comptes rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences**, [s.l.], v. 61, p. 1163-1167, 1865.

TROLL, W. Über Grundbegriffe der Wurzelmorphologie. **Oesterreichische botanische Zeitschrift**, [s.l.], v. 96, p. 444-452, 1949.

TROPICOS [database]. Missouri: Missouri Botanical Garden, 2018. Disponível em: <http://tropicos.org/>. Acesso em: 20 nov. 2018.

VASCONCELOS, S. *et al.* New insights on the phylogenetic relationships among the traditional *Philodendron* subgenera and the other groups of the *Homalomena* clade (Araceae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 127, p. 168-178, 2018.

VIANNA, W. O.; SOARES, M. K. M.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Prop root anatomy of *Philodendron bipinnatifidum* Schott (Araceae). **Acta Botanica Brasilica**, [s.l.], v. 15, n. 3, p. 313-320, 2001.

YAMAUCHI, A.; PARDALES, J. R.; KONO, Y. Root System Structure and its Relation to Stress Tolerance. *In*: INTERNATIONAL WORKSHOP DYNAMICS OF ROOTS AND NITROGEN IN CROOPING SYSTEMS OF THE SEMI-ARID TROPICS, 1994, Patancheru, India. **Proceedings...** [S.l.]: JIRCAS; ICRISAT, 1996. p. 211-234.

YENG, W. S.; MEEROW, A. W.; CROAT, T. B. Resurrection and New Species of the Neotropical Genus *Adelonema* (Araceae: *Philodendron* Clade). **Systematic Botany**, [s.l.], v. 41, 2016.

ZAJĄCZKOWSKA, U. Cork. **eLS**: citable reviews in the life sciences, Chichester, 2016.

ZOTZ, G. "Hemiepiphyte": a confusing term and its history. **Annals of botany**, [s.l.], v. 111, n. 6, p. 1015-1020, 2013.

CAPÍTULO II
MAPEAMENTO DOS CARACTERES ANATÔMICOS CAULINARES
NO CLADO PHILODENDRON

RESUMO

Em Araceae, a anatomia caulinar está frequentemente correlacionada com a taxonomia. No século XIX, considerou-se que espécies com flores unissexuais compartilham a presença de feixes vasculares compostos. Atualmente, o compartilhamento de plexo vascular da raiz com feixes simples entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum* suporta a hipótese filogenética de que *Philodendron* é parafilético. O gênero *Adelonema* foi sinonimizado com *Homalomena* em 1876 e, 140 anos depois, foi novamente proposto para circunscrever as linhagens neotropicais desse último gênero. Já que o gênero *Adelonema* tem escassa representatividade na literatura, torna-se importante estudá-lo junto com outros representantes do clado *Philodendron*. Com a adição de grupos externos e descrições de espécies já estudadas na literatura, é possível fazer o mapeamento de caracteres anatômicos caulinares para verificar se eles suportam as hipóteses da ressurreição de *Adelonema* e do parafiletismo de *Philodendron*. Assim, amostras obtidas no Jardim Botânico do Rio de Janeiro e no Sítio Burle Marx foram investigadas através de seções histológicas. Os caracteres anatômicos caulinares descritos e obtidos por revisão de literatura foram mapeados em recentes filogenias. Os resultados revelaram que não há diferenças na anatomia caulinar de *Homalomena* e *Adelonema* que suportem a ressurreição desse último gênero. Também não foram encontrados caracteres compartilhados exclusivos entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum* que suportem a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. A hipoderme esclerificada é uma possível adaptação em epífitas e trepadeiras nômades, enquanto o súber estratificado é uma alternativa com função similar. Feixes compostos foram classificados anteriormente como anfigvaisais, no entanto, em espécies terrícolas, são feixes colaterais sem bainha esclerificada que podem unir-se a traços foliares. O plexo vascular da raiz com feixes simples pode ser uma reversão ou uma plesiomorfia em *P.* subg. *Pteromischum*. Logo, esse estado não permite suportar a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. De maneira inédita, foi proposto um padrão vascular em *Adelonema* e *Homalomena*. Por meio de revisão de literatura, foi encontrado um padrão exclusivo de *P.* subg. *Pteromischum*, que, assim, possui dois padrões vasculares únicos que poderiam suportar essa linhagem. Dessa forma, o presente estudo oferece novas perspectivas e incentiva novas pesquisas para esclarecer as relações filogenéticas no clado *Philodendron*.

Palavras-chave: Anatomia vegetal. Anatomia caulinar. Araceae. *Adelonema*. *Philodendron*.

ABSTRACT

In Araceae, the stem anatomy is often correlated with taxonomy. In the 19th century, it was considered that species with unisexual flowers share the presence of compound vascular bundles. Currently, the sharing of root vascular plexus with single bundles between *Adelonema* and *P.* subg. *Pteromischum* supports the phylogenetic hypothesis that *Philodendron* is paraphyletic. The genus *Adelonema* was synonymized with *Homalomena* in 1876 and, 140 years later, it was again proposed to circumscribe the neotropical lineages of the latter genus. Since the genus *Adelonema* has little representation in the literature, it is important to study it along with other representatives of the *Philodendron* clade. With the addition of out-groups and descriptions of species already studied in the literature, it is possible to map stem anatomical characters to see if they support the hypothesis of the resurrection of *Adelonema* and the hypothesis of paraphyletism of *Philodendron*. Thus, samples obtained from the Jardim Botânico do Rio de Janeiro and Sítio Burle Marx were investigated through histological sections. The stem anatomical characters described and obtained by the literature review were mapped in recent phylogenies. The results revealed that there are no differences in the stem anatomy of *Homalomena* and *Adelonema* that support the resurrection of the latter genus. No unique shared characters found between *Adelonema* and *P.* subg. *Pteromischum* can support the hypothesis of paraphyletism of *Philodendron*. Sclerified hypodermis is a possible adaptation to epiphytes and nomadic vines, while stratified cork is an alternative with a similar function. Compound bundles were previously classified as amphivasal, however, in terrestrial species, they are collateral bundles without sclerified sheath that can attach to leaf traces. The root vascular plexus with single bundles may be a reversion or plesiomorphy in *P.* subg. *Pteromischum*. Thus, this state does not support the hypothesis of paraphyletism of *Philodendron*. An unprecedentedly vascular pattern has been proposed in *Adelonema* and *Homalomena*. Through the literature review, it was found an additional pattern of *P.* subg. *Pteromischum*, which thus has two unique vascular patterns that could support this lineage. Thus, the present study offers new perspectives and encourages further research to clarify phylogenetic relationships in the *Philodendron* clade.

Keywords: Plant anatomy. Stem anatomy. Araceae. *Adelonema*. *Philodendron*.

1 INTRODUÇÃO

Em Araceae, a anatomia caulinar está frequentemente correlacionada com a taxonomia. Tieghem (1867) pioneiro no estudo dos padrões vasculares na família, considerou que espécies com flores unissexuais compartilham a presença de feixes vasculares compostos. Após Engler e Krause (1920), análises no sistema vascular foram retomadas por French e Tomlinson (1980). Esses autores produziram uma sucessão de trabalhos que associam o padrão vascular com subfamílias de Araceae (FRENCH; TOMLINSON, 1981a, 1981b, 1981c, 1981d, 1983).

French e Tomlinson (1981d) analisaram o padrão vascular de 31 espécies da subfamília Philodendroideae, dentre as quais cinco foram do gênero *Homalomena* Schott e apenas uma do gênero *Philodendron* Schott. Feixes vasculares foram divididos em duas categorias: axiais, com metaxilema e protoxilema presentes; e traços foliares, com metaxilema ausente e protoxilema presente. Enquanto os feixes axiais foram divididos em quatro categorias: simples, formados por feixes colaterais; compostos, formados por dois ou mais componentes de feixes colaterais; anfivasais, que podem ser contínuos ou descontínuos; e intermediários entre feixes compostos e anfivasais. A classificação dos feixes axiais é considerada controversa pelos próprios autores, pois não é possível diferenciar os feixes intermediários dos feixes compostos e dos feixes anfivasais no gênero *Philodendron*.

French e Tomlinson (1984) novamente investigaram, após três anos, o padrão vascular agora com 480 amostras do gênero *Philodendron*. Por meio desse estudo, foram reconhecidos cinco padrões vasculares: em *P.* subg. *Philodendron*, o padrão 1 é exclusivo e podem ocorrer também os padrões 3, 4 e 5; em *P.* subg. *Pteromischum*, o padrão 2 é exclusivo e pode ocorrer também o padrão 3; em *P.* subg. *Meconostigma* podem ocorrer os padrões 4 e 5. Em análises posteriores, French e Tomlinson (1986) observaram feixes compostos que assumem a forma anfivasal em *Cercestis* Schott e *Philodendron*. Esses feixes compostos eram formados pela união de feixes axiais compostos com traços foliares.

Keating (2000, 2004) estabeleceu que o compartilhamento do colênquima do tipo Bi e B oferece suporte à subfamília Philodendroideae. Entretanto, *Philodendron*, *Homalomena* e *Furtadoa* M.Hotta foram transferidos para o clado *Philodendron* por Cusimano *et al.* (2011). Por sua vez, o clado *Homalomena* é formado pela união do clado *Philodendron* com *Cercestis* e *Culcasia* P. Beauv.

Tenorio, Sakuragui e Vieira (2012) trabalharam com caules de epífitas e trepadeiras nômade *sensu* Zotz (2013). Esses autores definiram que os feixes axiais anfivasais são feixes compostos, pois os feixes que assumem a forma anfivasal originam-se de feixes axiais colaterais

e são descaracterizados pela existência de um anel descontínuo de xilema. Além disso, na região que distingue o cilindro central do córtex, formada pelo plexo vascular de feixes axiais com traços radiculares, foi observado que *P.* subg. *Pteromischum* e *Homalomena* apresentam feixes simples, enquanto *P.* subg. *Philodendron* e *P.* subg. *Meconostigma* apresentam feixes ramificados.

Yeng, Meerow e Croat (2016) transferiram as linhagens neotropicais de *Homalomena* para o gênero *Adelonema* Schott, após terem sido sinonimizados por Engler (1876). Também observaram que *Adelonema* formava um clado com *P.* subg. *Pteromischum*, o que tornaria *Philodendron* parafiletico. Características como a presença de um simpódio anisófilo, bainha peciolar desenvolvida, plexo vascular da raiz com feixes simples e ausência de catafilos foram utilizados para suportar o parafiletismo de *Philodendron*. Por fim, sugeriram que as espécies de *P.* subg. *Pteromischum* devem ser transferidas para o gênero *Elopium* Schott. Recentemente, as linhagens de *P.* subg. *Meconostigma* foram transferidas para o gênero *Thaumatophyllum* Schott por Sakuragui *et al.* (2018).

As espécies de *Adelonema* apresentam escassa representatividade na literatura. O gênero possui atualmente 13 espécies (BOYCE; CROAT, 2018), sendo que somente quatro delas são nativas do Brasil, encontrando-se nos estados do Acre, Amazonas e Rondônia. Até então, a anatomia caulinar de duas espécies de *Adelonema* foi contemplada, sendo que apenas uma espécie é nativa do Brasil (FRENCH; TOMLINSON, 1981d; TENORIO; SAKURAGUI; VIEIRA, 2012). Nas espécies da literatura não houve a descrição de características anatômicas caulinares importantes como a hipoderme esclerificada, súber estratificado e o plexo vascular da raiz.

Dessa forma, um trabalho sobre a anatomia caulinar de espécies de *Adelonema*, *Homalomena* e *Philodendron* é uma contribuição indispensável para reconhecer características importantes observadas em recentes trabalhos sobre *Philodendron*. A descrição de novas espécies do clado *Philodendron* e de grupos externos, bem como a adição de espécies do clado obtidas por meio de revisão de literatura, permitem a construção de uma matriz de caracteres anatômicos caulinares. Com o mapeamento dos caracteres, é possível verificar se eles suportam as hipóteses da ressurreição do gênero *Adelonema* e do parafiletismo de *Philodendron*.

2 MATERIAL E MÉTODOS

Foram coletados rizomas de quatro espécies do clado *Philodendron* e duas espécies de grupos externos: *Aglaonema brevispathum* Engl. como representante do clado Anchomanes e *Schismatoglottis neoguineensis* N.E. Br. como representante do clado Philonotion (Tabela 1). Consultou-se a Dr.^a Cássia Mônica Sakuragui com intuito de assegurar a identificação do material.

Rizomas de um espécime cultivado de *Adelonema crinipes* S.Y. Wong & Croat foram coletados em maio de 2018 no Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ). Na mesma instituição, foi obtido um espécime herborizado de *Homalomena griffithii* Hook.f. em fevereiro de 2019, originalmente coletado em Sungai Sepia, na Malásia, em 16 de julho de 1970. Os espécimes-testemunho encontram-se no Herbário do Jardim Botânico (RB).

Espécimes cultivados de *Adelonema wendlandii* S.Y. Wong & Croat, *Philodendron fragrantissimum* G. Don, *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* foram coletados em canteiros do Sítio Burle Marx (Barra de Guaratiba, Rio de Janeiro) em julho de 2018, encontrando-se férteis para identificação botânica em novembro de 2018. Os espécimes-testemunho foram depositados no Herbário da Universidade Federal do Rio de Janeiro (RFA).

