



**Universidade Federal de Uberlândia – UFU**  
**Instituto de Biologia**  
Curso de Graduação em Ciências Biológicas

ANA LUIZA FRANÇA DE CARVALHO

Anatomia e micromorfologia comparada do limbo de  
*Lepidaploinae* S.C.Keeley & H.Rob. (Vernonieae: Asteraceae)

Uberlândia – MG

2025

ANA LUIZA FRANÇA DE CARVALHO

Anatomia e micromorfologia comparada do limbo de  
*Lepidaploinae* S.C.Keeley & H.Rob. (Vernonieae: Asteraceae)

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado  
ao Instituto de Biologia da Universidade  
Federal de Uberlândia, como parte das  
exigências para obtenção do título de Bacharel  
em Ciências Biológicas.

Orientadora: Dra. Juliana Marzinek

Coorientador: Dr. Danilo Marques

Uberlândia – MG

2025

ANA LUIZA FRANÇA DE CARVALHO

Anatomia e micromorfologia comparada do limbo de  
*Lepidaploinae* S.C.Keeley & H.Rob. (Vernonieae: Asteraceae)

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado  
ao Instituto de Biologia da Universidade  
Federal de Uberlândia, como parte das  
exigências para obtenção do título de Bacharel  
em Ciências Biológicas.

Uberlândia, 24 de abril de 2025

Banca examinadora:

---

Profa. Dra. Juliana Marzinek – Orientadora

UFU

---

Prof. Dr. Aristônio Magalhães Teles – Membro Convidado

UFG

---

Ma. Lorena Nunes Lourenço Queiroz – Membro Convidado

UFU

AUTORIZO A REPRODUÇÃO E DIVULGAÇÃO TOTAL OU PARCIAL DESTE TRABALHO, POR QUALQUER MEIO CONVENCIONAL OU ELETRÔNICO, PARA FINS DE ESTUDO E PESQUISA, DESDE QUE CITADA A FONTE.

FICHA CATALOGRÁFICA GERADA EM:

<https://www.portalestudante.ufu.br/solicitacaoFichaCatalografica>

Ficha Catalográfica Online do Sistema de Bibliotecas da UFU  
com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

C331  
2025

Carvalho, Ana Luiza França de, 2001-  
Anatomia e micromorfologia comparada do limbo de  
Lepidaploinae S.C.Keeley & H.Rob. (Vernonieae:  
Asteraceae) [recurso eletrônico] / Ana Luiza França de  
Carvalho. - 2025.

Orientadora: Juliana Marzinek.

Coorientador: Danilo Marques.

Trabalho de Conclusão de Curso (graduação) -  
Universidade Federal de Uberlândia, Graduação em  
Ciências Biológicas.

Modo de acesso: Internet.

Inclui bibliografia.

1. Biologia. I. Marzinek, Juliana ,1975-, (Orient.).  
II. Marques, Danilo,1988-, (Coorient.). III.  
Universidade Federal de Uberlândia. Graduação em  
Ciências Biológicas. IV. Título.

CDU: 573

Bibliotecários responsáveis pela estrutura de acordo com o AACR2:

Gizele Cristine Nunes do Couto - CRB6/2091  
Nelson Marcos Ferreira - CRB6/3074

Dedico este trabalho à minha avó, Dorcelina de Sousa Cardoso (*in memoriam*), que se preparou desde meu nascimento para que eu tivesse o acesso à educação que a vida não lhe proporcionou.

## AGRADECIMENTOS

Após tantas preocupações com a escrita deste trabalho, é surpreendente que seja ainda mais difícil resumir em poucas palavras todo o apoio que tive para chegar até aqui. De antemão, agradeço a todos que estiveram ao meu lado durante esses anos de curso.

Aos meus pais, Ronaldo e Rosângela, por me permitirem seguir meus sonhos, por todo o carinho, por todo o apoio financeiro e por sempre terem acreditado em mim.

À minha irmã, Aline, que como toda boa irmã mais velha sempre me apoiou e valorizou minhas conquistas, mesmo acabando com a minha paz.

À minha avó, Dorcelina, e à minha tia, Joana, que participaram da minha criação me dando todo o apoio e carinho.

Ao restante da minha família, devo a todos vocês muitos agradecimentos por estarem presentes na minha vida, me auxiliando nos problemas e comemorando juntos as vitórias.

À minha orientadora, Juliana, e ao meu coorientador, Danilo, que me fizeram atingir o meu máximo, responderam as minhas infinitas dúvidas em horários não tão agradáveis e confiaram mais na minha capacidade do que eu mesma.

Aos meus amigos que se mantiveram por tantos anos, Ana Laura, Carol, Giovana, Isabela, João Marcos, Maria Clara e Sara, o apoio, o carinho e a parceria de vocês me fez chegar até aqui.

Aos amigos que a faculdade me deu, Geovana, Hiro, e Sara, porque sem a nossa união eu não duraria nem três períodos nessa loucura.

Aos meus companheiros de laboratório, Eduarda, Hugo, Laura, Lorena, Luciana, Marco Thúllio, Melissa, Rafael e Taciara, pela troca de aprendizado, mas também pelos momentos de descontração que tivemos. Em especial à Rafaela, por ter me adotado como sua IC e me auxiliado mais do que jamais poderei retribuir.

Aos colegas que fiz ao longo do curso, Aléxia, Camilly, Eduardo, Graziella, Marcela e Vitória, pela presença ao longo desses anos que fez a minha graduação mais leve e colorida.

Ao Instituto de Biologia e aos auxiliares administrativos, professores, secretários e técnicos que forneceram estrutura, auxílio e boas condições para minha formação.

Ao CNPq, pela bolsa de Iniciação Científica que tornou esta pesquisa possível.

Aos membros da banca avaliadora, Aristônio e Lorena, por aceitarem o convite e se disponibilizarem a me auxiliar nessa etapa tão importante.

## RESUMO

Dados anatômicos e morfológicos são importantes e podem sugerir com grande confiança as homologias e os estados de caráter, auxiliando na investigação e resolução de problemas taxonômicos. Frequentemente são propostas pesquisas que se baseiam nessas duas áreas de estudo para delimitar a taxonomia de famílias de Angiospermas. A subtribo Lepidaploinae (Vernonieae) é complexa taxonomicamente e seus gêneros são de difícil delimitação, havendo sobreposição de dados obtidos por outros estudos. Assim, neste trabalho foram elencados caracteres da morfologia e anatomia foliar para distinguir oito gêneros desta subtribo. Foram analisados limbos em secção transversal do material herborizado de *Chrysolaena* (6 spp.), *Echinocoryne* (2 spp.), *Harleya* (1 sp.), *Lepidaploa* (10 spp.), *Lessingianthus* (19 spp.), *Stenocephalum* (2 spp.), *Stilpnopappus* (1 sp.) e *Strophopappus* (2 spp.). As amostras foram processadas conforme técnicas usuais de secção e coloração. A folha é anfiestomática em grande parte das espécies estudadas. Tricomas não-glandulares e glandulares estão presentes simultaneamente em folhas de Lepidaploinae, o que se difere em algumas espécies. A epiderme é majoritariamente unisseriada com cutícula incospícua. Hidatódios foram observados em espécies de *Lessingianthus*. O mesofilo dorsiventral é predominante. Extensões de bainha são observadas em exemplares de *Echinocoryne*, *Lepidaploa*, *Lessingianthus* e *Strophopappus*. A nervura mediana apresenta superfícies adaxiais convexas na maioria das espécies e achatadas ou sulcadas no restante dos exemplares. Colênquima é observado tanto na face adaxial quanto na face abaxial na maioria das espécies. Os feixes vasculares da nervura mediana são colaterais e em várias espécies e apresentam fibras adaxiais e abaxiais ou apenas adaxiais. Ainda, drusas são encontrados no mesofilo e/ou na nervura mediana em exemplares de *Chrysolaena*, *Harleya*, *Lepidaploa*, *Lessingianthus* e *Strophopappus*. Não foi encontrado nenhum padrão foliar que segregue os gêneros desta subtribo. Assim como para outros estudos polínicos, micromorfológicos, anatômicos e filogenéticos realizados com este grupo, nossa pesquisa demonstra a complexidade morfológica e anatômica desta subtribo e, conseqüentemente, sua difícil delimitação. Por outro lado, foram encontradas características que auxiliam na segregação das espécies estudadas.

**Palavras-chave:** Compositae; mesofilo; taxonomia; tricomas; *Vernonia* s.l.

## ABSTRACT

Anatomical and morphological data are valuable tools for inferring homologies and character states, contributing significantly to the resolution of taxonomic problems. These approaches are frequently employed to clarify the taxonomy of Angiosperm families. The subtribe Lepidaploinae (Vernonieae) is taxonomically complex, with poorly defined genera and overlapping characters identified in previous studies. This work analysed leaf morphological and anatomical characters to distinguish eight genera within the subtribe. Cross-sections of herborized leaf blades from *Chrysolaena* (6 spp.), *Echinocoryne* (2 spp.), *Harleya* (1 sp.), *Lepidaploa* (10 spp.), *Lessingianthus* (19 spp.), *Stenocephalum* (2 spp.), *Stilpnopappus* (1 sp.) and *Strophopappus* (2 spp.) were examined using standard sectioning and staining techniques. Most species have amphistomatic leaves with both glandular and non-glandular trichomes, although their distribution varies among taxa. The epidermis is predominantly uniseriate, with a thin, inconspicuous cuticle. Hydathodes were observed in species of *Lessingianthus*. The mesophyll is mainly dorsiventral, and sheath extensions occur in *Echinocoryne*, *Lepidaploa*, *Lessingianthus* and *Strophopappus*. The midrib is typically convex on the adaxial surface, although some species show flattened or grooved configurations. Collenchyma is present on both surfaces in most species. Vascular bundles are collateral and often associated with adaxial and/or abaxial fibers. Crystals were found in the mesophyll and/or midrib of *Chrysolaena*, *Harleya*, *Lepidaploa*, *Lessingianthus*, and *Strophopappus*. Although no single leaf pattern reliably segregates the genera, certain traits support the distinction of individual species. As observed in previous palynological, micromorphological, anatomical, and phylogenetic studies, our results reinforce the structural complexity of Lepidaploinae and the challenges in delimiting its genera. Nonetheless, several anatomical features offer useful markers for species-level differentiation.

