



UNIVERSIDADE FEDERAL  
DO RIO DE JANEIRO



**O "mistério abominável" de Schenck: desenvolvimento caulinar em *Serjania piscatoria* Radlk. e suas implicações para a evolução de variantes vasculares em Paullinieae, Sapindaceae**

**Natália Faria Marques**

Rio de Janeiro

2023



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO**

**Museu Nacional**

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica)

**O "mistério abominável" de Schenck: desenvolvimento caulinar em *Serjania piscatoria* Radlk. e suas implicações para a evolução de variantes vasculares em Paullinieae, Sapindaceae**

**Natália Faria Marques**

**Orientadora:** Dra. Genise Vieira Somner

**Coorientador:** Dr. Israel Lopes da Cunha Neto

Rio de Janeiro

Dezembro, 2023



**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO**

**Museu Nacional**

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica)

**O "mistério abominável" de Schenck: desenvolvimento caulinar em *Serjania piscatoria* Radlk. e suas implicações para a evolução de variantes vasculares em Paullinieae, Sapindaceae**

**Natália Faria Marques**

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

**Orientadora:** Dra. Genise Vieira Somner

**Coorientador:** Dr. Israel Lopes da Cunha Neto

Rio de Janeiro

Dezembro, 2023



UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO

Museu Nacional

Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica)

**Aprovada por:**

---

Dra. Genise Vieira Somner

---

Dra. Helena Regina Pinto Lima

---

Dr. Caian Souza Gerolamo

**Membros Suplentes:**

---

Dr. Arno Fritz das Neves Brandes

---

Dra. Luciana Witovisk Gussella

Rio de Janeiro  
Dezembro, 2023

M357"

Marques, Natália Faria

O "mistério abominável" de Schenck:  
desenvolvimento caulinar em *Serjania piscatoria*  
Radlk. e suas implicações para a evolução de  
variantes vasculares em Paullinieae, Sapindaceae /  
Natália Faria Marques. -- Rio de Janeiro, 2023.  
78 f.

Orientadora: Genise Vieira Somner.

Coorientador: Israel Lopes da Cunha Neto.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal do  
Rio de Janeiro, Museu Nacional, Programa de Pós  
Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), 2023.

1. Caule fissurado. 2. Desenvolvimento. 3.  
Plasticidade. 4. Sapindaceae. 5. Variantes  
vasculares. I. Somner, Genise Vieira , orient. II.  
Cunha Neto, Israel Lopes da, coorient. III. Título.

*Este trabalho é inteiramente dedicado aos meus pais e a minha avó Geni (in memoriam). Os três maiores incentivadores dos meus sonhos.*

## AGRADECIMENTOS

Aos **meus pais Cléia e João** pelo amor e apoio incondicionais. Sem a assistência tanto emocional quanto financeira de vocês, este projeto jamais teria sido concretizado. Serei eternamente grata por tudo que fazem por mim. Amo vocês.

À minha **avó Geni** (*in memoriam*), que foi a minha segunda mãe e a minha base. Não tenho palavras para descrever a bondade, amor e cuidado que teve comigo ao longo da vida. O meu amor por você transcende qualquer plano.

À **Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior** – CAPES, pelos dois anos e meio de bolsa concedida.

Ao **Museu Nacional** e à **Universidade Federal do Rio de Janeiro** (UFRJ) por terem sido locais de estudo e por me proporcionarem oportunidades singulares nesta fase crucial da minha formação.

À minha orientadora-amiga, **Dra. Genise Somner**, primeiramente por ter aceitado me orientar com tanto entusiasmo, mas principalmente por acreditar no meu potencial, muitas vezes mais que eu mesma. Pela confiança, pelas trocas, por ter me ensinado sobre o mundo mágico das lianas, por ter ficado ao meu lado em diversos momentos difíceis. Pela sua compreensão, carinho e imenso cuidado que vão além da orientação.

Ao meu coorientador-amigo, **Dr. Israel L. Cunha Neto**, por ter confiado e acreditado no meu potencial desde o início. Por não ter medido esforços para compartilhar os seus conhecimentos sobre a anatomia das lianas e por me socorrer inúmeras vezes, principalmente na escrita. Sua empatia,

paciência e inteligência são admiráveis. E mais que isso, seu amor pela anatomia é contagiante!

Ao prof. **Dr. Arno Fritz das Neves Brandes** da Universidade Federal Fluminense (UFF), pela disposição em ser revisor deste trabalho e pelas sugestões que contribuíram significativamente em nosso projeto.

A todos os **membros da banca**, por aceitarem o convite e contribuírem para o enriquecimento desse trabalho.

À doutora e amiga **Neusa Tamaio**, que começou tudo isso me apresentando as sapindaceae e me incentivou a iniciar o mestrado. Agradeço imensamente pelos valiosos ensinamentos e orientação oferecidos nos anos iniciais deste percurso.

À doutora e amiga **Sandra Zorat**, a quem expressei o meu enorme agradecimento pelos ensinamentos práticos e teóricos em Botânica tanto durante como após o estágio no Herbário Prof. Jorge Pedro Pereira Carauta (HUNI)-UNIRIO. Sou grata pelas oportunidades que me proporcionou nos anos finais da graduação, as quais continuam a impactar minha trajetória até hoje. Obrigada pelas conversas intermináveis, pelo apoio incansável, por acreditar em mim e por manter as portas do HUNI sempre abertas. Sem o seu apoio, eu não estaria aqui hoje, prestes a me tornar Mestre em Botânica. Muito obrigada!

À minha “pequena grande turma” de disciplinas do Mestrado, **Vanessa, Izaquiel, Renata, Carol e Leticia**, pelas trocas de experiências e por todo acolhimento até aqui.

Aos meus amigos do Laboratório de Anatomia Reprodutiva (Museu Nacional/UFRJ), **Maria Laura, Christian, Carina, Lucas, Leonardo** e

**Felipe.** Obrigada pela amizade, trocas, conversas, e todo o apoio. E claro, pelos lanchinhos da tarde com várias risadas. Vocês tornaram o mestrado mais leve!

À prof. **Dra. Barbara de Sá Haiad**, expresso a minha gratidão por sua ajuda valiosa no laboratório, pela atenção e carinho dedicados, e, sobretudo, pelo acolhimento. Também agradeço pelas suas risadas contagiantes durante os momentos de lanche com nossos amigos do laboratório.

À prof. **Dra. Luciana Witovisk**, pelos ensinamentos em técnicas de anatomia e por todo auxílio prestado durante o processamento do material no microscópio 3D Zeiss Smartzoom 5.

À **Lilian Andrade**, pelo auxílio prestada nas etapas de extração de DNA e análise

filogenética e pelos valiosos ensinamentos compartilhados.

Aos meus melhores amigos **Douglas** e **Gisa**, não tenho palavras que expressem plenamente minha gratidão pela amizade de vocês. Agradeço por estarem ao meu lado em todos os momentos e por me apoiarem de inúmeras maneiras. Amo vocês profundamente!

À minha prima-irmã **Mariana Marques**, por te me incentivado ao longo da minha jornada acadêmica e por ser meu porto seguro. Obrigada por partilhar, além da vida, as loucuras de bióloga. Te amo!

À **Michely Oliveira**, a quem tenho tanta admiração e carinho. Obrigada pelo companheirismo, pela força e por tornar os dias mais leves!



## SUMÁRIO

<b>1 INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	12
1.1 Diversidade anatômica nos caules de lianas.....	12
1.2 Sapindaceae: uma linhagem rica em lianas neotropicais .....	14
1.3 Paullinieae: as lianas e a diversidade anatômica do sistema vascular .....	15
1.4 <i>Serjania</i> : o gênero com maior diversidade de variantes vasculares em Paullinieae .....	22
1.4.1 <i>Serjania piscatoria</i> Radlk.: uma espécie com ampla diversidade anatômica.....	23
1.4.2 Objetivo: por que estudar <i>S. piscatoria</i> ?.....	25
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	27
<b>CAPÍTULO 1- Anatomia do caule de <i>Serjania piscatoria</i>: um caso de desenvolvimento lábil e polimórfico ilumina a evolução do desenvolvimento em Paullinieae (Sapindaceae) .....</b>	<b>31</b>
1 INTRODUÇÃO.....	33
2 MATERIAL E MÉTODOS.....	35
2.1 Glossário.....	35
2.2 Coleta de material botânico.....	35
2.3 Análises Macroscópicas.....	36
2.4 Procedimentos anatômicos para microscopia de luz.....	36
2.5 Coleta de dados moleculares: a filogenia de <i>Serjania</i> .....	37
2.6 Extração, amplificação e sequenciamento de DNA.....	37
2.7 Alinhamento e análise filogenética .....	38
2.8 Codificação de caracteres e análise de estados de caracteres ancestrais.....	39
<b>3 RESULTADOS</b> .....	<b>39</b>
3.1 Estrutura primária e a transição para o secundário.....	40
3.2 O caule jovem e o desenvolvimento do feixe vascular isolado.....	41
3.3 O crescimento secundário: o cilindro central e a unidade derivada do feixe vascular isolado.....	44
3.4 Atividade cambial diferenciada: a progressão de cunhas de floema.....	45
3.5 Caules com crescimento avançado: a dissecação do sistema vascular e a formação de câmbios ectópicos.....	46
3.6 A plasticidade e labilidade de processos ontogenéticos determina a diversidade anatômica em caules adultos.....	47
3.7 A posição filogenética de <i>Serjania piscatoria</i> .....	49

3.8 A evolução de variantes vasculares em <i>Serjania</i> .....	52
<b>4 DISCUSSÃO</b> .....	53
4.1 <i>Serjania piscatoria</i> : um caso de desenvolvimento lábil, polimórfico e complexo.....	53
4.2 O feixe isolado: o caminho para “caules compostos alternativos”.....	54
4.3 Cunhas de floema: o caminho para caules fissurados.....	54
4.4 Câmbios ectópicos: um outro caminho para a diversidade estrutural.....	55
4.5 <i>Serjania piscatoria</i> na filogenia do gênero: novas evidências e perguntas sobre a diversificação do grupo.....	56
4.6 As primeiras evidências sobre a evolução de variantes vasculares no gênero <i>Serjania</i> .....	57
4.7 A complexidade vascular de <i>S. piscatoria</i> e suas implicações para terminologia, sistemática e evolução de variantes vasculares.....	58
<b>5 MATERIAL SUPLEMENTAR</b> .....	61
<b>6 REFERÊNCIAS</b> .....	70
<b>7 CONCLUSÕES</b> .....	75

## RESUMO

Marques, Natália Faria. **O "mistério abominável" de Schenck**: desenvolvimento caulinar em *Serjania piscatoria* Radlk. e suas implicações para a evolução de variantes vasculares em Paullinieae, Sapindaceae. Rio de Janeiro, 2023. Dissertação (Mestrado em Ciências Biológicas) – Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Botânica), Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2023.

A família Sapindaceae é uma das mais importantes em número de espécies de lianas no novo mundo, sendo todas as linhagens de trepadeiras agrupadas dentro de Paullinieae. Esta tribo é a linhagem mais rica em número de espécies dentro da família e têm recebido uma ampla atenção dos anatomistas de plantas dada à extraordinária diversidade de “variantes vasculares” em seus caules. Variantes vasculares são caracterizadas como ontogenias alternativas ao desenvolvimento típico das plantas com sementes (eustelo + câmbio bifacial único) e geram uma enorme diversidade morfológica em plantas lenhosas, principalmente em linhagens contendo lianas. Nenhuma outra família de plantas apresenta uma enorme diversidade de variantes vasculares quanto a encontrada nas lianas da tribo Paullinieae. Em Sapindaceae, esta diversidade foi explorada por botânicos no final do século XIX com enfoque em sistemática e desenvolvimento caulinar. Por um longo período, cinco tipos de variantes vasculares foram descritos para Sapindaceae, mas com base em estudos ontogenéticos, outros tipos foram recentemente registrados para o grupo, levando esta classificação até o número de 10 variantes. O padrão anatômico caulinar observado em *Serjania piscatoria* Radlk. foi considerado como um dos mais atípicos por Schenck (1893). Esta complexidade anatômica intriga os pesquisadores dessa área até hoje, sendo esta espécie deixada de fora de classificações que ilustram a diversidade anatômica dentro de Paullinieae. Portanto, essa dissertação tem por objetivo estudar a origem e o desenvolvimento anatômico do caule de *S. piscatoria*, a fim de compreender os eventos que levam a formação da arquitetura vascular encontrada nesta espécie. Além disso, este trabalho avalia a posição filogenética da espécie dentro da recente filogenia do grupo e utiliza métodos filogenéticos comparativos para informar a evolução de variantes vasculares no gênero *Serjania*. A terminologia, classificação e significado das variantes vasculares para a sistemática de Paullinieae é discutida. *S. piscatoria* possui um desenvolvimento caulinar lábil gerando arquiteturas caulinares complexas e polimórficas. O desenvolvimento do caule nesta espécie pode apresentar as seguintes modificações anatômicas: (I) presença de um feixe vascular isolado que se diferencia em uma unidade vascular isolada no caule adulto; (II) atividade diferencial do câmbio formando mais floema em relação ao

xilema; (III) compartimentalização do sistema vascular; (IV) presença de câmbios ectópicos. Esses processos ontogenéticos determinam respectivamente os seguintes padrões de variantes vasculares: caule composto, cunhas de floema, caule fissurado, e neoformações. Esses processos ontogenéticos podem ser todos observados em um mesmo indivíduo ou ocorrer de forma independente em indivíduos distintos. Nenhum indivíduo foi observado somente com anatomia vascular típica. O presente estudo mostra uma enorme diversidade de processos ontogenéticos em *S. piscatoria*, ilustrando um caso raro de labilidade dos meristemas vasculares em uma mesma espécie. A observação da posição filogenética de *S. piscatoria* em um clado constituído somente por espécies com caule composto indica um cenário complexo de transições de variantes vasculares na história evolutiva de *Serjania*. A compreensão dessas modificações ontogenéticas em um contexto filogenético lança novas perspectivas sobre a evolução do desenvolvimento de variantes vasculares no grupo, que continua se destacando por sua ampla diversidade de arquiteturas vasculares.

**Palavras-chave:** Câmbio, lianas, Sapindaceae, variantes vasculares, plasticidade, desenvolvimento, caule fissurado.

## ABSTRACT

Marques, Natália Faria. **The "abominable mystery" of Schenck:** stem development in *Serjania piscatoria* Radlk. and its implications for the evolution of vascular variants in Paullinieae, Sapindaceae. Rio de Janeiro, 2023. Dissertation (Master's in Biological Sciences) – Graduate Program in Biological Sciences (Botany), National Museum, Federal University of Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, 2023.

The Sapindaceae family is one of the most important in terms of the number of liana species in the New World, with all lineages grouped within Paullinieae. This tribe is the richest lineage in the number of species within the family and has gained extensive attention from plant anatomists due to the extraordinary diversity of “vascular variants” in their stems. Vascular variants are characterized as alternative ontogenies to the typical development of seed plants (eustele + single bifacial cambium) and generate extensive morphological diversity in woody plants, especially in lineages containing lianas. No other plant family exhibits such a diversity of vascular variants as found in the lianas of the Paullinieae. In Sapindaceae, this diversity has been explored by botanists since the late 19th century, with a focus on both systematics and developmental stem anatomy. For a significant period, five types of vascular variants were described for Sapindaceae, but based on ontogenetic studies, other types have recently been recorded for the group, expanding this classification to a total of 10 variants. The stem anatomical pattern observed in *Serjania piscatoria* Radlk. was considered one of the most atypical by Schenck (1893). This complex anatomy intrigues researchers in this field to this day, and this species has been excluded from classifications illustrating anatomical diversity within Paullinieae. Therefore, this dissertation aims to study the origin and anatomical development of the stem of *Serjania piscatoria* to understand the events leading to the formation of the vascular architecture found in this species. Additionally, this work evaluates the phylogenetic position of *S. piscatoria* within the recent phylogeny of the group and employs comparative phylogenetic methods to provide insights into the evolution of vascular variants in the genus *Serjania*. The terminology, classification, and significance of vascular variants for the systematic classification of Paullinieae are discussed. *S. piscatoria* exhibits 1 stem development, giving rise to complex and polymorphic stem architectures. The stem development in this species may exhibit the following anatomical modifications: (I) the presence of an isolated vascular bundle that differentiates into an isolated vascular unit in the mature stem; (II) differential exchange activity, forming more phloem compared to xylem; (III) compartmentalization of the vascular system; (IV) the presence of ectopic cambia. These

ontogenetic processes respectively determine the following patterns of vascular variants: compound stem, phloem wedges, fissured stem, and neoformations. These ontogenetic processes may all be observed in the same individual or occur in distinct individuals. No individual was observed with only typical vascular anatomy. This study demonstrates a significant diversity of ontogenetic processes in *S. piscatoria*, illustrating a rare case of vascular meristem lability within the same species. The observation of the phylogenetic position of *S. piscatoria* in a clade composed only of species with a compound stem indicates a complex scenario of transitions of vascular variants in the evolutionary history of *Serjania*. Understanding these ontogenetic modifications in a phylogenetic context opens new perspectives on the evolution of vascular variant development in the group, which continues to stand out for its wide diversity of vascular architectures.

**Keywords:** Cambium, liana, Sapindaceae, vascular variants, plasticity, development, fissured vascular cylinder.

# 1 INTRODUÇÃO GERAL

## 1.1 Diversidade anatômica nos caules de lianas

As lianas são plantas que iniciam a vida como plântulas terrestres, cujos caules se tornam lenhosos e relativamente espessos, e que necessitam de outras plantas como suporte para o crescimento em altura (Gentry, 1991; Moffett, 2000). Elas são abundantes nos Neotrópicos (aproximadamente dez mil espécies), determinando uma grande importância ecológica nesses ambientes, e em florestas de outras partes do mundo (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2015 onwards). Além disso, as lianas atuam como elementos-chave na dinâmica e regeneração de florestas (Schnitzer; Bongers, 2002) e vários estudos têm demonstrado o aumento na abundância dessas plantas de perturbações florestais e mudanças climáticas que contribuem para o aumento da sazonalidade nas florestas (Schnitzer, 2005). Se por um lado o rápido processo de regeneração das lianas contribui para manter a diversidade e abundância desse grupo funcional em ecossistemas naturais, a presença dessas plantas em florestas tropicais é também responsável pela mortalidade de árvores devido à sua eficiência na competição por luz, água e nutrientes, ou inclusive pelas consequências dos raios que também afetam o equilíbrio das florestas (Schnitzer; Bongers, 2002; Gora *et al.*, 2023). O sucesso ecológico das lianas é resultado de sua biologia, que é decorrente de padrões e processos que só podem ser compreendidos por meio de estudos que revelam a forma e a função dos órgãos vegetativos e reprodutivos. Pela sua complexidade e eficiência, as lianas também são fonte de inspiração para a confecção de novas tecnologias (e.g., biomimética) (Fiorello *et al.*, 2020; Speck *et al.*, 2023). A realização desses fatores que determinam sua biologia, sucesso ecológico e riqueza como fonte artística e tecnológica demonstra a importância de se estudar estas espécies com características tão peculiares e importantes para os ecossistemas. Nesse estudo, iremos navegar sobre os padrões e processos estruturais que determinam a diversidade do caule de lianas.

As lianas apresentam singularidades em sua anatomia caulinar que estão diretamente relacionados com a sua forma peculiar de crescimento, o hábito lianescente. Estas modificações anatômicas resultaram na evolução de um sistema vascular muito especializado, com características que favorecem uma maior condutividade hidráulica e flexibilidade, para acomodar o crescimento em escalada até o dossel das florestas (Angyalossy *et al.*, 2012, 2015; Soffiatti *et al.*, 2022). Por exemplo, a flexibilidade requerida para se contorcer ou se enrolar em outras plantas parece ter sido facilitada pela ocorrência de, dentre outras características anatômicas, a formação de caules lenhosos com anatomias atípicas que se desviaram do

desenvolvimento comumente encontrado na maioria das plantas com sementes. Esse caule típico das plantas com sementes é interpretado como tendo originado no ancestral das lignófitas, com a formação de um câmbio vascular bifacial único, derivado de um estelo na estrutura primária (Spicer; Groover, 2010). Por outro lado, várias linhagens de plantas, principalmente linhagens lianescentes, evoluíram ontogenias alternativas que comumente geram caules com formato atípicos (e.g., não-cilíndrico) e distribuição de tecidos vasculares de forma irregular se comparado àquele observado em um caule típico formado por um cilindro massivo de madeira envolvido pela casca.

Inicialmente, caules (e raízes) apresentando essas ontogenias alternativas foram denominados de “caules anômalos” (Putz, 1980; Dobbins, 1981). Porém, Carlquist (1988; 2001) sugeriu a substituição do termo para “variação cambial”, uma vez que estas arquiteturas caulinares, em verdade, bastante organizadas e o termo “anômalo” induz a ideia de desorganização. Recentemente, Cunha Neto (2023) propôs a utilização do termo “variantes vasculares” ao invés de “variação cambial”, já que algumas variantes vasculares são derivadas de modificações anatômicas ainda no crescimento primário da planta (i.e., derivadas do procâmbio e não do câmbio vascular). Nesse sentido, o autor indica que variantes vasculares geram ontogenias alternativas podendo ser derivadas de modificações na vasculatura primária (i.e., variações procambiais), na atividade de um único câmbio (i.e., variações cambiais), ou a partir de câmbios ectópicos que formam caules e raízes com múltiplos câmbios (Cunha Neto, 2023). Juntamente com a presença de variantes vasculares, os caules de lianas apresentam uma série de outras características anatômicas comuns, e.g., dimorfismo de vasos, elementos de vaso largos e elementos de tubo crivado de maior diâmetro, maior quantidade de parênquima axial, raios mais altos, quantidade reduzida de fibras e parênquima não lignificado, as quais são agrupadas dentro do conceito denominado de "síndrome vascular lianescente" (Angyalossy *et al.*, 2012, 2015). Esse conceito demonstra a convergência evolutiva na anatomia vascular de linhagens contendo lianas, nas quais muitas dessas características evoluíram como forma de especialização ao hábito escandente (Angyalossy *et al.*, 2015).

A clássica obra “Biologie und Anatomie der Lianen” (em Alemão) do pesquisador Schenck publicada em 1893 foi um marco para o estudo de lianas e tornou-se referencial para estudos anatômicos dos caules de plantas trepadeiras. Embora os primeiros estudos com foco na presença de variantes vasculares tenham sido realizados ainda no século XIX por Schenck e outros autores (Jussieu, 1843; Eichler, 1864; Radlkofer, 1875, 1892, 1896), investigações sobre a biologia de lianas foi negligenciado por muito tempo. Após este grande hiato, a enorme



diversidade anatômica do sistema vascular de lianas tem sido o foco de diversas pesquisas que se estende por diversas áreas como a taxonomia, evolução, ecologia, fisiologia, dendrocronologia, anatomia da casca, anatomia da madeira, etnobotânica, estruturas secretoras e macroevolução (Schnitzer, 2005; Schnitzer; Bongers, 2002; Pace *et al.*, 2009; Tamaio; Angyalossy, 2009; Tamaio; Somner, 2010; Tamaio *et al.*, 2011; Angyalossy *et al.*, 2012, 2015; Cunha Neto *et al.*, 2018, 2023; Pellissari *et al.*, 2018; Brandes *et al.*, 2022; Onyenedum; Pace, 2021; Pace *et al.*, 2022). Nas últimas décadas, muitos autores têm expandido os achados de Schenck (1893) buscando reinterpretar seus comentários anatômicos sobre uma perspectiva do desenvolvimento e evolutiva (Pace *et al.*, 2019; Cunha Neto *et al.*, 2022; Chery *et al.*, 2020). Esta dissertação segue os mesmos passos desses trabalhos, com enfoque para desvendar uma peça fundamental no quebra-cabeça da enorme diversidade anatômica encontrada nos caules de lianas da tribo Paullinieae, Sapindaceae.

## 1.2 Sapindaceae: uma linhagem rica em lianas neotropicais

A família Sapindaceae é constituída de 144 gêneros e cerca de 1900 espécies (Acevedo-Rodríguez *et al.*, 2017, Buerki *et al.*, 2010). Em 2017, Acevedo-Rodríguez *et al.*, realizaram o primeiro trabalho de filogenia da tribo Paullinieae. Neste trabalho foi confirmada a monofilia desta tribo, assim como foi reconhecida a supertribo Paulliniodae, constituída por quatro tribos Athyaneae, Bridgesieae, Thouinieae e Paullinieae, sendo esta última considerada a linhagem mais diversa, constituída por 471 espécies de lianas ou trepadeiras herbáceas, pertencentes a seis gêneros *Cardiospermum* Kunth, *Lophostigma* Radlk., *Paullinia* L., *Serjania* Mill., *Urvillea* Kunth e *Thinouia* Triana e Planch. Posteriormente, Buerki *et al.* (2021) realizou o estudo sobre a filogenia infrafamiliar de Sapindaceae e adotou a mesma delimitação das tribos da supertribo apresentada por Acevedo-Rodríguez *et al.* (2017), e também reconheceu os seis gêneros de Paullinieae previamente estabelecidos, elevando para 475 o número de espécies da tribo.

As espécies de Paullinieae são distribuídas principalmente em regiões neotropicais e abrange diferentes biomas da América do Sul e do Brasil (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2015 onwards). Muitas dessas espécies dispõem de grande potencial econômico, como *Paullinia cupana* Kunth., endêmica da região amazônica, cujas sementes são utilizadas na extração do guaraná. As espécies *Paullinia pinnata* L. e *Paullinia spicata* Benth são plantas forrageiras (Guarim Neto *et al.*, 2000); algumas espécies de *Serjania* (e.g., *Serjania lethalis* A. St.-Hil.) foram relatadas como tóxicas para animais em pastejo (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2015

onwards). No artesanato, a beleza dos caules de lianas de Sapindaceae têm sido utilizadas para a produção de pequenos artefatos decorativos (Tamaio; Somner, 2010).