Tabela 1 - Lista de espécies empregadas para análise da anatomia caulinar

Gênero	Subgênero	Espécie	Forma de vida	Voucher
<i>Adelonema</i>	-	<i>A. crinipes</i> S. Y. Wong & Croat	Terrícola	RB93529
<i>Adelonema</i>	-	<i>A. wendlandii</i> S. Y. Wong & Croat	Terrícola	RFA43457
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. fragrantissimum</i> G. Don	Terrícola	RFA43456
<i>Homalomena</i>	-	<i>H. griffithii</i> Hook. f.	Terrícola	RB223439
<i>Aglaonema</i>	-	<i>A. brevispathum</i> Engl.	Terrícola	RFA43454
<i>Schismatoglottis</i>	-	<i>S. neoguineensis</i> N.E. Br	Terrícola	RFA43455

Fonte: Elaborado pelo autor.

Os espécimes frescos passaram por um tratamento de fixação com FPA. Em seguida, foram depositados em álcool 70% (JOHANSEN, 1940; RUZIN, 1999). Foram efetuados cortes histológicos através de secções transversais com micrótomo de Ranvier. As secções buscaram abranger, quando possível, regiões diferenciadas de rizomas jovens e adultos.

Os cortes histológicos foram clarificados com hipoclorito de sódio 50%, neutralizados com água acidulada e lavados com água destilada. Depois, foram corados com azul de Astra e/ou safranina (BUKATSCH, 1972). Por fim, montou-se as lâminas histológicas com glicerina 50% (JOHANSEN, 1940).

Para comprovar a presença de grânulos de amido, empregou-se o reagente de Lugol (JOHANSEN, 1940). Confirmou-se a presença de cristais de oxalato de cálcio através da solubilidade em ácido clorídrico 2% (HOWARTH; WARNE, 1959).

Em materiais herborizados, efetuou-se o processo de hidratação por meio de fervura em água destilada e amolecimento por 8 horas em KOH 2% (SMITH; SMITH, 1942). Após esse período, estabeleceu-se a desidratação em série alcoólica crescente, durante 30 minutos em cada uma das concentrações, a saber: 7,5%, 15%, 30%, 50%, 70%, 90% e 99,9%.

As amostras foram transportadas para soluções de álcool e acetona nas proporções 3:1, 1:1 e 1:3, respectivamente. Em seguida, a série retornou na mesma gradação às proporções iniciais descritas. Depois, o conteúdo foi transferido para álcool 99,9% e imerso em uma solução de álcool absoluto e historresina. Por fim, efetuou-se a imersão em historresina pura para a formação de blocos. Eles foram seccionados em micrótopo rotativo modelo RM2255 (Leica), com navalha de vidro. Fotomicrografias foram obtidas através da câmera de vídeo *Q Color 5* acoplada ao microscópio *Olympus BX*, no Departamento de Botânica do Museu Nacional.

A matriz de caracteres anatômicos caulinares foi elaborada com a inclusão de 17 exemplares obtidos da literatura (Tabela 2).

Tabela 2 - Exemplos da literatura utilizados no mapeamento de caracteres caulinares

Gênero	Subgênero	Espécie	Fonte
<i>Adelonema</i>	-	<i>A. wallisii</i> S.Y. Wong & Croat	French e Tomlinson (1981d)
<i>Philodendron</i>	<i>Pteromischum</i>	<i>P. propinquum</i> Schott	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Pteromischum</i>	<i>P. oblongum</i> Kunth	Tenorio, Sakuragui e Vieira (2012)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. appendiculatum</i> Nadruz & Mayo	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. cordatum</i> Kunth ex Schott	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. crassinervium</i> Lindl.	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. eximium</i> Schott	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. ornatum</i> Schott	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. scandens</i> K. Koch & Sello	Tenorio (2010)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. pedatum</i> Kunth	Tenorio, Sakuragui e Vieira (2012)
<i>Philodendron</i>	<i>Philodendron</i>	<i>P. ruthianum</i> Nadruz	Tenorio, Sakuragui e Vieira (2012)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. corcovadense</i> Sakur., Calazans & Mayo	Tenorio (2010)
<i>Thaumatophyllum</i>	-	<i>T. adamantinum</i> Sakur., Calazans & Mayo	Tenorio, Sakuragui e Vieira (2012)
<i>Homalomena</i>	-	<i>H. humilis</i> Hook.f.	French e Tomlinson (1981d)
<i>Homalomena</i>	-	<i>H. lindenii</i> Ridl.	French e Tomlinson (1981d)
<i>Homalomena</i>	-	<i>H. rubescens</i> Kunth	French e Tomlinson (1981d)
<i>Homalomena</i>	-	<i>Homalomena</i> sp.	French e Tomlinson (1981d)

Fonte: Elaborado pelo autor.

O programa *Mesquite* versão 3.6 foi empregado para gerar a matriz de caracteres e as árvores filogenéticas. A parcimônia foi empregada para distribuição dos estados de caráter. O mapeamento seguiu as filogenias de Cusimano *et al.* (2011) e de Vasconcelos *et al.* (2018).

Para padronização, foram utilizados os seguintes recursos bibliográficos: ABNT (2002; 2011; 2018), para normalização de referências, citações e estrutura do trabalho; Mayo, Bogner e Boyce (1997) e Gonçalves e Lorenzi (2011), para padronização das descrições morfológicas; Tenorio, Sakuragui e Vieira (2012), para padronização das descrições anatômicas; por fim, APG IV (2017), Flora do Brasil (2018), The Plant List (2018) e Tropicos (2018) para atualização dos nomes científicos.

3 RESULTADOS

3.1 ANÁLISES ESTRUTURAIS

Durante a análise das características externas, observou-se em *P. fragrantissimum* que os rizomas se apresentavam fibrosos, relativamente longos e com curtos internós, e o indivíduo possuía cerca de 1,50 metros de altura. *A. wendlandii* apresentava-se semelhante a *P. fragrantissimum*, enquanto em *A. crinipes* o indivíduo possuía cerca de 70 centímetros. Por outro lado, *A. brevispathum* apresentava rizomas mais flexíveis, curtos e espessos; o indivíduo possuía cerca de 30 centímetros. Os rizomas de *S. neoguineensis* eram bastante flexíveis; o indivíduo possuía cerca de 1,00 metro. Não foi possível analisar as características externas de *H. griffithii*, pois no indivíduo herborizado apenas observou-se o tamanho, que não ultrapassou 30 centímetros. Essas informações são visíveis na Figura 1.

As espécies analisadas apresentam epiderme unisseriada, com tricomas ausentes (Fig. 2). Em *A. crinipes* e *A. brevispathum*, a cutícula é espessa (Fig. 2A,D).

A camada cortical mais externa é constituída por um colênquima angular com 2-5 séries ininterruptas, tipo B *sensu* Keating (2000) (Fig. 2A,F). Ao longo do desenvolvimento, divisões periclinais do tecido cortical originam o súber estratificado subcolenquimático em *A. crinipes*, *A. wendlandii* e *P. fragrantissimum* (Fig. 2B-C) ou subepidérmico em *A. brevispathum* (Fig. 2E). Não foi possível observar a epiderme, o colênquima, o súber e o córtex em *H. griffithii*, pois essas estruturas não resistiram ao processo de herborização, permanecendo visível apenas o cilindro central. Nenhum dos indivíduos analisados apresentou hipoderme esclerificada.

A caracterização do córtex ocorre por meio da determinação do cilindro central que, por sua vez, é diferenciado pelo plexo de feixes axiais ligados a traços radiculares. Logo, o tecido cortical é a zona parenquimática que cerca externamente o plexo vascular (Fig. 3A-B). Deve-se mencionar que os feixes axiais encontrados no plexo vascular de todas as espécies estudadas são simples (Fig. 3A).

No córtex, encontra-se traços foliares caracterizados pela ausência de metaxilema. Em *A. crinipes*, *A. wendlandii*, *P. fragrantissimum* e *H. griffithii*, os traços foliares têm a bainha esclerificada no floema (Fig. 3C-E), que não ocorre em *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* (Fig. 3F).

Ductos resiníferos são observados no tecido cortical de *A. crinipes*, *A. wendlandii* e *P. fragrantissimum*, apresentando uma bainha parenquimática que circunda o epitélio secretor (Fig. 4A). No córtex, substâncias ergásticas são representadas por idioblastos contendo ráfides

ou drusas (Fig. 4B-D). Também é possível observar um amplo parênquima amilífero com grânulos de amido simples, de formas que variam de elipsoides a piriformes (Fig. 4D).

O cilindro central é constituído por um atactostelo de feixes axiais distribuídos por um tecido fundamental parenquimático (Fig. 3A). Nele, são observados feixes compostos e traços foliares (Figs. 5-7). Os feixes compostos axiais assumem uma forma anfivasal e constituem-se por feixes axiais colaterais abertos, cujos polos de floema agrupam-se no centro. Isso é visível quando se unem apenas dois componentes de feixes colaterais (Fig. 5A), pois o feixe assume uma forma biclateral. O agrupamento de feixes compostos axiais com traços foliares dá origem a um feixe composto em que a bainha esclerificada do traço foliar transforma-se em um núcleo de esclerênquima no centro desse feixe. Essa região esclerificada é circundada pelo floema e, por sua vez, pelo xilema dos feixes axiais colaterais e traços foliares que dão origem ao feixe composto (Figs. 5-6, 7A-C). O núcleo de esclerênquima é exclusivo dos feixes compostos de *A. crinipes*, *A. wendlandii*, *H. griffithii* e *P. fragrantissimum*, visto que em *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* não é observado esclerênquima nos tecidos vasculares (Fig. 7D-F).

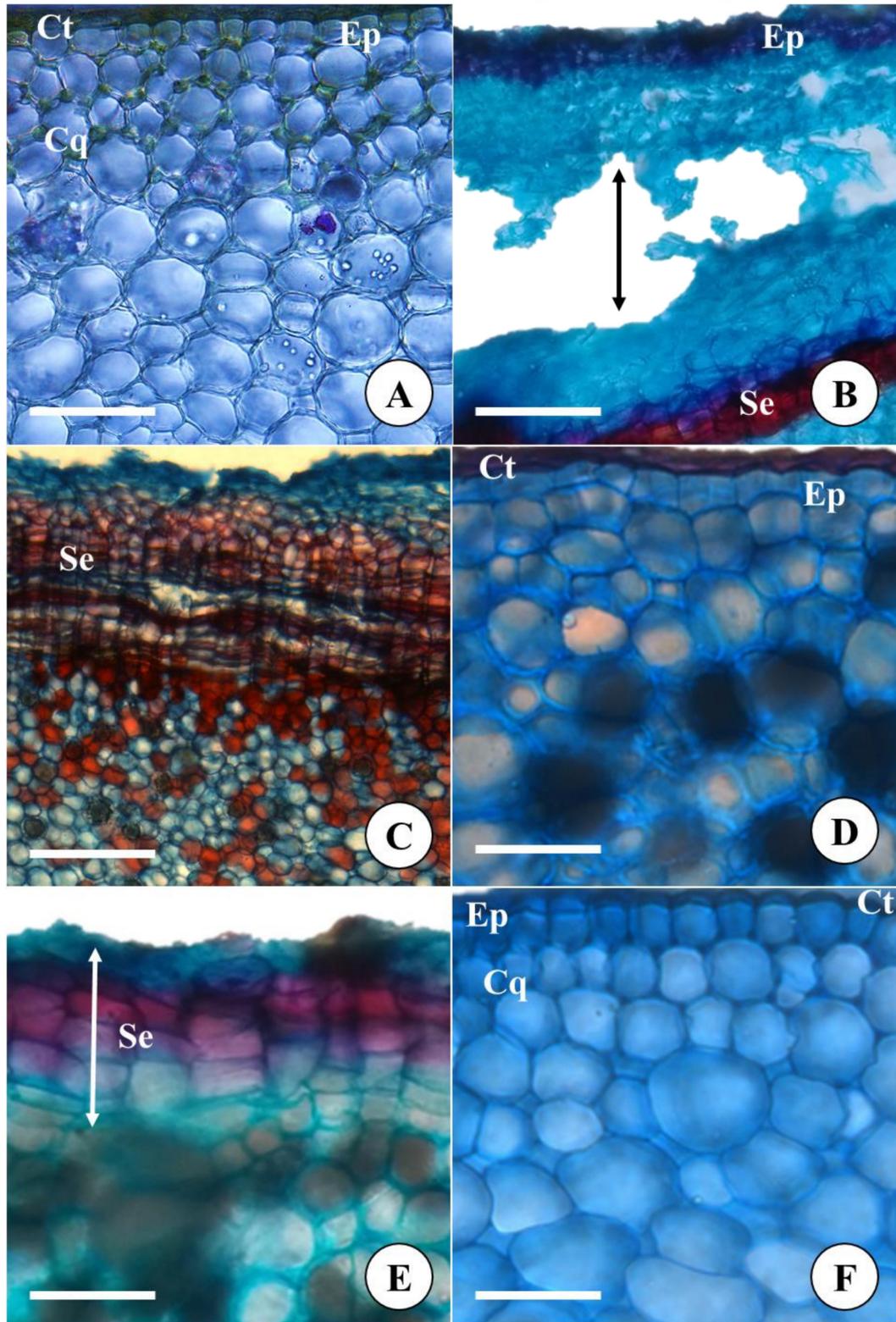
O padrão vascular observado em *A. crinipes*, *A. wendlandii*, *P. fragrantissimum* e *H. griffithii* apresenta: feixes vasculares ao longo do cilindro central sem uma zona periférica de feixes axiais colaterais fusionados; feixes axiais exclusivamente compostos que assumem as formas biclateral, anfivasal descontínua e anfivasal contínua constituídos por cerca de dois ou mais componentes; feixes compostos com a presença de um núcleo de esclerênquima central que não delimita cada componente do feixe composto (Figs. 3A, 5-6, 7A-C). Logo, pode-se determinar o padrão vascular das espécies mencionadas como padrão 4 *sensu* French e Tomlinson (1984). Não é possível determinar o padrão de *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* *sensu* French e Tomlinson (1984), devido à ausência de esclerênquima no tecido vascular e, portanto, neste trabalho foi tratado como padrão 0.