**Keywords:** Compositae; mesophyll; taxonomy; trichomes; *Vernonia* s.l.



## SUMÁRIO

INTRODUÇÃO.....	10
OBJETIVO .....	11
MATERIAL E MÉTODOS.....	12
RESULTADOS .....	13
DISCUSSÃO .....	15
CONCLUSÃO.....	18
REFERÊNCIAS .....	18
TABELAS E FIGURAS.....	21

## INTRODUÇÃO

A morfologia e a anatomia vegetal são duas áreas de estudo que podem auxiliar na resolução de problemas de parentesco entre táxons, por meio da análise de características semelhantes entre organismos (Stuessy, 2009). O estudo da morfologia vegetal pode ser dividido em dois tipos básicos, macromorfológico e micromorfológico, sendo este último frequentemente aplicado como um complemento que permite a observação de características superficiais de órgãos, como as folhas (Stuessy, 2009). Somado a isso, o estudo da anatomia foliar fornece dados taxonômicos, da epiderme, do mesofilo, da estrutura dos feixes vasculares, dos padrões de nervação e da presença de esclereídes, que são significantes para a delimitação de gêneros (Stuessy, 2009).

Diversos estudos com famílias de Angiospermas utilizam da morfologia e da anatomia foliar para delimitar relações entre clados distintos. Em Verbenaceae J.St.-Hil., Mathew & Shah (1984) observaram que a presença de cristais no mesofilo é taxonomicamente valiosa. Em Dilleniaceae Salisb., Dickinson (1969) identificou que padrões de nervação também são úteis na demilitação taxonômica. Ainda, em Fabaceae Lindl., Flores-Cruz *et al.* (2004) utilizaram variações de tricomas na caracterização de folhas em *Mimosa* sect. *Batocaulon*.

Em Asteraceae Bercht. & J.Presl (Compositae), Budel *et al.* (2018) identificaram como caracteres taxonomicamente informativos a ornamentação da cutícula, o tipo e ocorrência dos estômatos, a presença ou ausência de tricomas glandulares, dentre outros aspectos. No estudo de Castro *et al.* (1997), foram reconhecidos oito tipos de estruturas secretoras presentes nas folhas de exemplares dessa família e que podem ser utilizados como caracteres taxonômicos diagnósticos: ductos, cavidades, idioblastos, hidatódios, nectários extraflorais, tricomas e apêndices glandulares. Nesse sentido, é possível afirmar que há uma grande diversidade de atributos que podem ser utilizados na determinação taxonômica de clados internos dessa família composta por mais de 25000 espécies e 50 tribos (Mandel *et al.*, 2019; Susanna *et al.*, 2020).

Dentre as tribos de Asteraceae Vernonieae Cass. é uma tribo monofilética composta por cerca de 1500 espécies que abrangem 126 gêneros (Keeley & Robinson, 2009), distribuídos principalmente no Brasil e na África (Wagner *et al.*, 2014). Apesar da circunscrição estável dessa tribo, suas subtribos são conhecidas por apresentarem divergências de parentesco que decorrem, principalmente, do fato de que até a década de 70 aproximadamente 1000 espécies dessa tribo estavam circunscritas em *Vernonia* Schreb. sensu lato (Jones, 1977; Keeley & Robinson, 2009). Logo, verificou-se que revisões de *Vernonia* s. l. eram necessárias, o que resultou em sua segregação em diversos outros gêneros que foram circunscritos em subtribos

diferentes; restando, atualmente, em torno de 25 espécies em *Vernonia* (Keeley *et al.*, 2021; Robinson, 1999).

Apesar das revisões feitas, alguns dos gêneros segregados e subtribos estabelecidos em Vernonieae não são tidos como monofiléticos (Siniscalchi *et al.*, 2019). Desse modo, vêm sendo propostos estudos que utilizam de caracteres foliares na delimitação de clados internos, como em Lychnophorinae, no qual Lusa *et al.* (2018a) identificaram sinapomorfias a partir de características do mesofilo. Muitas outras subtribos em Vernonieae poderiam utilizar dessa metodologia de delimitação taxonômica, como a subtribo Lepidaploinae, na qual observou-se que as delimitações subtribais e genéricas dessa subtribo são ainda controversas entre os estudos filogenéticos mais atuais (Keeley *et al.* 2021; Loeuille *et al.*, 2015; Siniscalchi *et al.* 2019).

A subtribo Lepidaploinae apresenta cerca de 291 espécies distribuídas em 13 gêneros: *Aynia* H.Rob., *Chrysolaena* H.Rob., *Harleya* S.F.Blake, *Echinocoryne* H.Rob., *Lepidaploa* (Cass.) Cass., *Lessingianthus* H.Rob., *Mattfeldanthus* H.Rob. & R.M.King, *Pseudopiptocarpha* H.Rob., *Stenocephalum* Sch.Bip., *Stilpnopappus* Mart. ex DC., *Strophopappus* DC. *Struchium* P.Browne e *Xiphochaeta* Poepp. & Endl (Keeley & Robinson, 2009). Nessa subtribo, é observada uma baixa variabilidade de hábitos entre plantas herbáceas ou subarborescentes e raramente arbustos (Keeley & Robinson, 2009). Suas folhas podem ser alternadas ou raramente opostas, a nervação é do tipo penínervia e podem ser visualizados tricomas simples ou em forma de T (Keeley & Robinson, 2009). Ainda, à exceção do gênero *Struchium*, uma erva daninha pantropical, exemplares de Lepidaploinae são encontrados em todo o Hemisfério Ocidental (Keeley & Robinson, 2009).

A atual circunscrição do gênero *Vernonia* s.s., sintetizada no trabalho de Robinson (1999), levou à uma sobreposição de características em gêneros da subtribo Lepidaploinae, tornando a posição desses táxons incerta. Assim, como os dados morfológicos e anatômicos são importantes e podem auxiliar na investigação e resolução de problemas em relações taxonômicas, neste estudo, o levantamento de características foliares de espécies de Lepidaploinae é utilizado para auxiliar na delimitação desta controversa subtribo.

## OBJETIVO

Esse trabalho tem como objetivo realizar a análise micromorfológica e anatômica dos limbos de oito gêneros de Lepidaploinae, buscando caracteres anatômicos que possam colaborar com as delimitações subtribais.

Para o alcance desse objetivo, as seguintes questões buscaram ser respondidas:

1. Há padrão estrutural para os limbos das espécies de *Lepidaploinae*?
2. Existem características foliares diagnósticas para os gêneros e/ou espécies dessa subtribo?

## MATERIAL E MÉTODOS

As características micromorfológicas e anatômicas dos limbos de *Lepidaploinae* foram analisadas a partir de exsicatas depositadas no New York Botanical Garden Herbarium (NYBG), Herbarium Uberlandense (HUFU) e no Museu Botânico Municipal de Curitiba (MBM). Foram amostradas de um a três vouchers de 43 espécies (Tabela 1). Oito gêneros pertencentes a esta subtribo foram amostrados: *Chrysolaena* (6 spp.), *Echinocoryne* (2 spp.), *Harleya* (1 sp.), *Lepidaploa* (10 spp.), *Lessingianthus* (19 spp.), *Stenocephalum* (2 spp.), *Stilpnopappus* (1 sp.) e *Strophopappus* (2 spp.).

Para as análises micromorfológicas, amostras da região mediana do limbo foram fixadas em stubs, metalizadas com ouro e analisadas em microscópio eletrônico de varredura (MEV) de 4ª geração VEGA de TESCAN, da Rede de Laboratórios Multiusuários (RELAM) da Universidade Federal de Uberlândia, resultando em imagens capturadas digitalmente.

Para a análise anatômica dos limbos, as amostras foram reidratadas em NaOH 3% por 20 minutos (Anderson, 1963 – modificado) e, em seguida, lavadas com água destilada ao longo de 24 horas. O material vegetal foi desidratado em série etílica crescente e incluído em historesina (Leica®), conforme a orientação do fabricante. O material, polimerizado em blocos de historesina, foi seccionado em micrótomo rotativo para obtenção de cortes transversais de 8 µm. Posteriormente, as secções foram coradas com Azul de Toluidina preparado em tampão acetato pH 4,7 (O'Brien *et al.*, 1964 – modificado).

Após a coloração, as lâminas compostas por secções dos limbos foram montadas com resina sintética (Entellan®) e analisadas em microscópio de luz. Ao final, pranchas ilustrativas de imagens obtidas digitalmente, através do microscópio Olympus BX51, foram organizadas com auxílio do software Adobe Photoshop®.

Para evitar confusões taxonômicas, os gêneros *Lepidaploa*, *Lessingianthus*, *Stenocephalum*, *Stilpnopappus* e *Strophopappus* foram designados, respectivamente, pelas abreviações *Le.*, *Ls.*, *St.*, *Si.*, *Sr.*

A identificação dos tricomas encontrados foi feita com base no trabalho de Liesenfeld *et al.* (2019), para os tricomas ereto-capitados com cabeça oblongo-ovalada, e na padronização

proposta por Katinas (2025), para o restante dos tricomas. Já a classificação da nervura mediana, se baseou no trabalho de Cardoso *et al.* (2009).

## RESULTADOS

A folha é anfiestomática na maior parte das espécies estudadas (Tabela 2, Figura 1A, C, G, L). Folhas hipoestomáticas foram observadas em *Le. arborescens*, *Le. cotoneaster*, *Le. salzmännii*, *Le. uniflora*, *Ls. bishopii*, *Ls. buddleiifolius*, *Ls. farinosus*, *Ls. linearis*, *Ls. mollissimus*, *Ls. monocephalus*, *St. megapotamicum*, *Si. tomentosus* e *Sr. glomeratus* (Tabela 2, Figura 1B, H, I).

Tricomas não-glandulares e glandulares estão presentes simultaneamente em folhas de Lepidaploinae, o que se difere em *C. propinqua*, *Le. nitens*, *Ls. bishopii*, *Ls. durus*, *Ls. linearifolius*, *Ls. regis* e *St. apiculatum*, que não apresentam tricomas glandulares. Já em *Ls. laevigatus* e *Ls. pumillus*., não foram observados tricomas não-glandulares (Tabela 2).