Os gêneros de Paullinieae são bastante semelhantes vegetativamente e relativamente difíceis de serem identificados somente com essas características, mas se distinguem através de características dos grãos de pólen, frutos e, o padrão anatômico de seus caules possui uma enorme relevância para a sistemática do grupo (Radlkofer, 1931; Acevedo-Rodríguez *et al.* 2015 onwards; Steinmann *et al.*, 2022). A seguir, abordaremos com mais detalhes a anatomia caulinar da tribo.

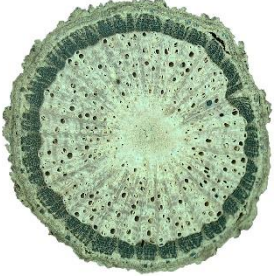
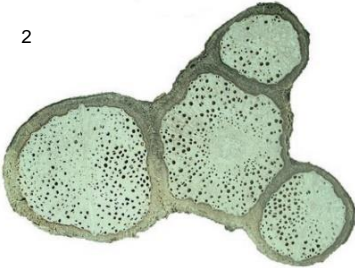
### 1.3 Paullinieae: as lianas e a diversidade do sistema vascular


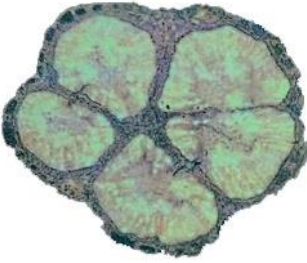
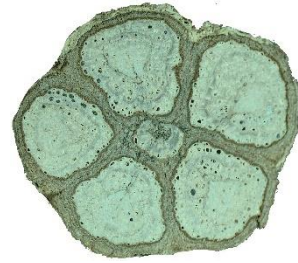
Paullinieae é composta por seis gêneros lianescentes, e concentra a maior diversidade de tipos de variantes vasculares entre todas as linhagens de plantas com sementes (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2015 onwards; Pace *et al.*, 2022). Desses seis gêneros, apenas dois não possuem variantes vasculares: *Cardiospermum* e *Lophostigma* (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2015 onwards). A classificação desses padrões sofreu uma série de modificações desde o trabalho seminal de Schenck (1893) o que será discutido com mais detalhes a seguir.

Schenck (1893) registrou cinco variantes vasculares nos caules das lianas de Sapindaceae sendo eles: caules lobados, cilindro vascular dividido, cilindro vascular composto, cilindro vascular cordado e cilindro vascular fissurado. Posteriormente, uma série de outros trabalhos investigaram a anatomia, desenvolvimento e evolução desse fenômeno (Araújo; Costa, 2006; Tamaio; Somner, 2010; Tamaio *et al.*, 2011; Borniego; Cabanillas, 2014; Chery *et al.*, 2020; Rizzieri *et al.*, 2021; Rajput *et al.*, 2021, Cunha Neto *et al.*, 2023), o que tem contribuído para confirmar e/ou expandir as considerações feitas por Schenck (1893) mais de um século atrás. A partir desses estudos recentes, outros cinco padrões anatômicos foram formalmente descritos, totalizando dez tipos na última classificação proposta para o grupo (Pace *et al.*, 2022). As variações vasculares que foram propostas incluem: câmbios sucessivos (Cunha Neto *et al.*, 2018), cunhas de floema (Angyalossy *et al.*, 2015; Bastos *et al.*, 2016; Pellissari *et al.*, 2018), neoformações (Tamaio; Angyalossy, 2009), caule dividido com cilindro central (Rizzieri *et al.*, 2021), e caule composto com um cilindro central e três periféricos (Chery *et al.*, 2020). Curiosamente, variantes vasculares em Paullinieae também foram reportadas em plantas fósseis com cerca de dezenove milhões de anos, ilustrando que essas lianas têm utilizado essa estratégia há muito tempo (Jud *et al.*, 2021).


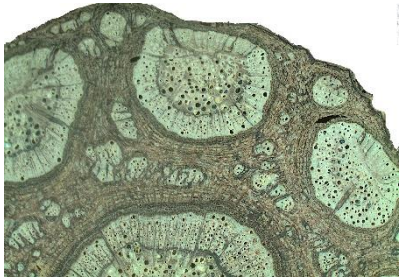
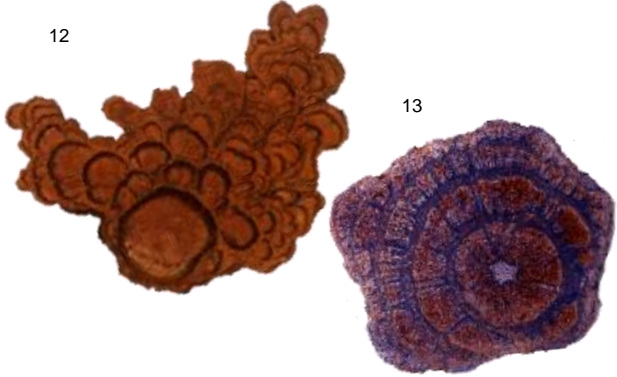
Atualmente, são reconhecidos 11 padrões vasculares caulinares em Paullinieae, sendo uma delas a ontogenia típica e dez outras formando variantes vasculares (Tabela 1). Algumas dessas variantes são bastantes semelhantes em relação à sua macromorfologia (topologia) nos caules adultos, sendo propriamente diferenciadas somente através de estudos ontogenéticos (Tamaio, Somner, 2010; Tamaio et al., 2011). Esta semelhança se deve ao fato de que caules adultos em sete das dez variantes vasculares apresentam uma “estrutura em cabo”, que significa a formação de múltiplos cilindros vasculares compondo um único caule em secção transversal (Pace *et al.*, 2022). Entretanto, em uma perspectiva do desenvolvimento, existem diferenças anatômicas marcantes que levam à determinação de diferentes ontogenias, o que determina diferentes categorias e padrões anatômicos, com implicações marcantes para a sistemática e evolução das plantas (Cunha Neto 2023). Em Sapindaceae, esses padrões anatômicos têm uma grande importância para a sistemática do grupo, visto que, por exemplo, o tipo cordado é supostamente exclusivo do gênero *Thinouia* (Tamaio, Somner, 2010) e o tipo dividido exclusivo do gênero *Serjania* (Araujo; Costa, 2006; Rizzieri *et al.*, 2021). Na Tabela 1, as ontogenias existentes em lianas de Sapindaceae são ilustradas e descritas brevemente, evidenciando que a estrutura observada em *Serjania piscatoria* ainda carece de estudos para identificar os processos ontogenéticos que geram esta anatomia complexa.

Tabela 1- Resumo dos padrões anatômicos caulinares em lianas de Paullinieae (Sapindaceae).

Padrões anatômicos	Variantes vasculares: procambial, cambial ou câmbios ectópicos	Desenvolvimento	Ocorrência	Macromorfologia*
Caule típico	-	Caule com eustelo típico e um único câmbio bifacial produzindo xilema e floema secundários da maneira usual.	Todos os gêneros	<p>1</p> 
Caule composto com um cilindro central e três periféricos	Variante procambial <sup>1</sup>	Três feixes vasculares isolados do estelo originam três cilindros vasculares periféricos no crescimento secundário; O cilindro vascular central é originado de forma típica.	<i>Paullinia</i>	<p>2</p> 

<p><b>Caule composto com um cilindro central e mais de três periféricos</b></p>		<p>Múltiplos feixes vasculares estão distribuídos nos lobos, onde se desenvolve um câmbio vascular formando um cilindro vascular periférico; O cilindro central é derivado de um câmbio vascular derivado de feixes vasculares na posição típica.</p>	<p><i>Serjania</i></p>	<p>3</p> 
<p><b>Cilindro vascular dividido</b></p>	<p><b>Variante procambial<sup>1</sup></b></p>	<p>O eustelo é modificado através de feixes vasculares distribuídos nos lobos que formam câmbios independentes gerando os cilindros vasculares periféricos; usualmente não há um cilindro central.</p>	<p><i>Serjania</i></p>	<p>4</p> 
<p><b>Cilindro vascular dividido com formação tardia de um central</b></p>		<p>Desenvolvimento semelhante à ontogenia anterior, mas um novo cilindro vascular é formado tardiamente no centro do caule.</p>	<p><i>Serjania</i></p>	<p>5</p> 

<b>Caule lobado</b>		Atividades diferencial do câmbio em certas regiões produz tecidos vasculares secundários em taxas maiores formando os lobos, e taxas menores formando os sulcos.	<i>Serjania</i> <i>Paullinia</i> <i>Urvillea</i>	6 
<b>Cunhas de floema</b>	<b>Variante cambial<sup>2</sup></b>	Atividade cambial atípica; o xilema é sulcado em regiões onde há maior produção de floema em relação ao xilema (cunhas de floema); na maioria dos casos o câmbio é contínuo.	<i>Serjania</i> <i>Paullinia</i> <i>Urvillea</i>	7 
<b>Cilindro vascular fissurado</b>		O sistema vascular se fragmenta em diferentes porções*, ou apresenta fissuras, mas permanecendo como um caule único**	<i>Urvillea*</i> <i>Serjania**</i>	8  9 

<p><b>Cilindro vascular cordado</b></p>	<p><b>Câmbios ectópicos<sup>3</sup></b></p>	<p>Inicialmente o caule apresenta desenvolvimento típico, mas posteriormente novas unidades de tecidos vasculares formados a partir de câmbios ectópicos – formando cilindros vasculares periféricos, usualmente distribuídos de maneira equidistante.</p>	<p><i>Serjania</i> <i>Thinouia</i></p>	<p>10</p> 
<p><b>Neoformações</b></p>		<p>Inicialmente o caule apresenta desenvolvimento típico, mas posteriormente novas unidades de tecidos vasculares formados a partir de câmbios ectópicos - geralmente como unidades circulares, mas distribuídos de maneira irregular na superfície do caule.</p>	<p><i>Serjania</i> <i>Paullinia</i></p>	<p>11</p> 
<p><b>Câmbios sucessivos</b></p>		<p>Inicialmente o caule apresenta desenvolvimento típico, mas depois novas unidades de tecidos vasculares são formadas a partir de câmbios ectópicos; os câmbios podem ser contínuos* ou descontínuos** e se apresentam de forma concêntrica; há também “câmbios reversos”, exceto em <i>Urvillea</i>.</p>	<p><i>Serjania*</i> <i>Paullinia**</i> <i>Urvillea**</i></p>	<p>12</p> <p>13</p> 

**\*Imagens cedidas por:** Israel L. Cunha Neto; Carolina L. Bastos e Robson G. Silva.

1. *Paullinia trigonia*; 2. *Paullinia spicata*; 3. *Serjania fuscifolia*; 4. *Serjania corrugata*; 5. *Serjania corrugata*; 6. *Urvillea stipitata*; 7. *Urvillea stipularis*; 8. *Urvillea laevis*; 9. *Serjania piscatoria*; 10. *Thinouia restingae*; 11. *Serjania caracasana*; 12. *Paullinia pseudota*. 13; *Serjania pernambucensis*.

<sup>1</sup>**Variantes procambiais:** representam desvios do eustelo típico, originando padrões procambiais atípicos que podem ou não restringir o crescimento secundário atípico (Cunha Neto, 2023); <sup>2</sup>**Variantes cambais:** representam desvios do câmbio bifacial único originando padrões cambiais atípicos que geram tecidos vasculares com taxas ou arranjos alterados, podendo ou não gerar caules e raízes não cilíndricas (Cunha Neto, 2023); <sup>3</sup>**Câmbios ectópicos:** o câmbio vascular *de novo* surge em locais atípicos além do câmbio típico. Geralmente esses câmbios surgem após algum período de crescimento secundário originando câmbios múltiplos que podem gerar ou não em caules e raízes não cilíndricas (Cunha Neto, 2023).

**Ref.:** Schenck, 1893; Araujo; Costa, 2006; Tamaio; Angyalossy, 2009; Tamaio; Somner, 2010; Borniego; Cabanillas; 2014; Bastos et al., 2016; Cunha Neto et al., 2018, 2023; Chery et al., 2020; Rajput et al., 2021; Rizzieri, et al., 2021; Pace et al., 2022.



Diante do exposto, é notável a grande diversidade de variantes vasculares encontradas em Paullinieae e as semelhanças das arquiteturas caulinares. Isso indica a importância dos estudos ontogenéticos como forma de averiguar a singularidade em cada variante. Estudos com essa abordagem tem se mostrado uma importante ferramenta para desvendar a complexidade morfológica de linhagens com variantes vasculares. Por exemplo, recentemente, Cunha Neto *et al.* (2023) revelou que ao contrário do que se imaginava, a diversidade de tipos de padrões caulinares em *Urvillea* na verdade é constituído de cinco ontogênias distintas, portanto, muito além do estereótipo de caule lobado e/ou fragmentado que tem sido ilustrado na maioria dos estudos (Tamaio et al., 2011; Bastos et al., 2016; Cunha Neto et al., 2018). Tradicionalmente, o padrão encontrado em *Urvillea* e *Serjania piscatoria* foram considerados semelhantes. Uma vez que a diversidade encontrada em *Urvillea* está mais bem compreendida (Cunha Neto *et al.* 2023), a pergunta que ainda ressoa é: o que sabemos da diversidade dentro do gênero *Serjania* e o padrão anatômico em *S. piscatoria*?

#### **1.4 *Serjania*: o gênero com maior diversidade de variantes vasculares em Paullinieae**

*Serjania* Mill. é uma linhagem monofilética com cerca de aproximadamente 270 espécies (World Flora Online, 2023) o que o caracteriza como o maior gênero de Paullinieae. Juntamente com os outros gêneros da tribo, a complexidade anatômica dos caules de *Serjania* têm sido estudadas desde o século XIX. Com relação à diversidade de variantes vasculares, *Serjania* se destaca por ser o único gênero de Paullinieae que apresenta todos os tipos atualmente descritos, o que é reforçado nesse estudo (Pace *et al.*, 2022). No passado, Acevedo-Rodríguez (1993) identificou seis seções em *Serjania* e a única seção que possui uma possível sinapomorfia com relação aos tipos de variantes vasculares é *Eurycoccus* (Radlkofer, 1875, 1931). Esta seção é composta por oito espécies e todas apresentam variante vascular do tipo cilindro vascular dividido (Radlkofer, 1875; Schenck, 1893; Araújo; Costa, 2006; Rizzieri *et al.*, 2021).

Embora a maior parte das variantes vasculares em *Serjania* sejam compartilhadas com outros gêneros, o caminho ontogenético apresentado pelos diferentes grupos é claramente diferente em alguns casos. Por exemplo, o caule do tipo composto observado em espécies de *Paullinia* é originado pela presença de feixes vasculares isolados no crescimento primário (Van Der Walt; 1973), enquanto em *Serjania* anéis de feixes vasculares são formados independentemente no crescimento primário resultando nos cilindros vasculares periféricos

(Tamaio; Angyalossy, 2009). Outro exemplo é a diferença no padrão de cunhas de floema quando se compara *Serjania mexicana* e outras espécies de *Paullinia*. Em *Serjania mexicana*, as cunhas de floema são regularmente distribuídas ao longo da circunferência do caule e atingem usualmente uma mesma largura e profundidade (Rajput *et al.*, 2021), à semelhança do que é observado em *Urvillea stipularis* (Cunha Neto *et al.*, 2023). Todavia, cunhas de floema em espécies de *Paullinia* são mais rasas, estreitas e irregularmente distribuídas na circunferência do caule (Pelissari *et al.*, 2018; Chery *et al.* 2020). Por outro lado, em alguns casos, o caminho ontogenético observado para a formação dessas anatomias complexas é muito similar, como no caso do tipo cordado entres as espécies *Thinouia restingae* (Tamaio; Somner, 2010) e *Serjania meridionalis* (Borniego; Cabanillas, 2014), evidenciando casos de convergência evolutiva que levam à diversificação de anatomias vasculares em Paullinieae.

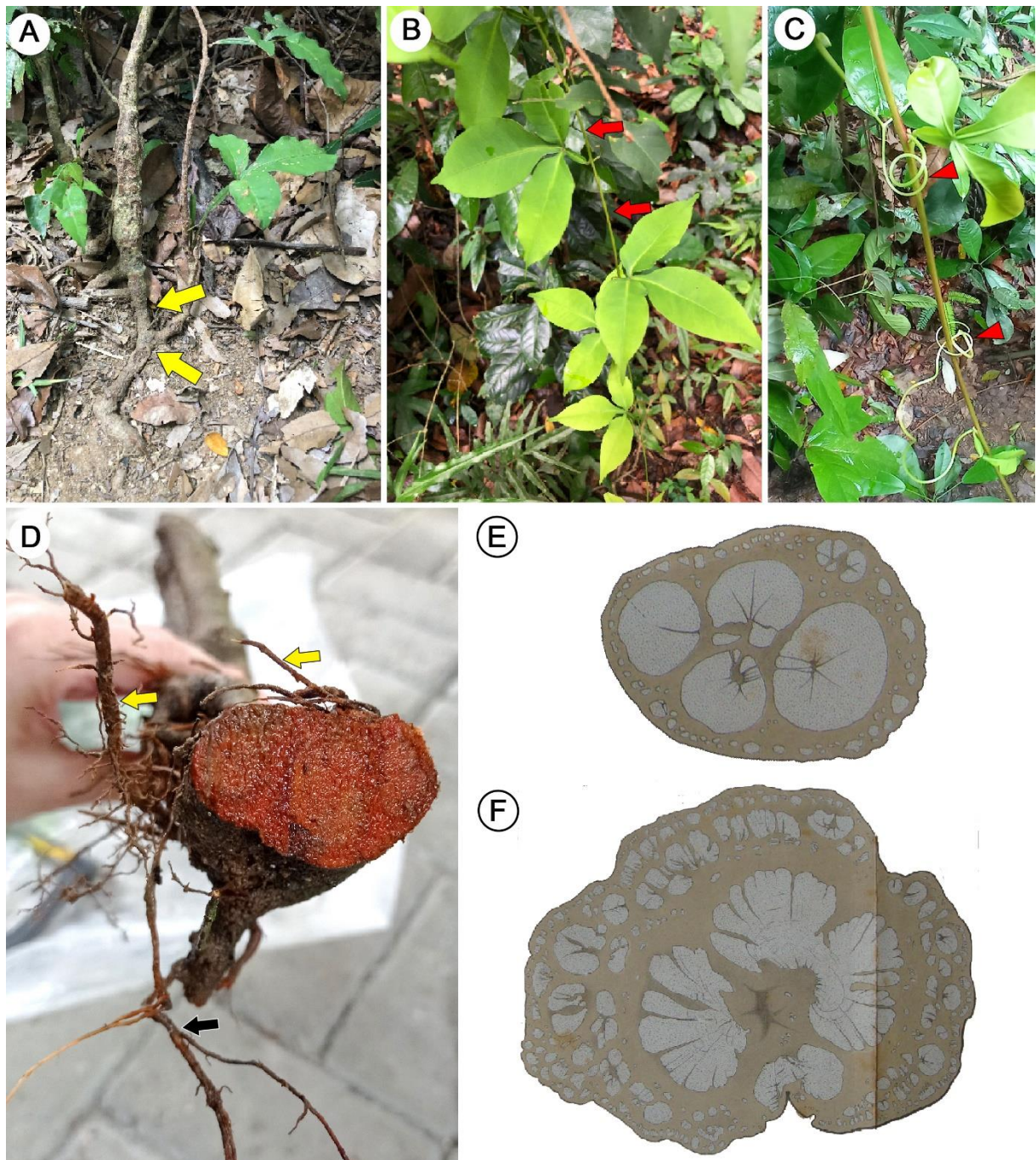
Outro aspecto curioso é observado em relação ao desenvolvimento do tipo dividido. Por muitos anos, esse padrão foi caracterizado pela formação de cilindros periféricos e ausência de um cilindro vascular central (Schenck, 1983; Araújo; Costa, 2006). Entretanto, estudos ontogenéticos demonstraram que em algumas espécies há a formação de um cilindro vascular formado tardiamente por processos secundários que geram um cilindro no centro do caule (Rizzieri *et al.*, 2021). Sendo assim, Pace *et al.* (2022) considerou caule dividido ‘com’ ou ‘sem’ cilindro central como duas variações distintas. Dado à semelhança topológica entre os padrões composto, dividido e cordado, e a impossibilidade de diferenciá-los em vista macroscópica em estágio adulto, fica evidente a importância dos estudos ontogenéticos em amostras de caules em todos os estágios de crescimento para a descrição apropriada dos processos ontogenéticos que geram essa diversidade, e para o reconhecimento das variantes vasculares em um contexto sistemático e evolutivo.

#### **1.4.1 *Serjania piscatoria* Radlk.: uma espécie com ampla diversidade anatômica**

*Serjania piscatoria* é uma espécie endêmica do Brasil e ocorre nas regiões Nordeste (Bahia), Centro- Oeste (Goiás), Sudeste (Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo), e Sul (Paraná). Essa espécie é comum na Mata Atlântica (Fig. 1A-F) e Cerrado, cresce principalmente em regiões de Floresta Estacional Semidecidual e Floresta Ombrófila (pluvial) (Flora e Funga do Brasil, 2023). Como mecanismo de escalada, estas plantas desenvolvem gavinhas que facilitam seu suporte sobre outras plantas no movimento de ascensão ao dossel (Fig. 1C), mas também possuem raízes adventícias que facilitam sua ancoragem (Fig. 1D), uma vez que ocorrem em florestas montanas (Acevedo-Rodríguez *et al.* 2015 onwards).

Os primeiros registros sobre a diversidade e a complexidade anatômica caulinar de *S. piscatoria* foram documentados na literatura por Radlkofer (1875) e por Schenck (1893). Em sua obra *Monographie der Sapindaceen-Gattung Serjania* (p. 97; p. 340), Radlkofer (1875) relata brevemente que o caule da espécie em questão possui um cilindro vascular central maior e um a três “cilindros vasculares periféricos” menores, que frequentemente se fundem ao cilindro central. Schenck (1893) (p. 100-106), por sua vez, faz inúmeras observações sobre caules da espécie que foram coletados nas adjacências da cidade do Rio de Janeiro e na Serra dos Órgãos-RJ.

Em sua descrição sobre o desenvolvimento anatômico caulinar de *S. piscatoria*, Schenck (1893) relata que caules jovens apresentam “cunhas de floema” profundas que posteriormente “fissuram” o cilindro central em quatro porções principais (Fig. 1E). O autor também relata que essas porções continuam o desenvolvimento de forma independente e neste processo, novas “cunhas de floema” fragmentam ainda mais as porções vasculares já compartimentalizadas. O autor também relatou que em alguns caules maiores não há fissuras no cilindro vascular central, o qual apresentava apenas algumas “cunhas de floema”. Para caules ainda mais desenvolvidos, Schenck (1893) também reporta a presença de “neoformações” no floema secundário (Fig. 1F). Schenck (1893) inclui *S. piscatoria* juntamente com as espécies de *Urvillea* caracterizando como tendo caule do tipo “fissurado”. Esta classificação continuou sendo mantida em vários trabalhos recentes, embora muitos autores tenham especulado as possíveis diferenças nos processos ontogenéticos que levam ao padrão anatômico em *S. piscatoria* e nas espécies de *Urvillea* (Bastos *et al.*, 2016). Curiosamente, Cunha Neto *et al.* (2023) revelaram cinco ontogenias do caule no gênero *Urvillea*. Entretanto, apenas uma ontogenia que é representada somente em *U. laevis* é descrita como caule fissurado. Além disso, não há registros de feixes isolados ou neoformações em *U. laevis*, sendo este último fenômeno reportado somente em uma outra espécie de *Urvillea* (i.e., *U. filipes*) (Cunha Neto *et al.*, 2023). Esses dados reforçam mais uma vez que estudos adicionais são necessários para desvendar a complexidade anatômica de *S. piscatoria* e sua relação com o padrão observado em outras espécies de Paullinieae.



**Figura 1-** Morfologia externa, hábito e anatomia caulinar de *Serjania piscatoria*. (A) Caule basal (setas amarelas). (B) Caule jovem (setas vermelhas). (C) Caule jovem com gavinhas (pontas de seta vermelhas). (D) Caule adulto com raízes adventícias (setas amarelas). (E) Caule fissurado em quatro porções com formação inicial das neoformações. (F) “Caule fissurado” com “neoformações” na periferia do caule. (Imagens E-F retiradas da obra de Schenck, 1893).

#### 1.4.2 Objetivo: por que estudar *S. piscatoria*?

Darwin (1859) ficou surpreso pela rápida diversificação das angiospermas na história evolutiva das plantas, e cunhou a expressão “mistério abominável” para ilustrar esse cenário intrigante. De maneira similar, Schenck (1893) também parecia intrigado com o desenvolvimento complexo de *Serjania piscatoria* Radlk. e como esta espécie teria evoluído dentro da imensa diversidade já existente em lianas de Sapindaceae. Há mais de um século

Schenck (1893) lançou importantes informações para desvendar esse mistério, mas alguns aspectos ainda permanecem por ser desvendados, especialmente com luz das informações oriundas da filogenia e sistemática do grupo que não estava disponível para o autor naquela época. Diante disso, estudos integrando a ontogenia e filogenia são fundamentais para informar a evolução desse fenômeno dentro do grupo.

