Flávio Gomes-Silva

Evolução de acarodomácias em Bignonieae
(Bignoniaceae)

São Paulo

2009

Flávio Gomes-Silva

Evolução de acarodomácias em Bignonieae
(Bignoniaceae)

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Mestre em Ciências, na Área de Botânica.

Orientadora:
Profa. Dra. Lúcia Garcez Lohmann

São Paulo

2009

Ficha Catalográfica

Gomes-Silva, Flávio
Evolução de acarodomácias em
Bignonieae (Bignoniaceae)
114 páginas

Dissertação (Mestrado) - Instituto
de Biociências da Universidade de São
Paulo. Departamento de Botânica.

1. Acarodomácia 2. Mutualismo
planta-ácaro benéfico 3. Bignonieae.
I. Universidade de São Paulo. Instituto
de Biociências. Departamento de
Botânica.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr.(a). Lúcia Garcez Lohmann
Orientador(a)

Agradecimentos

Agradeço:

À Profa. Dra. Lúcia G. Lohmann pela brilhante orientação, pela paciência e compreensão e pelas palavras de incentivo nos momentos mais desafiadores. Agradeço também por ela própria ter separado várias exsicatas nos herbários MO e NY, sem as quais a amostragem para várias espécies não teria sido completada.

Ao Prof. Dr. Gustavo Q. Romero (IBILCE - UNESP), colaborador deste projeto, por ter me apresentado as acarodomácias e ensinado a como proceder na análise dessas estruturas. Agradeço também pelas várias ideias interessantes trocadas sobre o assunto e pela disposição e paciência em sempre esclarecer minhas dúvidas.

Aos herbários MBM, MO, NY, SP, SPF e UEC pelas exsicatas emprestadas.

Ao GEEBIC (Grupo de Estudos em Evolução e Biologia Comparada) por todas as dicas que certamente enriqueceram esse trabalho.

Ao Laboratório de Sistemática Vegetal por todo o apoio concedido, assim como pelos computadores, armários, lupas e mesas.

Ao Abel e à Fabiana, técnicos do herbário SPF, por terem me auxiliado no recebimento das exsicatas emprestadas de outros herbários.

À Suzana Alcantara por ter gentilmente separado um lote de exsicatas no herbário MO, material esse que foi crucial para complementar a amostragem.

Ao Alexandre Zuntini por também ter me ajudado a levantar material para análise.

Ao Leandro Gonçalves pelo auxílio nas medidas do tamanho dos folíolos.

À banca de qualificação: Prof. Dr. Diogo Meyer, Prof. Dr. Paulo Sano e Profa. Dra. Silvana Buzato por todas as sugestões e críticas.

Ao Programa de Pós-graduação em Botânica do Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo.

Aos meus pais Edilza e José e minha irmã Elisabeth.

Aos amigos e colegas que, direta ou indiretamente, me incentivaram a realizar esse trabalho, especialmente Adne Righi, Amaury Cauê, Antón Miguez, Cintia Yamashita, Daniel Medeiros, Dewey Litwiller, Eduardo Macchione, Lucy Vilas Boas, Maíra Carnevale, Mariane Souza-Baena, Maura Albergaria, Mirian Pereira, Nicole Crochik, Rachel Corradini, Roberdan de Almeida, Tereza Fukumura, Victor Leo e Viviane Carpegiani.

À Fapesp pelo apoio financeiro.

Índice

Resumo	vii
<i>Abstract</i>	viii
I. Introdução	1
Domácias foliares (ou acarodomácias)	1
Pilosidade foliar	8
Nectários extraflorais (NEFs)	9
Acarofilia e evolução	10
Família Bignoniaceae	11
Tribo Bignonieae	12
II. Objetivos	13
III. Material e métodos	14
1. Caracterização das acarodomácias	14
2. Padrão de evolução de acarodomácias em Bignonieae	16
3. Correlação entre os padrões de evolução de caracteres associados às acarodomácias	18
4. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de características morfológicas selecionadas	19
IV. Resultados	22
1. Caracterização das acarodomácias	22
2. Padrão de evolução de acarodomácias em Bignonieae	33
2.1. Princípio de Máxima Parcimônia, transformação Acctran	33
2.2. Princípio de Máxima Parcimônia, transformação Deltran	35
2.3. Princípio de Máxima Verossimilhança	36
3. Correlação entre os padrões de evolução de caracteres associados às acarodomácias	38
3.1. Correlação entre os caracteres "Domácia primária", "Domácia secundária" e "Domácia terciária"	38
3.1.1. Máxima Parcimônia, transformação Acctran	39
3.1.2. Máxima Parcimônia, transformação Deltran	39
3.1.3. Máxima Verossimilhança	40
3.2. Correlação entre os caracteres "Bolso", "Tricomas na domácia" e "Cova"	41

3.2.1. Máxima Parcimônia, transformação Acctran	42
3.2.2. Máxima Parcimônia, transformação Deltran	43
3.2.3. Máxima Verossimilhança	44
4. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de características morfológicas selecionadas	45
4.1. Pilosidade foliolar	49
4.1.1. Padrão de evolução de pilosidade foliolar	49
A. Máxima Parcimônia, transformação Acctran	49
B. Máxima Parcimônia, transformação Deltran	50
C. Máxima Verossimilhança	51
4.1.2. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de pilosidade foliolar	52
A. Máxima Parcimônia, transformação Acctran	53
B. Máxima Parcimônia, transformação Deltran	56
C. Máxima Verossimilhança	58
4.2. Nectários extraflorais (NEFs)	61
4.2.1. Padrão de evolução de NEFs	61
4.2.2. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de NEFs	62
V. Discussão	63
1. Caracterização das acarodomácias	63
2. Padrão de evolução de acarodomácias em Bignonieae	68
3. Correlação entre os padrões de evolução de caracteres associados às acarodomácias	71
4. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de características morfológicas selecionadas	76
VI. Conclusões	83
VII. Referências bibliográficas	85
VIII. Figuras	91
IX. Anexo 1	111

Resumo

Acarodomácias (ou domácias foliares) são cavidades ou tufos de tricomas localizados nas axilas entre as nervuras na face abaxial das folhas. Por meio dessas estruturas, várias espécies de angiospermas lenhosas estabelecem um mutualismo com ácaros benéficos (fungívoros e predadores). Nessa simbiose, as domácias foliares fornecem abrigo e proteção aos ácaros contra inimigos naturais e dessecação, enquanto os ácaros protegem as plantas contra fungos patogênicos e artrópodes fitófagos. Essas estruturas estão presentes em várias espécies da tribo Bignonieae (Bignoniaceae), um grupo monofilético com cerca de 382 espécies de lianas e arbustos neotropicais. A notável variedade de acarodomácias na tribo, somada à disponibilidade de uma filogenia robusta do grupo, torna Bignonieae um excelente modelo para investigar a evolução dessas estruturas. O presente trabalho visou caracterizar as acarodomácias de Bignonieae e estudar a evolução dessas estruturas no grupo. Além disso, realizou testes de correlação entre a evolução de acarodomácias e a de outras características potencialmente associadas à acarofilia: pilosidade foliolar e nectários extraflorais (NEFs). As acarodomácias estão presentes em 58 das 103 espécies analisadas, abrangendo 12 dos 20 gêneros da tribo presentes na filogenia. Foi constatada a presença de domácias primárias, secundárias e terciárias, e dos componentes bolso, tricomas e cova. A variação intra-específica constatada para esses caracteres foi marcante. Além disso, todos eles revelaram-se homoplásticos (múltiplas evoluções e reversões). Foi encontrada uma correlação positiva entre os padrões de evolução de domácias primárias, secundárias e terciárias, e um surgimento sequencial dessas estruturas: primeiro surgiram as domácias primárias, depois as secundárias e, por fim, as terciárias. Quanto aos componentes, bolso e tricomas mostraram-se onipresentes e revelaram uma evolução correlacionada; a evolução do componente cova, por sua vez, não se mostrou correlacionada a dos outros componentes. O padrão de evolução de pilosidade foliolar revelou que, em geral, primeiro surgiram tricomas sobre as nervuras e, posteriormente, os tricomas se estenderam pela lâmina. A evolução de acarodomácias também se mostrou correlacionada à de pilosidade foliolar. É possível que a pilosidade e as acarodomácias atuem em conjunto no mutualismo planta-ácaro benéfico. Adicionalmente, constatou-se que as evoluções de acarodomácias estão sempre relacionadas à presença de tricomas, sugerindo que os tricomas devem ter um papel especial na acarofilia. Não se observou correlação entre a evolução de domácias foliares e a de NEFs. Este estudo representa o primeiro trabalho sobre a evolução de acarodomácias, e traz importantes subsídios para pesquisas futuras sobre diferentes aspectos da biologia dessas estruturas em Bignonieae, especialmente no que tange a interação planta-ácaro benéfico.

Abstract

Acarodomatia (or leaf domatia) are cavities or hair tufts found on the axils of veins on the abaxial surface of leaves. Several species of woody angiosperms mediate a mutualism with beneficial mites (fungivorous and predaceous) through these structures. In this symbiotic relation, the leaf domatia provide refuge and protection to mites against natural enemies and desiccating conditions, while the mites protect the plants against pathogenic fungi and phytophagous arthropods. These structures are present in many species of the tribe Bignonieae (Bignoniaceae), a monophyletic group with approximately 382 species of neotropical lianas and shrubs. The wide variation of acarodomatia in the tribe associated with the availability of a robust phylogeny for the group makes Bignonieae an excellent model to address the evolution of these structures. The objective of this study was to characterize the acarodomatia of Bignonieae and investigate the evolution of these structures in the group. Furthermore, this study intended to test for correlated patterns of evolution between leaf domatia and traits potentially associated with acarophily: leaflet pubescence and extra floral nectaries (EFNs). Acarodomatia were found in 58 of the 103 analyzed species, representing 12 of the 20 genera of Bignonieae sampled within the phylogeny of the group. Primary, secondary and tertiary domatia were encountered, as well three different domatia components: pocket, trichomes and pit. High intraspecific variation was encountered in those traits. Furthermore, high homoplasy was also encountered, with multiple evolutions and reversals of each trait being documented. A positive correlation in the pattern of evolution of the primary, secondary and tertiary domatia was found, as well as a sequential evolution of these structures: first primary domatia evolved, which was followed by the evolution of secondary domatia and, subsequently the evolution of tertiary domatia. As far as the components of the acarodomatia are concerned, pockets and trichomes were omnipresent and their evolutionary pattern correlated. The evolution of the pit, on the other hand, was not associated to the evolution of any of the other components. The evolutionary pattern of leaf pubescence indicated that, in general, trichomes over the veins of the leaflets evolved first and subsequently spread throughout the blade. The evolutionary pattern of acarodomatia was also shown to be correlated with the evolution of leaflet pubescence. It is possible that pubescence and acarodomatia might act together to promote a beneficial plant-mite mutualism. In addition, the multiple origins of the acarodomatia were always associated with the presence of trichomes, suggesting that trichomes must have had an important role in acarophily. No correlation was found between the evolution of leaf domatia and the evolution of EFNs. This study represents the first investigation of the evolution of acarodomatia, and brings important contributions for future studies on different aspects of the biology of these structures in Bignonieae, especially in what concerns the beneficial association between plants and mites.

I. Introdução

Muitas plantas interagem com os inimigos de seus herbívoros de modo a reduzir os danos provocados por esses organismos (Price *et al.*, 1980; Kessler & Baldwin, 2002). Para isso, podem atraí-los por meio de substâncias voláteis (Janssen *et al.*, 2002), ou disponibilizando alimento alternativo, como pólen e néctar (Dicke & Sabelis, 1988; Pemberton & Lee, 1996; Oliveira, 1997) ou, ainda, oferecendo abrigo (Schupp, 1986; O'Dowd & Willson, 1989; Pemberton & Turner, 1989; O'Dowd & Willson, 1991; Vasconcelos, 1991; Walter, 1996; Michelangeli, 2003).

Um exemplo de abrigo fornecido pelas plantas são as mirmecodomácias — que abrigam formigas benéficas —, como as bolsas presentes na base da lâmina foliar de *Maieta guianensis* Aubl. (Melastomataceae) (Vasconcelos, 1991) e *Tococa* spp. (Melastomataceae) (Michelangeli, 2003), e os ramos ocos de *Cecropia* spp. (Cecropiaceae) (Schupp, 1986) e *Stizophyllum riparium* (Kunth) Sandwith (Bignoniaceae) (Lohmann & Hopkins, 1999).

Outro exemplo de abrigo é representado pelas acarodomácias (ou domácias foliares), que são cavidades ou tufos de tricomas localizados nas axilas entre as nervuras das folhas de muitas angiospermas lenhosas, e que podem ser ocupadas por ácaros benéficos (O'Dowd & Wilson, 1989; Pemberton & Turner, 1989; O'Dowd & Wilson, 1991; Walter, 1996).

Domácias foliares (ou acarodomácias)

O termo domácia provém do latim *domatium*, que significa casa pequena, pequeno abrigo. Lundström (1887) empregou essa palavra pela primeira vez para se referir a órgãos vegetais que abrigam simbioses, e o termo "domácia foliar" para designar as estruturas que abrigam ácaros na superfície das folhas; daí o termo "acarodomácia" (O'Dowd & Willson, 1989).

Adicionalmente, Lundström (1887) levantou a hipótese de que ocorreria uma relação mutualística entre ácaros e plantas por meio dessas estruturas (O'Dowd & Willson, 1989; Pemberton & Turner, 1989). Embora essa ideia não tenha sido apoiada pelos cientistas da época, as domácias foliares continuaram sendo estudadas, mas sob um enfoque preponderantemente morfológico e taxonômico (O'Dowd & Willson, 1989; Pemberton & Turner, 1989). Nos trabalhos que se enquadram nesse contexto, como os da brasileira Adâmolí de Barros (1960b, 1961a, 1961b), os ácaros eram constatados

nessas estruturas, mas raramente identificados e avaliados quanto aos hábitos alimentares e à possível relação desempenhada com as plantas (O'Dowd & Wilson, 1989).

Em um de seus trabalhos, Adâmolí de Barros (1960) buscou testar a ideia, já preconizada por Lundström (1887), de que as domácias foliares seriam produzidas/causadas pelos ácaros. Para isso, Adâmolí de Barros cultivou plantas de variedades de cafeeiro em campânula de vidro — de forma a impedir o contato com ácaros (ovos, larvas ou adultos) — e verificou que todas as folhas produziram domácias. Assim, concluiu que essas estruturas são caracteres morfológicos e hereditários e, como ela mesma afirmou, "comprova-se pois, que as domácias não são produzidas por ácaros ou insetos como se pensava anteriormente".

Cerca de um século após a publicação de Lundström, os pesquisadores O'Dowd & Willson (1989) e Pemberton & Turner (1989) realizaram uma extensa síntese bibliográfica sobre as domácias foliares, avaliaram essas estruturas em diversas espécies de plantas e realizaram a identificação inédita dos ácaros ocupantes dessas estruturas. Esses dois trabalhos clássicos culminaram na elaboração de uma nova hipótese de mutualismo entre plantas e ácaros benéficos.

A partir dos trabalhos de O'Dowd & Wilson (1989) e Pemberton & Turner (1989), as domácias foliares passaram a ser caracterizadas como estruturas morfogenéticas (cavidades ou tufo de tricomas), localizadas nas axilas entre as nervuras na face abaxial das folhas, com a função de abrigar ácaros. Até então, estruturas foliares que não se situassem nas axilas entre as nervuras, mas que, eventualmente, abrigassem ácaros, poderiam se enquadrar no conceito amplo proposto por Lundström (1887). Adâmolí de Barros (1961a), por exemplo, enquadrou nesse conceito as diminutas cavidades presentes nas bordas do limbo de *Norantea brasiliensis* Choisy (Marcgraviaceae) e as câmaras resultantes da curvatura dos pecíolos de *Lithraea molleoides* (Vell.) Engl. (Anacardiaceae).

De acordo com O'Dowd & Willson (1989, 1991), as domácias foliares podem ser categorizadas em diferentes tipos: (1) domácias em bolso (do inglês *pocket type*), que são cavidades de abertura ampla formada por uma lamela que se estende de uma nervura a outra; (2) domácias em cova (do inglês *pit type*), que são invaginações da superfície foliar estendidas até o mesófilo; (3) domácias em tufo de tricomas (do inglês *tuft of hairs*), que são apêndices epidérmicos pluricelulares; e (4) domácias formadas por combinações variadas dos tipos anteriores.

Ao constatarem que os ácaros encontrados nas domácias eram predominantemente predadores ou fungívoros, O'Dowd & Wilson (1989) e Pemberton & Turner (1989) elaboraram uma nova hipótese de mutualismo planta-ácaro benéfico. Segundo essa hipótese, as acarodomácias favoreceriam ácaros predadores e fungívoros fornecendo abrigo para os ovos (maternidades), local seguro para a realização das mudas e proteção contra dessecação e predação. Em troca, os ácaros fungívoros se alimentariam de esporos e hifas de fungos patogênicos e os ácaros predadores capturariam ácaros fitófagos e outros artrópodes de pequeno porte prejudiciais à planta.

Pemberton & Turner (1989) salientaram que esse mutualismo seria facultativo por conta das seguintes observações: 1. plantas não nativas portadoras de domácias também são colonizadas por ácaros benéficos; 2. as espécies colonizadoras de ácaros variam de acordo com a área onde a planta se estabelece; 3. insetos também podem usar as domácias foliares, embora raramente; e 4. uma mesma espécie de ácaro pode utilizar as domácias de diferentes espécies de plantas.

Desde as publicações de O'Dowd & Willson (1989) e Pemberton & Turner (1989), muitas pesquisas vem sendo realizadas com o intuito de se corroborar a hipótese de mutualismo facultativo entre as plantas com domácias e os ácaros ocupantes dessas estruturas (Walter & O'Dowd, 1992a, 1992b; O'Dowd & Pemberton, 2004; Agrawal & Karban, 1997; Norton et al., 2000, 2001; Romero & Benson, 2004). Como apontado por Pemberton & Turner (1989), três evidências são cruciais para demonstrar esse mutualismo: 1. ocorrência de ácaros nas domácias; 2. incremento no *fitness* dos ácaros; e 3. aumento no *fitness* das plantas. Alguns exemplos desses trabalhos científicos são expostos a seguir.

Pemberton & Turner (1989) colocaram fêmeas grávidas da espécie predadora *Amblyseius limonicus* Garman & McGregor (Phytoseiidae) junto a folhas com domácias em cova de *Coprosma baueri* Endl. (Rubiaceae) dispostas em placas de *Petri*. Observaram, em seguida, que a grande maioria dos ovos fora colocada no interior das domácias. Com base nesses dados, Pemberton & Turner (1989) propuseram que o comportamento de busca por abrigo deve ser adaptativo, pois permite a viabilidade de um maior número de ovos.

Walter & O'Dowd (1992a) avaliaram a abundância de ácaros predadores Phytoseiidae a partir do bloqueio das domácias foliares em bolso de *Elaeocarpus reticulatus* Sm. (Elaeocarpaceae). Os autores verificaram que o número desses ácaros

por folha reduziu para cerca de 24% em relação ao número obtido nas plantas do controle (sem as domácias bloqueadas).

Grostal & O'Dowd (1994) removeram as domácias em tufo de tricomas das folhas de *Viburnum tinus* L. (Caprifoliaceae) e compararam a abundância de ácaros nessas folhas com aquela encontrada nas folhas das plantas do controle (com domácias intactas). Os autores constataram que, nas plantas do controle, o número de ácaros predadores e fungívoros e o número de ovos (quase todos depositados nas domácias) era 2-36 vezes maior. Além disso, Grostal & O'Dowd (1994) verificaram que, em situação de baixa umidade relativa (30-38%), a oviposição do ácaro predador *Metaseiulus occidentalis* Nesbitt (Phytoseiidae) era duas vezes maior em folhas com domácias do que em folhas sem domácias, sugerindo que essas estruturas também representam um refúgio contra condições ambientais severas. Por fim, esses autores também retrataram que a presença de domácias estava associada a um maior consumo dos ácaros herbívoros *Tetranychus urticae* Koch (Tetranychidae) pelos fitoseídeos *M. occidentalis*.

Agrawal & Karban (1997) adicionaram domácias artificiais (tufos de fibras de algodão) nas axilas entre as nervuras das folhas do algodoeiro, *Gossypium hirsutum* L. (Malvaceae). Eles verificaram que, em relação às plantas do controle (sem domácias), as plantas com domácias artificiais apresentavam menores populações de ácaros herbívoros Tetranychidae e maiores populações de artrópodes predadores. Além disso, Agrawal & Karban (1997) constataram que as plantas que receberam domácias artificiais tiveram um aumento de 30% na produção de frutos.

Norton *et al.* (2000) realizaram um experimento em que bloquearam as domácias em tufo de tricomas da videira *Vitis riparia* Michx. (Vitaceae) e inocularam o fungo patogênico *Uncinula necator* (Schwein) Burrill (Ascomycota) nessas plantas. Em seguida, avaliaram a abundância do ácaro fungívoro *Orthotydeus lambi* (Baker) (Tydeidae) em indivíduos com domácias intactas e em indivíduos com domácias bloqueadas, bem como relacionaram a manifestação da doença fúngica com a abundância desse ácaro. Os autores constataram que, nas plantas que não tiveram as domácias bloqueadas, o número de ácaros *O. lambi* era 200% maior, assim como a área foliar coberta pelo fungo tinha sofrido uma redução de 48% em relação às plantas com domácias bloqueadas.

Em um estudo subsequente, Norton *et al.* (2001) constataram que as domácias em tufo de tricomas de *Vitis riparia* Michx. servem como proteção ao ácaro fungívoro *Orthotydeus lambi* (Baker) (Tydeidae) e ao ácaro predador *Amblyseius andersoni* (Chant) (Phytoseiidae) contra os predadores *Orius insidiosus* (Say) (Hemiptera), *Coccinella*

septempunctata L. (Coleoptera) e *Hippodamia variegata* (Goeze) (Coleoptera). Porém, não encontraram evidências de que essas estruturas protegem os ácaros contra a baixa umidade.

English-Loeb *et al.* (2002) verificaram que as populações de *Typhlodromus pyri* Scheuten (Phytoseiidae) e *Amblyseius andersoni* (Chant) (Phytoseiidae) eram maiores em folhas de *Vitis riparia* Michx. com domácias intactas do que em folhas com domácias bloqueadas. Adicionalmente, English-Loeb *et al.* (2002) colocaram fêmeas grávidas dessas duas espécies de ácaros sobre folhas de *V. riparia*; a metade de cada uma dessas folhas teve as domácias bloqueadas. Eles observaram que as fêmeas passaram mais tempo e depositaram um número maior de ovos na metade que continha as domácias intactas.

Em um estudo de campo, Faraji *et al.* (2002) observaram que as fêmeas do ácaro predador *Iphiseius degenerans* (Berl.) (Phytoseiidae) passavam boa parte do tempo nas flores de *Capsicum annuum* L., onde se alimentavam de pólen e das larvas dos lacerdinhos *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera). Por outro lado, essas fêmeas se deslocavam até as folhas de *C. annuum* para realizar a oviposição nas domácias em tufo de tricomas. As fêmeas de *I. degenerans* agem dessa forma porque, ao mesmo tempo em que os lacerdinhos são suas presas, eles também contra-atacam predando seus ovos (Faraji *et al.*, 2001); como os lacerdinhos residem nas flores, o risco de predação dos ovos nas folhas e, em particular, nas domácias, é bem menor (Faraji *et al.*, 2002).

Matos *et al.* (2004) realizaram um experimento com folhas de *Coffea arabica* L. var. *catuai* (Rubiaceae) em que avaliaram os efeitos do bloqueio das domácias em cova sobre o ácaro predador *Iphiseioides zuluagai* Denmark & Muma (Phytoseiidae). Os pesquisadores observaram que, nas plantas do controle (com domácias intactas), foram encontrados ácaros vivos até o final do experimento (23 dias) e a oviposição havia acontecido principalmente dentro das domácias. Por outro lado, nas plantas com domácias bloqueadas não foram encontrados ácaros vivos ao final dos 23 dias, enquanto a oviposição tinha sido menor e acontecido, preferencialmente, às margens da folha, em contato com o algodão úmido. Segundo os autores, a oviposição junto ao algodão úmido sugere a busca por um local alternativo com melhor condição de umidade, dado que as domácias encontravam-se fechadas.

Romero & Benson (2004), ao bloquearem as domácias de *Cupania vernalis* Cambess. (Sapindaceae), verificaram uma redução no número de ácaros predadores,

sugerindo que a presença de domácias é importante para que esses animais permaneçam na planta. Por outro lado, os autores também constataram uma redução no número de ácaros herbívoros, o que talvez apontasse esses ácaros como também usuários das domácias. De fato, foi observado que, em várias domácias das plantas do controle (com domácias intactas), os ácaros mais abundantes eram herbívoros Eriophyidae.

Romero & Benson (2004) levantaram duas hipóteses na tentativa de explicar a ocupação de domácias por ácaros herbívoros: 1. trata-se de um parasitismo da relação mutualística entre as plantas e os ácaros predadores, como já fora colocado por Walter (1996); ou 2. esse fenômeno pode funcionar como um estabilizante da relação predador-presa (Nachman, 1991). De acordo com a segunda explicação, a ocupação de domácias (como refúgio) por ácaros herbívoros garantiria uma fonte segura de alimento para os ácaros predadores que, assim, não se veriam obrigados a procurar outros locais para se alimentar; com isso, uma vez sempre presentes, os predadores impediriam uma possível explosão populacional dos ácaros herbívoros (Romero & Benson, 2004, 2005).

Nishida *et al.* (2005) documentaram a existência de 4 tipos de domácias nas folhas de *Cinnamomun camphora* (L.) J. Presl. (Lauraceae). Cada tipo de domácia estava localizado em diferentes regiões da folha e associado a grupos específicos de ácaros. Um tipo estava associado a herbívoros Eriophyidae e herbívoros e fungívoros Tarsonemidae; outro tipo, a predadores Stigmaeidae; outro, a predadores Stigmaeidae e Phytoseiidae; e outro, a apenas predadores Phytoseiidae. Esse panorama, portanto, possibilita a coexistência de diferentes guildas de ácaros — predadores, fungívoros e herbívoros — em uma mesma folha da planta (Nishida *et al.*, 2005).

English-Loeb *et al.* (2005) estudaram várias espécies de videira (*Vitis* spp.) afetadas pelo fungo *Uncinula necator* (Schwein) Burrill (Ascomycota), e constataram que a densidade de ácaros fungívoros *Orthotydeus lambi* (Baker) (Tydeidae) estava positivamente relacionada ao tamanho das domácias. Ao longo de 4 anos de experimento, English-Loeb *et al.* (2005) perceberam ainda que a associação entre o tamanho das domácias e a densidade de ácaros *O. lambi* se refletia na intensidade da doença fúngica. Desse modo, quanto maiores eram as domácias de um determinado genótipo dessas plantas, maior era a densidade de ácaros fungívoros e, por extensão, menor era o dano foliar provocado pelo ascomiceto *U. necator*.

Monks *et al.* (2007) verificaram que, nas domácias foliares em cova de *Coprosma lucida* J.R. Forst. & G. Forst. (Rubiaceae), a grande maioria dos ácaros encontrados eram

fungívoros, com alguns predadores e nenhum herbívoro. Além disso, os autores constataram que bastava uma baixa densidade de ácaros por folha (menos de 3) para que diminuísse a quantidade de hifas e fungos patogênicos, cuja infecção claramente prejudicava o *fitness* da planta. Esses resultados levaram Monks *et al.* (2007) a sugerir que a função primária das domácias de *C. lucida* seria garantir a presença de ácaros benéficos e não maximizar a densidade desses animais.

Mineiro *et al.* (2008) encontraram uma correlação negativa entre a densidade de ácaros herbívoros *Brevipalpus phoenicis* (Geijskes) (Tenuipalpidae) — vetor do vírus causador da mancha-anular — e o número de domácias de cafeeiros (*C. arabica*). Tais resultados indicaram a existência de uma relação mutualística entre plantas e ácaros predadores — principalmente *Zetzellia malvinæ* Manti, Ueckermann & Oliveira (Stigmaeidae) — por meio das domácias foliares.

Ferreira *et al.* (2008), estudando o canibalismo em ácaros predadores, colocaram larvas e fêmeas adultas de *Iphiseiodes zuluagai* Denmark & Muma e *Amblyseius herbicolus* (Chant) (ambas pertencentes à família Phytoseiidae) em fragmentos discoides de folhas de *Coffea arabica* L., cada um portando 4 domácias em cova. Ferreira *et al.* (2008) constataram que, quando as domácias eram bloqueadas experimentalmente, o canibalismo sofria um aumento considerável, uma vez que as larvas não tinham onde se refugiar.

A compreensão da interação planta-ácaro benéfico, por intermédio das domácias foliares, pode proporcionar uma grande contribuição aos estudos sobre controle biológico de pragas, pois, como tratam-se de estruturas morfogénicas, elas são passíveis de seleção e engenharia genética (English-Loeb *et al.*, 1999, 2002; Poppy & Sutherland, 2004; Romero & Benson, 2005). English-Loeb *et al.* (2002), por exemplo, apontam que *Vitis riparia* Michx. apresenta domácias maiores e, portanto, maiores populações de ácaros benéficos do que outras espécies de videiras, como a *Vitis vinifera* L. Por isso, English-Loeb *et al.* (2002) sugerem que *V. riparia* poderia ser cruzada com outras videiras de interesse agrônomo; dessa maneira, estas últimas poderiam adquirir domácias mais desenvolvidas e se tornariam também capazes de portar uma maior quantidade de ácaros que as protegessem contra certas pragas.

Similarmente, Matos *et al.* (2004) sugerem que o mutualismo entre plantas e ácaros seja explorado com o intuito de se selecionar espécies de cafeeiro com domácias pois, desse modo, a presença de ácaros predadores representaria uma forma de controle biológico natural contra ácaros herbívoros.

Além das várias evidências de que as domácias foliares são importantes nas relações entre plantas e ácaros benéficos (acarofilia), outras estruturas foliares podem ser igualmente significativas nesse tipo de relação, tais como a pilosidade foliar e os nectários extraflorais (NEFs) (Dicke & Sabelis, 1988; Walter, 1996).

Pilosidade foliar

Walter & O'Dowd (1992a) constataram que o número de ácaros Phytoseiidae são abundantes apenas em lâminas densamente pilosas, o que justifica o fato de nas folhas pilosas de *Elaeocarpus holopetalus* F. Muell. haver cerca de 6 vezes mais desses ácaros do que nas folhas glabras de *Elaeocarpus reticulatus* Sm. No entanto, as domácias apresentadas por *E. reticulatus* ainda são atrativas como locais para oviposição de ácaros Phytoseiidae.

Karban *et al.* (1995) mostraram que, em diversas espécies de videiras (*Vitis* spp.), a abundância de ácaros Phytoseiidae (especialmente *Typhlodromus caudiglans* Schuster) está positivamente associada à densidade de tricomas na nervura primária (face abaxial) e à presença de domácias foliares. Além disso, Karban *et al.* (1995) observaram que a densidade de *T. caudiglans* é maior do que a de suas presas *Tetranychus pacificus* McGregor (Tetranychidae), o que pode estar relacionado à ampla dieta de *T. caudiglans*, que inclui esporos de fungos e pólen como alimento alternativo (Putman, 1962).

A pilosidade na face abaxial das folhas também pode interferir nas interações predador-predador, como é o caso da predação intra-guilda entre os ácaros fitoseídeos *Euseius filandicus* (Oudemans) e *Kampimodromus aberrans* (Oudemans) em árvores de folhas largas (em particular, nas macieiras — *Malus* Mill., Rosaceae) (Seelmann *et al.*, 2007). Na presença de *E. filandicus* adultos, *K. aberrans* imaturos apresentam maior probabilidade de não serem predados em folhas pubescentes do que em folhas glabras; por outro lado, na presença de *K. aberrans* adultos, *E. filandicus* imaturos têm maior chance de sobrevivência em folhas glabras do que em folhas pubescentes (Seelmann *et al.*, 2007). Esses dados sugerem que a pilosidade foliar deve desempenhar um papel determinante na dominância de um ou outro ácaro predador no corpo da planta: *K. aberrans* em árvores com folhas pubescentes e *E. filandicus* em árvores com folhas glabras (Seelmann *et al.*, 2007).

Laughner *et al.* (2008) verificaram que, em variedades de *Vitis riparia* Michx., há uma relação positiva entre a abundância de tricomas não glandulares na face abaxial das folhas e a densidade de ácaros predadores *Typhlodromus pyri* Scheuten (Phytoseiidae).

Em certas variedades, apesar da ausência ou baixo número de domácias, a presença de pilosidade foliar possibilitou um alto número de *T. pyri*; em outras, a combinação dos tricomas das domácias com os da lâmina foliar contribuíram para uma densidade elevada de *T. pyri*; por outro lado, variedades com folhas glabras apresentaram pouquíssimos desses ácaros benéficos (Laughter *et al.*, 2008). Diante desse quadro, Laughter *et al.* (2008) afirmam que, em variedades sem tricomas foliares, os ácaros *T. pyri* provavelmente não conseguiriam atingir densidade suficiente para o controle biológico do ácaro vermelho europeu *Panonychus ulmi* Koch (Tetranychidae).