Tricomas glandulares unisseriados e/ou bisseriados simples são encontrados na face adaxial de *C. flexuosa*, *H. oxylepis*, *Le. arenaria*, *Le. aurea*, *Le. chalybaea*, *Le. cotoneaster*, *Le. rufogrisea*, *Le. uniflora*, *Ls. coriaceus*, *Ls. monocephalus*, *Si. tomentosus*, *Sr. glomeratus* e *Sr. speciosus* (Figura 1A, D, K, L). Dentre as espécies que apresentam tricomas glandulares na face adaxial ainda é possível delimitar os que ocorrem em sulcos, como *H. oxylepis*, *Le. arenaria*, *Le. aurea*, *Le. chalybaea*, *Le. rufogrisea*, *Le. uniflora*, *Si. tomentosus*, *Sr. glomeratus* e *Sr. speciosus* (Figura 1D, K, L). Tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados são observados adaxialmente na maioria das espécies (Figura 1A, C, G, J, K, L), com exceção de *H. oxylepis*, *Ls. coriaceus*, *Ls. farinosus*, *Ls. laevigatus*, *Ls. linearis* e *Ls. pumillus*.

Tricomas glandulares unisseriados e/ou bisseriados simples ocorrem na face abaxial da maioria das espécies (Figura 1B, E, I), contudo *C. propinqua*, *Le. nitens*, *Ls. bishopii*, *Ls. durus*, *Ls. linearifolius*, *Ls. regis* e *St. apiculatum* não apresentam tricomas glandulares nesta face. Os tricomas glandulares também se diferem em *Ls. grandiflorus*, que apresenta tricomas glandulares ereto-capitados com cabeça oblongo-ovalada na face abaxial (Figura 1H). Quanto aos tricomas glandulares abaxiais presentes em sulcos, é possível observá-los em *C. flexuosa*, *C. lithospermifolia*, *Le. arenaria*, *Le. aurea*, *Le. chalybaea*, *Le. rufogrisea*, *Le. tortuosa*, *Le. uniflora*, *Ls. brevifolius*, *Ls. farinosus*, *Ls. grandiflorus*, *Ls. laevigatus*, *Ls. pumillus*, *Ls. rubricaulis* e *Si. tomentosus* (Figura 1E, H). Já os tricomas não-glandulares são não-ramificados unisseriados e estão presentes na face abaxial de todas as espécies (Figura 1E, F), exceto *Le. arenaria*, *Ls. grandiflorus*, *Ls. laevigatus* e *Ls. pumillus*.

As folhas estudadas apresentam cutícula inconspícua. A epiderme é unisseriada (Figura 2A–I) e composta por células periclinalmente achatadas ou cúbicas ao longo da lâmina foliar e por células papilosas na região da nervura mediana. A face adaxial da epiderme apresenta células volumosas quando comparadas à epiderme abaxial em *Ls. bardanoides*, *Ls. bishopii*, *Ls. buddleiifolius*, *Ls. farinosus*, *Ls. glabratus*, *Ls. linearifolius*, *Ls. linearis*, *St. apiculatum*, *St. megapotamicum*, *Si. tomentosus*, *Sr. glomeratus* e *Sr. speciosus* (Figura 2G, I).

Na região da margem foliar de *Ls. durus*, *Ls. grandiflorus* e *Ls. pumillus* foram observadas células epitemáticas, reduzidas e de citoplasma denso, e poros de água que configuram hidatódios (Figura 2E, F, H).

A presença de hipoderme é observada em *Ls. linearis*, sendo composta por células parenquimáticas similares as da epiderme (Figura 2G). O mesofilo dorsiventral é predominante (Tabela 2, Figuras 3A–D, G, I–L e 4A, C–F), caráter distintivo para *Le. aurea*, *Le. chalybaea*, *Le. nitens*, *Le. rufogrisea*, *Ls. durus*, *Ls. laevigatus*, *Ls. pumillus* e *Ls. regis*, que apresentam mesofilo isobilateral (Tabela 2, Figuras 3E, F, H e 4B). Nos feixes dispostos no mesofilo, foram observadas extensões de bainha que alcançam as duas faces da epiderme em *E. schwenkiifolia*, *Le. cotoneaster*, *Le. rufogrisea*, *Ls. bardanoides*, *Ls. bishopii*, *Ls. buddleiifolius*, *Ls. coriaceus*, *Ls. durus*, *Ls. farinosus*, *Ls. glabratus*, *Ls. grandiflorus*, *Ls. laevigatus*, *Ls. monocephalus*, *Ls. pumillus*, *Ls. sellowii*, *Sr. glomeratus* e *Sr. speciosus* (Figura 3G, H, J–L).

A superfície adaxial na região da nervura mediana é majoritariamente convexa (Tabela 2, Figura 5A, C–H). Contudo, também foram observadas superfícies adaxiais achatadas, em *C. simplex*, *Ls. bishopii*, *Ls. durus*, *Ls. linearifolius*, *Ls. pumillus*, *St. apiculatum*, *St. megapotamicum* e *Sr. glomeratus* (Tabela 2, Figura 5B, K, L.), e sulcada, em *Ls. linearis* (Tabela 2, Figura 5I). Ainda na região da nervura mediana, subjacente à epiderme observou-se a presença de colênquima tanto na face adaxial quanto na face abaxial na maioria das espécies (Figura 5A, B, D, F, H–K) ou somente na face adaxial, em *C. lithospermifolia*, *E. holosericea*, *E. schwenkiifolia*, *Le. arborescens*, *Le. aurea*, *Le. nitens*, *Le. tortuosa*, *Le. uniflora*, *Ls. asteriflorus* e *Ls. brevifolius* (Figura 5C, E, G).

Os feixes vasculares da nervura mediana são colaterais e em várias espécies apresentam fibras acima do xilema e abaixo do floema que podem ou não se interligar (Figura 5D, H–K). No entanto, as fibras também ocorrem apenas acima do xilema, em *E. schwenkiifolia*, *Le. aurea*, *Le. nitens* e *Le. rufogrisea* (Figura 5C, E), ou não ocorrem, em *C. simplex*, *Le. arenaria*, *Le. chalybaea*, *Le. cotoneaster*, *Le. tortuosa*, *Le. uniflora*, *Ls. mollissimus* e *Si. tomentosus* (Figura 5B, F).

Nota-se ainda a presença de drusas no mesofilo e/ou na nervura mediana em *C. flexuosa*, *C. platensis*, *H. oxylepis*, *Le. arenaria*, *Le. aurea*, *Le. cotoneaster*, *Le. nitens*, *Le. rufogrisea*, *Le. tortuosa*, *Ls. bishopii*, *Ls. buddleiifolius*, *Ls. glabratus* e *Sr. speciosus* (Figura 5D).

## DISCUSSÃO

A distribuição de estômatos é variável entre os gêneros de Lepidaploinae e também entre as espécies que compõem estes gêneros. A folha é hipoestomática em *Stilpnopappus* e anfiestomática em *Harleya*, *Chrysolaena* e *Echinocoryne*. Ao passo que, para *Lepidaploa*, *Lessingianthus*, *Stenocephalum* e *Strophopappus*, a folha é anfiestomática ou hipoestomática. Para a totalidade de espécies desta subtribo, a folha anfiestomática é um caráter predominante, o que se contrapõe às outras subtribos de Vernonieae, onde a maioria das espécies é hipoestomática (Lusa *et al.*, 2018a; Nwakanma *et al.*, 2018). Ademais, *Ls. coriaceus* apresenta estômatos na face adaxial somente na região próxima à nervura mediana, assim como foi encontrado para *Proteopsis argentea* Mart. & Zucc. ex Sch.Bip. (Lusa *et al.*, 2018a).

Tricomas glandulares unisseriados e/ou bisseriados simples, tricomas glandulares ereto-capitados com cabeça oblongo-ovalada e tricomas não-glandulares não ramificados unisseriados foram observados para a subtribo estudada. A variabilidade de tricomas dentro de Asteraceae abrange tricomas glandulares e não-glandulares, unisseriados, bisseriados ou multisseriados e ramificados ou não ramificados (Katinas, 2025; Metcalfe & Chalk, 1950) podendo, então, serem utilizados na identificação de espécies, principalmente quando combinados com outras linhas de evidência (Narayana, 1979; Redonda-Martínez *et al.*, 2012).

Tricomas glandulares são estruturas secretoras frequentes para Vernonieae e podem oferecer subsídio para a taxonomia (Castro *et al.*, 1997). Todos os gêneros de Lepidaploinae estudados apresentam tricomas glandulares abaxialmente em ao menos uma espécie. Adaxialmente, apenas *Echinocoryne* e *Stenocephalum* não apresentam tricomas glandulares em nenhuma espécie, enquanto nos outros gêneros estes tricomas podem estar ausentes ou presentes. Nossos resultados vão de encontro com dados descritos para espécies de Lychnophorinae por Lusa *et al.* (2018a) e também outras espécies de *Chrysolaena* por Sosa *et al.* (2013), no qual tricomas glandulares ocorrem, geralmente, na face abaxial, e mais restritamente na face adaxial. Tricomas glandulares unisseriados e/ou bisseriados simples são frequentes entre espécies de Vernonieae (Castro *et al.*, 1997; Liesenfeld *et al.*, 2019) e tricomas glandulares ereto-capitados com cabeça oblongo-ovalada já haviam sido observados para *Lessingianthus macrocephalus* (Less.) H. Rob. e *Vernonanthura nudiflora* (Less.) H. Rob. no

estudo de Liesenfeld *et al.* (2019). Além disso, quando presentes, os tricomas glandulares podem estar inseridos em sulcos, como relatado para Duarte & Silva (2013), Empinotti & Duarte (2008), Lusa *et al.* (2018a) e Sosa *et al.* (2013).

Tricomas não-glandulares estão presentes na maioria das espécies analisadas, tanto na face adaxial, quanto na abaxial. Abaxialmente, todos os gêneros apresentam tricomas não-glandulares. Adaxialmente, a maioria dos gêneros apresenta tricomas não-glandulares em ao menos uma espécie, com exceção de *Harleya* que não os apresenta em nenhum exemplar. Nesse sentido, os tricomas não glandulares são recorrentes nas folhas de Vernonieae e ocorrem com maior frequência na face abaxial e em uma menor frequência na face adaxial. Lusa *et al.* (2018a) também observaram este padrão para Lepidaploinae. Quanto à estrutura, tricomas não-glandulares não ramificados unisseriados foram observados em diversos estudos de Vernonieae (Empinotti & Duarte, 2008; Liesenfeld *et al.*, 2019; Narayana, 1979; Redonda-Martínez *et al.*, 2012), incluindo o estudo aqui apresentado.