Figura 1 - Espécimes coletados para análises estruturais dos rizomas



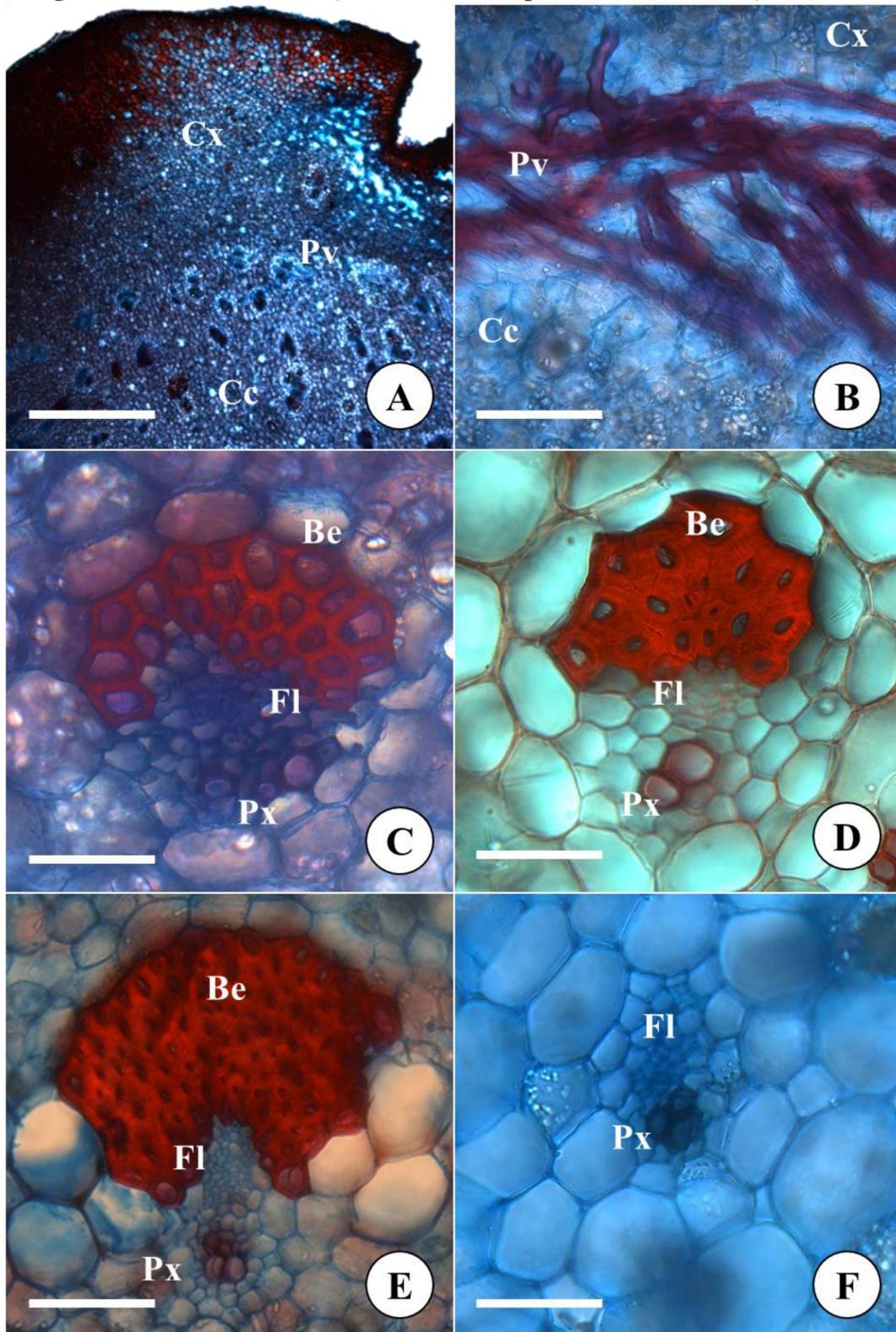
A. *A. crinipes*. Barra = 10,0 cm. B. *A. wendlandii*. Barra = 40,0 cm. C. *P. fragrantissimum*. Barra = 35 cm. D-E. *A. brevispathum*. D. Espécime no canteiro. Barra = 25,0 cm. E. Rizoma com raízes adventícias (seta). Barra = 4,5 cm. F. *S. neoguineensis*. Barra = 35,0 cm. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 2 - Rizomas em secção transversal: epiderme, colênquima e súber



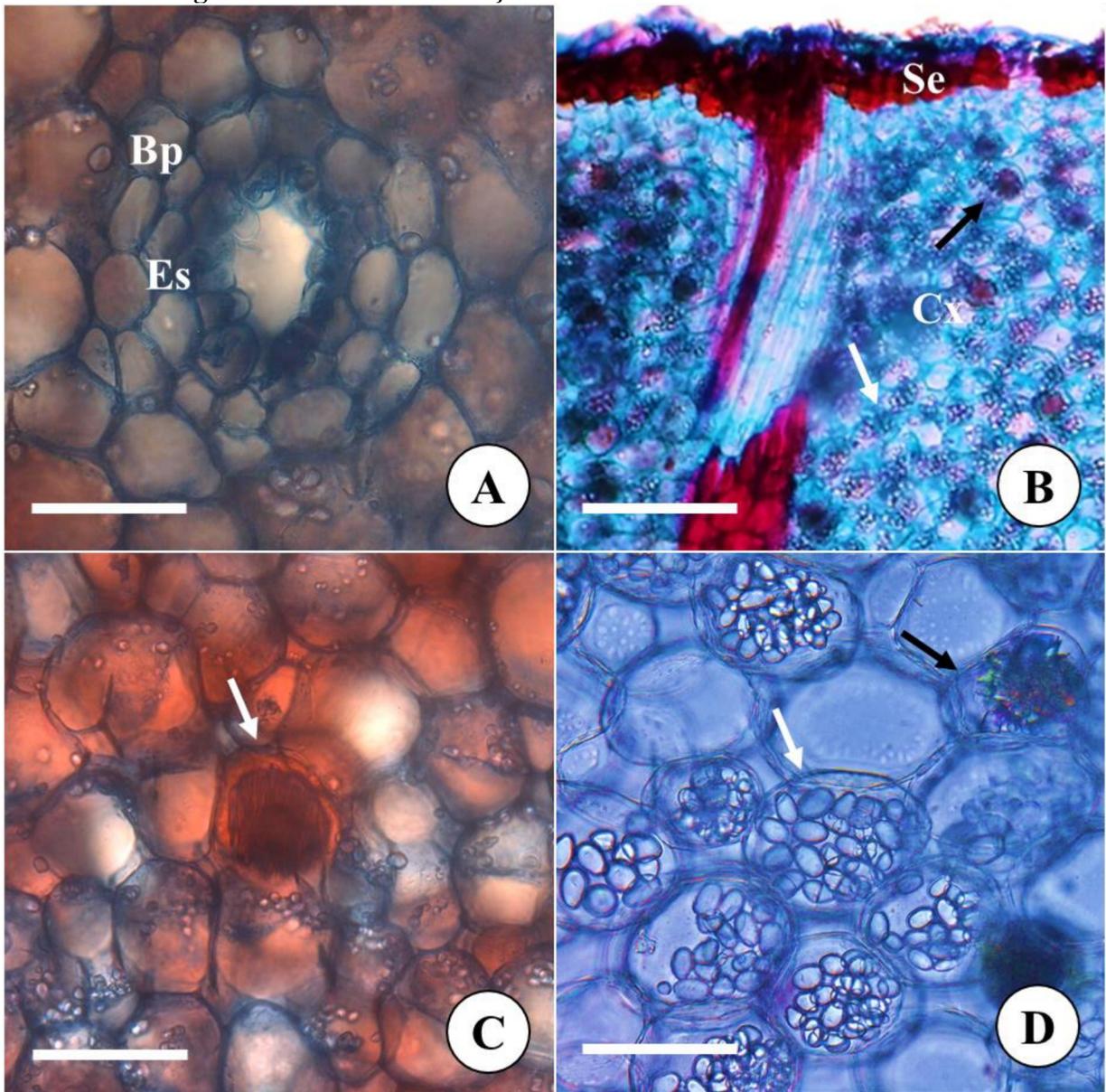
A. *A. crinipes*. Rizoma jovem com epiderme e colênquima angular íntegros. Notar a cutícula espessa. Barra = 50 μ m. B. *A. wendlandii*. Rizoma maduro com desenvolvimento do súber estratificado junto com a obliteração da epiderme e colênquima (seta). Barra = 200 μ m. C. *P. fragrantissimum*. Rizoma maduro com súber estratificado desenvolvido, epiderme e colênquima ausentes. Barra = 200 μ m. D-E. *A. brevispathum*. Barra = 50 μ m. D. Rizoma jovem com epiderme visível. Notar a cutícula espessa. E. Rizoma maduro com desenvolvimento do súber estratificado (seta). F. *S. neoguineensis*. Rizoma jovem com epiderme e colênquima angular. Barra = 50 μ m. Cq = colênquima; Ct = cutícula; Ep = Epiderme; Se = súber estratificado. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 3 - Rizomas em secção transversal: plexo vascular e traços foliares



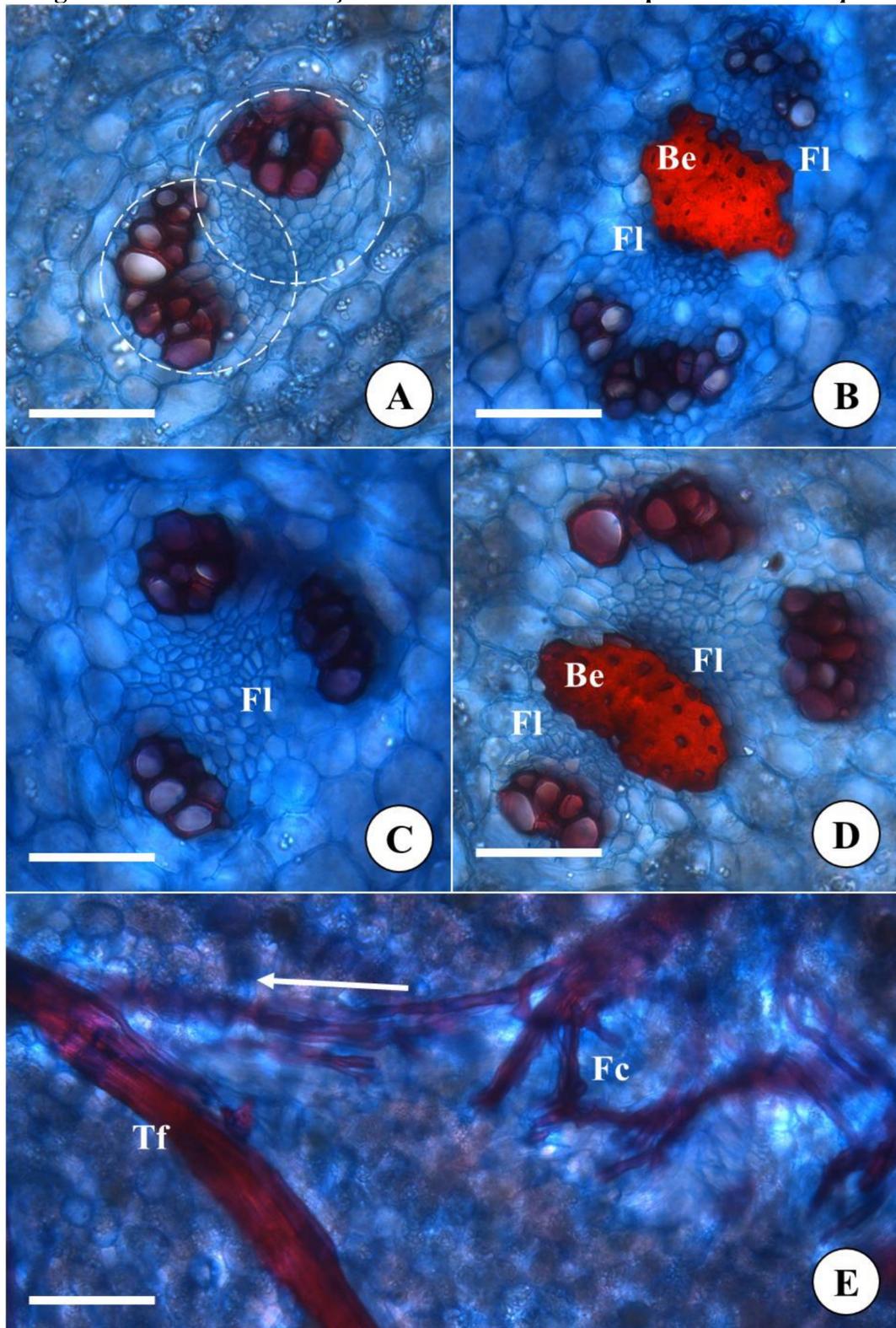
A-C. *A. wendlandii*. A. Rizoma maduro em que se observa o plexo vascular da raiz delimitando o cilindro central do córtex. Barra = 1000 μ m. B. Plexo vascular de feixes axiais com traços radiculares. Barra = 100 μ m. C-E. Traços foliares com bainha esclerificada presente. Barra = 50 μ m. C. *A. wendlandii*. D. *A. crinipes*. E. *P. fragrantissimum*. F. *S. neoguineensis*. Traço foliar com bainha esclerificada ausente. Barra = 50 μ m. Be = bainha esclerificada; Cc = cilindro central; Cx = córtex; Fl = floema; Pv = plexo vascular da raiz; Px = protoxilema. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 4 - Rizomas em secção transversal: estruturas corticais