A variante vascular que ocorre em *S. piscatoria*, segundo Schenck (1893), é do tipo cilindro vascular fissurado. No entanto, evidências estruturais sugerem que a complexidade da anatomia caulinar de *S. piscatoria* compreende processos ontogenéticos que vão além do que é necessário para definir um caule fissurado. Schenck (1893) considerou a configuração anatômica dessa espécie uma das mais complexas dentro de Paullinieae, entretanto, além da obra de Schenck (1893), não há mais estudos ontogenéticos sobre a anatomia caulinar de *S. piscatoria*, o que indica a necessidade de estudos mais aprofundados para compreender o desenvolvimento do caule desta espécie e sua importância para o entendimento da enorme diversidade de variantes vasculares em Paullinieae. De fato, o estudo recente com enfoque na evolução do desenvolvimento do caule de espécies do gênero *Urvillea* (Cunha Neto *et al.*, 2023) corrobora que existem grandes diferenças entre a ontogenia observada na maioria das espécies do gênero se comparado ao observado em *S. piscatoria*, o que reforça a necessidade de investigar a estrutura e desenvolvimento do caule de *S. piscatoria*. Diante das informações ontogenéticas e evolutivas recentes revelando a diversidade de variantes vasculares em Paullinieae, é imprescindível estudar o desenvolvimento caulinar em *S. piscatoria*, a fim de revelar quão similar ou dissimilar são os processos ontogenéticos que geram as anatomias complexas encontrados nesses diferentes táxons.

Portanto, este estudo tem por objetivo investigar a anatomia e desenvolvimento do caule de indivíduos de *S. piscatoria* a fim de compreender a origem, desenvolvimento e processos ontogenéticos que levaram a anatomia do sistema vascular desta espécie, além avaliar a posição filogenética de *S. piscatoria* dentro da filogenia recente do gênero (Steinmann *et al.*, 2022), o padrão de evolução de variantes vasculares, e o seu significado para a sistemática do grupo.

Esta dissertação apresenta um capítulo que está formatado para publicação na revista FLORA e será traduzido para o inglês após as devidas correções. As siglas das figuras já foram traduzidas para o inglês.

## REFERÊNCIAS

- ACEVEDO-RODRÍGUEZ, P. **Systematics of *Serjania* (Sapindaceae). Part I: a revision of *Serjania* Sect. *Platycoccus*** London: Memoirs of the New York Botanical Garden, v. 67, 1993.
- ACEVEDO-RODRÍGUEZ *et al.* **The families and genera of vascular plants. X. Flowering Plants. Eudicots: Sapindales, Cucurbitales, Myrtaceae.** Berlin: Springer Verlag, 2011.
- ACEVEDO-RODRÍGUEZ, P. *et al.* (2015 onwards). **Lianas and Climbing Plants of the Neotropics.** Disponível em: <<https://naturalhistory.si.edu/research/botany/research/lianas-and-climbing-plants-neotropics>>. Acesso em: 18 dez. 2022.
- ACEVEDO-RODRÍGUEZ, P. *et al.* Generic Relationships and Classification of Tribe Paullinieae (Sapindaceae) with a New Concept of Supertribe Paullinioidae. **Systematic Botany**, v. 42, n. 1, p. 96–114, 2017.
- ANGYALOSSY, V. *et al.* An overview of the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. **Plant Ecology and Diversity**, v. 5, n. 2, p. 167–182, 2012.
- ANGYALOSSY, V. *et al.* Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system. **Ecology of Lianas**, p. 251–287, 2015.
- ARAÚJO, G. U. C.; COSTA, C. G. Anatomia do caule de *Serjania corrugata* Radlk. (Sapindaceae). **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 2, p. 489–497, 2006.
- BASTOS C. L. **Decifrando raízes e caules de lianas de Sapindaceae: diversidade macroscópica e conexões vasculares.** 2015. 125f. Dissertação (Mestrado em Botânica) - Universidade de São Paulo, São Paulo.
- BASTOS, C. L.; TAMAIO, N.; ANGYALOSSY, V. Unravelling roots of lianas: a case study in Sapindaceae. **Annals of botany**, v. 118, n. 4, p. 733–746, 2016.
- BORNIEGO, M. L.; CABANILLAS, P. A. Desarrollo de la variante cambial en *Serjania Meridionalis* (Sapindaceae, Paullinieae). **Darwiniana, nueva serie**, v. 2, n. 1, p. 144–153, 2014.
- BRANDES, A. F. DAS N. *et al.* A global review on wood growth rings in lianas. **Dendrochronologia**, v. 71, 2022.
- BUERKI, S. *et al.* Phylogeny and circumscription of Sapindaceae revisited: molecular sequence data, morphology and biogeography support recognition of a new family, Xanthoceraceae. **Plant Ecology and Evolution**, v. 143, p. 148-161, 2010.
- CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy. Systematic, ecological and evolutionary aspects of dicotyledon wood.** Springer-Verlag, Berlin, New York, 1988.
- CARLQUIST, S. **Comparative wood anatomy.** 2.ed. Berlin: Springer, 2001.
- CHERY, J. G. *et al.* **Phylogeny of *Paullinia* L.** (Paullinieae: Sapindaceae), a diverse genus of lianas with dynamic fruit evolution. 2019.
- CHERY, J. G. *et al.* Modifications during Early Plant Development Promote the Evolution of Nature’s Most Complex Woods. **Current Biology**, v. 30, n. 2, p. 237- 244, 2020a.

- CRIA (Centro de Referência e Informação Ambiental). 2023. **Specieslink - simple search**. Disponível em: <<https://specieslink.net/>>. Acesso em: 10 abr. 2023.
- CUNHA NETO, I. L. *et al.* Successive cambia in liana stems of Paullinieae and their evolutionary significance in Sapindaceae. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 186, n. 1, p. 66–88, 2018.
- CUNHA NETO, I. L. *et al.* Linking the evolution of development of stem vascular system in Nyctaginaceae and its correlation to habit and species diversification. **EvoDevo**, v. 13, n. 1, 2022.
- CUNHA NETO, I. L. Vascular variants in seed plants—a developmental perspective. **AoB PLANTS**, v. 15, n. 4, p. 1–15, 2023.
- CUNHA NETO, I. L. *et al.* Molecular phylogeny of *Urvillea* (Paullinieae, Sapindaceae) and its implications in stem vascular diversity. **Annals of Botany**, 2023.
- DARWIN, C. **On the origin of species by means of natural selection**. London: John Murray, 1859.
- DARWIN, C. On the movement and habits of climbing plants. **Journal of the Linnean Society of London**, v. 9, p. 1–118, 1865.
- DOBBINS, D. R. Anomalous secondary growth in lianas of the Bignoniaceae is correlated with vascular patterns. **American Journal of Botany**, v. 68, p. 142–44, 1981.
- EICHLER, A.W. 1864. Menispermaceae. In C.F.P. von Martius & A.W. Eichler (eds.) *Flora brasiliensis*. Monachii, Frid. Fleischer, v. 13, p. 162–226.
- GENTRY, A. H. **The distribution and evolution of climbing plants**. New York: Cambridge University Press, 1991.
- GEROLAMO, C. S.; ANGYALOSSY, V. Wood anatomy and conductivity in lianas, shrubs and trees of Bignoniaceae. **IAWA Journal**, v. 38, n. 3, p. 412–432, 2017.
- GUARIM- NETO *et al.* Notas etnobotânicas de espécies de Sapindaceae Jussieu. **Acta Botanica Brasilica**, v. 14, n. 3, p. 327–334, 2000.
- FIORELLO, I. *et al.* Taking inspiration from climbing plants: methodologies and benchmarks—a review. **Bioinspiration & Biomimetics**, v. 15, n. 3, p. 031001, 2020.
- FLORA E FUNGA DO BRASIL. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Disponível em: <<http://floradobrasil.jbrj.gov.br/>>. Acesso em: 20 mar. 2023.
- GORA, E. M. *et al.* Lianas increase lightning-caused disturbance severity in a tropical forest. **New Phytologist**, 2023.
- JOYCE, E. M. *et al.* Phylogenomic analyses of Sapindales support new family relationships, rapid Mid-Cretaceous Hothouse diversification, and heterogeneous histories of gene duplication. **Frontiers in Plant Science**, v. 14, p. 408, 2023.
- MARTINS, M. S.; GUEDES, M. L. D. S.; LEME, C. L. D. Anatomy of stem and root of *Ipomoea cairica* (L.) Sweet (Convolvulaceae) - the Lianescent Vascular Syndrome. **Balduinia**, n. 67, p. 10–16, 2021.

- MOFFETT, M. W. What's 'up'? A critical look at the basic terms of canopy biology. **Biotropica**, v. 32, p. 569–596, 2000.
- JUD, N. A. *et al.* Climbing since the early Miocene: The fossil record of Paullinieae (Sapindaceae). **PLOS ONE**, v. 16, n. 4, p. e0248369, 2021.
- JUSSIEU, A. **Monographie de la famille des Malpighiacées**. Arco Mus Hist Nat. v. 3, p.5–151, 1843.
- OBATON, M. Les lianes ligneuses à structure anormale des forêts denses d'Afrique Occidentale. **Annales des Sciences Naturelles**, v.12, p. 1-220, 1960.
- ONYENEDUM, J. G.; PACE, M. R. **The role of ontogeny in wood diversity and evolution**. **American Journal of Botany** John Wiley and Sons Inc, 2021.
- PACE, M. R. *et al.* First report of laticifers in lianas of Malpighiaceae and their phylogenetic implications. **American Journal of Botany**, v. 106, n. 9, p. 1156–1172, 2019.
- PACE, M. R. *et al.* The wood anatomy of Sapindales: diversity and evolution of wood characters. **Brazilian Journal of Botany**, v. 45, n. 1, p. 283–340, 2022.
- PELLISSARI, L. C. O. *et al.* Cambial patterns of *Paullinia* (Sapindaceae) in southwestern Amazonia, Brazil. **Flora**, v. 246–247, p. 71–82, 2018.
- PUTZ, F. E. Lianas versus trees. **Biotropica**, v. 2, p. 224-225, 1980.
- PUTZ, F. E.; MOONEY, H. A. **The biology of vines**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- RADLKOFER, L. A. T. **Monographie der Sapindaceen-Gattung *Serjania* I-XVIII**. Verlag der K.B. Akademie, München, 1875.
- RADLKOFER, L. A. T. Sapindaceae. In: MARTIUS, C. F. P.; EICHLER, A. G. **Flora brasiliensis**, v. 8, tomo III. J.Cramer, Weinheim, 1892.
- RADLKOFER, L. A. T. Sapindaceae. In: ENGLER, A.; PRANTL, K. **Die natürlichen Pflanzenfamilien. III Teil, 5 Abteilung**. Leipzig: Wilhelm Engelmann, 1896.
- RADLKOFER, L. A. T. Sapindaceae. In: **Engle A, ed. Das Pflanzenreich IV**, 165, Heft 98a–h. Leipzig: W. Engelmann, 1-1539-, 1931.
- RAJPUT, K. S.; GONDALIYA, A. D.; MOYA, R. Structure of the secondary xylem and development of a cambial variant in *Serjania mexicana* (Sapindaceae). **IAWA Journal**, v. 51, n. 7, p. 1–11, 2021.
- RIZZIARI, Y. C. *et al.* Ontogeny of divided vascular cylinders in *Serjania*: the rise of a novel vascular architecture in Sapindaceae. **IAWA Journal**, v. 42, n. 2, p. 121–133, 2021.
- SCHENCK, H. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen im Besonderen der in Brasilien einheimische Arten. 2. Beiträge zur Anatomie der Lianen. In: SCHIMPER, A. F. W.; FISCHER, G. **Botanische Mittheilungen aus der Tropens**. Gustav Fischer, Jena, 1893.
- SCHNITZER, S. A. **A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution**. *The American Naturalist*, v. 166, n. 2, p. 262–276, 2005.



SCHNITZER, S. A.; BONGERS, F. The ecology of lianas and their role in forests. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 17, n. 5, p. 223–230, 2002.

SOFFIATTI, P. *et al.* Trellis-forming stems of a tropical liana *Condylocarpon guianense* (Apocynaceae): A plant-made safety net constructed by simple “start-stop” development. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 2022.

SPECK, T. *et al.* Plants as inspiration for material-based sensing and actuation in soft robots and machines. **MRS Bulletin**, 2023.

SPICER, R.; GROOVER, A. Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. **New Phytologist**, v.186, p. 577–592, 2010.

STEINMANN, V. W.; FERRUCCI, M. S.; MAYA-LASTRA, C. A. Phylogenetics of *Serjania* (Sapindaceae-Paullinieae), with emphasis on fruit evolution and the description of a new species from Michoacán, Mexico. **Systematics and Biodiversity**, v. 20, n. 1, p. 1–21, 2022.

TAMAIO, N. Wood anatomy of lianas of Sapindaceae commercially used in São Paulo - SP. **CERNE**, v. 17, n. 4, p. 533–540, 2011.

TAMAIO, N.; ANGYALOSSY, V. Variação cambial em *Serjania caracasana* (Sapindaceae): Enfoque na adequação terminológica. **Rodriguesia**, v. 60, n. 3, p. 651–666, 2009.

TAMAIO, N.; SOMNER, G. V. Development of corded vascular cylinder in *Thinouia restingae* Ferruci & Somner (Sapindaceae: Paullinieae). **Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 137, n. 4, p. 319–326, 2010.

VAN DER WALT, J. J. A.; VAN DER SCHIJFF, H. P.; SCHWEICKERDT, H. G. Anomalous secondary growth in the stem of lianas *Mikania cordata* (Burm. F.) Robins. (Compositae) and *Paullinia pinnata* Linn. (Sapindaceae). **Kirkia**, v. 9, p. 109-138, 1973.

**World Flora Online**. Disponível em: <<http://www.worldfloraonline.org/>>. Acesso em: 18 dez. 2022. WFO (2022): WORLD FLORA ONLINE. PUBLISHED ON THE INTERNET.

## CAPÍTULO 1

**Anatomia do caule de *Serjania piscatoria*: um caso de desenvolvimento lábil e polimórfico ilumina a evolução do desenvolvimento em Paullinieae (Sapindaceae)**

## CAPÍTULO 1

### **Anatomia do caule de *Serjania piscatoria*: um caso de desenvolvimento lábil e polimórfico ilumina a evolução do desenvolvimento em Paullinieae (Sapindaceae)**

#### **RESUMO**

Paullinieae (Sapindaceae) têm recebido ampla atenção de anatomistas em todo o mundo devido à presença de variantes vasculares em seus caules e raízes. Dentre os seis gêneros de Paullinieae, *Serjania* é o único que apresenta todos os tipos de variantes vasculares. Entretanto, o tipo fissurado reportado para *S. piscatoria*, tem um desenvolvimento complexo e isto têm intrigado anatomistas desde o final do século XIX. Neste estudo, analisamos o desenvolvimento caulinar de *S. piscatoria* com intuito de compreender a sua diversidade estrutural num contexto sistemático e evolutivo, bem como verificar a sua posição filogenética na filogenia do gênero. Os caules dos três indivíduos coletados foram processados seguindo técnicas padronizadas em anatomia vegetal, e para identificar a posição filogenética da espécie utilizamos a filogenia recente do grupo e métodos usuais em biologia molecular. O desenvolvimento caulinar em *S. piscatoria* é determinado por vários processos ontogenéticos que determinam diferentes tipos de variantes vasculares. Algumas modificações ocorrem no sistema vascular primário, enquanto outros processos são estabelecidos somente com a atividade cambial, ou formação de câmbios ectópicos. Todos os indivíduos de *S. piscatoria* apresentam um ou mais dos quatro processos ontogenéticos determinados para a espécie, sendo eles: a formação da unidade vascular derivada de um feixe vascular isolado, formação de cunhas de floema, compartimentalização do sistema vascular e presença de neoformações. Estes padrões podem ser classificados dentro de variantes vasculares procambiais, cambiais ou câmbios ectópicos, indicando uma enorme labilidade dos meristemas vasculares nesta espécie. Em relação à posição filogenética, *S. piscatoria* é grupo irmão de *Serjania goniocarpa*, em um clado constituído por espécies com caule composto (clado 5). Neste contexto filogenético, o ancestral do clado 5 foi reconstruído como tendo caule composto, do qual teria evoluído o sistema vascular observado em *S. piscatoria*. Os processos que geram distintos padrões anatômicos nesta espécie conferem-lhe um caso de desenvolvimento lábil e polimórfico e explica sua enorme complexidade. Estudos futuros com uma maior amostragem dentro da filogenia e também em relação à presença de variantes vasculares serão necessários para confirmar os resultados obtidos nesse estudo do ponto de vista filogenético e evolutivo.

**Palavras-chave:** Caule fissurado, filogenia, lianas, ontogenia, plasticidade, polimorfismo, *Serjania*.

## 1. INTRODUÇÃO

Hipoteticamente, o ancestral das plantas com sementes possuía um desenvolvimento caulinar formado pela combinação de um eustelo e a formação de xilema e floema secundários produzido por um câmbio bifacial único (Spicer and Groover, 2010). Enquanto esse desenvolvimento típico produz usualmente caules circulares com quantidades homogêneas de madeira (xilema secundário) e casca interna (floema secundário) na maioria das plantas lenhosas, muitas linhagens de plantas evoluíram ontogenias alternativas que fogem desse padrão típico. A essas ontogenias alternativas que geram modificações anatômicas quanto no formato ou organização dos tecidos vasculares, em função de modificações na localização, organização e atividade dos meristemas vasculares dá-se o nome de variantes vasculares (anteriormente chamadas de “crescimento anômalo” ou “variações cambiais”; Cunha Neto, 2023). Além de gerar uma enorme diversidade morfológica, a presença de variantes vasculares tem ganhado grande destaque por conta da função que desempenham em plantas trepadeiras (e.g., flexibilidade, condutividade e resistência mecânica), e pela sua importância para a sistemática e identificação de grupos contendo lianas (i.e., trepadeiras lenhosas) (Carlquist, 2001; Pace et al., 2009; Angyalossy et al., 2012, 2015; Acevedo-Rodriguez et al., 2015 (onwards)). Entretanto, do ponto de vista evolutivo, o entendimento da evolução do desenvolvimento é fundamental para revelar os verdadeiros processos ontogenéticos que determinam como essas formas se originaram e diversificaram ao longo da história evolutiva do grupo. Para tanto, o conhecimento da anatomia e desenvolvimento de plantas com anatomias complexas é fundamental e tem sido uma relevante fonte de informação em trabalhos recentes.

O trabalho seminal de Schenck (1893) é reconhecidamente um dos primeiros que despertou o interesse de botânicos para a anatomia e desenvolvimento dos vários padrões de variantes vasculares. Desde então, grande ênfase tem sido dada à investigação da anatomia, desenvolvimento e evolução das variantes vasculares em Sapindaceae, visto que essa família tem sido reconhecida como tendo a maior diversidade de padrões anatômicos do reino vegetal (Cunha Neto et al., 2018; Chery et al., 2020; Rajput et al., 2021; Rizzieri et al., 2021; Pace et al., 2022). Atualmente, além da ontogenia típica (i.e., eustelo + câmbio bifacial único), dez tipos de variantes vasculares são reconhecidas para a família: caule composto por um cilindro central e três periféricos, cilindro vascular cordado, cunhas de floema, caule composto com um cilindro central e mais de três cilindros periféricos, câmbios sucessivos, caules lobados, cilindro

vascular dividido, cilindro vascular dividido com a formação tardia de um cilindro central, neoformações e cilindro vascular fissurado (Pace et al., 2022).

Nesta classificação, das dez variantes vasculares reconhecidas para Sapindaceae, nove são registradas para *Serjania* na topologia de Pace *et al.* (2022), exceto o “cilindro vascular fissurado”, que foi incluído somente para o gênero *Urvillea* tendo como base a partição do caule. Originalmente, Schenck (1893) agrupou a espécie *Serjania piscatoria* com o gênero *Urvillea* na mesma categoria de caule fissurado. Segundo o autor, o cilindro vascular fissurado tem duas origens distintas: em *S. piscatoria* se origina com a formação de cunhas de floema interrompendo o xilema secundário, enquanto o caule de *Urvillea* inicia-se lobado no crescimento primário e ocorre uma fissuração subsequente das porções dos caules através da dilatação dos raios que alcança a medula e pode “fissurar” o caule em duas ou mais unidades independentes. A inclusão de *S. piscatoria* juntamente com *Urvillea* em uma mesma categoria de variantes vasculares tem sido repetida em vários estudos (Bastos, 2016; Lopes et al., 2017), embora o próprio Schenck (1853) e outros autores que o sucederam tenham indicado que diferenças existem. Recentemente, Cunha Neto et al. (2023) reportou cinco vias de desenvolvimento em caules de *Urvillea*, sendo que apenas uma ontogenia (exclusiva da espécie *U. laevis*) exibe modificações anatômicas que são similares ao caule “fissurado” de *S. piscatoria*. Essas duas espécies têm em comum a formação de fragmentação do sistema vascular, mas as “fissuras” que dividem o caule em unidades independentes é observado em outras espécies de *Urvillea* e derivam de outros processos ontogenéticos (Cunha Neto et al. 2023). Em contrapartida, feixes isolados que estão presente em *S. piscatoria* não foram observados em *Urvillea* e neoformações foram relatadas apenas para a espécie *U. filipes* (Cunha Neto et al. 2023). Além disso, câmbios ectópicos em *U. filipes* constitui o único processo ontogenético determinando variantes vasculares na espécie, enquanto diferentes processos parecem estar presentes em *S. piscatoria* (Schenck, 1893). Sendo assim, os estudos recentes corroboram que há diferenças marcantes entre a ontogenia observada *S. piscatoria* em relação a maioria das espécies do gênero *Urvillea* que foram agrupadas na mesma categoria por Schenck e em estudos recentes.

Reconhecendo a necessidade de informações detalhadas sobre a ontogenia do caule nesta espécie emblemática por sua complexidade anatômica, investigamos o desenvolvimento anatômico caulinar de *S. piscatoria* a fim de compreender os processos ontogenéticos que geram a sua diversidade estrutural em contexto sistemático e evolutivo. Especificamente, objetivou-se identificar a posição filogenética de *S. piscatoria* dentro da filogenia recente do

gênero (Steinmann et al., 2022) e o padrão de evolução de variantes vasculares neste mesmo arcabouço filogenético.

## **2. MATERIAIS E MÉTODOS**

### **2.1 Glossário**

O glossário nesse estudo foi adaptado de Cunha Neto (2023) (Tabela Suplementar 1).

### **2.2 Coletas de material botânico**

Amostras de caules de três indivíduos de *Serjania piscatoria* foram coletadas em diferentes estágios de desenvolvimento e usadas no presente trabalho (tabela 1). Todas as amostras foram obtidas de material fresco, coletadas no Parque Nacional dos Serra dos Órgãos, no município de Teresópolis- RJ e no Parque Natural Municipal do Curió, no município de Paracambi, RJ, Brasil. Amostras foram coletadas de várias porções da plantas de forma sistematizada (seções de aproximadamente 5cm de comprimento), desde o ápice até a porção mais madura do caule. Amostras com menor diâmetro (1-7 mm) e com maior diâmetro (10-50 mm) foram fixadas em formaldeído-ácidoacético-álcool 70% e posteriormente armazenado em etanol 70% (modificado de Johansen, 1940). Os materiais testemunhos foram depositados nos herbários do Museu Nacional (R) e da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro (RBR). Amostras de madeira foram depositadas na xiloteca do Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (RBw) e do Museu Nacional-UFRJ (Rw).

### **2.3 Análises macroscópicas**

Para o preparo macroscópico, as amostras de maior diâmetro foram polidas com uma série de lixas a prova d'água de granulometria cada vez menor (600, 1200, 2000), deslizando as amostras na lixa debaixo d'água (Barbosa et al., 2021). As amostras polidas foram armazenadas em etanol 70%, fotografadas com uma câmera digital (Cannon Eos Rebel T3I) e no microscópio 3D (ZEISS Smartzoom 5). Os procedimentos anatômicos para análises micro e macroscópicas foram realizados no Laboratório de Anatomia Vegetal do Museu Nacional-UFRJ.

**Tabela 1.** Relação de indivíduos da espécie *S. piscatoria* Radlk. investigados nesse estudo, incluindo dados de coleta, número de acesso e diâmetro do caule.

Indivíduos	Data de coleta	Coletor; número do coletor	Herbário	Xiloteca	Menor diâmetro	Maior diâmetro	Local de coleta
Indivíduo 1 (IND1)	11/08/2010	G. V. Somner; 1529	RBR (59316)	RBw (9210)	5mm	20mm	Parque Nacional da Serra dos Órgãos, Teresópolis, Rio de Janeiro, Brasil.
Indivíduo 2 (IND2)	17/12/2021	N. F. Marques; G.V. Somner; 26	RBR (59225)	Rw (244873)	1mm	20mm	Parque Natural Municipal do Curió, Paracambi, Rio de Janeiro, Brasil.
Indivíduo 3 (IND3)	16/11/2022	N. F. Marques; G.V. Somner; 27	RBR (57956)	Rw (244874); Rw (244872)	20mm	52mm	Parque Natural Municipal do Curió, Paracambi, Rio de Janeiro, Brasil.

## 2.4 Procedimentos anatômicos para microscopia de luz

As amostras dos caules foram inicialmente seccionadas manualmente com lâmina cortante para detectar os principais estágios de desenvolvimento e serviu também como técnica para produzir algumas imagens do trabalho. Posteriormente, as amostras de menor diâmetro foram desidratadas em série etílica (70%– 100%), incluídas em historesina (Historesin® – Leica), seccionadas em micrótomo rotativo (Leica RM 2245) utilizando-se navalhas de vidro (Leica), com espessura variando entre 3 e 5  $\mu\text{m}$ . A coloração foi realizada com 0,05% azul de toluidina (O'Brien and McCully, 1981). Porções maiores de caule foram amolecidas em água fervente com glicerina e posteriormente embebidos em soluções mais concentradas de polietilenoglicol 1500 (10%- 100%) (Rupp, 1964). Essas amostras foram seccionadas em espessura variável (c. 16-25  $\mu\text{m}$ ) em micrótomo de deslize (Leica SM2000R), seguindo métodos descritos por Barbosa et al. (2010). Os cortes foram corados em Azul Astra 1% e Safranina 1% e montados em Entellan para confecção de lâminas permanentes. As fotografias foram realizadas utilizando um Microscópio Leica DM750 acoplado à câmera Leica ICC50 HD e software LAS EZ versão 3.0.0.