Em espécies de Lepidaploinae foi observada a predominância da epiderme com uma única camada de células, assim como reportado para outras Vernonieae (Duarte & Silva, 2013; Empinotti & Duarte, 2008; Lusa *et al.*, 2018a). Ademais, células epidérmicas volumosas na face adaxial, observadas em *Lessingianthus*, *Stenocephalum*, *Strophopappus* e *Stilpnopappus*, também foram identificadas nos clados ‘Bahian *Lychnophora*’, *Lychnophora* s. str. e *Piptolepis* por Lusa *et al.* (2018a).

Hidatódios são estruturas taxonômicas presentes em espécies de *Lessingianthus* aqui analisadas. Em Castro *et al.* (1997), hidatódios foram vistos e utilizados na identificação de *Elephantopus* L., *Eremanthus* Less. e *Vernonia*.

Em *Lessingianthus* foi observada hipoderme, também encontrada em *Anteremanthus* H. Rob., *Paralychnophora* MacLeish e *Lychnophora* Mart. por Lusa *et al.* (2018a). A disposição do mesofilo pode variar em Asteraceae (Metcalf & Chalk, 1950). Neste trabalho observa-se que o mesofilo é dorsiventral em *Chrysolaena*, *Echinocoryne*, *Harleya*, *Stenocephalum*, *Strophopappus* e *Stilpnopappus*, contudo pode variar entre dorsiventral ou isobilateral em *Lepidaploa* e *Lessingianthus*. De modo geral, na tribo Vernonieae, ocorrem espécies com predominância de mesofilo dorsiventral (Empinotti & Duarte, 2008; Lusa *et al.*, 2018a) e espécies com mesofilo isobilateral em uma menor frequência (Lusa *et al.*, 2018a).

A variabilidade de formas da superfície adaxial na região da nervura mediana também foi analisada por Duarte & Silva (2013) em *Gymnanthemum amygdalinum* (Delile) Sch.Bip. ex Walp., sendo identificada uma superfície adaxial achatada (=plana), restrita à exemplares de *Chrysolaena* e *Lessingianthus* em nosso estudo. Em Lepidaploinae, observa-se a presença de



colênquima subepidérmico em ambas faces, mais comumente, ou somente na face adaxial, como em todas as espécies de *Echinocoryne*. Assim como Empinotti & Duarte (2008) observaram na região da nervura mediana de *Elephantopus mollis* Sch.Bip., é possível observar a substituição gradativa de parênquima por colênquima nas superfícies adaxial e abaxial em *Lepidaploinae*.

Os feixes vasculares são colaterais para espécies de *Lepidaploinae* estudadas, assim como para outras espécies de *Vernonieae* (Duarte & Silva, 2013; Empinotti & Duarte, 2008; Lusa *et al.*, 2018a; Sosa *et al.*, 2013). Os feixes vasculares também possuem feixes de fibras de xilema e/ou fibras de floema para ao menos uma espécie em todos os gêneros de *Lepidaploinae*, à exceção de *Stilpnopappus* que não apresenta fibras, e para *Lychnophorinae* em Lusa *et al.* (2018a) e *Chrysolaena* em Sosa *et al.* (2013). Esta ausência de fibras em *Stilpnopappus* difere da presença destes em *Strophopappus* e corrobora a segregação destes gêneros realizada por Esteves & Gonçalves-Esteves (2003). Os feixes vasculares ainda podem estar ligados às faces adaxiais e abaxiais através de extensões de bainha, observadas em *Echinocoryne*, *Lepidaploa*, *Lessingianthus* e *Strophopappus*, no presente trabalho, e em exemplares de *Lychnophorinae* por Lusa *et al.* (2018a).

Diversas formas de cristais podem ser observadas em exemplares de *Asteraceae*, apesar da sua ocorrência restrita (Metcalf & Chalk, 1950). No presente trabalho, drusas ocorrem na região da nervura mediana ou no mesofilo em *Chrysolaena*, *Harleya*, *Lepidaploa*, *Lessingianthus* e *Strophopappus*. Por sua vez, Empinotti & Duarte (2008) observam cristais de oxalato de cálcio na forma de drusas nestas mesmas regiões para *Elephantopus mollis*.

Com relação aos gêneros de *Lepidaploinae* não há características exclusivas que delimitem os gêneros estudados, havendo sobreposição entre os estados de caráter observados. Contudo, dentro dos gêneros é possível identificar caracteres restritos que segregam algumas espécies. Em *Chrysolaena*, *C. lithospermifolia* apresenta colênquima somente na face adaxial, *C. propinqua* não apresenta tricomas glandulares em ambas faces adaxial e abaxial, já *C. simplex* possui superfície adaxial achatada e não apresenta fibras nos feixes. Em *Echinocoryne*, *E. schwenkiifolia* apresenta extensão de bainha, fibras apenas acima do xilema. Em *Lepidaploa*, *Le. nitens* não apresenta tricomas glandulares em ambas faces adaxial e abaxial, já *Le. arenaria* não apresenta tricomas não-glandulares na face abaxial. Em *Lessingianthus*, *Ls. grandiflorus* apresenta tricomas glandulares ereto-capitados com cabeça oblongo-ovalada, *Ls. linearis* apresenta hipoderme, já *Ls. mollissimus* não apresenta fibras nos feixes. Em *Stenocephalum*, *St. apiculatum* é hipoestomática e não apresenta tricomas glandulares em ambas faces adaxial e abaxial. Em *Strophopappus*, *Sr. glomeratus* é hipoestomática e possui superfície adaxial

achatada, já *Sr. speciosus* apresenta drusas. Estes achados confirmam a importância taxonômica das características foliares para espécies de Lepidaploineae, assim como relatado para outros estudos com Lychnophorinae (Lusa *et al.*, 2018a), *Vernonia* (Narayana, 1979; Nwakanma *et al.*, 2018; Redonda-Martínez *et al.*, 2012) e *Vernonanthura* H. Rob. (Redonda-Martínez *et al.*, 2012).

## CONCLUSÃO

Nosso estudo demonstrou a ausência de padrões morfológicos para os gêneros de Lepidaploinae, corroborando os estudos micromorfológicos, anatômicos, palinológicos e cariológicos que tem demonstrado a complexidade na delimitação desses gêneros sem a presença de sinapomorfias. Desta forma, assim como os estudos filogenéticos tem reportado nos últimos anos, acreditamos que uma recircunscrição desses gêneros seja pertinente, unindo dados morfológicos e moleculares. Por fim, nosso estudo demonstrou que as características anatômicas permitem a elaboração de um padrão estrutural para a maioria das espécies desta subtribo e proporcionam a descoberta de características foliares com valor taxonômico para o nível específico. Logo, características que diferem do geral entre as espécies estudadas, como disposição hipostomática, ausência de tricomas glandulares ou não-glandulares, mesofilo isobilateral, presença de hipoderme, ausência de feixes de fibras, presença de drusas, entre outras, são importantes na segregação de várias espécies dos gêneros de Lepidaploinae.

## REFERÊNCIAS

- ANDERSON, L. C. **Studies on *Petradoria* (Compositae): anatomy, cytology, taxonomy.** Transactions of the Kansas Academy of Science, 1963. v. 66, p. 632–684.
- BUDEL, J. M.; RAMAN, V.; MONTEIRO, L. M.; ALMEIDA, V. P.; BOBEK, V. B.; HEIDEN, G.; TAKEDA, I. J. M.; KHAN, I. A. Foliar anatomy and microscopy of six Brazilian species of *Baccharis* (Asteraceae). **Microscopy research and technique**, v. 81, n. 8, p. 832–842, 2018.
- CARDOSO, C. M. V.; PROENÇA, S. L.; SAJO, M. G. Foliar anatomy of the subfamily Myrtoideae (Myrtaceae). **Australian Journal of Botany**, v. 57, n. 2, p. 148, 2009.
- CASTRO, M. M.; LEITÃO-FILHO, H. F.; MONTEIRO, W. R. Utilização de estruturas secretoras na identificação dos gêneros de Asteraceae de uma vegetação de cerrado. **Brazilian Journal of Botany**, v. 20, p. 163–174, 1997.
- DICKISON, W. C. Comparative morphological studies in Dilleniaceae, IV. Anatomy of the node and vascularization of the leaf. **Journal of the Arnold Arboretum**, v. 50, n. 3, p. 384–410, 1969.

DUARTE, M. R.; SILVA, A. G. Anatomical characters of the medicinal leaf and stem of *Gymnanthemum amygdalinum* (Delile) Sch.Bip. ex Walp. (Asteraceae). **Brazilian Journal of Pharmaceutical Sciences**, v. 49, n. 4, p. 719–727, 2013.

EMPINOTTI, C. B.; DUARTE, M. R. Estudo anatômico de folha e caule de *Elephantopus mollis* Kunth (Asteraceae). **Revista Brasileira de Farmacognosia**, v. 18, n. 1, p. 108–116, 2008.

ESTEVEES, R. L.; GONÇALVES-ESTEVEES, V. Redelimitação de *Stilpnopappus* Mart. ex DC.(Vernonieae-Asteraceae). **Bradea**, v. 9, n. 14, p. 77–92, 2003.

FLORES-CRUZ, M.; SANTANA-LIRA, H. L.; KOCH, S. D.; GREETHER, R. Taxonomic significance of leaflet anatomy in *Mimosa* series Quadrivalves (Leguminosae, Mimosoideae). **Systematic Botany**, v. 29, n. 4, p. 892–902, 2004.

JONES, S. B. Vernonieae–systematic review. In HEYWOOD, V. H.; HARBORNE, J. B.; TURNER, B. L. **The Biology and Chemistry of the Compositae**. London: Academic Press, 1977. v. 1, cap. 17, p. 503–521.

KATINAS, L. Trichomes in Asteraceae: Names Standardization and a Unified Classification. **The Botanical Review**, v. 91, p. 1–50, 2025.