Laughner *et al.* (2008) comentam que a importância da pilosidade foliar para a acarofilia ainda carece de estudos. No entanto, algumas pistas já foram documentadas (Roda *et al.*, 2000, 2003). Roda *et al.* (2000), por exemplo, reportaram que a pilosidade de folhas de variedades de macieiras (*Malus* Mill., Rosaceae) oferece proteção aos ovos de *T. pyri* contra as lacerdinhas *Frankliniella occidentalis* (Pergande) (Thysanoptera). Os ácaros fitoseídeos provavelmente usam os tricomas como uma forma de dificultar que lacerdinhas e outros artrópodes forrageadores encontrem seus ovos (Roda *et al.*, 2000).

Adicionalmente, Roda *et al.* (2003) detectaram que as grandes populações do predador *T. pyri* em folhas pubescentes de variedades de macieiras deve-se, em parte, aos grãos de pólen e esporos de fungos que ficam retidos no emaranhado de tricomas e que lhes servem de alimento alternativo.

Nectários extraflorais (NEFs)

Na ausência ou escassez de presas, os NEFs podem atuar como fonte alternativa de alimento para os ácaros predadores, garantindo a presença desses ácaros benéficos na planta (Baker & Klein, 1992; Van Rijn & Tanigoshi, 1999; Choh *et al.*, 2006; Ozawa & Yano, 2009).

Ao realizarem experimentos com plantas da mandioca — *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae) — Baker & Klein (1992) reportaram que, na ausência de presas *Mononychellus tanajoa* (Bondar) (Tetranychidae), mas na presença de exsudato (secreções de floema na base do pecíolo das folhas mais jovens), os ácaros predadores *Typhlodromalus limonicus* (Garman & McGregor) (Phytoseiidae) desaparecem da planta, porém, mais lentamente do que na ausência de exsudato.

Van Rijn & Tanigoshi (1999) detectaram que, em *Ricinus communis* L. (Euphorbiaceae), a combinação de néctar extrafloral e pólen tem uma importante contribuição no crescimento populacional e na manutenção do ácaro predador *Iphiseius*

degenerans (Berlese) (Phytoseiidae). Além disso, em épocas do ano em que a presença de presas (artrópodes herbívoros, como ácaros fitófagos e lacerdinhas) é rara, como no outono e no inverno, o suprimento de néctar extrafloral deve ser crucial para manter a população de ácaros benéficos *I. degenerans* no corpo da planta (Van Rijn & Tanigoshi, 1999).

Quando plantas *Phaseolus lunatus* L. (Fabaceae) são infestadas por ácaros herbívoros *Tetranychus urticae* Koch (Tetranychidae), elas liberam voláteis que estimulam as plantas vizinhas intactas a emitirem substâncias que atraem ácaros predadores *Phytoseilus persimilis* Athias-Henriot (Phytoseiidae) (Choh *et al.*, 2004). Além disso, as plantas não infestadas também são estimuladas a aumentar a secreção de seus NEFs, pois, desse modo, asseguram a permanência dos ácaros predadores (que utilizam o néctar como alimento alternativo) contra um eventual ataque dos *T. urticae* (Choh *et al.*, 2006).

Em *Cayratia japonica* (Thunb.) Gagnep. (Vitaceae) há, na face abaxial das folhas jovens, corpúsculos nutritivos (*pearl bodies*) que servem de alimento alternativo ao ácaro predador *Euseius sojaensis* (Ehara) (Phytoseiidae) (Osawa & Yano, 2009). Se o ácaro herbívoro *Tetranychus kanzawai* Kishida (Tetranychidae), que é o alimento preferencial dos predadores *E. sojaensis*, encontra-se ausente ou escasso, os *pearl bodies* garantem a residência desses protetores no corpo da planta (Ozawa & Yano, 2009).

Acarofilia e evolução

Nada se sabe sobre o padrão de evolução de acarodomácias, assim como sobre a possível relação evolutiva entre essas estruturas e outras características potencialmente associadas à acarofilia, como a pilosidade foliar e os NEFs (Romero, com. pess.).

No entanto, sabe-se que várias espécies da família Bignoniaceae — em particular, a tribo Bignonieae — apresentam acarodomácias (Lohmann, 2003; Romero & Benson, 2005). Além disso, a tribo Bignonieae conta com uma filogenia molecular robusta (Lohmann, 2003, 2006), que pode servir de base para a investigação do padrão de evolução dessas estruturas no grupo.

Ademais, a presença de pilosidade foliar e de NEFs em vários representantes de Bignonieae (Lohmann, 2003) permitiriam, ainda, estudar a relação evolutiva entre essas características e as acarodomácias.

Família Bignoniaceae

A família Bignoniaceae é notória pelas suas flores vistosas e por representar um importante componente das florestas tropicais (Gentry, 1990). É uma família pantropical, composta especialmente por espécies de lianas neotropicais (Gentry, 1980). Tais características a tornam um dos grupos mais importantes de lianas nas florestas da América Tropical (Gentry, 1990).

Situada na Ordem Lamiales (APG, 2003), as Bignoniaceae comportam cerca de 827 espécies e 82 gêneros (Lohmann & Ulloa-Ulloa, 2006) originalmente distribuídos em 8 tribos: Tecomeae, Oroxyleae, Bignonieae, Eccremocarpeae, Tourretieae, Coleeae, Crescentieae e Schlegelieae (Gentry, 1980; Fischer *et al.*, 2004). No entanto, estudos filogenéticos recentes (Olmstead *et al.*, 2009) sugerem que várias dessas tribos não são monofiléticas, indicando a necessidade de uma nova classificação tribal para a família como um todo.

Além de lianas, as Bignoniaceae também incluem representantes de hábito arbóreo, às vezes arbustivo e raramente herbáceo (Fischer *et al.*, 2004). As folhas são normalmente compostas e opostas, com folíolo terminal modificado em gavinhas nas espécies lianescentes (Gentry, 1980). As conspícuas inflorescências são terminais ou axilares, racemosas, cimosas ou caulifloras. O cálice é em forma de taça, com 5 sépalas, e a corola é simpétala, com 5 pétalas, frequentemente bilabiadas. O androceu se apresenta inserido ao tubo da corola, com 4 estames didínamos e 1 estaminódio. O gineceu é rodeado por um disco nectarífero conspícuo, e inclui um ovário súpero, bicarpelar, bilocular com septo de separação e placentação axilar; o estigma bilobado é também uma característica marcante na família. Os frutos são capsulares, formados por 2 valvas septicidas ou loculicidas. As sementes são geralmente aladas e anemocóricas (Gentry, 1980; Fischer *et al.*, 2004).

Vários aspectos da biologia de Bignoniaceae estão associados a uma longa história de coevolução com animais (Gentry, 1974, 1990). A variação da morfologia floral, por exemplo, está diretamente ligada às diferentes síndromes de polinização presentes no grupo (Gentry, 1974). Além disso, muitas espécies desenvolveram mecanismos de defesa contra herbivoria, como a produção de metabólitos secundários e as interações com formigas (Gentry, 1974).

Muitas espécies da tribo Tecomeae, tais como *Tabebuia palustris* Hemsl., *Tabebuia rosea* (Bertol.) Bertero ex A.DC. in A.P. de Candolle e *Jacaranda copaia* (Aubl.) D. Don, apresentam ramos ocos que abrigam colônias de formigas (Gentry, 1974). Já na

tribo Bignonieae, há vários exemplos de lianas que atraem formigas por meio da produção de exsudato açucarado por glândulas secretoras (NEFs), localizadas nos nós de ramos jovens ou no ápice dos pecíolos (Gentry, 1974). Por exemplo, a espécie *Stizophyllum riparium* (Kunth) Sandwith (Bignonieae) possui NEFs e ramos ocos (i.e., mirmecodomáceas) que servem de abrigo e local para ninho às formigas *Crematogaster* spp., em troca de proteção contra herbivoria (Lohmann & Hopkins, 1999).

Tribo Bignonieae

Bignonieae inclui, especialmente, espécies lianescentes, raramente arbustivas, que habitam a região neotropical; uma única espécie, *Bignonia capreolata* L., ocorre na América do Norte (Fischer *et al.*, 2004; Lohmann, 2004).

A tribo distingue-se pelo folíolo terminal modificado em gavinhas nas lianas, pelo crescimento secundário com variação cambial e pelo fruto com deiscência paralela ao septo (septicida) (Gentry, 1980; Lohmann, 2003; Fischer *et al.*, 2004). A polinização é realizada por agentes variados, incluindo abelhas, vespas, mariposas, borboletas, beija-flores e morcegos (Gentry, 1974, Lohmann, 2006).

Bignonieae atualmente inclui 21 dos 82 gêneros e 382 das 827 espécies de Bignoniaceae, constituindo a maior tribo da família (Lohmann & Ulloa-Ulloa, 2006; Lohmann, no prelo). A tribo teve seus primeiros estudos taxonômicos significativos realizados ao final do século XIX (Bentham & Hooker, 1876; Schumann, 1894). Contudo, esses trabalhos eram limitados, uma vez que os gêneros formados eram pequenos e de complicada distinção morfológica (Lohmann, 2006). Por um longo período tratamentos semelhantes não foram feitos, embora tenham sido realizados estudos de floras regionais, como os trabalhos de Gentry (1973), que pesquisou gêneros de Bignoniaceae no Panamá, e de Lohmann & Pirani (1998), que pesquisaram gêneros das tribos Bignonieae e Tecomeae na Serra do Cipó (Minas Gerais, Brasil).

Lohmann (2003, 2006) reconstruiu a filogenia de Bignonieae a partir de sequências de DNA do cloroplasto (*ndhF*) e do núcleo (*PepC*), utilizando 120 das 382 espécies conhecidas na tribo. As árvores filogenéticas obtidas forneceram um quadro consistente da história evolutiva de Bignonieae, possibilitando identificar 20 grupos de espécies, cada um sustentado por uma ou mais sinapomorfias morfológicas (Lohmann, 2003, 2006). Essas árvores servem como base para a investigação de vários aspectos da biologia de Bignonieae, incluindo a distribuição geográfica das espécies, a diversidade ecológica do grupo e a evolução de caracteres morfológicos, como as acarodomácias.

II. Objetivos

1. Caracterizar as acarodomácias (ou domácias foliares) presentes em representantes da tribo Bignonieae;
2. Estudar o padrão de evolução de acarodomácias em Bignonieae;
3. Realizar testes de evolução correlacionada entre caracteres associados às acarodomácias, e descrever a sequência de eventos evolutivos envolvendo esses caracteres;
4. Realizar testes de correlação entre a evolução de acarodomácias e a de características morfológicas potencialmente associadas à acarofilia, bem como descrever a sequência dos eventos evolutivos.

III. Material e métodos

1. Caracterização das acarodomácias

Foram selecionadas 104 espécies de Bignonieae para a caracterização das acarodomácias (Tabela 1). Essas espécies foram exatamente as mesmas utilizadas por Lohmann (2006) na reconstrução da filogenia molecular combinada (com base nos genes *ndhF* e *PepC*) da tribo. Dentre as filogenias de Bignonieae existentes até o momento, a filogenia combinada é aquela que apresenta maior resolução e sustentação dos ramos e, por isso, foi selecionada para o presente estudo.

Para a caracterização morfológica das acarodomácias, buscou-se analisar 3 exsicatas e 12 folíolos em face abaxial (4 folíolos/exsicata) para cada espécie. As exsicatas utilizadas foram solicitadas como empréstimo dos herbários: MBM, MO, NY, SP, SPF e UEC. Caso as 3 exsicatas requisitadas fossem insuficientes para o levantamento de 12 folíolos em face abaxial, material adicional era solicitado.

Com auxílio de microscópio estereoscópico, foram analisados os seguintes caracteres:

I. acarodomácias:

- i. presença/ausência;
- ii. localização (axilas entre nervuras primárias e secundárias, secundárias e terciárias, e terciárias e quaternárias);
- iii. número de acarodomácias/folíolo;

II. componentes das acarodomácias:

- i. bolso (presença/ausência, largura e comprimento (Figura 1));
- ii. tricomas (presença/ausência e densidade) – no caso de folíolo piloso, considerou-se que a domácia apresenta tricomas em sua composição somente quando o adensamento dos mesmos é superior ao do restante do folíolo;
- iii. cova (presença/ausência e diâmetro);

Com relação à localização das acarodomácias no folíolo, aquelas posicionadas entre nervuras primárias e secundárias foram designadas como domácias primárias; as dispostas entre nervuras secundárias e terciárias, como domácias secundárias; e aquelas localizadas entre nervuras terciárias e quaternárias, como domácias terciárias.

Tabela 1. Espécies amostradas.

1	<i>Adenocalymma adenophorum</i> (Sandwith) L.G. Lohmann	53	<i>Fridericia erubescens</i> (DC.) L.G. Lohmann
2	<i>Adenocalymma bracteatum</i> (Cham.) DC.	54	<i>Fridericia leucopogon</i> (Cham.) L.G. Lohmann
3	<i>Adenocalymma bracteosum</i> (DC.) L.G. Lohmann	55	<i>Fridericia nigrescens</i> (Sandwith) L.G. Lohmann
4	<i>Adenocalymma cymbalum</i> (Cham.) Bureau & K. Schum.	56	<i>Fridericia oligantha</i> (Bureau & K. Schum.) L.G. Lohmann
5	<i>Adenocalymma impressum</i> (Rusby) Sandwith	57	<i>Fridericia patellifera</i> (Schltdl.) L.G. Lohmann
6	<i>Adenocalymma magnificum</i> Mart. ex DC.	58	<i>Fridericia platyphylla</i> (Cham.) L.G. Lohmann
7	<i>Adenocalymma moringifolium</i> (DC.) L.G. Lohmann	59	<i>Fridericia pranceii</i> (A.H. Gentry) L.G. Lohmann
8	<i>Adenocalymma nodosum</i> (Silva Manso) L.G. Lohmann	60	<i>Fridericia pubescens</i> (L.) L.G. Lohmann
9	<i>Adenocalymma salmoneum</i> J.C. Gomes	61	<i>Fridericia rego</i> (Vell.) L.G. Lohmann
10	<i>Adenocalymma subincanum</i> Huber	62	<i>Fridericia speciosa</i> Mart.
11	<i>Adenocalymma trichochladum</i> (DC.) L.G. Lohmann	63	<i>Fridericia spicata</i> (Bureau & K. Schum.) L.G. Lohmann
12	<i>Amphilophium askersonii</i> Ule	64	<i>Fridericia subincana</i> (Mart.) L.G. Lohmann
13	<i>Amphilophium bauhinioides</i> (Bureau ex Baill.) L.G. Lohmann	65	<i>Fridericia trailii</i> (Sprague) L.G. Lohmann
14	<i>Amphilophium crucigerum</i> (L.) L.G. Lohmann	66	<i>Fridericia triplinervia</i> (Mart. ex DC.) L.G. Lohmann
15	<i>Amphilophium elongatum</i> (Vahl) L.G. Lohmann	67	<i>Lundia cordata</i> (Vell.) DC.
16	<i>Amphilophium frutescens</i> (DC.) L.G. Lohmann	68	<i>Lundia corymbifera</i> (Vahl) Sandwith
17	<i>Amphilophium granulosum</i> (Klotzsch) L.G. Lohmann	69	<i>Lundia densiflora</i> DC.
18	<i>Amphilophium magnoliifolium</i> (Kunth) L.G. Lohmann	70	<i>Lundia spruceana</i> Bureau
19	<i>Amphilophium nunezii</i> (A.H. Gentry) L.G. Lohmann	71	<i>Lundia virginalis</i> DC.
20	<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) Kunth	72	<i>Manaosella cordifolia</i> (DC.) A.H. Gentry
21	<i>Amphilophium parkeri</i> (DC.) L.G. Lohmann	73	<i>Mansoa difficilis</i> (Cham.) Bureau & K. Schum.
22	<i>Amphilophium rodriguesii</i> (A.H. Gentry) L.G. Lohmann	74	<i>Mansoa hirsuta</i> DC.
23	<i>Anemopaegma floridum</i> Mart. ex DC.	75	<i>Mansoa lanceolata</i> (DC.) A.H. Gentry
24	<i>Anemopaegma foetidum</i> Bureau & K. Schum.	76	<i>Mansoa standleyi</i> (Steyerm.) A.H. Gentry
25	<i>Anemopaegma laeve</i> DC.	77	<i>Mansoa verrucifera</i> (Schltdl.) A.H. Gentry
26	<i>Anemopaegma robustum</i> Bureau & K. Schum.	78	<i>Martinella iquitoensis</i> A. Samp.
27	<i>Bignonia aequinoctialis</i> L.	79	<i>Martinella obovata</i> (Kunth) Bureau & K. Schum.
28	<i>Bignonia bracteomana</i> (K. Schum. ex Sprague) L.G. Lohmann	80	<i>Neojobertia candolleana</i> (Mart. ex DC.) Bureau & K. Schum.
29	<i>Bignonia callistegioides</i> Cham.	81	<i>Neojobertia</i> sp. nova
30	<i>Bignonia capreolata</i> L.	82	<i>Pachyptera aromatica</i> (Barb. Rodr.) L.G. Lohmann
31	<i>Bignonia corymbosa</i> (Vent.) L.G. Lohmann	83	<i>Perianthomega vellozoi</i> Bureau
32	<i>Bignonia hyacinthina</i> (Standl.) L.G. Lohmann	84	<i>Pleonotoma albiflora</i> (Salzm. ex DC.) A.H. Gentry
33	<i>Bignonia microcalyx</i> G. Mey.	85	<i>Pleonotoma jasminifolia</i> (Kunth) Miers
34	<i>Bignonia nocturna</i> (Barb. Rodr.) L.G. Lohmann	86	<i>Pleonotoma stichadenium</i> K. Schum.
35	<i>Bignonia priurei</i> DC.	87	<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers
36	<i>Bignonia uleana</i> (Klotzsch) L.G. Lohmann	88	<i>Stizophyllum inaequilaterum</i> Bureau & K. Schum.
37	<i>Cuspidaria cinerea</i> (Bureau ex K. Schum.) L.G. Lohmann	89	<i>Stizophyllum perforatum</i> (Cham.) Miers
38	<i>Cuspidaria convoluta</i> (Vell.) A.H. Gentry	90	<i>Tanaecium affinis</i> (A.H. Gentry) L.G. Lohmann
39	<i>Cuspidaria floribunda</i> (DC.) A.H. Gentry	91	<i>Tanaecium bilabiatum</i> (Sprague) L.G. Lohmann
40	<i>Cuspidaria inaequalis</i> (DC. ex Splitg.) L.G. Lohmann	92	<i>Tanaecium caudiculatum</i> (Standl.) L.G. Lohmann
41	<i>Cuspidaria lateriflora</i> (Mart.) DC.	93	<i>Tanaecium crucigerum</i> Seem.
42	<i>Cuspidaria sceptrum</i> (Cham.) L.G. Lohmann	94	<i>Tanaecium pyramidatum</i> (Rich.) L.G. Lohmann
43	<i>Cuspidaria subincana</i> A.H. Gentry	95	<i>Tanaecium revillae</i> (A.H. Gentry) L.G. Lohmann
44	<i>Dolichandra cynanchoides</i> Cham.	96	<i>Tanaecium selloi</i> (Spreng.) L.G. Lohmann
45	<i>Dolichandra quadrivalvis</i> (Jacq.) L.G. Lohmann	97	<i>Tanaecium tetragonolobum</i> (Jacq.) L.G. Lohmann
46	<i>Dolichandra steyermarkii</i> (Sandwith) L.G. Lohmann	98	<i>Tanaecium truncatum</i> (A. Samp.) L.G. Lohmann
47	<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G. Lohmann	99	<i>Tynanthus elegans</i> Miers
48	<i>Fridericia chica</i> (Bonpl.) L.G. Lohmann	100	<i>Tynanthus panurensis</i> (Bureau ex Baill.) Sandwith
49	<i>Fridericia cinerea</i> (Bureau ex K. Schum.) L.G. Lohmann	101	<i>Tynanthus polyanthus</i> (Bureau ex Baill.) Sandwith
50	<i>Fridericia cinnamomea</i> (DC.) L.G. Lohmann	102	<i>Tynanthus villosus</i> A.H. Gentry
51	<i>Fridericia conjugata</i> (Vell.) L.G. Lohmann	103	<i>Xylophragma harleyi</i> (A.H. Gentry ex M.M. Silva & L.P. Queiroz) L.G. Lohmann
52	<i>Fridericia dispar</i> (Bureau ex K. Schum.) L.G. Lohmann	104	<i>Xylophragma myrianthum</i> (Cham. ex Steud.) Sprague

Ao se levantar o número de acarodomácias por folíolo, a contagem era interrompida quando, eventualmente, se atingia o número 100. Nesse caso, o número dessas estruturas no folíolo passava a ser caracterizado como ">100". O mesmo critério foi aplicado para a contagem de tricomas nas domácias, ou seja, quando um número superior a 100 tricomas era encontrado, o número de tricomas na domácia era designado como ">100".

No caso dos parâmetros quantitativos "comprimento e largura do bolso", "diâmetro da cova" e "número de tricomas por domácia", foram mensuradas, quando possível, 5 domácias primárias por folíolo.

Ao final da análise dos 12 folíolos por espécie, foi traçada a média para todos os valores obtidos. Assim, para cada espécie portadora de acarodomácias calculou-se o número médio de domácias por folíolo, o comprimento médio e a largura média do bolso, o diâmetro médio da cova e o número médio de tricomas por domácia.

No caso das espécies que apresentavam, dentre os dados obtidos, alguns valores ">100" — caso do número de domácias por folíolo e do número de tricomas por domácia —, estabeleceram-se 2 dados finais: (1) a média dos valores menores que 100; e (2) valores ">100".

Todos os dados levantados foram armazenados em planilha de Microsoft Excel.

2. Padrão de evolução de acarodomácias em Bignonieae

Essa etapa visou à reconstrução dos estados ancestrais de cada caracter (Tabela 2), utilizando como base a filogenia combinada de Bignonieae.

Tabela 2. Caracteres e respectivos estados de caracter.

Caracteres	Estados	
Domácia primária	Ausente (0)	Presente (1)
Domácia secundária	Ausente (0)	Presente (1)
Domácia terciária	Ausente (0)	Presente (1)
Bolso	Ausente (0)	Presente (1)
Tricomas na domácia	Ausente (0)	Presente (1)
Cova	Ausente (0)	Presente (1)

As diferentes subestruturas que podem compor as acarodomácias são claramente diferentes quanto à morfologia: bolso é uma lamela que se estende de uma nervura a outra formando uma cavidade de abertura ampla; cova é uma invaginação da superfície foliar que se estende até o mesófilo; e tricomas pluricelulares se referem a apêndices

epidérmicos de tipos variados. Portanto, é possível que cada um desses componentes tenha uma história evolutiva própria e, por isso, optou-se por estudar o padrão de evolução de cada um deles de forma independente.

No caso de espécies polimórficas para os caracteres estudados, adotou-se o critério de codificação de variação morfológica intra-específica denominado *Any instance* (Stevens, 1991; Campbell & Frost, 1993; Wiens, 2000). De acordo com esse critério, quando se encontra certa estrutura em um indivíduo da espécie, independente de outros indivíduos também a apresentarem, o caracter é codificado como “presente” para o táxon em questão. Dessa maneira, obtém-se um caracter binário: ausente (0) e presente (1). O estabelecimento de caracteres binários é essencial para o estudo de evolução correlacionada de caracteres.

A reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres foi realizada utilizando os princípios de Máxima Parcimônia e Máxima Verossimilhança implementados nos *softwares*: MacClade 4.0 (Maddison & Maddison, 1992) e Mesquite 2.5 (Maddison & Maddison, 2006), respectivamente. Enquanto o princípio de Máxima Parcimônia busca a reconstrução mais parcimoniosa (isto é, com o menor número de passos possível; Cunningham *et al.*, 1998), o princípio de Máxima Verossimilhança utiliza um modelo evolutivo e o comprimento dos ramos como base para estimar a probabilidade relativa de cada estado do caracter em cada nó ancestral (Cunningham *et al.*, 1998; Ree *et al.*, 2005).

Nas análises realizadas sob o princípio de Máxima Parcimônia, reconstruções ambíguas foram resolvidas utilizando as transformações Acctran e Deltran, implementadas no programa MacClade 4.0 (Maddison & Maddison, 1992). A transformação Acctran implica uma aceleração das mudanças evolutivas, em oposição à transformação Deltran, que é marcada por uma desaceleração dessas mudanças. Desse modo, enquanto a primeira privilegia a ocorrência de reversões, a segunda o faz quanto aos paralelismos e convergências.

Para as reconstruções processadas de acordo com o princípio de Máxima Verossimilhança, adotou-se o modelo evolutivo **Mk1** (*Markov k-state 1 parameter model*). Segundo esse modelo, a probabilidade de qualquer mudança evolutiva (de 0 para 1 ou de 1 para 0) é a mesma.

3. Correlação entre os padrões de evolução de caracteres associados às acarodomácias

Com o intuito de refinar o estudo evolutivo das domácias foliares em Bignoniaceae, efetuaram-se testes de evolução correlacionada entre os seguintes caracteres:

Localização das domácias:

- “Domácia primária” e “Domácia secundária”;
- “Domácia primária” e “Domácia terciária”;
- “Domácia secundária” e “Domácia terciária”.

Componentes das domácias:

- “Bolso” e “Tricomas na domácia”;
- “Bolso” e “Cova”;
- “Tricomas na domácia” e “Cova”;

Essas correlações foram testadas por meio do *Concentrated Changes Test* (CCT), implementado no programa MacClade 4.0 (Maddison & Maddison, 1992), para as análises realizadas sob o princípio de Máxima Parcimônia. No caso dos testes efetuados sob o princípio de Máxima Verossimilhança, foi utilizado o *Pagel's 1994 Correlation Test* (Pagel, 1994), implementado no programa Mesquite 2.5 (Maddison & Maddison, 2006).

No *Concentrated Changes Test* (CCT), ao se correlacionar a reconstrução de dois caracteres, o programa fornece um **valor de P**. Quando esse valor é menor que 0,01, a hipótese nula (ou seja, de que um caracter está distribuído ao acaso em relação ao outro, sendo o padrão evolutivo de ambos independente) é rejeitada. Para a obtenção do valor de P, realizaram-se 1.000 simulações.

No caso das correlações entre caracteres realizadas pelo *Pagel's 1994 Correlation Test*, são fornecidos 2 valores: a **diferença** em verossimilhança entre o modelo de 8 parâmetros e o de 4 parâmetros (quando esse valor é maior que 2, a hipótese nula — de que os caracteres são independentes — é rejeitada); e o **valor de P**, que indica a significância estatística da diferença (quando P é menor que 0,05, o valor da diferença é considerado significativo). Para a obtenção do valor de P foram realizadas 1.000 simulações.

Uma vez encontrado suporte estatístico para a hipótese de correlação testada, foi realizado um estudo descritivo da sequência de eventos evolutivos envolvendo os caracteres correlacionados.

4. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de características morfológicas selecionadas

Essa etapa visou ao teste das seguintes hipóteses:

Pilosidade foliolar e domácias foliares

Hipótese nula: os caracteres "pilosidade foliolar" e "acarodomácias" evoluíram de forma independente.

Hipótese alternativa: os caracteres "pilosidade foliolar" e "acarodomácias" apresentam evolução correlacionada.

Descrição: Folhas pilosas com tricomas não glandulares propiciam um micro-habitat bastante favorável à ocupação por ácaros benéficos (Walter, 1996); assim, plantas com folhas pilosas devem abrigar um maior número desses animais do que aquelas com folhas glabras (Walter & O'Dowd, 1992a; Karban *et al.*, 1995; Walter, 1996; Laughner *et al.*, 2008). Diante desse quadro, será que existe alguma correlação entre a evolução de pilosidade foliar e a evolução de acarodomácias compostas por tricomas? Caso exista uma correlação, qual será a ordem evolutiva dos eventos? Será que primeiro apareceram folhas pilosas e, posteriormente, os tricomas se restringiram às axilas entre as nervuras formando as domácias em tufo de tricomas? Ou, em um primeiro momento, apareceram domácias em tufo de tricomas e, mais tarde, esses apêndices epidérmicos se espalharam por toda a lâmina, supostamente potencializando a capacidade de abrigar ácaros benéficos?

NEFs e domácias foliares

Hipótese nula: os caracteres "NEFs" e "acarodomácias" evoluíram independentemente.

Hipótese alternativa: os caracteres "NEFs" e "acarodomácias" apresentam evolução correlacionada.

Descrição: há plantas que, embora não apresentem acarodomácias, mantêm um exército de ácaros predadores (benéficos) em seu corpo graças ao fornecimento de néctar extrafloral, que funciona como alimento alternativo quando presas (ácaros e outros artrópodes de pequeno porte) encontram-se ausentes ou escassas (Baker & Klein, 1992; Walter, 1996; Van Rijn & Tanigoshi, 1999; Choh *et al.*, 2006; Ozawa & Yano, 2009). Na

face abaxial dos folíolos de espécies da tribo Bignonieae há NEFs (Lohmann, 2003). Embora ainda não se conheça a funcionalidade dessas diminutas estruturas, pode-se testar se existe alguma correlação entre a evolução desses NEFs e a evolução das acarodomácias. Correlações positivas podem levar à formulação de hipóteses evolutivas robustas para serem testadas em experimentos de campo posteriormente.

Para testar essas hipóteses, primeiramente foram analisadas as características "pilosidade foliolar" e "NEFs" nos mesmos folíolos (face abaxial) utilizados na caracterização das acarodomácias. Em seguida, para o estudo do padrão de evolução dessas características, definiram-se os caracteres e estados apresentados na Tabela 3. No caso de espécies polimórficas para os caracteres estudados, adotou-se o critério de codificação de variação intra-específica *Any instance* (Stevens, 1991; Campbell & Frost, 1993; Wiens, 2000).

Tabela 3. Caracteres e respectivos estados de caracter.

Caracter	Estados	
Tricomas na nervura	ausente (0)	presente (1)
Tricomas na lâmina	ausente (0)	presente (1)
NEFs	ausente (0)	presente (1)

Ao tratar-se da pilosidade foliolar, foram criados dois caracteres: "Tricomas na nervura" e "Tricomas na lâmina". Optou-se por esse procedimento porque há espécimes cujos folíolos apresentam tricomas apenas sobre as nervuras, sendo o restante da lâmina totalmente glabro.

A reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres acima relacionados foram realizados utilizando os princípios de Máxima Parcimônia e de Máxima Verossimilhança, seguindo os procedimentos explanados anteriormente.

Por fim, realizaram-se os testes de correlação entre os caracteres abaixo:

- "Tricomas na lâmina" e "Tricomas na nervura";
- "Tricomas na nervura" e "Domácia primária";
- "Tricomas na nervura" e "Tricomas na domácia";
- "Tricomas na nervura" e "Bolso";
- "Tricomas na lâmina" e "Domácia primária";
- "Tricomas na lâmina" e "Tricomas na domácia";
- "Tricomas na lâmina" e "Bolso";
- "NEFs" e "Domácia primária";

Como no item 3, essas correlações foram testadas por meio do *Concentrated Changes Test*, implementado no programa MacClade 4.0 (Maddison & Maddison, 1992), para as análises realizadas sob o princípio de Máxima Parcimônia. Para os testes efetuados sob o princípio de Máxima Verossimilhança, foi utilizado o *Pagel's 1994 Correlation Test* (Pagel, 1994), implementado no programa Mesquite 2.5 (Maddison & Maddison, 2006). Uma vez sustentadas estatisticamente, as correlações foram descritas em detalhe, focando-se a sequência dos eventos evolutivos.

Para realizar os testes de correlação, é imprescindível que a filogenia esteja completamente resolvida, ou seja, que não apresente politomias. Como a filogenia selecionada para o presente trabalho apresenta alguns nós não resolvidos (Figura 2), foi utilizado o programa TreeEdit v1.0a10 (Rambout, 2007) para resolver, aleatoriamente, todas as politomias encontradas. Do conjunto de árvores resolvidas pelo programa, cinco foram selecionadas ao acaso para se realizar os estudos evolutivos explicitados acima.

IV. Resultados

1. Caracterização das acarodomácias

Os dados referentes à caracterização das acarodomácias das 104 espécies incluídas na filogenia combinada da tribo Bignonieae encontram-se nas Tabelas 4 e 5. A relação das exsicatas analisadas encontra-se no Anexo 1.

Para 96 das 104 espécies foi amostrado um total de 12 folíolos. No entanto, para as 8 remanescentes (*Adenocalymma salmoneum*, *Adenocalymma subincana*, *Adenocalymma trichlochladium*, *Amphilophium bahuinioides*, *Amphilophium parkeri*, *Amphilophium nunezii*, *Amphilophium rodriguesii* e *Bignonia microcalix*) esse número total não pôde ser atingido devido à não obtenção de exsicatas suficientes. No caso de *Amphilophium nunezii*, não se obteve nenhuma exsicata e, portanto, os caracteres não puderam ser codificado para essa espécie. Ao todo, foram analisados 1.207 dos 1.248 folíolos inicialmente propostos, representando 96,71% do número total de folíolos.