## 2.5 Coleta de dados moleculares: a filogenia de *Serjania*

Para identificar a posição filogenética de *S. piscatoria*, foi utilizada a filogenia publicada por Steinmann et al., (2022), cujo alinhamento foi disponibilizado em banco de dados público (<https://doi.org/10.5281/zenodo.5593388>). Em síntese, a filogenia incluiu 60 espécies da tribo Paullinieae (utilizando dados de duas regiões: ITS (nuclear) e trnL intron (cloroplastidial)). O grupo interno consistiu em 49 espécies de *Serjania*, incluindo *S. piscatoria*, e o grupo externo foi composto por 11 espécies de outros gêneros da tribo. Aparentemente, a árvore apresentada nesse estudo não foi enraizada. Para esta abordagem filogenética, foram geradas as primeiras sequências de DNA de *S. piscatoria* (Figuras Suplementares 1 e 2), para os mesmos marcadores utilizados por Steinmann et al., (2022) (i.e, ITS e trnL). As sequências serão depositadas no repositório de dados do Genbank, e o novo alinhamento completo será disponibilizado no repositório Zenodo.

## 2.6 Extração, amplificação e sequenciamento de DNA

A extração do DNA foi realizada a partir de fragmentos foliares com tamanho aproximado de 0.5 a 1.5 cm<sup>2</sup>, conservados em sílica-gel com sensor de umidade. O DNA genômico total foi extraído seguindo o protocolo do fabricante “DNeasy Plant Pro Kit” da empresa QIAGEN. As regiões ITS e trnL foram escolhidas para replicar a abordagem utilizada na filogenia de *Serjania* (Steinmann et al., 2022). A quantificação do DNA foi realizada através de gel de agarose a 1% e a visualização foi feita com auxílio do UVP MultiDoc-It<sup>TM</sup> M-16. Para a amplificação foram utilizados os primers ITS4 e ITS5 para a região ITS White et al. (1990), e o trnL intron foi amplificado com os primers trnl-c e trnl-d de Taberlet et al. (1991). Para a solução de PCR foi adicionado (por amostra) 3.9 µL de água MilliQ, 2 µL de Buffer 5x (Promega), 1 µL de MgCl<sub>2</sub> (25mM), 0.4 µL de mix de dntp (10mM), 1 µL de cada primer (10nM), 3 µL do DNA total e 0.2 µL de taq polimerase (Applied Biosystem). Após a amplificação das regiões alvo, o produto da reação de PCR foi purificado com o kit de purificação "Wizard SV Gel and PCR Clean-Up System" (Promega). As amostras foram novamente quantificadas através do gel de agarose a 1% e os produtos purificados de alta qualidade foram submetidos ao sequenciamento Sanger, executado pelo sequenciador automático “ABI 3730xl System” pela empresa Macrogen.



Todas as sequências obtidas passaram por análise de qualidade, feita com auxílio dos pacotes phred, phrap/cross\_match/swat e consed/Autofinish (Ewing et al., 1998; Gordon et al., 1998) utilizando valores de qualidade iguais ou superiores a 20 (recomendação sugerida para análises filogenéticas). Após a obtenção dos *contigs* de alta qualidade, as sequências de consenso foram exportadas e checadas pelo BLAST (Altschul et al., 1990).

## 2.7 Alinhamento e análise filogenética

As sequências de *S. piscatoria* foram tratadas usando Geneious v.8.0.5 (Bio-matters Ltd., Auckland, Nova Zelândia) e alinhada com as sequências selecionadas do trabalho de Steinmann et al. (2022). Para cada região, as sequências foram alinhadas usando o *MUSCLE* com os parâmetros padrão executados em Geneious v.8.0.5. As sequências alinhadas tanto para região ITS quanto para o trnL foram concatenadas usando Geneious e visualizadas usando AliView v.1.28 (Larsson, 2014). O alinhamento concatenado final foi utilizado para inferência filogenética de máxima verossimilhança (ML) e para inferência bayesiana (BI). O esquema de particionamento mais adequado foi obtido através do recurso do IQ-TREE no portal CIPRES Science Gateway (Miller et al., 2010) e aplicados para inferências das árvores de ML e BI. Para análise de ML, utilizamos o software IQ-TREE v.2.1.2 e bootstrap com 1000 réplicas.

Para a análise particionada de inferência bayesiana, usamos um conjunto modificado de modelos de substituições (baseados no ModelFinder Result) que pode ser acomodado por MrBayes v.3.2.7. A cadeia de Markov de Monte Carlo foi realizada com duas execuções em cada uma das quatro cadeias, por 10 milhões de gerações com 25% (ou 2,5 milhões) de burn-in de árvores amostradas a cada 1000 gerações. Consideramos a convergência das cadeias de Markovianas usando a probabilidade log posterior e se o tamanho efetivo da amostra foi  $\geq 200$  conforme analisado pelo Tracer v.1.7.2 (Rambaut et al., 2014). Combinamos a probabilidade posterior de árvores usando o editor de texto BBEdit v.14.6.3 (Bare Bones Software; <http://www.barebones.com/>). Em seguida, usamos o TreeAnnotator v.1.10.4 (pacote BEAST v.1.10; Suchard et al., 2018) para gerar a árvore de máxima credibilidade (MCC) usando as possibilidades de árvores das execuções combinadas de MrBayes (excluindo 2,5 M de árvores a cada execução), com alturas medianas dos nós. O tamanho da população específica da árvore e do nó resultante foi visualizado no FigTree v.1.4.4.

## 2.8 Codificação de caracteres e análise de estados de caracteres ancestrais

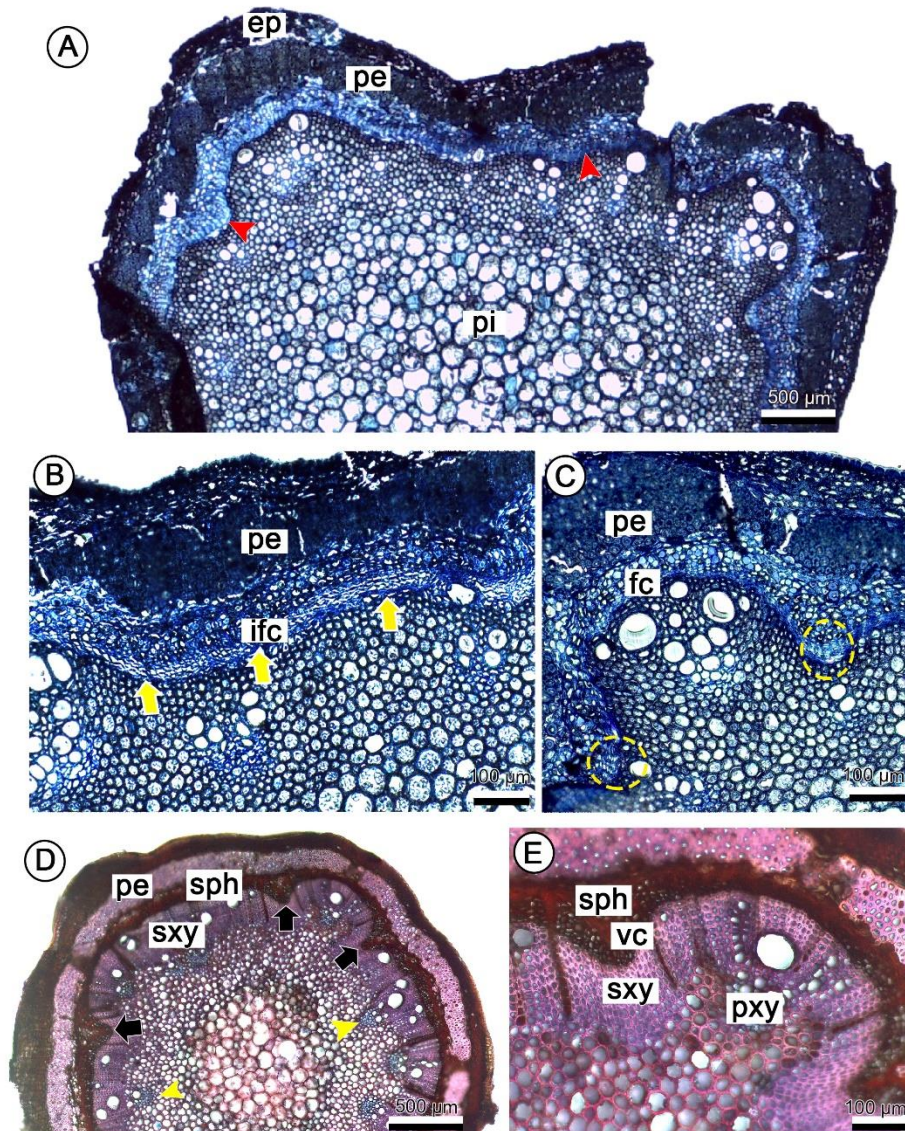
Para compreender a evolução da anatomia vascular em *S. piscatoria*, primeiro determinamos os tipos de variantes existentes com base em estudos de desenvolvimento. Para reconstruir a evolução das ontogenias do caule, codificamos cada padrão anatômico encontrado nas espécies de *Serjania* e nas espécies do grupo externo como um estado de caráter distinto. Os estados ancestrais foram estimados e visualizados usando mapeamento de caracteres estocásticos com a função `make.simmap` (Revell, 2013), sob o modelo de melhor ajuste de evolução (ER) determinado pelo critério de informação de Akaike na função `fitDiscrete` do pacote R Geiger (Pennell et al., 2014). Mil simulações foram realizadas ao longo da árvore de máxima verossimilhança, e os resultados foram resumidos com a função `plot.simmap` escrita pelo Dr. Michael May (Universidade da Califórnia, Berkeley, EUA). Todas as análises foram realizadas em R (R Core Team, 2022) utilizando um script adaptado de Cunha Neto et al., (2023), o qual está disponível no Zenodo (<https://zenodo.org/records/775404>).

## 3. RESULTADOS

Considerando o desenvolvimento caulinar, desde a sua origem no ápice caulinar até caules com crescimento secundário, dois caminhos ontogenéticos podem ser descritos para a formação do sistema vascular caulinar em *S. piscatoria*. Essa dicotomia está associada com a presença ou ausência de um feixe isolado em estágios iniciais de desenvolvimento, o qual pode ou não dar origem a uma unidade vascular com crescimento secundário em caules adultos, como será discutido posteriormente (Fig. 1A-E, 2A-E). Após o estabelecimento ou não do feixe isolado, podemos notar o desenvolvimento de outros padrões anatômicos que resultam em morfologias distintas. Sendo assim, todos os indivíduos de *S. piscatoria* podem apresentar um ou mais dos quatro processos ontogenéticos: (1) formação da unidade vascular derivada do feixe isolado; (2) formação de Cunhas de Floema; (3) compartimentalização do sistema vascular e (4) presença de neoformações através da formação de novos câmbios. Abaixo descrevemos em detalhe cada um desses processos e como eles contribuem individualmente ou em conjunto para o processo de desenvolvimento do sistema vascular em caules de diferentes espécimes de *S. piscatoria*.

### 3.1 Transição do crescimento primário para o secundário

Na transição do crescimento primário para o secundário (ca. 5 mm de diâmetro), o caule possui conformação circular ou pode ser levemente lobado, sendo composto por epiderme e periciclo parenquimático (Fig.1A-E).



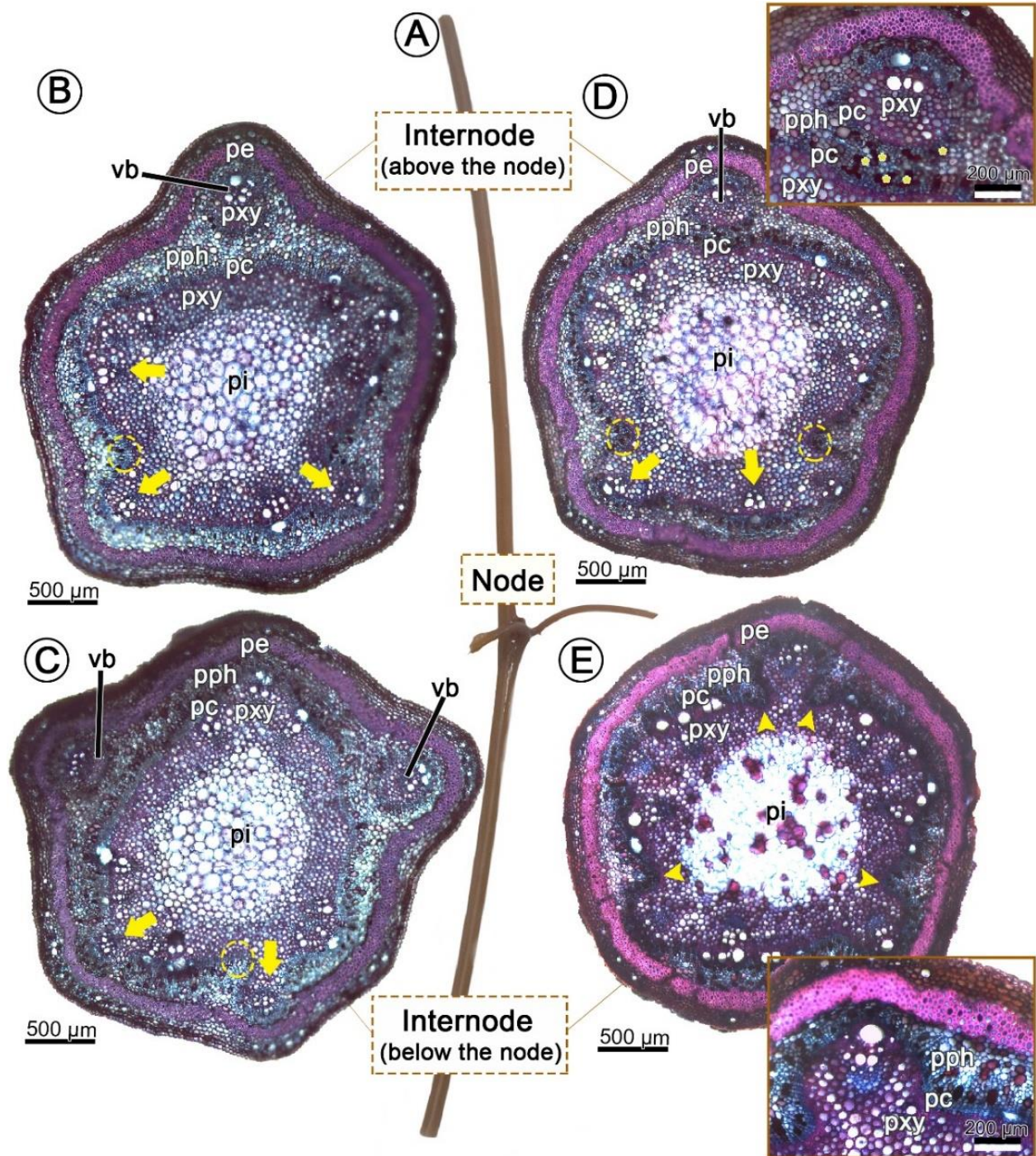
**Figura 1**– Secções transversais dos caules em transição do crescimento primário para o secundário de *Serjania piscatoria* (IND1). (A) Pequenas “ondulações” no câmbio (pontas de setas vermelhas) devido à atividade diferencial na produção de xilema e floema. (B) Estabelecimento do câmbio interfascicular (setas amarelas). (C) Câmbio fascicular e formação de arcos de floema (elipses pontilhadas). (D) Crescimento secundário inicial com formação de cunhas de floema (setas pretas) em regiões do câmbio interfascicular. Observe a presença de protoxilema (pontas de setas amarelas). (E) Detalhe do câmbio contínuo na região das cunhas. Ep= epiderme; pe = periciclo; fc= câmbio fascicular; ifc= câmbio interfascicular; pxy= xilema primário; vc= câmbio vascular, sxy= xilema secundário, sph = floema secundário.

O sistema vascular é caracterizado por um eustelo típico com feixes vasculares colaterais delimitando a medula parenquimática (Fig.1A-E). O câmbio vascular é formado da maneira típica, a partir do câmbio interfascicular oriundo do parênquima localizado entre os

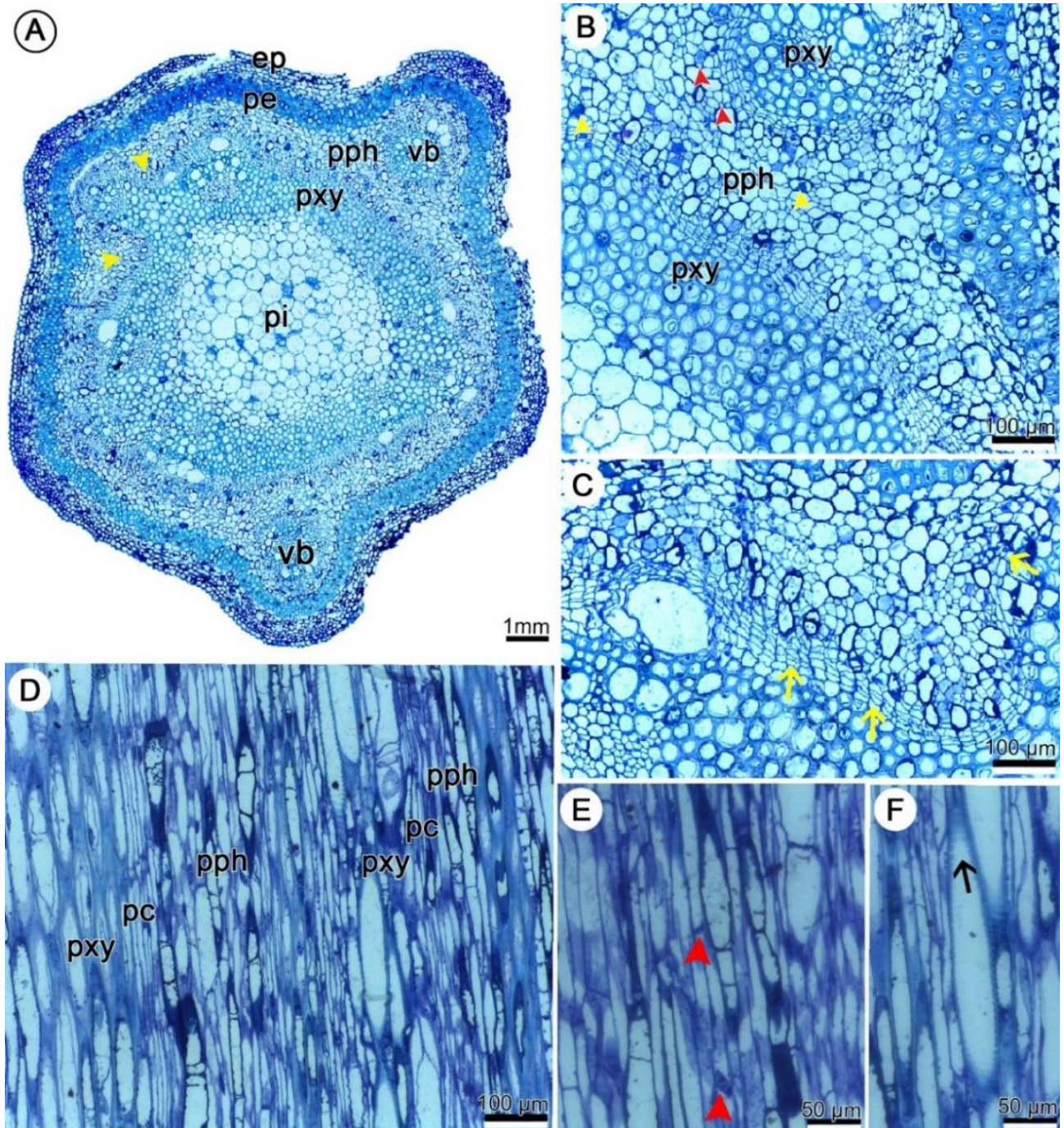
feixes (Fig. 1B) e do câmbio fascicular proveniente do procâmbio (Fig. 1C). Nestas regiões, há uma maior formação de floema secundário em relação ao xilema secundário dando origem aos arcos de floema (Fig. 1C). Devido a continuidade da atividade diferencial do câmbio, esses arcos de floema progridem para cunhas de floema que são regiões com maior desigualdade na relação de floema e xilema secundário (Fig. 1D-E). Nesse estágio de desenvolvimento, os arcos e cunhas de floema são formados principalmente a partir do câmbio interfascicular, mas o câmbio permanece contínuo em toda a circunferência do caule (Fig. 1D-E).

### **3.2 O caule jovem e a formação do feixe vascular isolado**

Em alguns indivíduos (ca. 1-2 mm de diâmetro), um ou dois feixes vasculares se encontram isolados dos demais feixes do eustelo (Fig. 2A-D). Esses feixes isolados são compostos por xilema e floema primários com a polaridade usual, i.e., xilema centrípeto e floema centrífugo (Fig. 2B-D). Nos feixes isolados, observa-se células de proto e metaxilema se diferenciando e as fibras pericíclicas estão na porção mais periférica do floema primário (Fig. 2B-E; 3A-F). Os tecidos do feixe isolado são facilmente distinguidos do floema dos demais feixes do eustelo devido a presença de idioblastos no floema primário do cilindro central (Fig. 2D, Fig. 3A-B). Em alguns casos, concomitante com a atividade cambial no cilindro central (Fig. 2B-E, Fig. 3A-B), o feixe pode permanecer isolado ao longo de alguns entrenós e um câmbio pode se desenvolver a partir do procâmbio do feixe (Fig. 2B-D, Fig. 3B). Já em outros casos, este feixe vascular isolado de um entrenó acima (Fig. 2D), se funde ao cilindro vascular central após a passagem pelo nó (Fig. 2E).



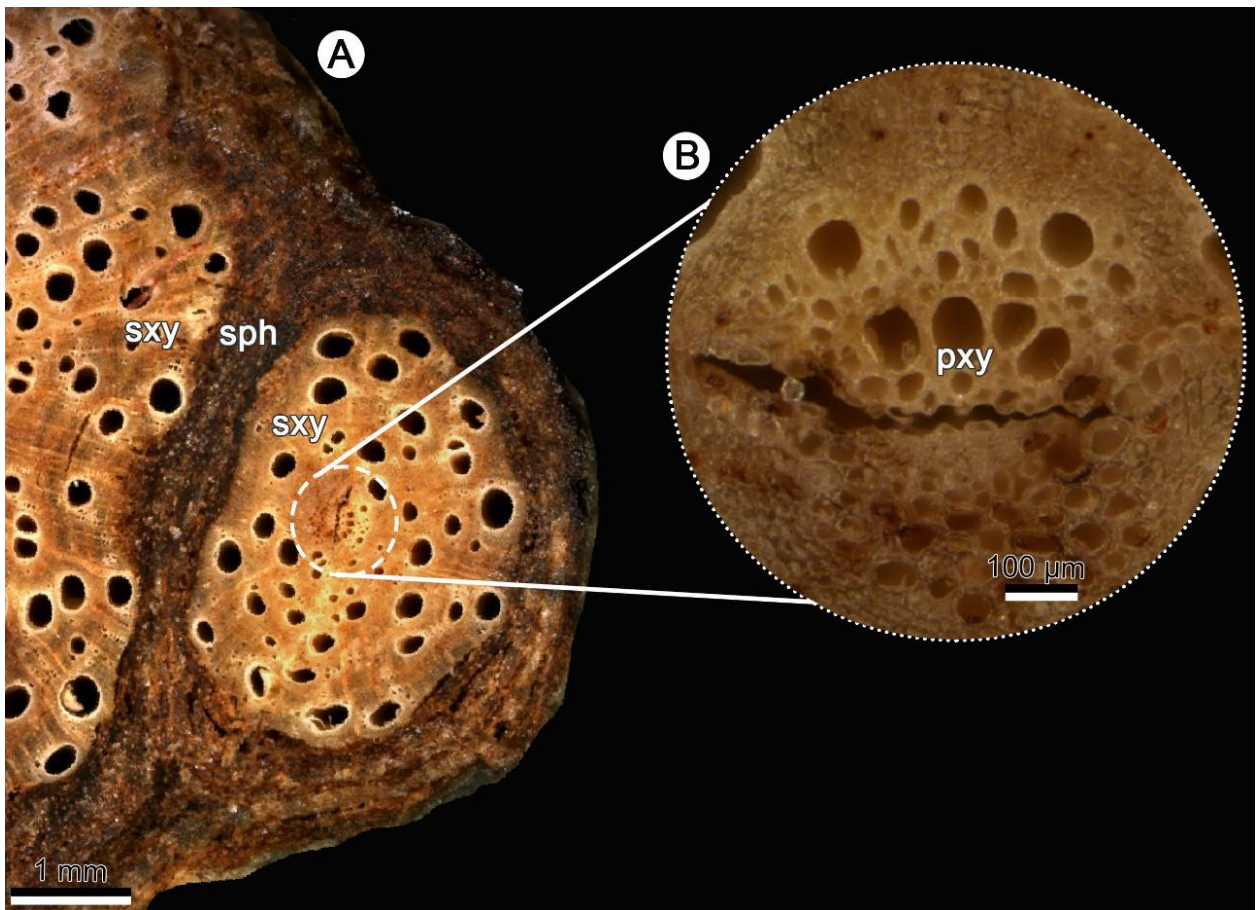
**Figura 2-** Caule jovem de *Serjania piscatoria* com a presença (ou não) do feixe vascular isolado (IND2). (A) Caule com dois entrenós desenvolvidos. Do lado esquerdo, indivíduo com 1 mm de diâmetro (B-C) e do lado direito (D-E), com 2 mm de diâmetro. (B) Caule com feixes vasculares colaterais (setas amarelas) formando o cilindro central e presença de arcos de floema (elipse pontilhada amarela). Observe um feixe vascular (vb) isolado do eustelo. (C) Caule com dois feixes vasculares isolados do eustelo e a presença de um arco de floema (elipse pontilhada amarela). (D) Caule com um feixe vascular isolado (vb) e dois arcos de floema (elipses pontilhadas amarelas). Note a presença de idioblastos no floema primário (asteriscos amarelos) do cilindro central. (E) Feixe vascular fundido no cilindro central e quatro arcos de floema (pontas de setas amarelas). Note o detalhe do feixe fundido. Pe= periciclo; vb= feixe vascular; pxy= xilema primário; pc= procâmbio; pph= floema primário; pi= medula.