KEELEY, S. C.; ROBINSON, H. Vernonieae. In FUNK, V. A.; SUSANNA, A.; STUESSY, T. F.; BAYER, R. J. **Systematics, Evolution and Biogeography of Compositae**. Vienna: International Association for Plant Taxonomy, 2009. cap. 28, p. 439–469.

KEELEY, S.C.; CANTLEY, J. T.; GALLAHER, T. J. The “evil tribe” spreads across the land: a dated molecular phylogeny provides insight into dispersal, expansion, and biogeographic relationships within one of the largest tribes of the sunflower family (Vernonieae: Compositae). **American Journal of Botany**, v. 108, n. 3, p. 505–519, 2021.

LIESENFELD, V.; GENTZ, P.; FREITAS, E. M.; MARTINS, S. Morphological diversity of foliar trichomes in Asteraceae from Sand-fields of the Pampa biome, Rio Grande do Sul State, Brazil. **Hoehnea**, v. 46, n. 3, 2019.

LOEUILLE, B.; KEELEY, S. C.; PIRANI, J. R. Systematics and evolution of syncephaly in American Vernonieae (Asteraceae) with emphasis on the Brazilian Subtribe Lychnophorinae. **Systematic Botany**, v. 40, n. 1, p. 286–298, 2015.

LUSA, M. G.; LOEUILLE, B. F. P.; CICCARELLI, D.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. Evolution of stem and leaf structural diversity: a case study in Lychnophorinae (Asteraceae). **The Botanical Review**, v. 84, p. 203–241, 2018a.

LUSA, M. G.; LOEUILLE, B. F. P.; APPEZZATO-DA-GLÓRIA, B. First record of phytomelanin in aerial vegetative organs and its evolutionary implications in Lychnophorinae (Vernonieae: Asteraceae). Perspectives in Plant Ecology, **Evolution and Systematics**, v. 33, p. 18–33, 2018b.

MANDEL, J. R.; DIKOW, R. B.; SINISCALCHI, C. M.; THAPA, R.; WATSON, L. E.; FUNK, V. A. A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals and explosive diversifications throughout the history of Asteraceae. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 116, n. 28, p. 14083–14088, 2019.

MATHEW, L.; SHAH, G. L. Crystals and their taxonomic significance in some Verbenaceae. **Botanical journal of the Linnean Society**, v. 88, n. 4, p. 279–289, 1984.

METCALFE, C. R.; CHALK, L. **Anatomy of the dicotyledons**. Oxford: Oxford University Press, 1950. v. 2.

NARAYANA, B. M. Taxonomic value of trichomes in *Vernonia* Schreb. (Asteraceae). **Proceedings Indian Academy of Sciences**, v. 88, n. 5, p. 347–357, 1979.

NWAKANMA, N. M. C.; ADEKOYA, A. B.; KA.DIRI, A. B.; OBOH, B. O. Leaf Epidermal Features in 14 Species of *Vernonia*. **Egyptian Academic Journal of Biological Sciences H. Botany**, v. 9, n. 1, p. 59–73, 2018.

O'BRIEN, T. P.; FEDER, N.; MCCULLY, M. E. Polychromatic staining of plant cell walls by toluidine blue O. **Protoplasma**, v. 59, n. 2, p. 368–373, 1964.

REDONDA-MARTÍNEZ, R.; VILLASEÑOR, J. L.; TERRAZAS, T. Trichome diversity in the Vernonieae (Asteraceae) of Mexico I: *Vernonanthura* and *Vernonia* (Vernoniinae). **The Journal of the Torrey Botanical Society**, v. 139, n. 3, p. 235–247, 2012.

ROBINSON, H. E. Generic and subtribal classification of American Vernonieae. **Smithsonian contributions to Botany**, n. 89, p. 1–116, 1999.

SINISCALCHI, C. M.; LOEUILLE, B.; FUNK, V. A.; MANDEL, J. R.; PIRANI, J. R. Phylogenomics yields new insight into relationships within Vernonieae (Asteraceae). **Frontiers in Plant Science**, v. 10, 2019.

SOSA, M. M.; VIA DO PICO, G. M.; DEMATTEIS, M. Comparative anatomy of leaves and stems in some species of the South American genus *Chrysolaena* (Vernonieae, Asteraceae) and taxonomic implications. **Nordic Journal of Botany**, v. 32, n. 5, p. 611–619, 2013.

STUESSY, T. F. **Plant taxonomy: the systematic evaluation of comparative data**. 2. ed. New York: Columbia University Press, 2009. 539 p.

SUSANNA, A.; BALDWIN, B. G.; BAYER, R. J.; BONIFACINO, J. M.; GARCIA-JACAS, N.; KEELEY, S. C.; MANDEL, J. R.; ORTIZ, S.; ROBINSON, H.; STUESSY, T. F. The classification of the Compositae: A tribute to Vicki Ann Funk (1947–2019). **Taxon**, v. 69, n. 4, p. 807–814, 2020.

WAGNER, M. A.; LOEUILLE, B. F. P.; SINISCALCHI, C. M.; MELO-DE-PINNA, G. F.; PIRANI, J. R. Diversity of non-glandular trichomes in subtribe Lychnophorinae (Asteraceae: Vernonieae) and taxonomic implications. **Plant Systematics and Evolution**, v. 300, p. 1219–1233, 2014.

**TABELAS E FIGURAS**

**Tabela 1** – Espécies selecionadas da subtribo Lepidaploinae para análise da anatomia foliar e sob Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV).

Espécies	Vouchers
<i>Chrysolaena flexuosa</i> (Sims) H.Rob.	Silva, M.R. s.n (HUFU); Souza, L.A.; <i>et al.</i> 204 (HUFU)
<i>Chrysolaena lithospermifolia</i> (Hieron.) H.Rob.	Buttura, E. 882 (HUFU); Tannus, J.L.S.; Leme, J.S. & Assis, M.A. 693 (HUFU)
<i>Chrysolaena obovata</i> (Less.) Dematt.	Barbosa, A.A.A. 883 (HUFU); Amorim, E.H.; Mendes, S. & Arruda, R. 348 (HUFU); Cavalcante, T.B.; <i>et al.</i> 3704 (HUFU)
<i>Chrysolaena platensis</i> (Spreng.) H.Rob.	Imaguire, N. 2178 (HUFU); Souza, J.P.; Souza, D.G. & Souza, L.M.P.P. 327 (HUFU); Rezende, A.R.; Teodoro, V.M. 192 (HUFU)
<i>Chrysolaena propinqua</i> (Hieron.) H.Rob.	Kozera, C. & Kozera, O. P. 2637 (MBM)
<i>Chrysolaena simplex</i> (Less.) Dematt.	Ferreira, F.M. 263 (HUFU); Hattori, E.K.O.; Batista, J.A.N. 1029 (HUFU); Hattori, E.K.O.; Amorim, E.H. & Mendes, S. 40 (HUFU)
<i>Echinocoryne holosericea</i> (Mart.) H.Rob.	Verdi, M.; Pougy, N.; Martenelli, G.; Maurenza, D. & Martins, E. 7182 (HUFU); Paula, C.C. de; Silva, S.S. da; Aniceto, D. & Siva, R.R. da 42 (HUFU); Pacheco, R.A.; Versiane, A.F.A.; Contro, F.L. & Nakajima, J.N. 737 (HUFU)
<i>Echinocoryne schwenkiiifolia</i> (Mart.) H.Rob.	Nakajima, J.N.; Mello, F.N.A.; Rosa, P.O.; Soares, P.N. & Martins, C.A. 4908 (HUFU); Nakajima, J.N.; Mello, F.N.A.; Rosa, P.O.; Soares, P.N. & Martins, C.A. 4864 (HUFU); Contro, F.L.; Romero, R.; Versiane, A.F.A.; Fontelas, J.C. & Vital, L.P. 115 (HUFU)
<i>Harleya oxylepis</i> S.F.Blake	Ortiz, R.T. 820 (NY)
<i>Lepidaploa arborescens</i> (L.) H.Rob.	Castroviejo Bolívar, S.; <i>et al.</i> 12930 (MBM)
<i>Lepidaploa arenaria</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	Rosário, C.S. 89 (MBM)
<i>Lepidaploa aurea</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	Versiane, A.F.A.; Pacheco, R.A. & Dias, A.C.C. 316 (HUFU); Walter, B.M.T.; Guarino, E.S.G.; Pereira-Silva, G. & Souza, S.P. 4779 (HUFU); Marques, D.; Franco, I.M. & Silva, K.R. 481 (HUFU)
<i>Lepidaploa chalybaea</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	Jesus, N.G.; <i>et al.</i> 1328 (MBM)
<i>Lepidaploa cotoneaster</i> (Willd. ex Spreng.) H.Rob.	Souza-Paula, J.; Ferrucci, M.S.; Duarte, A.R.; Rando, J.G. & Tsuji, R. 4963 (HUFU); Emygdio, L. 164 (HUFU); Carvalho, A.M.V.; Saunders, J. 2817 (HUFU)
<i>Lepidaploa nitens</i> (Gardner) H.Rob.	Sevilha, A.C. 5447 (HUFU); Pereira-Silva, G.; <i>et al.</i> 15254 (HUFU); Cavalcanti, T.B. 2792 (HUFU)
<i>Lepidaploa rufogrisea</i> (A.St.-Hil.) H.Rob.	Delprete, P.G. 10112 (HUFU); Franco, I.M.; Andriano, C.O.; Costa, F.N.; Araújo, I.M. & Tannure, M.P. 224 (HUFU); Sevilha, A.C.; Sinigaglia, C.; Amaral, J.P.; Santos, J.R.; Bianchetti, L.B. & Barbosa, N.F. 4441 (HUFU)
<i>Lepidaploa salzmännii</i> (DC.) H.Rob.	Sampaio, P.S.P.; Sampaio, A.F.P. 1482 (HUFU); Santos, A.A. 2602 (HUFU)
<i>Lepidaploa tortuosa</i> (L.) H.Rob.	Ortiz, B.; <i>et al.</i> 50 (MBM)
<i>Lepidaploa uniflora</i> (Mill.) H.Rob.	Alvaro, P. 690 (MBM)
<i>Lessingianthus asteriflorus</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	Mimura, I. 599 (MBM)
<i>Lessingianthus bardanoides</i> (Less.) H.Rob.	Munhoz, C.B.R.; Silva, M.A.; Eugênio, C.U.O.; Côrrea, A.C.G.; Emmert, P. & Bondes, F.W.P. 3670 (HUFU); Wachter, M.F.; Uchôa, M.A.F. 5 (HUFU); Bringel, J.B.A.; <i>et al.</i> 109 (HUFU)
<i>Lessingianthus bishopii</i> (H.Rob.) H.Rob.	Pacheco, R.A.; Versiane, A.F.A.; Contro, F.L. & Nakajima, J.N. 734 (HUFU); Versiane, A.F.A.; Pacheco, R.A. 630 (HUFU); Pacheco, R.A.; Versiane, A.F.A.; Oliveira, A.L.F.; Fernandes, W.P. & Romero, R. 829 (HUFU)
<i>Lessingianthus brevifolius</i> (Less.) H.Rob.	Buttura, E. 851 (HUFU); Cavalcante, T.B.; <i>et al.</i> 3722 (HUFU); Rezende, A.R.; Teodoro, V.M. 668 (HUFU)