Das 103 espécies analisadas (104 espécies incluídas na filogenia menos *Amphilophium nunezii*), somente para 31 delas (30,10%) bastaram 3 exsicatas para a análise de 12 folíolos. Para as demais, um número maior de exsicatas foi amostrado. Em *Perianthomega vollozoi*, por exemplo, foram necessárias 4 exsicatas, em *Martinella obovata*, 5, e em *Cuspidaria sceptrum* e *Lundia corymbifera*, 6.

Foram encontradas acarodomácias em 58 das 103 espécies analisadas (56,31%), representando 12 dos 20 gêneros de Bignonieae amostrados na filogenia. (A tribo possui um gênero monotípico adicional, *Callichlamys* Miq., que não está incluído na filogenia.)

Constatou-se a presença de domácias primárias (localizadas nas axilas entre nervuras primária (central) e secundárias) em todas as 58 espécies que apresentam acarodomácias. Domácias secundárias (nas axilas entre nervuras secundárias e terciárias) foram encontradas em 30 das 58 espécies, e domácias terciárias (nas axilas entre nervuras terciárias e quaternárias) foram observadas em apenas 7.

Foram amostradas 396 exsicatas, das quais as domácias se mostraram presentes em 200 (50,50%). Além disso, nem todas as plantas analisadas para uma mesma espécie portadora de acarodomácias apresentaram essas estruturas, indicando variação intra-específica para essa característica. Esse foi o caso, por exemplo, de *Amphilophium parkeri* (1 indivíduo com domácias/4 analisados); *Fridericia conjugata* (3 indivíduos com

domácias/5 analisados); *Tynanthus panurensis* (3 indivíduos com domácias/5 analisados) e *Pleonotoma stichadenium* (2 indivíduos com domácias/3 analisados).

Dos 1.207 folíolos analisados, as domácias foram detectadas em 582 deles (48,22%). Contudo, nem todos os folíolos de uma planta portadora de domácias apresentavam tais estruturas. Isso se observou, por exemplo, em *Bignonia bracteomana* (4 folíolos sem domácias/12 folíolos de plantas portadoras); *Cuspidaria cinerea* (2 folíolos sem domácias/12 folíolos de plantas portadoras); *Manaosella cordifolia* (1 folíolo sem domácias/12 folíolos de plantas portadoras) (Figura 4F) e *Tanaecium affinis* (1 folíolo sem domácias/12 folíolos de plantas portadoras).

O total de domácias analisadas foi de 2.535. Para somente 11 espécies — como *Bignonia priurei*, *Cuspidaria inaequalis*, *Fridericia dispar*, *Styzophyllum perforatum*, *Tanaecium bilabiatum* e *Xylophragma myrianthum* —, foi possível avaliar 5 domácias para cada um dos 12 folíolos analisados, somando 60 domácias totais por espécie. Em vários casos, porém, apesar de avaliados 12 folíolos portadores dessas estruturas, não se atingiu o número de 60 domácias analisadas, o que aconteceu em *Tynanthus elegans* (53), *Lundia spruceana* (43), *Fridericia oligantha* (31) e *Amphilophium frutescens* (40), por exemplo. Para 13 espécies o número de domácias estudadas não ultrapassou 30, como em *Amphilophium crucigerum* (apenas 2), *Fridericia conjugata* (8), *Tynanthus panurensis* (12), *Amphilophium parkeri* (18) e *Cuspidaria cinerea* (23).

Quanto ao número de domácias por folíolo, constatou-se que 35 das 58 espécies portadoras de domácias apresentam média inferior a 10 domácias por folíolo, como em *Amphilophium crucigerum* ($1,00 \pm 0,00$ doméstica por folíolo), *Fridericia platyphylla* ($7,83 \pm 2,33$ domácias/folíolo) e *Tanaecium tetragonolobum* ($7,08 \pm 1,62$ domácias/folíolo). Média situada entre 10 e 20 domácias por folíolo observou-se em 13 espécies, como em *Cuspidaria convoluta* ($14,33 \pm 6,60$) e *Xylophragma harleyii* ($15,75 \pm 9,20$). Em apenas 2 espécies se encontrou média entre 20 e 50 domácias por folíolo: *Tanaecium affinis* ($23,91 \pm 20,24$) e *Tynanthus villosus* ($41,20 \pm 30,36$). Uma única espécie apresentou média entre 50 e 100 domácias por folíolo: *Lundia densiflora* ($71,33 \pm 14,98$). Já em *Styzophyllum perforatum* e *Fridericia leucopogon* foram encontrados, exclusivamente, mais de 100 por folíolo.

Em 5 espécies observaram-se 2 situações: folíolos com mais de 100 domácias, e folíolos com uma média abaixo de 100 domácias por folíolo. Em *Fridericia pubescens*, por exemplo, foram encontradas mais de 100 domácias em 6 folíolos, e média de $21,50 \pm$

12,26 domácias em 4 folíolos. Já em *Styzophyllum inaequilaterum* foram encontradas mais de 100 domácias em 6 folíolos e média de $18,00 \pm 36,60$ domácias nos outros 6.

Quanto aos componentes das acarodomácias, das 58 espécies portadoras, 52 apresentam bolso (89,66%), 44 têm tricomas (75,86%) e apenas 2 possuem cova (3,45%). A grande maioria das espécies, portanto, apresenta domácias formadas por uma combinação de diferentes componentes. *Tanaecium tetragonolobum*, por exemplo, contém domácias compostas por bolso, tricomas e cova. A Figura 4 ilustra alguns exemplos de acarodomácias encontradas em Bignonieae.

Em vários casos foram observados tricomas na região das domácias. Porém, como os tricomas não se dispunham em uma concentração maior do que no restante da lâmina, tais domácias foram caracterizadas como não tendo tricomas em sua composição. Isso foi observado, por exemplo, em todas as 57 domácias analisadas de *Xylophragma harleyii* (Figuras 4L). Outros exemplos podem ser evidenciados nas Figuras 4C, 4F e 4G.

A maior média em termos de tamanho do componente bolso foi verificada em *Fridericia triplinervia*, com $1,82 \pm 0,65$ mm de largura por $2,32 \pm 1,31$ mm de comprimento (Figura 4D). Dentre as 51 espécies com bolso restantes, constataram-se valores de largura média de 0,32 mm a 0,99 mm, e valores de comprimento médio de 0,10 mm a 0,79 mm. As menores médias de largura foram encontradas em *Tanaecium crucigerum* ($0,32 \pm 0,09$ mm) e *Amphilophium crucigerum* ($0,33 \pm 0,01$ mm), e as maiores em *Cuspidaria floribunda* ($0,99 \pm 0,35$ mm) e *Cuspidaria lateriflora* ($0,95 \pm 0,38$ mm). Já as menores médias de comprimento foram observados em *Amphilophium crucigerum* ($0,10 \pm 0,03$ mm) e *Tanaecium selloi* ($0,15 \pm 0,04$ mm), e os maiores em *Cuspidaria floribunda* ($0,79 \pm 0,36$ mm) e *Tynanthus villosus* ($0,74 \pm 0,21$ mm).

Quanto às médias do diâmetro do componente cova, encontraram-se os seguintes valores: $0,30 \pm 0,09$ mm para *Tanaecium truncatum* (Figura 4H) e $0,65 \pm 0,19$ mm para *T. tetragonolobum*.

Em relação ao número médio de tricomas nas domácias, os menores valores foram encontrados em *Frideria trailii* ($10,40 \pm 3,38$) e *Bignonia bracteomana* ($15,00 \pm 4,64$). Em algumas espécies esse número foi exclusivamente maior que 100, como em *Fridericia cinnamomea*, *Amphilophium parkeri* e *Styzophyllum inaequilaterum*. Em outras espécies, porém, constataram-se domácias com mais de 100 tricomas e outras com uma média abaixo de 100; foi o caso, por exemplo, de *Fridericia speciosa* (em que 22 domácias analisadas mostraram mais de 100 tricomas em sua composição, e 37 revelaram uma

média de $68,97 \pm 29,59$), de *Amphilophium granulosum* (com 19 domácias apresentando mais de 100 tricomas e outras 10 com média de apenas $12,00 \pm 4,90$) e de *Tanaecium revillae* (com 36 domácias apresentando mais de 100 tricomas (Figura 4I) e outras 24 com média de $44,21 \pm 22,18$ (Figura 4J)).

Os tricomas das domácias de Bignonieae são predominantemente simples. No entanto, nas domácias de *Amphilophium paniculatum*, *Fridericia dispar*, *Fridericia platyphylla* e *Pleonotoma stichadenium* podem ser encontrados tanto tricomas simples como dendríticos. Já em *Amphilophium frutescens*, *Amphilophium granulosum* e *Fridericia cinnamomea*, os tricomas das domácias são exclusivamente dendríticos.

A constatação da presença de mais de um componente na formação das domácias de uma dada espécie não indica, necessariamente, que todas as domácias apresentadas por esse táxon são formadas por todos os componentes observados. Em *Cuspidaria convoluta* (Figura 4B), por exemplo, das 59 domácias analisadas, o componente bolso foi detectado em todas elas, enquanto o componente tricomas em somente 38; em *Tanaecium tetragonolobum*, por sua vez, das 57 domácias estudadas, constatou-se que todas apresentam bolso e tricomas, porém, apenas 48 possuem cova.

Já em *Fridericia prancei*, embora tenham sido analisadas 34 domácias, bolsos e tricomas foram constatados, respectivamente, em 23 e 29 domácias. Isso significa que, das 34 domácias, algumas só apresentam bolso, outras, só tricomas e outras, uma combinação de bolso e tricomas.

Espécie	N° de plantas analisadas	N° de plantas com domácias	N° folíolos analisados *	N° folíolos com domácias	Domácia primária	Domácia secundária	Domácia terciária	N° de domácias/folíolo (entre parêntesis, o n° de folíolos correspondente)	N° de domácias analisadas	Bolso	Tricomas	Cova	Domácias c/ bolso analisadas	Largura do bolso (mm)	Comprimento do bolso (mm)	Domácias c/ tricomas analisadas	N° de tricomas (entre parêntesis, o n° de domácias correspondente)	Domácias c/ cova analisadas	Diâmetro da cova (mm)
<i>Dolichandra steyermarkii</i>	4	0	12	0					-										
<i>Dolichandra unguis-cati</i>	3	0	12	0					-										
<i>Fridericia chica</i>	4	1	12	3	x			6,67 ± 4,73	13	x	x		8	0,56 ± 0,17	0,26 ± 0,05	13	46,69 ± 23,85	-	-
<i>Fridericia cinerea</i>	4	4	12	12	x			6,00 ± 2,45	44	x	x		38	0,38 ± 0,17	0,18 ± 0,08	21	29,63 ± 8,85	-	-
<i>Fridericia cinnamomea</i>	4	4	12	12	x	x		11,89 ± 5,80	58	x	x		55	0,38 ± 0,16	0,22 ± 0,09	35	>100	-	-
<i>Fridericia conjugata</i>	5	3	12	4	x			2,00 ± 0,00	8		x		-	-	-	8	45,00 ± 5,77 (4) ou >100 (4)	-	-
<i>Fridericia dispar</i>	4	4	12	12	x	x	x	42,78 ± 18,01 (9) ou >100 (3)	60	x	x		59	0,62 ± 0,15	0,45 ± 0,15	10	27,50 ± 3,54 (2) ou >100 (8)	-	-
<i>Fridericia erubescens</i>	3	3	12	12	x			9,92 ± 4,36	58	x	x		57	0,46 ± 0,17	0,34 ± 0,14	58	21,38 ± 7,85 (21) ou >100 (37)	-	-
<i>Fridericia leucopogon</i>	3	3	12	12	x	x	x	>100	60	x			60	0,46 ± 0,17	0,29 ± 0,12	-	-	-	-
<i>Fridericia nigrescens</i>	4	4	12	6	x			2,50 ± 1,76	13	x			13	0,49 ± 0,22	0,17 ± 0,07	-	-	-	-
<i>Fridericia oligantha</i>	4	4	12	12	x			3,00 ± 1,48	31	x	x		27	0,74 ± 0,26	0,49 ± 0,30	27	31,85 ± 17,44	-	-
<i>Fridericia patellifera</i>	5	5	12	12	x	x		35,30 ± 24,36 (10) ou >100 (2)	60	x	x		60	0,71 ± 0,33	0,65 ± 0,23	49	11,41 ± 7,01	-	-
<i>Fridericia platyphylla</i>	3	3	12	12	x	x		7,83 ± 2,33	58	x	x		58	0,71 ± 0,26	0,45 ± 0,24	56	22,41 ± 14,45	-	-
<i>Fridericia pranceii</i>	4	4	12	12	x			4,00 ± 1,13	34	x	x		23	0,44 ± 0,16	0,34 ± 0,19	29	14,66 ± 14,43	-	-
<i>Fridericia pubescens</i>	4	3	12	10	x	x	x	21,50 ± 12,26 (4) ou >100 (6)	43	x			43	0,38 ± 0,11	0,19 ± 0,09	-	-	-	-
<i>Fridericia rego</i>	5	4	12	9	x			8,11 ± 2,85	42	x	x		42	0,43 ± 0,14	0,26 ± 0,10	30	>100	-	-
<i>Fridericia speciosa</i>	3	3	12	12	x			7,08 ± 1,88	59	x	x		59	0,67 ± 0,16	0,33 ± 0,14	59	68,97 ± 29,59 (37) ou >100 (22)	-	-
<i>Fridericia spicata</i>	5	2	12	2	x			9,00 ± 0,00	10	x	x		9	0,62 ± 0,09	0,28 ± 0,05	10	66,60 ± 31,31	-	-
<i>Fridericia subincana</i>	4	4	12	12	x	x		11,00 ± 4,13	58	x	x		50	0,78 ± 0,28	0,44 ± 0,19	58	66,25 ± 23,01 (48) ou >100 (10)	-	-
<i>Fridericia trailii</i>	5	4	12	9	x			8,11 ± 1,17	43	x	x		43	0,66 ± 0,12	0,42 ± 0,13	20	10,40 ± 3,38	-	-
<i>Fridericia triplinervia</i>	3	3	12	12	x			3,67 ± 1,30	41	x	x		40	1,82 ± 0,65	2,32 ± 1,31	41	>100	-	-

Espécie	N° de plantas analisadas	N° de plantas com domácias	N° folíolos analisados *	N° folíolos com domácias	Domácia primária	Domácia secundária	Domácia terciária	N° de domácias/folíolo (entre parêntesis, o n° de folíolos correspondente)	N° de domácias analisadas	Bolso	Tricomas	Cova	Domácias c/ bolso analisadas	Largura do bolso (mm)	Comprimento do bolso (mm)	Domácias c/ tricomas analisadas	N° de tricomas (entre parêntesis, o n° de domácias correspondente)	Domácias c/ cova analisadas	Diâmetro da cova (mm)
<i>Lundia cordata</i>	3	3	12	12	x	x		9,58 ± 4,50	49	x	x		49	0,73 ± 0,17	0,40 ± 0,13	49	26,84 ± 10,11	-	-
<i>Lundia corymbifera</i>	6	5	12	10	x	x		10,45 ± 5,13	65	x	x		49	0,75 ± 0,38	0,45 ± 0,22	55	35,36 ± 21,71 (42) ou >100 (13)	-	-
<i>Lundia densiflora</i>	5	3	12	5	x	x		71,33 ± 14,98	23	x			23	0,53 ± 0,13	0,19 ± 0,11	-	-	-	-
<i>Lundia spruceana</i>	4	4	12	12	x			4,92 ± 1,62	43		x		-	-	-	43	36,12 ± 19,85	-	-
<i>Lundia virginialis</i>	3	3	12	12	x	x		12,67 ± 5,52	56	x	x		56	0,76 ± 0,21	0,38 ± 0,15	56	38,75 ± 14,07 (20) ou >100 (36)	-	-
<i>Manaosella cordifolia</i>	4	4	12	11	x	x		5,50 ± 2,20	39	x			39	0,49 ± 0,17	0,24 ± 0,10	-	-	-	-
<i>Mansoa difficilis</i>	4	0	12	0				-	-										
<i>Mansoa hirsuta</i>	4	0	12	0				-	-										
<i>Mansoa lanceolata</i>	4	0	12	0				-	-										
<i>Mansoa standleyii</i>	4	0	12	0				-	-										
<i>Mansoa verrucifera</i>	4	0	12	0				-	-										
<i>Martinella iquitoensis</i>	6	0	12	0				-	-										
<i>Martinella obovata</i>	5	0	12	0				-	-										
<i>Neojobertia candolleana</i>	3	0	12	0				-	-										
<i>Neojobertia</i> sp. nova	3	0	12	0				-	-										
<i>Pachyptera aromatica</i>	3	0	12	0				-	-										
<i>Perianthomega vellozoi</i>	4	0	12	0															
<i>Pleonotoma albiflora</i>	3	0	12	0				-	-										
<i>Pleonotoma jasminifolia</i>	3	0	12	0				-	-										
<i>Pleonotoma stichadenium</i>	3	2	12	8	x			4,88 ± 1,25	36		x		-	-	-	36	42,83 ± 25,33	-	-
<i>Pyrostegia venusta</i>	3	0	12	0				-	-										
<i>Stizophyllum inaequilaterum</i>	5	5	12	12	x	x	x	18,00 ± 14,35 (6) ou >100 (6)	56	x	x		56	0,60 ± 0,26	0,32 ± 0,20	3	>100	-	-
<i>Stizophyllum perforatum</i>	3	3	12	12	x	x	x	>100	60	x	x		60	0,43 ± 0,11	0,27 ± 0,07	55	62,38 ± 20,65 (21) ou >100 (34)	-	-

Espécie	N° de plantas analisadas	N° de plantas com domácias	N° folíolos analisados *	N° folíolos com domácias	Domácia primária	Domácia secundária	Domácia terciária	N° de domácias/folíolo	N° de domácias analisadas	Bolso	Tricomas	Cova	Domácias c/ bolso analisadas	Largura do bolso (mm)	Comprimento do bolso (mm)	Domácias c/ tricomas analisadas	N° de tricomas (entre parêntesis, o n° de domácias correspondente)	Domácias c/ cova analisadas	Diâmetro da cova (mm)
<i>Tanaecium affinis</i>	3	3	12	11	x	x		23,91 ± 20,24	55	x	x		55	0,66 ± 0,26	0,55 ± 0,30	55	44,53 ± 11,85 (30) ou >100 (25)	-	-
<i>Tanaecium bilabiatum</i>	4	4	12	12	x	x		12,25 ± 2,45	60	x	x		55	0,68 ± 0,25	0,26 ± 0,11	60	38,74 ± 25,85	-	-
<i>Tanaecium caudiculatum</i>	3	0	12	0					-										
<i>Tanaecium crucigerum</i>	4	4	12	12	x			3,64 ± 1,80	32	x			32	0,32 ± 0,09	0,22 ± 0,07	-	-	-	-
<i>Tanaecium pyramdatum</i>	3	0	12	0					-										
<i>Tanaecium revillae</i>	4	4	12	12	x			10,17 ± 3,27	60	x	x		39	0,48 ± 0,12	0,30 ± 0,10	60	44,21 ± 22,18 (24) ou >100 (36)	-	-
<i>Tanaecium selloi</i>	3	3	12	12	x	x		8,92 ± 5,65	56	x	x		46	0,34 ± 0,11	0,15 ± 0,04	56	22,71 ± 8,71	-	-
<i>Tanaecium tetragonolobum</i>	4	4	12	12	x			7,08 ± 1,62	57	x	x	x	57	0,90 ± 0,30	0,68 ± 0,26	57	20,33 ± 13,72	48	0,65 ± 0,19
<i>Tanaecium truncatum</i>	3	2	12	8	x			5,75 ± 1,39	35	x	x	x	35	0,60 ± 0,21	0,54 ± 0,17	35	23,03 ± 10,80	33	0,30 ± 0,09
<i>Tynanthus elegans</i>	3	3	12	12	x	x		10,25 ± 4,50	53	x	x		53	0,75 ± 0,39	0,48 ± 0,29	20	31,35 ± 9,00	-	-
<i>Tynanthus panurensis</i>	5	3	12	4	x			3,25 ± 2,87	12	x	x		2	0,37 ± 0,04	0,22 ± 0,08	10	>100	-	-
<i>Tynanthus polyanthus</i>	4	4	12	12	x	x	x	6,00 ± 0,82	57	x	x		57	0,60 ± 0,21	0,40 ± 0,10	19	19,21 ± 5,34	-	-
<i>Tynanthus villosus</i>	4	4	12	12	x	x	x	41,20 ± 30,36	60	x			60	0,93 ± 0,21	0,74 ± 0,21	-	-	-	-
<i>Xylophragma harleyii</i>	3	3	12	12	x	x		15,75 ± 9,20	57	x			57	0,51 ± 0,17	0,44 ± 0,18	-	-	-	-
<i>Xylophragma myrianthum</i>	3	3	12	12	x	x		16,00 ± 4,45	60	x	x		60	0,56 ± 0,18	0,27 ± 0,11	60	61,45 ± 31,61 (47) ou >100 (13)	-	-
Total:	396	200	1207	582	58	30	7		2535	52	44	2	2154			1682		81	

* Tamanho médio dos folíolos na Tabela 5.

Tabela 5. Tamanho médio (largura e comprimento) dos folíolos (cm).

Espécie	Largura	Comprimento	Espécie	Largura	Comprimento
<i>Adenocalymma adenophorum</i>	6,10 ± 1,79	12,24 ± 3,58	<i>Bignonia nocturna</i>	8,03 ± 0,92	10,63 ± 1,06
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	3,38 ± 0,39	7,76 ± 1,31	<i>Bignonia priurei</i>	5,96 ± 2,44	12,14 ± 5,43
<i>Adenocalymma bracteosum</i>	3,50 ± 1,29	7,81 ± 2,44	<i>Bignonia uleana</i>	8,73 ± 2,77	15,82 ± 4,86
<i>Adenocalymma cymbalum</i>	3,83 ± 0,82	7,38 ± 1,48	<i>Cuspidaria cinerea</i>	4,28 ± 0,92	8,11 ± 2,30
<i>Adenocalymma impressum</i>	4,88 ± 0,96	10,93 ± 2,23	<i>Cuspidaria convoluta</i>	3,46 ± 1,06	6,46 ± 1,81
<i>Adenocalymma magnificum</i>	6,93 ± 2,52	14,93 ± 5,25	<i>Cuspidaria floribunda</i>	5,55 ± 0,65	7,98 ± 0,71
<i>Adenocalymma moringifolium</i>	1,11 ± 0,26	2,71 ± 0,76	<i>Cuspidaria inaequalis</i>	3,78 ± 0,80	6,87 ± 0,73
<i>Adenocalymma nodosum</i>	1,03 ± 0,32	5,83 ± 1,92	<i>Cuspidaria lateriflora</i>	5,07 ± 1,73	7,88 ± 1,78
<i>Adenocalymma salmoneum</i>	3,43 ± 1,30	10,71 ± 2,67	<i>Cuspidaria sceptrum</i>	4,57 ± 1,54	10,32 ± 2,09
<i>Adenocalymma subincanum</i>	5,93 ± 0,63	17,07 ± 3,08	<i>Cuspidaria subincana</i>	6,53 ± 1,40	11,10 ± 1,92
<i>Adenocalymma trichochladum</i>	4,34 ± 0,82	6,57 ± 1,41	<i>Dolichandra cynanchoides</i>	2,21 ± 0,25	4,74 ± 0,67
<i>Amphilophium askersonii</i>	7,96 ± 2,97	9,68 ± 3,13	<i>Dolichandra quadrivalvis</i>	3,94 ± 1,08	6,19 ± 1,71
<i>Amphilophium bauhinioides</i>	4,14 ± 0,91	9,08 ± 1,85	<i>Dolichandra steyermarkii</i>	4,74 ± 1,00	6,92 ± 1,46
<i>Amphilophium crucigerum</i>	7,28 ± 1,37	8,89 ± 1,96	<i>Dolichandra unguis-cati</i>	1,58 ± 0,87	4,33 ± 1,96
<i>Amphilophium elongatum</i>	6,81 ± 0,72	10,75 ± 1,72	<i>Fridericia chica</i>	2,43 ± 0,68	6,95 ± 1,93
<i>Amphilophium frutescens</i>	6,28 ± 1,98	9,55 ± 1,96	<i>Fridericia cinerea</i>	2,93 ± 0,73	6,36 ± 0,92
<i>Amphilophium granulosum</i>	5,00 ± 1,44	9,65 ± 2,54	<i>Fridericia cinnamomea</i>	4,57 ± 1,28	7,47 ± 2,03
<i>Amphilophium magnoliifolium</i>	7,05 ± 1,85	12,14 ± 1,26	<i>Fridericia conjugata</i>	5,32 ± 3,15	8,69 ± 4,49
<i>Amphilophium nunezii</i>	-	-	<i>Fridericia dispar</i>	5,58 ± 1,46	9,92 ± 1,39
<i>Amphilophium paniculatum</i>	5,55 ± 1,01	7,18 ± 1,51	<i>Fridericia erubescens</i>	4,20 ± 0,92	10,60 ± 2,21
<i>Amphilophium parkeri</i>	5,68 ± 1,37	9,22 ± 1,77	<i>Fridericia leucopogon</i>	6,57 ± 1,61	9,22 ± 2,45
<i>Amphilophium rodriguesii</i>	11,00 ± 0,00	15,20 ± 0,00	<i>Fridericia nigrescens</i>	5,23 ± 1,28	10,34 ± 2,50
<i>Anemopaegma floridum</i>	4,94 ± 1,10	11,33 ± 2,73	<i>Fridericia oligantha</i>	6,93 ± 2,20	12,18 ± 3,39
<i>Anemopaegma foetidum</i>	2,73 ± 0,63	7,78 ± 1,70	<i>Fridericia patellifera</i>	5,03 ± 0,61	8,76 ± 0,92
<i>Anemopaegma laeve</i>	3,15 ± 1,60	6,38 ± 2,11	<i>Fridericia platyphylla</i>	3,53 ± 0,64	6,45 ± 1,39
<i>Anemopaegma robustum</i>	9,45 ± 1,93	16,19 ± 3,96	<i>Fridericia prancei</i>	7,08 ± 1,08	12,14 ± 2,80
<i>Bignonia aequinoctialis</i>	6,38 ± 1,29	11,33 ± 2,08	<i>Fridericia pubescens</i>	6,26 ± 2,21	10,13 ± 2,64
<i>Bignonia bracteomana</i>	7,00 ± 1,99	14,34 ± 2,96	<i>Fridericia rego</i>	3,53 ± 1,41	5,54 ± 1,65
<i>Bignonia callistegioides</i>	3,51 ± 0,96	8,28 ± 2,57	<i>Fridericia speciosa</i>	5,09 ± 1,39	9,38 ± 2,68
<i>Bignonia capreolata</i>	3,41 ± 0,79	9,24 ± 2,03	<i>Fridericia spicata</i>	6,50 ± 0,89	11,29 ± 2,00
<i>Bignonia corymbosa</i>	4,73 ± 0,95	10,61 ± 1,88	<i>Fridericia subincana</i>	6,53 ± 1,90	10,18 ± 2,26
<i>Bignonia hyacinthina</i>	9,49 ± 1,81	16,37 ± 2,27	<i>Fridericia trailii</i>	7,39 ± 1,59	11,56 ± 2,41
<i>Bignonia microcalyx</i>	5,59 ± 1,10	10,07 ± 1,50	<i>Fridericia triplinervia</i>	4,13 ± 0,85	8,50 ± 1,46

Espécie	Largura	Comprimento	Espécie	Largura	Comprimento
<i>Lundia cordata</i>	3,86 ± 0,85	6,08 ± 0,79	<i>Pleonotoma stichadenium</i>	2,93 ± 0,47	7,17 ± 1,99
<i>Lundia corymbifera</i>	4,86 ± 2,02	8,55 ± 2,32	<i>Pyrostegia venusta</i>	3,31 ± 0,79	6,83 ± 2,51
<i>Lundia densiflora</i>	6,70 ± 1,61	11,54 ± 2,25	<i>Stizophyllum inaequilaterum</i>	8,61 ± 1,80	13,14 ± 2,60
<i>Lundia spruceana</i>	6,26 ± 1,88	10,21 ± 2,19	<i>Stizophyllum perforatum</i>	3,18 ± 0,49	6,93 ± 1,11
<i>Lundia virginalis</i>	2,87 ± 0,32	6,48 ± 0,69	<i>Tanaecium affinis</i>	6,39 ± 2,54	12,84 ± 2,77
<i>Manaosella cordifolia</i>	4,52 ± 0,98	6,33 ± 0,99	<i>Tanaecium bilabiatum</i>	5,87 ± 2,32	13,63 ± 3,81
<i>Mansoa difficilis</i>	3,23 ± 0,78	6,47 ± 1,28	<i>Tanaecium caudiculatum</i>	3,04 ± 0,58	6,73 ± 1,32
<i>Mansoa hirsuta</i>	2,91 ± 1,46	4,97 ± 1,94	<i>Tanaecium crucigerum</i>	4,92 ± 1,15	8,28 ± 1,58
<i>Mansoa lanceolata</i>	4,08 ± 0,37	8,30 ± 0,92	<i>Tanaecium pyramidatum</i>	5,14 ± 1,35	8,57 ± 1,21
<i>Mansoa standleyi</i>	9,13 ± 2,63	18,13 ± 3,30	<i>Tanaecium revillae</i>	5,09 ± 0,83	10,98 ± 2,23
<i>Mansoa verrucifera</i>	5,32 ± 1,36	8,96 ± 2,27	<i>Tanaecium selloi</i>	3,03 ± 0,45	7,01 ± 0,99
<i>Martinella iquitoensis</i>	9,14 ± 1,78	16,85 ± 3,73	<i>Tanaecium tetragonolobum</i>	6,90 ± 1,28	10,61 ± 2,22
<i>Martinella obovata</i>	5,63 ± 2,01	10,98 ± 2,91	<i>Tanaecium truncatum</i>	5,43 ± 0,77	12,16 ± 1,95
<i>Neojobertia candolleana</i>	1,40 ± 0,27	2,31 ± 0,58	<i>Tynanthus elegans</i>	3,93 ± 0,61	7,48 ± 1,43
<i>Neojobertia</i> sp. nova	4,12 ± 1,07	7,93 ± 1,88	<i>Tynanthus panurensis</i>	6,90 ± 2,33	12,79 ± 3,99
<i>Pachyptera aromatica</i>	4,68 ± 1,61	10,26 ± 3,47	<i>Tynanthus polyanthus</i>	4,98 ± 2,17	8,20 ± 2,83
<i>Perianthomega vellozoi</i>	3,82 ± 1,20	6,67 ± 1,29	<i>Tynanthus villosus</i>	7,03 ± 1,42	10,78 ± 1,61
<i>Pleonotoma albiflora</i>	3,73 ± 1,88	6,48 ± 3,18	<i>Xylophragma harleyi</i>	2,76 ± 0,61	5,25 ± 1,08
<i>Pleonotoma jasminifolia</i>	0,84 ± 0,21	1,94 ± 0,49	<i>Xylophragma myrianthum</i>	6,34 ± 1,99	14,64 ± 3,05

2. Padrão de evolução de acarodomácias em Bignonieae

Estudou-se o padrão de evolução das domácias primárias, secundárias e terciárias, assim como dos diferentes componentes dessas estruturas (bolso, cova e tricomas). Como não foi possível obter exsicatas de *Amphilophium nunezii*, removeu-se essa espécie da filogenia utilizada, pois, para realizar determinadas análises evolutivas, os *softwares* não admitem táxons com dados faltantes.

Em relação às reconstruções de caracteres ancestrais realizadas sob o princípio de Máxima Parcimônia, foram descritas aquelas submetidas às transformações Acctran e Deltran. Todavia, a respectiva reconstrução ambígua é apresentada na seção Figuras; dessa forma, é possível comparar o quadro evolutivo gerado por cada transformação a partir da reconstrução ambígua original.

Nas descrições dos padrões evolutivos obtidos a partir do princípio de Máxima Verossimilhança, há a indicação de um valor em porcentagem entre parêntesis. Esse valor representa a probabilidade do ancestral do clado em questão ter apresentado, para o caracter estudado, o estado "presente" (1).

Os resultados obtidos para as cinco árvores resolvidas pelo programa TreeEdit v1.0a10 (Rambout, 2007) foram bastante similares. Alcantara & Lohmann (submetido), para estudarem a evolução de tipos florais de Bignonieae, também se basearam nessas cinco árvores, e constataram que os resultados para cada uma delas não exibiam diferenças significativas entre si. Por conta disso, optou-se por apresentar os resultados referentes a apenas uma dessas cinco árvores (Figura 3).

Os padrões evolutivos obtidos sob os princípios de Máxima Parcimônia (transformações Acctran e Deltran) e Máxima Verossimilhança são descritos a seguir.

2.1. Princípio de Máxima Parcimônia, transformação Acctran

Quando os caracteres ancestrais foram reconstruídos utilizando o princípio de Máxima Parcimônia e a transformação Acctran, múltiplas evoluções foram encontradas em todos os caracteres analisados:

- 9 evoluções do caracter "Domácia primária" (Figura 5B): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum*; 2. *Pleonotoma stichadenium*; 3. *Manaosella cordifolia*; 4. ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*, com reversão em *Tanaecium pyramidatum* e em *T. caudiculatum*; 5. ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*; 6. *B. bracteomana*; 7. *Adenocalymma*

trichlochladium; 8. ancestral do gênero *Amphilophium*, com reversão no ancestral do clado composto por *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinioides*; e 9. ressurgimento em *A. paniculatum*.