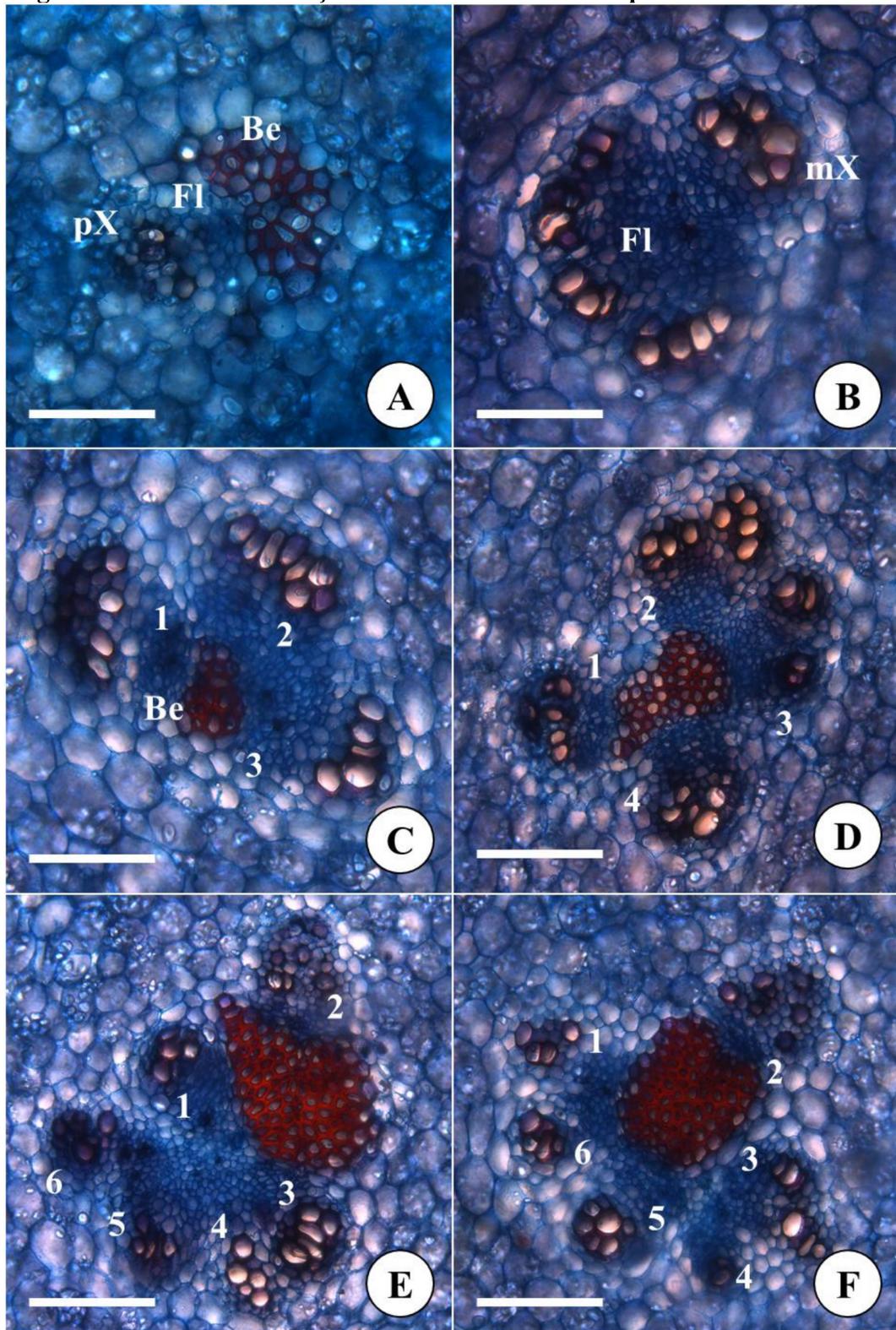
A-D. *A. crinipes*. A. Ducto resinífero com bainha parenquimática. Barra = 100 μm . B. Visão geral do córtex onde se observam idioblastos com drusas (seta preta) e amiloplastos do parênquima amilífero (seta branca). Barra = 200 μm . C. Ráfides. Barra = 50 μm . D. Amiloplastos (seta branca) com grânulos de amido simples, elipsoides a piriformes. Drusa (seta preta). Bp = bainha parenquimática; Cx = córtex; Es = epitélio secretor; Se = súber estratificado. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 5 - Rizomas em secção transversal: feixes compostos de *A. crinipes*



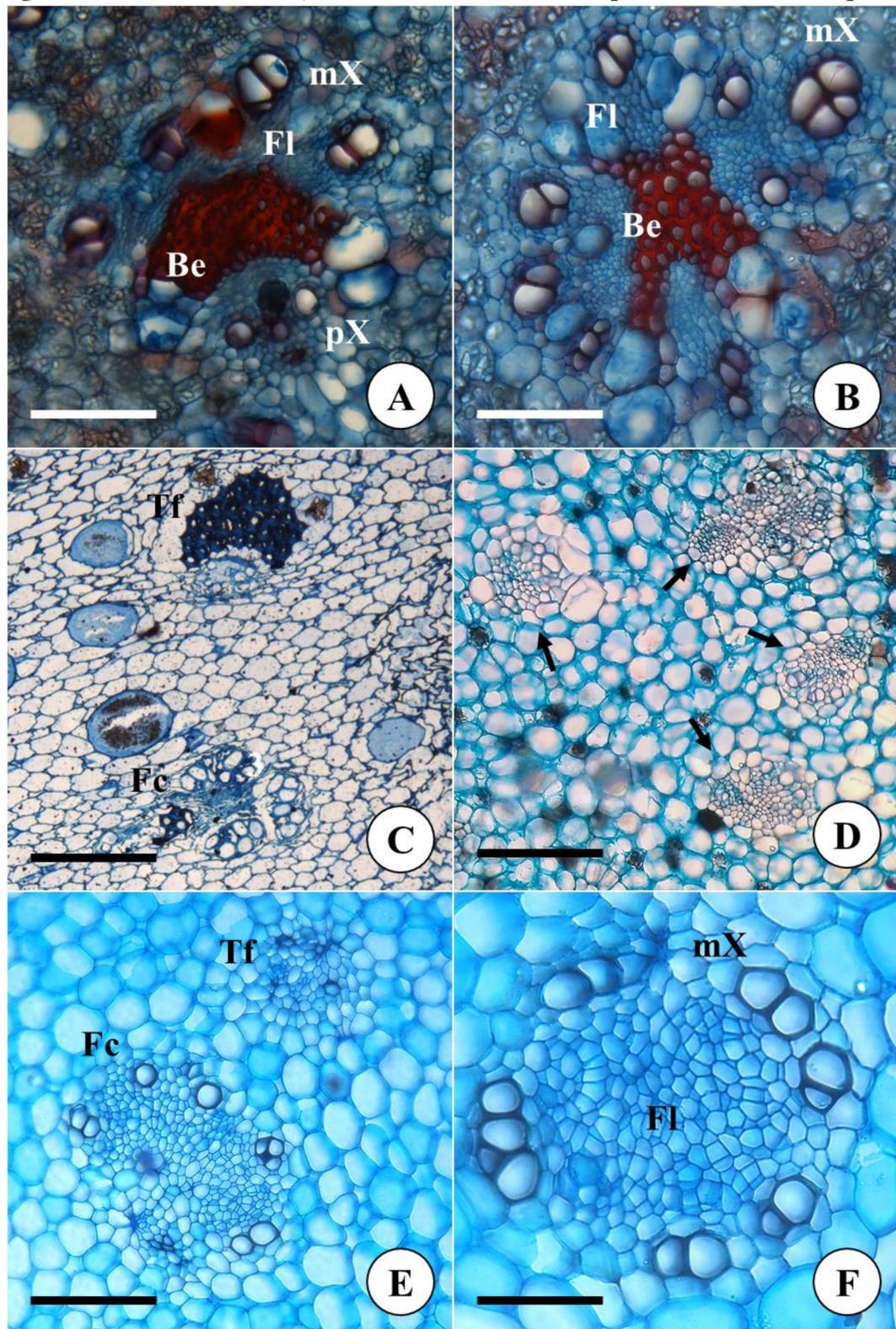
A-D. Barra = 50 μm . A-B. Feixes compostos com dois componentes. A. Composto por feixes axiais. B. Composto por feixes axiais e traço foliar, determinado pelo núcleo esclerificado. C-D. Feixes compostos com três componentes. C. Composto por feixes axiais. D. Composto por feixes axiais e traço foliar, determinado pelo núcleo esclerificado. E. Feixe composto por feixes axiais une-se ao traço foliar (seta indica a direção). Barra = 100 μm . Be = bainha esclerificada; Fc = feixe composto; Fl = floema; Tf = traço foliar. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 6 - Rizomas em secção transversal: feixes compostos de *A. wendlandii*



A-F. Diversidade de feixes compostos e variações no número de componentes. Barra = 50 μm . C-F. Numeração aproximada dos componentes de feixes colaterais nos feixes compostos. Be = bainha esclerificada; FI = floema; mX = metaxilema; pX = protoxilema. Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 7 - Rizomas em secção transversal: feixes compostos nas demais espécies



A-B. *P. fragrantissimum*. Barra = 50 μm . A. Observa-se nitidamente o componente do traço foliar abaixo dos feixes axiais. B. Variedade de feixe similar ao encontrado em *A. wendlandii*. C. *H. griffithii*. Traço foliar e feixe composto. Barra = 200 μm . D. *A. brevispathum*. Feixes compostos (setas). E-F. *S. neoguineensis*. E. Traço foliar com a bainha esclerificada ausente e feixe composto. Barra = 100 μm . F. Feixe em detalhe. Barra = 50 μm . Be = bainha esclerificada; Fc = feixe composto; Fl = floema; mX = metaxilema; pX = protoxilema; Tf = traço foliar. Fonte: Elaborado pelo autor.

3.2 ANÁLISES EVOLUTIVAS

Os caracteres analisados e seus estados foram selecionados de French e Tomlinson (1981, 1984), Tenorio (2010) e Tenorio, Sakuragui e Vieira (2012). Eles encontram-se listados na Tabela 3.

Tabela 3 - Caracteres analisados e seus estados

1. Hipoderme esclerificada

Ausente (0)

Uniestratificada (1)

Multiestratificada (2)

2. Súber estratificado

Ausente (0)

Presente (1)

3. Ductos resiníferos

Ausentes (0)

Presentes (1)

4. Plexo vascular da raiz

Feixes simples (0)

Feixes ramificados (1)

5. Padrão vascular

Padrão 0 (0)

Padrão 1 (1)

Padrão 2 (2)

Padrão 3 (3)

Padrão 4 (4)

Padrão 5 (5)

Fonte: Elaborado pelo autor.

Em *H. griffithii*, os tecidos parenquimáticos encontravam-se colapsados, especialmente no que se trata do súber esclerificado e dos ductos resiníferos, e foram tratados neste trabalho como “?”. Entretanto, visto que tecidos esclerificados permaneceram presentes no indivíduo, como a bainha dos traços foliares, preferiu-se considerar que a hipoderme esclerificada está ausente (0).

Em *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* não é possível determinar o padrão vascular *sensu* French e Tomlinson (1984). Portanto, esse estado foi tratado como padrão 0, visto que os indivíduos compartilham a ausência de tecidos esclerificados no sistema vascular.