**Figura 3-** Seções transversais (A-C) e longitudinais (D-E) do caule em transição do crescimento primário para o secundário com feixes vasculares isolados (IND2). (A) Presença de dois feixes vasculares isolados e dois arcos de floema (pontas de setas amarelas). (B) Seção transversal mostrando o floema primário entre os feixes do eustelo e o feixe isolado. Note a presença de elementos de tubo crivado com células companheiras (pontas de setas vermelhas) e idioblastos (pontas de setas amarelas). (C) Atividade inicial do câmbio vascular (setas amarelas) formado a partir dos feixes do eustelo. (D) Procâmbio dos feixes do eustelo (lado esquerdo) e do feixe isolado (lado direito). (E) Elemento de tubo crivado e placas crivadas (pontas de setas vermelhas) no floema primário do feixe vascular do eustelo. (F) Elemento de vaso com espessamento helicoidal. Ep= epiderme; pe= periciclo; vb= feixe vascular isolado; pxy= xilema primário; pc= procâmbio; pph= floema primário; pi= medula.

### 3.3 O crescimento secundário no cilindro central e no feixe vascular isolado

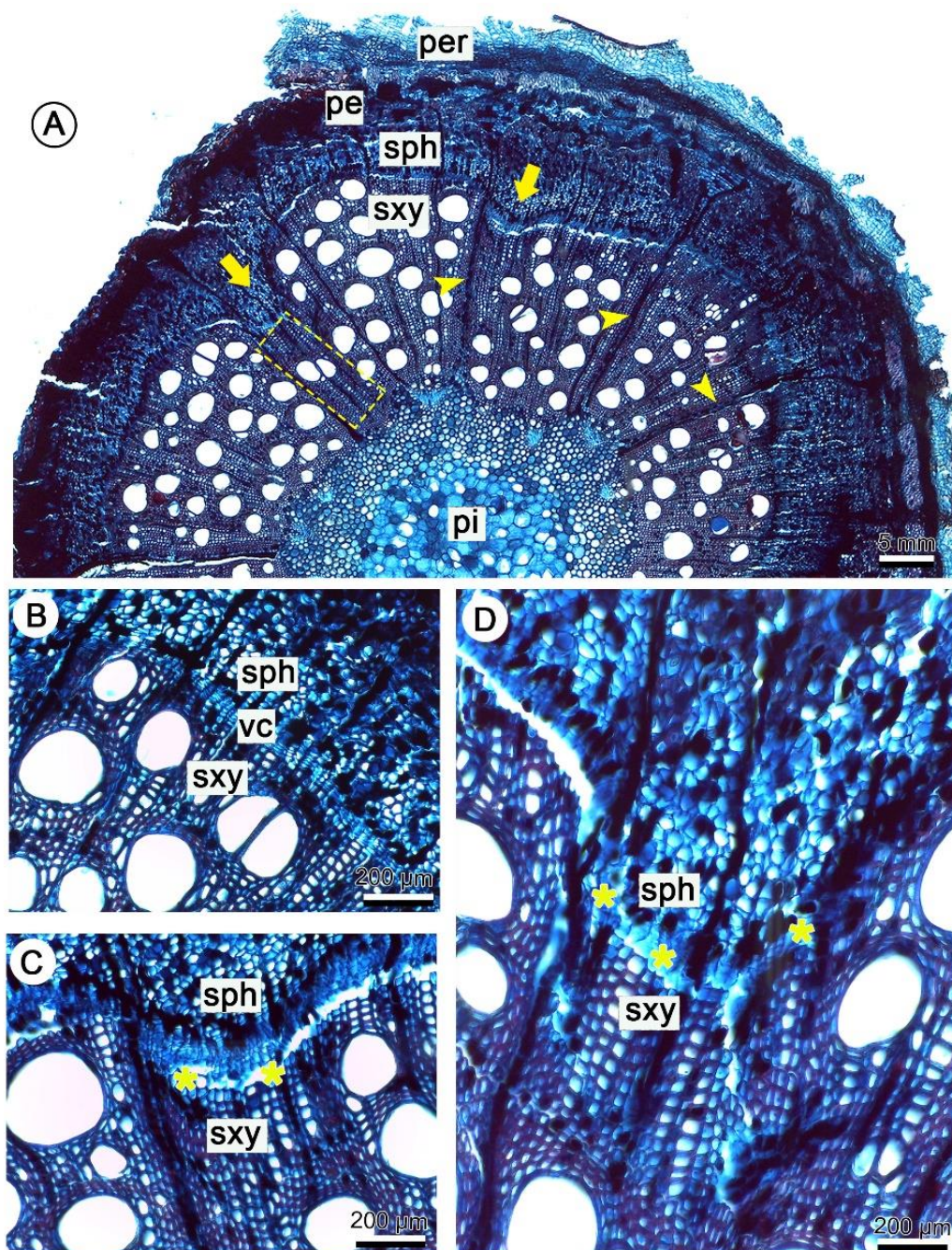
Nos caules em crescimento secundário (ca. de 7 mm de diâmetro), os espécimes que possuem o feixe isolado, formam um cilindro vascular típico a partir dos feixes do eustelo na região central, assim como o câmbio do “feixe isolado” também forma tecidos vasculares secundários com a polaridade usual (Fig. 4A-B). Esse câmbio no “feixe isolado” se desenvolve de forma concêntrica e determina a formação de uma unidade vascular circular, que a partir de agora será denominado apenas de “unidade vascular” (Fig. 4A). É possível notar o polo de protoxilema e fibras no centro da unidade vascular (Fig. 4B), confirmando sua origem derivada do feixe vascular isolado em caules mais jovens. Essa unidade vascular permanece nos caules adultos destes espécimes.



**Figura 4-** Caule em crescimento secundário com a unidade vascular derivada do feixe vascular isolado (IND2). (A) Visão macroscópica do caule mostrando o xilema e floema secundário do cilindro central e a unidade vascular isolada (“cilindro periférico”). (B) Note a presença do xilema primário protoxilema e fibras na unidade vascular. Pxy= xilema primário; sxy= xilema secundário; sph= floema secundário.

### 3.4 Atividade cambial diferenciada: a progressão de cunhas de floema

Com a continuidade do crescimento secundário (a partir de 5mm de diâmetro), o câmbio vascular do cilindro central continua a atividade diferencial nos arcos e cunhas de floema que surgiram nos estágios iniciais de desenvolvimento gerando cunhas cada vez mais profundas (Fig. 5A-D). As cunhas de floema apresentam tamanhos distintos ao longo da circunferência do caule (Fig. 5A). Na região das cunhas há uma menor produção de elementos de vasos, sendo o xilema secundário formado majoritariamente por fibras (Fig. 5A). Neste estágio de desenvolvimento, o caule continua apresentando um contorno circular, com o câmbio contínuo (Fig. 5B) o qual se mantém até mesmo nas regiões das cunhas (Fig. 5C-D).

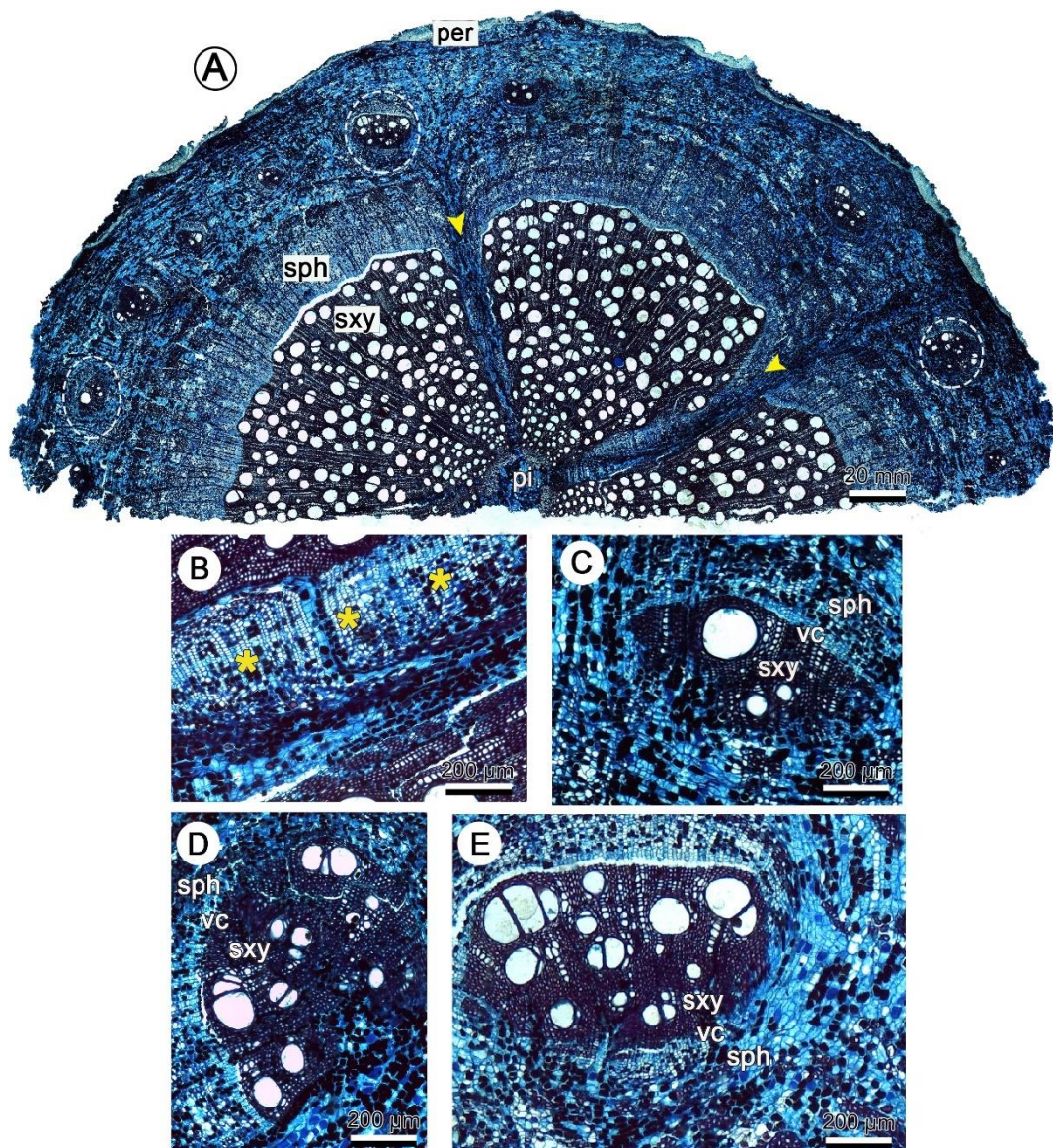




**Figura 5-** Caules de *Serjania piscatoria* em crescimento secundário com formação de cunhas de floema (IND1) (A) Atividade cambial diferenciada formando cunhas de floema (setas amarelas). Note raios vasculares (cabeça de seta amarela) e menor quantidade de vasos largos na região das cunhas de floema (retângulo pontilhado amarelo). (B) Detalhe do câmbio vascular com atividade regular na região da entre cunhas. (C) Detalhe da cunha de floema menos acentuada (asteriscos amarelos). (D) Detalhe do câmbio contínuo por toda a cunha de floema (asteriscos amarelos). Per= periderme; pe = periciclo, vc = câmbio vascular, sxy = xilema secundário, sph= floema secundário; pi= medula.

### 3.5 Caules com crescimento avançado: dissecção do sistema vascular e a formação de câmbios ectópicos

Em caules desenvolvidos (ca. 20mm de diâmetro), a atividade cambial entre as cunhas possui uma maior produção de tecidos vasculares em comparação ao câmbio vascular na região das cunhas de floema (Fig. 6A), o qual permanece contínuo com o câmbio entre as cunhas (Fig. 6B). Esse processo leva à formação de cunhas mais profundas, que dissecam o xilema secundário em diversas porções (Fig. 6A). Em geral, são formadas três a quatro cunhas de floema que se estendem até a medula (Fig. 6A), enquanto cunhas menores podem se desenvolver em outras regiões do câmbio (Fig. 6A).

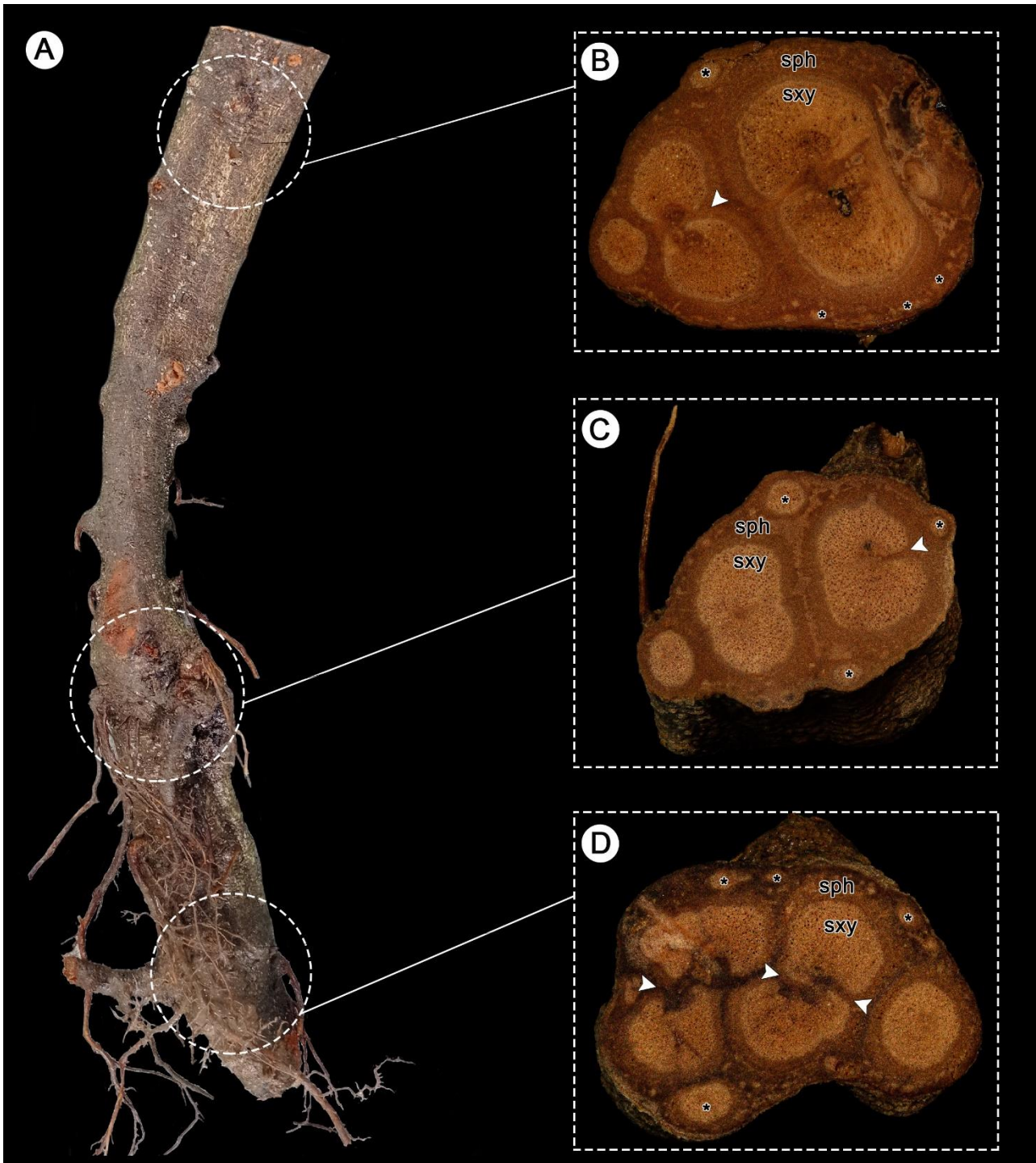


**Figura 6-** Seções transversais dos caules de *Serjania piscatoria* em crescimento secundário avançado evidenciando as cunhas de floema, compartimentalização do sistema vascular e formação de câmbios ectópicos (IND1). **(A)** Cunhas de floema profundas (pw) atingindo a medula (pontas de setas amarelas) segmentado o xilema secundário, e neoformações (câmbios ectópicos) no floema secundário não-condutor (elipses pontilhadas brancas). **(B-E)** Detalhes da figura A. **(B)** Câmbio vascular da cunha de floema (asteriscos amarelos). **(C)** Novo câmbio se diferenciando paralelamente ao câmbio principal. **(D)** Novo câmbio se diferenciando perpendicularmente, tendendo a formar uma estrutura circular. **(E)** Estrutura circular desenvolvida pelo novo câmbio. Per= periderme; pw= cunhas de floema; sxy= xilema secundário; sph= Floema secundário; vc = câmbio vascular; pi= medula.

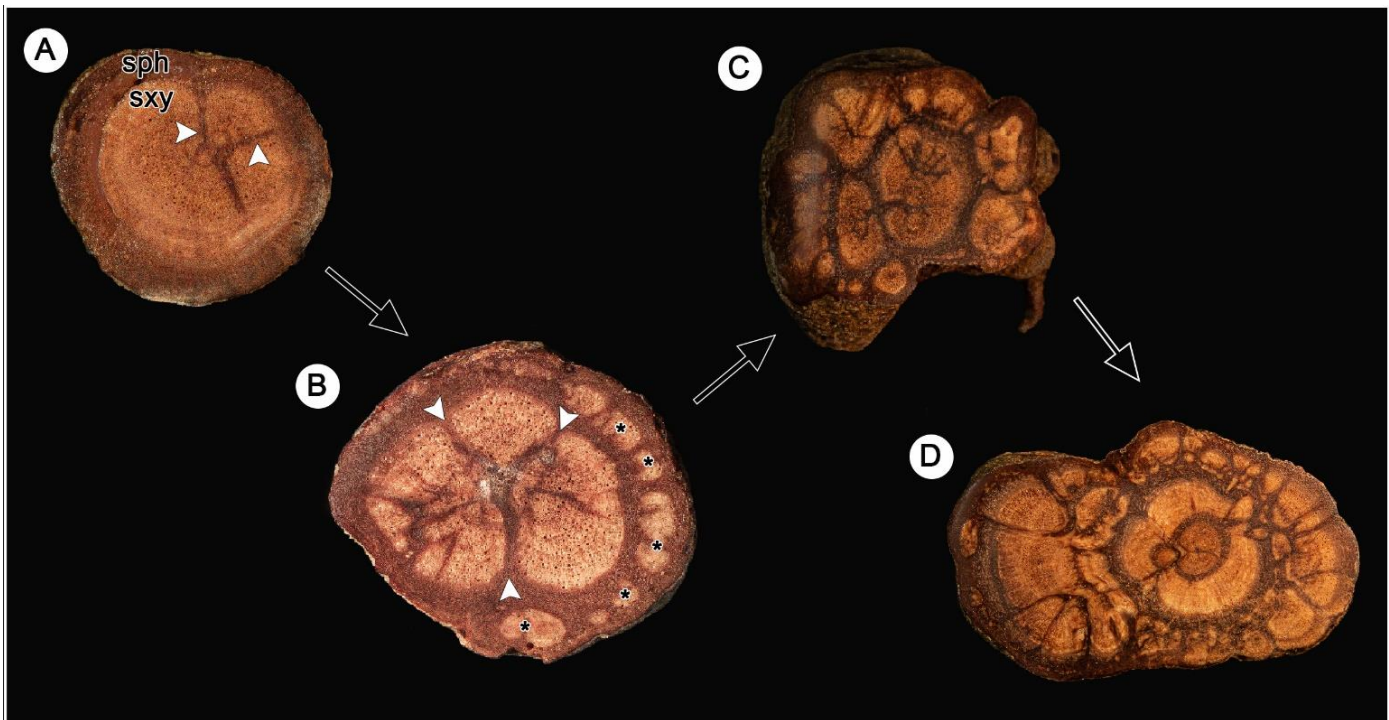
Em paralelo à dissecção do sistema vascular, ocorre a formação de novos câmbios que se originam a partir da diferenciação de parênquima axial do floema secundário não-condutor (Fig. 6A-E). Esses novos câmbios podem se diferenciar paralelamente (Fig. 6C) ou perpendicularmente (Fig. 6D) ao eixo caulinar. Os novos câmbios continuam produzindo xilema secundário centripetamente e floema secundário centrifugamente, e tendem a desenvolver estruturas circulares (Fig. 6E).

### **3.6 A plasticidade e labilidade de processos ontogenéticos determinam a diversidade anatômica em caules adultos**

Os indivíduos em crescimento secundário avançado apresentam anatomia complexa, uma vez que acumulam uma série de modificações anatômicas resultantes da combinação de dois ou mais dos quatro processos ontogenéticos descritos anteriormente (Fig.7A-D; Fig. 8A-D; Figuras Suplementares 3 e 4). Em geral, a maioria dos indivíduos adultos exibem o sistema vascular compartimentalizado devido à formação de cunhas de floema (Fig.7B-D; Fig.8A-D). Esse processo pode ocorrer também nas neoformações derivadas de novos câmbios (Fig.7B-D; Fig.8B-D). À medida que acontece a formação repetida e intensificada desses processos, principalmente neoformações e fissuras no xilema secundário, o caule assume configurações anatômicas bastante distintas gerando padrões distintos em cada espécime, o que caracteriza o polimorfismo da espécie (Fig. 8C-D).



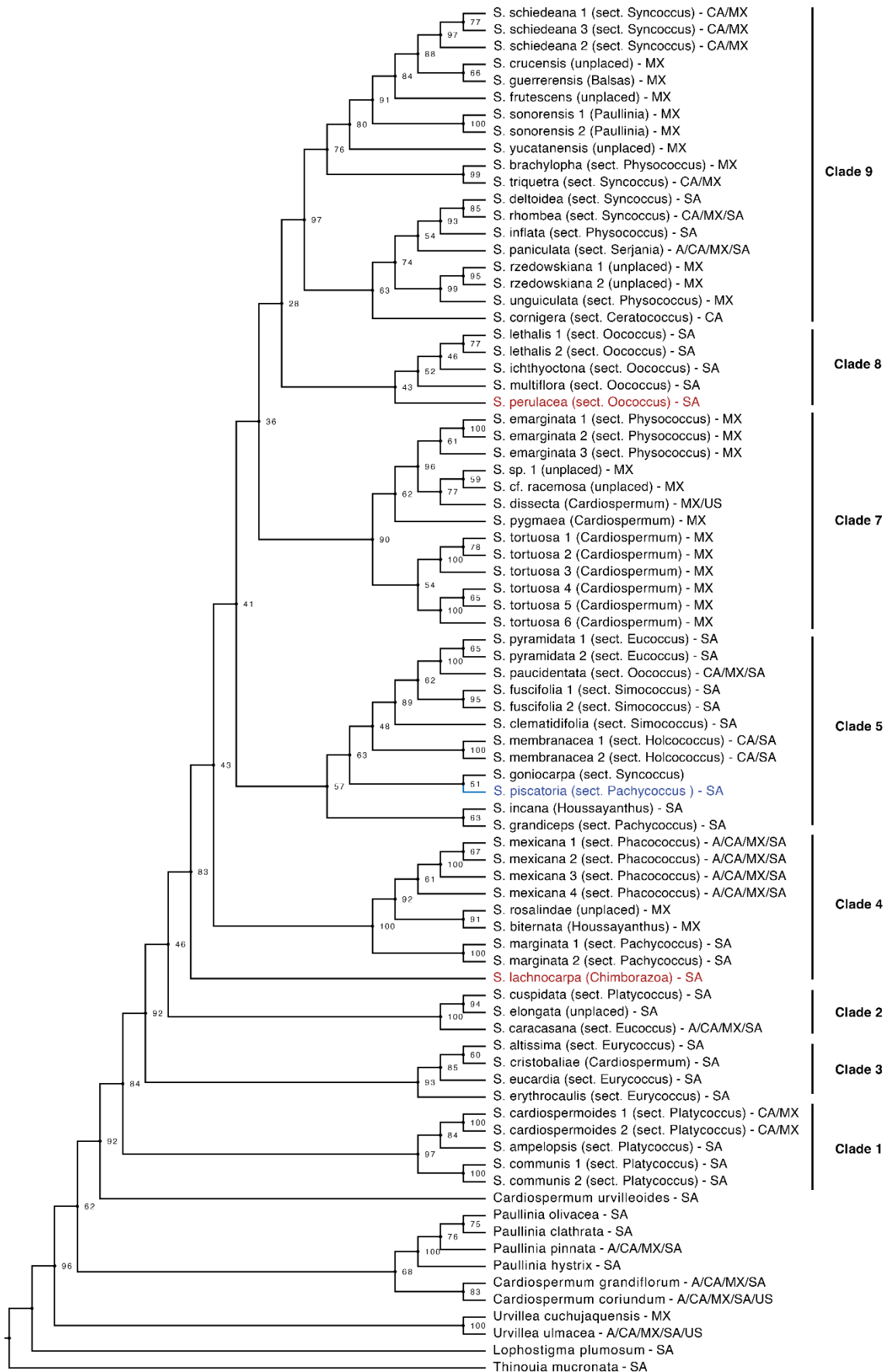
**Figura 7-** Macromorfologia de caules adultos de *Serjania piscatoria* (IND3). (A) Porção próxima da base da planta com a presença de raízes adventícias. (B-D) As seções transversais foram amostradas do caule na figura A, que possui extensão de 15-20 cm de distância da base. Note o sistema vascular complexo, devido à múltiplo processos ontogenéticos, incluindo fragmentação por cunhas de floema (pontas de setas brancas), e neoformações (câmbios ectópicos) (asteriscos). Sxy= xilema secundário; sph= floema secundário. Diâmetro dos caules: B= 4cm; C= 3,8cm; D= 3,8cm.