- 15 evoluções do caracter "Domácia secundária" (Figura 6B): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum*; 2. *Manaosella cordifolia*; 3. *Tanaecium selloi*; 4. *Tanaecium bilabiatum*; 5. *Tanaecium affinis*; 6. ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*; 7. *Amphilophium frutescens*; 8. *Amphilophium elongatum*; 9. ancestral de *Lundia*, *Tynanthus*, *Cuspidaria*, *Xylophragma* e *Fridericia*, com reversão no ancestral de *Fridericia*, no ancestral de *Cuspidaria inaequalis*, *C. sceptrum* e *C. cinerea*, em *C. lateriflora*, em *Tynanthus panurensis* e em *Lundia spruceana*; 10. ressurgimento em *F. platyphylla*; 11. ressurgimento no ancestral de *F. dispar*, *F. cinnamomea* e *F. chica*, com reversão em *F. chica*; 12. ressurgimento em *F. subincana*; 13. ressurgimento em *F. pubescens*; 14. ressurgimento no ancestral de *F. pattelifera* e *F. leucopogon*; e 15. ressurgimento em *C. sceptrum*.

- 5 evoluções do caracter "Domácia terciária" (Figura 7A): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum*; 2. ancestral de *Tynanthus polyanthus* e *T. villosus*; 3. *Fridericia leucopogon*; 4. *Fridericia pubescens*; e 5. *Fridericia dispar*.

- 8 evoluções do componente "Bolso" (Figura 8B): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum*; 2. *Manaosella cordifolia*; 3. ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*, com reversão em *T. pyramidatum*, em *T. caudiculatum*, em *F. conjugata* e em *L. spruceana*; 4. *Bignonia priurei*; 5. *B. bracteomana*; 6. *Adenocalymma trichlochladium*; 7. *Amphilophium elongatum*; e 8. ancestral do clado representado por *Amphilophium crucigerum*, *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum*, com reversão no ancestral do clado composto por *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinioides*.

- 9 evoluções do caracter "Tricomas na domácia" (Figura 9B): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum*; 2. *Pleonotoma stichadenium*; 3. ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*, com reversão em *Tanaecium pyramidatum*, em *T. caudiculatum*, em *T. crucigerum*, em *Fridericia leucopogon*, no ancestral de *F. pubescens* e *F. nigrescens*, em *Xylophragma harleyii*, em *Tynanthus villosus*, em *Lundia densiflora* e no ancestral do clado composto por *C. subincana*, *C. cinerea*, *C. sceptrum* e *C. inaequalis*; 4. ressurgimento em *C. inaequalis*; 5. ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*; 6. *B. bracteomana*; 7.

Amphilophium parkeri; 8. ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum* ; e 9. *Amphilophium paniculatum*.

- Apenas 1 evolução do componente "Cova" (Figura 10B) no ancestral do clado representado por *Tanaecium truncatum*, *T. tetragonolobum* e *T. affinis*, com reversão em *T. affinis*.

2.2. Princípio de Máxima Parcimônia, transformação Deltran

Um número ainda maior de evoluções foi encontrado para a maior parte dos caracteres analisados quando os caracteres ancestrais foram reconstruídos utilizando o princípio de Máxima Parcimônia e a transformação Deltran:

- 11 evoluções do carácter "Domácia primária" (Figura 5C): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum*; 2. *Pleonotoma stichadenium*; 3. gênero *Manaosella*; 4. ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*, com reversão em *Tanaecium pyramidatum* e em *T. caudiculatum*; 5. ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*; 6. *B. bracteomana*; 7. *Adenocalymma trichlochladium*; 8. ancestral de *A. parkeri* e *A. elongatum*; 9. ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum*; 10. *A. paniculatum*; e 11. *A. crucigerum*.

- 21 evoluções do carácter "Domácia secundária" (Figura 6C): 1. ancestral do gênero *Styzophyllum*; 2. *Manaosella cordifolia*; 3. ancestral de *Lundia densiflora*, *L. virginialis*, *L. corymbifera* e *L. cordata*; 4. ancestral de *Tynanthus villosus*, *T. polyanthus* e *T. elegans*; 5. *Cuspidaria floribunda*; 6. *C. convoluta*; 7. *C. subincana*; 8. *C. sceptrum*; 9. ancestral de *Xylophragma*; 10. ancestral de *Fridericia pattelifera* e *F. leucopogon*; 11. *F. pubescens*; 12. *F. subincana*; 13. *F. dispar*; 14. *F. cinnamomea*; 15. *F. platyphylla*; 16. *Tanaecium selloi*; 17. *T. bilabiatum*; 18. *T. affinis*; 19. ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*; 20. *Amphilophium elongatum*; 21. *A. frutescens*. Nenhuma reversão foi registrada.

- 5 evoluções do carácter "Domácia terciária" (Figura 7A) na tribo: 1. ancestral do gênero *Styzophyllum*; 2. ancestral de *Tynanthus polyanthus* e *T. villosus*; 3. *Fridericia leucopogon*; 4. *F. pubescens*; e 5. *F. dispar*.

- 9 evoluções do carácter "Bolso" (Figura 8C): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum*; 2. *Manaosella cordifolia*; 3. ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*, com reversão em *T. pyramidatum*, em *T. caudiculatum*, em *F. conjugata* e em *L. spruceana*; 4. *Bignonia*

prieurei; 5. *B. bracteomana*; 6. *Adenocalymma trichlochladium*; 7. *Amphilophium elongatum*; 8. ancestral do clado formado por *A. frutescens* e *A. granulosum*; e 9. *A. crucigerum*.

- 11 evoluções do carácter "Tricomas na domácia" (Figura 9C): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum*; 2. *Pleonotoma stichadenium*; 3. ancestral do clado composto pelos gêneros *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*, com reversão em *Fridericia leucopogon*, no ancestral de *F. nigrescens* e *F. pubescens*, em *Xylophragma harleyii*, em *Cuspidaria subincana*, no ancestral de *C. sceptrum* e *C. cinerea*, em *Tynanthus villosus* e em *Lundia densiflora*; 4. ancestral de *Tanaecium selloi* e *T. revillae*; 5. *T. bilabiatum*; 6. ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*; 7. ancestral de *Bignonia prieurei* e *B. hyacinthina*; 8. *B. bracteomana*; 9. *Amphilophium parkeri*; 10. ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum*; e 11. *Amphilophium paniculatum*.

- 2 evoluções do carácter "Cova" (Figura 10C): 1. *Tanaecium truncatum*; e 2. *T. tetragonolobum*.

2.3. Princípio de Máxima Verossimilhança

Quando os caracteres ancestrais foram reconstruídos utilizando o princípio de Máxima Verossimilhança, os seguintes padrões foram encontrados:

- 10 evoluções do carácter "Domácia primária" (Figura 5D): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum* (93%); 2. *Pleonotoma stichadenium* (100%); 3. *Manaosella cordifolia* (100%); 4. ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia* (87%), com reversão em *Tanaecium pyramidatum* e em *T. caudiculatum*; 5. ancestral de *Bignonia prieurei* e *B. hyacinthina* (93%); 6. *B. bracteomana* (100%); 7. *Adenocalymma trichlochladium* (100%); 8. ancestral de *A. parkeri* e *A. elongatum* (95%); 9. ancestral do clado composto por *A. crucigerum*, *A. askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum* (68%), com reversão no ancestral do clado formado por *A. askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinioides* (9%); e 10. ressurgimento em *A. paniculatum* (100%).

- 16 evoluções do carácter "Domácia secundária" (Figura 6D): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum* (89%); 2. *Manaosella cordifolia* (100%); 3. *Tanaecium affinis* (100%); 4. *T. bilabiatum* (100%); 5. *T. selloi* (100%); 6. ancestral de *Bignonia prieurei* e *B. hyacinthina* (89%); 7. *Amphilophium elongatum* (100%); 8. *A. frutescens* (100%); 9. ancestral do clado composto por *Lundia cordata*, *L. corymbosa*, *L. virginalis* e *L. densiflora*

(92%); 10. ancestral de *Cuspidaria* e *Tynanthus* (60%); 11. ancestral de *Fridericia* e *Xylophragma* (50%), com posterior reversão no ancestral de *Fridericia* (33%); 12. ressurgimento em *F. platyphylla* (100%); 13. ressurgimento no ancestral de *F. dispar*, *F. cinnamomea* e *F. chica* (61%), com reversão em *F. chica* (0%); 14. ressurgimento em *F. subincana* (100%); 15. ressurgimento em *F. pubescens* (100%); e 16. ressurgimento no ancestral de *F. leucopogon* e *F. patellifera* (91%).

- 5 evoluções do caracter "Domácia terciária" (Figura 7B): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum* (98%); 2. ancestral de *Tynanthus polyanthus* e *T. villosus* (98%); 3. *Fridericia leucopogon* (100%); 4. *Fridericia pubescens* (100%); e 5. *Fridericia dispar* (100%).

- 8 evoluções do caracter "Bolso" (Figura 8D): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum* (93%); 2. *Manaosella cordifolia* (100%); 3. ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia* (86%), com reversão em *T. pyramidatum*, em *T. caudiculatum*, em *F. conjugata* e em *L. spruceana*; 4. *Bignonia priurei* (100%); 5. *B. bracteomana* (100%); 6. *Adenocalymma trichlochladium* (100%); 7. *Amphilophium elongatum* (100%); e 8. ancestral do clado formado por *Amphilophium crucigerum*, *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinoides*, *A. frutescens* e *A. granulosum* (54%), com reversão no ancestral do clado composto por *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinoides* (4%).

- 12 evoluções do caracter "Tricomas na domácia" (Figura 9D): 1. ancestral do gênero *Stizophyllum* (91%); 2. *Pleonotoma stichadenium* (100%); 3. ancestral do clado composto pelos gêneros *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia* (85%), com reversão em *F. leucopogon* (0%), no ancestral de *F. nigrescens* e *F. pubescens* (10%), em *Xylophragma harleyii* (0%), em *Tynanthus villosus* (0%), em *Lundia densiflora* (0%) e no ancestral do clado composto por *C. subincana*, *C. cinerea*, *C. sceptrum* e *C. inaequalis* (48%); 4. ressurgimento em *C. inaequalis* (100%); 5. ancestral de *Tanaecium selloi* e *T. revillae* (94%); 6. *T. bilabiatum* (100%); 7. ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum* (93%); 8. ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina* (90%); 9. *B. bracteomana* (100%); 10. *Amphilophium parkeri* (100%); 11. ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum* (91%); e 12. *Amphilophium paniculatum* (100%).

- Probabilidade de 50,3% para uma possível evolução do componente "Cova" (Figura 10D) no ancestral de *Tanaecium affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*, com posterior reversão em *T. affinis* (0%).

3. Correlação entre os padrões de evolução de caracteres associados às acarodomácias

Foram realizados testes de correlação entre os seguintes caracteres: 1. "Domácia primária", "Domácia secundária" e "Domácia terciária"; e 2. componentes "Bolso", "Tricomias na domácia" e "Cova".

3.1. Correlação entre os caracteres "Domácia primária", "Domácia secundária" e "Domácia terciária"

Os testes de correlação indicaram que os padrões de evolução de "Domácia primária", "Domácia secundária" e "Domácia terciária" estão correlacionados (Tabela 6). A única exceção pouca sobre o teste de correlação CCT (Máxima Parcimônia, transformações Acctran e Deltran) entre os caracteres "Domácia primária" e "Domácia terciária".

Tabela 6. Resultados dos testes de correlação entre os padrões de evolução de características associadas às acarodomácias. Em cinza, valores que indicam evolução independente dos caracteres.

		Máxima Parcimônia		Máxima Verossimilhança	
		<i>Concentrated Changes Test (CCT), 1.000 simulações - Valor de P^a</i>		<i>Pagel's 1994 Correlation Test</i>	
Caracter 1	Caracter 2	Acctran	Deltran	Diferença ^b	Valor de P ^c (1.000 simulações)
Domácia primária	Domácia secundária	0	0	19,657	0
Domácia primária	Domácia terciária	0,038	0,025	3,811	0,014
Domácia secundária	Domácia terciária	0,001	0,001	7,637	0,001

^a Se $P < 0,01$, hipótese nula (evolução independente dos caracteres) é rejeitada.

^b Diferença em verossimilhança entre o modelo de 8 parâmetros e o modelo de 4 parâmetros. Se a diferença é maior que 2, a hipótese nula (evolução independente dos caracteres) é rejeitada.

^c P indica a significância estatística do valor da diferença; se $P < 0,05$, o valor é significativo.

A descrição da sequência de eventos evolutivos sob o princípio de Máxima Parcimônia (transformações Acctran e Deltran) e de Máxima Verossimilhança é apresentada abaixo:

3.1.1. Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figuras 5B, 6B e 7A)

Reconstruções realizadas utilizando o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Acctran sugerem que o ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Lundia* e *Tynanthus* possuía domácias primárias. Posteriormente, ele divergiu em duas linhagens: uma que permaneceu somente com domácias primárias e que deu origem ao gênero *Tanaecium*, e outra em que ocorreu o aparecimento de domácias secundárias, e que originou os demais gêneros. Mais tarde ocorreu uma reversão no ancestral de *Fridericia*, que passou a ter apenas domácias primárias. Entretanto, as domácias secundárias reapareceram em alguns momentos dentro do gênero, como no ancestral do clado formado por *F. chica*, *F. cinnamomea* e *F. dispar*; posteriormente, ocorreram reversão em *F. chica*, que passou a portar apenas domácias primárias, e surgimento de domácias terciárias em *F. dispar*. Quadro similar aconteceu no clado composto por *F. leucopogon* e *F. patellifera*, em que o ancestral readquiriu domácias secundárias, e as terciárias se originaram mais tarde em *F. leucopogon*. Já em *F. pubescens*, as domácias terciárias surgiram paralelamente ao ressurgimento das domácias secundárias. Em *Tynanthus*, cujas espécies já apresentavam domácias primárias e secundárias, as domácias terciárias apenas apareceram no ancestral de *T. villosus* e *T. polyanthus*. Quanto ao gênero *Tanaecium*, constataram-se 3 surgimentos de domácias secundárias em espécies pontuais.

No ancestral do gênero *Amphilophium* surgiram as domácias primárias. As secundárias apareceram apenas em 2 espécies pontuais: *A. frutescens* e *A. elongatum*.

Em *Bignonia bracteomana* evoluíram apenas domácias primárias. Por outro lado, no ancestral de *B. priurei* e *B. hyacinthina* surgiram tanto domácias primárias como secundárias.

Em *Adenocalymma trichlocladum* e *Pleonotoma stichadenium* evoluíram somente domácias primárias. Já em *Manaosella cordifolia* apareceram tanto domácias primárias como secundárias. E quanto ao gênero *Styzophyllum*, seu ancestral já devia apresentar domácias primárias, secundárias e terciárias.

3.1.2. Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figuras 5C, 6C e 7A)

Reconstruções realizadas segundo o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Deltran, sugerem que o ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Lundia* e *Tynanthus* possuía domácias primárias. Posteriormente, ocorreram 16 evoluções de domácias secundárias: 3 em

Tanaecium, 6 em *Fridericia*, 1 no ancestral de *Xylophragma*, 4 em *Cuspidaria*, 1 em *Tynanthus* e 1 em *Lundia*. Dessas 16 evoluções, 4 estão associadas à evolução de domácias terciárias. Em *Fridericia pubescens* e em *F. dispar* ocorreu o surgimento concomitante de domácias secundárias e terciárias. O ancestral de *F. leucopogon* e *F. patellifera* adquiriu domácias secundárias e, mais tarde, as domácias terciárias apareceram em *F. leucopogon*. Situação parecida se repetiu em *Tynanthus*, em que o ancestral de *T. villosus*, *T. polyanthus* e *T. panurensis* adquiriu domácias secundárias e, depois, as domácias terciárias surgiram no ancestral de *T. villosus* e *T. polyanthus*.

Em *Amphilophium* ocorreram 4 evoluções de domácias primárias. Uma delas foi no ancestral de *A. frutescens* e *A. granulorum*, que precedeu o aparecimento de domácias secundárias em *A. frutescens*; outro foi no ancestral de *A. elongatum* e *A. parkeri*, com o surgimento posterior de domácias secundárias em *A. elongatum*. As outras duas evoluções de domácias primárias ocorreram em *A. crucigerum* e *A. paniculatum*.

Em *Bignonia bracteomana* evoluíram apenas domácias primárias. Por outro lado, no ancestral de *B. priurei* e *B. hyacinthina* surgiram tanto domácias primárias como secundárias.

Em *Adenocalymma trichochladum* e *Pleonotoma stichadenium* evoluíram apenas domácias primárias. Já em *Manaosella cordifolia* apareceram tanto domácias primárias como secundárias. Por fim, a evolução de domácias primárias, secundárias e terciárias é observada no ancestral de *Stizophyllum*.

3.1.3. Máxima Verossimilhança (Figuras 5D, 6D e 7B)

Reconstruções realizadas utilizando o princípio de Máxima Verossimilhança sugerem que as domácias primárias evoluíram no ancestral do clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. Posteriormente, as domácias secundárias evoluíram 11 vezes: 3 em *Tanaecium*; 1 no ancestral do clado composto por *Lundia cordata*, *L. corymbosa*, *L. virginalis* e *L. densiflora*; 1 no ancestral de *Cuspidaria* e *Tynanthus*; 1 no ancestral de *Fridericia* e *Xylophragma*, com posterior reversão no ancestral de *Fridericia*; e 5 ressurgimentos dentro de *Fridericia*. Desses 11 eventos evolutivos, 4 antecederam a evolução de domácias terciárias, e são descritos a seguir: 1. o ancestral de *Cuspidaria* e *Tynanthus* adquiriu domácias secundárias e, mais tarde, no ancestral de *Tynanthus polyanthus* e *T. villosus*, evoluíram as domácias terciárias; 2. o ancestral de *F. dispar*, *F. cinnamomea* e *F. chica* adquiriu domácias secundárias e, posteriormente, as terciárias evoluíram em

Fridericia dispar, 3. as domácias secundárias surgiram no ancestral de *F. leucopogon* e *F. patellifera* e as terciárias apareceram só em *F. leucopogon*; e 4. as domácias secundárias e terciárias evoluíram concomitantemente em *F. pubescens*.

Em *Amphilophium*, as domácias primárias evoluíram 3 vezes, das quais 2 precederam o aparecimento de domácias secundárias: 1. origem das domácias primárias no ancestral de *A. parkeri* e *A. elongatum* e o aparecimento das secundárias somente em *A. elongatum*; e 2. surgimento de domácias primárias no ancestral do clado composto por *A. crucigerum*, *A. askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum*, e evolução de domácias secundárias somente em *A. frutescens*.

Em *Bignonia bracteomana* evoluíram apenas domácias primárias. Por outro lado, no ancestral de *B. priurei* e *B. hyacinthina* surgiram tanto domácias primárias como secundárias.

Em *Adenocalymma trichlochladium* e *Pleonotoma stichadenium* evoluíram apenas domácias primárias. Já em *Manaosella cordifolia* apareceram tanto domácias primárias como secundárias. E quanto ao gênero *Styzophyllum*, seu ancestral já apresentava domácias primárias, secundárias e terciárias.

3.2. Correlação entre os caracteres "Bolso", "Tricomas na domácia" e "Cova"

Os testes de correlação revelaram que os padrões de evolução dos componentes "Bolso" e "Tricomas na domácia" estão correlacionados (Tabela 7). Por outro lado, não foi encontrada correlação entre os padrões de evolução dos componentes "Bolso" e "Cova", nem entre os padrões de evolução dos componentes "Tricomas na domácia" e "Cova".

Tabela 7. Resultados dos testes de correlação entre os padrões de evolução de características associadas às acarodomácias. Em cinza, valores que indicam evolução independente dos caracteres.

		Máxima Parcimônia		Máxima Verossimilhança	
		<i>Concentrated Changes Test (CCT), 1.000 simulações - Valor de P^a</i>		<i>Pagel's 1994 Correlation Test</i>	
Caracter 1	Caracter 2	Acctran	Deltran	Diferença ^b	Valor de P ^c (1.000 simulações)
Bolso	Tricomas na domácia	0	0	12,675	0
Bolso	Cova	0,289	0,244	1,471	0,215
Tricomas na domácia	Cova	0,249	0,173	1,951	0,136

^a Se $P < 0,01$, hipótese nula (evolução independente dos caracteres) é rejeitada.

^b Diferença em verossimilhança entre o modelo de 8 parâmetros e o modelo de 4 parâmetros. Se a diferença é maior que 2, a hipótese nula (evolução independente dos caracteres) é rejeitada.

^c P indica a significância estatística do valor da diferença; se $P < 0,05$, o valor é significativo.

A sequência dos eventos evolutivos segundo os princípios de Máxima Parcimônia (transformações Acctran e Deltran) e Máxima Verossimilhança é descrita abaixo:

3.2.1. Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figuras 8B, 9B e 10B)

Reconstruções realizadas segundo o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Acctran, indicam que domácias formadas por bolso e tricomas apareceram no ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. Posteriormente, o ancestral do clado composto por *C. subincana*, *C. cinerea*, *C. sceptrum* e *C. inaequalis* aparentemente perdeu os tricomas de suas domácias, que passaram a ser formadas apenas por bolso. Entretanto, esses apêndices epidérmicos ressurgiram nas domácias de *C. inaequalis*. Em *Fridericia conjugata* e *Lundia spruceana*, as domácias perderam o componente bolso, sendo caracterizadas apenas por tricomas. O contrário ocorreu em *Tanaecium crucigerum*, *F. leucopogon*, *Xylophragma harleyii*, *Tynanthus villosus*, *Lundia densiflora* e no ancestral de *Fridericia nigrescens* e *F. pubescens*, cujas domácias passaram a se caracterizar somente pela presença de bolso. O componente cova evoluiu apenas no ancestral do clado representado por *Tanaecium truncatum*, *T. tetragonolobum* e *T. affinis*, e entrou na composição das domácias que eram, até então, formadas por bolso e tricomas. No entanto, em *T. affinis* ocorreu perda da cova, e as domácias voltaram a ser

formadas somente por bolso e tricomas. Já em *Tanaecium pyramidatum* e *T. caudiculatum* ocorreu perda total das domácias.

No ancestral do clado representado por *Amphilophium crucigerum*, *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum* surgiram domácias formadas por bolso, com reversão no ancestral do clado composto por *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinioides*. Nesse clado, as domácias reapareceram apenas em *A. paniculatum*, mas desta vez caracterizadas por tufo de tricomas, e não por bolso. Constatou-se também o aparecimento de tricomas nas domácias do ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum*. Além disso, ocorreu o surgimento de domácias formadas apenas por bolso em *Amphilophium elongatum*, e de domácia composta apenas por tricomas em *A. parkeri*.

Em *Bignonia*, ocorreu evolução de domácias em bolso e tricomas em *B. bracteomana*, e de domácias formadas só por tricomas no ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*. Posteriormente, o componente bolso entrou na composição das domácias de *B. priurei*.

Em *Manaosella cordifolia* e *Adenocalymma trichlochladium* evoluíram apenas domácias em bolso; e em *Pleonotoma stichadenium*, somente domácias compostas de tricomas. No ancestral do gênero *Stizophyllum*, entretanto, apareceram domácias formadas por bolso e tricomas.

3.2.2. Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figuras 8C, 9C e 10C)

Reconstruções realizadas utilizando o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Deltran, apontam que, em um primeiro momento, apareceram domácias em bolso no ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. Os tricomas passaram a compor estas domácias apenas no ancestral do clado ocupado pelos gêneros *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*; no ancestral de *Tanaecium selloi* e *T. revillae*; em *T. bilabiatum*; e no ancestral do clado formado por *Tanaecium affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*. O componente cova surgiu independentemente em *Tanaecium truncatum* e *T. tetragonolobum*, participando da composição das domácias formadas por bolso e tricomas já existentes. *Fridericia conjugata* e *Lundia spruceana* perderam o componente bolso, de forma que apenas tricomas passaram a compor suas domácias. Já *Tanaecium pyramidatum* e *T. caudiculatum* perderam o bolso e, assim, passaram a não mais portar acarodomácias. Em alguns momentos, as domácias

caracterizadas por uma combinação de bolso e tricomas perderam os tricomas: 1. ancestral de *Fridericia nigrescens* e *F. pubescens*; 2. *F. leucopogon*; 3. *Xylophragma harleyii*; 4. ancestral de *Cuspidaria sceptrum* e *C. cinerea*; 5. *C. subincana*; 6. *Tynanthus villosus*; e 7. *Lundia densiflora*.

No gênero *Amphilophium*, tricomas e bolso apareceram ao mesmo tempo no ancestral do clado formado por *A. frutescens* e *A. granulosum*. Já em *Amphilophium elongatum* e *A. crucigerum* evoluíram apenas domácias em bolso, enquanto que em *A. parkeri* e em *A. paniculatum* evoluíram domácias formadas exclusivamente por tricomas.

Em *Bignonia*, ocorreu o aparecimento de domácias em bolso e tricomas em *B. bracteomana*, e de domácias formadas só por tricomas no ancestral de *Bignonia prieurei* e *B. hyacinthina*. Posteriormente, o componente bolso entrou na composição das domácias de *B. prieurei*.

Em *Manaosella cordifolia* e *Adenocalymma trichochladum* evoluíram apenas domácias em bolso; e em *Pleonotoma stichadenium*, somente domácias compostas de tricomas. No ancestral do gênero *Stizophyllum*, entretanto, evoluíram domácias formadas por bolso e tricomas.

3.2.3. Máxima Verossimilhança (Figuras 8D, 9D e 10D)

Reconstruções realizadas utilizando o princípio de Máxima Verossimilhança sugerem a evolução de domácias em bolso no ancestral do grande clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. Os tricomas apareceram em seguida, no ancestral do clado representado pelos gêneros *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. A linhagem que deu origem ao gênero *Tanaecium* já portava domácias em bolso quando os tricomas surgiram no ancestral de *Tanaecium selloi* e *T. revillae*; em *T. bilabiatum*; e no ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*. Já *Tanaecium pyramidatum* e *T. caudiculatum* perderam o bolso e, assim, passaram a não portar acarodomácias.

Nas domácias do ancestral do clado composto por *Cuspidaria subincana*, *C. cinerea*, *C. sceptrum* e *C. inaequalis* ocorreu uma provável perda dos tricomas, que só ressurgiram em *C. inaequalis*. As domácias também perderam os tricomas em outros momentos: 1. ancestral de *F. nigrescens* e *F. pubescens*; 2. *F. leucopogon*; 3. *Xylophragma harleyii*; 4. *Tynanthus villosus*; e 5. *Lundia densiflora*. Já *Fridericia conjugata* e *Lundia spruceana* perderam o componente bolso, e apenas tricomas passaram a compor suas domácias.

Quanto ao componente cova, este deve ter surgido, juntamente com os tricomas, nas domácias em bolso já presentes no ancestral de *Tanaecium affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*. Subsequentemente, ocorreu perda da cova em *T. affinis*, cujas domácias passaram a ter somente bolso e tricomas.

No ancestral do clado formado por *Amphilophium crucigerum*, *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum* evoluíram domácias em bolso, com reversão no ancestral do clado composto por *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinioides*. Posteriormente reapareceram domácias em *A. paniculatum*, só que formadas por tufo de tricomas e não por bolso. Por outro lado, nas domácias em bolso do ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum* apareceram tricomas. Já em *Amphilophium elongatum* evoluíram domácias compostas apenas por bolso, e em *Amphilophium parkeri*, domácias caracterizadas apenas por tricomas.

Em *Bignonia*, ocorreu o aparecimento de domácias em bolso e tricomas em *B. bracteomana*, e de domácias formadas só por tricomas no ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*. Posteriormente, o componente bolso entrou na composição das domácias de *B. priurei*.

Em *Manaosella cordifolia* e *Adenocalymma trichlochladium* evoluíram apenas domácias em bolso; e em *Pleonotoma stichadenium*, somente domácias compostas de tricomas. No ancestral do gênero *Stizophyllum*, entretanto, apareceram domácias formadas por bolso e tricomas.

4. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de características morfológicas selecionadas

A caracterização dos caracteres "Tricomas na nervura", "Tricomas na lâmina" e "NEFs" na face abaxial dos folíolos das espécies de Bignonieae está apresentada na Tabela 8. Pode-se verificar que várias espécies são polimórficas quanto à pilosidade foliolar e à presença de NEFs. Por exemplo: foram analisadas 4 exsicatas de *Pyrostegia venusta*, das quais foram constatados tricomas nas nervuras em apenas 2, tricomas na lâmina em 1 e NEFs em 2. Já em *Tynanthus panurensis*, das 5 plantas analisadas, pilosidade foliolar só foi detectada em 1 delas. Em *Adenocalymma nodosum*, por sua vez, os NEFs mostraram-se presentes em 2 das 3 plantas analisadas.

Alguns exemplos de NEFs encontrados em Bignonieae podem ser vistos nas figuras 4A, 4B, 4E e 4J.

A pilosidade foliolar de Bignonieae é representada principalmente por tricomas simples. Porém, em *Adenocalymma trichlochladium*, *Amphilophium askersonii*, *Amphilophium crucigerum*, *Amphilophium paniculatum*, *Fridericia dispar*, *Fridericia nigrescens*, *Manaosella cordifolia*, *Pleonotoma stichadenium* e *Xylophragma harleyi* foram encontrados tanto tricomas simples como dendríticos. Já em *Cuspidaria sceptrum* foram encontrados, além de tricomas simples, também tricomas glandulares. Por outro lado, em *Amphilophium frutescens* (Figura 4A), *Amphilophium granulosum* e *Fridericia cinnamomea*, os tricomas encontrados eram exclusivamente dendríticos.

Tabela 8. Caracterização de pilosidade foliolar e NEFs.