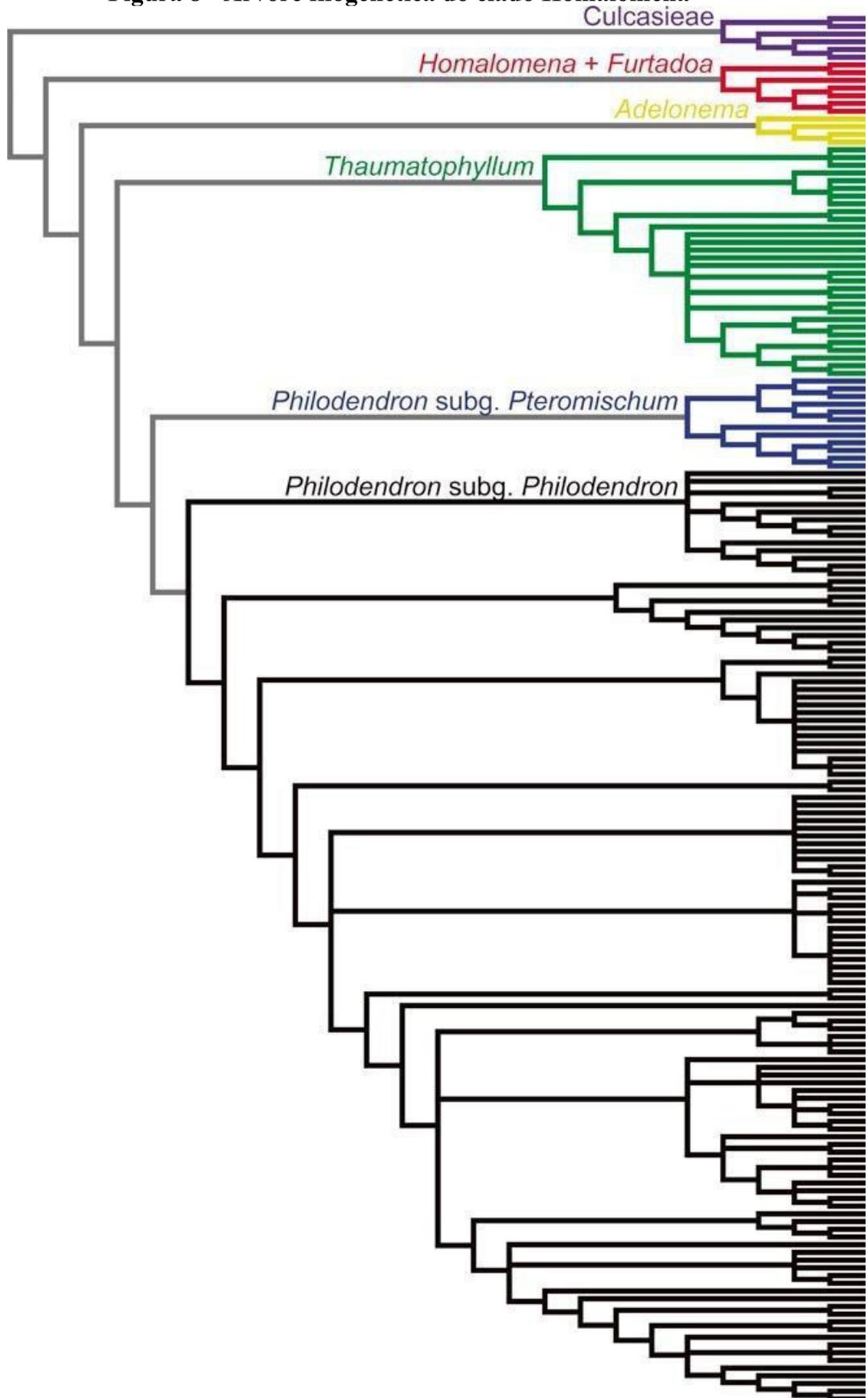
Após a construção da matriz de caracteres anatômicos (Tabela 4), cada caráter foi mapeado utilizando a filogenia de Cusimano *et al.* (2011) e a recente filogenia (Fig. 8) de Vasconcelos *et al.* (2018). Relações filogenéticas entre espécies foram tratadas como politomias.

Tabela 4 - Matriz de caracteres anatômicos caulinares

Espécie	Caráter 1	Caráter 2	Caráter 3	Caráter 4	Caráter 5
<i>A. crinipes</i> *	0	1	1	0	4
<i>A. wendlandii</i> *	0	1	1	0	4
<i>A. wallisii</i>	0	1	0	0	4
<i>P. propinquum</i>	1	0	1	0	2
<i>P. oblongum</i>	1	0	1	0	3
<i>P. scandens</i>	0	0	1	1	1
<i>P. crassinervium</i>	0	1	1	1	4
<i>P. ruthianum</i>	0	1	1	1	4
<i>P. eximium</i>	0	1	1	1	5
<i>P. fragrantissimum</i> *	0	0	1	1	4
<i>P. cordatum</i>	2	1	1	1	4
<i>P. ornatum</i>	2	1	1	1	4
<i>P. pedatum</i>	2	1	1	1	4
<i>P. appendiculatum</i>	2	1	1	1	5
<i>T. adamantinum</i>	0	1	1	1	4
<i>T. corcovadense</i>	0	1	1	1	4
<i>H. griffithii</i> *	0	?	?	0	4
<i>H. humilis</i>	0	1	1	0	4
<i>H. lindenii</i>	0	1	1	0	4
<i>H. rubescens</i>	0	1	1	0	4
<i>Homalomena sp.</i>	0	1	1	0	4
<i>A. brevispathum</i> *	0	1	0	0	0
<i>S. neoguineensis</i> *	0	0	0	0	0

Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 8 - Árvore filogenética do clado Homalomena



Fonte: VASCONCELOS *et al.*, 2018.

A hipoderme esclerificada encontra-se ausente pelos gêneros analisados, exceto *Philodendron*. O estado uniestratificada é exclusivo de *P.* subg. *Pteromischum*, sendo uma possível apomorfia. Enquanto a hipoderme multiestratificada em *P.* subg. *Philodendron* pode revelar um fenômeno de divergência (Fig. 9).

O súber estratificado encontra-se ausente em *Philodendron* e nos grupos externos. Pela parcimônia, a presença de súber estratificado é uma possível apomorfia do clado *Philodendron*. Considerando essa hipótese, *P.* subg. *Pteromischum* sofreu uma reversão devido à ausência de súber estratificado, assim como *P. scandens* em *P.* subg. *Philodendron* (Fig. 10).

Os ductos resiníferos encontram-se ausentes em *A. wallisii* e nos grupos externos, ao passo que ductos presentes podem ser uma apomorfia do clado *Philodendron*. É provável que *A. wallisii* sofreu uma reversão (Fig. 11).

O plexo vascular da raiz com feixes simples é compartilhado pelos gêneros analisados, exceto *Thaumatophyllum* e *P.* subg. *Philodendron*. Não foi possível determinar pela parcimônia qual estado agrupa as linhagens de *Thaumatophyllum* e *Philodendron*. Na hipótese de os feixes simples serem o estado ancestral dessas linhagens, *P.* subg. *Pteromischum* apresenta uma plesiomorfia. Na hipótese de os feixes ramificados serem o estado ancestral dessas linhagens, *P.* subg. *Pteromischum* sofreu uma reversão (Fig. 12).

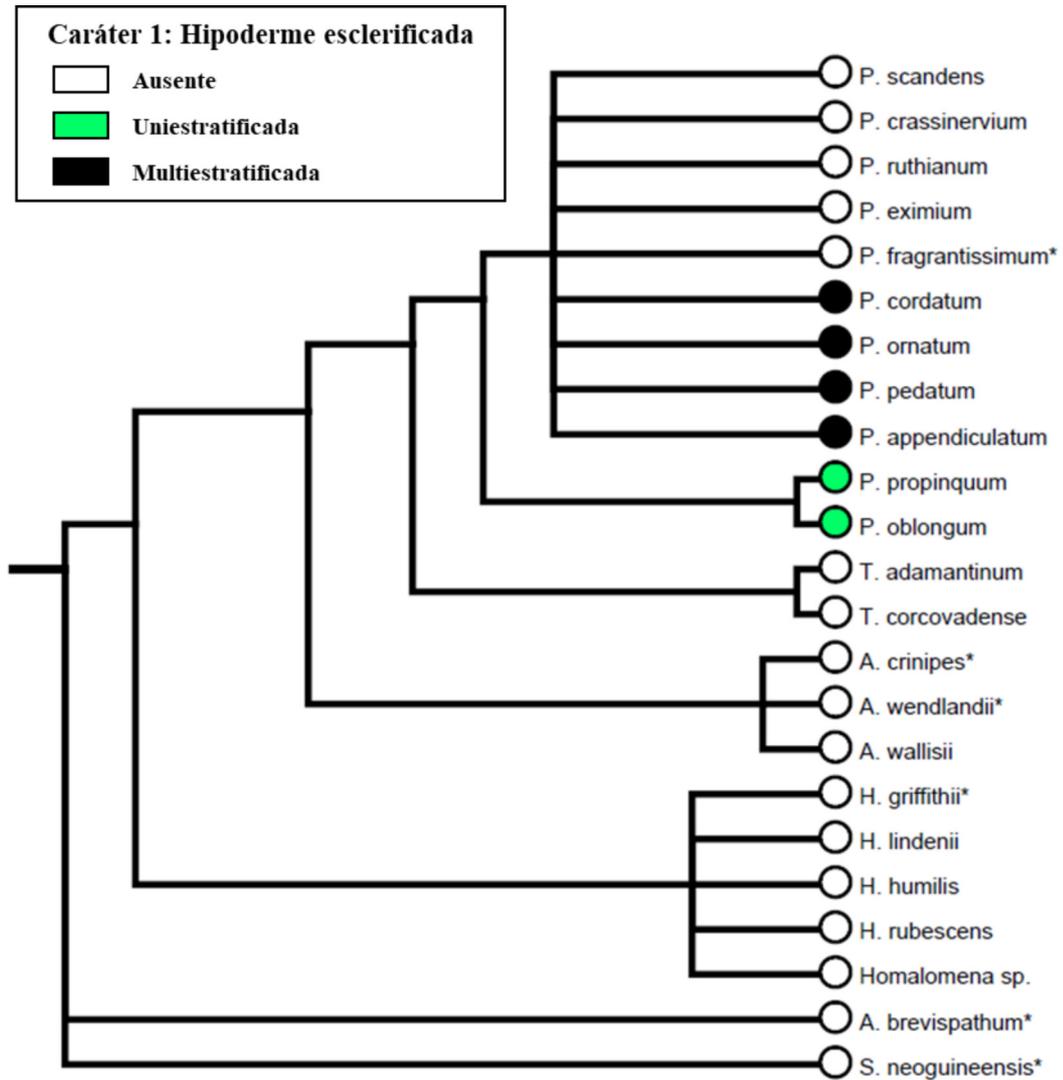
O padrão vascular 0 é exclusivo dos grupos externos, ao passo que, considerando-se a parcimônia, o padrão 4 é uma possível apomorfia do clado *Philodendron*. Os padrões 2 e 3 são exclusivos de *P.* subg. *Pteromischum* (Fig. 13).

Como o plexo vascular da raiz com feixes simples foi um caráter compartilhado pelos grupos externos, pode ser uma plesiomorfia ou reversão no subgênero *Pteromischum*. Não é possível utilizar esse estado para suportar a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. Além disso, *P.* subg. *Pteromischum* apresenta caracteres exclusivos: hipoderme uniestratificada (Fig. 9); ausência de súber estratificado (Fig. 10); e padrões vasculares 2 e 3 (Fig. 13). Logo, esses caracteres suportam a linhagem de *Pteromischum* independentemente de *Adelonema*.

Os gêneros *Adelonema* e *Homalomena* compartilharam todos os estados de caracteres estudados, portanto, a anatomia caulinar não oferece suporte a ressurreição de *Adelonema*. Não houve caracteres compartilhados exclusivos entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum*, o que também não oferece suporte ao parafiletismo de *Philodendron* através da anatomia caulinar.

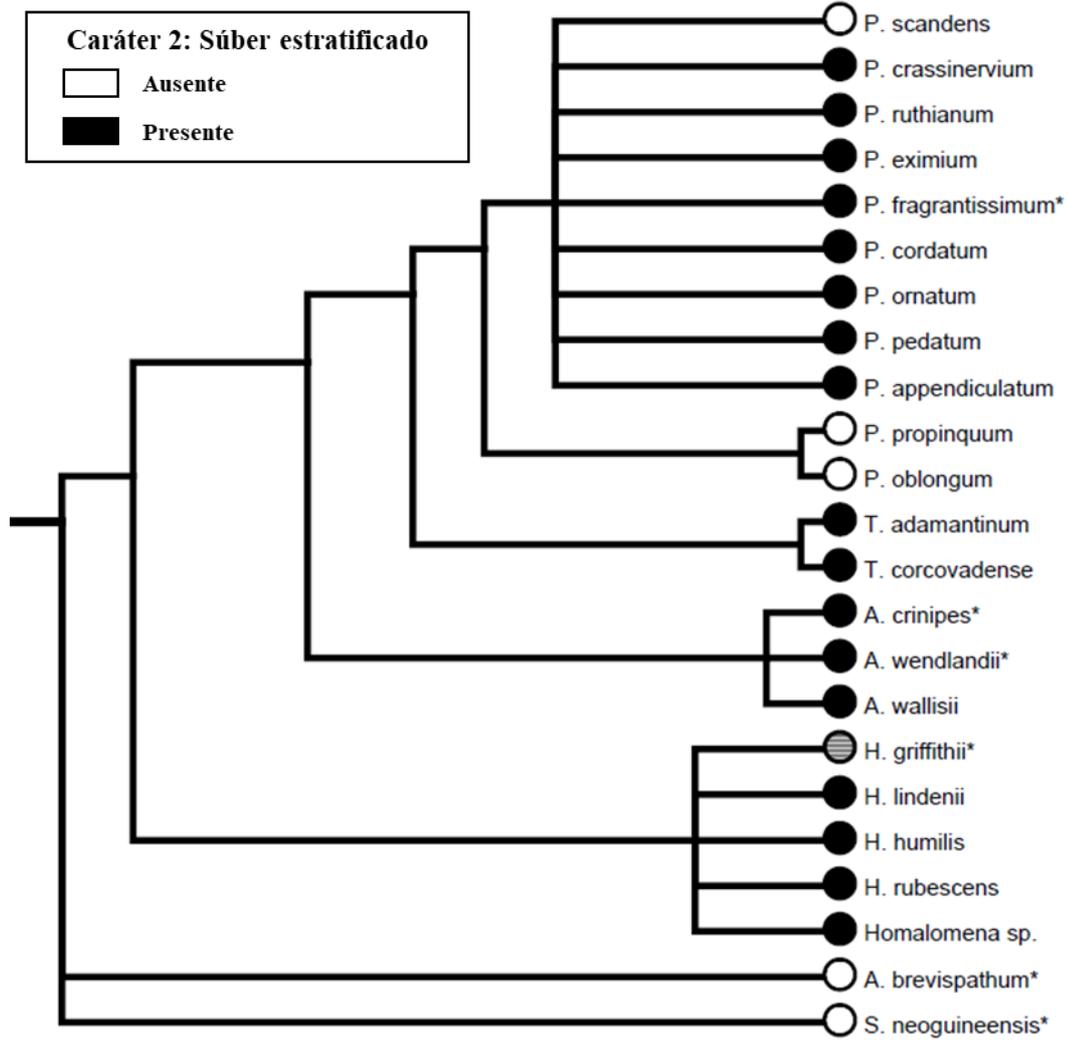
Observa-se uma representação que resume os caracteres analisados na Figura 14.