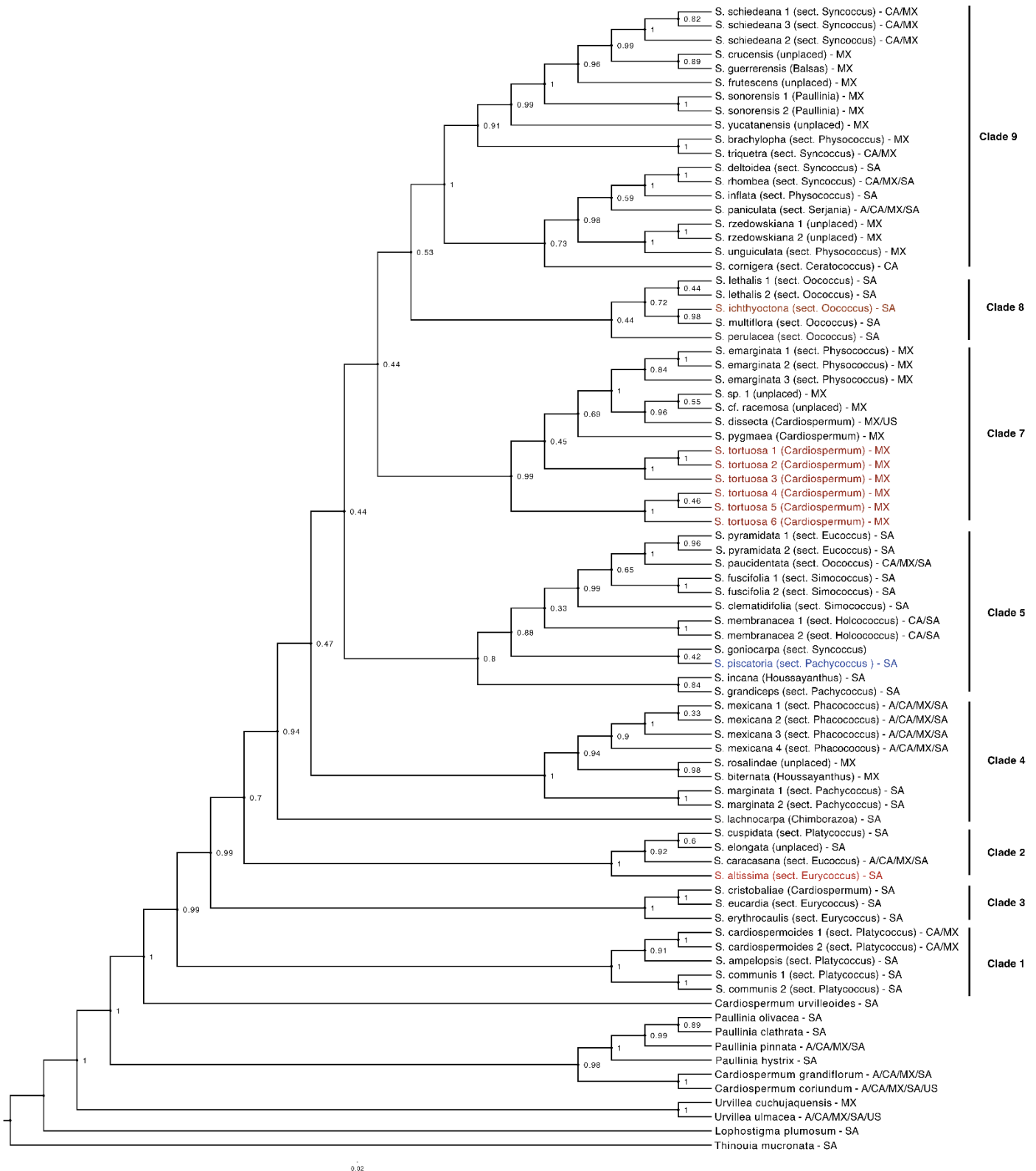
**Figura 8-** Macromorfologia do caule de *S. piscatoria* próximo a região basal (IND3). O caule que deu origem às secções em A-D possuía extensão de ca. 10 cm distante da base. As imagens foram fotografadas a partir de amostras espaçadas em incrementos de ca. 5cm. (A) Cunhas de floema compartimentalizando o sistema vascular em três porções (pontas de setas brancas). (B) Sistema vascular compartimentalizado em várias porções (pontas de setas brancas) e neoformações (câmbios ectópicos) (asteriscos pretos). (C-D) Intensificação da formação das cunhas de floema fragmentando o xilema secundário e as neoformações adicionais (câmbios ectópicos). Sxy= xilema secundário; sph= floema secundário. Diâmetro dos caules: A= 2cm; B= 2cm; C= 3,7cm; D= 5,2cm.

### 3.7 A posição filogenética de *Serjania piscatoria*

A árvore filogenética de máxima verossimilhança (ML) (Fig. 9) e a árvore de consenso 50% da regra majoritária bayesiana (Fig. 10) são congruentes, mas apresentam diferenças quanto à posição de três espécies (Fig. 9, 10). A filogenia é bem resolvida e com nós internos com valor de suporte (bootstrap) na árvore de ML variando de 60 à 90, e probabilidade posterior variando de 0.7 a 1 na árvore bayesiana. Dentro desta filogenia enraizada com *Thinouia*, *Lophostigma* é a primeira linhagem que diversificou, seguida pelo gênero *Urvillea* (Fig. 9). *Cardiospermum* é polifilético, com algumas espécies formando um clado irmão de *Paullinia*, e *C. urvilleoides* aninhado dentro de *Serjania* (Fig. 9). Filogeneticamente, *Serjania piscatoria* é a linhagem irmã de *Serjania goniocarpa* Radlk., tendo valores de bootstrap =51 e probabilidade posterior =0,42. Estas espécies estão inseridas no clado 5, juntamente com outras sete espécies, sendo elas (Fig. 9): *S. membranacea* Splitg., *S. clematidifolia* Cambess., *S. fuscifolia* Radlk., *S. pyramidata* Radlk., *S. paucidentata* Radlk., *S. incana* Radlk. e *S. grandiceps* Radlk.



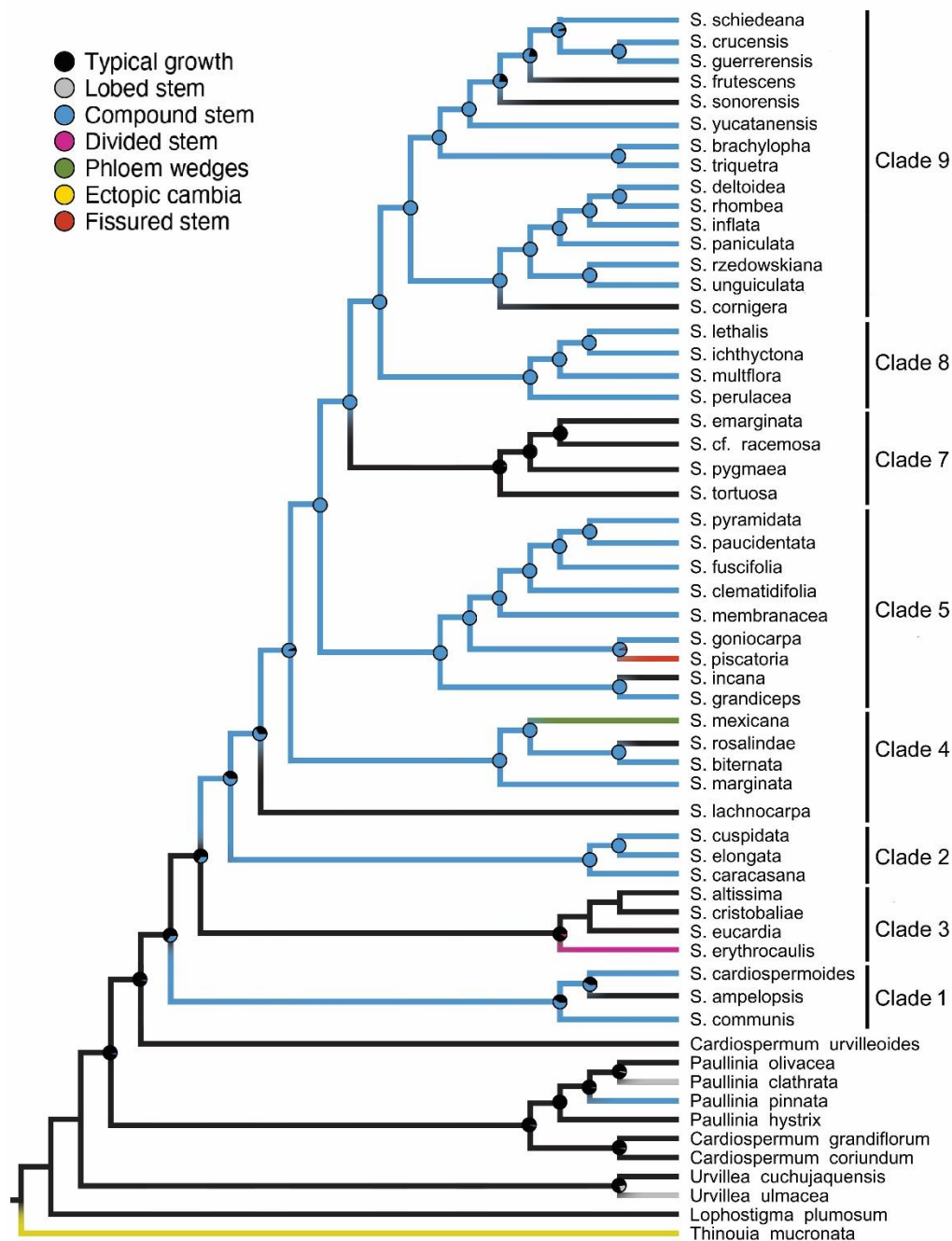
**Figura 9-** Árvore filogenética de máxima verossimilhança (ML) de *Serjania* com base em Steinmann et al., (2022) e inclusão de *S. piscatoria*. Os números associados aos nós indicam valores de bootstrap. Os clados são numerados seguindo a classificação de Steinmann et al., (2022). As espécies do clado 6 da filogenia de Steinmann et al., (2022) foram desmembradas nesta análise e estão indicadas nas cores vermelhas. CA, América Central; MX, México; SA, América do Sul; EUA, Estados Unidos; A, Antilhas.



**Figura 10-** Árvore de consenso 50% da regra majoritária bayesiana de *Serjania* com a inclusão de *S. piscatoria*. As espécies marcadas em vermelho estão em posições diferentes em relação à árvore de ML (Fig. 9). Os números associados aos nós indicam os valores de probabilidade posterior. Os clados são numerados seguindo a classificação de Steinmann et al., (2022).

### 3.8. A evolução de variantes vasculares em *Serjania*

A reconstrução de estado ancestral de caracteres indicou que o último ancestral comum de Paullinieae possuía provavelmente caule típico (Fig. 11). O ancestral comum de *Serjania* foi reconstruído como tendo caule típico, do qual evoluiu o caule composto ao menos duas vezes, no clado 1 e na linhagem derivada do ancestral comum dos clados 2, 4, 5, 7 e 9 (Fig. 11).



**Figura 11-** Evolução de caracteres ancestrais do caule ao longo dos ramos da árvore de máxima verossimilhança de *Serjania*. Note que o ancestral de *Serjania* foi reconstruído com maior probabilidade de ter caule simples. Dentro de *Serjania*, todas as variantes vasculares evoluíram somente uma vez nesta análise, incluindo o caule fissurado em *S. piscatoria*.

Nesta análise, *Serjania piscatoria* foi codificada como tendo caule fissurado, que é o padrão mais característico da espécie. Este padrão evoluiu somente nesta linhagem a partir de um ancestral com caule composto, que é o padrão encontrado em todas as outras espécies do clado 5, e na maioria das outras espécies de *Serjania* incluídas nesse estudo (Fig. 11). De maneira similar, outros quatro padrões surgiram de forma independente somente uma vez nesta filogenia sendo eles: cunhas de floema, observado em *S. mexicana* (clado 4), caule dividido, observado em *S. erythrocaulis* (clado 3), caule lobado, observado em *Paullinia clathrata*, e câmbios ectópicos, observado em *Thinouia mucronata* (Fig. 11). Além disso, houve reversão do tipo composto para o caule típico múltiplas vezes dentro de *Serjania*, nos cladogramas 4, 5, 7, e 9.

## 4. DISCUSSÃO

### 4.1 *Serjania piscatoria*: um caso de desenvolvimento lábil, polimórfico e complexo

A ontogenia do caule de *S. piscatoria* compreende quatro processos ontogenéticos que geram uma arquitetura vascular do caule que se diferencia do padrão típico das plantas com sementes. O *primeiro* processo envolve o surgimento de feixes vasculares isolados gerando uma unidade vascular com crescimento secundário que permanece isolada no caule mais desenvolvido. O *segundo* processo, que pode ocorrer de forma concomitante ao primeiro, representa a formação de cunhas de floema, as quais apresentam conformação e profundidade variada. O *terceiro* processo envolve a compartimentalização do sistema vascular através de cunhas de floema muito profundas, que fragmenta o sistema vascular do cilindro central em porções independentes, caracterizando um caule fissurado. Finalmente, o *quarto* processo envolve a formação de novos câmbios, que adiciona tecidos vasculares ao caule através de neoformações derivadas do floema secundário com arranjo variado. Esses quatro processos ontogenéticos podem ser distribuídos nas três diferentes categorias de “variantes vasculares” (Cunha Neto 2023). O primeiro processo ontogenético pode ser caracterizado como variante procambial, o segundo e terceiro como variantes cambiais e o quarto é um caso de câmbios ectópicos. Essa enorme diversidade de processos ontogenéticos demonstra uma extrema labilidade dos meristemas vasculares em *S. piscatoria*, que apresenta múltiplas variantes vasculares em um mesmo caule gerando padrões morfo-anatomicos distintos. Além disso, esses diferentes padrões nem sempre estão presentes em todos os indivíduos da mesma população, o que determina um caso de polimorfismo. A seguir, discutimos cada um desses processos



ontogenéticos em detalhe e suas implicações para a diversidade e evolução do sistema vascular em lianas de Sapindaceae.

#### **4.2 O feixe isolado: o caminho para “caules compostos alternativos”**

Uma das modificações do caule de *S. piscatoria* é a presença alternativa de um feixe vascular isolado em estágios iniciais de desenvolvimento, que pode se perpetuar de forma isolada no caule adulto formando uma unidade vascular com crescimento secundário. Esse fenômeno que já havia sido relatado por Schenck (1893) para *S. piscatoria*, também é mencionado para a espécie *Serjania subdentata*, a qual é caracterizada como tendo caule composto (Johnson and Truscott, 1956). Nesse estudo, os autores demonstraram que um ou mais feixes podem permanecer separados do eustelo, e podem se fundir ao cilindro central permanentemente ou temporariamente após a passagem por alguns nós do caule. Tanto em *S. piscatoria* como em *S. subdentata* se um desses feixes permanece isolado, um câmbio é formado e produz considerável quantidade de tecidos vasculares, originando uma unidade vascular circular (isolada) com abundante xilema e floema secundário. Este mesmo padrão de feixe isolado dando origem a uma unidade vascular com crescimento secundário é descrito para *Paullinia pinnata* (Van der Walt, 1973), outra espécie tradicionalmente descrita com caule composto. Nessas espécies com caule composto, as unidades vasculares isoladas no corpo secundário (derivadas dos feixes isolados) formam os chamados cilindros vasculares periféricos (Cunha Neto, 2023). Dado que o desenvolvimento entre essas diferentes espécies decorre do mesmo processo ontogenético, o caule de *S. piscatoria* também pode ser classificado como tendo caule composto, que nesse caso, pode ser dito facultativo, visto que esta estrutura nem sempre está presente. Curiosamente, a formação de caule composto derivado de um feixe isolado único tem sido sempre associada com o gênero *Paullinia* (com base em *P. pinnata*; Van der Walt, 1973; Chery et al., 2020; Cunha Neto, 2023), entretanto os estudos com *S. subdentata* e *S. piscatoria* revelam que esse fenômeno também está presente em *Serjania*.

#### **4.3 Cunhas de floema: o caminho para caules fissurados**

A formação de arcos de floema que progridem para cunhas de floema e invaginações profundas que terminam por compartimentalizar o sistema vascular é outro fenômeno chave no desenvolvimento caulinar de *S. piscatoria*. Não mais nos surpreende que Schenck (1893) já havia feito observações nesse sentido. O que não estava claro até recentemente é o fato de que cunhas de floema podem ser tanto o estágio final de desenvolvimento, como uma etapa

intermediária para padrões anatômicos mais complexos. No primeiro caso, os caules adultos apresentam somente “cunhas de floema”, padrão que recebe o mesmo nome do processo ontogenético, como observado em algumas Paullinieae (e.g., *U. stipularis*; Cunha Neto et al., 2023), e em outras famílias (e.g., Bignoniaceae; Pace et al., 2009). No segundo caso, tem sido demonstrado que durante a evolução o caule fissurado derivou de linhagens contendo cunhas de floema, o que corrobora este padrão como um passo intermediário na formação de padrões mais complexos. Este cenário já foi relatado tanto para Paullinieae (e.g., *Urvillea*; Cunha Neto et al., 2023) como para outras famílias (e.g., Malpighiaceae; Quintanar-Castillo and Pace 2022). Em *S. piscatoria*, ao contrário de Malpighiaceae (Cabanillas et al., 2017; Quintanar-Castillo and Pace, 2022), não foi observado o processo de proliferação de parênquima contribuindo para dissecação do xilema secundário.

#### **4.4 Câmbios ectópicos: um outro caminho para a diversidade estrutural**

Assim como em outras Paullinieae, *S. piscatoria* também apresenta câmbios ectópicos (Tamaio and Angyalossy, 2009; Tamaio and Somner, 2010; Cunha Neto et al., 2018, 2023; Rajput et al., 2021, Rizzieri et al., 2021). Câmbios ectópicos é a categoria de variantes vasculares definida pela presença de câmbios *de novo* formados em posição atípica, e em adição ao câmbio típico formado a partir do eustelo (Cunha Neto, 2023). Nesse sentido, tanto os cilindros periféricos em caules cordados, como câmbios sucessivos e neoformações são considerados tipos de câmbios ectópicos (Cunha Neto and Onyenedum, 2023). No caule de *S. piscatoria*, a formação de novos câmbios gera unidades circulares, as quais são formadas a partir do floema secundário não condutor e é irregularmente distribuída ao longo da circunferência do caule. Esse padrão é o típico caso de neoformações – novos câmbios formados de maneira irregular (Cunha Neto and Onyenedum, 2023) – semelhante ao descrito para caules (Tamaio and Angyalossy, 2009; Cunha Neto et al., 2018; Rizzieri et al., 2021) e raízes (Bastos et al., 2016) de outras espécies de Paullinieae. Tanto em *S. piscatoria* como nas demais espécies, neoformações são produzidas após o estabelecimento de outras variantes vasculares, incluindo câmbios sucessivos (Cunha Neto et al., 2018), caule dividido (Rizzieri et al., 2021) e caule composto (Tamaio and Angyalossy, 2009). Esses novos câmbios podem se desenvolver paralelamente ou perpendicularmente ao câmbio regular (Bastos et al., 2016; Cunha Neto et al., 2018), o que também foi observado em *S. piscatoria*. Quanto ao local de origem, essas neoformações são sempre oriundas de parênquima floemático em Paullinieae, mas podem ser originados do córtex em lianas de outras famílias (e.g. Rubiaceae, Leal et al., 2020).

Curiosamente, neoformações (=câmbios ectópicos) também podem ser notadas no primeiro fóssil de Sapindaceae, i.e., *Ampelorrhiza heteroxylon* gen. et sp. nov. (Jud et al., 2021). Neste fóssil, o hipotético "cilindro periférico" pode representar tanto uma estrutura derivada do sistema vascular primário, como neoformações (originadas de um novo câmbio). Além disso, com base nos conhecimentos atuais, podemos afirmar que a unidade vascular menor desse fóssil é muito provavelmente uma neoformação. Estas observações têm importantes implicações evolutivas, já que indica que a capacidade de formação de câmbios ectópicos já estava presente em espécies de Paullinieae desde o Mioceno.

#### **4.5 *Serjania piscatoria* na filogenia do gênero: novas evidências e perguntas sobre a diversificação do grupo**

De maneira geral, a topologia da filogenia de Steinmann et al. (2022) está de acordo com as demais filogenias incluindo Paullinieae (Chery et al., 2020, Medeiros et al., 2020; Cunha Neto et al., 2023). Esses três estudos enfocam respectivamente nos gêneros *Paullinia*, *Thinouia* e *Urvillea*, e utilizam representantes dos outros cinco gêneros de Paullinieae como grupo externo. Uma diferença na árvore de Steinmann et al. (2022) em relação aos referidos estudos é a relação dos grupos externos. Aparentemente, a árvore de Steinmann et al. (2022) não foi enraizada com *Thinouia* que tem sido apontado como a linhagem irmã dos demais gêneros de Paullinieae em outras análises (Acevedo- Rodriguez et al., 2017; Medeiros et al., 2020; Chery et al., 2020; Cunha Neto et al., 2023). No presente estudo, a árvore foi enraizada com *Thinouia*, o que alterou a posição dos gêneros *Lophostigma* e *Urvillea* em relação à árvore original apresentada por Steinmann et al., (2022) e além disso, houve a dissolução do clado 6 de Steinmann et al. (2022), onde as duas espécies desse clado se agruparam nos cladogramas 4 (*S. lachnocarpa*) e clado 8 (*S. perulacea*). As relações filogenéticas dos grupos externos são congruentes com a recente filogenia apresentada para *Urvillea*, que também inclui todos os gêneros de Paullinieae, e foi enraizada com a espécie *Allophyllus psilospermus*, representante da tribo Thouiniaee (Cunha Neto et al., 2023). O polifiletismo de *Cardiospermum* também já foi indicado em trabalhos anteriores (Acevedo- Rodriguez et al., 2017; Medina et al., 2021).

*Serjania piscatoria* se agrupou com *Serjania goniocarpa* dentro do clado 5. O suporte desta relação foi baixo (= 51 bootstrap), o que não difere muito de valores encontrados para espécies dentro dessa mesma filogenia. O baixo valor de suporte nestas análises pode ser explicado pela pequena amostragem (49 espécies) em relação ao tamanho do gênero que contém cerca de 270 espécies (World Flora Online, 2023). É importante destacar que *S.*

*piscatoria* e *S. goniocarpa* não apresentam características morfológicas únicas (Tabela Suplementar 2) que justifiquem o seu agrupamento. O mesmo acontece em relação as demais espécies do clado 5. Além disso, *Serjania piscatoria* e *S. goniocarpa* apresentam distribuição disjunta, sendo a primeira restrita à Floresta Atlântica no sudeste do Brasil, e a segunda ocorrendo na América Central (Belize, Guatemala, Honduras e México; Gbif.org). Essas duas linhas de evidências (i.e., morfologia e biogeografia) apontam para uma maior necessidade de estudos moleculares para ampliar a resolução da filogenia de *Serjania*, permitindo assim estudos mais robustos sobre a sistemática do grupo.

#### 4.6 As primeiras evidências sobre a evolução de variantes vasculares no gênero *Serjania*

Como mencionado anteriormente, *S. piscatoria* se destaca por ter um desenvolvimento caulinar altamente lábil e polimórfico. Estudos sobre a evolução do desenvolvimento de variantes vasculares usualmente codificam esse caráter como sendo binário, caracterizando as espécies pela presença ou ausência dos padrões estudados (Chery et al., 2020; Cunha Neto et al., 2023). A fim de ter uma análise semelhante, codificamos a ontogenia de *S. piscatoria* como tendo caule fissurado na reconstrução de estados ancestrais. Optou-se por esta classificação pelo fato de que este padrão é derivado de modificações ontogenéticas que já se iniciam no início do crescimento secundário, e porque está presente na maioria dos espécimes estudados. Todos os outros padrões anatômicos determinados para *S. piscatoria* são observados somente em algumas fases do desenvolvimento caulinar ou somente em alguns espécimes. Em outras palavras, o caule fissurado é o padrão mais comum em *S. piscatoria*.