Espécie	Nº de plantas				Nº de folíolos			
	analisadas	com tricomas nas nervuras	com tricomas na lâmina	com NEFs	analisados	com tricomas nas nervuras	com tricomas na lâmina	com NEFs
<i>Adenocalymma adenophorum</i>	4	4	2	4	12	12	6	12
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	4	2	0	4	12	4	0	12
<i>Adenocalymma bracteosum</i>	5	2	1	5	12	3	1	12
<i>Adenocalymma cymbalum</i>	3	0	0	3	12	0	0	12
<i>Adenocalymma impressum</i>	4	0	0	4	12	0	0	10
<i>Adenocalymma magnificum</i>	4	3	2	4	12	8	4	12
<i>Adenocalymma moringifolium</i>	3	3	3	3	12	12	12	8
<i>Adenocalymma nodosum</i>	3	0	0	2	12	0	0	8
<i>Adenocalymma salmoneum</i>	4	0	0	4	11	0	0	11
<i>Adenocalymma subincanum</i>	4	0	0	4	6	0	0	6
<i>Adenocalymma trichlochladium</i>	3	3	3	0	7	7	7	0
<i>Amphilophium askersonii</i>	5	5	5	5	12	12	12	12
<i>Amphilophium bauginioides</i>	3	0	0	3	9	0	0	9
<i>Amphilophium crucigerum</i>	3	3	3	3	12	12	12	12
<i>Amphilophium elongatum</i>	4	4	4	4	12	12	12	11
<i>Amphilophium frutescens</i>	4	4	0	4	12	12	0	12
<i>Amphilophium granulosum</i>	4	2	1	4	12	8	4	12
<i>Amphilophium magnoliifolium</i>	3	1	0	3	12	2	0	12
<i>Amphilophium nunezii</i>	0				0			
<i>Amphilophium paniculatum</i>	3	3	2	3	12	12	8	12
<i>Amphilophium parkeri</i>	4	4	4	4	12	12	12	10
<i>Amphilophium rodriguesii</i>	1	0	0	1	1	0	0	1
<i>Anemopaegma floridum</i>	5	0	0	5	12	0	0	12
<i>Anemopaegma foetidum</i>	3	0	0	3	12	0	0	12
<i>Anemopaegma laeve</i>	3	0	0	3	12	0	0	12
<i>Anemopaegma robustum</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Bignonia aequinoctialis</i>	4	0	0	3	12	0	0	9
<i>Bignonia bracteomana</i>	4	0	0	4	12	0	0	12

Espécie	N° de plantas				N° de folíolos			
	analisadas	com tricomas nas nervuras	com tricomas na lâmina	com NEFs	analisados	com tricomas nas nervuras	com tricomas na lâmina	com NEFs
<i>Bignonia callistegioides</i>	3	0	0	3	12	0	0	8
<i>Bignonia capreolata</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Bignonia corymbosa</i>	5	0	0	4	12	0	0	10
<i>Bignonia hyacinthina</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Bignonia microcalyx</i>	5	0	0	5	9	0	0	9
<i>Bignonia nocturna</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Bignonia priurei</i>	5	2	0	5	12	4	0	12
<i>Bignonia uleana</i>	5	0	0	5	12	0	0	12
<i>Cuspidaria cinerea</i>	3	3	3	3	12	12	12	12
<i>Cuspidaria convoluta</i>	4	4	2	4	12	12	6	10
<i>Cuspidaria floribunda</i>	4	4	3	3	12	12	8	11
<i>Cuspidaria inaequalis</i>	4	2	0	4	12	8	0	12
<i>Cuspidaria lateriflora</i>	4	4	4	4	12	12	12	11
<i>Cuspidaria sceptrum</i>	6	6	5	6	12	12	11	11
<i>Cuspidaria subincana</i>	5	5	5	5	12	12	12	12
<i>Dolichandra cynanchoides</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Dolichandra quadrivalvis</i>	4	2	2	4	12	8	8	12
<i>Dolichandra steyermarkii</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Dolichandra unguis.cati</i>	3	1	0	3	12	4	0	12
<i>Fridericia chica</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Fridericia cinerea</i>	4	4	4	4	12	12	12	10
<i>Fridericia cinnamomea</i>	4	4	3	4	12	12	11	12
<i>Fridericia conjugata</i>	5	1	0	5	12	1	0	12
<i>Fridericia dispar</i>	4	4	4	4	12	12	11	8
<i>Fridericia erubescens</i>	3	3	2	3	12	12	8	9
<i>Fridericia leucopogon</i>	3	3	3	3	12	12	12	12
<i>Fridericia nigrescens</i>	4	4	2	4	12	12	8	9
<i>Fridericia oligantha</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Fridericia patellifera</i>	5	4	0	5	12	8	0	11
<i>Fridericia platyphylla</i>	3	0	0	2	12	0	0	7
<i>Fridericia prancei</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Fridericia pubescens</i>	4	4	4	4	12	12	12	12
<i>Fridericia rego</i>	5	5	5	5	12	12	12	12
<i>Fridericia speciosa</i>	3	1	0	3	12	4	0	9
<i>Fridericia spicata</i>	5	0	0	5	12	0	0	12
<i>Fridericia subincana</i>	4	2	1	4	12	6	2	12
<i>Fridericia trailii</i>	5	5	5	5	12	12	12	12
<i>Fridericia triplinervia</i>	3	1	0	3	12	4	0	9
<i>Lundia cordata</i>	3	3	3	3	12	12	12	11

Espécie	N° de plantas				N° de folíolos			
	analizadas	com tricomas nas nervuras	com tricomas na lâmina	com NEFs	analizados	com tricomas nas nervuras	com tricomas na lâmina	com NEFs
<i>Lundia corymbifera</i>	6	5	2	6	12	10	3	12
<i>Lundia densiflora</i>	5	5	5	5	12	12	12	12
<i>Lundia spruceana</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Lundia virginalis</i>	3	3	0	3	12	12	0	12
<i>Manaosella cordifolia</i>	4	4	4	3	12	12	12	10
<i>Mansoa difficilis</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Mansoa hirsuta</i>	4	4	4	4	12	12	12	12
<i>Mansoa lanceolata</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Mansoa standleyi</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Mansoa verrucifera</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Martinella iquitoensis</i>	6	0	0	6	12	0	0	12
<i>Martinella obovata</i>	5	0	0	5	12	0	0	12
<i>Neojobertia candolleana</i>	3	0	0	3	12	0	0	11
<i>Neojobertia</i> sp. nova	3	0	0	3	12	0	0	12
<i>Pachyptera aromatica</i>	3	0	0	3	12	0	0	12
<i>Perianthomega vellozoi</i>	4	0	0	4	12	0	0	12
<i>Pleonotoma albiflora</i>	3	0	0	2	12	0	0	6
<i>Pleonotoma jasminifolia</i>	3	1	0	3	12	4	0	12
<i>Pleonotoma stichadenium</i>	3	2	0	3	12	6	0	12
<i>Pyrostegia venusta</i>	3	2	1	2	12	8	4	8
<i>Stizophyllum inaequilaterum</i>	5	5	5	5	12	12	12	12
<i>Stizophyllum perforatum</i>	3	3	3	3	12	12	12	12
<i>Tanaecium affinis</i>	3	3	0	3	12	12	0	12
<i>Tanaecium bilabiatum</i>	4	2	0	4	12	6	0	12
<i>Tanaecium caudiculatum</i>	3	0	0	3	12	0	0	10
<i>Tanaecium crucigerum</i>	4	4	4	4	12	12	12	12
<i>Tanaecium pyramidatum</i>	3	2	2	3	12	8	8	10
<i>Tanaecium revillae</i>	4	1	1	4	12	3	2	11
<i>Tanaecium selloi</i>	3	0	0	3	12	0	0	12
<i>Tanaecium tetragonolobum</i>	4	0	0	3	12	0	0	9
<i>Tanaecium truncatum</i>	3	0	0	3	12	0	0	11
<i>Tynanthus elegans</i>	3	3	2	2	12	9	8	5
<i>Tynanthus panurensis</i>	5	1	1	5	12	2	2	10
<i>Tynanthus polyanthus</i>	4	4	3	4	12	12	8	12
<i>Tynanthus villosus</i>	4	4	2	4	12	12	7	12
<i>Xylophragma harleyi</i>	3	3	3	3	12	12	12	11
<i>Xylophragma myrianthum</i>	3	3	0	3	12	12	0	11

4.1. Pilosidade foliolar

4.1.1. Padrão de evolução de pilosidade foliolar

Para avaliar o padrão de evolução da pilosidade foliolar em Bignonieae, foram utilizados os caracteres discretos "Tricomas na nervura" e "Tricomas na lâmina". Abaixo são descritos os respectivos padrões evolutivos obtidos:

A. Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figuras 11B e 12B)

Reconstruções dos estados ancestrais do carácter "Tricomas na nervura" utilizando o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Acctran, indicaram 10 ganhos para esse carácter: 1. ancestral de *Stizophyllum*; 2. ancestral do clado formado por *Pleonotoma*, *Manaosella*, *Pachyptera*, *Lundia*, *Tynanthus*, *Cuspidaria*, *Xylophragma*, *Fridericia* e *Tanaecium*, com reversão em *Pleonotoma albiflora*, em *Pachyptera aromatica*, em *Lundia spruceana*, no ancestral de *Fridericia platyphylla* e *F. pranceii*, em *F. chica*, em *F. spicata*, em *F. oligantha*, em *Tanaecium selloi*, em *T. caudiculatum* e no ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*; 3. ressurgimento em *T. affinis*; 4. ancestral do clado composto por *Dolichandra unguis-cati*, *D. steymarkii* e *D. quadrivalvis*, com reversão em *D. steymarkii*; 5. *Bignonia priourei*; 6. *Mansoa hirsuta*; 7. *Pyrostegia venusta*; 8. ancestral de *Amphilophium*, com reversão no ancestral do clado representado por *A. askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinoides*; 9. ressurgimento no ancestral de *A. askersonii*, *A. paniculatum*; 10. ancestral de *Adenocalymma bracteatum*, *A. salmoneum*, *A. trichochladum*, *A. subincanum*, *A. adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum*, com reversão em *A. salmoneum*, em *A. subincanum* e em *A. nodosum*.

Quanto ao carácter "Tricomas na lâmina", foram constatadas 14 evoluções: 1. ancestral de *Stizophyllum*; 2. *Manaosella cordifolia*; 3. ancestral do clado formado por *Lundia*, *Tynanthus*, *Cuspidaria*, *Xylophragma*, *Fridericia* e *Tanaecium*, com reversão em *Lundia spruceana*, em *Lundia virginalis*, em *Cuspidaria inaequalis*, em *Xylophragma myrianthum*, no ancestral do clado formado por *Fridericia oligantha*, *F. triplinervia*, *F. leucopogon* e *F. patellifera*, no ancestral de *Fridericia platyphylla* e *F. pranceii*, em *F. chica*, em *F. spicata*, em *F. conjugata*, em *F. speciosa*, em *Tanaecium selloi*, e no ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T. tetragonolobum*, *T. truncatum*, *T. pyramidatum*, *T. bilabiatum* e *T. caudiculatum*; 4. ressurgimento em *F. leucopogon*; 5. ressurgimento em *T. pyramidatum*; 6. *Dolichandra quadrivalvis*; 7. *Mansoa hirsuta*; 8.

Pyrostegia venusta; 9. ancestral do clado formado por *Amphilophium elongatum* e *A. parkeri*; 10. *Amphilophium granulosum*; 11. *Amphilophium crucigerum*; 12. ancestral do clado composto por *Amphilophium askersonii* e *A. paniculatum*; 13. ancestral de *Adenocalymma adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum*, com reversão em *A. nodosum*; e 14. *Adenocalymma trichlochladium*.

B. Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figuras 11C e 12C)

Reconstruções dos estados ancestrais do carácter "Tricomas na nervura" utilizando o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Deltran, indicaram 13 ganhos para esse carácter: 1. ancestral de *Stizophyllum*; 2. ancestral do clado formado por *Pleonotoma stichadenium* e *P. jasminifolia*; 3. *Manaosella cordifolia*; 4. ancestral do clado formado por *Lundia*, *Tynanthus*, *Cuspidaria*, *Xylophragma*, *Fridericia* e *Tanaecium*, com reversão em *Lundia spruceana*, no ancestral de *Fridericia platyphylla* e *F. pranceii*, em *F. chica*, em *F. spicata*, em *F. oligantha*, em *Tanaecium selloi*, em *T. caudiculatum*, em *T. tetragonolobum*, e em *T. truncatum*; 5. *Dolichandra unguis-cati*; 6. *D. quadrivalvis*; 7. *Bignonia priurei*; 8. *Mansoa hirsuta*; 9. *Pyrostegia venusta*; 10. ancestral de *Amphilophium*, com reversão em *A. rodriguesii* e em *A. bauhinioides*; 11. ancestral de *Adenocalymma adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum*, com reversão em *A. nodosum*; 12. *Adenocalymma bracteatum*; e 13. *A. trichlochladium*.

Para o carácter "Tricomas na lâmina" foram onstatadas 21 evoluções: 1. ancestral de *Stizophyllum*; 2. *Manaosella cordifolia*; 3. *Lundia densiflora*; 4. ancestral do clado composto por *Lundia cordata* e *L. corymbifera*; 5. ancestral do clado formado por *Tynanthus* e *Cuspidaria*, com reversão em *C. inaequalis*; 6. *Xylophragma harleyii*; 7. *Fridericia erubescens*; 8. ancestral do clado representado por *Fridericia chica*, *F. cinnamomea*, *F. dispar*, *F. cinerea*, *F. spicata*, *F. rego*, *F. subincana*, *F. conjugata*, *F. nigrescens*, *F. pubescens*, *F. trailii* e *F. speciosa*, com reversão em *F. chica*, em *F. spicata*, em *F. conjugata* e em *F. speciosa*; 9. *Fridericia leucopogon*; 10. *Tanaecium crucigerum*; 11. *Tanaecium revillae*; 12. *Tanaecium pyramidatum*; 13. *Dolichandra quadrivalvis*; 14. *Mansoa hirsuta*; 15. *Pyrostegia venusta*; 16. ancestral do clado formado por *Amphilophium elongatum* e *A. parkeri*; 17. *Amphilophium granulosum*; 18. *Amphilophium crucigerum*; 19. ancestral do clado composto por *Amphilophium askersonii* e *A. paniculatum*; 20. ancestral do clado formado por *Adenocalymma adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum*, com reversão em *A. nodosum*; e 21. *Adenocalymma trichlochladium*.

C. Máxima Verossimilhança (Figuras 11D e 12D)

Reconstruções dos estados ancestrais do carácter "Tricomas na nervura" utilizando o princípio de Máxima Verossimilhança indicaram 12 evoluções: 1. ancestral de *Stizophyllum* (88%); 2. ancestral do clado formado por *Pleonotoma* e *Manaosella* (67%); 3. ancestral do clado composto por *Lundia*, *Tynanthus*, *Cuspidaria*, *Xylophragma*, *Fridericia* e *Tanaecium* (67%), com reversão em *Lundia spruceana* (0%), no ancestral de *Fridericia platyphylla* e *F. pranceii* (13%), em *F. chica* (0%), em *F. spicata* (0%), em *F. oligantha* (0%), em *Tanaecium selloi* (0%), em *T. caudiculatum* (0%), e no ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum* (38%); 4. ressurgimento em *T. affinis* (100%); 5. ancestral do clado composto por *Dolichandra unguis-cati*, *D. steymarkii* e *D. quadrivalvis* (61%), com reversão em *D. steymarkii* (0%); 6. *Bignonia priurei* (100%); 7. *Mansoa hirsuta* (100%); 8. *Pyrostegia venusta* (100%); 9. ancestral de *Amphilophium* (81%), com reversão no ancestral do clado representado por *A. askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinoides* (39%); 10. ressurgimento no ancestral de *A. askersonii* e *A. paniculatum* (89%); 11. ancestral do clado composto por *Adenocalymma adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum* (80%), com reversão em *A. nodosum* (0%); e 12. ancestral do clado representado por *Adenocalymma bracteatum*, *A. salmoneum* e *A. trichochladum* (66%), com reversão em *A. salmoneum* (0%).

18 evoluções foram constatadas para o carácter "Tricomas na lâmina": 1. ancestral de *Stizophyllum* (86%); 2. *Manaosella cordifolia* (100%); 3. ancestral do clado formado por *Lundia*, *Tynanthus* e *Cuspidaria* (56%), com reversão em *C. inaequalis* (0%) e no ancestral do gênero *Lundia* (42%); 4. ressurgimento no ancestral do clado composto por *Lundia cordata*, *L. corymbosa*, *L. virginialis* e *L. densiflora* (66%), com reversão em *L. virginialis* (0%); 5. *Xylophragma harleyii* (100%); 6. ancestral do clado representado por *Fridericia erubescens*, *F. chica*, *F. cinnamomea*, *F. dispar*, *F. cinerea*, *F. spicata*, *F. rego*, *F. subincana*, *F. conjugata*, *F. nigrescens*, *F. pubescens*, *F. trailii*, *F. speciosa*, *F. oligantha*, *F. triplinervia*, *F. leucopogon* e *F. patellifera* (67%), com reversão em *F. chica* (0%), *F. spicata* (0%), *F. conjugata* (0%), *F. speciosa* (0%) e no ancestral do clado formado por *F. oligantha*, *F. triplinervia*, *F. leucopogon* e *F. patellifera* (37%); 7. ressurgimento em *F. leucopogon* (100%); 8. ancestral do clado formado por *Tanaecium crucigerum*, *T. selloi* e *T. revillae* (69%), com reversão em *T. selloi* (0%); 9. *Tanaecium pyramidatum* (100%); 10. *Dolichandra quadrivalvis* (100%); 11. *Mansoa hirsuta* (100%); 12. *Pyrostegia venusta* (100%); 13. ancestral do clado formado por *Amphilophium*

elongatum e *A. parkeri* (87%); 14. ancestral do clado representado por *Amphilophium crucigerum*, *A. askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum* (61%), com reversão no ancestral do clado formado por *A. askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum* (44%); 15. ressurgimento no ancestral do clado formado por *Amphilophium askersonii* e *A. paniculatum* (85%); 16. ressurgimento em *Amphilophium granulosum* (100%); 17. ancestral de *Adenocalymma adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum* (71%), com reversão em *A. nodosum* (0%); e 18. *Adenocalymma trichlochladium* (100%).

4.1.2. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de pilosidade foliolar

Foram encontradas correlações positivas entre a evolução dos caracteres "Tricomas na lâmina", "Tricomas na nervura" e "Domácia primária" (Tabela 9). Além disso, constatarem-se também correlações positivas entre a evolução de tricomas (nervuras e lâmina) e a evolução do caracter "Bolso", assim como entre a evolução de tricomas (nervuras e lâmina) e a evolução do caracter "Tricomas na domácia".

Tabela 9. Resultados dos testes de correlação entre a evolução de pilosidade foliolar e a evolução de acarodomácias.

		Máxima Parcimônia		Máxima Verossimilhança	
		<i>Concentrated Changes Test (CCT)</i> , 1.000 simulações - Valor de P		<i>Pagel's 1994 Correlation Test</i>	
Caracter 1	Caracter 2	Acctran	Deltran	Diferença	Valor de P (1.000 simulações)
Tricomas na lâmina	Tricomas na nervura	0	0	33,437	0
Tricomas na nervura	Domácia primária	0,002	0,001	11,211	0
Tricomas na nervura	Tricomas na domácia	0	0	7,665	0,004
Tricomas na nervura	Bolso	0,005	0	10,11	0
Tricomas na lâmina	Domácia primária	0	0	7,392	0
Tricomas na lâmina	Tricomas na domácia	0	0	6,041	0,025
Tricomas na lâmina	Bolso	0	0	8,415	0,002

^a Se $P < 0,01$, hipótese nula (evolução independente dos caracteres) é rejeitada.

^b Diferença em verossimilhança entre o modelo de 8 parâmetros e o modelo de 4 parâmetros. Se a diferença é maior que 2, a hipótese nula (evolução independente dos caracteres) é rejeitada.

^c P indica a significância estatística do valor da diferença; se $P < 0,05$, o valor é significativo.

A. Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figuras 8B, 9B, 10B, 11B, 12B)

As reconstruções realizadas sob o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Acctran, indicam que os tricomas evoluíram apenas sobre as nervuras no ancestral do clado formado por *Pleonotoma*, *Manaosella*, *Pachyptera*, *Lundia*, *Tynanthus*, *Cuspidaria*, *Xylophragma*, *Fridericia* e *Tanaecium*.

Em *Pleonotoma stichadenium*, os tricomas, já existentes nas nervuras, passaram a se adensar nas axilas entre elas, formando as domácias em tufo de tricomas. Já em *Manaosella cordifolia*, os tricomas das nervuras se estenderam por toda a lâmina, assim como domácias em bolso apareceram.

No ancestral do clado composto pelos gêneros *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*, os tricomas das nervuras se estenderam por toda a lâmina. Além disso, também ocorreu adensamento de tricomas nas axilas entre as nervuras, assim como o surgimento do componente bolso, levando à formação de domácias em bolso e tufo de tricomas.

Em *Lundia spruceana* ocorreu perda dos tricomas da lâmina e das nervuras, como também do componente bolso das domácias. Os tricomas remanescentes ficaram restritos às axilas entre as nervuras (domácias em tufo de tricomas).

No ancestral do clado composto por *Cuspidaria subincana*, *C. cinerea*, *C. sceptrum* e *C. inaequalis*, as domácias passaram a se caracterizar apenas pelo componente bolso, pois os tricomas nelas presentes seguiam o padrão de distribuição dos tricomas na lâmina como um todo. Já a lâmina de *C. inaequalis* perdeu os tricomas, que passaram a se distribuir somente nas nervuras e a se adensar nas axilas entre elas, combinando-se com o componente bolso das domácias.

Em *Fridericia conjugata*, os tricomas da lâmina foram perdidos, assim como o componente bolso das domácias; essa espécie passou a apresentar tricomas apenas sobre as nervuras e concentrados nas axilas entre elas, formando domácias em tufo de tricomas.

Em *Fridericia chica*, *F. spicata* e no ancestral do clado composto por *F. platyphylla* e *F. pranceii*, ocorreu perda dos tricomas na lâmina e nas nervuras, de forma que os tricomas passaram a se restringir às domácias, combinando-se com o componente bolso.

No ancestral do clado formado por *Fridericia oligantha*, *F. triplinervia*, *F. leucopogon* e *F. patellifera*, os tricomas da lâmina foram perdidos, passando a se situar apenas nas nervuras e concentrados nas domácias. Posteriormente, em *F. oligantha*, os

tricomas persistiram somente nas domácias. Por outro lado, a lâmina voltou a ser pilosa em *F. leucopogon*, cujas domácias passaram a se caracterizar apenas por bolso, dada a similaridade entre a densidade de tricomas na domácia e na lâmina.

Tal como em *F. leucopogon*, na lâmina pilosa de *Tanaecium crucigerum*, *Xylophragma harleyii*, *Tynanthus villosus*, *Lundia densiflora* e do ancestral de *Fridericia nigrescens* e *F. pubescens*, as domácias passaram a se caracterizar somente pelo componente bolso. O contrário se observou em *T. revillae*, cujas domácias mantiveram o bolso e os tricomas (estes últimos mais concentrados na domácia do que na lâmina).

Em *Lundia virginialis*, *Xylophragma myrianthum* e *Fridericia speciosa*, os tricomas da lâmina foram perdidos, passando a se situar apenas nas nervuras e concentrados nas domácias.

O ancestral do clado formado por *Tanaecium affinis*, *T. tetragonolobum*, *T. truncatum*, *T. pyramidatum*, *T. bilabiatum* e *T. caudiculatum* perdeu os tricomas da lâmina, mantendo-os nas nervuras e nas domácias. Posteriormente, em *T. caudiculatum*, os tricomas das nervuras também foram perdidos, assim como as domácias. Essas estruturas foram igualmente perdidas em *T. pyramidatum*, porém, nessa espécie os tricomas das nervuras voltaram a se espalhar por toda a lâmina.

Já no ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*, os tricomas das nervuras foram perdidos, mantendo-se somente nas domácias. Neste ancestral também surgiu o componente cova, que passou a fazer parte da composição das domácias até então formadas apenas por bolso e tricomas. Posteriormente, em *T. affinis* ocorreu perda da cova, e as domácias voltaram a ser formadas somente por bolso e tricomas; além disso, os tricomas voltaram a se estender pelas nervuras.

Em *Tanaecium selloi*, por sua vez, as domácias em bolso e tricomas persistiram após a perda dos tricomas na lâmina e nas nervuras.

No ancestral do gênero *Amphilophium* ocorreu a evolução de tricomas sobre as nervuras. Posteriormente, o ancestral do clado representado por *Amphilophium crucigerum*, *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum* adquiriu domácias formadas por bolso. Mais tarde, os tricomas passaram a se adensar nas axilas, combinando-se com o bolso do ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum*. Nesta última, os tricomas das nervuras e das domácias se estenderam por toda a lâmina, embora se mantivessem mais concentrados nas domácias. Constatou-se também uma extensão dos tricomas das nervuras para a lâmina em *A. crucigerum*.

Já no ancestral do clado representado por *Amphilophium askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinioides*, ocorreu perda das domácias em bolso e dos tricomas das nervuras. Porém, no ancestral de *A. askersonii* e *A. paniculatum*, os tricomas ressurgiram distribuindo-se por toda a lâmina e, em *A. paniculatum*, os tricomas passaram a se adensar mais nas axilas entre as nervuras, formando domácias em tufo de tricomas.

No ancestral do clado formado por *Amphilophium elongatum* e *A. parkeri* os tricomas das nervuras se estenderam por toda a lâmina. Posteriormente, em *A. parkeri*, os tricomas passaram a apresentar um adensamento maior nas axilas do que em outros pontos da lâmina, formando domácias em tufo de tricomas. Por outro lado, ocorreu o surgimento de domácias formadas apenas por bolso na lâmina pilosa de *Amphilophium elongatum*.

Em *Bignonia*, ocorreu o aparecimento de domácias em bolso e tricomas na lâmina glabra de *B. bracteomana*, e de domácias formadas só por tricomas na lâmina glabra do ancestral de *B. prieurei* e *B. hyacinthina*. Posteriormente, em *B. prieurei*, os tricomas se estenderam pelas nervuras, embora permanecessem mais concentrados nas axilas entre elas, assim como o componente bolso entrou na composição das domácias.

No ancestral de *Adenocalymma bracteatum*, *A. salmoneum*, *A. trichlochladium*, *A. subincanum*, *A. adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum*, surgiram tricomas sobre as nervuras. Mais tarde ocorreu a extensão dos tricomas por toda a lâmina no ancestral de *Adenocalymma adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum* e em *Adenocalymma trichlochladium*. Nesta última também se deu o aparecimento de domácias em bolso. Já em *A. salmoneum*, em *A. subincanum* e em *A. nodosum* a lâmina tornou-se glabra.

Quanto ao gênero *Stizophyllum*, seu ancestral portava folíolos totalmente pilosos (nervuras e lâmina) e domácias compostas de bolso e tufo de tricomas.

No ancestral do clado composto por *Dolichandra unguis-cati*, *D. steymarkii* e *D. quadrivalvis*, ocorreu o aparecimento de tricomas sobre as nervuras, com perda em *D. steymarkii*. Já em *Dolichandra quadrivalvis* os tricomas das nervuras se estenderam pela lâmina.

Finalmente, em *Mansoa hirsuta* e em *Pyrostegia venusta* os tricomas surgiram em toda a extensão da lâmina.

B. Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figuras 8C, 9C, 10C, 11C, 12C)

Segundo as reconstruções de Máxima Parcimônia, transformação Deltran, os tricomas evoluíram apenas sobre as nervuras no ancestral do clado composto por *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. Nesse ancestral também surgiram as domácias em bolso.

Posteriormente, os tricomas também passaram a se adensar nas axilas entre as nervuras, combinando-se com o bolso das domácias do ancestral do clado ocupado por *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. Esse processo também aconteceu algumas vezes dentro do gênero *Tanaecium*: no ancestral de *T. selloi* e *T. revillae*; em *T. bilabiatum*; e no ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*.

Mais tarde as nervuras perderam os tricomas em *Tanaecium tetragonolobum*, em *T. truncatum*; o mesmo foi observado em *T. selloi* e em *T. caudiculatum*. Entretanto, enquanto na lâmina glabra de *T. selloi* as domácias em bolso e tricomas se mantiveram, o mesmo não se constatou em *T. caudiculatum*. Já em *T. tetragonolobum* e em *T. truncatum*, o componente cova surgiu independentemente, combinando-se com as domácias em bolso e tricomas já existentes.

Por outro lado, em *Tanaecium crucigerum*, em *T. revillae* e em *T. pyramidatum*, os tricomas das nervuras se estenderam por toda a lâmina. No primeiro, as domácias são caracterizadas somente por bolso (não há diferença na concentração de tricomas entre domácia e lâmina). No segundo, os tricomas se dispuseram de forma mais concentrada nas axilas entre as nervuras, caracterizando domácias em bolso e tricomas em uma lâmina pilosa. Já nas lâminas pilosas do terceiro, as domácias foram perdidas.

No ancestral do clado representado por *Fridericia chica*, *F. cinnamomea*, *F. dispar*, *F. cinerea*, *F. spicata*, *F. rego*, *F. subincana*, *F. conjugata*, *F. nigrescens*, *F. pubescens*, *F. trailii* e *F. speciosa*, os tricomas das nervuras e das domácias se estenderam pela lâmina. Porém, em *F. chica*, em *F. spicata*, em *F. conjugata* e em *F. speciosa*, os tricomas na lâmina foram perdidos, embora tenham se mantido nas nervuras e nas domácias de *F. conjugata* e *F. speciosa*. Em *F. conjugata*, o componente bolso também foi perdido, permanecendo somente os tufos de tricomas.

No ancestral de *Fridericia nigrescens* e *F. pubescens*, os tricomas passaram a não mais ser característicos das domácias (concentração igual ao do restante da lâmina); as domácias desse ancestral passaram a se caracterizar apenas por bolso. Situação similar

ocorreu em *F. leucopogon*, que passou a apresentar domácias formadas somente por bolso em uma lâmina pilosa. Por outro lado, *Fridericia erubescens* passou a apresentar domácias formadas por bolso e tufo de tricomas em uma lâmina pilosa.

Já em *Fridericia oligantha* e no ancestral comum de *F. platyphylla* e *F. pranceii*, as nervuras perderam os tricomas, de forma que esses apêndices epidérmicos se mantiveram restritos ao bolso das domácias.

No ancestral do clado formado por *Tynanthus* e *Cuspidaria*, em *Xylophragma harleyii*, em *Lundia densiflora* e no ancestral de *L. cordata* e *L. corymbifera*, os tricomas das domácias e das nervuras se estenderam pela lâmina. Na lâmina pilosa de *L. densiflora*, *Xylophragma harleyii*, *C. subincana*, *Tynanthus villosus* e do ancestral de *C. sceptum* e *C. cinerea*, as domácias passaram a se caracterizar apenas pelo bolso (não há diferença na concentração de tricomas entre domácias e lâmina). Por outro lado, em *C. inaequalis* os tricomas voltaram a se restringir às nervuras e às domácias. Já *Lundia spruceana* perdeu os tricomas das nervuras e também o componente bolso das domácias, que passaram a ser formadas apenas por tufo de tricomas.

Tricomas nas nervuras também evoluíram no ancestral do gênero *Amphilophium*. No ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum*, os tricomas também se adensaram nas axilas entre as nervuras, assim como o componente bolso surgiu, formando domácias em combinação de bolso e tricomas. Em *A. granulosum*, os tricomas das nervuras e das domácias se estenderam pela lâmina, porém, ainda se mantiveram em maior número nas domácias.

Em *Amphilophium crucigerum*, no ancestral do clado composto por *A. askersonii* e *A. paniculatum* e no ancestral do clado formado por *Amphilophium elongatum* e *A. parkeri*, os tricomas das nervuras também se estenderam pela lâmina. Na lâmina pilosa de *A. paniculatum* e *A. parkeri*, os tricomas se concentraram nas axilas entre as nervuras, formando domácias em tufo de tricomas. Por outro lado, na lâmina pilosa de *A. crucigerum* e *A. elongatum* surgiram domácias em bolso. Já em *Amphilophium rodriguesii* e em *A. bauhinioides* as nervuras perderam os tricomas.

Em *Bignonia*, ocorreu o aparecimento de domácias em bolso e tricomas na lâmina glabra de *B. bracteomana*, e de domácias formadas só por tricomas na lâmina glabra do ancestral de *B. prieurei* e *B. hyacinthina*. Posteriormente, em *B. prieurei*, os tricomas das domácias se estenderam pelas nervuras, embora permanecessem mais concentrados nas axilas entre elas, assim como o componente bolso entrou na composição das

domácias. Em *Manaosella cordifolia* ocorreu a evolução de tricomas por toda a lâmina e também o surgimento de domácias em bolso.

O ancestral do clado formado por *Pleonotoma stichadenium* e *P. jasminifolia* adquiriu tricomas sobre as nervuras. Posteriormente, ocorreu uma concentração de tricomas nas axilas entre as nervuras de *P. stichadenium*, formando domácias em tufo de tricomas.

No ancestral de *Adenocalymma adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum*, ocorreu o surgimento de folíolos totalmente pilosos (nervuras e lâmina), com reversão total em *A. nodosum*, que passou a apresentar lâmina glabra. Já em *Adenocalymma bracteatum* evoluíram apenas tricomas sobre as nervuras. *Adenocalymma trichlochladium*, por sua vez, adquiriu tanto folíolos totalmente pilosos como domácias em bolso.

Quanto ao gênero *Stizophyllum*, seu ancestral portava folíolos com tricomas na lâmina e nas nervuras e domácias compostas de bolso e tufo de tricomas.

Em *Dolichandra unguis-cati* apareceram tricomas somente sobre as nervuras. Já em *D. quadrivalvis*, *Mansoa hirsuta* e *Pyrostegia venusta* apareceram tricomas sobre a lâmina como um todo.

C. Máxima Verossimilhança (Figuras 8D, 9D, 10D, 11D, 12D)

As reconstruções realizadas sob o princípio de Máxima Verossimilhança indicam a evolução de tricomas sobre as nervuras e de domácias formadas por bolso no ancestral do clado composto por *Tanaecium*, *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. Em seguida, no ancestral do clado representado pelos gêneros *Xylophragma*, *Fridericia*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*, os tricomas também passaram a se adensar nas axilas entre as nervuras, combinando-se com o componente bolso das domácias.

No ancestral do clado formado por *Tanaecium crucigerum*, *T. selloi* e *T. revillae* ocorreu uma extensão dos tricomas das nervuras para toda a lâmina. Posteriormente, no ancestral de *Tanaecium selloi* e *T. revillae* ocorreu um maior adensamento dos tricomas nas axilas entre as nervuras, formando domácias compostas de bolso e tufo de tricomas. Porém, em *T. selloi* os tricomas da lâmina e das nervuras foram perdidos, permanecendo somente aqueles associados ao bolso das domácias.

Uma maior concentração dos tricomas nas axilas entre as nervuras também se deu em *Tanaecium bilabiatum*. Já no ancestral do clado formado por *T. affinis*, *T.*

tetragonolobum e *T. truncatum* ocorreram três mudanças evolutivas: a perda dos tricomas das nervuras, a restrição dos tricomas nas axilas entre as nervuras e o surgimento do componente cova. Desse modo, esse ancestral adquiriu folíolos glabros com domácias formadas de bolso, cova e tricomas. Posteriormente, *T. affinis* perdeu o componente cova das domácias e readquiriu os tricomas sobre as nervuras, mantendo-se com os componentes bolso e tricomas nas domácias.

Enquanto em *Tanaecium caudiculatum* ocorreu perda dos tricomas das nervuras, em *T. pyramidatum* os tricomas se estenderam pela lâmina. Em ambas as espécies as domácias em bolso foram perdidas.

No ancestral do clado formado por *Lundia*, *Tynanthus* e *Cuspidaria*, os tricomas das nervuras e das domácias se estenderam por toda a lâmina. Em *Tynanthus villosus* e no ancestral do clado composto por *Cuspidaria subincana*, *C. cinerea*, *C. sceptrum* e *C. inaequalis*, o padrão de distribuição de tricomas nas domácias tornou-se igual ao do restante na lâmina, por isso as respectivas domácias passaram a se caracterizar apenas por bolso. Mais tarde, em *C. inaequalis*, os tricomas voltaram a se localizar somente sobre as nervuras e a compor as domácias.