Figura 9 - Mapeamento do caráter hipoderme esclerificada nas espécies analisadas



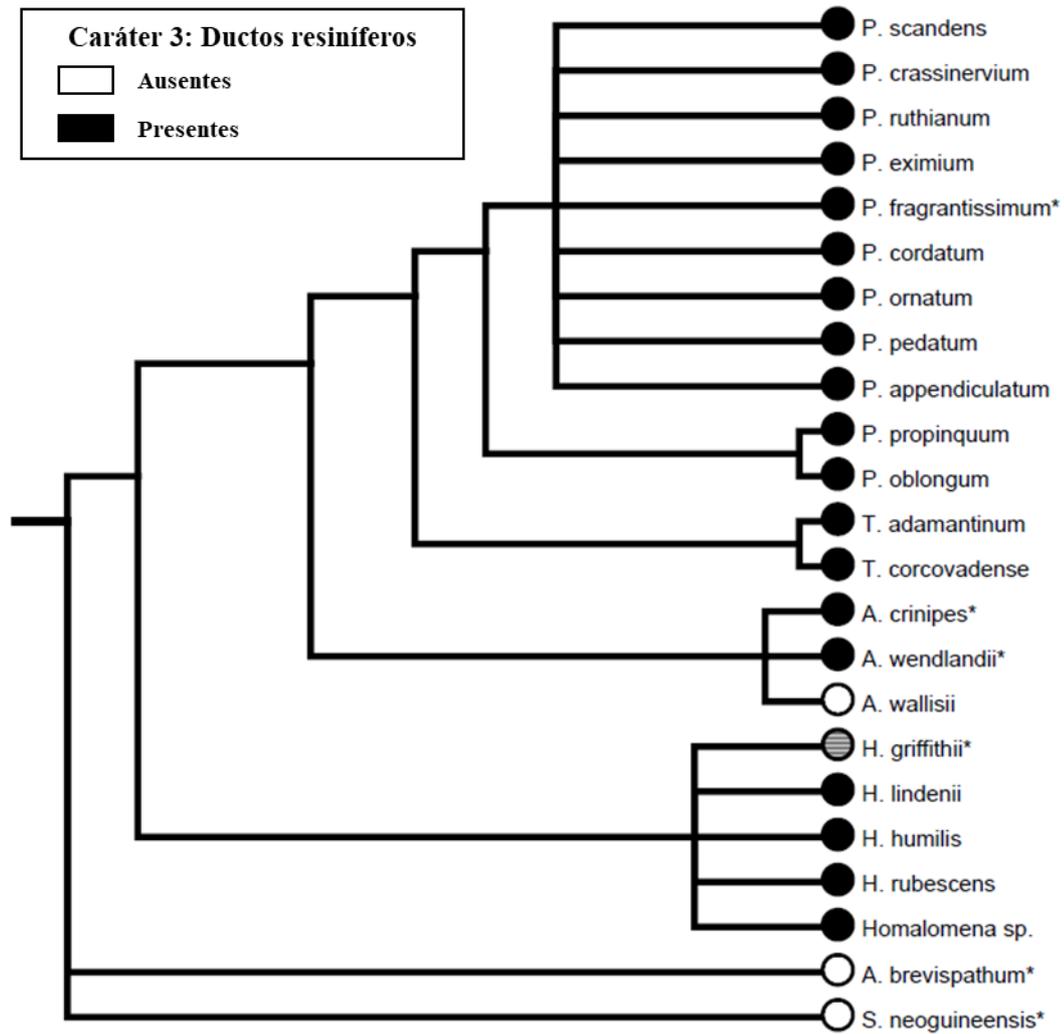
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 10 - Mapeamento do caráter súber estratificado nas espécies analisadas



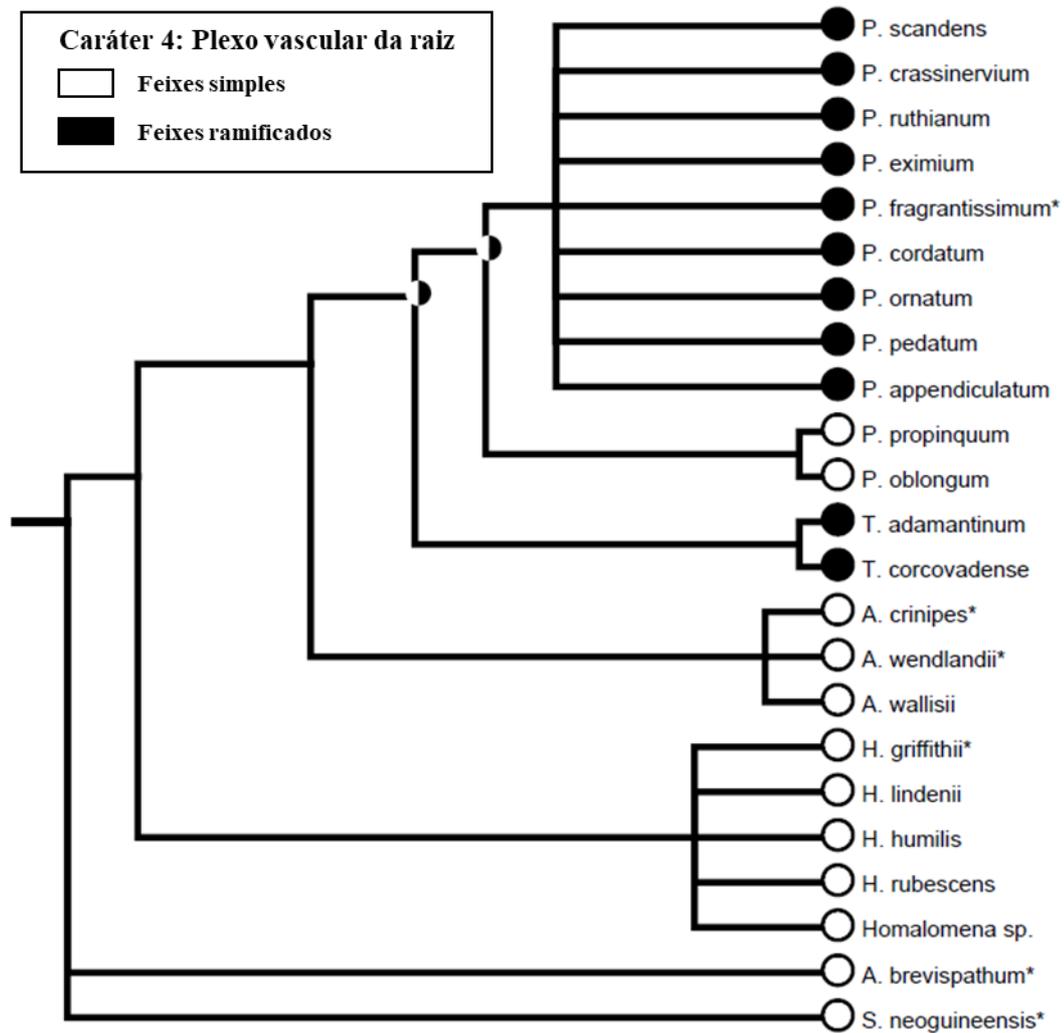
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 11 - Mapeamento do caráter ductos resiníferos nas espécies analisadas



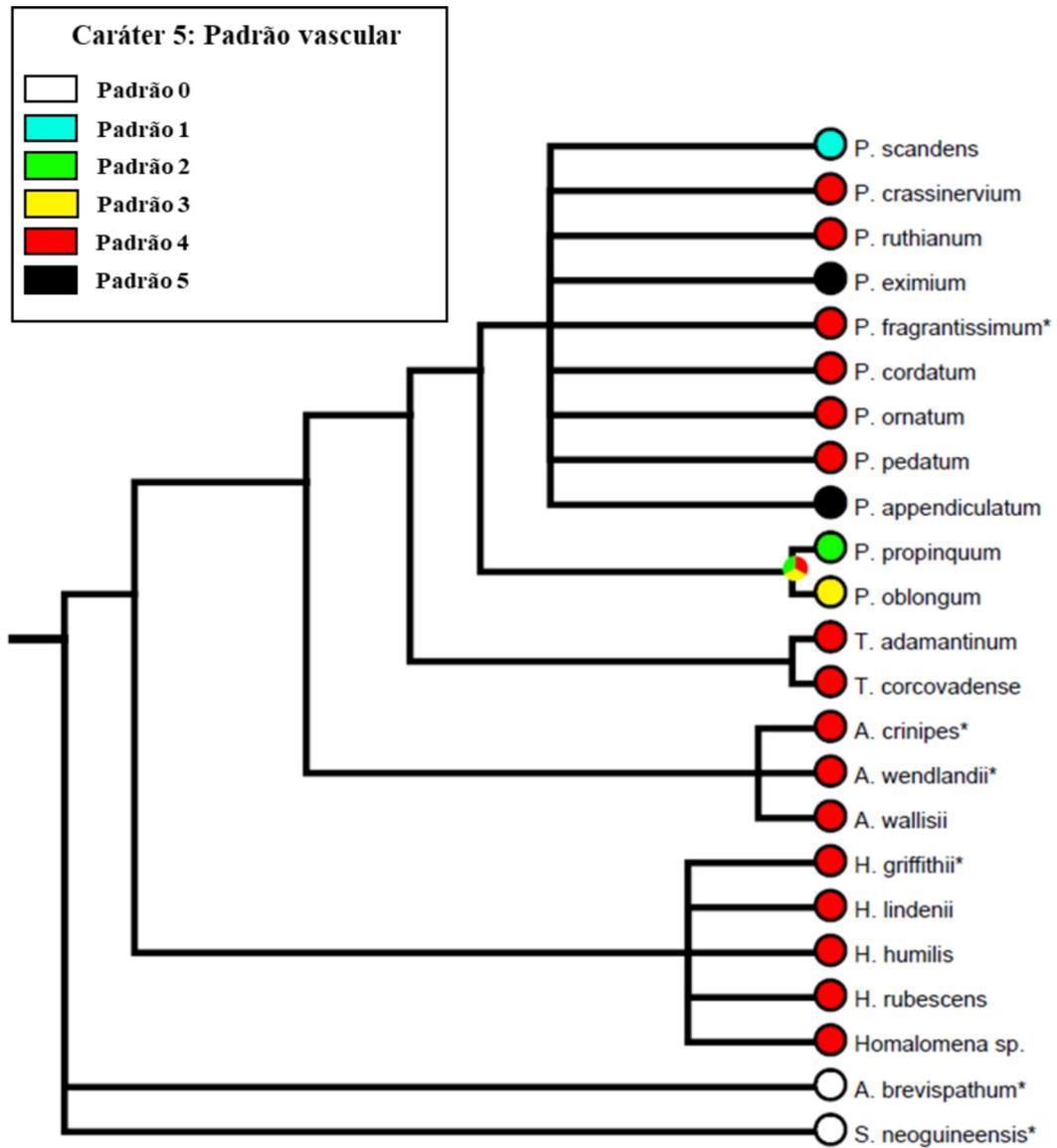
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 12 - Mapeamento do caráter plexo vascular da raiz nas espécies analisadas



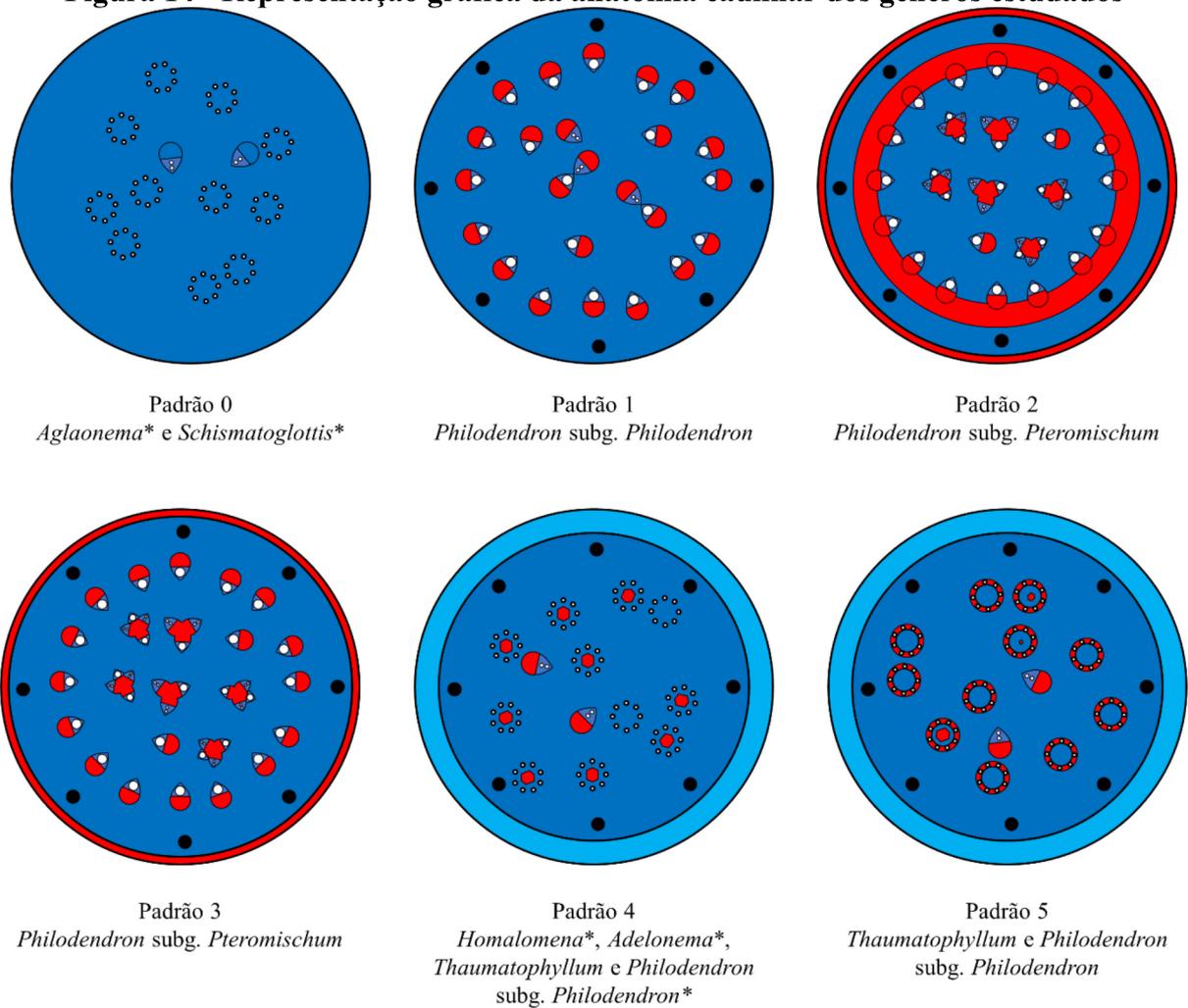
Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 13 - Mapeamento do caráter padrão vascular nas espécies analisadas



Análises estruturais foram efetuadas nas espécies marcadas com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor.