A reconstrução de estados de caracteres indicou o caule típico como sendo o estado de caráter para o ancestral de Paullinieae, resultado este que corrobora com trabalhos anteriores (Chery et al., 2020; Cunha Neto et al., 2023). Para *S. piscatoria*, o resultado indicou que o caule fissurado evoluiu a partir de um ancestral com caule composto. Biologicamente, este cenário é inesperado, dado que o caule composto é formado por modificações já no sistema vascular primário (Tamaio and Angyalossy 2009), sendo, portanto, caracterizado como tendo variação procambial (Cunha Neto, 2023). Neste contexto, a evolução do composto para o fissurado impõe inúmeras mudanças no desenvolvimento, desde a reversão para o eustelo típico até a emergência de um único câmbio com atividade diferencial formando cunhas de floema. Por outro lado, o surgimento do padrão “composto facultativo” em *S. piscatoria* é mais facilmente explicado diante dos resultados desta análise, visto que todas as demais espécies do clado apresentam caule composto, o que facilitaria a evolução deste fenômeno. Schenck (1893) havia

hipotetizado que o padrão composto teria evoluído do caule típico, onde o “primeiro tipo” de composto a evoluir apresentaria três cilindros vasculares periféricos. Nesse contexto, o autor aponta *S. piscatoria* como uma espécie interessante na evolução do caule composto, já que esta apresenta um número indefinido de “cilindros periféricos”, variando de um a três cilindros. Os resultados da reconstrução de caracteres não corroboram a hipótese de *S. piscatoria* como um fenótipo intermediário entre espécies com caule típico e espécies com caule composto. Análises futuras ampliando a amostragem de espécies com os demais padrões conhecidos para o gênero (e.g., típico, dividido, lobado) lançarão luz quanto á posição filogenética destas espécies chave e conseqüentemente sobre o padrão de evolução de variantes vasculares no grupo.

A evolução de câmbios ectópicos em *S. piscatoria* não é uma surpresa nem do ponto de vista do desenvolvimento e nem do ponto de vista evolutivo. Em termos ontogenéticos, sabe-se que esse padrão ocorre em espécies de diferentes gêneros de Paullinieae, tanto como variante vascular única (e.g., câmbios sucessivos, *Serjania pernambucensis* e algumas espécies de *Paullinia*; Cunha Neto et al., 2018), ou em combinação com outras variantes, como observado com a emergência de neoformações em espécies com caule dividido (Rizzieri et al., 2021) e composto (Tamaio and Angyalossy, 2009). Estudos de evolução do desenvolvimento anteriores demonstraram que câmbios ectópicos evoluíram somente uma vez em *Paullinia* (= câmbios sucessivos; Chery et al., 2020) e uma vez em *Urvillea* (Cunha Neto et al., 2023). No caso de *Serjania*, é provável câmbios ectópicos tenham evoluído múltiplas vezes, visto que diferentes padrões são observados para diversas espécies do gênero, incluindo o tipo cordado (e.g., *S. meridionalis*; Borniego and Cabanillas, 2014), câmbios sucessivos (e.g., *S. pernambucensis*; Cunha Neto et al., 2018) e neoformações (e.g., *S. caracasana*; Tamaio and Angyalossy 2009). Entretanto, várias dessas espécies ainda não estão representadas na filogenia, o que inviabiliza uma análise mais acurada do padrão de evolução desse caráter.

#### **4.7 A complexidade vascular de *S. piscatoria* e suas implicações para terminologia, sistemática e evolução de variantes vasculares**

No presente estudo, foi evidenciado que o caule fissurado não é o único fenômeno observado em *S. piscatoria*, uma vez que ela apresenta outras modificações ontogenéticas que levam a diferentes categorias e padrões de variantes vasculares. Curiosamente, esta combinação de mais de um padrão anatômico dentro da trajetória ontogenética de uma espécie não é incomum dentro de Sapindaceae. Por exemplo, *S. caracasana* (Tamaio and Angyalossy, 2009; Bastos et al., 2016) ou *Serjania corrugata* (Rizzieri et al., 2021), apresentam dois tipos de

variantes vasculares (procambial + câmbios ectópicos), sendo caracterizados pela presença de caule composto + neoformações e caule dividido + neoformações, respectivamente.

Múltiplos padrões de variantes vasculares em um mesmo caule também são encontrados em representantes de outras famílias. Por exemplo, algumas espécies de Nyctaginaceae apresentam feixes medulares (variante procambial) + uma variação cambial (floema interxilemático) ou feixes medulares (variante procambial) + câmbios sucessivos (câmbios ectópicos) (Cunha Neto et al., 2021). Outros exemplos incluem a família Piperaceae que apresenta tipicamente sistema axial dividido em segmentos (variação cambial) + cilindros vasculares externos derivados de feixes vasculares isolados do sistema vascular (variação procambial) (Cunha Neto, 2023), ou algumas Convolvulaceae que podem ser constituídas por floema interxilemático (variação cambial) + câmbios sucessivos (câmbios ectópicos) (Lekhak et al., 2018; Yang et al., 2020; Kapadane et al., 2019, 2023). A formação de mais de uma variante vascular no mesmo caule ou raiz é uma importante característica representando a plasticidade nesses grupos, que pode ter em *S. piscatoria* um dos casos mais extremos. Em consequência, o processo de formação dessas anatomias complexas, só podem ser distinguidas por meio de estudos ontogenéticos.

Os padrões anatômicos de variantes vasculares em Paullinieae têm sido utilizados em estudos taxonômicos desde Radlkofer (1931). No entanto, a grande diversidade de ontogenias em espécies dessa tribo pode ocasionar conflitos na utilização desses padrões em tais estudos, dado ao grau de complexidade em termos da origem, tempo e local das transformações ontogenéticas. Um exemplo é a presença de múltiplos cilindros vasculares em caules adultos do tipo composto, cordado e dividido. Macromorfológicamente, caules com esses padrões podem ser semelhantes, mas estudos ontogenéticos indicam diferenças marcantes. No caule composto e dividido, a formação de cilindros vasculares periféricos é derivada de modificações na organização do eustelo (variante procambial; Tamaio and Angyalossy, 2009; Cunha Neto, 2023), enquanto no caule cordado, os cilindros vasculares periféricos são derivados de novos câmbios formados no periciclo parenquimático (Tamaio and Somner, 2010; Cunha Neto, 2023). A importância de estudos ontogenéticos também se mostrou essencial para determinar os processos ontogenéticos que determinam os padrões anatômicos em *S. piscatoria*. Além de possuir diferentes padrões anatômicos, a espécie representa um caso extraordinário de polimorfismo. Em outras palavras, os processos que geram esses padrões podem ocorrer isoladamente ou em combinação num mesmo indivíduo da espécie, mas não em outros indivíduos da mesma população. No entanto, o processo de fissuração está presente em diversos

estágios de desenvolvimento da espécie e na maioria dos espécimes, tornando a terminologia “caule fissurado” adequada para esta espécie.

Foi demonstrado de forma inédita um estudo sobre a evolução do desenvolvimento de variantes vasculares para o gênero *Serjania*, com foco na diversidade anatômica do caule na espécie *S. piscatoria*. Aqui, demonstramos as novidades encontradas no desenvolvimento caulinar de *S. piscatoria* que apresenta, além do estereotípico “caule fissurado”, três outros padrões de variantes vasculares, que incluem modificações distribuídos de procâmbio à câmbio e câmbios ectópicos. Essas observações indicam uma enorme labilidade dos meristemas vasculares na formação do caule de *S. piscatoria*. A inclusão de *S. piscatoria* na filogenia de *Serjania* pela primeira vez e a reconstrução dos estados ancestrais de variantes vasculares para o grupo informam sobre a evolução do desenvolvimento para o grupo. Contudo, estudos futuros serão necessários para desvendar com mais clareza os detalhes do tempo e modo de evolução desse fenômeno dentro desta linhagem.

## 5 MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela S1- Glossário de termos

Termo	Sinônimo	Definição
<b>Feixe colateral</b>		Feixe vascular com floema primário voltado para a periferia do órgão e o xilema primário para o centro; um padrão de variante procambial;
<b>Feixe isolado</b>		Feixe vascular isolado do cilindro vascular;
<b>Unidade vascular</b>		Formação da unidade vascular derivada do feixe isolado;
<b>Atividade cambial diferencial</b>		Atividade cambial atípica produzindo tecidos vasculares em taxas incomuns e/ou heterogêneas;
<b>Câmbio ectópico</b>	Câmbio acessório; <i>de novo</i> câmbio; câmbio neoformado; neocâmbio	Denota a produção de um ou mais câmbios formados em um local incomum; amplamente aplicado para caracterizar uma categoria de variante vascular que inclui padrões anatômicos como de novo câmbio;
<b>Eustelo</b>		Um estelo derivado de filamentos procambiais discretos descrevendo um contorno circular em seção transversal;
<b>Caule fissurado</b>	Cilindro vascular fissurado; xilema disperso; massa de xilema fissurado	Caracterizado pela formação de um sistema vascular dissecado devido a diferentes processos anatômicos (por exemplo, proliferação de parênquima); um padrão de variante cambial;
<b>Múltiplos câmbios</b>		Padrões anatômicos derivados de câmbio ectópico desenvolvem mais de um câmbio ativo; pode também ser derivado de variantes procambiais formando múltiplos cilindros vasculares;
<b>Neoformações</b>	Tecido vascular neoformado; cilindro vascular periférico neoformado	Novos tecidos vasculares formados a partir de um de novo câmbio geralmente como unidades circulares; um padrão de câmbios ectópicos;
<b>Arcos de floema</b>		Pequenas ondulações no câmbio que alteram a produção de xilema e floema;
<b>Cunhas de floema</b>	Xilema sulcado por cunhas de floema	Padrões anatômicos formados pelo aumento da produção de floema em alguns setores do câmbio geram cunhas do floema; um padrão de variante cambial;



<b>Procâmbio</b>		Meristema vascular que gera tecidos vasculares primários; precursor do câmbio vascular;
<b>Crescimento secundário</b>		A produção de tecidos vasculares por um meristema vascular secundário lateral (por exemplo: câmbio);
<b>Câmbio típico</b>	Câmbio vascular cilíndrico; câmbio regular	Câmbio vascular bifacial originado do eustelo;
<b>Crescimento típico</b>		O desenvolvimento típico de plantas com sementes formadas por um eustelo + um câmbio único bifacial;
<b>Crescimento secundário típico</b>	Crescimento regular	Um câmbio bifacial produz xilema secundário para dentro e floema secundário para fora em taxas homogêneas; este processo gera um único cilindro vascular;
<b>Cilindro vascular típico</b>	Cilindro vascular central; cilindro normal	O cilindro vascular do xilema secundário rodeado por floema secundário derivado de um câmbio típico;
<b>Câmbio variante</b>	Câmbio atípico	Qualquer câmbio que não seja o câmbio típico derivado do eustelo;
<b>Câmbio vascular</b>		Meristema lateral formado pelo cambial inicial e seus derivados que se diferencia em xilema secundário e floema secundário;
<b>Cilindro vascular</b>		Cilindro de xilema e floema no eixo derivado do desenvolvimento do procâmbio + câmbio; esta definição difere de Evert (2006), que restringe o termo ao estelo;
<b>Polimorfismo</b>		Formação de vários padrões morfológicos no caule.

```

1 >Serjania_piscatoria_ITS
2 TTATGATATGCTTAAACTCAGCGGGTAATCCCGCCTGACCTGGGGTCGCG
3 GTCGATATGCGAGCGCCTTGTTACGGACACGCTCGAGGTTTCCCGAGAGA
4 GGAGACGGACGCGCGGCGGAGCTCGAGGGTTTCTTCGATTTTCCACCAC
5 CGAACGCCGCGGCATCCGCTGCCTGTGACTCGTATTTGGGCCAACC GCGA
6 GGAAGTCTCACGGGAAGCCAATGTCCGCCCCGTCACCCGCCGTGCGGGT
7 TGGGTTGGGGGGCAACGATGCGTGACACCCAGGCAGACGTGCCCTCGGCC
8 TAAAGGCTTGGGGCGCAACTTGC GTTCAAAGACTCGATGGTTCACGGGAT
9 TCTGCAATTCACACCAAGTATCGCATTTGCTACGTTCTTCATCGATGCG
10 AGAGCCGAGATATCCGTTGCCGAGAGTCGTTATGGATATGATAGAAGAAG
11 GCGTCGCTTCCTGCTCGCGCACCGTTCCCGGGGCGACGCAAGCGCGCTCT
12 CCCGTTGATATTTCTTGCGCGGTCCGCGCCGGGGGTTGGTTGTTAGAC
13 CGCACGTGAAGGGGCGTGCGCCCCCTCAAGACGGCGGGCGGGGAGCCACGA
14 GGCGAGGCCGGCGTGGAACCGCGAGGTATGAAACGGGTTTCGCGGGTCTGTT
15 CTGCTGG

```

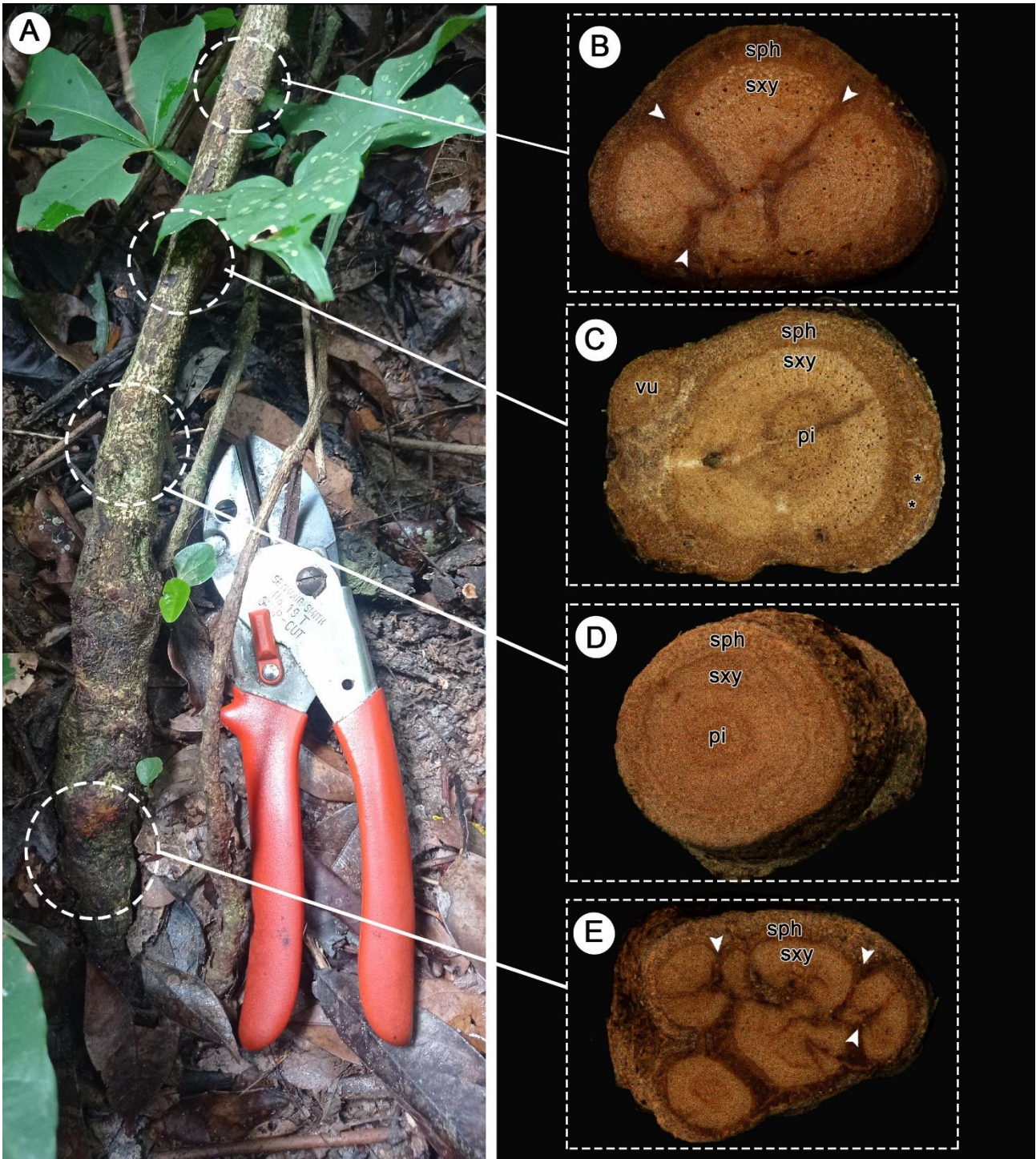
**Figura S1-** Sequência de ITS para *Serjania piscatoria*.

```

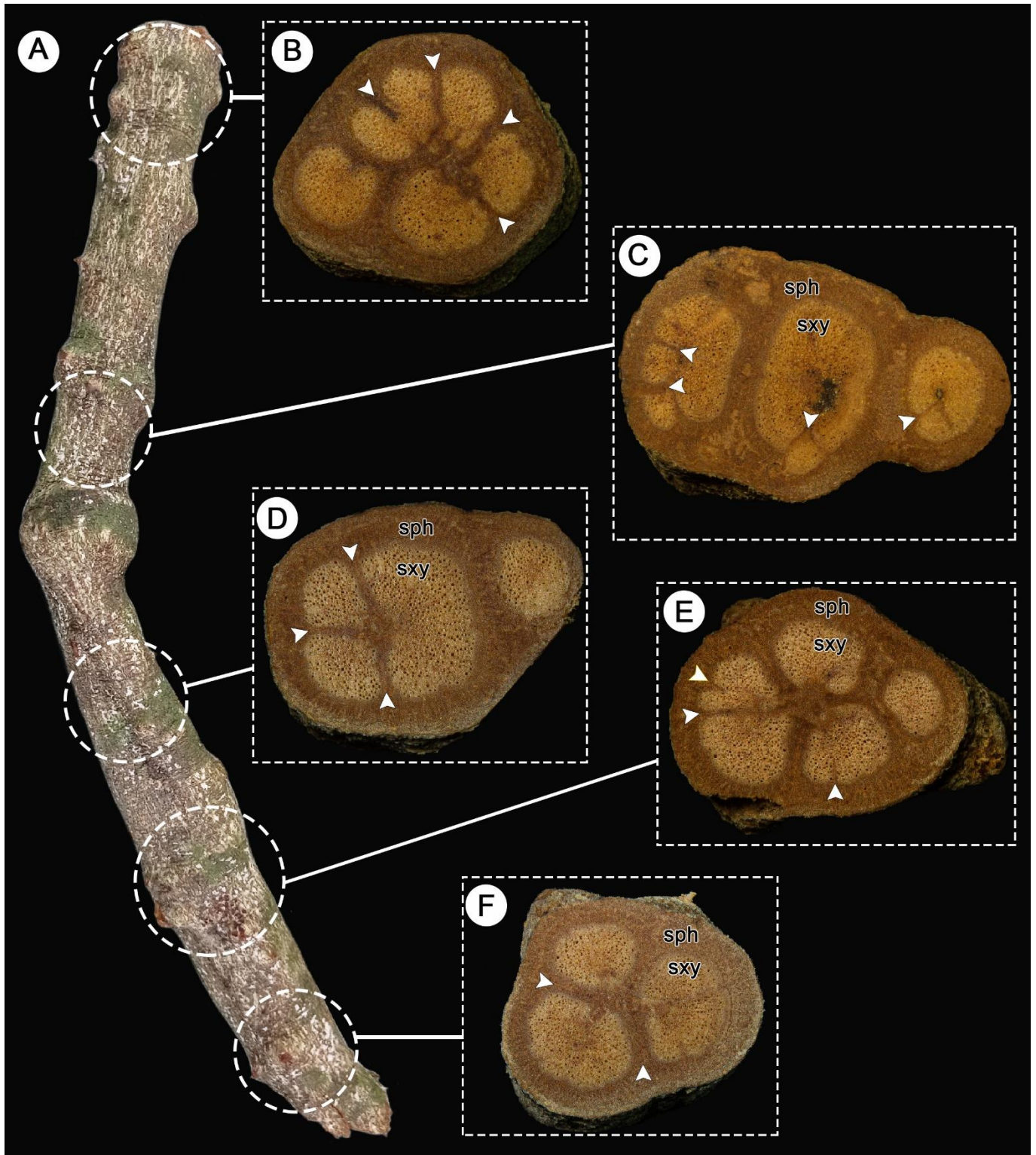
1 >Serjania_piscatoria_trnLF
2 AAAAAAAAAAGAAAGGGTGCGAGGAATAGTTAGGGGGGCAAATCGGCCTT
3 TTTTTGGGGATAGGGGGACTTGAACCCTCACGATTTCTAAAGTCGACGGA
4 TTTTCTTACTATAAATTTCA TTGTTGCCGGTATTGATATTGACATGT
5 AGAACGGGACTCTATCTTTATTCTCGTCCGATTAATCAGTTCTTCAAAG
6 AAACGATCTACCAGATTATGGAGTGAATGATTTGATCAATGAATATT CGA
7 TTCTTTCTTCAATTTGGAAGCGATTCACAACAATTCTTTTGCTTTTTTAT
8 TAACATAAATAAAAAATACGGATTTTTGTTGTTCTTTTTGAGATACTTTT
9 TCATTTTCATATCCATAATGTATATAGACTTAACCTTCATCCTTTATGAAG
10 TTTCGCTATTCGATAGAAGGATATTCATTTTACTGTCTTTACAAAAAAA
11 GAGAAGTCAACTCCATTTGTTAGAACAGCTTCCATTGAGTCTCTGCACCT
12 ATCCCTTTTCTCACTTTCTGAACCCCTGTTCTGTTTGTTCATAAAACG
13 GGATTTGGCTCAGGATTGCCCATTTTTTATTCCAGGGTTTCTCTGAATTT
14 GAAAGTT

```

**Figura S2-** Sequência de trnLF para *Serjania piscatoria*.



**Figura S3-** Morfologia externa e vista macroscópica de caules de *Serjania piscatoria* (IND2). **(A)** Caule próximo à região basal. **(B-E)** As seções transversais foram amostradas do caule na figura A, que possui extensão de 15-20 cm de distância da base. **(B)** Sistema vascular compartimentalizado por cunhas de floema profundas (pontas de setas brancas). **(C)** Presença da unidade vascular isolada (vu) derivada do feixe vascular isolado e das neoformações (câmbios ectópicos) (asteriscos). **(D)** Caule com crescimento secundário típico. **(E)** Cunhas de floema fragmentando o xilema secundário (pontas de setas brancas). Pw= cunhas de floema; vu= unidade vascular; sxy= xilema secundário; pi= medula; sph= floema secundário. Diâmetro dos caules: B= 1,4cm; C= 2cm; D= 1,6cm; E= 2,2cm.



**Figura S4-** Morfologia externa e vista macroscópica de caules de *Serjania piscatoria* (IND3). (A) Porção intermediária do caule, que possui extensão de 30 cm de distância da base. (B-F) Sistema vascular compartimentalizado devido à formação de cunhas de floema (pontas de setas brancas). Sxy= xilema secundário; sph= floema secundário. Diâmetro dos caules: B= 2,5cm; C= 4cm; D= 2,5cm; E= 2,5cm; F= 2,7cm.

**Tabela S2-** Características das espécies do clado 5. Sec= secção; cil= cilindro; vasc= vascular; perif= periférico; pilosid= pilosidade; gland= glandulares; nervs= nervuras; N= não; S=sim.