<i>Lessingianthus buddleiifolius</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	Versiane, A.F.A.; Pacheco, R.A. & Rocha, M.J.R. 496 (HUFU); Nakajima, J.N.; Versiane, A.F.A.; Pacheco, R.A. & Contro, F.L. 5088 (HUFU); Via do Pico, G.; Nakajima, J.N.; Marques, D. & Pacheco, R. 85 (HUFU)
<i>Lessingianthus coriaceus</i> (Less.) H.Rob.	Mello, F.N.A.; Nakajima, J.N.; Rosa, P.O.; Soares, P.N. & Martins, C.A.N. 225 (HUFU); Amorim, E.H.; Mendes, S. & Barbosa, A.A.A. 578 (HUFU); Mendonça, R.C.; Fonseca, M.L.; Oliveira, F.C.A. & Cardoso, E. 5388 (HUFU)
<i>Lessingianthus durus</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	Pereira-Silva, G.; <i>et al.</i> 15352 (HUFU); Arantes, A.A.A.; Cardoso, E.; Netto, C.R.B.; Silva-Neto, E.N.; Dias, G.F.; <i>et al.</i> 277 (HUFU); Arantes, A.A.A.; Cardoso, E.; Netto, C.R.B.; Rodrigues, E.B. & Democh, P. 35 (HUFU)
<i>Lessingianthus farinosus</i> (Baker) H.Rob.	Bautista, H.P. 2119 (MBM)
<i>Lessingianthus glabratus</i> (Less.) H.Rob.	Voltolini, C.H. 74 (HUFU); Fonseca, M.L.; Mendonça, R.C.; Walter, B.M.T. & Cardoso, E. 3114 (HUFU); Barbosa, A.A.A.; Silva, M.R. s.n. (HUFU)
<i>Lessingianthus grandiflorus</i> (Less.) H.Rob.	Proença, C. 2051 (HUFU); Voltolini, C.H. 82 (HUFU); Voltolini, C.H. 38 (HUFU)
<i>Lessingianthus laevigatus</i> (Mart. ex DC.) H.Rob.	Castro, M.; Oliveira, L.F.A.; Romero, R.; Versiane, A.F.A. & Caetano, A.P. 137 (HUFU); Martins, C.R. 1469 (HUFU)
<i>Lessingianthus linearifolius</i> (Less.) H.Rob.	Castro, M.; Oliveira, L.F.A.; Romero, R.; Versiane, A.F.A. & Caetano, A.P. 163 (HUFU); Souza, V.C.; Souza, J.P.; Capellari-Júnior, L. & Scalón, V.R. 11500 (HUFU); Costa, M.T.R.; <i>et al.</i> 1646 (HUFU)
<i>Lessingianthus linearis</i> (Spreng.) H.Rob.	Lopes, I.T.F.V.; Hemsing, P.K.B.; Oliveira, L.F.A. & Romero, R. 203 (HUFU); Mendes, S.; Araújo, G.M.; Arruda, R. & Amorim, E.H. 606 (HUFU); Pedrosa, L.G. 358 (HUFU)
<i>Lessingianthus mollissimus</i> (D.Don ex Hook. & Arn.) H.Rob.	Maruñak, V. 15468 (MBM)
<i>Lessingianthus monocephalus</i> (Gardner) H.Rob.	Hatschbach, G.; Schinini, A.; Silva, J.M. 64852 (MBM)
<i>Lessingianthus pumillus</i> (Vell.) H.Rob.	Castro, M.; Oliveira, L.F.A.; Romero, R.; Versiane, A.F.A. & Caetano, A.P. 151 (HUFU)
<i>Lessingianthus regis</i> (H.Rob.) H.Rob.	Roque, N. 2928 (MBM)
<i>Lessingianthus rubricaulis</i> (Humb. & Bonpl.) H.Rob.	Fachini, M.P.; <i>et al.</i> 90 (HUFU); Bento-Fernandes, C.E.; Teixeira, F.A.; Capatti, V.A. & Teixeira, V.A. 366 (HUFU); Roth, P.L. 1613 (HUFU)
<i>Lessingianthus sellowii</i> (Less.) H.Rob.	Xifreda, C.C.; <i>et al.</i> 599 (MBM)
<i>Stenocephalum apiculatum</i> (Mart. ex DC.) Sch.Bip.	Martins, C.R. 1616 (HUFU); Pereira-Silva, G.; <i>et al.</i> 6219 (HUFU)
<i>Stenocephalum megapotamicum</i> Sch.Bip.	Chaves, D.A. 261 (HUFU); Marques, D.; Contro, F.L. 566 (HUFU); Voltolini, C.H. 81 (HUFU)
<i>Stilpnopappus tomentosus</i> Mart. ex DC.	Hatschbach, G.; Kummrow, R. 47880 (MBM)
<i>Strophopappus glomeratus</i> (Gardner) R.Esteves	Pereira-Silva, G.; <i>et al.</i> 15257 (HUFU); Romero, R.; Almeda, F.; Robinson, D.; Robinson, O.; Martins, A.B. & Nakajima, J.N. 5485 (HUFU); Roque, N. 5083 (HUFU)
<i>Strophopappus speciosus</i> (Less.) R.Esteves	Rezende, A.R. 748 (HUFU); Rezende, A.R.; Teodoro, V.M.; Souza, N.N.; Cintra, F.C.F. & Rezende, P.C. 876 (HUFU); Santos, A.A. 3284 (HUFU)

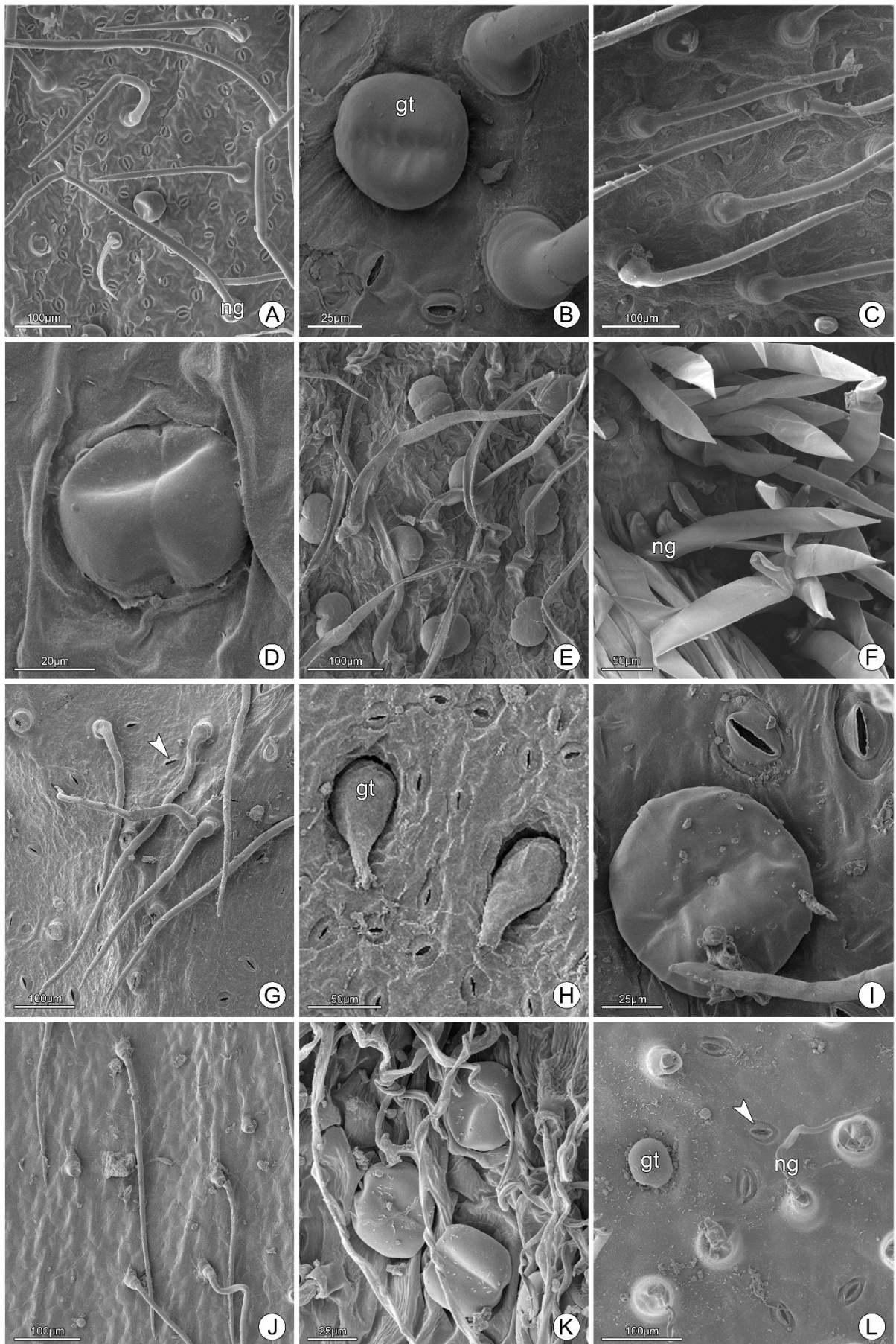
**Tabela 2** – Caracteres anatômicos foliares de espécies de Lepidaploinae: presença (+), ausência (–).