Os tricomas passaram a se restringir apenas às nervuras e domácias também no ancestral do gênero *Lundia*. Entretanto, eles se estenderam novamente sobre a lâmina no ancestral do clado composto por *Lundia cordata*, *L. corymbosa*, *L. virginalis* e *L. densiflora*, com reversão em *L. virginalis*. Em *Lundia densiflora*, as domácias passaram a se caracterizar apenas pelo componente bolso (concentração dos tricomas igual nas domácias e na lâmina).

Já em *Lundia spruceana*, os tricomas das nervuras foram perdidos, assim como o componente bolso das domácias; estas passaram a ser formadas apenas por tricomas.

Os tricomas das nervuras e das domácias se estenderam pela lâmina também no ancestral do clado representado por *Fridericia erubescens*, *F. chica*, *F. cinnamomea*, *F. dispar*, *F. cinerea*, *F. spicata*, *F. rego*, *F. subincana*, *F. conjugata*, *F. nigrescens*, *F. pubescens*, *F. trailii*, *F. speciosa*, *F. oligantha*, *F. triplinervia*, *F. leucopogon* e *F. patellifera*. Pelo mesmo motivo observado em *L. densiflora*, as domácias do ancestral comum de *F. nigrescens* e *F. pubescens* também passaram a ser caracterizados somente pelo componente bolso. Em *F. chica* e *F. spicata* os tricomas passaram a se restringir somente às domácias.

Em *F. conjugata*, em *F. speciosa* e no ancestral do clado formado por *F. oligantha*, *F. triplinervia*, *F. leucopogon* e *F. patellifera*, os tricomas voltaram a se restringir às nervuras e às domácias. Porém, em *F. leucopogon*, a lâmina voltou a ser pilosa, e as domácias caracterizadas somente por bolso. Já em *F. conjugata* o componente bolso foi perdido, e as domácias passaram a ser formadas somente por tufo de tricomas.

No ancestral de *Fridericia platyphylla* e *F. pranceii*, os tricomas das nervuras foram perdidos, permanecendo apenas aqueles combinados ao bolso das domácias.

Em *Xylophragma harleyi* os tricomas das domácias e das nervuras se estenderam por toda a lâmina, e as domácias passaram a se caracterizar somente pelo componente bolso.

No ancestral de *Amphilophium* surgiram tricomas sobre as nervuras. No ancestral do clado formado por *Amphilophium crucigerum*, *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum* apareceram domácias em bolso, assim como os tricomas das nervuras se estenderam por toda a lâmina. Porém, logo os tricomas passaram a se restringir às nervuras no ancestral do clado formado por *A. askersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum*. Em seguida, no ancestral do clado composto por *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii* e *A. bauhinioides* as domácias em bolso foram perdidas e as lâminas tornaram-se totalmente glabras, dado que os tricomas das nervuras também desapareceram. Já no ancestral do clado formado por *Amphilophium askersonii* e *A. paniculatum* os tricomas ressurgiram em toda a lâmina. Depois, na lâmina pilosa de *A. paniculatum*, os tricomas se adensaram nas axilas entre as nervuras, formando domácias em tufo de tricomas.

Já nas domácias em bolso do ancestral de *A. frutescens* e *A. granulosum* apareceram tricomas. Posteriormente, os tricomas das nervuras e das domácias se estenderam por toda a lâmina em *A. granulosum*, embora tenham se mantido mais concentrados nas domácias.

No ancestral do clado formado por *Amphilophium elongatum* e *A. parkeri* os tricomas das nervuras se estenderam por toda a lâmina. Em seguida, ocorreu uma maior concentração de tricomas nas axilas entre as nervuras de *A. parkeri*, formando domácias em tufo de tricomas em lâmina pilosa. Já em *A. elongatum* evoluíram domácias em bolso.

Em *Bignonia*, ocorreu o aparecimento de domácias em bolso e tricomas na lâmina glabra de *B. bracteomana*, e de domácias formadas só por tricomas na lâmina glabra do

ancestral de *B. prieurei* e *B. hyacinthina*. Posteriormente, em *B. prieurei*, os tricomas se estenderam pelas nervuras, embora permanecessem mais concentrados nas axilas entre elas, assim como o componente bolso entrou na composição das domácias.

Quanto ao gênero *Stizophyllum*, seu ancestral portava folíolos pilosos (nervuras e lâmina) e domácias compostas de bolso e tufo de tricomas.

Surgiram tricomas sobre as nervuras nos folíolos do ancestral do clado formado por *Pleonotoma* e *Manaosella cordifolia*. Nesta última, os tricomas das nervuras se estenderam por toda a lâmina, e surgiram domácias formadas por bolso. Já em *P. stichadenium* ocorreu uma concentração de tricomas nas axilas entre as nervuras, formando domácias em tufo de tricomas.

No ancestral de *Adenocalymma adenophorum*, *A. nodosum*, *A. moringifolium*, *A. bracteosum* e *A. magnificum*, evoluíram folíolos totalmente pilosos (nervuras e lâmina), com reversão em *A. nodosum*. Já no ancestral do clado representado por *Adenocalymma bracteatum*, *A. salmoneum* e *A. trichlochladium* evoluíram apenas tricomas sobre as nervuras, com reversão em *A. salmoneum*. Posteriormente, em *A. trichlochladium*, os tricomas se estenderam por toda a lâmina e domácias em bolso surgiram.

No ancestral do clado composto por *Dolichandra unguis-cati*, *D. steymarkii* e *D. quadrivalvis*, ocorreu o aparecimento de tricomas sobre as nervuras, com reversão em *D. steymarkii*. Já em *Dolichandra quadrivalvis* os tricomas se estenderam pela lâmina.

Em *Mansoa hirsuta* e *Pyrostegia venusta* os tricomas surgiram em toda extensão da lâmina.

4.2. Nectários extraflorais (NEFs)

4.2.1. Padrão de evolução de NEFs (Figura 13)

Todas as espécies da filogenia da tribo Bignonieae apresentam NEFs, exceto *Adenocalymma trichlochladium*. Desse modo, o padrão de evolução obtido para esse caracter foi o mesmo sob os princípios de Máxima Parcimônia (transformações Acctran e Deltran) e Máxima Verossimilhança: o ancestral da tribo Bignonieae já portava esses NEFs, sendo observada somente uma reversão em *Adenocalymma trichlochladium* (Figura 13).

4.2.2. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de NEFs

Os testes realizados não revelaram correlação entre a evolução de NEFs e a evolução de domácias primárias (Tabela 10).

Tabela 10. Resultados dos testes de correlação entre evolução de NEFs e a evolução de domácias primárias. Em cinza, valores que indicam evolução independente dos caracteres.

		Máxima Parcimônia		Máxima Verossimilhança	
		<i>Concentrated Changes Test (CCT), 1.000 simulações - Valor de P</i>		<i>Pagel's 1994 Correlation Test</i>	
Caracter 1	Caracter 2	Acctran	Deltran	Diferença	Valor de P (1.000 simulações)
NEFs	Domácia primária	0,932	0,920	1,77	0,044

^a Se $P < 0,01$, hipótese nula (evolução independente dos caracteres) é rejeitada.

^b Diferença em verossimilhança entre o modelo de 8 parâmetros e o modelo de 4 parâmetros. Se a diferença é maior que 2, a hipótese nula (evolução independente dos caracteres) é rejeitada.

^c P indica a significância estatística do valor da diferença; se $P < 0,05$, o valor é significativo.

V. Discussão

1. Caracterização das acarodomácias

De acordo com o plano inicial, esperava-se completar a amostragem a partir do levantamento de 3 exsicatas por espécie, para a análise de 4 folíolos em face abaxial por exsicata. No entanto, essa tarefa mostrou-se ser um grande desafio. Em muitas exsicatas era raro encontrar 4 folíolos dispostos em face abaxial, e, quando presentes, com certa frequência encontravam-se dobrados sobre si ou quebrados com partes faltantes, o que exigia a busca por exsicatas extras para completar os 12 folíolos necessários. Além disso, várias espécies da amostragem não ocorrem no Brasil, o que exigia a solicitação de empréstimos a herbários internacionais. Esse material, porém, costumava demorar para ser enviado e, muitas vezes, apresentava-se com folíolos em face abaxial em número insuficiente, quando não nulo. Adicionalmente, o material proveniente de diferentes herbários continha alguns erros de identificação, o que demandava tempo adicional para serem corrigidos. Uma vez acertada a identificação, às vezes descobria-se que a exsicata em questão pertencia a uma espécie que não constava no conjunto de espécies a serem estudadas. Mesmo diante desses problemas, foi possível completar a amostragem para 96 das 104 espécies.

No trabalho de caracterização, observou-se que várias espécies de Bignonieae são polimórficas quanto às acarodomácias, isto é, em uma mesma espécie há indivíduos portadores e não portadores dessas estruturas. O'Dowd & Willson (1989) já haviam reportado essa variação intra-específica em plantas de outras famílias e verificaram que diferenças na presença de domácias entre indivíduos de uma mesma espécie podiam estar relacionadas com o estágio de desenvolvimento e o micro-hábitat ocupado. Para *Endiandra cowleyana* F.M. Bailey (Lauraceae), por exemplo, indivíduos sem ou com poucas domácias por folha eram árvores do sub-bosque, enquanto aqueles com mais domácias eram árvores emergentes do dossel (O'Dowd & Willson, 1989).

Por outro lado, a variação intra-específica pode não ser de todo verdadeira. É possível que os ramos da planta que foram utilizados para a montagem da exsicata não possuíssem domácias, ao contrário de outros ramos não herborizados. O'Dowd & Willson (1989) também já haviam constatado diferenças quanto à presença de domácias foliares entre ramos de uma mesma planta. Esse fenômeno é aparentemente comum, por exemplo, entre espécies de Lauraceae (Assis, com. pess.).

Como o presente trabalho focou somente plantas herborizadas, não foi possível averiguar se há, de fato, diferenças na presença de domácias foliares entre ramos distantes de um mesmo indivíduo. No entanto, verificaram-se diferenças quanto a essas características entre folhas de uma mesma exsicata, como em *Bignonia bracteomana*, *Cuspidaria cinerea*, *Manaosella cordifolia* e *Tanaecium affinis*. Em *Manaosella cordifolia*, por exemplo, foram analisadas 4 exsicatas, sendo encontradas domácias em todas elas; porém, em uma das exsicatas detectou-se um folíolo sem essas estruturas.

Para 47 das 58 espécies portadoras de domácias, não foi possível avaliar um total de 60 domácias primárias por espécie, isto é, 5 domácias primárias para cada um dos 12 folíolos analisados. Isso se justifica não somente por casos de variação intra-específica, sendo amostrados para uma dada espécie tanto indivíduos com como indivíduos sem essas estruturas, mas também a outros fatores. Às vezes, por exemplo, o número de domácias primárias em um folíolo não chegava a 5; em outras, embora fossem detectadas 5 domácias, algumas não podiam ser devidamente analisadas por estarem incompletas ou parcialmente inacessíveis. Isso acontecia quando algum componente da domácia se encontrava rompido ou colapsado ou quando a folha apresentava um dano em uma área que abrangia a domácia, restando apenas algum vestígio dessa estrutura ou quando a folha estava dobrada, deixando visível apenas parte da domácia ou, até mesmo, quando havia cola sobre a domácia. Como nas exsicatas de MO e NY as plantas são coladas na cartolina, às vezes deparava-se com domácias cobertas por cola, o que atrapalhava ou impedia a análise dessas estruturas.

Pôde-se constatar também que, dentre as plantas portadoras de domácias, a presença de folíolos grandes não indica, necessariamente, a presença de um maior número dessas estruturas. Por exemplo: nos folíolos grandes de *Bignonia hyacinthina* ($9,49 \pm 1,81$ cm x $16,37 \pm 2,27$ cm) e *Xylophragma myrianthum* ($6,34 \pm 1,99$ cm x $14,64 \pm 3,05$ cm) obtiveram-se médias de $9,50 \pm 2,58$ domácias/folíolo e $16,00 \pm 4,45$ domácias/folíolo, respectivamente; enquanto mais de 100 domácias foram encontradas nos folíolos relativamente menores de *Fridericia leucopogon* ($6,57 \pm 1,61$ cm x $9,22 \pm 2,45$ cm) e *Stizophyllum perforatum* ($3,18 \pm 0,49$ cm x $6,93 \pm 1,11$ cm).

Além disso, folíolos grandes também parecem não indicar a presença de domácias de dimensões elevadas. Os folíolos grandes de *Bignonia bracteomana* ($7,00 \pm 1,99$ cm x $14,34 \pm 2,96$ cm) e *Amphilophium elongatum* ($6,81 \pm 0,72$ cm x $10,75 \pm 1,72$ cm), por exemplo, apresentam bolsos de dimensões $0,45 \pm 0,24$ mm x $0,18 \pm 0,10$ mm e $0,43 \pm 0,09$ mm x $0,29 \pm 0,11$ mm, respectivamente; enquanto os folíolos menores de *Cuspidaria*

floribunda ($5,55 \pm 0,65$ cm x $7,98 \pm 0,71$ cm) e *Fridericia triplinervia* ($4,13 \pm 0,85$ cm x $8,50 \pm 1,46$ cm) apresentam bolsos maiores: $0,99 \pm 0,35$ mm x $0,79 \pm 0,36$ mm (Figura 4D) e $1,82 \pm 0,65$ x $2,32 \pm 1,31$ mm, respectivamente.

Quanto à localização das domácias, não foram encontradas plantas com apenas domácias secundárias e/ou domácias terciárias. Enquanto a presença de domácias terciárias implicava a presença também de domácias secundárias e primárias; a presença de domácias secundárias implicava a existência de domácias primárias. Tais observações sugerem a existência de uma hierarquia entre as domácias primárias, secundárias e terciárias: as terciárias submetidas às secundárias e às primárias, e as secundárias submetidas às primárias.

Observou-se também uma grande variação no número de domácias por folíolo em uma mesma espécie. Esse padrão pode ser evidenciado pelos desvios padrões elevados, assim como pelos casos em que há uma média abaixo de 100 referente a alguns folíolos e um número ">100" referente a outros (Tabela 4). Em *Tynanhtus villosus*, por exemplo, obteve-se média de $41,20 \pm 30,36$ domácias por folíolo; e em *Cuspidaria sceptrum*, média de $37,25 \pm 30,60$ para 8 folíolos e valores acima de 100 (>100) para outros 4. Mais uma vez, isso pode ser devido não somente a uma variação intra-específica, mas também a uma variação no corpo de um mesmo indivíduo, como já fora evidenciado em outras espécies de plantas por O'Dowd & Willson (1989). É possível que em determinadas partes da planta seja formada uma maior quantidade de domácias do que em outras. Isso poderia acontecer, por exemplo, para se privilegiar a presença de maiores densidades de ácaros benéficos em locais da planta que estivessem mais vulneráveis a um fator particular (como um ataque de artrópodes herbívoros).

Constatou-se também que a presença de domácias secundárias e terciárias não indica, necessariamente, que a quantidade de domácias no folíolo será elevada, embora, das 7 espécies em que foram observados casos de mais de 100 domácias por folíolo, 5 apresentassem domácias primárias, secundárias e terciárias, e 2 apresentassem domácias primárias e secundárias. *Tynanthus polyanthus*, por exemplo, apresenta domácias primárias, secundárias e terciárias, mas a média de domácias por folíolo é de apenas $6,00 \pm 0,82$. Por outro lado, quando há apenas domácias primárias presentes, a média raramente ultrapassa o valor de 10 domácias por folíolo, como é o caso de *Tanaecium revillae* ($10,17 \pm 3,27$).

De acordo com a classificação dos tipos de domácias foliares proposta por O'Dowd & Willson (1989), foram encontrados 4 tipos de domácias em Bignonieae: domácias em

bolso em 14 espécies; domácias em tufo de tricomas em 6 espécies; domácias que são uma combinação de bolso e tricomas em 36 espécies; e domácias que são uma combinação de bolso, tricomas e cova em 2 espécies. No entanto, a caracterização das domácias de uma dada espécie como sendo uma combinação de dois ou mais componentes não indica que todos esses componentes serão encontrados em qualquer domácia desse táxon. Essa variação pode ocorrer não apenas entre indivíduos de uma mesma espécie e entre ramos de um mesmo indivíduo, mas também em uma mesma folha (obs. pess.).

Também foi verificada uma variação considerável nas medidas dos componentes das domácias: comprimento e largura do bolso, diâmetro da cova e número de tricomas. Isso pode ser evidenciado pelo alto desvio padrão obtido para essas medidas em diferentes espécies, como também, no caso do número de tricomas, pelas espécies que apresentam uma média abaixo de 100 para um conjunto de domácias e valores acima de 100 (>100) para um outro conjunto dessas estruturas. Essa variação pode ser encontrada até mesmo entre domácias de uma mesma folha (obs. pess.).

As medições de largura e comprimento do componente bolso revelaram que a largura é sempre maior que o comprimento, exceto em *Fridericia triplinervia*. Nessa espécie, o comprimento do bolso é marcado por algumas projeções irregulares que lhe conferem um tamanho maior do que a largura (Figura 4D).

São necessários trabalhos que explorem em detalhe a variação intra-específica envolvendo a presença, a abundância por folíolo e os tipos de acarodomácias em Bignoniaceae. Para isso, a análise de um grande número de indivíduos por espécie seria fundamental (e não apenas 3 a 6, como realizado aqui), levando-se em conta diferentes habitats (ou micro-habitats) ocupados e diferentes estágios de desenvolvimento. Além disso, seria interessante checar como se dá a distribuição das domácias no corpo de um mesmo indivíduo, como também pesquisar o porquê dessa distribuição diferenciada. Para isso, a análise não deve se limitar às exsicatas, pois elas permitem o acesso a apenas uma determinada parte da planta. Deve-se optar, nesse caso, por uma análise que abranja folíolos provenientes de ramos distantes entre si.

Até o presente trabalho, apenas uma espécie de Bignoniaceae havia sido contemplada em estudos de caracterização de acarodomácias: *Distictis buccinatoria* (DC.) A.H. Gentry — sinônimo homotípico de *Amphilophium buccinatorium* (DC.) L.G. Lohmann — que compunha o conjunto de plantas analisadas por Pemberton & Turner (1989). Esses autores constataram que essa espécie apresenta domácias em bolso e média de

6,2 domácias por folíolo. Estas características se assemelham a de outras espécies de *Amphilophium* analisadas nesse trabalho, como *A. elongatum*, que também possui domácias em bolso e média de $4,25 \pm 2,29$ domácias por folíolo (Tabela 4).

Um aspecto praticamente inexplorado até o momento é a identificação dos ácaros usuários das domácias de Bignonieae, assim como a relação desses animais com as plantas do grupo. O único registro dessa natureza também se deve a Pemberton & Turner (1989), que constataram a presença de ácaros predadores *Euseius hibisci* (Chant) (Phytoseiidade) nas domácias de *Amphilophium buccinatorium*. Embora essa espécie não tenha sido amostrada na reconstrução filogenética da tribo Bignonieae (Lohmann, 2003, 2006), é possível que domácias em bolso de outras espécies de *Amphilophium* (por exemplo, *A. elongatum*) também sejam ocupadas por ácaros predadores fitoseídeos, uma vez que as filogenias permitem fazer certas previsões.

A identificação dos ácaros relacionados às domácias foliares de diferentes espécies da tribo Bignonieae representaria um importante passo para estudos inéditos de coevolução no grupo. Adicionalmente, poderia ser investigado se as variações observadas para os componentes das domácias (tipo, medidas e localização na lâmina foliolar) dentro e entre indivíduos de uma mesma espécie afetam, de alguma forma, a relação com os ácaros benéficos (espécies, hábitos alimentares e abundância).

Nishida *et al.* (2005), ao realizarem estudos anatômicos das domácias de *Cinnamomum camphora* (Lauraceae), detectaram diferentes tipos domácias em uma mesma folha, cada um associado a diferentes guildas de ácaros. Em Bignonieae, poderia ser pesquisado se a variação encontrada para os componentes das domácias em uma mesma folha trata-se de uma situação desse tipo.

Decerto que, para a realização de investigações mais particulares e minuciosas, deve-se trabalhar com um número de espécies bem menor do que a do presente trabalho, cujo objetivo era traçar um panorama geral acerca da caracterização das acarodomácias da tribo Bignonieae.

Trabalhos envolvendo a caracterização de domácias de um conjunto de espécies evolutivamente aparentadas são escassos. Adâmoli de Barros (1960b) e O'Dowd & Willson (1989) chegaram a realizar um trabalho desse tipo com variedades de *Coffea arabica* (Rubiaceae) e espécies do gênero *Coprosma* J.R. Forst. & G. Forst. (Rubiaceae), respectivamente. No entanto, eles não dispunham de filogenias que embasassem suas conclusões e permitissem a realização de estudos evolutivos.

2. Padrão de evolução de acarodomácias em Bignonieae

Os caracteres estabelecidos para o estudo da evolução das acarodomácias de Bignonieae — Domácia primária, Domácia secundária, Domácia terciária, Bolso, Cova e Tricomas na domácia — revelaram-se homoplásticos, sendo observadas várias evoluções e perdas.

As reconstruções do carácter "Domácia primária" diferiram somente no clado do género *Amphilophium*: 2 evoluções e 1 perda segundo a Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figura 5B); 4 evoluções e nenhuma perda segundo a Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figura 5C); e 3 evoluções e 1 perda segundo a Máxima Verossimilhança (Figura 5D).

Para o carácter "Domácia secundária", as reconstruções divergiram apenas no clado composto por *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*: 7 evoluções e 6 perdas segundo a Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figura 6B); 13 evoluções e nenhuma perda segundo a Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figura 6C); e 8 evoluções e 2 perdas segundo a Máxima Verossimilhança (Figura 6D).

Tanto sob a Máxima Parcimônia como a Máxima Verossimilhança, as reconstruções foram as mesmas para o carácter "Domácia terciária" (Figura 7).

Quanto ao carácter "Bolso", as reconstruções sob Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figura 8B), e sob Máxima Verossimilhança (Figura 8D) foram concordantes. Elas se diferenciaram da reconstrução sob Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figura 8C) somente no clado formado por *Amphilophium crucigerum*, *A. asckersonii*, *A. paniculatum*, *A. rodriguesii*, *A. bauhinioides*, *A. frutescens* e *A. granulosum*. Enquanto foram observados 2 evoluções e nenhuma perda nesse clado segundo a Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figura 8C), as outras duas reconstruções revelaram 1 evolução e 1 perda (Figuras 8B, 8D).

Já as reconstruções para o carácter "Tricomas na domácia" diferiram no clado composto por *Tanaecium*, *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*: 2 evoluções e 9 reversões de acordo com a Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figura 9B); 4 evoluções e 7 reversões segundo a Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figura 9C); e 5 evoluções e 6 reversões de acordo com a Máxima Verossimilhança (Figura 9D). Provavelmente o maior número de passos, especialmente de reversões, observado nas reconstruções desse carácter está associado à pilosidade foliolar. Como explanado em "Material e métodos", quando uma domácia era detectada

em lâmina pubescente, ela só era caracterizada como tendo tricomas em sua composição quando a densidade de tricomas nela presente diferia da densidade de tricomas encontrada no restante da lâmina. Dessa forma, muitas dessas reversões podem indicar não a perda de tricomas nas domácias, e sim que a concentração de tricomas nas domácias se igualou à do restante da lâmina.

Para o carácter "Cova", as reconstruções sob Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figura 10B), e Máxima Verossimilhança (Figura 10D) foram similares: 1 evolução e 1 perda. Já a realizada sob Máxima Parcimônia, transformação Deltran (Figura 10C), revelou 2 evoluções independentes desse carácter.

A partir das reconstruções realizadas sob a Máxima Parcimônia, foi possível constatar que aquelas que foram submetidas à transformação Acctran obtiveram mais reversões e menos surgimentos (evoluções) do que as que passaram pela transformação Deltran. Isso se deve ao fato de a transformação Acctran acelerar as mudanças evolutivas, enquanto a transformação Deltran as desacelera. No entanto, como as acarodomácias são estruturas bastante modificadas, especialmente aquelas que apresentam componentes complexos como bolso e cova, espera-se que a evolução dessas estruturas implique mais reversões do que surgimentos independentes em espécies próximas. Esse cenário é, portanto, mais consistente com a transformação Acctran.

Na reconstrução do carácter "Domácia secundária", por exemplo, a transformação Deltran (Figura 6C) resultou em 13 evoluções do carácter dentro do clado formado por *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Tynanthus* e *Lundia*. Por outro lado, a transformação Acctran (Figura 6B) e a Máxima Verossimilhança (Figura 6D) revelaram, respectivamente, 7 e 8 evoluções, o que seria um panorama mais esperado, partindo-se do princípio de que vários surgimentos independentes do carácter em espécies próximas seria pouco provável.

Outro claro exemplo pousa sobre a reconstrução do carácter "Cova", que foi atestado somente para duas espécies do género *Tanaecium*: *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*. À luz dos princípios de Máxima Parcimônia, transformação Acctran (Figura 10B), e Máxima Verossimilhança (Figura 10D), provavelmente o ancestral comum mais recente dessas duas espécies apresentava o componente cova em suas acarodomácias. Se fosse considerado que esse ancestral não portava cova (Máxima Parcimônia, transformação Deltran, Figura 10C), então seria preciso admitir duas evoluções paralelas desse carácter em *Tanaecium*.

Como a formação de domácias em cova em *Cinnamomum camphora* requer uma complexa reestruturação morfo-anatômica para sua formação, como a compactação de células e a formação de colênquima (Nishida *et al.*, 2006), é possível que algo semelhante aconteça durante a ontogênese das covas das domácias de *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*. Diante desse quadro, a evolução independente do componente cova em 2 espécies proximamente relacionadas seria um tanto improvável. Assim, o cenário mais esperado seria aquele representado pelas Figuras 6B e 6D, no qual o carácter “Cova” teria aparecido no ancestral de *T. truncatum*, *T. tetragonolobum* e *T. affinis*, com reversão em *T. affinis*.

Seria interessante a realização de estudos anatômicos e ontogenéticos das domácias de Bignonieae, tal como realizado por Nishida *et al.* (2006). Dessa forma, caso fossem encontrados padrões anatômicos e ontogenéticos similares entre as covas das domácias de *T. tetragonolobum* e *T. truncatum*, a hipótese de origem comum desse componente seria corroborada.

Estudos similares também poderiam ser feitos para se comparar a anatomia e a ontogenia dos outros componentes (bolso e tricomas), com o mesmo intuito de se buscar padrões que evidenciem uma origem comum. Seria esperado, por exemplo, que o componente bolso de *Tynanthus polyanthus* apresentasse similaridades anatômicas e ontogenéticas com o bolso de *Cuspidaria floribunda*, mas que apresentasse grandes diferenças em relação aos processos de formação do bolso de *Amphilophium frutescens* (Figura 4A), por exemplo. Nesse caso, a origem ancestral do bolso de *T. polyanthus* difere da origem ancestral do bolso de *Amphilophium frutescens*, o que leva a supor que os processos anatômicos e ontogenéticos que levam à formação de ambos os bolsos devem apresentar diferenças significativas entre si. Por outro lado, como *T. polyanthus* e *C. floribunda* compartilham um ancestral que já portava domácias com bolso, espera-se que os processos que levam à formação dessa estrutura seja bastante similar entre as duas espécies.

Adicionalmente, estudos ontogenéticos poderiam ser realizados para se verificar se, em algum estágio do desenvolvimento, certo componente é formado e depois perdido. Isso poderia ser esperado, por exemplo, em *Fridericia conjugata*, que possui domácias em tufo de tricomas. Como todas as outras espécies de *Fridericia* presentes na filogenia apresentam bolso nas domácias, é possível que, em determinado momento do desenvolvimento das folhas de *F. conjugata*, o componente bolso tenha um início de formação, mas que logo regride. Isso evidenciaria a origem ancestral compartilhada entre

as domácias em tufo de tricomas de *F. conjugata* e as domácias com bolso das demais espécies do gênero.

Por fim, são necessárias pesquisas que investiguem se os vários surgimentos (evoluções) observados para os caracteres referentes às acarodomácias são paralelismos ou convergências. Para isso, seria fundamental investigar as bases genéticas da formação das domácias, com o intuito de se descobrir se os vários surgimentos dessas estruturas dentro da tribo envolvem as mesmas bases genéticas (paralelismos) ou bases genéticas distintas (convergências). Caso sejam paralelismos, o que determinaria o acionamento dessas mesmas bases genéticas em vários momentos dentro da tribo? E no caso de serem convergências, que processos estariam envolvidos em compor caminhos ontogenéticos distintos que levassem à formação de estruturas aparentemente similares entre si, tanto do ponto de vista morfológico quanto funcional? Infelizmente, até o momento não existem trabalhos abordando as bases genéticas das acarodomácias. Caso fosse descoberto, por exemplo, que os surgimentos das acarodomácias são paralelismos, as pesquisas poderiam ser estendidas para outros grupos de plantas. Se fossem encontradas bases genéticas correspondentes nesses grupos, seria uma descoberta surpreendente, pois possibilitaria a realização de pesquisas que buscassem acionar essas mesmas bases em plantas de interesse econômico.

3. Correlação entre os padrões de evolução de caracteres associados às acarodomácias

Os testes (*Concentrated Changes Test* e *Pagel 1994's Correlation Test*) realizados revelaram correlação entre a evolução de domácias primárias, secundárias e terciárias, assim como entre a evolução dos componentes bolso e tricomas. A evolução do componente cova, por sua vez, não se mostrou correlacionada com a dos demais componentes.

Em geral, quanto à localização das acarodomácias, observou-se a seguinte sequência de eventos evolutivos: primeiro apareceram as domácias primárias, posteriormente as domácias secundárias e, por fim, as domácias terciárias. Nos poucos casos, porém, em que se verificaram surgimentos concomitantes — como de domácias primárias e secundárias (ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*), de domácias secundárias e terciárias (*Fridericia pubescens*) e de domácias primárias, secundárias e terciárias (ancestral do gênero *Stizophyllum*) —, não necessariamente tratam-se de surgimentos simultâneos. Nessas linhagens evolutivas, o aparecimento desses caracteres

pode também ter sido sequencial; desse modo, toda a sequência evolutiva teria ocorrido ao longo de um único ramo da filogenia. No entanto, é difícil levantar evidências para essa hipótese, uma vez que esses ramos originaram um baixo número de táxons. (Esse mesmo raciocínio pode ser feito em vários outros momentos em que se constata uma evolução concomitante de dois ou mais caracteres em um mesmo ramo da filogenia.)

Quanto aos componentes das domácias de Bignoniaceae, uma vez que a maior parte das espécies portadoras apresenta bolso e tricomas na composição dessas estruturas, o padrão evolutivo de ambos os componentes é semelhante. Essa semelhança foi corroborada pelos testes de evolução correlacionada, que indicaram uma correlação positiva entre a evolução de bolso e tricomas. Entretanto, algumas pequenas diferenças podem ser levantadas ao se comparar as diferentes reconstruções. Por exemplo: segundo a Máxima Parcimônia, transformação Acctran, o ancestral do clado formado por *Tanaecium*, *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Lundia* e *Tynanthus* já possuía domácias compostas por bolso e tricomas. Já segundo a Máxima Parcimônia, transformação Deltran, e a Máxima Verossimilhança, esse ancestral deveria apresentar somente domácias formadas por bolso. Nesse caso, os tricomas teriam aparecido em alguns momentos dentro de *Tanaecium* e também no ancestral do clado composto por *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Lundia* e *Tynanthus*. No entanto, o quadro fornecido pelas reconstruções de Máxima Parcimônia, transformação Deltran, e Máxima Verossimilhança levantam uma questão interessante: será que o ancestral de *Tanaecium*, *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Lundia* e *Tynanthus* apresentava domácias em bolso em lâmina glabra ou em lâmina pubescente? Pois, nesse último caso, haveria tricomas nas domácias, mas, diante de uma densidade igual à da lâmina, tais estruturas seriam designadas somente como domácias em bolso, conforme metodologia empregada na primeira fase desse trabalho. Essa questão será retomada no próximo item.

A combinação de componentes na formação das domácias certamente as tornam mais complexas e, possivelmente, mais eficientes na proteção de ácaros benéficos, o que talvez justifique a evolução correlacionada entre bolso e tricomas.

Um ponto que ainda carece de investigação é o valor adaptativo que as domácias conferem às plantas. No entanto, o estudo evolutivo das acarodomácias pode auxiliar na seleção de espécies para a realização de experimentos que visem a essa investigação. Matos *et al.* (2006) aponta que boa parte dos estudos que buscam testar a hipótese de mutualismo planta ácaro-benéfico aplicam métodos como bloquear domácias (Walter & O'Dowd, 1992a; Norton *et al.*, 2000; English-Loeb *et al.*, 2002; Matos *et al.*, 2004; Romero

& Benson, 2004) ou adicionar domácias artificiais (Agrawal & Karban, 1997). Esse tipo de trabalho prejudica a avaliação do valor adaptativo (aumento na taxa reprodutiva medida através da produção de frutos e sementes) conferido pelas domácias às plantas, pois, apesar de evidenciar os benefícios dessas estruturas para as plantas, não levam em consideração o gasto energético para a sua produção (Matos *et al.*, 2006). Ao ter as domácias bloqueadas, a planta não sofre uma redução na energia dispendida para a produção dessas estruturas e, ao receber domácias artificiais, ela não têm um gasto energético para isso (Matos *et al.*, 2006). Diante desse quadro, Matos *et al.* (2006) propõem que a avaliação do valor adaptativo poderia ser realizada por meio de experimentos entre variedades de plantas que apresentem diferenças quanto ao tamanho e ao número de domácias. Em Bignoniaceae, isso poderia ser realizado entre espécies-irmãs, como *Fridericia triplinervia* e *F. oligantha* (que apresentam diferenças significativas quanto ao tamanho de domácias — $1,82 \pm 0,65$ mm x $2,32 \pm 1,31$ mm e $0,74 \pm 0,26$ mm x $0,49 \pm 0,30$ mm, respectivamente) e *Tynanthus polyanthus* e *T. villosus* (que apresentam diferença considerável quanto ao número de domácias/folículo — $6,00 \pm 0,82$ e $41,20 \pm 30,36$, respectivamente). Nesses experimentos, portanto, os valores adaptativos associados a cada situação poderiam ser avaliados e comparados, possibilitando estimar os custos e benefícios das domácias para as plantas envolvidas.