Espécies	País	Caule /forma	Caule/ superfície	Caule/ sec. transversal	Indumento/ caule	Estípulas/ forma	Estipula/ indumento	Folhas/tipos	Peciolo
<i>S. piscatoria</i>	Brasil	cilíndrico	5-6 costado	1 cil. vasc., ou 1 cil. vasc. central; e 1-3 periféricos equidistante, fissurado ou ectópico	glabro	Ovado-triangulares	-	ternadas	alado
<i>S. goniocarpa</i>	México	subtrígono	6-costado	1 cil. vasc. central maior e 3-6 perif. triangulares dispostos	pubérulo	ovado-triangulares	-	biternadas	sem ala
<i>S. incana</i>	Paraguai e Argentina	subcilíndrico	6-costado	1 cilindro vascular	tricomas curvos	triangulares	glabras	5-folioladas	nu
<i>S. grandiceps</i>	Bolívia	subtrígono	3-costado ou trisulcado	1 cil. vasc. central maior e 6 perif. pequenos dispostos aos pares	pubérulo	triangulares	glabra ou pubérula	biternadas	nu
<i>S. clematidifolia</i>	Brasil	subcilíndrico	8-10-costado	1 cil. vasc. central maior e 8-10 perif. menores	tomentoso	triangulares	tomentosa	biternadas	nu
<i>S. fuscifolia</i>	Brasil	obtusotriangular	3-costado, costas proeminent.	1 cil. vasc. central e 8-10 cil. perif. de mesmo tamanho que o central	pubescente	triangulares	-	biternadas	nu
<i>S. paucidentata</i>	Brasil, Ilha Trindade e Tobago, Guiana Francesa, do México ao sul da Bolívia	triangular	5-6-sulcado	1 cil. vasc. central subtrígono maior e 3-5 cil. perif. menores equidistantes	pubescente a glabro	ovadas	glabriúscula	biternadas	nu, marginado ou estreito-alado
<i>S. pyramidata</i>	Brasil, México, Panamá, Colômbia, Venezuela, Guianas, Bolívia	subcilíndrico ou cilíndrico	sulcado	1 cil. vasc. centr. maior arredondado e 8-10 cilindros vasc. perif. menores	hirtelo, glabrescente	triangulares	hirtelas	biternadas	nu ou submarginado
<i>S. mebranacea</i>	Brasil, da Guatemala ao sul da Colômbia, Venezuela, Guianas, Equador, Peru	subcilíndrico	5-6 anguloso	1 cilindro vascular	glabro ou pubescente, raro tomentoso	triangulares	hirtelas	biternadas	nu ou marginado

Espécies	Raque	Folíolos terminais/ forma	Folíolos laterais/ forma	Base/ folíolo	Ápice/ folíolo	Textura	Margem	Face adaxial folíolo/indum	Face abaxial folíolo/indum	Domácia
<i>S. piscatoria</i>	-	ovados	elípticos	decorrente	Agudo ou Obtuso-acuminado, mucronado	subcoriácea	Inteira ou 1-3 dentes subapicais	glabra	Tricomas glandulares. dispersos	Não
<i>S. goniocarpa</i>	nua	Ovado-romboidais ou elípticos	ovados ou elípticos	atenuada	obtusos ou acuminados	subcoriácea	denteado-serreado	pubérula nas nervuras	pubérula nas nervuras	Não
<i>S. incana</i>	alada	estreito-ovados	ovados ou obovados	decorrente ou arredondada	obtusos, mucronados	cartácea	(2)-6-8 dentes obtusos	pubérula	pubérula ou pubescente	Sim
<i>S. grandiceps</i>	nua	largo-obovados	ovados	decorrente ou aguda	agudo, agudo-acuminado, mucronado ou obtuso	cartácea	remoto denteado-serreado	pilosas apenas nas nervuras	pilosas apenas nas nervuras	Não
<i>S. clematidifolia</i>	nua a alada	romboidais	ovados ou elípticos	decorrente, obtusa ou cuneada	agudo	cartácea	crenado-serreado	pubescente apenas nas nervuras	pubescente	Não
<i>S. fuscifolia</i>	nua a alada	romboidais	ovados e elípticos	aguda, decorrente ou obtusa	agudo ou acuminado	cartácea	denteado-serreado	pubescentes nas nervuras	pubescente	Não
<i>S. paucidentata</i>	marginada ou alada	elípticos, oblongos ou obovados	elípticos, oblongos ou obovados	atenuada ou cuneada	acuminado, obtuso-linguliforme	coriáceos ou cartáceos	inteira ou c/ 1 a 3 dentes na porção apical	glabra	glabra	Não
<i>S. pyramidata</i>	nua	ovados ou menos freq. elípticos	elípticos, oblongos ou sub lanceolados	cuneada ou atenuada, ou obtuso-arredondada	curto-obtusos-acuminados ou longo-acuminados a cuspidados	membranácea ou cartácea	denteado-serreado ou repando-serreado	pilosa nas nervuras	pilosa nas nervuras	Sim
<i>S. mebranacea</i>	nua ou marginada	ovados ou oblongos	ovados ou oblongos	longo-atenuada, obtusa a	obtusos ou acuminados, obtuso-mucronados	membranácea	denteado-serreado repando-serreado	pilosa nas nervuras	às vezes esparsamente pilosa	Não

Espécies	Bráctea/ forma	Bráctea/ indumento	Nº de sépalas	Pétala/ forma	Crista apêndice Pétala/posterior	Nectário posterior/ forma	Nectário anterior/ forma	Ovário/ forma	Ovário/ indumento
<i>S. piscatoria</i>	ovadas	glabriúscas	5	Obovado- atenuada	erosa	ovóide	Subanelar, menores	obovado, trígono	Tricomas glandulares
<i>S. goniocarpa</i>	triangular	triangular	5	obovado- atenuadas	emarginado-bífida ou subinteira	ovoide	subanelar, menores	piramidal, trígono	vermelho- tomentoso
<i>S. incana</i>	triangulares	glabras	5	obovada	bipartida	ovoide	elípticos	trígono- elipsoide	tricomas glandulares
<i>S. grandiceps</i>	triangulares	ferrugíneo- pubérulas	-	obovada	erosa	ovoides	ovoides, menores	piriforme	denso amarelo- tomentoso
<i>S. clematidifolia</i>	triangulares	-	5	espatulada	erosa ou bífida	orbiculares	ovoides, reduzidos	trígono- obovoide	tomentoso
<i>S. fuscifolia</i>	triangulares	triangulares	5	obovada	emarginada ou bífida	ovoides	ovoides, menores	trígono- obovoide	pubescente
<i>S. paucidentata</i>	triangulares	papilosa na margem	5	espatulada	erosa	ovoide- arredondados	anelares, menores	clavado e trígono	subferrugíneo- piloso
<i>S. pyramidata</i>	subuladas	hirtelas	5	espatulada	obcordado-bífida	ovado- arredondados	subanelares, menores	obpiramidal	-
<i>S. mebranacea</i>	ovado- triangulares	papilosa na margem	5	espatulada	emarginado-bilobada	ovoide	anelares	-	-

<b>Espécies</b>	<b>Fruto/ forma</b>	<b>Porção seminífera fruto</b>	<b>Crista/ fruto</b>	<b>Ala/fruto/ pilosidade</b>	<b>Fruto/ tamanho (comprimento)</b>	<b>Construção/ abaixo do lóculo</b>	<b>Porção seminífera</b>	<b>Endocarpo/ pilosidade</b>	<b>Semente/ forma</b>
<i>S. piscatoria</i>	ovado-cordado	glabros	sim	glabra	ca.3,5 cm	Sim	inflada	Quase escuro-flocoso	Trígono-elipsoide
<i>S. goniocarpa</i>	ovado-cordado	incano-subtomentoso	sim	pubérula	2,5-3 cm	Sim	inflada	denso branco-lanoso	obovado-trígona
<i>S. incana</i>	Subsemicircular	glabros	Não	glabra	2,5-2,7 x 2,8 cm	Não	achatada	glabro	desconhecida
<i>S. grandiceps</i>	ovado-cordado ou elíptico-cordado	pubescente	Não	pubérula	4,5 x 3,5 cm	Sim	inflada	pubescente	desconhecida
<i>S. clematidifolia</i>	ovado-cordado	pubescentes	Não	pubescente	2-4,5 x 2,2-3 cm	Sim	inflada	lanoso	subglobosa
<i>S. fuscifolia</i>	ovado-cordado	pubescentes	Sim	subglabra	1,5-3x1-2,5 cm	Sim	inflada	pubérulo	trígono-elipsoide
<i>S. paucidentata</i>	cordado-ovado, triangular	ferrugíneo-hirsutulosos	Sim	pilosa	2,5-3 x 1,8-2,8 cm	Não	inflada	piloso	elipsoide
<i>S. pyramidata</i>	cordado-ovado, triangular	pubescentes	Não	glabra	2,3-3 x 2,2 cm	Sim	inflada	glabro	desconhecida
<i>S. mebranacea</i>	piriforme	glabros	Sim	glabra	2-2,5 cm	Sim	inflada	aracnoideo-flocoso	transverso-obovoide



## 6. REFÊRENCIAS

- Acevedo-Rodríguez, P., 1993. Systematics of *Serjania* (Sapindaceae). Part I: a revision of *Serjania* Sect. *Platyccoccus*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 67, 1-93.
- Acevedo-Rodríguez, P. et al. (2015 onwards). Lianas and climbing plants of the Neotropics. <https://naturalhistory.si.edu/research/botany/research/lianas-and-climbing-plants-neotropics>.
- Acevedo-Rodríguez, P., Wurdack, K.J., Ferrucci, M.S., Johnson, G., Dias, P., Coelho, R.G., Somner, G. V., Steinmann, V.W., Zimmer, E.A., Strong, M.T., 2017. Generic Relationships and Classification of Tribe Paullinieae (Sapindaceae) with a New Concept of Supertribe Paullinioidae. *Systematic Botany* 42, 96-114. doi:10.1600/036364417X694926.
- Angyalossy, V., Angeles, G., Pace, M.R., Lima, A.C., Dias-Leme, C.L., Lohmann, L.G., Madero-Vega, C., 2012. An overview on the anatomy, development and evolution of the vascular system of lianas. *Plant Ecol Divers* 5, 167-182. doi:10.1080/17550874.2011.615574.
- Angyalossy, V., Pace, M.R., Lima, A.C., 2015. Liana anatomy: a broad perspective on structural evolution of the vascular system, in: Schnitzer, S.A., Bongers, F., Burnham, R., Putz F.E. (Eds). *Ecology of Lianas*. Wiley-Blackwell Publishers, Oxford, pp. 253-287.
- Araújo, G.U.C., Costa, C.G., 2006. Anatomia do caule de *Serjania corrugata* Radlk. (Sapindaceae). *Acta Bot Brasilica* 21, 489-497. doi:10.1163/22941932-90000030.
- Bastos, C.L., Tamaio, N., Angyalossy, V., 2016. Unravelling roots of lianas: a case study in Sapindaceae. *Ann Bot* 118, 733-746. doi:10.1093/aob/mcw091
- Barbosa, A.C.F., Gerolamo, C.S., Lima, A.C., Angyalossy, V., Pace, M.R., 2021. Polishing entire stems and roots using sandpaper under water: An alternative method for macroscopic analyses. *Appl Plant Sci* 9. doi:10.1002/aps3.11421
- Borniego, M.L., Cabanillas, P.A., 2014. Desarrollo de la variante cambial en *Serjania meridionalis* (Sapindaceae, Paullinieae). *Darwiniana, nueva serie* 2, 144-153.
- Cabanillas, P.A., Pace, M.R., Angyalossy, V., 2017. Structure and ontogeny of the fissured stems of *Callaeum* (Malpighiaceae). *IAWA J* 38, 49-66. doi:10.1163/22941932-20170156.
- Carlquist, S., 1991. Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. In: PUTZ, F. E.; MOONEY, H. A. [eds.], *The Biology of Vines*. ed. Cambridge University Press, New York.
- Carlquist, S., 2001. *Comparative wood anatomy: systematic, ecological, and evolutionary aspects of dicotyledon wood*, second ed. Springer, Lexington.
- Chery, J.G., Acevedo-Rodríguez, P., Rothfels, C.J., Specht, C.D., 2019. Phylogeny of *Paullinia* L. (Paullinieae: Sapindaceae), a diverse genus of lianas with dynamic fruit evolution. doi:10.1016/j.ympbev.2019.106577.

- Chery, J.G., Pace, M.R., Acevedo-Rodríguez, P., Specht, C.D., Rothfels, C.J., 2020. Modifications during Early Plant Development Promote the Evolution of Nature's Most Complex Woods. *Current Biology* 30, 237-244.
- Cunha Neto, I.L.D., Martins, F.M., Somner, G. V., Tamaio, N., 2018. Successive cambia in liana stems of Paullinieae and their evolutionary significance in Sapindaceae. *Botanical Journal of the Linnean Society* 186, 66–88. doi:10.1016/j.cub.2019.11.003.
- Cunha Neto, I.L., Pace, M.R., Angyalossy, V., 2021. A New Interpretation of the Successive Cambia of Some Nyctaginaceae as Interxylary Phloem. *Int J Plant Sci* 182, 620–637.
- Cunha Neto, I.L., Pace, M.R., Hernández-Gutiérrez, R., Angyalossy, V., 2022. Linking the evolution of development of stem vascular system in Nyctaginaceae and its correlation to habit and species diversification. *Evodevo* 13. doi: 10.21203/rs.3.rs-958904/v1.
- Cunha Neto, I.L., 2023. Vascular variants in seed plants—a developmental perspective. *AoB Plants* 15, 1–15. doi:10.1093/aobpla/plad036.
- Cunha Neto, I.L., Rizzieri, Y.C., Cabanillas, P.A., Martins, F.M., Marques, N.F., Somner, G. V., Acevedo-Rodríguez, P., Onyenedum, J.G., 2023. Molecular phylogeny of *Urvillea* (Paullinieae, Sapindaceae) and its implications in stem vascular diversity. *Ann Bot.* doi: <https://doi.org/10.1093/aob/mcad093>
- Cunha Neto, I. L., Onyenedum, J. G. (2023). Ectopic cambia: Connections between natural and experimental vascular mutants. *American Journal of Botany*, 110(10). doi: <https://doi.org/10.1002/AJB2.16246>
- Ewing, B., Hillier, L.D., Wendl, M.C., Green, P., 1998. Base-calling of automated sequencer traces using phred. I. Accuracy assessment. *Genome Res* 8, 175–185. <https://doi.org/10.1101/gr.8.3.175>
- Evert, R.F. 2006. *Esau's Plant Anatomy: Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: Their Structure, function, and Development*, Third Edition (Wiley). doi:<https://doi.org/10.1093/aob/mcm015>
- Ferrucci, M.S., Acevedo-Rodríguez, P., 2005. Three new species of *Serjania* (Sapindaceae) from south America. *Syst Bot* 30, 153–162. doi:10.1600/0363644053661904
- Flora e Funga do Brasil. Jardim Botânico do Rio de Janeiro. Available in: < <http://floradobrasil.jbrj.gov.br/> > [10 August 2023].
- Gbif.org (2023), GBIF Home Page. Available in: <https://www.gbif.org> [19 August 2023].
- Gordon, G.W., Berry, G., Liang, X.H., Levine, B., Herman, B., 1998. Quantitative fluorescence resonance energy transfer measurements using fluorescence microscopy. *Biophys J* 74, 2702–2713. [https://doi.org/10.1016/S0006-3495\(98\)77976-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3495(98)77976-7)
- Isnard, S., Prosperi, J., Wanke, S., Wagner, S.T., Samain, M.S., Trueba, S., Frenzke, L., Neinhuis, C., Rowe, N.P., 2012. Growth Form Evolution in Piperales and Its Relevance for Understanding Angiosperm Diversification: An Integrative Approach Combining Plant Architecture, Anatomy, and Biomechanics. *Int J Plant Sci* 173, 610–639. doi:10.1086/665821

- Johansen, D.A., 1940. Plant microtechnique. McGraw-Hill Book Company, New York.
- Johnson, M.A., Truscott, F.H., 1956. The anatomy of *Serjania*. I. Path of the bundles. *Am J Bot* 43, 509–518.
- Jud, N.A., Allen, S.E., Nelson, C.W., Bastos, C.L., Chery, J.G., 2021. Climbing since the early Miocene: The fossil record of Paullinieae (Sapindaceae). *PLoS One* 16, e0248369. doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0248369>
- Kapadane, K.K., Shelke, R.A., Gondaliya, A.D., Rajput, K.S., 2019. Formation of medullary phloem in *Argyreia nervosa* (Burm. f.) Bojer. *Plant Science Today* 6, 151–159. doi: [10.14719/pst.2019.6.2.498](https://doi.org/10.14719/pst.2019.6.2.498)
- Kapadane, K.K., Lawand, P.R., Shimpale, V.B., Rajput, K.S., 2023. Development of Cambial Variant and Structure of the Secondary Xylem in *Argyreia elliptica* (Roth) Choisy (Convolvulaceae). *J Plant Growth Regul* 42, 2506–2518. doi: <https://doi.org/10.1007/s00344-022-10722-1>
- Larsson, A., 2014. AliView: a fast and lightweight alignment viewer and editor for large datasets. *Bioinformatics* 30, 3276. doi: [10.1093/bioinformatics/btu531](https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btu531).
- Lekhak, M.M., Gondaliya, A.D., Yadav, S.R., Rajput, K.S., 2018. Stem anatomy at various developmental stages of secondary growth in *Turbina corymbosa* (Convolvulaceae). *Plant Ecol Evol* 151, 219–230.
- Leal, M.O.L., Nascimento, L.B. do, Coutinho, A.J., Tamaio, N., Brandes, A.F. das N., 2020. Development of external vascular cylinders (neoformations) in stems and roots of *Chiococca alba* (L.) Hitchc. (Rubiaceae). *Flora* 264, 151569.
- Lopes W.A.L., De Souza, L.A., De Almeida, O.J.G. 2017. Procambial and cambial variants in *Serjania* and *Urvillea* species (Sapindaceae: Paullinieae). *Journal of the Botanical Research Institute of Texas* 11, 421-432.
- Medeiros, H., Forzza, R.C., Acevedo-Rodríguez, P. 2016. Wild relatives of Guaraná (*Paullinia cupana*, Sapindaceae) in Southwestern Brazilian Amazon. *Syst Bot* 41, 202–228. doi: <https://doi.org/10.1600/036364416X690606>
- Medeiros, H., Lopes, J. de C., Acevedo-Rodríguez, P., Forzza, R.C., 2020. A new species of *Thinouia* (Paullinieae, Sapindaceae) from the Amazon and its phylogenetic placement. *PhytoKeys* 165, 115–126. doi: [10.3897/phytokeys.165.57341](https://doi.org/10.3897/phytokeys.165.57341)
- Medina, M.C., Sousa-Baena, M.S., Prado, E., Acevedo-Rodríguez, P., Dias, P., Demarco, D., 2021. Laticifers in Sapindaceae: Structure, Evolution and Phylogenetic Importance. *Front Plant Sci* 11. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.612985>
- Miller, M.A., Pfeiffer, W., Schwartz, T., 2010. Creating the CIPRES Science Gateway for inference of large phylogenetic trees. 2010 Gateway Computing Environments Workshop (GCE), 1–8.
- Nejapa, R., Cabanillas, P.A., Pace, M.R., 2021. Cortical origin of the successive cambia in the stems of the charismatic temperate lianescent genus *Wisteria* (Fabaceae) and its systematic

- importance. *Botanical Journal of the Linnean Society* 199, 667–677.  
doi:<https://doi.org/10.1093/botlinnean/boab091>
- O'Brien, T.P., McCully, M.E., 1981. *The study of plant structure. Principles and selected methods.* Termarcarphi Pvt. Ltd., Melbourne.
- Onyenedum, J.G., Pace, M.R., 2021. The role of ontogeny in wood diversity and evolution. *Am J Bot* 108, 2331–2355.
- Pace, M.R., Lohmann, L.G., Angyalossy, V., 2009. The rise and evolution of the cambial variant in Bignoniaceae (Bignoniaceae). *Evol Dev* 11, 465–479. doi:10.1111/j.1525-142X.2009.00355.x.
- Pace, M.R., Gerolamo, C.S., Onyenedum, J.G., Terrazas, T., Victorio, M.P., Cunha Neto, I.L., Angyalossy, V., 2022. The wood anatomy of Sapindales: diversity and evolution of wood characters. *Brazilian Journal of Botany* 45, 283–340. doi: 10.1007/s40415-021-00764-2
- Pellissari, L.C.O., Barros, C.F., Medeiros, H., Tamaio, N., 2018. Cambial patterns of *Paullinia* (Sapindaceae) in southwestern Amazonia, Brazil. *Flora* 246–247, 71–82.  
doi:10.1016/j.flora.2018.07.002.
- Pennell, M.W., Eastman, J.M., Slater, G.J., Brown, J.W., Uyeda, J.C., Fitzjohn, R.G., Alfaro, M.E., Harmon, L.J., 2014. Geiger v2.0: an expanded suite of methods for fitting macroevolutionary models to phylogenetic trees. *Bioinformatics* 30, 2216–2218.  
doi:10.1093/bioinformatics/btu181.
- Quintanar-Castillo, A., Pace, M.R., 2022. Phloem wedges in Malpighiaceae: origin, structure, diversification, and systematic relevance. *Evodevo* 13:11. doi:10.1186/s13227-022-00196-3.
- R Core Team. 2022. *R: a language and environment for statistical computing.* Vienna, R Foundation for Statistical Computing.
- Radlkofer L. 1931. Sapindaceae. In: Engle A, ed. *Das Pflanzenreich IV, 165, Heft 98a–h.* Leipzig: W. Engelmann, 1-1539.
- Radlkofer L. 1875. Monographie der Sapindaceen-Gattung *Serjania*. Verlag der Königl. Bayer Akademie, München.
- Rajput, K.S., Gondaliya, A.D., Moya, R., 2021. Structure of the secondary xylem and development of a cambial variant in *Serjania mexicana* (Sapindaceae). *IAWA J* 51, 1–11.
- Rambaut, A., Suchard, M.A., Xie, D., Drummond, A.J. 2014. *Tracer v1.6.*
- Revell, L.J., 2013. Two new graphical methods for mapping trait evolution on phylogenies. *Methods Ecol Evol* 4, 754–759. doi:10.1111/2041-210x.12066.
- Rizzieri, Y.C., Brandes, A.F.N., Cunha Neto, I.L., Somner, G. V., Lima, M.J.N., Pereira, A., Tamaio, N., 2021. Ontogeny of divided vascular cylinders in *Serjania*: the rise of a novel vascular architecture in Sapindaceae. *IAWA J* 42, 121–133. doi:10.1163/22941932-bja10053.
- Rupp, P., 1964. Polyglykol als Einbettungsmedium zum Schneiden botanischer Präparate. *Mikrokosmos* 53, 123-128.

- Schenck H. 1893. Beiträge zur Biologie und Anatomie der Lianen im Besonderen der in Brasilien einheimische. Arten. 2 In: Schimper AFW, Fischer G, eds. Botanische Mittheilungen aus der Tropens. Jena: Gustav Fischer.
- Schnitzer, S.A., 2005. A Mechanistic Explanation for Global Patterns of Liana Abundance and Distribution. doi:10.1086/431250.
- Schnitzer, S.A., Bongers, F., 2002. The ecology of lianas and their role in forests. Trends Ecol Evol 17, 223–230.
- Somner GV, Ferrucci MS, Rosa MMT, Coelho RLG. 2009. Sapindaceae. In: Wanderley MGL, Shepherd GJ, Melhem TS, Giulietti AM, Martins SE, eds. Flora Fanerogâmica de São Paulo. São Paulo: Instituto de Botânica, FAPESP 6: 1–70.
- Spicer, R., Groover, A., 2010. Evolution of development of vascular cambia and secondary growth. New Phytologist 186, 577–592. doi:10.1111/j.1469-8137.2010.03236.x.
- Suchard, M.A., Lemey, P., Baele, G., Ayres, D.L., Drummond, A.J., Rambaut, A., 2018. Bayesian phylogenetic and phylodynamic data integration using BEAST 1.10. Virus Evol 4. doi:10.1093/ve/vey016.
- Taberlet, P., Gielly, L., Pautou, G., Bouvet, J., 1991. Universal primers for amplification of three non-coding regions of chloroplast DNA. Plant Mol Biol 17, 1105–1109. <https://doi.org/10.1007/BF00037152/METRICS>
- Tamaio, N., Angyalossy, V., 2009. Variação cambial em *Serjania caracasana* (Sapindaceae): Enfoque na adequação terminológica. Rodriguesia 60, 651–666. doi:10.1590/2175-7860200960311.
- Tamaio, N., Somner, G. V., 2010. Development of corded vascular cylinder in *Thinouia restingae* Ferruci & Somner (Sapindaceae: Paullinieae). doi:10.3159/10-ra-047.1.
- Tamaio, N., Neves, M.F., Brandes, A.F.N., Vieira, R.C., 2011. Quantitative analyses establish the central vascular cylinder as the standard for wood-anatomy studies in lianas having compound stems (Paullinieae: Sapindaceae). Flora: Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 206, 987–996.
- Tomescu, A.M.F., Groover, A.T., 2019. Mosaic modularity: an updated perspective and research agenda for the evolution of vascular cambial growth. New Phytologist 222, 1719–1735. doi:10.1111/nph.15640.
- Van der Walt, J.J.A., Van der Schijff, H.P., Schweickerdt, HG. 1973. Anomalous secondary growth in the stem of lianas *Mikania cordata* (Burm. F.) Robins (Compositae) and *Paullinia pinnata* Linn. (Sapindaceae). Kirkia 9, 109–138.
- WFO (2022): World Flora Online. Published on the Internet, 2022. World Flora Online [URL <http://www.worldfloraonline.org>]. (accessed 12.18.22).
- Yang, S.-Z., Chen, P.-H., Chen, C.-F., Yang, S.-Z., Chen, P.-H., Chen, C.-F., 2020. Cambial Variants Combine Successive Cambia and Intraxylary Phloem in Convolvulaceae in Taiwan. Am J Plant Sci 11, 437–453. doi:10.4236/ajps.2020.113032.

## 7. CONCLUSÕES

Os meristemas vasculares desenvolvem um papel fundamental na organização dos órgãos das plantas. Os tecidos vasculares oriundos desses meristemas possuem um padrão organizado na maioria das plantas, mas são encontrados com padrões atípicos em várias linhagens, principalmente lianescentes. Neste trabalho, foi apresentado um estudo refinado da evolução do desenvolvimento caulinar com ênfase na diversidade de variantes vasculares na espécie *Serjania piscatoria*. A seguir, são abordadas as principais conclusões obtidas:

- 1- Estudos detalhados da ontogenia do caule de *S. piscatoria* revelaram um caso único de polimorfismo e desenvolvimento lábil no contexto de variantes vasculares, o que foi caracterizado respectivamente como a formação de diferentes padrões anatômicos em indivíduos da mesma população, e o desenvolvimento de quatro processos ontogenéticos originando categorias de variantes vasculares distintas em um único caule.
- 2- A formação do caule composto “alternativo” em *S. piscatoria* é derivado de um feixe vascular isolado, seguindo o mesmo caminho ontogenético de *Paullinia*, representando a primeira descrição desse fenômeno em *Serjania*.
- 3- Estudos ontogenéticos foram essenciais para determinar esses diferentes processos ontogenéticos que caracterizam a enorme plasticidade no desenvolvimento caulinar de *S. piscatoria*, conferindo, em muitos casos, uma arquitetura anatômica diversa e extremamente complexa.
- 4- *S. piscatoria* foi incluída na filogenia molecular do gênero, o que permitiu não somente lançar luz sobre a posição filogenética da espécie pela primeira vez, mas também explorar o padrão de evolução de variantes vasculares nesta linhagem
- 5- A reconstrução de estados de caracteres indicou que o caule fissurado em *S. piscatoria* evoluiu a partir de um ancestral com caule composto.

Nossos resultados ainda mostram a diversidade e distribuição de variantes vasculares em Paullinieae e confirmam que o gênero *Serjania* é o mais diverso da tribo, abrangendo todos os tipos de variantes. Dessa forma, as informações fornecidas neste estudo têm relevância tanto para a sistemática quanto para orientar futuras pesquisas relacionadas à evolução do desenvolvimento do sistema vascular caulinar dentro deste carismático grupo de plantas.