Espécies	Estômatos		Tipos de tricomas		Mesofilo		Superfície adaxial			Drusas	Extensão de bainha	Fibras nos feixes
	Anfĩ.	Hipo.	Glandular	Não-glandular	Dorsi.	Isobi.	Achatada	Convexa	Sulcada			
<i>Chrysolaena flexuosa</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	+	–	+
<i>Chrysolaena lithospermifolia</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–	–	+
<i>Chrysolaena obovata</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–	–	+
<i>Chrysolaena platensis</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	+	–	+
<i>Chrysolaena propinqua</i>	+	–	–	+	+	–	–	+	–	–	–	+
<i>Chrysolaena simplex</i>	+	–	+	+	+	–	+	–	–	–	–	–
<i>Echinocoryne holosericea</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–	–	+
<i>Echinocoryne schwenkiifolia</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–	+	+
<i>Harleya oxylepis</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	+	–	+
<i>Lepidaploa arborescens</i>	–	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–	+
<i>Lepidaploa arenaria</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	+	–	–
<i>Lepidaploa aurea</i>	+	–	+	+	–	+	–	+	–	+	–	+
<i>Lepidaploa chalybaea</i>	+	–	+	+	–	+	–	+	–	–	–	–
<i>Lepidaploa cotoneaster</i>	–	+	+	+	+	–	–	+	–	+	+	–
<i>Lepidaploa nitens</i>	+	–	–	+	–	+	–	+	–	+	–	+
<i>Lepidaploa rufogrisea</i>	+	–	+	+	–	+	–	+	–	+	+	+
<i>Lepidaploa salzmännii</i>	–	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–	+
<i>Lepidaploa tortuosa</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	+	–	–
<i>Lepidaploa uniflora</i>	–	+	+	+	+	–	–	+	–	–	–	–
<i>Lessingianthus asteriflorus</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–	–	+
<i>Lessingianthus bardanoides</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–	+	+
<i>Lessingianthus bishopii</i>	–	+	–	+	+	–	+	–	–	+	+	+
<i>Lessingianthus brevifolius</i>	+	–	+	+	+	–	–	+	–	–	–	+

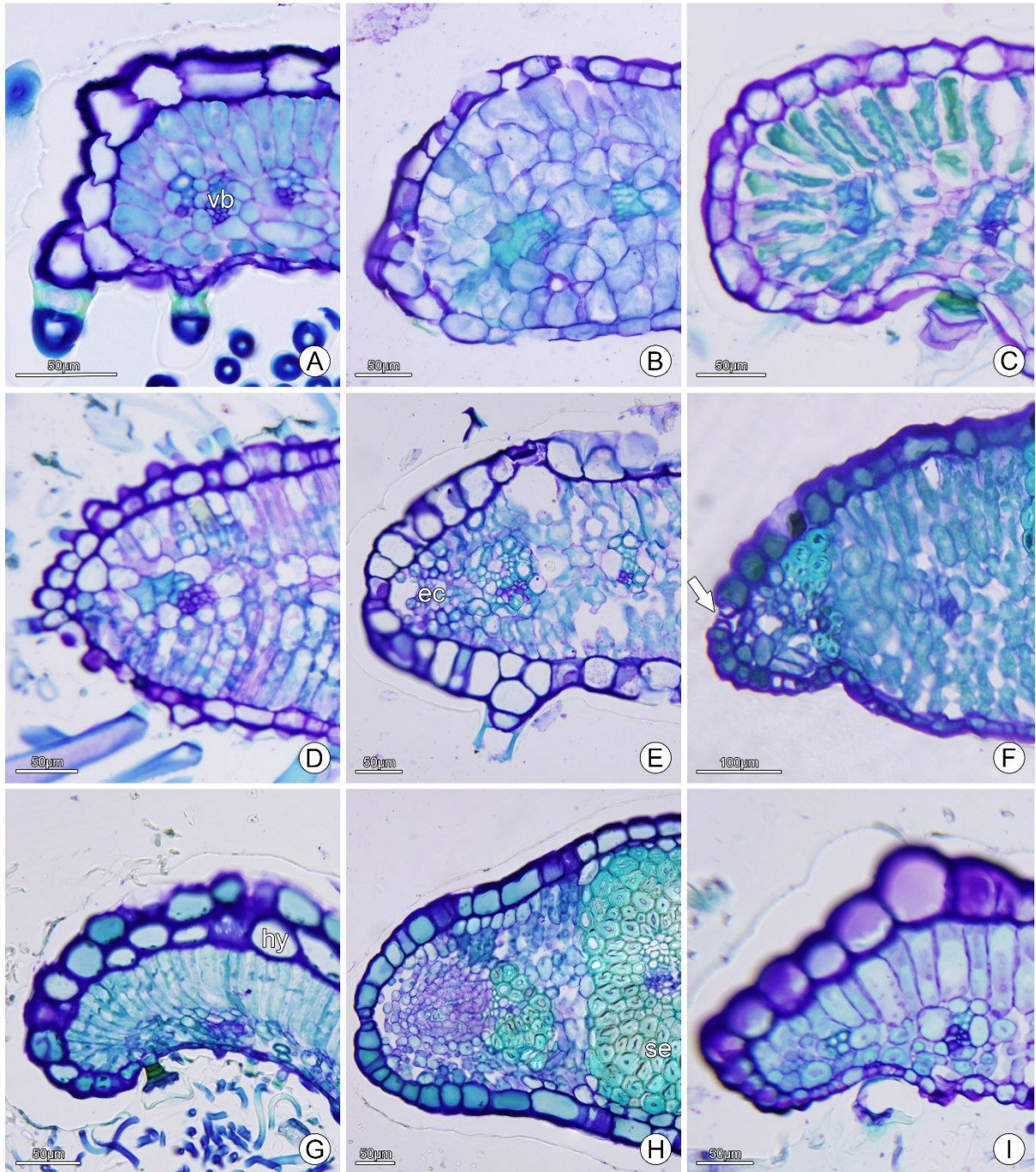


Espécies	Estômatos		Tipos de tricomas		Mesofilo		Superfície adaxial			Drusas	Extensão de bainha	Fibras nos feixes
	Anfi.	Hipo.	Glandular	Não-glandular	Dorsi.	Isobi.	Achatada	Convexa	Sulcada			
<i>Lessingianthus buddleiifolius</i>	—	+	+	+	+	—	—	+	—	+	+	+
<i>Lessingianthus coriaceus</i>	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
<i>Lessingianthus durus</i>	+	—	—	+	—	+	+	—	—	—	+	+
<i>Lessingianthus farinosus</i>	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
<i>Lessingianthus glabratus</i>	+	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	+
<i>Lessingianthus grandiflorus</i>	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
<i>Lessingianthus laevigatus</i>	+	—	+	—	—	+	—	+	—	—	+	+
<i>Lessingianthus linearifolius</i>	+	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	+
<i>Lessingianthus linearis</i>	—	+	+	+	+	—	—	—	+	—	—	+
<i>Lessingianthus mollissimus</i>	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>Lessingianthus monocephalus</i>	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
<i>Lessingianthus pumillus</i>	+	—	+	—	—	+	+	—	—	—	+	+
<i>Lessingianthus regis</i>	+	—	—	+	—	+	—	+	—	—	—	—
<i>Lessingianthus rubricaulis</i>	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
<i>Lessingianthus sellowii</i>	+	—	+	+	+	—	—	+	—	—	+	+
<i>Stenocephalum apiculatum</i>	+	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	+
<i>Stenocephalum megapotamicum</i>	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	—	+
<i>Stilpnopappus tomentosus</i>	—	+	+	+	+	—	—	+	—	—	—	—
<i>Strophopappus glomeratus</i>	—	+	+	+	+	—	+	—	—	—	+	+
<i>Strophopappus speciosus</i>	+	—	+	+	+	—	—	+	—	+	+	+

**Figura 1** – Estômatos e tricomas das espécies estudadas em microscopia eletrônica de varredura. A, C, D, G, J–L. Face adaxial. B, E, F, H, I. Face abaxial. A. *Chrysolaena flexuosa*, estômatos, tricomas glandulares simples unisseriados e tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados. B. *Chrysolaena platensis*, estômatos e tricomas glandulares simples bisseriados. C. *Echinocoryne holosericea*, estômatos e tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados. D. *Harleya oxylepis*, tricoma glandular simples bisseriado inserido em sulco. E. *Lepidaploa arenaria*, tricomas glandulares simples bisseriados e tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados. F. *Lepidaploa nitens*, tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados. G. *Lessingianthus durus*, estômatos e tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados. H. *Lessingianthus grandiflorus*, estômatos e tricomas glandulares ereto-capitados com cabeça oblongo-ovalada. I. *Lessingianthus monocephalus*, estômatos e tricomas glandulares simples bisseriados. J. *Stenocephalum megapotamicum*, tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados. K. *Stilpnopappus tomentosus*, tricomas glandulares simples bisseriados e tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados. L. *Strophopappus speciosus*, estômatos, tricomas glandulares simples unisseriados e tricomas não-glandulares não-ramificados unisseriados. ponta de seta branca: estômato; gt: tricoma glandular; ng: tricoma não-glandular.