Figura 14 - Representação gráfica da anatomia caular dos gêneros estudados



Legenda

Ducto resinífero: ●

Traço foliar sem bainha esclerificada: 

Traço foliar com bainha esclerificada: 

Feixe axial colateral: 

Feixe composto de feixes axiais e/ou traços foliares sem bainha esclerificada: 

Feixes compostos de feixes axiais e/ou traços foliares com bainha esclerificada:

Feixe que assume forma biclateral: 

Feixe com núcleo esclerificado que revela os componentes individuais: 

Feixes que assumem forma anfivasal:  

Em *Aglaonema* e *Schismatoglottis* observa-se o padrão 0, em que ocorrem feixes compostos de feixes axiais e/ou traços foliares sem bainha esclerificada. Em *P.* subg. *Philodendron* pode-se observar: o padrão 1, que é exclusivo no subgênero; o padrão 4, que é compartilhado com *Homalomena*, *Adelonema* e *Thaumatophyllum*; e o padrão 5, que é compartilhado com *Thaumatophyllum*. Os padrões 2 e 3 são exclusivos de *P.* subg. *Pteromischum*. A hipoderme e as bainhas esclerificadas dos feixes vasculares foram representadas em vermelho. O súber estratificado foi representado em turquesa. Tecidos parenquimáticos foram representados em azul. Coloração com fim ilustrativo. As estruturas não se encontram em escala. As análises estruturais deste trabalho foram efetuadas nos gêneros marcados com asterisco (*). Fonte: Elaborado pelo autor a partir de informações extraídas de French e Tomlinson (1984).

4 DISCUSSÃO

O fato de espécies terrícolas terem sido analisadas estruturalmente é uma justificativa para diversas observações, como a ausência de emergências e de tricomas. A formação de uma cutícula é habitualmente observada em caules (ESAU, 1974), cuja função associa-se à proteção contra patógenos presentes no solo e contra o estresse osmótico (TAIZ *et al.*, 2017).

O colênquima angular promove plasticidade e resistência à tração. Sua flexibilidade é uma vantagem em regiões nas quais o estresse mecânico danificaria o tecido (LEROUX, 2012). O colênquima em anel contínuo (B) ou descontínuo (Bi) é relatado em caules de *Homalomena*, *Philodendron*, *Schismatoglottis* Zoll. & Moritzi e outras Araceae (TIEGHEM, 1867; ENGLER; KRAUSE, 1920; BIRDSEY, 1955; KEATING, 2004). Neste trabalho, de forma inédita descreve-se o tipo de colênquima em *Adelonema*, cujas espécies não foram contempladas na literatura citada. O predomínio do colênquima contínuo nestas análises pode ser justificado por serem espécies com rizoma, devido ao descontínuo estar correlacionado à presença de estômatos (LEROUX, 2012).

Nos rizomas de algumas espécies de *Philodendron*, forma-se a hipoderme esclerificada, que pode ser uniestratificada ou multiestratificada (TENORIO, 2010). A ausência desse tecido mecânico em espécies terrícolas e a presença exclusiva em espécies epífitas e trepadeiras nômades pode revelar uma adaptação para o hábito. É importante mencionar que os caracteres observados em *P.* subg. *Philodendron* são um reflexo da grande diversidade desse subgênero, o que aumenta a possibilidade de compartilhar caracteres com outras linhagens do clado *Philodendron* por paralelismo (LOSS-OLIVEIRA *et al.*, 2016; BOYCE; CROAT, 2018). No entanto, o caso da hipoderme esclerificada multiestratificada reflete um possível fenômeno de divergência.

No clado *Philodendron*, a presença de súber estratificado é uma possível apomorfia. Esse tecido é funcionalmente semelhante à hipoderme esclerificada, porém, o súber é mais leve e flexível, além de ser capaz de impedir a desidratação e o aquecimento (ZAJĄCZKOWSKA, 2016). O predomínio de tecidos parenquimáticos permite rápido crescimento e regeneração (SMITHSONIAN, 2019). Portanto, pode-se concluir a vantagem do súber estratificado em espécies terrícolas e trepadeiras nômades do clado *Philodendron*, bem como a vantagem da hipoderme em espécies epífitas.

As resinas vegetais estão associadas à proteção, visto que sua alta viscosidade gera uma barreira física e a polimerização auxilia na cicatrização de injúrias (LANGENHEIM, 1990; DELL; McCOMB, 1978; SOUZA, 2014). Ductos resiníferos radiculares são uma apomorfia do

clado Homalomena (CUSIMANO *et al.*, 2011). Essas estruturas foram encontradas no restante do corpo vegetativo e reprodutivo do clado, exceto no gênero *Furtadoa* e em *A. wallisii*, em que os ductos estão ausentes do caule e não há registros para o restante do corpo vegetativo e reprodutivo (MAYO; BOGNER; BOYCE, 1997; GAUTHIER; BARABE; BRUNEAU, 2008). Neste trabalho, ductos caulinares são uma possível apomorfia do clado Philodendron, o que pode indicar uma reversão em *Furtadoa* e *A. wallisii*.

Czaja (1978a, 1978b) relata que grânulos de amido compostos são característicos de monocotiledôneas. No entanto, Reichert (1913) relata que representantes da atual subfamília Aroideae contêm grânulos simples, esféricos, elipsoides, campanulados e piriformes. Medeiros (2017) observa que sistemas subterrâneos normalmente apresentam grânulos de amido com essas características. Os resultados deste trabalho permitem concluir essa observação.

Idioblastos cristalíferos são típicos em Araceae, sendo adotados como uma sinapomorfia da família (CUSIMANO *et al.*, 2011). Sua função mais evidente é preservar os tecidos contra herbivoria (ESAU, 1965).

Niklas (1999) interpreta os pecíolos de plantas mecanicamente e demonstra que, quanto maior for o comprimento do pecíolo, maior a possibilidade de deflexão. Dessa forma, pecíolos longos necessitam de tecidos rígidos a fim de evitar a danificação do órgão. O parênquima é o tecido mais flexível em plantas, sendo sucedido, respectivamente, pelo colênquima, o xilema e o esclerênquima (WAINWRIGHT *et al.*, 1976; NIKLAS, 1992, 1993). Como os pecíolos de espécies do clado Philodendron são longos, pode-se concluir a vantagem de possuírem a bainha esclerificada nos traços foliares. Como Keating (2000) relata que em *A. brevispathum* e *S. neoguineensis* o tecido mecânico que sustenta o pecíolo é um colênquima não associado com o sistema vascular, isso justifica a ausência de tecidos mecânicos nos traços foliares.

Grayum (1984) e Mayo, Bogner e Boyce (1997) observaram feixes axiais colaterais com bainha esclerificada em espécies de *Philodendron*. Como os três primeiros padrões vasculares *sensu* French e Tomlinson (1984) possuem feixes axiais colaterais com bainha esclerificada, é possível que estejam associados a estratégias de adaptação de epífitas e de algumas trepadeiras nômades, em que há alto investimento em tecidos esclerificados.

Em espécies terrícolas, como *Adelonema* e *Homalomena*, são observados feixes axiais compostos constituídos por feixes axiais colaterais sem bainha esclerificada. Como o padrão 0 designado neste trabalho e o padrão 4 *sensu* French e Tomlinson (1984) possuem feixes axiais colaterais sem bainha esclerificada, é possível que estejam associados a estratégias de adaptação de espécies terrícolas e de algumas espécies de trepadeiras nômades dos gêneros *Philodendron* e *Thaumatophyllum*.

Até o presente, o plexo vascular da raiz com feixes simples é o único estado de caráter compartilhado por *P.* subg. *Pteromischum* e *Adelonema* que oferece suporte ao parafiletismo de *Philodendron*. Porém, neste trabalho observa-se que os feixes simples são um estado compartilhado também por *Furtadoa*, *Homalomena* e pelos grupos externos. Logo, a presença de feixes simples em *P.* subg. *Pteromischum* pode ser: a) uma plesiomorfia, caso os feixes simples sejam o estado que agrupa as linhagens de *Thaumatophyllum* e *Philodendron*; b) uma reversão, caso os feixes ramificados sejam o estado que agrupa as linhagens de *Thaumatophyllum* e *Philodendron*. Assim, pode-se concluir que o plexo vascular com feixes simples não oferece suporte para o parafiletismo de *Philodendron*. Igualmente, não é possível oferecer suporte para a hipótese da ressurreição de *Adelonema*, pois esse gênero compartilha com *Homalomena* todos os caracteres analisados.

As fotomicrografias de French e Tomlinson (1981) revelam em *Homalomena* um padrão vascular similar com o observado por French e Tomlinson (1984) em *P.* subg. *Philodendron* e *Thaumatophyllum*. Porém, os autores restringiram-se aos padrões de *Philodendron*. Portanto, no presente trabalho, faz-se a inédita descrição do padrão 4 nos gêneros *Adelonema* e *Homalomena*, que se torna uma possível apomorfia do clado *Philodendron*.

French e Tomlinson (1984) observam o padrão 3 em *P.* subg. *Philodendron* e *P.* subg. *Pteromischum*. No subgênero *Philodendron*, esses autores encontraram esse padrão apenas em *Philodendron acreanum* K. Krause. Porém, como Grayum (1996) inclui *P. acreanum* no subgênero *Pteromischum*, o presente trabalho chega à conclusão de que o padrão 3 é exclusivo desse subgênero. Portanto, os padrões 2 e 3 são possíveis apomorfias de *P.* subg. *Pteromischum*.

5 CONCLUSÃO

Através dos tratamentos anteriormente realizados, não foram encontradas diferenças na anatomia caulinar de *Homalomena* e *Adelonema* que suportem a ressurreição desse último gênero. Também não foram encontrados caracteres compartilhados exclusivos entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum* que suportem a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. Ademais, a presença de caracteres exclusivos de *P.* subg. *Pteromischum* oferece suporte a essa linhagem. Logo, permite sustentar futuras discussões a respeito da transferência das espécies de *P.* subg. *Pteromischum* para o gênero *Elopium*.

A ausência de hipoderme esclerificada em espécies terrícolas e a presença em epífitas e trepadeiras nômades pode revelar uma adaptação para o hábito. Por sua vez, o súber é um tecido funcionalmente semelhante à hipoderme que, no entanto, é mais leve e flexível, sendo vantajoso para trepadeiras nômades quanto à cicatrização de tecidos e rápido crescimento vegetativo.

Os ductos resiníferos caulinares são uma possível apomorfia no clado *Philodendron*, o que pode indicar uma reversão em *Furtadoa* e *A. wallisii*. Outra observação feita é que a presença de bainha esclerificada nos traços foliares está associada mecanicamente aos pecíolos.

Os feixes compostos foram classificados em anteriores revisões como anfigvasais ou intermediários. Observou-se que feixes anfigvasais são feixes compostos formados por feixes colaterais que podem também conter traços foliares. Espécies terrícolas não possuem bainha esclerificada nos feixes colaterais, o que torna os feixes compostos aparentemente anfigvasais.

Visto que o plexo vascular da raiz com feixes simples também é compartilhado por *Furtadoa*, *Homalomena* e pelos grupos externos, não é possível utilizá-lo para oferecer suporte ao parafiletismo de *Philodendron*.

De maneira inédita, foi proposto a *Adelonema* e *Homalomena* um padrão vascular similar a *Philodendron* e *Thaumatophyllum*. Também foi proposto um novo padrão para os grupos externos. A revisão da literatura permitiu concluir que o padrão 3 é exclusivo de *P.* subg. *Pteromischum*, o que pode revelar uma possível apomorfia desse subgênero. Por outro lado, em *P.* subg. *Philodendron*, os caracteres refletiram a diversidade do subgênero e permitem inferir fenômenos de paralelismo com outros gêneros do clado *Philodendron*.