Em contrapartida, é possível que em algumas espécies as acarodomácias sejam apenas estruturas vestigiais. Nesse caso, elas representariam somente uma herança evolutiva do ancestral e não implicariam vantagem adaptativa à espécie atual em questão. Diante desse contexto, as domácias não seriam mais protegidas pela seleção natural e tenderiam a desaparecer gradativamente. Esse pode ser o caso, por exemplo, de *Amphilophium crucigerum*, cujas domácias são raras (presentes em 2 dos 12 folículos analisados), escassas (apenas 1 domácia por folículo) e apresentam os menores bolsos da tribo Bignoniaceae ($0,33 \pm 0,01$ mm x $0,10 \pm 0,03$ mm).

O padrão evolutivo das acarodomácias também pode auxiliar no teste em campo e/ou laboratório de uma série de hipóteses evolutivas e ecológicas.

Norton *et al.* (2000) e English-Loeb *et al.* (2005), por exemplo, verificaram que indivíduos de *Vitis* com domácias maiores têm mais ácaros benéficos do que plantas com domácias menores. Para se verificar se o mesmo ocorre em Bignoniaceae, poderiam ser selecionadas espécies aparentadas que apresentassem grandes diferenças no tamanho das domácias e testar se há relação positiva entre o tamanho de domácias e a densidade de ácaros benéficos. Poderiam ser escolhidas, por exemplo, as espécies-irmãs *Fridericia*

triplinervia e *F. oligantha* (ambas com cerca de 3 a 4 domácias por folíolo): enquanto a primeira apresenta os maiores bolsos encontrados no grupo ($1,82 \pm 0,65$ mm x $2,32 \pm 1,31$ mm), a segunda possui bolsos relativamente menores ($0,74 \pm 0,26$ x $0,49 \pm 0,30$ mm). Outro exemplo poderia ser representado pelas espécies-irmãs *Fridericia speciosa* e *F. trailii*, ambas com cerca de 8 domácias por folíolo e com bolsos de tamanhos similares, mas que diferem quanto ao tamanho do tufo (adensamento) de tricomas: *F. speciosa* com média de $68,97 \pm 29,59$ ou >100 tricomas por domácia e *F. trailii* com média de $10,40 \pm 3,38$ tricomas por domácia.

Raciocínio semelhante pode ser feito com relação ao número de domácias por folíolo, pois, como um maior número de domácias implicaria uma maior oferta de abrigo, possivelmente as populações de ácaros benéficos seriam também maiores nessa circunstância. Para se testar essa hipótese, poderiam ser escolhidas espécies próximas que apresentassem diferença significativa quanto a essa característica, e cujas domácias fossem formadas pelos mesmos componentes e tivessem dimensões similares. Em Bignonieae, como exemplo, essas espécies poderiam ser *Fridericia leucopogon* (>100 domácias/folíolo) e *F. nigrescens* ($2,50 \pm 1,76$ domácias) ou *Cuspidaria cinerea* ($2,70 \pm 0,95$ domácias/folíolo) e *C. subincana* ($12,50 \pm 4,34$ domácias/folíolo).

Caso fosse encontrada uma relação positiva entre tamanho de domácias e densidade de ácaros benéficos e entre número de domácias/folíolo e densidade de ácaros benéficos, poderia ser testado se maiores populações desses ácaros implicam, de fato, uma maior proteção à planta. Monks *et al.* (2007) detectaram que bastava uma densidade baixa de ácaros fungívoros nas folhas de *Coprosma lucida* (menos de 3 indivíduos por folha), para que a infecção por fungos patogênicos sofresse um controle significativo. Por isso, Monks *et al.* (2007) afirmam que a função primordial das domácias de *C. lucida* seria garantir a presença de ácaros benéficos na planta, e não maximizar a densidade desses animais. Diante desse cenário, por que certas plantas investiriam na produção de um número excessivo de domácias por folíolo? Monks *et al.* (2007) especulam que um maior número de domácias por folha poderia implicar uma maior chance de sobrevivência ao ácaro benéfico (maior probabilidade de não ser encontrado pelo predador), pois seus predadores teriam que gastar um tempo prolongado (averiguando várias domácias) à procura de uma presa, o que não ocorreria em circunstâncias com poucas domácias (ou refúgios) na folha. Além disso, um maior número dessas estruturas na folha também significaria um menor percurso a ser percorrido pelo

ácaro benéfico em busca de refúgio, em caso de ataque repentino de um predador (Monks *et al.*, 2007).

Como em Bignoniaceae há várias espécies com mais de 100 domácias por folíolo, esse grupo é ideal para se pesquisar as ideias mencionadas acima. Além disso, o número elevado de domácias em Bignoniaceae normalmente é atingido por contribuição das domácias secundárias e terciárias, que são menores que as domácias primárias (obs. pess.). Isso gera uma dúvida: será que as domácias secundárias e terciárias são tão eficientes aos ácaros quanto as domácias primárias? Será que elas são igualmente utilizadas pelos ácaros? Em caso negativo, qual seria a importância ecológica representada por elas? Talvez, de acordo com a especulação levantada por Monks *et al.* (2007), caso um predador apareça de repente e o ácaro se encontre distante da nervura central (e, portanto, das domácias primárias), as domácias secundárias e terciárias mais próximas, embora menores que as primárias, possam representar uma boa alternativa de refúgio, pois melhor um refúgio pequeno do que nenhum. Porém, seria interessante investigar se essa superprodução de acarodomácias está associada a superpopulações de ácaros benéficos ou simplesmente à garantia de residência e sobrevivência de poucos ácaros benéficos por folha. Paralelamente a essas hipóteses, deveria ser avaliada a relação custo-benefício associada a essa superprodução de domácias foliares.

Além de variações no tamanho e no número de domácias/folíolo, também poderia ser pesquisado se o tipo de tricoma presente na domácia interfere, de alguma forma, na relação com os ácaros benéficos. Para isso, poderiam ser comparadas populações de ácaros em espécies de plantas com diferentes tipos de tricomas nas domácias, por exemplo, *Fridericia rego* (com tricomas simples), *F. dispar* (com tricomas simples e dendríticos) e *F. cinnamomea* (com tricomas dendríticos). Como os tricomas dendríticos são ramificados, é possível que o emaranhado proporcionado por eles produza um adensamento de tricomas maior e mais complexo do que aquele produzido unicamente por tricomas simples.

A partir das reconstruções realizadas, é interessante notar o aparecimento do componente cova. Segundo o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Acctran, esse componente surgiu entrando na composição das domácias em bolso e tricomas já presentes no ancestral do clado formado por *Tanaecium affinis*, *T. truncatum* e *T. tetragonolobum*; na Máxima Verossimilhança, a cova, juntamente com os tricomas, entrou na composição das domácias em bolso já apresentadas por esse ancestral. No entanto, *Tanaecium affinis*, espécie-irmã de *T. truncatum* e *T. tetragonolobum*, sofreu uma

reversão quanto a esse caracter, passando a portar apenas domácias em bolso e tricomas (Máxima Parcimônia, transformação Acctran, e Máxima Verossimilhança). Por que o componente cova apareceu apenas no ancestral de *T. affinis*, *T. truncatum* e *T. tetragonolobum* e foi perdido em *T. affinis*? Será que existe algum fator especial associado a esse fenômeno?

Em *Tanaecium truncatum* e *T. tetragonolobum*, a cova se localiza abaixo da lamela correspondente ao bolso; além disso, ainda há tricomas associados à borda da cova (obs. pess.). Como a abertura da cova é bem menor que a do bolso, certamente ela confere maior proteção aos ácaros, tanto por delimitar um espaço mais fechado, como por impedir a entrada de artrópodes de porte maior (potenciais predadores). Como a abertura é menor, é até possível que essas domácias possam ser ocupadas por ácaros também menores, como os herbívoros Eryophidae, como encontrado por Romero & Benson (2004) em domácias de *Cupania vernalis* (Sapindaceae). Nesse caso, poderia ser investigado se o fenômeno se trata de um parasitismo da relação mutualística entre planta e ácaros predadores, ou de um fator estabilizante da relação predador-presa (Nachman, 1991; Romero & Benson, 2004, 2005).

Se as domácias apresentadas por *T. truncatum* e *T. tetragonolobum* são sinônimo de maior proteção aos ácaros, o que afetaria diretamente o mutualismo planta-ácaro benéfico, é uma questão em aberto. Porém, o clado composto por essas 2 espécies, mais *T. affinis* (que só tem bolso e tricomas nas domácias), representa um interessante clado para o estudo da relação das diferentes complexidades estruturais das domácias com o mutualismo entre plantas e ácaros. Como ponto de partida, seria crucial identificar quais espécies e guildas de ácaros utilizam as domácias dessas diferentes espécies de *Tanaecium*.

4. Correlação entre o padrão de evolução de acarodomácias e o de características morfológicas selecionadas

Primeiramente, no que tange a evolução de pilosidade foliolar em Bignonieae, pôde-se constatar que, geralmente, o aparecimento de tricomas somente sobre as nervuras precedeu a extensão dos tricomas por toda a lâmina foliolar.

Além disso, os testes de correlação revelaram que a evolução de domácias está associada à evolução de pilosidade foliolar. As domácias geralmente apareciam quando já havia tricomas presentes, seja apenas sobre as nervuras, seja sobre a lâmina como um todo; ou as domácias e a pilosidade (nervura ou lâmina) surgiam concomitantemente.

No ancestral do clado formado por *Tanaecium*, *Fridericia*, *Xylophragma*, *Cuspidaria*, *Lundia* e *Tynanthus*, por exemplo, segundo o princípio de Máxima Parcimônia, transformação Acctran, domácias em bolso e tricomas surgiram em um ancestral que já apresentava tricomas sobre as nervuras. Além disso, nesse ancestral, o surgimento das domácias foi acompanhado pela extensão dos tricomas por toda a lâmina. Já de acordo com a Máxima Parcimônia, transformação Deltran, e a Máxima Verossimilhança, nesse ancestral as domácias em bolso surgiram juntamente com o aparecimento de tricomas sobre as nervuras.

A existência de tricomas (nervura ou lâmina) antes do aparecimento das domácias talvez já representasse um micro-hábitat atraente para os ácaros benéficos. Desse modo, a seleção posterior das domácias teria se dado de forma a fortalecer a relação planta-ácaro benéfico iniciada anteriormente.

Ademais, é possível também que a combinação de domácias com pilosidade foliar exerça um efeito aditivo na abundância de ácaros benéficos, como Laughner *et al.* (2008) verificaram nas populações do ácaro predador *Typhlodromus pyri* em folhas pilosas e com domácias de *Vitis riparia*. Essa hipótese poderia ser testada em campo, comparando-se, por exemplo, a densidade de ácaros benéficos em espécies de Bignonieae com diferentes níveis de pilosidade em seus folíolos com domácias. Como exemplo, poderiam ser selecionadas as espécies *Tanaecium selloi* (lâmina glabra), *T. bilabiatum* (tricomas nas nervuras) e *T. revillae* (tricomas por toda a lâmina), sendo que as três apresentam domácias formadas por bolso e tricomas e aproximadamente 10 domácias por folíolo. De acordo com o encontrado por Laughner *et al.* (2008), seriam esperadas maiores densidade de ácaros benéficos nos folíolos pilosos de *T. reville*. Além disso, possivelmente os folíolos com pilosidade intermediária de *T. bilabiatum* apresentaria uma maior densidade de ácaros do que os folíolos glabros de *T. selloi*.

Por outro lado, em dois momentos da história evolutiva de Bignonieae o surgimento de domácias não esteve associado à presença (prévia ou concomitante) de pilosidade foliolar: em *Bignonia bracteomana* e no ancestral de *Bignonia priurei* e *B. hyacinthina*, cujas domácias surgiram em lâmina totalmente glabra. No entanto, as domácias que surgiram nesses dois momentos apresentavam tricomas em sua composição: em *B. bracteomana*, os tricomas estavam associados ao componente bolso; e, no ancestral de *B. priurei* e *B. hyacinthina*, as domácias eram caracterizadas apenas por tufo de tricomas. Só depois, em *B. priurei*, os bolsos surgiram, enquanto os tricomas das domácias também se estenderam pelas nervuras.

Contudo, pode-se concluir que o aparecimento das domácias está sempre associado à presença de tricomas pois, mesmo em *Bignonia*, as domácias que surgiram em lâmina glabra apresentavam tricomas em sua composição. Em nenhum momento da evolução de acarodomácias na tribo Bignonieae constatou-se o surgimento de apenas bolso em lâmina glabra. Isso levanta uma interessante questão: seriam os tricomas tão fundamentais à acarofilia? Por quê?

É possível que os tricomas nas domácias, como constatado por Grostal & O'Dowd (1994), exerçam uma verdadeira proteção contra a baixa umidade relativa (UR). Norton *et al.* (2001) especulam que os tufo de tricomas podem ter uma circulação reduzida do ar em seu interior, o que resultaria em uma maior umidade. Além disso, a presença de tricomas não apenas nas axilas entre as nervuras, mas também sobre as nervuras ou na lâmina inteira poderia maximizar essa retenção de umidade benéfica aos ácaros mutualistas. Esse ponto é particularmente interessante pois, como em Bignonieae predominam espécies de hábito lianescente, as folhas dessas plantas encontram-se, em sua maioria, junto à copa das árvores. Como no dossel ocorrem maiores variações na umidade relativa do que em estratos mais inferiores da mata (Madigosky, 2004), a presença de tricomas (nas domácias e/ou nas nervuras e na lâmina) seria muito importante aos ácaros benéficos, pois garantiriam um micro-ambiente mais úmido em situações de diminuição na UR do dossel.

Os tricomas também podem exercer um importante papel na proteção contra predadores, pois certamente dificultam a ação de predadores forrageadores à procura de presas, não só por fazê-los dispende um longo tempo à procura de alimento, como também por dificultar sua locomoção (Norton *et al.*, 2001; Roda *et al.*, 2000; Seelmann *et al.*, 2007). Finalmente, os tricomas também podem desempenhar o papel de fornecedor indireto de alimento alternativo aos ácaros benéficos (Roda *et al.*, 2003). O emaranhado de tricomas pode aumentar a retenção de esporos de fungos e grãos de pólen, que podem representar importantes fontes de alimento aos ácaros, quando as suas presas encontram-se ausentes ou escassas (Roda *et al.*, 2003). Dessa forma, a planta garantiria a presença constante de um exército de ácaros benéficos em seu corpo.

Portanto, a partir da constatação de que a evolução de domácias foliares está associada à evolução de pilosidade foliar, é importante que os estudos sobre acarodomácias passem a levar em conta também a pilosidade das folhas, pois é possível que ambas as características atuem conjuntamente na relação planta-ácaro benéfico. Além disso, avaliar a densidade desses tricomas, assim como se são tricomas eretos ou

prostrados, simples ou dendríticos, curtos ou longos, deve ser igualmente fundamental para se explorar em minúcia a relação dos ácaros com a variação na arquitetura foliar.

Outras variações interessantes na arquitetura foliar podem ser encontradas em Bignonieae. Em *Cuspidaria sceptrum*, por exemplo, a lâmina é preenchida por tricomas simples e glandulares. Walter (1996) aponta que a presença de tricomas glandulares que produzem secreções pegajosas afeta negativamente o número de ácaros benéficos, pois podem dificultar a locomoção e, até mesmo, intoxicá-los. Uma investigação detalhada da composição química das secreções dos tricomas glandulares de *C. sceptrum*, assim como da relação desses tricomas com os ácaros benéficos seriam de extrema importância, principalmente porque essa espécie apresenta um elevado número de domácias por folíolo ($37,27 \pm 20,60$ ou >100) e bolsos de um tamanho razoável ($0,78 \pm 0,25$ mm x $0,56 \pm 0,25$ mm).

Um outro exemplo de variação na arquitetura foliar que chama a atenção encontra-se no clado formado por *Tanaecium affinis*, *T. truncatum* e *T. tetragonolobum*. No ancestral desse clado, o aparecimento do componente cova nas domácias coincidiu com a perda dos tricomas sobre as nervuras (Máxima Parcimônia, transformação Acctran, e Máxima Verossimilhança). Posteriormente, quando o componente cova desapareceu em *T. affinis*, os tricomas nas nervuras retornaram. É possível que haja alguma relação entre a perda da cova e o ressurgimento dos tricomas sobre as nervuras e vice-versa; talvez a presença de um elemento, de alguma forma, compense a ausência do outro.

Quanto à evolução dos supostos NEFs (Figuras 4A, 4B, 4E, 4J), os testes realizados não indicaram correlação com a evolução de acarodomácias. De fato, como o ancestral de Bignonieae já possuía essas estruturas na face abaxial de seus folíolos (Figura 13), certamente não seria esperada uma relação com as múltiplas evoluções posteriores de domácias. Porém, em algumas espécies, como *Fridericia trailii* e *F. patellifera*, há um aglomerado dessas estruturas dentro das acarodomácias (obs. pess.). Isso sugere que esses supostos NEFs, que deveriam ter uma determinada função no ancestral de Bignonieae, talvez tenham passado a desempenhar uma função adicional nas linhagens em que essas estruturas passaram a se concentrar dentro das domácias. É possível, por exemplo, que esses NEFs ofereçam néctar como alimento alternativo a ácaros benéficos predadores, representando, assim, uma exaptação. Nesse caso, tratar-se-ia de um padrão já constatado em outros grupos vegetais: por meio da oferta de néctar extrafloral, a planta assegura a presença de ácaros protetores em seu corpo quando o alimento principal desses animais (presas, como ácaros herbívoros, por exemplo) se

encontra ausente ou escasso (Baker & Klein, 1992; Van Rijn & Tanigoshi, 1999; Choh *et al.*, 2004; Ozawa & Yano, 2009). É possível também que, como as domácias muitas vezes funcionam como maternidades, os indivíduos em estágio larval que nascem dentro dessas estruturas se alimentem do néctar fornecido por esses NEFs. Diante dessa possibilidade, as fêmeas adultas de ácaros benéficos priorizariam fazer a oviposição em locais que suprissem duas necessidades básicas da prole: segurança e nutrição.

Como pouco se sabe sobre essas supostas estruturas produtoras de néctar, são cruciais trabalhos que investiguem a composição química da secreção, a função, a anatomia, a distribuição e a abundância dessas estruturas nos folíolos de diferentes espécies da tribo Bignonieae. Nogueira *et al.* (com. pess.) chegaram a realizar estudos anatômicos dessas estruturas em folíolos de *Anemopaegma*, e constataram que elas realmente têm uma natureza glandular. Porém, trabalhos complementares são necessários para, por exemplo, investigar a possível associação com o mutualismo planta-ácaro benéfico.

As reconstruções de caracteres ancestrais realizadas sugerem, ainda, mais alguns pontos que são discutidos a seguir.

Em várias espécies de Bignonieae, a lâmina é totalmente glabra, como também não há domácias presentes. Será que pode existir relação entre plantas e ácaros benéficos nessas circunstâncias? Seelmann *et al.* (2007), por exemplo, encontraram que o ácaro predador *Euseius filandicus* predomina em macieiras com folhas glabras. Padrão similar poderia ser pesquisado em espécies de Bignoniae. Um gênero interessante para essa investigação seria *Mansoa*, que apresenta várias espécies com lâmina glabra e com os supostos NEFs concentrados nas axilas entre as nervuras (obs. pess.). Além disso, há em *Mansoa* uma espécie com folíolos vilosos, *Mansoa hirsuta*, e que também apresenta NEFs concentrados nas axilas entre as nervuras. Portanto, poderiam ser realizados experimentos que comparassem *M. hirsuta* com espécies de folíolos glabros, como *M. difficilis*, em relação à acarofilia, atendo-se especialmente à possível utilização dos NEFs pelos ácaros benéficos.

Outro aspecto interessante ressaltado pelas reconstruções de caracteres ancestrais está associado ao gênero *Stizoplyllum*. O ancestral desse gênero adquiriu pilosidade nas nervuras e na lâmina, além de domácias primárias, secundárias e terciárias compostas de bolso e tricomas, ou seja, um panorama ideal para o desenvolvimento de simbiose com ácaros mutualistas. Além disso, como *Stizoplyllum* foi um dos primeiros gêneros da tribo a divergir, é possível que a relação mutualística entre

plantas desse táxon e ácaros benéficos seja bastante antiga no grupo, o que torna esse gênero especialmente atraente para o estudo do mutualismo planta-ácaro benéfico. Adicionalmente, esse ancestral também adquiriu caule fistuloso (ramos ocos) que pode ser ocupado por formigas mutualistas *Crematogaster* sp., funcionando como mirmecodomácias (Lohmann & Hopkins, 1999; Lohmann, com. pess.). Ademais, os NEFs presentes nas folhas das espécies desse gênero são bastante proeminentes e são utilizados por essas formigas (Lohmann, com. pess.). Possivelmente esses NEFs também devem ser usufruídos pelos ácaros. O'Dowd & Willson (1989) já haviam apontado que a co-ocorrência de acarodomácias e mirmecodomácias em uma mesma espécie é bastante rara, sugerindo que a evolução de mirmecofilia e acarofilia não devem estar relacionadas. A história evolutiva do gênero *Stizophyllum*, no entanto, parece ser uma exceção e, por isso, merece atenção especial.

Outro ponto que merece destaque está relacionado ao ancestral do clado formado por *Amphilophium elongatum* e *A. parkeri*. De acordo com as reconstruções do carácter "Domácia primária" (Figura 5), esse ancestral era portador de domácias. Entretanto, como *A. elongatum* possui domácias compostas apenas por bolso e *A. parkeri* tem domácias em tricomas, as reconstruções dos caracteres "Bolso" e "Tricomas na domácia" apenas revelaram que o ancestral desse pequeno clado não apresentava nem bolso e nem tricomas. De fato, é possível que esse ancestral não portasse domácias e que domácias em bolso e domácias em tricomas tivessem evoluído independentemente nessas duas espécies-irmãs. No entanto, a partir das reconstrução dos caracteres referentes à pilosidade foliolar, foi possível levantar que esse ancestral adquirira pilosidade tanto nas nervuras como na lâmina, o que já devia representar um micro-hábitat atraente a ácaros benéficos. Posteriormente, na linhagem que deu origem a *A. parkeri* ocorreu um maior adensamento de tricomas nas axilas, formando domácias em tufo de tricomas em lâmina pilosa; e, na linhagem que originou *A. elongatum*, ocorreu evolução de domácias em bolso, sem alteração na concentração de tricomas na região das domácias. Assim, embora o ancestral de *A. parkeri* e *A. elongatum* pudesse não ter domácias, possivelmente já apresentava uma arquitetura foliar propícia à relação com ácaros benéficos.

Outras correlações entre padrões de evolução de caracteres associados à acarofilia também poderiam ser testadas, tais como: 1. tamanho dos folíolos e presença de domácias; 2. tamanho dos folíolos e número de domácias por folíolo; e 3. tamanho dos folíolos e tamanho das domácias. Contudo, como os caracteres "Tamanho do folíolo",

"Número de domácias por folíolo" e "Tamanho da domácia" são quantitativos, seria necessário discretizá-los em caracteres binários para que pudessem ser submetidos aos testes de correlação *Concentrated Changes Test* (CCT) (Maddison & Maddison, 1992) e *Pagel's 1994 Correlation Test* (Pagel, 1994). Porém, separar a alta variação morfológica normalmente verificada em caracteres quantitativos em apenas dois estados representa uma grande dificuldade. Dessa forma, o ideal seria que os testes de correlação evolutiva pudessem ser realizados diretamente com os dados quantitativos.

Como para todos os caracteres estudados nesse trabalho foram constatadas espécies polimórficas, adotou-se o critério de codificação de variação intra-específica *Any instance* (Stevens, 1991; Campbell & Frost, 1993; Wiens, 2000). Entretanto, critérios alternativos para codificação de caracteres que possibilitam codificar polimorfismos em caracteres multi-estado também estão disponíveis. É o caso, por exemplo, do critério *Scaled*, que codifica os caracteres nos seguintes estados: ausente (0), polimórfico (1) e fixado/presente (2) (Stevens, 1991; Campbell & Frost, 1993; Wiens, 2000). Seria interessante realizar as reconstruções dos caracteres referentes às acarodomácias também segundo critérios alternativos que admitem codificar estados polimórficos. Porém, os testes de correlação empregados nesse trabalho não poderiam ser utilizados, pois o estabelecimento de caracteres binários é um requisito fundamental para que esses testes possam ser realizados. Além disso, idealmente deveria ser analisado um maior número de indivíduos para se julgar se certa espécie é ou não polimórfica para o carácter em questão, como também não se limitar a apenas um (ou alguns) ramo(s) da planta (como acontece quando a análise se restringe às exsicatas), pois certos caracteres podem ser expressos apenas em partes específicas do corpo do vegetal.

Com o aumento da disponibilidade de filogenias para diversos grupos de plantas, ampliam-se as oportunidades para o desenvolvimento de trabalhos semelhantes a este em outros táxons vegetais. Além disso, um maior número de estudos sobre a relação planta-ácaro benéfico em grupos de plantas nativas também trariam excelentes contribuições para um melhor entendimento da acarofilia em sistemas naturais. Esse aspecto é de especial importância, dado que boa parte dos trabalhos sobre domácias foliares (e outras características associadas à acarofilia, como pilosidade foliar e NEFs) são focados em plantas agrícolas. Certamente, um maior número de estudos de campo associados a filogenias de grupos vegetais particulares possibilitarão um melhor entendimento sobre a diversidade dessa relação mutualística, assim como sobre o processo de evolução e especialização dessa interação.

VI. Conclusões

- 1) O presente trabalho visou caracterizar as acarodomácias de representantes da tribo Bignonieae (Bignoniaceae) e estudar o padrão de evolução dessas estruturas com base em uma filogenia robusta do grupo (Lohmann, 2003, 2006). Além disso, esse estudo realizou testes de evolução correlacionada entre a evolução de acarodomácias e a de características potencialmente associadas à acarofilia (pilosidade foliolar e NEFs).
- 2) Para a caracterização das domácias foliares, analisaram-se exsicatas das mesmas espécies amostradas na filogenia. Foram analisados, no máximo, 4 folíolos por exsicata e, idealmente, 12 folíolos por espécie. Não foi possível completar a amostragem de 12 folíolos totais para 8 espécies.
- 3) Domácias primárias, secundárias e terciárias foram encontradas, respectivamente, em 58, 30 e 7 das 103 espécies analisadas, abrangendo 12 dos 20 gêneros da tribo incluídos na filogenia.
- 4) Os componentes bolso, tricomas e cova foram encontrados, respectivamente, em 52, 44 e 2 das 58 espécies portadoras de domácias.
- 5) Foi detectada uma grande variação intra-específica quanto à presença das acarodomácias, assim como quanto à presença, ao tipo e ao tamanho de seus componentes e à abundância de domácias por folíolo.
- 6) Em um mesmo espécime pode haver folíolos com e sem domácias.
- 7) Folíolos grandes não implicam, necessariamente, um maior número de domácias nem domácias maiores.
- 8) Para o estudo do padrão de evolução de acarodomácias em Bignonieae, foram utilizados caracteres associados à localização ("Domácia primária", "Domácia secundária" e "Domácia terciária") e caracteres relativos aos componentes ("Bolso", "Tricomas na domácia" e "Cova"). Todos os caracteres revelaram-se homoplásticos segundo as reconstruções realizadas sob os princípios de Máxima Parcimônia (transformações Acctran e Deltran) e Máxima Verossimilhança.
- 9) Os testes estatísticos *Concentrated Changes Test* e *Pagel 1994's Correlation Test* revelaram que a evolução dos caracteres "Domácia primária", "Domácia secundária" e "Domácia terciária" ocorreu de forma correlacionada. As domácias primárias teriam surgido primeiro, em seguida, as domácias secundárias e, por fim, as domácias terciárias.

10) Os testes estatísticos apontaram correlação entre a evolução dos caracteres "Bolso" e "Tricomas na domácia". De fato, como a maior parte das espécies portadoras de acarodomácias apresentam bolso e tricomas na composição dessas estruturas, o padrão de evolução obtido para ambos os componentes é relativamente similar. Quanto ao padrão de evolução do carácter "Cova", este não se mostrou correlacionado aos demais componentes.

11) Para se correlacionar o padrão de evolução de acarodomácias com o de pilosidade foliolar e o de NEFs, estas características foram analisadas nos mesmos folíolos utilizados para a caracterização das acarodomácias. Constatou-se uma grande variação intra-específica quanto a essas características.

12) A evolução de pilosidade foliolar foi estudada a partir da reconstrução dos estados ancestrais dos caracteres "Tricomas na nervura" e "Tricomas na lâmina". Constatou-se que, geralmente, a evolução dos tricomas sobre as nervuras precedeu a distribuição dos tricomas por toda a lâmina foliolar.

13) Os testes estatísticos revelaram correlação entre a evolução de pilosidade foliolar e a de acarodomácias. Esses resultados sugerem que estudos sobre acarodomácias devem também levar em consideração a pilosidade foliar, pois ambas as características devem atuar conjuntamente no mutualismo planta-ácaro benéfico.

14) As evoluções de acarodomácias estiveram sempre associadas à presença de tricomas, pois. Mesmo nos raros casos em que evoluíram em lâmina totalmente glabra (isto é, sem tricomas na lâmina nem nas nervuras), essas estruturas apresentavam tricomas em sua composição.

15) Os testes estatísticos não indicaram correlação entre a evolução de NEFs e a de acarodomácias. No entanto, os supostos NEFs encontrados na tribo podem ter um importante papel na relação entre as plantas e os ácaros benéficos, representando um possível caso de exaptação.

Este estudo representa o primeiro trabalho já realizado sobre a evolução de acarodomácias, trazendo importantes subsídios para pesquisas sobre aspectos diversos da biologia dessas estruturas e, em especial, sobre o mutualismo planta-ácaro benéfico em Bignonieae. Como filogenias de diversos grupos vegetais têm sido reconstruídas, trabalhos similares a este poderão ser realizados também nesses grupos. Desse modo, poderá ser avaliado se os padrões evolutivos encontrados em Bignonieae são comuns aos de outros grupos de plantas.

VII. Referências bibliográficas

- Adâmoli de Barros, M.A. 1960a. Morfologia e anatomia das domácias em *Coffea arabica* L. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, v. 17, p. 165-206.
- Adâmoli de Barros, M.A. 1960b. Origem e dormação de domácias em *Coffea* L. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, v. 18, p. 131-138.
- Adâmoli de Barros, M.A. 1961a. Domácias nas angiospermas: variações na forma e na localização. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, v. 18, p. 131-146.
- Adâmoli de Barros, M.A. 1961b. Ocorrência das domácias nas Angiospermas. **Anais da Escola Superior de Agricultura "Luiz de Queiroz"**, v. 18, p. 113-130.
- Agrawal, A.A.; Karban, R. 1997. Domatia mediate plant-arthropod mutualism. **Nature**, v. 387, p. 562-563.
- APG, 2003. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 141, p. 399-436.
- Alcantara, S.; Lohmann, L.G. Submetido. Gradualism marks the evolution of floral types in Bignonieae (Bignoniaceae). **American Journal of Botany**.
- Baker, F.M.; Klein, M.E. 1992. Transtrophic interactions in cassava. **Experimental and Applied Acarology**, v. 14, p. 293-311.
- Bentham, G.; Hooker, J.D. 1876. **Genera plantarum**, v. 2. L. Reeve and Co., Londres, Inglaterra.
- Campbell, J.A.; Frost, D.R. 1993. Anguid lizards of the genus *Abronia*: revisionary notes, description of four new species, a phylogenetic analysis, and key. **Bulletin of the American Museum of Natural History**, v. 216, p. 1-121.
- Choh, Y.; Shimoda, T.; Ozawa, R.; Dicke, M.; Takabayashi, J. 2004. Exposure of lima bean leaves to volatiles from herbivore-induced conspecific plants results in emission of carnivore attractants: active or passive process? **Journal of Chemical Ecology**, v. 30, p. 1305–1317.
- Choh, Y.; Kugimiya, S.; Takabayashi, J. 2006. Induced production of extrafloral nectar in intact lima bean plants in response to volatiles from spider mite-infested conspecific plants as a possible indirect defense against spider mites. **Oecologia**, v. 147, p. 455-460.