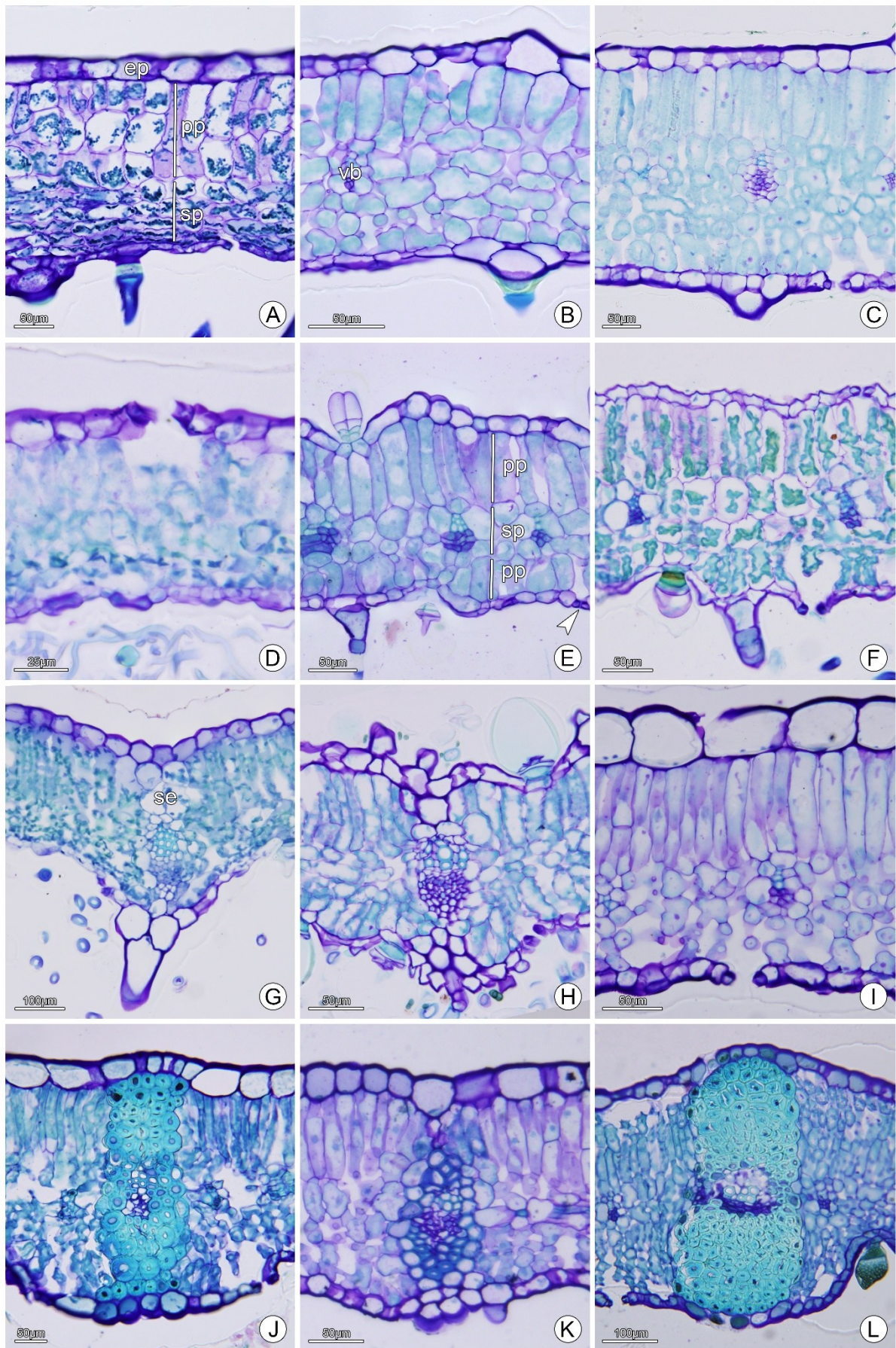


**Figura 2** – Margens das espécies estudadas em secções transversais. A. *Chrysolaena simplex*. B. *Lepidaploa aurea*. C. *Lepidaploa chalybaea*. D. *Lepidaploa nitens*. E. *Lessingianthus durus*, notar células epitemáticas e poro de água do hidatódio. F. *Lessingianthus grandiflorus*, notar células epitemáticas e poro de água do hidatódio. G. *Lessingianthus linearis*, notar hipoderme. H. *Lessingianthus pumillus*, notar células epitemáticas e poro de água do hidatódio. I. *Strophopappus glomeratus*. seta branca: poro de água; ec: células epitemáticas; hy: hipoderme; se: extensão de bainha; vb: feixe vascular.



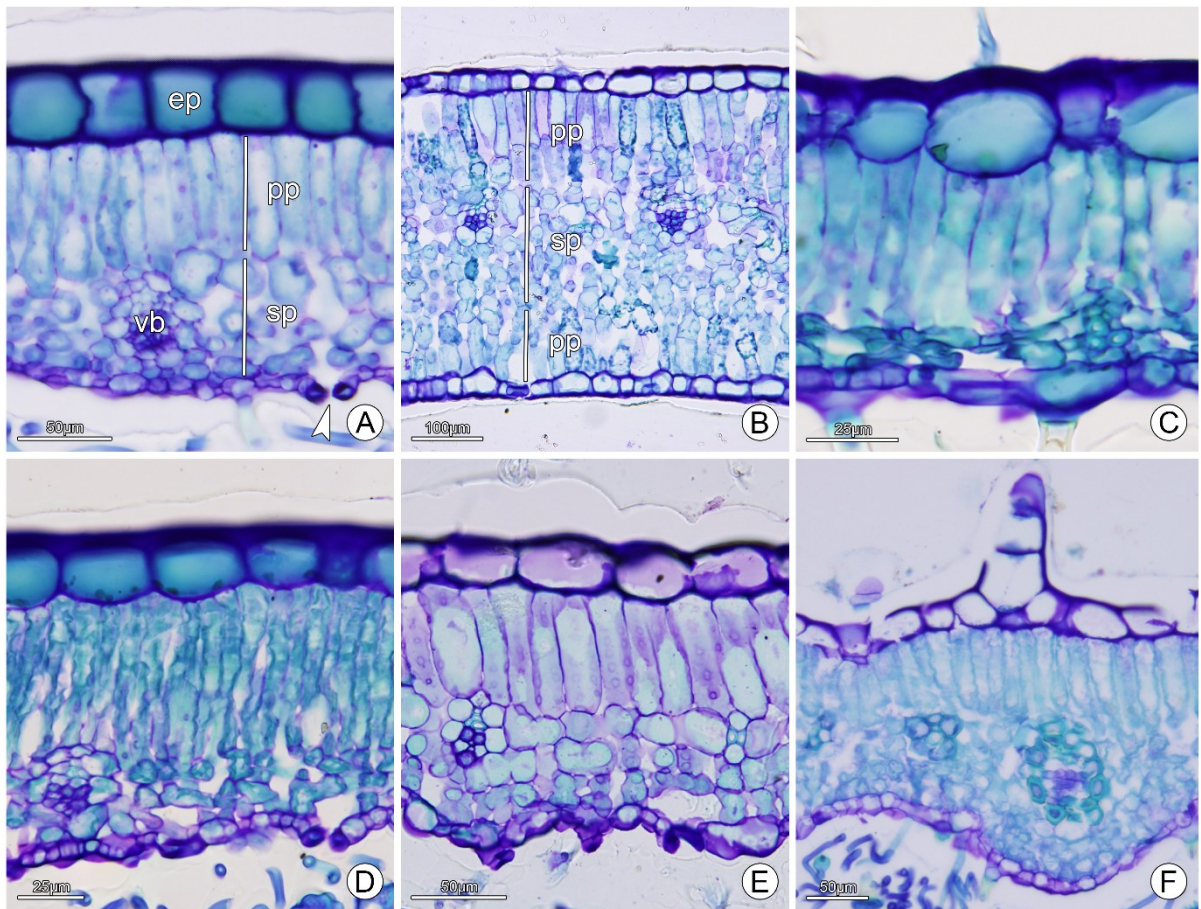
**Figura 3** – Mesofilos das espécies estudadas em secções transversais. A–D, G, I, J–L. Mesofilo dorsiventral. E, F, H. Mesofilo isobilateral. A. *Chrysolaena obovata*. B. *Chrysolaena simplex*. C. *Echinocoryne schwenkifolia*. D. *Harleya oxylepis*. E. *Lepidaploa aurea*, notar tricomas glandulares inseridos em sulcos. F. *Lepidaploa chalybaea*, notar tricoma glandular inserido em sulco. G. *Lepidaploa cotoneaster*, notar extensão de bainha. H. *Lepidaploa rufogrisea*, notar extensão de bainha e tricoma glandular inserido em sulco. I. *Lessingianthus bardanoides*. J. *Lessingianthus coriaceus*, notar extensão de bainha. K. *Lessingianthus glabratus*, notar extensão de bainha. L. *Lessingianthus grandiflorus*, notar extensão de bainha e tricoma glandular inserido em sulco. ponta de seta branca: estômato; ep: epiderme; pp: parênquima paliádico; se: extensão de bainha; sp: parênquima lacunoso; vb: feixe vascular.





**Figura 4** – Mesofilos das espécies estudadas em secções transversais. A, C–F. Mesofilo dorsiventral. B. Mesofilo isobilateral. A. *Lessingianthus linearifolius*. B. *Lessingianthus pumillus*. C. *Stenocephalum apiculatum*. D. *Stenocephalum megapotamicum*. E. *Strophopappus glomeratus*. F. *Strophopappus speciosus*. ponta de seta branca: estômato; ep: epiderme; vb: feixe vascular.





**Figura 5** – Nervuras medianas das espécies estudadas em secções transversais. A, C–H. Superfície adaxial convexa. B, J–L. Superfície adaxial achatada. I. Superfície adaxial sulcada.

A. *Chrysolaena obovata*, notar colênquima na superfície adaxial e abaxial. B. *Chrysolaena simplex*, notar colênquima na superfície adaxial e abaxial. C. *Echinocoryne schwenkifolia*, notar colênquima na superfície adaxial e fibras acima do xilema. D. *Harleya oxylepis* com detalhe de drusa na região parenquimática, notar colênquima na superfície adaxial e abaxial e fibras acima do xilema e abaixo do floema. E. *Lepidaploa aurea*, notar colênquima na superfície adaxial e fibras acima do xilema. F. *Lepidaploa cotoneaster*, notar colênquima na superfície adaxial e abaxial. G. *Lepidaploa nitens*, notar colênquima na superfície adaxial. H. *Lessingianthus glabratus*, notar colênquima na superfície adaxial e abaxial e fibras acima do xilema e abaixo do floema. I. *Lessingianthus linearis*, notar colênquima na superfície adaxial e abaxial e fibras acima do xilema e abaixo do floema. J. *Lessingianthus pumillus*, notar hipoderme, colênquima na superfície adaxial e abaxial e fibras acima do xilema e abaixo do floema. K. *Stenocephalum megapotamicum*, notar colênquima na superfície adaxial e abaxial e fibras acima do xilema e abaixo do floema. L. *Strophopappus glomeratus*, notar colênquima na superfície adaxial e abaxial. asterisco branco: fibras; ponta de seta branca: estômato; co: colênquima; dr: drusa; ep: epiderme; hy: hipoderme; pa: parênquima; vb: feixe vascular.