Logo, este capítulo fornece novas perspectivas, hipóteses e interpretações para a anatomia caulinar, o que incentiva novas pesquisas para esclarecer as relações filogenéticas no clado *Philodendron*.

REFERÊNCIAS

- ANGIOSPERM PHYLOGENY GROUP IV. Missouri: Missouri Botanical Garden, 2017. Version 14. Disponível em: <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>. Acesso em: 20 nov. 2018.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 10520**: informação e documentação: citações em documentos. Rio de Janeiro, 2002. 7 p.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 14724**: informação e documentação: trabalhos acadêmicos. Rio de Janeiro, 2011. 11 p.
- ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE NORMAS TÉCNICAS. **NBR 6023**: informação e documentação: referências. Rio de Janeiro, 2018. 68 p.
- BIRDSEY, M. R. **The morphology and taxonomy of the genus Syngonium (Araceae)**. 1955. Tese - University of California, California, 1955.
- BOYCE, P. C.; CROAT, T. B. The Überlist of Araceae: totals for published and estimated number of species in Aroid Genera. **International Aroid Society**, South Miami, 11 Fev. 2018. Disponível em: <http://www.aroid.org/genera/180211uberlist.pdf> 1/2. Acesso em: 28 nov. 2019.
- BUKATSCH, F. Bemerkungen zur doppelfärbung astrablau-safranin. **Mikrokosmos**, [s.l.], v. 61, n. 8, p. 255, 1972.
- CUSIMANO, N. *et al.* Relationships within the Araceae: comparisons of morphological patterns with molecular phylogenies. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 98, p. 654-668, 2011.
- CZAJA, A. T. **Stärke und Stärkespeicherung bei Gefäßpflanzen: Versuch e. Amylo-Taxonomie**. [S.l.]: Fischer, 1978a.
- CZAJA, A. T. Structure of starch grains and the classification of vascular plants. **Taxon**, v. 27, p. 463-470, 1978b.
- DELL, B.; McCOMB, A. J. Plant resins-their formation, secretion and possible functions. *In*: WOOLHOUSE, H. W. (ed.). **Advances in botanical research VI**. New York: Academic Press, 1978. p. 277-316.
- ENGLER, A. **Vergleichende Untersuchungen über die morphologischen Verhältnisse der Araceae**. Leipzig: Blochmann & Sohn, 1876.
- ENGLER, A.; KRAUSE, K. Additamentum ad Araceas-Philodendroideas, Araceae-Colocasioideae. **Das Pflanzenreich: regni vegetabilis conspectus**, Leipzig, v. 4, 23E, 1920.
- ESAU, K. **Plant Anatomy**. New York: John Wiley & Sons, 1965.
- ESAU, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Blucher, 1974.
- FLORA do Brasil [database]. **Flora do Brasil 2020**: algas, fungos e plantas. Rio de Janeiro: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro, 2018. Disponível em:

<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/reflora/listaBrasil/ConsultaPublicaUC/ConsultaPublicaUC.do#CondicaoTaxonCP>. Acesso: 20 nov. 2018.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Preliminary observations on the vascular system in stems of certain Araceae. *In*: BRICKELL, C. D.; CUTLER, D. F.; GREGORY, M. (Eds.). **Petaloid monocotyledons: horticultural and botanical research**. London: Academic Press, 1980. p. 105-116.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Vascular patterns in stems of Araceae: subfamily Pothoideae. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 68, n. 5, p. 713-729, 1981a.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Vascular patterns in stems of Araceae: subfamily Monsteroideae. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 68, n. 8, p. 1115-1129, 1981b.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Vascular patterns in stems of Araceae: subfamilies Calloideae and Lasioideae. **Botanical Gazette**, [s.l.], v. 142, n. 3, p. 366-381, 1981c.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Vascular patterns in stems of Araceae: subfamily Philodendroideae. **Botanical Gazette**, [s.l.], v. 142, n. 4, p. 550-563, 1981d.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Vascular patterns in stems of Araceae: subfamilies Colocasioideae, Aroideae and Pistioideae. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 70, n. 5, p. 756-771, 1983.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Patterns of stem vasculature in *Philodendron*. **American Journal of Botany**, v. 71, p. 1432-1443, 1984.

FRENCH, J. C.; TOMLINSON, P. B. Compound vascular bundles in monocotyledonous stems: construction and significance. **Kew Bull.**, v. 41, p. 561-574, 1986.

GAUTHIER, M. P. L.; BARABE, D.; BRUNEAU, A. Molecular phylogeny of the genus *Philodendron* (Araceae): delimitation and infrageneric classification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [s.l.], v. 156, p. 13-27, 2008.

GONÇALVES, E. G.; LORENZI, H. **Morfologia vegetal: organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares**. 2. ed. São Paulo: Instituto Plantarum de Estudos da Flora, 2011. 512 p.

GRAYUM, M. H. **Palynology and Phylogeny of the Araceae**. 1984. Tese - University of Massachusetts, Massachusetts, 1984.

GRAYUM, M. H. Revision of *Philodendron* subgenus *Pteromischum* (Araceae) for Pacific and Caribbean Tropical America. **Systematic Botany Monographs**, [s.l.], v. 47, p. 1-233, 1996.

HOWARTH, W.; WARNE, L. G. G. **Practical botany for the tropics**. London: University of London Press, 1959.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. London: Hill Book Company, 1940.

KEATING, R. C. Collenchyma in Araceae: trends and relation to classification. **Botanical Journal of the Linnean Society**, [s.l.], v. 134, n. 1-2, p. 203-214, 2000.

- KEATING, R. C. Vegetative anatomical data and its relationship to a revised classification of the genera of Araceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, [s.l.], v. 91, n. 3, p. 485-494, 2004.
- LANGENHEIM, J. H. Plant resins. **American Scientist**, [s.l.], v. 78, n. 1, p. 16-24, 1990.
- LEROUX, O. Collenchyma: a versatile mechanical tissue with dynamic cell walls. **Annals of Botany**, [s.l.], v. 110, p. 1083-1098, 2012.
- LOSS-OLIVEIRA, L. *et al.* Evolution of *Philodendron* (Araceae) species in Neotropical biomes. **PeerJ**, [s.l.], p. 1-18, 2016.
- MAYO, S. J.; BOGNER, J.; BOYCE, P. C. **The genera of Araceae**. Richmond: Royal Botanic Gardens, 1997.
- MEDEIROS, A. M. L. **Amidos e féculas: morfologia, propriedades e aplicações**. 2018. 62 f. Monografia (Bacharelado em Química) - Instituto Federal do Rio de Janeiro, *campus Nilópolis*, Rio de Janeiro, 2017.
- NIKLAS, K. J. **Plant biomechanics: an engineering approach to plant form and function**. Chicago: University of Chicago Press, 1992.
- NIKLAS, K. J. . The scaling of plant height: a comparison among major plant clades and anatomical grades. **Annals of Botany**, [s.l.], v. 72, p. 165-172, 1993.
- NIKLAS, K. J. Research review a mechanical perspective on foliage leaf form and function. **New Phytologist**, [s.l.], v. 143, p. 19-31, 1999.
- REICHERT, E. T. A systematic summary of the gross histological properties of starches from various sources. *In*: REICHERT, E. T. **The differentiation and specificity of starches in relation to genera, species, etc.:** stereochemistry applied to protoplasmic processes and products, and as a strictly scientific basis for the classification of plants and animals. Washington, D.C.: Carnegie Institution of Washington, 1913. p. 197-293
- RUZIN, S. E. **Plant microtechnique and microscopy**. New York: Oxford University Press, 1999.
- SAKURAGUI, C. M. *et al.* Recognition of the genus *Thaumatophyllum* Schott— formerly *Philodendron* subg. *Meconostigma* (Araceae)— based on molecular and morphological evidence. **PhytoKeys**, [s.l.], n. 98, p. 51, 2018.
- SMITH, F. H.; SMITH, E. C. Anatomy of the inferior ovary of *Darbya*. **American Journal of Botany**, [s.l.], v. 29, n. 6, p. 464-471, 1942.
- SMITHSONIAN INSTITUTION. **Lianas - Introduction: terminology**. Washington, DC: National Museum of Natural History, Department of Botany, 2019. Disponível em: <https://naturalhistory.si.edu/research/botany/research/lianas-and-climbing-plants-neotropics/lianas-introduction>. Acesso em: 25 mar. 2019.
- SOUZA, P. G. **Estruturas mediadoras da polinização em *Philodendron adamantinum* Mart. ex Schott (Araceae): morfologia e aspectos funcionais**. 2014. 118 f. Dissertação

(Mestrado em Biologia Vegetal) - Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, 2014.

TAIZ, L. *et al.* Dormência e germinação da semente e estabelecimento da plântula. *In:* TAIZ, L. *et al.* **Fisiologia e desenvolvimento vegetal**. 6. ed. Porto Alegre: Artmed, 2017. p. 513-552.

TENORIO, V. **Contribuição ao estudo anatômico dos órgãos vegetativos do gênero *Philodendron* Schott (Araceae)**. 2010. 118 f. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas (Botânica)) - Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2010.

TENORIO, V.; SAKURAGUI, C. M.; VIEIRA, R. C. Stem anatomy of *Philodendron* Schott (Araceae) and its contribution to the systematics of the genus. **Plant systematics and evolution**, [s.l.], v. 298, n. 7, p. 1337-1347, 2012.

THE PLANT List: a working list of all plant species [database]. Version 1.1. [s.l.], 2013. Disponível em: <http://www.theplantlist.org/>. Acesso em: 20 nov. 2018.

TIEGHEM, P. Recherches sur la structure des Aroidées. **Annales des sciences naturelles**, [s.l.], v. 6, p. 72-210, 1867.

TROPICOS [database]. Missouri: Missouri Botanical Garden, 2018. Disponível em: <http://tropicos.org/>. Acesso em: 20 nov. 2018.

VASCONCELOS, S. *et al.* New insights on the phylogenetic relationships among the traditional *Philodendron* subgenera and the other groups of the *Homalomena* clade (Araceae). **Molecular phylogenetics and evolution**, v. 127, p. 168-178, 2018.

WAINWRIGHT, S. A. *et al.* **Mechanical design in organisms**. Nova Jersey: Princeton University Press, 1976.

YENG, W. S.; MEEROW, A. W.; CROAT, T. B. Resurrection and New Species of the Neotropical Genus *Adelonema* (Araceae: *Philodendron* Clade). **Systematic Botany**, [s.l.], v. 41, 2016.

ZAJĄCZKOWSKA, Urszula. Cork. **eLS: citable reviews in the life sciences**, Chichester, 2016.

ZOTZ, G. “Hemiepiphyte”: a confusing term and its history. **Annals of botany**, [s.l.], v. 111, n. 6, p. 1015-1020, 2013.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

Através dos tratamentos anteriormente realizados, não foram encontradas diferenças na anatomia radicular e caulinar de *Homalomena* e *Adelonema* que suportem a ressurreição desse último gênero. Também não foram encontrados caracteres compartilhados exclusivos entre *Adelonema* e *P.* subg. *Pteromischum* que suportem a hipótese do parafiletismo de *Philodendron*. Ademais, a presença de caracteres exclusivos de *P.* subg. *Pteromischum* oferece suporte a essa linhagem. Logo, permite sustentar futuras discussões a respeito da transferência das espécies de *P.* subg. *Pteromischum* para o gênero *Elopium*.

Quanto aos caracteres anatômicos radiculares, discutiu-se que a exoderme esclerificada é homoplásica em Aroideae. O córtex externo esclerificado é uma possível apomorfia de *P.* subg. *Pteromischum*. O súber estratificado pode caracterizar *Thaumatophyllum*. As linhagens com espécies predominantemente epífitas de *P.* subg. *Pteromischum*, *Cercestis* e *Culcasia* têm a bainha esclerificada completa dos ductos resiníferos em comum e, assim, trata-se de uma possível homoplasia no clado *Homalomena*. Em *Thaumatophyllum*, a endoderme em estágio I associada com periciclo e medula parenquimáticos indica uma plausível convergência com trepadeiras. Cordões longos de floema tratam-se de uma possível apomorfia de *Philodendron* que claramente não dá suporte ao parafiletismo no gênero.

Quanto aos caracteres anatômicos caulinares, a ausência de hipoderme esclerificada em espécies terrícolas e a presença em epífitas e trepadeiras nômades pode revelar uma adaptação para o hábito. O súber é um tecido funcionalmente semelhante à hipoderme que, porém, é mais leve e flexível, sendo vantajoso para trepadeiras nômades. Observou-se que os feixes aparentemente anfigvaisais de espécies terrícolas são feixes compostos formados por feixes colaterais sem a bainha esclerificada. O plexo vascular da raiz com feixes simples pode ser uma plesiomorfia ou uma reversão em *P.* subg. *Pteromischum*, e não suporta o parafiletismo de *Philodendron*. De maneira inédita, propôs-se que *Adelonema* e *Homalomena* têm padronização vascular semelhante à de *Philodendron* e *Thaumatophyllum*. Além disso, a revisão de literatura permitiu concluir que o padrão 3 é uma possível apomorfia de *P.* subg. *Pteromischum*.

Logo, este trabalho fornece novas perspectivas, hipóteses e interpretações para a anatomia radicular e caulinar, o que incentiva novas pesquisas para esclarecer as relações filogenéticas no clado *Philodendron*.