- Cunningham, C.W.; Omland, K.E.; Oakley, T.H. 1998. Reconstructing ancestral character states: a critical reappraisal. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 13, p. 361-366.
- Dicke, M.; Sabelis, M.W. 1988. How plants obtain predatory mites as bodyguards. **Netherlands Journal of Zoology**, v. 38, p. 148-165.
- English-Loeb, G.; Norton, A.P.; Gadoury, D.M.; Seem, R.C.; Wilcox W.F. 1999. Control of powdery mildew in wild and cultivated grapes by a tydeid mite. **Biological Control**, v. 14, p. 97-103.
- English-Loeb, G.; Norton, A.P.; Walker, M.A. 2002. Behavioral and population consequences of acarodomatia in grapes on phytoseiid mites (Mesostigmata) and implications for plant breeding. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, v. 104, p. 307-319.
- English-Loeb, G.; Norton, A.P.; Gadoury, D.; Seem, R.; Wilcox, W. 2005. Tri-trophic interactions among grapevines, a fungal pathogen, and a mycophagous mite. **Ecological Applications**, v. 15, p. 1679-1688.
- Faraji, F.; Janssen, A.; Sabelis, M.W. 2002. Oviposition patterns in a predatory mite reduce the risk of egg predation caused by prey. **Ecological Entomology**, v. 27, p. 660-664.
- Faraji, F.; Janssen, A.; Sabelis, M.W. 2001. Predatory mites avoid ovipositing near counterattacking prey. **Experimental and Applied Acarology**, v. 25, p. 613-623.
- Ferreira, J.A.M.; Eshuis, B.; Janssen, A.; Sabelis, M.W. 2008. Domatia reduce larval cannibalism in predatory mites. **Ecological Entomology**, v. 33, p. 374-379.
- Fischer, E.; Theisen, I.; Lohmann, L.G. 2004. Bignoniaceae. *In*: Kadereit, J.W. (ed.), **The families and genera of vascular plants**. Springer-Verlag, Heidelberg, Alemanha. v. 7, p. 9-38.
- Gentry, A.H. 1973. Bignoniaceae. **Flora of Panamá**, v. 60, p. 781-977.
- Gentry, A.H. 1974. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, v. 61, p. 728-759.
- Gentry, A.H. 1980. Bignoniaceae – Part I (Crescentieae and Tourrettieae). **Flora Neotropica**, v. 25, p. 1-131.
- Gentry, A.H. 1990. Evolutionary Patterns in Neotropical Bignoniaceae. **Memoirs of the New York Botanical Garden**, v. 55, p. 118-129.
- Grostal, P.; O'Dowd, D.J. 1994. Plants, mites and mutualism: leaf domatia and the abundance and reproduction of mites on *Viburnum tinus* (Caprifoliaceae). **Oecologia**, v. 97, p. 308-315.
- Janssen, A.; Sabelis, M.W.; Bruin, J. 2002. Evolution of herbivoreinduced plant volatiles.

Oikos, v. 97, p. 134-138.

- Karban, R.; English-Loeb, G.; Walker, M.A.; Thaler, J. 1995. Abundance of phytoseiid mites on *Vitis* species: effects of leaf hairs, domatia, prey abundance and plant phylogeny. **Experimental & Applied Acarology**, v. 19, p. 189-197.
- Kessler, A.; Baldwin, I.T. 2002. Plant responses to insect herbivory: the emerging molecular analysis. **Annual Review of Plant Biology**, v. 53, p. 299-328 .
- Lohmann, L.G. 2003. **Phylogeny, classification, morphological diversification and biogeography of Bignoniaceae (Bignoniaceae, Lamiales)**. Tese de doutorado. Universidade de Missouri, St. Louis, EUA.
- Lohmann, L.G. 2004. Bignoniaceae. *In*: Smith, N.; Mori, S.A.; Henderson, A.; Stevenson, D.Wm.; Heald, V. (eds.), **Flowering plants of the Neotropics**. Princeton University Press, Princeton, Nova Jersey, EUA. p. 51-53.
- Lohmann, L.G. 2006. Untangling the phylogeny of neotropical lianas (Bignoniaceae, Bignoniaceae). **American Journal of Botany**, v. 93, p. 304-318.
- Lohmann, L.G. No prelo. A new generic classification of Bignoniaceae (Bignoniaceae) based on molecular phylogenetic data and morphological synapomorphies. **Annals of the Missouri Botanical Garden**.
- Lohmann, L.G.; Hopkins, M.J.G. 1999. Bignoniaceae. *In*: Ribeiro, J.E.L.S. *et al.* (eds.), **Flora da Reserva Ducke: guia de identificação e uma floresta de terra-firme na Amazônia Central**. INPA/DIFD, Manaus, Brasil.
- Lohmann, L.G.; Pirani, J.R. 1998. Flora da Serra do Cipó, Minas Gerais: Bignoniaceae. **Boletim de Botânica da Universidade de São Paulo**, v. 17, p. 127-153.
- Lohmann, L.G.; Ulloa-Ulloa, C. 2006. Bignoniaceae. *In*: **iPlants prototype ckecklist**. Disponível em: <<http://www.iplants.org>>. Acesso em: set.2009.
- Loughner, R.; Goldman, K.; Loeb, G.; Nyrop, J. 2008. Influence of leaf trichomes on predatory mite (*Typhlodromus pyri*) abundance in grape varieties. **Experimental and Applied Acarology**, v. 45, p. 111-122.
- Lundström, A.N. 1887. Pflanzenbiologische Studien. II. Die Anpassung der Pflanzen an Thiere. **Nova acta Regiae Societatis scientiarum upsaliensis**, Series 3, XIII.
- Madigosky, S.R. 2004. Tropical microclimate considerations. *In*: Lowman, M.D.; Rinker, H.B. (eds.), **Forest canopies**. 2ª ed. Elsevier Academic Press, São Diego, Califórnia, EUA. p. 28-48.
- Madison, W.P.; Madison, D.R. 1992. **MacClade: Analysis of phylogeny and character evolution**, versão 3,01. Sinauer, Sunderland, Massachusetts, EUA.

- Maddison, W.P.; Maddison, D.R. 2006. **Mesquite: a modular system for evolutionary analysis**, versão 2.5. Disponível em: <<http://mesquiteproject.org>>. Acesso em: set.2009.
- Matos, C.H.C.; Pallini, A.; Bellini, L.L.; Freitas, R.C.P. 2006. Domácias e seu papel na defesa das plantas. **Ciência Rural**, v. 36, p. 1021-1026.
- Matos, C.H.C.; Pallini, A.; Chaves, F.F.; Galbiati, C. 2004. Domácias do cafeeiro beneficiam o ácaro predador *Iphiseioides zuluagai* Demark & Muma (Acari: Phytoseiidae)? **Neotropical Entomology**, v. 33, p. 57-63.
- Michelangeli, F.A. 2003. Ant protection against herbivory in three species of *Tococa* (Melastomataceae) occupying different environments. **Biotropica**, v. 35, p. 181-188.
- Mineiro, J.L.D.C.; Sato, M.E.; Raga, A.; Arthur, V. 2008. Population dynamics of phytophagous and predaceous mites on coffee in Brazil, with emphasis on *Brevipalpus phoenicis* (Acari: Tenuipalpidae). **Experimental and Applied Acarology**, v. 44, p. 277-291.
- Monks, A.; O'Connell, D.M.; Lee, W.G.; Bannister, J.M.; Dickinson, K.J.M. 2007. Benefits associated with the domatia mediated tritrophic mutualism in the shrub *Coprosma lucida*. **Oikos**, v. 116, p. 873-881.
- Nachman, G. 1991. An acarine predator-prey metapopulation system inhabiting greenhouse cucumber. **Biological Journal of Linnean Society**, v. 42, p. 285-303.
- Nishida, S.; Naiki, A.; Nishida, T. 2005. Morphological variation in leaf domatia enables coexistence of antagonistic mites in *Cinnamomum camphora*. **Canadian Journal of Botany**, v. 83, p. 93-101.
- Nishida, S.; Tsukaya, H.; Nagamasu, H.; Nozaki, M. 2006. A comparative study on the anatomy and development of different shapes of domatia in *Cinnamomum camphora* (Lauraceae). **Annals of Botany**, v. 97, p. 601-610.
- Norton, A.P.; English-Loeb, G.; Gadoury, D.; Seem, R.C. 2000. Mycophagous mites and foliar pathogens: leaf domatia mediate tritrophic interactions in grapes. **Ecology**, v. 81, p. 490-499.
- Norton, A.P.; English-Loeb, G.; Belden, E. 2001. Host plant manipulation of natural enemies: leaf domatia protect beneficial mites from insect predators. **Oecologia**, v. 126, p. 535-542.
- O'Dowd, D.J.; Willson, M.F. 1989. Leaf domatia and mites on Australasian plants: ecological and evolutionary implications. **Biological Journal of Linnean Society**, v. 37, p. 191-236.

- O'Dowd, D.J.; Willson, M.F. 1991. Associations between mites and leaf domatia. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 6, p. 179-182.
- O'Dowd, D.J.; Pemberton, R. 1994. Leaf domatia in Korean plants: floristic, frequency, and biogeography. **Vegetatio**, v. 114, p. 137-148.
- Oliveira, P.S. 1997. The ecological function of extrafloral nectaries: herbivore deterrence by visiting ants and reproductive output in *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). **Functional Ecology**, v. 11, p. 323-330.
- Olmstead, R.G.; Zjhra, M.L.; Lohmann, L.G.; Grose, S.O.; Eckert, A.J. 2009. A molecular phylogeny and classification of Bignoniaceae. **American Journal of Botany**, v. 96, p. 1731-1743.
- Osawa, M.; Yano, S. 2009. Pearl bodies of *Cayratia japonica* (Thunb.) Gagnep. (Vitaceae) as alternative food for a predatory mite *Euseius sojaensis* (Ehara) (Phytoseiidae). **Ecological Research**, v. 24, p. 257-262.
- Pagel, M. 1994. Detecting correlated evolution on phylogenies: a general method for the comparative analyses of discrete characters. **Proceedings of the Royal Society of London**, v. 255, p. 37-45.
- Pemberton, R.W.; Turner, C.E. 1989. Occurrence of predatory and fungivorous mites in leaf domatia. **American Journal of Botany**, v. 76, p. 105-112.
- Pemberton, R.W.; Lee, J.H. 1996. The influence of extrafloral nectaries on parasitism of an insect herbivore. **American Journal of Botany**, v. 83, p. 1187-1194.
- Price, P.W.; Bouton, C.E.; Gross, P.; McPherson, B.A.; Thompson, J.N.; Weis, A.E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 11, p. 41-65 .
- Poppy, G.M.; Sutherland, J.P. 2004. Can Biological control benefit from genetically modified crops? Tritrophic interactions on insect-resistant transgenic plants. **Physiological Entomology**, v. 29, p. 257-268.
- Putman, W.L. 1962. Life-history and behaviour of the predacious mite *Typhlodromus* (*T.*) *caudiglans* Schuster (Acarina: Phytoseiidae) in Ontario, with notes on the prey of related species. **The Canadian Entomologist**, v. 94, p. 163-177.
- Rambout, A. 2007. **TreeEdit v1.0a10**. Disponível em:
<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/treededit/>. Acesso em: ago.2009.
- Ree, R.H.; Moore, B.R.; Webb, C.O.; Donoghue, M.J. 2005. A likelihood framework for inferring the evolution of geographic range on phylogenetic trees. **Evolution**, v. 59, p. 2299-2311.

- Roda, A.; Nyrop, J.; Dicke, M.; English-Loeb, G. 2000. Trichomes and spider-mite webbing protect predatory mite eggs from intraguild predation. **Oecologia**, v. 125, p. 428-435.
- Roda, A.; Nyrop, J.; English-Loeb, G. 2003. Leaf pubescence mediates the abundance of non-prey food and the density of the predatory mites *Typhlodromus pyri*. **Experimental and Applied Acarology**, v. 29, p. 193-211.
- Romero, G.Q.; Benson, W.W. 2004. Leaf domatia mediate mutualism between mites and a tropical tree. **Oecologia**, v. 140, p. 609-616.
- Romero, G.Q.; Benson, W.W. 2005. Biotic interactions of mites, plants and leaf domatia. **Current Opinion in Plant Biology**, v. 8, p. 436-440.
- Schumann, K. 1894. Bignoniaceae. In: Engler, A.; Prantl, K. (eds.), **Die natürlichen Pflanzenfamilien**. Engelmann, Leipzig, Alemanha. v. 4, p. 189-252.
- Schupp, E.W. 1986. Azteca protection of *Cecropia*: ant occupation benefits juvenile trees. **Oecologia**, v. 70, p. 379-385.
- Seelman, L.; Auer, A.; Hoffmann, D.; Schausberger, P. 2007. Leaf pubescence mediate intraguild predation between predatory mites. **Oikos**, v. 116, p. 807-817.
- Stevens, P.F. 1991. Character states, morphological variation, and phylogenetic analysis: a review. **Systematic Botany**, v. 21, p. 497-513.
- Van Rijn, P.C.J.; Tanigoshi, L.K. 1999. The contribution of extrafloral nectar to survival and reproduction of the predatory mite *Iphiseius degenerans* on *Ricinus communis*. **Experimental and Applied Acarology**, v. 23, p. 281-296.
- Vasconcelos, H.L. 1991. Mutualism between *Maieta guianensis* Aubl., a myrmecophytic melastome, and one of its ant inhabitants: ant protection against insect herbivores. **Oecologia**, v. 87, p. 295-298.
- Walter, D.E. 1996. Living on leaves: mites, tomenta and leaf domatia. **Annual Review of Entomology**, v. 41, p. 101-114.
- Walter, D.E.; O'Dowd, D.J. 1992a. Leaf morphology and predators: effect of leaf domatia on the abundance of predatory mites (Acari: Phytoseiidae). **Environmental Entomology**, v. 21, p. 474-484.
- Walter, D.E. & D.J. O'Dowd, 1992b. Leaves with domatia have more mites. **Ecology**, v. 73, p. 1514-1518.
- Wiens, J.J. 2000. Coding morphological variation within species and higher taxa for phylogenetic analysis. In: Wiens, J.J. (ed.), **Phylogenetic Analysis of Morphological Data**. Smithsonian Institution Press, Washington, EUA. p. 115-145.

VIII. Figuras

Figura 1. Componente bolso. Setas vermelha e verde indicam, respectivamente, largura e comprimento. A barra de escala representa 0,5 mm.

[illegible]

Figura 3. Árvore de consenso resultante da análise de parsimônia de representantes de Bignonieae com base nos genes *ndhF* e *pepC* (Lohmann, 2006), com todas as politomias resolvidas ao acaso utilizando o programa TreeEdit v1.0a10 (Rambout, 2007).

Figura 4. Exemplos de acarodomácias de Bignonieae. **A**, domácia em bolso e tricomas de *Amphilophium frutescens* (tricomas dendríticos não visíveis, pontos brancos em frente à domácia são exúvias de ácaros). **B**, domácias em bolso e tricomas de *Cuspidaria convoluta* (os tricomas são mais concentrados nas domácias do que nas nervuras). **C**, domácias em bolso em lâmina pilosa de *Fridericia trailii*. **D**, domácias em bolso e tricomas de *Fridericia triplinervia* (tricomas não visíveis, pois se dispõem no interior das domácias). **E**, domácia em bolso e tricomas de *Lundia corymbifera* (bolso escondido sob os tricomas). **F**, domácias em bolso em lâmina pilosa de *Manaosella cordifolia*. **G**, domácia em bolso em lâmina pilosa de *Stizophyllum inaequilaterum*. **H**, domácia em bolso, cova e tricomas de *Tanaecium truncatum* (há apenas um tricoma visível na borda da cova). **I e J**, domácias em bolso e tricomas de *Tanaecium revillae* de indivíduos distintos (observe a diferença intra-específica na densidade de tricomas das domácias). **K**, domácia em bolso e tricomas de *Tynanthus elegans*. **L**, domácia em bolso em lâmina pilosa de *Xylophragma harleyii* (apenas parte do bolso está visível em meio aos tricomas abundantes). Supostos NEFs estão indicados pelas setas em **A**, **B**, **E** e **J**. A barra de escala representa 0,5 mm.

Exsicatas fotografadas: MO 2.627.397 (*A. frutescens*); SPF 64.430 (*C. convoluta*); SPF 102.012 (*F. trailii*); SPF 146.779 (*F. triplinervia*); SPF 152.509 (*L. corymbifera*); MO 2.946.317 (*M. cordifolia*); MO 2.925.078 (*S. inaequilaterum*); SPF 102.014 (*T. truncatum*); MO 2.288.588 e MO 5.095.294 (*T. revillae*); MO 5.568.377 (*T. elegans*); SPF 88.931 (*X. harleyii*).

(C)

(D)

Figura 5. Evolução do caráter “Domácia primária”. (A) Princípio de Parcimônia, com reconstruções ambíguas; (B) Princípio de Parcimônia, transformação Acctran; (C) Princípio de Parcimônia, transformação Deltran; (D) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

(A)

(B)

(D)

Figura 6. Evolução do caráter “Domácia secundária”. (A) Princípio de Parcimônia, com reconstruções ambíguas; (B) Princípio de Parcimônia, transformação Acctran; (C) Princípio de Parcimônia, transformação Deltran; (D) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

(A)

(B)

Figura 7. Evolução do caráter “Domácia terciária”. (A) Princípio de Parcimônia (não foram encontradas reconstruções ambíguas); (B) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

(A)

(B)

(C)

(D)

Figura 8. Evolução do caráter “Bolso”. (A) Princípio de Parcimônia, com reconstruções ambíguas; (B) Princípio de Parcimônia, transformação Acctran; (C) Princípio de Parcimônia, transformação Deltran; (D) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

(A)

(B)

(C)

(D)

Figura 9. Evolução do caráter “Tricomias na domácia”. (A) Princípio de Parcimônia, com reconstruções ambíguas; (B) Princípio de Parcimônia, transformação Acctran; (C) Princípio de Parcimônia, transformação Deltran; (D) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

(A)

(B)

(C)

(D)

Figura 10. Evolução do caráter “Cova”. (A) Princípio de Parcimônia, com reconstruções ambíguas; (B) Princípio de Parcimônia, transformação Acctran; (C) Princípio de Parcimônia, transformação Deltran; (D) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

(C)

(D)

Figura 11. Evolução do caráter “Tricomas na nervura”. (A) Princípio de Parcimônia, com reconstruções ambíguas; (B) Princípio de Parcimônia, transformação Acctran; (C) Princípio de Parcimônia, transformação Deltran; (D) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

(C)

(D)

Figura 12. Evolução do caráter “Tricomas na lâmina”. (A) Princípio de Parcimônia, com reconstruções ambíguas; (B) Princípio de Parcimônia, transformação Acctran; (C) Princípio de Parcimônia, transformação Deltran; (D) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

Figura 13. Evolução do caráter “NEF”. (A) Princípio de Parcimônia (não foram encontradas reconstruções ambíguas); (B) Princípio de Máxima Verossimilhança, modelo Mk1.

IX. ANEXO 1

Relação de exsicatas analisadas

Adenocalymma adenophorum: MO 2.251.648; MO 2.253.789; SPF 108.958; SPF 102.005.

Adenocalymma bracteatum: SPF 95.155; SPF 98.720; SPF 109.490; SPF 110.350.

Adenocalymma bracteosum: MO 2.288.543; MO 3.018.216; MO 3.626.387; NY (N° 2.456; M. Silva & R. Souza); NY (M.L. Kawasaki 311).

Adenocalymma cymbalum: SPF 165.904; SPF 165.905; SPF (M.C. Gaglianone *et al.*; MF 191).

Adenocalymma impressum: SPF 178.664; SPF 181.020; SPF 181.021; SPF (H. Romero-Saltos *et al.*; 2612).

Adenocalymma magnificum: NY (Herb. 115.269; F.E. Miranda, J. Ramos, E. Lima & A. Silva 661); NY (Herb. 115.354; J. Revilla, F.E. Miranda, J. Ramos, E. Lima & A. Silva 8.617); SPF 188.868; UEC 33.479.

Adenocalymma moringifolium: NY (N° 14.985; S. Mori & B. Boom w/ S. Keller & J. Boeke); NY (N° 23.172; S. Mori, C. Gracie, H. van der Werff, A. Litt & S. George); NY (N° 23.422; S. Mori, C. Gracie, G. Tavakilian, E. Christenson & S. George).

Adenocalymma nodosum: SPF 87.179; SPF 152.886; SPF 178.538.

Adenocalymma salmoneum: MO 3.321.488; NY 402.980; NY 402.981; SPF 188.873.

Adenocalymma subincanum: NY 411.795; NY (N.T. Silva 2.302); NY (N° 12.830, A. Gentry); NY (N° 17.778; G.T. Prance, C.C. Berg, F.A. Bisby, W.C. Steward, O.P. Monteiro & J.F. Ramos).

Adenocalymma trichochladum: NY 412.171; NY 412.172; NY 632.319.

Amphilophium askersonii: MO 2.099.022; MO 3.225.558; MO 3.623.455; SP 138.817; SPF (D.C. Daly, R. Callejas, D.P. Gomes Silva, E.C. Oliveira & A.J.B. Santos 11.541).

Amphilophium bauhinioides: NY 686.736; SP 52.898; SPF (W.W. Thomas, J. Kallunki & J. Jardim 11.916).

Amphilophium crucigerum: SPF 129.688; SPF 129.689; SPF 143.977.

Amphilophium elongatum: SPF 47.737; SPF 71.573; SPF 71.576; SPF 159.294.

Amphilophium frutescens: MO 2.627.397; MO 3.102.350; MO 5.568.504; SPF 153.506.

Amphilophium granulosum: MO 2.198.630; SPF 178.232; SPF 178.666; SPF (P. Centeno & J.P. Janovec 150).

Amphilophium magnoliifolium: SPF 107.256; SPF 107.289; UEC 668.

Amphilophium nunezii: —.

Amphilophium paniculatum: SPF 12.613; SPF 133.360; SPF 158.789.

Amphilophium parkeri: MO 3.277.653; MO 4.074.828; NY (J.J. Pipoly 10.191); SPF 108.976.

Amphilophium rodriguesii: NY 709.190.

Anemopaegma floridum: SP 99.484; NY 411.765; NY 411.766; SPF (J. Schunke Vigo & J.G. Graham 15.837); SPF (O. Colque & L. Mendoza 198).

Anemopaegma foetidum: MO 2.175.167; MO 2.276.452; MO 3.002.545.

Anemopaegma laeve: MO 2.609.974; MO 2.925.273; MO 3.751.979.

Anemopaegma robustum: MO 3.396.340; MO 3.517.092; NY (N° 3.941; E. Forero, G.T. Prance, B.S. Pena & J.F. Ramos); NY (N° 3.196; J.S. De La Cruz).

Bignonia aequinocialis: SPF 101.996; SPF 107.227; SPF 108.967; SPF 140.955.

- Bignonia bracteomana*: MO 2.741.146; MO 3.793.505; MO 3.826.720; SPF (A. Araujo-M. *et al.* 3152).
- Bignonia callistegioides*: MO 4.609.962; MO 5.335.563; SP 54.953.
- Bignonia capreolata*: MO 5.402.170; MO 5.402.189; MO 5.469.353; MO 5.469.389.
- Bignonia corymbosa*: SPF 40.480; SPF 46.381; SPF 63.995; SPF 89.984; SPF 127.014.
- Bignonia hyacinthina*: MO 2.218.903; MO 3.210.544; NY 754.374; SPF 178.248.
- Bignonia microcalyx*: MO 2.708.754; MO 3.411.872; NY (2.689; Field N° F1267; Record N° 4.003); NY (Edw. H. Graham 307); NY (James S. Miller & Warren D. Hauk 9.418).
- Bignonia nocturna*: NY 948.796; NY (N° 1.673, Nilo T. Silva); NY (N° 1.693; E. Forero, R. Jaramillo & H. León); NY (R. Guillén & A. Jardin 1.262).
- Bignonia priurei*: MO 2.292.171; SPF 136.258; NY (N° 47.764); SPF 181.127; SPF 188.475.
- Bignonia uleana*: MO 3.937.739; MO 5.568.419; SP 68.846; SPF 188.480; SPF 188.486.
- Cuspidaria cinerea*: MO 2.192.946; MO 2.251.776; SPF 108.946.
- Cuspidaria convoluta*: NY 412.249; NY 412.252; SPF 11.661; SPF 67.990.
- Cuspidaria floribunda*: SPF 31.716; SPF 110.351; SPF 116.402; SPF 121.319.
- Cuspidaria inaequalis*: SP 75.237; UEC 580; UEC 591; UEC 592.
- Cuspidaria lateriflora*: SPF (M.A. Carniello, R. Santos-Silva, J.A. Pedroga, C.D. de O. Cabral & O.F. Ramos 8); UEC 32.886; UEC 36.627; UEC 49.218.
- Cuspidaria sceptrum*: SPF 41.951; SPF 42.815; SPF 111.564; SPF (C.D.N. Rodrigues 20, J. Lovo & A.M. Peres); SPF (G. Hatschbach 62.370); SPF (V.C. Souza, L. Capellari Jr., J.P. Souza & V.R. Scalón 11.542).
- Cuspidaria subincana*: MO 2.251.767; MO 2.257.787; MO 2.340.434; NY (A. Gentry & Guilleán Prance 12.787); NY (N° 8.538; B. Boom, M. Pacheco, E. Palheta & S. de Souza).
- Dolichandra cynanchoides*: NY (N° 80; Leg. Varela); NY (N° 4.541; Leg. Troels Myndel Pedersen); NY (T. Meyer 3.899); SP 54.405.
- Dolichandra quadrivalvis*: SPF 48.602; SPF 85.514; SPF 153.510; SP 262.642.
- Dolichandra steymarkii*: MO 2.270.368; MO 2.781.745; MO 4.642.257; NY (Carlos E. Cerón & Miguel Cerón 4.512).
- Dolichandra unguis-cati*: SPF 124.453; UEC 750; UEC 43.584.
- Fridericia chica*: SPF 10.144; SPF 13.865; SPF 13.866; SPF (F. Gomes-Silva 2).
- Fridericia cinerea*: MO 128.979; MO 146.662; MO 2.790.623; MO 4.671.929.
- Fridericia cinnamomea*: MO 2.665.060; SP 55.295; SPF 48.884; SPF 119.239.
- Fridericia conjugata*: SPF 40.468; SPF 40.469; SPF 48.123; SPF 61.540; SPF 89.903.
- Fridericia dispar*: MO 3.204.494; MO 5.568.458; SPF 153.499; SPF (R.R. Farias 104, F.A.R. Soares & A.R. França).
- Fridericia erubescens*: SPF 30.289; SPF 131.071; SPF 146.675.
- Fridericia leucopogon*: UEC 593; UEC 648; UEC 43.583.
- Fridericia nigrescens*: MO 2.627.556; SPF 102.052; SPF 102.053; SPF 132.760.
- Fridericia oligantha*: MO 3.418.603; MO 3.420.187; MO 3.626.386; NY 709.194.
- Fridericia patellifera*: MBM 74.357; MBM 208.394; SPF 135.617; SPF (A.R.S. Oliveira, L. Lima & E. Consuelo 510); SPF (Fábio de Barros 2.963).
- Fridericia platyphylla*: SPF 16.235; SPF 62.207; SPF 133.859.
- Fridericia prancei*: MO 2.738.236; MO 3.485.131; SPF 102.011; SPF 102.060.
- Fridericia pubescens*: MO 2.192.906; MO 3.038.406; MO 3.411.862; SPF 153.502.

- Fridericia rego*: SPF 17.077; SPF 38.154; SPF 99.781; SPF 116.607; SPF 180.325.
- Fridericia speciosa*: SPF 15.781; SPF 87.168; SPF 160.945.
- Fridericia spicata*: MO 3.333.881; MO 5.568.430; NY (N° 9.144; S.A. Mori, G.T. Prance, R.J. Hill, J.C. Bernardi & D. Shimabukuru); SPF (A.R.S. Oliveira, L. Lima & E. Consuelo); NY (Sidney McDaniel, Manuel Rimachi Y. & Randy Haynes 24.799).
- Fridericia subincana*: MO 2.609.889; MO 3.310.588; MO 3.336.034; MO 5.568.382.
- Fridericia trailii*: SPF 43.452; SPF 101.994; SPF 102.006; SPF 102.049; SPF 108.960.
- Fridericia triplinervia*: SPF 17.687; SPF 31.717; SPF 97.974.
- Lundia cordata*: SPF 82.006; SPF 97.856; SPF 100.697.
- Lundia corymbifera*: SP 153.149; SP 364.031; SPF 136.256; SPF 177.380; SPF 188.845; SPF 188.847.
- Lundia densiflora*: MO 3.148.909; MO 3.643.285; MO 5.098.496; SPF 107.324; SPF 120.731.
- Lundia spruceana*: MO 2.886.549; MO 3.812.898; MO 4.074.991; SPF 178.244.
- Lundia virginalis*: SPF 36.457; SPF 132.234; SPF 136.257.
- Manaosella cordifolia*: MO 2.946.417; MO 3.807.109; MO 4.943.094; SPF 113.456.
- Mansoa difficilis*: MBM 53.444; SPF 74.822; SPF 101.565; SPF 139.802.
- Mansoa hirsuta*: MBM 123.317; SPF 40.431; SPF 70.566; SPF 155.439.
- Mansoa lanceolata*: MBM 96.239; MBM 96.255; MO 3.239.615; MO 3.248.008.
- Mansoa standleyi*: MO 3.526.248; MO 3.672.414; SPF (Hugo Romero-Saltos *et al.* 1.859); SPF (J. Graham & J. Schunke Vigo 257).
- Mansoa verrucifera*: MBM 61.664; MO 3.731.913; MO 4.018.586; MO 4.022.608.
- Martinella iquitoensis*: MO 2.228.080; MO 2.665.034; MO 4.294.846; NY (N° 14.914; G.T. Prance, D.F. Coêlho & O.P. Monteiro); NY (F. Ayala 2.221); NY (Rodolfo Vásquez & N. Jaramillo 8.032).
- Martinella obovata*: MO 2.733.413; MO 3.189.955; MO 4.936.438; SP 262.659; SPF (B.V. Rabelo, S. Mori, A. Farias, H. Belo, J. Mitchell, M.R. dos Santos, J.A. Cardoso 2.386).
- Neojobertia candolleana*: SPF 79.762; SPF 89.506; SPF 108.293.
- Neojobertia* sp. nova: MO 5.568.406; SPF 165.921; SPF (A.R. Zuntini 70, A. Nogueira & G.S. Siqueira).
- Pachyptera aromatica*: MO 5.832.370; SPF 102.024; SPF 108.969.
- Perianthomega vellozoi*: NY 931.577; NY (M. Nee 35.808); SPF 178.643; SPF 178.867.
- Pleonotoma albiflora*: MO 2.193.046; SPF 108.966; SPF (J.A. Lombardi, J.R. Stehmann, R.C. Mota & L.G. Temponi 5.331).
- Pleonotoma jasminifolia*: SPF 152.887; MO 2.253.676; MO 2.294.312.
- Pleonotoma stichadenium*: MO 2.778.370; SPF (M.C. Gagliane *et al.* MF 02); SPF (M. Sousa 1, A.R. Zuntini, A. Vicentini & S. Siqueira).
- Pyrostegia venusta*: SPF 48.278; SPF 133.861; SPF 134.225.
- Stizophyllum inaequilaterum*: MO 2.371.530; MO 2.925.078; SPF 188.904; SPF 188.905; SPF 188.906.
- Tanaecium affinis*: MO 3.643.277; MO 3.811.501; MO 4.268.503.
- Tanaecium bilabiatum*: MO 2.198.645; MO 2.241.787; MO 3.155.367; SPF 178.225.
- Tanaecium caudiculatum*: MO 1.203.956; MO 3.384.346; MO 4.992.799.
- Tanaecium crucigerum*: NY (A. Gentry & R.G. Troth 24.807); NY (F.R. Fosberg 45.312); NY (L. Aristeguieta 5.514); NY (W.T. 3.522; M. Ramia, W. Thomas & R. Ortiz).

Tanaecium pyramidatum: SPF 105.866; SPF 179.430; SPF 179.431.

Tanaecium revillae: MO 2.288.588; MO 5.095.294; NY (G. Klug 1.228); NY (Juan Revilla 737).

Tanaecium selloi: SPF 73.176; SPF 163.575; SPF 168.321.

Tanaecium tetragonolobum: MO 2.199.129; MO 2.781.053; MO 2.918.653; SPF 188.927.

Tanaecium truncatum: SPF 102.014; SPF 108.951; SPF (J. Schunke Vigo & J.G. Graham 16.378).

Tynanthus elegans: MO 5.568.377; SPF 98.018; SPF (J. Carneiro 1.068).

Tynanthus panurensis: MO 2.240.404; MO 2.667.354; MO 3.637.596; NY (G. Klug 1.972); NY (L.C. Procópio 14, P.A.C.L. Assunção & C.F. da Silva).

Tynanthus polyanthus: MO 2.457.792; MO 4.065.486; SPF (Jsb-336); SPF (O. Colque, L. Mendoza 410).

Tynanthus villosus: MO 2.116.549; MO 3.216.076; SPF (I. Loza, L. Cayola, G. Chive, S. Paredes, E. Segundo & B. Sanchez 73); SPF (Jsb-370).

Xylophragma harleyi: SPF 48.610; SPF 88.931; SPF 153.500.

Xylophragma myrianthum: MO 3.314.363; MO 3.316.273; SPF (A.R. Zuntini 22).